

Entre Pléniglaciaire et Holocène, conséquences du réchauffement sur la végétation et sur la faune dans les Alpes.

ALAIN ARGANT & JACQUELINE ARGANT

ABSTRACT – The Last Glacial Maximum (ca. 18-20 ka BP, or maybe earlier) is followed by a warming period : the Late Glacial. After ice melting, the steppes progressively expand. Then, as a result of humification, shrubs and trees begin to grow. Broad-leaved forests become dominant during the Holocene. But, depending on altitude, exposition, relief..., this evolution is not synchronous through the whole Alps. It makes it possible to understand how the animals respond to the warming climate, and how a synthesis is difficult, especially as the faunas studied were hunted by the prehistoric men and correspond to areas in the region of one day's walk away. Yet, new data allow to come close to the dynamics of the populations for two species, reindeer and cave bear in the Late Glacial.

Parole chiave: Alpi, Vegetazione, Fauna, Tardiglaciaire.

Key Words: Alps, Vegetation, Fauna, Late Glacial Period.

Alain Argant & Jacqueline Argant – UMR 6636, ESEP, Institut Dolomieu, 15 rue Maurice Gignoux, 38031 Grenoble Cedex.

1. LA VÉGÉTATION CADRE SPATIAL ET TEMPOREL

Si l'arc alpin tout entier est concerné par le sujet de cet exposé, les exemples précis sont en priorité choisis parmi les sites des Alpes françaises où le Tardiglaciaire, période de transition climatique entre le Pléniglaciaire final et l'Holocène, est bien représenté.

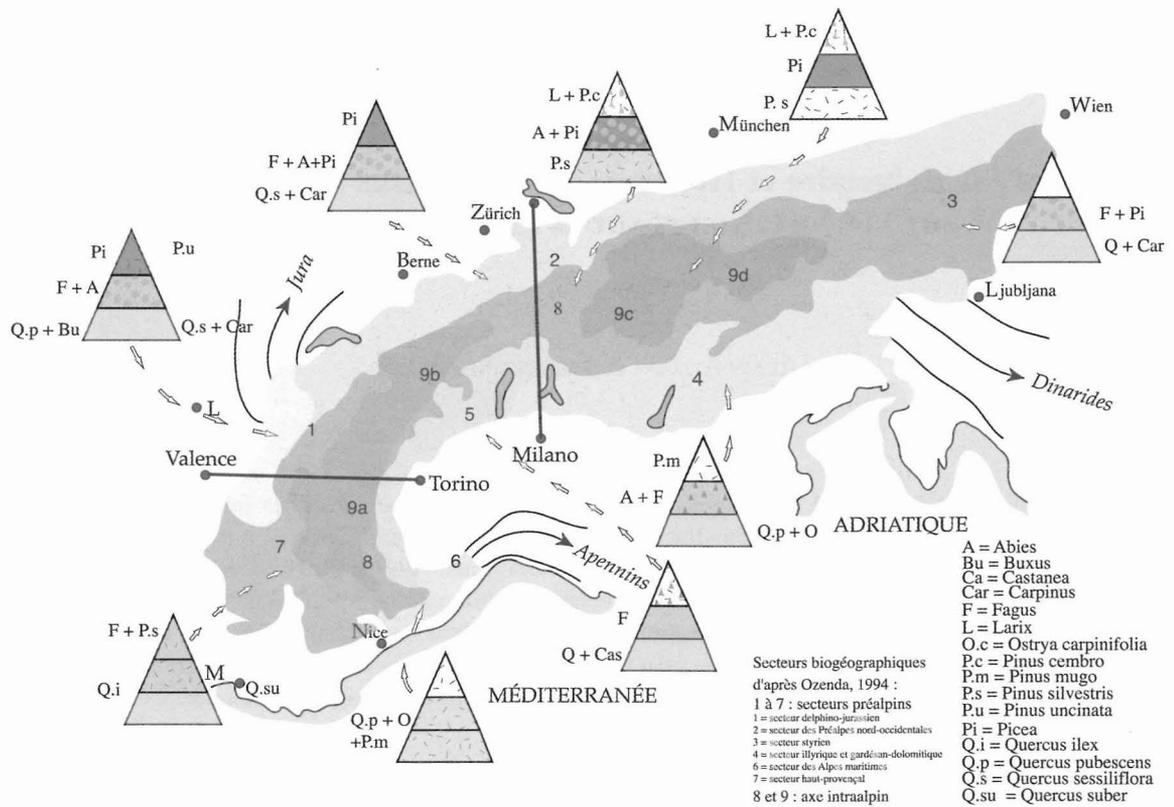
La figure 1 présente les neuf secteurs biogéographiques actuels de la chaîne alpine caractérisés par des substrats géologiques et des conditions climatiques (pluviosité surtout) variés. La végétation de ces neuf secteurs, dépendant de ces paramètres, est représentée sommairement pour les étages collinéen, montagnard et subalpin.

Pour apprécier l'ampleur des changements qui vont caractériser le Tardiglaciaire puis l'Holocène, il est nécessaire d'évoquer d'abord les conditions régnant au cours du Pléniglaciaire.

1.1. *Le Pléniglaciaire*

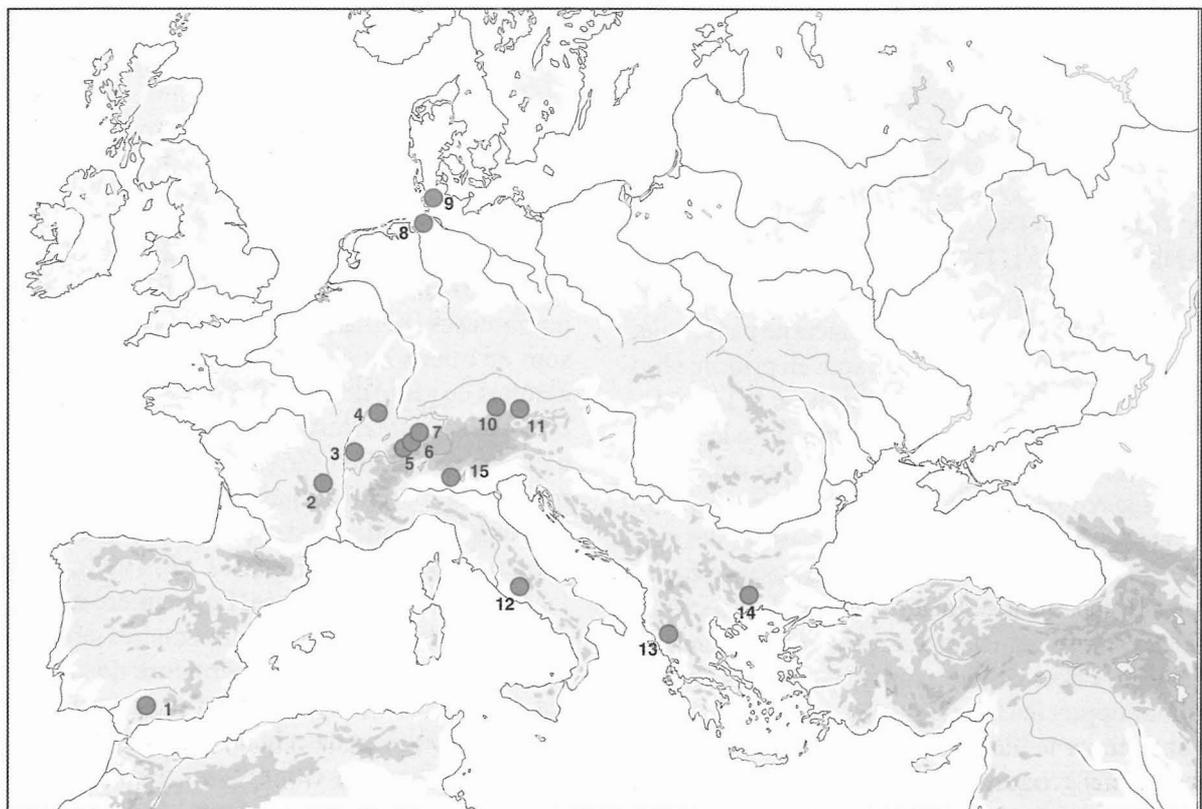
A la longue période de réchauffement interglaciaire (Eémien, stade isotopique 5 e, entre 128 et 112

