

E. A. VANGENGEJM*

Moscou

SUR LA FAUNE PÉRIGLACIAIRE DU PLÉISTOCÈNE

Le problème de l'origine et de l'interprétation paléogéographique de la faune originelle de mammifères, qui a eu une large extension depuis la glaciation maximum (Riss selon l'échelle alpine) dans toute l'Eurasie septentrionale, est une des importantes questions du Pléistocène. La faune se rapporte à la zone périglaciaire dans le large sens de ce terme. En Asie, la zone périglaciaire s'est étendue de la calotte glaciaire jusqu'à la limite Nord du désert de Gobi (VANGENGEJM, RAVSKIJ, 1965).

La coexistence, dans les latitudes tempérées de l'Eurasie, d'animaux dont les extensions actuelles ne sont pas même voisines est le caractère le plus marquant de la faune périglaciaire (par exemple saïga et boeuf musqué). Dans la littérature, cette faune est connue sous le nom de „faune mixte”. Les divers chercheurs présentent différemment son origine et donnent une interprétation paléogéographique différente. On a pris en considération que ce mélange de faune Sud et Nord a pu se produire aux cours des périodes interglaciaires (GROMOV, *et al.*, 1961) ou que l'écologie des espèces pléistocènes a été différente de l'actuelle (GROMOV, 1948; VEREŠCAGIN, 1959, et les autres). La présence au Nord de la Sibérie, au cours du Pléistocène, d'animaux vivant actuellement dans des régions plus méridionales (par exemple le saïga) a amené certains chercheurs à conclure que les périodes froides n'ont pas existé en Sibérie (ČERSKIJ, 1891).

L'analyse des extensions des mammifères fossiles, des données paléobotaniques et géologiques, ainsi que l'écologie des animaux contemporains, ont amené l'auteur à une conclusion quelque peu différente de celles citées ci-dessus.

Sur le territoire de l'Eurasie du Nord, au début du Quaternaire il y avait une nette zonation climatique et de paysage et on avait deux sous-régions paléo-zoogéographiques bien distinctes: une centre-asiatique, comprenant la Transbaïkalie, la Mongolie et la Chine du Nord, et une autre, euro-siberienne (RAVSKIJ, *et al.*, 1964; VANGENGEJM, RAVSKIJ, 1965).

Au cours de l'Eopléistocène¹ supérieur la répartition des zones naturelles a été

* Institut de Géologie de l'Académie de Sciences de l'URSS.

¹ L'auteur a admis un schéma de V. I. GROMOV *et al.* (1965), divisant le Quaternaire (l'Anthropogène) en Eopléistocène et Pléistocène. L'Eopléistocène comprend la période du Pléistocène inférieur (le Villafranchien) jusqu'à l'interglaciaire Mindel—Riss; le Pléistocène contient Riss, l'interglaciaire Riss—Würm et le Würm. L'Eopléistocène supérieur correspond aux Mindel et Mindel—Riss à l'échelle alpine.

proche de l'actuelle. Selon des données d' A. V. ŠER (1968), au Nord de la Sibérie, des paysages proches de l'actuel en arctique ont déjà existé au cours du Mindel. La région plus au Sud a été couverte par une taïga à épineux sombres, rarement mixte avec des espèces à feuilles larges (GITERMAN, et al., 1968); au Sud de la Sibérie occidentale et de l'Europe orientale il y avait des steppes uniformes ou coupées de forêts avec leurs propres associations de mammifères; en Transbaïkalie on avait une composition mosaïque de paysages de steppe seule, de steppes coupées de forêts et de steppes semi-désertiques (RAVSKIJ, et al., 1964). La limite séparant les deux sous-zones paléo-zoo-géographiques ci-dessus était assez nette.

