



Quaternaire

Revue de l'Association française pour l'étude du Quaternaire

vol. 21/3 | 2010
Volume 21 Numéro 3

Influences des glaciaires-interglaciaires sur les ichtyofaunes des eaux douces européennes

Glacial-interglacial impacts on the ichthyofaunas of european fresh waters

Olivier Le Gall



Édition électronique

URL : <http://journals.openedition.org/quaternaire/5570>

DOI : 10.4000/quaternaire.5570

ISSN : 1965-0795

Éditeur

Association française pour l'étude du quaternaire

Édition imprimée

Date de publication : 1 septembre 2010

Pagination : 203-214

ISSN : 1142-2904

Référence électronique

Olivier Le Gall, « Influences des glaciaires-interglaciaires sur les ichtyofaunes des eaux douces européennes », *Quaternaire* [En ligne], vol. 21/3 | 2010, mis en ligne le 14 septembre 2018, consulté le 19 avril 2019. URL : <http://journals.openedition.org/quaternaire/5570> ; DOI : 10.4000/quaternaire.5570

INFLUENCES DES GLACIAIRES-INTERGLACIAIRES SUR LES ICHTYOFAUNES DES EAUX DOUCES EUROPÉENNES



Olivier LE GALL

RÉSUMÉ

Les ichthyofaunes continentales pléistocènes se composent d'espèces strictement d'eaux douces (sténohalines) et d'espèces pouvant s'adapter à des salures différentes (euryhalines) généralement migratrices à l'occasion de leur reproduction. Ces deux catégories de poissons sont caractérisées par des mobilités (possibilité de conquête de milieux) différentes, très limitées chez les sténohalines qui constituent la grande majorité des espèces nous intéressent, elles sont importantes chez les migrants. Les poissons sont des organismes fortement dépendants des températures, notamment en période de reproduction, et des compétences des milieux aquatiques. Ils devraient ainsi constituer d'excellents marqueurs des variations paléoclimatiques. L'étude des ichthyofaunes continentales sépare l'Europe en deux zones :

– une Europe septentrionale fortement soumise aux glaciations dans laquelle seules les espèces « froides » ont survécu chez les sténohalines qui se limiteront à nous renseigner sur la compétence des rivières (*Esox lucius*). Dans cette aire géographique, les indications de variations de températures seront essentiellement le fait des migrants (*Alosa alosa* et *Anguilla anguilla*).

– une Europe méridionale, moins soumise au froid, qui voit coexister « faune froide » et « faune chaude » dans laquelle des observations fines, fondées sur les « biozonations », sont théoriquement réalisables. Malheureusement les modifications climatiques y furent de faible ampleur.

Le retour des espèces thermophiles en Europe septentrionale ne se fera, à partir de « zones refuges » d'Europe méridionale (en particulier la mer Noire et ses marges) qu'au Tardiglaciaire. Ce retour des espèces thermophiles s'est vraisemblablement réalisé en passant par les actuelles mers Baltique, du Nord et Manche.

Mots-clés : Pléistocène, Europe, poissons, eaux douces, paléoclimats.

ABSTRACT

GLACIAL-INTERGLACIAL IMPACTS ON THE ICHTHYOFAUNAS OF EUROPEAN FRESH WATERS

Continental ichthyofaunas are formed by species who lived strictly in fresh waters (stenohalines) and by species, which can adapt themselves to different salinities (euryhalines) and are generally migratory for the reproduction. These two fish categories are characterized by different mobilities (possibility to colonize new environment), limited for the stenohaline individuals that constitute the great majority of the species concerned by ichthyofaunas studies, they are important for the migrants. The fishes are very dependents on temperature, notably during the reproduction, and on the competence of the aquatic environments. So they should constitute excellent proxies of the environmental variations. In fact the composition of the Pleistocene ichthyofaunas divides Europe in two areas:

– the North was under the influence of the glaciations: only the cold taxa have survived among the stenohaline, they will only provide information about competence of the aquatic environments (*Esox lucius*). In this geographic area, the indication of temperature variation will be obtained through the study of the migratory species (*Alosa alosa* and *Anguilla anguilla*).

– in the South, cold and warm species have coexisted and close detailed observations, based on "biozonations", are in theory possible. Unfortunately, climatic modifications are characterized by limited amplitudes. The come back of thermophilic species in Northern Europe will only happen during the Tardiglacial from "refuge zone" of the Southern Europe (particularly from the Black Sea and its margins). They have probably passed by the Baltic Sea, North Sea and the Channel.

Keys-words: Pleistocene, Europe, fishes, fresh waters, Palaeoclimatology.

1 - INTRODUCTION

Pour le biologiste, une espèce, par sa simple présence et sa reproduction, est caractéristique d'un milieu défini par un ensemble de paramètres. Pour l'archéozoologue, confronté à un échantillon réduit, parfois partiel, et une échelle de temps importante à partir desquels il tente des analyses diachroniques, la réponse est plus nuancée. Naturellement si les critères de présence-absence constituent toujours le fondement de son raisonnement, il doit

aussi prendre en compte l'histoire et les particularités des organismes étudiés.

1.1 - LE TERTIAIRE, LES PREMIÈRES ICHTYOFAUNES D'EAU DOUCE, LEUR RÉPARTITION AU PLIOCÈNE

Sans entrer dans les détails (par ailleurs assez mal connus) tentons de survoler les événements concernant l'apparition et la répartition des ancêtres de nos poissons

continentaux. Les travaux de Banarescu (1973) constituent une base. Ils indiquent que les Téléostéens d'eaux douces sont apparus au cours du Tertiaire dans trois grandes régions :

- le bloc européen à l'origine des percidés et des umbridés ;

- le bloc sibérien où apparaissent les salmonidés (genres *Salmothymus*, *Hucho*, *Thymallus*), les cottidés (genre *Cottus*), des cyprinidés (genres *Rutilus*, *Leuciscus*, *Tinca*) et le seul gadidé d'eau douce (genre *Lota*). Y apparaissent aussi des acipenséridés (genre *Acipenser*) et des lamproies (genre *Eudontomyson*) ;

- le bloc Asie qui verra s'individualiser de nombreux cyprinidés. À l'ouest, les barbinés (genres *Barbus* et *Capoeta*), à l'est des cyprinidés (genres *Gobio*, *Rhodeus*, *Carassius* et *Cyprinus*) sont accompagnés de cobitidés (genres *Cobitis*, *Misgurnus*) et de siluridés.

Soumis à la tectonique des plaques, ces blocs ont subi des déplacements qui ont influé sur la répartition des genres et espèces.

Parmi ceux aux conséquences positives, favorisant la dispersion, notons la disparition de la mer Ouralienne à la fin de l'Oligocène-début du Miocène. Elle a permis le passage d'ichtyofaunes d'origine asiatique et sibérienne en direction de l'Europe. L'assèchement de la Méditerranée au Pliocène (5 Ma) a autorisé le contact des bassins fluviaux périméditerranéens au cours du stade «Lagomare» (Durand, 1999). Cet événement fut d'autant plus important qu'il coïncidait avec l'arrivée en Europe du Sud des barbinés de l'ouest asiatique via l'Anatolie et le bassin Ponto caspien. Ainsi, la mer Noire et les fleuves y aboutissant ont tenu un rôle important dans la dispersion des genres asiatiques et eurosibériens *Rutilus* et *Chondrostoma*.

Parmi ceux aux conséquences négatives, limitant la dispersion, signalons la surrection des Pyrénées à l'Oligocène qui créa un isolat au niveau de la péninsule Ibérique contribuant ainsi à la spéciation des cyprinidés dans cette région (Almacá, 1976). La surrection de l'arc alpin au Miocène moyen et ses contrecoups ont contribué à la mise en place quasi définitive des grands bassins fluviaux formant des isolats encore observables chez les populations actuelles. Le polymorphisme enzymatique des *Cottus gobio* du Rhin, de la Moselle, du Rhône, du Neckar, du Main et du Danube (Riffet & Schreiber, 1995) en est un exemple.

À la fin de l'ère Tertiaire, au Pliocène, les genres et espèces originaires du continent eurasiatique ont subi une large dispersion. Une espèce nord-américaine, le brochet (*Esox lucius*) a même, grâce à des ponts intercontinentaux, fait un tour du monde complet. Toutefois la distribution des genres et espèces devait prendre en compte les conditions climatiques très particulières du Pliocène. Des études récentes ont démontré qu'au cours de cette période, les conditions climatiques étaient chaudes, notamment dans l'hémisphère nord. De la sorte, au nord du Canada (Ellesmere Island), à partir des teneurs en isotopes de l'oxygène piégés dans la cellulose d'arbres fossiles, Ballantyne *et al.* (2006) constatent des

températures supérieures de 14 °C en moyenne aux actuelles.

Dans de telles conditions, à la fin du Tertiaire, au Pliocène, les espèces cryophiles et rhéophiles du pôle «froid» devaient être reléguées à la frange nord de l'Europe alors que celles du pôle «chaud» devaient être largement répandues en Europe moyenne et du Sud.