ka BP) suivie de plusieurs oscillations stadières froides et interstadières tempérées, succède, d'environ 72 à 18 ka BP un Pléniglaciaire, marqué lui-même par de nombreuses oscillations climatiques. Ces oscillations sont de mieux en mieux définies grâce à l'étude des carottes de glace du Groenland et des longues séquences marines ou terrestres. Une approche de leur connaissance en milieu terrestre est possible grâce aux reconstitutions climatiques basées essentiellement sur les études du pollen fossile, des restes d'insectes et de la matière organique (GUIOT *et. al.*, 1993), menées de façon séparée ou combinée. La première difficulté est de trouver des séquences sédimentaires suffisamment longues et complètes pour permettre de suivre toutes les étapes de l'évolution des paysages. De telles séquences existent dans le domaine alpin (Fig. 2) : en Suisse (Meikirch et Gondiswill), en Allemagne (Samerberg), en Autriche (Sulzberg) et en Italie du Nord (dépôts lacustres de Piànico-Sèllere dans les Préalpes italiennes). Les sites français se trouvent tous hors de ce domaine (les Echets près de Lyon, le lac du Bouchet dans le Massif Central, la Grande Pile dans les Vosges), mais ils ont servi de base aux travaux pluri-



J. Argant, 2001

Fig. 1 - Secteurs biogéographiques de la chaîne alpine et représentation schématique des étages de végétation (collinéen à subalpin) d'après OZENDA, 1994.



- | | | | | |
|---------------|-------------------|-------------------|----------------|----------------------|
| 1- Padul | 4- La Grande Pile | 7- Sulzberg Baden | 10- Samerberg | 13- Ioannina |
| 2- Velay | 5- Meikirch | 8- Oerel | 11- Mondsee | 14- Tenaghi Philippn |
| 3- Les Echets | 6- Gondiswil | 9- Odderade | 12- Monticchio | 15- Piànico-Sèllere |

Fig. 2 - Localisation des principaux sites ayant fourni de longues séquences polliniques en Europe (d'après GUIOT *et al.*, 1993 et MOSCARIELLO *et al.*, 2000).

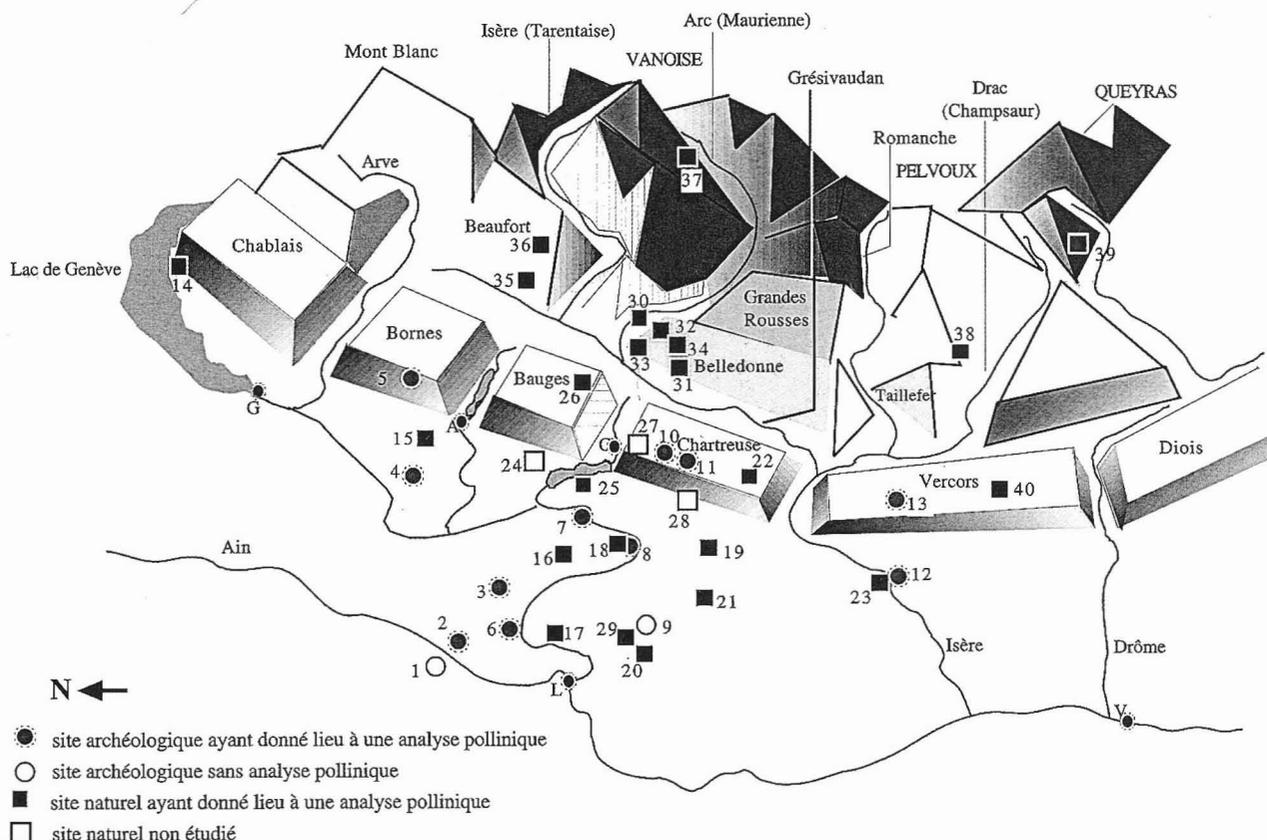


Fig. 3 - Bloc diagramme schématique des Alpes du Nord. Situation des sites livrant du Tardiglaciaire.

Liste des sites représentés sur la fig.3 et auteurs des analyses polliniques

Sites préhistoriques :

1- La Colombière, 270 m ; 2- Abri Gay, 270 m (M. GIRARD, inédit) ; 3- la Chênélaz (J. ARGANT, inédit), 900 m ; 4- les Douattes, 370 m ; 5- la Balme de Thuy, 620 m (M. GIRARD, inédit) ; 6- la Raillarde, 240 m (J. ARGANT, inédit) ; 7- les Romains, 278 m (M. GIRARD, inédit) ; 8- la Bonne Femme, 224 m (J. ARGANT, inédit) ; 9- Vénérieu – la Garenne, 335 m ; 10- Saint-Thibaud-de-Couze, 500 m (M. GIRARD, *in* Bintz & al., 1994) ; 11- la Fru et Gerbaix, 540 m (M. GIRARD, inédit) ; 12- le Taï et Campalou, 180 m ; 13- Choranche, 500 m (BUI-THI-MAI & M. GIRARD, 1987).

Sites naturels :

14- Roseire d'Aval, 890 m (J. BECKER, 1952, F. GUITER, étude en cours) ; 15- Poisy-Macully, 513 m (J. BECKER, 1952) ; 16- Cerin, 764 m (P. RUFFALDI, 1991) ; 17- Hières-sur-Amby, 212 m (J. CLERC, 1985) ; 18- Pluvis, 215 m (J. ARGANT, 1990) ; 19- Chirens, 460 m (S. Wegmüller *in* EICHER U. & al., 1981) ; 20- Loras, 410 m (J. CLERC, 1988) ; 21- le Grand Lemps, 456 m (J. CLERC, 1985) ; 22- Saint-Julien-de-Ratz, 650 m (J. CLERC, 1985) ; 23- Saint-Hilaire-du-Rozier, 190 m (J. CLERC, 1985) ; 24- Albens, 350 m ; 25- le Chevelu, 320 m (J. ARGANT, étude en cours) ; 26- la Thuile, 884 m (C. BÉGEOT, inédit) ; 27- les Terreaux, 475 m (GIRARD, 1988) ; 28- Saint-Laurent-du-Pont et Saint-Joseph-de-Rivière ; 29- Moras, 304 m (étude en cours) ; 30- le Vivier (F. DAVID, 1993) ; 31- les Etelles (F. DAVID, 1993) ; 32- les Coches (F. DAVID, 1993) ; 33- Montendry (F. DAVID, 1993) ; 34- le Grand Leyat (F. DAVID, 1993) ; 35- les Saisies (F. DAVID, 1993) ; 36- le Col du Pré (F. DAVID, 1993) ; 37- Lac du Lait (F. DAVID, 1993) ; 38- la Muzelle, 2140 m (M. COÛTEAUX, 1983) ; 39- Col des Lauzes, 1708 m (BEAULIEU, 1977) ; 40- La Draye Blanche, 1200 m (ARGANT, inédit).

