

ALIMENTATION DES OURS ET SIGNATURES ISOTOPIQUES

par

Hervé BOCHERENS

Résumé : Les teneurs isotopiques en carbone et azote du collagène osseux permettent de distinguer des individus ayant consommé des ressources alimentaires végétales ou animales terrestres, ou marines. La conservation du collagène dans des ossements fossiles parfois vieux de plusieurs dizaines de milliers d'années permet de préciser l'alimentation d'espèces ursines éteintes, telles que l'ours des cavernes *Ursus spelaeus*, qui apparaît végétarien, ou l'ours à face courte *Arctodus simus*, nettement carnivore. Cette approche peut également permettre des comparaisons alimentaires pour des populations différentes.

Abstract : The carbon and nitrogen isotopic abundances in bone collagen allow to distinguish between individuals having consumed dietary resources of terrestrial plant or animal origin, or of marine origin. The preservation of collagen in fossil bones up to several dozens years old allow to investigate the diet of extinct bear species, such as cave bear *Ursus spelaeus*, which appears to be vegetarian, or short-faced bear *Arctodus simus*, a clearly carnivorous species. This approach may also permit dietary comparisons between different populations.

Les Ursidés constituent une famille de Mammifères à spectre alimentaire large, aussi bien au niveau de l'espèce qu'au niveau des populations ou des individus. Ainsi, il existe dans la nature actuelle des espèces d'Ursidés carnassiers marins, comme l'ours polaire *Ursus maritimus* (Wooding, 1984), des Omnivores opportunistes, tels que l'ours brun *Ursus arctos* (Herrero, 1985 ; Clewenger & al., 1992 ; Parde & Camarra, 1992) et l'ours noir d'Amérique *Ursus americanus* (Wooding, 1984) et des végétariens, tels que l'ours à lunette *Tremarctos ornata* (Peyton, 1980), le grand panda *Ailuropoda melanoleuca* (Schaller & al., 1989) et l'ours noir asiatique *Ursus thibetanus* (Schaller & al., 1989). Au niveau des populations, des préférences alimentaires existent entre des populations géographiquement distinctes au sein d'une espèce, comme par exemple le cas des populations d'ours bruns des Pyrénées plus végétariens que ceux d'Europe centrale (Parde & Camarra, 1992).

En ce qui concerne les restes fossilisables, c'est-à-dire le squelette, constitué des os et des dents, les préférences alimentaires peuvent être déduites de la morphologie, sous forme de caractères génotypiques, déterminés au niveau de l'espèce, tels que morphologie des dents ou l'insertion des muscles masticateurs, mais également sous forme de caractères phénotypiques, acquis par l'individu en fonction de son mode de vie, tels que les traces d'usure de l'émail dentaire. Un autre caractère phénotypique acquis par l'individu en fonction de sa nourriture est la composition géochimique de ses tissus, et notamment la signature isotopique en carbone et azote du collagène osseux et dentaire. Cette signature peut de

plus se conserver dans les spécimens anciens. C'est l'apport de ce type d'information dans la détermination du régime alimentaire des ours actuels et fossiles que nous allons examiner maintenant.

Principe de la détermination du régime alimentaire par les signatures isotopiques

Principes de la biogéochimie isotopique

Les éléments chimiques carbone et azote présentent chacun deux isotopes stables, de masses atomiques légèrement différentes (Tableau). Bien que présentant des propriétés chimiques globalement identiques, les isotopes d'un même élément se distinguent par de faibles différences de comportements au cours des réactions chimiques dues aux différences de masse de leur noyau. Le déroulement d'une réaction physique, chimique ou biochimique faisant intervenir un mélange de molécules contenant l'un ou l'autre des isotopes d'un même élément provoque la réaction préférentiellement avec un type d'isotope, il en résulte un fractionnement isotopique. Le produit de la réaction n'a donc pas la même teneur dans l'isotope étudié que le substrat de départ. La spectrométrie de masse permet de mesurer des enrichissements ou des appauvrissements isotopiques de très faible amplitude, grâce à la comparaison avec des références définies internationalement, permettant ainsi de distinguer des

échantillons par leur origine ou leurs mécanismes de formation. La notation isotopique « delta » (δ) suivante est utilisée pour exprimer les teneurs isotopiques mesurées :

$\delta^E X = (R_{\text{échantillon}}/R_{\text{référence}} - 1) \cdot 1000$ (‰),
où X désigne C ou N, E désigne 13 ou 15 respectivement, et R correspond aux rapports isotopiques $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ respectivement. Une valeur positive de $\delta^E X$ correspond au cas où

l'échantillon est enrichi en isotope lourd par rapport à la référence, tandis qu'une valeur négative de $\delta^E X$ exprime au contraire le cas où l'échantillon est appauvri en isotope lourd par rapport à la référence. Cette référence, définie internationalement, est un carbonate marin (PDB) pour le carbone, et l'azote atmosphérique (AIR) pour l'azote.

Elément	Masse atomique	Limites d'abondances isotopiques terrestres observées (%)		
Carbone	12	99,01	-	98,86
	13	1,15	-	0,99
Azote	14	99,652	-	99,605
	15	0,395	-	0,348

Tableau : Variations naturelles des teneurs en isotopes stables du carbone et de l'azote (valeurs d'après Eliot et al., 1993)

