

# Extinction des mammouths et changement climatique

---

Le mammouth est un animal emblématique de la préhistoire [références 1 et 2]. Le fait qu'il ait vécu avec l'homme, et que l'on en trouve encore des carcasses avec leur chair et leur peau velue conservés dans les terres gelées de Sibérie le rend proche de nous. Mais sa disparition, survenue il y a quelque 10 000 ans, même si certains ont subsisté jusqu'à il y a 3700 ans dans l'île sibérienne de Wrangel, a été accompagnée de bien d'autres extinctions d'espèces dans l'Ancien et le Nouveau monde. D'autres épisodes de disparitions d'espèces, certaines de bien plus grande ampleur, ont jalonné l'histoire de la vie sur Terre, et il n'est pas inutile d'en mesurer l'importance avant de voir ce que les disparitions du mammouth et d'autres grands vertébrés peuvent nous enseigner en fait d'extinctions et de leurs rapports avec les changements climatiques.

## *Les « crises » du vivant*

La longue histoire de la vie sur Terre commence il y a plus de trois milliards d'années. A partir de molécules carbonées, dont l'origine est encore conjecturale, elle a, de complication en complication, peuplé la planète. Mais cette histoire ne s'est pas faite sans péripéties. On en juge d'après les restes fossiles des espèces disparues, témoignages il est vrai imparfaits, mais qui permettent cependant de recueillir des données généralement utilisables, même si elles sont loin d'être statistiquement représentatives. On constate que, au cours du temps, les espèces se sont multipliées et différenciées, occupant peu à peu les espaces disponibles,

dans la mer d'abord, sur les terres et dans les airs ensuite. Mais il apparaît que, à certains moments, en un temps très court géologiquement parlant, des quantités d'espèces ont disparu [3]. Pour ces moments, on a parlé de crises biologiques.

Il est difficile de donner leur nombre car il dépend de la définition même de cette notion, mais on s'accorde pour en retenir 5 principales (figure 1). La plus ancienne se situe il y a 445 millions d'années, à la fin de l'Ordovicien, où environ 50 % des genres d'animaux marins s'éteignent, dont ce qu'il restait des Trilobites développés dès le Cambrien, divers brachiopodes ou coraux primitifs, et les Graptolithes. Il y a 360 millions d'années, à la fin du Dévonien, une crise importante voit disparaître 40 % des genres marins dont des groupes entiers de coraux et d'éponges. Il y a 250 millions d'années, à la fin du Permien, se produit la crise que l'on s'accorde à trouver la plus grave jamais enregistrée. Elle a justifié d'y placer la limite des ères Primaire (ou Paléozoïque) et Secondaire (ou Mésozoïque). Presque la moitié des espèces connues disparaissent. Il y a 200

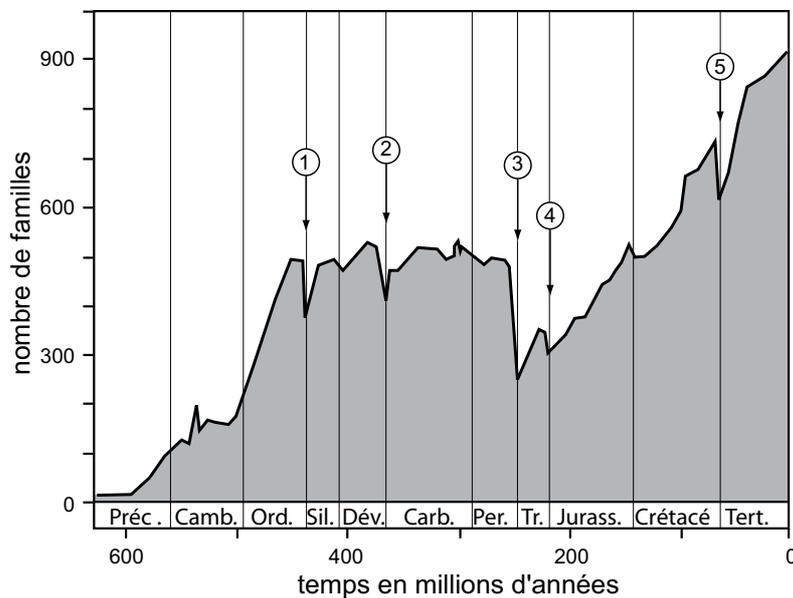


Figure 1. Evolution et crises de la biodiversité.

La courbe montre le nombre total de familles fossiles marines recensées pour chaque moment de l'histoire géologique. Les chiffres 1 à 5 indiquent les principales périodes de disparition de faunes. (D'après [3]).

millions d'années, à la fin du Trias, d'autres disparitions se produisent, mais l'une des crises les plus connues est celle qui s'est produite, il y a 65 millions d'années, à la limite Crétacé-Tertiaire. Elle a vu disparaître la majeure partie des grands reptiles, les ammonites et beaucoup d'unicellulaires marins.

Les causes de ces crises sont loin d'être claires. Une difficulté qui pèse sur leur compréhension est la faible précision des datations géologiques. Pour les périodes reculées où se sont produits ces événements, il est, sauf exception, impossible de préciser une datation à moins de quelques centaines de milliers d'années. Il est cependant évident que si des milliers d'espèces disparaissent en quelques jours, quelques mois ou 500 000 ans, les causes de ces disparitions ne peuvent être les mêmes. L'une de ces crises, celle qui a eu lieu à la fin du Crétacé, a cependant reçu des explications qui méritent l'attention. C'est justement en cherchant à en évaluer la durée que L. et W. Alvarez ['] ont suggéré cette explication. En effet, à la limite Crétacé-Tertiaire, ils ont étudié, dans la région de Gubbio (Italie), une couche d'argile intercalée dans une série d'alternances marno-calcaires qui, en quelque sorte, marque cette crise biologique. Pour en évaluer la durée, ils ont imaginé d'y doser l'iridium, élément très rare dans les sédiments, mais commun dans l'apport de la pluie micrométéoritique que la Terre reçoit constamment. Diviser la quantité d'iridium dosée dans le sédiment par ce que l'on sait de l'apport micrométéoritique par unité de temps devait donner la durée du dépôt. Les résultats ont été tout à fait inattendus. Les concentrations en iridium étaient si importantes qu'elles ont amené ces chercheurs à conclure qu'elles ne pouvaient trouver leur origine que dans la chute sur terre d'une météorite de quelque 10 km de diamètre. Ces résultats ont été confirmés par de nombreuses analyses faites dans des sédiments de la limite Crétacé-Tertiaire dans diverses régions du globe et par la découverte à Chixculub, près de Mérida (Mexique), d'un cratère d'impact pouvant être attribué à la chute de cette météorite.

On a donc bien évidemment rendu cette chute responsable de la crise biologique de la fin du Crétacé. Mais il est clair que ses effets directs sont insuffisants pour expliquer ces disparitions sur tout le globe. Certes, elle a dû provoquer une importante onde de choc, des quantités de débris ont dû être projetés dans les airs, retombant en un gigantesque feu d'artifice entraînant d'immenses incendies, un tsunami majeur a dû balayer

les côtes atlantiques, mais ces phénomènes seraient restés locaux. En revanche, les plus fines poussières, projetées jusque dans la stratosphère, on pu y rester en suspension durant des mois, obscurcissant le ciel suffisamment pour que toute photosynthèse soit impossible pendant une longue période. Coupées à leur base végétale, les chaînes alimentaires auraient vu leur fonctionnement stoppé, ce qui aurait rendu impossible la survie de très nombreux organismes, et cela sur la terre entière. C'est du moins, à grands traits, l'explication que l'on peut donner dans le cadre de cette façon d'envisager la crise de la fin du Crétacé.