Remarques : les sites 24 et 28 ne sont pas étudiés pour l'instant ; 27 n'a pas encore livré le Tardiglaciaire, mais l'étude se poursuit ; 16 appartient au Bugey méridional.

disciplinaires évoqués ci-dessus qui ont conduit à une approche du climat en Europe de l'Ouest pendant le dernier Glaciaire/Interglaciaire. Ces travaux montrent que l'appréciation de la nature (réchauffement, refroidissement) et de l'amplitude des phénomènes observés varie parfois avec la méthode utilisée, et leur repérage dans le temps reste encore sujet à caution en raison des limites des méthodes physiques de datation.

A la fin de la période würmienne, se développe

une dernière phase de glaciation (Late Glacial Maximum, LGM) pendant laquelle on enregistre un maximum d'aridité et de froid faisant apparaître en plaine des paysages de steppes ou de steppes boisées (ex : les Echets), tandis qu'en altitude règne l'englacement ou le pergélisol, interdisant le développement de toute végétation. C'est alors "l'état zéro" de la végétation décrit par les palynologues (REILLE, 1990). L'extension maximum des glaciers alpins serait synchrone du

LGM, daté suivant la théorie classique entre 18 et 20 ka BP. Mais cet événement pourrait s'être produit plus tôt dans le Würm (SCHOENEICH, 1998).

La figure 3 montre la répartition des sites des Alpes du Nord présentant une séquence tardiglaciaire. Les principales informations sur les formations végétales ne peuvent être recueillies le plus souvent que sur des sites de basse ou moyenne altitude (200 à 1200 m).

1.2. Le Tardiglaciaire

Les terrains libérés par les glaces vont être peu à peu colonisés par une végétation herbacée (steppe), enrichissant le sol en humus et permettant la progression des arbustes et des arbres pionniers.

Dans les Alpes du Nord (COÛTEAUX, 1983 ; DAVID, 1993), se distinguent globalement 5 zones polliniques. Les dates données pour chacune sont celles retenues par F. David pour les Alpes du Nord et C. Burga (BURGA & PERRET, 1998) pour la Suisse :

- une phase à herbacées dominantes, steppiques (principalement *Artemisia*, Poaceae, Chenopodiaceae) puis phase à herbacées et *Juniperus*, auquel s'ajoute ensuite *Betula*. Les taxons arborés sont représentés essentiellement par *Pinus*, *Juniperus*, *Salix*, *Hippophae* et *Betula* (Dryas ancien, 17000/18000-13000 BP).
- une phase à *Juniperus* et *Betula*, où les arbres dominent maintenant, révélant une nette amélioration climatique (Bölling, 13000-12000 BP).
- un épisode de bref refroidissement marqué par la progression de *Betula* et des herbacées (Dryas moyen). Cette dégradation climatique de courte du-

rée (de l'ordre du siècle) n'est pas toujours nettement observable (BEAULIEU *et. al.*, 1994).

- une phase à *Pinus* très abondant et *Betula* (Alleröd, 12000-11000 BP) marquant un nouveau réchauffement.
- une phase de régression des taxons arborés et de progression des steppiques, indiquant une nouvelle péjoration climatique (Dryas récent, 11000-10000 BP).

Les analyses polliniques effectuées suivant une maille très fine (haute résolution) permettent de déceler des microvariations au sein de ces phases (par exemple, un épisode de refroidissement au cours du Bölling (Intra Bölling Cold Phase), et deux au moins au cours de l'Alleröd (BÉGEOT, 2000 ; RICHARD & BÉGEOT, 2000)).

Ce schéma classique se retrouve dans les Alpes du Sud (BEAULIEU, 1977). Le Tardiglaciaire est toujours à son début une période d'aridité froide interdisant tout boisement, à laquelle succède la mise en place progressive d'une végétation arbustive puis arborée.

Par exemple, le diagramme simplifié de la tourbière du Col du Pré dans le Beaufortin (secteur des Alpes intermédiaires) à 1730 m d'altitude (DAVID, 1993) et celui du col des Lauzes à 1784 m dans les Hautes Alpes (BEAULIEU, 1977) illustrent bien cette évolution (Fig. 4).

Les études polliniques peuvent ainsi compléter et confirmer les observations géomorphologiques décrivant le processus de déglaciation. A titre d'exemple :

- les études polliniques de la Muzelle à Venosc (2140 m) et des Deux-Alpes (1646 m), permettent à M. COÛTEAUX (1983) de constater, en Oisans, l'importante déglaciation et le déneigement de l'étage subalpin dès le Dryas ancien. A cette époque, les argiles varvées déposées au fond du lac de la Muzelle contiennent une grande quantité de pollen d'armo-

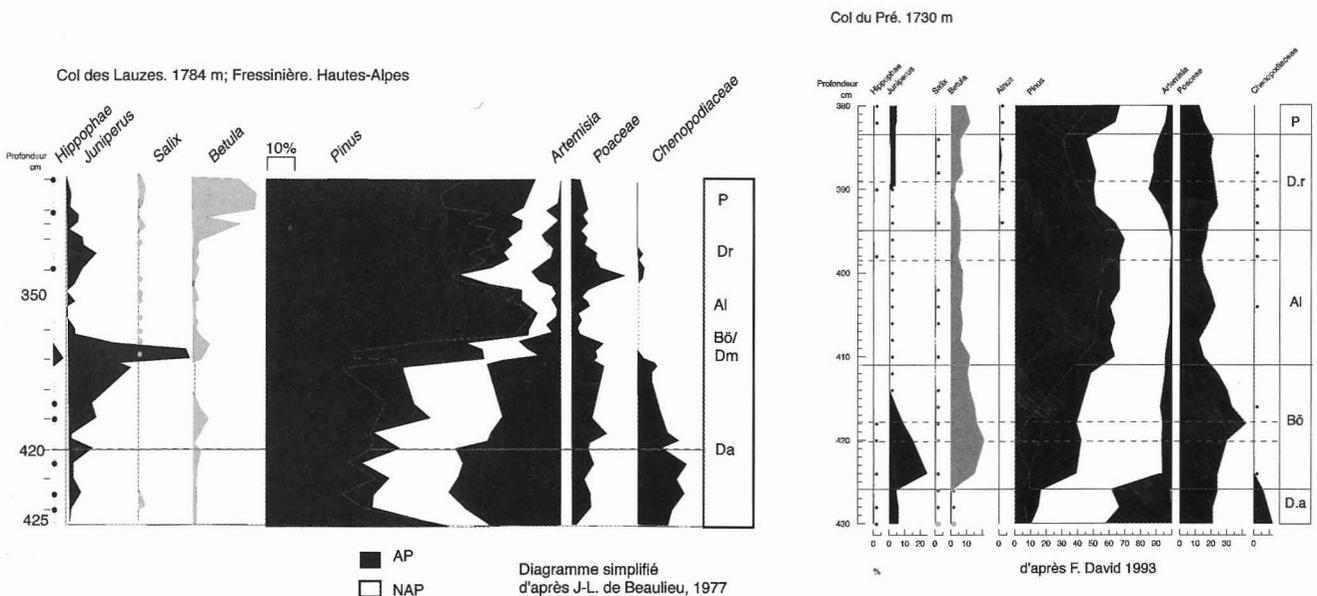


Fig.4 - Diagrammes polliniques simplifiés des tourbières du Col des Lauzes (Hautes-Alpes) et du Col du Pré (Beaufortin). D'après de BEAULIEU (1977) et DAVID (1993).