$^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de la matière organique d'un animal pris dans son ensemble présentent un enrichissement faible (0-1 ‰) par rapport à celles de sa nourriture (DeNiro & Epstein, 1978). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des animaux présents dans un écosystème sont donc liées à celles des plantes à la base des réseaux trophiques. On observe une grande variabilité dans les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des plantes, variabilité qui est due à trois facteurs principaux : les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des sources de carbone inorganique, les voies métaboliques utilisées pour la fixation du carbone inorganique et les conditions environnementales. En milieu terrestre, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des plantes montrent une répartition bimodale très nette (Deines, 1980). Ces deux modes correspondent aux deux grands types de photosynthèses des plantes terrestres, la photosynthèse dite « en C_3 » et la photosynthèse dite « en C_4 ». La valeur moyenne de $\delta^{13}\text{C}$ des plantes en C_3 est de $-27,1 \pm 2,0$ ‰ tandis que pour les plantes en C_4 , cette valeur moyenne est de $-13,1 \pm 1,2$ ‰ (O'Leary, 1981). Les plantes en C_3 correspondent à tous les arbres et à toutes les plantes de milieux tempérés et froids, dont la phase de croissance se situe pendant la saison fraîche ; les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de ces plantes varient de -34 à -20 ‰. Les plantes en C_4 sont des plantes herbacées de milieu tropical chaud et sec, où la saison de croissance est la saison chaude (par exemple le maïs, la canne à sucre et le sorgho) et leurs valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont peu variables autour de -13 ‰. Ces plantes en C_4 nous intéresseront peu dans le cadre de l'étude des ours puisqu'en raison de leur répartition géographique intertropicale, elles ont peu d'importance dans l'alimentation de ces derniers. Les plantes terrestres utilisent comme source de carbone inorganique le CO_2 atmosphérique, dont la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ moyenne est de -7,8 ‰. Cette valeur subit des fluctuations dans le temps et dans l'espace. Elle ne cesse de

diminuer depuis 1850 en raison des apports croissants de CO_2 d'origine industrielle et de la déforestation, dont la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ est d'environ -25 ‰. Ainsi, la valeur de $\delta^{13}\text{C}$ du CO_2 atmosphérique est passée d'environ -6,5 ‰ en 1850 à -7,8 ‰ en 1989 (Marino & McElroy, 1991). Ce changement devra être pris en compte dans les comparaisons entre valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ mesurées sur des spécimens actuels et fossiles. En milieu forestier, sous une canopée fermée, le CO_2 provenant de la respiration et de la dégradation des matières organiques provoque localement une baisse des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, et donc des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sensiblement plus basses pour les plantes de sous-bois, de l'ordre de -28 à -35 ‰, que pour les plantes du haut de la canopée ou de milieu ouvert (Van der Merwe & Medina, 1991). Des facteurs environnementaux, tels que la baisse de luminosité et de nutriments, provoquent une baisse des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des plantes terrestres, tandis que les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des plantes diminuent avec l'altitude (Tieszen, 1991). Les plantes marines, qui utilisent essentiellement du bicarbonate dissous dont les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont proches de 0 ‰, présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de l'ordre -20 ‰.

$^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$

L'azote se trouve essentiellement dans les protéines des organismes. Contrairement au cas du carbone, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des organismes sont nettement plus élevées que celles de leur nourriture (DeNiro & Epstein, 1981). Elles augmentent donc à chaque niveau trophique, dans tous les écosystèmes (Minagawa & Wada, 1984 ; Schoeninger & DeNiro, 1984). L'augmentation des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ est d'environ 4 ‰ entre un niveau trophique donné et le suivant. Ainsi, la différence observée entre les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de collagène de Mammifères herbivores et carnivores dans un même écosystème varie de 3 ‰ (Schwarcz, 1991) à 5,7 ‰ (Ambrose & DeNiro,

1986). La gamme des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ les plus fréquemment mesurées en milieu terrestre est de 2 à 7 ‰ pour les Herbivores et de 7 à 12 ‰ pour les Carnivores terrestres, et de 12 à 20 ‰ pour les Vertébrés marins. L'influence de conditions écologiques locales sur les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ empêche cependant d'établir des gammes exactes de variations en fonction du niveau trophique d'un animal à usage global. En effet, des facteurs tels que l'aridité et l'acidité des sols peuvent entraîner des changements localement importants des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des animaux. Ainsi, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ du collagène d'une espèce d'Herbivore donnée sont significativement plus élevées pour des individus vivant en zone aride que pour ceux vivant en zone humide, sans que les plantes ne montrent de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ différentes (Ambrose & DeNiro, 1986 ; Heaton & al., 1986 ; Sealy & al., 1987). Cet effet est probablement dû à un stress hydrique et/ou nutritionnel qui entraîne un recyclage de l'azote dans l'organisme des Herbivores, accompagné d'un enrichissement en ^{15}N d'autant plus élevé que le stress est important (Ambrose, 1991). Cet effet peut interférer avec la détermination du niveau trophique pour le cas d'Omnivores. Par ailleurs, des conditions édaphiques locales peuvent entraîner des variations importantes des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des plantes à la base des chaînes alimentaires, et donc un décalage de toute la chaîne alimentaire qui en dépend. Par exemple, les plantes de la forêt de Dourdan, au sud de Paris, présentent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ très négatives, probablement à cause de l'acidité des sols, et ces valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de plantes très basses se répercutent sur celles des chevreuils qui s'en nourrissent, et qui présentent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de collagène aussi basses que -3 ‰ (Rodière & al., 1996).

Enregistrements isotopiques dans le collagène

A l'intérieur d'un organisme, les différentes fractions biochimiques présentent entre elles des différences assez importantes. Ainsi, les glucides présentent à peu près la même composition isotopique en carbone que la nourriture prise dans son ensemble, tandis que les lipides sont appauvris en ^{13}C d'environ 4 ‰ et les protéines sont enrichies en ^{13}C d'environ 2 ‰ par rapport à la nourriture globale (DeNiro & Epstein, 1978). Le collagène quant à lui présente un enrichissement systématique en ^{13}C d'environ 5 ‰ par rapport à la moyenne du corps chez les grands Mammifères (Vogel, 1978 ; Van der Merwe & Vogel, 1983), et il a la même teneur en ^{15}N que le corps pris dans son ensemble. La combinaison des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ du collagène osseux permet de replacer un animal dans sa chaîne alimentaire (terrestre ou marine) et de le placer à son niveau trophique, comme le montre le cas du milieu arctique actuel (fig. 1). Dans ce cas, la distinction entre organismes terrestres et marins est

