



HAL
open science

LES CANIS PLEISTOCENES DU SUD DE LA FRANCE : APPROCHE BIOSYSTEMATIQUE, EVOLUTIVE ET BIOCHRONOLOGIQUE

Myriam Boudadi-Maligne

► **To cite this version:**

Myriam Boudadi-Maligne. LES CANIS PLEISTOCENES DU SUD DE LA FRANCE : APPROCHE BIOSYSTEMATIQUE, EVOLUTIVE ET BIOCHRONOLOGIQUE. Archéologie et Préhistoire. Université Bordeaux 1, 2010. Français. NNT : 4126 . tel-00908031

HAL Id: tel-00908031

<https://theses.hal.science/tel-00908031v1>

Submitted on 22 Nov 2013

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.

Numéro d'ordre : 4126

THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITÉ BORDEAUX 1

École doctorale Sciences et Environnements

Recherche effectuée avec le soutien du Ministère de la Culture et de la Communication

par

Myriam Boudadi-Maligne

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR

Spécialité : Préhistoire et Géologie du Quaternaire

.....

LES CANIS PLEISTOCENES DU SUD DE LA FRANCE : APPROCHE
BIOSYSTEMATIQUE, EVOLUTIVE ET BIOCHRONOLOGIQUE

.....

Thèse soutenue le 6 décembre 2010

Sous la direction de :

Jean-Philip **Brugal**, Directeur de recherches, CNRS

Patrick **Michel**, Maître de Conférences, Université Bordeaux 1

Devant le jury composé de :

Jean-Philip **Brugal**, Directeur de recherches, CNRS

Jean-Luc **Guadelli**, Chargé de recherches, CNRS

Jacques **Jaubert**, Professeur, Université Bordeaux 1

Patrick **Michel**, Maître de Conférences, Université Bordeaux 1

Bruno **Maureille**, Directeur de recherches, CNRS

Henryk **Okarma**, Institute of Nature Conservation, Pologne

Maria-Rita **Palombo**, Professeur, Université La Sapienza, Rome

Stéphane **Peigné**, Chargé de recherches CNRS MNHN, Paris

Alan **Turner**, Professeur, Université de Liverpool

Co-directeur

Invité

Examineur

Co-directeur

Examineur

Examineur

Rapporteur

Examineur

Rapporteur

Numéro d'ordre : 4126

THÈSE

présentée à

L'UNIVERSITÉ BORDEAUX 1

École doctorale Sciences et Environnements

Recherche effectuée avec le soutien du Ministère de la Culture et de la Communication

par

Myriam Boudadi-Maligne

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR

Spécialité : Préhistoire et Géologie du Quaternaire

.....

LES CANIS PLEISTOCENES DU SUD DE LA FRANCE : APPROCHE
BIOSYSTEMATIQUE, EVOLUTIVE ET BIOCHRONOLOGIQUE

.....

Thèse soutenue le 6 décembre 2010

Sous la direction de :

Jean-Philip **Brugal**, Directeur de recherches, CNRS

Patrick **Michel**, Maître de Conférences, Université Bordeaux 1

Devant le jury composé de :

Jean-Philip **Brugal**, Directeur de recherches, CNRS

Jean-Luc **Guadelli**, Chargé de recherches, CNRS

Jacques **Jaubert**, Professeur, Université Bordeaux 1

Bruno **Maureille**, Directeur de Recherche, CNRS

Patrick **Michel**, Maître de Conférences, Université Bordeaux 1

Henryk **Okarma**, Institute of Nature Conservation, Pologne

Maria-Rita **Palombo**, Professeur, Université La Sapienza, Rome

Stéphane **Peigné**, Chargé de recherches CNRS, MHNH Paris

Alan **Turner**, Professeur, Université de Liverpool

Codirecteur

Invité

Examineur

Examineur

Codirecteur

Examineur

Rapporteur

Examineur

Rapporteur

- 2010 -

Remerciements

Ces quelques pages, bien qu'incontournables dans ce genre d'exercice, sont pour moi une réelle occasion de remercier l'ensemble des personnes ayant contribué à l'aboutissement de ce travail. Je tiens par conséquent à remercier toutes les personnes que j'ai côtoyé pendant ces quatre années et qui d'une manière ou d'une autre, m'ont permis d'avancer.

Je tiens tout d'abord à remercier *Jean-Philip Brugal* et *Patrick Michel* pour avoir accepté de codiriger ce travail.

Merci Patrick, pour votre disponibilité et vos corrections.

Jean-Philip, merci de m'avoir fait confiance sur ce sujet tant attendu ! Et puis surtout merci pour votre encadrement, votre soutien, vos encouragements, vos corrections, vos conseils avisés et les nombreuses discussions hautement instructives que nous avons eu ensemble. Mille mercis pour m'avoir donné l'occasion de découvrir tous ces beaux endroits et les fantastiques collections qui y sont conservées. Au black coton soil kenyan et aux pastéis de Belém !!!

J'adresse tous mes remerciements et ma reconnaissance aux membres du jury qui ont accepté de juger ce travail. Merci à *Maria-Rita Palombo* et *Alan Turner*, qui m'ont fait l'immense honneur d'accepter de rapporter ce travail. Merci à *Jacques Jaubert* qui m'a également fait confiance au cours de ces années en soutenant ce projet et en faisant en sorte que les meilleures conditions de travail au sein de PACEA soient mises à la disposition de chaque doctorant. J'adresse toute ma reconnaissance à *Jean-Luc Guadelli*, qui m'a fait partager ses connaissances en paléontologie. Merci Jean-Luc pour ton aide, ton soutien et tes corrections. Je remercie également *Bruno Maureille* pour avoir accepté de juger ce travail, pour son intérêt et pour ses conseils. J'adresse toute ma gratitude à *Henryk Okarma*, qui m'a fourni de précieuses données sur les loups actuels européens. Enfin, je remercie également *Stéphane Peigné* qui a accepté de juger ce travail. J'espère que cette première étape de recherche ouvrira la porte à de multiples échanges permettant de parfaire et élargir cette approche.

Je tiens d'autre part à remercier les nombreuses personnes que j'ai eu l'occasion de rencontrer au cours de ces années dans les différentes structures dans lesquelles j'ai eu la chance d'étudier des collections. Je remercie très chaleureusement *Jean-Jacques Cleyet-Merle* et toute l'équipe du Muséum National de Préhistoire des Eyzies et plus particulièrement *Stéphane Madeleine*, *Bernard Nicolas* et *Peggy Jacquement* pour leur incroyable gentillesse et leur disponibilité. Je remercie également *Didier Berthet* et *François Vigouroux* en charge de la gestion des collections du Musée des Confluences de Lyon, qui m'ont permis d'accéder aux collections actuelles et fossiles. Un très grand merci à *Abel Prieur*, responsable des collections de l'Université Claude Bernard à Lyon pour son accueil et sa disponibilité. Merci à *Lydia Gambéri*, en charge des collections du Musée de Préhistoire d'Orgnac et grâce à qui j'ai pu étudier le matériel provenant de l'aven de l'Arquet. Je remercie très chaleureusement *Elisabetta Cioppi*, responsable des collections de Géologie et Paléontologie du Muséum de Florence. J'exprime également toute ma gratitude aux membres de l'IPA à Lisbonne (Portugal) et plus particulièrement à *Marta Moreno García*, pour l'immense travail de préparation et de conservation des squelettes de loups actuels qu'elle a effectué. Mes plus vifs remerciements vont également à *Nikolai Spassov* du Muséum de Sofia (Bulgarie) pour son accueil et ses conseils, ainsi qu'à *Ogeto Mwebi* du Muséum de Nairobi (Kenya) pour m'avoir permis d'étudier les *Canidae* africains.

Enfin, je tiens à remercier très chaleureusement *Jacqueline Studer* et *Jean-Christophe Castel* du Muséum de Genève, non seulement pour m'avoir donné accès à de magnifiques collections mais également pour leur gentillesse.

Plusieurs personnes ont participé activement et financièrement à la réalisation de ce travail de recherche en m'intégrant dans plusieurs projets et/ou en soutenant les demandes de bourses déposées. Je tiens ici à les remercier chaleureusement. Je remercie tout particulièrement mes parents, l'UMR PACEA, l'Université de Bordeaux 1 et LAMPEA. Merci à *Anne Delagnes*, *Jacques Jaubert* et *Jean-Philip Brugal* pour avoir permis le financement de l'ensemble des déplacements réalisés dans le cadre de ce travail. Je remercie également *Jean-Paul Raynal* et *Jean-Luc Guadelli* pour m'avoir intégré au projet Origines. Un immense merci à *Jean-Philip Brugal* et *Maria-Rita Palombo* qui, via le programme qu'ils codirigent (Évolution des communautés de Mammifères, variations climatiques et dispersion humaine en Méditerranée au Quaternaire), m'ont permis d'accéder aux collections fossiles et actuelles d'Italie. Je remercie également les Conseils Généraux du Lot et du Tarn-et-Garonne et en particulier *Eric Labastie*, l'association Archéologies et tout particulièrement *Françoise Echasseraud*, les SRA Aquitaine et Midi-Pyrénées. J'adresse de sincères remerciements à *Nathalie Fourment* et *Pierre Chalard* pour le travail qu'ils effectuent autour de la valorisation de la recherche en Préhistoire, de leur intérêt pour la faune et pour leur soutien tout simplement.

Quelques mots particuliers à *Michel Baylac* et *Gilles Escarguel* grâce à qui la méthodologie utilisée dans le cadre de ce travail de recherche a pu se mettre en place. Un très grand merci à Gilles pour sa disponibilité (SAV SIST 24 heures sur 24) et pour son incroyable capacité à développer des petits programmes pour chacun des problèmes de calculs rencontrés. Merci également à *Frédéric Santos* pour son aide sous R.

Je remercie bien évidemment tous les membres de PACEA qui de près ou de loin ont apporté leur pierre à ce travail. Merci à *Sylvie Djian* et *Michèle Charuel* pour tout le temps que vous consacrez à chacun d'entre nous. Merci *Domi* pour avoir égailé (et dévergondé, chut...!) chacun de nos déjeuners. Une mention spéciale à *Eric Pubert*, tout d'abord pour ta bonne humeur quotidienne, mais également pour ton dévouement et ta patience, tu es notre super héros Eric ! Merci également à *Catherine Ferrier*, *Francesco d'Errico*, *Geneviève*, *Alain*, *Michel Lenoir*, *Françoise Lagarde*, *Jean-Gui*, *Pierre-Yves Demars*, *Françoise Delpéch*, *Jean-Pierre Texier*, *Olivier Le Gall*, *Pierre-Jean Texier* et *William Banks* et merci à toute l'équipe du LAPP ! Merci également à *Bertrand Kervazo* pour avoir mis à ma disposition de précieuses données concernant la géologie des gisements. Je voudrais remercier particulièrement *Anne Delagnes* pour son écoute, ses conseils, sa confiance. Un grand merci à *Arnaud Lenoble* qui par son caractère « piquant » m'a permis de me parer « aux attaques »... plus sérieusement Arnaud, merci pour la Guadeloupe, ça m'a fait vraiment du bien de découvrir ce nouveau terrain et même pour du travail c'est drôlement plaisant de voir comment là-bas, les préoccupations métropolitaines paraissent lointaines.

Un immense merci à *Marian Vanharen* et *Anka Honkimaki* pour leurs merveilleuses traductions m'ayant permis d'accéder à la littérature allemande. Sans votre aide le monde de *mosbachensis* serait resté bien mystérieux...

Je tiens également à adresser quelques mots à *Nathalie Mémoire*, *Laurent Lachaud*, *Matthieu Landreau*, *Lucie Gourdon* et toute l'équipe du Muséum de Bordeaux, car c'est en grande partie grâce à vous que je suis tombée dans le chaudron de la Préhistoire. A *Edouard Harlé* et aux réserves de la rue Rode, merci de votre amitié à tous.

Un très grand merci à *Jean-Christophe Castel*. Je me rappellerai toujours de notre première rencontre devant l'amphi GABA, moi toute petite et toute timide devant le grand docteur Castel lui demandant si il n'avait pas quelques restes de loup à me confier pour étude... Merci pour tout JC et merci à ton adorable petite famille : *Valérie*, il faudra vraiment que tu me dévoiles tes secrets ! Merci à *Enora*, *Gabou* et *Zouzou* pour leur « pestacles » et leur bonne humeur ! Allez celle là elle est pour toi JC en espérant que tu ne considèreras pas ces quelques lignes comme une liasse de chou !

Je tiens bien sûr à remercier tous mes actuels et anciens camarades de bureau et de thèse notamment, *Will*, *Fibé*, *Anne-Laure*, *Alex*, *Emilie Campmas*, *Manu* et *Luca*, pour avoir supporté mes « nombreuses » sautes d'humeur et pour les très bons moments que nous avons passés ensemble. Merci également à *Emilie Claud*, *Enza*, *François*, *Katja* et *Sosso*. Merci à *Delphine* et *Marie-Cécile*, pour votre bonne humeur et votre accent chantant de Toulouse. Merci également à mes collègues anthropologues : *Vir*, *Gwen*, *Vincent*, *Pierre*, *Aline*, *Célimène* et *Valentine*. Merci à *Mapie*, les deux *Mag* et *Maryline*. Je remercie également toute l'équipe de Kozarnika et tout particulièrement *Nicolay Sirakov*, *Svoboda Sirakova*, *Stekanka Ivanova*, *Aleta* et *Jean-Luc Guadelli*. Je tiens également à remercier toute l'équipe d'Archéosphère et plus particulièrement *Poussin*, *Framy*, *David* et *Mr Val*. Un très grand merci à *Audrey Prucca* et *Sylvain Macchi* qui m'ont si gentiment accueilli dans le Gévaudan et m'ont fait partager leurs passions et leurs connaissances sur ce magnifique animal qu'est le loup. Merci à *Chikou* et *Morfal*. C'était chouette de vous approcher de si près ! Merci à Jean Chagneau pour sa bonne humeur et ses bons petits goûters ! J'adresse quelques mots particuliers à *Luca* et *Manu*. Merci à vous deux pour votre attention et votre optimisme. J'espère ne pas vous avoir trop effrayé pour la fin de vos thèses ! Aux bonnes pizzas partagées tard (trop tard) le soir au labo ! Merci infiniment *Manu* pour tes corrections, ta maîtrise de la langue de Shakespeare et ton regard constructif et « dé-complexificateur ».

Quelques lignes spéciales pour Zou qui a toujours été là, fidèle à elle même depuis le début de mon cursus en Préhistoire et jusqu'à aujourd'hui. Merci pour tes corrections et ton soutien des dernières pages ! Et puis merci à toi et à *Mathieu* pour m'avoir fourni plein de bonnes vitamines périgourdines. Merci aux cerfs de Milhac, pour cet incroyable expérience du brame en « Dolby Surround ».

Je n'oublie pas *Sarah*, *Greg* et la petit *Nino*, pour ces très bons moments de détente passés en votre compagnie. Qu'il est doux pendant cette « phase » de vie de pouvoir s'évader de temps en temps et de parler de la vie... autrement. Merci à vous trois et également à *Lucie*, *Marianne* et *Fred* car malgré les années, malgré notre éloignement, vous êtes toujours là et c'est drôlement rassurant !

Je tiens à remercier très fort toute ma petite famille. Je sais que je vous ai énormément négligés pendant ces quatre dernières années et je m'en excuse sincèrement.

Merci à *Joëlle* et *Charles*, *Rachel*, *Régis* et *Jeanne* pour votre bonne humeur, votre amour, votre soutien et tous vos bons petits plats lyonnais. Merci pour tout !

Un grand merci à mon grand frère adoré *Nicolas*, je te promets de faire preuve de plus d'aménagement de temps libre pour passer du bon temps avec vous cinq. Merci à *Mathilde* et mes trois petits bouts : ma petite *Nono*, *Liam* et *Jeanne* : par votre présence la Bretagne me manque plus encore.

Un grand merci à ma grand-mère formidable, *Arlette*.

Un IMMENSE merci à mes parents *Simone* et *Bernard* que j'aime très fort et qui ont fait preuve d'une patience incroyable, qui ont respecté et soutenu, financièrement et moralement chacun de mes choix au cours de ces nombreuses années. L'accomplissement de ce travail n'aurait jamais pu voir le jour sans vous. Merci Maman pour tes corrections qui m'ont été d'une aide précieuse. Merci pour tout... ce travail est également le vôtre !

Ces dernières lignes sont pour toi *Jibé*, je ne te remercierai jamais assez pour tout ce que tu fais pour moi et pour tout l'amour que tu me donnes ! ***Merci d'être toi, merci d'être là, merci pour tout et plus encore...***

Introduction

*L'étude des faunes du Quaternaire s'inscrit dans une dynamique de connaissance des paléoenvironnements et est de ce fait nécessaire pour mieux cerner les contraintes environnementales qui ont rythmé la dispersion des hominins sur l'ensemble des continents. Le genre *Canis*, autour duquel nous avons axé ce travail de recherche, présente la particularité d'être resté constamment présent en Europe occidentale depuis son apparition, il y a plus de trois millions d'années, jusqu'à aujourd'hui. Cette constance fait de lui, malgré son caractère ubiquiste, un excellent témoin de l'évolution des paléoenvironnements.*

*Ayant fait l'objet de plusieurs travaux réalisés à la fin du XX^{ème} siècle (Bonifay 1968, Suire 1969, Rook 1993), la phylogénie du genre *Canis* n'en reste pas moins largement discutée (Garrido & Arribas 2008, Brugal & Boudadi-Maligne à paraître). De nouvelles espèces fossiles continuent d'être décrites (Garrido & Arribas 2008, Sotnikova & Titov 2009), complexifiant notre connaissance du genre et de son évolution. Cette vision floutée s'explique également par l'absence de quantification des variations individuelles et intra-spécifiques et la prise en considération dans les phylogénies, de données extrêmement dispersées dans le temps et l'espace.*

*Notre attention s'est donc portée sur la réévaluation du genre tant dans sa composante phylétique qu'environnementale en intégrant les dimensions spatio-temporelles et populationnelles. Nous proposons à travers l'analyse de la variabilité des populations actuelles et l'étude de dix séries fossiles du Sud de la France couvrant le Pléistocène, de nouveaux éléments de discussion sur l'évolution des représentants du genre. Nos résultats, couplés à l'analyse critique des données bibliographiques nous ont dès lors permis de proposer une nouvelle phylogénie. Cette dernière permet non seulement de mieux cerner les phases d'apparition et de dispersion des différentes espèces du genre *Canis*, mais également de démontrer son potentiel biochronologique.*

Les chapitres de ce manuscrit s'organisent autour de ces différentes problématiques et en suivent la logique.

Partie 1 : Les Canidae : Bilan des connaissances, Enjeux et cadre d'étude

*« On connaîtra bien qu'il est malaisé, en ne travaillant que sur les ouvrages d'autrui, de faire des choses fort accomplies. »
René Descartes Extrait du Discours de la méthode, 1637*



I. Introduction générale

Comprendre et retracer l'histoire évolutive d'un taxon, ici le genre *Canis*, passe par une analyse préliminaire de la famille à laquelle il appartient. Ce bilan permet non seulement de déterminer les critères qui le différencient des autres genres et espèces mais également de comprendre quelle est sa place au sein de sa famille. Ainsi, les informations concernant sa répartition et son mode de vie, sont autant d'éléments qui peuvent alimenter les hypothèses quant à son évolution, son développement ou sa disparition.

Le bilan phylétique mais également historique que nous proposons sur les *Canis* quaternaires permet de constituer une base solide de réflexion. Ce travail permet en outre de soulever les incertitudes et les divergences phylétiques et contribue à asseoir notre problématique et à développer notre méthode d'analyse.

II. La grande Famille des *Canidae*, une phylogénie complexe

La famille des *Canidae*, appartenant à l'ordre des Carnivores, est issue d'une évolution longue et complexe qui remonte à l'Eocène (Sillero-Zubiri *et al.* 2004, Fox *et al.* 2009). Cette famille regroupe deux sous-familles fossiles, les *Hesperocyoninae* et les *Borophaginae* et une sous-famille actuelle, celle des *Caninae*. Cet état de fait explique pourquoi on trouve généralement dans la bibliographie moderne, le terme de *Canidae* pour désigner plus spécifiquement la seule sous-famille encore existante, les *Caninae*. L'apparition de cette dernière remonte à l'Oligocène (Sillero-Zubiri *et al.* 2004). Les *Caninae* sont des Mammifères carnassiers digitigrades caractérisés par leurs nombreuses molaires et leurs griffes non rétractiles. Ils possèdent en outre une bulle tympanique subcirculaire et gonflée, un foramen supra-trochléaire sur l'humérus, une tubérosité radiale et un processus styloïde peu développé sur le radius et, sur le fémur, un grand trochanter qui se situe quasiment au niveau de la tête fémorale (Crégut-Bonnoure 1996). De plus, les représentants de la famille des Canidés, exception faite du chien viverrin (*Nyctereutes procyonides*) sont remarquables par la longueur de leurs membres relativement à la taille de leur corps (Alderton 2004).

Cette famille comprend actuellement 12 genres au sein desquels ont été identifiées 34 espèces (ITIS¹, Tableau 1). Ces dernières sont actuellement réparties sur la totalité des continents, excepté l'Antarctique (Mech & Boitani 2008, ITIS 2010) et un même écosystème peut être occupé par deux ou trois espèces de Canidés (Alderton 2004). Cette cohabitation est rendue possible du fait de leur régime alimentaire et de leur différence de stature (de 1,5 kg pour le Fennec à plus de 80 kg pour les loups). Ainsi, le niveau de compétition plus ou moins faible entre ces différentes espèces, lié notamment aux modalités de prédation (espèces chassées différentes, consommation des carcasses par plusieurs canidés du fait de leur abandon, etc.) autorise leur coexistence (White *et al.* 1995, Kitchen *et al.* 1999).

¹ ITIS : Integrated Taxonomic Information System (ITIS) (<http://www.itis.gov>).

| Genre | Espèce | Nom vernaculaire |
|--------------------|-------------------------|---|
| <i>Atelocynus</i> | <i>microtis</i> | Chien des buissons aux oreilles courtes |
| <i>Canis</i> | <i>adustus</i> | Chacal à flancs rayés |
| | <i>aureus</i> | Chacal doré |
| | <i>latrans</i> | Coyote |
| | <i>mesomelas</i> | Chacal à chabraque |
| | <i>lupus</i> | Loup et Chien |
| | <i>simensis</i> | Loup d'Abyssinie |
| <i>Cerdocyon</i> | <i>thous</i> | Renard des savanes |
| <i>Chrysocyon</i> | <i>brachyurus</i> | Loup à crinière |
| <i>Cuon</i> | <i>alpinus</i> | Dhole |
| <i>Lycalopex</i> | <i>culpaeus</i> | Loup de Magellan |
| | <i>fulvipes</i> | Renard de Darwin |
| | <i>griseus</i> | Renard gris d'Argentine |
| | <i>gymnocercus</i> | Renard d'Aszara |
| | <i>sechurae</i> | Renard du désert austral |
| | <i>vetulus</i> | Renard chenu |
| <i>Lycaon</i> | <i>pictus</i> | Lycaon |
| <i>Nyctereutes</i> | <i>procyonoides</i> | Chien viverrin |
| <i>Otocyon</i> | <i>megalotis</i> | Renard à oreilles de chauve-souris |
| <i>Speothos</i> | <i>venaticus</i> | Chien des buissons |
| <i>Urocyon</i> | <i>cinereoargenteus</i> | Renard gris |
| | <i>littoralis</i> | Renard gris insulaire |
| <i>Vulpes</i> | <i>bengalensis</i> | Renard du Bengale |
| | <i>cana</i> | Renard afghan |
| | <i>chama</i> | Renard du Cap |
| | <i>corsac</i> | Renard des steppes |
| | <i>ferrilata</i> | Renard du Tibet |
| | <i>lagopus</i> | Renard polaire |
| | <i>macrotis</i> | Renard nain |
| | <i>pallida</i> | Renard pâle |
| | <i>rupeellii</i> | Renard de Rüppell |
| | <i>velox</i> | Renard vélocé |
| | <i>vulpes</i> | Renard roux |
| | <i>zerda</i> | Fennec |

Tableau 1: Liste des genres et espèces valides, appartenant à la famille des *Canidae*. Source ITIS, 2010²

A. Le genre *Canis*, Linné 1758 : espèces actuelles, particularités et répartition

Le genre *Canis* est lui-même représenté par 6 des 34 espèces actuelles de *Canidae* (ITIS 2010). Ce genre regroupe les loups, les chacals et les coyotes qui sont répartis sur les continents eurasiatique et africain et sur le continent Nord-américain (Figure 1). Rappelons que les chiens dont la répartition n'est pas liée à un biotope mais à la présence humaine sont, au vue des analyses génétiques, une sous-espèce de loup dont le nom scientifique valide est *Canis lupus familiaris* (ITIS 2010).

² Données 2010 : the Integrated Taxonomic Information System (ITIS) (<http://www.itis.gov>).

