Université Pierre Mendès France de Grenoble/Southern Methodist University
Symposium d'Auberives-en-Royans- Isère - France (4-6 Novembre 1997) :
« L'Ours et l'Homme »

LES OURS ET LEUR EVOLUTION

par

Alain ARGANT et Michel PHILIPPE

Résumé : *Cette présentation des ours et de leur évolution - essentiellement les Ursidae plio-pléistocènes d'Eurasie - introduit le Colloque « L'Homme et l'Ours ». Après une définition de la famille des Ursidae et de son origine, puis un tableau des sept espèces d'ours vivant actuellement à la surface de la Terre, vient l'examen rapide des formes fossiles. Leur évolution, les rapports phylétiques entre elles et les formes actuelles sont discutés en mettant l'accent sur les données largement admises par les paléontologues et celles qui constituent des points de désaccord.*

Quatre questions sont posées pour amorcer le débat :
- l'origine d'Ursus arctos ;
- l'origine de la lignée de l'ours des cavernes (U. deningeri -> U. spelaeus) ;
- la possibilité d'une origine européenne d'Ursus thibetanus ;
- accessoirement : l'utilité ou non de scinder l'Eurasie en deux ?

Abstract : *This presentation of bears - mainly plio-pleistocene Ursidae from Eurasia - and their evolution was used as an introduction to the « Bear and Man » colloquium. Following a definition of the Ursidae family and its origins, then a table summing the seven bear species now living on Earth, you will find a quick examination of their fossil forms. Their evolution as well as phyletic relations between ancient and present forms are being discussed pointing out facts widely accepted by paleontologists and also elements which are sources of disagreement.*

Four questions are asked to begin the discussion :
- the origins of Urssus arctos;
- the origins of the cave bear lineage (U. deningeri -> U. spelaeus);
- the possibility of european origins for Ursus thibetanus;
- secondarily : is it necessary to split Eurasia or not ?

Introduction

Débuter le Colloque « L'Homme et l'Ours », en abordant les problèmes de l'évolution des Ursidés peut paraître surprenant. A la réflexion, c'est bien l'Homme qui a étudié et réussi, au prix de patients et multiples travaux, à accumuler une somme impressionnante de connaissances sur les ours actuels et leurs ancêtres et il nous semble important de rappeler l'apport de la paléontologie dans le thème retenu. Il est bien rare, enfin, de débattre des problèmes d'évolution des Ursidés, et il aurait été dommage de ne pas profiter de l'occasion offerte pour le faire, surtout quand il devient possible, grâce à l'un de nous (M. Ph., responsable des collections particulièrement riches du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon), de rendre plus concrète cette évolution, avec une exposition des moulages de pièces parmi les plus prestigieuses.

Un point rapide sur les Ursidés en général et leur origine paléontologique, puis un bilan sur les ours actuels à la surface de la Terre permettront d'aborder la question de leur évolution à partir des Ursidés fossiles. Nous nous sommes volontairement limités au cadre spatio-temporel des fossiles plio-pléistocènes d'Eurasie pour rester dans les limites imparties. N'oublions pas, enfin, le cadre proposé : celui des rapports Homme-Ours. L'Homme n'a pas coexisté avec toutes les espèces fossiles, bien évidemment. Ce n'est qu'à la fin du Pléistocène ancien que l'on est en droit d'imaginer raisonnablement leur rencontre, d'où la part prépondérante prise dans cette présentation par les Ursidés fossiles les plus récents.

Les Ursidés

Généralités

La famille des Ursidés regroupe des Carnivores de grande taille, de type plantigrade, avec cinq doigts à l'avant et à l'arrière. Les canines sont puissantes, mais peu acérées. La dentition se caractérise par la réduction, voire la disparition des prémolaires antérieures et par le développement de molaires bunodontes broyeuses. Les caractères anatomiques des Ursidés sont bien particuliers et se distinguent facilement de ceux des autres Carnivores à cause de la robustesse et de l'adaptation des membres à la position plantigrade (Bonifay, 1966) ou plutôt semi-plantigrade. La queue des Ursidés apparaît, enfin,

particulièrement réduite. Les ours se caractérisent par une grande variabilité individuelle et un fort dimorphisme sexuel qu'il ne faudrait jamais oublier dans les études paléontologiques.

Origine des Ursidés

L'origine de la famille des Ursidés, d'apparition somme toute récente à l'échelle géologique, est à rechercher au Miocène holarctique, il y a environ 20 millions d'années, avec le genre *Ursavus* défini par Schlosser en 1899 à partir de vestiges d'animaux ressemblant à l'ours, d'une taille générale à peine supérieure à celle d'un loup, découverts dans des dépôts d'un âge miocène des lignites de Voitsberg et Steieregg près de Wies (Styrie, Autriche), dans une argile grise à Kieferstädtl près de Gleimitz en Haute-Silésie (Pologne), et dans un remplissage de fissure karstique à la grive-Saint-Alban (Isère, France) (Erdbrink, 1953).

Le plus primitif et le plus ancien, qui est aussi le plus petit des *Ursavus*, *Ursavus elmensis* (Stehlin, 1917), découvert dans le remplissage d'une fissure à Wintershof-West près de Eichstätt en Bavière (Allemagne), date du Burdigalien ancien (Miocène ancien) (Dehm, 1937 ; 1950). Il est reconnu comme l'ancêtre des autres *Ursavus* et il semble admis qu'il dérive du genre *Cephalogale* , de l'Aquitanien. Les ours vrais, genre*Ursus* (Linné, 1758), présentant tous leurs caractères ostéologiques et dentaires, apparaissent durant le Pliocène, entre le Pontien et le Plaisancien il y a environ 5 millions d'années, avec *Ursus boecki* (Schlosser, 1899), petit ours découvert dans les lignites de Baröth-Köpecz au nord de Brasov (Transylvanie, Roumanie) et rattaché depuis au groupe *Ursus minimus-thibetanus*. La distinction des deux genres *Ursavus* et *Ursus* est subjective et recouvre évidemment une transition longue et graduelle ce qui explique les hésitations, débats et controverses qui jalonnent leur histoire (Erdbrink, 1953).

Les ours actuels

On retient aujourd'hui, après d'importantes étapes de simplification, sept espèces distinctes d'Ursidés vivant actuellement à la surface de la Terre (tabl. 1). En sont exclus les *Ailuropodidae* (Pandas), autrefois rattachés aux *Procyonidae* ou même aux *Ursidae* et considérés souvent comme formant une famille distincte. La tendance actuelle, sur la base des données moléculaires et biochimiques, semble d'ailleurs les replacer parmi les *Ursidae*, au moins dans le cas du Grand Panda (*Ailuropoda melanoleuca*), en revenant à l'attribution d'origine de l'Abbé David (Erdbrink, 1953 : 582).

