



**HAL**  
open science

# Le rôle des facteurs climatiques dans la dynamique des populations d'Ongulés sauvages des steppes et déserts paléarctiques

Pierre Pfeffer

► **To cite this version:**

Pierre Pfeffer. Le rôle des facteurs climatiques dans la dynamique des populations d'Ongulés sauvages des steppes et déserts paléarctiques. *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 1964, 2, pp.167-177. <hal-03531688>

**HAL Id: hal-03531688**

**<https://hal.science/hal-03531688v1>**

Submitted on 18 Jan 2022

**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.



HAL Authorization

LE ROLE DES FACTEURS CLIMATIQUES  
DANS LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS  
D'ONGULES SAUVAGES DES STEPPES  
ET DESERTS PALEARCTIQUES

par Pierre PFEFFER,  
*Attaché de Recherches au C.N.R.S.*

L'existence de mortalités massives et périodiques d'Ongulés et d'autres animaux sauvages, par suite de la famine et des conditions météorologiques défavorables est une des particularités des régions steppiques, semi-désertiques ou désertiques tempérées de l'Eurasie.

Ce phénomène avait déjà frappé les anciens et on en trouve de nombreux témoignages dans Virgile et Dionysée, ainsi que dans les vieux écrits slaves. Il est à tel point familier aux populations locales qu'il est désigné d'un terme spécial dans chacune des langues de ces régions : *dzoud* en mongol, *zoud* en kalmout, *jout* en kasaque et *djout* en russe. A.A. Sloudsky (1) vient de lui consacrer un important travail dont il nous a paru utile d'extraire l'essentiel pour le lecteur occidental.

Dans la région qui nous intéresse, c'est-à-dire pratiquement celle comprise entre les 32° et 56° degrés de latitude Nord et allant du Danube aux rives du Pacifique, on compte actuellement 13 espèces d'Ongulés. Les unes sont représentatives des déserts tempérés et des semi-déserts, ne pénétrant que rarement dans la steppe proprement dite. Ce sont l'Hémione (*Equus hemionus*), le Cheval de Przewalski (*Equus przewalskii*), le Chameau sauvage (*Camelus bactrianus*) la Saïga (*Saïga tatarica*), et deux Gazelles (*Gazella subgutturosa*, *G. gutturosa*).

D'autres vivent principalement dans les étendues broussailleuses et les îlots boisés, mais pénètrent à la suite de ces biotopes dans les steppes et les zones désert-

---

(1) (Les djouts dans les steppes et les déserts eurasiatiques.)  
*Matériaux sur la faune et l'écologie des vertébrés terrestres du Kazakhstan*, Ac. des Sciences de la R. S. S. du Kazakhstan, Alma-Ata, 1963. En russe.

tiques. Ce sont le Sanglier (*Sus scrofa*), le Chevreuil (*Capreolus capreolus*), les différentes formes du Cerf elaphe (*Cervus elaphus*) et l'Élan (*Alces alces*).

Les Mouflons asiatiques (*Ovis orientalis*) et les Arkhars (*Ovis ammon*), ainsi que l'Antilope de Przewalski (*Procapra picticaudata*) vivent surtout dans les régions accidentées couvertes de végétation steppique ou semi-désertique, mais apparaissent régulièrement en plaine.

Si la faune des steppes et des déserts tempérés est pauvre en espèces, chacune d'elles est par contre représentée par un nombre considérable d'individus, à l'exception de celles, évidemment, qui ont subi des destructions massives de la part de l'homme.

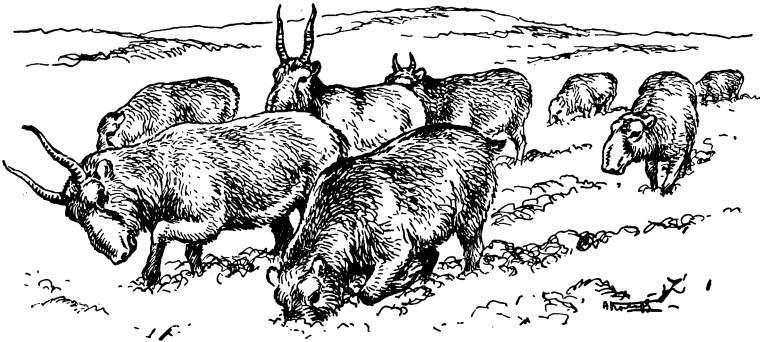


Figure 1. — Troupeau de Saïgas cherchant sa nourriture sous une couche de 20 cm de neige. Dessin de A.N. Komarov.

