

Commentaires et débats sur les synthèses concernant l'évolution et l'éthologie de l'ours

Présidents de séance : Gernot Rabeder et Louis Chaix

Commentaires

Evelyne Crégut-Bonnoure : au sujet de la synthèse d'Alain Argant et Michel Philippe :

Alain Argant et Michel Philippe abordent la difficile question des rapports des Ursidae du Plio-Pleistocène en se basant sur des données paléontologiques. La première des espèces présentée est *Ursus minimus*. Cet ours, compte tenu de l'archaïsme de ses caractéristiques, peut-il être considéré comme l'ancêtre de l'ours étrusque qui lui fait suite chronologiquement ? L'espèce est mentionnée en Europe. Est-elle aussi présente en Asie, ce qui serait conforme à l'hypothèse d'une filiation avec *U. thibetanus* ?

En ce qui concerne l'ours étrusque, au moins deux « stades évolutifs » sont reconnus : l'un au Villafranchien moyen (Saint-Vallier), l'autre au Villafranchien supérieur (Olivola) et au Pléistocène supérieur. Le passage d'un morphotype à l'autre est-il corrélé à une modification environnementale ? Outre Pietrafitta, l'espèce est signalée au Pléistocène inférieur à Venta Micena (Martinez Navarro, 1992). En revanche, on peut définitivement exclure sa présence au Vallonnet (Moullé, 1992 et *infra*). Comme Alain Argant et Michel Philippe l'indiquent, les « vestiges proviennent essentiellement de sites de plein air », ce qui pose la question de l'hibernation. Compte tenu de la période d'extension chronologique de l'espèce, le Villafranchien, caractérisé par un climat chaud et humide, par la suite plus sec, il est logique de penser que l'espèce n'hibernait pas.

L'apparition de l'ours de Deninger est sujette à controverse. Alain Argant et Michel Philippe retiennent le scénario d'une émergence au Pléistocène moyen (zone 20), ce qui est aussi envisagé par P. Mazza et M. Rustioni (1994). Or, les restes du Vallonnet, contrairement à ce qui est affirmé sans démonstration par ces deux derniers auteurs, présentent tous les caractères morphologiques et toutes les proportions dentaires de l'espèce (Moullé, 1992). L'apparition de l'ours de Deninger en Europe se situe donc à la transition du Pléistocène inférieur et moyen. *U. deningeri* et *U. spelaeus* se caractérisent par un fort polymorphisme, notamment dentaire. Quelle valeur accorder aux différentes sous-espèces

reconnues à partir de la variabilité populationnelle ? S'agit-il de stades évolutifs ou bien de variations régionales ? A-t-on vraiment deux sous-espèces d'ours de Deninger au Forest Bed ?

Dans la synthèse d'Alain Argant et Michel Philippe, *U. deningeri* et *U. spelaeus* sont considérés comme des espèces distinctes. D'après P. Mazza et M. Rustioni, les différences entre ces deux Ursidae sont minimales et leur distinction est subjective. En fait, la morphologie crânienne, dentaire et squelettique est clairement différente entre les formes les plus anciennes d'*U. deningeri* et les formes les plus récentes d'*U. spelaeus*. C'est le statut des formes intermédiaires qui n'est pas clair : *U. spelaeus deningeroides* est-il vraiment plus proche de « *spelaeus* » que de « *deningeri* » ? Ne devrait-on pas les distinguer au niveau spécifique ?

Si l'on en juge par les restes découverts à Vergranne, l'ours brun apparaît en Europe occidentale au moins au milieu du Pléistocène moyen (« Mindel ») et non au Mindel-Riss. Son origine, ainsi que celle de la lignée de l'ours des cavernes, comme cela est expliqué dans le texte, ne sont pas clarifiées. Tout le débat tourne autour d'*U. etruscus* : s'agit-il ou non d'une branche latérale du phylum des Ursidae éteinte sans descendance ? Si l'on suit l'hypothèse de P. Mazza et M. Rustioni, *U. arctos* serait en Europe l'ancêtre de la lignée *deningeri-spelaeus*. Dans ce cas, ne devrait-on pas trouver dans les sites les plus anciens des restes d'*U. arctos* et par la suite des restes d'*U. deningeri* ? Force est de constater que l'on observe l'inverse. Par ailleurs, l'argumentation de P. Mazza et M. Rustioni s'appuyant sur l'appartenance des restes du Vallonnet à *U. arctos*, ce qui est erroné (cf. *supra*), et sur l'éventuelle présence de l'espèce en Italie à Pirro, peut-on raisonnablement retenir ce scénario ?

Alain Argant et Michel Philippe posent la question d'une éventuelle origine européenne d'*U. thibetanus* actuel. Les données paléontologiques disponibles montrent que l'ancêtre potentiel, *U. minimus*, est présent en Europe occidentale au Ruscinien (MN 15) et au Villafranchien inférieur. L'émergence de l'ours du Tibet pourrait se situer au Villafranchien supérieur sous réserve que les vestiges de Sandalja en Istrie, Vrhovlje en Slovénie et Villany en Hongrie correspondent à l'espèce. Malheureusement, ce matériel n'a fait l'objet d'aucune révision. Aucun Ursidae de type *minimus* ou

thibetanus n'est signalé au Pléistocène inférieur ; il faut attendre le Pléistocène moyen pour trouver une forme identique à l'espèce actuelle. Pour l'instant, aucun élément n'est en faveur d'une émergence d'*U. thibetanus* en Europe occidentale. Par ailleurs, l'aire de répartition actuelle est cantonnée à l'Asie orientale : Iran, Afghanistan, nord du Pakistan, contreforts de l'Himalaya, plateau tibétain, Bangladesh, Laos, Mandchourie, Chine, Taiwan et îles japonaises de Shikoku et Honshu. Cette distribution n'est-elle pas plutôt favorable à l'hypothèse d'une origine asiatique de l'espèce ?

Le dernier point soulevé par l'analyse d'Alain Argant et de Michel Philippe concerne l'Eurasie. Europe et Asie constituent bien un continent unique. Toutefois, les péjorations climatiques du Pléistocène ont débuté dans les parties orientales, engendrant de vastes mouvements de faune vers l'ouest. Se poser la question de l'origine des taxons est primordiale : en effet, le sens de la dispersion (est-ouest, ouest-est, nord-sud, sud-nord) nous renseigne sur l'impact des crises climatiques pour la mise en place des faunes.

Au sujet de la synthèse de Lisette P. Waits et Pierre Taberlet :

La phylogénie moléculaire est une science récente de plus en plus largement utilisée pour tenter de dénouer l'écheveau des filiations entre taxons d'une même famille ou bien d'un même genre. Depuis une dizaine d'années, la famille des *Ursidae* est l'objet d'analyses poussées. Dans leur synthèse, Lisette P. Waits et Pierre Taberlet nous présentent les résultats marquants. Quel sont-ils et sur quelles problématiques débouchent-ils ? Comme les auteurs l'indiquent, des résultats contradictoires ont été obtenus notamment en ce qui concerne la position du grand Panda, *A. melanoleuca*, placé tantôt dans les *Ursidae*, tantôt dans une famille à part : celle des *Ailuropodidae*. Or les résultats varient en fonction des populations de référence analysées, du type d'analyse (chromosomes, protéines, ADN) ou de la méthode (méthode « neighbor joining » ou bien méthode UPGMA pour l'ADN mitochondrial). En conséquence, quand les résultats ne concordent pas, n'est-il pas arbitraire de trancher pour un scénario plutôt que pour un autre ? Les critères permettant d'estimer qu'un résultat est plus fiable que l'autre étant de l'ordre des probabilités (fiabilité de 95 %, choix de l'arbre le plus parcimonieux), n'est-on pas dans un domaine « théorique » ?