	Nom scientifique	Auteur	Nom commun	Répartition géographique actuelle	Zone climatique		
					polaire	tempérée	tropicale
1	*Ursus arctos*	Linné 1758	Ours brun	Asie, Europe et Amérique du Nord		*	
2	*Ursus (Thalarctos) maritimus*	Phipps 1774	Ours blanc ou ours polaire	Arctique circumpolaire	*		
3	*Ursus (Selenarctos) thibetanus*	G. Cuvier 1823	Ours à collier	Asie du Sud et du Sud-Est		*	
4	*Ursus (Helarctos) malayanus*	Raffles 1822	Ours des cocotiers	Sud-Est asiatique			*
5	*Ursus (Melursus) ursinus*	(Shaw 1791)	Ours lippu	Inde, Sri Lanka			*
6	*Ursus (Euarctos) americanus*	Pallas 1780	Ours noir ou baribal	Amérique du Nord		*	
7	*Ursus (Tremarctos) ornatus*	F. Cuvier 1825	Ours à lunettes	Amérique du Sud (Cordillière des Andes)		*	

Les ours actuels

Les ours fossiles d'Eurasie

Comme pour les ours actuels, on a vu pour les ours fossiles se simplifier une nomenclature buissonnante, source de synonymies abondantes mais parfaitement compréhensibles dans l'histoire des connaissances. A cela plusieurs explications :

- les difficultés rencontrées habituellement en paléontologie : matériel trop réduit, parfois déformé ou en mauvais état, et ceci particulièrement pour les périodes anciennes, d'importance capitale ; problème de la datation des sites de découverte ancienne et de leur manque de données environnementales ; désir du paléontologue de créer, le premier, une nouvelle espèce ;
- comme il s'agit d'Ursidés, à cela s'ajoute le décalage considérable entre l'abondance des vestiges d'ours hibernant dans des grottes et la rareté de ceux qui ne le font pas du tout ou que très ponctuellement, essentiellement retrouvés dans des sites de plein air, toujours représentés par peu d'individus et peu de matériel, sauf dans les rares cas de pièges naturels ;
- la conception même de l'espèce paléontologique définie sur des critères typologiques ne traduisant pas la réalité des populations entières a longtemps atomisé en une multitude d'espèces nouvelles les

découvertes successives. La tendance actuelle, heureusement, privilégie l'approche populationnelle et conduit à la création de grands groupes à fort polymorphisme, plus proches des conceptions actuelles de l'évolution (Ballesio, 1983 ; Mazza & Rustioni, 1994) ;

- la difficulté matérielle de comparer entre eux des fossiles du même âge géologique, au même stade d'évolution, ce qui permet rarement, particulièrement dans le cas des fossiles les plus anciens, une étude objective, matériel en main.

URSUS MINIMUS (Devèze & Bouillet, 1827)

Synonymie :
Ursus arvernensis (Croizet &Jobert, 1828)
Ursus ruscinensis (Depéret, 1890)
Ursus boecki (Schlosser, 1899)

C'est un ours de petite taille aux caractères encore primitifs.

Espèce typique du Ruscinien, au Pliocène (Montpellier, Perpignan...) et qui se rencontre encore au Villafranchien ancien : Etouaires, Valdarno inférieur, Kislang, Ostramos 7 en Hongrie (Janossy, 1986).

La tendance évolutive générale correspond à une augmentation de la taille au cours du temps. Des ressemblances anatomiques avec *Ursus thibetanus* en font un des ancêtres, direct ou indirect, de l'espèce actuelle.

URSUS ETRUSCUS (Cuvier, 1823)

Synonymie :
Ursus aff. etruscus (Mazza & Rustioni, 1992)

Une récente révision conduit à une redéfinition de l'espèce *Ursus etruscus* (Mazza & Rustioni, 1992 : 104-9). *Ursus etruscus* est un ours de taille moyenne à grande, à profil du crâne convexe dans la région pariétale, interrompu au nasion et rectiligne dans la région nasale, au neurocrâne allongé avec des condyles occipitaux très petits et faiblement saillants. Son front est large, plat à légèrement convexe, avec une concavité sagittale faible et un ectorbital robuste et proéminent. Trois prémolaires supérieures et inférieures très petites sont séparées par de larges diastèmes. Sa mandibule à branche horizontale mince et allongée, présente un profil ventral rectiligne. Son humérus possède parfois un foramen supracondylaire. Les métacarpiens et métatarsiens augmentent en longueur du premier au cinquième. Les phalanges portent des empreintes d'insertion des flexeurs proéminentes.

Ursus etruscus est l'ours villafranchien par excellence (zone 16 à 19). Il apparaît au Villafranchien inférieur. Des représentants de l'espèce sont connus à Perrier-Rocaneyra, Saint-Vallier, Sénèze, Valdarno, Tegelen. La dernière présence est à situer à Pierrafita en Italie à la fin du Pléistocène inférieur (zone 19) et peut-être même au tout début du Pléistocène moyen (zone 20) au Vallonnet ? (Lumley & *al.*, 1988). Dans leur étude Mazza et Rustioni (1992) distinguent les formes anciennes qu'ils nomment *Ursus aff. etruscus*, du Pliocène final au Villafranchien moyen : Saint-Vallier, Kurutsay (Tadjikistan), La Puebla de Valverde (Espagne) (zone 17) ; les vraies formes d'*Ursus etruscus*, du Villafranchien supérieur, étant celles d'Olivola.

L'analyse comparative du matériel de Saint-Vallier, Kuruksay, Olivola, Valdarno supérieur, Crostolo-Modolena et Pierrafitta révèle une évolution progressive des formes les plus anciennes aux plus récentes en direction d'un allongement du museau, d'une réduction des prémolaires antérieures (P1-P3), de la compression latérale des premières molaires supérieures et inférieures, d'une élongation de la M2/ et d'une simplification des surfaces masticatrices des dents postérieures. Mazza et Rustioni constatent qu'à l'exception du site de Tegelen (Pays-Bas) livrant un matériel réduit, les autres sites correspondent aux régions du sud de l'Europe, faisant de l'ours étrusque une espèce plutôt méridionale. Sa présence est d'ailleurs signalée en Afrique du Nord, à Ahl Al Oughlam (Casablanca, Maroc) (Geraads, 1997), aux environs de 2,5 millions d'années.

Les vestiges d'*Ursus etruscus* proviennent essentiellement de sites de plein air, ce qui tendrait à indiquer qu'ils ne recherchaient pas spécialement les grottes dans l'hypothèse d'une hibernation ou qu'ils n'hibernaient pas.