clairement établie par les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (-22 à -19 ‰ pour les organismes terrestres, et -16 à -12 ‰ pour les organismes marins), et dans chaque chaîne alimentaire, les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ augmentent à chaque niveau trophique (Herbivores < Omnivores < Carnivores, mangeurs de coquillages (morses) < Piscivores < mangeurs de Mammifères marins). Les signatures isotopiques d'ours de deux espèces sont conformes à leur régime alimentaire. Un ours noir présente une valeur de $\delta^{13}\text{C}$ de type terrestre ($\delta^{13}\text{C} = -21,2$ ‰), et une valeur de ^{15}N intermédiaire entre celle des Herbivores et des Carnivores de cette chaîne alimentaire ($\delta^{15}\text{N} = 5,8$ ‰). Un ours polaire présente les abondances isotopiques typiques d'un prédateur marin, ce qui correspond effectivement à son régime alimentaire ($\delta^{13}\text{C} = -15,6$ ‰ et $\delta^{15}\text{N} = 18,8$ ‰). L'approche isotopique, totalement indépendante des caractères anatomiques, est donc particulièrement prometteuse pour les représentants anciens de Mammifères à larges spectres alimentaires, tels que les Ursidés. Dans des tissus formés à différentes périodes de la vie d'un individu peuvent s'enregistrer des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ différentes si des changements de régime alimentaires ont eu lieu entre temps. Un tel changement se produit systématiquement chez les Mammifères au moment du sevrage, qui se traduit par le passage d'un régime alimentaire lacté (dont les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont plus élevées d'environ 3 ‰ par rapport à la nourriture de la mère), au régime alimentaire adulte, isotopiquement similaire à celui de la mère (Fogel & al., 1989). Ce changement de valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ peut être suivi sur les tissus d'individus d'âges différents d'une espèce de Mammifère donnée. Ce phénomène se traduit par l'enrichissement en ^{15}N du collagène de dentine par rapport au collagène osseux chez les espèces de Mammifères dont les dents ont commencé leur croissance avant la fin du sevrage, comme les Ursidés (Bocherens & al., 1994). Au contraire, les os, qui continuent leur croissance ou au moins renouvellent leur matière organique en permanence au cours de la suite de la vie de l'individu, reflètent dans leurs teneurs isotopiques la période la plus récente de la vie de l'individu. Cette différence entre les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ de la dentine et de l'os d'un même individu pourra être utilisée pour vérifier la conservation des signaux isotopiques dans les échantillons anciens (Bocherens, 1995).

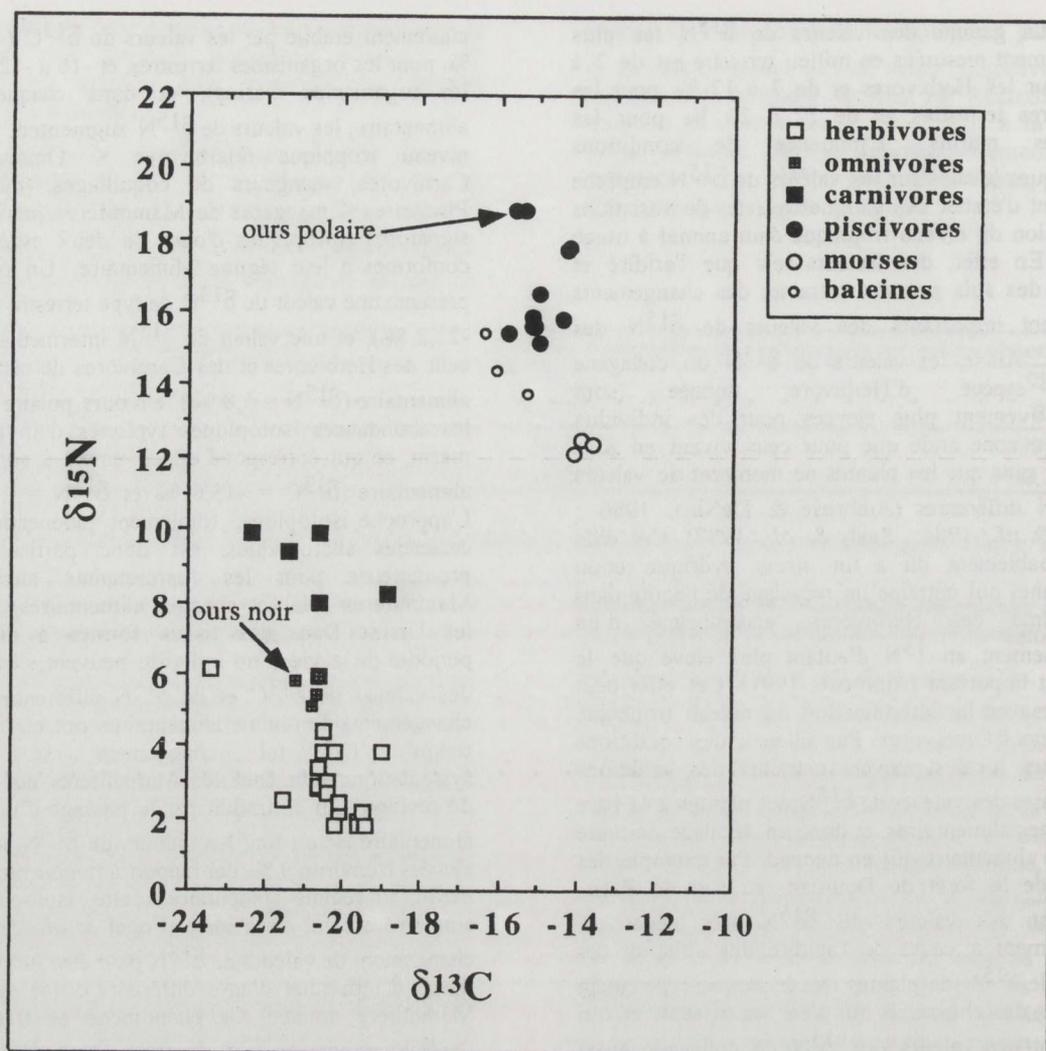


Figure 1 : Valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ de collagène extrait d'os de Mammifères arctiques actuels (valeurs d'après Chisholm & al., 1983 ; Schoeninger et DeNiro, 1984 ; Nelson & al., 1986 ; Bocherens, 1992 ; Bocherens & al., 1996)