*Migration hivernales des Ongulés Sauvages.* — Dans les steppes et les déserts et semi-déserts paléarctiques, l'hiver est habituellement le centre de hautes pressions. Les masses d'air arctiques se transforment ici en masses d'air continentales boréales, caractérisées par une température basse et une faible nébulosité. Il en résulte que les hivers sont à peine plus tièdes dans ces régions que dans la taïga et parfois même plus froids. Des températures inférieures à  $-20^{\circ}$  C sont habituelles en cette saison, mais alors que dans la partie européenne elles ne descendent pas au-dessous de  $-40^{\circ}$ , elles tombent à  $-50^{\circ}$  et moins au Kazakhstan, en Transbaïkalie et en Mongolie.

Par suite des conditions particulières à chaque région, les déplacements saisonniers des Ongulés sauvages sont variables tant en intensité qu'en direction. Dans les steppes européennes, les animaux demeurent plus ou moins sédentaires ou ne se dirigent vers le sud qu'à la suite de chutes de neige très abondantes. Au Kazakhstan,

la plupart des espèces (notamment Gazelles, Saïgas et Hémiones) effectuent habituellement en automne d'importantes migrations en direction du sud, passant des semi-déserts aux déserts. Par contre, au début de certains hivers peu enneigés, mais très froids, ces animaux remontent vers le nord, à la rencontre des neiges, et une partie d'entre eux passe l'hiver dans les semi-déserts. Ces migrations, apparemment paradoxales, en direction de nord peuvent s'expliquer de deux façons. En premier lieu, il semble que les pâturages du sud, formés essentiellement de plantes à bulbes et oignons dont les organes aériens disparaissent dès l'automne, offrent aux animaux une nourriture beaucoup plus pauvre que ceux du nord, infiniment plus riches en plantes herbacées. D'autre part, le gel des points d'eau des régions méridionales oblige les Ongulés à remonter à la rencontre des neiges pour satisfaire leurs besoins hydriques.

*Adaptation des Ongulés aux conditions hivernales.* — Pour résister aux températures de  $-40^{\circ}$ ,  $-50^{\circ}$  et plus bas, les animaux possèdent différentes adaptations. Chez la Saïga, par exemple, le poil d'hiver est 2 à 3 fois plus long que celui d'été (4,5 à 7 cm contre 1,5 à 2 cm) et est plus épais (76 %), avec une importante chambre à air isolante au centre. Il en est de même chez l'Hémione et le Cheval de Przewalski. Contrairement aux apparences, les moins bien adaptés à la lutte contre le froid sont le Sanglier et la Gazelle djeïran (*G. subgutturosa*). Le premier se réunit par familles dans des nids d'herbes ou de broussailles, la seconde utilise de son mieux les abris contre le vent : buissons, ravins, etc...

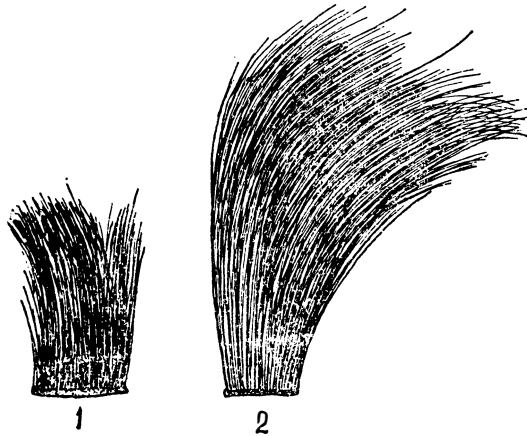


Figure 2. — Pelage dorsal de la Gazelle djeïran. Longueur comparée des poils en été (1) et en hiver (2). Dessin de U.B. Sofiev.