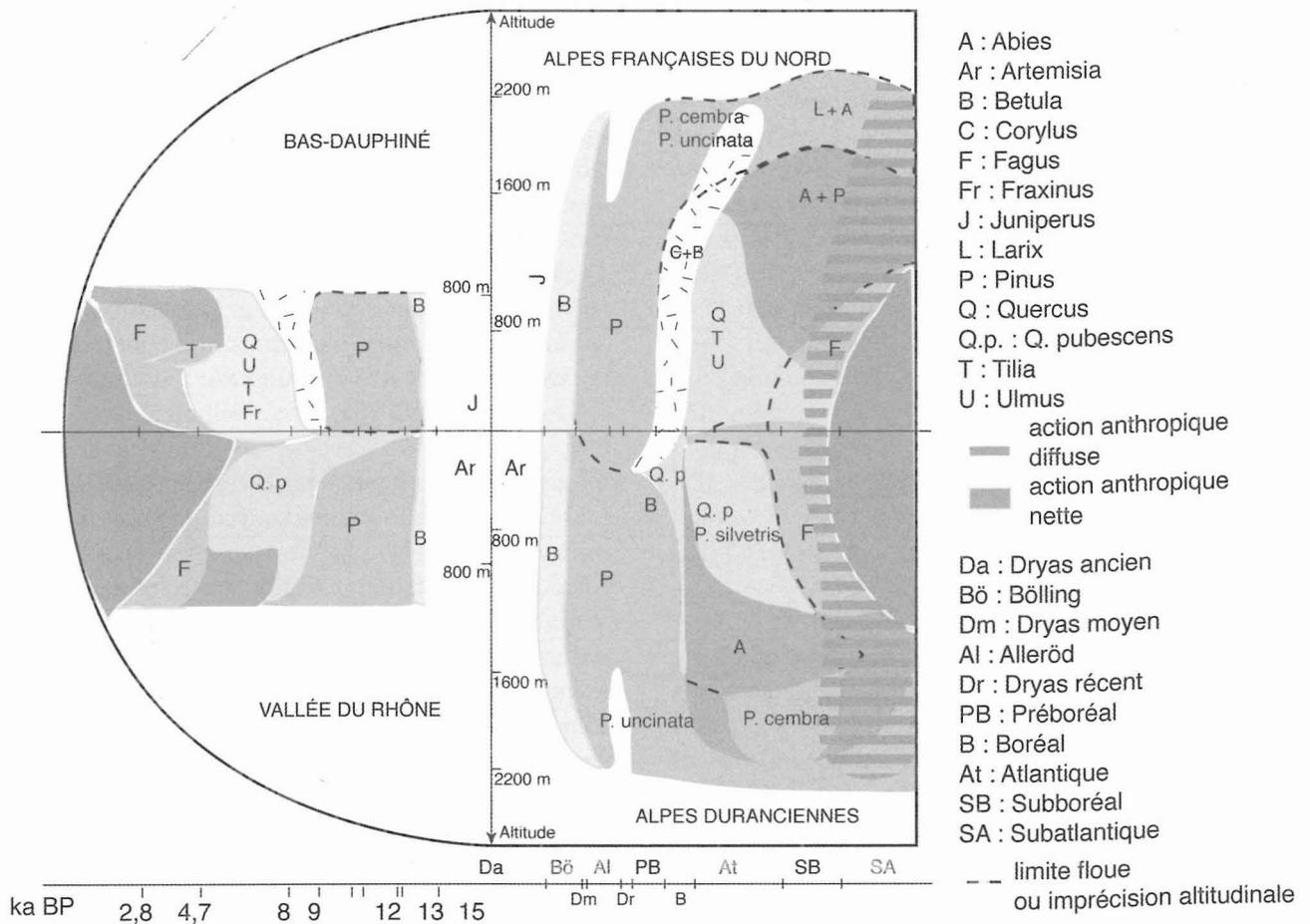


Fig.5 - Schématisation de la mise en place des étages de végétation dans les Alpes et les zones limitrophes (d'après CLERC, 1985, modifié d'après DAVID, 1993 et ARGANT, 2000).

se : le glacier est encore proche mais sur les terrains libres de glace se met en place une végétation steppe. Au Bölling les steppes à *Artemisia* sont colonisées par une fruticée à *Juniperus* remplacée à l'Alleröd par une forêt de *Pinus*. Le Dryas récent y est marqué par une nouvelle avancée glaciaire en trois sous-stades et le retour des armoises.

- l'étude (publication en cours) de la tourbière de Roseire d'Aval montre qu'un paléolac existait à 890 m d'altitude depuis le Dryas ancien. La quantité de matière organique étant très faible, la date de 22000 BP obtenue pour les dépôts de la base doit être soumise à vérification avant d'être admise (GUITER & al., 2001).

D'une région à l'autre les grands traits de l'évolution postglaciaire de la végétation suivent un même schéma général, mais les analyses polliniques menées sur l'ensemble de l'arc alpin mettent en évidence le rôle essentiel de trois facteurs pour la dynamique végétale : l'altitude, la continentalité et la latitude (GAILLARD, 1984; AMMAN, 1993 ; DAVID, 1993). Ces facteurs, qui conditionnent encore aujourd'hui en partie la répartition des végétaux dans les massifs alpins (Fig.1), entraînent un important diachronisme dans les

dates d'installation des différents taxons et dans leur localisation. L'estimation de la répartition altitudinale de la végétation est rendue difficile par les conditions de dépôt du pollen et les distorsions qui en résultent parfois entre fréquences absolues et relatives.

Outre les modifications dans la composition de la couverture végétale, les variations climatiques se traduisent par la fluctuation de la limite supérieure des arbres. Celle-ci peut être connue avec suffisamment de précision si l'analyse des macrorestes végétaux vient étayer l'analyse pollinique. Cette limite atteint son maximum pendant le Bölling puis l'Alleröd, mais sous la dépendance de la latitude et de l'exposition des sites, elle demeure très variable suivant les régions du Massif alpin, en moyenne entre 1000 et 1500 m. Le refroidissement du Dryas récent entraîne son retrait de 300 à 500 m.

Il est toutefois difficile de généraliser en raison de l'importance des facteurs locaux (importance de l'exposition, de la pente, de la lithologie...) qui entraîne une mise en place diachronique des végétaux d'un massif à l'autre.

La variabilité de répartition des végétaux qui en découle peut être illustrée par le schéma de mise en

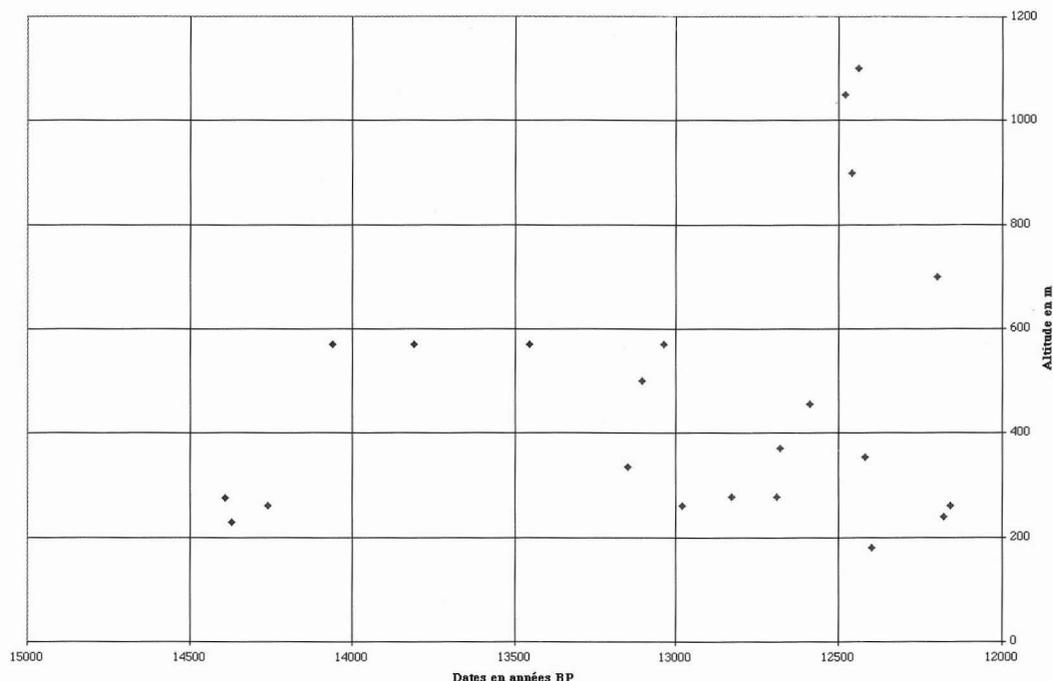


Fig. 6 - *Rangifer tarandus* et l'altitude au Tardiglaciaire (Alpes et Jura), d'après BRIDAULT *et al.*, 2000.

place des étages de végétation (fig. 5, d'après CLERC, 1985 ; DAVID, 1993 ; ARGANT, 2000).

