

Analyse chronologique des données d'occupation de bouquetins (*capra ibex*) dans les grottes des alpes suisses

Michel Blant¹, Walter Imhof², Julien Oppliger³, Jean-Christophe Castel³

Résumé: La présence du bouquetin (*Capra ibex*) dans des grottes des Alpes suisses, situées majoritairement en-dessous de 2000 m d'altitude, a été analysée grâce à un corpus de datations radiocarbone réunissant une trentaine d'échantillons d'ossements récoltés par les spéléologues. Les situations à basse altitude durant l'interstade précédant le dernier maximum glaciaire et au Tardiglaciaire s'expliquent par un climat relativement froid. Durant l'Holocène, différents agrégats se concentrent durant des périodes tempérées. A basse altitude, le bouquetin semble s'être réfugié dans les cavités durant les périodes caniculaires, où devaient persister certaines colonies. Le repli du bouquetin en altitude est sans doute dû à la chasse et à la concurrence avec des animaux d'élevage.

Mots-clés : *Capra ibex*, altitude, ossements, Holocène, comportement

Introduction

Le bouquetin des Alpes (*Capra ibex*) est une espèce endémique de l'Arc alpin (MITCHELL-JONES et al., 1999), dont près de la moitié des effectifs se trouvent en Suisse (MARCHESI & LUGON-MOULIN, 2004). C'est un représentant typique de l'étage alpin, qui possède des exigences particulières relatives au climat (NIEVERGELT, 1965). Bien que capable de supporter les plus grands froids, il recherche les stations sèches et bien ensoleillées, particulièrement en hiver, période durant laquelle il préfère les expositions sud où la neige fond et glisse rapidement. La plupart de ses colonies vivent au-dessus de la limite supérieure des forêts, où il préfère les pentes rocheuses raides et accidentées. Au-dessous de cette limite, on ne le trouve que dans des forêts claires et ensoleillées, comprenant des rochers (HINDENLANG & NIEVERGELT, 1995, NIEVERGELT & ZINGG, 1986, NIEVERGELT, 1965, etc.). Son domaine vital se répartit entre 1800 m et 3200 m d'altitude, avec une brève fréquentation des zones les plus basses en fin d'hiver (mai), lorsque la nouvelle herbe apparaît (COUTURIER, 1962, NIEVERGELT, 1965, PARRINI et al., 2003). Il remonte ensuite rapidement à des hauteurs dépassant 2000 m, qu'il fréquente jusqu'en septembre, voire octobre. Au Parc National Suisse, dans un territoire sans influence humaine, on constate en moyenne une fréquentation des pelouses alpines à 2400 m en été et 2200 m en hiver (ABDERHALDEN, 2005). La limite inférieure du domaine vital correspond à l'augmentation brusque du taux de boisement, qui passe de 10 % au-dessus de 1800 m à 50 % dans les étages inférieurs (BRÄNDLI, 2010). Cette limite entre la forêt dense et clairsemée de mélèzes et d'arolles semble constituer pour le bouquetin une barrière peu franchissable (NIEVERGELT, 1965).

Des ossements de bouquetin ont été récoltés par les spéléologues dans des cavités alpines suisses, souvent profondément par rapport aux entrées (MOREL et al., 1999). De nombreux sites se trouvent en dessous de la répartition actuelle de l'espèce. La présence du bouquetin est certes documentée dans de nombreux sites archéologiques, où il constituait, dans une moindre mesure un gibier chassé par les peuplades du Paléolithique moyen et supérieur (CHAIX, 1993, LE TENSORER, 1998). Sa présence in situ en grottes à basse altitude est également connue, soit dans des interstades du Würm (DUBOIS & STELHIN, 1933 ; BOCHUD et al., 2007) ou au Tardiglaciaire (COUTURIER, 1962 ; DELLA TOFFOLA & BLANT, 2006). A l'Holocène par contre, la présence récurrente d'ossements de bouquetins dans des grottes situées dans la tranche d'altitude comprise entre 800 et 1800 m avait déjà intrigué l'archéozoologue Philippe Morel (MOREL et al., 1999) : "Dass Steinböcke in Höhlen eindringen können, ist ein den Biologen wenig bekannter Verhaltenszug. Die Funde aus dem Schilt-Loch, zusammen mit den anderen Steinbockfunden aus Europa, zeigen wieder einmal, dass die Höhlenforschung ganz neue Erkenntnisse zum Verhalten von recht bekannten Tieren wie dem Steinbock und zu ihrem Urgeschichtlichen Vorkommen erarbeiten kann." (Le fait que les bouquetins pénètrent dans des grottes est un trait comportemental peu connu des biologistes. Les découvertes du Schilt-Loch (SZ), avec celles d'autres sites en Europe, montrent encore une fois que la spéléologie peut apporter des connaissances nouvelles sur des comportements d'animaux bien connus comme le bouquetin et permettant d'appréhender leur répartition préhistorique.).