URSUS DENINGERI (Von Reichenau, 1904)

Il correspond à la forme ancienne de « l'ours des cavernes » présentant à la fois des caractères arctoïdes ou étruscoïdes et déjà des caractères spéléens : c'est un ours de taille moyenne à grande, à front bombé sans creusement glabellaire marqué (caractères à examiner sur des sujets nettement adultes), aux membres moins massifs qu'*Ursus spelaeus* et dont la denture comporte des prémolaires résiduelles antérieures aux P4, dans un pourcentage significatif de cas. Différents stades évolutifs (à rechercher seulement sur des populations importantes) ont été rencontrés (Prat *in* Prat & Thibault, 1976) :

- *Ursus deningeri deningeri* von Reichenau, de Mosbach, également présent dans le gisement de Mauer près d'Heidelberg et dans le Cromer Forest-Bed (Kurtén, 1969) ;
- *Ursus deningeri savini* (Andrew, 1922), de Bacton (Cromer Forest-Bed) qui, selon Kurtén (1969), ne différerait guère de l'ours de Hundsheim dont Zapfe, en 1946, fait le type d'*Ursus deningeri hundsheimensis* ;
- *Ursus deningeri süssenbornensis* (Soergel, 1926), des graviers de Süssenborn, en Thuringe ;
- *Ursus deningeri suevicus* (Koby, 1951), de Jagsthausen (Würtemberg) ;
- *Ursus deningeri romeviensis* (Prat, 1976), de la Nauterie, à la Romieu (Gers, France), la moins éloignée, semble-t-il, d'*Ursus spelaeus.*

La présence d'*Ursus deningeri* bien affirmée à Mauer, dans le Cromer Forest-bed, à Mosbach, à

l'Escale, à Château, à la Nauterie C.13-14..., en fait une espèce caractéristique du Pléistocène moyen (zones 20 à 24). L'espèce est présente à la Nauterie C. 11-8 (Prat *in* Prat & Thibault, 1976) au Mindel-Riss (zone 23). Sa disparition, ou plutôt l'acquisition du stade évolutif *Ursus spelaeus*, semble admise à la fin du Pléistocène moyen.

L'abondance des découvertes d'*Ursus deningeri* en grotte, et non plus seulement dans les sites de plein air, tend à prouver la recherche systématique des cavités pour l'hibernation lorsque le contexte géologique le permet. Comme *Ursus spelaeus*, c'est une espèce largement ubiquiste adaptée à un large éventail de biotopes, allant d'un milieu forestier tempéré à un milieu plus ou moins steppique.

URSUS SPELAEUS (Rosenmüller & Heinroth, 1794)

La paléontologie de l'ours des cavernes a donné lieu à de nombreuses études et ses caractéristiques sont bien connues : c'est un ours au corps massif, au tronc puissant. Le crâne possède des bosses frontales marquées, avec un net enfoncement glabellaire central. Les prémolaires antérieures aux P4 ont disparu ou il n'en reste, dans de rares cas, que des vestiges. Les molaires à large surface masticatrice, aux tubercules arrondis, sont adaptées à un régime alimentaire très largement végétarien, ce que confirme la biogéochimie isotopique (Bocherens & *al.*, 1990). Le squelette des membres apparaît massif et celui des membres antérieurs plus allongé et plus puissant que celui des pattes postérieures, donnant probablement à l'animal vivant un profil plus surbaissé à l'arrière-train que l'ours brun. Les segments distaux des membres (radius-cubitus, tibia) sont très courts par rapport à l'humérus et au fémur. De même les métapodes sont courts et massifs et en particulier les métacarpiens, très robustes. Le fort polymorphisme des populations différentes d'ours bruns que soulignent Mazza et Rustioni (1994) se rencontre aussi chez les ours des cavernes (*Ursus deningeri -> Ursus spelaeus*) ainsi que le peu de variabilité au sein d'une même population, comme le montre par exemple l'étude dentaire de l'*Ursus spelaeus* de la Balme à Collomb (Argant, 1995).

L'ancêtre de l'ours des cavernes, *Ursus deningeri* atteint le stade évolutif *Ursus spelaeus* à la fin du Pléistocène moyen, dans la zone 24 : Fontéchevade, Châtillon-St-Jean, Azé où se rencontre *Ursus spelaeus deningeroides* (Mottl, 1964) (Argant, 1991). La distinction des deux espèces relève de l'exercice de style et prouve bien la continuité de la lignée évolutive. Les formes typiques d'*Ursus spelaeus* correspondent aux ours des cavernes du Pléistocène supérieur moyen, au Würm ancien (zone 26) où certains individus atteignent des tailles impressionnantes. L'extinction de l'espèce en Europe se produit à la fin de la dernière période glaciaire (Tardiwürm) il y a 12000 ans environ, plus tard même, au Mésolithique, dans le Caucase et au nord de l'Oural où ont subsisté quelques ultimes refuges (Musil, 1980-81).

Avec *Ursus spelaeus* dominant, se rencontrent avant tout des espèces animales de forêt et de climat tempéré. Les découvertes d'espèces associées à cachet froid ou steppique existent mais restent rares. Les analyses palynologiques confirment ces résultats. En Bourgogne par exemple, l'analyse d'une brèche entourant deux ossements en connexion, aux Furtins (O.2 h), à Berzé (Saône-et-Loire) (Argant, 1990) apporte l'indication d'un milieu forestier nettement tempéré. A Gissey-sur-Ouche (Côte-d'Or), dans la grotte de la Garenne (Côte-d'Or), il s'agit d'un milieu froid d'après l'analyse pollinique d'un coprolithe de *Crocuta spelaea*, associée à *Ursus spelaeus*. L'ours des cavernes est bien une espèce ubiquiste s'adaptant à un large éventail de biotopes, allant d'un milieu forestier tempéré à un milieu plus ou moins steppique. La seule limite à l'aire de répartition de l'ours des cavernes se trouve au sud pour des raisons climatiques (Musil, 1980-81).

Hibernant dans les grottes, l'ours des cavernes a laissé un nombre considérable de vestiges. Dans sa monographie sur l'ours des cavernes, Musil (1980-81) recense en Europe 792 sites bien étudiés, dans 16 pays différents. L'ours des cavernes doit son abondance non pas aux effectifs des populations vivantes mais simplement à son rythme biologique lui faisant rechercher des cavernes pour hiverner, et ceci de génération en génération. La Balme à Collomb (Entremont-le-Vieux, Savoie) par exemple, a servi de lieu d'hibernation pendant plus de 21 000 ans apparemment sans discontinuité importante (Philippe, 1997). Les grottes constituent un milieu de conservation particulièrement favorable, dans un ensemble clos, et elles présentent un intérêt tout particulier pour les paléontologues. Ceci permettra, quand les fouilles scientifiques se seront multipliées, d'aborder les mécanismes de la dynamique des populations d'*U. spelaeus*.