1.3. L'Holocène

Le réchauffement du Préboréal (10000-9000 BP) met fin à la période de transition tardiglaciaire et se signale par le retour de *Pinus* associé à *Betula*, et par l'apparition des taxons mésothermophiles (*Quercus* et *Corylus*). Au Boréal (9000-8000 BP), dans les Alpes, la limite supérieure de la forêt est un peu plus basse que l'actuelle. Dans les Alpes du Nord, cette limite forestière est occupée par un mélange de *Pinus* et de *Betula*. Les formations montagnardes sont dominées par plusieurs espèces de *Pinus*, tandis qu'*Abies* commence à s'étendre dans les Alpes maritimes et les Préalpes niçoises. *Larix* est présent vers 2000 m dans le Mercantour. Dans les vallées, *Corylus* domine. *Quercus*, *Tilia*, *Ulmus*, *Alnus* se développent avant d'atteindre leur développement optimum à l'Atlantique. A ce moment-là, la limite supérieure des arbres atteint souvent au moins 2000 m. Le lac de Cristol (Hautes-Alpes), à la frontière entre Alpes du Nord et Alpes du Sud est exemplaire à cet égard. Situé à 2240 m d'altitude, il est entouré dès le Boréal de "peuplements plus ou moins denses de *Betula*, *Larix* et *Pinus cembra*, comme en témoignent les restes de ces végétaux trouvés dans la tourbe" (FAUQUETTE, 1995). A l'Atlantique, le lac du Lauzon, à Lus-la-Croix-Haute (1980 m), est au centre d'un riche milieu forestier dominé par *Abies* et *Pinus* accompagnés de feuillus variés livrant quelques macrorestes (ARGANT, 2000).

1.4. Conséquences de ces événements

Le développement des steppes a pour effet de stabiliser les terrains et de freiner les phénomènes d'érosion en préparant l'installation du couvert forestier. L'accroissement des ressources alimentaires, la diversification et l'enrichissement du couvert végétal lors des améliorations climatiques profitent à tous les acteurs de la chaîne trophique qu'il s'agisse des herbivores, des omnivores ou des carnivores. Les milieux de montagne désormais plus accessibles et plus riches en ressources sont de plus en plus fréquentés par les animaux et l'homme dont on retrouve maintenant les campements en altitude.

2. LA FAUNE

2.1. Constat

L'essentiel des faunes de grands mammifères est connu par l'étude des restes paléontologiques des sites d'occupation humaine et dans quelques cas par celle de sites naturels (pièges, repaires de Carnivores...). Le tableau 1 récapitule les espèces rencontrées dans les principaux sites s'étalant sur une période chronologique commençant avant le dernier maximum glaciaire et allant jusqu'à l'Holocène.

L'implantation de ces sites s'échelonne entre 250 et 2000 m d'altitude, mais la grande majorité d'entre eux se situe en dessous de 1200 m avec une moyenne de 456 m (n = 23).

Il est difficile de dégager de ce tableau, mais

aussi des nombreuses données complémentaires qui n'ont pu être prises en compte ici, un constat clair. Certes on repère les faunes les plus froides à quelques espèces caractéristiques (*Rangifer tarandus*, *Alopex lagopus* ...), mais, très souvent elles coexistent avec des faunes plus tempérées, voire nettement forestières. On n'observe pas de changements brutaux. Nulle part d'ailleurs en Europe occidentale ne se remarque de crise biologique réelle, trois espèces seulement subsistent dans cette période une extinction (*Equus hydruntinus*, *Coelodonta antiquitatis* et *Ursus spelaeus*) et encore seule la dernière concerne directement les Alpes du Nord.

Ce manque de constat clair pourrait être mis sur le compte des fouilles anciennes conduites selon les techniques de l'époque, voire sur celui d'erreurs d'interprétation de la stratigraphie particulièrement difficile de certaines grottes. Pourtant on le retrouve encore actuellement quand on étudie la faune de fouilles modernes conduites avec rigueur, assistées de toutes les études complémentaires nécessaires, d'autant plus que le spectre faunique associe de nombreuses espèces.

L'absence de clarté peut s'expliquer aisément par le milieu montagnard lui-même. Les incidences des variations climatiques en montagne ne peuvent avoir l'uniformité que l'on trouve en plaine. L'altitude servant d'amplificateur ou de tampon, le relief imposant des expositions très différentes (adret, ubac ...) et une multitude de conditions particulières (orientation des vallées au vent dominant ou non, raideur des pentes, falaises, éboulis ...) créent un large éventail de biotopes sur des distances réduites, à l'échelle régionale, voire même locale. Les spectres fauniques reflètent logiquement cette variété.

Un deuxième élément renforce la complexité du milieu. Le fait de se baser principalement sur la faune de sites anthropiques nous fait prendre en compte la faune chassée et ramenée par l'homme préhistorique au campement, dans un rayon d'action vraisemblablement de l'ordre d'une journée de marche. La faune des sites naturels, à spectre bien plus restreint, présente le plus souvent une meilleure homogénéité si la stratigraphie des sédiments encaissants est bien comprise (éboulis, transport en milieu souterrain ...).

Le troisième élément se rapporte aux données. Les fouilles scientifiques récentes concernant des sites de cette période et apportant cadre chronologique rigoureux avec reconstitutions paléoenvironnementales fiables ne sont pas légion. Elles constituent pourtant le seul moyen, devant la complexité et la multitude de situations qui viennent d'être soulignées, de démêler la dynamique des différentes populations animales dans les Alpes.

Globalement les incidences climatiques jouent sur les aires de distribution des espèces qui évitent ou quittent les Alpes, ou disparaissent sur place, quand

les conditions deviennent difficiles pour elles. Mais il faut reconnaître que ce schéma reste bien vague et que toute synthèse sur les réponses précises des différentes espèces de la faune au réchauffement climatique entre le dernier Pléniglaciaire et l'Holocène dans les Alpes reste actuellement prématurée. Cela n'a rien d'étonnant compte tenu de la multiplicité des conditions rencontrées en milieu de montagne.

Heureusement quelques études récentes ou en cours commencent à apporter des précisions. Attardons nous sur le statut de deux espèces, celui du renne (*Rangifer tarandus*) et celui de l'ours des cavernes (*Ursus spelaeus*).

2.2. Le renne

Le Projet Collectif de Recherche en cours, " La fin du Paléolithique supérieur dans les Alpes du Nord françaises et le Jura méridional " (Responsable G. Pion), a déjà permis de préciser la position chronologique du renne à la fin du Tardiglaciaire (BRIDAULT *et al.*, 2000). Un corpus de vingt-six dates C.14-AMS sur ossements de renne permet de constater la disparition de *Rangifer tarandus* des Alpes du Nord françaises vers 12 000 BP, avant l'Alleröd puis son remplacement par *Cervus elaphus* dans la faune chassée. Sa disparition plus tardive dans le Bassin Parisien au Tureau des Gardes (11 560 ± 100 BP) (BRIDAULT, 1996), à Marsangy (11 600 ± 200 BP) (SCHMIDER, 1992), en Belgique (Remonchamp) et dans l'Ahrensburgien de Rhénanie du Nord et de Westphalie, traduit un reflux des populations de rennes vers le Nord.