Lisette P. Waits et Pierre Taberlet évoquent l'analyse de Y.P. Zhang et O.A. Ryder qui, par le biais d'un unique résultat, envisagent une hybridation récente entre l'ours à lunettes, de répartition exclusivement sud-américaine et l'ours polaire de distribution circumpolaire, espèces qui appartiennent à deux genres différents (dont l'un, *Tremarctos*, est endémique du Nouveau Monde) ? Cette hypothèse ne va-t-elle pas à l'encontre des données anatomiques, biogéographiques, écoéthologiques et de la notion même de l'espèce biologique qui est isolée génétiquement et non interféconde avec les autres taxons de même rang ? L'éventualité d'une origine ancienne de l'ours polaire, se fondant avec l'ours à

lunette est aussi un scénario incompatible avec les données de la Paléontologie qui montrent que l'ours à lunettes a émergé à la fin du Pliocène et que l'ours polaire aussi bien en Amérique qu'en Europe, n'est connu qu'à des périodes très récentes (fin du Pléistocène) : les deux lignées sont diachroniques. En revanche, une origine commune de l'ours brun et de l'ours polaire est validée non seulement par les analyses morphologiques mais aussi par le fait que ces espèces peuvent se croiser en captivité.

Les analyses moléculaires traitent uniquement de l'espèce actuelle et n'ont pas accès aux gènes des formes ancestrales. Il n'y a donc aucune possibilité de clarifier les espèces actuelles en fonction de leurs rapports et de leurs différences avec leurs ascendants, ce qui est gênant pour faire de la systématique évolutive. Dans le cas précis de l'ADN mitochondrial, les résultats concernent la divergence des mères. Par l'absurde, en remontant le temps, le nombre de mères ne peut que diminuer et tendre vers un. Or l'espèce, naît-elle d'un couple unique ou bien d'une population ? L'âge de divergence des mères est-il vraiment celui de l'espèce ? Réduire la phylogénie des espèces à la seule évolution de l'ADN mitochondrial, n'est-ce pas nier le rôle des informations génétiques apportées par les chromosomes des mâles ? L'analyse moléculaire, dans le cas précis de l'ours brun, débouche sur des résultats intéressants en terme de processus évolutifs. Trois des quatre clades reconnus s'observent en périphérie du clade qui a la vaste aire de distribution : vers l'est dans le cul-de-sac de l'Europe occidentale, vers l'ouest dans certaines zones méridionales de l'Amérique du Nord. Les systèmes fermés, tels les îles, sont aussi à l'origine de la différenciation d'un clade. Nous avons là des exemples d'isolement génétique de populations périphériques. La question de la date de leur différenciation n'est pas abordée. S'est-elle effectuée au début du Pléistocène moyen (0,850 MA) comme cela a été indiqué en 1994 par P. Taberlet et J. Bouvet ? Si tel est le cas, il faut admettre qu'une fois en place, les populations sont restées isolées génétiquement. Ce scénario n'est-il pas incompatible avec l'impact des phénomènes climatiques du Pléistocène qui ont engendré de grands mouvements de faune ? La vitesse de divergence n'est-elle pas une valeur estimée, les ADN ancestraux n'étant pas accessibles, ou que très exceptionnellement ? Les divergences observées ne seraient-elles pas plus récentes ?

Il est évident que ce n'est qu'en prenant en compte l'ensemble des données sur l'histoire paléontologique des espèces, leur morphologie comparée, leurs caractéristiques moléculaires et l'évolution des milieux, c'est-à-dire par une approche pluridisciplinaire, que l'on pourra répondre à la question de la parenté des taxons et appréhender leur évolution.

Au sujet de la synthèse de Doris Nagel et Gernot Rabeder :

Gernot Rabeder a mis au point un indice permettant de pallier au polymorphisme des 4° prémolaires de l'ours des cavernes : l'indice morphodynamique. L'étude présentée par Doris Nagel

et Gernot Rabeder confirme l'intérêt biostratigraphique de cet indice, tout en posant les limites de la méthode. Trois groupements de populations sont clairement individualisés chez l'ours des cavernes grâce à cette méthode et aux données de la chronologie absolue.

Une des questions soulevées par ces résultats concerne la tendance évolutive des morphotypes. Est-il possible de dégager un morphotype dentaire « moyen » pour chacun des groupements de populations ou bien la fréquence des morphotypes était-elle fortement variable d'une population à l'autre au sein d'un même groupement ?

Les populations examinées proviennent de biotopes différents, les gisements étant situés dans des zones de collines, de moyenne et de haute montagne. Les sites les plus nombreux s'observent entre 65 et 34 000 ans, ce qui correspond au stade isotopique 3, et dans des zones de moyenne et de haute altitude. Les auteurs indiquent que l'indice morphodynamique des ours les plus récents de Ramesch-Knockenhöhle est particulièrement bas. Sa morphologie est-elle moins « évoluée » ? N. Krklec et G. Jambres (1997) signalent qu'en Croatie, aux alentours de - 50 000 ans, les populations d'ours des cavernes des habitats de montagne se caractérisent par une faible multituberculie de leurs prémolaires. Il y a là un phénomène intéressant qui débouche sur la problématique de l'occupation des zones de haute altitude : ces lieux d'hibernation correspondent-ils au milieu de vie ? A-t-il pu y avoir une isolation des populations vivant en haute montagne se traduisant localement par des dérives génétiques ?

Les sites les plus récents, entre 25 et 13 000 ans, correspondent à la phase de disparition de l'espèce. Les auteurs évoquent pour le site de haute montagne de Gamssulzenfauna la possibilité d'une immigration de populations vivant dans les zones de plaines vers la haute montagne ou bien d'une évolution rapide. Il y a peut-être interaction de ces deux phénomènes. Ne doit-on pas aussi envisager une dérive génétique des dernières populations autrichiennes liée à la raréfaction de l'espèce et donc à la formation d'un noyau « autrichien » sans échange avec l'extérieur ?

La morphologie dentaire des P4 et en conséquence leur indice morphodynamique évoluent au cours du temps. La question fondamentale qui reste posée est celle de l'origine de ce phénomène et de sa signification. Ce processus est-il ou non une corrolaire des variations du milieu et des ressources alimentaires comme cela est fréquemment avancé ?

Au sujet de la synthèse d'Hervé Bocherens :

La biochimie isotopique permet de reconstituer les régimes alimentaires en fonction des traces du carbone et de l'azote intégrés par les animaux et concentrés dans le collagène des ossements et des dents. Cette méthode est appliquée aux Ursidés par Hervé Bocherens.

Deux grands types de photosynthèse sont discernables aujourd'hui chez les plantes terrestres qui correspondent à des environnements différents : les milieux tempéré et froid et le milieu tropical chaud et

sec. Peut-on savoir si la photosynthèse du biome très particulier de la « toundra steppique » pléistocène était identique à celle des milieux froids actuels ? A-t-on une idée de la photosynthèse en milieu purement steppique et continental et de celle réalisée en milieu méditerranéen ?

Hervé Bocherens indique qu'il est possible d'observer une variation du carbone inorganique en milieu forestier en fonction des niveaux des strates végétales. A-t-on une idée des différences éventuelles de la photosynthèse des strates herbacées (milieux ouverts de type savane ou prairie) et de celle des milieux plus fermés (type forêt ou zone de taillis) ? D'après Janis (1986), chez les Herbivores, l'hypsodontie des dents varie en fonction du type d'habitat fréquenté. Pourrait-on envisager que la concentration en carbone diffère entre les Herbivores qui se nourrissent au niveau du sol dans des habitats ouverts (ingestion de Monocotylédones) et ceux qui se nourrissent au-dessus du niveau du sol (ingestion de Dicotylédones) ?

Pour les Ursidés, à Sclayn, l'ours des cavernes se trouve décalé par rapport aux Herbivores, les concentrations en azote étant plus basses. Son régime alimentaire était donc nécessairement différent de celui des Herbivores contemporains. Quels Herbivores étaient présents à Sclayn et corrélativement peut-on avoir une idée plus précise de l'alimentation de l'ours des cavernes ? Cet ours possède des dents multituberculées comme celles du sanglier. Des analyses comparatives ont-elles été faites sur ces deux taxons ?