Tous les Ongulés ont d'ailleurs une tendance naturelle à s'abriter contre les bourrasques, surtout lors des chutes de neige. C'est ainsi que lors du « djout » de 1950-1951, dans l'est du Betpak-Dala, les Saïga s'entassaient et mouraient par dizaines derrière les talus des chemins de fer, dans les canaux de drainage et même derrière les poteaux télégraphiques. Lors des hivers exceptionnellement rigoureux, les Saïgas, les Gazelles et les Hémiones recherchent la protection des dunes, des forêts-galeries et des jonchaies, biotopes qu'ils évitent au cours des hivers normaux.

Pendant les bourrasques, les Ongulés cessent toute recherche de nourriture et s'abritent dans les buissons où la neige les ensevelit. On trouve ainsi des Saïgas, des Gazelles et même des Chevaux littéralement gelés debout ou dans la position de l'animal au repos.

Tous les Ongulés développent aussi en automne une épaisse couche de graisse, mais comme pour de nombreuses espèces (Saïga, Sanglier, Gazelles et Arkhar) le rut a lieu de novembre à janvier, les mâles adultes perdent rapidement ces réserves et sont les premières victimes des hivers rigoureux.

Cependant, les chances de survie hivernale des Ongulés sauvages ou domestiques en liberté dépendent bien plus de la nature et de l'épaisseur de la couverture neigeuse que de la température absolue de l'air. L'épaisseur de neige meuble devient critique lorsqu'elle se rapproche de la hauteur du membre antérieur, prise du sabot au niveau du poitrail. C'est ce que Sloudsky appelle « indice de passage ». Lorsque ce rapport hauteur neige/longueur du membre est voisin de 0,9 ou 1, c'est-à-dire que l'épaisseur de la neige atteint le poitrail, l'animal ne peut avancer que péniblement, par bonds successifs, et s'épuise rapidement. Si ce rapport est supérieur à 1, la bête se « noie » littéralement dans la neige. L'indice critique de 0,9 ou 1 est atteint lorsque l'épaisseur de neige est de 90 à 100 cm pour l'Elan ; 60 à 70 cm pour le Cerf maral, l'Hémione et le Cheval de Przewalski ; 50 à 60 cm pour les Mouflons ; 40 à 50 cm pour le Sanglier adulte et le Chevreuil de Sibérie ; 40 cm pour les Saïgas et les Gazelles ; enfin 30 cm pour les marcassins de l'année.

Il faut tenir compte aussi de la pression exercée sur la neige par les Ongulés, elle-même fonction du poids total de l'animal et de la surface de ses sabots. En grammes/cm<sup>2</sup> elle est la suivante : 984 pour l'Hémione mâle et 612 pour la femelle, 760 pour le Cheval de Przewalski, 586 chez *Gazella gutturosa* et 491 pour *G. subgutturosa*, 481 pour la Saïga, 478 pour le Sanglier,

420 à 460 pour l'Elan, 300 à 400 pour le Cerf maral et seulement 140 à 180 pour le Renne. On constate donc une baisse nette du poids de l'animal par unité de surface de sabot pour les espèces vivant habituellement dans les régions de fort enneigement.

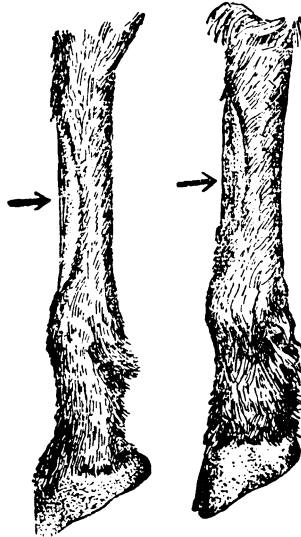


Figure 3. — Membres antérieurs de Saïga (à gauche) et de Gazelle djeïran (à droite) blessés par la croûte de glace recouvrant la neige. Vallée de l'Illi, hiver 1945-1946. D'après Sloudsky.

