



HAL
open science

Les espèces dites ” autochtones ” et ” allochtones ” au regard de l’archéozoologie : l’exemple de la faune piscicole (Cyprinidae)

Alexandra Liarsou

► To cite this version:

Alexandra Liarsou. Les espèces dites ” autochtones ” et ” allochtones ” au regard de l’archéozoologie : l’exemple de la faune piscicole (Cyprinidae). 2013. halshs-00797148v1

HAL Id: halshs-00797148

<https://shs.hal.science/halshs-00797148v1>

Preprint submitted on 7 Mar 2013 (v1), last revised 20 Nov 2014 (v2)

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L’archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d’enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Qualification des espèces dites « autochtones » et « allochtones » au regard de l'archéozoologie : l'exemple de la faune piscicole (*Cyprinidae*)

Alexandra Liarsou

Docteur en Archéologie, Ethnologie, Préhistoire – Université Paris 1
UMR 7041 ArScAn - Archéologies et Sciences de l'Antiquité
Membre associé, équipe Archéologies environnementales
Maison de l'Archéologie et de l'Ethnologie,
21 allée de l'Université,
92023 Nanterre Cedex – France

Nota bene : figures en fin de document

Introduction

Le législateur prévoit de nombreuses dispositions pour effectuer la gestion et la protection de certaines espèces animales et des milieux qui y sont associés¹. Les stratégies de conservation sont en partie impulsées par un inventaire national du patrimoine naturel (INPN)² et par la détermination des espèces autochtones et des espèces allochtones, potentiellement invasives.

D'après le rapport *Évolution holocène de la faune de vertébrés de France : invasions et extinctions*³, une espèce est dite autochtone de France lorsque « elle est réputée s'être reproduite au début de l'Holocène dans les milieux dulçaquicoles, saumâtres ou terrestres de ce territoire, qu'elle y soit actuellement présente, disparue ou de retour après une disparition temporaire » (p. 2). Une espèce est dite allochtone de France lorsque « ne se reproduisant pas dans ses milieux dulçaquicoles, saumâtres ou terrestres au début de l'Holocène, elle y constitue actuellement ou y a constitué pendant plusieurs siècles avant de disparaître, une ou des populations s'y reproduisant de façon pérenne » (p. 3). Enfin, l'invasion biologique, même si elle fait l'objet de multiples définitions, peut s'envisager comme « le fait qu'une espèce qui a accru son aire de répartition initiale pendant une période de temps définie, en liaison ou non avec l'activité humaine, constitue, dans la partie nouvelle de son aire de répartition, une ou des populations pérennes se reproduisant et se maintenant sur place sans d'obligatoires apports extérieurs » (p. 2).

Les espèces allochtones et les invasions biologiques sont considérées comme des dangers pour les écosystèmes. Les auteurs du rapport ajoutent : « si le caractère allochtone d'une espèce ne justifie pas à lui seul d'entreprendre une gestion de ses populations, documenter l'impact des populations

¹ Par exemple, les désignations en zone spéciale de protection et conservation, dans le cadre de la mise en œuvre du réseau écologique européen *Natura2000*. La proposition de désignation :

-d'une *zone de protection spéciale* (Directive 2009/147/CE) du parlement européen et du Conseil du 30 novembre 2009 concernant la conservation des oiseaux sauvages ou,
-d'une *zone spéciale de conservation* (Directive 92/43/CEE du Conseil du 21 mai 1992) concernant la conservation des habitats naturels, de la faune et de la flore sauvages,
doit être soumise par le(s) préfet(s), à la consultation des organes délibérants des communes et des établissements publics de coopération intercommunale.

Par exemple, les arrêtés préfectoraux de *protection de biotope* (Articles L.411-1 et L.411-2, R.411-15 à R.411-17 du code de l'environnement. Circulaire n°90-95 du 27 juillet 1990 relative à la protection des biotopes nécessaires aux espèces vivant dans les milieux aquatiques).

² Les inventaires concernant la faune et la flore de France ainsi que les différents statuts accordés à ces composants, sont coordonnés par l'État (Article L411-5). Des experts sont sollicités pour réaliser ces inventaires, conformément à ce que le Code l'Environnement préconise.

³ Pascal M., Lorvelec O., Vigne J.D., Keith P., Clergeau P. 2003. *Évolution holocène de la faune de vertébrés de France : invasions et extinctions*. Institut National de la Recherche Agronomique, Centre National de la Recherche Scientifique, Muséum National d'Histoire Naturelle. Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris (FRA). Version du 10 juillet 2003.

allochtones sur les écosystèmes d'accueil et la biodiversité autochtone constitue un préalable indispensable, ne fut-ce que pour élaborer et argumenter une politique globale de gestion des espèces allochtones (...) à ce jour, 70 % des espèces répondant à la définition de l'invasion biologique n'ont fait l'objet d'aucune mesure de gestion. D'où provient cette carence ? » (p. 5).

Le partage entre espèces autochtones et allochtones peut donner lieu à des modes de traitement différents (éventuelles mesures d'élimination pour les allochtones). Quel est le degré de validité de toute tentative de partage entre allochtone et autochtone au regard de la très longue durée, au regard des données de l'archéozoologie, qui s'étoffent à chaque nouvelle découverte ? Par ailleurs, les allochtones sont-elles invariablement nuisibles au bon fonctionnement des écosystèmes ?

1. Distinction juridique entre allochtone et autochtone

La distinction entre l'espèce « autochtone » et « allochtone » est au cœur de la préoccupation de préservation d'un patrimoine naturel. Protection et conservation de la nature (habitats, faune et flore sauvages) sont l'objet du chapitre 1er et du chapitre IV du Livre IV du Code de l'Environnement. L'article L310-1 du Code de l'Environnement (modifié par la Loi n°2012-788 du 12 juillet 2010 art. 130) stipule qu'il est « établi par l'État, dans chaque département, un inventaire départemental du patrimoine naturel. Cet inventaire recense les sites, paysages et milieux naturels définis en application de textes dont la liste est fixée par décret ; les mesures de protection de l'environnement prises en application des textes dont la liste est fixée par décret, ainsi que les moyens de gestion et de mise en valeur qui s'y rapportent, le cas échéant ».

Nous observons un glissement du registre sémantique de l'espèce allochtone à l'espèce introduite (par l'homme) et de l'espèce autochtone à celle d'espèce naturelle (non introduite par l'homme, non élevée par l'homme) dans le vocabulaire employé par la législation et la réglementation en vigueur.

Ainsi, l'article L411-3 notifie qu' « afin de ne porter préjudice ni aux milieux naturels ni aux usages qui leur sont associés ni à la faune et à la flore sauvages, est interdite l'introduction dans le milieu naturel, volontaire, par négligence ou par imprudence : 1° De tout spécimen d'une espèce animale à la fois non indigène au territoire d'introduction et non domestique, dont la liste est fixée par arrêté conjoint du ministre chargé de la protection de la nature et, soit du ministre chargé de l'agriculture soit, lorsqu'il s'agit d'espèces marines, du ministre chargé des pêches maritimes ; 2° De tout spécimen d'une espèce végétale à la fois non indigène au territoire d'introduction et non cultivée, dont la liste est fixée par arrêté conjoint du ministre chargé de la protection de la nature et, soit du ministre chargé de l'agriculture soit, lorsqu'il s'agit d'espèces marines, du ministre chargé des pêches maritimes ».