1.2 - LE PLÉISTOCÈNE ET SES NOUVELLES CONTRAINTES

C'est dans ce contexte que s'installe le Pléistocène caractérisé par des cycles de glaciaires-interglaciaires et des écarts de température importants (les poissons sont particulièrement sensibles à la température et sont très exigeants en ce qui la concerne lors de leur reproduction), suivis de près par des variations d'humidité.

L'apparition de l'inlandsis scandinave, dont les moraines frontales se retrouvent jusqu'en Allemagne et en Pologne, va être lourde de conséquences. Cependant en fonction de leurs latitudes respectives toutes les régions européennes ne sont pas logées à la même enseigne : celles qui sont situées aux environs de l'inlandsis accuseront des températures inférieures de 15 °C en moyenne lors d'une glaciation (Rognon & Miskowsky, 2002). Celles qui sont localisées au sud d'une barrière constituée par les Cantabres, les Pyrénées, les Alpes, les Carpates, la mer Noire, le Caucase et la mer Caspienne, connaissent des conditions nettement plus clémentes ainsi qu'en témoignent par ailleurs leurs faunes mammaliennes. Dans la suite du texte, les termes d'Europe-nord et d'Europe-sud désigneront les aires géographiques situées de part et d'autre de cette barrière paléoclimatique.

Comme la plupart des organismes vivants, les poissons ont subi ces variations de températures (préférendum thermique de reproduction et taux d'oxygène dissous). En outre, comme l'indique la répartition des espèces le long du profil en long d'un cours d'eau comme les biozonations de Huet (1954), la compétence du cours d'eau, intimement liée à sa pente, fut un autre paramètre décisif. Au cours du Pléistocène, cette pente, en fonction des successions de glaciaires (anaglaciale, cataglaciale) et interglaciaires, a été soumise à des variations récurrentes, des régressions marines lors de chaque épisode glaciaire. Ainsi pendant le dernier maximum glaciaire (18 000 ans BP), la ligne de rivage était à 120 m sous l'actuelle. Si toutes les régions européennes sont touchées par la baisse des niveaux marins, la Manche est exondée, la mer du Nord et la Baltique émergées et recouvertes par l'inlandsis, la mer Adriatique réduite à sa plus simple expression. La Caspienne et la mer Noire, cette dernière étant coupée de la Méditerranée, accusaient un niveau inférieur de 200 m à l'actuel (Kislov & Toporov, 2007). Ces régressions ont eu des conséquences très importantes sur les milieux (fleuves, rivières...) où évoluent les poissons continentaux.

Une glaciation se compose d'une phase anaglaciale pendant laquelle les températures chutent jusqu'au maximum glaciaire. Passé ce cap commence la phase

cataglaciale au cours de laquelle les températures augmentent progressivement. La période suivante est l'interglaciaire. Considérons maintenant les conséquences de ces phases sur les profils en long d'une rivière et sur son évolution, pour cela nous séparerons la haute vallée (partie amont) de la basse vallée (en aval) ainsi que le propose Dubar (2002).

Épisode glaciaire

Pendant la phase *anaglaciale*, la haute vallée est remblaiée par apport de matériaux cryoclastiques transportés par gravité et/ou solifluxion. En même temps dans la basse vallée, consécutivement à la régression marine, le cours d'eau cherche à rétablir un équilibre et entaille sa vallée formant des terrasses.

Pendant la phase *cataglaciale* la haute vallée subit toujours des alternances gel/dégel considérables même si leurs amplitudes diminuent progressivement. Elle continue donc à se combler tout en ralentissant peu à peu le rythme. Au même moment dans la basse vallée, le cours d'eau, confronté à une transgression marine, voit sa compétence diminuer et dépose des sédiments. La basse vallée se comble peu à peu.

Épisode interglaciaire

Dans la haute vallée, pour rétablir son équilibre face à la transgression marine, la rivière incise sa partie amont formant des terrasses. Dans la basse vallée, une plaine alluviale se constitue et des sols peuvent se former.

En conclusion lors d'un glaciaire, la pente du cours d'eau est forte dans tous ses tronçons pendant la phase anaglaciale, demeure importante dans la haute vallée pendant la phase cataglaciale. L'ensemble étant associé à des températures globalement basses. Lors d'un interglaciaire la pente diminue sur la totalité de la rivière, son courant également, ceci étant associé à des températures plus élevées.

1.3 - PARTICULARITÉS DES POISSONS CONTINENTAUX

Les poissons des eaux continentales sont sensibles aux températures et à la compétence des cours d'eau, de la sorte leur répartition sur le profil en long d'une rivière s'organise de manière à satisfaire les besoins des différentes espèces comme le montrent les biozonations que l'on y observe (Huet, 1954). Ces poissons présentent donc toutes les caractéristiques d'excellents « marqueurs » paléoclimatiques. Théoriquement les conséquences de la succession des cycles glaciaires-interglaciaires devraient se matérialiser, chez les ichthyofaunes pléistocènes par des oscillations entre un pôle froid (espèces cryophiles et rhéophiles) et un pôle chaud (espèces thermophiles et d'eaux calmes).

Malheureusement, de telles observations sont conditionnées par les possibilités de mobilité des organismes étudiés. Cette aptitude aux déplacements conditionne la valeur que l'on peut attribuer au critère de présence-absence d'une espèce. En d'autres termes, il est néces-

saire qu'une espèce soit suffisamment mobile pour coloniser (recoloniser) un milieu qui lui est devenu favorable. C'est précisément là que les poissons des eaux continentales se singularisent par rapport à d'autres groupes d'animaux pouvant se livrer à des déplacements à l'échelle d'un continent (mammifères) ou intercontinentaux (oiseaux).

Pour les poissons caractérisant les gisements continentaux deux cas peuvent se présenter :

- soit nous avons affaire à des *espèces sténohalines*, ce qui est le cas général. Nos poissons sont alors strictement confinés aux eaux douces. Théoriquement du moins, car certaines espèces de la partie basse des cours d'eau tolèrent de faibles salinités (le brochet et certains cyprinidés) et existent à l'heure actuelle sur les marges faiblement salées de la Baltique et d'autres mers. Pour ces sténohalins, toute possibilité de conquête (ou de reconquête) d'un milieu sera impérativement conditionnée par la mise en contact de deux masses d'eau douce à l'occasion d'un phénomène géologique (capture sur les parties amont des bassins ou jonction de bras à l'aval);

- soit nous nous adressons à des *espèces euryhalines* qui sont capables, en fonction de leurs périodes de développement individuelles, d'adapter leur physiologie à des salures variées et auront de vastes possibilités de colonisation.

Parmi les euryhalins, ceux qui nous intéressent en premier lieu sont les *migrateurs* amphibiotiques. Ils sont de deux types :

- ceux qui naissent en rivière, grandissent dans l'océan et retournent se reproduire en eau douce (saumon atlantique, truite de mer, alose...). Ce sont des *migrateurs* génésiques anadromes;

- ceux qui naissent dans l'océan, grandissent en rivière et retournent se reproduire dans l'océan (anguille...). Ce sont des *migrateurs* génésiques catadromes.

Qu'ils soient d'une sorte ou d'une autre, ces poissons sont à même de coloniser facilement des milieux devenus favorables.

Considérée à l'heure actuelle comme marginale, la possibilité de passage d'un bassin à l'autre à l'occasion d'un transport d'œufs fécondés par des oiseaux (anatidés ingurgitant végétaux aquatiques et fraie et restituant les œufs dans un autre milieu aquatique) doit être signalée.

2 - LES OBSERVATIONS

2.1 - LE CADRE DE L'ÉTUDE

C'est un peu plus d'une centaine de sites occidentaux et quelques orientaux qui ont été pris en compte. Une bonne partie, localisés entre la péninsule Ibérique et la Belgique, ont été étudiés par Le Gall (1999b). Les études réalisées dans la haute vallée du Danube sont le fait de Torke (1978), celles des sites scandinaves de Enghoff (1986, 1994). L'essentiel des documents (des dizaines de milliers de restes) proviennent d'une tranche de temps allant du Würm final à l'Holocène. C'est principalement

sur elle que portera notre propos, quelques observations sur des périodes plus anciennes le compléteront. Considérant la grande variabilité quantitative et qualitative des documents constituant le fondement de cette étude, ce sont les critères de présence-absence des espèces qui seront privilégiés.

2.2 - LES POISSONS DU FONDS COMMUN

Sur l'ensemble de l'Europe existe un « fonds commun » composé d'un salmonidé, la truite (*Salmo trutta*), et de cyprinidés du genre *Leuciscus*, le chevaine (*Leuciscus cephalus*) et la vandoise (*Leuciscus leuciscus*). L'omniprésence de la truite de rivière (*Salmo trutta fario*) s'explique car elle a une forme migratrice eurhaline et anadrome (qui comme le saumon se reproduit en eau douce), la truite de mer (*Salmo trutta trutta*). Cette possibilité de passer d'un milieu à l'autre a assuré sa grande diffusion. Si les *Leuciscus* sont cantonnés à l'eau douce, leur vaste répartition trouve aussi une explication : leur opportunisme qui leur a assuré une vaste répartition au Tertiaire. Les truites se reproduisent à la fin de l'automne dans une eau à 5 à 10 °C. Le chevaine se reproduit à la fin du printemps dans une eau à 15 °C, la vandoise, plus précoce, s'accommode de 13 °C.