Lorsque la neige n'est pas suffisamment tassée et surtout lorsqu'elle se couvre d'une croûte de glace, elle ne supporte plus les Ongulés dont la pression par unité de surface de sabot est excessive. Il en résulte que ces animaux s'enfoncent à chaque pas et s'entaillent profondément le membre antérieur avec le bord tranchant de la croûte de glace. C'est ainsi que lors du « djout » de 1945-1946, on a trouvé dans le sud-est du Kazakhstan un grand nombre de Gazelles et de Saïgas blessées de la sorte. Une forte proportion de ces animaux périt par suite de la gangrène ou épuisés par une hémorragie excessive. D'autres furent les victimes faciles des loups, des chiens errants et des braconniers.

Il est à noter, en effet, que la pression exercée sur la neige par un Loup adulte est de 143 à 158 g/cm<sup>2</sup>, soit 3 à 4 fois moins que celle de ses proies, ce qui lui permet de courir sur la croûte de glace sans qu'elle ne s'effondre, alors que les Ongulés peuvent à peine progresser. Pour donner une idée des ravages que peuvent commettre les

Loups dans ces conditions, Sloudsky cite les hivers 1940-1941, 1945-1946, et 1948-1949, au cours desquels, au Kazakhstan, ces carnassiers ont anéanti presque toute la population de Chevreuils, de nombreuses Saïgas et pratiquement tous les marcassins de l'année. Précisons qu'au cours des vingt dernières années on a tué 208 000 Loups au Kazakhstan seulement — jusqu'à 20 000 par an. On estime, d'autre part qu'un Loup détruit annuellement de 50 à 90 Saïgas.

*La recherche des aliments sous la neige.* — Dans les régions semi-désertiques et désertiques septentrionales, la neige demeure de longs mois ce qui mène les Ongulés à s'adapter à la recherche des aliments dans ces conditions.

Tant que la neige est meuble, les animaux la remuent avec les lèvres et le museau, même si elle atteint 30 cm d'épaisseur. Mais habituellement elle ne tarde pas à se tasser et, à l'exception du Sanglier qui la laboure avec son groin, les Ongulés sont obligés de piocher avec les sabots des membres antérieurs pour découvrir l'herbe ou les buissons bas. Ce comportement, observable également chez les animaux domestiques, est bien connu des populations du Kazakhstan qui lui ont donné le nom de « tebinou » (littéralement : frapper du sabot).

Il est à noter, cependant, que les Ongulés sauvages et domestiques de ces régions n'utilisent leurs sabots que pour découvrir des plantes dont les sommets pointent au-dessus de la neige. Au fur et à mesure que la couverture neigeuse s'épaissit, le nombre des espèces végétales accessibles diminue et le régime des animaux se spécialise de plus en plus.

Comme conséquence de cette utilisation du membre antérieur au cours de l'hiver on note chez les espèces adaptées aux régions à enneigement important et prolongé un fort développement du sabot du membre antérieur qui peut avoir une circonférence double de celle du sabot du membre postérieur.

Il est évident que ce procédé de recherche des aliments exige de la part des animaux une grande dépense d'énergie et une non moins importante perte de temps. Ils limitent en conséquence leurs déplacements à quelques centaines de mètres par jour.

Un facteur plus important encore que l'épaisseur de la neige est sa densité. Une neige sèche d'une densité de 0,32 à 0,35 supporte un piéton ; à 0,35-0,38 les pas marquent à peine, et à 0,40 un cheval même ne s'enfonce pas.

L'étude de la nutrition hivernale du Mouton domestique et de la Saïga montre que la recherche des aliments

à l'aide des sabots devient très difficile ou impossible avec les hauteurs et les densités de neige suivantes (sans croûte de glace) :

Hauteur (en cm)	5	10	15	20	25
Densité ( $\geq$ )	0,34	0,32	0,30	0,25	0,20

Autrement dit, même dans le cas d'une couche de neige épaisse de 5 cm seulement, la recherche des aliments devient impossible si la densité de celle-ci atteint ou dépasse 0,34. A partir de 30 cm de neige pour les Moutons et de 35 à 40 pour les Saïgas, le fouissage devient impossible, quelle que soit la densité.