Il faut ajouter que dès que la présence dans le milieu naturel d'une des espèces visées par ledit article est constatée, l'autorité administrative peut procéder ou faire procéder à la capture, au prélèvement, à la garde ou à la destruction des spécimens de l'espèce introduite.

Les dispositions relatives à la surveillance biologique du territoire sont énoncées dans le Code Rural (livre II, titre V, chapitre 1er). L'article L251-3, (modifié par l'Ordonnance n°2011-862 du 22 juillet 2011 art. 4) indique que « sont considérés comme des organismes nuisibles tous les ennemis des végétaux ou des produits végétaux, qu'ils appartiennent au règne animal ou végétal ». Le titre 1er du livre II du Code Rural nous ramène également à une distinction entre espèce domestique et espèce sauvage, car elle recoupe la problématique des introductions d'espèces exogènes et celle de leur interdiction, en raison des dégâts qu'elles pourraient causer aux espèces indigènes.

Il semble que toute introduction d'un représentant domestique dans un milieu réputé naturel soit conçue comme une « invasion biologique », au même titre que l'arrivée et l'installation durable d'une espèce sauvage réputée étrangère dans un territoire donné. Dans un cas comme dans l'autre, le facteur humain est mis en cause. Que ce soit involontairement ou délibérément, c'est une activité anthropique qui cause la perturbation potentielle de la composition du milieu naturel⁴. Nous pouvons donner à titre d'exemple les trois cas de figure suivants : animal élevé échappant au contrôle de l'exploitant ; transport illégal d'espèces non locales ; activités industrielles ayant entraîné un changement drastique de distribution des espèces et/ou ayant favorisé le peuplement d'espèces auparavant étrangères au territoire donné. Ces trois cas de figure peuvent être sanctionnés de la même manière, par une obligation d'éliminer ou de surveiller l'évolution démographique de l'espèce.

Le titre Ier du Code Rural est intitulé « La garde et la circulation des animaux » ; le chapitre Ier est consacré à « la garde des animaux domestiques et sauvages apprivoisés » ; le chapitre II est consacré à « l'identification et les déplacements des animaux ». Il est à noter que les mesures conservatoires à l'égard des animaux domestiques, des animaux sauvages apprivoisés ou tenus en captivité sont fixées par le Code de Procédure Pénale (article 99-1).

La question de l'introduction d'espèces étrangères est très prégnante pour les milieux aquatiques (rivières et étendues d'eau stagnante). Le chapitre II du Titre III du Code de l'Environnement est entièrement dédié à la « préservation des milieux aquatiques et la protection du patrimoine piscicole ». L'article L432-10 (JORF 22 septembre 2000, en vigueur le 1^{er} janvier 2002), stipule qu'« est puni d'une amende de 9 000 euros le fait : 1° D'introduire dans les eaux mentionnées par le présent titre des poissons appartenant à des espèces susceptibles de provoquer des déséquilibres biologiques, et dont la liste est fixée par décret ; 2° D'introduire sans autorisation dans les eaux mentionnées par le présent titre des poissons qui n'y sont pas représentés ; la liste des espèces représentées est fixée par le ministre chargé de la pêche en eau douce ; 3° D'introduire dans les eaux classées en première catégorie, en vertu du 10° de l'article L. 436-5, des poissons des espèces suivantes : brochet, perche, sandre » (*etc.*)

2. Des autochtones allochtones dans nos cours d'eau ?

Les populations piscicoles semblent plus fortement soumises à la question de l'autochtonie que toute autre espèce animale, puisque des critères écologiques, essentiellement spatiaux, relatifs à chaque type de biotope aquatique reconnu (bassins versants, tronçons des rivières et des fleuves, lacs et étangs), définissent et légitiment les limites de la présence ou de l'absence de tel ou tel taxon.

Les modélisations biogéographiques des populations piscicoles pourraient sembler *a priori* relativement simples à réaliser en raison du caractère « délimité » (linéaire, fermé) des cours d'eau.

Les biologistes et écologues enregistrent des discontinuités statistiques dans la répartition des espèces et individualisent des groupements correspondant à des biocénotypes ou biozones exprimant d'une part la « préférence écologique » de chaque espèce et, d'autre part, marquant la succession des

⁴ Le rapport *Évolution holocène de la faune de vertébrés de France : invasions et extinctions* dit : « L'intérêt des naturalistes pour les espèces allochtones a toujours été limité. Quand ces espèces occasionnent de fortes pertes économiques ce sont les services spécialisés de l'état qui prennent en charges les études. Celles-ci sont alors orientées en fonction des missions particulières de ces services qui n'ont que rarement procédé à des études holistiques prenant en compte l'impact sur les écosystèmes d'accueils. Combler les lacunes dans le domaine de l'impact des populations allochtones sur le fonctionnement de leurs écosystèmes d'accueil nécessiterait donc de convaincre à la fois les naturalistes et la science académique de l'intérêt que présentent les travaux relatifs aux espèces allochtones, puissante source potentielle de perturbation au sein des écosystèmes » (p. 5).

différents niveaux écologiques. Cette caractérisation longitudinale matérialise une typologie des cours d'eau (Verneaux, 1977 ; Lefeuvre et Soulard, 1981). De l'amont vers l'aval, parallèlement aux changements des conditions du milieu, les peuplements de poissons évoluent sous l'influence principale de la pente, des dimensions du lit et de la température du cours d'eau. D'après le modèle de la « zonation piscicole » (Huet, 1949 ; Illiès et Botosaneanu, 1963 ; Verneaux, 1973), le domaine cyprinicole est partagé en deux espaces théoriques ; à savoir, la « zone à barbeau » et la « zone à brème ». La première zone correspond au cours moyen aux pentes relativement accentuées et aux eaux courantes. Le barbeau y évolue avec d'autres cyprinidés d'eau vive (vandoise, rotengle) et d'eau lente (carpe, brème) ainsi qu'avec des carnassiers comme la perche ou le brochet. La seconde zone correspond au cours inférieur large et profond, où la déclivité est faible et les températures élevées. La présence de la brème est dominante. Elle est principalement accompagnée de cyprinidés (tanche, carpe, gardon) et de prédateurs comme le brochet, le sandre ou la perche.

À l'évolution longitudinale des caractéristiques du milieu correspond également une succession de biocénoses, qui viennent scinder plus avant les espaces précités. Selon la typologie la plus usitée, fondée sur des critères morphodynamiques et physico-chimiques, trois zones sont identifiées : le « crénon » (zone des sources), le « rhithron » (cours d'eau de type rivière) et le « potamon » (cours d'eau de type fleuve), qui sont elles-mêmes subdivisées en unités plus restreintes (par exemple : « épipotamon », « métapotamon » *etc.*).

Il est en réalité très malaisé d'aborder la question de la répartition et des déplacements des poissons au sein des zones définies dans chaque rivière. Il est tout autant difficile de réaliser leur inventaire ou de comprendre leur mode de colonisation à l'intérieur des bassins versants et entre les bassins.