URSUS ARCTOS (Linné, 1758)

Synonymie simplifiée :
Ursus arctos fossilis (Goldfuss, 1821)
Ursus priscus (Cuvier, 1823)
Ursus prearctos (Boule, 1910)

C'est un ours de taille moyenne à très grande, avec une forte variabilité sexuelle. Le crâne est allongé avec de puissantes arcades zygomatiques et le front peu bombé. La présence des prémolaires antérieures est un excellent caractère qui permet de le distinguer d'*Ursus spelaeus*. Si on dispose d'un matériel suffisant, les caractères morphologiques dentaires constituent également un bon critère de distinction. Le squelette de ses membres est robuste mais beaucoup moins massif que chez l'ours des cavernes. Les métapodes en particulier, beaucoup plus longs et grêles, le distinguent facilement du précédent. Les troisièmes phalanges présentent aussi un allongement caractéristique traduisant des griffes de plus grande longueur.

Cette espèce est présente en Chine dès le début du Pléistocène moyen à Choukoutien (Zdansky, 1928), mais d'arrivée plus tardive en Europe à Heppemloch,

Lunel-Viel à l'Holsteinien (zone 23), où elle coexiste avec *Ursus spelaeus*. Elle est aujourd'hui au bord de l'extinction partout où l'homme ne peut conserver les milieux naturels indispensables à sa survie.

L'ours brun n'hiverne pas systématiquement dans les grottes où ses restes ne se rencontrent donc que rarement. *Ursus arctos* a une signification forestière, mais il faut souligner son pouvoir d'adaptation exceptionnel qui lui a sans doute permis, au Quaternaire, de s'adapter à de nombreux milieux. Toujours très rare dans les gisements paléontologiques, il est plus régulièrement présent en milieu archéologique, car l'homme a toujours recherché sa fourrure.

URSUS THIBETANUS (Cuvier, 1823)

Synonymie simplifiée :
Ursus (Plionarctos) telonensis (Bonifay, 1971)
Ursus stehlini (Kretzoï, 1938)
Ursus mediterraneus (Del Campana, 1913)
Ursus schertzi (Dehm, 1943).

L'ours à collier du Tibet est caractérisé par un crâne élargi au niveau des pariétaux et étroit au niveau des processus zygomatiques du frontal. Le museau est court et la région occipitale basse. La mandibule présente une base légèrement sinusoïdale à l'aplomb de la M3. Le processus condylaire forme avec la branche horizontale un angle aigu. La formule dentaire est 3/3 I, 1/1 C, 4/4 P, 2/3 M. La P4/ est simple, à cuspides tranchantes et à métacône bas. Les molaires supérieures ont des cônes vestibulaires beaucoup plus élevés que les cônes linguaux. La M/1 est très particulière et possède un paraconide et un protoconide plus élevés que les cuspides du talonide : le profil est de type « torpédo » (Erdbrink, 1953). On remarque la présence d'une crête diagonale réunissant le métaconide et l'hypoconide. Le squelette postcrânien est mal connu à l'état fossile.

L'espèce est apparue en Europe occidentale au Pléistocène moyen ancien (Mauer). On la trouve dans une trentaine de sites européens et c'est en France qu'il y a actuellement le plus de restes : Cimay, Aldène, Bérigoule au Mindel, Balaruc VII, grotte Boule et La Terrasse (niveau 2) à Montmaurin, Orgnac 3 (C.7), argiles de Bruges et Verzé au Mindel-Riss, La Niche, Achenheim, Les Cèdres au Riss, Blanot 2 au Riss-Würm. L'ours du Tibet est aussi signalé en Italie, en Espagne, en Autriche, en Allemagne, en Yougoslavie, en Hongrie, en Tchécoslovaquie, en Grèce, en Albanie, ainsi que dans le Caucase et en Asie. L'espèce délaisse l'Europe occidentale au Pléistocène supérieur ancien (Blanot 2, Riss-Würm = gisement le plus récent) (Crégut-Bonnoure, 1996).

L'*Ursus thibetanus* de Blanot 2 est un animal de milieu tempéré, à cachet forestier, d'après la palynologie et la faune associée (Argant, 1991).

URSUS MARITIMUS (Phipps, 1774)

Synonymie :
Thalarctos maritimus (Gray, 1825)

La denture traduit une adaptation à un régime carnivore plus strict, avec des molaires à cuspides élevées et pointues. Les troisièmes phalanges sont particulièrement allongées. Kurtén (1968) signale la découverte d'un cubitus à Kew (Londres) comme sûre et datant du Pléistocène récent (Würm 4). Les autres découvertes sont post-glaciaires, dans les « argiles à Yoldia » du Danemark et du sud-ouest de la Suède. Cette espèce relativement récente correspond vraisemblablement à une adaptation de populations côtières d'*Ursus arctos* des zones froides du nord de l'Asie, pendant la dernière glaciation, si on en croit Mazza et Rustioni (1994). La présence d'*Ursus maritimus* indique en tout cas une période de froid rigoureux et une adaptation aux conditions circumpolaires. Il est extrêmement rare à l'état fossile.

Evolution et rapports phylétiques

Historique

Tout se complique singulièrement quand on essaye de préciser les rapports phylétiques des espèces fossiles entre elles et avec les descendants actuels. Les jalons solides de l'évolution des ours fossiles, bien datés, offrant une bonne sécurité stratigraphique, dont on connaît l'environnement avec précision, apportant des données statistiques sur des séries suffisantes, demeurent finalement très rares si on excepte les populations d'ours des cavernes de la lignée *U. deningeri-spelaeus*, du fait de leur hibernation en grotte facilitant la conservation de nombreux vestiges.

Conséquence de la surabondance des espèces, de temps en temps, une synthèse vient tenter de clarifier les données. Soulignons quelques étapes nous paraissant importantes :

- la très complète synthèse de D.P. Erdbrink (1953) apporte une somme impressionnante de données bibliographiques et iconographiques sur les éléments dentaires des ours actuels et fossiles. Elle reste fondamentale par son aspect historique de la connaissance des ours. La vision très large d'Erdbrink sur les Ursidés se résume dans son tableau des relations phylétiques (fig.1). Elle reste très importante en tant que structure de base ;
- B. Kurtén (1964 ; 1968) a précisé des points de vue devenus classiques et largement admis ;
- G. Ficarelli (1979 ; 1981) résume l'opinion de nombreux auteurs en proposant quatre modèles d'évolution possibles, sans trancher toutefois et en mettant l'accent sur le fait qu'aucun modèle n'est étayé d'éléments décisifs ;
- la synthèse la plus récente sur les ours d'Eurasie est celle de P.Mazza et M. Rustioni (1994). Leur rappel historique succinct (p. 2-3) résume bien les positions de paléontologues qui ont marqué l'histoire de la phylogénie des ours eurasiatiques ce qui nous évite de la reprendre ici. La figure 2 présente le modèle de phylogénèse qu'ils proposent.