A Kent's Cavern l'ours brun se trouve lui aussi décalé par rapport à l'ensemble des hyènes de ce site : si la signature isotopique est clairement différente de celle des Herbivores, elle n'est pas non plus tout à fait la même que celle des hyènes. Ces dernières ingèrent les parties les plus denses et les plus riches en collagène d'un animal, à savoir ses ossements. Ce mode alimentaire particulier peut-il avoir une répercussion sur la concentration en azote ?

Débats

Alain Argant : Depuis quand trouve-t-on des *U. arctos* en Europe occidentale ? Le site du Vallonnet, vers un million d'années, occupe une position clé, cependant la détermination de l'ours y est contestée. S'il s'agit d'*U. arctos*, il y a alors un long hiatus chronologique avec ses successeurs. Cependant, la même remarque s'applique pour *U. deningeri*. Je n'ai, hélas, pas vu le matériel du Vallonnet et n'ai donc pas d'avis personnel sur la question.

Pierre Taberlet : Je voudrais ajouter un élément : il semblerait que les données moléculaires d'*U. arctos*, donc au niveau intra spécifique, semblent plaider pour une origine plus ancienne que les fossiles, c'est-à-dire que s'il datait d'un million d'années ce ne serait pas surprenant. Mais on n'en a pas la preuve absolue avec les données moléculaires parce qu'en fait, quand on fait ces calculs de temps de divergence, l'intervalle de confiance est trop grand

pour qu'on ait vraiment une précision satisfaisante, mais c'est peut-être un problème qui pourrait être résolu dans les années à venir.

Lewis R. Binford : J'ai une question simple concernant l'écologie de l'ours. Vous ne parlez pas de l'ours géant du Nouveau Monde - l'ours à face courte - qui fut un animal vraiment impressionnant au cours de l'histoire de l'Amérique du Nord. Il fut certainement l'un des prédateurs les plus grands, et il s'est éteint vers la fin du Pléistocène. Il me semble que nous avons là un laboratoire merveilleux avec les ours d'Europe qui étaient beaucoup plus orientés vers une alimentation végétale et l'ours géant du Nouveau Monde qui était plus orienté vers une prédation. L'interaction à la fin du Pléistocène, qui a pu survenir entre ces deux types d'alimentation, avec l'apparition d'*U. arctos* dans le Nouveau Monde, contemporain de l'ours à face courte, fournit une intéressante situation comparative pour étudier le comportement, et je serais curieux de connaître l'avis des collègues qui ont étudié l'évolution de l'ours, sur cette question particulièrement intéressante.

Alain Argant : Je pense que le Professeur Binford veut parler d'*Arctodus simus*, qui s'est éteint à la fin du Wisconsinan il y a 12 000 ans environ. Je connais mal les ours fossiles d'Amérique du Nord, mais ce que je sais c'est qu'*Arctodus simus* possède une double fosse massétérienne à la mandibule, caractère présent chez les formes très anciennes d'Ursidés - *Ursavus*, *Agriotherium* - et encore présent chez *Tremarctos* actuels, les ours d'Amérique du Sud. Il y a donc une origine ancienne à rechercher dans le fonds des *Tremarctinae* américains.

Jean-Luc Guadelli : Que faut-il faire des ours du Pléistocène moyen qui sont de petite taille, qui ont des caractères tout de même un peu curieux, avec des endoconides sur les M1, qui sont relativement peu dédoublés, très étruscoïdes. De même de l'*U. romeiensis* de la Romieu qui ne ressemble ni aux *U. deningeri* un peu plus anciens, ni aux *U. spelaeus*.

Alain Argant : Entre les ours du Vallonnet, qu'ils soient déterminés comme *U. arctos* ou comme *U. deningeri*, et ceux du Pléistocène moyen, il y a un laps de temps très long et peu de sites et de matériel paléontologiques permettant de suivre leur évolution. Nous manquons, il faut le reconnaître, de documents en nombre suffisant pour établir un modèle de comparaison solide intégrant les degrés d'évolution respectifs d'*U. etruscus*, d'*U. deningeri* et d'*U. arctos*, pour une période chronologique donnée. Je pense par exemple aux ours de la grotte 14 à Cénac et Saint-Julien en Dordogne, *U. deningeri* anciens, arctoïdes d'une certaine façon. Quels étaient les stades évolutifs d'*U. deningeri*, d'*U. arctos* (et pourquoi pas d'*U. etruscus* ?) à cette époque, *U. etruscus* est-il à l'origine des formes *arctos* dont certaines évoluent en *U. deningeri*, ou *U. etruscus* donne-t-il naissance à *U. arctos* d'une part et à *U. deningeri* d'autre part ? Nous sommes bien incapables de répondre à cette question aujourd'hui. D'autant plus qu'en réalité les

problèmes se posent en terme de populations, de leur dynamique et sans doute de variations géographiques.

Evangelia Tsoukala : Au sujet de l'ours du Vallonnet, à mon avis il ne s'agit pas de *deningeri*, je pense plutôt que nous avons soit un *etruscus*, soit un *arctos*. En observant les dents et les crânes ensemble de l'*U. etruscus* de Varmilla et de l'*U. arctos* du Régourdou, je n'ai vu aucune différence dans la morphologie. Ma question est : comment peut-on distinguer ces deux espèces par la morphologie des dents.

Eugène Bonifay : Il est évident qu'à la fois dans le Massif Central et dans le Sud-Est on a des ours de toute petite taille qui cohabitent avec d'autres espèces. C'est le cas à Ceyssaguet par exemple, où Marie-Françoise Bonifay a encore cette année découvert un petit ours, avec un crâne complètement différent de celui de l'*U. etruscus*. C'est le cas aussi dans le site de l'Escale et les sites du Sud-Est en général, où l'on a ces petits Ursidés cohabitant avec l'*U. deningeri*. Tous ces ours qui étaient nommés dans le temps « *Plionarctos* », où se placent-ils exactement dans la phylogénie ? que représentent-ils par rapport à *U. arctos* ? En effet, on les trouve ensemble sur certains sites et sur un très long laps de temps, puisque Ceyssaguet est daté de 1,2 millions d'années et l'Escale de 600 000 ans.

Alain Argant : Je pense que vous parlez d'un petit ours qu'on appellerait peut-être aujourd'hui *U. tibetanus* ou plutôt de la lignée *U. minimus-tibetanus* compte tenu de l'âge du gisement (1,2 millions d'années). Dès la fin du Pliocène existent de petits ours descendant d'*U. minimus* que l'on rencontre épisodiquement et qui sont à l'origine d'*U. tibetanus* actuel. Il y a de nombreux vides dans notre connaissance de l'évolution de cette lignée *U. minimus* - *U. tibetanus*, mais on rencontre par exemple *U. stehlini* au Pléistocène moyen, *U. telonensis* de Marie-Françoise Bonifay à Evénos dans le Var, et bien d'autres. Je n'ai pas vu le matériel de Ceyssaguet, mais il est vraisemblablement rattachable à cette lignée. Evelyne Crégut-Bonnoure a trouvé *U. tibetanus* dans le Würm ancien du Sud-Est ; je l'ai trouvé en Bourgogne ; il est présent en Roumanie... Ces petits ours, toujours très rares, sont maintenant un peu mieux connus et on descend progressivement dans le temps. On peut penser un jour trouver des jalons plus anciens permettant de rejoindre l'ours de Ceyssaguet.

Evelyne Crégut-Bonnoure : Pour répondre à la question d'Eugène Bonifay, en ce qui concerne tous les petits *Plionarctos*, j'ai effectué très récemment une révision de l'ensemble du matériel et effectivement tous les caractères dentaires, aussi bien au niveau de la métrique que de la morphologie, sont tout à fait identiques à ceux d'*U. tibetanus* actuel. Donc, en ce qui me concerne, je les inclus dans le groupe *tibetanus* et, effectivement, on en trouve jusqu'à ce qu'on appelle communément le Riss-Würm.