Les modèles bioécologiques de recolonisation des bassins versants proposés par les biologistes sont liés à des phénomènes naturels et supposent, dans la plupart des cas, que la dispersion des poissons dans les cours d'eau se soit faite à la faveur de la déglaciation et des changements hydrologiques majeurs qui y sont corrélés. Ces modèles s'appuient sur une diffusion des espèces piscicoles à partir de refuges glaciaires, espaces déterminés comme ayant été les plus favorables à la conservation des ichtyofaunes durant le dernier épisode glaciaire, en fonction des conditions hydrogéomorphologiques et climatiques reconstituées dans ces zones et selon l'écologie des taxons considérés. Cette diffusion se serait exercée à la faveur des transferts entre bassins et de captures de systèmes hydriques lors des crues, rendus possibles sous l'impulsion des modifications du climat (*cf.* Persat et Keith, 1997 : 15-32 ; Persat et Keith, 2001 : 17-22 ; Persat et Keith, 2002 : 295-301).

Fig. 1. Dispersion biogéographique des poissons (carto. A. Liarsou d'après Persat et Keith, 1997)

Le modèle biogéographique suggère que la majorité des processus de recolonisation de la faune piscicole s'est produite avant l'Holocène ou durant la transition entre le Tardiglaciaire et l'Holocène. Beaucoup de poissons sont considérés comme des autochtones des cours d'eau d'Europe (et des cours d'eau français)⁵.

Dans le but de statuer sur le caractère autochtone ou allochtone des populations piscicoles⁶, les biogéographes envisagent – lorsqu'il est impossible de faire concorder les données avec le modèle d'une colonisation tardiglaciaire à partir des zones refuges identifiées –, l'hypothèse de l'intervention

⁵ A l'échelle des bassins versants.

⁶ Cet objectif est explicite de la part des biogéographes, voir par exemple : Persat H. et Keith P. – « La répartition géographique des poissons d'eau douce en France : qui est autochtone et qui ne l'est pas ? », *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 344-345, 1997 : 15-32.

des hommes⁷. Cette possible intervention est parfois considérée comme susceptible d'avoir débuté à partir du Néolithique par quelques chercheurs (Persat, 2003 : 64). Cependant, les périodes envisagées comme les plus propices à la dispersion des poissons par l'homme demeurent l'époque romaine, le Moyen-Âge et surtout la période moderne (Persat et Keith, 1997 : 24).

Lorsque nous procédons à un examen diachronique de la répartition des principaux cyprinidés (en Europe) à partir de la synthèse des données archéozoologiques publiées, nous nous apercevons que leur présence sur les sites archéologiques du Tardiglaciaire et de l'Holocène ne concorde pas toujours avec le modèle biogéographique de dispersion naturelle dans les bassins hydrographiques. Or, à l'exception de la carpe⁸, la possibilité que les cyprinidés soient en grande partie allochtones de la plupart des systèmes hydriques d'Europe (notamment d'Europe de l'Ouest) et qu'ils aient pu être transportés par les sociétés humaines au cours de différentes périodes de l'histoire (et de la préhistoire) n'est que peu problématisée⁹.

La synthèse des données fait émerger trois scénarios principaux ; à savoir, une diffusion globalement naturelle des populations, à la faveur des transformations tardiglaciaires, dans le cas de la vandoise (*Leuciscus leuciscus*), du barbeau (*Barbus barbus*) et du rotengle (*Scardinius eurythrophthalmus*). Cette hypothèse est formulée sur la base d'une corrélation entre les indications fournies par les sciences naturelles et l'archéologie. C'est-à-dire que les données éthologiques relatives à chacun de ces taxons et les modalités de diffusion identifiées par le modèle biogéographique coïncident avec la localisation géographique et les datations des premières mentions archéozoologiques dans chaque bassin hydrographique.

L'analyse diachronique de la répartition du chevesne (*Leuciscus cephalus*) et du gardon (*Rutilus rutilus*) laisse quant à elle supposer des origines multiples de dispersion. Les archéofaunes tendent dans certains cas à corroborer un processus de colonisation conforme au modèle biogéographique tandis que d'autres situations présentent localement une ambiguïté, caractérisée par l'impossibilité de mettre en relation la présence de ces espèces dans un bassin versant avec les processus de diffusion évoqués par la biogéographie.

Enfin, nous postulons en faveur d'une diffusion par les groupes humains, ou, du moins, par un facteur non identifié par la biogéographie, dans le cas du carassin (*Carassius carassius*) et surtout de la brème commune (*Abramis brama*)¹⁰. L'enregistrement de trop grandes incohérences (disparités ou

⁷ Par exemple : Persat H. et Keith P. – « La reconquête du réseau hydrographique français par les poissons d'eau douce à l'Holocène : à la nage ou à pied ? », in : J.P. Bravard et M. Magny (eds), *Paléohydrologie fluviale et lacustre en France depuis 15 000 ans*, Errance, Paris, 2002 : 295-301.

⁸ Dont il ne fait plus aucun doute qu'elle soit une espèce allochtone. Pascal M., Lorvelec O., Vigne J.D., Keith P., Clergeau P. 2003. *Évolution holocène de la faune de vertébrés de France : invasions et extinctions*. Institut National de la Recherche Agronomique, Centre National de la Recherche Scientifique, Muséum National d'Histoire Naturelle. Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris (FRA). Version du 10 juillet 2003 : p. 116-119.

⁹ A l'exception du chevesne ou du barbeau méridional : par exemple : Laroche J., Durand J.D., Bouvet Y., Guinand B. et Brohon B. – Genetic structure and differentiation among populations of two cyprinids, *Leuciscus cephalus* and *Rutilus rutilus*, in a large European river, *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 56 (9), 1999 : 1659-1667 ; Persat H. et Berrebi P. – "Relative ages of present populations of *barbus barbus* and *barbus meridionalis* (Cyprinidae) in southern France : preliminary considerations", *Aquatic Living Resources*, 3, 1990 : 253-263.

Ph. Keith (1997) remarque que le gardon *Rutilus rutilus*, le rotengle *Scardinius eurythrophthalmus*, la brème *Abramis brama* et la brème bordelière *Blicca bjorkna* ne présentent aucune logique biogéographique.

¹⁰ Le cas de la tanche fera l'objet d'une étude spécifique.

hiatus) entre les zones et périodes présumées de recolonisation de ces espèces et les premières mentions archéologiques enregistrées par bassin versant supporte cette hypothèse.

Ces espèces sont inféodées aux eaux les plus calmes. Leur possibilité de remonter jusqu'à la source des fleuves et de franchir les bassins versants à la faveur de crues est extrêmement réduite. Les données archéozoologiques invalident une dispersion de ces poissons selon les paradigmes de la biogéographie. Les données sont difficilement conciliables avec le concept de zonation piscicole et les restrictions étho-écologiques formulées pour chaque taxon (censées conditionner leur répartition). L'absence de concordance entre le modèle et les données archéologiques doit impérativement laisser envisager d'autres facteurs de dispersion. Ce faisant, cela impose de reconsidérer le caractère autochtone de la brème¹¹ sur les cours d'eau français.