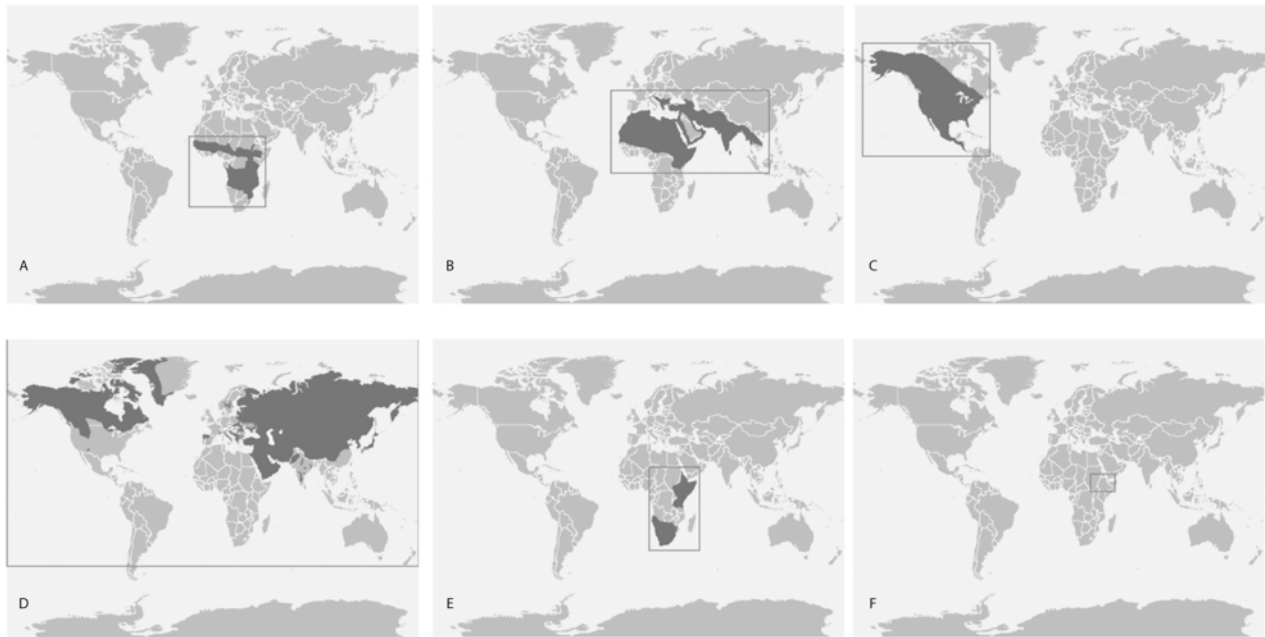


Figure 1 : Répartition actuelle des six espèces appartenant au genre *Canis*, source IUCN³. A : *Canis adustus* ; B : *Canis aureus* ; C : *Canis latrans* ; D : *Canis lupus* ; E : *Canis mesomelas* ; F : *Canis simensis*.

Le genre *Canis* se différencie entre autre, des onze autres genres de la famille des *Canidae*, par ses particularités dentaires et donc alimentaires.

Les canines des *Canis* sont moins longues que chez *Atelocynus* (Ewer 1998). Cette particularité dentaire est difficilement interprétable d'un point de vue fonctionnel sans se référer à l'ensemble des données biométriques crânio-dentaires (Christiansen & Adolfsen 2005) mais semble indiquer chez ce genre, de stature relativement plus petite que *Canis* (Ewer 1998), une force de préhension plus réduite.

La carnassière inférieure des *Cuon*, *Speothos* et *Lycaon* ne présente qu'une seule cuspide sur le talonide (Ewer 1998). Conséquemment, la première molaire supérieure présente chez ces trois genres, une morphologie différente de celle de *Canis*. Cette dent est caractérisée chez ces *Canidae* par un bassin unique permettant l'occlusion avec la cuspide du talonide de la carnassière inférieure. Ils possèdent en outre un segment masticateur broyeur réduit par rapport à *Canis*. Cette réduction se manifeste chez *Cuon* et *Speothos* par une réduction du nombre de dents. En effet, alors que la majorité des *Caninae* (dont *Canis*) possèdent 3 molaires inférieures, *Cuon* et *Speothos* n'en possèdent que 2 et *Speothos* n'a également qu'une seule molaire supérieure (Ewer 1998). A l'inverse, *Nyctereutes* et *Otocyon* nettement moins carnassiers que *Canis*, possèdent des capacités broyeuses plus développées du fait de l'augmentation du nombre de leurs molaires (Ewer 1998). Ainsi chez les *Canidae* on décompte entre 38 (*Speothos*) et 50 dents (*Otocyon*) conférant aux différents genres des capacités alimentaires variables.

Les représentants du genre *Canis* se différencient également de plusieurs autres Canidés par leur morphologie crânienne générale. Le genre *Lycaon* possède un crâne relativement plus robuste (*i.e.* plus large et moins long) que *Canis*, alors que chez *Nyctereutes* c'est l'axe de symétrie général qui en fait sa particularité. Le crâne de *Nyctereutes* présente en effet une symétrie par rapport à l'axe

³ Union Internationale pour la Conservation de la Nature. <http://www.iucnredlist.org/apps/redlist/details/3753/0>

entre l'apophyse orbitaire et l'apophyse frontale du zygomatique (Duchêne & Artois 1988, Crégut-Bonnoure 1996). En outre *Canis* possède une région frontale élevée et un processus post-orbitaire convexe, ce qui le différencie du genre *Vulpes* (Fox *et al.* 2009).

La stature moyenne des *Canis* se distingue également de celle de la majorité des autres genres. Ils sont plus grands que *Vulpes*, *Lycalopex*, *Speothos* et *Otocyon*, mais leurs membres, relativement à la taille de leur corps sont nettement moins allongés que chez *Chrysocyon* (Alderton 2004).

L'ensemble de ces caractéristiques morphologiques confère aux *Canis* des capacités alimentaires et locomotrices qui leur sont propres. Ainsi les *Canis* sont principalement carnassiers et contrairement au genre *Urocyon*, ils sont capables de courir et de sauter mais ne peuvent pas grimper aux arbres (Alderton 2004).

III. Apparition et Expansion du genre *Canis* en Europe occidentale

A. Premières mentions du genre en Europe occidentale

L'apparition du genre *Canis* en Europe occidentale est un fait encore largement débattu. Mentionné dans le Miocène (Pontien - MNQ 12) de Concud et de Los Mansuetos en Espagne, des restes de Canidé sont attribués au genre *Canis* et déterminés comme appartenant à une nouvelle espèce, *Canis cipio* (Crusafont Pairo 1950, Pons Moya & Crusafont Pairo 1978).

Canis cipio est défini comme un *Canis* primitif du fait de l'étroitesse de ses prémolaires supérieures, du développement du métacône de la P3 et de la P4, de la légère réduction de la UM2 et de l'amincissement central nettement marqué sur les deux tuberculeuses supérieures. Il présente également des caractères évolués, tels que le relatif élargissement de la carnassière supérieure et la réduction en largeur de la UM1 (Crusafont Pairo 1950, p. 47).

Cette espèce est ainsi présentée comme la première apparition du genre *Canis* en Europe et elle est considérée par plusieurs auteurs comme l'ancêtre européen de la lignée des loups actuels (Pons Moya & Crusafont Pairo 1978, Bonifay 1971). Néanmoins au delà de la rareté de ces restes rendant les descriptions délicates à établir, le contexte de leur découverte ainsi que la lacune chronologique séparant ces premières découvertes de l'expansion attestée du genre en Europe, rendent leur attribution générique soumise à controverse (Rook 1993, Sillero-Zubiri *et al.* 2004, Spassov com. pers.). Ainsi, plusieurs auteurs suggèrent qu'il pourrait plus vraisemblablement s'agir d'une forme attribuable au genre *Eucyon* et non au genre *Canis* (Sillero-Zubiri *et al.* 2004, Garrido & Arribas 2008, Sotnikova & Rook 2010, Spassov com. pers.).

La faune pliocène découverte dans les sables de Perpignan (MNQ 15) a également livrée quelques restes étudiés en 1973 par Martin et décrits comme appartenant au genre *Canis*. Les deux hémimandibules découvertes sont attribuées à une nouvelle espèce *Canis michauxi* Martin, 1973. Martin justifie cette attribution générique par une comparaison des données métriques sur la

deuxième et troisième prémolaire inférieure entre ce Canidé et les *Canis* (attestés) du Pléistocène inférieur. Néanmoins, la rareté de ces restes et leur fragmentation rend leur attribution taxonomique et, de surcroît la description d'une nouvelle espèce, sujette à caution. Tout comme pour les restes de *Canis cipio*, plusieurs auteurs émettent aujourd'hui des interrogations quant à l'appartenance de ces restes au genre *Canis* (Rook 1993). Nous n'avons, tout comme Rook, malgré une demande, pas pu étudier ce matériel qui ne se trouve vraisemblablement plus dans les collections de l'Université de Perpignan (L. Wengler, com. pers.).

Faisant suite chronologiquement, le gisement de Vialette (Haute-Loire, France) a livré une importante faune attribuée au début du Villafranchien (MNQ 16a ; 3,14 Ma) [Biquand *et al.* 1981, Thouveny & Bonifay 1984, Lacombat *et al.* 2008]. Des restes de *Canidae* y ont été découverts et sont pour le moment attribués à *Canis sp.*. Les six fragments mandibulaires dont il est question, n'ont pour le moment pas véritablement été décrits d'un point de vue morphométrique et n'ont par conséquent pas pu être déterminés spécifiquement. Les restes de Vialette seraient donc les traces les plus anciennes à ce jour, de la présence du genre *Canis* en Europe de l'Ouest (Lacombar *et al.* 2008).

Ces quelques éléments découverts en Espagne et dans le Sud de la France posent donc la question de l'origine du genre *Canis* en Europe occidentale. Considérant les informations partielles dont nous disposons sur ces restes, il est difficile de dire avec certitude dans quelle mesure ils constituent la base de la lignée conduisant aux loups actuels. Il est aujourd'hui admis que les restes fossiles de Concud et des sables de Perpignan, attribués à deux espèces ancestrales de *Canis*, soient plutôt à rapprocher à un autre genre (Rook 1993, Sardella & Palombo 2006, Garrido & Arribas 2008, Sotnikova & Rook 2010). Reste donc à savoir quelle est la position stratigraphique et phylétique des ossements découverts à Vialette afin d'entrevoir plus clairement le moment et les modalités de la dispersion du genre *Canis* en Europe occidentale.

B. Le « Wolf event »

Au début du Pléistocène, en Europe occidentale d'importants changements de faune (« turnovers ») sont enregistrés. C'est le cas notamment au moment du « *Elephant-Equus event* » daté à 2,6 Ma où des changements environnementaux entraînent une ouverture du milieu, alors plus propice à l'arrivée d'espèces telles que la Gazelle (*Gazella borbonica*) et le Cheval (*Equus cf. livenzovensis*) (Lindsay *et al.* 1980, Azzaroli 1983).

Ces « turnovers » sont marqués par l'explosion de certaines guildes mammaliennes plus ou moins importantes selon la région considérée (Kostopoulos *et al.* 2007).

Entre 1,9 et 1,7 Ma, un bio-événement majeur accompagné de changements climatiques et environnementaux importants, est détecté d'après l'étude des spectres fauniques et des données écologiques (Lindsay *et al.* 1980, Azzaroli 1983, Turner 1992, Mosbrugger *et al.* 2005, Sardella & Palombo 2006, Croitor & Brugal 2010). Les données environnementales indiquent un changement climatique majeur enregistré par une diminution des températures il y a 1,8 Ma (Mosbrugger *et al.* 2005).

Cette période est suivit par le « Wolf event » (Azzaroli 1983, Azzaroli *et al.* 1988, Rook & Torre 1996b, Sardella & Palombo 2006). Comme sa dénomination le suggère, cet événement est décrit comme le moment d'apparition en Europe occidentale du genre *Canis* et notamment de *Canis etruscus* (Azzaroli 1983). Outre cette espèce, trois autres taxons font alors leur apparition : *Leptobos etruscus*, *Sus strozzi*, et *Pachycrocuta brevirostris*. Ainsi, Sardella & Palombo (2006) considèrent ce bio événement plus comme un renouvellement important de la guildes des carnivores (genres *Canis* et *Pachycrocuta*) en Europe de l'Ouest que comme un réel marqueur de changements environnementaux. D'autre part, comme mentionné précédemment, la découverte à Viale de restes attribués au genre *Canis* et datant vraisemblablement d'une période plus ancienne (Lacombat *et al.* 2008) remet quelque peu en question cette dénomination. Par conséquent le « wolf event » est aujourd'hui plus considéré comme une phase de dispersion prolongée plutôt que comme un réel bio événement (Palombo *et al.* 2008, Croitor & Brugal 2010).

C. Dispersion du genre *Canis* au début du Pléistocène inférieur

Alors qu'une seule occurrence du genre *Canis* est mentionnée en Europe occidentale au début du « Villafranchien » (Viale, *Canis sp.* MN16a - Lacombat *et al.* 2008), dès la fin de cette période (MNQ 17-18 et début de la MNQ 19) les restes sont nettement plus nombreux et les sites répartis sur tout le pourtour Nord du bassin Méditerranéen mais également dans des zones plus continentales d'Europe occidentale (Figure 2) [Lehmann 1957, Torre 1967, Bonifay 1971, Martin 1973, Bœuf *et al.* 1992, Koufos 1992, Rook 1993, Torre *et al.* 1993, Koufos & Kostopoulos 1997, Spassov 1997, 1998, Argant 2004, Manza *et al.* 2004, Tsoukala & Bonifay 2004, Garrido 2008, Garrido & Arribas 2008, Crochet *et al.* 2009, Martinez-Navarro *et al.* 2009, Naldini *et al.* 2009, Sirakov *et al.* 2010].

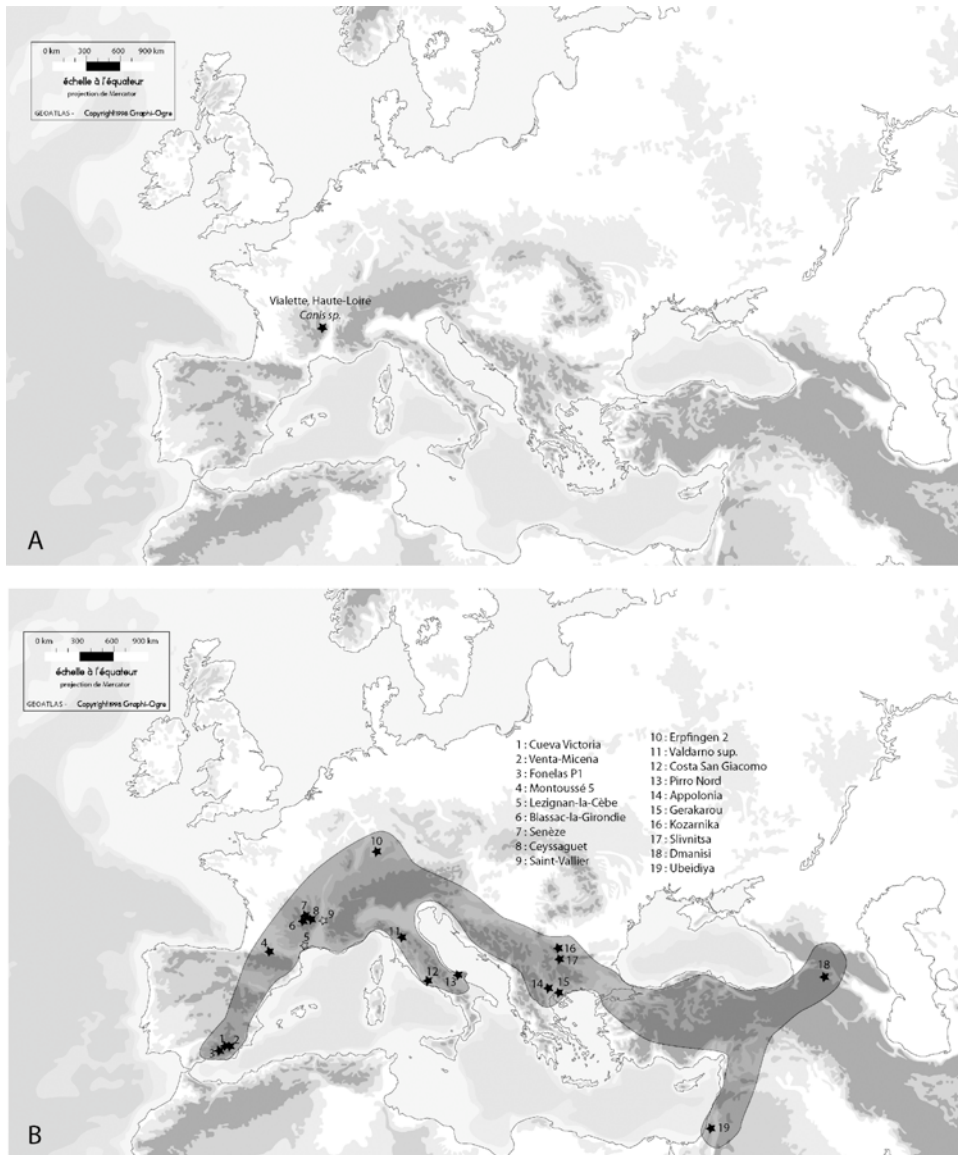


Figure 2 : Distribution comparée du genre *Canis* au cours de la biozone MNQ 16a (carte A) et des biozones 17 à 19 (carte B). Lézignan et Saint-Vallier sont figurés par une étoile grisée car des restes attribués au genre *Canis* y ont été décrits sans qu'une détermination spécifique soit établie.

Étant entendu aujourd'hui que l'apparition du genre *Canis* en Europe occidentale soit antérieure au « wolf event », cette phase de dispersion reste un événement clé pour l'évolution des représentants du genre. En effet si le « wolf event » ne correspond pas à l'apparition du genre *Canis* en Europe occidentale, il marque cependant le début de l'**expansion** de ce dernier. Ce « wolf event » contribue par conséquent à la définition du point de départ de notre cadre chronologique de travail (Figure 3).

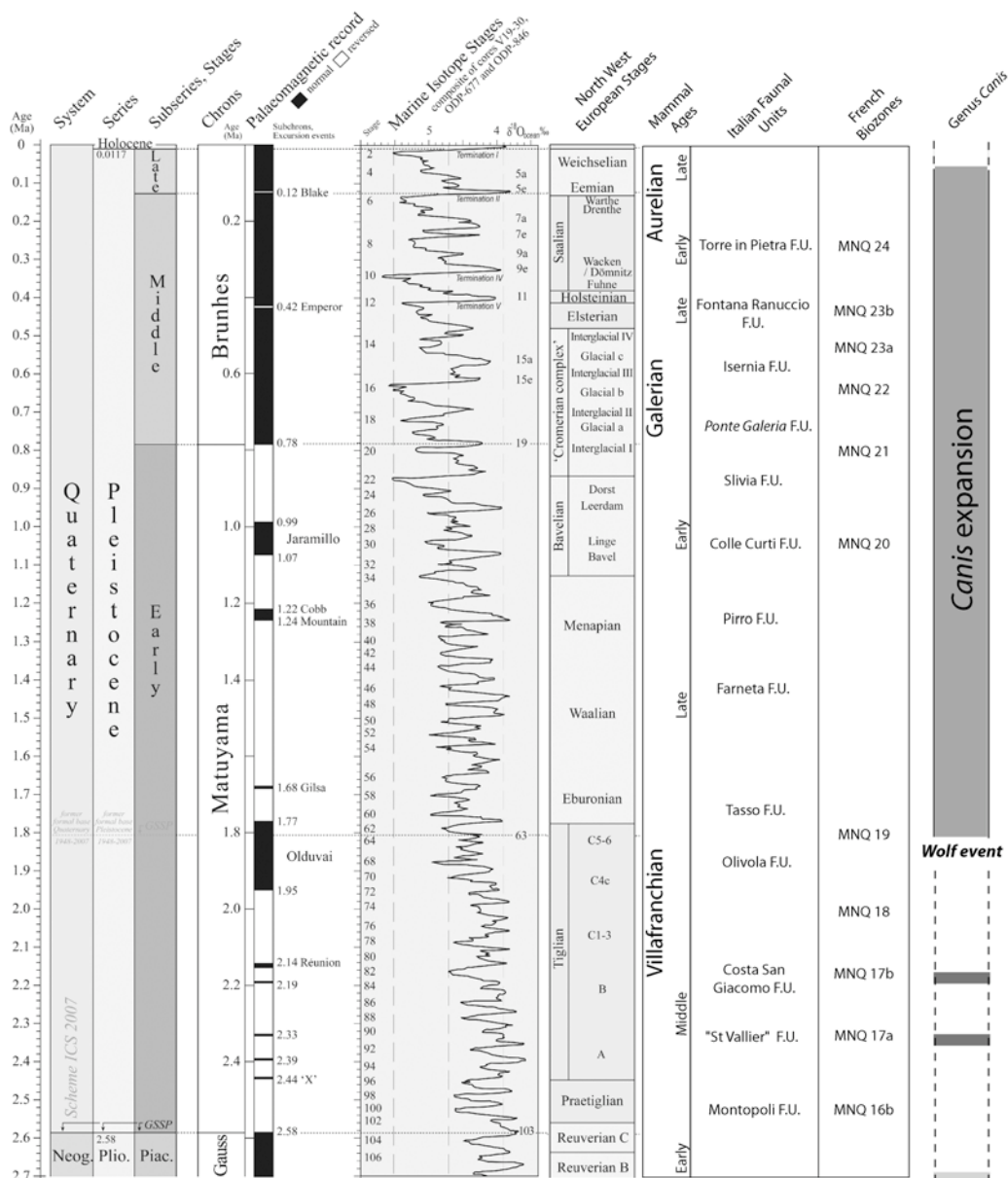


Figure 3 : Cadre chrono-biostratigraphique d'étude. D'après les données de Gibbard & Cohen 2008 et Palombo & Valli 2003-2004

D'un point de vue paléo-écologique, les données sur la diversité et la richesse des carnivores (Palombo & Valli 2003-2004, Croitor & Brugal 2010), indiquent que cette période n'est pas particulièrement propice au développement d'un nouveau prédateur. En effet, de nombreux grands carnivores occupent le milieu mais le remplacement continu de ces derniers (disparition espèce A *versus* expansion espèce B) confère une relative stabilité à la guildes des carnivores. Ainsi, bien qu'en compétition avec plusieurs *Felidae* et *Hyaenidae*, les *Canis* profitent de la niche écologique laissée progressivement libre par la disparition de *Nyctereutes* (Croitor & Brugal 2010). D'autre part, le développement des ruminants de grande taille tels qu'*Eucladoceros* et *Leptobos* (Brugal & Croitor 2007, Croitor & Brugal 2007) offre aux grands prédateurs une source alimentaire conséquente, venant contrebalancer la disparition de plusieurs autres espèces d'Herbivores. Bien que le ratio Prédateurs / Proies soit particulièrement élevé à cette période (Croitor & Brugal 2010) il semble que de nouveaux carnivores aient pu s'installer dans cette niche.

IV. Les *Canis* pléistocènes d'Europe occidentale.

L'expansion des représentants du genre sur l'ensemble du continent européen, comme l'indique la découverte de leurs restes en plus grand nombre et dans de plus nombreux gisements, rend plus aisée les analyses descriptives et phylétiques. Néanmoins, cette large distribution aboutit également à une multiplication des descriptions dont les interprétations phylétiques apparaissent très variables (Brugal & Boudadi-Maligne à paraître). De nombreuses espèces fossiles ont ainsi été décrites depuis la fin du 19^{ème} siècle jusqu'à nos jours (Forsyth Major 1877, Del Campana 1913, Martin 1973, Koufos & Kostopoulos 1997, Garrido & Arribas 2008).

Face à ce constat, il apparaît inévitable, en vue de ré-évaluer l'évolution du genre, de procéder à un bilan des connaissances sur les espèces décrites dans la bibliographie. Ce travail se veut descriptif et critique de manière à proposer une première synthèse permettant d'apprécier le bien fondé des attributions spécifiques données aux différents taxons.

A. Au Pléistocène inférieur : Une seule lignée ? Plusieurs espèces ?

1. Éléments de diagnose des espèces décrites

a) *Canis arnensis* Del Campana, 1913

La diagnose de *Canis arnensis* a été établie à partir d'une partie des restes de *Canidae* retrouvée au Valdarno supérieur et à Tasso.

Canis arnensis est un Canis de petite stature dont la morphologie crânienne diffère de celle des loups actuels. Ses dents inférieures sont alignées (Figure 4) et il présente, comme chez le chacal, une crête sagittale nette mais qui ne se prolonge pas vers l'avant du crâne (Del Campana 1913).