En comparant la répartition des divers genres de mammifères au cours de l'Eopléistocène et des périodes froides du Pléistocène, on peut donner les caractères suivants se répétant avec régularité:

(1) Dans les régions de l'Asie Centrale ainsi que dans le territoire euro-sibérien, on peut distinguer au Pléistocène, de même qu'au cours de l'Eopléistocène, un groupe de genres caractéristique pour chacune des régions, ce qui marque les différences entre les sous-régions paléo-zoo-géographiques.

(2) A l'Eopléistocène, les animaux liés au milieu sec ont prédominé parmi les espèces communes de la sous-zone euro-sibérienne et centre-asiatique. Dans la sous-zone euro-sibérienne on les avait dans les régions Sud. Les genres les plus largement répandus ont représenté quelques formes communes pour la sous-région centre-asiatique et la Sibérie Nord-Est. Au cours du Pléistocène, on peut observer une nette expansion vers le Nord de nombreux genres et espèces qui, auparavant, n'ont été caractéristiques que pour la zone sèche du Sud. Par contre, l'extension des formes boréales et arctico-boréales s'élargit considérablement vers le Sud. En résultat du processus ci-dessus, d'un côté la faune de l'Europe orientale, en assimilant des éléments d'origine centro-asiatique, prend des caractères de plus en plus steppiques et de l'autre, les formes caractéristiques lors de l'Eopléistocène des zones septentrionales de l'Eurasie pénètrent vers le Sud, dans les régions Nord de l'Asie centrale. Les limites des sous-régions et des provinces paléo-zoo-géographiques deviennent de plus en plus mal définies.

(3) Simultanément, la signification zoo-géographique de certains genres va changer. Par exemple, le genre *Coelodonta* qui, au cours de l'Eopléistocène peut être considéré comme un endémique de l'Asie centrale, lors du Pléistocène devient un des genres les plus communs de la région Paléo-arctique Nord. Le genre *Eolagurus*, à l'Eopléistocène rencontré seulement dans la région de la mer Noire, au Pléistocène avance en Europe vers le Nord et l'Ouest. Le genre *Rangifer*, lors de l'Eopléistocène très rare dans l'Europe du Nord et en Sibérie, au Pléistocène se répand vers le Sud jusqu'à la Crimée et la Transbaïkalie. En même temps la répartition des rongeurs souterrains et des autres formes spécialisées se réduit. Ici les myospalax peuvent servir d'exemple: à l'Eopléistocène on les trouvait jusqu'en l'Oural du Sud (dans la région de Baškiria) (SUKHOV, 1967) et au Pléistocène ils ont réduit leur répartition aux limites actuelles.

Les importants changements de la répartition spatiale de la faune de mammifères ont été complètement influencés par de considérables changements du paysage et du climat. Les changements climatiques à l'échelle de tout le Globe, ayant mené à la formation de grandes calottes glaciaires, ainsi que l'influence des calottes-mêmes, on eu pour conséquence la formation d'une zone périglaciaire aux paysages spécifiques.

La dégradation de la forêt, considérée comme une formation zonale, sur l'énorme étendue de la Sibérie et de l'Europe de l'Est et, en résultat, la conjonction de la toundro-steppe froide du Nord avec les steppes sèches et les semi-déserts de l'Asie centrale, ont été les facteurs décisifs influençant l'évolution de la faune périglaciaire. Ils ont eu pour conséquence la création des faunes spécifiques „mixtes” du milieu périglaciaire (VANGENGEJM, RAVSKIJ, 1965). Au cours des périodes interglaciaires (et, probablement, lors des interstadés) une structure zonale, proche de l'actuelle, se reconstruisait mais, hélas, il n'y a pas de données sûres sur la faune de cette période aux latitudes moyennes et septentrionales de l'URSS.