Conservation des signatures isotopiques du collagène au cours de la diagenèse

A la mort d'un animal, les éléments de son squelette échappent au contrôle physiologique pour se trouver en interaction avec les conditions physiques, chimiques et biologiques du milieu extérieur. Dans la plupart des cas, cette situation aboutit à une destruction totale du squelette au bout de quelques années, et au recyclage de ses éléments chimiques dans les cycles biogéochimiques de la matière. Dans quelques cas exceptionnels, certains éléments squelettiques voient leur destruction fortement ralentie, et peuvent même se trouver stabilisés dans de nouvelles conditions physico-chimiques et donner naissance à un reste osseux archéologique ou à un fossile. Ce passage de l'os de la biosphère à la lithosphère s'accompagne de transformations de sa structure et de sa composition. Ces changements peuvent provoquer des altérations des paramètres

chimiques liés au régime alimentaire de l'animal, tels que les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et de $\delta^{15}\text{N}$ du collagène de l'os. La connaissance et la détection de ces éventuelles transformations est cruciale pour savoir si les teneurs isotopiques mesurées sur un os fossile reflètent bien celles enregistrées par l'individu vivant. Deux approches complémentaires permettent de vérifier si le signal mesuré est bien d'origine biologique : 1) la purification d'une phase biologique au sein du fossile, le collagène ; 2) la vérification d'écart isotopiques similaires entre des individus actuels et fossiles (des mêmes groupes).

Purification du collagène

Les techniques d'extraction du collagène permettent une purification du collagène par solubilisation différentielle des différentes fractions d'un os fossile dans différentes solutions chimiques. Le collagène natif est une molécule relativement

insoluble à froid. Un os fossile contient en plus de l'éventuel collagène résiduel, souvent altéré, d'autres matières organiques telles que des acides humiques, et une phase minérale constituée de carbonate hydroxylapatite et d'éventuels minéraux transportés ou précipités dans la porosité de l'os, tels que des argiles ou de la calcite. L'élimination de ces phases se fait par traitement par une solution d'acide chlorhydrique (HCl) plus ou moins concentrée, suivi du passage dans une solution basique pour éliminer les acides humiques, puis gélatinisation (Longin, 1971 ; Bocherens & al., 1991), ou par action prolongée de l'EDTA, produit chélatant du calcium (Tuross & al., 1988). La première technique est plus rapide et n'apporte pas de contamination organique, mais elle détruit parfois le collagène fragilisé. La seconde technique est plus douce (pH neutre), mais elle est nettement plus longue et nécessite des rinçages soigneux en raison de l'apport de carbone lors de l'extraction. Avec les techniques d'analyses les plus fines disponibles à l'heure actuelle, la masse de collagène nécessaire pour la mesure des teneurs isotopiques en carbone et en azote est inférieure à 1 mg, ce qui correspond en général à une quantité d'os fossile comprise entre 50 et 500 mg. La vérification de l'intégrité biochimique du collagène peut se faire en vérifiant que la composition en acides aminés du « collagène » extrait correspond bien à celle de collagène frais. Si la composition en acides aminés est changée, il y a de grands risques de changement de la composition isotopique, car les abondances isotopiques des différents acides aminés individuels du collagène sont très variables (Hare & al., 1991), et la contamination par des sources exogènes est également possible dans un tel cas. En routine, cette vérification est faite par la mesure des teneurs en carbone et azote du « collagène », et du rapport C/N. Ce rapport C/N varie peu dans le collagène (2,9 à 3,6) et une telle mesure a été proposée comme marqueur d'altération biochimique (DeNiro, 1985). Il est préférable de vérifier également les teneurs en C et N de l'échantillon, pour vérifier qu'il n'est pas contaminé par des fractions minérales qui peuvent piéger de petites quantités de matières organiques dont les abondances isotopiques sont parfois très différentes de celles de l'échantillon.

Vérifications de la conservation de signaux isotopiques biologiques

Pour être sûr que les teneurs isotopiques mesurées sur les fractions purifiées à partir des restes fossiles reflètent celles de l'individu vivant, il est nécessaire de vérifier sur des échantillons dont l'écologie et le régime alimentaire sont connus que les teneurs isotopiques n'ont pas été modifiées par rapport à des équivalents actuels. Un premier test possible est la comparaison des compositions isotopiques d'espèces herbivores et carnivores, par exemple dans des sites paléolithiques d'Eurasie. Cette approche a été appliquée avec succès aux sites pléistocènes de Mialet (Bocherens & al., 1994), Marillac (Fizet & al., 1995), Kent's Cavern (Bocherens & al., 1995b) et de Sclayn (Bocherens & al., 1997). Une autre comparaison possible est celle des compositions

isotopiques du collagène osseux et dentaire de mêmes individus, pour des espèces où le sevrage s'effectue au cours des périodes de croissance des dents et dont les dents ne sont pas à croissance prolongée (Bocherens & al., 1994 ; 1995b ; 1997). Il est nécessaire de disposer d'une faune assez complète pour pouvoir effectuer ces vérifications.

Etat de conservation du collagène

L'âge des dépôts n'est pas le seul en cause dans l'état de conservation du collagène, les conditions climatiques au moment du dépôt semblent très importantes. En contexte tempéré et arctique, de nombreux cas d'excellente conservation du collagène sont connus. Les os de milieux arctiques et périarctiques (Sibérie, Alaska) sont très favorables (Bocherens & al., 1995a ; 1996), et on observe également de bons résultats en grottes tempérées, jusqu'à des âges d'environ 130 000 ans (par exemple pour la grotte de Sclayn, Belgique : Bocherens, travaux en cours). Au contraire, en Afrique, des tentatives d'obtenir du collagène d'os âgés de quelques milliers d'années du Kenya, de Tanzanie, et d'Afrique du Sud ont échoué, car le collagène y est mal conservé (Ambrose, 1986). Le milieu tropical et aride semble donc peu favorable à la conservation du collagène.