On a cherché à savoir si le même type d'explication pouvait s'appliquer aux quatre grandes autres disparitions de faune. Malgré les efforts, il ne semble pas que ce soit le cas et ce n'est donc que pour la fin du Crétacé que l'on peut aujourd'hui invoquer une catastrophe venue d'ailleurs.

Mais d'autres explications ont été proposées pour expliquer ces disparitions parmi lesquelles la plus invoquée aujourd'hui est celle faisant appel au volcanisme [5]. Elle a été particulièrement développée en ce qui concerne, justement, le passage Crétacé-Tertiaire. En effet, on a depuis longtemps constaté que, vers cette limite, de très importantes éruptions volcaniques avaient émis des laves basaltiques très peu visqueuses ayant recouvert une partie importante de l'Inde péninsulaire. Elles ont donné les paysages des Ghâts occidentaux, aux reliefs montrant de gigantesques escaliers désignés, dans le vocabulaire géographique, sous le nom de trapps, terme qui veut dire escaliers, en suédois, ce qui est aussi la signification du terme ghâts pour les indiens.

Sans que l'on puisse dater ces éruptions avec une extrême précision, on a pu cependant montrer qu'elles ne se sont pas étendues dans le temps sur des millions d'années. En fait elles peuvent être regroupées en trois périodes d'activité majeures, une vers 67,5 millions d'années et les deux autres vers 65 millions d'années, c'est-à-dire juste à la limite Crétacé-Tertiaire. Les coulées sont séparées par une période de repos, ce qui fait que la durée cumulée des éruptions n'est guère que de quelques centaines ou milliers d'années. Ainsi, les gaz émis pendant ces éruptions auraient été relativement concentrés. Cette concentration, notamment en SO<sub>2</sub>, qui se transforme en SO<sub>4</sub>H<sub>2</sub> au contact des gouttelettes d'eau atmosphériques, aurait été suffisante pour s'opposer à l'entrée d'une proportion importante du rayonnement solaire, entraînant ainsi un refroidissement intense

et prolongé. C'est ce phénomène qui, pour les partisans de cette hypothèse, aurait été à l'origine de la disparition des espèces constatée pendant cette période, largement plus longue, cependant, que celle invoquée pour l'explication météoritique.

Ainsi, concernant ces disparitions, on a l'embarras d'avoir deux explications pour interpréter un même phénomène. Cependant, on notera qu'elles invoquent toutes deux des modifications climatiques. Ajoutons qu'elles ne s'excluent pas, même si la probabilité composée des événements en question ne semble pas bien grande. Par ailleurs, si, comme on l'a vu, l'explication cométaire ne semble s'appliquer avec vraisemblance que pour la fin du Crétacé, celle invoquant un volcanisme basaltique semble pouvoir s'appliquer à bien d'autres cas. En effet, on a montré [5] que des éruptions volcanique du type trapp, dont les coulées s'observent en différents points du globe, étaient contemporaines de beaucoup d'épisodes de disparitions importantes de faunes, et pouvaient donc en être la cause.

On est donc muni de quelques pistes qui permettent de jeter des lueurs sur les disparitions en nombre plus ou moins grand de faunes. Mais nous sommes encore loin de comprendre leurs mécanismes. Trop d'inconnues pèsent encore sur eux. L'une, nous l'avons dit, est la durée de ces phénomènes, impossible à préciser pour ces périodes reculées. D'autres sont l'absence de témoignages précis sur les modifications des milieux engendrés par ces phénomènes, somme toute climatiques.

Des périodes plus récentes fourniraient sans doute davantage de détails, au demeurant mieux situés chronologiquement. Cependant, on n'a pas d'exemple de crise biologique de grande importance dans un passé récent et, si l'on veut malgré tout trouver quelques enseignements sur des disparitions d'espèces, on doit se référer à celles qui sont intervenues à la fin du Pléistocène, au moment où la dernière période glaciaire fait place au réchauffement holocène, il y a quelque 10 000 ans. Aux environs de cette date, en effet, on constate la disparition de plusieurs grandes espèces, dont le mammouth est la plus populaire, et de la migration de quelques autres. C'est ce phénomène que nous allons examiner, en nous appliquant spécialement à la situation en Eurasie.

## *Climats et paysages du dernier maximum glaciaire*

Après le Trias, c'est-à-dire depuis 250 millions d'année, la Terre a connu, dans l'ensemble, un climat plutôt chaud, coupé de quelques refroidissements modérés. Vers 50 millions d'années, ce climat s'est progressivement refroidi. Vers 35 millions d'années, des glaciers ont commencé à se former sur le continent antarctique qui en a été progressivement recouvert. L'hémisphère nord, à son tour, 25 millions d'années plus tard, a vu des calottes glaciaires se former sur le bouclier canadien et en Scandinavie. Dès lors, on peut dire que la Terre était entrée dans une glaciation, ce qui caractérise la période Quaternaire dont on s'accorde aujourd'hui à fixer le début il y a 2,588 millions d'années.

Les études géochimiques des fossiles et des glaces ont montré que le climat du Quaternaire avait subi de très nombreuses oscillations au rythme principal d'environ 100 000 an contrôlé par des irrégularités de l'orbite terrestre. Dans le détail, ces oscillations diffèrent les unes des autres, mais on constate que les plus récentes montrent une évolution caractéristique (figure 2). Chaque cycle commence par un lent refroidissement coupé de

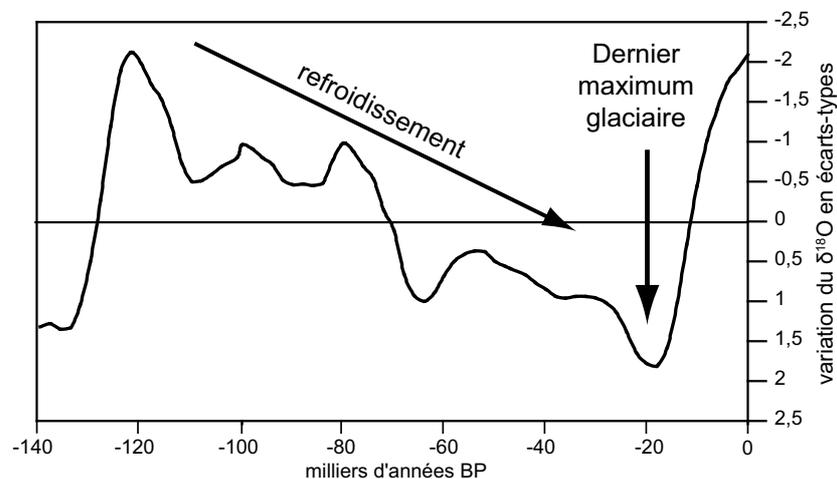


Figure 2. Le dernier cycle glaciaire.

Cette courbe des variations des isotopes de l'oxygène dans les coquilles de foraminifère marins donne une image des variations des quantités de glace stockées à la surface du globe pour le dernier cycle glaciaire. Après un brusque réchauffement, il y a à peu près 130 000 ans, correspondant à la fin de l'avant dernière glaciation, un refroidissement se produit qui culmine à il y a 18 000 ans en âge radiocarbone non corrigé (ce qui correspond à -21 000 ans en âge corrigé). Depuis, la température est remontée au niveau d'aujourd'hui.

quelques réchauffements mineurs. Il aboutit à un minimum de température corrélatif d'un maximum de volume de glaces stockées sur les continents. Une conséquence de ce stockage –c'est-à-dire de la capture sous forme de glace, d'eau en définitive soustraite aux océans – et la baisse du niveau de ces derniers d'une quantité qui peut atteindre, ou dépasser, 120 m. La déglaciation qui suit est beaucoup plus rapide que le refroidissement précédent et conduit à une remontée corrélative rapide du niveau des océans.

