

Les chiroptères actuels et fossiles (Pléistocène supérieur) d'une grotte d'altitude des Alpes de Slovénie, témoins d'une détérioration climatique

Recent and Late Pleistocene bats in a mountain cave of Slovenia: evidence of a climatic drop

Bernard Sigé¹, Andrej Mihevc² & Jean-Pierre Aguilar³

Abstract: The Snezna jama cave, at the elevation of 1556 m in the Slovenian alps, harbors bony remains of a living bat fauna. These represent six vespertilionine species and suggest data related to frequency, age of individuals, aspects of specific ethology and chorology. Abundant comparable bat remains were fossilized in the same cave at some moment during the Late Pleistocene. These bear evidence of warmer local climatic conditions than the present ones and their subsequent deterioration.

Key words : mountain cave, bats, Recent & Late Pleistocene, climatic evolution

Resumen: En la cueva Snezna jama (altura 1556 metros), situada en las Alpes Slovénica, se encuentran restos esqueléticos de quirópteros vespertilioninos actuales (seis especies). Aquellos restos sirven para establecer sugerencias relativas a la frecuencia, la edad de los individuos, algunos aspectos etológicos y corológicos. En la misma cueva se encuentran muchos restos fósiles de quirópteros del Pleistoceno superior que enseñan condiciones climáticas diferentes de las actuales y su deterioro ulterior hasta el período actual.

Palabras claves: cueva de altura, murciélagos, Actual y Pleistoceno superior, evolución climática.

Résumé: Dans la grotte Snezna jama, à 1556 mètres d'altitude dans les Alpes slovènes, sont trouvés les vestiges squelettiques de chiroptères vespertilionins actuels (six espèces). Ces documents sont la base de suggestions relatives à leur fréquence, l'âge des individus, certains aspects éthologiques et chorologiques. Dans la même grotte, de semblables restes ont été fossilisés en nombre au Pléistocène supérieur, révélant des conditions climatiques locales nettement différentes des actuelles, et leur détérioration ultérieure jusqu'à la période en cours.

Mots clés: grotte d'altitude, chiroptères, Actuel et Pléistocène supérieur, évolution climatique

LOCALISATION, TOPOGRAPHIE, CONDITIONS CLIMATIQUES

Snezna jama, étymologiquement «la grotte des neiges», s'ouvre à l'altitude de 1556 m sur le versant W de la montagne Raduha, qui culmine à 2062 m dans les Alpes de Kamnik du Centre-Nord de la Slo-

venie. Ce versant forestier à *Pinus mughus* SCOPOLI, 1772 et à vastes surfaces d'alpage est enneigé d'Octobre à Mai. De découverte récente (NARAGLAV & RAMSAK 1990) cette grotte s'ouvre à la surface par une fosse d'une vingtaine de mètres de profondeur et autant de diamètre. Le conduit souterrain, long de 1060 m, débouche dans cette fosse par un puits obli-

¹ Paléoenvironnements & Paléobiosphère, UMR-CNRS 5125, Université Claude Bernard-Lyon 1, Bât. GEODE, 2 rue Dubois, F-69622 Villeurbanne Cedex, <Bernard.sige@univ-lyon1.fr>

² Institut za raziskovanje krasa ZRC SAZU, Titov trg 2, SI-6230 Postojna, Slovenija, <mihevc@zrc-sazu.si>

³ Institut des Sciences de l'Evolution, UMR-CNRS 5554, Place Eugène Bataillon, C064, F-34095 Montpellier cedex 5, <aguilar@isem.univ-montp2.fr>

que (Fig. 1). Au fond de celui-ci s'accumule la neige, dont la partie profonde subsiste à l'état permanent sur une vingtaine de mètres d'épaisseur, l'accès saisonnier à la partie profonde s'ouvrant le long d'une étroite fissure latérale. Une première grande salle comporte un plancher et des parois enduits de glace permanente ainsi que des piliers de glace. Au-delà, la grotte se prolonge par un couloir d'abord étroit puis plus large, sinueux et irrégulièrement dénivelé, d'abord descendant jusqu'à la côte — 80 m (depuis l'ouverture) puis ascendant jusqu'à la côte — 50. Dans sa région prédistale et distale, le conduit aboutit à des salles élargies, en rotonde, de hauteur atteignant une vingtaine de mètres (Fig. 2). Le sol est constitué de blocs effondrés, cailloutis, ou vases argileuses. Parois, plafonds et planchers présentent la morphologie souterraine classique avec d'abondants encroûtements calcitiques. Les piliers stalagmitiques sont développés de façon plus abondante dans certaines zones, alors que les stalactites sont plus constantes à la voûte. Dans les autres grottes de la même région, à une altitude voisine et dans les mêmes conditions climatiques, ne se forment pas de tels dépôts calcitiques.

A l'égard des conditions du milieu la grotte comporte deux parties distinctes. Dans la partie proximale, une forte circulation d'air, très sec en hiver, se produit entre l'entrée actuelle et quelques cheminées fissurales s'ouvrant à la voûte de la galerie. Il en résulte un gel intense pendant la saison froide, une température d'été à peine supérieure à 0°C, glace et neige permanentes dans l'entrée. Le puits d'entrée est comblé par la neige pendant l'hiver, obturant la grotte, et cette situation se prolonge parfois d'un hiver à l'autre. La grotte n'est connue que depuis les années 1980. Pendant une longue période antérieure elle est restée obturée et dissimulée par le culot de neige permanente. L'influence froide se fait sentir jusqu'à 600 m à l'intérieur, et le gel jusqu'à 200 m. Dans la partie profonde, la température reste plus stable à environ 4,7°C, et l'humidité y est importante pendant toute l'année, plus forte dans la période du dégel extérieur. Cette partie distale représente un milieu relativement stable, tamponnant les conditions extérieures.