Exemples d'études sur des ours anciens

Deux espèces d'ours éteints depuis environ 10 000 ans ont fait l'objet d'investigations isotopiques sur leur collagène. La première espèce est particulièrement bien connue, puisqu'il s'agit de l'ours des cavernes (*Ursus spelaeus*), dont les restes squelettiques sont extrêmement abondants dans les grottes d'Europe. Cette richesse en restes squelettiques a permis des reconstitutions précises de cet animal, y compris en ce qui concerne son régime alimentaire. Par rapport à l'ours brun, auquel il est étroitement apparenté, l'ours des cavernes présente une dentition aux molaires plus développées qui indiquent une forte action de broyage, et donc un régime à dominante végétarienne (Kurtén, 1976). Un tel régime alimentaire a pu être pleinement confirmé par les analyses isotopiques du collagène osseux d'individus de cette espèce. En effet, tous les individus analysés jusqu'à présent présentent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ aussi basses voire plus basses que celles des Herbivores contemporains (fig. 2 : Bocherens & al., 1994 ; 1997). Des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées pour les ours des cavernes que pour les Herbivores ont été publiées par G.V. Hilderbrand et al. (1996) et semblent suggérer un régime alimentaire plus carnivore. Cependant, cette étude présente plusieurs problèmes, notamment le manque de contrôle de l'origine géographique et chronologique des échantillons analysés, ainsi que l'absence de critères de pureté du collagène (Bocherens, soumis). De ce fait, ces résultats ne peuvent pas être retenus, au moins tant que les informations nécessaires à leur interprétation ne soient éventuellement fournies. Donc tous les résultats fiables indiquent une absence quasi-totale de protéines animales dans la nourriture de cette

espèce. De plus, quand des échantillons d'ours bruns contemporains ont pu être analysés, comme à Sclayn, il est apparu que ceux-ci présentaient un régime omnivore similaire à celui des représentants actuels de la même espèce (Bocherens & al., 1997). Cette séparation écologique indiquée par les isotopes stables entre les deux espèces sympatriques d'Ursidés européens du Pléistocène supérieur pourra être testée dans d'autres sites où les deux espèces ont coexisté. Il est intéressant de noter également qu'un exemplaire d'ours brun du site britannique de Kent's Cavern présente une signature isotopique similaire à celles des hyènes du même site (fig. 2 : Bocherens & al., 1995b), et donc un régime extrêmement carnassier. Une étude systématique des signatures isotopiques d'ours bruns dans différents sites pléistocènes d'Eurasie pourrait permettre de mieux déterminer la position trophique exacte de cette espèce en fonction du contexte climatique et écologique, et notamment en fonction de l'activité humaine.

Le régime alimentaire d'une seconde espèce d'Ursidé éteinte, l'ours à face courte (*Arctodus simus*) a pu être déterminé grâce à l'apport décisif des isotopes stables. En effet, une incertitude planait sur le type d'alimentation de cette espèce de très grande taille, qui pouvait atteindre jusqu'à 1,80 m au garrot et dépasser 800 kg, et dont la forme du crâne rappelait plus celle d'un félin que celle d'un ours typique. Cette ressemblance avait conduit B. Kurtén (1967) à attribuer un régime prédateur et carnassier à cette espèce, mais une étude plus récente basée sur des similitudes anatomiques avec l'ours à lunettes sud-américain *Tremarctos ornatus*, végétarien, suggérait au contraire un régime végétarien (Emslie & Czaplewski, 1985). Deux études isotopiques indépendantes ont abordé ce problème (fig. 3). La première étude a consisté à comparer les abondances isotopiques de collagène extrait d'ossements fossiles d'ours à face courte de la région de Fairbanks et celles de représentants d'espèces herbivores (renne, élan) et carnivores (lion) des mêmes sites (Bocherens & al., 1995a). Les résultats ont clairement montré une similitude entre les abondances isotopiques des ours à face courte et celles des lions d'Alaska du Pléistocène, ce qui indique un régime alimentaire carnivore pour cette espèce (Bocherens & al., 1995a). La deuxième étude isotopique a consisté à mesurer les abondances isotopiques d'ours bruns fossiles et d'ours à face courte d'Alaska et du Yukon, et de les interpréter par comparaison avec les valeurs isotopiques mesurées dans la zone arctique actuelle (Matheus, 1995). La figure 3 représente sur un même graphe les valeurs mesurées pour du collagène extrait de Mammifères herbivores et carnivores actuels (corrigees de l'effet des combustibles fossiles sur les abondances isotopiques en carbone du CO₂ atmosphérique) et fossiles d'Alaska, comparées à celles de spécimens d'ours bruns et d'ours à face courte fossiles. Il apparaît nettement que les ours à face courte présentaient une variabilité isotopique plus faible que les ours bruns, avec des valeurs systématiquement proches de celles des Carnivores. Au contraire, les valeurs isotopiques du collagène des ours bruns sont beaucoup plus variables, et indiquent selon les individus des régimes alimentaires végétariens, carnivores, ou à base de

poissons marins, tels que les saumons (Matheus, 1995). Les résultats obtenus jusqu'à présent ne concernent que des spécimens d'ours à face courte de la zone arctique, mais il est possible que cette espèce largement répandue dans tout le continent nord américain présentait des variations alimentaires selon les régions. Des études ultérieures permettront éventuellement de tester ces hypothèses.

Conclusions

L'approche isotopique présentée brièvement ici permet donc de déterminer avec précision le régime alimentaire d'ours actuels et anciens. Pour qu'une telle approche soit efficace, les conditions suivantes doivent être réunies : 1) une bonne conservation du collagène dans les os ou les dents fossiles ; 2) une signature isotopique différente entre les ressources alimentaires potentiellement consommées ; 3) une comparaison avec des espèces de régimes alimentaires connues dans le même contexte. Quand ces conditions sont réunies, les perspectives d'utilisation sont immenses, en particulier dans l'étude des changements alimentaires dans l'espace et dans le temps pour une espèce donnée, mais aussi au sein même des individus. Une telle approche devrait en particulier permettre d'examiner la possibilité de compétition et de prédation entre populations ursines et humaines dans le passé.