Ces modifications climatiques ne sont pas sans conséquences sur les paysages continentaux. De façon générale, on constate que les changements qui affectent ces paysages sont bien plus marqués en allant vers les pôles que dans les régions équatoriales. Cela reflète la répartition de l'intensité des variations climatiques, bien moins grandes près de l'équateur que près des pôles, ce qui est une conséquence de la variation de la durée des jours et des nuits selon les saisons, nulle à l'équateur, maximale aux pôles.

Le refroidissement du dernier maximum glaciaire, daté d'il y a 21 000 ans, s'est surtout traduit dans l'hémisphère nord par une extension des calottes glaciaires. Dans le Nord de l'Amérique, la calotte laurentienne s'est étendue vers le sud jusqu'à recouvrir ce qui est aujourd'hui New York. Les drainages hydrologiques en ont été largement modifiée : la glace barant les exutoires vers le nord, la voie du Mississippi a alors pris une part dominante dans l'évacuation des eaux pluviales. Sur le Vieux continent, la calotte glaciaire scandinave a recouvert Finlande, Suède et Norvège, débordant sur l'Allemagne, la Pologne et la Russie (figure 3 a).

Malgré des conditions particulièrement rudes, la Sibérie a été peu recouverte de glaces, les sources d'humidité atlantiques étant trop éloignées. L'abaissement du niveau des océans, de quelque 120 m par rapport à sa cote actuelle, a entraîné l'émersion de plateaux continentaux dans le monde entier. Cela a permis les communications entre beaucoup d'îles, comme les îles de la Sonde, où entre des continents comme entre l'Asie et l'Amérique : la Sibérie et l'Alaska étaient alors réunis par une vaste terre que l'on nomme la Béringie.

La répartition des biomes s'est ordonnée sur celle des climats régionaux, marquée notamment par la situation des glaciers. A partir des bords de ceux-ci, s'est largement étalée la toundra (figure 3, a).

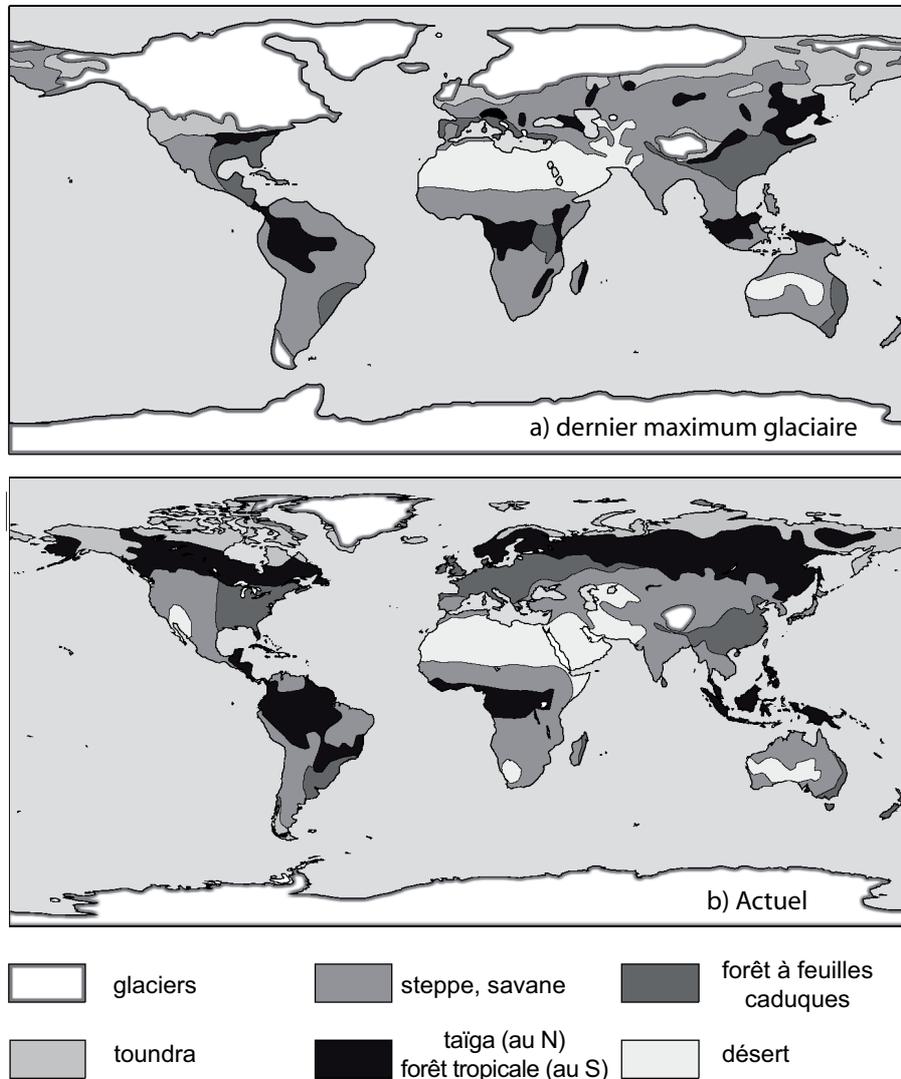


Figure 3. Répartition des glaces et des associations végétales (biomes) durant le dernier maximum glaciaire et actuellement.

- a) Répartition durant le maximum glaciaire, il y a 21 000 ans. On constate que des calottes glaciaires sont présentes dans l'hémisphère nord et que des steppes occupent de vastes surfaces sur le continent eurasiatiques où l'étendue des forêts est très réduite.
- b) Répartition actuelle (abstraction faite des défrichements anthropiques). Des calottes glaciaires de l'hémisphère nord, seule demeure celle du Groenland. Les forêts se sont largement étendues, notamment au détriment des steppes, lesquelles ont pratiquement disparu du nord du continent eurasiatique.

La toundra est un paysage surtout caractérisé par une végétation très basse donnant des étendues désolées. Y croissent, en proportions variables selon les régions, des lichens, des mousses, quelques herbes, de la bruyère et des buissons de bouleaux nains ou de saules. Bien souvent, ces plantes adoptent des allures en coussins ou en touffes basses et denses. Les conditions climatiques dans lesquelles la toundra se développe sont extrêmement rigoureuses et ne règnent actuellement que tout au nord des continents américain ou eurasiatique. La température est au dessous de 0°C pendant les 6 à 8 mois de l'année où l'ensoleillement est faible ou nul, avec des minimums mensuels pouvant atteindre -40°C lorsque c'est la nuit polaire. La saison de croissance des plantes est, par conséquent, courte, même si le mois le plus chaud peut atteindre une moyenne de l'ordre de 20°C. Les pluies (ou les neiges), surtout concentrées pendant les mois d'été, sont faibles : 100 mm à 250 mm par an. Cependant, comme l'évaporation est réduite, et le sol gelé, imperméable, l'eau se rassemble souvent dans les dépressions pour former une multitude de lacs ou d'étangs favorisant la croissance d'une végétation aquatique. Dans le détail, on peut distinguer des zones dans la toundra qui se différencient du Nord au Sud conformément à un gradient climatique en latitude. Du côté nord, dans les îles arctiques, on ne voit guère que des lichens et des mousses recouvrant les rochers que fracture le gel. Plus au sud, dans les plaines côtières où l'on rencontre aussi des sols polygonaux ou striés dont les structures sont dues au gel, poussent aussi, dans les dépressions humides, des laïches (ou carex) et des mousses (*Sphagnum*). Pour le reste, les arbustes sont d'autant plus développés que la partie superficielle du sol qui dégèle l'été est plus épaisse.

Les régions les moins recouvertes de végétation ont été soumises à une notable érosion éolienne, notamment du fait de vents catabatique (descendant des glaciers par gravité) parfois extrêmement violents. Les poussières ainsi arrachées au substratum se sont déposées à des distances parfois considérables en donnant des loess.