La température extérieure nocturne varie entre -23°C en janvier et 24°C en été, pour une moyenne annuelle d'environ 5°C (Janvier - 3° C, Juillet 7° C). Les précipitations atteignent 1500 mm dans ces Alpes de Kamnik et se distribuent sur toute l'année sans laisser de périodes sèches [données interpolées

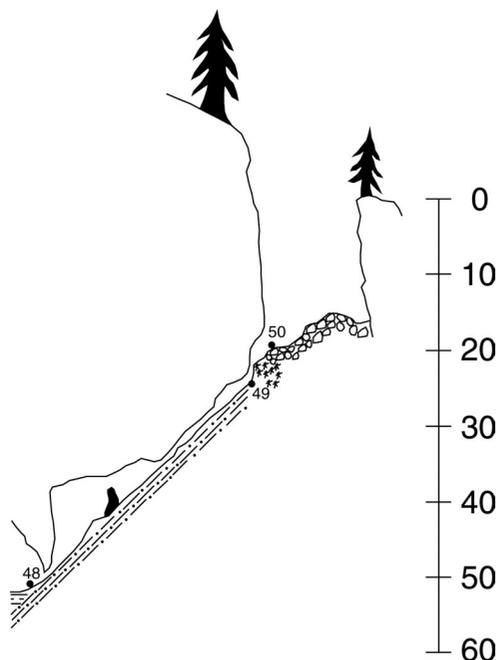


Figure 1. - Snezna jama (Montagne Raduha, Alpes de Slovénie), profil de l'ouverture de la grotte. Pour cette figure et la suivante: les côtes de longueur et/ou profondeur depuis l'ouverture sont données par graduations de 10 ou 50 m; les points numérotés marquent les repères des relevés; repris de Naraglav & Ramsak 1990.

Fig. 1. - Snezna jama cave (Raduha Mountain, Slovenian Alps), cave entrance profile. As for Fig. 2: length and/or depth values are given by scales of ten or fifty meters graduations; small numbers refer to marker points; from Naraglav & Ramsak 1990.

des trois plus proches stations météorologiques (Krvavec, 1780 m; Urslja Gora, 1696 m; Jezersko, 894 m) et des cartes de températures et précipitations. Source: comptes-rendus du Service Hydrométéorologique de Slovénie pour la période 1961-1990 (MEKINDA-MAJARON, 1995; ZUPANCIC, 1995)]

LES CHIROPTERES ACTUELS DE SNEZNA JAMA

Nature et evolution post-mortem du matériel.

La grotte sert de gîte à plusieurs espèces de chiroptères. C'est le cas général pour les quelque 7500 grottes reconnues (et 20000 estimées) en Slovénie, pays à dominante géomorphologique karstique (e.g.

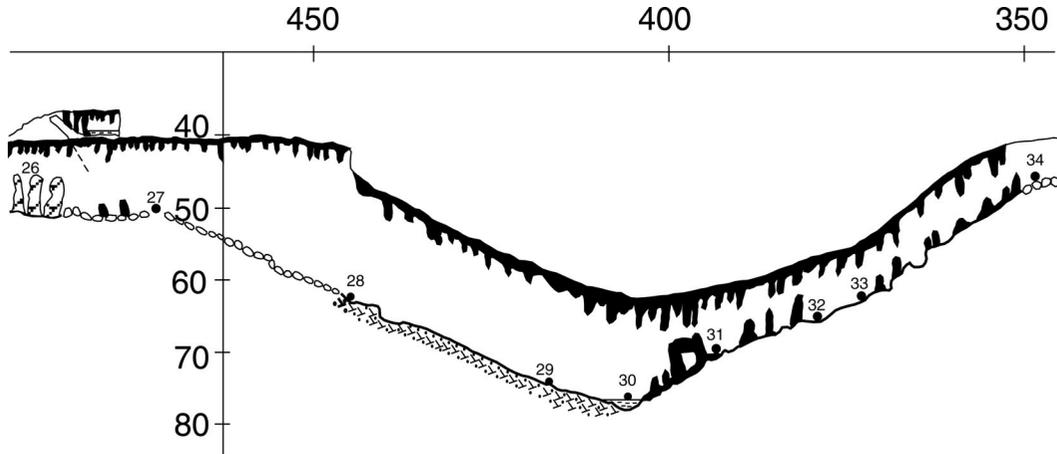


Figure 2. - Snezna jama (Montagne Raduha, Alpes de Slovénie), profil de la partie moyenne de la grotte; la partie gauche correspond à l'entrée des salles distales.

Figure 2. - Snezna jama, middle part cave profile; the left part corresponds to the opening of distal halls.