[Fig. 2. Distribution des sites archéologiques comportant du carassin \(carto. A. Liarsou\)](#)

[Fig. 3. Distribution des sites archéologiques comportant du barbeau \(carto. A. Liarsou\)](#)

[Fig. 4. Distribution des sites archéologiques comportant du chevesne \(carto. A. Liarsou\)](#)

[Fig. 5. Distribution des sites archéologiques comportant de la vandoise \(carto. A. Liarsou\)](#)

[Fig. 6. Distribution des sites archéologiques comportant du gardon \(carto. A. Liarsou\)](#)

[Fig. 7. Distribution des sites archéologiques comportant du rotengle \(carto. A. Liarsou\)](#)

[Fig. 8. Distribution des sites archéologiques comportant de la brème \(carto. A. Liarsou\)](#)

[Liste des sites archéologiques avec références bibliographiques manquante \[en cours d'actualisation\]](#)

Le chevesne et la vandoise sont des poissons cryophiles. Nous pouvons supposer qu'ils ont rapidement recolonisé les bassins européens à la faveur de modifications des systèmes hydriques intervenues au Tardiglaciaire et au début de l'Holocène. Il est également possible qu'ils aient pu persister dans une partie des réseaux fluviaux malgré les conditions climatiques froides. La dispersion de ces deux espèces semble suivre la logique biogéographique.

L'examen des formes phénotypiques et morphotypiques de la vandoise met en exergue un isolement géographique des populations qui semble attester de sa présence avant et pendant les glaciations dans les bassins français. C'est le seul cyprinidé envisagé comme apte à subsister durant le dernier maximum glaciaire¹² et dont la répartition est enregistrée actuellement dans l'ensemble des réseaux hydrographiques à l'exception des Alpes-Maritimes.

D'après l'examen des relations entre haplotypes¹³ (Hewitt, 2004 : 185), le chevesne aurait été constitué de cinq populations recolonisatrices distinctes, à partir de deux zones refuges, l'une pontique et l'autre ibérique. A partir de la première, deux populations se seraient diffusées dans toute l'Europe, l'une au Nord (Baltique, Russie, Scandinavie) et l'autre vers le centre et l'Ouest (Danube, Rhin, bassins français). Les trois autres populations auraient eu une aire de colonisation

¹¹ Le cas de la tanche fera l'objet d'une étude spécifique.

¹² Keith, P., Allardi, J., 1997. « Bilan des introductions de poissons d'eau douce en France ». *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 344/345, 181-191.

¹³ Hewitt G. "Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary", *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 359, 2004, 183-195.

restreinte, à la péninsule ibérique pour l'une, à la Turquie, la Grèce et l'Italie pour les deux autres. Les Pyrénées ainsi qu'une diagonale suivant le bassin de l'Elbe, de l'Oder et du Siret constitueraient les deux zones de contact et/ou d'hybridation des génomes.

L'espèce, moins cryophile que la vandoise, devient plus tardivement lisible sur les bassins du Sud de la France. La recolonisation s'est probablement effectuée par le refuge ibérique et semble suivre le modèle jusque sur le bassin de la Loire. Pour les zones où nous avons assez de données pour formuler des hypothèses, un problème se pose. Comment expliquer son absence du bassin du Rhône, antérieurement au Néolithique ? Comment expliquer sa présence « tardive » sur le Danube (10 100 BP¹⁴ au lieu de 12 000 BP pour les sites du Rhin et autres sites balkano-pontiques) ? Ceci, en dépit du fait que plusieurs sites archéologiques ayant livré de nombreux restes de cyprinidés existent pour des périodes antérieures à 10 100 BP. Comment expliquer que l'animal apparaisse plus tôt sur le Rhin dans la perspective d'une colonisation s'étant théoriquement réalisée d'Est en Ouest d'après les informations génotypiques ? Comment expliquer son apparition dans les spectres de faune de Grande-Bretagne à partir du 6^{ème} siècle de notre ère ?

Pour la vandoise, nous enregistrons une répartition strictement liée à la moitié Ouest de l'Europe. Elle est absente de l'ensemble du bassin du Danube. Toujours d'après les données archéologiques, nous observons sa persistance sur le Rhône aval, la Garonne et l'Adour durant les phases froides du Weichselien, tout comme une colonisation Tardiglaciaire (probablement par le refuge ibérique) jusqu'en Loire et en Vienne. Malgré des mentions peu fréquentes¹⁵, les données corroborent le modèle de colonisation naturel. La vandoise semble avoir été identifiée sur les sites tardiglaciaires du Rhin. Est-il possible que des populations résiduelles aient survécues dans les hydrosystèmes de plaine du Nord de l'Europe continentale ? Ce poisson n'est pas lisible sur les bassins de la Seine et de la Somme avant le Néolithique ; cependant, cette situation peut relever du biais archéologique¹⁶.

Les deux espèces, moins enclines à peupler les eaux stagnantes, à faciès lentique, sont absentes des sites de l'Europe du Nord, qu'ils bordent la Mer du Nord ou la Mer Baltique. L'absence de données préhistoriques pour la Scandinavie et le Danemark suggère une colonisation relativement tardive du chevesne. Ce dernier a pu être importé à l'époque médiévale en Suède. La première mention dont nous disposons remonte au 13^{ème} siècle de notre ère. Les données archéologiques n'attestent pas de la présence de ces deux espèces sur l'arc alpin, dans les zones humides des Pays-Bas ni les bassins de l'Elbe et de l'Oder avant le Néolithique. Les deux espèces sont identifiables sur les hydrosystèmes de la Baltique à partir de l'Age du Fer. Cependant, cette absence ne peut en rien valider une colonisation tardive par des déplacements anthropiques, au vu du faible nombre de sites composant notre corpus¹⁷.

Le gardon, espèce relativement thermophile et plutôt potamodrome, possède une distribution archéologique tardiglaciaire très vaste allant de l'Espagne et du Sud de la France à la Scandinavie. L'animal est un des cyprinidés les mieux représentés¹⁸. Il apparaît difficile que les espèces de ce type, le gardon étant toutefois le moins thermophile des cyprinidés potamodromes, aient pu survivre en

¹⁴ Dates non calibrées.

¹⁵ Phénomène vraisemblablement lié à la petite taille de l'animal (poisson non privilégié par les groupes humains, contraintes taphonomiques...)

¹⁶ La connexion Rhin/Angleterre (à travers la mer du Nord durant 3 000 ans au début de l'interglaciaire actuel) a pu conduire à la migration de faune complètes, dont la vandoise, vers l'Est de l'Angleterre ; la connexion s'étendait au affluents de la Manche (dont la Seine) durant le maximum glaciaire.

¹⁷ Du fait que peu de matériel faunique présente des restes ichtyologiques déterminés spécifiquement...

¹⁸ En contexte funéraire et domestique ; ses ossements sont également transformés en artefacts.

dehors de l'extrême Sud-Ouest du Languedoc-Roussillon ou de la Provence ; le Rhône lui-même ayant été un fleuve froid et au débit très irrégulier (et ce jusqu'à son embouchure) pendant le dernier épisode glaciaire. Les sites glaciaires qui attestent de sa présence sur le bassin de la Garonne et du Rhône sont rares. Ceci suggère une présence plus sporadique que celle de la vandoise ou du chevesne¹⁹. Au Bölling, le gardon est signalé sur le Doubs, puis au Dryas III, sur le bassin de la Loire et de la Saône. C'est un poisson associé à la zone à brème des rivières, mais il est plus mobile, ce qui lui a sans doute permis cette large répartition. Sur les sites paléolithiques et mésolithiques d'Espagne, le gardon est plusieurs fois signalé pendant la période glaciaire, ce qui indique qu'au moins une partie de ses populations a trouvé refuge en Espagne.