La présente étude a pour but de rechercher les causes possibles de la présence de l'espèce dans les grottes de basse altitude, en situant les trouvailles dans le temps sur la base de datations radiocarbone.

¹ Institut suisse de spéléologie et de karstologie (ISSKA), CP 818, CH-2300 La Chaux-de-Fonds
michel.blant@isska.ch

² (AGH), Hauptstrasse 154, CH-6436 Muotathal

³ Muséum d'histoire naturelle de Genève (MHNG), CP 6434, CH-1211 Genève 6

Méthodes

Les données utilisées ici proviennent en grande partie de la collection d'ossements spéléologiques de l'office et musée cantonal d'archéologie du canton de Neuchâtel, collection récoltée par Philippe Morel entre 1980 et 1999. Elles sont complétées par les nouvelles données obtenues dès 2000 sur des ossements soumis et conservés à l'ISSKA. Enfin, de nombreuses données proviennent de la collection Walter Imhof, à Muotathal, auxquelles s'ajoutent un spécimen provenant de la Geissbachhöhle (GL), une cavité en cours de fouilles et d'étude au Muséum d'histoire naturelle de Genève (J.-C. Castel et J. Oppliger).

Une partie des ossements considérés dans cette étude a déjà été datée et publiée (In litt., tab. 1). En complément, 18 datations supplémentaires ont été réalisées, auxquelles s'ajoutent 3 datations de Philippe Morel, non publiées. Seuls les échantillons attribuables sans conteste à l'espèce *Capra ibex* ont été utilisés. Les échantillons douteux ou présentant des similitudes avec la chèvre domestique ont été écartés. Les analyses radiocarbone ont été effectuées au Laboratoire de Physique des particules de l'ETH Zürich (Drs G. Bonani et I. Hajdas).

Les données topographiques ont été récoltées auprès des spéléologues. L'altitude utilisée est celle de l'entrée des cavités. En complément, des informations ont été recherchées sur les cartes topographiques fédérales. Une comparaison est effectuée avec les données altitudinales des observations de bouquetins transmises au Centre suisse de cartographie de la faune (CSCF).

Résultats

Le tableau 1 contient tous les échantillons d'ossements de bouquetin datés, avec l'âge radiocarbone obtenu, la datation calibrée, les données altitudinales concernant les cavités qui les ont abrités, ainsi qu'une interprétation de la fonction du site (piège naturel, refuge, ...).

Répartition altitudinale des grottes à bouquetins et des observations

La grotte la plus basse où ont été trouvés des ossements de bouquetin en station se situe à 650 m (Knochenloch Stoos, Schwyz SZ), et la plus haute à 2406 m (Fikenloch, Kerns OW). Une station à 580 m (Gumpischhöhle, Sisikon UR) contenait des ossements avec des traces d'origine anthropique. (Imhof, 1992-1993). Il en est de même pour une autre station de chasseurs du Paléolithique supérieur à 1410 m (Altwasser-Höhle 1, Rüte AI) (FISCHER et al., 1997).

Le maximum de bouquetins trouvés en grottes se situe dans la tranche altitudinale 1601-1800 m (30.0 %), suivie de la tranche 1801-2000 m (27.5 %). Les autres tranches d'altitude sont plus faiblement représentées. Pour les observations directes, la tranche 1801-2000 m prédomine (18.1 %), avec celles situées plus haut jusque vers 2600 m (2001-2200 m : 17.2 %, 2201-2400 m : 13.8 %, 2401-2600 m : 12.9 %). Pour les grottes, 75 % des cas sont donc compris entre 1401 et 2000 m. Ces 3 classes les mieux représentées pour les trouvailles d'ossements ne représentent que 33 % des classes d'altitude des observations directes actuelles de l'espèce.

Répartition dans le temps des datations obtenues (fig. 1, 2)

Les datations obtenues sur les échantillons d'ossements de bouquetins se placent chronologiquement durant l'interstade antérieur au dernier maximum glaciaire, à la fin du Pléistocène supérieur (Tardiglaciaire) et à l'Holocène.