KRYSTUFEK 1989; GAMS 1998). Quelques faits d'ordre taphonomique font ici l'objet d'un rappel: à Snezna jama comme dans toutes les grottes colonisées, des individus meurent dans leur station d'habitat. Les animaux meurent dans leur position suspendue et s'y momifient, ou plus rarement au cours de leurs déplacements. Les corps aboutissent au sol de la grotte et y perdent bientôt leurs tissus mous par l'effet de décomposition organique et l'activité d'invertébrés nécrophages. Les éléments progressivement dissociés sont réduits aux parties squelettiques. A différents stades de dissociation, de tels vestiges sont observés en divers endroits de la grotte, le plus souvent à la base de parois ou de reliefs. Le plus grand nombre à Snezna jama se trouve dans les salles distales, habitat privilégié. Ces restes sont soit piégés dans des creux, soit peu à peu transportés suivant la pente par l'effet des ruissellements. Certains corps à l'état de momies généralement délabrées portent la trace de séjours dans des zones inondées, séjours traduits par les coquilles de pulmonés hydrobies restées associées. Au terme du processus, les restes osseux dissociés et déminéralisés, subissant les effets des transports et de variation des conditions, s'effritent et disparaissent. Ou bien encore, en assez grande proportion, ils deviennent le support de minéralisations calcitiques, qui progressivement les enrobent dans une croûte stalagmitique. L'enrobage peut aussi bien

se produire dans une stalactite, le chiroptère se trouvant à l'état de momie suspendue, comme observé pour un *Miniopterus schreibersi* NATTERER, 1817 dans la grotte de Clamouse, Hérault, France (spécimen communiqué par Pierre ROCHETTE, 1993). Tous les restes sont finalement voués à disparition.

Les éléments osseux dissociés restent un temps plus ou moins groupés; c'est la condition observée le plus fréquemment à Snezna jama. Ils correspondent alors sans équivoque à un même individu. Il n'a pu être observé à Snezna jama de zones de concentration d'ossements par effet de lessivage et collecte, pouvant regrouper localement les restes de nombreux ou très nombreux individus. Non rares dans les grottes, de tels «cimetières» de chauves-souris, mono- ou plurispécifiques, révèlent alors la présence de colonies importantes et/ou qui ont perduré sur une durée assez longue.

L'évolution des vestiges de chiroptères actuels à Snezna jama connaît ainsi quelques variantes en fonction des endroits où ils transitent et séjournent dans la grotte, et cela reproduit le schéma général reconnu pour la plupart des grottes habitées en régime de climat tempéré. Une conservation à plus long terme des restes osseux n'est assurée que si ceux-ci sont assez tôt, *i.e.* sans long délai destructeur, transportés et enfouis au sein de sédiments meubles en cours d'accumulation. Cet enfouissement, qui est le

stade initial d'une fossilisation, est survenu localement à Snezna jama lors d'une période ancienne, d'âge Pléistocène supérieur (v infra).

SYSTÉMATIQUE

Les espèces suivantes sont reconnues d'après les résultats de deux collectes, l'une en septembre 1998, l'autre en septembre 1999. La liste initialement dressée (AGUILAR *et al.* 1998, 147) se trouve actuellement doublée. Les déterminations ont bénéficié de l'expertise de M. Henri MENU (Reims). la nomenclature suit TUPINIER (2001)

Vespertilionidés, Vespertilioninés

— *Barbastella barbastellus* (SCHREBER, 1774)

Matériel: 3 crânes.

Nombre Minimum d'Individus (NMI): 3 (1998: 1; 1999: 2).

Etat d'usure dentaire: pas d'usure.

(Note: le NMI, paramètre de diversité classique en paléontologie des vertébrés, est explicité et discuté par ROSE, 1981).

— *Leuconoe brandti* (EVERSMANN, 1849) (v Appendice à propos de *Leuconoe*)

Matériel: 9 crânes, 2 hémimandibules.

NMI: 9 (1998: 1; 1999: 8).

Etat d'usure dentaire: pas d'usure ou faible usure (8 cas), nette usure (1 cas).

— *Leuconoe capaccinii* (BONAPARTE, 1837)

Matériel: 2 crânes, 4 hémimandibules.

NMI: 2 (1998: 0; 1999: 2).

Etat d'usure dentaire: pas d'usure.

— *Leuconoe mystacinus* (LEISLER, 1817)

Matériel: 2 crânes, 1 hémimandibule, éléments du squelette.

NMI: 2 (1998: 1; 1999: 1).

Etat d'usure dentaire: peu ou pas d'usure.

— *Myotis blythi* (TOMES, 1857)

Matériel: 1 crâne.

NMI: 1 (1998: 0; 1999: 1)

Etat d'usure dentaire: usure marquée.

— *Myotis myotis* (BORKHAUSEN, 1797)

Matériel: 5 crânes, 2 maxillaires, 11 hémimandibules, dents isolées, éléments du squelette, dont principaux os des membres.

NMI: 7 (1998: 5; 1999: 2).

Etat d'usure dentaire: usure faible ou moyenne (2 cas), avancée ou très prononcée (5 cas).

COMMENTAIRE

L'assemblage observé à Snezna jama reflète en bonne part le peuplement actuel réel de la grotte. Une étude sur une plus longue durée d'observation, complétée par des approches plus écologistes ou plus technologiques (identification et comptage visuel ou photographique au gîte et/ou par détecteur sonore, capture par filet à l'entrée, baguage, étude de l'ADN des restes mous, etc.) réduirait ou annulerait la part des biaisages. Ces techniques sont pour la plupart soumises à des interdictions ou fortes restrictions liées à la souhaitable protection des chiroptères. D'une part cette situation rehausse l'intérêt des collectes de squelettes au sol des grottes. D'autre part ce type de matériel rend incontournable l'analyse de la morphologie dentaire, que les néontologistes traitent très généralement de façon superficielle. Cela les éloigne des paléontologistes, pour lesquels la morphologie dentaire reste la principale voie d'étude, et qui par ailleurs sont plus directement affrontés au phénomène évolutif. Cet écart méthodologique dommageable, reflété dans le credo fixiste et dogmatique des classifications zoologiques courantes, se voit bien illustré dans le cas des taxons *Myotis* et *Leuconoe* (v MENU *et al.* 2002; et ici Appendice).