Cette répartition contraste avec la distribution théorique suggérée par les biologistes, qui fait du gardon une espèce d'Europe Centrale et d'Europe de l'Est ayant pour limite septentrionale la Finlande, la Suède et l'Angleterre et pour limite méridionale, les Alpes et le Bosphore. L'animal est signalé sur des sites du Tardiglaciaire appartenant au bassin de la Garonne, du Rhône, de la Loire mais aussi à l'Ouest et au Sud de l'arc alpin : lac de Neufchâtel au Tardiglaciaire ; Nord du lac de Constance au Mésolithique ; vallée de l'Adige).

Le gardon pond parfois à une température de 10 °C mais le plus fréquemment, entre 14 et 16 °C. Sa présence au Tardiglaciaire (Baltique, Dryas III) à des latitudes supérieures à 52°N pose question. Elle pourrait être liée à des eaux peu profondes (zones humides). Nous pouvons nous demander quel a été le schéma de colonisation de la zone par l'espèce. Au Mésolithique, les eaux sont de 2 à 3 °C plus chaudes qu'aujourd'hui. L'animal est représenté sur 30 % des sites danois et du Sud de la Suède. Le schéma de colonisation de l'ensemble de la zone septentrionale de l'Europe par le gardon doit être posé à partir de la Russie et de l'Ukraine, avec la zone des Pays-Baltes pour intermédiaire ; la première phase de colonisation périglaciaire débute au Dryas Ia. La situation de ce poisson semble similaire à celle suggérée pour le chevesne par l'analyse génétique.

Les sites du cours du Danube ne livrent aucun reste de l'animal avant le Néolithique récent. Comment le gardon peut-il être mentionné sur le Rhin et l'arc alpin au Tardiglaciaire (et au même niveau que les sources du Danube) alors même qu'il n'apparaît qu'au Mésolithique dans le Nord de l'Europe et au Néolithique sur le Danube ? Les couloirs potentiels de migration des populations provenant d'un refuge pontique ou caspien semblent à exclure. Une recolonisation par l'Ouest est-elle envisageable ?

Le gardon est un des cyprinidés les plus fréquemment cité dans les assemblages archéozoologiques de la période historique. Il est présent sur la Seine à partir de la fin de l'Âge du Fer. En Grande-Bretagne, le gardon semble apparaître à la période Viking vers le 9^{ème} siècle, à York. Il est ensuite régulièrement mentionné dans les couches médiévales postérieures puis sur des sites modernes. Les données étai-ent l'hypothèse de l'importation. Il est difficile de définir avec certitude si celle-ci a eu lieu au premier Moyen-âge, comme les indices le laissent à penser. La finalité économique de cette importation serait également à préciser.

Le barbeau, peu fréquent sur les sites archéologiques, semble mettre davantage de temps à recoloniser les bassins du Sud de la France. L'espèce n'est jamais attestée avant l'Holocène sur les bassins de la Garonne et de la Loire. Une population résiduelle a vraisemblablement existé sur le Rhône, où le poisson est attesté au Würm III. La majeure partie de ses populations s'est sans doute repliée vers le refuge glaciaire ibérique (il est présent durant l'Aurignacien, le Solutréen et le

¹⁹ Le gardon étant d'un peu plus grande taille que les deux autres espèces, ses ossements auraient dû être mieux conservés.

Gravettien). Le fait que l'animal soit peu signalé n'est pas nécessairement significatif de difficultés d'expansion plus importantes que pour le gardon. Cependant, le fait que l'animal ne puisse pas se reproduire dans des eaux dont la température est inférieure à 14°C (au contraire du gardon) tend à accréditer cette hypothèse.

Nous ne pouvons statuer sur son expansion à partir du bassin du Danube, l'animal n'étant pas signalé au Tardiglaciaire mais seulement à partir du Mésolithique puis à partir du Néolithique sur le Rhin aval. Il est également difficile de statuer sur l'origine de sa présence sur l'arc alpin au Néolithique ainsi qu'en Angleterre au 6^{ème} siècle et en Italie à partir du 14^{ème} siècle. Il est dans chaque cas possible que la diffusion de l'espèce résulte d'introductions humaines.

La période de la Tène représente, à l'inverse de la situation observable pour les autres espèces, une période d'expansion et d'exploitation importante de l'animal : sur le Rhin amont notamment, sur le Rhin aval, sur le bassin amont et moyen du Danube. C'est également la période à laquelle l'animal devient lisible sur le bassin de la Seine. Il n'est pas exploité par les sociétés d'Europe du Nord (Baltique, Danemark, Scandinavie), ce qui semble traduire, au vu du corpus de sites disponible, une absence réelle dans l'environnement. Ce poisson fréquente le cours moyen des rivières à courant modéré mais il est aussi capable de migrations relativement importantes. Pourtant, il ne semble pas peupler le Nord et le Centre de l'Europe. Il est restreint de la Protohistoire au Bas Moyen-âge à l'Ouest de l'Europe (Angleterre, Somme, Seine, Loire, Rhin, Danube amont et moyen). Il n'est pas signalé au Moyen-âge sur le Danube aval.

A l'inverse, le rotengle est associé au Nord de l'Europe. Cette espèce est censée se reproduire sur l'ensemble de son aire de répartition continentale au début de l'Holocène (Pascal et *al.*, 2003 : 123). Sachant que l'animal est, à partir du Préboréal et du Boréal, bien représenté dans le Centre et le Nord de l'Europe, il est étonnant de n'en voir aucune trace d'exploitation antérieure. Seule une zone constitue une exception : le bassin amont de la Loire amont (à l'Alleröd). L'origine de la présence du rotengle dans cette zone est difficile à déterminer car les conditions de possibilités naturelles envisagées par le modèle biogéographique n'indiquent pas de modalités de passage vers la Loire, en dehors de captures de la Garonne ou du Rhône, à partir de refuges locaux ou ibériques ; ces refuges ne concernant manifestement pas l'espèce.

Au vu de sa lisibilité tardive sur le Danube aval, il est possible que l'origine de la colonisation de l'Europe centrale, du Nord et de l'Ouest par le rotengle soit à rechercher dans une zone non encore suffisamment renseignée, en Russie ou en Ukraine. Il faut toutefois mentionner la présence de ce taxon au Sud de l'arc alpin – dans l'Adige italien –, au Boréal. Dans le Sud de la France, le rotengle fait une entrée tardive dans les spectres de faune, à partir du Haut Moyen-âge sur le Rhône. C'est par ailleurs au Moyen-âge central puis durant la Modernité que son exploitation redevient lisible sur le bassin de la Seine et celui de la Loire ; cet apparent hiatus peut être pris en considération car il ne semble pas résulter du seul état de la recherche ou du biais de sources hétérogènes. Il est significatif dans la mesure où il n'est pas observable pour les autres cyprinidés. En Grande-Bretagne, le poisson n'apparaît sur le site de York qu'à partir du 12^{ème} siècle. Pourtant, d'après son éthologie, il aurait pu coloniser la zone par les modifications hydrologiques intervenues entre le Tardiglaciaire et l'Holocène.