Nous les retrouverons en permanence au cours des glaciaires et interglaciaires ; seule leur répartition latitudinale et altitudinale peuvent varier.

Intéressons nous maintenant à la répartition d'autres espèces plus « parlantes » en termes de conditions climatiques.

2.3 - LA PREMIERE PARTIE DU WÜRM FINAL

En Europe-nord

L'ombre (*Thymallus thymallus*) et la lote de rivière (*Lota lota*) sont localisés sur le haut Danube (Torke, 1978) et le Rhin (fig. 1). L'ombre se reproduit au début du printemps à 10 °C environ. La lote de rivière, très adaptée au froid, se reproduit en hiver à 5-10 °C.

Le brochet (*Esox lucius*), poisson bien adapté au froid mais craignant le courant et lui préférant les eaux calmes, est présent dans des rivières du Sud-Ouest de la France (Le Gall, 1999 b). Il se reproduit au début du printemps dans des eaux de 7 à 10 °C.

L'anguille (*Anguilla anguilla*), migrateur génésique catadrome, est présente sur les bassins fluviaux de l'Adour, de la Garonne (incluant la Dordogne et le Lot) et dans la zone Cantabrique au Castillo notamment (Le Gall, 1999 b).

En Europe-sud

En Espagne sur le bassin méditerranéen, à l'Arbreda (Serinya, Catalogne), outre le « fonds commun », existent des cyprinidés thermophiles d'eaux calmes (Munoz &

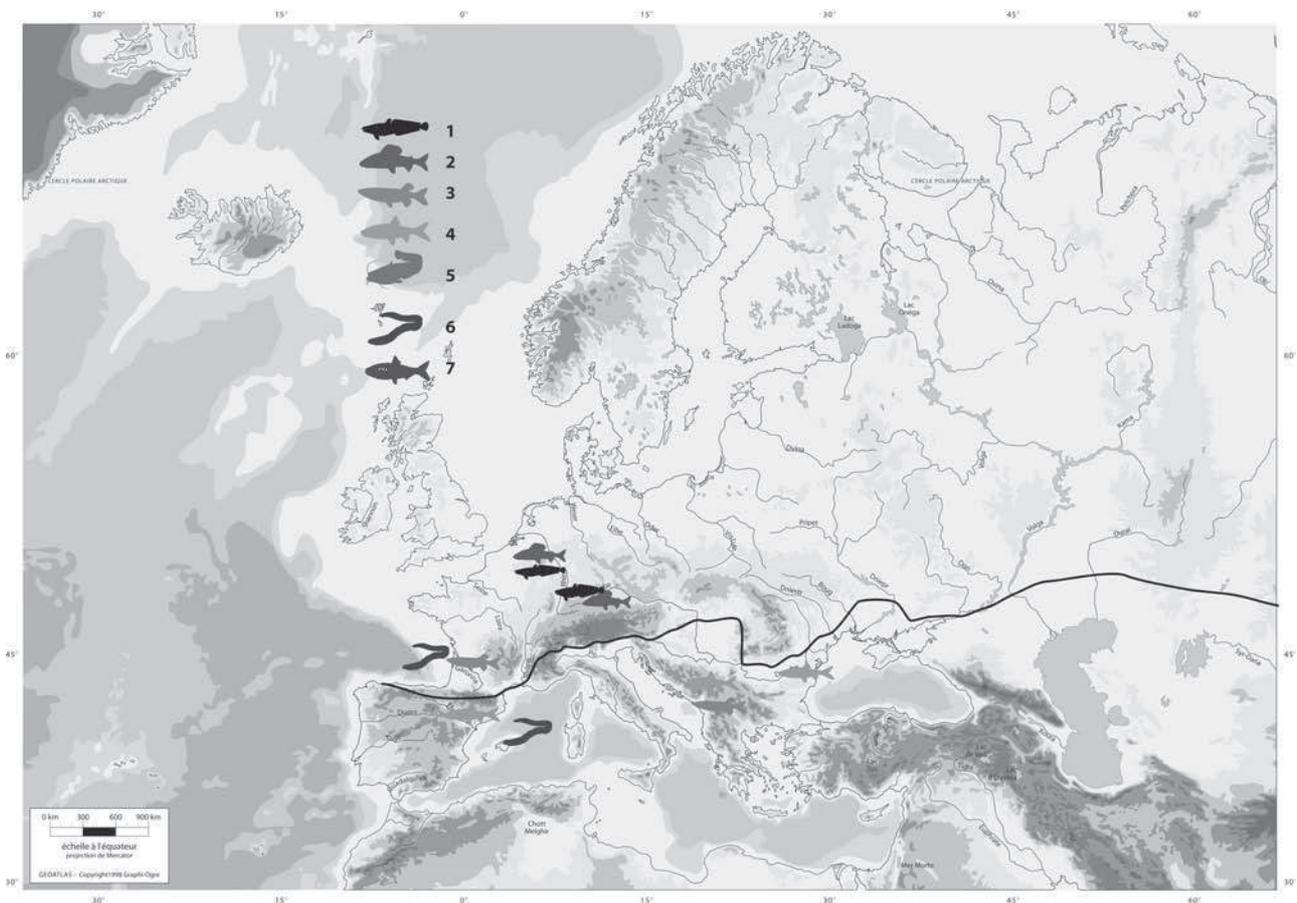


Fig. 1 : Première partie du Würm final - Phase «anaglaciale».

1, *Lota lota* - 2, *Thymallus thymallus* - 3, *Esox lucius* - 4, Cyprinidés thermophiles - 5, *Silurus glanis* - 6, *Anguilla anguilla* - 7, *Alosa* sp.

Fig. 1: First part of the final Würm - "anaglaciale" phase.

Casadevall, 1997). Le barbeau (*Barbus* sp.) qui supporte un courant assez marqué, se reproduit en été dans des eaux supérieures à 13,5 °C (Bruslé & Quignard, 2001). Le gardon (*Rutilus* sp.) qui craint le courant, se reproduit au début du printemps à une température de 15 °C minimum (Spillmann, 1961), certaines populations scandinaves se contentant de 6-12 °C (Bruslé & Quignard, *op. cit.*). L'anguille est aussi présente, à l'Arbreda par exemple (Munoz & Casadevall, *op. cit.*).

En Croatie à Sandalja sur le bassin versant méditerranéen *sensu lato* (Paunovic, 2003), dans un niveau Gravettien daté de 21 000 BP, sont signalés outre du brochet, de la perche (*Perca fluviatilis*) à reproduction printanière à 13-14 °C. Sont aussi présents le barbeau, une brème (*Abramis* sp.) qui se reproduit à la fin du printemps à 12-16 °C, et du rotengle (*Scardinius* sp.) qui fraie du printemps au début d'été à des températures de 18-27 °C. Cet ensemble est caractéristique d'eaux chaudes et calmes.

En Bulgarie, sur le cours inférieur du Danube (bassin versant mer Noire), l'ichtyofaune du Gravettien (20 000 BP) de Temnata avait déjà fait l'objet d'une publication (Le Gall, 1992). La reprise de ce matériel a permis de montrer qu'outre le « fonds commun », on trouve du huchon (*Hucho hucho*), imposant salmonidé du Danube (et d'Asie, Taïmen de Mongolie), qui fraie au début du printemps à 8-10 °C et un cyprinidé « froid », le hotu (*Chondrostoma* sp.) qui se reproduit en début de printemps à 8-11 °C. Les cyprinidés du « pôle chaud » sont le barbeau et des espèces de gardon, de brème et de rotengle.

Ainsi, l'Europe est bien scindée en deux : une partie nord aux ichtyofaunes caractéristiques d'un « pôle froid » influencées par la glaciation. Elles se comportent comme si elles subissaient une augmentation progressive du froid, sans rendre compte des oscillations internes à celle-ci. Cette « linéarité » peut s'expliquer par une documentation moins riche que pour les périodes suivantes mais aussi par un temps de réponse un peu plus long que celui caractérisant d'autres organismes. Les ichtyofaunes continentales de l'Europe-nord se comportent comme lors d'une phase que je qualifierai improprement d'anaglaciale. Dans l'Europe-sud « pôle froid » et « pôle chaud » coexistent sur un même réseau fluvial, leurs répartitions respectives se faisant en fonction de l'altitude et obéissant aux biozonations de Huet. La frontière entre ces entités est constituée par les Cantabres, les Pyrénées, les Alpes du Sud, les Carpates sud, la mer Noire et se continue en direction de l'est par le Caucase et la mer Caspienne.