Jean-Luc Guadelli : Il y a aussi de petits ours qu'on rencontre dans le Sud-Ouest de la France qui ne sont certainement pas de la lignée *tibetanus*. Quand

on voit les palatins par exemple et d'autres caractères crâniens, ils sont dans la lignée *deningeri* - *spelaeus* ; ils ressemblent à de petits *spelaeus*, avec des caractères « archaïques ». Métriquement, effectivement, ils tomberaient dans le groupe *tibetanus*, cependant, quand on observe la M² ou la I³ par exemple, il ne s'agit pas d'un *tibetanus* mais plutôt d'un ours de la lignée *deningeri*. Il y a une grande différence entre *tibetanus* et la lignée spéléenne et je pense que maintenant on doit rechercher de bonnes séries de comparaison. Ces petits ours font penser à des *deningeri* de petite taille avec des caractères archaïques.

Alain Argant : Les réponses viendront quand on pourra aligner du matériel chronologiquement proche. Si on prend par exemple l'*U. tibetanus* actuel et qu'on remonte le temps jusqu'à l'*U. minimus*, il y a forcément une évolution importante des ours de cette lignée sur une durée aussi considérable. Cependant, on connaît mal les stades intermédiaires car le matériel est très rare et le plus souvent fragmentaire. Il faut être suffisamment patient pour attendre de nouvelles données... Je rencontre à Château le même problème avec une M₁ qui présente un endoconide pratiquement indivisé, trop grosse pour avoir appartenu à l'*U. tibetanus* et bien petite par rapport à la série correspondante des M₁ d'*U. deningeri*.

Marcel Otte : Je voudrais intervenir d'une manière assez générale sur ce qui me paraît être au cœur du débat, c'est-à-dire sur la relation entre l'analyse de l'ADN et la paléontologie. Je vois apparaître des notions chronologiques dans le tableau de la phymogénèse passé - présent, évidemment très modeste mais, si j'ai bien compris, cela indique une démarche chronologique qui correspondrait *in fine* aux différenciations spécifiques, donc la distinction plus ou moins importante fondée sur l'ADN correspondrait à une filiation plus ou moins ancienne équivalente. Je pense que si on compare ce tableau à celui d'Alain Argant, nous avons un point de discussion enrichissant. Je voudrais poser quelques questions sur la valeur éventuelle de cette assimilation d'une distinction basée sur l'analyse de l'ADN mitochondrial et d'autre part sur la morphologie qui est présentée dans l'analyse paléontologique : quand on lit certains passages des deux textes, on s'aperçoit qu'il y a éventuellement un pont à établir entre la morphologie et l'ADN. C'est là, je pense, que la notion de chronologie devrait intervenir. Les distinctions de caractères morphologiques ont-elles la même valeur que celles fondées sur l'ADN et dans quelle mesure en ont-elles. D'autre part, est-ce que cette différenciation à travers le temps a la même signification si on travaille sur la morphologie et sur l'ADN ? Ce sont des thèmes de discussion plutôt que des questions. On se rend compte, au sujet de l'*arctos* par exemple, que ce que vous entendez par clades semble plus ou moins correspondre à une distinction des sous-espèces. La question est finalement de savoir quelle est la relation entre des variations morphologiques subs spécifiques à l'intérieur d'une espèce et leur constitution de caractère sur l'ADN mitochondrial ? et, d'autre part, quelle est la valeur de

la transposition entre une différenciation actuelle observée sur les espèces vivantes et leur interprétation en paléontologie, c'est-à-dire fondée sur la morphologie et sur le temps. Quelle est l'articulation entre les deux approches ? Enfin, je me demande si la définition même du taxon porte le même sens dans ces deux approches, c'est-à-dire si nous utilisons le même langage.

Pierre Taberlet : Je crois que c'est une excellente question et qu'effectivement l'intérêt de la discussion c'est d'essayer de faire coïncider les deux types d'arbres et, s'ils ne coïncident pas, d'essayer de comprendre pourquoi. Au niveau moléculaire, il y a des choses qu'on n'arrive pas à résoudre, cependant ce qu'il faut savoir c'est que les séquences d'ADN changent petit à petit dans le temps. Donc, en comparant deux taxons actuels, plus ils ont de différences, plus ils ont divergé il y a longtemps, ce qui paraît logique, mais ce concept, appelé « concept d'horloge moléculaire » marche en gros. Le problème c'est que ces mutations sont aléatoires et que si on veut dater très précisément un événement passé à partir de séquences actuelles on a un intervalle de confiance qui est vraiment énorme. Par exemple, dans mon laboratoire nous avons appliqué ce concept pour étudier la divergence entre bouquetin des Pyrénées et le bouquetin d'Espagne, correspondant à la même espèce, et, nous avons trouvé entre 200 000 ans et 2 millions d'années ; ce dont nous sommes certains c'est que c'est plus ancien que 100 000 ans. A partir de plusieurs taxons actuels nous sommes capables de reconstituer une phylogénie à partir des parentés entre séquences d'ADN. On séquence la même zone pour plusieurs taxons et ensuite on compare ces séquences et il existe toute une série de méthodes de comparaison possibles : soit on compte simplement les différences et à partir de ces différences on reconstruit un arbre, soit on interprète la séquence elle-même en décidant que tel caractère est ancestral parce qu'il se trouve chez telle et telle espèce..., c'est une autre façon de reconstruire un arbre et cela semble admis. Bien sûr nous n'arrivons pas à tout résoudre : par exemple il y a une polytomie dans l'arbre que nous avons présenté, nous ne pouvons pas dire avec certitude quelle est l'espèce qui a divergé en premier et il est possible que ce soit une variation rapide. On a beaucoup parlé, il y a quelques années, de l'ADN fossile, sur l'ADN de plantes du Miocène par exemple, on se rend compte aujourd'hui que tout cela est faux et qu'il y avait eu des contaminations lors de l'amplification ; ainsi aujourd'hui on n'en parle plus. On a fait de même à propos d'insectes piégés dans de l'ambre, on pensait alors pouvoir retrouver de l'ADN de plus de 100 millions d'années et là encore on s'aperçoit aujourd'hui qu'il s'agissait de contaminations. Nous ne pouvons pas nous fier aux résultats concernant l'ADN ancien, cependant, il semblerait que les données qui remonteraient jusqu'à 100 ou 200 000 ans, obtenues à partir d'ossements, soient correctes. Ce genre de données n'a pas été remis en question mais semble remonter jusqu'à 100 ou 200 000 ans : c'est bien peu par rapport à la phylogénie des ours. Ce n'est pas avec l'ADN ancien qu'on arrivera à progresser, sauf peut-être - ce que nous avons fait dans notre laboratoire - voir les

parentés entre l'*U. spelaeus* et l'*U. arctos*. Là nous avons vu que la divergence est de même ordre que celle que nous avons entre différentes lignées d'ours bruns.

Marcel Otte : Je voudrais revenir sur deux points :

1) comme je voulais insister sur la relation entre analyse paléontologique et analyse mitochondriale, vous transitez nécessairement par une analyse morphologique, c'est un problème de méthodologie important ;

2) au sujet de l'évolution phylétique on peut admettre que plus il y a de différences, plus ces différences sont anciennes ; on peut l'admettre à la limite, mais le rythme de cette différenciation n'est pas perceptible tant que vous ne transitez pas par la paléontologie, donc par la morphologie. Je pense qu'il s'agit d'un double blocage méthodologique.