Qu'en est-il de la relation à l'altitude ? J'ai mis en rapport les dates C 14 (BRIDAULT *et al.*, 2000) et l'altitude des sites dans la figure 6. Les quatre sites : La Passagère à Meaudre, 1100 m (Isère), la grotte Colomb à Méaudre, 1100 m (Isère), La Chênélaz c.2 900 m à Hostiaz (Ain), Bange G, 700 m à Allève (Haute-Savoie) correspondent aux sites les plus élevés en altitude, mais aussi à la période ultime 12 500 – 12 000 BP de la présence du renne. L'espèce est également présente à la même période dans les sites d'altitude moyenne (200 à 600 m).

Faut-il voir dans cette constatation une montée du renne en altitude au cours de l'amélioration climatique de Bölling ou une adaptation du comportement des chasseurs-cueilleurs de la fin du Paléolithique supérieur pouvant désormais suivre les troupeaux en altitude au cours de leur migration saisonnière. Le nombre assez faible des données incite à la prudence, mais on sait au moins que des hommes ont chassé le renne de plus en plus haut en altitude au cours du Tardiglaciaire. Il me semble possible d'admettre sur cette base une double dynamique des populations de *Rangifer tarandus* à cette époque de changements climati-

ques rapides; d'une part les troupeaux de plaine refluent vers le Nord mais laissent en cours de repli des populations relictuelles, en particulier dans les Alpes où la montée en altitude (au moins à la bonne saison) permet de compenser le réchauffement climatique. Ces populations ont fini par disparaître sur place, essentiellement pour des raisons climatiques avec peut-être une accélération du processus à cause de la pression de chasse, mais cela reste à démontrer.

2.3. *L'ours des cavernes*

Le statut de l'ours des cavernes (*Ursus spelaeus*) par contre est loin d'être aussi documenté. Le programme "Les Ours et l'Homme dans les Alpes" (Responsable A. Argant) de notre laboratoire commence à regrouper les données (recensement des sites à ours des Alpes françaises et leurs marges) et à constituer le cadre chronologique, paléoenvironnemental et climatique rigoureux indispensable.

La disparition d'*Ursus spelaeus* de l'arc alpin ne s'est pas faite de façon synchrone et pour l'instant il est difficile de dater la disparition des derniers représentants de l'espèce dans les Alpes françaises. Elle est certainement présente au Trou du Glaz en Chartreuse (fouilles H. de Cock), couche 2, à $24\,300 \pm 600$ BP (Ly.3315) (LOLLIOT, 2001).

Plusieurs indices laissent cependant penser que l'ours des cavernes pourrait encore exister à la fin du Tardiglaciaire dans les marges immédiates des Massifs Alpains. R. DESBROSSE (1968, 1976) a découvert dans la grotte des Romains (Virignin, Ain) en bordure du Rhône dans le défilé de Pierre-Châtel (altitude 278 m), au sommet de la couche III (au contact de la couche IIb), une canine cassée, une molaire très usée et trois phalanges en connexion appartenant à *Ursus spelaeus*. La faune de cette couche III (dominée par *Rangifer tarandus*) apparaît abondante et très bien conservée. Les éléments de datation concordent : $12\,980 \pm 240$ BP (Ly.356) (DESBROSSE, 1968) et plus récemment, sur du renne, $12\,690 \pm 60$ BP (Ly.642/GrA.9709) (PION, 2000).

L'ours des cavernes est également signalé dans la liste de faune de la grotte de la Raillarde (Sault-Brénaz, Ain), fouilles I. Margerand, au bord du Rhône également (altitude 240 m) mais considérée, peut-être un peu trop rapidement, comme espèce intrusive (BRIDAULT *et al.*, 2000). La date, sur des restes de renne, est de $12\,180 \pm 80$ BP (Ly.707/OxA.8162) (PION, 2000).

Cette présence tardive d'*Ursus spelaeus* devra évidemment être contrôlée (ADN mitochondrial pour écarter *Ursus arctos*, datation C14-AMS sur les restes d'ours eux-mêmes) mais elle n'a rien d'impossible. Rappelons la présence nette de l'ours des cavernes dans les niveaux magdaléniens (couche 1) de la grotte d'Arlay (Jura), altitude 225 m, datés de $15\,320 \pm 370$ BP

(Ly.497) et $15\,770 \pm 390$ BP (Ly.559) (COMBIER & VUILLEMEY, 1976) et éloignés seulement d'une centaine de kilomètres au nord.

L'ours des cavernes (*U. deningeri-spelaesus*) est connu dans les Alpes au moins depuis le Pléistocène moyen (grotte de Marignat à Presles, Isère, 1060 m, CAILLAT, 1983). Il persiste, à mon avis, jusqu'à la fin du Tardiglaciaire dans les Alpes du Nord et leurs marges, avant de s'éteindre et de laisser la place au seul *Ursus arctos*. Sa disparition dans les Alpes du Sud semble plus précoce. La dynamique des populations reste encore à établir. Les Alpes ont servi probablement de refuge pour les dernières populations, un peu comme les montagnes actuelles pour les derniers ours bruns mais sous la pression anthropique cette fois, et peut-être de barrière limitant leur progression et isolant les populations occidentales et nordiques de celles du sud ou de l'est. Toute réponse définitive me semble prématurée, cependant quelques éléments de réponse, à prendre avec la prudence nécessaire car il s'agit d'une première étude et des incertitudes demeurent, semblent confirmer le rôle de barrière de l'arc alpin. L'analyse de l'ADN mitochondrial fossile de populations d'*Ursus spelaeus* (9 grottes européennes, 34 échantillons) tend à montrer très peu de différences génétiques entre les ours de Belgique, de France et d'Espagne alors qu'elles augmentent quand on compare avec des populations de Bavière ou d'Europe de l'Est (8 grottes, 35 échantillons) (ORLANDO *et al.*, 2001). Un deuxième apport de l'étude est de montrer l'augmentation de la diversité génétique d'une population lors des épisodes climatiques chauds. Ce premier éclairage suggère une progression des populations d'ours des cavernes des marges vers l'intérieur des Massifs Alpains. On rencontre des vestiges paléontologiques dans des cavernes jusqu'à des altitudes élevées ; 1700 m à la Balme à Collomb (Entremont-le-Vieux, Savoie, fouilles M. Philippe) et même jusqu'à 2775 m aux Conturines (Dolomites italiennes) (RABEDER, 1990) mais dans les deux cas lors d'améliorations climatiques tempérées aussi chaudes, voire même plus chaudes que l'actuel comme le montre la palynologie. En période glaciaire le retrait de l'espèce des zones d'altitude apparaît probable, suivi d'une remontée lors des améliorations du climat. Là aussi la prudence s'impose car la complexité, déjà soulignée, des systèmes de montagne rend nécessaire la multiplication des données avant de tirer des conclusions plus sûres. Les ours par exemple effectuent de longs déplacements au moment de l'hivernage pour trouver le lieu favorable et c'est la géologie et le relief qui déterminent la position des grottes accessibles.

3. CONCLUSION

L'arc alpin permet de vérifier une nouvelle fois, mais peut-être encore plus nettement qu'ailleurs en

Sites alpins	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	
Faune	Draye Blanche	Prélétang - entrée	Baré d'Onion	Balme à Collomb	St Thibaud JP2 c.4	Les Douattes c.5	La Fru I, c.3	Grotte des Romains	Pierre-Châtel	Abri Gay	St-Thibaud JP1 c.6b	La Raillarde	Aulp du Seuil US c2	Holocène
* CARNIVORES														
<i>Canis lupus</i>	●		●					●						●
<i>Vulpes vulpes</i>	○	●	●					●						●
<i>Alopex lagopus</i>				●										
<i>Ursus spelaeus</i>		●	●					●						
<i>Ursus arctos</i>		●							●		●			●
<i>Gulo gulo</i>								●						
<i>Meles meles</i>					●			●						●
<i>Martes martes</i>	●		●		○			●						●
<i>Mustela erminea</i>	●													●
<i>Putorius putorius</i>	○													●
<i>Putorius eversmanni</i>		●												●
<i>Panthera spelaea</i>			●											
<i>Panthera pardus</i>			●											
<i>Lynx lynx</i>														●
<i>Felis silvestris</i>	●													●
* NON CARNIVORES														
<i>Sus scrofa</i>		●			●	●		●		●				●
<i>Cervus elaphus</i>	○	●			●	●		●		●				●
<i>Caprolus capreolus</i>	○	●			●	●		●		●				●
<i>Alces alces</i>				○	○	●		●		●				●
<i>Rangifer tarandus</i>				●	●	●		●		●				●
<i>Bison priscus</i>	●	●												
<i>Bos indét.</i>														
<i>Capra ibex</i>		●	●		○	●		●		●				●
<i>Rupicapra rupicapra</i>	●	●			○	●		●		●				●
<i>Equus caballus</i>					●			●		●				
<i>Mammuthus primigenius</i>								○						
<i>Marmota marmota</i>	●	●	●			●		●		●				●
<i>Castor fiber</i>														●
<i>Lepus europaeus</i>														●
<i>Lepus timidus</i>														●
<i>Lepus sp.</i>														●

Tabl. 1 - Spectres fauniques de quelques sites des Alpes du nord par ordre chronologique. D'après SPAHNI & RIGASSI, 1951 ; ARGANT, 1995 ; BINTZ, 1999 ; CAILLAT, 1999 ; BRIDAULT & CHAIX, 1999 ; PION dir., 2000 ; BRIDAULT *et al.*, 2000 ; TILLET, 2001.