2.4 - LE MAXIMUM GLACIAIRE

Aux alentours de 18 000 BP, cet épisode se caractérise par un froid intense et les gisements solutréens sont contingentés au Sud (fig. 2). En France, ils se regroupent dans le Sud-Ouest.

Europe-nord

Nous y retrouvons les espèces du « fonds commun ». La grande différence, c'est la disparition de l'anguille

dans les bassins hydrographiques atlantiques où elle existait auparavant (Adour, Garonne). Elle est également absente de la côte cantabrique à la Riera notamment (Le Gall, 1999 b).

Europe-sud

Dans la péninsule Ibérique, à l'Arbreda, il existe trois niveaux solutréens (de 17 700 à 16 000 BP). À la base se trouvent encore des ossements de barbeau et de gardon. C'est dans le niveau supérieur (Solutrén à pointes à épaulement) qu'ils disparaissent (conséquences de la glaciation?). L'anguille reste présente durant tout le Solutrén (Munoz & Casadevall, *op. cit.*), elle demeure donc en Méditerranée durant le maximum glaciaire.

2.5 - LA DEUXIÈME PARTIE DU WÜRME FINAL

Avec le développement des cultures magdaléniennes (Badegoulien et Magdalénien inférieur aux conditions encore sévères, Magdalénien moyen et supérieur au réchauffement progressif et Magdalénien supérieur-final au réchauffement très brusque), nous avons affaire à des périodes bien documentées par de très nombreux sites (fig. 3).

Europe-nord

Cette évolution climatique va nous conduire à faire quelques constats « a priori » incompatibles :

– premier constat : l'ombre espèce du « pôle froid », a profité du maximum glaciaire pour agrandir son territoire. Celui-ci, en plus des vallées du Danube et du Rhin, inclut maintenant le bassin Loire-Allier, le Rhône ainsi que de petits cours d'eau des Pyrénées orientales et de la Montagne Noire. L'ombre existait dans le Danube mais aussi dans le Rhin, ce qui revient à dire qu'il existait dans toutes les rivières et fleuves formant le « Fleuve Manche » c'est-à-dire le Rhin, la Tamise, la Seine... (Lericolais *et al.*, 2003). Comment est-il arrivé dans le Rhône ? ou comme c'est vraisemblable y existait-il déjà sur les parties amont par des captures inter Danube, Rhin, Doubs, Rhône au Pliocène inférieur (Bruslé & Quignard, 2004, p. 155) ? Quand est-il parvenu sur l'axe Loire-Allier ? Au Villafranchien lorsque la Loire et la Seine ont été en contact à de nombreuses reprises comme l'indiquent les cortèges de minéraux lourds (Pomerol, 1973) ? En tout cas, cette « invasion » jusqu'à des zones de basses altitudes est une conséquence du Pléniglaciaire. L'ombre a profité de la mise en relation de cours d'eau sur un plateau continental très dégagé pour envahir des rivières notamment de la rive droite du delta du Rhône (Tesson *et al.*, 2005) comme l'Aude pour Belvis et l'Agly pour l'Œil (Le Gall, 1999 a et b ; Sacchi *et al.*, 1995). Notons au passage que l'ombre est absent dans la Charente et les rivières du Sud-Ouest (Le Gall, 1999 b, 2008).

Cette présence de l'ombre à l'embouchure de cours d'eau indique que ces derniers ont été fortement modelés au cours du maximum glaciaire. Ils devaient être d'une compétence certaine (la « zone à ombre » est située juste en aval de la « zone à truite »). De telles caractéristiques étaient donc loin de convenir aux cyprinidés d'eaux



Fig. 2: Maximum glaciaire.

1, *Lota lota* - 2, *Thymallus thymallus* - 3, *Esox lucius* - 4, Cyprinidés thermophiles - 5, *Silurus glanis* - 6, *Anguilla anguilla* - 7, *Alosa* sp.
Fig. 2: Last Glacial Maximum.

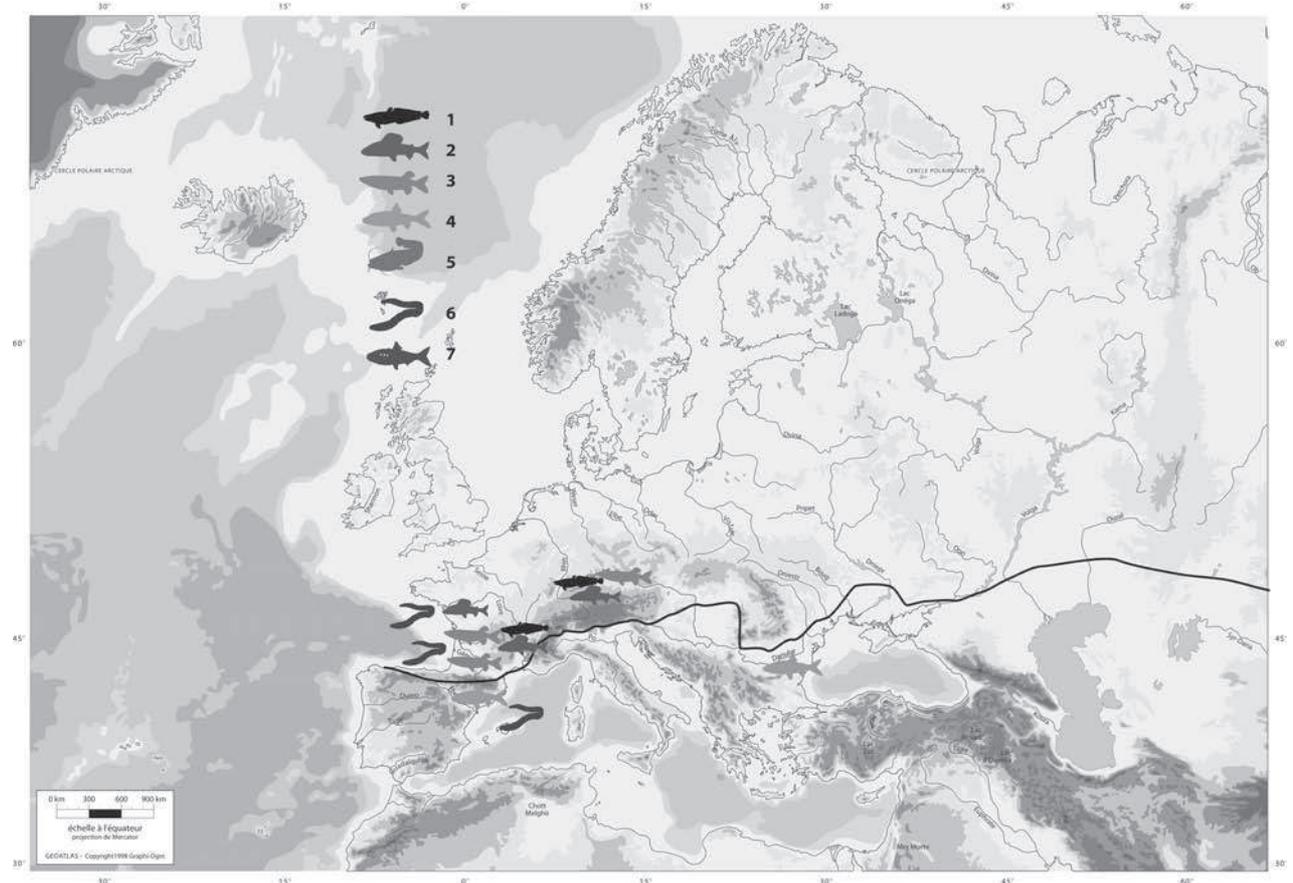


Fig. 3: Deuxième partie du Würm final - Phase «cataglaciale».

1, *Lota lota* - 2, *Thymallus thymallus* - 3, *Esox lucius* - 4, Cyprinidés thermophiles - 5, *Silurus glanis* - 6, *Anguilla anguilla* - 7, *Alosa* sp.
Fig. 3: Second part of the final Würm - "cataglaciale" phase.

calmes. Cela est aussi prouvé par la composition isotopique (C13-N15) d'ossements humains magdaléniens découverts dans des sites de basse altitude en Gironde (Drucker *et al.*, 2005). Les analyses démontrent qu'un individu de l'abri Faustin avait un bilan protéique où les cyprinidés d'eau douce entraient pour 40 à 80 %. Or ces poissons étaient des *Leuciscus*, cyprinidés d'eau vive que l'on trouve aujourd'hui dans les zones à truite, à ombre et à barbeau, c'est-à-dire à des altitudes hautes à moyennes.

– deuxième constat: il concerne la répartition du brochet, poisson n'aimant guère les eaux turbulentes. Son extension dans le grand Sud-Ouest est probablement liée à l'apparition de conditions cataglaciales (diminution progressive de la compétence des rivières dans leurs basses vallées) au cours des Magdaléniens moyen et supérieur. De manière synchrone, le brochet fait également une arrivée très remarquable dans les gisements du Jura Souabe (Torke, 1978).