Pierre Taberlet : On sait comment les séquences d'ADN évoluent plus ou moins vite, à un rythme qui reste à déterminer. Seulement pour déterminer ce rythme il faut passer par la paléontologie donc par la morphologie. Je ne me prononcerai pas sur la question de la divergence qu'on peut avoir sur une séquence d'ADN et celle qu'on peut avoir au niveau morphologique, seulement je ne suis pas sûr que tout corresponde. Ainsi, quand on regarde par exemple l'*U. arctos* actuel, nous avons des lignées qui sont relativement différentes au niveau morphologique alors qu'il est clair que cela est monophylétique au niveau de l'ADN. Il n'y a pas, à mon avis, contradiction : la paléontologie est extrêmement difficile parce que nous n'avons que des bribes ; c'est plus difficile à faire que ce que nous faisons avec l'ADN puisqu'on a les espèces actuelles. Si nous arrivons à regrouper ces deux approches, je pense que cela nous permettra de calibrer notre horloge moléculaire et à dater certains événements passés. La paléontologie pourra alors mieux comprendre certains types d'évolution. Je ne pense pas qu'il y ait contradiction entre les deux approches, en les combinant nous pourrions peut-être mieux comprendre.

Alain Argant : Pour répondre à Marcel Otte, je crois qu'il s'agit de deux approches différentes qui n'apportent chacune qu'une vue partielle. Pourquoi ne pas regarder les points d'accord comme une preuve qui, sans être absolue, peut permettre des calages entre les deux méthodes ? Nous n'avons de toute manière que des vues trop ponctuelles et, dans l'état actuel des choses, il faut tenter d'expliquer les décalages et chercher les convergences dans les faisceaux d'hypothèses. Nous ne pouvons pas répondre aujourd'hui aux questions fondamentales que pose Marcel Otte.

Marcel Otte : Je ne crois pas que ce soit une critique d'ordre méthodologique, il s'agit plutôt d'une critique sur l'interprétation que l'on pourrait en faire, car on voit apparaître tout de même des espèces définies sur le plan biologique d'un côté, et de l'autre des variations morphologiques. Je pense, par conséquent, qu'il est salutaire pour le débat de

souligner cette distinction parce qu'on pourrait croire qu'il s'agit de la même chose, en particulier lorsqu'il s'agit de faire coïncider un rythme évolutif avec des notions taxonomiques définies par d'autres méthodes.

Lewis R. Binford : La distinction entre la variabilité morphologique et la variabilité génétique doit toujours être faite. Nous sommes bien conscients que de nombreuses réponses au sujet de l'évolution se trouvent au niveau du milieu d'habitat, et les modifications que ce dernier peut causer dans l'évolution sont réversibles, particulièrement dans la taille du corps. Par contre, avec l'ADN, nous observons des conséquences de procédés irréversibles et nous essayons d'utiliser les deux aspects de variabilité pour discuter raisonnablement de l'évolution. Je ne pense pas qu'il y ait entièrement contradiction ici. Nous avons deux manières particulières d'observer certaines choses dans l'ordre, rendant une information cruciale pour comprendre les procédés d'évolution eux-mêmes. Je pense qu'il s'agit d'un problème d'ordre méthodologique.

Mary Stiner : Pierre Taberlet semble relativement prudent dans sa présentation qui est originale pour beaucoup d'entre nous. Evidemment en tant qu'archéologue ce qui m'intéresse c'est de placer les choses dans le temps réel. Les données moléculaires peuvent-elles nous informer sur l'âge absolu ?

Pierre Taberlet : En fait, avec les données moléculaires, nous arrivons à avoir des données relatives que l'on peut placer dans une phylogénie et nous arrivons à tester les embranchements relatifs d'une manière statistique. Par contre, je suis peu optimiste quant à l'obtention d'une date absolue à partir de données moléculaires. Les informations d'ordre chronologique que nous donnons ne sont pas très précises, il s'agit d'ordre de grandeur mais, sans être une estimation précise, si nous estimons un âge d'un million d'années, ce n'est ni trois millions d'années, ni 100 000 ans. Pour une calibration plus précise de l'horloge moléculaire, il nous faut des données paléontologiques elles-mêmes calibrées ce qui n'est pas le cas. Ainsi, nous aurons une série d'erreurs qui se multiplieront à chaque calibration. Néanmoins, si nous avons des informations autour de 5, 10 ou 15 millions d'années, je pense que là nous aurons une précision suffisante puisque nous avons beaucoup de points de mutation et l'erreur relative est plus faible, la calibration peut alors être correcte. Par contre, pour le Quaternaire, elle est pour l'instant impossible et ce n'est pas uniquement pour des raisons aléatoires, mais également parce qu'à l'intérieur de chaque espèce, de chaque population, il y a un certain polymorphisme.

Jean-Philip Brugal : Je voudrais revenir sur ce que je considère comme un caractère que l'on retrouve aussi bien en morphologie qu'en génétique. Je trouve qu'on ne parle pas suffisamment de polymorphisme, des problèmes que nous rencontrons pour la distinction morphologique sur un phénotype et polymorphisme génétique que nous constatons sur des populations comme *U. arctos*, où nous n'aurions pas moins de 230 sous-espèces. Cette notion de

polymorphisme crée un lien un peu abstrait entre un phénotype et un génotype, mais ce qui m'étonne, c'est que dans le cas de construction de phylogénie à partir d'ADN mitochondrial, il y a un certain nombre d'hypothèses et d'analyses qui peuvent être faites ; l'analyse de parcimonie engendre un certain nombre d'arbres et ici on ne nous en présente qu'un. Par conséquent, je suis encore plus prudent sur ce genre de reconstruction phylétique, d'autant plus qu'on se place dans un espace temporel très court. Il se pose aussi un certain nombre de questions au niveau systématique et terminologique. Je constate qu'il se crée des divergences à différentes périodes imprécises et qui correspondraient à autant de sous-genres ; cette notion de sous-genre a tout de même une réalité phylétique et évolutive et je ne comprends pas pourquoi il existerait tant de sous-genres dans un complexe d'espèces.

Un autre point commun entre l'analyse moléculaire et la paléontologie est la faiblesse des échantillons ; nous avons très peu de populations étudiées sur le plan morphologique et je pense que c'est la même chose dans les analyses génétiques.

Un dernier point : on parle d'Eurasie, en fait on parle plutôt d'Europe de l'Ouest, il y a des phénomènes de migration, de mise en place de lignées qui ont amené d'ailleurs certains isolats, certaines endémicités et récurrences de caractères archaïques, mais on n'a pas de données et de sites en Asie. Que se passe-t-il en Asie du Sud-Est ? Or, on va chercher une origine européenne à un ours actuel sud-asiatique comme *tibetanus*, peut-être faudrait-il chercher également en Asie.

Alain Argant : Est-on obligé de remplacer des manques sur le terrain par des migrations ? La création de sous-genres, de sous-espèces... doit traduire la connaissance précise de populations suffisamment importantes. On peut bien sûr les extraire du contexte général connu, mais je ne sais pas si cela résiste à une comparaison plus large, à l'échelle d'un continent par exemple. A la Balme à Collomb (Chartreuse), où Michel Philippe a montré qu'il y avait près de 22 000 ans d'occupation régulière, on s'aperçoit qu'il y a une grande constance morphométrique de tous les ours. Quand je prends une nouvelle M₁, je sais presque d'avance comment elle sera avec peu de risques d'erreurs, il s'agit d'un ensemble que l'on a envie d'isoler une fois l'étude faite, mais à mon avis on ne pourra le faire que lorsqu'on aura comparé cette population à tout un réseau de sites chronologiquement proches, documentés de façon semblable par un matériel paléontologique très abondant et ce, à l'échelle d'un territoire suffisamment vaste pour être significatif. Sinon on risque de créer tout à fait artificiellement un échelon.