Au sein d'autres études conduites en d'autres sites régionaux, celle de Snezna jama rendrait mieux compte des réalités biogéographiques, écologiques et éthologiques. Le présent compte-rendu a vocation d'approche pour un peuplement d'altitude, en fait une recolonisation en cours, sur le versant méditerranéen de cette région alpine. Les indices recueillis permettent de formuler quelques remarques et hypothèses, notamment sur l'évolution du contexte climatique depuis le Pléistocène.

A - EFFECTIFS DES ESPÈCES

Déduites du Nombre Minimum d'Individus par espèce (v. Systématique) d'après les collectes initiales de 1998 et 1999, les pourcentages de présence

	1998	1999	cumulé
<i>B. barbastellus</i>	12,5	12,5	12,5
<i>L. brandti</i>	12,5	50	37,5
<i>L. capaccinii</i>	0	12,5	8,33
<i>L. mystacinus</i>	12,5	6,25	8,33
<i>M. blythi</i>	0	6,25	4,16
<i>M. myotis</i>	62,5	12,5	19,16

Tableau 1. - Chiroptères actuels de Snezna jama, restes d'individus au sol de la grotte (collectes 1998 & 1999), en pourcentage des NMI par espèces.

Table 1. - Snezna jama recent bats, remains of individuals at the cave floor (1998 & 1999 collects): specific MNI percentages.

sont ceux exprimés dans le Tableau 1. Les faibles effectifs des collectes fournissent au mieux des valeurs suggestives. Par un total double du NMI, la collecte 99 est plus significative que la collecte 98. *Leuconoe brandti* et moindrement *Myotis myotis* sont dominants sur la période considérée (la plus grande taille favorise *M. myotis*, mieux repérable lors de la collecte). Les formes rares ont une variation de moindre sens; leur absence dans une seule collecte n'est pas significative. *Barbastella barbastellus* et *L. mystacinus* semblent relativement constants, alors que les effectifs de *L. brandti* et *M. myotis* suggèrent des fluctuations d'ordre annuel, sans signification au plan climatique. Sur des échantillons plus importants et des périodes plus longues, des fluctuations notables sont rapportées pour différentes espèces européennes (MENU 1969).

B - AGE DES INDIVIDUS

D'après l'état d'usure dentaire, les espèces de petite taille (toutes sauf les *Myotis*) ont des dents à un stade non ou très faiblement usé; un seul cas de nette usure est observé chez *L. brandti*. Les individus de ces espèces sont très généralement des adultes ou même jeunes adultes. A l'inverse, les spécimens de *Myotis myotis* sont presque exclusivement des individus âgés aux dents usées ou très usées (non seulement dans la région buccale pour les molaires supérieures, mais même dans la région linguale, stade nettement plus avancé); un seul cas de faible usure est observé pour cette espèce. Le spécimen de *M. blythi* témoigne aussi d'une usure marquée.

Pour aucune espèce il n'est observé de momies ou parties dures de nouveaux-nés ou très jeunes indivi-

dus (montrant des dents permanentes à l'état de germe ou des stylets lactéaux conservés, des os longs aux épiphyses dissociées, etc).

C - FRÉQUENTATION DE LA GROTTTE

Dans la période actuelle, et tout au moins à l'entrée principale connue, la grotte n'est ouverte au passage des chiroptères que de mai à octobre, et reste obturée pendant six mois, et parfois toute l'année. Pour cette grotte, cinq observations seulement de chiroptères vivants sont connues antérieurement aux faits ici rapportés (communication Silvo RAMSAK), ce qui traduit un peuplement faible et labile dans la période en cours, et tend à relativiser la part du biaisage invoqué plus avant. L'absence apparente de restes de nouveaux-nés ou d'individus très jeunes suggère que la mise bas et l'élevage n'ont pas lieu dans ce site. Comme ces phases de l'activité biologique se situent au printemps tardif (de mai à juin) chez les espèces des contrées paléarctiques tempérées (e.g. SLUITER & VAN HEERDT 1958; DJULIC 1961; BROSSET 1966), il est vraisemblable qu'au moins les femelles ne séjournent pas dans la grotte à cette période, ni raisonnablement pour une hibernation préalable de six mois. La température descend alors nettement sous 0°C dans la partie proximale du réseau. Cette vraisemblance est soutenue par l'observation du comportement différent des chiroptères mâles et femelles à l'égard des conditions altimétriques, les premiers significativement majoritaires dans les populations des stations d'altitude (e.g. CRYAN *et al.* 2000). Classiquement reconnus sont en outre, d'une part l'exigence des chiroptères cavernicoles pour les conditions d'hibernation, notamment la faible tolérance des espèces européennes à de trop basses températures (e.g. HILL & SMITH, 1984; SCHÖBER & GRIMMBERGER, 1987, 213), et encore le fait que, dans cette partie de l'Europe comme de façon plus générale, les grottes servant d'abri estival et celles servant à l'hibernation ne sont généralement pas les mêmes (DJULIC, 1961).