L'anguille mérite une mention spéciale. L'extension progressive de son aire de répartition au nord est notable. Absente pendant le Badegoulien et le Magdalénien ancien (conséquence du pléni-glaciaire), elle est identifiée au Magdalénien moyen dans une rivière du bassin versant méditerranéen, l'Hérault au Bois des Brousses, Aniane (Duché, 1986) et dans celui de la Garonne aux Peyrugues (Le Gall, 1999b, 2005, 2006). Au Magdalénien supérieur et final sa présence est affirmée dans les Pyrénées dans le bassin de la Garonne

à Troubat (Le Gall, 1999b) et dans celui de l'Adour à Arancou (Le Gall & Martin, 1996; Le Gall, 1999b, 2000a) toujours dans le bassin de la Garonne mais en Dordogne à Pont d'Ambon (Le Gall, 1984; Le Gall & Pannoux, 1994) et dans le bassin de la Loire à Bois Ragot dans la Vienne (Le Gall, 1999b; Cravinho & Desse-Berset, 2005).

Europe-sud

Pas de changement notable par rapport à la période précédente.

2.6 - L'EPIPALÉOLITHIQUE

Cette période (cultures Aziliennes et assimilées) marque un tournant décisif; jusqu'à présent les cyprinidés thermophiles étaient confinés à l'Europe-sud où les glaciations les avaient assez peu perturbés (fig. 4).

Europe-nord

Les cyprinidés thermophiles d'eaux lentes commencent à apparaître. Ainsi sur le bassin versant atlantique (Lot) à Pégourié dans le niveau 5 (les niveaux 7 à 4 ont été datés de 12 000-11 000 BP) ont été découverts des vestiges (Le Gall, 1995, 1999b) de poissons du « fonds commun » accompagnés d'os de barbeau (*Barbus* sp. cf. *barbus*) et d'aloise (*Alosa* sp. cf. *alosa*). Ce barbeau est la première manifestation du retour des cyprinidés thermo-



Fig. 4 : Tardiglaciaire - Début du retour des ichtyofaunes « chaudes » en Europe-nord.

1, *Lota lota* - 2, *Thymallus thymallus* - 3, *Esox lucius* - 4, Cyprinidés thermophiles - 5, *Silurus glanis* - 6, *Anguilla anguilla* - 7, *Alosa* sp.
Fig. 4: Tardi-glacial phase - Beginning of the warm ichthyofaunas return in Northern Europe.

philes en France en particulier et en Europe-nord en général. Il constitue un élément de réflexion intéressant car il indique des eaux qui atteignent au moins des températures de 14 °C. Nous reviendrons sur la signification de l'aloise qui est un migrateur génésique anadrome. Vivant sur le plateau continental, elle a des possibilités de reconquête des milieux beaucoup plus étendues que les cyprinidés thermophiles sténohalins. La reproduction se fait en mai-juin-juillet (comme le barbeau) dans des eaux à 18-20 °C.

Toujours en Europe-nord, dans le Jura souabe le long du haut Danube, Torke (1978) a déterminé du barbeau et du hotu à la grotte du Bùrghöle.

Europe-sud

En Roumanie, sur la partie inférieure du Danube, les ichtyofaunes épipaléolithiques (Cârciumaru *et al.*, 2007) de la grotte Holitor de Baile Herculane (ombre, aspe *Aspius rapax* et carpe *Cyprinus* sp. Cf. *carpio* et de l'abri sous roche de Cuina Turculiu situé en bordure du Danube (chevaine, brème, carpe, brochet, sandre *Sander lucioperca*, perche, silure glane, sterlet *Acipenser ruthenus* et l'esturgeon russe *Acipenser güldenstädti* qui est un migrateur génésique anadrome).

D'autres données proviennent du bassin versant méditerranéen :

– dans la péninsule Ibérique, à la grotte de l'Arbreda, les niveaux tardiglaciaires livrent du gardon et du barbeau.

– en Italie, le gisement de Ripamo Dalmeri (Trente), a fourni des vestiges de barbeau aux environs de 11 200 BP (Albertini & Tagliacozzo, 2004).

– en Croatie, le site de Sandalja (Istrie) recelait (Paunovic, 2003) dans un niveau Epigravettien final (niveau b sup., 10 500 BP) des os de carpe.

2.7 - L'HOLOCÈNE (PRÉ-BORÉAL, BORÉAL, ATLANTIQUE)

Europe-nord

C'est au nord de celle-ci (Danemark, Norvège...) que les changements sont les plus importants avec l'afflux de cyprinidés thermophiles d'eaux calmes sur des territoires se trouvant aujourd'hui autour de la mer Baltique (fig. 5).

À Skateholm, dans le Sud de la Suède, de nombreux ossements de cyprinidés thermophiles dont le gardon, la brème, la brème bordelière (*Blicca björkna*), le rotengle et la tanche (*Tinca tinca*) ont été identifiés. Le brochet et l'anguille complètent le tableau de ces pêches continentales entre 7 000 et 6 000 BP (Jonsson, 1986)

Au Danemark, deux sites continentaux, l'un de la période de Kongemöse, Akönge (3900-3700 BC, data-

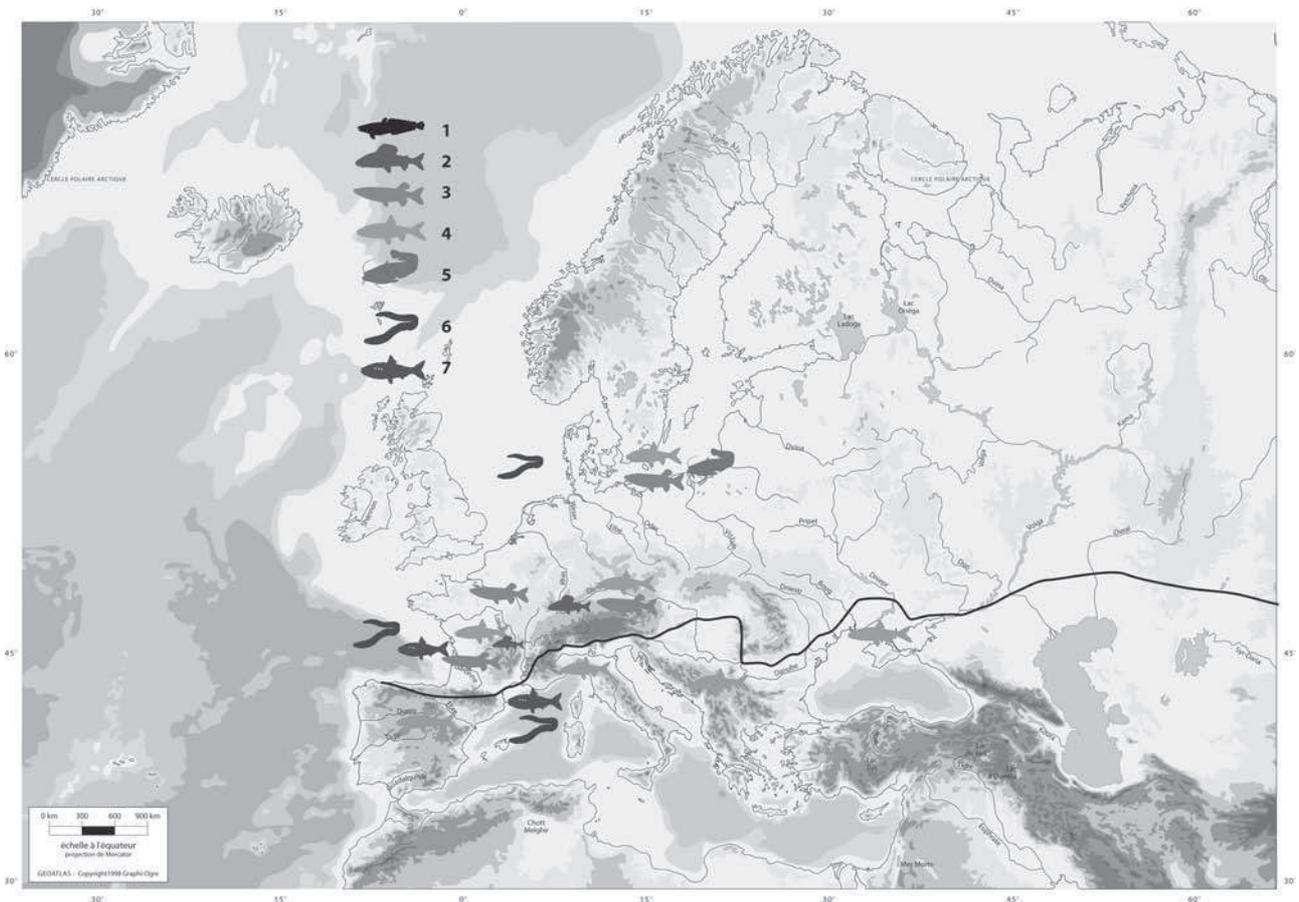


Fig. 5 : Holocène- Retour massif des ichtyofaunes « chaudes » en Europe-nord.