Malgré tous les travaux, malgré toutes les synthèses proposées, il n'y a pas encore beaucoup de certitudes dans la connaissance de l'évolution et des rapports phylétiques des Ursidés fossiles et actuels. Si les promesses de l'analyse de l'ADN mitochondrial, qui peut se conserver à l'état fossile dans des cas favorables se confirment (Taberlet, comm. orale), les paléontologues disposeront peut-être d'un outil supplémentaire pour préciser les phylogénèses. Mais il n'y a pas pour l'instant - et peut-être n'y en aura-t-il jamais - de méthode absolue utilisable pour déterminer les liens phylétiques entre les espèces d'Ursidés. Les études métriques et statistiques trouvent rapidement leurs limites quand on tente une comparaison globale à l'échelle de l'ensemble des Ursidés. Il reste les comparaisons morphologiques, fort utiles certes, mais dont il est difficile de démêler la part due aux phénomènes évolutifs de la part adaptative aux conditions de milieu (en particulier aux ressources alimentaires dans le cas de la dentition) ou encore de la part tout simplement due à des anomalies si le matériel est réduit. Finalement, c'est bien souvent l'intime conviction des auteurs, étayée la plupart du temps il est vrai par une grande expérience et par l'étude d'un matériel paléontologique important, qui reste l'élément déterminant des conclusions. Nous essayerons donc de dégager de tout cela ce qui apparaît largement admis, sans en reprendre le détail, pour faire émerger seulement quelques problèmes nous paraissant majeurs et susceptibles de progresser dans un proche avenir. Nous espérons ainsi que les débats au cours de ce colloque - débats que nous souhaitons vifs et constructifs - contribuent à faire progresser les questions soulevées.

Les principaux points d'accord

L'émergence du genre *Ursavus* au Miocène inférieur (Burdigalien) à partir de *Cephalogale* et le fait qu'*Ursavus* soit à l'origine du genre *Ursus* recueillent un large accord et ne semble pas remis en question (avis de Stehlin, Dehm & Schlosser *in* Erdbrink, 1953).

De même, le grand groupe *Ursus minimus* (syn. *U. arvernensis*, *U. ruscinensis*, *U. boecki*) paraît reconnu comme stock primitif pliocène à l'origine de tous les groupes d'ours suivants et son lien phylétique direct avec *U. thibetanus* (syn *U. stehlini*, *U. schertzi*, *U. mediterraneus*, *U. telonensis*) ne semble plus faire de doute (Erdbrink, 1953 ; Kurtén, 1968 ; Thenius, 1969 ; Bonifay, 1971 ; Mazza & Rustioni, 1994...).

Le grand groupe d'*U. etruscus* descend très probablement du groupe *minimus* et constitue le grand stock des ours villafranchiens de la fin du Pliocène et du Pléistocène ancien d'Eurasie avec une aire de répartition très large.

L'origine d'*U. deningeri* est bien à rechercher à la fin du Pléistocène ancien. Les ours du Vallonnet (Lumley & *al.*, 1988) occupent en cela une position chronologique décisive, malheureusement la détermination n'en semble pas assurée. Il pourrait aussi s'agir d'un des tout premiers représentants d'*U. arctos* en Europe (Mazza & Rustioni, 1994).

La lignée de l'ours des cavernes *U. deningeri-spelaeus*, qui nous intéresse plus particulièrement car les Hommes ont côtoyé ses représentants, constitue enfin une entité admise par tous. Les tendances évolutives peuvent se schématiser ainsi (Bonifay, 1971 ; Prat & Thibault, 1976 ; Argant, 1991...) :

- augmentation de taille ;
- alourdissement des formes ;
- développement des bosses frontales modifiant le profil supérieur du crâne au niveau de la glabelle ;
- disparition progressive des prémolaires antérieures aux quatrièmes prémolaires ;
- apparition de tubercules secondaires aux P4 ;
- complication croissante du relief de la couronne des molaires, réduction des arrière-molaires, en particulier du talon de la M^2 ;
- raccourcissement relatif des segments distaux du squelette des membres ;
- augmentation de la brièveté relative du métapode 1 par rapport au métapode 5, tant au pied qu'à la main ;
- augmentation de la torsion du tibia, modification des os du carpe et du tarse, notamment du calcanéum et de l'astragale.

Les problèmes soulevés

Voici pour le bilan de ce qui semble à peu près reconnu aujourd'hui dans le cadre spatio-temporel qui est le nôtre. Il reste à examiner les divergences de points de vue, alimentant le débat depuis longtemps, en essayant de n'en conserver que l'essentiel.

1) A nos yeux, le problème n°1, est celui du statut d'*Ursus arctos*, dont on connaît le polymorphisme et la vaste aire de répartition holarctique actuels, et celui de ses rapports phylétiques avec *U. etruscus* pour les uns (Ehrenberg, 1929 ; Kurtén, 1968, Prat & Thibault, 1976 ; Ballesio, 1983 ; Argant, 1991) ou avec *U. minimus* pour les autres (Hescheler & Kuhn, 1949 ; Mazza & Rustioni, 1994) (fig.3).

2) Le problème n°2 concerne toujours *U. arctos* : est-il à l'origine de la lignée de l'ours des cavernes *U. deningeri-spelaeus* (Erdbrink, 1953 ; Kurtén, 1957...) (fig.2) ou bien cette lignée descend-elle directement du stock *U. etruscus* comme la lignée arctoïde elle-même (fig.3) ? La théorie phylogénique classique, admise par de nombreux auteurs (Kurtén, 1957 ; 1964 ; 1968 ; 1969 ; Prat & Thibault, 1976 ; Ficarelli, 1979 ; Ballesio, 1983 ; Argant, 1991...), fait dériver les deux lignées *Ursus deningeri-Ursus spelaeus* et *Ursus arctos* de l'ours villafranchien *Ursus etruscus*. Dans une synthèse récente, Mazza et Rustioni (1994) aboutissent à un schéma différent : l'extinction sans descendance d'*Ursus etruscus* et l'arrivée en Europe d'*Ursus arctos* (originaire d'Asie) à la fin du Pléistocène inférieur. Certaines populations d'ours bruns évoluent alors en une branche latérale *Ursus deningeri-Ursus spelaeus*. Il est vrai que l'on ne connaît pas de formes directes de transition entre *Ursus etruscus* et *Ursus deningeri*, dont les affinités se retrouvent justement dans le caractère arctoïde de ce dernier.