Principalement isolé sur la base de ses dimensions dentaires (Tableau 2 et Tableau 3), ce Canidé est tantôt rapproché sur la base de sa morphologie à la lignée des chacals (Torre 1967, Rook 1993), tantôt décrit sur la base de rapports dentaires comme proche des coyotes (Kurten 1974). En effet, alors que Torre utilise le rapport LM1/LM2 pour conforter le rapprochement entre le *Canis arnensis* du Valdarno supérieur et les chacals actuels (Torre 1967), Kurten précise que ce rapport ne permet pas de différencier chacal et coyote. Il propose ainsi en utilisant d'autres données, telles que la longueur de la série dentaire inférieure, les rapports UM2/UP4, LP4/LM1 et longueur/largeur de la LM1, de rapprocher *Canis arnensis* non pas des chacals mais plutôt des coyotes (Kurten 1974).

| Provenance | | DMD LP2 | DVL LP2 | DMD LP3 | DVL LP3 | DMD LP4 | DVL LP4 | DMD LM1 | DVL LM1 | DMD LM2 | DVL LM2 | DMD LM3 | DVL LM3 | L prémol + trigonide | L talonide + molaires |
|---------------------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|----------|---------|---------|---------|-----------|----------------------|-----------------------|
| Tasso | | | | | | | | | | | | | | | |
| moyenne | 10,62 | 4,38 | 11,37 | 4,57 | 13,23 | 5,83 | 21,74 | 8,30 | 10,19 | 6,76 | 4,92 | 4,58 | 56,34 | 23,13 | |
| n | 5 | 5 | 6 | 6 | 6 | 6 | 7 | 7 | 7 | 7 | 5 | 5 | 5 | 7 | |
| écart-type | 0,62 | 0,33 | 0,81 | 0,31 | 0,67 | 0,36 | 0,92 | 0,44 | 0,41 | 0,57 | 0,26 | 0,38 | 1,76 | 1,81 | |
| min-max | 10,2-11,7 | 3,9-4,8 | 10,6-12,8 | 4,2-5,1 | 12,6-14,4 | 5,3-6,3 | 21,0-23,5 | 7,8-9,0 | 9,6-10,8 | 6,1-7,4 | 4,7-5,2 | 4,2-5,2 | 55,2-59,4 | 21,0-23,3 | |
| Valdarno sup | | | | | | | | | | | | | | | |
| moyenne | 10,46 | 4,68 | 11,96 | 4,82 | 13,86 | 6,04 | 22,08 | 8,68 | 10,18 | 7,07 | 4,97 | 4,40 | 58,37 | 23,61 | |
| n | 7 | 8 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 9 | 3 | 4 | 7 | 7 | |
| écart-type | 0,86 | 0,25 | 0,74 | 0,24 | 0,83 | 0,38 | 1,20 | 0,41 | 0,42 | 0,61 | 0,29 | 0,29 | 1,36 | 1,67 | |
| min-max | 9,6-12,1 | 4,3-5,0 | 11,1-13,0 | 4,3-5,2 | 12,6-15,0 | 5,2-6,4 | 20,3-23,7 | 8,0-9,2 | 9,5-10,8 | 6,2-8,1 | 4,8-5,3 | 4,0-4,7 | 56,2-59,9 | 21,3-23,2 | |

Tableau 2 : Mesures en mm des dents inférieures de *Canis arnensis*. Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximales obtenues (min-max). D'après Rook 1993.

| Provenance | | DMD UP2 | DVL UP2 | DMD UP3 | DVL UP3 | DMD UP4 | DVL UP4 | DMD UM1 | DVL UM1 | DMD UM2 | DVL UM2 | L prémolaires | L molaires |
|---------------------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|----------|-----------|-----------|---------|----------|-----------|---------------|------------|
| Tasso | | | | | | | | | | | | | |
| moyenne | 10,27 | 3,93 | 12,10 | 4,40 | 20,68 | 9,58 | 13,48 | 15,80 | 7,50 | 10,40 | 56,30 | 21,38 | |
| n | 3 | 3 | 4 | 4 | 4 | 5 | 4 | 4 | 3 | 3 | 2 | 4 | |
| écart-type | 0,55 | 0,12 | 0,70 | 0,35 | 1,54 | 0,87 | 1,35 | 1,27 | 0,20 | 0,60 | 0,99 | 1,89 | |
| min-max | 9,9-10,9 | 3,8-4,0 | 11,5-13,1 | 4,1-4,9 | 19,6-22,9 | 9,0-11,1 | 13,7-15,3 | 14,7-17,6 | 7,3-7,7 | 9,8-11,0 | 55,6-57,0 | 19,8-24,1 | |
| Valdarno sup | | | | | | | | | | | | | |
| moyenne | 10,85 | 4,25 | 12,50 | 4,70 | 20,25 | 9,75 | 13,60 | 15,90 | 7,40 | 10,75 | 57,00 | 20,60 | |
| n | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | |
| écart-type | 0,21 | 0,21 | - | 0,28 | 1,06 | 0,21 | 0,42 | 0,14 | 0,14 | 1,63 | 2,69 | 0,28 | |
| min-max | 10,7-11,0 | 4,1-4,4 | - | 4,5-4,9 | 19,5-21,0 | 9,6-9,9 | 13,3-13,9 | 15,8-16,0 | 7,3-7,5 | 9,6-11,9 | 55,1-58,9 | 20,4-20,8 | |

Tableau 3 : Mesures en mm des dents supérieures de *Canis arnensis*. Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximales obtenues (min-max). D'après Rook 1993



Figure 4 : Morphologie de *Canis arnensis*. A : Poggio Rosso : Héli-mandibule droite IGF 8683V; B : Mandibule du Valdarno supérieur IGF 868. C : Héli-maxillaire droit, Poggio Rosso IGF 8684V. Muséum de Florence, Italie.

Les descriptions ultérieures de cette espèce font également mention de caractères crâniens spécifiques. *Canis arnensis* possède une constriction post-orbitaire très marquée, un frontal plus bas

que le pariétal, une boîte crânienne large et bombée et une suture fronto-nasale qui ne dépasse pas la suture fronto-maxillaire (Torre 1967, Torre 1974, Koufos 1987, Guérin & Patou-Mathis 1996, Koufos & Kostopoulos 1997).

Peu de mention et de description sont données sur le squelette post-crânien de *Canis arnensis*. Les données les plus complètes concernent le squelette axial du *Canis arnensis* de Tasso. Les proportions des vertèbres seraient, selon l'auteur, à rapprocher de celles des chacals actuels (Torre 1967).

b) *Canis etruscus*, Forsyth Major 1877

Une autre espèce, sub-contemporaine de *Canis arnensis* est présente en Europe. Il s'agit de *Canis etruscus*. C'est en Chine que les premières traces de cette espèce sont mentionnées (Teilhard de Chardin & Pivetau 1930, Rook 1993, Sotnikova & Rook 2010) mais c'est sur le matériel du Valdarno supérieur et d'Olivola (Italie) qu'une véritable diagnose a pu être établie. A propos de ce matériel, Forsyth Major donne une brève description et conclut que deux groupes peuvent être individualisés. Le premier regroupe les individus de grande taille dont les prémolaires sont peu espacées. Le second groupe, de plus faible stature, présente des prémolaires espacées (Forsyth Major 1877, Bonifay 1971). Torre (1967), après une étude plus approfondie du même matériel, va préciser la diagnose de *Canis etruscus* (Torre 1967, Bonifay 1971, Rook 1993) qui correspond au groupe des individus de grande taille de Forsyth Major (Tableau 4 et Tableau 5).

Canis etruscus (Figure 5), *morphologiquement proche des loups actuels mais de stature plus petite, se caractérise par l'aspect primitif de sa denture. Il se différencie de Canis arnensis par un rapport LM1/LM2 plus grand.*

Comparativement à Canis lupus, Canis etruscus possède une carnassière inférieure avec un protoconide et un paraconide moins développé. De ce fait alors que chez Canis lupus le paraconide de la LM1 dépasse en hauteur la quatrième prémolaire inférieure, cela n'est pas le cas chez Canis etruscus. Il présente d'autre part un museau plus long et étroit que les loups actuels.

Il se distingue également des chacals par la conformation de la cavité céphalique (plus large et gonflée chez les chacals) et par le net développement de sa crête sagittale.



Figure 5 : Morphologie de *Canis etruscus*. Hémi-mandibule droite en vue vestibulaire (en haut à gauche) et linguale (en bas à gauche) IGF 856 provenant du Valdarno supérieur. Maxillaire de *Canis etruscus* en vue occlusale (à droite) IGF 4408 provenant d'Olivola. Muséum de Florence, Italie.

| Provenance | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | L prémol + trigonide | L talonide + molaires |
|---------------------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|----------|-----------|---------|---------|---------|----------------------|-----------------------|
| | LP2 | LP2 | LP3 | LP3 | LP4 | LP4 | LM1 | LM1 | LM2 | LM2 | LM3 | LM3 | | |
| Olivola | 12,30 | 5,50 | 13,27 | 5,53 | 15,28 | 6,83 | 25,08 | 9,88 | 10,93 | 7,93 | - | - | 63,35 | 23,20 |
| moyenne | | | | | | | | | | | | | | |
| n | 2 | 4 | 3 | 3 | 6 | 6 | 5 | 6 | 4 | 4 | - | - | 4 | 4 |
| écart-type | 0,14 | 0,38 | 0,84 | 0,15 | 0,72 | 0,21 | 0,16 | 0,15 | 0,75 | 0,40 | - | - | 2,69 | 0,57 |
| min-max | 12,2-12,4 | 5,0-5,8 | 12,3-13,8 | 5,4-5,7 | 14,5-16,1 | 6,6-7,2 | 24,9-25,3 | 9,6-10,0 | 10,3-12,0 | 7,5-8,4 | - | - | 59,5-65,3 | 22,5-23,9 |
| Valdarno sup | 11,90 | 5,20 | 13,11 | 5,53 | 14,85 | 6,85 | 24,46 | 9,82 | 10,77 | 7,98 | 5,20 | 4,73 | 62,60 | 24,28 |
| moyenne | | | | | | | | | | | | | | |
| N | 9 | 8 | 9 | 9 | 15 | 15 | 18 | 17 | 12 | 12 | 4 | 4 | 7 | 9 |
| écart-type | 0,32 | 0,37 | 0,42 | 0,30 | 0,33 | 0,26 | 0,82 | 0,46 | 0,45 | 0,45 | 0,68 | 0,50 | 2,25 | 1,61 |
| min-max | 11,4-12,4 | 4,8-5,7 | 12,4-13,7 | 5,2-6,0 | 14,2-15,1 | 6,5-7,3 | 22,9-25,5 | 9,1-10,6 | 9,8-11,3 | 7,2-8,8 | 4,5-6,0 | 4,0-5,1 | 59,1-66,5 | 21,8-27,4 |

Tableau 4 : Mesures en mm des dents inférieures de *Canis etruscus*. Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximale obtenues (min-max). D'après Rook 1993

| Provenance | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | L prémolaires | L molaires |
|---------------------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|-----------|-----------|-----------|---------|-----------|---------------|------------|
| | UP2 | UP2 | UP3 | UP3 | UP4 | UP4 | UM1 | UM1 | UM2 | UM2 | | |
| Olivola | 13,40 | 5,10 | 14,20 | 5,75 | 22,82 | 11,16 | 15,02 | 17,30 | 8,40 | 11,48 | 61,70 | 22,93 |
| moyenne | | | | | | | | | | | | |
| n | 1 | 1 | 4 | 4 | 5 | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 1 | 3 |
| écart-type | - | - | 0,48 | 0,37 | 0,84 | 0,65 | 0,89 | 0,91 | 0,34 | 0,59 | - | 1,07 |
| min-max | - | - | 13,5-14,5 | 5,5-6,3 | 21,4-23,5 | 10,5-12,1 | 14,2-16,5 | 16-18,3 | 8,0-8,8 | 10,7-12,0 | - | 21,7-23,6 |
| Valdarno sup | 11,87 | 5,23 | 13,25 | 5,90 | 22,39 | 11,66 | 14,81 | 17,81 | 8,10 | 10,70 | 59,05 | 23,13 |
| moyenne | | | | | | | | | | | | |
| n | 3 | 3 | 2 | 2 | 7 | 7 | 7 | 7 | 4 | 4 | 2 | 3 |
| écart-type | 0,67 | 0,45 | 0,64 | 0,14 | 0,99 | 0,58 | 0,84 | 1,30 | 0,66 | 0,50 | 1,63 | 1,43 |
| min-max | 11,1-12,3 | 4,8-5,7 | 12,8-13,7 | 5,8-6,0 | 21,3-24,0 | 11,0-12,4 | 13,2-15,6 | 16,7-19,9 | 7,2-8,8 | 10,1-11,3 | 57,9-60,2 | 21,9-24,7 |

Tableau 5 : Mesures en mm des dents supérieures de *Canis etruscus*. Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximale obtenues (min-max). D'après Rook 1993

c) *Canis senezensis* Martin, 1973

Canis senezensis (Figure 6) semble également sub-contemporain des deux espèces précédentes. Cette nouvelle espèce est décrite sur la base de deux fragments d'hémi-maxillaires découverts dans

le gisement éponyme de Senèze (Haute-Loire, France). Ces restes de Canidé se rapportent, par comparaison des associations fauniques, au Villafranchien supérieur. Ils présentent des caractéristiques morphologiques qui ont conduit Martin à les interpréter comme différents de *Canis etruscus* et *Canis arnensis* (Martin 1973).

Canis senezensis présente un « long museau ; des prémolaires très espacées à couronnes assez basses, sans denticule postérieur ; UP4 et UM1 de faible longueur relative » (Martin 1973, p.94).

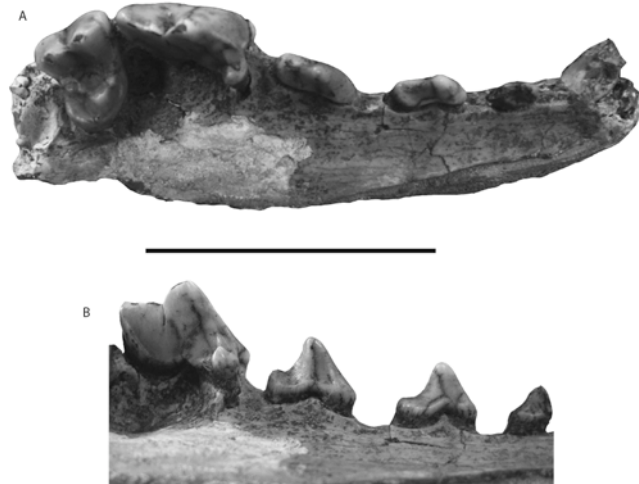


Figure 6 : Morphologie de *Canis senezensis*. Holotype : Hémi-maxillaire droit, en vue occlusale (A) et vue linguale des prémolaires (B) 210987-UCB Lyon1, France. L'échelle mesure 5 cm.

Senèze Hémi-maxillaire 210987, Holotype

| DMD UP1 | DVL UP1 | DMD UP2 | DVL UP2 | DMD UP3 | DVL UP3 | DMD UP4 | DVL UP4 | DMD UM1 | DVL UM1 | L prémolaires |
|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------|---------------|
| 5,4 | 3,7 | 10,5 | 3,9 | 12,0 | 4,5 | 18,8 | 9,8 | 12,2 | 15,5 | 59,1 |

Tableau 6 : Mesures en mm des dents supérieures de *Canis senezensis*

d) *Canis apolloniensis* Koufos & Kostopoulos, 1997

La description en 1997 d'une nouvelle espèce du Pléistocène inférieur vient à nouveau complexifier le schéma phylétique. La diagnose de *Canis apolloniensis* a été établie à partir d'une partie des restes de *Canidae* découverts dans le gisement grec d'Apollonia 1. Koufos et Kostopoulos isolent 5 parties de crânes, maxillaires et mandibules qu'ils attribuent à cette nouvelle espèce (Koufos & Kostopoulos 1997). Cette diagnose spécifique⁴ est établie par comparaison avec les morphologies respectives de *Canis etruscus* et *Canis arnensis*.

Comparativement à *Canis arnensis*, le *Canis* d'Apollonia 1 est de plus grande stature. Il ne présente pas de diastèmes entre les prémolaires, mais possède sur ces dents des denticules postérieurs nettement développés. Il possède d'autre part une carnassière inférieure plus longue mais avec un trigonide relativement court.

⁴ « Diagnosis : Small size ; no diastema between the premolars ; strong and well separated protocone ; long M1 with relatively short trigonid. » Koufos & Kostopoulos 1997, p.39. Notons que le rang des dents (notamment inférieur ou supérieur) n'est pas indiqué dans la diagnose.

Par rapport à *Canis etruscus*, *Canis apolloniensis* est de plus petite taille. Il possède en outre un palais plus long et plus large, des foramens palatins plus allongés, des denticules postérieurs sur les deuxièmes et troisièmes prémolaires supérieures moins développés et une carnassière inférieure plus courte mais avec un talonide relativement long. Il est également caractérisé par une forte constriction médiale sur la première molaire supérieure.

Canis apolloniensis est de petite taille. Il ne possède pas de diastèmes entre les prémolaires. Sur la carnassière inférieure, le protoconide est fort et bien individualisé. La dent est allongée mais le trigonide est relativement court.

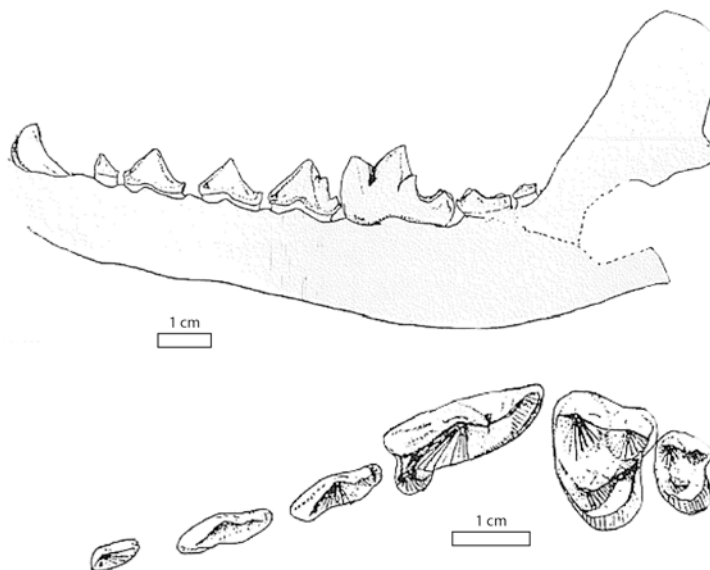


Figure 7 : Morphologie de *Canis apolloniensis*, in Koufos & Kostopoulos 1997

| Provenance | DMD LP2 | DVL LP2 | DMD LP3 | DVL LP3 | DMD LP4 | DVL LP4 | DMD LM1 | DVL LM1 | DMD LM2 | DVL LM2 | DMD LM3 | DVL LM3 |
|--------------------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|----------|---------|---------|---------|
| Apollonia 1 | | | | | | | | | | | | |
| <i>moyenne</i> | 10,37 | 4,53 | 11,13 | 4,63 | 13,03 | 5,87 | 22,90 | 8,90 | 10,17 | 7,23 | 5,10 | 4,15 |
| <i>n</i> | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 4 | 4 | 3 | 3 | 2 | 2 |
| <i>écart-type</i> | 0,32 | 0,12 | 0,57 | 0,12 | 0,06 | 0,12 | 0,59 | 0,12 | 0,35 | 0,06 | 0,14 | 0,21 |
| <i>min-max</i> | 10,0-10,6 | 4,4-4,6 | 10,5-11,6 | 4,5-4,7 | 13,0-13,1 | 5,8-6,0 | 22,4-23,7 | 8,8-9,0 | 9,8-10,5 | 7,2-7,3 | 5,0-5,2 | 4,0-4,3 |

Tableau 7 : Mesures en mm des dents inférieures de *Canis apolloniensis*. Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximales obtenues (min-max). D'après Koufos & Kostopoulos 1997

| Provenance | DMD UP2 | DVL UP2 | DMD UP3 | DVL UP3 | DMD UP4 | DVL UP4 | DMD UM1 | DVL UM1 | DMD UM2 | DVL UM2 |
|--------------------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|-----------|---------|----------|
| Apollonia 1 | | | | | | | | | | |
| <i>moyenne</i> | 11,75 | 4,67 | 12,98 | 5,06 | 21,55 | 10,75 | 13,88 | 16,63 | 7,20 | 10,52 |
| <i>n</i> | 6 | 6 | 5 | 5 | 4 | 4 | 5 | 6 | 5 | 5 |
| <i>écart-type</i> | 0,77 | 0,12 | 0,33 | 0,17 | 0,52 | 0,24 | 0,47 | 0,19 | 0,19 | 0,44 |
| <i>min-max</i> | 10,5-12,7 | 4,5-4,8 | 12,6-13,5 | 4,8-5,2 | 20,8-22,0 | 10,5-11 | 13,2-14,3 | 16,4-16,9 | 7,0-7,4 | 9,8-11,0 |

Tableau 8 : Mesures en mm des dents supérieures de *Canis apolloniensis*. Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximales obtenues (min-max). D'après Koufos & Kostopoulos 1997

e) *Canis accitanus*, Garrido & Arribas 2008

Cette espèce a récemment été décrite à partir d'une partie des restes de *Canidae* découverts dans le gisement de Fonelas P-1 (Garrido & Arribas 2008). La faune du gisement est datée, par son association faunique entre 1,7 et 1,9 Ma (entre Olivola et Tasso FU – MN19). Outre la découverte dans le gisement de restes attribués à *Canis etruscus* et *Canis arnensis*, les auteurs décrivent à partir d'un crâne déformé (Figure 8), de sept dents isolées et d'un radius, une nouvelle espèce appartenant au genre *Canis*. Des éléments morphométriques sont avancés pour justifier cette nouvelle espèce. Il s'agit principalement des dimensions de ces restes (Tableau 9) ainsi que de la morphologie de la première molaire supérieure.

Canis accitanus est un petit Canidé présentant un crâne long et étroit. La partie caudale des os nasaux se développe au-delà de l'extrémité caudale du maxillaire. Le frontal est proéminent. La crête sagittale est peu développée. Les prémolaires supérieures sont espacées et seule la UP3 présente un denticule postérieur. La M1 supérieure présente un protoconule proche du protocône. La dent présente également un pont entre le métacône et l'entocône ainsi qu'un hypocône divisé par un sillon lingual (Garrido & Arribas 2008).

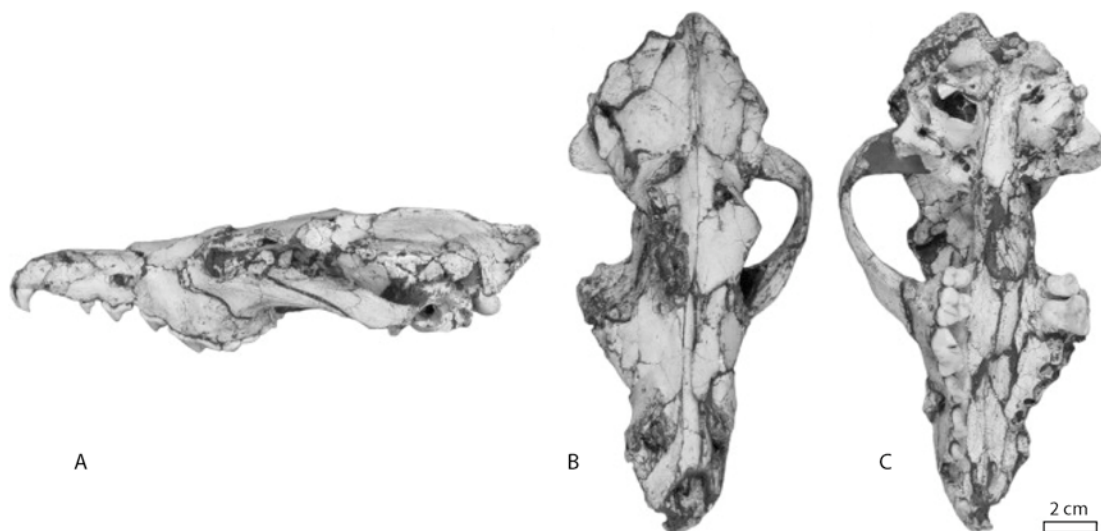


Figure 8 : Morphologie de *Canis accitanus*. Crâne Holotype FP1-2001-0434 en vue latérale (A), vue sagittale (B) et vue ventrale (C) in Garrido & Arribas 2008

| Provenance | DMD UP2 | DVL UP2 | DMD UP3 | DVL UP3 | DMD UP4 | DVL UP4 | DMD UM1 | DVL UM1 | DMD UM2 | DVL UM2 | L prémolaires | L molaires |
|-------------------|----------------|---------------|-----------------|----------|-----------------|---------------|---------|---------|---------|---------|---------------|------------|
| Fonelas P1 | 10,31 | 4,16 | 11,64 | 4,47 | 18,70 | 8,61 | 12,49 | 14,41 | 7,20 | 9,54 | 51,32 | 19,89 |
| moyenne | | | | | | | | | | | | |
| n | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| écart-type | 0,54 | 0,08 | 0,08 | 0,08 | 0,30 | 0,04 | - | - | - | - | - | - |
| min-max | 9,87- 10,91 | 4,07- 4,21 | 11,56- 11,72 | 4,4-4,56 | 18,48- 18,91 | 8,58- 8,63 | - | - | - | - | - | - |

Tableau 9 : Mesures en mm des dents supérieures de *Canis accitanus*. Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximales obtenues. D'après Garrido & Arribas 2008

2. Historique du genre. Un point sur les espèces anciennement mentionnées dans la bibliographie

a) *Canis olivolanus* et *Canis majori*

Ces deux espèces ont également été décrites dans le Valdarno supérieur par Del Campana (1913) sur la base du développement relatif des denticules postérieurs de leurs prémolaires. Selon ce dernier les espèces *olivolanus* et *majori* présentent la même morphologie générale qu'*etruscus* mais se différencient de ce dernier par des denticules postérieurs présents sur plusieurs prémolaires inférieures. Selon Del Campana, *Canis etruscus* ne possède de denticule postérieur que sur la LP4 alors que chez *Canis olivolanus*, il est également présent sur la troisième prémolaire inférieure. Les travaux postérieurs et notamment ceux de M.-F. Bonifay, ont largement démontrés que ce critère n'a pas de valeur spécifique tant les variations inter et intra-individuelles peuvent être marquées (Bonifay 1971, cf. Partie 3). Ainsi les espèces *olivolanus* et *majori* sont actuellement considérées comme des synonymes d'*etruscus*.

b) Des *Canis* qui n'en sont pas...