1, *Lota lota* - 2, *Thymallus thymallus* - 3, *Esox lucius* - 4, Cyprinidés thermophiles - 5, *Silurus glanis* - 6, *Anguilla anguilla* - 7, *Alosa* sp.

Fig. 5: Holocene - Massive warm ichthyofaunas return in Northern Europe.

tions un peu récentes?), l'autre de la fin de la période d'Erteballe, Kingkloster (4400-4100 BC) ont livré douze espèces d'eau douce. Outre le brochet et la perche, sont signalés de très nombreux cyprinidés thermophiles, du gardon, de la brème, de la brème bordelière, du carassin (*Carassius* sp.), du rotengle et de la tanche (Enghoff, 1994) et notons également la présence du silure glane (*Silurus glanis*). Cet assemblage d'espèces implique des eaux atteignant au minimum 22 °C à la fin du printemps et au début de l'été. Des migrateurs sont aussi présents, du genre *Salmo* bien sûr mais aussi l'anguille qui achève ainsi sa conquête en direction du Nord.

Sur la totalité de l'Europe-nord nous remarquons aussi que les poissons cryophiles ont maintenant tendance à se tenir dans les parties amont des cours d'eau où la température leur convient plus. Ainsi, l'ombre de rivière que l'on trouvait au Magdalénien dans des régions de faible altitude, voire côtières, est maintenant relégué aux parties amont des cours d'eau (haute vallée de la Saône, haute vallée du Danube). C'est d'ailleurs dans ces régions de moyenne altitude qu'on le rencontre aujourd'hui.

Le brochet est maintenant omniprésent, témoignant d'un changement radical dans la dynamique des cours d'eau, même les plus septentrionaux.

En ce qui concerne les migrateurs, nous avons eu l'occasion de noter que l'anguille étendait son aire de répartition pendant l'Épipaléolithique. Dès l'Holocène, cette progression va s'affirmer. Malheureusement par manque de données, nous ne pouvons la suivre de manière détaillée. Au cours du Pré-Boréal, les anguilles semblent toujours localisées au Sud de la France, à l'Atlantique on les retrouve jusqu'en Scandinavie. Que se passe-t-il entre temps? L'alose que nous avons rencontrée à Pégourie (Lot) au cours du Tardiglaciaire est maintenant signalée dans la vallée du Rhône dans le gisement de Sous Balme (Le Gall, 1999b).

Europe-sud

Pas de changement notable par rapport à la période précédente.

3 - RÉSULTATS ET COMMENTAIRES

3.1 - LES ESPÈCES STÉNOHALINES

Si nous nous en tenons aux espèces les plus fréquemment rencontrées, quelques remarques s'imposent d'ores et déjà.

Même lors des pires conditions glaciaires, les températures à même de satisfaire la reproduction des poissons nous indiquent que :

- en Europe-nord en fin de bonne saison / début de mauvaise saison, les eaux continentales étaient à 5/10 °C (truite et lote où elle existe). En début de bonne saison, elles grimpaient à 7/10°C (brochet et ombre où ils existent) pour culminer à 13 °C au tout début de la bonne saison (*Leuciscus* sp.).

- en Europe-sud, si dans les zones d'altitude les eaux satisfont à la reproduction de la truite (5/10°C en début de mauvaise saison), elles sont nettement plus chaudes dans les basses altitudes ; 15 °C en début de bonne saison (gardon) et montent à une température supérieure à 13,5 °C en bonne saison (barbeau).

- dans la basse vallée du Danube, les conditions thermiques sont encore plus optimales avec des eaux qui atteignent une température de 18/27 °C au début de l'été (rotengle).

Ces évaluations ne sont toutefois pas à considérer comme des valeurs absolues, de nombreux poissons, lorsque les autres facteurs leur sont favorables, sont capables de s'accommoder de conditions légèrement différentes : en Scandinavie, à l'heure actuelle, les gardons frayent dans des eaux à 6/12°C (Bruslé & Quignard, 2001). La période de maturation des œufs fécondés est tout simplement un peu plus longue.

En fait, la température n'est pas le seul facteur intervenant dans la distribution des poissons. Le régime général des cours d'eaux, en particulier la force du courant constitue un paramètre très important. Globalement les poissons de l'Europe-nord sont plus familiers des eaux à courant marqué, ceux de l'Europe-sud à des eaux plus calmes et ceux de la basse vallée du Danube à des eaux très calmes. La compétence des cours d'eaux est directement à mettre en relation avec leur pente qui varie en fonction des événements glaciaires.

3.2 - LES VRAIS MARQUEURS PALÉOCLIMATIQUES, LES MIGRATEURS

L'anguille

L'anguille, migrateur amphihalal génésique catadrome, naît dans la mer des Sargasses. Sous formes larvaires (leptocéphales), elles se laissent porter jusqu'à nos côtes. Leur voyage transatlantique est assuré par le Gulf Stream et la dérive Nord-Atlantique qui se répartissant en plusieurs branches déterminent trois populations ; une septentrionale pour l'Islande et la Norvège, une centrale pour les îles Britanniques et les côtes françaises atlantiques et une méridionale pour le Portugal, le Maroc et le détroit de Gibraltar (Bruslé & Quignard, 2001, p. 399). Les leptocéphales se transforment en civelles à l'entrée des fleuves, en tout début de leur migration anadrome (montée). Au cours de celle-ci, les civelles se transforment en anguillettes puis en anguilles jaunes. Les remontées en eaux douces (octobre à avril) ainsi que les nombreuses transformations simultanées que subissent les civelles sont conditionnées par de très nombreux facteurs (Bruslé & Quignard, 2001, p. 404-405). Le facteur clé étant tout de même la température : si elles recherchent des eaux fraîches, les civelles respectent des « seuils » (7-9 °C en Europe du nord, 11-22 °C pour l'Arno).

L'alose

Le genre est aujourd'hui représenté en Europe par deux espèces, la grande alose (*Alosa alosa*) et l'alose finte (*Alosa fallax*). Ces poissons, aux origines anciennes

(Le Gall, 1994, 2000b), sont des migrateurs amphihalins se livrant à des migrations anadromes pour se reproduire, à l'instar du saumon. Cette migration génésique (Bruslé & Quignard 2001) peut être de grande amplitude (jusqu'à 700 km) et s'effectue de mars à juin-juillet. Elle est conditionnée par un seuil thermique : 10-11 degrés à l'extrême nord de leur répartition géographique (Islande pour *Alosa alosa*), 15-16 degrés en Garonne. La migration concerne des poissons de 30 à 60 cm de long. La ponte (mai à juillet) nécessite des eaux d'une température de 18 à 20 °C. Les jeunes (aloses) rejoignent les eaux salées dès l'automne. J'ai (Le Gall, 2000b) attiré l'attention sur le caractère interglaciaire de ces poissons dans la zone Europe-nord. L'aloise est présente en France dans quelques gisements. À Coudoulous (Lot), elle existe dans la partie inférieure de l'ensemble stratigraphique 7 où elle témoigne, avec l'éléphant, des conditions climatiques qui prévalaient lors de l'interglaciaire Mindel-Riss. Pour le Riss-Würm, il n'y a actuellement aucune donnée. Il faut attendre le Tardiglaciaire (niveau 5 de Pégourié, 12 000-11 000 BP) pour retrouver de l'aloise, qui confirme sa présence à l'Holocène.

3.3 - COMMENT LES CYPRINIDÉS THERMOPHILES SONT-ILS REVENUS ?

C'est une question importante à laquelle il nous faut maintenant tenter de répondre et la richesse spécifique de l'inventaire de la région scandinave dès le début de l'Holocène, notamment pour les cyprinidés thermophiles fournit quelques indices. Le retour (leurs ancêtres étaient présents au Tertiaire) de ces poissons sur l'ensemble de l'Europe-nord ne se serait-il point effectué par le Nord ?

L'hypothèse du retour par le Nord

Il est admis (Bruslé & Quignard, 2001) que des cyprinidés thermophiles ont échappé aux conséquences des glaciations en survivant dans le « refuge » constitué par le Danube. De là, ils auraient à plusieurs reprises lors d'interglaciaires, reconquis l'Europe occidentale. En fonction de ce que nous avons vu précédemment et qui se vérifie pour l'ensemble des glaciations du Pléistocène, cette version ne semble pas tout à fait exacte. Il apparaît que la disparition des espèces « chaudes » se soit réalisée dès les premières glaciations et que le retour de celles-ci soit très tardif (Postglaciaire) car c'est seulement à ce moment que toutes les conditions ont été réunies. Au vu de cette origine danubienne des poissons thermophiles, il a été envisagé que leur propagation se serait faite à partir de « captures » inter-bassins. Celles-ci ont existé (Pliocène), mais seules les espèces de tête de bassin (zones à truite, à ombre) ont pu être concernées.