Les deux datations obtenues au Würm moyen (fig. 1) se situent à -41'500 cal. BP (M72 Bettenhöhle, Kerns OW) et -37'600 cal. BP (Grotte de l'Alfredo, Albeuve FR). Elles se situent donc dans l'interstade d'Hengelo. Les deux grottes se trouvent respectivement à 1819 et 1437 m d'altitude.

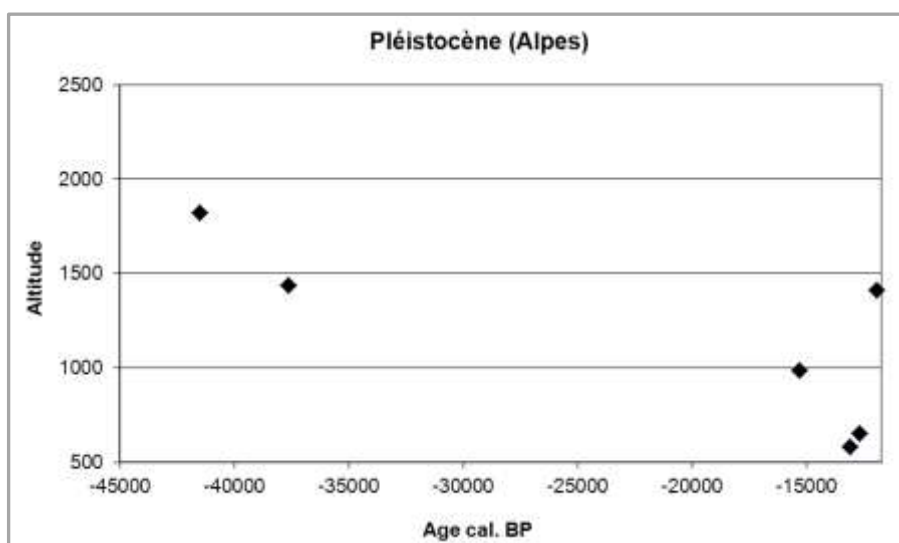


Fig. 1 : Altitude des bouquetins en grottes au Pléistocène et au Tardiglaciaire.

