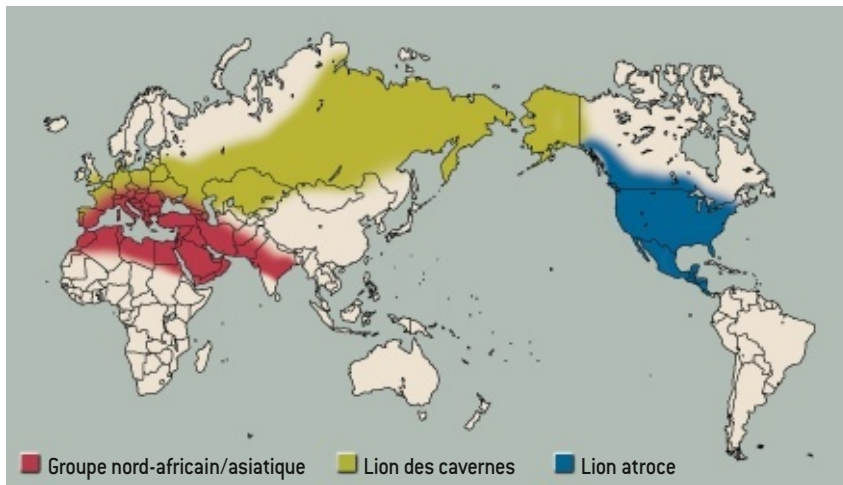
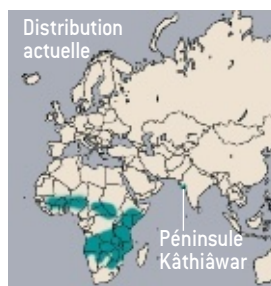




2. LES LIONS SONT SORTIS D'AFRIQUE il y a environ 700 000 ans. Le lion des cavernes s'est répandu dans une grande partie de l'Europe et de l'Asie [en vert sur la carte ci-dessus], avant de passer en Amérique et de se différencier en une autre sous-espèce, le lion atroce [en bleu]. Au Nord, son expansion a été bloquée par des glaciers. Plus tard, une seconde vague de lions, appartenant au groupe nord-africain/asiatique, a quitté l'Afrique de l'Est pour coloniser de vastes territoires [en rouge]. On ignore s'ils ont interagi avec les lions des cavernes, mais ils n'en descendent pas. Aujourd'hui, les lions ne vivent plus qu'en Afrique (au Sud du Sahara) et dans l'Ouest de l'Inde [carte ci-contre].



n'avaient pas de crinière. Les peintures de Chauvet représentent des lions des cavernes chassant en groupe et d'autres dans des postures indiquant des contacts sociaux, par exemple avec les oreilles penchées en arrière : à l'instar des lions modernes, ils avaient donc une organisation sociale élaborée.

L'expression « lions des cavernes » est trompeuse, car ces lions n'habitaient pas dans les grottes. C'est pourtant là qu'ils ont été retrouvés le plus souvent. Ils y sont probablement morts des suites de luttes avec les hyènes (*Crocota crocota spelaea*), dont ils étaient les compétiteurs directs, ou avec les ours des cavernes, qu'ils attaquaient durant la période d'hivernation ; ils ont aussi pu tomber dans des trous en cherchant leurs proies. Selon des analyses récentes, les lions des cavernes mangeaient principalement des ours et des rennes.

Le lion des cavernes a parcouru toute l'Europe, puis l'Asie, jusqu'en Sibérie, évitant les parties nordiques couvertes de glace, les montagnes asiatiques et les forêts denses. L'Asie était alors connectée à l'Amérique par le pont terrestre de la Bérिंगie, et le lion a poursuivi sa route vers l'Alaska, qu'il a atteint il y a 480 000 à 360 000 ans.

Les populations de l'Eurasie se seraient ensuite séparées génétiquement de celles de la Bérिंगie et de l'Alaska il y a environ

337 000 ans – une hypothèse non confirmée pour l'instant en raison du manque d'échantillons. Plus tard, le lion américain a encore évolué, formant il y a environ 200 000 ans une nouvelle sous-espèce (ou une espèce selon certains scientifiques) : le lion atroce (*Panthera atrox* ou *Panthera leo atrox*), qui s'est répandu sur le continent, jusqu'en Amérique centrale. Il y a quelques dizaines de milliers d'années, les lions occupaient ainsi une grande partie du monde : tout le continent africain, où vivait la sous-espèce *Panthera leo shawi*, ainsi qu'une bonne part de l'Eurasie et de l'Amérique, où demeuraient le lion des cavernes et le lion atroce (voir la figure ci-dessus).