Au sud de ces régions de toundra régnaient des steppes, caractérisées par des associations végétales composées principalement de plantes herbacées. Il est à noter que ces associations peuvent se rencontrer sous des climats ayant des températures moyennes diverses élevées (18°C) ou basses (-5°C). Leur contrôle est essentiellement le fait des précipitations, toujours faibles (moins de 1000 mm par an) mais suffisantes (plus de

500 mm par an) pour ne pas laisser place à des déserts. Ainsi, il existe des steppes chaudes et des steppes froides. En Afrique, la steppe chaude peut passer progressivement, si les précipitations sont un peu plus importantes, à des savanes où des arbres viennent agrémenter le paysage. La steppe froide est aujourd'hui peu développée, mais elle l'était bien davantage lors de la dernière glaciation. Elle montrait aussi une plus grande diversité végétale, comportant, en abondance, des plantes nourrissantes, comme des graminées. Pour rendre compte de sa composition différente des steppes actuelles, le spécialiste de ces questions, R. Dale Guthrie [6], a proposé de l'appeler « steppe à mammoths », puisqu'elle servait d'espace vital à ce grand mammifère

On y trouvait en abondance des graminées comme la fétuque (*Festuca* spp.), le vulpin (*Alopecurus* spp.), la traîne (*Agrostis* spp.), le pâturin (*Poa* spp.). D'autres herbes s'y ajoutaient, comme la potentille (*Potentilla* spp.), la renoncule (*Ranunculus* spp.), l'armoise (*Artemisia* spp.) qui forme de petits buissons très parfumés puisque, dans ce genre, on trouve des espèces comme l'absinthe (*A. absinthus*), l'herbe à cent goûts (*A. vulgaris*), le génépi (*A. genepi*), l'estragon (*A. dracunculus*), etc. Ces assemblages herbacés, qui semblaient plaire aux mammoths, présentaient une grande variété et, au dire des spécialistes, avaient un fort pouvoir nutritif.

Cette steppe admettait quelques variations. Dans les parties humides croissaient des mousses (*Aulacomnium* spp., *Sphagnum* spp.) et des laïches (*Carex* spp.). Le long des rivages, quelques arbres dessinaient des rubans vert foncé : des saules (*Salix* spp.), des aulnes (*Alnus* spp.), des bouleaux (*Betula* spp.) des mélèzes (*Larix* spp.), des pins (*Pinus* spp.).

L'un des caractères essentiels de cette période glaciaire est donc l'extrême étendue de ces paysages de steppe, qui montraient aussi des transitions vers la toundra, ce que l'on nomme toundra-steppe. Ils occupaient pratiquement toute l'Eurasie depuis l'Espagne, à l'Est jusqu'à l'extrême est de la Sibérie. Si l'on ajoute que la Béringie, terre alors hors des eaux et reliant largement la Sibérie à l'Amérique du Nord, ainsi que l'Alaska, étaient aussi en partie couverts de steppe, on aura une idée de l'immense surface occupée alors par cette association végétale et que pouvaient parcourir sans entrave les troupeaux de grands herbivores de l'époque.

### *Les animaux de l'Eurasie au dernier maximum glaciaire*

Parmi les grands mammifères parcourant les grands espaces ouverts du dernier maximum glaciaire, tundra ou steppe, les mammouths jouèrent un rôle important. Originaires d'Afrique, ils sont venus se développer en Eurasie et en Amérique du Nord. Ils y ont évolué sous la forme de différentes espèces et y ont prospéré. Lors du dernier maximum glaciaire, leur dernier représentant eurasiatique, le mammouth laineux (*Mammuthus primigenius*), s'est largement répandu dans les vastes steppes qui s'étendaient de l'ouest de l'Europe jusqu'en Alaska, territoire alors relié à la Sibérie.

On a pu déterminer avec précision le régime alimentaire du mammouth, notamment en faisant l'inventaire des contenus d'estomacs ou d'intestins retrouvés très bien conservés dans le permafrost. Ce régime était presque uniquement composé des herbes de la steppe. Occasionnellement, il pouvait admettre quelques branches d'arbustes comme des bouleaux nains.

Avec le mammouth prospérait toute une population d'herbivores faisant aussi son profit des herbes de la steppe : rhinocéros laineux, bison des steppes, boeuf musqué, antilope saïga, cerf géant, rennes, élan, etc. Guettant ceux-ci, pouvaient alors se développer des prédateurs, lions, hyènes, ours, loups, gloutons, renards etc. Cela pour les plus visibles, les gros animaux qui ne peuvent passer inaperçus. Mais beaucoup d'autres animaux (petits mammifères, insectes, etc.) peuplaient aussi ces steppes.

Le rhinocéros laineux (*Coelodonta antiquitatis*) est connu par de nombreux restes osseux, mais aussi par des carcasses conservées dans les sols gelés de Sibérie et trois momies embaumées dans des dépôts asphaltiques à Starunia, dans les collines des Carpates. Il avait deux cornes sur le museau, l'antérieure parfois de très grande taille. Le pelage fourni, la peau épaisse recouvrant une couche grasseuse peuvent être considérés comme des marques de l'adaptation de cet animal aux climats froids. Il se nourrissait principalement, comme le mammouth laineux, de graminées et de laïches (*Carex*) mais aussi de linaigrettes (*Cypéracée*), de composées, d'armoises, de rameaux d'osier et d'aulne. Au contraire du mammouth, cependant, son anatomie le conduisait à consommer des plantes de petite taille, la tête penchée vers le sol en s'appuyant sur sa corne antérieure, comme le révèle la face avant de celle-ci, polie par le frottement. Il a vécu, pendant la dernière glaciation, dans toute l'Eurasie. On ne comprend pas

pourquoi il n'a pas, à la différence de beaucoup de mammifères de cette époque, gagné l'Alaska qui y était relié par la Béringie.

Le bison des steppes (*Bison priscus*) est un des animaux les plus représentés sur les parois des grottes. Sans doute nos ancêtres devaient en voir passer d'immenses troupeaux qu'ils chassaient abondamment. Il avait de longues cornes qui pouvaient atteindre deux mètres chez une de ses variétés. Il se nourrissait de courtes graminées dont, en tant que ruminant, il pouvait tirer un maximum de profit, même si leur valeur nutritive était faible. Il peuplait les steppes ou les toundras-steppes de l'Eurasie de la Béringie et de l'Alaska.

Le cerf géant mégacéros (*Megaloceros giganteus*) a prospéré durant la dernière époque glaciaire. S'il n'était pas, en fait, beaucoup plus grand que les plus grands cerfs actuels, il était particulièrement remarquable par des ramures gigantesques, ayant d'ailleurs cru avec le temps au cours de son évolution jusqu'à atteindre une envergure de 4 m. Il était répandu dans toute l'Eurasie et même en Afrique du Nord. Il vivait dans les vastes steppes dont les herbes variées et riches en sels minéraux permettaient aux mâles de construire de tels ornements.

Le bœuf musqué (*Ovibos moschatus*) était très répandu à l'époque glaciaire. Il est trapu, avec des membres courts et une petite bosse sur le dos. Ses cornes sont recourbées vers le bas et se joignent sur le front pour constituer une sorte de bouclier très caractéristique rappelant celui des buffles africains. Il est couvert d'une fourrure épaisse aux longs poils. Il se nourrissait de graminées, d'herbes, de laïches (*Carex*), de petits arbustes et de buissons des prés et de bouleaux nains. En hiver, il mangeait aussi des lichens. A son heure de gloire, durant la dernière glaciation, il y a une vingtaine de milliers d'années, on pouvait le trouver dans presque toute l'Eurasie.