En fait, la mer Noire et les cours inférieurs des fleuves qui s'y jettent (dont le Danube) ont bien servi de « zone refuge » pendant les glaciations comme en témoignent l'ichtyofaune gravettienne de Temnata (Bulgarie) et les ichtyofaunes épipaléolithiques de la grotte Holitor de Baile Herculane et de l'abri-sous-roche de Cuina Turculiu situé en bordure du Danube en Roumanie. En outre, la mer Noire (peu salée actuellement) l'était très

certainement beaucoup moins pendant les glaciaires. Lors du dernier pléniglaciaire, le niveau de cette mer était situé à environ 200 m sous l'actuel (Kislov & Toropov, 2007) elle n'était donc pas en contact avec la Méditerranée (elle-même 150 m plus basse que son niveau actuel) car le Bosphore était exondé. Grâce aux nombreux fleuves qui l'alimentent elle devait être composée d'eau douce. Suivant cette théorie ce n'est plus le seul Danube qui a servi de refuge aux espèces thermophiles mais l'ensemble composé par la mer Noire et le parcours aval des fleuves qui l'alimentent. Ainsi le cheminement des cyprinidés thermophiles en direction des régions scandinaves se trouve considérablement simplifié. Il leur a suffi, à la faveur d'un réchauffement (Bölling ou Alleröd), de remonter le cours du Dniepr et de ses affluents pour arriver dans une région marécageuse, celle de Toupik (au nord de Minsk, Biélorussie) par exemple. De là il leur sera facile, à l'occasion d'un épisode humide, de rejoindre la vallée de la Dvina à partir de laquelle ils pourront envahir tous les cours d'eau se jetant dans les actuelles mer Baltique, mer du Nord et Manche. Bien que les cyprinidés thermophiles fassent preuve d'une certaine souplesse vis-à-vis des milieux salés (certaines espèces vivent encore en mer Baltique) cette progression a pu être favorisée par les phases eau douce (fleuve pour la Manche, lac glaciaire et lac à Ancylus pour la Baltique) qui se sont succédé pendant les transgressions-régressions marines caractérisant l'histoire géologique postglaciaire de ces régions. De plus une remise en eau des vallées de fronts glaciaires (urstromtals ou pradolinas) de la plaine germano-polonaise (*in* Riser, 1999) a pu faciliter les choses.

4 - CONCLUSION

La composition spécifique des populations de poissons d'eau douce pléistocènes, leur répartition et son évolution nous montrent qu'il existe deux Europes séparées par une « frontière » matérialisée par les Cantabres, les Pyrénées, les Alpes du Sud, les Carpates, la mer Noire, le Caucase et la mer Caspienne.

Au sud de cette limite, l'influence glaciaire est plus que modeste ; les ichtyofaunes continentales que l'on y rencontre semblent bien être les descendantes de celles de la fin du Tertiaire ayant évolué sur place parfois en se spécialisant, créant ainsi de nouvelles espèces. Toujours dans cette Europe-sud, les poissons porteurs du message « froid » sont de facto réfugiés dans les zones d'altitude. Néanmoins, les espèces des pôles « froid » et « chaud » coexistent sur un bassin versant et peuvent alterner, marquant ainsi d'éventuelles variations (températures, courants). Toutes les conditions seraient donc réunies pour une étude paléoclimatique « fine » à partir des ichtyofaunes continentales, malheureusement l'Europe-sud est relativement à l'abri des variations climatiques d'ampleur et assez stable durant le Pléistocène. Au nord de cette « frontière », la situation est totalement différente, les poissons des eaux

douces ayant subi les conséquences des glaciations. Ces dernières se sont essentiellement exprimées à travers deux facteurs :

– la température est naturellement un de ceux-ci. Les conséquences des chutes des températures, en particulier celles caractérisant les eaux continentales, ont fortement contribué à la disparition, par non-reproduction, des espèces thermophiles. Le barbeau (*Barbus barbus*) qui est le premier thermophile à réapparaître nous fournit quelques indications relatives à la température des rivières pendant les glaciations : si nous tenons compte des conditions propres à la reproduction de ce poisson, les eaux devaient être à une température inférieure de 14-15 °C à l'actuelle.

– la compétence des cours d'eau constitue le second facteur. La plupart des cyprinidés thermophiles (à l'exception du barbeau) sont caractérisés par une forme et un volume corporel qui ne leur permet pas d'affronter un courant moyen, ils sont ainsi dévolus aux eaux calmes. De plus ces poissons sont phytophiles (ils frayent sur des supports végétaux), or la présence de plantes rivulaires est assez peu compatible avec un courant quelque peu marqué. En période glaciaire, pendant la phase cataglaciale et, dans une certaine mesure, pendant la phase anaglaciale, la pente des rivières est fortement accentuée, leur compétence et donc leur courant le sont d'autant.

En Europe-nord, c'est la conjugaison de ces deux facteurs qui a conduit à la disparition des espèces thermophiles d'eaux calmes. C'est vraisemblablement lors de la première glaciation qu'elle a été effective. Durant le Pléistocène, ces espèces ne réapparaissent dans aucun assemblage fossile de l'Europe-nord. Il semble bien que les conditions favorables (réchauffement, forte humidité permettant le passage d'un bassin à l'autre) à leur retour à partir de « zones refuges » (la mer Noire par exemple) n'aient été réalisées qu'à partir du Tardiglaciaire. Cette absence du pôle chaud pendant tout le Pléistocène empêchant tout enregistrement d'amélioration, l'utilisation des ichtyofaunes continentales ne permet pas l'analyse des variations climatiques. Tout au plus nous fourniront-elles quelques renseignements ponctuels relatifs aux températures et à la compétence des rivières. Elles peuvent également révéler l'existence d'isolats potentiels au sein d'une espèce. Ce pourrait être le cas du brochet qui s'est maintenu, envers et contre tout durant tout le Pléistocène, dans le Sud-Ouest de la France. Seules des études génétiques (et paléogénétiques) seraient à même de trancher.

Il en est autrement avec les migrateurs : pendant le Pléistocène, particulièrement en Europe-nord, l'aloise est le seul témoin des phases interglaciaires. Durant la seconde partie du dernier glaciaire, le Tardiglaciaire et l'Holocène, la remontée de l'anguille vers le nord de l'Europe témoigne vraisemblablement d'un réchauffement progressif agissant sur les eaux océaniques (Kettle et al., 2008) complétant la mise en place du Gulf Stream et, successivement des trois branches de la dérive Nord-Atlantique (méridionale, centrale puis septentrionale).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALBERTINI D., & TAGLIACOZZO A., 2004** - Fresh water fishing in Italy during the Late Glacial period: the example of Ripamò Dalmeri (Trento). In J.-Ph. Brugal & J. Desse (dir.), *Petits animaux et sociétés humaines, du complément alimentaire aux ressources utilitaires*. XXIV^e Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes, Editions APDCA, Antibes, 131-136.
- ALMACA C., 1976** - La spéciation chez les Cyprinidae de la péninsule Ibérique. *Revue des Travaux de l'Institut scientifiques des Pêches maritimes*, **40** (3 et 4), 399-411.
- BALLANTYNE A.P., RYBCZYNSKI N., BAKER P.A., HARRINGTON C.R., & WHITE D., 2006** - Pliocène Arctic temperature constraints from the growth rings and isotopic composition of fossil larch. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **242**, (3-4), 188-200.
- BANARESCU P., 1973** - Origin and affinities of the freshwater fish fauna of Europe. *Ichthyologia*, **5** (1), 1-8.
- BRUSLÉ J., & QUIGNARD J.-P., 2001** - *Biologie des poissons d'eau douce européens*. Collection Aquaculture-Pisciculture dirigée par J. Arrignon, Editions Tec et Doc, Londres-Paris-New York, 623 p.
- BRUSLÉ J., & QUIGNARD J.-P., 2004** - *Les poissons et leur environnement. Ecophysiologie et comportements adaptatifs*. Editions Tec et Doc, Lavoisier, Londres-Paris-New York, 1522 p.
- CĂRCIUMARU M., ANGHELINU M., NITU E.C., COSAC M., & MURATOREANU G., 2007** - *GEO-ARCHEOLOGIE du Paléolithique moyen, Paléolithique supérieur, Epipaléolithique et Mésolithique en Roumanie*. Editura Cetatea de Scaun, Romania, 187 p.
- CRAVINHO S., & DESSE-BERSET N., 2005** - Les poissons de Bois Ragot (Goux, Vienne). In La Grotte du bois Ragot à Goux, Vienne. Magdaléniens et Aziliens - Essais sur les Hommes et leur environnement. *Mémoire XXXVIII de la Société Préhistorique Française*, 355-371.
- DRUCKER D.G., HENRY-GAMBIER D., & LENOIR M., 2005** - Alimentation humaine au cours du Magdalénien en Gironde d'après les teneurs en isotopes stables (13C, 15N) du collagène. *Paléo*, **17**, 57-72.
- DUCHÉ G., 1986** - Première approche de la faune ichtyologique du niveau 2b du Bois des Brousses. Aniane, Hérault. *Etudes Quaternaires Languedociennes*, **5**, 13-19.
- DUBAR M., 2002** - Les terrasses fluviatiles des régions paléoarctiques. In J.C. Miskowsky (ed.), *Géologie de la Préhistoire*, 153-165.
- DURAND D., 1999** - *La phylogéographie du cheveine, Leuciscus cephalus : validation d'hypothèses biogéographiques sur les cyprinidés en Europe*. Thèse de Doctorat en Analyse et Modélisation des systèmes Biologiques, Université Claude Bernard, Lyon 1, 211 p.
- ENGHOFF I.B., 1995** - Freshwater fishing from a sea-coast settlement. The Ertebølle locus classicus revisited. *Journal of Danish Archaeology*, **5**, 62-76.
- ENGHOFF I.B., 1994** - Fishing in Denmark during the Ertebølle period. *International Journal of Osteoarchaeology*, **4**, 65-96.
- HUET M., 1954** - Biologie, profils en long et en travers des eaux courantes. *Bulletin Français de la Pisciculture*, **175**, 41-53.
- JONSSON L., 1986** - Fish bones in late Mesolithic human graves at Skateholm, Scania, South Sweden. *BAR S 294 «Fish and Archaeology»*, British Archaeological Reports, Oxford, 62-69.
- KETTLE J., HEINRICH D., BARRET J.H., BENECKE N., & LOCKER A., 2008** - Past-distributions of the European freshwater eel from archaeological and palaeontological evidence. *Quaternary Science Reviews*, **27**, 1309-1334.
- KISLOV A., & TOPOROV P., 2007** - East European river runoff and Black sea and Caspian Sea level changes as simulated within the Paleo-climate modeling intercomparison project. *Quaternary International*, **167-168**, 40-48.
- LE GALL O., 1984** - *L'ichtyofaune d'eau douce dans les sites préhistoriques. Ostéologie- Paléo-écologie- Palethnologie*. Les Cahiers du Quaternaire n° VIII, Editions du CNRS, 196 p.
- LE GALL O., 1992** - Les poissons des niveaux gravettiens de Temnata. In *Temnata cave I, 1*. Jagellonian University Press, Krakow, 137-140.
- LE GALL O., 1994** - Quelques remarques sur l'adaptation à court et à long termes chez les poissons d'eau douce du Sud de la France. In W. Van Neer (ed.), *Fish Exploitation in the Past*. Proceedings of the 7th meeting of the ICAZ, Fish Remains Working Group, Annales du Musée Royal de l'Afrique Centrale, Sciences Zoologiques, **274**, 91-98.
- LE GALL O., 1995** - Etude des poissons. In M.R. Séronie-Vivien (ed.), *La grotte de Pégourié, Caniac-du-Causse (Lot)*. Préhistoire Quercinoise, Supplément **2**, 149-154.