En principe, les faunes du Riss (au sens large du terme) et du Würm se ressemblent beaucoup. Il est possible d'analyser les particularités des biocénoses périglaciaires à l'exemple des faunes des phases froides du Pléistocène supérieur (phase de Zyriansk et Sartansk dans la Sibérie, phases de Kalinin et Ostakhovo dans la partie européenne de l'URSS), pour lesquelles on dispose de nombreux matériaux bien documentés. Les associations forestières n'ont pas existé dans la Sibérie et l'Europe d'Est lors des phases froides du Pléistocène. Malgré cela, dans la faune périglaciaire on connaît des espèces considérées en général comme forestières (par exemple l'ours brun, l'élan etc.). Actuellement, la principale partie de leur aire appartient à la zone forestière mais, en même temps, ces animaux se rencontrent très souvent comme composants de la faune subarctique. Un grand nombre d'entre eux se présente comme des formes — cosmopolites vivant dans toutes les zones climatiques — de la toundra jusqu'au désert (ŠVARC, 1965; KIRIKOV, 1960). Au cours des phases froides du Pléistocène ils ont été peu nombreux.

La prédominance des animaux adaptés aux espaces ouverts et aux hivers peu neigeux est le trait caractéristique des biocénoses périglaciaires. Si on compare le fait cité à la situation actuelle, il est remarquable que les aires de nombreux animaux contemporains appartenant à la faune périglaciaire, sont découpées par la zone non-gelée (Fig. 1).

Certains zoologues et paléontologues essayent d'expliquer la plus large répartition de nombreux mammifères, lors du Pléistocène qu'actuellement, par des changements de l'écologie. Pourtant, il est connu que la formation des caractères d'adaptation est, d'un côté, un processus suffisamment long pour que la plupart des animaux pléistocènes appartenant à la faune du Pléistocène restent inchangés par rapport aux principaux facteurs écologiques (FLEROV, 1962) et, de l'autre, que le moindre changement des facteurs du milieu géographique fait changer la morphologie des animaux (KUZMINA, 1967). En tenant compte de ce fait, on peut sans doute