Grotte (commune, ct)	Altitude	Age 14C	Age calibré	N° labo	Référence	Hypothèse
AJ Segno 1, Sivellen (Ennenda GL)	2215	3435 ± 30 BP	1880-1660 BC	ETH-40076	Inédit (Blant)	Refuge (abri)
Altwasser-Höhle 1 (Rüte AI)	1410	10240 ± 85 BP	10410-9460 BC	ETH-9641	Jagher et al. 1997, Fischer et al. 1997	Campement de chasseurs (prédation)
Bärenhöhle am Klausenp. (Springsen UR)	1890	2455 ± 35 BP	670-410 BC	ETH-40286	Inédit (Innhof)	Piège (puits)
Bäreloch (Beatenberg BE)	1555	6100 ± 35 BP	5210-4930 BC	ETH-40081	Inédit (Blant)	
Bärenschacht (Beatenberg BE)	1504	9440 ± 40 BP	8840-8610 BC	ETH-43120	Inédit (Blant)	
DAL3, Sivellen (Ennenda GL)	2150	7840 ± 40 BP	6820-6590 BC	ETH-43122	Inédit (Blant)	
Dethelmhöhle (Unterberg SZ)	1922	3590 ± 35 BP	2040-1820 BC	ETH-39838	Inédit (Innhof)	
Dohlenhöhle 1 (Unterberg SZ)	1880	4375 ± 55 BP	3104-2884 BC	ETH-30546	Inédit (Innhof)	Piège (puits)
Dohlenhöhle 2 (Unterberg SZ)	1890	2445 ± 30 BP	760-400 BC	ETH-40772	Inédit (Innhof)	Piège (puits)
Fikenloch, Melchsee-Fruitt (Kerns OW)	2406	4530 ± 65 BP	3374-3029 BC	ETH-17211	Morel, Auf der Maur & Beeler 1999	Recherche de sel ?
Geissbachhöhle (GL)	1300	9450 ± 35 BP	8830-8620 BC	ETH-45137	Inédit (Blant)	
Grotte de Alfredo (Albeuve FR)	1437	32835 ± 205 BI	36500-34800 BC	ETH-43118	Inédit (Blant)	
Grotte des Bouquains (Montbovon FR)	1650	9485 ± 40 BP	9120-8630 BC	ETH-43119	Inédit (Blant)	Refuge (abri)
GU13 Guffelen (Sivellen GL)	1823	8290 ± 35 BP	7480-7180 BC	ETH-40079	Inédit (Blant)	Piège (puits)
GU2, Sivellen (Flzbach GL)	1680	8785 ± 80 BP	7980-7583 BC	ETH-13268	Morel, Auf der Maur & Beeler, 1999	Recherche de sel ?
Gumpischhöhle (Siskon UR)	580	11170 ± 45 BP	11230-11000 BC	ETH-39837	Inédit (Innhof)	Campement de chasseurs (prédation)
Hünderbalm (Muotathal SZ)	1468	9850 ± 70	9204-8981 BC	ETH-29394	Auf der Maur et al. 2005; Inhof & Bitterli 2009	
Innerbergli H2 (Habkern BE)	1822	8650 ± 40	7750-7580 BC	ETH-43121	Inédit (Blant)	
Kapuzinerhöhle (Unterberg SZ)	1595	8130 ± 40	7300-7040 BC	ETH-39839	Inédit (Innhof)	Piège (puits)
Knochenloch Stoons (Schwyz SZ)	650	10710 ± 45	10770-10600 BC	ETH-43728	Inédit (Innhof)	
Knochenloch, Saum (Muotathal SZ)	1552	3260 ± 55 BP	1690-1410 BC	UZ-4533/ETH-	Auf der Maur et al. 2005; Inhof & Bitterli 2009	Homme (déchets consommation)
M72 Bettenhöhle (Kerns OW)	1819	36540 ± 530 BI	40399-38665 BC		Inédit (Morel)	
Milchbalm-Höhle (Muotathal SZ)	1622	9415 ± 75 BP	9150-8450 BC	UZ-4705/ETH-	Inhof 2003; Auf der Maur et al. 2005; Inhof & Bitterli 2009	Homme (déchets consommation)
Q2, Sivellen (GL)	1768	4140 ± 35 BP	2880-2580 BC	ETH-40080	Inédit (Blant)	
R7/057, Alpstein (Rüte AI)	1500	4175 ± 65 BP	2899-2577 BC	ETH-18620	Inédit (Morel)	
R7/057, Alpstein (Rüte AI)	1500	8755 ± 100 BP	7976-7548 BC	ETH-18621	Inédit (Morel)	
Schill-Loch, Silberen (Muotathal SZ)	1922	8120 ± 75 BP	7311-6852 BC	ETH-15726	Morel, Auf der Maur & Beeler 1999; Auf der Maur et al. 2005	
Schwalmis-Bärenhöhle S4 (Emmetten NW)	1680	7930 ± 80 BP	7033-6593 BC	ETH-13139	Blättler et al. 1995; Morel, Auf der Maur & Beeler 1999	Recherche de sel ?
Sisloch (Erz BE)	1630	3855 ± 30 BP	2460-2200 BC	ETH-40077	Inédit (Blant)	
Steinbockhöhle (Därigen BE)	1015	5955 ± 35 BP	4940-4720 BC	ETH-39840	Inédit (Blant)	
Steinbockhöhle (Muotathal SZ)	2053	8815 ± 70 BP	8017-7680 BC	ETH-29331	Auf der Maur et al. 2005; Inhof & Bitterli 2009	Homme (déchets consommation)
Tana delle Bricolle (Arogno TI)	984	12900 ± 90 BP	13700-12950 BC	ETH-29390	Della Toffola & Blant 2006	Refuge (abri)
Walop Anflugschneise Y1 (Bolligen BE)	1763	3415 ± 30 BP	1870-1620 BC	ETH-40078	Inédit (Blant)	

Tableau 1. Echantillons analysés : provenance, dates obtenues, hypothèse concernant la mort de l'animal.

Au commencement du Tardiglaciaire (fig. 1), une date est obtenue à -15'275 cal. BP (Tana delle Bricolle, Arogno TI), à près de 1000 m sur le versant sud des Alpes. Elle est suivie par deux autres, à -13'065 cal. BP (Gumpischhöhle, Sisikon UR) et -12'630 cal. BP (Knochenloch Stoos, Schwyz SZ), situées à respectivement 580 et 650 m sur le versant nord des Alpes. A la fin du Tardiglaciaire (fig. 2), une dernière date est obtenue à -11'885 cal. BP (Altwasser-Höhle 1, Rüte AI) à une altitude de 1410 m. Les ossements de la Gumpischhöhle, la plus basse altitude recensée, et de l'Altwasser-Höhle 1 portaient des traces de découpe d'origine humaine. Ces deux sites semblent être des haltes de chasse. Quelques autres sites à différentes époques (tab. 1) présentent également des traces d'origine anthropique sur les os de bouquetin, attestant de la chasse de cette espèce.