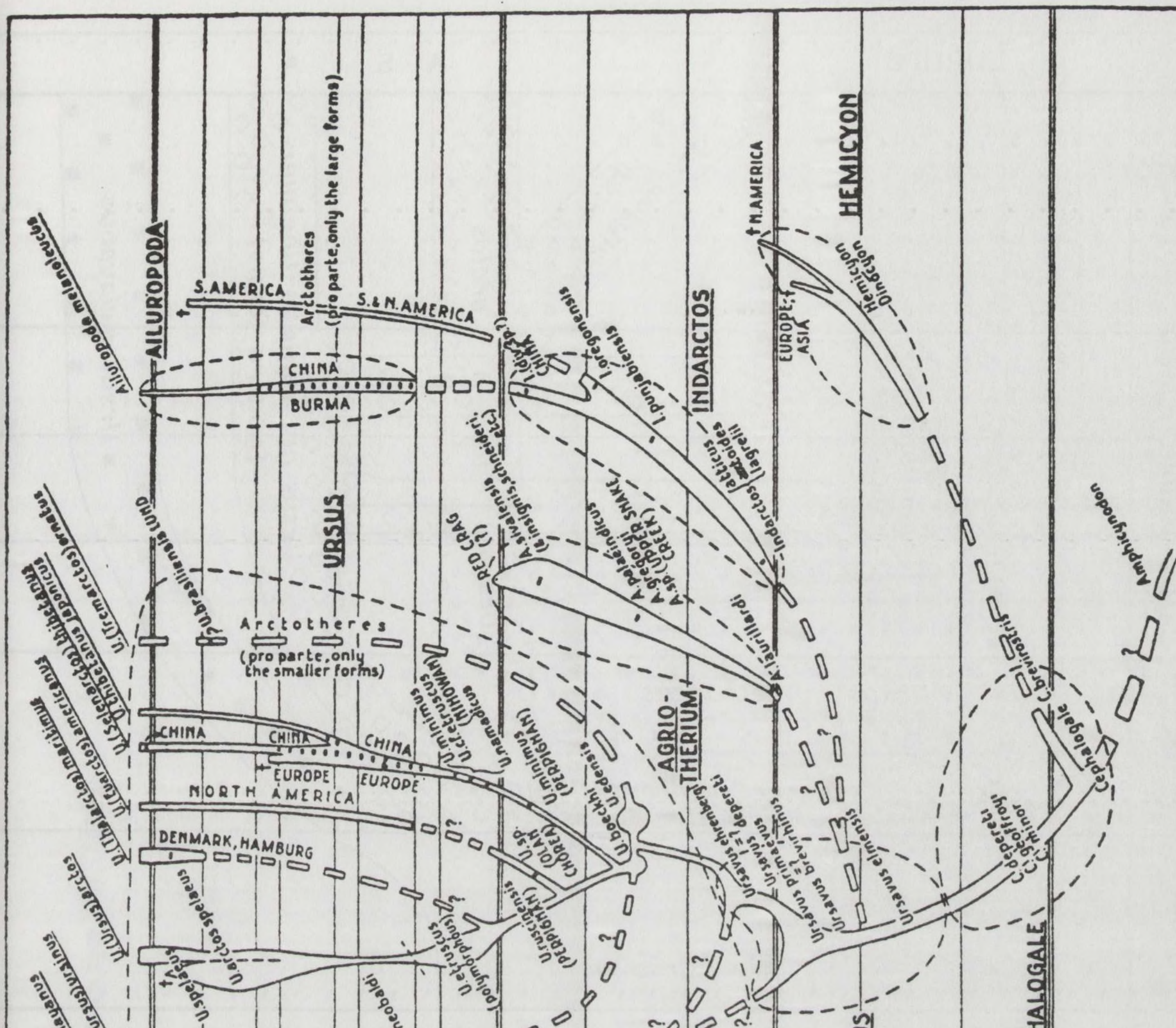

Figure 1 : Succession chronologique et filiation proposées pour les Ursidés par Erdbrink, 1953 : 590