Il est par contre envisageable que des individus en nombre variable et de différentes espèces se trouvent accidentellement piégés dans la grotte par de précoces précipitations neigeuses à l'automne, et par suite y meurent plus probablement par épuisement de leur réserve grasseuse que par défaut d'adaptation métabolique. Cela rendrait mieux compte, pour plusieurs espèces, de la mortalité affectant des individus adul-

tes ou jeunes adultes, chez des micromammifères par ailleurs remarquables par leur longévité (e.g. BROSSET *o.c.*, ALTRINGHAM, 1996, SCHÖBER & GRIMMBERGER, 1987, 213). Le cas des *Myotis* apparaît différent, plus normal par l'âge élevé des individus morts dans la grotte. S'agirait-il aussi d'individus piégés ou bien, plus vraisemblablement, de morts naturelles en cours d'estivage ? Une différence comportementale entre les *Myotis* et les autres occupants de la grotte est apparemment impliquée dans la différence observée (la fluctuation de présence constatée plus haut pour cette espèce pouvant aussi s'expliquer par un plus faible taux de renouvellement des vestiges au sol).

Les restes qui attestent la présence des chiroptères à Snezna jama semblent ainsi correspondre à de faibles colonies de peuplement saisonnier, et constituées plutôt d'individus mâles (*v ante*). Les espaces avoisinants, avec de vastes alpages et la faune d'insectes associée, sont alors très attractifs pour différentes espèces de chiroptères. Leurs gîtes d'hibernation se trouvent plus probablement dans des habitats de plaine ou piémont, mieux préservés des rigueurs climatiques. La fréquentation de grottes d'altitude comme Snezna jama implique une migration bi-annuelle, d'ampleur sans doute variable suivant les espèces.

D - BIOGÉOGRAPHIE

Toutes les espèces présentes à Snezna jama sont des taxons de vaste répartition paléarctique de climat tempéré ou froid, étendue de l'Europe occidentale jusqu'à l'Afrique du Nord et l'Asie Mineure ou même orientale (e.g. KOOPMAN 1993). Certains taxons sont plus communs au Nord du bassin méditerranéen (*Barbastella barbastellus*, *Leuconoe brandti*), d'autres plus franchement méditerranéens (*Myotis blythi*, *Leuconoe capaccinii*).

L'assemblage observé à Snezna jama ressemble partiellement à celui rencontré dans une autre grotte d'altitude des Alpes slovènes, celle de Ljubljanska jama (Alpes de Kamnik), à l'altitude de 1790 m. Les espèces suivantes y sont identifiées d'après une collecte récente (Legs Philippe ANDRA): *Myotis myotis*, *Leuconoe brandti*, *Leuconoe bechsteini*, *Plecotus auritus* (communication Henri MENU).

La présence de la plupart des espèces de Snezna jama est classiquement rapportée pour les pays de l'ancienne Yougoslavie (e.g. DJULIC, 1961; 1963; CERVENY & KRSTUFEK, 1988). En Slovénie même

(KRSTUFEK 1989), *Myotis myotis*, *Barbastella barbastellus* et *Leuconoe mystacinus* sont rapportés dans la région alpine, alors que *M. blythi* et *L. capaccinii* ont plutôt une répartition subméditerranéenne, dinarique ou pré-dinarique (KRSTUFEK *o.c.*). Le cas de *L. brandti* pose par contre un problème, par son absence ou extrême rareté dans l'ex-Yougoslavie, jusqu'à KRSTUFEK *o.c.* et MITCHELL-JONES *et al.* 1999. L'espèce est cependant bien attestée en Europe centrale (MITCHELL-JONES *et al. o.c.*). Soit elle serait présente, et peu reconnue, dans la zone concernée, soit plus probablement sa présence dans deux grottes d'altitude des Alpes slovènes (et dans le cas de Snezna jama de façon marquée; *v. § Effectifs*) serait liée à la migration estivale de l'espèce depuis une zone plus continentale, *i.e.* autrichienne. Par ailleurs *L. brandti* est très proche de *L. mystacinus* par différents caractères, notamment les dimensions et la morphologie dentaire, et les deux taxons ont été longtemps considérés conspécifiques (e.g. ELLERMAN & MORRISON-SCOTT 1951). Les occurrences à Snezna jama et Ljubljanska jama sont les premières rapportées pour cette zone alpine slovène.

En l'état, l'absence apparente à Snezna jama de taxons comme *Miniopterus schreibersi*, *Plecotus auritus* LINNÉ, 1758, *Leuconoe daubentoni* LEISLER, 1817, *L. bechsteini* NATTERER, 1817, *L. nattereri* KUHLE, 1817, *Rhinolophus ferrumequinum* (SCHREBER, 1774), *R. hipposideros* (BECHSTEIN, 1800), *R. euryale* BLASIUS, 1853, pour la plupart attestés dans la zone concernée, semble imputable à des effets écologiques liés à la grotte plus qu'au biaisage de l'information. Le processus impliqué dans le cas présent est celui d'une colonisation en cours, depuis la récente libération estivale de l'entrée de la grotte de son culot de neige en été, et les espèces présentes sont peut-être des colonisateurs pionniers. Les paramètres physiques du milieu souterrain sont reconnus très variablement discriminants suivant les taxons (e.g. DJULIC 1961; 1963).

E - AUTRES MAMMIFÈRES ASSOCIÉS

De rares restes osseux et dentaires de rongeurs actuels, l'Écureuil commun et le Loir (*Sciurus vulgaris* LINNÉ, 1758 et *Glis glis* (LINNÉ, 1766) ont été recueillis dans la même grotte: le premier sous la forme d'un squelette presque complet qui pourrait indiquer une mort naturelle, le second sous la forme de quelques mandibules et vraisemblablement introduit

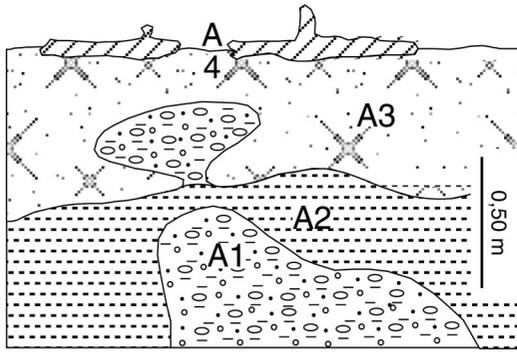


Figure 3. - Snezna jama (Montagne Raduha, Alpes de Slovénie), section de l'affleurement fossilifère: A1: banc à graviers, galets encroûtés, sables et limons argileux; A2: limons argileux à laminations; A3: banc mixte à limons argileux, sables, graviers encroûtés, vertébrés fossiles à chiroptères dominants; A4: plancher stalagmitique.