Il est important de noter qu'au Kazakhstan, par exemple, la neige se tasse très rapidement après être tombée et atteint immédiatement 0,20 de densité. A partir de la fin janvier elle est de 0,25, rendant impossible, d'après le tableau ci-dessus, le fouissage à l'aide des sabots, même avec une neige haute seulement de 20 cm. Pour cette raison, les Saïgas ne passent pas l'hiver dans les steppes du nord, mais émigrent vers le sud, dans les déserts où il y a habituellement moins de neige, et où la densité de celle-ci ne dépasse d'ailleurs pas 0,27.

Il est encore plus difficile aux animaux de s'alimenter en présence de verglas recouvrant la neige et toute la végétation. Chaque brin d'herbe est alors transformé en un stalactite de 2 à 3 cm d'épaisseur et les Ongulés perdent un temps énorme à dépouiller, en la mordillant, la plante de sa gangue de glace. Cette perte de temps fait que l'animal n'arrive pas à absorber suffisamment de nourriture en 24 heures pour compenser ses dépenses énergétiques.

Fort heureusement, le verglas ne dure habituellement qu'un ou deux jours, mais s'il persiste c'est l'apparition du « djout ». Le verglas étant plus rare sur les versants méridionaux des collines sablonneuses, des montagnes et dans les déserts de sable, on assiste au milieu ou à la fin de l'hiver à des concentrations parfois énormes d'Ongulés sauvages dans ces régions privilégiées.

*Périodicité des « djouts » et importance de la mortalité qui en résulte.* — On possède des données relativement précises sur les années où le « djout » est apparu depuis le début de l'ère chrétienne et surtout depuis le Moyen Age. D'après la longue énumération de Sloudsky, nous retiendrons que chaque fois que l'hiver a été suffisamment rigoureux pour être considéré comme exceptionnel en Europe Occidentale, il s'est traduit dans les zones steppiques et désertiques par une énorme mortalité des Ongulés sauvages et domestiques. S'il est difficile d'esti-

mer les pertes subies à chaque « djout » par les premiers, on possède par contre pour les seconds des chiffres qui traduisent mieux que tout commentaire l'ampleur que peut atteindre ce phénomène.

Au cours de l'hiver 1826-1827, dans la région comprise entre la Volga et l'Oural, on a dénombré parmi les victimes du « djout », 10 500 Chameaux, 280 500 Chevaux, 75 400 têtes de gros bétail et 1 012 000 Moutons, soit 1 378 400 animaux au total.

En 1856-1857, dans cinq districts de Khirghisie, le froid suivi de famine a tué 938 000 têtes de bétail dont 770 000 Moutons et 168 000 chevaux.

Le « djout » de 1879-1880, dans la région comprise entre les fleuves Volga et Oural, a tué 1 200 000 têtes de bétail et 1 528 700 (soit 42 % de tout le cheptel) dans la région de Tourgaïsk.

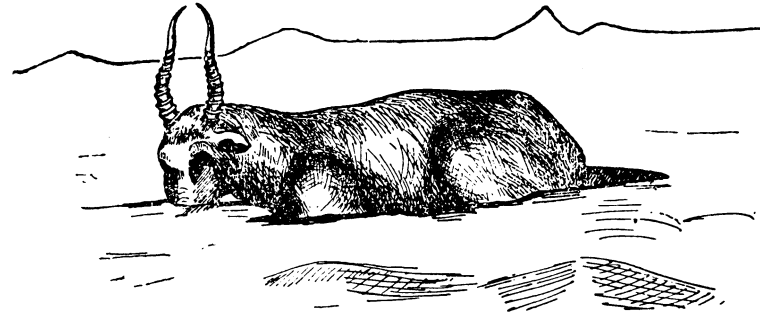


Figure 4. — Position caractéristique d'une Saïga morte lors du « djout » de 1949-1950 dans le Nord-Ouest de la Caspienne (d'après Lavrosky).

Le même phénomène a détruit en 1917-1918, dans les seuls districts du Syr-Daria et de Sémirétchié, 6 085 000 animaux domestiques, soit 65,2 % du cheptel. Dix ans après, dans le premier de ces districts, mouraient encore 1 700 000 têtes de bétail.