En Europe, de nombreuses espèces ont été décrites à la fin du XIX^{ème} et au XX^{ème} siècle comme appartenant au genre *Canis*. C'est le cas notamment de *Canis falconeri* Major, 1877, *Canis davisi* Merriam, 1911, *Canis chiliensis minor* Theilhard de Chardin & Piveteau, 1930, et *Canis adoxus* Martin, 1973. Les récents travaux concernant la famille des *Canidae* ont montré que l'ensemble de ces espèces est affilié à la lignée *Xenocyon* - *Lycaon*, pour ce qui concerne *Canis falconeri* (Martinez-Navarro & Rook 2003) et au genre *Eucyon* pour les trois autres espèces (Rook 1993, Tedford & Qiu 1996).

3. Discussion sur le statut de ces espèces

Cette revue des premières phases du Pléistocène inférieur montre toute la difficulté de reconnaître et de nommer les espèces. Tous les auteurs ne s'accordent pas sur la valeur taxonomique des espèces précédemment décrites. De manière assez unanime, on considère aujourd'hui que *Canis senezensis* est en fait à rapprocher de *Canis arnensis* (Garrido & Arribas 2008, Brugal & Boudadi-Maligne à paraître.). Le statut de *Canis apolloniensis* est moins clair. Il apparaît morphologiquement et biométriquement intermédiaire entre *arnensis* et *etruscus* et pourrait de ce fait être rapproché de l'une de ces deux espèces. Les différences observées entre ces groupes pourraient, par conséquent, être le résultat de variations d'ordre géographique (Garrido & Arribas 2008, Sotnikova & Rook 2010, Brugal & Boudadi-Maligne à paraître).

La distinction *Canis etruscus* / *Canis arnensis* est, elle aussi, sujette à caution. Pour M.-F. Bonifay ces deux espèces, principalement différenciées sur des bases métriques, peuvent être regroupées et exprimeraient la variabilité d'une seule espèce soumise à des contraintes régionales distinctes. Elle regroupe ainsi l'ensemble de ces *Canidae* sous le nom de *Canis etruscus* (Bonifay 1971). Rook aborde également ce problème de distinction et met en évidence des différences d'ordre

morphométriques entre les deux espèces. Il maintient donc les deux dénominations et postule pour une évolution régionale en parallèle, des deux taxons. *Canis arnensis* se serait développé autour de la Méditerranée alors que *Canis etruscus* aurait évolué en Europe « centro-septentrionale » (Rook 1993).

Enfin, malgré sa taille incontestablement plus réduite que celle des autres *Canis* sub-contemporains, la pertinence des observations morphologiques utilisées pour la diagnose de *Canis accitanus* sont elles aussi remises en question (Brugal & Boudadi-Maligne à paraître). La petite stature de ce Canidé pourrait alors s'expliquer par une variabilité régionale. Une synonymie avec *arnensis* peut donc être envisagée (Brugal & Boudadi-Maligne à paraître).

B. Fin du Pléistocène inférieur - début du Pléistocène moyen : facteur biogéographique

1. La « forme » *mosbachensis*

A la fin du Pléistocène inférieur et au début du Pléistocène moyen se développe en Europe occidentale un petit *Canidae*, dont la morphométrie particulière conduit à la diagnose d'une nouvelle espèce : *Canis mosbachensis*, Soergel 1925. Décrit en Allemagne dans le site éponyme de Mosbach, cette espèce présente une morphologie soumise à débat en terme d'attribution spécifique et de liens phylétiques.

Canis mosbachensis est décrit comme un petit *Canidae* dont la mandibule apparaît puissante par rapport à la dentition. De morphologie proche de celle de *Canis arnensis* le *Canis* de Mosbach apparaît légèrement plus grand que ce dernier. Ses dents sont peu espacées et le denticule postérieur⁵ est peu développé sur les P2 inférieures.

| Provenance | DMD LP2 | DVL LP2 | DMD LP3 | DVL LP3 | DMD LP4 | DVL LP4 | DMD LM1 | DVL LM1 | DMD LM2 | DVL LM2 | DMD LM3 | DVL LM3 |
|-------------------|---------|---------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|----------|-----------|---------|---------|---------|
| Mosbach | | | | | | | | | | | | |
| <i>moyenne</i> | 11,6 | 5,5 | 13,0 | 5,90 | 14,6 | 6,70 | 24,3 | 9,75 | 10,7 | 7,87 | 5,0 | 4,0 |
| <i>min-max</i> | - | 5,2-5,8 | 12,6-13,4 | 5,2-6,3 | 14,2-15,0 | 6,5-6,9 | 24,0-24,7 | 9,5-10,0 | 10,0-11,1 | 7,2-8,2 | - | - |

Tableau 10 : Mesures en mm des dents inférieures de *Canis mosbachensis*. Sont figuré la moyenne et les valeurs minimales et maximales obtenues (min-max). Le nombre de pièces mesurées n'est pas indiqué. D'après Soergel 1925

Soergel voit en ce Canidé un descendant du *Canis arnensis* défini par Del Campana au Valdarno supérieur (Soergel 1925). Il propose également qu'il puisse être l'ancêtre des loups du Pléistocène moyen et supérieur tout en précisant que cette filiation reste à prouver (Soergel 1925). Le matériel relativement rare et fragmenté limite énormément la réalisation d'études plus approfondies et de comparaisons. Sotnikova (2001) précise un peu cette diagnose à partir du matériel d'Untermaßfeld.

Le crâne du Canis d'Untermaßfeld apparaît comme relativement étroit avec une crête sagittale proéminente. La boîte crânienne est peu allongée et gonflée. La canine supérieure

⁵ Soergel utilise, dans la publication originale, le terme de métaconide (Soergel 1925).

est aplatie latéralement et relativement fine antéro-postérieurement. Les prémolaires sont variablement espacées selon les individus considérés. Le cingulum lingual est nettement développé sur la carnassière supérieure. Les molaires supérieures sont larges. D'un point de vue morphologique le *Canis* d'Untermaßfeld du fait de son développement crânien apparaît plus proche des loups de taille moyenne que du groupe « coyote-like » (Sotnikova 2001).

| Provenance | DMD LP2 | DVL LP2 | DMD LP3 | DVL LP3 | DMD LP4 | DVL LP4 | DMD LM1 | DVL LM1 | DMD LM2 | DVL LM2 | DMD LM3 | DVL LM3 |
|---------------------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|----------|-----------|---------|---------|---------|
| Untermaßfeld | | | | | | | | | | | | |
| moyenne | 10,84 | 4,96 | 12,03 | 5,11 | 13,73 | 6,37 | 24,44 | 9,22 | 10,72 | 7,60 | 4,90 | 4,44 |
| n | 13 | 12 | 15 | 15 | 18 | 18 | 16 | 16 | 13 | 12 | 5 | 5 |
| écart-type | 0,54 | 0,30 | 0,64 | 0,36 | 0,68 | 0,36 | 0,87 | 0,49 | 0,50 | 0,36 | 0,80 | 0,80 |
| min-max | 10,1-11,6 | 4,4-5,4 | 11,1-13,4 | 4,5-5,9 | 12,5-14,9 | 5,7-7,2 | 23,4-25,9 | 8,0-10,2 | 10,0-11,8 | 7,0-8,1 | 3,9-5,7 | 3,2-5,1 |

Tableau 11 : Mesures en mm des dents inférieures de *Canis mosbachensis*. Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximales obtenues (min-max). D'après Sotnikova 2001.

| Provenance | DMD UP2 | DVL UP2 | DMD UP3 | DVL UP3 | DMD UP4 | DVL UP4 | DMD UM1 | DVL UM1 | DMD UM2 | DVL UM2 |
|---------------------|-----------|---------|-----------|---------|-----------|----------|-----------|---------|---------|-----------|
| Untermaßfeld | | | | | | | | | | |
| moyenne | 11,64 | 4,36 | 13,35 | 5,27 | 21,70 | 11,01 | 14,23 | 18,92 | 8,00 | 12,80 |
| n | 8 | 8 | 6 | 6 | 9 | 9 | 6 | 6 | 6 | 6 |
| écart-type | 0,42 | 0,17 | 0,55 | 0,38 | 1,11 | 0,57 | 0,62 | 0,53 | 0,46 | 0,96 |
| min-max | 11,2-12,4 | 4,1-4,6 | 12,5-14,2 | 4,5-5,5 | 20,4-23,0 | 9,6-11,5 | 13,4-15,1 | 16-18,3 | 7,5-8,6 | 11,8-14,0 |

Tableau 12 : Mesures en mm des dents supérieures de *Canis mosbachensis*. Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximales obtenues (min-max). D'après Sotnikova 2001.

En ce qui concerne le squelette post-crânien, Sotnikova (2001) apporte la première description de ces éléments chez les *Canis* du Pléistocène inférieur d'Untermaßfeld, ainsi que des données biométriques autorisant les comparaisons avec les autres *Canis* de cette période. Elle précise notamment que le sacrum du *Canis* d'Untermaßfeld présente une longueur maximale plus réduite que chez les loups actuels. La cavité glénoïde de la scapula est de morphologie comparable à celle de *Canis lupus*. Pour le membre antérieur, les radius sont moins longs que les humérus avec un rapport (Radius/Humérus) de 96,4%. Pour le membre postérieur le rapport (Fémur/Tibia) est de 97,6% alors que chez le loup il semble plus élevé (de l'ordre de 100%).

A partir de ces données, Sotnikova rapproche le *Canis* d'Untermaßfeld de ceux de l'Escaze, de Hundsheim et de Stránská Skála (Sotnikova 2001).

2. Espèce ou sous-espèce ?

Le peu de connaissance sur la « forme *mosbachensis* » a conduit à deux impasses. Tout d'abord, le matériel à la base de la description de cette nouvelle espèce est peu nombreux et a vraisemblablement poussé certains auteurs à attribuer des restes de *Canis*, datant de la fin du Pléistocène inférieur ou du début du Pléistocène moyen, à cette espèce sans que leur détermination soit clairement démontrée. Ainsi *mosbachensis* apparaît comme un groupe « fourre-tout » dans lequel sont placés un nombre important de *Canidae* présentant des caractères un peu particuliers.

Par ailleurs, la position chronologique de cette forme entraîne de nombreuses discussions phylétiques dans le but de déterminer si *mosbachensis* constitue une espèce intermédiaire ou si elle peut être rapprochée de *C. etruscus*, *C. arnensis* ou de *C. lupus*. Plusieurs hypothèses ont donc été émises et sont toujours discutées à savoir :

- *Canis mosbachensis* constitue une espèce à part entière. Ses liens phylétiques ne sont pas clairement établis, mais ses particularités morphologiques le distinguent nettement des formes plus anciennes (*etruscus* et *arnensis* notamment) mais également des premiers loups véritables (Soergel 1925, Sotnikova 2001, Garrido & Arribas 2008).
- *mosbachensis* ne diffère pas nettement de *Canis etruscus* et peut donc être considéré comme une sous-espèce, ayant évolué localement depuis cette espèce du Pléistocène inférieur et constitue vraisemblablement l'ancêtre des loups actuels (Bonifay 1971, Pons-Moya 1981, Argant 1989).
- *mosbachensis* présente déjà une morphologie très *lupus* et malgré sa différence de stature, constitue donc une sous-espèce de cette dernière (Thenius 1954, Martin 1968, Rook 1993, Rook & Torre 1996a).
- Outre *mosbachensis*, répartie sur la partie Nord de l'Europe (et notamment en Allemagne et en France), il existerait une autre forme méditerranéenne correspondant à une forme évoluée d'*arnensis* (Rook 1993, Rook & Torre 1996a).

3. *Canis* aff. *arnensis*, Rook 1993

A partir d'une réflexion concernant les différences entre les *Canis* d'Oubeidiyeh (Israël) rapprochés tantôt de la forme *mosbachensis* (Haas 1966, Martinez-Navarro *et al.* 2009) tantôt d'*arnensis* (Ballesio 1986) et les espèces *etruscus* et *arnensis*, Rook propose une nouvelle dénomination (Rook 1993). Il constate en effet que les *Canis* d'Oubeidiyeh mais également ceux de Venta Micena et d'autres gisements proches de la Méditerranée, sont plus petits que *Canis etruscus* et se différencient de *Canis arnensis* par la morphologie des carnassières inférieures et de la M1 supérieure. Chez ce groupe méditerranéen, la carnassière inférieure présente un trigonide relativement plus court que chez *Canis arnensis*. De même, la première molaire supérieure apparaît plus large (Rook 1993). La taille réduite de ces *Canis* par rapport à *Canis etruscus* semble indiquer l'impossibilité d'une filiation entre les deux formes (Rook & Torre 1996a). Il avance l'idée de regrouper l'ensemble des *Canis* du Villafranchien terminal du pourtour Méditerranéen sous l'attribution *Canis* aff. *arnensis*. Il précise que la distinction *Canis mosbachensis* / *Canis* aff. *arnensis* pourrait être liée à une évolution en parallèle de deux lignées circonscrites à deux régions distinctes : le bassin Méditerranéen d'une part et la partie « centro-septentrionale » d'Europe occidentale d'autre part (Rook 1993).

Néanmoins, au delà des problèmes de filiation entre les formes de la fin du Pléistocène inférieur et du début du Pléistocène moyen avec les formes plus anciennes (*i.e.* *Canis etruscus* et *Canis arnensis*) cette hypothèse n'est appuyée par aucun critère morphométrique permettant de faire une quelconque distinction entre *mosbachensis* et *Canis* aff. *arnensis*. Plusieurs auteurs ont par conséquent récemment écarté cette hypothèse évolutive (García & Arsuaga 1999, Garrido & Arribas 2008).

4. Bilan sur cette période de « transition »

Les *Canis* de la fin du Pléistocène inférieur et du début du Pléistocène moyen apparaissent morphométriquement différents de ceux décrits pour les périodes plus anciennes.

Bien que le nombre d'espèces décrites pour cette période soit nettement moins important, les problématiques et les désaccords n'en sont pas moins complexes. Outre le désaccord sur l'attribution spécifique de plusieurs séries, comme celle de l'Escafe tantôt attribuée à *Canis etruscus*, à *Canis mosbachensis* ou à *Canis* aff. *arnensis* (Bonifay 1971, Torre 1974, Rook 1993), les liens phylétiques qu'entretiennent ces petits *Canis* avec les formes ancestrales et actuelles, apparaissent confus.

C. Les *Canis* de la fin de la deuxième moitié du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur

1. Emergence des *Canis lupus sensu lato*

Les véritables loups au sens large du terme (*i.e.* toutes les sous-espèces de *Canis lupus*) ne semblent se développer en Europe qu'à partir de la deuxième moitié du Pléistocène moyen. La plus ancienne occurrence de cette espèce provient du gisement de Lunel-Viel dont le matériel a amené Bonifay (1971) à décrire une sous-espèce (chrono sous-espèce) de morphologie comparable aux loups actuels. La définition des sous-espèces décrites pour la période pléistocène est essentiellement basée sur les dimensions dentaires.

a) *Canis lupus lunellensis* Bonifay, 1971

Les restes de 10 individus identifiés par l'auteur sont présentés comme de morphologie générale comparable à celle des loups actuels. Bien que les caractéristiques crâniennes et dentaires de *Canis lupus lunellensis* correspondent aux loups actuels, la stature des individus apparaît comme nettement inférieure. Ainsi Bonifay décrit les loups de Lunel-Viel comme ne différant des loups actuels que par leur plus petite taille (Bonifay 1971). Cette assertion est basée notamment sur la longueur de la carnassière inférieure, qui est en moyenne de 25,6 mm (n=12 ; 23,8 à 27,4 mm).

***Canis lupus mediterraneus* [Patou, 1984]**

Les loups du Lazaret sont nettement plus petits que ceux du Pléistocène supérieur et de l'Holocène et se caractérisent notamment par des membres courts aux extrémités distales robustes. Ils possèdent en outre un maxillaire « archaïque » et des dents inférieures moins robustes et plus coupantes (Patou 1984). Ces caractéristiques morphologiques ainsi que les particularités métriques (Hadjouis 1982) de cette population ont conduit à définir une nouvelle sous-espèce caractéristique de la fin du Pléistocène moyen et de la région méditerranéenne. Cette sous-espèce a donc, selon l'auteur, une signification principalement géographique (Patou 1984). D'un point de vue ostéométrique, la population du Lazaret apparaît comme plus petite que les loups de la fin du Pléistocène supérieur et actuels. Les éléments du squelette post-crânien sont de plus faible longueur et les carnassières inférieures (DMD moyen de 27,6 mm), sont plus longues que celles de Lunel-

Viel mais plus réduites que celles des loups actuels et « würmiens » (Hadjouis 1982, Patou 1984, Valensi 1994).

b) *Canis lupus santenaisiensis* [Argant, 1989]

En s'appuyant sur l'analyse des restes de *Canis* du Santenay, Argant définit une nouvelle sous-espèce de loup. Il précise que le gisement du Santenay est le seul de Bourgogne ayant livré suffisamment de restes de ce carnivore pour une discussion concernant la lignée évolutive. Le loup du Santenay n'atteint pas, d'après la taille de ses dents, les dimensions des loups « würmiens ». En revanche, il dépasse nettement celles de *Canis lupus lunellensis*. Argant (1989) propose donc d'utiliser les particularités métriques du loup du Santenay pour décrire une nouvelle sous-espèce à valeur essentiellement chronologique. Il précise en outre dans la diagnose, que le loup du Santenay possède des mensurations qui sont très proches de la sous-espèce *mediterraneus*. En effet, chez la population de loups du Santenay, la carnassière inférieure mesure en moyenne 27,56 mm (Argant 1989), valeur comparable à celle de *Canis lupus mediterraneus*.

Par la suite, Valensi (1994) va mettre en synonymie les deux sous-espèces justifiant ainsi l'utilisation de *Canis lupus mediterraneus* en tant que chrono sous-espèce.

2. Problématiques inhérentes à l'étude des *Canis lupus sensu lato*

Au terme de cette brève synthèse sur les formes décrites, il apparaît que les problématiques d'ordre phylétiques mises en évidence précédemment, laissent place, pour la période de la fin du Pléistocène moyen et le Pléistocène supérieur, à des questionnements d'ordre biochronologique.

La taille des individus semble avoir évolué de manière continue depuis l'apparition de l'espèce à nos jours. Ces changements ont autorisé la description de plusieurs sous-espèces ou chronoclines faisant de la lignée des *lupus* un outil biochronologique. Bonifay (1971) propose une courbe figurant cette évolution (Figure 9) qui sera très souvent reprise et utilisée dans les travaux plus récents (Brugal 1981, Patou 1984, Argant 1989, Cardoso 1993, Valensi 1994).

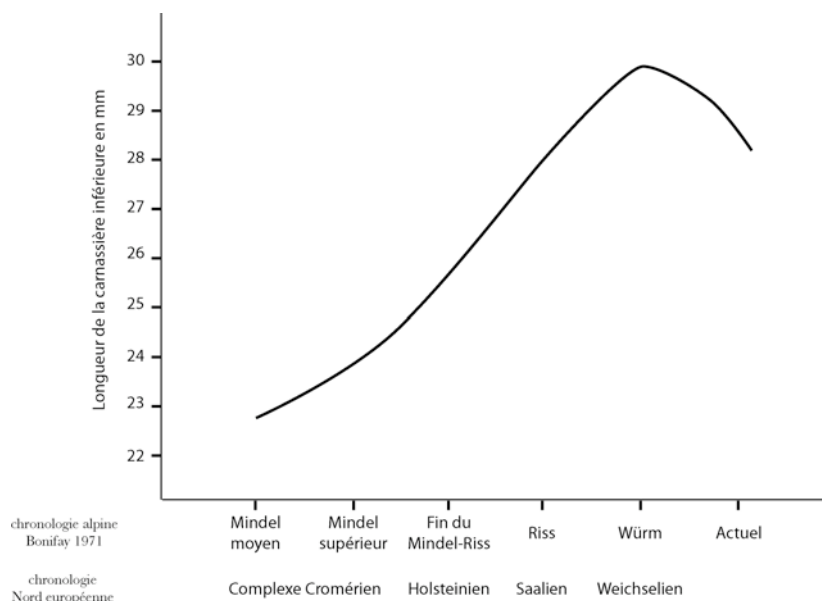


Figure 9 : Évolution de la longueur moyenne de la carnassière inférieure des *Canis* quaternaires du Sud-Est de la France. Modifié d'après Bonifay 1971.

Néanmoins, il est important de souligner que cette courbe de tendance évolutive n'est basée que sur peu de gisements couvrant une période de près de 400 000 ans. Il est par conséquent essentiel d'analyser plus finement ces changements, afin d'une part d'en tester le caractère continu et d'autre part de juger de sa pertinence en tant qu'outil de datation relative.

V. Synthèse des connaissances et enjeux analytiques

Les références et descriptions du genre *Canis* dans le registre fossile européen sont nombreuses. Elles permettent de documenter son histoire en Europe mais participent également à la vision complexe que nous en avons aujourd'hui.

La synthèse de l'ensemble de ces données permet néanmoins de mettre en évidence trois grands schémas phylétiques (Figure 10) aujourd'hui encore soumis au débat. Pour résumer, deux processus évolutifs sont aujourd'hui proposés.

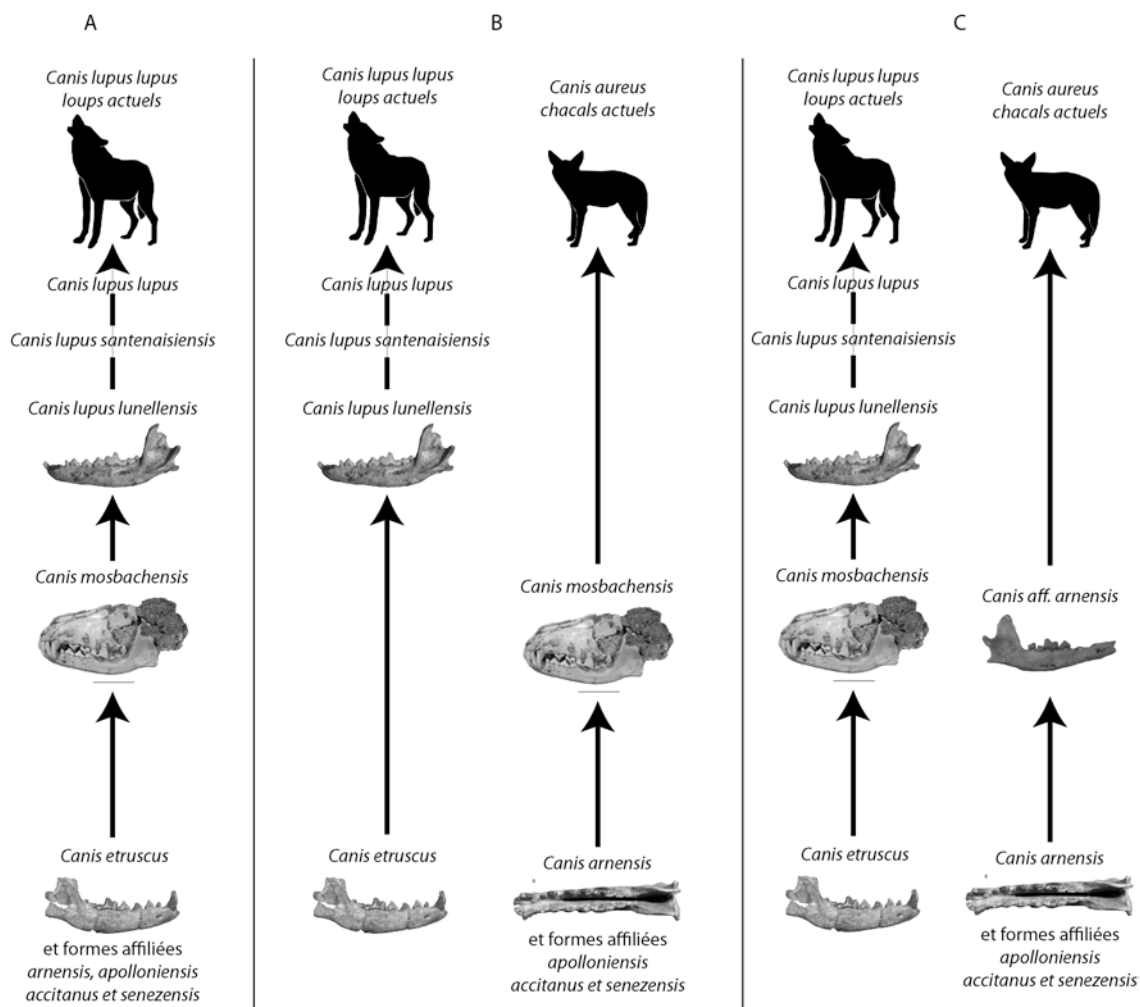


Figure 10 : Synthèse des schémas évolutifs actuellement proposés sur la lignée des *Canis* en Europe occidentale. A : schéma simplifié déduit des travaux de M.-F. Bonifay (1971) ; B : Hypothèse de deux lignées déduit des travaux de Soergel (1925) et proposée par Garrido & Arribas (2008) ; C : Hypothèse de l'évolution biogéographique (Rook 1993, Rook et Torre 1996a)

- Le premier (schéma A) découle des interprétations phylétiques déduites par Bonifay (1971). Considérant une synonymie entre toutes les formes du Pléistocène inférieur et une filiation

directe entre ces dernières et *mosbachensis* puis *lupus*, elle suggère l'existence d'une lignée unique. Cette hypothèse est également soutenue par Pons-Moya (1981) et Argant (1989).