L'antilope saïga (*Saiga tatarica*) est un animal très caractéristique avec son museau busqué et formant une sorte de petite trompe et, pour les mâles, de belles cornes annelées doucement recourbées en forme de lyre. Sa nourriture se composait essentiellement de graminées à longue tige et de chénopodes, mais elle tolérait aussi des plantes salées. Elle était répandue dans les toundras-steppes des temps glaciaires dans la plus grande partie de l'Eurasie et jusqu'à l'Alaska, préférant les territoires les moins accidentés.

Deux espèces d'élans ont vécu durant la période glaciaire : l'élan actuel ou orignal (*Alces alces*) et l'élan à front large (*Alces latifrons*). Le premier peut peser quelque 800 kg alors que le second, nettement plus gros, pouvait atteindre une tonne et porter des ramures de 3 mètres d'envergure. Les élans sont des animaux solitaires. Coureurs endurants, ils sont, du fait de leurs longs membres et de leurs larges sabots, adaptés aux vallées marécageuses et aux prairies humides. Leur nourriture est, en été, composée principalement de feuillages et de plantes aquatiques, en hiver, de buissons épineux des prairies.

Le renne (*Rangifer tarandus*) est connu depuis le milieu du Pléistocène. Très répandu à l'époque glaciaire, dans les toundras et dans les steppes, il y vivait en grands troupeaux se déplaçant d'un territoire à un autre selon l'époque de l'année. Il a été intensément chassé par l'homme qui a trouvé mille utilisations à ses bois, lesquels sont portés aussi bien par les mâles que par les femelles.

Ces herbivores, et d'autres vertébrés et invertébrés, permettaient de nourrir de nombreux carnivores.

Une variété du lion se trouvant actuellement dans les savanes (*Panthera leo*), vivait durant les temps glaciaires en Europe septentrionale et en Alaska. On l'a nommé lion des cavernes (*Panthera leo spelaea*) parce qu'on a trouvé en abondance ses os dans des grottes qui, cependant, lui servaient seulement d'abri. Sa nourriture devait être composée de chevaux, de bisons, de daims, de bœufs musqués et d'antilopes saïgas.

L'ours des cavernes (*Ursus spelaeus*) était deux fois plus gros que l'ours brun (*Ursus arctos*) actuel, au moins le mâle, la femelle étant plus petite. On considère aujourd'hui qu'il était omnivore. Il passait vraisemblablement une grande partie de son temps à errer çà et là, et utilisait des cavités sous les racines des arbres abattus et surtout des cavernes, dans lesquelles on trouve ses ossements, pour abriter son sommeil, notamment durant la saison froide où il hibernait. Les grottes l'ayant hébergé témoignent de ses séjours par des griffades, traces laissées par ses coups de pattes sur les parois, et par des sortes de nids creusés dans l'argile du sol pour rendre son repos plus confortable. Pendant la dernière glaciation, surtout avant son maximum, l'ours des cavernes était abondant dans toute l'Europe centrale et sur les bords de la Méditerranée, dans les contrées où il pouvait trouver les cavernes qu'il appréciait.

Les temps glaciaires récents (Pléistocène moyen et supérieur) ont vu deux espèces d'hyènes prospérer en Eurasie. L'une, l'hyène rayée (*Hyae-na hyaena*) a abandonné l'Europe au milieu de cette période et vit encore actuellement dans les régions arides d'Afrique et du sud-ouest de l'Asie et de l'Inde. Au temps de sa splendeur, elle était très abondante, à considérer les restes osseux que l'on trouve par milliers dans les grottes d'Europe où elle se réfugiait. Toutes ces espèces sont, ou furent, des prédateurs actifs, l'hyène rayée étant aussi un charognard. Leurs puissantes mâchoires leur permettent de briser les os de leurs proies pour en manger la moelle, ce que ne peuvent faire les autres carnivores.

Le glouton, ou carcajou, (*Gulo gulo*) appartient au même groupe que la martre (les Mustélinés) dont il est le plus gros représentant (80 cm de long, 30 kg). C'est un prédateur redoutable qui fait des carnages chez les petits mammifères, s'attaquant parfois même à des rennes. Pendant la dernière période glaciaire, il était répandu surtout dans les steppes eurasiatiques, mais aussi sur les rivages des cours d'eau et dans les régions montagneuses.

Le renard polaire, ou isatis (*Alopex lagopus*) était très répandu pendant la dernière période glaciaire. Il n'était pas très différent anatomiquement du renard européen actuel (*Vulpes vulpes*).

L'Eurasie, la Béringie et l'Alaska étaient donc, pendant la dernière glaciation, occupées majoritairement par la steppe, agrémentée, ici ou là, par quelques variations locales : rubans d'arbres le long des cours d'eau, plantes aquatiques dans les zones marécageuses dégelées durant l'été, lichens devenant abondants en s'approchant des inlandsis, herbes plus courtes sur les hauteurs. Dans ces régions, vivaient de nombreux grands herbivores appartenant à plus d'une dizaine d'espèces. Comment pouvaient-ils subsister ensemble en évitant une concurrence effrénée qui aurait conduit au moins certaines de ces espèces à leur perte ? Deux adaptations leur ont permis d'éviter cette trop forte concurrence. L'une s'applique au partage des espaces, l'autre à la stratégie de nourriture.

Concernant le partage des espaces, il apparaît que toutes les espèces n'occupaient pas également tous les domaines. Les rhinocéros laineux, les chevaux, les antilopes saïgas parcouraient préférentiellement les zones de plaine. C'était aussi le cas des mammoths laineux, des rennes et des bisons qui, cependant, s'aventuraient aussi dans les collines, surtout pour

ces deux derniers. Les cerfs et les bœufs musqués préféraient les rives des cours d'eau. Les chèvres et les bouquetins se plaisaient dans les territoires montagneux.

Concernant les stratégies de nourriture, les particularités anatomiques propres à chacune des espèces leur donnaient, respectivement, un accès préférentiel à diverses sortes d'herbes ou d'arbrisseaux. Les bœufs musqués se nourrissaient surtout de rameaux ou d'herbes hautes. Les mam-mouths cueillaient de hautes graminées avec leur trompe dont l'extrémité possédait deux lobes opposables ressemblant à deux doigts. Les bisons utilisaient leur longue langue flexible pour arracher des herbes de taille moyenne. Les chevaux coupaient, comme il le font encore, les herbes avec leurs incisives tranchantes. Les antilopes saïgas et les rhinocéros laineux broutaient les herbes courtes, ces derniers en laissant reposer sur le sol leur longue corne antérieure, ce dont témoigne l'usure que l'on peut y observer lorsqu'on en retrouve aujourd'hui. Les rennes se contentaient, et se contentent toujours, de lichens et de mousses. Ce sont les seuls de tous ces animaux à pouvoir trouver leur nourriture sous un manteau de neige qu'ils creusent avec leurs sabots.

On constate ainsi, dans le détail, une répartition des rôles au sein de ces peuplements qui explique comment tous ces herbivores ont pu subsister ensemble sur des ressources végétales en apparence assez uniformes.

### *Climats et paysages de la déglaciation*

Le maximum de la dernière glaciation, daté d'il y a 21 000 ans, est suivi par un réchauffement, d'abord lent, puis très rapide à partir d'il y a 14 500 ans : les glaces se mettent à fondre, les glaciers à décroître et le niveau des océans à remonter. On constate cependant bientôt une nouvelle offensive du froid qui va durer une vingtaine de siècles : c'est le Dryas récent. Elle est surtout marquée autour de l'Atlantique nord dont les courants ont été perturbés par des changements de drainage de l'Amérique du Nord. Mais, ensuite, le réchauffement est presque régulier, et la situation, dès 9000 ans, n'est guère différente de l'actuelle de ce point de vue.