Pour les « djouts » les plus récents on possède davantage de précisions en ce qui concerne les pertes éprouvées par les populations d'Ongulés sauvages. Celui de 1945-1946, dû à une épaisseur de neige 2 à 3 fois supérieure à celle des hivers normaux, a détruit dans la seule vallée de l'Illi plusieurs dizaines de milliers de gazelles (*G. subgutturosa*). A la suite de ce « djout » qui a couvert d'énormes espaces, cette espèce a définitivement disparu de plusieurs localités. Les hivers 1948-1949 et 1949-1950 ont aussi anéanti un grand nombre d'Ongulés sauvages sur de vastes régions d'Asie Centrale.

Le « djout » de 1950-1951 a été provoqué par une grande épaisseur de neige qui se couvrit d'une croûte de glace. Il détruisit un million de Moutons dans les Kolkhozes du Khazakhstan et 350 000 dans ceux de l'Ouzbekistan. On estime à plusieurs centaines de milliers le nombre des Saïgas mortes dans les déserts du Kazakhstan, surtout dans le Betpak-Dala. Dans cette dernière région, au mois d'avril, après le dégel, des petits tas de cadavres de Saïgas s'étendaient à perte de vue comme des plaques de neige !

En 1953-1954, dans la seule moitié septentrionale des Kyzilkoums, on a estimé à 10 à 15 000 le nombre des Gazelles mortes, sur un total approximatif de 20 à 25 000 de ces animaux.

Au cours de ces hivers rigoureux, les autres animaux (Lièvres, Faisans, Petits Rongeurs et Oiseaux) subissent des pertes comparables mais qu'il est difficile de chiffrer.

Si un hiver à « djout » succède à un été trop sec, les animaux dépourvus de réserves meurent en plus grand nombre qu'après un été normal.

Nous avons vu que les mâles, affaiblis par le rut, sont les premières victimes du « djout », mettant ainsi un certain pourcentage de femelles et de jeunes à l'abri de la mort par les prédateurs. Après un hiver particulièrement meurtrier, il faut environ 10 à 15 ans, dans des conditions normales, pour que les populations d'Ongulés sauvages ou domestiques reconstituent leurs effectifs. Il est par conséquent évident que des « djouts » se succédant à des intervalles très rapprochés risquent de provoquer la quasi extinction de certaines espèces sur de grands espaces. D'autant plus que l'expérience a montré qu'un grand pourcentage de femelles gestantes avorte après un hiver trop rigoureux.

Ce phénomène d'avortement collectif après une période de « djout » a été observé dès le début du siècle dernier par de nombreux auteurs russes, mais ce n'est que plus tard que l'on a pu avoir des données d'une certaine précision sur son importance. Ainsi après l'hiver 1891-1892, dans le seul district de Tourgaïsk, on a enregistré 349 854 cas d'avortement d'animaux domestiques se répartissant comme suit : 113 281 Chevaux, 31 901 têtes de gros bétail, 7 845 Chameaux, 12 526 Chèvres et 184 303 Moutons. Pour les mêmes animaux, en pourcentage du cheptel total, on obtient respectivement 31 %, 7 %, 12 %, 14 % et 14 % donc, en réalité, une proportion très importante des femelles gestantes.

En 1895-1896 dans un élevage de la région de Sémi-

rétchié, 87,9 % des juments ont avorté après le « djout ». En 1911-1912, dans un autre élevage, sur 800 juments présentes, 700 (87,5 %) ont avorté.

Il semble que ces avortements massifs soient dus, en plus de l'épuisement de la période du « djout », à l'ingestion par la femelle de végétaux couverts d'une croûte de glace, ce qui provoque une baisse brutale de la température interne abdominale et, comme conséquence, une contraction utérine qui expulse le fœtus.

Ce phénomène d'avortement massif est confirmé par l'arrivée brusque, sur le marché des pelleteries, de quantités anormalement élevées de peaux d'agneaux et chevreaux morts-nés ou avant-terme. D'après des statistiques effectuées sur les animaux domestiques des races locales, la proportion des avortements passe, après une période de « djout », de 5 à 10 % des femelles gestantes pour un hiver normal, à 50-90 % et même parfois 100 %.