Au début de l'Holocène (fig. 2), on constate un premier agrégat de 5 dates entre -11'040 et -10'675 cal. BP, au Préboréal (Geissbachhöhle, Ennenda, GL, Hüenderbalm et Milchbalm-Höhle, Muotathal SZ, Bärenschacht, Beatenberg BE et Grotte des Bouquetins, Montbovon FR). La Geissbachhöhle est la plus basse, située à 1300 m d'altitude. Les quatre autres cavités se situent entre 1468 et 1650 m. Des stations de chasses mésolithiques existent également, comme la Milchbalm-Höhle (IMHOF & AUF DER MAUR, 2003, IMHOF & OBRECHT, 2005).

Dans la suite de l'Holocène (fig. 2), les dates obtenues sont majoritairement regroupées dans deux agrégats situés entre -9800 et -8600 ans (Boréal et début de l'Atlantique) et entre -5200 et -2400 ans cal. BP (Subboréal et début du Subatlantique). Le premier intervalle comprend 9 cavités situées entre 1500 m (Alpstein R7/057, Rüte AI) et 2150 m (Sivellen DAL 3, Ennenda GL). Le second comprend 11 cavités situées entre 1500 m (Alpstein R7/057, Rüte AI) et 2406 m (Fikenloch, Kerns OW). Entre ces deux agrégats se situent seulement deux cavités, à -7'020 cal. BP (Bärenloch, Beatenberg BE) et -6'780 cal. BP (Steinbockhöhle, Därlingen BE). Elles sont situées à faible altitude, 1555 m pour la première, 1015 m pour la seconde.

Discussion

Les découvertes d'ossements en grottes sont nombreuses et attribuées à deux facteurs principaux (CHAIX & DESSE, 1994) : les grottes pièges (un puits par exemple) et les grottes préhistoriques (déchets de boucherie, chasse). La fréquentation des grottes par le bouquetin vivant est peu relatée dans la littérature. Cependant, NIEVERGELT (1965) faisait déjà état de l'observation de bouquetins dans des fissures et anfractuosités de falaises. Les animaux craignant les fortes chaleurs estivales, les abris dans le rocher, frais et légèrement humides, constituent alors des refuges très appréciés. Ce comportement serait surtout observable dans les colonies confinées à plus faible altitude (en-dessous de 2000 m), qui vivent à proximité de falaises rocheuses, et qui n'ont pas la possibilité de gagner des zones plus élevées et donc plus fraîches. Ce comportement n'aurait jamais été observé dans des colonies vivant à haute altitude (NIEVERGELT, 1965). Les « grottes à bouquetins » sont situées en moyenne dans une tranche altitudinale inférieure aux observations annoncées au CSCF et inférieure à la limite des forêts. Cette stratification met donc bien en évidence ce comportement de recherche d'abri contre les chaleurs estivales, qui sont fortes encore à l'étage montagnard. L'altitude atteinte par les bouquetins peut aussi être exceptionnellement haute, preuve en est la paire de cornes découverte au Strahleggpass, à 3350 m pour la plus élevée (LÜPS et al., 2006).

Durant le dernier interstade avant le LGM ainsi qu'au début du Tardiglaciaire, la présence du bouquetin à basse altitude est liée au climat froid régnant à cette période. Ils habitent alors les steppes, qui leur fournissent la base de leur alimentation composée en majorité de graminées (NIEVERGELT & ZINGG, 1986). Des dates sont connues aussi de grottes de chaînes montagneuses d'altitude inférieure comme le Jura (Grotte de Cotencher: -39'720 à -43'200 ou plus ancien (LE TENSORER, 1998) ; Grotte du Balai, Ste-Croix VD : -41'080 cal. BP à 680 m, BLANT & DERIAZ, 2007 ; Baume de Longeigue, Buttes NE: -39'878 cal. BP à 820 m, Morel inédit). Des bouquetins fossiles, datés essentiellement de la fin du Pléistocène supérieur, sont également trouvés jusqu'à des altitudes inférieures à 300 m sur le littoral méditerranéen (CHAIX & DESSE, 1994).