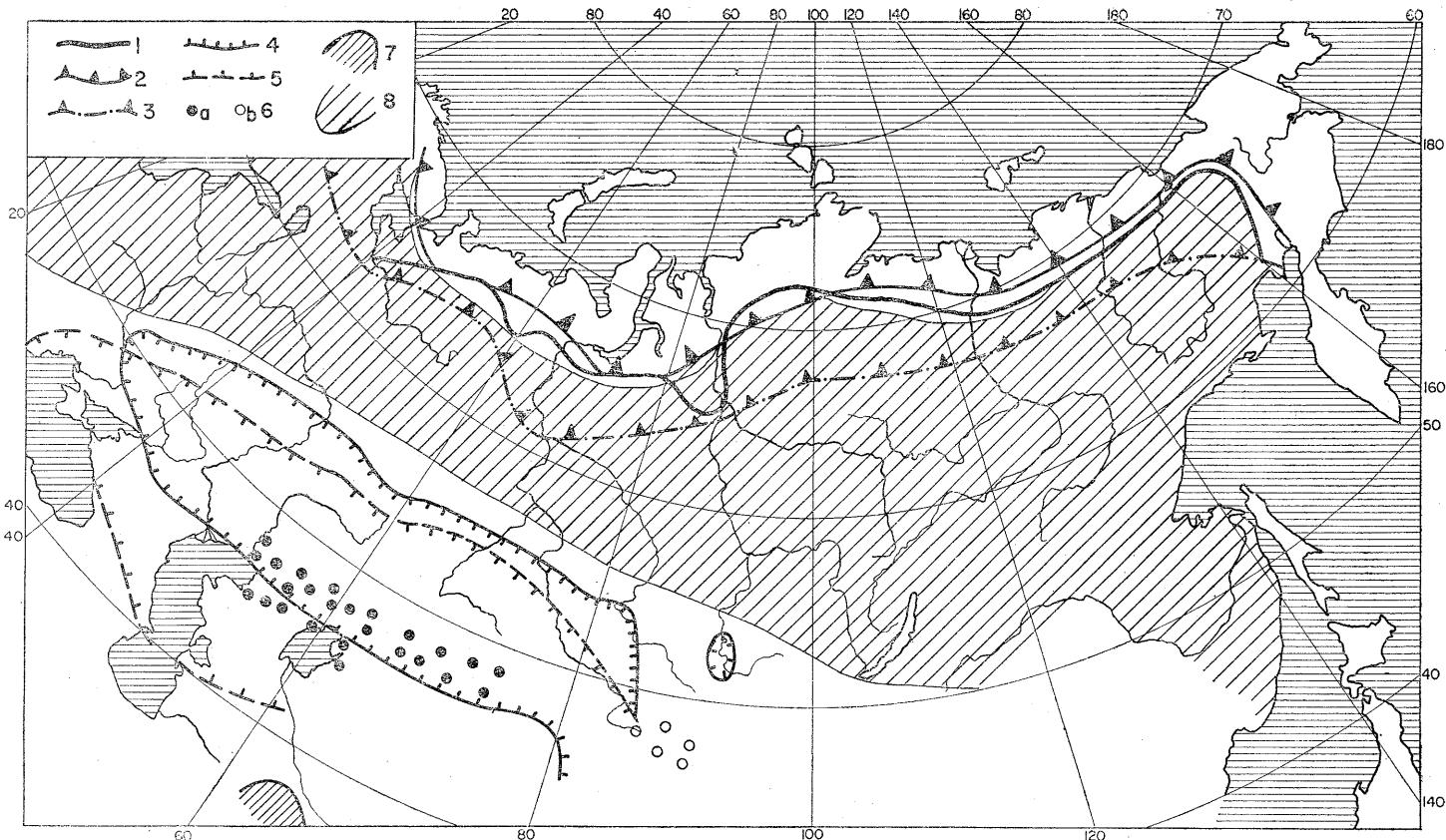


Fig. 1. Aires actuelles de quelques espèces de mammifères appartenant à l'ensemble de faune périglaciaire du Pléistocène (assemblé par V. S. ZAŽIGIN)

1. limite Sud des aires de *Dicrostonyx* et de *Lemmus*; 2. limite Sud de la région du séjour d'été d'*Alopex lagopus*; 3. limite Sud de la région de la vie nomade d'*Alopex lagopus*; 4. limite de l'aire de *Lagurus lagurus*; 5. aire de *Saiga tatarica* (lors de temps historiques); 6. aire d'*Eolagurus luteus* (a: lors des temps historiques; b: actuelle); 7. aire d'*Equus hemionus*; 8. zone forestière

soutenir une opinion considérant que l'écologie des espèces dont la morphologie n'a pas varié depuis le Pléistocène jusqu'aux jours actuels n'a pas changé non plus. L'analyse des données caractérisant les végétaux, le sol, l'épaisseur de la couverture de neige ainsi que les autres composants du milieu périglaciaire ancien peut nous persuader qu'ils sont tous analogues à ceux qui actuellement définissent l'écologie des espèces en question (RAVSKIJ, et al., 1964).

Il ne faut non plus oublier que les espèces considérées en général comme méridionales vivent actuellement dans les régions de l'Asie centrale, donc qu'elles sont parfaitement adaptées aux conditions climatiques excessivement continentales et, par là, aux basses températures hivernales. Ce fait prouve que le facteur thermique, pratiquement, ne joue pas de rôle. Cette conclusion peut être bien illustrée par l'extension du saïga (Fig. 2) qui, au cours du Pléistocène, s'est répandu de l'Est de l'Angleterre jusqu'à l'Alaska, c'est à dire dans toute la zone périglaciaire, en éliminant, naturellement, les régions montagneuses. En tenant compte de la grande spécificité de cet animal, il faut sans doute considérer que son extension maximum a eu lieu lors de la deuxième moitié des périodes glaciaires — au cours des phases cryoxérophitiques.