Des lions disparus sans descendance

Ces deux derniers lions ont disparu sans descendance à la fin de la dernière période glaciaire. Selon des datations au carbone 14 des restes osseux les plus récents, le lion des cavernes s'est éteint il y a environ 11 150 ans en France et il y a environ 12 450 ans au Nord-Est de la Sibérie. Ces dates suggèrent une disparition quasi synchrone sur toute l'Eurasie. Le lion atroce, quant à lui, se serait éteint il y a environ 10 370 ans. Ces dates reflètent l'état actuel des découvertes,

mais il est possible que de petites poches localisées de lions aient survécu plus tardivement. Auparavant, les populations d'Eurasie et d'Amérique s'étaient fragmentées, en raison d'épisodes climatiques très froids, qui ont notablement limité les proies disponibles. L'homme a peut-être aussi contribué à ce processus.

Quels liens les lions disparus ont-ils avec les lions actuels ? Des analyses d'ADN ont montré que les seconds ne descendent pas des premiers, même s'ils ont tous deux les lions d'Afrique *Panthera leo shawi* pour ancêtres : les lions du groupe nord-africain/asiatique seraient apparus sur leur continent d'origine – et non en Eurasie à partir du lion des cavernes –, avant de coloniser l'Eurasie plus tardivement que leurs cousins disparus. La frontière Nord du territoire des lions du groupe nord-africain/asiatique et la frontière Sud de celui des lions des cavernes se recoupent entre l'Espagne et le Caucase (voir la figure ci-contre), et ces deux lions pourraient s'y être cotoyés pendant un temps, mais on ignore s'ils ont interagi.

Les restes osseux sont souvent trop fragmentaires pour qu'on puisse distinguer auquel de ces lions ils appartiennent. On considère que les premières traces avérées des lions du groupe nord-africain/asiatique en Eurasie datent d'entre 6 000 et 4 000 ans avant notre ère, lorsque les lions des cavernes avaient disparu. Ils y sont peut-être arrivés plus tôt, mais cela reste à confirmer.

Bien qu'on manque de certitudes sur les dates d'arrivée dans les différents lieux, on peut reconstituer l'aire globale peuplée par le groupe nord-africain/asiatique. On s'appuie sur plusieurs champs disciplinaires, de la zoologie historique à l'archéozoologie et l'archéologie. Les données sont plus ou moins nombreuses pour les différentes périodes de l'Holocène (qui s'étend sur les 10 000 dernières années). Au cours de cette époque, les milieux naturels ont profondément changé dans de multiples régions du monde.

Ainsi, entre 9600 et 3500 ans avant notre ère, une partie de l'aire du lion, du Sahara à l'Inde, avait un climat assez humide. D'importantes étendues lacustres ou marécageuses s'étendaient dans le Sahara, sur des superficies atteignant parfois 100 kilomètres carrés (en comparaison, le lac Léman fait un peu moins de 600 kilomètres carrés). Elles étaient entrecoupées de larges steppes herbeuses. La faune saharienne était alors

d'une incroyable richesse et abondait en ongulés, bovidés, équidés et carnivores, venus de la région du Nil ou de la côte méditerranéenne.

D'autres types de steppes couvraient l'Asie du Sud-Ouest, au climat plus froid, du Turkestan au plateau iranien. Dans le bassin méditerranéen, les forêts occupaient de vastes régions, s'avancant jusqu'au centre de l'Anatolie (la partie asiatique de la Turquie) et le Levant (une région comprenant le Liban, une partie de la Syrie, la Jordanie, Israël et les Territoires palestiniens). L'Indus, un des plus puissants fleuves du monde qui coule entre l'Inde et le Pakistan, était alors bordé d'une forêt dense.