Figure 3. - Snezna jama, fossiliferous deposit section: A1: gravels, crusted pebble, sand, and clayey silt; A2: clayey silt with laminations; A3: mixed level with clayey silt, sand, crusted pebble, microvertebrate (mostly bat) remains; A4: calcitic floor.

par des régurgitations de rapaces. Le Loir est mentionné comme exceptionnel à 1500 m d'altitude.

LES CHIROPTERES FOSSILES DE SNEZNA JAMA

Dans le couloir descendant depuis les salles distales (point 28, Fig. 2) un endroit précis de la grotte montre l'affleurement (Fig. 3) de sédiments intrakarstiques meubles: graviers, argiles à graviers, vases argilo-carbonatées. Ils sont coiffés par un plancher stalagmitique souhaitablement datable par la méthode U/Th. Mais ces sédiments meubles pourraient aussi bien avoir été déposés après un déblaiement local au-dessous de ce plancher, comme il n'est pas rare dans les contextes karstiques. Ces dépôts peu indurés résultent d'apports de matériaux issus de l'érosion et de la dissolution du substratum rocheux, transportés et drainés dans la grotte à l'état de coulées boueuses hétérogènes («debris-flow»), puis déposés et stratifiés dans des dépressions intra-karstiques. Au point considéré, les vases argileuses contiennent, en nombre et bien préservés, des restes fossiles squelettiques et dentaires de chiroptères (AGUILAR *et al.* 1998). Le matériel recueilli initialement, et plus récemment complété, est en cours d'étude.

Les espèces fossiles identifiées à ce jour (*o.c.*) sont *Leuconoe* aff. *bechsteini*, *L.* aff. *mystacinus*, *Rhinolophus* aff. *euryle*, et *R.* aff. *ferrumequinum* (*nec* *vespertilionine* indet. *o.c.*), les deux premières communes (pour chacune: nombre de spécimens ≥ 100 ; crânes partiels, rangées dentaires assez complètes, dents isolées, fragments du squelette post-crânien), les deux *Rhinolophus* plus rares (nombre de spécimens ≤ 10 ; fragments de rangées; dents isolées). Les populations des deux *Leuconoe* témoignent d'une hétérogénéité de taille d'apparence bimodale, restant à contrôler. Ces fossiles s'apparentent étroitement à des espèces paléarctiques de la nature actuelle, bien caractérisées sur le plan morphologique et dimensionnel en ce qui concerne les rangées dentaires (*e.g.* MENU & POPELARD, 1987). Une seule est présente dans le peuplement actuel de la grotte (*L. mystacinus*); les autres (*L. bechsteini*, *Rhinolophus euryle*, *R. ferrumequinum*) en sont absentes en l'état des données. Sur la base actualiste, la forme affine de *R. euryle* suggère un environnement intra-karstique tempéré, puisque l'espèce actuelle, méridionale, hiberne dans des cavités à 8 - 11° C. Mais le peuplement fossile était peut-être seulement estival, ou encore le *R. aff. euryle* était-il représenté par de plus faibles effectifs, et/ou présent de façon sporadique?

De façon plus significative en l'état des données, la riche association fossile de Snezna jama révèle l'existence de colonies pérennes et abondantes, à une époque où la grotte était accessible sans l'obturation permanente (et depuis peu saisonnière et irrégulière) établie dans la période récente par l'accumulation de neige et glace à l'entrée. Ce simple constat est révélateur de conditions climatiques radicalement différentes des actuelles. A cette faune fossile est associé le rongeur arvicolidé *Clethrionomys* cf. *glareolus* (SCHREBER, 1780) révélé par quelques restes dentaires sans doute introduits dans la cheminée d'accès ou tout autre conduit par des régurgitations d'oiseaux rapaces. Le genre *Clethrionomys* est présent en Europe centrale et occidentale dès le Pliocène supérieur (FEJFAR & HEINRICH 1983), et l'espèce *C. glareolus* serait abondante surtout durant les phases chaudes du Wurm (NADACHOWSKI 1982, p. 46). Des éclats d'os longs de plus grands mammifères sont également présents dans ce dépôt, fortement usés et patinés, ainsi que des coprolites centimétriques de possibles carnivores.

EVOLUTION DU CONTEXTE CLIMATIQUE

Le réseau souterrain de Snezna jama est formé depuis une époque inconnue, anté-Pléistocène supérieur. La présence dans les résidus intra-karstiques de clastes rocheux étrangers au contexte encaissant, de même que l'abondance des formations calcitiques, étrangères aux autres grottes de la même zone et situation géographiques, font envisager une plus grande ancienneté que le Quaternaire supérieur.