*Conséquences et lutte contre le « djout ».* — Après le « djout », le nombre de cadavres d'Ongulés est si élevé que les prédateurs en laissent la plus grande partie intacte. Au cours de l'été ces cadavres se momifient littéralement et se conservent jusqu'à l'automne.

Souvent les membres des troupeaux qui ont cherché un abri dans les vallées, ravins, crevasses, etc..., meurent simultanément par centaines ou milliers et sont recouverts par la neige. Au printemps, une certaine proportion de ces cadavres est entraînée par les eaux de fonte des neiges et leurs squelettes peuvent s'accumuler dans des dépressions. D'autres sont recouverts par le loess ou les alluvions.

Fréquemment, aussi, les troupeaux fuyant le « djout » en direction du sud, traversent des fleuves ou des lacs et, si la glace ne supporte pas leur poids, les bêtes se noient par centaines au même endroit.

L'étude des phénomènes simultanés et consécutifs au « djout » peut contribuer à expliquer la mise à jour d'accumulations énormes d'ossements fossiles ou récents. Comme l'écrivait déjà Darwin à propos de cadavres de centaines de milliers de bovins rassemblés par les eaux dans l'estuaire du Rio de la Plata : « Qu'aurait pensé un géologue en voyant cette énorme accumulation d'ossements d'animaux de toutes espèces et de tous âges enfouis sous une épaisse couche de terre ? N'aurait-il pas attribué ce phénomène plutôt à un déluge sur toute la surface du continent qu'au déroulement normal des choses ? »

Pour lutter contre le « djout », le meilleur procédé, expérimenté avec succès au Kazakhstan, consiste à labourer la neige, surtout s'il y a formation d'une croûte de

glace, à l'aide de grands chasse-neiges à cadre dentelé. Il convient de remuer la neige par bandes de 20 à 40 m de large espacées de 2 à 3 m l'une de l'autre.

Il est indispensable, d'autre part et surtout dans les réserves, de procéder à des distributions de fourrage et de tourteaux au moment du « djout ». Cette simple mesure peut sauver la vie à des milliers de précieux Ongulés tels que Gazelles, Hémiones, Chevaux de Przewalski, Bisons, ect...

*Conclusion.* — 1° Dans les régions steppiques, semi-désertiques ou désertiques d'Europe et surtout d'Asie, des facteurs météorologiques défavorables suivi de disette provoquent la mort simultanée d'un grand nombre d'Ongulés sauvages et domestiques. C'est le « djout ».

2° Les « djouts » ont une périodicité relativement courte puisqu'au cours des deux derniers siècles ils se sont produits à des intervalles de 8 à 20 ans et parfois même deux hivers de suite.

3° Ce phénomène s'étend en général à de très vastes espaces recouvrant une ou plusieurs régions naturelles à la fois.

4° En un temps très court (un à deux mois), le « djout » provoque la mort de centaines de milliers et même de millions d'Ongulés et cela sur des espaces restreints où ils ont cherché à se réfugier.

5° Toutes les espèces d'Ongulés peuvent être victimes du « djout », à l'exception de l'Elan qui survit grâce à la hauteur de ses membres et à son régime d'écorces et de branches.

6° Le rôle des « djouts » dans la fluctuation des populations d'Ongulés sauvages est très important. Au cours du siècle écoulé, ces phénomènes ont provoqué l'extinction de certaines espèces sur de grands espaces, surtout lorsque ces derniers sont isolés. Cela a été le cas de l'Argali, dans les années 1830 en Transbaïkalie, de la Gazelle dans les steppes de Minousinsk et le Haut-Iénisseï, de l'Hémione et du Tarpan au Kazakhstan au XIX<sup>e</sup> siècle, du Mouflon dans la chaîne septentrionale de l'Ust-Urt, etc...

7° Enfin les conditions dans lesquelles se produisent la mortalité massive des Ongulés favorise l'accumulation, l'enfouissement et par conséquent la fossilisation d'un grand nombre d'ossements.