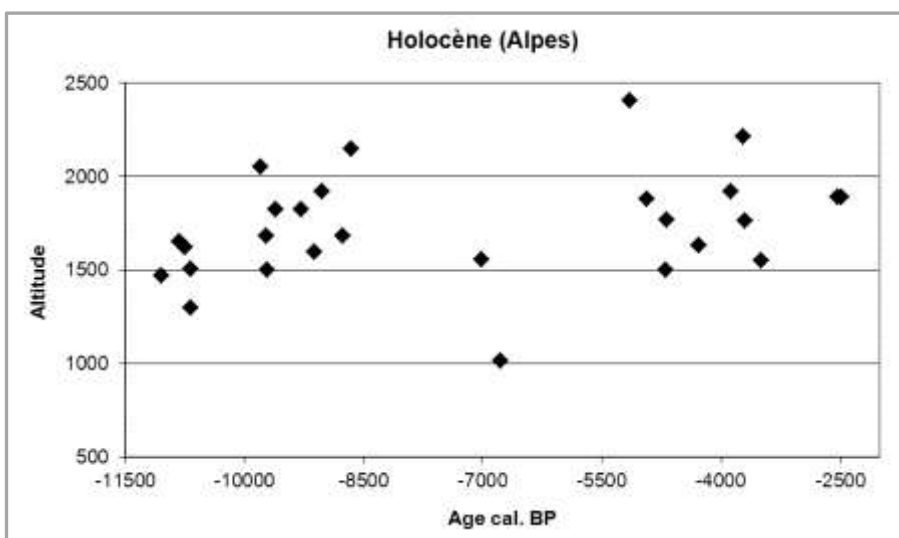


Fig. 2 :
Altitude des bouquetins en grottes à l'Holocène

A la fin du Tardiglaciaire, le climat plus tempéré du Bølling et de l'Allerød leur permet de remonter plus en altitude, alors que la forêt de pins s'installe sur les versants. Un comportement plus forestier du bouquetin n'a jamais pu être mis en évidence, contrairement au chamois dont l'habitat comprenait les pentes raides boisées du Jura et du Plateau suisses au Néolithique (BAUMANN, BABOTAI & SCHIBLER, 2000). Une éventuelle adaptation passée à des situations plus boisées serait à rechercher au travers des analyses isotopiques, pouvant mettre en évidence un « effet canopée » (DRUCKER et al., 2008).

Durant le début de l'Holocène, un premier agrégat de dates se situe au Préboréal. Le climat est tempéré et sec, et les forêts s'enrichissent des premiers feuillus. Les colonies de bouquetins restées à plus basse altitude dans les secteurs de falaises se protègent donc contre la chaleur en fréquentant plus assidument les cavités. Sur les lapiés, il apparaît probable que de vastes régions restent sans qu'un boisement ne se développe, probablement par manque de sol. C'est sans doute le cas des Bödmeren (IMHOF & BITTERLI, 2009), où des ossements de bouquetin sont trouvés (Hüenderbalm, 1468 m).

Cette phase est suivie par un second agrégat situé au Boréal, jusqu'au début de l'Atlantique ancien. C'est une phase de réchauffement, avec enrichissement des forêts en feuillus (forêts mixtes). La distribution des bouquetins s'étale plus en altitude jusqu'à plus de 2000 m. La fréquentation des grottes reste importante entre 1500 et 2000 m, signe que les colonies de basse altitude persistent.

Le troisième agrégat se situe du Subboréal au Subatlantique. Ces phases sont chaudes, les forêts se sont déjà enrichies de chêne et de hêtre à l'Atlantique. La dispersion semble encore s'accroître en altitude (2400 m). Les colonies de basse altitude subsistent toujours, utilisant les grottes durant les périodes caniculaires.

Entre -8'500 et -5'500 cal. BP (fig. 2), durant l'Atlantique, les bouquetins semblent avoir moins fréquenté les grottes.

Bibliographie

- ABDERHALDEN W. (2005) : Raumnutzung und sexuelle Segregation beim Alpensteinbock *Capra ibex ibex*. Nationalpark-Forschung in der Schweiz Nr. 92, Zernz 2005, 184 S.
- AUF DER MAUR F., IMHOF W., OBRECHT J. (2005) : Alpine Wüstungsforschung, Archäozoologie und Speläologie auf den Alpen Saum bis Silberer, Muotatal SZ. Mitteilungen des historischen Vereins des Kt. Schwyz, 11-74.
- BAUMANN M., BABOTAI C., SCHIBLER J. (2000) : Walgmsen im Neolithikum der Schweiz [6'000-2'500 BC] ? Validierung eines Habitatmodelles für Gmsen mit archäozoologischen Knochenfunden. Waldgmsen, WildARK-Studie, Eidg. Forstdirektion, Bern.
- BLANT M., DERIAZ P. (2007) : Le gisement paléontologique datant du Pléistocène supérieur de la grotte du Balai (Sainte-Croix, Vaud). Actes du 12e Congrès National de Spéléologie, Vallée de Joux, 15-17 septembre 2007, 155-158.
- BLÄTTLER H., MOREL P., TRÜSSEL M., TRÜSSEL P. (1995) : Holozäne Bären-, Steinbock- und Kleinwirbeltierfunde in einer Höhle der Nidwaldner Voralpen: Paläontologie und Ichnologie. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Luzern 34 : 139-157.
- BRÄNDLI U.-B. (red) (2010). Inventaire forestier national Suisse. Résultats du troisième inventaire 2004-2006. WSL Birmensdorf et OFEV, Berne, 312 pp.