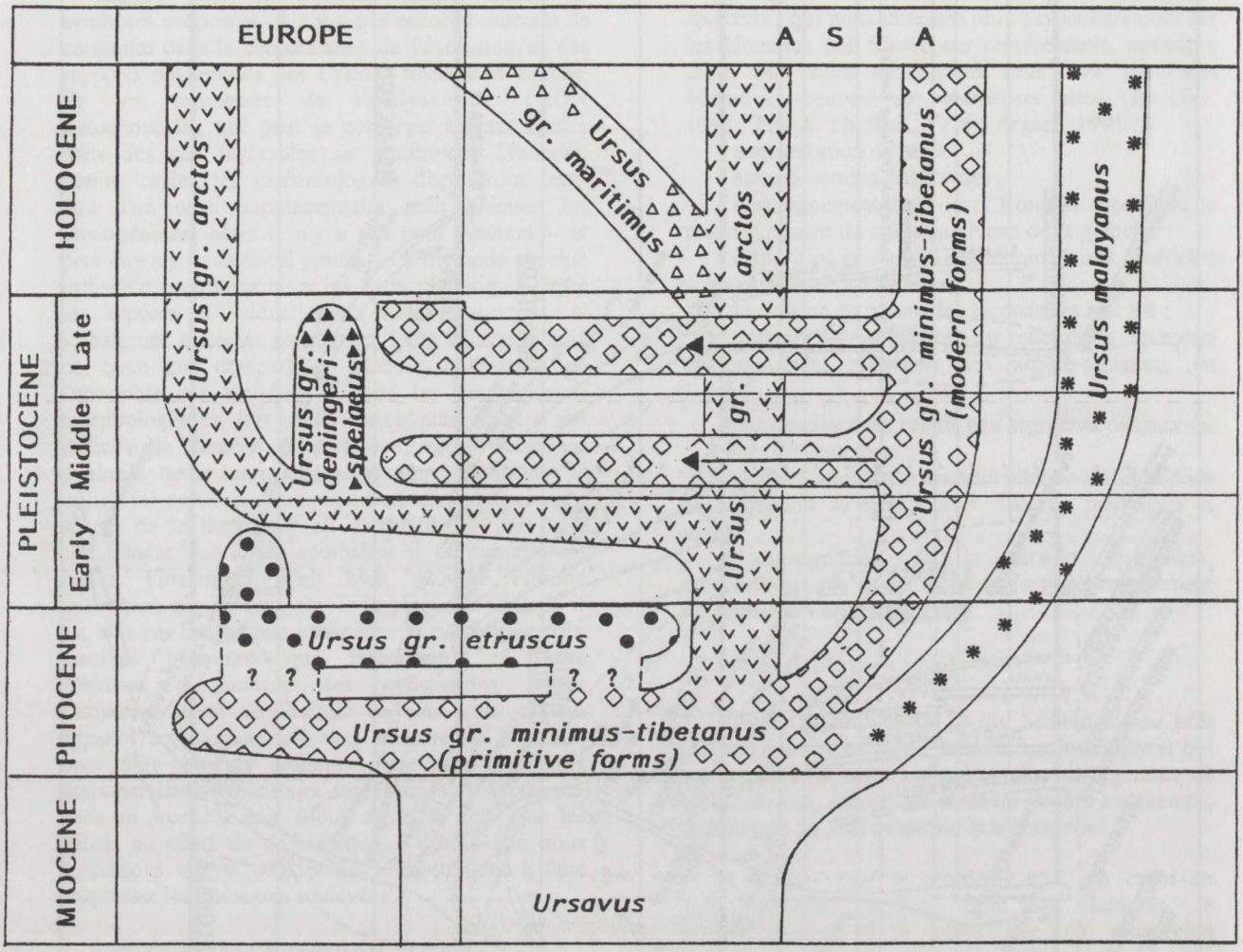

Figure 2 : Phylogénie proposée pour les ours d'Eurassie par Mazza & Rustioni. 1994 : 28

3) Enfin, problème n°3 : ne peut-on imaginer une origine européenne à l'*U. thibetanus* actuel, compte tenu de ses liens avec *U. minimus* dont les premiers représentants proviennent, semble-t-il, de gisements d'Europe occidentale ?

4) Question subsidiaire : est-il vraiment indispensable de parler d'Europe et d'Asie et de les opposer quant à l'origine de certains Ursidés alors que le bloc Eurasie forme géographiquement, et depuis longtemps géologiquement, un seul ensemble qui ne présente pas de barrières physiques insurmontables ou incontournables, si ce n'est climatiques à certaines époques... En tout cas rien qui puisse isoler longtemps une faune de grands Mammifères tels que des ours.

Bien d'autres questions pourraient être soulevées, comme celle des paléoenvironnements des ours fossiles, des conditions climatiques actuelles et passées de leurs milieux de vie, savoir s'ils hibernaient tous ou non, toutes questions touchant de près ou de loin aux mécanismes de spéciation. Finalement c'est l'espèce *Ursus arctos* qui semble être la clé de la plupart des réponses. Il conviendrait, à l'avenir, de concentrer les efforts sur les sites les plus anciens qui renferment ses vestiges. Malheureusement il est toujours rarement représenté car il ne recherche pas systématiquement les cavernes pour hiberner.

Références

ARGANT A. (1991).- *Carnivores quaternaires de Bourgogne*. Lyon, Docum.Lab.Géol., 115 : 301 p.

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). Paris, *Quaternaire*, 6, (3-4) : 139-49.

ARGANT J. (1990).- *Climat et environnement au Quaternaire dans le Bassin du Rhône d'après les données palynologiques*. Lyon, Docum.Lab.Géol., 111 : 199 p.

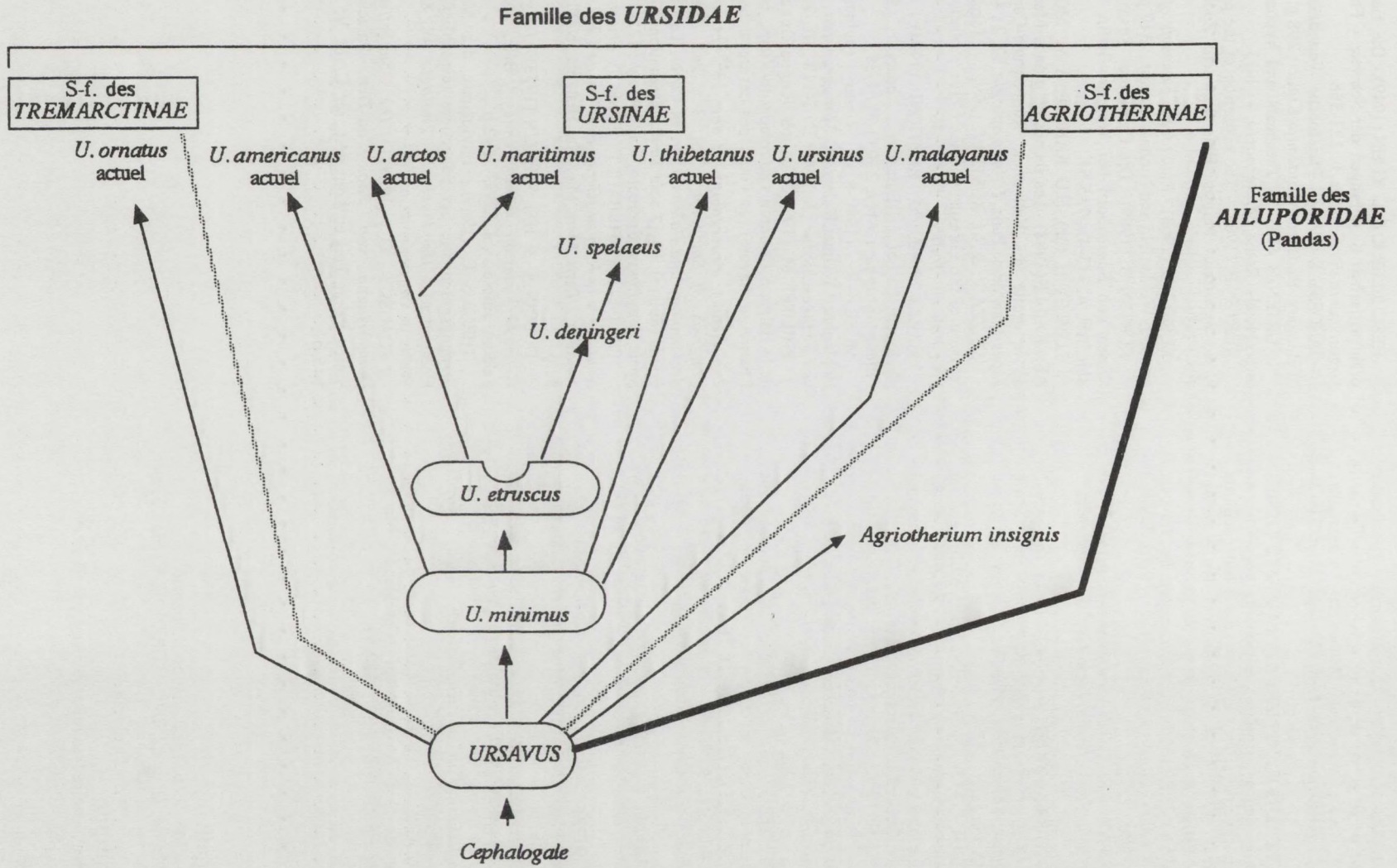

Figure 3 : Evolution des Ursidés : éléments de discussion (proposition A. Argant)

BALLESIO R. (1983).- Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : les Carnivores (*Mammalia, Carnivora*), *Ursidae*..Lyon, *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 21 : 9-43.