Les restes osseux les plus anciens d'Eurasie (8 000 avant notre ère dans la péninsule Ibérique, et 5 460 avant notre ère, en Italie) font l'objet de controverses : trop fragmentaires pour être identifiés avec précision, ils pourraient avoir appartenu à des lions des cavernes. Entre 5000 et 3500 avant notre ère, les restes sont sans doute ceux de lions du groupe nord-africain/asiatique, mais ils restent très rares : ils ont été trouvés en Israël, en Europe centrale (Bulgarie, Ukraine) et en Grèce. D'autres indices de la présence du lion en Eurasie à

cette époque sont donnés par les gravures rupestres qui les représentent : on en a découvert en Azerbaïdjan (dans la région du Gobustan) et dans la péninsule Arabique. Notons qu'on a également retrouvé de telles gravures en Afrique du Nord, dans les montagnes du Sahara (sites de Djanet, dans le Sud de l'Algérie, de Messak Settafet, en Libye...), entre le Nil et le Sahara central, et sur la rive Est du Nil (où les lions étaient représentés assis ou en chasse).

De 3500 avant notre ère à l'an 500 de notre ère, le climat est devenu aride dans une grande partie du territoire du lion : les déserts ont succédé aux steppes, du Sahara à la péninsule Arabique. Les zones arides se sont étendues jusqu'à la vallée de l'Indus, le Pakistan et l'Inde il y a environ 2000 ans.

La présence des lions au Proche-Orient (Irak, Palestine, Israël, Jordanie, Liban, Syrie), en Égypte et en Grèce pendant toute cette période est attestée par de nombreux indices. Outre des vestiges osseux, des gravures rupestres de lions ont été découvertes en divers endroits. Les sources écrites confirment la présence de lions. Les plus anciennes qui les évoquent remontent au III^e millénaire avant notre ère et proviennent



3. UN CRÂNE FOSSILE
de lion des cavernes, vieux
de 600 000 ans, a été
découvert à Château Breccia,
en Bourgogne.

BIBLIOGRAPHIE

A. Schnitzler, Past and present distribution of the North African-Asian lion subgroup : a review, *Mammal Review*, vol. 41, pp. 220-243, 2011.

L. Bertola et al., Genetic diversity, evolutionary history and implications for conservation of the lion (*Panthera leo*) in West and Central Africa, *Journal of Biogeography*, vol. 38, pp. 1356-1367, 2011.

A. Stuart et A. Lister, Extinction chronology of the cave lion *Panthera spelaea*, *Quaternary Science Review*, vol. 30, pp. 2329-2340, 2010.

J. Mazak, Geographical variation and phylogenetics of modern lions based on craniometric data, *Journal of Zoology*, vol. 281, pp. 194-209, 2010.

Y. Jhala et al., Home range and habitat preference of female lions (*Panthera leo persica*) in Gir forests, India, *Biodiversity and Conservation*, vol. 18, pp. 3383-3394, 2009.

Qui sont les lions de l'Ouest et du centre de l'Afrique ?

Faut-il multiplier par six l'effectif du groupe nord-africain/asiatique ? C'est ce que suggère une étude publiée en 2011 par Laura Bertola, de l'Université de Leyde, aux Pays-Bas, et ses collègues. Ils ont mis en évidence une grande proximité génétique entre les lions d'Asie (environ 400 individus) et ceux de l'Ouest et du centre de l'Afrique (environ 2 000 individus). Ils proposent donc de rattacher ces derniers au groupe nord-africain/asiatique.

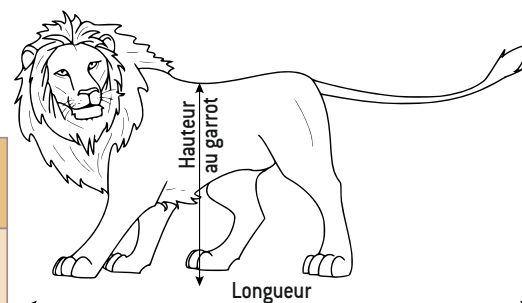
Les biologistes se sont fondés sur des séquences d'ADN mitochondrial prélevées sur 126 lions, issus de toutes les zones peuplées aujourd'hui par l'animal. Ces séquences d'ADN sont comprises dans la région du génome codant le cytochrome b, une enzyme essentielle à la mitochondrie pour exploiter l'oxygène respiratoire et produire l'énergie de la cellule. En analysant le degré

de ressemblance des séquences, les chercheurs ont établi l'arbre phylogénétique des lions, c'est-à-dire qu'ils ont reconstitué leurs relations de parenté.