A un moment du Pléistocène supérieur, la grotte se trouve dans des conditions propices à sa colonisation par des chiroptères et à la fréquentation d'autres mammifères. L'occupation par les chauves-souris est celle de colonies abondantes, peut-être essentiellement estivales, et fidèles sur une durée de quelques centaines à quelques milliers d'années. Les conditions dans la grotte semblent être tempérées d'après la présence du *Rhinolophus euryale*, et les conditions générales sont nettement humides d'après l'importance des coulées et accumulations de boues argileuses et graveleuses qui ensevelissent les restes fossiles. L'énergie de ces transports reste cependant plutôt faible, d'après la nature bien conservée, peu fragmentée, du matériel fossile.

Par la suite, sur une certaine durée du Pléistocène supérieur et Holocène et jusqu'à la période précédant immédiatement le Présent, la grotte se trouve et reste placée dans des conditions froides. Jusqu'aux années 1980 elle reste obturée, inconnue des humains, par la présence constante de la neige dans le puits d'entrée. Il n'y a pas de colonies de chiroptères pendant cette période.

L'évolution climatique toute récente, depuis une vingtaine d'années, fait que l'entrée de Snezna jama se désobstrue généralement pendant la saison chaude et qu'ainsi elle a pu être découverte et explorée. Dès ce moment une discrète colonisation estivale a lieu par différentes espèces de chiroptères de la faune paléarctique.

En conclusion, la genèse et le contenu du gisement à chiroptères de Snezna jama témoigne d'une phase climatique plus chaude et humide (*i.e.* pluvieuse) que la présente. La présence de l'unique rongeur associé serait compatible avec un inter-glaciaire récent ou un épisode intra-Wurmien d'effet comparable. Dans cette perspective temporelle, l'occupation saisonnière présente de Snezna jama par les chiroptères apparaît comme une recolonisation toute récente, et labile. Une hypothèse additive ou alternative con-

siste à voir, dans le net refroidissement survenu à Snezna jama après la phase chaude à faune abondante et pérenne, l'effet d'une modification altitudinale liée à l'élévation récente du massif alpin.

REMERCIEMENTS

Les données de terrain ont été acquises dans le cadre du Programme franco-slovène Proteus (Projet n° 97011, Directeur J.-P. AGUILAR) au cours de missions de 1998 à 2000. Pour leur participation sur place sont remerciés Jacques MICHAUX, Bernard MARANDAT, ainsi que Silvo RAMSAK et Darko NARAGLAV, membres de la société spéléologique Jamarsko drustvo «Crni Galeb» (Prebold, Slovénie), en charge de Snezna jama. La détermination du matériel a bénéficié de l'expertise de M. Henri MENU; ses critiques et sa communication d'informations et documents ont été grandement profitables. Les Drs. B. D. PATTERSON (Chicago) et C. IBAÑEZ (Seville) ont assuré une critique constructive du manuscrit. Les développements du présent mémoire engagent la seule responsabilité des auteurs.

Publication PEPS (UMR-CNRS 5125) Lyon et Contribution ISEM (UMR-CNRS 5554) Montpellier n° 2001-115.

BIBLIOGRAPHIE

- AGUILAR, J.-P., CROCHET, J.-Y., KRIVIC, K., MARANDAT, B., MICHAUX, J., MIHEVC, A., SIGÉ, B. & SEBELA, S. 1998. Pleistocene small mammals from some karstic fillings of Slovenia. Preliminary results. *Acta Carsologica*, **27/2** (9): 141-150.
- ALTRINGHAM, J. D. 1996. *Bats. Biology and Behaviour*. 262 p. Oxford University Press.
- BROSSET, A. 1966. *La Biologie des Chiroptères*. 240 p. Masson et Cie. Paris.
- CERVENY, J. & KRSTUFEK B. 1988. A contribution to the knowledge of the Bats of Central and Southern Dalmatia, Yugoslavia (Chiroptera, Mammalia). *Acta biologica slovenica*, **3** 6 : 17-30.
- CRYAN P. M., BOGAN, M. A. & ALTENBACH, S. 2000. Effect of elevation on distribution of females bats in the Black Hills, South Dakota. *Journal of Mammalogy*, **81**: 719-725.
- DJULIC, B. 1961. Contribution à l'étude de la répartition et de l'écologie de quelques chauves-souris cavernicoles de Dalmatie. *Mammalia*, **25**: 287-313.
- DJULIC, B. 1963. Etude écologique des chauves-souris cavernicoles de la Croatie occidentale (Yougoslavie). *Mammalia*, **27**: 285-436.