Par rapport au dernier maximum glaciaire, la température du globe a alors augmenté de quelque 5°C, celle du nord de l'Eurasie de près de 10°C. Ce réchauffement, et l'augmentation corrélative des précipitations,

ont bouleversé les paysages (figure 3, b). La toundra a gagné vers le nord, réoccupant notamment les espaces libérés par les glaces, mais s'est aussi réduite vers le sud. La steppe n'a trouvé qu'en peu de points des conditions permettant son développement, si bien que son extension a été dramatiquement réduite. En Eurasie, ce n'est guère que sur les hauteurs de la Mongolie qu'elle a pu s'étendre quelque peu, sa composition de retrouvant pas la variété spécifique qui la caractérisait durant les temps périglaciaires.

En revanche, le réchauffement accompagné d'une pluviosité accrue a permis un large développement des forêts à partir des refuges où elle s'était auparavant cantonnée. En Europe du nord, et dans la plus grande partie de la Sibérie centrale, se sont installées les associations de résineux qui composent les forêts boréales, désignées dans ces dernières régions sous le nom de taïga. Elle sont très majoritairement composée de conifères : épicéas, sapins, pins et mélèzes avec, ici et là, dans les zones les plus humides, des saules. Elle s'étend dans les régions de climat froid avec des hivers longs et rigoureux et des températures qui peuvent rester au dessous de 0°C pendant plus de la moitié de l'année, et des étés courts mais qui peuvent être très chauds. Les précipitations n'y sont pas très importantes, de l'ordre de 400 mm à 500 mm par an, davantage si la température n'est pas trop basse. Le sol gelé et l'évaporation faible, y maintiennent cependant une humidité importante. De nos jours, la taïga s'étend de façon presque continue sur le nord de l'Eurasie et de l'Amérique.

L'Europe de l'ouest s'est aussi recouverte de forêts, la plupart du temps de forêts tempérées d'arbres à feuilles caduques, chênes, ormes, charmes, frênes, etc., sauf sur les bordures de la Méditerranée où les conditions, plus sèches et plus chaudes, ont permis l'installation de forêts méditerranéennes. L'homme a aujourd'hui défriché une partie notable de ces forêts ; s'il cessait aujourd'hui son action, la forêt reprendrait ses droits en quelques siècles.

Ainsi, dès le premier quart de l'Holocène, on a pu assister à la disparition presque totale des steppes si étendues au dernier maximum glaciaire et, pratiquement, à leur remplacement par des forêts, taïga au nord et à l'est, forêt tempérée à l'ouest.

## *Le sort des grands vertébrés*

La fonte de la glace polaire a tout d'abord des effets très locaux, par exemple dans le même temps où se produisaient les grands changements dans les climats et les biomes après le dernier maximum glaciaire, des modifications importantes se produisaient dans la répartition des grands vertébrés. Dans ces régions, en effet, peu d'entre eux ont franchi sans encombre le cap d'il y a 10 000 ans qui correspond à la fin de la dernière glaciation. Pour les uns, il a signifié leur disparition (en Eurasie le mammoth, le rhinocéros laineux, le bison des steppes, le cerf géant, le lion des cavernes, l'ours des cavernes, l'hyène des cavernes, pour ne parler que des plus grosses espèces), pour les autres, il a entraîné un changement de territoire parfois considérable, souvent accompagné d'une réduction des populations.

L'histoire de la disparition du mammoth laineux est appuyée sur de nombreuses trouvailles et datations, qu'on aimerait encore voir compléter étant donné l'immensité des territoires envisagés. Durant le dernier maximum glaciaire, autour d'il y a 21 000 ans, cette espèce pouvait se trouver dans pratiquement toutes les plaines d'Europe ou du nord de l'Asie, de l'Espagne, à l'ouest, à la Chine et à l'Alaska, à l'est. Entre 18 000 ans et 14 000 ans, le réchauffement fait monter vers le Nord la limite méridionale de sa répartition : on ne trouve plus de mammoths en Europe du Sud. Entre 14 000 ans et 13 000 ans leur territoire se réduit terriblement à une petite surface au Nord de la Sibérie. Vers 13 000 ans, le refroidissement passager du Dryas récent, peut lui donner l'impression que la crise est passée car son aire prend un peu d'extension dans le Nord de la Sibérie et de la Russie. Mais ensuite on n'en trouve plus nulle part, à l'exception de l'île canadienne de Saint Paul, où on en trouve jusqu'à 7500 ans, et de l'île sibérienne de Wrangel, où les derniers squelettes sont datés de 3700 ans avant nos jours.

La disparition du mammoth a été précédée par celle du rhinocéros laineux qui semble un des premiers grands mammifères à disparaître lors de la dernière glaciation, apparemment il y a 12 000 ans. Mais cette impression est appuyée sur peu de datations et mériterait d'être confirmée.

Le bison des steppes s'est éteint il y a 11 000 ou 12 000 ans, même si quelques variétés ont subsisté localement longtemps après. Lui ont sur-

vécu le bison des forêts européen (*Bison bonasus*) et le bison américain (*Bison bison*) qui lui sont apparentés.

Le cerf mégacéros a disparu précocement de Sibérie, mais plus tardivement de l'ouest de l'Europe, les derniers représentants, datés d'il y a 10 000 ans, sont connus en Irlande où de beaux squelettes ont été trouvés, ce qui l'a fait parfois nommer cerf irlandais.

Le bœuf musqué a failli disparaître il y a quelque 10 000 ans. Réfugié vers le nord, et privé des steppes qui lui fournissaient sa nourriture, il a dû se suffire de la production végétale plus maigre de la toundra arctique. Intensément chassé pendant la période historique, il en reste aujourd'hui environ 80 000 têtes, réparties entre l'Alaska, le Nord du Canada et le Groenland.

L'antilope saïga a aussi changé sa répartition géographique mais, au contraire du bœuf musqué, a trouvé un refuge vers le sud dans les steppes de l'Asie centrale, principalement en Mongolie, où elle forme de grands troupeaux.

En ce qui concerne les élans de l'époque glaciaire, si l'une des espèces (*Alces alces*) est encore répandue dans les forêts boréales de l'Ancien et du Nouveau monde, l'autre (*Alces latifrons*) a disparu à l'entrée de l'Holocène.

Le renne est la grande espèce des époques glaciaires qui a le mieux survécu au réchauffement climatique. Il doit sans doute sa longévité à sa frugalité car il peut se contenter de lichens et de mousses, même lorsqu'ils sont recouverts de décimètres de neige car il est capable de les découvrir en grattant de ses sabots. Il en reste de grands troupeaux aussi bien sauvages que domestiques. C'est une ressource infiniment précieuse pour les nomades de ces régions qui l'utilisent comme animal de trait, de selle, de boucherie et mettent à profit son lait, son sang, ses bois, sa peau, comme le faisait sans doute nos ancêtres préhistoriques.

Si la disparition des steppes a été une catastrophe pour les grands herbivores, l'extinction de ces derniers en a été une autre pour leurs prédateurs : privés de leurs proies, ils sont à leur tour condamnés à disparaître. Aussi, à partir de quelque 11 000 ans, on ne trouvera plus de lions, d'ours ou de hyènes des cavernes dans ces régions. Pour trouver des espèces voisines, il faudra aller dans des régions plus méridionales d'Asie ou d'Afrique, là où du gros gibier continue à leur assurer une subsistance.

En revanche, d'autres carnivores ont subsisté. C'est le cas, par exemple, du glouton, aujourd'hui, disparu du sud du territoire qu'il occupait mais ayant survécu plus au nord, dans les taïgas d'Eurasie et d'Amérique du Nord, parfois dans la toundra, ainsi que du renard polaire, qui vit dans les régions froides où il s'est réfugié à la fin de la dernière glaciation, alors qu'il était répandu dans toute l'Eurasie auparavant.