Références

- AMBROSE S. H. (1986).- Stable carbon and nitrogen isotope analysis of human and animal diet in Africa. London, *Journal of Human Evolution*, 15 : 707-31.
- AMBROSE S. H. (1991).- Effects of diet, climate and physiology on nitrogen isotope abundances in terrestrial foodwebs. London, *Journal of Archaeological Science*, 18 : 293-317.
- AMBROSE S. H. & M.J. DENIRO (1986).- The isotopic ecology of East African mammals. Berlin, *Oecologia*, 69 : 395-406.
- BOCHERENS H. (1992).- *Biogéochimie isotopique (¹³C, ¹⁵N, ¹⁸O) et Paléontologie des Vertébrés : Applications à l'étude des réseaux trophiques révolus et des paléoenvironnements*. Thèse de Doctorat de l'Université Paris 6, Mémoire des Sciences de la Terre, 92-6 : 317 p.
- BOCHERENS H. (1995).- Assessment of the preservation of isotopic signals (¹³C, ¹⁵N) in Pleistocene bones and teeth from Western European localities. Cambridge, *Terra Nova*, (Abstr. suppl. n°1), 7 : 237.
- BOCHERENS H. (submitted).- Comments on: « Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears » by Hilderbrand & al. (1996). Ottawa, *Canadian Journal of Zoology*.
- BOCHERENS H., M. FIZET, A. MARIOTTI, B. LANGE-BADRE, B. VANDERMEERSCH, J.P. BOREL & G. BELLON (1991).- Isotopic Biogeochemistry (¹³C, ¹⁵N) of fossil vertebrate collagen: implications for the study of fossil food web including Neandertal Man. London, *Journal of Human Evolution*, 20 : 481-92.

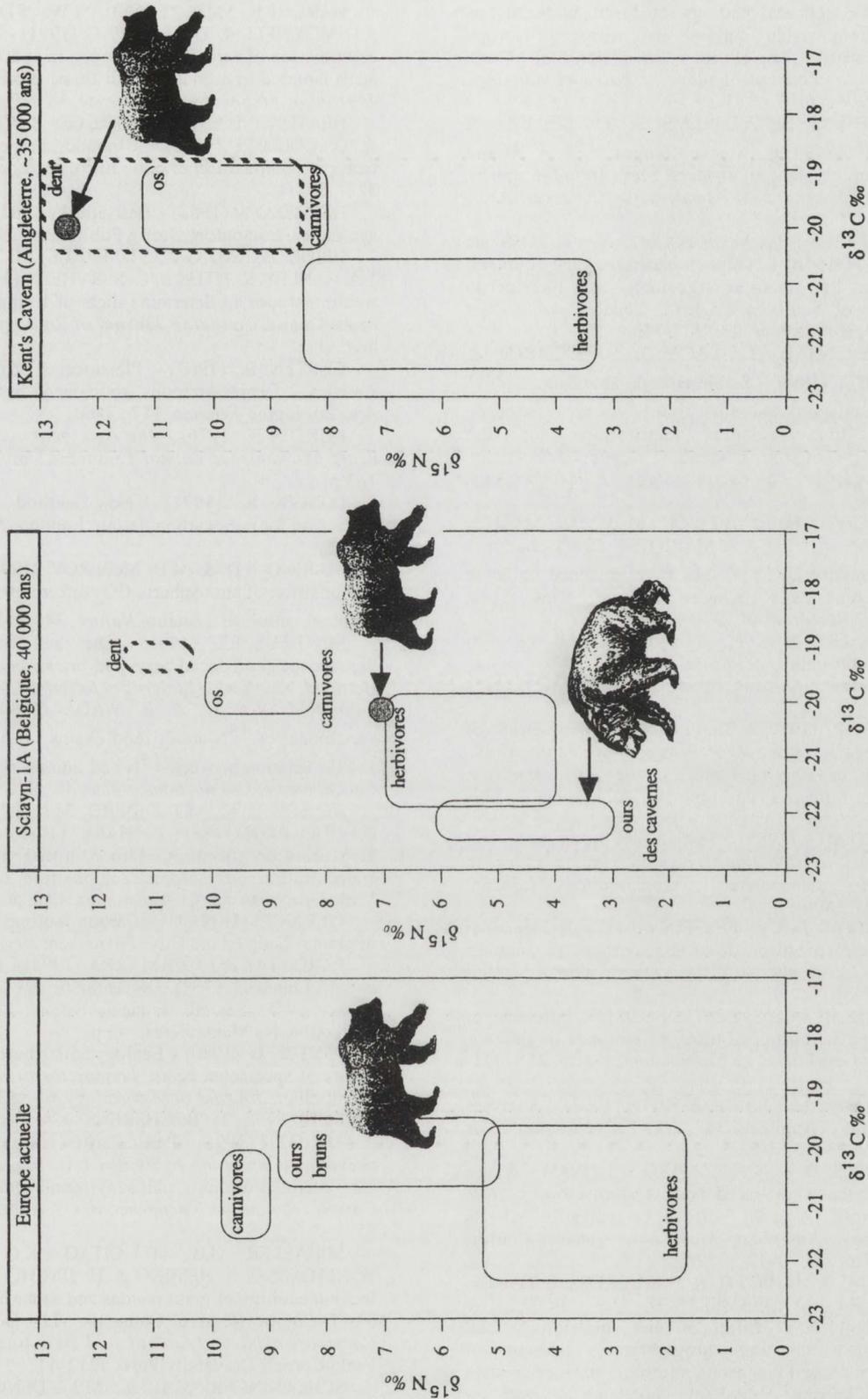


Figure 2 : Valeurs de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$ de collagène extrait d'os d'ours bruns actuels d'Europe (valeurs d'après Bocherens & al., 1994), d'os d'ours des cavernes et de dent d'ours brun de Sclayn (valeurs d'après Bocherens & al., soumis) et de dent d'ours brun de Kent's Cavern (valeurs d'après Bocherens & al., 1995b), comparées à celles d'os et de dents d'Herbivores et de Carnivores contemporains