- ELLERMAN, J. R. & MORRISON-SCOTT, T. C. S. 1951. *Checklist of Palearctic and Indian Mammals 1758 to 1946*. 1810 p. British Museum (Nat. Hist.). Londres.
- FEJFAR, O. & HEINRICH, W.-D. 1983. Arvicoliden-Sukzession und Biostratigraphie des Oberpliozäns und Quartärs in Europa. *Schriften der Geologischen Wissenschaft*, 19/20: 61-120.
- GAMS, I. 1998. Kras. In: *Geografija Slovenije*. I. GAMS & I. VRIŠER, Eds. p. 72., Slovenska Matica. Ljubljana.
- HILL, J. E. & SMITH J. D. 1984. *Bats. A natural history*. 243 p. British Museum (Nat. Hist.). Londres.
- KOOPMAN, K. F. 1993. Order Chiroptera. In: *Mammal Species of the World, a taxonomic and geographic reference*. D.E. WILSON & D.A. REEDER, Eds. p. 137-241. 2nd Edition, Smithsonian Institution Press. Washington & London.
- KRYSTUFEK, B. 1989. Distribution of bats in Slovenia (Yugoslavia). In: *European Bat Research 1987*. V. HANACEK & J. GAISLER, Eds., p. 393-397. Charles Univ. Press. Prague.
- McKENNA, M. C. & BELL, S. K. 1997. *Classification of Mammals Above the Species Level*. 631 p. Columbia University Press. New York.
- MEKINDA-MAJARON, T. 1995. Klimatografija Slovenije 1961-1990. Temperature zraka. *Hidrometeorološki zavod Republike Slovenije*: 356. Ljubljana.
- MENU, H. 1969. Recherches sur les chiroptères de l'Aisne et de la Marne. *Annales Université & Association Régionale pour l'Etude et la Recherche Scientifique*, Reims, 7: 13-28.
- 1987. Morphotypes dentaires actuels et fossiles des chiroptères vespertilioninés. 2eme Partie: Implications systématiques et phylogéniques. *Palaeovertebrata*, 17: 77-150.
- 1988. Sur le statut taxonomique de *Myotis* KAUP, 1829 (Mammalia, Chiroptera). *Palaeovertebrata*, 18: 263.
- & Popelard, J.-B. 1987. Utilisation des caractères dentaires pour la détermination des Vespertilioninés pour l'Ouest européen. *Le Rhinolophe*, 4: 1-88.
- HAND, S. & SIGÉ, B. 2002. Oldest Australian vespertilionid (Microchiroptera) from the early Miocene of Riversleigh. *Alcheringa*, 26: 319-331.
- MITCHELL-JONES, A. J., AMORI, G., BOGDANOWICZ, W., KRYSTUFEK, B., REIJNDERS, P.J.H., SPITZENBERGER, F., STUBBE, M., THISSEN, J. B. M., VOHRALIK, V. & ZIMA, J. 1999. *Atlas of European Mammals*. 484 p. Academic Press.
- NADACHOWSKI, A. 1982. Late Quaternary rodents of Poland with special reference to morphotype dentition analysis of voles. *Polska Akademia Nauk, Warsawa-Krakow*, 168 p.
- NARAGLAV, D. & RAMSAK, S. 1990. Snezna jama na Raduhi. *Nase jame*, 32: 88-92. Ljubljana.
- ROSE, K. 1981. Composition and species diversity in Paleocene and Eocene mammal assemblages: an empirical study. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 13: 367-388.
- RUEDI, M. & MAYER, F. 2001. Molecular systematics of bats of the genus *Myotis* (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological convergences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 21: 436-448.
- SCHOBER, W. & GRIMMBERGER, E. 1987. Die Fledermäuse Europas. Ed. française: *Guide des chauves-souris d'Europe. Biologie. Identification. Protection*. 223 p. Delachaux & Niestlé, D. Perret, Ed., Neuchâtel & Paris (1989).
- SLUITER, J. W. & VAN HEERDT P. F. 1958. Observations écologiques sur quelques colonies estivales de chauves-souris des grottes en France. *Notes biospéléologiques*, 13: 111-120.
- TUPINIER, Y. 2001. Historique de la description des espèces européennes de chiroptères. *Le Rinolophae*, 15: 1-140.
- ZIEGLER, R. 2000. The bats (Chiroptera, Mammalia) from the Late Oligocene Fissure Fillings Herrlingen 8 and Herrlingen 9 near Ulm (Baden-Württemberg). *Senckenbergiana lethaea*, 80, 2: 647-683.
- ZUPANCIC, B. 1995. Klimatografija Slovenije 1961-1990. Padavine. *Hidrometeorološki zavod Republike Slovenije*: 366. Ljubljana.

APPENDICE

Il ne rentrait pas dans le propos original de cette note de justifier à nouveau l'emploi du taxon générique *Leuconoe* pour certaines espèces, parallèlement à celui de *Myotis* pour d'autres. Cette distinction tient essentiellement à la morphologie des dents molaires supérieures, et se trouve exposée ou reprise dans diverses publications (e.g. MENU, 1987, 1988; ZIEGLER, 2000; MENU *et al.*, 2002). Par une méthodologie d'essence paléontologique, une différence évidente à l'examen direct est prise en compte dans sa signification évolutive, phylogénique, et systématique. Sur la base de l'autorité et sans analyse de l'argumentation produite, la classification zoologique de KOOPMAN (e.g. 1993), reprise dans celle des mammifères de McKENNA & BELL (1997) rejette cette revalidation de *Leuconoe*. Il reste clair, cependant: 1/ que le genre *Myotis* est parfaitement restreint, par sa morphologie molaire évoluée, aux espèces actuelles *M. myotis* (espèce-type) et *M. blythi*, sans exclusive d'autres espèces du Cénozoïque supérieur d'Europe; 2/ que ce rameau ainsi reconnu est un ensemble naturel monophylétique (*contra* RUEDI & MAYER 2001); et 3/ que sa dispersion biogéographique revêt dès lors un tout autre sens que l'absence de sens artificiellement reflétée par les classifications en cours. A l'opposé, *Leuconoe* (inclus *Selysius*) reste un vaste ensemble ubiquiste de dispersion ancienne, à morphologie molaire primitive (avec variations), et sa structure phylogénique et systématique appelle l'investigation, tant morphologique, inclus paléontologique, que moléculaire. Son histoire est documentée depuis l'Eocène supérieur et par la suite pratiquement en continu (e.g. MENU *et al.*, 2002). Cette conception a l'intérêt de reconnaître un rameau homogène et moderne, de dispersion paléarctique restreinte (*Myotis*) et de réduire d'autant la plus grande part des leuconofomes (*sensu* MENU, 1987) à un groupe souche ancien, de vaste dispersion mondiale, provisoirement regroupé dans le grand genre *Leuconoe*.