### *L'Amérique du Nord*

Les développements qui précèdent, concernant les répartitions de flores et de faunes et leurs évolutions, intéressent particulièrement le nord de l'Eurasie. L'Amérique du Nord a été soumise à des contraintes climatiques du même ordre, mais s'appliquant à des flores et à des faunes différentes. Par ailleurs, sa géographie, mettant en continuité des territoires englacés, au nord, et des régions intertropicales, au sud, offrait à ses populations une gamme de climats très large, ce qui entraînait une grande variété de paysages. Enfin, les modalités de l'occupation humaine, bien plus tardive que pour l'Eurasie, donnent au continent américain un caractère bien différent.

Alors qu'en Eurasie vivait une seule espèce de mammouths, en Amérique du Nord, on en comptait au moins trois : dans le centre des Etats-Unis et en Floride vivait le grand mammouth de Colomb, *Mammuthus columbi* ; dans le Nord des Etats-Unis, au sud des Grands lacs, se trouvait le mammouth laineux, *Mammuthus primigenius*, enfin, sur quelques îles au large de la Californie, évoluait une espèce naine, *Mammuthus exilis*.

Un cousin du mammouth, le mastodonte américain (*Mammut americanum*), lui ressemblait par la taille, l'aspect, les défenses et la trompe, mais en différait par le régime alimentaire, composé de rameaux feuillus d'arbres ou d'arbustes, de cônes de conifères, de grosses herbes et de plantes aquatiques, ce qui était en relation avec des molaires aux surfaces montrant des bourrelets très accusés, et non des crêtes parallèles comme pour le mammouth.

Bien d'autres grandes espèces d'Amérique du nord étaient inconnues du Vieux monde. Parmi celles-ci, on compte de nombreux paresseux terrestres, certains de grande taille, comme *Glossotherium harlani*, animal puissant avec d'énormes membres antérieurs et des griffes gigantesques, d'autres plus petits, comme le paresseux de Shasta (*Nothrotheriops shas-*

tense). Les tatous, ou armadillos, étaient plus variés pendant la dernière glaciation qu'aujourd'hui où ne subsiste plus que *Dasyus novemcinctus*, et seulement en Amérique du sud, alors que l'on trouvait aussi, au nord, entre autres, le beau tatou (*Dasyus bellus*), deux fois plus grand. A signaler aussi un chameau (*Camelops hesternus*) qui vivait durant la dernière glaciation dans la moitié orientale des États-unis.

Du côté des prédateurs, on ne peut passer sous silence le tigre « dents de sabre » (*Smilodon* sp.) et le « chat cimenterre » (*Homotherium serum*), tous deux populaires par leurs canines extrêmement développées. A leurs côtés on trouvait aussi un lion américain (*Panthera leo atrox*) très proche de l'espèce africaine actuelle ou, si l'on préfère, du lion des cavernes européen.

### *Causes des extinctions de la déglaciation*

Il est sans doute raisonnable de traiter séparément le cas de l'Eurasie et de l'Amérique du Nord.

En ce qui concerne l'Eurasie, les modifications climatiques qui ont suivi le dernier maximum glaciaire ont entraîné un bouleversement complet des paysages. Les espèces végétales de cette époque ne se sont pas éteintes, mais elles ont été dispersées au gré des sites qui leur étaient favorables, certains étant désignés comme refuges.

Une des modifications les plus significatives a été la disparition presque complète des steppes qui formaient un long et large ruban depuis la France jusqu'à la Sibérie orientale. Ces immenses espaces, si accueillants pour les grands herbivores, se sont morcelés et ont été peu à peu occupés par des forêts. Il y a 9000 ou 10 000 ans, il ne restait pratiquement plus de steppe entre la toundra, au Nord, et les forêts, au Sud. Dans ces conditions, il est aisé d'imaginer que le nombre de grands herbivores a été drastiquement réduit et que ne pouvait subsister, à la fin de la déglaciation, qu'un faible pourcentage des populations largement répandues durant le dernier maximum glaciaire.

Mais ce processus a-t-il été suffisant pour conduire à l'extinction d'espèces ? On peut en douter si l'on se réfère à l'histoire antérieure. Ce n'est pas la première fois, en effet, que ces espèces sont soumises à l'épreuve d'un cycle glaciaire-interglaciaire. En particulier, une évolution climatique très semblable s'est produite quelque 120 000 ans auparavant,

au sortir de l'avant-dernière période glaciaire (le Riss). La température augmentant, les glaces ont fondu rapidement jusqu'à une période aussi chaude qu'aujourd'hui, ou davantage : l'Eémien. Ce réchauffement ne semble pas s'être traduit par un épisode de disparition d'espèces comme celui que l'on constate il y a 10 000 ans. Pourtant, on constate des variations dans les couverts végétaux très proches dans les deux cas, et les populations animales ont dû alors être sensiblement réduites et cantonnées à des refuges qui leur ont servi de base pour, ensuite, venir réoccuper les espaces qui leurs étaient redevenus favorables.

Une différence sensible entre les deux périodes est que la seconde a vu l'arrivée d'*Homo sapiens* qui, il y a quelque 80 000 ans, est venu s'établir en Eurasie, et y prospérer. On peut donc penser que sa présence n'a pas été pour rien dans la disparition de grands vertébrés. Une de ses activités conditionnant sa survie était la chasse, qui a pu détruire nombre d'individus. Elle n'a cependant pas fait disparaître tous les grands vertébrés, car il en reste encore beaucoup aujourd'hui. Il est d'ailleurs bien difficile d'en déterminer les effets qui dépendent étroitement de la nature des proies.

En ce qui concerne le mammouth lui-même, peu de précisions ont été apportées pour y voir une chasse à grande échelle. De nombreux sites où l'on trouve des quantités d'os de cette espèce avaient, jadis, été interprétés comme des preuves d'hécatombes. La plupart sont aujourd'hui interprétés comme des réunissant des os rassemblés naturellement par des processus sédimentaires, ou artificiellement pour construire des cabanes, écroulées depuis lors. Des preuves directes de chasse, comme une vertèbre percée par un projectile armé d'une pointe de silex, trouvée à Lugovskoye (Sibérie occidentale), sont rarissimes. Que des os de mammouth montrent des traces de dépeçage laissées par des silex ne constituent pas des preuves de chasse, car même si ces traces témoignent d'actions de boucherie, elle peuvent avoir été faites, par charognage, sur des quartiers de mammouths découpés sur des animaux morts naturellement.

Si l'on veut proposer une conclusion au problème de la disparition d'espèces de grands vertébrés eurasiatiques à la fin de la dernière période glaciaire, et en particulier de l'espèce emblématique qu'est le mammouth, on peut difficilement écarter le rôle majeur du changement climatique ayant entraîné celui de la répartition des paysages végétaux. Mais si ce changement était suffisant pour expliquer ces disparitions, on s'expliquerait difficilement pourquoi elles ne seraient pas intervenues lors des nombreuses

phases de changements climatiques équivalents intervenues auparavant durant le Quaternaire. C'est pourquoi il est logique d'invoquer l'action de l'homme moderne, absent lors des épisodes de réchauffement précédents. Ses actions de chasse, effectuées avec un outillage perfectionné, ou peut-être même sa seule présence envahissante, ont pu donner, à des espèces affaiblies et réduites en nombre, le coup de grâce qui les a fait disparaître de la terre.

Le cas de l'Amérique du Nord est sensiblement différent. La répartition des zones de végétation n'y obéit pas à des règles aussi simples qu'en Eurasie. Alors que, dans ces régions, un gradient climatique selon les latitudes est très marqué, en Amérique, il est concurrencé par d'autres gradients déterminés par son encadrement par les océans Pacifique et Atlantique qui déterminent un compartimentage complexe des climats régionaux, encore compliqué par une forte dissymétrie orographique. Il en résulte que le changement climatique y a eu, sur les paysages végétaux, des effets plus complexes et plus difficiles à schématiser que pour l'Eurasie. Ces effets ont certainement affecté la répartition des ressources nutritives, notamment en déplaçant et en modifiant les surfaces occupées par les associations herbacées (celles qui nourrissent notamment les mammoths) et les associations arborées (mises à profit par les mastodontes et les paresseux géants). Il est cependant difficile d'évaluer l'impact de ces changements.