BOCHERENS H., M. FIZET & A. MARIOTTI (1990).- Mise en évidence du régime alimentaire végétarien de l'ours des cavernes (*Ursus spelaeus*) par la biogéochimie isotopique (13C, 15N) du collagène des Vertébrés fossiles. Paris, *C.R. Acad. Sci.*, 311, s.II : 1279-84.

BONIFAY M.F. (1966) - Les Carnivores. *In* : Lavocat R. (édit.), *Faunes et flores préhistoriques*, Paris, Boubée édit. : 337-96.

BONIFAY M.F. (1971).- Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. Paris, *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*. : 337-96.

CREGUT-BONNOURE E. (1996).- *Ursus thibetanus* Cuvier, 1823. *In* : : Guérin C. & M. Patou-Mathis (édit.), *Les grands Mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe*, Paris, Masson édit. : 177-9.

DEHM R. (1937).- Neue tertiäre Spaltenfüllungen im südlichen Fränkischen Jura. Stuttgart, *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie*, Jahrgang 1937, Abt. B (Geol. u. Paläontol.) : 349-69.

DEHM R.(1950).- Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. München, Neue Folge, *Abh. der Bayerrischen Akad. der Wissenschaften, Math.-naturwissensch. Klasse*,. 58 : 1-141.

EHRENBERG K. (1929).- Gedanken zur Stammesentwicklung der Bären im Pleistozän. Berlin, *Paleont. Zeitschrift*, Band II, I : 68-76.

ERDBRINK D.P. (1953).- *A review of fossil and recent Bears of the old World*. Deventer edit., 2 vol. : 597 p.

FICARELLI G. (1979).- Osservazioni sull'evoluzione del genere *Ursus*. Modena, *Bull. Soc. Paleont. It.*, 18 (2) : 166-72.

FICARELLI G. (1981).- Remarks on the genus *Ursus*. *In Proc. Field. Conf. Neogene-Quatern. Boundary*, Calcutta, 1979 : 21-4

FREUDENBERG W. (1914).- Die Säugetiere des älteren Quartärs von Mitteleurpa mit besonderer Berücksichtigung der Fauna von Hundsheim und Deutschaltenburg in Niederösterreich. Wien, *Geol. Paläont. Abh.* (NF), 12 : 4-5.

GERAADS D. (1997).- Carnivores du Pliocène terminal de Ahl Al Oughlam (Casablanca, Maroc). Villeurbanne, *Geobios*, 30, 1 : 127-64.

HESCHELER K. & E. KUHN (1949).- Die Tierwelt der prähistorischen Siedelungen der Schweiz. Frauenfeld, *Urgeschichte der Schweiz*, I : 121-368.

JANOSSY D.(1986).- Pleistocene Vertebrate faunas of Hungary. Budapest, *Akadémiai Kiado* : 208 p.

KURTEN B. (1957).- The bears and hyenas of the interglacials. Roma, *Quaternaria*, 4 : 1-13.

KURTEN B. (1964).- The evolution of the polar bear *Ursus maritimus* Phipps. Helsinki, *Acta Zool. Fenn.*, 108 : 1-30.

KURTEN B. (1968).- *Pleistocene mammals of Europe*. London, Weidenfeld and Nicholson edit. : 317 p.

KURTEN B. (1969).- Die Carnivoren-Reste aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar. Berlin, *Paläont. Abh.*, Abt. A, 3 (3-4) : 735-51.

LUMLEY H. (de), H.D. KAHLKE, A.-M. MOIGNE & P.E. MOULLE (1988).- Les faunes de grands Mammifères de la grotte du Vallonnet, Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes. Paris, *L'Anthroplogie*, 92, 2 : 465-96.

MAZZA P. & M. RUSTIONI (1992).- Morphometric revision of the Eurasian species *Ursus etruscus* Cuvier. Pisa, *Paleont. Italica*, 79 : 101-46.

MAZZA P. & M. RUSTIONI (1994).- On the phylogeny of Eurasian bears. Stuttgart, *Paleontographica*, Abt.a, 230 (1-3) : 1-38.

MUSIL R. (1980-81).- *Ursus spelaeus*. Der Höhlenbär. Weimar,*Weimarer Monographien für Ur- und Frühgeschichte*, .I : 1-94 ; II : 1-118 ; III : 1-112.

PHILIPPE M. (1997).- La très longue fréquentation de la Balme à Collomb (Entremont-le-Vieux, massif de Chartreuse, Savoie) par l'ours des cavernes. *In* Jeannin P.-Y. (edit.), *Proceedings of the 12th International Congress of Speleology*, vol. 3 : *2nd Symposium: Archaeology and Paleontology in Caves*, La Chaux-de-Fonds (Suisse), 10-17 août 1997, International Union of Speleology/Swiss Speleological Society : 125-28.

PRAT F. & C. THIBAULT (1976).- *Le gisememt de la Nauterie à la Romieu (Gers). Fouilles de 1967 à 1973. Nautérie I*. Paris, Mém. Mus. Nat. Hist. nat., n.s.C, XXXV : 82 p.

DUBOIS A. & H.G. STEHLIN (1933).- *La grotte de Cotencher, station moustérienne ?* Bâle, Mém. Soc. paléont. suisse, vol. 52-53 : 292 p.

THENIUS E. (1969).- Phylogenie der Mammalia. Stammesgeschichte der Säugetiere (einschließlich der Hominiden). *Handbuch der Zoologie*, 48, 8, Berlin, Walter de Gruyter and Co : 538-9.

ZDANSKY O. (1928).- *Die Saugetiere der Quartärfauna von Chou-K'ou-Tien*. Palaeontologia Sinica, Pékin, Ting et Wong édit., sér. C, vol. V, fasc.4 : 146 p.

A. Argant
CNRS - UMR 6636, ESEP, Institut Dolomieu
15 rue Maurice Gignoux, 38031 - GRENOBLE cedex, France

M. Philippe
Muséum d'Histoire Naturelle Guimet, Lyon, France