Jean-Philip Brugal : Par exemple la notion de sous-genre sous-tend la notion de spéciation, donc relève de polymorphisme. Jean-Luc Guadelli nous a parlé d'un *U. deningeri* de la Romieu qui ne serait peut-être pas un *deningeri* mais d'un petit *spelaeus* de la taille de *thibetanus* ; je trouve qu'on est dans une grande confusion due à un manque d'études précises,

cependant 20 000 ans à l'échelle géologique ce n'est pas grand-chose. Que des populations soient « typées » ce n'est pas étonnant. Je voudrais souligner de nouveau ce polymorphisme et redemander à Pierre Taberlet pourquoi nous présenter un seul arbre ?

Pierre Taberlet : A propos du polymorphisme, pour chaque espèce plusieurs individus ont été étudiés et quand les séquences à l'intérieur de chaque espèce sont très proches, il est inutile de séquencer 36 000 individus puisque cela forme clairement un groupe ; nous préférons rallonger les séquences pour construire l'arbre avec plus de précision. Cependant, c'est vrai que nous séquençons plusieurs individus par espèce de façon systématique. Je précise tout de même que sur l'arbre il y a plusieurs choses dont nous sommes absolument certains : la divergence du grand panda, celle de *Tremarctos ornatus*... On est un peu moins sûr de la divergence de *Melursus ursinus*. Par contre, du monophylétisme d'*U. arctos* et d'*U. maritimus* nous sommes absolument certains. L'arbre que je présente est le bilan de tous les autres arbres qui pourraient être construits.

A propos des sous-espèces d'*U. arctos*, quand on fait de la génétique cela nous semble complètement aberrant pour plusieurs raisons : au niveau de l'ADN mitochondrial qui n'est transmis que par les femelles sans recombinaison, nous arrivons à mettre en évidence différents clades, c'est-à-dire différents groupes ; chez l'*U. arctos* nous avons quatre groupes majeurs. Pourquoi alors plus de 200 sous-espèces ? Cela ne me semble pas avoir de sens. Des études très récentes faites au Canada et aux USA ont montré qu'il y a des échanges de gènes actuellement entre populations qui étaient considérées comme sous-espèces très différentes. Si on regarde les génomes nucléaires, il n'y a pas les barrières qu'on trouvera avec l'ADN mitochondrial. Il y a une certaine cohésion de l'espèce et la notion de sous-espèce paraît arbitraire. La différence existe mais elle ne traduit pas un caractère ancien et au niveau génétique il n'y a pas de différence. La notion d'espèce est très délicate à aborder ; en biologie et en paléontologie nous n'avons pas la même notion de l'espèce et les paléontologistes ont des données qui sont très sommaires. Par contre, avec la génétique de l'*U. arctos* par exemple, nous avons la preuve, grâce à l'ADN mitochondrial, que l'Amérique du Nord a été colonisée trois fois :

Nous avons une première colonisation avec des ours proches de ceux que nous connaissons aujourd'hui en Espagne (dans les Pyrénées) et cette population nord-américaine ne se rencontre que sur des îles de l'Alaska. Nous pouvons expliquer cela par une première radiation depuis l'Asie, une première expansion d'*U. arctos* qui est allée jusqu'en Europe et en Amérique du Nord et qui est ensuite restée prisonnière sur une île en Amérique du Nord et isolée en Espagne.

Ensuite nous avons d'autres ours que l'on rencontre dans d'autres populations au sud de l'Alaska, dans le Wyoming (Yellowstone park par exemple). Il s'agit d'une deuxième colonisation.

Enfin il y a une lignée très récente, que nous avons à l'est de l'Europe et en Europe centrale aujourd'hui, et qui a colonisé l'Alaska.

Par conséquent, quand on voit tous les changements, les mouvements dans une échelle de temps très courte, en paléontologie c'est très difficile puisque nous n'avons que des bribes et la reconstitution de l'histoire n'est peut-être pas insurmontable mais cela reste très difficile. C'est là qu'il serait intéressant de combiner les deux approches.

Evangelia Tsoukala : Dans un article récent sur les ours des Balkans, N. Espasov fait une distinction entre l'ours des Balkans et l'ours des Carpathes en se basant sur une étude de P. Taberlet, faite en 1994. Est-il possible de faire une distinction entre les populations méridionales d'Ursidés et les populations septentrionales, et s'il y a une distinction possible, est-elle au niveau de la sous-espèce ?

Pierre Taberlet : Je ne me prononcerai pas entre espèce et sous-espèce ; il semble que les ours qui occupent l'Espagne, les Pyrénées et une partie occidentale des Balkans, forment une lignée à part qui a divergé de ceux que l'on trouve en Russie et à l'est de l'Europe entre 500 000 et un million d'années. Ces lignées ont pu se reproduire ensemble et il semblerait que tout se soit mélangé au niveau de la Roumanie. Je ne parlerai donc de lignée plutôt que de sous-espèces.

Jean-Pierre Choisy : Je voudrais attirer l'attention sur un certain nombre de points relatifs à la variabilité des espèces actuelles. En prenant le cerf comme exemple, nous pouvons avoir des populations adultes qui atteignent à peine les 100 kilos comme dans le nord de l'Ecosse, d'autres en Europe font de 340 à 400 kilos et il a été démontré, en faisant des transferts de populations, par exemple depuis l'Ecosse jusqu'en Nouvelle-Zélande, que ce n'était pas génétique. Ainsi, avec des conditions alimentaires meilleures, ils restent au niveau des gabarits hongrois ou roumain, ce qui donne une certaine lumière sur l'interprétation des différences de taille. Pour la morphologie, on devrait distinguer nettement deux choses différentes : les différences de dentition ont une forte signification sur le plan biologique, mais on ne peut pas mettre toutes les différences sur le même plan ; par exemple l'extrême variation de la forme des cornes chez les bouquetins, non seulement entre espèces mais aussi à l'intérieur d'une même espèce.

Evelyn Crégut-Bonnoure : J'aurais une question plus générale en ce qui concerne votre phylogénie moléculaire : vous vous basez sur l'ADN mitochondrial des femelles et cela me gêne un peu parce que c'est réduire une espèce à l'évolution de l'unique mère ; or, jusqu'à preuve du contraire, une espèce est un ensemble d'individus, et les mâles vont, eux aussi, apporter certaines informations génétiques. Or, en faisant un arbre qui se base uniquement sur les données de la mère, vous ne prenez pas en compte tout l'apport qui provient de l'évolution des mâles. Ensuite, est-on sûr que l'âge de divergence des mères correspond bien à l'âge de divergence des espèces ?

Pierre Taberlet : En fait, l'arbre que nous présentons est construit à partir de données

moléculaires. Nous n'avons pas utilisé l'ADN mitochondrial. L'essentiel des travaux récents n'a porté que sur l'ADN mitochondrial transmis par les femelles, donc, forcément la divergence des molécules d'ADN mitochondrial va précéder la divergence des populations. Ainsi, on surestimerait la divergence des populations, tout simplement du fait du polymorphisme de celles-ci. Le polymorphisme des protéines de l'ADN nucléaire correspond tout à fait à ce qui a été trouvé pour l'ADN mitochondrial. Je pense sincèrement que l'arbre que nous avons donné dans notre synthèse est correct.

Evelyn Crégut-Bonnoure : Dans ce cas présent vous avez peut-être obtenu des résultats concordants, cependant j'ai quand même l'impression que vous pouvez obtenir des résultats différents selon la méthode utilisée.

Pierre Taberlet : C'est vrai qu'il y a parfois contradiction entre l'ADN mitochondrial et l'ADN nucléaire, cependant c'est toujours pour l'évolution récente, pour ce qui a pu se passer durant le Quaternaire. Dès que les espèces sont plus anciennes et bien différenciées, on a toujours concordance entre les deux, sauf s'il y a eu hybridation. Pour le genre *Capra* par exemple, on n'a pas réussi à établir une phylogénie ; c'est un genre qui semble avoir littéralement explosé relativement récemment et c'est une information intéressante en soi.

Philippe Morel : Pierre Taberlet a parlé de mélange de deux clades en Roumanie : est-ce qu'on peut avoir des dominances et quel est ce mélange ?