Un autre différence avec le Vieux continent, est que, pendant la dernière période glaciaire, l'Amérique était presque complètement dépourvue de populations humaines. Certes, après bien des controverse, il semble acquis que l'homme avait, dès avant la dernière déglaciation, gagné d'une façon ou d'une autre le continent américain. Mais il a fallu attendre la date d'il y a 13 000 ans pour que ce continent soit abondamment peuplé. Cela est aussi un effet de cette déglaciation. En effet, durant le dernier maximum glaciaire, l'énorme calotte de glace laurentienne, qui recouvrait le Nord de l'Amérique, faisait obstacle à l'entrée sur ce continent des populations eurasiatiques. Après 20 000 ans, ces glaces ont commencé à fondre, et un couloir libre de glaces s'est peu à peu dessiné entre la calotte laurentienne à l'est, et les glaciers des montagnes Rocheuses, à l'ouest. C'est par cette voie que, il y a 13 000 ans, les hommes sibériens ont envahi l'Amérique, leurs vagues successives parvenant jusqu'au sud de ce continent quelque 1000 ans plus tard. Dans leur invasion, auraient-ils dé-

cimés sur leur passage tous ces grands mammifères aujourd'hui disparus ? C'est ce que pensent des auteurs, partisans, comme Paul Martin [7], de la théorie de l'hécatombe (overkill theorie). A l'appui de cette théorie, ils invoquent l'existence, d'ailleurs controversée, de sites d'hécatombes (kill sites), et des progrès technologiques alors réalisés dans la confection des armes de chasses par la taille de grandes pointes de silex de l'industrie dite de Clovis (du nom d'une ville du Nouveau-Mexique). Mais ils font remarquer que, en bien des points du monde, des disparitions d'espèces ont rapidement suivi l'arrivée de groupes humains (par exemple dans les Caraïbes, en Australie, en Indonésie, etc.).

Ces arguments ne manquent pas de poids et il n'est pas impossible que les hommes ayant envahi l'Amérique ont davantage contribué à l'extinction de grandes espèces que leurs homologues restés sur le continent eurasiatique.

Le lecteur aura sans doute mesuré la complexité du problème, dont cependant tous les détails n'ont pu être exposés ici, et la difficulté d'avoir des arguments convaincants pour le résoudre sous tous ses aspects. Il n'en demeure pas moins que des grands traits apparaissent. Le plus marqué, celui qui fait le fond du tableau, est sans contredit l'histoire climatique et ses conséquences sur la répartition des associations végétales. Cette répartition a eu un effet considérable sur celle des faunes. Nous n'avons insisté ici que sur le sort des grands vertébrés, animaux les plus apparents, mais il est bien entendu que toute la pyramide vivante a été affectée, vertébrés, invertébrés, prédateurs et parasites.

Cependant, il est difficile de soutenir que ces modifications climatiques ont, de leur seul fait, conduit à la disparition d'autant d'espèces, alors que des modifications climatiques antérieures, apparemment identiques n'ont pas eu cet effet.

C'est alors qu'il faut faire intervenir les dégâts causés par l'homme, principalement par ses actes de chasse. On peut penser qu'en Eurasie, elle a donné le coup de grâce à de populations diminuées et affaiblies. En Amérique, peut-être l'homme s'est-il impliqué davantage mais, même là, il faut admettre que le réchauffement climatique n'y est pas pour rien puisque c'est lui qui, ouvrant la porte du Nouveau monde par la fonte des glaciers a permis son envahissement par les tribus sibériennes

Ainsi, si l'homme a mis la dernière main à la disparition de beaucoup de grands vertébrés quaternaires, il est probable que ces disparitions n'au-

raient pas eu lieu, ou pas avec cette ampleur, sans l'effet du réchauffement climatique de la dernière déglaciation, et l'on verrait peut être encore des mammoths parcourir les steppes de l'hémisphère nord. D'ailleurs, il est frappant de voir que les régions équatoriales, qui n'ont pas connu de tels changements climatiques, ont conservé leurs faunes quaternaires, en dépit des actes de chasse des tribus locales qui s'exercent y compris sur les éléphants.

On peut ainsi conclure que les périodes de changement climatiques, surtout s'ils sont importants et rapides, sont des moments critiques pour les faunes, qui sont mises dans des conditions difficiles, notamment lorsqu'elles voient leurs espaces vitaux, ceux auxquels elles étaient adaptés, se morceler et se réduire. Si elles sont alors soumises à d'autres contraintes, par exemple du fait de l'activité de prédateurs ou de concurrents actifs et mieux adaptés aux nouvelles conditions du milieu, ce que l'homme est, elles peuvent être amenées à disparaître.

C'est peut-être là une explication de certaines crises du vivant et, en tout cas, une leçon pour l'avenir.

#### Références

- [1] Lister, A & Bahn, P. (2000) *Mammoths, Giants of the Ice Age* (2ème éd.), 168 p. Marshall Publishing, London
- [2] Foucault, A. (2005) *Des mammoths et des hommes. Deux espèces face aux variations du climat.* 251 p. Vuibert, Paris.
- [3] Sepkoski, J.J., Jr. (1984). A Kinetic Model of Phanerozoic Taxonomic Diversity. III. Post-Paleozoic Families and Mass Extinctions. *Paleobiology*, 10(2), p. 246-267.
- [4] Alvarez, L. W., Alvarez, W., Asaro, F. & Michel, H. V. (1980) Extraterrestrial Cause for the Cretaceous-Tertiary Extinction. *Science*, 208 (4448), p. 1095-1108.
- [5] Courtillot, V. (1995) *La vie en catastrophes*, 278 p. Fayard, Paris, et Courtillot, V. (2009) *Nouveau Voyage au centre de la Terre*, 348 p. Odile Jacob, Paris.
- [6] Guthrie R. D., 1982. Mammals of the mammoth steppe as paleoenvironmental indicators. In D. M. Hopkins et al. (eds), *Paleoecology of Beringia*, New York, Academic Press, p.307-326. Voir aussi Guthrie, R. D., (1989) *Frozen Fauna of the Mammoth Steppe*, 338 p. Univ. Chicago Press.
- [7] Martin, P.S. (2005) *Twilight of the Mammoths. : Ice Age Extinctions and the Rewilding of America*, 270 p. University of California Press, Berkeley, CA.  
Overkill hypothesis  
Richard Gillespie Updating Martin's global extinction model. *Quaternary Science Reviews* 27 (2008) 2522–2529

Martin, P.S., 1966. Africa and Pleistocene overkill. *Nature* 212, 339–342.

Martin, P.S., 1967. Overkill at Olduvai Gorge. *Nature* 215, 212–213.

Martin, P.S., 1984. Prehistoric overkill: the global model. In: Martin, P.S., Klein, R.G.

(Eds.), *Quaternary Extinctions: A Prehistoric Revolution*. University of Arizona Press, Tuscon, AZ, pp. 354–403.

Martin, P.S., 2005. *Twilight of the Mammoths. : Ice Age Extinctions and the Rewilding of America* University of California Press, Berkeley, CA.

Guthrie R. D., 1982. Mammals of the mammoth steppe as paleoenvironmental indicators. In Hopkins et al. (eds), *Paleoecology of Beringia*, New York, Academic Press, p.307-326. Voir aussi Guthrie, R. D., (1989) *Frozen Fauna of the Mammoth Steppe*. Univ. Chicago Press.

L'auteur : Alain Foucault