- LE GALL O., 1999 a** - Eléments de réflexion sur la pêche dans le bassin méditerranéen nord-occidental pendant le développement des faciès leptolithiques. In D. Sacchi & le patronage de la Commission 8 de l'UISPP. S.P.F. (eds.), *Les faciès leptolithiques du nord-ouest méditerranéen : milieux naturels et culturels*. Actes du xxiv^e Congrès Préhistorique de France, Carcassonne 26-30 septembre 1994, Imprimerie Gabelle, 251 - 265.
- LE GALL O., 1999 b** - *Ichtyophagie et pêches préhistoriques. Quelques données de l'Europe occidentale*. Thèse d'Etat, Université de Bordeaux I, 473 p.
- LE GALL O., 2000 a** - Les poissons, in Chauchat *et al.*, La grotte du Bourrouilla à Arancou (Pyrénées atlantiques). *Gallia-Préhistoire*, **41**, 1999, 129-132.
- LE GALL O., 2000 b** - L'origine et l'histoire des aloses. In J.-L. Baglinière, & P. Elie (coll.), *Les aloses (Alosa alosa et Alosa fallax spp.) Ecobiologie et variabilité des populations*. Editions INRA, Hydrobiologie et aquaculture, 127-136.
- LE GALL O., 2005** - Un contrefort du Massif central du Gravettien à l'Azilien : indices d'occupations humaines et de migrations animales fondés sur les « saisonnalités ». In J. Jaubert & M. Barbaza (dir.), *Territoires, déplacements, mobilité, échanges durant la Préhistoire. Terres et hommes du Sud*. Actes des congrès nationaux des sociétés historiques et scientifiques, **126**, Toulouse, 2001, 265-278.
- LE GALL O., 2006** - Les apports de la squelettochronologie en archéologie préhistorique. Quelques exemples. In C. Bressy, A. Burke, P. Chalard & H. Martin (dir.), *Notions de territoires et de mobilité. Exemples de l'Europe et des premières nations en Amérique du Nord avant le contact européen*. Actes des sessions présentées au x^e congrès annuel de l'Association Européenne des Archéologues, ERAUL, **116**, 40-49.
- LE GALL O., 2008** - Les poissons des eaux douces pléistocènes sont-ils des indicateurs paléoclimatiques ? Une approche élargie à l'Europe. In P. Béarez, S. Grouard & B. Clavel (dir.), *Archéologie du Poisson. Exploitations et impacts, transformations et usages, Paléoenvironnements. 30 ans d'Archéo-ichtyologie au CNRS. Hommage aux travaux de Jean Desse et Nathalie Desse-Berset*. 14th ICAZ Fish Remains Working Group Meeting. xxviii^{es} Rencontres Internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes, Editions APDCA, Antibes 2008, 311-326.
- LE GALL O., & MARTIN H., 1996** - Pêches et chasses aux limites Landes/Pyrénées (Quelques éléments de réflexion fondés sur les saisonnalités). In H. Delporte & J. Clottes (dir.), *Pyrénées Préhistoriques arts et sociétés*. Actes du 118^e congrès national des sociétés historiques et scientifiques, Editions du CTHS, Paris, 1996, 163-172.
- LE GALL O., PANNOUX Ph., 1994** - Les poissons de Pont d'Ambon. *Gallia informations. Préhistoire et Histoire*, CNRS éditions, t. **36**, 113-126.
- LERICOLAIS G., AUFFRET J.-P., & BOURILLET J.-F., 2003** - The Quaternary Channel River; seismic stratigraphy of its palaeo-valleys and deeps. *Journal of Quaternary Science*, **18** (1-4), 245-260.
- MISKOWSKY J.C. (collectif sous la direction de), 2002** - *Géologie de la Préhistoire*. GéoPré Editions, 1520 p.
- MUNOZ M., & CASADEVALL M., 1997** - Fish remains from Arbreda Cave (Serinyà, Girona), northeast Spain, and their palaeoecological significance. *Journal of Quaternary Science*, **12** (2), 111-115.
- PAUNOVIC M., 2003** - Upper pleistocene lower vertebrates from the cave Sandalja (Istria, Croatia): Taphonomy and Paleocology. In M. Patou-Mathis & H. Bocherens (eds.), *Le rôle de l'environnement dans les comportements des chasseurs-cueilleurs préhistoriques*. Actes du xiv^e Congrès UISPP, British Archaeological Reports International, séries **1105**, 143-147.
- POMEROL Ch., 1973** - *Ere Cénozoïque (Tertiaire et Quaternaire). Stratigraphie et Paléogéographie*. Doin Editions, Paris, 269 p.
- RIFFET M., & SCHREIBER A., 1995** - Coarse-grained population structure in central european Sculpin (*Cottus gobio* L.): secondary contact or ongoing genetic drift? *Journal of Zoological Systematic and Evolution Research*, **33**, 173-184.
- RISER J. (collectif sous la direction de), 1999** - *Le Quaternaire*. Dunod, 320 p.
- ROGNON P., & MISKOWSKY J.C., 2002** - Changements climatiques et paléoenvironnements. In J.C. Miskowsky (dir.), *Géologie de la Préhistoire*, 95-104.
- SACCHI D., CRÉGUT-BONNOURE E., HEINZ Ch., LE GALL O., MAUREL M., VERNET J.-L., & VILETTE P., 1995** - Un site du Paléolithique supérieur de moyenne altitude dans les Pyrénées : La Caune de Belvis (France). *Préistoria Alpina*, Musée d'Histoire Naturelle de Trento Ed., **28** (1-2), 1-31.
- SPILLMANN C.J., 1961** - *Poissons d'eau douce. Faune de France N°65*. Fédération Française des Sciences Naturelles, Office Central de Faunistique. Publié avec le concours du CNRS, Editions Paul Lechevallier, Paris, 303 p.
- TESSON M., LABAUNE C., & GENSOUS B., 2005** - Small rivers contribution to the Quaternary evolution of the littoral system: the western gulf of Lion, France. *Marine Geology* **222-223**, 313-334.
- TORKE W., 1978** - *Fischreste als quellen der ökologie und ökonomie in der steinzeit südwest Deutschlands*. Urgeschichtliche Materialhefte, **4**, 228 p.