- Le second (schémas B et C) expose, une évolution en parallèle de deux lignées, une conduisant d'une part aux loups, d'autre part aux chacals. Les deux hypothèses diffèrent par la position de *mosbachensis* tantôt rapproché du loup (Martin 1968, Rook 1993, Rook & Torre 1996a, schéma C) tantôt du chacal (Garrido & Arribas 2008, schéma B).

Plusieurs questions fondamentales découlent de ce premier bilan. L'une des questions majeures conditionnant l'étude des séries fossiles est bien sûr celle de la validité des espèces décrites dans la littérature. La synthèse bibliographique ici conduite constitue un travail préliminaire qui clarifie non seulement la taxinomie aujourd'hui utilisée, mais également qui rappelle les caractères diagnostiques, en l'occurrence les dimensions dentaires et la morphologie crânienne, de ces différentes espèces. Ceci étant, il est important de discuter de la valeur de ces caractères afin de démontrer dans quelle mesure ils peuvent être utilisés ou non pour une diagnose spécifique.

La seconde problématique soulevée par cette synthèse est celle des liens phylétiques existant entre l'ensemble de ces Canidés. Si tant est qu'il soit possible de trancher de manière précise sur les espèces qui se sont succédées, la question des lignées évolutives reste un autre point complexe. La succession apparente des espèces au cours du Pléistocène en Europe occidentale peut résulter de plusieurs événements. La lignée a pu évoluer localement : les loups actuels seraient alors le résultat de modifications spécifiques dont la dynamique pourrait être en partie environnementale. Cette succession d'espèces peut également s'expliquer par des phénomènes de migrations : les espèces ont pu être progressivement remplacées par d'autres mieux adaptées ou plus compétitives.

D'un point de vue paléo-environnemental, cette question est fondamentale. Elle nous renseigne sur les conditions de modifications de la guildes des carnivores et pose la question du contexte environnemental dans lequel de nouveaux prédateurs, dont l'Homme, se sont progressivement développés.

Enfin, se pose la question du ou des moteur(s) de cette évolution. Que les changements spécifiques se soient opérés par évolution locale ou par des phénomènes de dispersion de nouveaux taxons, ils sont vraisemblablement liés à des changements environnementaux. Ces derniers peuvent être d'ordre climatique et/ou liés à l'extinction ou la dispersion d'autres espèces. La disparition de carnivores par exemple, peut entraîner une diminution de la compétition et/ou libérer de nouvelles niches écologiques. En parallèle, le développement de certains herbivores peut aboutir à une diminution du ratio Prédateurs-Proies et favoriser ainsi l'expansion et la modification d'un prédateur.

Nous proposons au terme de ce bilan bibliographique et au vu de la diversité des problématiques abordées, de développer une approche comparative. Ainsi les méthodes utilisées (Partie 2) autorisent l'étude de populations actuelles afin de mettre en place un référentiel d'étude (Partie 3). Les données biologiques, concernant en l'occurrence la variabilité des populations, le dimorphisme sexuel ou encore la corrélation entre les données ostéométriques et les variables corporelles (poids et taille), sont autant d'informations permettant l'analyse des populations fossiles. Nous proposons

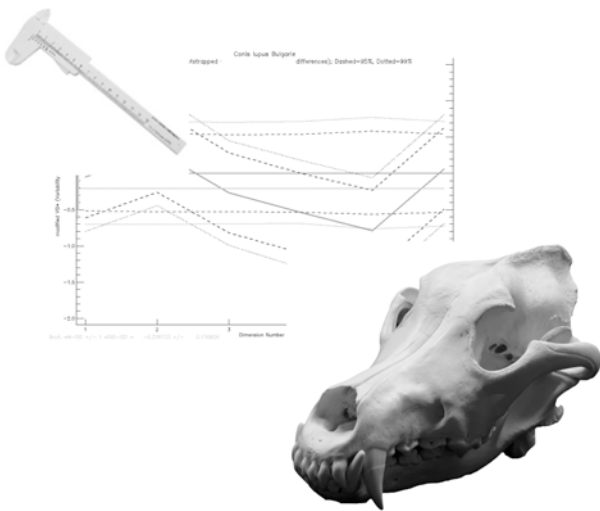
néanmoins d'étudier ces dernières en les subdivisant en deux groupes à valeur chronologique et phylétique :

- L'ensemble des *Canis* du Pléistocène inférieur et du début du Pléistocène moyen sera considéré dans une première partie en raison des problématiques d'ordre spécifique concernant cette période.
- La lignée des *lupus sensu lato* étant moins soumise à des discussions d'ordre taxonomique, les *Canis* plus récents, de la fin du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur, seront traités en développant tout particulièrement, des questionnements d'ordre biochronologique.

Une synthèse évolutive conduite au terme de ce travail permettra de résumer les informations issues de l'analyse des sites pléistocènes ouest européens et de discuter des liens existants ou non, entre l'ensemble de ces *Canis*.

Partie 2 : Aspects méthodologiques

« Il n'y a point de méthode facile pour apprendre les choses difficiles. » Joseph de Maistre



I. Introduction sémantique et réflexions méthodologiques

Avant de définir des méthodes d'analyses, il est essentiel de rappeler quelques concepts de base de la paléontologie. Il est également nécessaire de préciser quelques termes et notions utilisés dans ce travail. Ainsi, le bilan contextuel permet de clarifier les enjeux et de justifier les choix méthodologiques.

A. La notion d'espèce

Une part importante du travail du paléontologue repose dans la détermination taxinomique des restes fossiles. L'identification de taxa représente une étape délicate. La complexité de ce travail s'explique en partie par l'histoire de la discipline et des principes qui en découlent. Ainsi, il est légitime de s'interroger sur la validité de ces taxa et le degré de précision qui peut être normalement accepté dans le domaine de la paléontologie. Pour éclaircir ce cadre conceptuel, il est essentiel de préciser une des notions de base portant sur le concept d'espèce.

La classification du vivant autorise à l'échelle mondiale une discussion globale basée sur une nomenclature internationale. Malgré d'importants changements tant dans sa conception que dans sa définition, cette classification repose en grande partie sur les travaux de Carl Von Linné. Au XVIII^e siècle Linné propose de grouper les individus selon des similitudes de caractères. Il instaure ainsi une classification à quatre rangs permettant de ranger les individus par Classes au sein desquelles il identifie des Ordres. Au sein des Ordres il définit plusieurs Genres qui regroupent eux-mêmes un ensemble d'espèces (Mayr 1969, Mayr 1982, Lecointre & Le Guyader 2001).

L'espèce représente ainsi le rang de base de la classification. Cette notion d'espèce fut et est toujours largement discutée (Sylvester-Bradley 1956, Simpson 1961, Mayr 1973). Ces débats sont alimentés par la dynamique du monde du vivant et par l'évolution des techniques, notamment en génétique. Les espèces évoluent, disparaissent et apparaissent et la notion d'espèce ne permet pas de discerner ces différents stades. Par conséquent de nombreuses définitions sont proposées bien que comme le stipulent Devillers et Tintant (1996), appliquer ce même concept d'espèce à tout le vivant semble illusoire tant les phénomènes évolutifs sont différents selon les taxa et les échelles géographique et chronologique étudiés. On retient communément deux définitions de l'espèce selon les champs disciplinaires considérés.

Les espèces sont définies en biologie comme des groupes de populations naturelles à l'intérieur desquelles les individus sont réellement ou potentiellement capables de se croiser (Mayr, 1942). Cette définition est donc limitée par des critères reproductifs hélas impossible à apprécier pour les espèces éteintes.

En paléontologie, le rang d'espèce est utilisé pour désigner des individus présentant une morphologie commune. Cette définition correspond à une conception basée sur la description du *type* pour chaque espèce et les déterminations sont établies en fonction du degré de ressemblance avec ces *types*. Ainsi deux spécimens peuvent être reconnus comme appartenant à autant d'espèces si leur morphologie diffère significativement. Néanmoins, des variations morphologiques plus ou

moins importantes touchent les individus d'une même espèce (Mayr 1973). Ainsi chez plusieurs espèces, comme c'est par exemple le cas de *Lymnaea stagnalis* (petite Limnée), les spécimens sont « tellement dissemblables, polymorphes, que la connaissance de leur sexualité fut nécessaire pour les réunir en une espèce unique » (Babin 1971). L'espèce regroupe par conséquent des individus dont « la variation des caractères [...] sera continue et se traduira dans l'étude des distributions de fréquence par une courbe de Gauss [...] » (Tintant 1963). C'est en prenant en compte cette notion de variabilité que les espèces décrites en paléontologie seront les plus proches de la définition de l'espèce « vraie » qui est l'espèce biologique (Roger 1974).

Une autre désignation infraspécifique peut également être utilisée lorsque, dans une espèce, on identifie sur la base de variations morphologiques plusieurs groupes vraisemblablement séparés par des barrières géographiques (Sylvester-Bradley 1956, Babin 1971). Il s'agit de la notion de sous-espèce.

En paléontologie on parle également de chronoclines au sein desquels peuvent être définis différentes sous-espèces présentant des variations non pas géographiques, mais chronologiques (Mayr 1973).

B. Population et notion de time-averaging

Le travail de systématique et d'analyse des mécanismes évolutifs fait également appel à la **notion de population**. En écologie, la population constitue l'unité fondamentale de la biocénose et peut être définie comme « un groupe d'individus appartenant à la même espèce et occupant le même biotope » (Ramade 1994, p.141). Dans le registre fossile, l'utilisation du terme population sous-entend une relative contemporanéité des individus. Les ensembles fossilifères sont pourtant le résultat d'accumulations plus ou moins longues décrites par le principe du **time-averaging** (Fürsich & Aberhan 1990, Kowalewski 1996, Bush *et al* 2002). La condition de contemporanéité est difficilement vérifiable. Plusieurs méthodes cependant sont utilisées pour limiter les regroupements chronologiques aberrants. L'utilisation combinée des données de la géologie, de la taphonomie et de la paléontologie, permet d'estimer la ou les perturbations ayant pu affecter le niveau d'intégrité des ensembles étudiés et d'estimer la durée du remplissage. Nous proposons d'autre part d'utiliser les décomptes obtenus sur les populations fossiles pour documenter ce dernier point. D'après les données concernant les populations actuelles et notamment leur éthologie (*cf.* Partie 3), il apparaît judicieux de confronter ces données naturelles aux données quantitatives sur le fossile. Ainsi le nombre de restes de *Canis* identifiés (NRD_{Canis}) dans le gisement et le nombre minimum d'individus présents (NMI) sont autant d'indices à considérer pour émettre des hypothèses sur le fonctionnement du site et la durée d'accumulation.

Nous utiliserons donc, le terme de « population fossile » pour désigner un ensemble d'individus provenant d'une unité stratigraphique dont l'homogénéité chronologique est considérée comme cohérente. Cette définition ne signifie pas que les restes sont strictement contemporains mais permet de désigner un ensemble d'individus montrant une relative stabilité évolutive.

C. Les limites de la paléontologie

Le travail du paléontologue est rendu difficile par le simple fait de son matériel d'étude. Les restes fossilisés, souvent fragmentés, ne correspondent pas à l'ensemble des parties du squelette des individus. Ils ne sont qu'un fragment du puzzle évolutif à reconstruire (Figure 11). Les interprétations taxinomiques restent donc relatives et toujours conditionnées par la découverte de nouveaux restes fossiles.

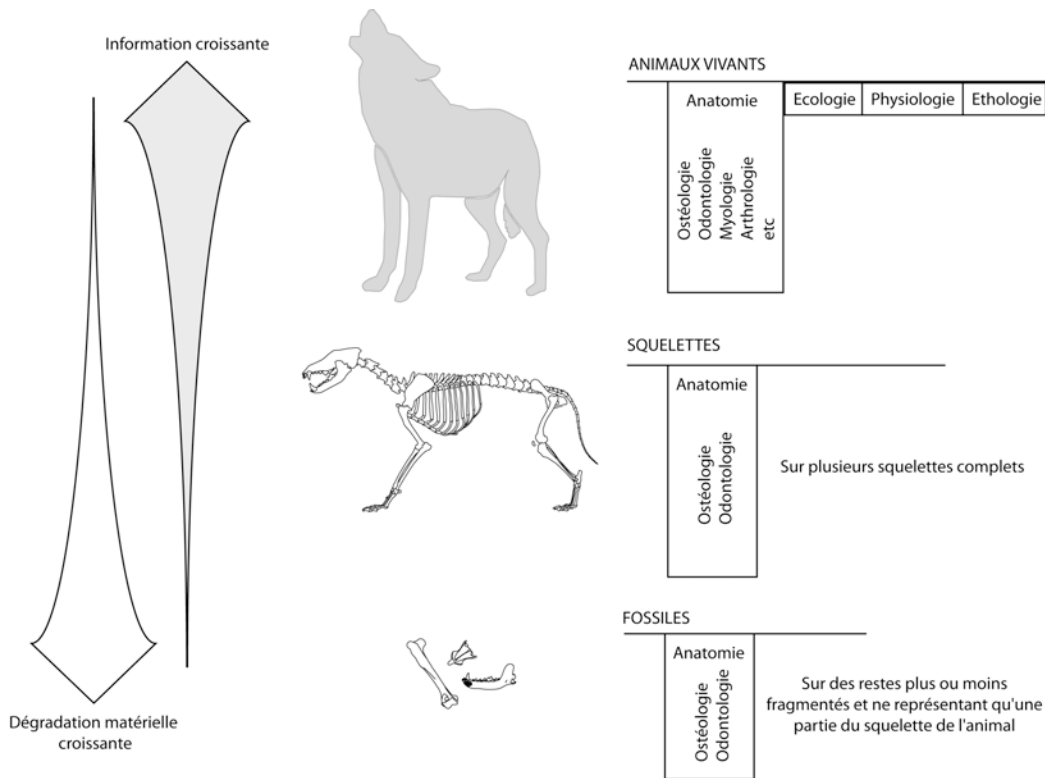


Figure 11 : Schéma de représentativité des ossements. Adapté d'après Poplin 1972

Quels que soient les genres considérés, les phylogénies proposées peuvent varier selon les auteurs, l'avancée des découvertes et les méthodes mises en œuvre pour les décrire. La lignée évolutive conduisant aux loups actuels ne déroge pas la règle (*cf.* Partie 1). Les travaux antérieurs portant sur cette lignée (Suire 1969, Bonifay 1971, Torre 1974, Rook 1993) proposent non seulement des arbres phylétiques différents, mais également des déterminations spécifiques divergentes. Une tendance semble néanmoins commune à tous ces travaux puisque les auteurs remarquent une évolution continue se traduisant par augmentation de la taille des individus au cours du Pléistocène. La mise en place de notre méthodologie analytique doit prendre en compte le besoin d'éclaircir ces aspects phylétiques et évolutifs tout en considérant les limites imposées par la discipline. A l'image du travail conduit par F. Poplin sur le genre *Vulpes* (Poplin 1972 et 1976), nous avons choisi d'étudier dans un premier temps, les populations de loups actuels. Ce choix méthodologique est, en grande partie, lié au nombre important d'espèces fossiles décrites sur la seule base de variations métriques. Elles sont en effet définies, selon le concept d'espèce utilisé en paléontologie, par des critères morphométriques stricts ne prenant pas en compte la notion de variabilité. L'analyse des espèces actuelles constitue donc un préliminaire essentiel car elle permet de quantifier la variabilité naturelle des populations, espèces et/ou sous-espèces. Il est également possible à la lumière des données sur les populations actuelles, de discuter de la valeur spécifique de certains caractères.

Le paramètre de variabilité est par la suite intégré aux analyses sur le fossile de manière à justifier les regroupements ou séparations taxonomiques d'individus. L'analyse des populations à une large échelle géographique permet d'acquérir et de croiser un maximum d'informations d'ordre anatomique, écologique et éthologique. Cette démarche actualiste, permet donc de pallier en partie aux limites auxquelles est confronté le paléontologue. La variabilité observée chez les espèces actuelles peut alors être transposée sur le fossile de manière à justifier ou infirmer la distinction de plusieurs espèces.

II. De l'actuel au fossile : le choix du matériel

A. *Référentiel actuel pour l'espèce Canis lupus*

1. Un corpus européen

Afin d'appréhender la variabilité actuelle au sein de l'espèce *Canis lupus*, des données biométriques ont été collectées sur l'ensemble du continent européen. Les limites géographiques que nous nous sommes fixées pour analyser ces différences, sont les barrières naturelles de l'Europe définies au Sud par la Mer Méditerranée et le Caucase et à l'Est par l'Oural (Figure 12). L'utilisation de données sur les populations de loups sur l'ensemble de cette région permet *in fine* de mieux interpréter les changements mis en évidence sur les populations fossiles européennes. La variabilité d'ordre géographique vient alors mimer les variations climatiques subies par les populations animales au cours du Pléistocène.

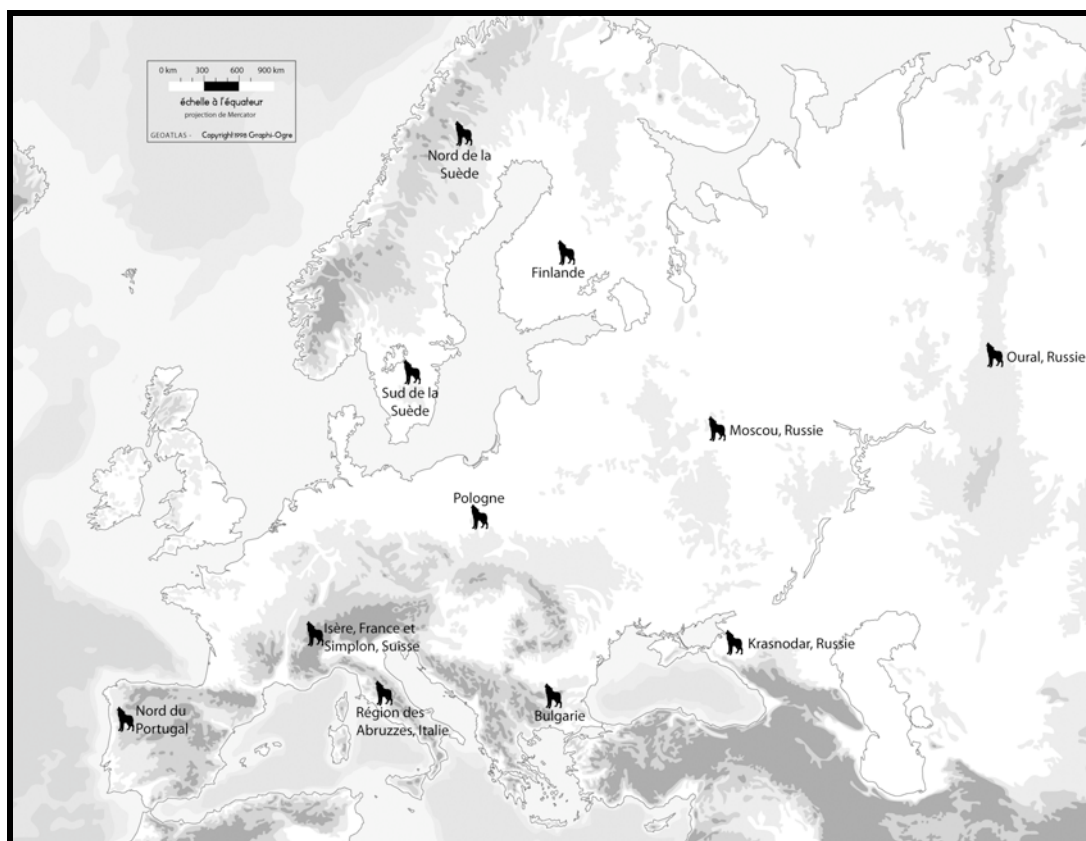


Figure 12 : Localisation des populations de loups actuels utilisées dans notre référentiel.

Précisons que seuls les individus mâtures (*sensu* Nowak 1973 et Okarma & Buchalczyk 1993⁶), de sexe et de provenance connus sont intégrés à notre analyse. En outre, les individus de zoo ou de ménageries n'ont pas été retenus dans cette étude. Il est en effet démontré que la captivité influe sur la taille, la morphologie des individus et l'importance du dimorphisme sexuel (Davis 1981, Benecke 1987, Vigne 2005). Les individus captifs sont plus petits que leurs congénères sauvages et le dimorphisme sexuel est moins marqué. Ils ne reflètent donc pas la variabilité des populations sauvages.

Notre référentiel d'étude est constitué de deux catégories de données (Tableau 13). Le premier échantillon est composé de 67 individus sur lesquels nous avons effectué des mesures du squelette crânien et post-crânien. Cet ensemble correspond à des populations de loups actuels d'Europe occidentale. Il s'agit de populations sauvages du Portugal⁷, de Bulgarie⁸, d'Italie⁹, et de quelques individus tués ou retrouvés morts en France et en Suisse au cours du dernier siècle.

Un second groupe a pu être constitué grâce à la collaboration du Dr Henryk Okarma (Polish Academy of Science, Institute of Nature Conservation). Parmi les nombreux spécimens qu'il a étudié, nous avons sélectionné 504 individus sexés provenant d'Italie, de Suède, de Finlande, de Pologne et de l'Ouest de la Russie. L'intégration de ses données métriques nous permet d'appréhender les variations pouvant intervenir à l'échelle latitudinale et longitudinale sur l'ensemble du continent européen.

| Provenance | Sous-espèce | Conservation | Nombre d'individus | Sexe M / F | Poids/Taille | Mesures | Source |
|------------------|-----------------|--|--------------------|------------------|----------------|---|--------------------|
| Portugal | <i>signatus</i> | IPA, Lisbonne | 20 | 13 / 7 | 12/18 | crâne, dents et squelette post-crânien | |
| Bulgarie | <i>lupus</i> | Institut de zoologie, Sofia | 40 | 20 / 20 | inconnu | crâne et dents | |
| Italie | <i>italicus</i> | Muséum Genève et Univ. La Sapienza, Rome | 5 | 2 / 3 | inconnu | crâne, dents et quelques éléments du squelette post-crânien | M. Boudadi-Maligne |
| France et Suisse | <i>lupus</i> | Muséum de Lyon, Genève | 2 | 2 / 0 | 1/1 | crâne, dents et quelques éléments du squelette post-crânien | |
| Italie | <i>lupus</i> | Okarma | 20 | 10 / 10 | inconnu | crâne | |
| Suède | <i>lupus</i> | Okarma | 16 | 7 / 9 | inconnu | crâne | |
| Finlande | <i>lupus</i> | Okarma | 25 | 13 / 12 | inconnu | crâne | H. Okarma |
| Pologne | <i>lupus</i> | Collections privées et Muséum de Moscou | 140 | 84 / 56 | 8/0 | crâne | |
| Russie | <i>lupus</i> | Okarma | 303 | 156 / 147 | inconnu | crâne | |
| Europe | | | 571 | 307 / 264 | 21 / 19 | Crânienne à minima | |

Tableau 13 : Description du référentiel considéré pour l'étude des populations de loups actuels.

⁶ Les individus sont considérés comme mâtures quand la synchondrose sphéno-occipitale a complètement disparu, que les sutures crâniennes sont refermées et que les dents définitives sont en place.

⁷ Conservés dans les collections de l'IPA à Lisbonne et appartenant au Muséum d'Histoire naturelle. Contact Marta Moreno-García

⁸ Institut de Zoologie de Sofia, contact Nikolai Spassov. Référentiel analysé dans le cadre du projet Origines (région Aquitaine et MAE) Resp. Jen-Paul Raynal et Jean-Luc Guadelli.

⁹ Parc National de Majella, référentiel étudié dans le cadre du programme CNRS-CNR Italie : Évolution des communautés de Mammifères, variations climatiques et dispersion humaine en Méditerranée au Quaternaire. Resp. Jean-Philip Brugal (CNRS) et Maria-Rita Palombo (Univ. La Sapienza, Rome)

Au total, notre échantillon de référence se compose de 571 loups sauvages européens provenant de 11 zones géographiques (Figure 12). Pour les pays les plus vastes, en l'occurrence la Russie et la Suède, les individus ont été considérés par région d'origine.

- Pour la Suède, nous avons classé les loups en deux régions (Nord et Sud) afin de séparer les 6 individus provenant de la région de Kiruna (au Nord du pays), de ceux provenant des environs de Göteborg et de Stockholm.
- Pour les loups de l'Ouest de la Russie, nous avons de même séparé les individus provenant du Nord-Ouest (région de Moscou) de ceux provenant du Sud-Ouest (région de Krasnodar), de ceux de l'Oural.

2. La population de loups du Portugal

La population de loups portugais, présente un intérêt analytique particulier qui doit être ici précisé. Pour les 20 individus provenant du Nord du pays (Figure 13), nous disposons de toutes les données de provenance (date de collecte et localisation précise de la zone dans laquelle a été retrouvé l'animal) et physiologiques (poids, taille et âge estimé). La totalité du squelette a été nettoyée et conservée dans les collections d'ostéologie de l'IPA (Instituto Português de Arqueologia) de Lisbonne en séparant chaque individu. De plus des analyses génétiques ont été effectuées et permettent de contrôler l'homogénéité de la population ainsi que le sexe des individus¹⁰.