1 Présence O Absence mais existe dans la couche chronologiquement la plus proche c = couche

- 1- Draye Blanche, c.2 (La Chapelle-en-Vercors, Drôme), 1200 m, fouilles B. Caillat, faune B. Caillat, 47500 ± 2600 BP, piège naturel.
- 2- Prélétang – entrée (Presles, Isère), 1267 m, fouilles T.Tillet, faune A.Argant, C.Griggo, 46 200 ± 1500 BP (OxA.10 260/Ly.1382), Moustérien, halte temporaire de chasse.
- 3- Baré d'Onion (St. Jeoire-en-Faucigny, Haute-Savoie), 1190 m, fouilles J.C. Spahni et D. Rigassi, faune J.C. Spahni, L. Chaix, A. Argant, 38470 ± 810 BP (ETH Zürich.4532) sur phalange de bouquetin, Moustérien.
- 4- Balme à Collomb (Entremont-le-Vieux, Savoie), 1700 m, fouilles M. Philippe, faune A.Argant, R. Ballesio, S. Lolliot, R. Perego, J. Weber, 33 000 environ par biochronologie (Argant, 1995), grotte à hibernation, sans intervention humaine.
- 5- St. Thibaud-de-Couz, JP2, c.4 (St. Thibaud-de-Couz, Savoie), 500 m, fouilles P. Bintz, faune P. Lequatre, 13 105 ± 75 BP (Ly.711/OxA.8032) sur renne, Magdalénien.
- 6- Les Douattes, c.5 (Musièges, Haute-Savoie), 370 m, fouilles G. Pion, faune L. Chaix, pas de date C14 mais plus récent que c.6-7 : 12 680 ± 60 BP (Ly.647/GrA.9725) sur renne, Magdalénien final, Azilien ?
- 7- La Fru, aire I, c.3 (St. Christophe, Savoie), 570 m, fouilles G. Pion, faune B. Caillat et H. Martin, 3 dates de 11 820 ± 230 à 11 740 ± 110 BP, Magdalénien final, Azilien ancien.
- 8- Grotte des Romains, c.III (Virignin, Ain), 278 m, fouilles R. Desbrosse, faune A. Bridault, 12 980 ± 240 BP (Ly.356) et 12 690 ± 60 BP (Ly.642/GrA.9709) sur du renne, Magdalénien.
- 9- Abri Gay (Poncin, Ain), 260 m, fouilles R. Desbrosse, faune A. Bridault, 12 980 ± 70 BP (GrA.9720/Ly.639) pour le Magdalénien et 12 160 ± 60 BP (GrA.9705/Ly.640) pour l'Azilien sur renne.
- 10- St. Thibaud-de-Couz, JP1, c.6b (St. Thibaud-de-Couz, Savoie), 500 m, fouilles P. Bintz, faune P. Lequatre, 10750 ± 300 BP, Azilien.
- 11- La Raillarde (Sault-Brénaz, Ain), 240 m, fouilles I. Margerand, faune M. Patou, A. Bridault, 12 180 ± 80 BP (Ly.707/OxA.8162) sur renne, Magdalénien final, Azilien ?
- 12- Aulp du Seuil, US c.2 (St. Bernard du Touvet, Isère), 1700 m, fouilles P. Bintz, faune L. Chaix, 8 740 ± 60 BP (GrA.10 185/Ly.692), Mésolithique moyen.
- 13- Holocène : synthèse de plusieurs sites et actuel.

raison des particularités du milieu, le décalage entre les variations globales à l'échelle planétaire et les effets régionaux, locaux même en certains cas, des variations climatiques sur la flore et sur la faune. En cela

les Alpes constituent un formidable potentiel d'archives, lieu privilégié pour l'étude – difficile certes – des mécanismes régissant l'impact des variations climatiques sur la biosphère.

RÉSUMÉ – A la dernière avancée maximum des glaciers alpins (env. 18-20 ka BP, peut-être plus tôt ?), succède une phase de réchauffement permettant d'abord le développement des steppes, puis l'installation progressive d'un couvert forestier qui atteint son optimum à l'Holocène. Mais, en fonction de l'altitude, de l'exposition et du relief, cette évolution n'est pas synchronisée à travers l'ensemble des Alpes. Ceci explique la réponse de la faune au réchauffement climatique et les difficultés rencontrées pour établir une synthèse, d'autant plus que les faunes chassées que l'on étudie correspondent à un rayon d'action des hommes préhistoriques de l'ordre d'une journée de marche. De nouvelles données permettent cependant d'approcher la dynamique des populations pour deux espèces, le renne et l'ours des cavernes au Tardiglaciaire.