- BOCHERENS H., M. FIZET & A. MARIOTTI (1994).- Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry: Implications for Pleistocene bears. Amsterdam, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107 : 213-25.
- BOCHERENS H., S.D. EMSLIE, D. BILLIOU & A. MARIOTTI (1995a).- Stable isotopes (^{13}C , ^{15}N) and paleodiet of the giant short-faced bear (*Arctodus simus*). Paris, *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 320 : 779-84.
- BOCHERENS H., M.L. FOGEL, N. TUROSS & M. ZEDER (1995b).- Trophic structure and climatic information from isotopic signatures in a Pleistocene cave fauna of Southern England. London, *Journal of Archaeological Science*, 22 : 237-340.
- BOCHERENS H., G. PACAUD, P. LAZAREV & A. MARIOTTI (1996).- Stable isotope abundances (^{13}C , ^{15}N) in collagen and soft tissues from Pleistocene mammals from Yakutia. Implications for the paleobiology of the mammoth steppe. Amsterdam, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 126 : 31-44.
- BOCHERENS H., D. BILLIOU, M. PATOU-MATHIS, D. BONJEAN, M. OTTE & A. MARIOTTI (1997).- Isotopic biogeochemistry (^{13}C , ^{15}N) of fossil mammal collagen from Scladina cave (Sclayn, Belgium). New York, *Quaternary Research*, 48 : 370-80.
- CLEVENGER A. P., F.J. PURROY & M.R. PELTON (1992).- Food habits of brown bears (*Ursus arctos*) in the Cantabrian mountains, Spain. *J. Mamm.*, 73(2) : 415-21.
- DEINES P. (1980).- The isotopic composition of reduced organic carbon. In P. Fritz et J. Ch. Fontes (Eds), *Handbook of environmental isotope geochemistry*, Vol.1 : The terrestrial environment, A. Elsevier : 329-406.
- DENIRO M. J. (1985).- Postmortem preservation and alteration of *in vivo* bone collagen isotope ratios in relation to palaeodietary reconstruction. London, *Nature*, 317 : 806-9.
- DENIRO M. J. & S. EPSTEIN (1978).- Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. New York, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 42 : 495-506.
- DENIRO M. J. & S. EPSTEIN (1981).- Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. New York, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45 : 341-51.
- ELIOT E., R. LETOLLE & E. ROTH (1993).- Analyses isotopiques. Applications. *Les Techniques de l'Ingénieur*, P3740 : 1-22.
- EMSLIE S. D. & N.J. CZAPLEWSKI (1985).- A new record of giant short-faced bear, *Arctodus simus*, from western North America with a re-evaluation of its paleobiology. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County, Contrib. Sci.*, 371 : 1-12.
- FIZET M., A. MARIOTTI, H. BOCHERENS, B. LANGE-BADRE, B. VANDERMEERSCH, J.P. BOREL & G. BELLON (1995).- Effect of diet, physiology and climate on carbon and nitrogen stable isotopes of collagen in a late Pleistocene anthropic paleoecosystem (France, Charente, Marillac). London, *Journal of Archaeological Science*, 22 : 67-79.
- FOGEL M.L., N. TUROSS & D.W. OWSLEY (1989).- Nitrogen isotope tracers of human lactation in modern and archeological populations. Washington, *Ann. Report Director Geophysical Lab., Carnegie Inst.*, 1988-1989 : 111-7.
- HARE P.E., M.L. FOGEL, T.W. STAFFORD Jr., A.D. MITCHELL & T.C. HOERING (1991).- The isotopic composition of carbon and nitrogen in individual amino acids isolated from modern and fossil proteins. London, *Journal of Archaeological Science*, 18 : 277-92.
- HEATON T. H.E., J.C. VOGEL, G. v. I. CHEVALLERIE & G. COLLETT (1986).- Climatic influence on the isotopic composition of bone nitrogen. London, *Nature*, 322 : 822-4.
- HERRERO S. (1985).- Bear attacks, their causes and avoidance. Edmonton, Hurtig Publishers : 287 p.
- HILDERBRAND G.V., S.D. FARLEY, C.T. ROBBINS, T.A. HANLEY, K. TITUS & C. SERVHEEN (1996).- Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears. Ottawa, *Canadian Journal of Zoology* 74 : 2080-8.
- KURTEN B. (1967).- Pleistocene bears of North America. 2. Genus *Arctodus*, short-faced bears. Helsinki, *Acta Zoologica Fennica*, 117 : 1-60.
- KURTEN B. (1976).- *The cave bear story. Life and death of a vanished animal*. Columbia University Press : 163 p.
- LONGIN R. (1971).- New method of collagen extraction for radiocarbon dating. London, *Nature*, 230 : 241-2.
- MARINO B.D. & M.B. McELROY (1991).- Isotopic composition of atmospheric CO_2 inferred from carbon in C4 plant cellulose. London, *Nature*, 349 : 127-31.
- MATHEUS P.E. (1995).- Diet and co-ecology of Pleistocene short-faced bears and brown bears in Eastern Beringia. New York, *Quaternary Research*, 44 : 447-53.
- MINAGAWA M. & E. WADA (1984).- Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains : further evidence and the relation between ^{15}N and animal age. New York, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48 : 1135-40.
- NELSON B. K., M.J. DENIRO, M.J. SCHOENINGER, D.J. DE PAOLO & P.E. HARE (1986).- Effects of diagenesis on strontium, carbon, nitrogen and oxygen concentration on isotopic composition of bone. New York, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 50 : 1941-49.
- O'LEARY M.H. (1981).- Carbon isotope fractionation in plants. Long Island City, *Phytochemistry*, 20 : 553-67.
- PARDE J.M. & J.J. CAMARRA (1992).- L'ours (*Ursus arctos*, Linnaeus, 1758). *Encyclopédie des Carnivores de France N°5*, Société Française pour l'Etude et la Protection des Mammifères : 43 p.
- PEYTON B. (1980).- Ecology, distribution, and food habits of spectacled bears, *Tremarctos ornatus*, in Peru. Montpellier, *Journal of Mammalogy*, 61 : 639-52.
- RODIERE E., H. BOCHERENS, J.-M. ANGIBAULT & A. MARIOTTI (1996).- Particularités isotopiques chez le chevreuil (*Capreolus capreolus* L.) : Implications pour les reconstitutions paléoenvironnementales. Paris, *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, 323 : 1179-85.
- SCHALLER G.B., T. QITAO, K.G. JONHSON, W. XIAOMING, S. HEMING & H. JINCHU (1989).- The feeding ecology of giant pandas and asian black bears in the Thangjihe Reserve, China. In J.L. Gittleman (ed), *Carnivore behavior, ecology and evolution*, Ithaca, New York, Cornell University Press : 212-41.
- SCHOENINGER M.J. & M.J. DENIRO (1984).- Nitrogen and carbon isotopic composition of bone collagen from marine and terrestrial animals. New York, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48 : 625-39.
- SCHWARZ H.P. (1991).- Some theoretical aspects of isotope paleodiet studies. London, *Journal of Archaeological Science*, 18 : 261-75.