Ils ont conclu que les lions de l'Ouest et du centre de l'Afrique sont génétiquement éloignés de ceux de l'Est et du Sud du continent, et assez proches de ceux d'Asie. Ils expliquent cette proximité de la façon suivante : il y a entre 40 000 et 18 000 ans, de vastes régions d'Afrique centrale et occidentale sont devenues hyperarides et ont perdu leur grande faune ; il y a 8 000 à 3 000 ans, des lions du groupe nord-africain/asiatique issus du Moyen-Orient auraient traversé le Sahara, qui connaissait alors une période humide, et recolonisé ces zones. Des peintures rupestres figurant des lions, découvertes au milieu du Sahara, représentent peut-être ces colonisateurs tardifs.

Les résultats de L. Bertola doivent être confirmés – pour l'instant, l'Union internationale de la nature (UICN) considère encore que tous les lions vivant au Sud du Sahara, y compris ceux de l'Ouest et du centre de l'Afrique, appartiennent à la même sous-espèce, celle du lion subsaharien. Quelles seraient les conséquences pour la conservation de l'espèce ? Le lion du groupe nord-africain/asiatique garderait probablement son statut d'espèce en voie d'extinction, mais les populations du centre et de l'Ouest de l'Afrique bénéficieraient également de ce statut, ce qui n'est pas le cas aujourd'hui. Ce serait d'autant plus profitable que ces populations sont petites et fragmentées, à l'inverse de celles de l'Est et du Sud, plus importantes et plus stables. En outre, on devrait sans doute limiter les hybridations entre les lions captifs issus de deux sous-groupes différents.

Crâne complet de *Panthera spelaea fossilis*, Château (Sablé-et-Loire, France), Ensemble Nord, fouilles A.L. Argant, CHA1-98-C3-246



4. LES LIONS SE RÉPARTISSENT

en plusieurs groupes (espèces ou sous-espèces), dont les caractéristiques morphologiques diffèrent. Ces caractéristiques varient aussi notablement entre les individus d'un même groupe. On donne ici les valeurs moyennes pour les mâles.

	Longueur	Hauteur au garrot	Poids	Crinière
Lion des cavernes et lion atroce	3,5 mètres	1,3 mètre	500 kilogrammes	Absente ou réduite
Lion d'Asie	2,9 mètres	0,95 mètre	190 kilogrammes	Discrette
Lion subsaharien	3,2 mètres	1,10 mètre	225 kilogrammes	Développée

© Linda Brakhorst/shutterstock.com (lion)

des hauts plateaux mésopotamiens. Les lions, qui s'attaquaient au bétail et aux gardiens de troupeaux, y étaient activement chassés. En Égypte, des textes rédigés sous Aménophis III (1352-1330 avant notre ère) relatent que le pharaon a tué une centaine de lions. L'animal habitait alors les oasis des déserts orientaux et occidentaux, ainsi que sur la côte méditerranéenne. D'autres écrits où il est question de lions, tels ceux d'Homère (VIII^e siècle avant notre ère), sont d'origine grecque. Quelques siècles plus tard, la Bible mentionne 135 fois l'animal, qui peuplait alors le Sud d'Israël.

En Inde, les premiers textes évoquant des lions datent du III^e siècle avant notre ère. L'animal pourrait y être arrivé vers l'an 2000 avant notre ère, par des passages dans les forêts denses de l'Indus ; ces passages auraient été ouverts par des sécheresses et par la civilisation de l'Indus (entre 3 300 et 1 400 avant notre ère), qui pratiquait le brûlis pour créer des pâturages. Toutefois, les preuves et les ossements manquent, sans doute en raison de la rareté des lions dans la région à cette époque. Par la suite, ils ont conquis toute la partie Nord de l'Inde, du Rajasthan au Punjab.