Cette période de l'Holocène est chaude et humide. Les époques climatiques plus chaudes sont également caractérisées par des précipitations hivernales plus importantes, comme le montrent les modélisations (OcCC, 2007). La couverture neigeuse étant un facteur très limitant du bouquetin (NIEVERGELT & ZINGG, 1986), ce facteur pourrait avoir influencé négativement les populations durant cette période, ce expliquerait les faibles données en grottes. Dans le futur, le comportement troglophile du bouquetin pourrait se renforcer et s'observer dans des colonies de bouquetins aussi à plus haute altitude, eu égard aux pronostics de réchauffement climatique (jusqu'à 4.8 °C en 2100 selon le scénario envisagé, CH2011).

La question d'une influence humaine sur la dispersion altitudinale du bouquetin mérite également d'être discutée. Les grands défrichements de pâturages débutent au Néolithique et s'amplifient à l'Age du Bronze dans les Alpes (RACHOUD-SCHNEIDER & PRAZ, 2002), provoquant sans doute une régression du biotope favorable aux bouquetins (CHAIX, 1993) De plus, la chasse et une concurrence accrue avec les bovidés domestiques depuis cette période jusqu'à l'époque historique pourrait avoir confiné le bouquetin à plus haute altitude, faisant disparaître progressivement les colonies plus basses. Cette hypothèse pourrait expliquer l'absence dans notre corpus de dates plus récentes, à partir de -2'400 BP jusqu'au XVe siècle, où s'amorce un déclin rapide de l'espèce dans les Alpes suite à une chasse de plus en plus efficace. De nos jours, les colonies de basse altitude sont le fait des réintroductions effectuées, et sont donc à considérer comme des cas particuliers (NIEVERGELT, 1965).

Remerciements

Nous remercions pour leur soutien à l'étude et aux datations en particulier les clubs spéléologiques (SGH-Bern, ISAAK, SCI, SCPF), ainsi que l'OFEV et les cantons de Schwyz et Uri.