Un trait bien caractéristique de la faune périglaciaire est l'absence des animaux menant une vie souterraine en groupe. Ce fait est, naturellement, directement conditionné par la présence fréquente du pergélisol. Ce n'est qu'au Sud de la Sibérie occidentale qu'il est possible de rencontrer dans la faune pléistocène, rarement, des myospalax. Probablement, leur vie a été liée aux régions à pergélisol insulaire ou au sol gelé saisonnièrement.

A la base de cette vue générale des conditions naturelles de la zone périglaciaire, on peut observer certaines différences zonales de la répartition des mammifères; il est possible de distinguer trois sous zones (Fig. 2) dont deux — Nord et Sud — possèdent des ensembles d'animaux propres et sont caractérisées par des proportions quantitatives bien définies d'autres espèces.

La toundro-steppe avec des intercalations de la toundra coupée de forêts ont couvert la Sibérie de la limite de la calotte glaciaire jusqu'au 55° de latitude Nord. En Europe de l'Est son extension est descendue un peu plus loin au Sud (à certains endroits jusqu'à la latitude de 50°), en résultats des plus grandes dimensions de la calotte glaciaire (Fig. 2: I). Les *Dicrostonyx*, *Lemmus* et *Ovibos* servent de genres indicateurs de la sous-zone de Nord (la fréquence des fouilles contiennent leurs restes diminué de Nord vers le Sud). *Mammuthus primigenius*, *Rangifer tarandus*, *Alopex lagopus*, *Equus caballus* et *Bison priscus* sont ici très nombreux. Au Sud de la sous-zone on rencontre assez souvent la *Lagurus lagurus*.

La sous-zone Sud de la zone périglaciaire (Fig. 2: III) comprenait la Transbaïkalie, apparemment la partie Nord de la région de la mer Caspienne, les régions de l'Oural et de Kazakhstan. Dans la plus grande partie la sous-zone se présente occupée par une steppe froide et sèche mais les régions semi-désertiques y jouaient un rôle important.

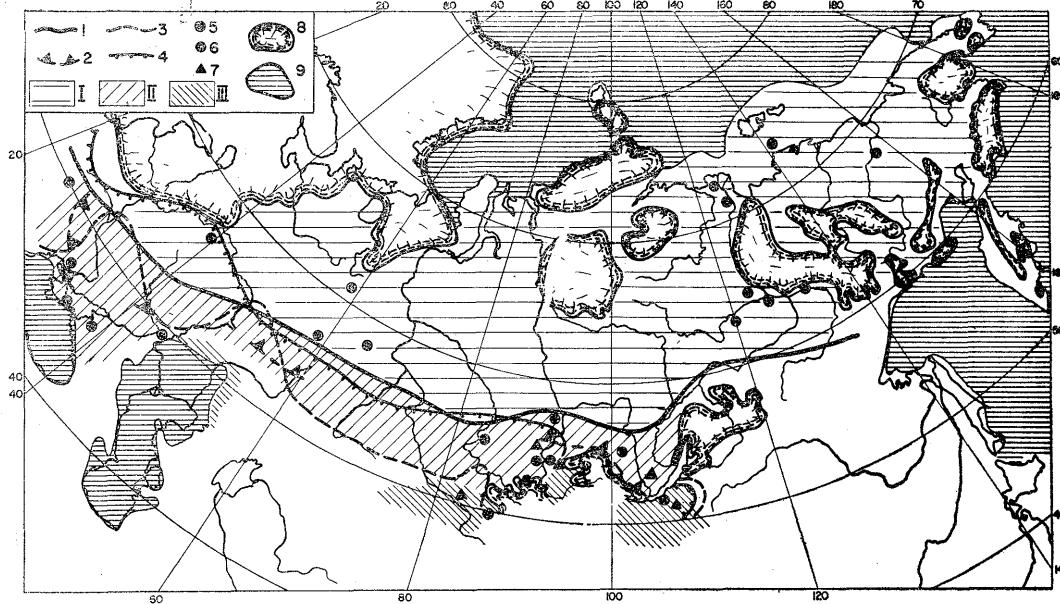


Fig. 2. Répartition de certains représentants de la faune périglaciaire au cours des phases froides du Pléistocène supérieur (assemblé par E. A. VANGENGEJM et V. S. ZAŽIGIN)