Pierre Taberlet : Je n'ai pas d'indication précise sur ce sujet mais je sais simplement que les lignées mitochondriales sont mélangées au niveau du terrain. Elles sont également un peu mélangées en Scandinavie. Nous n'arrivons pas à trouver de différences morphologiques entre le nord et le sud, malgré des lignées assez différentes. Par cette phylogénie matrilinéaire, nous reconstituons plus facilement l'histoire évolutive et les colonisations par exemple. Cependant, il est clair que les gènes nucléaires des mâles, qui circulent plus, ont davantage de chance de se mélanger. Ce n'est pas parce qu'il y a une barrière avec l'ADN mitochondrial qu'il y a forcément une barrière reproductive des différentes sous-espèces. D'après Nicolas Spasov, il semble que les ours de la lignée « est » (est des Balkans, Russie) ont le poil plus long, sont plus hauts sur pattes et sont plus agressifs que ceux de la lignée « ouest ».

Philippe Morel : On aurait par conséquent, éventuellement, des différences comportementales ou morphologiques qui correspondraient à ces clades et qui pourraient expliquer pourquoi elles se sont maintenues pendant une bonne partie du Quaternaire à des endroits où ils sont sympatriques.

Pierre Taberlet : En observant l'histoire récente de l'*U. arctos*, on est surpris de voir que simplement après le dégel, il y a environ 15 000 ans, une seule lignée a pu aller du nord de la Scandinavie et l'est de l'Europe, jusqu'à l'Alaska ; cela signifie que cette

lignée occupait un espace vide et devait avoir des possibilités évolutives différentes des autres. D'autre part, la lignée « est » fut récemment retrouvée dans un gisement parisien ; celle-ci est peut-être arrivée après que les ours partis d'Espagne aient colonisé l'Europe, et ainsi, peut-être la lignée « est » a-t-elle pu également repousser la lignée espagnole. Il doit par conséquent y avoir des différences, cependant nous n'arrivons toujours pas à les quantifier.

Jean-Philip Brugal : A propos de cette répartition géographique qui serait également chronologique, il y a la présence d'ours d'un groupe *arctos* en Afrique du Nord et au Proche et Moyen-Orient. Ces formes peuvent être très anciennes comme à Ternifine (Pléistocène moyen), en Algérie, à la carrière Thomas au Maroc. Certaines hypothèses en font une lignée à part, endémique, qui aurait une origine asiatique. Nous connaissons également des ours subactuels ou même actuels dans le Sinaï ou en Arabie saoudite. Existe-t-il des données paléontologiques et génétiques sur cette lignée nord-africaine ?

Michel Philippe : Récemment, une étude a été faite sur un ours d'Algérie qui serait récent, il me semble qu'il est daté par le ^{14}C de 2 000 ans BC ; l'étude a été publiée dans les Archives du Muséum de Lyon. Au point de vue caractères morphologiques, il ressemble étrangement à *deningeri* et cela pose donc effectivement le problème du polymorphisme. Le plus gros problème pour la paléontologie c'est le peu de matériel dont on dispose. R. Ballésio, spécialiste des Carnivores quaternaires et de l'ours en particulier, avait récemment signalé qu'il y avait peut-être du *deningeri* dans une grotte de l'Ardèche, déterminé sur un spécimen ; aujourd'hui il se rend compte, en consultant les collections du Muséum de Lyon, qu'il y a 8 à 10 % des ours des cavernes provenant d'autres grottes qui présentent les mêmes caractères morphologiques... Est-ce *deningeri* ? ou *spelaeus* ? il n'ose pas trancher. C'est la lignée *deningeri-spelaeus*. L'incertitude est d'autant plus grande quand on n'a qu'un morceau de crâne, une ou deux dents mélangées à d'autres populations, notamment pour les petites espèces du groupe *tibetanus* par exemple. C'est la difficulté pour le paléontologue : peu de matériel, pas forcément synchrone... Autre exemple pour l'ours des cavernes : il y a des populations très importantes, dans le Vercors, en Chartreuse et dans les Bauges, trois massifs préalpins contigus ; apparemment on a des populations de la même époque mais qui sont différentes morphologiquement.

Alain Argant : Je crois que la solution viendra quand toutes les méthodes - paléontologie, ADN mitochondrial et nucléaire - seront regroupées et qu'on étudiera très soigneusement les déplacements de populations de tous ces ours. Il y a un mécanisme à comprendre et l'occupation de l'Afrique du Nord par les ours devrait nous permettre de le découvrir. J'ai été déçu d'apprendre que les études sur l'ADN mitochondrial fossile n'avaient pas donné les renseignements espérés ; Pierre Taberlet peut-il nous expliquer pourquoi en deux mots ?

Pierre Taberlet : On étudie l'ADN par amplification, c'est-à-dire qu'à partir d'une molécule on peut la reproduire un très grand nombre de fois *in vitro* et en avoir suffisamment pour pouvoir séquencer. C'est à la fois fantastique et très dangereux parce qu'on ne voit pas ce que l'on fait, on extrait de l'ADN de façon aveugle, on essaie d'amplifier ; si ça marche on regarde la séquence : parfois c'est bien, mais parfois nous avons une contamination, c'est-à-dire de l'ADN moderne qui était là à l'état de traces et qui a été amplifié. C'est donc un domaine extrêmement difficile du point de vue méthodologique et même avec beaucoup de bonne volonté on peut faire des erreurs. Dès qu'une cellule meurt, l'ADN a tendance à se découper en fragments de plus en plus courts ; si ces fragments sont encore 100 ou 200 paires de bases on peut les amplifier ; si c'est plus court on n'arrive pas à tirer d'information. Le problème est la vitesse de dégradation que l'on connaît, mais qui dans certains cas peut être limitée. Par exemple, on sait que dans l'os compact il y a des cellules qui sont isolées et à l'intérieur, des traces d'ADN peuvent rester un certain temps. Des chimistes ont fait des études sur la dégradation des bases elles-mêmes, et ils ont montré qu'il ne pouvait pas y avoir d'ADN plus vieux que 2 à 300 000 ans. Chimiquement ce n'est pas possible, d'où le paradoxe quand on affirme avoir amplifié de l'ADN d'insectes dans l'ambre datant de 100 millions d'années ou même plus d'après certains auteurs. Maintenant on a compris : les échantillons étaient contaminés avec les espèces actuelles... Pour être sûr de l'origine de la molécule qu'on va amplifier, il y a plusieurs approches. On essaie de déceler les contaminations en faisant des blancs au cours de notre expérience. On essaie de reproduire dans deux laboratoires différents en faisant en sorte que les os ne soient pas passés dans le premier laboratoire. Puis, on essaie de voir la cohérence des séquences obtenues, si quelqu'un a déjà trouvé ces séquences ou non - si oui il y a des chances pour qu'il y ait une contamination, sinon il y a des chances pour qu'il s'agisse d'une séquence ancienne - et on essaie de regarder la cohérence au niveau phylogénie ; si c'est cohérent avec d'autres séquences, on peut penser que le résultat est correct. Le problème est qu'on travaille sur de tout petits fragments d'ADN à partir desquels il est difficile d'obtenir des phylogénies fiables.

Jean-Philip Brugal : La construction classique des phylogénies (*sensu* lignées) implique qu'il y ait un ancêtre et des descendants ; dans une séquence d'une centaine de paires de nucléotides, il faut donc qu'on ait le point de départ, l'ancêtre, pour savoir dans quel sens les mutations ont eu lieu.

Pierre Taberlet : C'est la grosse différence entre la façon dont on fait les phylogénies en paléontologie et la façon dont on les fait avec les séquences d'ADN. En paléontologie, il faut une série d'où on arrive à déduire les bifurcations et la phylogénie. En biologie moléculaire, nous ne travaillons qu'à partir de l'actuel et à partir des séquences actuelles on imagine ce qu'il y avait avant, en reconstituant les séquences ancestrales probables. Si deux séquences sont très

proches (1% de divergence) elles ont divergé il n'y a pas très longtemps ; en les mettant côte à côte, s'il y a encore une autre séquence à l'extérieur on arrive à retrouver plus ou moins cette séquence.