Ainsi, cette population référentielle autorise des analyses spécifiques impossibles sur les autres spécimens actuels pour lesquels nous disposons d'informations morcelées. Ce référentiel permet en outre d'étudier:

- Les corrélations entre les mesures ostéométriques et la stature des individus. Il est possible grâce à cette population de déterminer quelle(s) mesure(s) sont le(s) mieux corrélées à la stature des individus. Ces données autorisent donc une analyse plus poussée des populations fossiles et permettent de mesurer l'impact des changements environnementaux et/ou biologique sur la stature des individus du Pléistocène.
- Et de quantifier les relations entre mesures crâniennes et dimensions des éléments du squelette post-crânien. Il est alors envisageable d'évaluer la proximité existant entre deux éléments anatomiques retrouvés dans un gisement fossilifère et pouvant appartenir à un même individu.

¹⁰ Le contrôle génétique du sexe des individus permet dans le cas de carcasses endommagées, ou en l'absence d'os pénien, un contrôle de la diagnose pré-établie.



Figure 13 : Localisation des parcs naturels d'où proviennent les loups portugais étudiés : 10 proviennent du Parc de Peneda-Geres et 7 de Montesinho. Les trois autres spécimens proviennent des Parcs notés 3 à 5 sur la carte et localisés plus au Sud du pays.

B. Les chacals actuels : *Canis adustus*, *Canis aureus* et *Canis mesomelas*

Il est également important, par rapport aux arbres phylétiques proposés (cf. Partie 1), d'établir un référentiel actuel concernant les chacals. Ces derniers aujourd'hui répartis en Afrique, en Asie et sur l'extrême Sud-Est de l'Europe (cf. Figure 1 - Partie 1) ne sont pas présents en Europe occidentale, zone qui intéresse notre étude. Néanmoins si leurs ancêtres s'y sont développés, il est nécessaire de comprendre pourquoi et à quel moment ils ont quitté la partie occidentale de l'Europe.

Notre référentiel actuel, constitué à partir des collections du Muséum de Nairobi¹¹ (Kenya) est composé de 16 spécimens (Tableau 14). Ces derniers appartiennent à trois espèces : *Canis adustus*, *Canis aureus* et *Canis mesomelas*. A l'image de l'analyse menée sur les loups de notre référentiel, nous avons réalisé une série de mesure de l'ensemble du squelette.

| Provenance | Espèce | Conservation | Nombre d'individus | Sexe M / F | Mesures |
|------------------------|------------------|-------------------|--------------------|--------------|--|
| Kenya | <i>mesomelas</i> | | 10 | 5 / 4 | |
| Kenya | <i>adustus</i> | Muséum de Nairobi | 3 | 2 / 1 | crâne, dents et squelette post-crânien |
| Kenya et Israël | <i>aureus</i> | | 3 | 0 / 2 | |
| Kenya et Israël | | | 16 | 7 / 7 | Ensemble du squelette |

Tableau 14 : Description du référentiel considéré pour l'étude des populations de chacals actuels

¹¹ Ce référentiel a été constitué dans le cadre du projet « Élaboration et diffusion d'une base de données ostéométriques (Morpho Mamm & Photo Mamm) concernant les Herbivores et Carnivores africains » Resp. J.-P. Brugal (CNRS) & O. Mwebi (Muséum de Nairobi).

Ces données, bien que nettement plus réduites que celles dont nous disposons pour les loups, permettent de discuter d'une possible filiation entre les *Canis* du Pléistocène inférieur et les chacals actuels.

Notons par ailleurs que pour la plupart des analyses multi-variées réalisées lors de l'étude des séries fossiles, c'est l'espèce la plus représentée dans notre corpus (*Canis mesomelas*) qui est le plus souvent utilisée.

C. Transfert au fossile

Les données acquises sur les *Canis* actuels constituent une base solide pour l'analyse phylétique et taphonomique des restes osseux fossiles. La mise en évidence et la quantification des variations morphométriques au sein des populations actuelles constitue un référentiel. Il est par conséquent possible à partir de ces données de discuter dans le registre fossile, de l'homogénéité intra et inter-populationnelle.

- La variabilité morphologique observée entre les différentes populations actuelles peut être comparée à celle des populations fossiles. L'identification de caractères variables chez les populations actuelles permet de démontrer la valeur non spécifique de ces derniers. Les variations morphologiques peuvent alors être catégorisées en fonction de leur intérêt spécifique de manière à être transposées sur le fossile.
- Les données quantifiées (*i.e.* coefficient de variation, indice de dimorphisme sexuel, *etc*) sur les populations actuelles sont alors directement comparables aux données sur le fossile. Cette démarche apportera de nouveaux arguments pour la mise en évidence ou non, des différences d'ordre spécifique entre des populations fossiles sub-contemporaines. Ces données permettront par ailleurs de juger de l'homogénéité d'un ensemble d'individus et donc de déterminer dans quelle mesure il s'agit d'une « population ».

1. Le choix des séries fossiles étudiées

Analyser l'évolution de lignées sur près de deux millions d'années nécessite outre l'utilisation de méthodes performantes, un choix de séries fossiles à étudier, clairement argumenté. Ces choix sont donc liés à un large panel de paramètres autorisant les analyses.

Tout d'abord d'un point de vue géographique, nous avons décidé de cibler nos analyses sur une région donnée. Ce choix permet d'étudier spécifiquement l'évolution d'un taxon au sein d'une relative entité géographique et donc environnementale. Notre choix s'est porté sur la région du Sud de la France qui présente plusieurs avantages. Son contexte géologique (*i.e.* présence de karst) est riche en gisements fossilifères. D'autre part, de récentes découvertes paléontologiques y ont été faites et offraient l'opportunité d'augmenter de façon manifeste notre corpus de données. Bien sûr, nous sommes conscients qu'il existe des différences entre le quart Sud-Est, à influence Méditerranéenne et le quart Sud-Ouest de la France à influence Atlantique (*i.e.* biomes différents, Ramade 1994). Ces dernières restent cependant peu manifestes et nous les considérons comme peu influentes sur le Carnivore qui intéresse notre étude.

Dans la région d'étude, d'autres paramètres ont également influencé le choix des séries fossiles :

- *Attribution chronologique*. Afin de retracer l'évolution du genre *Canis* au cours du Pléistocène nous avons intégré le maximum de séries de manière à limiter les sauts chronologiques trop importants entre les populations analysées.
- *Type de site* : Les *Canidae* sont fréquemment retrouvés dans les gisements archéologiques (Suire 1969, Bonifay 1971) mais leurs restes sont peu nombreux et généralement fragmentés. Ils peuvent correspondre à plusieurs individus mais qui ne sont représentés que par quelques parties du squelette. Il s'agit le plus souvent, de matériel dentaire et de fragments d'extrémités des membres. Les sites archéologiques ne constituent donc pas la meilleure source de données. Les sites naturels livrent quant à eux des séries plus conséquentes avec des ossements correspondant à la totalité des éléments du squelette et sont donc privilégiés.
- *Intégrité du matériel* : Pour discuter de la biométrie et de l'évolution des populations, il est nécessaire de disposer d'ossements les plus complets possibles. Dès lors, la réalisation de nombreuses mesures est possible. Le cas des avens-pièges, relativement nombreux dans la région d'étude, offre la possibilité d'accéder à des accumulations présentant un très bon état de conservation (Coumont 2006). Les ossements sont en général peu fragmentés en raison de la faible action d'agents extérieurs sur ces assemblages.
- *Représentativité du matériel* : L'un des critères qui a fortement orienté le choix des séries étudiées est celui de la représentation anatomique et du nombre minimum d'individus identifiés (NMI_{Canis}) au sein des niveaux fossilifères. Les gisements les plus significatifs en terme de nombre de restes de loup déterminés (NRD_t_{Canis}) ont donc été préférentiellement analysés. Il est délicat de proposer un seuil en terme de nombre de restes ou de nombre d'individus en deçà duquel les séries pourraient être écartées. Ce seuil varie en fonction des tests statistiques utilisés et peut être compensé par le regroupement de populations considérées comme contemporaines. Sans fixer de seuils aux NRD_t ou NMI , nous avons orienté notre sélection afin de maximiser l'acquisition de données sur l'ensemble du squelette et de pouvoir comparer statistiquement les populations entre elles.
- *Caractère inédit des séries* : Bien que plusieurs gisements du Sud de la France aient été fouillés anciennement, la plupart du matériel n'avait pas été analysé et donc jamais publié dans sa totalité. Les données bibliographiques sont bien sûr également intégrées de manière à renforcer nos analyses. Ces données sont de plusieurs ordres. Pour les périodes les plus anciennes (Pléistocène inférieur et début du Pléistocène moyen) elles permettent de pallier à la faible fréquence des éléments découverts. Pour les périodes plus récentes, elles permettent de combler d'éventuelles lacunes chronologiques et donc de mieux percevoir l'évolution des lignées à l'échelle régionale.
- *Durée de la thèse* : il faut également préciser que le temps imparti au travail doctoral est aujourd'hui un facteur limitant non négligeable.

2. Localisation des gisements étudiés

Dix sites pléistocènes localisés dans la moitié Sud de la France ont été étudiés dans le cadre de ce travail (Figure 14). Ces gisements nous permettent d'appréhender l'évolution des *Canis* dans le Sud

de la France entre 1,2 Ma (Ceysseguet) et la fin du Pléistocène inférieur (Igue du Gral \approx 19 ka cal BP).

La moitié de ces gisements (du Nord au Sud : La Fage, Jaurens, l'Igue du Gral, Coudoulous I et l'Igue des Rameaux) sont concentrés dans les Causses du Quercy. L'analyse des gisements de cette région permet outre leur aspect quantitatif conséquent (entre 9 et 72 individus décomptés dans chacun d'entre eux) d'aborder l'évolution du genre *Canis* sur près de 400 ka, dans une même aire géographique.

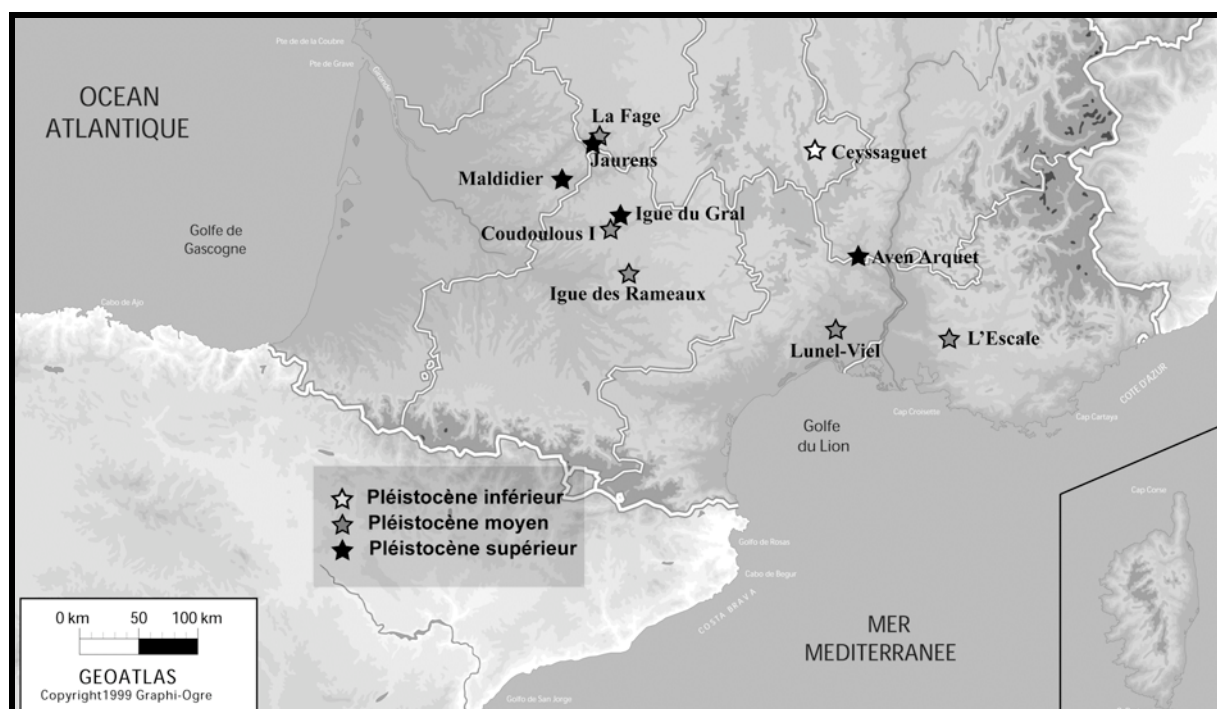


Figure 14 : Localisation des gisements pléistocènes étudiés.

III. Méthodes d'analyses

A. Anatomie descriptive

En ostéologie, la détermination passe essentiellement par la description de caractères morphologiques permettant de regrouper des individus présentant des ressemblances. C'est sur l'observation, la description et la quantification de ces caractères que se base la détermination taxonomique. L'ensemble des caractères ostéologiques et dentaires a donc été décrit sur le matériel passé et actuel de manière à procéder en une détermination spécifique et à identifier les caractères ayant évolués au cours du temps.

Ces descriptions à la fois quantitatives (présence ou absence de caractère) et qualitatives (développement d'un caractère plus ou moins important par rapport à un référentiel) sont codifiées par un vocabulaire précis permettant les comparaisons. Bien que rendue universelle par les travaux d'Osborn (1907), la nomenclature dentaire n'est pas toujours la même selon les auteurs. La nomenclature utilisée est donc ici précisée de manière à éviter toute confusion.

Chez le genre *Canis* la denture définitive comprend 42 dents (3/3I ; 1/1C ; 4/4P ; 2/3M) de morphologie et donc de fonctions variables. Les 28 dents déciduales (3/3 dI ; 1/1dC ; 3/3d – Figure 15) sont progressivement remplacées par les dents définitives au cours de la première année de vie de l'animal (Landry 2006). Ces dents présentent une morphologie quelque peu différente des dents définitives. Les incisives lactéales sont caractérisées par une racine très haute et arrondie. Les canines, comparativement aux dents définitives, présentent un aplatissement vestibulo-lingual. Les d2 inférieures et supérieures possèdent deux racines extrêmement fuyantes. Les Ld3, Ld4 et Ud4, hormis leurs tailles, sont de morphologies similaires aux dents définitives. La Ld3 est à l'image de la LP3 une dent biradiculée présentant une cuspide principale suivie d'un denticule postérieur net. La Ld4 présente tout comme la carnassière inférieure définitive un trigonide suivi par un talonide sur lequel l'hypoconide et l'entoconide sont nettement développés. La Ud4 est comme la première molaire supérieure définitive, tri-radulée et est de forme triangulaire. La Ud3 est caractérisée par un protocône en position médiale (*i.e.* nettement plus distal que sur la carnassière définitive). À 7 mois, l'ensemble de ces dents est tombé et les loups possèdent une denture permanente permettant la mise à mort, la préhension et la consommation des proies (Landry 2006).

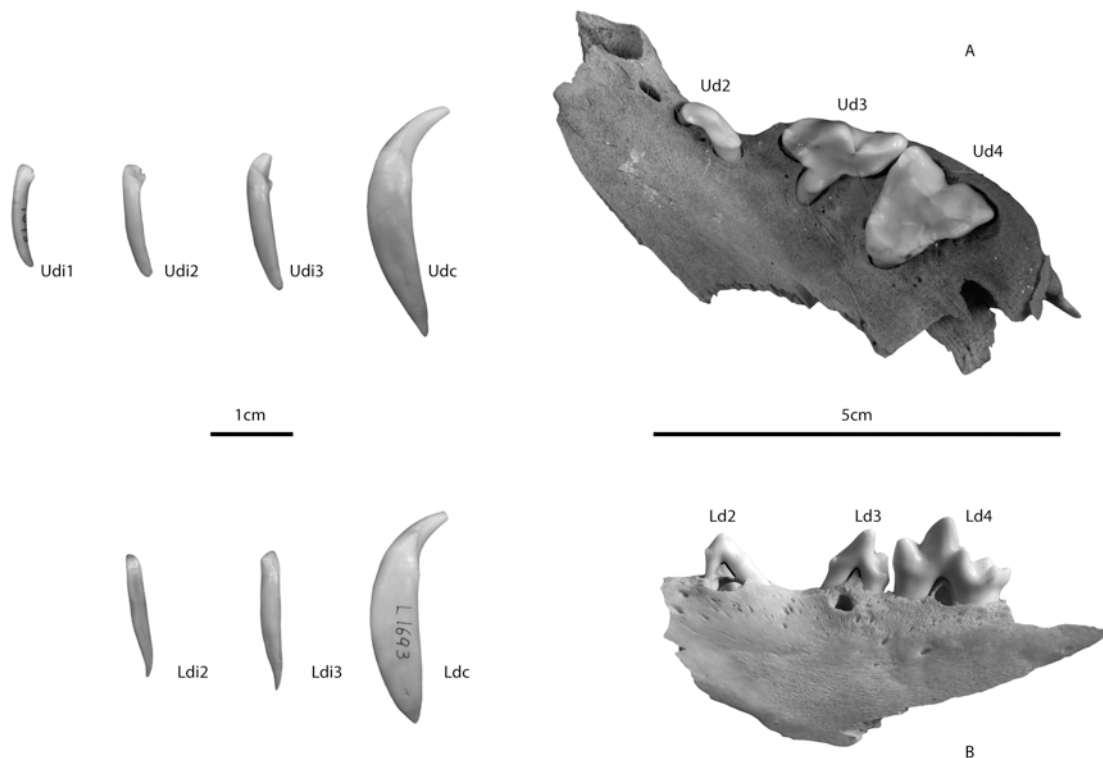


Figure 15 : Dents déciduales de loup. À Gauche : Incisives et Canine déciduales gauches, supérieures en haut et inférieures en bas. Vues mésiales. En A : héli-maxillaire gauche, vue occlusale avec Ud2, Ud3 et Ud4; en B : Héli-mandibule droite, vue linguale, avec Ld2, Ld3 et Ld4.

Les incisives sont des dents uni-radulées sur lesquelles se développe un bourrelet lingual plus ou moins marqué selon le rang et la position (inférieure ou supérieure) de la dent. Ces dents servent principalement à la préhension. Les canines inférieures et supérieures pointues et larges peuvent entailler la chair et permettent donc la mise à mort des animaux chassés. Elles sont caractérisées par un sillon mésio-lingual développé depuis le collet jusqu'au sommet de la dent. La canine inférieure présente, en vue distale, une courbure en S bien marquée. Sur les prémolaires inférieures et les trois premières supérieures, la cuspide principale peut être prolongée par un denticule postérieur. Celui-ci

est prolongé sur les P4 inférieures par un bourrelet distal (Figure 16). Les prémolaires sont des dents sécantes qui permettent de couper les aliments. La P1 (inférieure comme supérieure) est mono-radiculée alors que les prémolaires suivantes sont bi-radiculées.

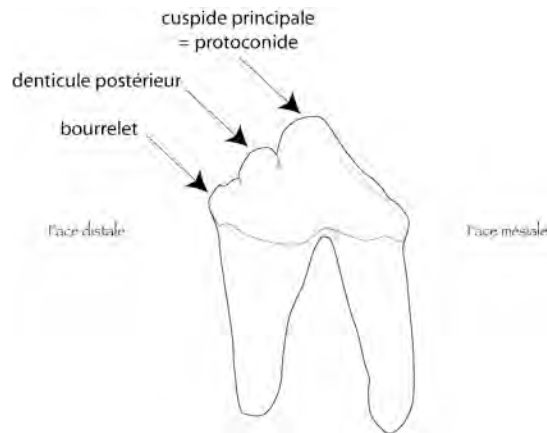


Figure 16 : Quatrième prémolaire inférieure (LP4) gauche, vue linguale.

Sur la carnassière inférieure des *Canidae* (notée LM1), cinq cuspidés principales s'individualisent (Figure 17). La partie mésiale, ou trigonide, confère à la dent des propriétés sécantes. Sur la mandibule, c'est donc l'ensemble prémolaires + trigonide de la carnassière qui est fonctionnel pour découper la viande. Ce trigonide comprend trois cuspidés : le paraconide, le protoconide et le métaconide. Il est suivi d'une partie broyeuse : le talonide, portant deux cuspidés, l'hypoconide et l'entoconide.

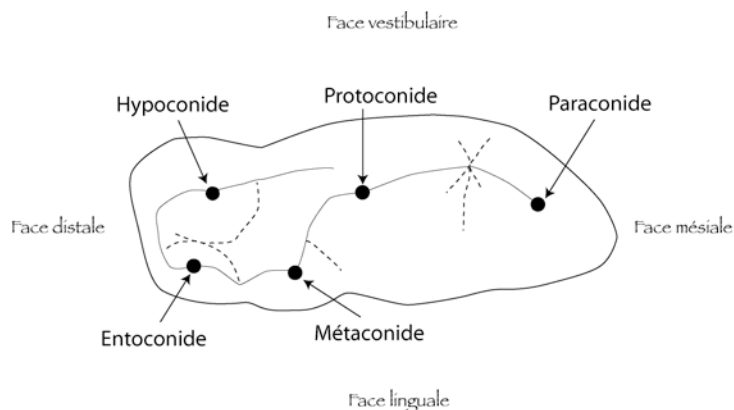


Figure 17 : Cuspidés de la carnassière inférieure. Ici LM1 gauche en vue occlusale

Cette dent bi-radiculée est suivie de deux autres molaires de type bunodonte, les tuberculeuses, qui, avec le talonide de la carnassière, constituent la partie broyeuse de la rangée dentaire inférieure. La LM2 est bi-radiculée et porte trois cuspidés (protoconide, métaconide et hypoconide) alors que la LM3 mono-radiculée est mono-cuspidé. Sur la rangée dentaire supérieure la troisième incisive est un peu particulière par son aspect caniniforme. La canine supérieure est de morphologie comparable à l'inférieure mais présente un axe plus linéaire en vue linguale. Les trois premières prémolaires supérieures ont une morphologie générale comparable à celle des prémolaires inférieures.

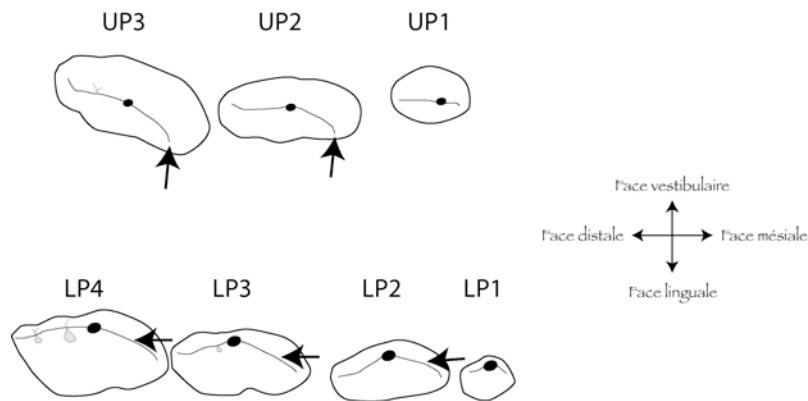


Figure 18 : Orientation du sillon sur les prémolaires supérieures (en haut, ici coté droit) et sur les prémolaires inférieures (en bas, ici coté gauche). Les dents sont présentées en vue occlusale

C'est l'orientation de la crête mésiale (Figure 18) qui permet de les différencier. Sur les dents inférieures, la crête suit l'axe de la dent en se développant entre le sommet de la dent et le bord mésial alors que sur les dents supérieures elle est courbée et se prolonge vers le bord mésio-lingual. La carnassière supérieure (notée UP4) tri-radiculée est une dent extrêmement sécante (Figure 19). Elle entre en occlusion avec le trigonide de la carnassière inférieure.

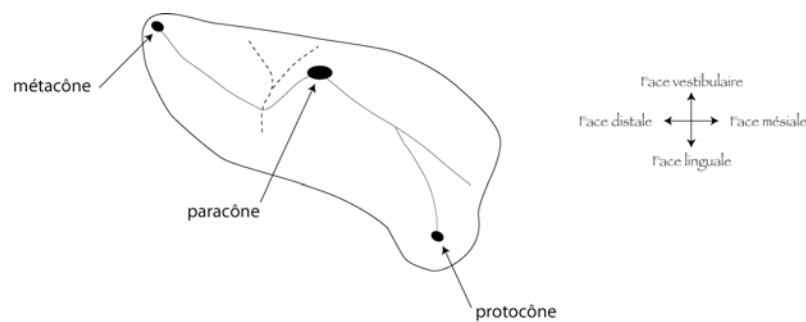


Figure 19 : Schéma d'une carnassière supérieure (UP4) droite de loup en vue occlusale.

Les deux molaires supérieures qui suivent cette dent sont de forme sub-rectangulaire et sont elles également tri-radiculées. La première molaire supérieure entre en occlusion avec le talonide de la carnassière inférieure. Les cinq cuspidés qu'elle porte (Figure 20) sont bien développées mais peu hautes conférant à la dent des propriétés broyeuses. La deuxième molaire supérieure a la même morphologie mais est de taille plus réduite.