I — sous-zone Nord de la zone périglaciaire (toundro-steppe à intercalations de la toundra coupée de forêts); II — sous-zone de transition (steppe périglaciaire); III — sous-zone Sud (steppe périglaciaire et semi-désert)

1. limite Sud de la répartition des *Lemmus*, *Dicrostonyx*, *Oyibos*; 2. limite Sud de la répartition d'*Alopex lagurus*; 3. limite Nord de l'aire d'*Eolagurus*; 4. limite Nord de l'aire de *Lagurus lagurus*; 5. trouvailles isolées de *Dicrostonyx* et *Lemmus*; 6. localités avec les restes de *Saiga*; 7. localités avec les restes d'*Equus hemionus*; 8. limites des calottes glaciaires (période de Zyriansk-Kalinin); 9. bassins marins (8 et 9 d'après l'Atlas des cartes lithologico-paléo-géographiques de l'URSS, vol. IV, édité par le Ministère de la géologie de l'URSS, Moscou, 1967)

Pour la Transbaïkalie les *Poephagus baicalensis*, *Spirocerus kiakhtensis*, *Procapra gutturosa*, *Microtus brandti*, *Lepus tolai* et *Meriones* sont les espèces indicatrices de la sous-zone Sud (nombre d'eux sont des endémiques de la sous-zone paléo-zoo-géographique centre-asiatique). Il y a une abondance de *Equus (Hemionus) hemionus*, *Ovis ammon*, *Coelodonta antiquitatis* et *Allactaga sibirica*. On rencontre *Eolagurus luteus* et *Lagurus lagurus*. *Mammuthus primigenius* et *Rangifer tarandus* sont très rares — on ne les trouve qu'au Nord. Les boeufs musqués, les lemmings et les renards bleus manquent complètement.

Dans la région de la mer Caspienne, *Rhombomys*, *Scirtopoda* et *Alactagulus* représentent la sous-zone en question.

Entre ces deux sous-zones sus-décrivées, il y a une zone de transition naturelle — steppe aride „froide” (Fig. 2: II). La faune de cette sous-zone a été composée aussi bien d'éléments de la sous-zone du Nord que celle du Sud, aucun groupe n'étant pas prédominant. On n'a pas rencontré d'espèces subarctiques les plus spécialisées, comme le boeuf musqué ou les lemmings. Les restes de renard bleu sont très rares bien que, dans l'Europe de l'Est, son extension atteignît la Crimée. Dans la sous-zone de transition, du Nord vers le Sud, le changement du nombre des *Lagurus* et des *Eolagurus* est caractéristique — le premier prédomine au Nord, l'autre au Sud. A la Crimée, à côté des espèces citées, *Apodemus*, *Ellobius* et *Asinus* apparaissent et, principalement au début du Würm, en Crimée et dans la région des Carpates, on peut de temps en temps rencontrer de *Megaloceros giganteus*.

Ces particularités de la répartition zonale des mammifères lors des phases froides du Pléistocène supérieur (ainsi qu'au cours de la glaciation maximale) se montrent bien coordonnées aux résultats des analyses sporo-polliniques et aux données lithologiques (RAVSKIJ, et al., 1961; VANGENGEJM, RAVSKIJ, 1965).

De considérables changements de la composition des biocénoses se font jour au début de l'Holocène. Ces biocénoses forestières réapparaissent. Les changements de la faune sont liés étroitement au développement de la forêt qui, au temps de l'optimum de l'Holocène, s'étend de 150 à 300 km plus au Nord de sa limite actuelle. Ce n'est que par endroits que sont conservés de petits fragments d'associations végétales périglaciaires avec quelques populations — reliques d'animaux steppiques (par exemple des zisels, marmottes etc.).