Le carassin, écologiquement et biologiquement proche de la carpe et s'hybridant fréquemment avec elle, possède une distribution totalement différente de cette dernière²⁰. Il est sporadiquement représenté au Boréal dans la zone danoise et balte, puis à l'Age du Bronze en Suède. S'il ne s'agit pas

²⁰ De nouvelles données sur la diffusion de la carpe en Europe nous ont conduits à examiner le cas de l'espèce dans une étude à part entière.

d'erreurs de détermination, il est représenté au Néolithique sur la Meuse et à l'Age du Bronze sur la Saône. Il n'apparaît en revanche sur le Danube qu'à partir du Néolithique final, où il est ensuite régulièrement mentionné à l'Age du Bronze et du Fer, au premier Moyen-âge et au Moyen-âge central.

D'après Pascal et *al.* (2003 : 115), l'aire de répartition d'origine du carassin en Europe devait se limiter à l'Ouest du bassin de la Baltique et du Danube, quand il fut introduit « très tôt » à l'Ouest de cette limite, la majorité des introductions étant considérées comme modernes et ponctuelles ; ceci puisque le carassin n'est pas censé, du point de vue éthologique, pouvoir se disséminer aisément en Europe, contrairement aux autres cyprinidés jusqu'ici étudiés. En effet, pour les autres cyprinidés, nous pouvons toujours supposer que l'origine de leur présence dans les bassins européens et les caractéristiques démographiques de leurs peuplements respectifs sont le fruit de facteurs hydrologiques et climatiques. Certaines modalités de transfert n'auraient pas encore nécessairement été envisagées par le modèle.

Expliquer la diffusion d'une espèce sédentaire comme le carassin est beaucoup plus malaisé²¹. D'après le modèle biogéographique, la connexion naturelle entre le Danube, la Vistule, l'Oder et l'Elbe, cours d'eau de plaine le long des barrières morainiques (Pologne, Prusse), puis à travers le lac Baltique aurait pu permettre le déplacement du carassin.

Encore faudrait-il prouver que sa recolonisation se soit opérée à partir d'un refuge glaciaire défini et en particulier du refuge « ponto-caspien ». Le carassin ne fait son apparition qu'à l'Atlantique sur le bassin du Danube. Nous n'enregistrons aucun indice de sa présence tardiglaciaire sur le bassin aval du Danube. Par ailleurs, en Grande-Bretagne, le carassin, qui était considéré comme ayant été introduit avec la carpe à la suite d'une confusion avec le carassin doré (*Carassius auratus*) a depuis été reclassé comme « autochtone » du Sud-Est de l'Angleterre (Copp et *al.*, 2005 : 263-274). Si cela s'avère, il faut imaginer un modèle de colonisation totalement différent de celui qui a été élaboré jusqu'ici par les biogéographes.

Le problème de la colonisation des cyprinidés se pose pour les espèces potamodromes, réputées inféodés aux eaux lentes du delta des fleuves et des zones humides. Le cas de la brème est à cet égard particulièrement évocateur :

La brème (*Abramis brama*) est très commune sur les sites du Nord de l'Europe, du Boréal à l'Atlantique (Danemark, Lac Ancylus et baie de Mecklenburg, zones humides Rhin/Meuse aval, Suède). C'est le cyprinidé le plus fréquemment représenté. Plus à l'Est, la brème est identifiée dans les assemblages ichtyofauniques de la zone balte dès 10 500 BP. Son schéma de dispersion semble donc axé Est->Ouest. D'après le modèle biogéographique, brème commune et brème bordelière ont pu passer du bassin du Danube à la Vistule, l'Oder et l'Elbe puis à travers le lac Baltique (comme le carassin)²². Nous pouvons envisager que la brème se soit diffusée des zones baltiques vers les zones de la Mer du Nord jusqu'aux terrains humides du delta du Rhin lors de phases climatiques propices (lors des transgressions et de l'abaissement du niveau de la mer...).

Sur le Danube aval, la brème est le cyprinidé le plus anciennement attesté et le plus régulièrement (entre 12 600 et 9 000 BP à Cuina Turcului, Climente II, Ostrovul Banului, Schela Cladovei). Il est à noter que les spécimens retrouvés à Cuina pesaient entre 10 et 12 kg dans les niveaux romanello-aziliens²³, ce qui est exceptionnel pour ce taxon. Dans la région des Portes de Fers et du delta du

²¹ De même concernant la tanche, qui fera l'objet d'une étude spécifique.

²² Connexions naturelles ayant mené à des transferts complets de faune piscicole.

²³ D'après les estimations faites à partir des études ostéométriques.

Danube, les spécimens retrouvés sur les sites néolithiques pesaient entre 1 et 3 kg. Actuellement, les brèmes de la zone pèsent entre 3 et 6 kg. Cette espèce est une des plus fréquentes au Néolithique sur les sites archéologiques du bassin du Danube. Une diminution de sa taille ainsi qu'une baisse notable d'exploitation au profit de la carpe et du silure sont enregistrées au cours de la période (Radu, 2003 : 166-178).

Il est frappant de constater sa disparition de l'exploitation piscicole postérieure à la période de la Tène. L'animal semble faire l'objet d'un désintérêt majeur de la part des populations locales. Pendant la période médiévale, elle est faiblement exploitée à Oltina/Capul Dealului entre le 10^{ème} et le 13^{ème} siècles, à Szarvas-Rozsas, aux 10-12^{ème} siècles avec la brème bordelière ainsi qu'à La Capidava, à proximité de la Mer Noire au Haut Moyen-âge. Comme le suggère Hoffmann (1996 : 660), il est envisageable que sa pisciculture ait précédé celle de carpe, et que cette dernière l'ait supplantée relativement tardivement (Moyen-âge central et tardif) dans plusieurs régions.

Si la brème est délaissée par les populations humaines du Sud de l'Europe, elle acquiert en revanche une grande importance pour les populations de l'Elbe, de la Weser et surtout de l'Oder, où un grand nombre d'individus est pêché du Premier Moyen-âge au Moyen-âge tardif, notamment à proximité des côtes polonaises, dans les lacs eutrophes et les étendues d'eau saumâtres de la Mer Baltique. Sur les sites archéologiques, la taille moyenne de l'espèce n'est que de 40 cm, correspondant à des individus entre 0,5 et 1,5 kg ; ces prises peu sélectives suggèrent que les brèmes ont été pêchées à l'aide de filets. Les animaux sont faciles à capturer pendant la saison du frai sous la glace.

La brème est également fréquente sur les sites suédois, du 4^{ème} siècle au 15^{ème} siècle, dans tout type de contexte (urbain, rural, seigneurial, religieux). C'est également un poisson fréquent des sites médiévaux (seigneuriaux et religieux principalement) et des sites modernes de la zone aval du Rhin et de la Meuse. De même, en Angleterre, où la carpe n'a été introduite que tardivement, la brème est au 13^{ème} siècle un poisson incontournable. Si elle est faiblement attestée sur les sites médiévaux à notre disposition (Tudor au Moyen-âge tardif et York à partir du 9^{ème} siècle), elle est fréquemment évoquée dans les sources écrites et en particulier les comptes des étangs royaux qui la présentent comme une espèce importante dans les étangs piscicoles (Steane, 1988 : 39-68).

A l'Ouest, un autre refuge glaciaire, ibérique, semble être identifiable, sans qu'une diffusion des populations vers le Nord à partir de celui-ci n'ait été possible, comme le suggère son absence totale des sites archéologiques du bassin de la Garonne et du Rhône. La brème est pourtant réputée « allochtone » d'Espagne, ayant été introduite au siècle dernier ; il en est de même en Italie²⁴. Toutefois, dans ce cas, son absence sur les sites italiens médiévaux semble confirmer l'hypothèse d'une introduction récente. En France, la brème est aujourd'hui distribuée dans toutes nos régions et, si sa présence est ténue sur le bassin de la Garonne, elle est importante dans le bassin du Rhône.