SEALY J.C., N.J. VAN DER MERWE, J.A. LEE-THORP & J.L. LANHAM (1987).- Nitrogen isotopic ecology in southern Africa: Implications for environmental and dietary tracing. New York, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 51 : 2707-17.

TIESZEN L.L. (1991).- Natural variations in the carbon isotope values of plants: Implications for archaeology, ecology, and paleoecology. London, *Journal of Archaeological Science*, 18 : 227-48.

TUROSS N., M.L.F. FOGEL & P.E. HARE (1988).- Variability in the preservation of the isotopic composition of collagen from fossil bone. New York, *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 52 : 929-35.

VAN DER MERWE N.J. & E. MEDINA (1991).- The canopy effect, carbon isotope ratios and foodwebs in Amazonia. London, *Journal of Archaeological Science*, 18 : 249-59.

VAN DER MERWE N.J. & J.C. VOGEL (1983).- Recent carbon isotope research and its implications for African archeology. *African Archeological Review*, 1 : 33-56.

VOGEL J.C. (1978).- Isotopic assessment of the dietary habits of ungulates. Johannesburg, *South African Journal of Science*, 74 : 298-301.

WOODING F. (1984).- *Les Mammifères sauvages du Canada*. Editions Marcel Broquet : 272 p.

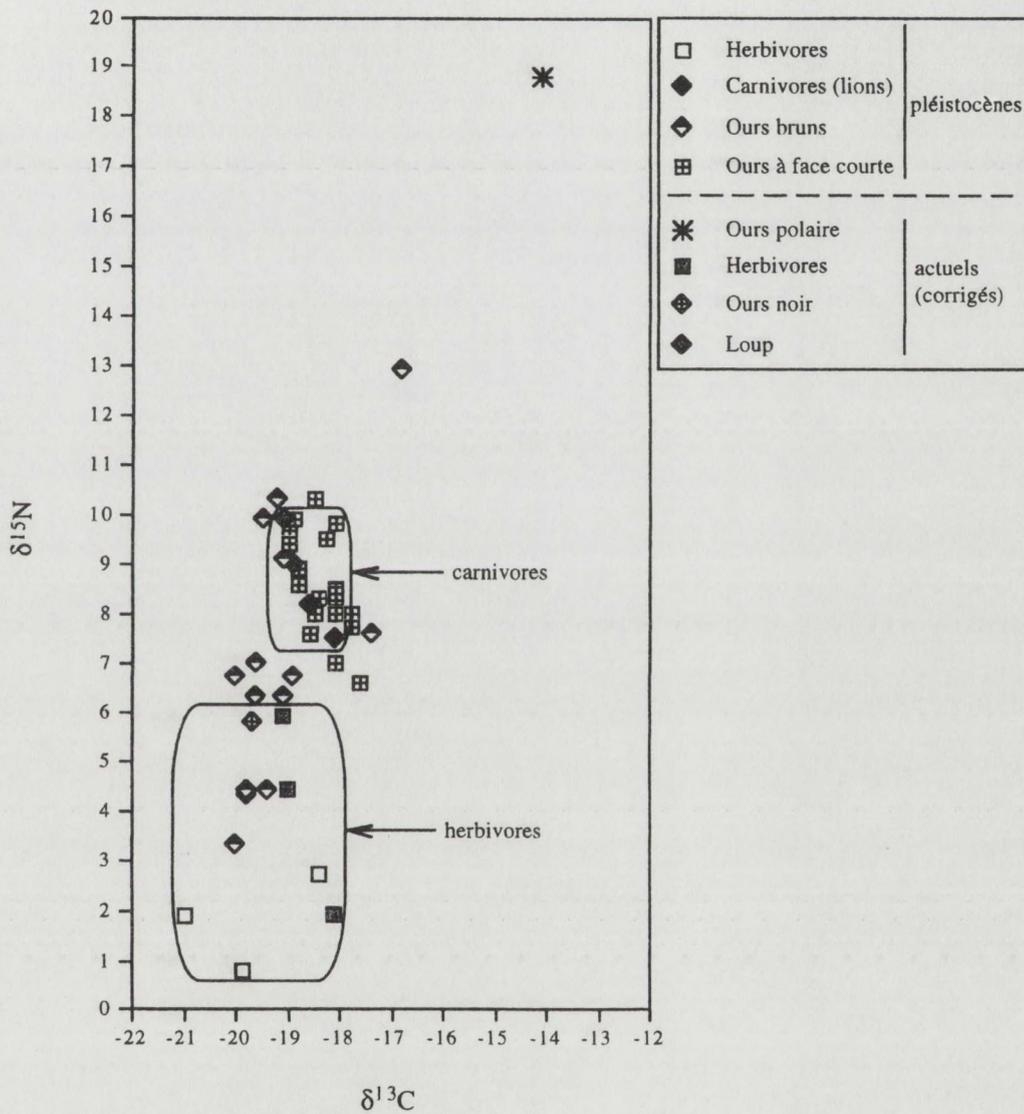


Figure 3 : Valeurs de $\delta^{13}C$ et de $\delta^{15}N$ de collagène osseux d'ours bruns actuels et pléistocènes et d'ours à face courte pléistocènes d'Alaska et du Yukon comparées à celles d'Herbivores, de Carnivores et d'ours polaire actuels et pléistocène de la même région (valeurs d'après Bocherens & al., 1994 ; 1995b ; Matheus, 1995). Les valeurs de $\delta^{13}C$ des échantillons actuels ont été augmentées de 1,5 ‰ pour tenir compte de l'effet d'appauvrissement en ^{13}C de l'atmosphère actuel dû à l'utilisation de combustibles fossiles

H. Bocherens

CNRS - UMR 5554-ISEM, 64 place E. Bataillon
Université des Sciences, 34095 - MONTPELLIER Cedex 5, France