En résumé, la faune périglaciaire ne peut pas être considérée comme un mélange non sélectionnée et résultant, comme on l'a cru longtemps, des simples déplacements des zones climatiques. Elle apparaît comme une association animale tout à fait naturelle et conforme à des facteurs écologiques bien précis y compris, avant tout, l'existence de larges espaces ouverts, un climat sec et un ensemble végétal caractéristique.

Bibliographie

- ČERSKIJ, I. D., 1891 — Description de la collection des mammifères post-tertiaires recueillie par l'Expédition de la Nouvelle Sibérie, 1885—1886 (en russe). *Zap. Sibirsk. Obšč.*, t. 15, vyp. 1.
- FLEROV, K. K., 1962 — Sur les directions principales de l'évolution écologiques des ruminants (*Ruminantia*). *Paleontol. žurn.*, No. 4.
- GITERMAN, R. E., GOLUBEVA, L. V., ZAKLINSKAYA, E. D., KORENEVA, E. V., MATVEEVA, O. V., SKIBA, L. A., 1968 — Etapes principales du développement de la végétation de l'Asie septentrionale au cours de l'Anthropogène (en russe). Edition „Nauka”, Moscou.
- GROMOV, V. I., 1948 — Documentation paléontologique et archéologique de la stratigraphie des dépôts continentaux de la période quaternaire sur le territoire de l'URSS (en russe). *Trudy Inst. Geol. Akad. Nauk SSSR, ser. geol.*, vyp. 64 (17).
- GROMOV, V. I., KRASNOV, I. I., NIKIFOROVA, K. V., ŠANCER, E. V., 1961 — Connaissances actuelles sur la limite inférieure et la subdivision stratigraphique du système anthropogène (quaternaire) (en russe). Dans: Questions de la géologie de l'Anthropogène; édité par l'Académie des Sciences de l'URSS.
- KIRIKOV, S. V., 1960 — Les changements du monde animal dans les zones naturelles de l'URSS. Les zones de forêts et de toundra (en russe). Edition de l'Académie des Sciences de l'URSS, Moscou.
- KUZMINA, I. E., 1967 — La formation de la faune du territoire de l'Oural du Nord lors de l'Anthropogène tardif (en russe). Exposé de dissertation. Leningrad.
- RAVSKIJ, E. I., ALEKSANDROVA, L. P., VANGENGEJM, E. A., GERBOVA, V. G., GOLUBEVA, L. V., 1964 — Dépôts anthropogènes au Sud de la Sibérie Orientale (en russe). Edition „Nauka”,
- SUKHOV, V. P., 1965 — Restes des myospalax aux dents à racines du genre *Prosipheneus* (Rodentia, Mammalia) trouvées dans la Baškiria de l'Avant-Oural et questions choisies de la systématique de la famille Myospalacidae (en russe). *Doklady Akad. Nauk SSSR*, t. 177, no. 3.
- ŠER, A. E., 1965 — Mammifères du Quaternaire anciens à l'extrême Nord-Est de l'URSS et problème de la liaison continentale de l'Asie et de l'Amérique (en russe). *Doklady Akad. Nauk SSSR*, t. 177, no. 6.
- ŠVARC, C. C., 1913 — Voies d'adaptation des animaux terrestres vertébrés aux conditions de la vie dans la Subarctique. Volume I — Les mammifères (en russe). *Trudy Inst. biol. Uralsk. fil. Akad. Nauk SSSR*, vyp. 33.
- VANGENGEJM, E. A., RAVSKIJ, E. I., 1965 — Sur le type continental de la zonalité naturelle de l'Eurasie lors du Quaternaire (Anthropogène) (en russe). Dans: Problème de la stratigraphie du Cenozoïque. Edition „Nedra”.
- VEREŠČAGIN, N. K., 1959 — Mammifères du Caucase. Histoire de la formation de la faune (en russe). Édité par l'Académie des Sciences de l'URSS; Moscou—Leningrad.