Les lions du groupe nord-africain/asiatique ont donc vécu dans des conditions écologiques (milieu, climat, durée relative du jour et de la nuit...) variées. Ils ont peuplé des déserts pourvus d'oasis (Sinai, Sahara, Yémen), des steppes (Irak, Anatolie), des bords de mer et divers types de forêts ; ces dernières se trouvaient dans des plaines, des deltas (Afrique du Nord, Levant, Grèce), en moyenne et haute montagne, ou en bordure des cours d'eau (Danube, Amou Daria, Samur, Euphrate, Nestos, Indus...). Quoique davantage présent dans les savanes, le lion subsaharien peut aussi s'adapter à différents milieux. Le lion des cavernes a également vécu dans des écosystèmes variés, manifestant

notamment une résistance au grand froid commune à de nombreux félidés.

Cependant, l'aire peuplée par les lions du groupe nord-africain/asiatique est bien moins vaste que celle des lions des cavernes et des lions atroces. Elle englobe les zones tempérées et tropicales d'Eurasie, d'Afrique du Nord et de la péninsule Arabique, s'étendant jusqu'en Hongrie au Nord et jusqu'à l'Inde à l'Est (voir la figure page 54). Les latitudes comprises entre 30 et 43 degrés Nord auraient constitué le cœur de leur territoire. Ils s'y sont maintenus durant six à huit millénaires. Plus au Nord, leur expansion aurait été limitée par des conditions naturelles qui différaient trop de celles de leur lieu d'origine. En outre, les proies y étaient moins nombreuses et moins grosses.

En Inde, l'environnement semble avoir été accueillant, sauf en bordure du Gange (où les forêts étaient trop denses pour le lion), et au Nord (où s'élèvent les premiers contreforts himalayens). Les lions n'ont pas atteint le Sud du pays, mais aucune barrière écologique n'y a été détectée : il est possible que leur expansion ait été arrêtée par l'homme.

Les lions sont restés plus ou moins longtemps aux divers endroits. Ils ont disparu de l'Ouest et du centre de l'Europe il y a plusieurs milliers d'années : des restes osseux datés de 2 500 ans avant notre ère et découverts en Hongrie et en Ukraine constituent la dernière trace qu'on y ait trouvée. Ils ont sans doute été fragilisés par une accumulation de conditions naturelles contraignantes (saisons marquées, froid et neige pendant plusieurs mois, couverture forestière dense...). En Asie du Sud-Ouest, notamment au niveau de l'Afghanistan, ils ont pâti de l'aridité, du froid, et peut-être de la relative dispersion des grands herbivores dans les steppes. Au Sud, ils ont été mis en difficulté par l'aridité, qui s'est installée du Sahara à la péninsule Arabique.

Outre ces facteurs climatiques, les lions ont été victimes de l'accentuation des impacts anthropiques à partir de l'âge du bronze. L'espace disponible pour la faune sauvage s'est amenuisé et les populations de lions se sont fragmentées et isolées, devenant de plus en plus vulnérables.

Les lions, victimes de l'homme

En Grèce, les lions se sont retranchés dans les montagnes du Nord et du centre du pays, d'où ils ont fini par disparaître vers le I^{er} siècle de notre ère. Dans le Transcaucase (Géorgie, Arménie, Azerbaïdjan), où ils semblent avoir été nombreux, ils ont survécu jusqu'au X^e siècle de notre ère. Ils se sont finalement éteints en raison des chasses organisées par les peuples natifs, les Shirvanshahs, dont ils habitent encore les récits et le folklore. En Israël et en Palestine, ils se sont maintenus jusqu'au XIII^e siècle.

Ils ont persisté plus longtemps dans d'autres régions de l'Asie. En Turquie, ils ont survécu jusqu'au XIX^e siècle dans des contrées isolées. En Syrie, en Irak, et plus à l'Est au Turkestan, en Afghanistan et au Pakistan, ils se sont également maintenus jusqu'au XIX^e siècle, notamment dans les vallées et près des fleuves. En Iran, ils étaient encore abondants en 1875, mais avec les chasses et les déforestations, ils ont fini par disparaître en 1941. En Inde, où ils étaient assez répandus dans le Nord, ils ont subi des chasses intensives pendant plusieurs siècles et se sont raréfiés drastiquement ; dès 1891, il n'en restait que dans la région qu'ils peuplent encore aujourd'hui.

Qu'en est-il du berceau du groupe nord-africain/asiatique, l'Afrique du Nord ? Du IV^e siècle avant notre ère au III^e siècle de notre ère, les lions ont été massacrés par les Romains. Après cet