- BOCHUD M., BLANT M., BRAILLARD L., MAGNIN B., JUTZET J.-M. (2007) : Les ours des cavernes et la faune du Pléistocène supérieur de la grotte du Bärenloch (Charmey, FR). Actes du 12e Congrès National de Spéléologie, Vallée de Joux, 15-17 septembre 2007, 148-154.
- CHAIX L. (1993) : Les faunes du Paléolithique et du Mésolithique en Suisse. In : J. Le Tensorer & U. Niffeler (eds) Paläolithikum und Mesolithikum - Paléolithique et Mésolithique - Paleolitico e Mesolitico. La Suisse du Paléolithique à l'aube du Moyen-Âge (SPM) 1. Verlag Schweizerische Gesellschaft für Ur- und Frühgeschichte, Basel, 85-103
- CHAIX L., DESSE J. (1994) : Les bouquetins fossiles du sud-est de la France. Trav. Sci. Parc nation. Vanoise, XVIII, 17-30.
- CH2011 (2011): Swiss Climate Change Scenarios CH2011. Pub. by C2SM, MeteoSwiss, ETH, NCCR Climate & OcCC, Zürich, 88 pp.
- COUTURIER, M.A.J. (1962) : Le bouquetin des Alpes : *capra aegagrus ibex ibex* L Grenoble. 1564 p.
- DELLA TOFFOLA R., BLANT M. (2006) : Scoperte di reperti ossei subfossili di Stambecco (*Capra ibex*) e di Orso bruno (*Ursus arctos*) alla grotta Tana delle Bricolle (Arogno, TI). Boll. Soc. Tic. Sc. Nat. 94, 113-122.
- Drucker, D. G., Bridault, A., Hobson, K. A., Szuma, E., Bocherens, H. (2008) : Can carbon-13 abundances in large herbivores track canopy effect in temperate and boreal ecosystems? Evidence from modern and ancient ungulates. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 266: 69-82.
- DUBOIS, A., STEHLIN, H.G. (1933) : La grotte de Cotencher, station moustérienne. Mémoires de la Société paléontologique suisse LII-LIII, 292 p.
- FISCHER, M., JAGHER, R., MOREL, P. (1997) : Die Altwasser-Höhle 1 (Rüte AI): eine spätpaläolithische Jagdstation auf 1410 m ü.M. im südöstlichen Alpstein, Grabungen 1994 und 1995. *Innerrhoder Geschichtsfreund* 38, 5-19.
- HINDENLANG K., NIEVERGELT B. (1995). *Capra ibex*. In Hausser J. et al., 1995. Mammifères de la Suisse.
- IMHOF W. (2003) : Milchbalm-Höhle : Holozäne Knochen von Rothirsch, Steinbock und Braunbär (Muotathal, SZ) – Les ossements holocènes de cerf élaphe, de bouquetin et d'ours brun. *Stalactite* 53, 1 : 26-29.
- IMHOF W., AUF DER MAUR F. (2003) : Milchbalm-Höhle. Interdisziplinäre Erforschung. *Stalactite* 53, 2 : 4-7.
- IMHOF W., BITTERLI, D. (2009) : Bödmeren – üsà Wald. Geschichtliches zu Wald und Alpen. *Mitteilungen des historischen Vereins des Kt. Schwyz*, 69-83.
- IMHOF W., OBRECHT J. (2005) : Mesolithische Wildbeuter im Alpgebiet der Gemeinde Muotathal (SZ). *Archäologie Schweiz* 28 (2005) 3.
- JAGHER R., FISCHER M., MOREL P. (1997) : Altwasser-Höhle 1: eine spätpaläolithische Jagdstation auf 1410 m ü. M. im südöstlichen Alpstein AI. *Archäologie der Schweiz* 20 : 2-8.
- LE TENSORER J.-M. (1998) : Le Paléolithique en Suisse. Ed. Jérôme Millon, Grenoble, 348 p. & 198 fig.
- LÜPS P., GRIEDER S., SCHLÜCHTER C. (2006) : Der Steinbock (*Capra ibex*) vom Strahleggpass. *Contributions to Nat. Hist. (Naturhistorisches Museum Bern)* 7, 1-17.
- MARCHESI P., LUGON-MOULIN N. (2004) : Mammifères terrestres de la vallée du Rhône. Monographic, Sierre, 207 pp.
- MITCHELL-JONES A. J., AMORI G., BOGDANOWICZ W., KRYSZTOFEK B., REIJNDERS P. J. H., SPITZENBERGER F., STUBBE M., THISSEN J. B. M., VOHRALIK V., ZIMA J. (1999) : The Atlas of European Mammals. *Societas Europaea Mammalogica*, T. & A. D. Poyser publ., London, 484 pp.
- MOREL P., AUF DER MAUR F., BEELER P. (1999). Holozäne Knochen von Steinböcken, *Capra Ibex*, Linné 1758 und anderen Säugetierarten im Schiltloch, einer Höhle der schwyzer Voralpen, Muotathal SZ. *Hölloch Nachrichten* 9 : 67-72.
- NIEVERGELT B. (1965) : Der Alpensteinbock (*Capra ibex* L.) in seinem Lebensraum. Ein ökologischer Vergleich verschiedener Kolonien. *Mammalia depicta*. Paul Parey, Hamburg und Berlin, 85 pp.
- NIEVERGELT B., ZINGG R. (1986) : *Capra ibex Linnaeus, 1758 - Steinbock*. *Handbuch der Säugetiere Europas Bd 2/II Paarhufer - Artiodactyla*, 384-404.
- OcCC/PROCLIM (2007) : Les changements climatiques et la Suisse en 2050. Berne, 2007, 168 pp.
- PARRINI F., GRIGNOLIO S., LUCCARINI S., BASSANO B, APOLLONIO M. (2003). Spatial behaviour of adulte male alpine ibex *Capra ibex ibex* in the Gran Paradiso National Park, Italy. *Acta Theriologica* 48, 3, 411-423.
- RACHOUD-SCHNEIDER A.-M., PRAZ J.-C. (2002). Le climat et la végétation. L'exemple de la vallée du Rhône. Premiers hommes dans les Alpes de 50000 à 5000 avant Jésus-Christ. *Catalogue de l'exposition, Sion 2002*, 19-37.