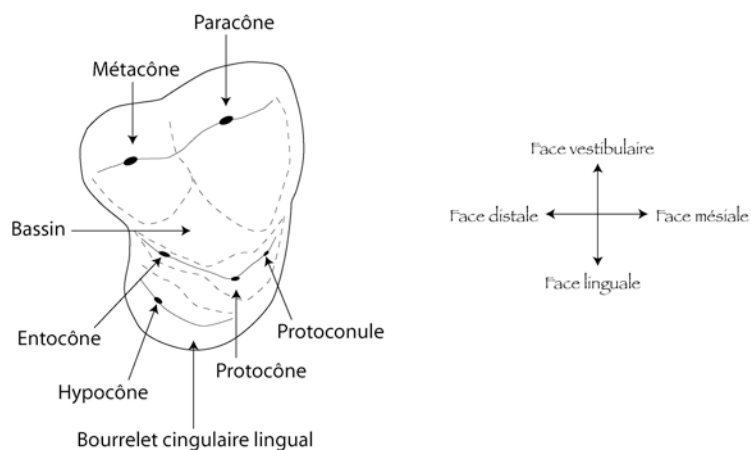


Figure 20 : Schéma d'une première molaire supérieure (UM1) droite en vue occlusale.

B. Morphométrie : définitions et limites

La description des restes fossiles repose sur des données qualitatives relatives à l'observateur et donc délicates à utiliser lors de comparaisons. Ce constat a mené, depuis ces cinquante dernières années, à un développement des méthodes permettant de quantifier les changements de formes. Allant jusqu'à représenter des formes complexes à l'aide de grilles de déformations (d'Arcy Thompson 1961), la morphométrie s'est développée (Bookstein 1991). Cette nouvelle approche a donné un second souffle aux analyses descriptives en autorisant des analyses spécifiques quantitatives plus poussées. La morphométrie permet de mettre en exergue deux paramètres qui sont la taille et la forme. La distinction entre ces deux paramètres est aisée pour les Anglo-Saxons qui considèrent que « form = size + shape » (Cucchi, 2005). M. Baylac (1996) propose un équivalent français à cette « équation » permettant de mieux saisir la nuance entre les termes : **forme = taille + conformation** (Baylac 1996). La taille étant définie comme une mesure d'un objet alors que la forme correspond aux « caractéristiques de configuration qui font qu'un objet est reconnaissable d'un autre quelle que soit l'échelle à laquelle il est représenté » (Cucchi, 2005).

Il est possible d'étudier quantitativement plusieurs variables de taille classiques (longueurs, diamètres, *etc*) par un traitement statistique. Les variables peuvent être analysées de façon indépendante (statistique uni-variée) mais également en combinant plusieurs variables de manière à accéder à des informations sur la forme des objets (statistique bi ou multi-variée). Ces analyses sont aujourd'hui regroupées sous l'appellation de **morphométrie traditionnelle ou multivariée** (Blackith & Reyment 1971, Marcus 1990, Reyment 1991). Plusieurs limites doivent cependant être considérées dans ce type d'analyse (Adams *et al.* 2004):

- La réalisation de mesures et donc leurs interprétations, sont soumises à des variations inter- et intra-observateurs.
- L'élimination du facteur taille dans les variables considérées n'est pas aisée du fait de l'absence de méthode faisant consensus dans la communauté scientifique.
- Bien que des objets puissent présenter des mesures similaires (ex. même longueur et même largeur), cela ne signifie pas nécessairement que leurs formes soient les mêmes.
- L'interprétation graphique de différences de formes doit être appuyée par d'autres arguments descriptifs permettant d'outrepasser l'absence de relations géométriques entre les variables considérées dans l'analyse.

Face à ce constat, une nouvelle forme de morphométrie s'est développée dans les années 1980 : il s'agit de la **morphométrie géométrique**. Cette nouvelle approche bien que considérée comme une révolution pour la biométrie (Rohlf & Marcus 1993) car permettant d'appréhender la géométrie des formes complexes tout en s'abstrayant des variations inter- et intra-observateurs, présente également des limites et contraintes qui freinent son utilisation sur les moyennes et grandes espèces de mammifères fossiles. La morphométrie géométrique est basée sur l'analyse des coordonnées de points anatomiques homologues (Bookstein, 1991) définis sur les objets à étudier, en deux ou en trois dimensions. Or la limite la plus importante en paléontologie réside dans l'absence de certains points liés à la conservation (*i.e.* fragmentation) du matériel fossile. D'autre part, il est important de préciser le problème de répétitivité du protocole d'étude et donc de comparaison des résultats dû au matériel nécessaire pour effectuer ce type d'analyse. En effet pour la morphométrie géométrique 3D

l'utilisation d'un MicroScribe¹² pour l'acquisition des coordonnées tridimensionnelles des points repères, est une étape essentielle. Cet appareillage relativement coûteux et sensible aux transports n'est pour le moment pas à disposition de l'ensemble de la communauté scientifique. La généralisation des analyses est par le fait encore fortement limitée.

C. Premier bilan méthodologique

L'ensemble de ces méthodes analytiques est précisé de manière à déterminer dans quelle mesure elles sont applicables sur notre matériel d'étude. Ce travail permet de mettre en place une méthodologie fiable et reproductible et autorise une discussion sur l'apport de ces différentes analyses. L'ensemble des informations peut être ainsi considéré pour proposer une interprétation s'appuyant sur un argumentaire fort.

IV. Morphométrie « traditionnelle »

A. Des mesures...

La description et la comparaison des restes osseux nécessitent une analyse ostéométrique. Ce travail permet d'obtenir des données sur la taille (dimension d'un caractère) mais également sur la forme (combinaison de plusieurs variables) des éléments analysés. Il permet en outre de quantifier les différences inter et intra-populationnelles et d'identifier les caractères qui se modifient au cours du temps. Il est alors possible de déterminer dans quelle mesure ces changements sont relatifs ou non à des phénomènes évolutifs.

Les données biométriques ne peuvent être utilisées que si elles sont correctement définies, reproductibles et fonctionnellement significatives (Heintz 1970, Brugal 1983). La plupart des mesures utilisées sont celles décrites par Von Den Driessh (1976). De plus, afin de maximiser les informations sur l'ensemble du squelette, tout en limitant la prise de mesures inutilisables, nous avons également considéré d'autres mesures décrites dans les travaux précédents concernant les Carnivores (Bonifay 1971, Dufour 1989, Goldman 1944). Les mesures considérées comme peu reproductibles car montrant de fortes variations intra-observateurs ont été écartées. De même certaines mesures, trop peu souvent réalisables en raison de la fragmentation des restes fossiles, n'ont pas été retenues.

Nous présentons donc ici une série de planches de mesures présentant les variables sélectionnées et utilisées dans ce travail. Sur le crâne et la mandibule, 28 mesures sont prises (Figure 21 & Figure 23) auxquelles s'ajoute 49 mesures dentaires (Figure 22 & Figure 23) ainsi que les diamètres mésio-distal et vestibulo-lingual des incisives (I1 à I3 supérieures et inférieures). Pour l'ensemble du squelette post-crânien, 88 mesures ont été décrites et utilisées dans le cadre de notre travail (Figure 25 à Figure 33). Ces mesures concernent les os longs des membres antérieur et postérieur (humérus,

¹² MicroScribe : appareil possédant un bras articulé permettant d'acquérir les coordonnées tridimensionnelles des points repères définis, par apposition de l'apex du bras sur le point à digitaliser.

radius, ulna, fémur et tibia), les deux premières vertèbres cervicales, la scapula et le coxal, les extrémités des membres (hamatum, pisiforme, calcaneus, talus, métapodes et phalanges).

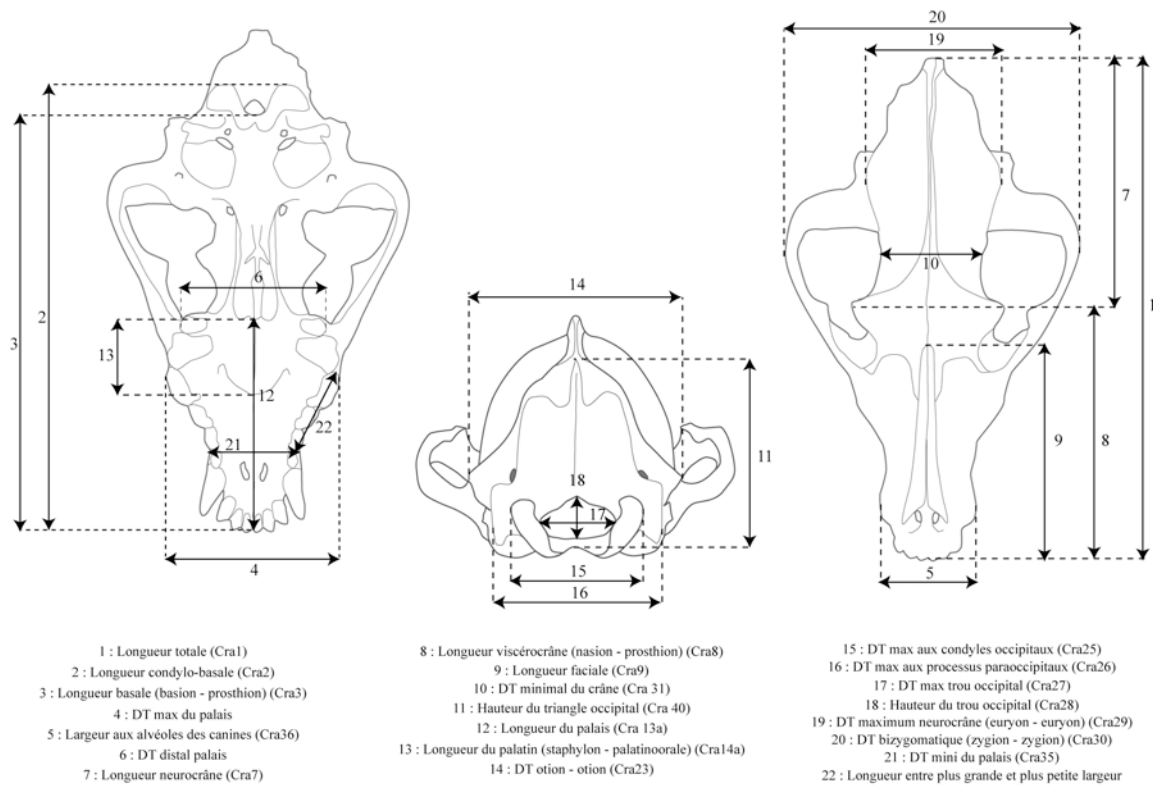


Figure 21 : Mesures crâniennes utilisées. Sur ces crânes (de gauche à droite : vue ventrale, vue caudale et vue dorsale) sont figurées les 22 mesures effectuées. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)

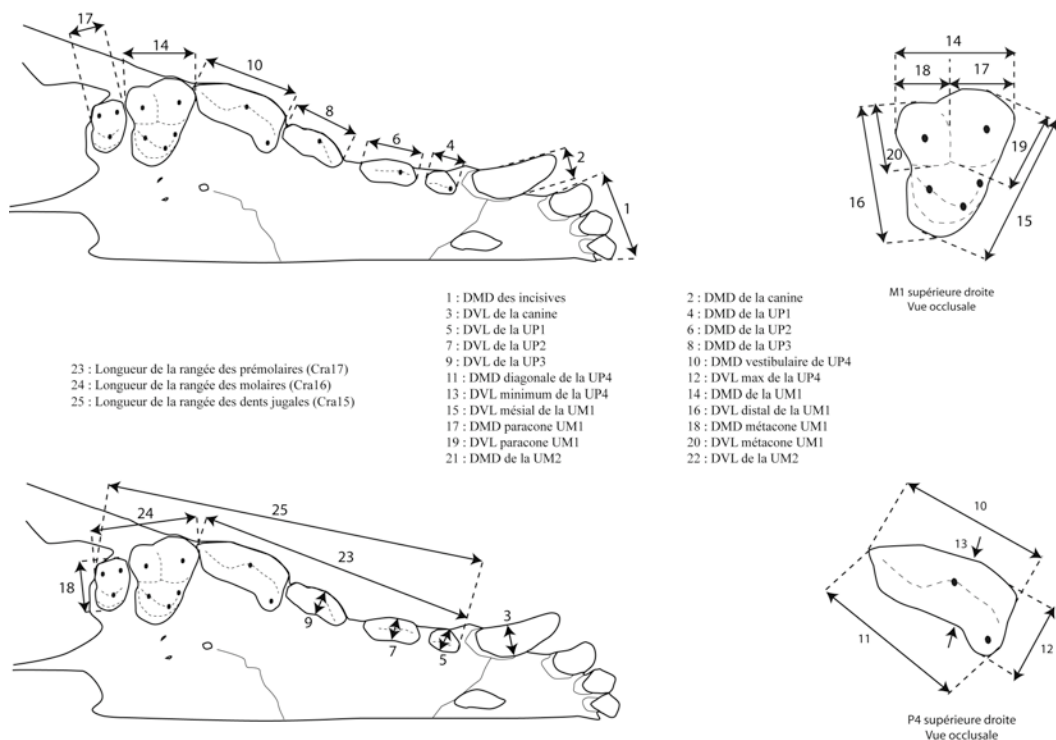


Figure 22 : Mesures effectuées sur les dents supérieures. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)

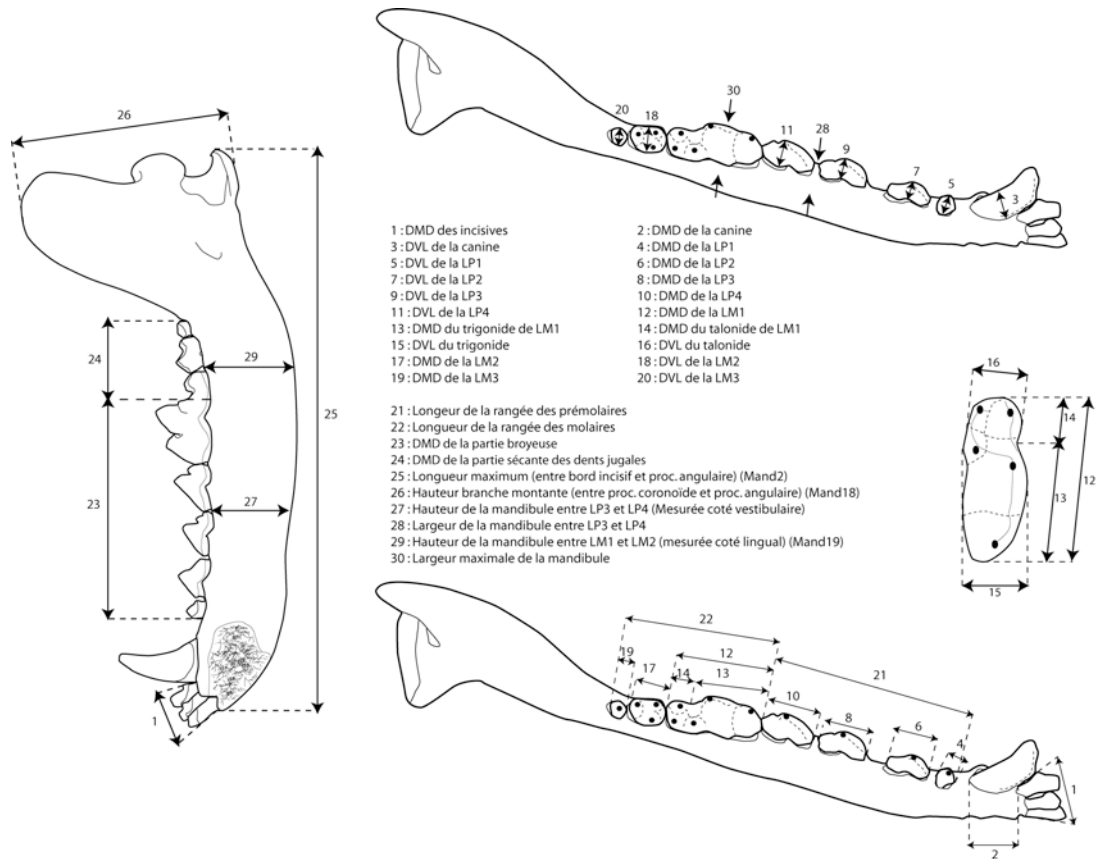


Figure 23 : Mesures effectuées sur les hémimandibules et dents inférieures. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)

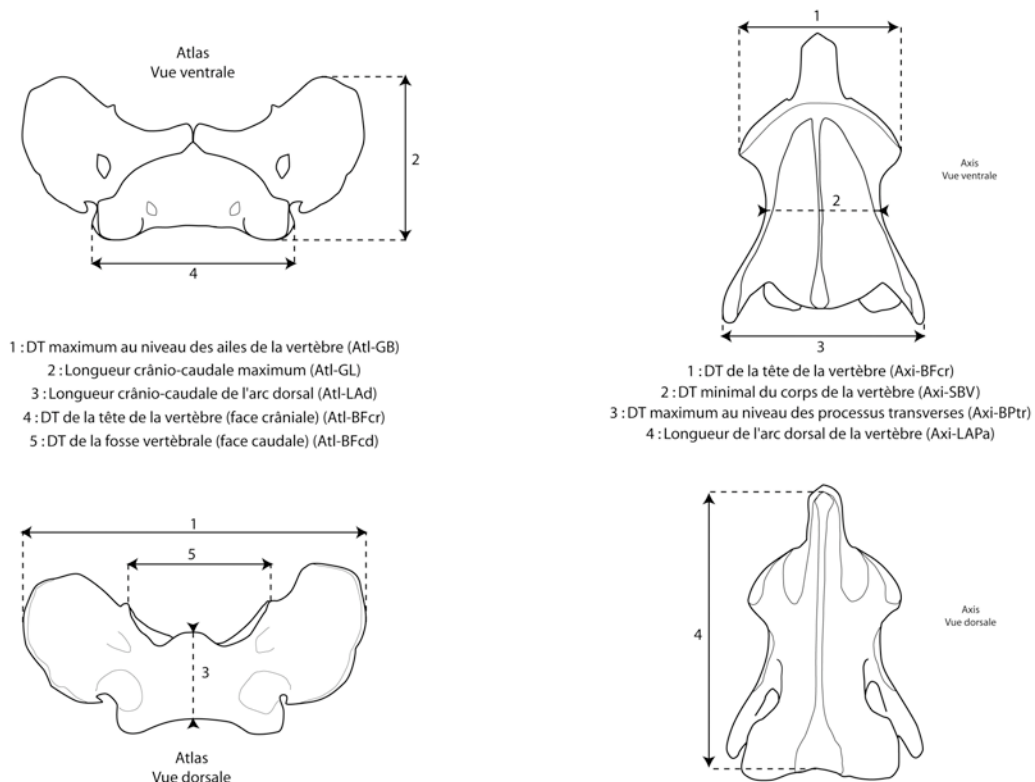


Figure 24 : Mesures sur les deux premières cervicales : Atlas et Axis. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)

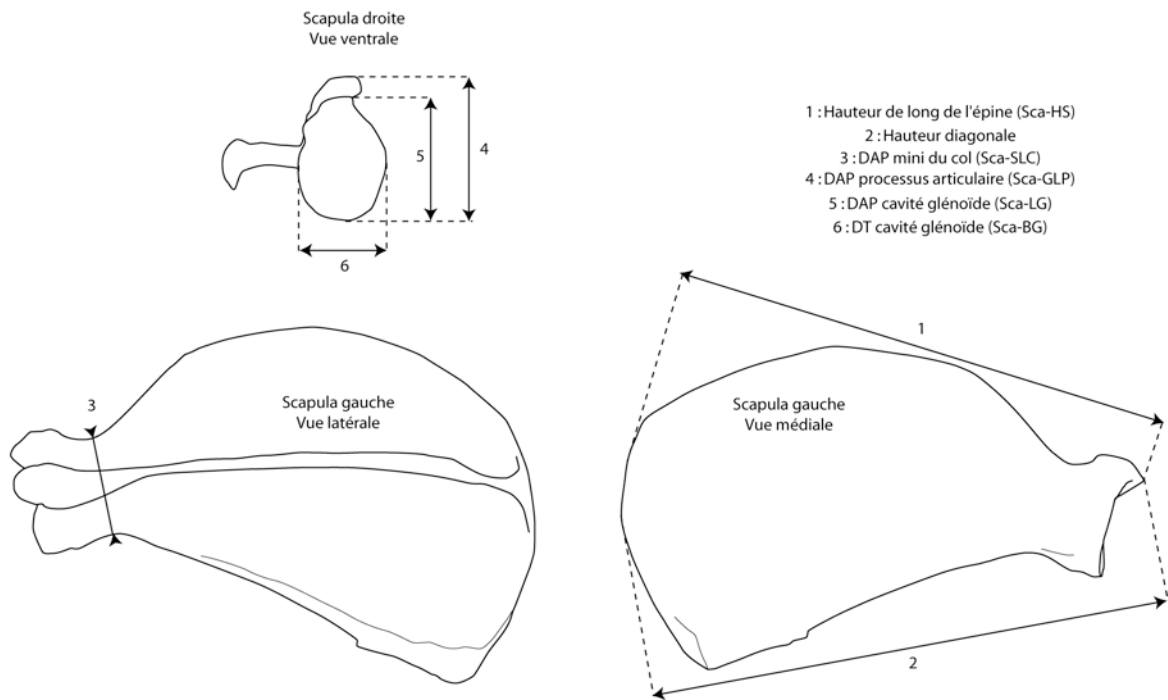


Figure 25 : Scapula. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)

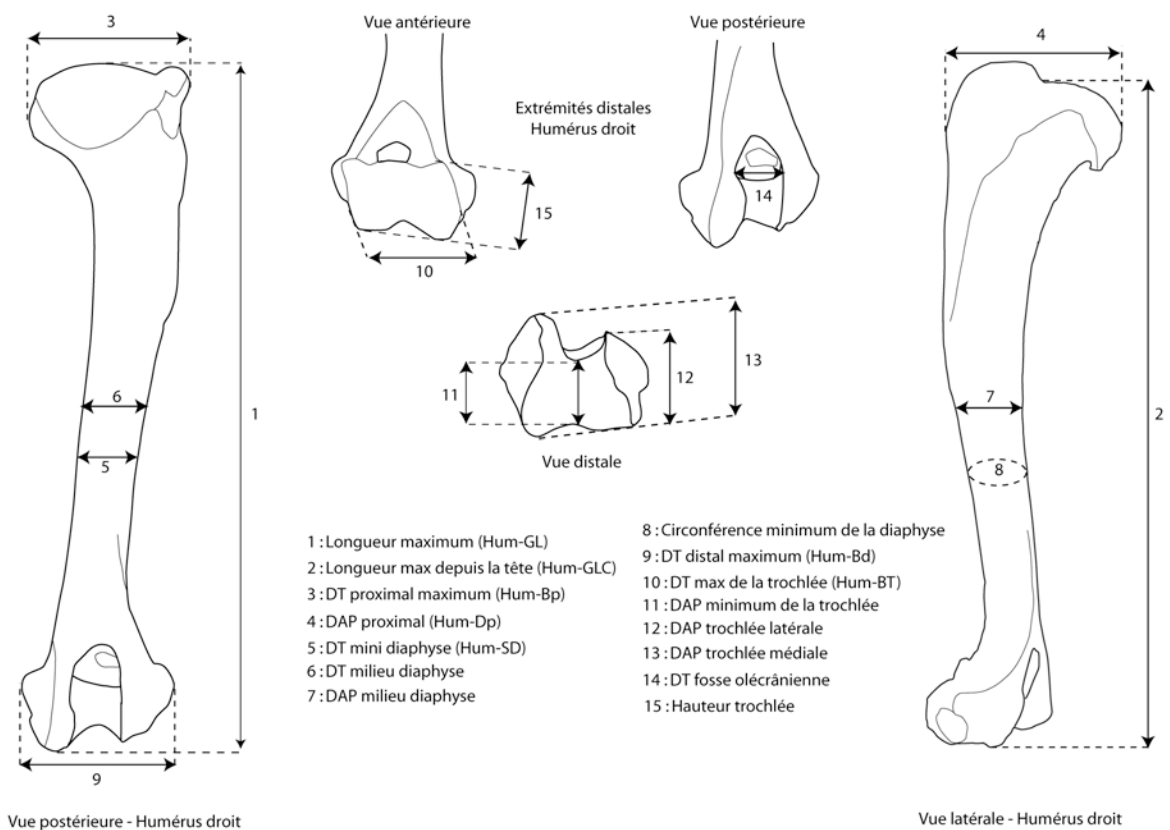


Figure 26 : Humérus. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)

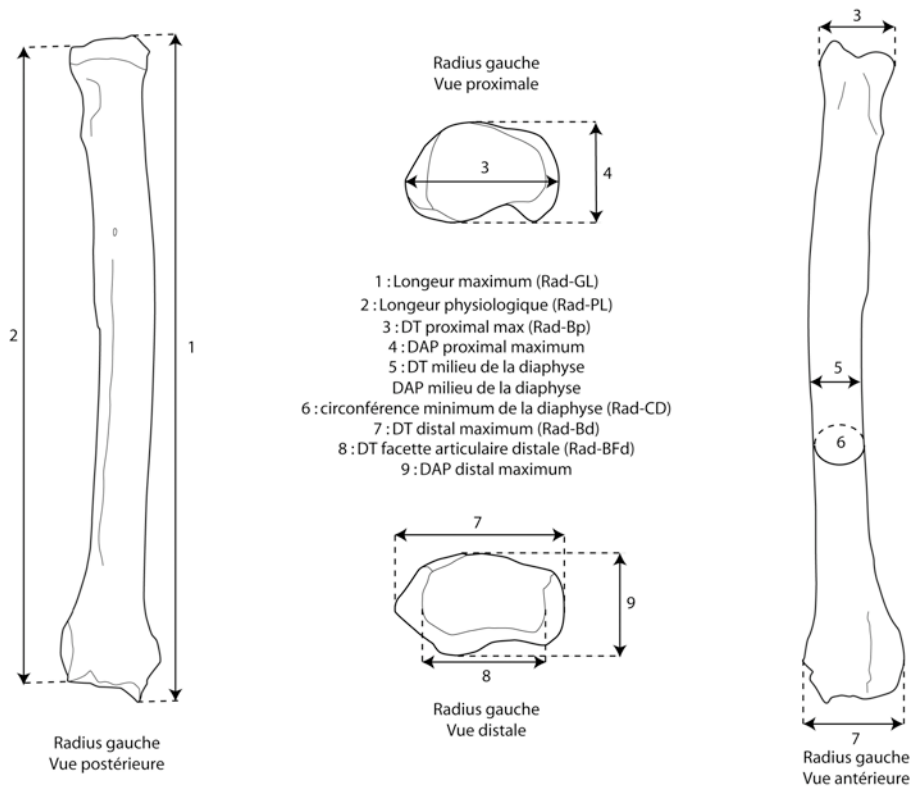


Figure 27 : Radius. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)