Marcel Otte : Je me demande si la méthode pour résoudre cette opposition entre les données de paléo-ADN est la meilleure puisqu'elle est si compliquée et si aléatoire, par rapport aux données si nombreuses, très sûres, de mieux en mieux datées, dont dispose la paléontologie. A mon avis le problème n'est pas de retrouver l'ADN fossile. La solution me paraît être plutôt d'établir une relation entre les variations morphologiques actuelles et les données de la biologie moléculaire en général, actuelles ; ensuite on pourrait peut-être remonter le temps, là où les données sont exclusivement morphologiques. Lorsque tout à l'heure Alain Argant disait que la M1 possède une morphologie telle qu'il puisse la reconnaître immédiatement, sa démarche est tout à fait logique et d'ailleurs analogue à la vôtre : il retrouve un échantillon qu'il peut replacer dans un groupe de populations déjà connu précédemment. Quand on nous apprend que les 232 sous-espèces seraient peut-être liées à l'environnement, au comportement, au mode de vie, c'est important pour nous de savoir que ce comportement-là est choisi, et que, par exemple, si l'on dit que l'ours blanc et l'ours brun peuvent en captivité se reproduire, pour moi cela n'a aucune espèce d'importance car dans la nature ils ne vivent pas ensemble et ne se reproduisent pas. Pour en revenir aux variations sous-spécifiques telles qu'on a pu les définir sur le plan de l'anatomie comparée, puisqu'elles existent elles ont un sens. Mais quel est ce sens ? Si nous revenons maintenant à la biologie moléculaire et si vous nous dites que l'ADN mitochondrial ne permet pas d'expliquer ce sens, cela signifie donc qu'il a un autre sens, et je dirai que la méthode de biologie moléculaire actuellement utilisée pour expliquer ces variations morphologiques - forme du nez, comportement alimentaire... - est trop sommaire pour le justifier actuellement. A partir du moment où ces variations comportementales - qui ont peut-être eu des conséquences morphologiques - sont héréditaires, cela signifie donc qu'elles sont génétiques, et qu'il faut trouver une autre méthode dans la génétique pour les distinguer. Et peut-être que si nous trouvions cette relation entre la biologie moléculaire et ces sous-espèces anatomiquement approximatives, alors peut-être nous aurions la solution. Peut-être que ce n'est pas l'ADN mitochondrial qui conviendrait, peut-être une autre méthode d'approche, parce que je crains qu'on soit dans une sorte d'emprise de la biologie moléculaire qui me paraît excessive. Elle est un peu analogue à l'émergence d'une attitude mystique qui ne se discute pas et je pense que ce ne serait pas scientifique si on ne pouvait pas comparer les deux résultats.

Jean-Luc Guadelli : Le système des indices mis au point par G. Rabeder est un bon système. Par contre, il sera peut-être un peu plus difficile pour passer aux ours plus anciens et pour avoir des attributions à des catégories prédéfinies. Certaines pièces n'entreront probablement pas dans un quelconque cadre prédéfini. En ce qui concerne les

derniers ours des cavernes, on peut concevoir des réapparitions de caractères archaïques chez ces populations en cours de disparition.

Bernard Caillat : Il est bien certain qu'au niveau dentaire, en étudiant la pathologie des populations d'ours des cavernes, il peut y avoir une grande variabilité morphologique des couronnes, notamment des P4 qui peuvent être différentes entre la gauche et la droite. Je ne sais pas si la méthode proposée par G. Rabeder est applicable à tous les Ursidés.

Jean-Luc Guadelli : Je pense qu'il y aura des problèmes notamment pour les ours des cavernes croates datés des environs de 10 000 ans. Je ne sais pas si on arrivera à les placer dans des classes bien particulières. Par contre, peut-être que pour des ours des cavernes antérieurs à 30 000 ans cela marchera bien. Pour les ours encore plus anciens, j'ai bon espoir.

Alain Argant : Je crois vraiment à la méthode Rabeder concernant les index morpho-dynamiques, méthode que j'ai d'ailleurs appliquée pour les ours de la Balme à Collomb. Entre 40 et 20 000 ans, il semble y avoir une assez bonne concordance pour une population des Alpes autour de 1 700 m d'altitude.

Evelyne Crégut-Bonnoure : Je reviendrai sur le problème de Ramesch et de la Gamssulzenhöhle car nous ne sommes pas tout à fait assurés que ces deux gisements soient tout à fait contemporains. Il y a quand même un écart possible au niveau des datations, or l'ours des cavernes est une espèce très polymorphe et nous pouvons faire un parallélisme avec les bouquetins actuels espagnols. En effet, dans des habitats peu éloignés nous avons des populations comportant des morpho-types crâniens et dentaires très différents les uns des autres. Ces différences sont le résultat de petits isolats et il est bien possible que ce qu'on observe chez l'ours des cavernes autrichien et croate soit lié à ces phénomènes d'isolement de populations.

J'ai une petite question maintenant pour Alain Argant au sujet de l'origine de *Thibetanus* : doit-on considérer que l'espèce est originaire d'Asie ou d'Europe ? Si on examine la répartition de l'ours du Tibet actuel, il s'agit d'une espèce qui est strictement asiatique. Par ailleurs, s'il est vrai que nous avons en Europe un phylum *Minimus-Thibetanus* qui semble émerger au Villafranchien, par la suite nous avons un énorme hiatus, puis apparaît brusquement, à partir du Pléistocène moyen et jusqu'au début du Pléistocène supérieur. Ce petit groupe d'Ursidés est tout à fait identique au type *thibetanus* asiatique. Nous avons ensuite disparition de l'espèce. J'envisagerais pour ma part une origine plutôt asiatique de l'*Ursus thibetanus*, d'autant que pour l'instant l'Europe a constitué, pour la majorité des taxons, plutôt un cul-de-sac qu'un centre d'origine de différenciation.

Alain Argant : Je suis d'accord avec Evelynne. En termes de probabilité, il est probable que *Thibetanus* soit d'origine asiatique.

Jean-Philip Brugal : Question à G. Rabeder : avez-vous une idée sur la date de disparition de l'ours des cavernes en Autriche ?

Gernot Rabeder : Réponse à J.-Ph. Brugal : 15 000 ans B.P.

Lewis R. Binford : Concernant le problème du rapport entre les petits ours et l'ours du Tibet. Il me semble qu'il s'agit d'une série d'espèces qui étaient auparavant présentes en Europe - au moins pour les derniers 200.000 ans - et qui ne sont aujourd'hui connues qu'en Asie. Nous connaissons le même phénomène concernant d'autres espèces animales : le dhole et le tahr par exemple. La question est : comment se fait la diffusion des petits ours par rapport à la diffusion de l'ours du Tibet, survivant seulement en Asie ?

Quand je travaillais avec les Esquimo en Alaska, je me suis aperçu qu'ils avaient une généalogie pour

les ours de leur région et ils conservaient des informations sur leur parenté, en remontant jusqu'à cinq générations au moins, et ceci du fait de l'utilisation systématique de certains repaires par les femelles. Sur la base de différences mineures dans l'anatomie, indiquées par les empreintes, les Esquimo étaient capables de distinguer les descendants de différentes lignées de femelles. Postérieurement, une étude, concernant les ours de la même région, montrait que l'utilisation des repaires était extrêmement liée aux lignées femelles d'ours et que le mouvement des mâles d'*U. arctos* était fortement conditionné par la démographie ursine locale. Lors de périodes d'abondance des sujets mâles, les mâles adultes cherchaient à tuer les jeunes pour limiter la concurrence. Je pense que la dynamique des populations d'ours est quelque chose qui doit être considéré quand nous étudions une variabilité régionale.