REFERENCES

- AMMAN B., 1993 - Flore et végétation au Paléolithique et au Mésolithique en Suisse. In: Le Tensorer J-M. (dir.), SPM I, La Suisse du Paléolithique à l'aube du Moyen Age, I : Paléolithique et Mésolithique, Bâle, *Edit. de la Société suisse de Préhistoire et d'Archéologie*: 66-84.
- ARGANT A., 1995 - Un essai de biochronologie à partir de l'évolution dentaire de l'ours des cavernes. Datation du site de la Balme à Collomb (Entremont-le-Vieux, Savoie, France). *Quaternaire*, 6, (3-4): 139-149.
- ARGANT A. & ARGANT J., 1990 - Analyse palynologique : Pluvis 1 et Pluvis 2 (p.17-22). Pluvis4 (p.31-36). In: Borel J-L, Bravard J-P. & Montjuvent G. Pluvis, lac disparu : du retrait glaciaire à l'aménagement hydroélectrique. *Rev. Paléobio. Genève*, Vol.spécial n°4: 101.
- ARGANT J. & ARGANT A., 2000 - Mise en évidence de l'occupation ancienne d'un site d'altitude : analyse pollinique du lac du Lauzon (Drôme). *Géologie Alpine*, Mém. H.S., n°31: 61-71.
- BEAULIEU (de) J-L., 1977 - Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. *Thèse Université Aix-Marseille III*, A.O. 12669: 358 + diag. & fig.
- BEAULIEU (de) J-L., RICHARD H., CLERC J. & RUFFALDI P., 1994 - History of vegetation, climate and human action in the french Alps and the jura over the last 15,000 years. *Dissertationes botanicae*, 234: 253-275.
- BÉGEOT C., 2000 - Histoire de la végétation et du climat au cours du Tardiglaciaire et du début de l'Holocène sur le massif jurassien central à partir de l'analyse des pollens et des macrorestes végétaux. *Thèse*, Université de Franche-Comté: 193.
- BINTZ P. & al., 1974 - Les grottes Jean-Pierre 1 et 2 à Saint-Thibaud-de-Couz (Savoie). 1^{ère} partie : paléoenvironnement et cultures du tardiglaciaire à l'Holocène dans les Alpes du Nord. *Gallia Préhistoire*, t.36: 193-196.
- BRIDAULT A., 1996 - Le problème de l'exploitation du gibier au Tureau des Gardes (Marolle-sur-Seine, Seine-et-Marne). *Cahiers archéologiques de Bourgogne*, 6: 141-151.
- BRIDAULT A. & CHAIX L., 1999 - Contribution de l'archéozoologie à la caractérisation des modalités d'occupation des sites alpins et jurassiens, de l'Epipaléolithique au Néolithique. In L'Europe des derniers chasseurs, 5e Colloque international UISPP, 18-23 septembre 1995: 547-558.
- BRIDAULT A., CHAIX L., OBERLIN C., THIÉBAULT S. & ARGANT J., 2000 - Position chronologique du renne (*Rangifer tarandus* L.) à la fin du Tardiglaciaire dans les Alpes du Nord françaises et le Jura méridional. Actes de la Table Ronde de Chambéry, *Mém. XXVIII de la Société Préhistorique française*, Paris: 47-57.
- BUI-THI-MAI, GIRARD M., BINTZ P. & VITAL J., 1987 - Végétation, variations climatiques et évolution culturelle du Tardiglaciaire à l'Holocène à Choranche (Vercors, Isère). *Revue de Paléobiologie*, Genève, VI, n°2: 411-431.
- BURGA C.A. & PERRET R., 1998 - Vegetation und klima der Schweiz seit dem jüngeren Eiszeitalter. Ott Verlag + Druck AG, Thun: 805.
- CAILLAT B., 1983 - Les ours et les principaux Mammifères du Quaternaire alpin français. Actes du VIIème Colloque national de Mammalogie (Grenoble, 15-16 octobre 1983), *MHNG*: 4.
- BINTZ P., ARGANT J., CHAIX L., PELLETIER D. & THIÉBAULT S., 1999 - L'Aulp-du-Seuil, un site d'altitude du Mésolithique et du Néolithique ancien (Saint-Bernard-du-Touvet, Isère) : études préliminaires. In: L'Europe des derniers chasseurs, 5e Colloque international UISPP, 18-23 septembre 1995: 611-616.
- CAILLAT B., 1999 - Faune du Tardiglaciaire de la Draye-Blanche (La Chapelle-en-Vercors, Drôme, France). In: L'Europe des derniers chasseurs, 5e Colloque international UISPP, 18-23 septembre 1995: 563-567.
- CLERC J., 1985 - Première contribution à l'étude de la végétation tardiglaciaire et holocène du Piémont Dauphinois. *Documents de cartographie écologique*, Vol. XXVIII, Grenoble: 65-83.
- CLERC J., 1988 - Recherches pollenanalytiques sur la paléoécologie tardiglaciaire et holocène du Bas-

- Dauphiné. Thèse Université Aix-Marseille: 179.
- COMBIER J. & VUILLEMEY M., 1976 – La grotte d'Arlay. Livret-guide A.8, 9^{ème} Congrès UISPP, Nice: 74-81.
- COÛTEAUX M., 1983 – Fluctuations glaciaires de la fin du Würm dans les Alpes françaises, établies par des analyses polliniques. *Boreas*, vol.12, n°1: 35-36.
- DAVID F., 1993 - Evolutions de la limite supérieure des arbres dans les Alpes françaises du Nord depuis la fin des temps glaciaires. *Thèse Université Aix-Marseille III*.
- DESBROSSE R., 1968 – Le gisement magdalénien de la grotte des Romains (Virignin, Ain). *C-R. Assoc. région. de Paléontologie et de Préhistoire*, Muséum d'Histoire naturelle de Lyon: 39-40.
- DESBROSSE R., 1976 – Les civilisations du Paléolithique supérieur dans le Jura méridional et dans les Alpes du Nord. *La Préhistoire française I, 2, CNRS édit.*, Paris: 1196-1213.
- EICHER U., SIEGENTHALER U., WEGMÜLLER S., 1981- Pollen and Oxygen Isotope Analyses on Late- and Post-Glacial Sediments of the tourbière de Chirens (Dauphiné, France). *Quaternary Research*, 15, Academic Press: 160-170.
- FAUQUETTE S., 1995 – Etude paléoécologique (pollen et macrorestes) d'un site du Briançonnais : le lac de Cristol (Hautes-Alpes, France). *Palynosciences*, 3: 51-68.
- GAILLARD M.-J., 1984 - Etude palynologique de l'évolution tardi- et post-glaciaire de la végétation du Moyen Pays Romand (Suisse). *Dissertationes Botanicae*, 77, J. Cramer édit., Vaduz: 322.
- GIRARD M., BUI-THI-MAI & BINTZ P., 1988 – Le sondage des Terreaux, Saint-Thibaud-de-Couz – 73. In: Livret-guide Excursion AFEQ, Chambéry, 12-15 mai 1988, Quaternaire et Préhistoire de l'avant-pays alpin du Nord: 45-48.
- GUIOT J., BEAULIEU (DE) J.-L., CHEDDADI R., DAVID, F., PONEL P. & REILLE M., 1993 – The climate in Western Europe during the last Glacial/interglacial cycle driven from pollen and insect remains. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 103, Elsevier Science Publishers B. V., Amsterdam: 73-93.
- GUITER F., ANDRIEU-PONEL V., BEAULIEU (DE) J.-L., VANNIÈRE B., BOSSUET G., TRIGANON A., BLAVOUX B. & NICLOUD G., 2001– Etudes pollen-analytiques de tourbières dans le bassin Lémanique (Evian, France) : évolution des paléoenvironnements depuis le dernier retrait glaciaire. *Vol. des résumés du XVIIème Symposium APLF*, Arles, 24-26 septembre 2001: 47.
- LOLLIOT S., 2001 – Etude paléontologique et taphonomique d'une grotte à ours de cavernes : le Trou du Glaz (Chartreuse, Isère). *Mémoire de DEA*, UMR 6636, Université de Provence, Aix-en-Provence: 73.
- MOSCARIELLO A., RAVAZZI C., BRAUER A., MANGILI C., CHIESA S., ROSSI S., BEAULIEU (DE) J.-L. & REILLE M., 2000 - A long lacustrine record from the Piánico-Sèllere basin (Middle-late Pleistocene, Northern Italy). *Quaternary International* 73/74: 47-68.
- ORLANDO L., LEONARD J.-A., ARGANT A., PATOU-MATHIS M. & HÄNNI C., soumis – Population genetics of cave-bears (*Ursus spelaeus*) through space and time : a tale of ancient DNA.
- OZENDA P., 1994 - Végétation du continent européen. *Delachaux et Niestlé édit.*, Lausanne: 271.
- PION G. dir., 2000 – Le Paléolithique supérieur récent : nouvelles données sur le peuplement et l'environnement. Actes de la Table Ronde de Chambéry, *Mém. XXVIII de la Société Préhistorique française*, Paris: 290.
- RABEDER G., 1991 – Die Höhlenbären der Conturines. Verlag. Athesia, Bozen: 124.
- REILLE M., 1990 – Leçons de palynologie et d'analyse pollinique. *CNRS Edit.*, Paris: 206.
- RICHARD H. & BÉGEOT C., 2000 – Le Tardiglaciaire du Massif jurassien : bilan et perspectives de recherches. *Quaternaire*, 11, (2): 145-154.
- RUFFALDI P., 1991 – Première contribution à l'étude de la végétation tardiglaciaire et holocène du Bugey : l'exemple de la tourbière de Cerin (Ain, France). *Revue de Paléobiologie*, Genève, vol.10: 137-149.
- SCHMIDER B. dir., 1992 – Marsangy. Un campement des derniers chasseurs magdaléniens sur les bords de l'Yonne, *ERAUL*, Liège, 55: 275.
- SCHOENEICH P., 1998 – Corrélation du dernier maximum glaciaire et de la déglaciation alpine avec l'enregistrement isotopique du Groenland. *Quaternaire*, 9, (3): 203-215.
- SPAHLI J.-C. & RIGASSI D., 1951 – Les grottes d'Onnion par Saint-Jeoire-de-Faucigny. Premières stations moustériennes de la Haute-Savoie. *Revue Savoisiennne*, Chambéry: 127-187.
- TILLET T., 2001 – Les Alpes et le Jura. *Quaternaire et Préhistoire ancienne. Ed. Scientif. G.B.*, Paris: 257.