La brème semble avoir fait l'objet de multiples introductions humaines durant les périodes historiques, puisqu'elle n'était présente au Néolithique que dans les zones lacustres du Federsee (Arc alpin du Nord-Est, zone de la source du Danube). La présence préhistorique de l'animal dans les espaces précités pourrait également être mise sur le compte du facteur humain. En effet, un cyprinidé potamodrome et thermophile comme la brème n'est pas censé, d'après le modèle biogéographique, pouvoir passer d'un bassin à un autre par des captures de têtes de bassins. Comment, dès lors, la brème a-t-elle pu se retrouver dans le lac de Constance et dans les zones humides de la région du Federsee au Néolithique ? Si la diffusion de l'animal s'est en partie opérée sur le Danube par le refuge glaciaire ponto-caspien, comment a-t-elle pu coloniser aussi rapidement

²⁴ La brème est considérée comme invasive en Italie (Bianco, 1998 : 167-185 ; Bianco et Ketmaier, 2001 : 190-208).

l'ensemble du bassin alors qu'elle est traditionnellement inféodée à la zone aval des cours d'eau, où le courant est très faible ?

La brème fait son apparition dans les spectres de faune au Néolithique sur les sites orientaux de l'arc alpin (Constance, Federsee) tandis qu'elle semble absente du Rhin amont et du Rhône amont, formant la zone Ouest de l'arc alpin. La brème bordelière, qui accompagne fréquemment la brème commune²⁵, apparaîtrait quant à elle au Mésolithique sur le site de Chataillon sur le Doubs. Il n'est guère envisageable que ce poisson ait survécu pendant la glaciation sur le bassin du Rhône. La zone la plus proche ayant livré de la brème bordelière à cette période est la source du Danube, en Allemagne du Sud-Ouest. Par quel moyen ce taxon a-t-il pu coloniser le bassin rhodanien ?

Sur le bassin de la Seine, la brème commune serait mentionnée pour la première fois sur un site néolithique (culture de Villeneuve-Saint-Germain) du Nord-Est de l'hydrosystème (Oise/Aisne). Nous la retrouvons ensuite sur le site de La Beauve (Meaux) ainsi qu'à Paris/Rue Curie (1^{er} siècle de notre ère). A la fin de l'Age du Fer et durant l'Antiquité, elle est bien signalée sur le bassin du Rhin et attestée sur la Moselle. La brème est ensuite régulièrement attestée sur le bassin de la Seine à partir du Moyen-âge central. Elle devient lisible sur la Somme au 15^{ème} siècle et sur la Loire au 12^{ème} siècle. Il est dans la plupart des cas impossible de déterminer si les restes proviennent d'une pêche en rivière ou d'un étang²⁶. Si celle-ci est supposée avoir été exploitée en Europe occidentale avant que la carpiiculture ne prenne de l'essor au 13^{ème} siècle, les données archéologiques ne nous permettent pas d'étayer l'hypothèse de son élevage en France ni celle d'une éventuelle disparition des marchés, corrélée avec la prépondérance progressive de la carpe.

Conclusion

La gestion de la faune piscicole d'eau douce, à l'intérieur des terres et donc des frontières étatiques, est très imprégnée par l'idée d'invasion et de conservation de la qualité et d'un « état originel » de la diversité biologique. Paradoxalement, l'histoire de la répartition des espèces piscicoles dans les rivières d'Europe est très mal connue. Au vu de ce bilan archéozoologique préliminaire, nous sommes en droit de reconsidérer la question de l'autochtonie et de l'allochtonie des poissons qu'abritent nos cours d'eau. De tels cas d'étude permettent de comprendre que des espèces allochtones sont présentes depuis longtemps dans nos hydrosystèmes et souvent considérées comme autochtones, car la question n'a même pas été problématisée.

Nous pouvons aussi nous demander si la recherche de la conservation de la physionomie des peuplements et de leur distribution actuelle (ou à restaurer à une date antérieure) présente une réelle pertinence ? La distribution des espèces animales est toujours en mouvement. Quel peut être le bien-fondé des délimitations temporelles et spatiales qui servent à caractériser qui est autochtone et qui ne l'est pas... ainsi que des notions de bénéfice ou de nocivité pour les écosystèmes respectivement associés à l'autochtone et à l'allochtone ?

De quelque période et de quelque phénomène qu'elle résultât (naturel ou humain), la physionomie des populations ichtyologiques peut être envisagée comme une richesse (un patrimoine à préserver). Dès lors, comment estimer que l'introduction actuelle d'espèces allochtones soit d'emblée nuisible au bon fonctionnement des écosystèmes pour l'avenir ? Et, puisque phénomène naturel et humain sont intriqués par l'histoire, comment pourrait-on défaire par la théorie ce qui est indéfectible en pratique ? La confrontation du modèle biogéographique et des restrictions écologiques qui

²⁵ Et qui est théoriquement censée suivre un schéma sensiblement identique de peuplement.

²⁶ Sauf dans le cas d'Hargicourt où les proportions suggèrent les quantités de production d'un étang : voir Ménéral P. – « Les restes animaux du château de la Cologne à Hargicourt (Aisne), 14-15^{ème} siècles », *RAP*, n°3-4, 1989 : 193-202.

caractérisent les différents cyprinidés avec les données archéologiques met en exergue la potentialité que les peuplements ne soient pas le fruit des changements hydromorphologiques offerts par les phénomènes climatiques de la transition entre le Tardiglaciaire et l'Holocène. La lecture archéologique tend à prouver au contraire que la répartition des poissons en Europe est le fruit de multiples introductions humaines, à rechercher dans des périodes bien plus anciennes que celles traditionnellement envisagées (Antiquité et surtout Moyen-âge et Modernité) par les biologistes lorsqu'il s'agit d'expliquer une incohérence entre la distribution d'une espèce et le modèle de colonisation naturel qui y est appliqué...

Références bibliographiques

Bianco P.G. et Ketmaier V. 2001. "Anthropogenic changes in the freshwater fish fauna of Italy, with reference to the central region and *Barbus graellsii*, a newly established alien species of Iberian origin.", *J. Fish Biol.* 59 (Suppl.A), 190-208.

Bianco P.G. 1998. Freshwater fish transfers in Italy: history, local changes in fish fauna and a prediction on the future of native populations, *in: Stocking and introduction of fish*. I.G. Cowx (ed.), Fishing News Books, Oxford, 167-185.

Copp G.H., Wesley K.J. et Vilizzi L. 2005. "Pathways of ornamental and aquarium fish introductions into urban ponds of Epping Forest (London, England): the human vector", *Journal of Applied Ichthyology* 21, 263-274.

Hewitt G. "Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary", *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*, 359, 2004, 183-195.

Hoffmann R. 1996. "Economic Development and Aquatic Ecosystems in Medieval Europe", *The American Historical Review*, 101 (3), 631-669.

Huet M. 1949. « Aperçu des relations entre la pente et les populations des eaux courantes », *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, 11, 333-351.

Illies J. et Botosaneanu L. 1963. « Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique », *Mitteilungen Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie*, 12, 1-57.

Keith, P., Allardi, J. 1997. « Bilan des introductions de poissons d'eau douce en France ». *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 344/345, 181-191.

Laroche J., Durand J.D., Bouvet Y., Guinand B. et Brohon B. 1999. "Genetic structure and differentiation among populations of two cyprinids, *Leuciscus cephalus* and *Rutilus rutilus*, in a large European river", *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 56 (9), 1659-1667.

Lefeuvre, J.-C. et Soulard, B. 1981. « De la connaissance écologique à l'entretien des rivières », *Courrier de la nature*, vol. 71, 7-14.

Méniel P. 1989. « Les restes animaux du château de la Cologne à Hargicourt (Aisne), 14-15^{ème} siècles », *RAP*, n°3-4, 193-202.

Pascal M., Lorvelec O., Vigne J.D., Keith P., Clergeau P. 2003. *Évolution holocène de la faune de vertébrés de France : invasions et extinctions*. Institut National de la Recherche Agronomique, Centre

National de la Recherche Scientifique, Muséum National d'Histoire Naturelle. Rapport au Ministère de l'Écologie et du Développement Durable (Direction de la Nature et des Paysages), Paris (FRA).

Persat H. et Berrebi P. 1990. "Relative ages of present populations of *barbus barbus* and *barbus meridionalis* (Cyprinidae) in southern France: preliminary considerations", *Aquatic Living Resources*, 3, 253-263.

Persat, H. et Keith, P. 1997. « La répartition géographique des poissons d'eau douce en France : qui est autochtone et qui ne l'est pas ? », *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 344-34, 15-32.

Persat, H. et Keith, P. 2001. « Biogéographie et historique de la mise en place des peuplements ichtyologiques de France, I - Les données paléontologiques sur l'ichtyofaune européenne II - Évolution paléogéographique de l'ichtyofaune européenne », in Keith, P. et Allardi, J. (Eds), *Atlas des poissons d'eau douce de France*, MNHN, Paris, 17-22.

Persat, H. et Keith P. 2002. « La reconquête du réseau hydrographique français par les poissons d'eau douce à l'Holocène : à la nage ou à pied ? », in Bravard, J.P. et Magny, M. (eds), *Paléohydrologie fluviale et lacustre en France depuis 15 000 ans*, Paris, Errance, 295-301.

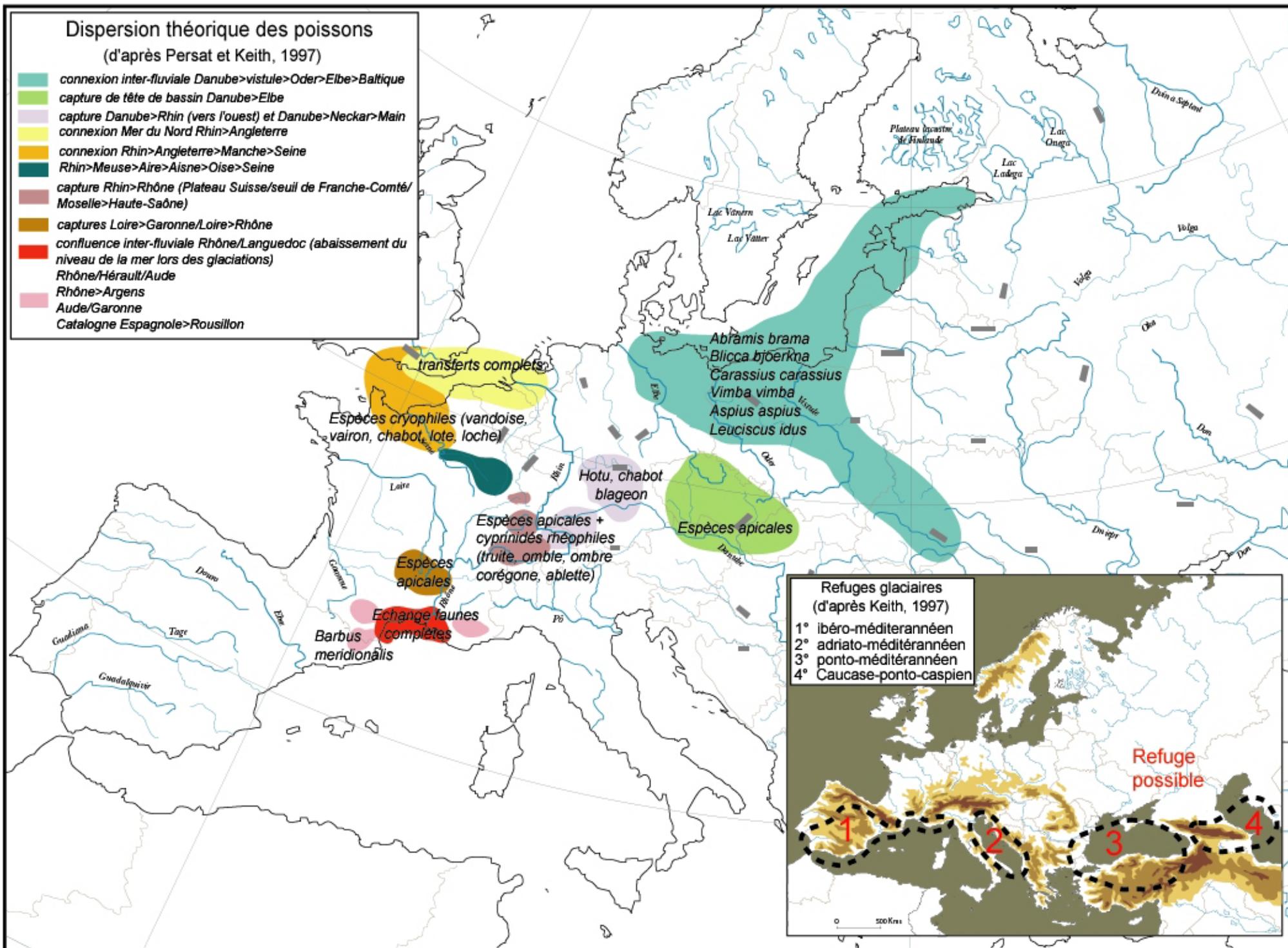
Persat, H. 2003. « Recolonisation postglaciaire de la façade externe de l'arc alpin par les poissons d'eau douce : opportunités et réalités », *XXVèmes Journées de la Société Française d'Ichtyologie, Cybium*, 27(1), 64.

Radu V. 2003. *Exploitation des ressources aquatiques dans les cultures néolithiques et chalcolithiques de la Roumanie méridionale*, Thèse de doctorat, J. Desse (dir.), Université Aix-Marseille I.

Steane J. M. 1988. "The royal fishponds of Medieval England", in: M. Aston (ed.), *Medieval Fish, Fisheries and Fishponds in England*, BAR British Series, 182 (i), 39-68.

Verneaux J. 1973. *Cours d'eau de Franche-Comté. Recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs. Essai de biotypologie*. Editions C.T.G.R.E.F., Ministère de l'agriculture.

Verneaux, J. 1977. « Biotypologie de l'écosystème « eau courante ». Détermination approchée de l'appartenance typologique d'un peuplement ichtyologique ». *Compte Rendu de l'Académie des Sciences*, Paris, 284, 675-678.



Distribution des sites présentant des restes de carassins (*Carassius carassius*) du Pléniçlaciaire à l'époque moderne