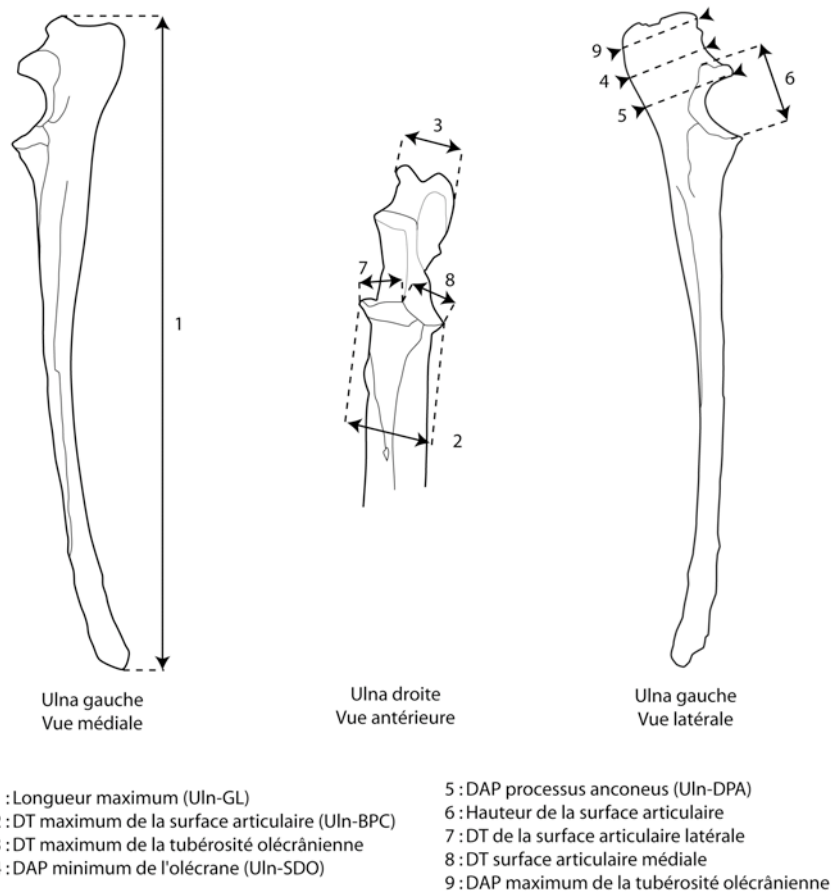


Figure 28 : Ulna. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)

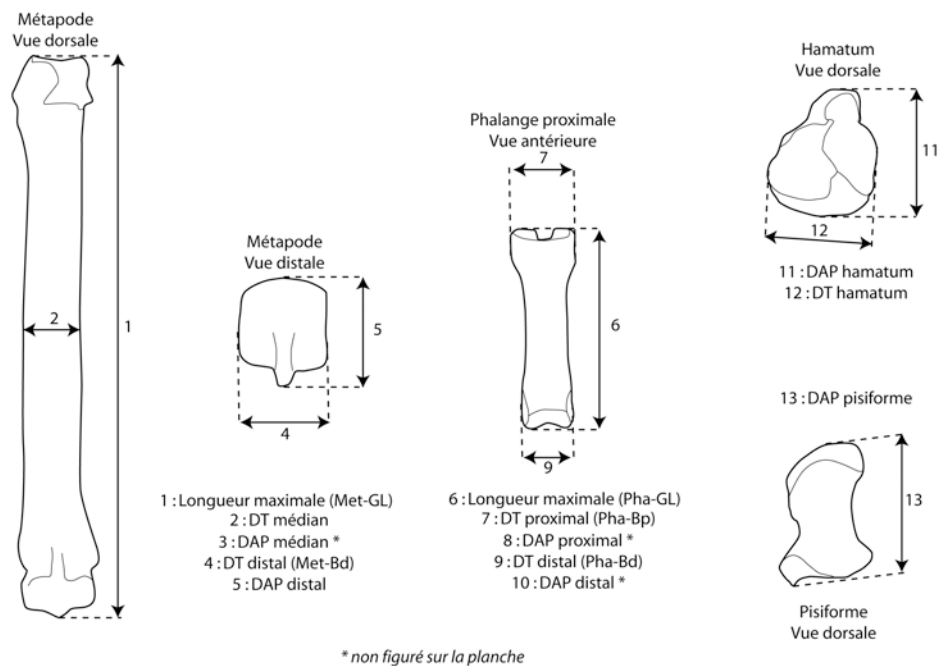


Figure 29 : Métapode, phalange et carpiens. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976). Sont figurés sur la planche un métacarpien 3 gauche à valeur d'exemple de mesures pour l'ensemble des métapodes et une phalange 1, à valeur d'exemple pour les mesures effectuées sur les phalanges 1 et 2.

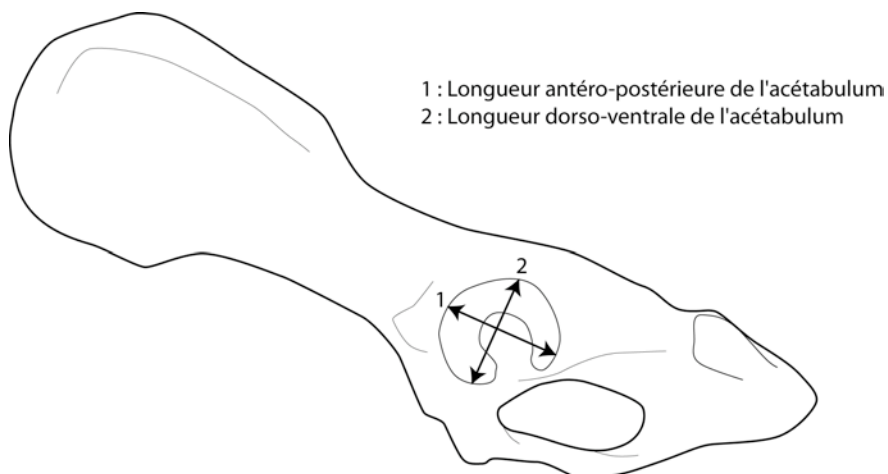


Figure 30 : Coxal gauche, vue latérale.

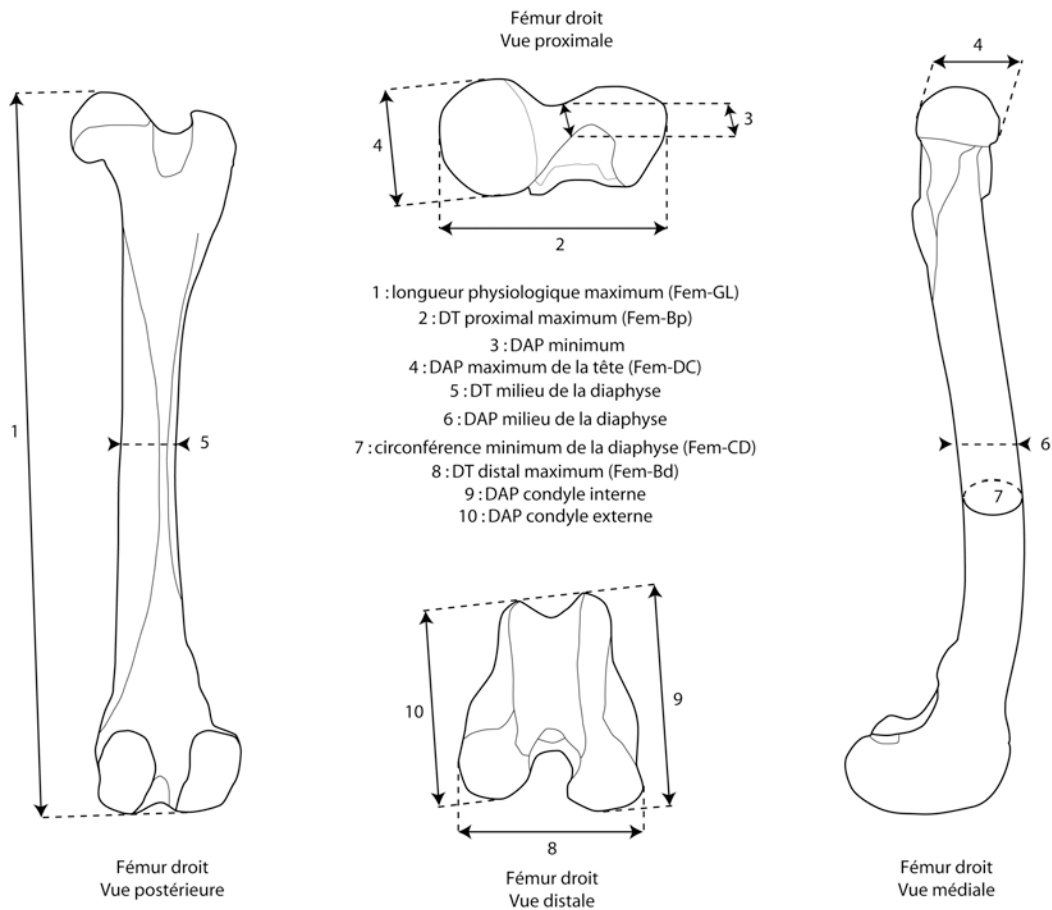


Figure 31 : Fémur. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)

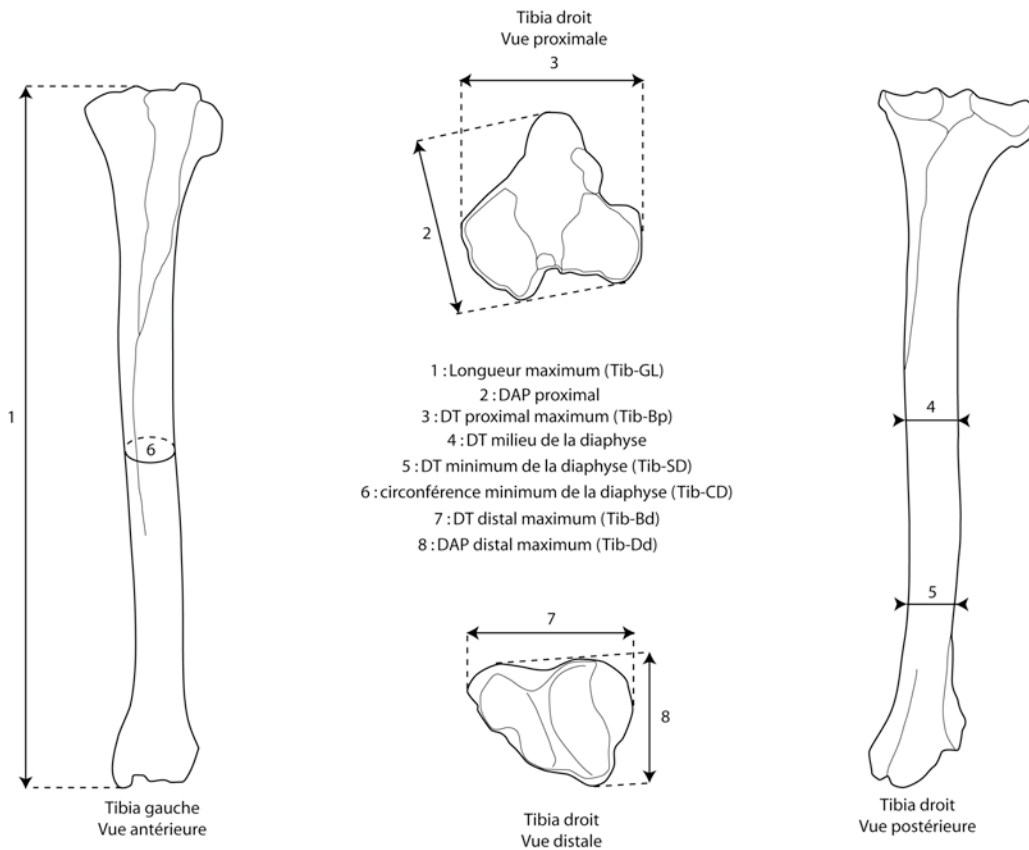


Figure 32 : Tibia. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)

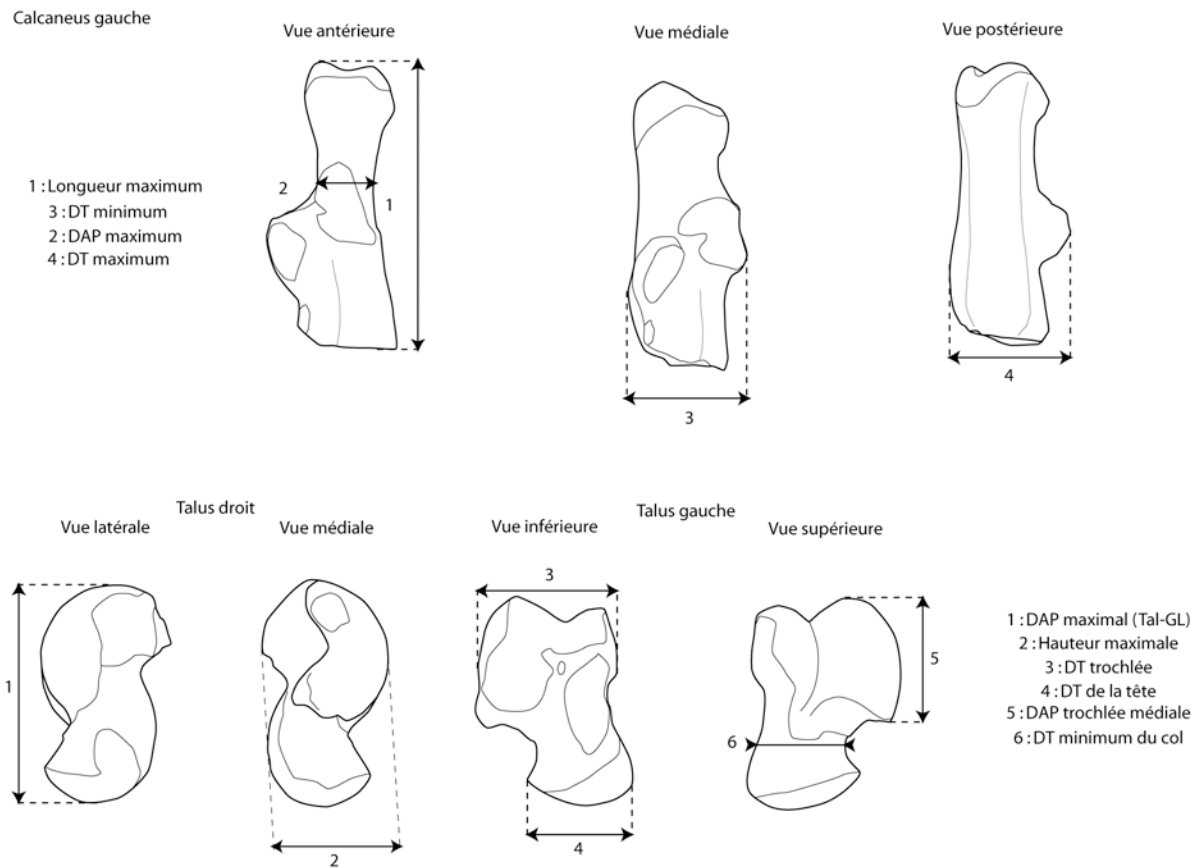


Figure 33 : Calcaneus (en haut) et Talus (en bas).

Les mesures ont été réalisées en utilisant un pied à coulisse digital à pointes fines (0-150 mm ; résolution 0,01 mm ; précision 0,02 mm). Cet appareillage permet la réalisation de mesures dentaires fiables malgré des espacements inter-dentaires faibles voir inexistant chez le genre *Canis*. Pour les éléments de plus grande dimension, en l'occurrence les crânes et les os longs complets, nous avons utilisé un pied à coulisse digital « classique » (0-300 mm ; résolution 0,01 mm ; précision 0,05 mm).

B. Traitement statistique des données numériques

Le développement des analyses statistiques **en vue de quantifier les différences morphologiques** est un fait relativement récent. Cette innovation analytique qui se développe depuis la fin du 20ème siècle apporte de la rigueur scientifique aux schémas évolutifs proposés (Marcus 1990, Reyment 1991).

1. Tests statistiques

Chaque test statistique a pour but de répondre à une hypothèse nulle et n'est applicable que pour un type de données et après vérifications des conditions d'applicabilité du test. Les effectifs et la normalité des distributions sont de façon générale les deux facteurs qui conditionnent l'utilisation d'un test. Bien que nous disposions de nombreuses données quantitatives sur notre matériel d'étude, l'utilisation de tests statistiques paramétriques nécessite la vérification de normalité des distributions. Pour vérifier cette normalité il est par conséquent nécessaire de passer par un test

statistique non paramétrique. Il n'est nullement question de décrire ici tous les tests qui ont été utilisés dans le cadre de ce travail tant leur diversité et leurs intérêts sont multiples. Nous proposons néanmoins un tableau simplifié précisant le contexte dans lequel ils sont utilisés, leurs conditions d'utilisation ainsi que le logiciel utilisé pour les calculer (Tableau 15). Pour plus d'informations les concernant (formules mathématiques, modalités du test, *etc*) nous renvoyons le lecteur aux ouvrages de base sur l'analyse des données numériques en biologie, paléontologie et archéologie (Chenorkian 1996 ; Simpson *et al.* 2003, Hammer & Harper 2006).

L'ensemble des tests statistiques et des procédures mathématiques (représentations graphiques, régressions linéaires, *etc*) réalisés dans le cadre de ce travail a été effectué sous **Excel** version 12.2.3 © Microsoft corporation, **PAST** version 1.57 © Hammer & Harper 2006 **Data Desk** © 6.2.1 ou **Statistica** 8.0 © StatSoft.Inc.

Dans le cas d'analyses spécifiques nécessitant l'utilisation d'un logiciel particulier, en l'occurrence **SIST** v.1.0 © Gilles Escarguel 2008, certains tests faisant partie intégrante de l'analyse, ont été réalisés directement par le logiciel.

Parallèlement nous avons également sollicité l'aide d'un statisticien (F. Santos, PACEA) afin de procéder ponctuellement à quelques tests statistiques non réalisables par une procédure commune. C'est le cas notamment de la validation croisée qui a été effectuée à l'aide du logiciel **R** © R-Fondation, afin de vérifier les équations de régressions obtenues à partir de notre population référentielle (*cf.* Partie 3).

| Utilité | Test | Type de test | Conditions d'utilisation | Logiciel utilisé pour le test |
|---|---|-------------------------|---|-------------------------------|
| Vérification de la normalité de la distribution | Test de Shapiro et Wilk | Non paramétrique | Valable pour tout type d'effectifs | PAST |
| Comparaison de moyennes entre 2 populations | Test de Student | Paramétrique | distribution suit une loi normale et variances égales | Excel |
| Comparaison écart-type ou variance | Test de Fisher | Paramétrique | distribution suit une loi normale | Excel |
| Comparaison de variances entre k populations | ANOVA <i>ANalysis Of VAriance</i> | Paramétrique | distribution suit une loi normale | PAST |
| Identifier deux populations présentant des différences significatives | Test HSD <i>Honest Significant Differences</i> | Paramétrique | Si ANOVA montre différences significatives | PAST |
| Comparaison de moyennes entre 2 populations | Test de Welch | Paramétrique | Ne nécessite pas des variances égales | SIST |
| Comparaison de x variables entre k populations | MANOVA (statistique Pillai trace) | Statistique multivariée | Suit une distribution normale | PAST |
| Analyse combinée de x variables | ACP <i>Analyse en composante principale</i> | Statistique multivariée | disposer de x variables pour les k individus | PAST et tpsRelw |
| Analyse discriminante pour plus de deux groupes | CVA <i>Canonical Variable Analysis</i> | Statistique multivariée | disposer de x variables pour les k populations | PAST |

Tableau 15 : Tableau synthétique des tests statistiques utilisés.

2. Size Index Scaling Techniques (SIST et multi-SIST)

Parallèlement à l'étude des données uni ou bi dimensionnelles, il est également possible, eu égard aux problématiques développées en morphométrie, de quantifier les changements de formes.

L'analyse des différences relatives entre plusieurs populations et une population de référence via une mise à l'échelle des groupes est une technique rendue commune par les travaux de Simpson et Uerpmann (Simpson 1941, Uerpmann 1982, Simpson *et al.* 2003). Ces techniques présentent cependant des limites interprétatives importantes :

- La technique de mise à l'échelle proposée par Simpson en 1941 (*i.e.* Log-size-Index (LSI ou Rapport de Simpson) utilise le logarithme¹³ du rapport pour la moyenne d'une mesure donnée (x) entre une population donnée (D) et la population de référence (R).

$$LSI_x = \text{Log} (D_x/R_x) = \text{Log} (D_x) - \text{Log} (R_x)$$

L'utilisation de logarithme permet de mettre à l'échelle l'ensemble des mesures utilisées. Néanmoins, cette technique basée sur le logarithme d'un rapport implique que toutes les données analysées pour les deux populations soient exprimées dans la même dimension. Si différentes unités sont utilisées (mm pour les longueurs et mm² pour des surfaces ou rapport) elles ne sont plus comparables (Escarguel 2008).

- La technique développée par Uerpmann (1982), le Variability Size Index (VSI) permet de s'abstraire de ces problèmes d'unités. Il ne s'agit plus d'utiliser le logarithme du rapport entre la moyenne de deux populations mais le rapport entre la différence entre les deux groupes et l'écart-type (S) calculé pour la population de référence.

$$VSI_x = k \times ((D_x - R_x) / S_{R_x}) \text{ avec } k = 25$$

Un problème peut alors se poser. Le VSI prend uniquement en compte l'écart-type de la population de référence, or celui de la population étudiée peut différer significativement de ce dernier du fait de la différence entre le nombre d'individus considérés dans les deux échantillons.

En parallèle, d'autres approches méthodologiques ont été intégrées à notre travail. Grâce à la collaboration de Gilles Escarguel (Université Claude Bernard Lyon 1 – UMR 5125), nous avons pu utiliser une nouvelle technique d'analyse (Escarguel 2008). Cette nouvelle méthode permet d'étudier les différences relatives (isométrie ou allométrie¹⁴) entre une population (d'effectif n_{D_x}) et un échantillon de référence (d'effectif n_{R_x}). Le logiciel SIST (Size Index Scaling Techniques), permet l'utilisation de ce nouveau procédé analytique. Pour limiter les biais liés à l'utilisation du LSI ou du VSI, Escarguel propose d'utiliser un VSI modifié, noté VSI*. Ce nouvel index prend en considération non plus le seul écart-type de la population de référence mais un écart-type conjoint entre les deux groupes analysés (Escarguel 2008).

$$VSI^*_x = (D_x - R_x) / \sqrt{(((n_{D_x} - 1) \times S^2_{D_x}) + ((n_{R_x} - 1) \times S^2_{R_x})) / (n_{D_x} + n_{R_x} - 2)}$$

¹³ La base du logarithme n'est pas précisée.

¹⁴ L'isométrie est un changement de taille sans modifications des proportions, autrement dit c'est une « transformation qui conserve les distances ». L'allométrie peut être minorante ou majorante et implique des changements de proportions et donc de format.

Le programme SIST permet d'utiliser ces trois techniques de mise à l'échelle. Nous avons, en raison des biais inhérents à l'utilisation du VSI et du LSI, choisi d'utiliser la technique du VSI*. Après avoir calculé le VSI* pour chacune des mesures utilisées, SIST calcule à partir de la moyenne bootstrap et de l'écart-type bootstrap, la différence de taille isométrique entre la population de référence et l'échantillon analysé. Cette différence est estimée en prenant en compte la variation de taille dans toutes les directions. La taille isométrique ou centroïde correspond à la racine carrée des distances au carré de tous les points repères par rapport au centroïde. Cette taille peut être extraite avant les analyses en tant que composante séparée de la variation morphologique. Il est par conséquent possible de connaître son rôle dans les variations observées entre différents groupes. Dès lors, l'analyse des variations de forme *sensu stricto* (configuration) est possible (Cucchi, 2005).

Par la suite, des tests de significativité (tests de Welch) sont réalisés afin d'évaluer les différences entre l'échantillon de référence et l'échantillon analysé. Ces tests sont effectués de manière globale (toutes valeurs confondues) ainsi que pour chacune des variables utilisées. Au terme de ces calculs, SIST propose trois graphiques ainsi qu'un fichier texte synthétisant l'ensemble des résultats. Deux graphiques synthétiques toutes variables confondues (histogrammes en fréquences brutes et en fréquences cumulées) sont établis, ainsi qu'un diagramme détaillé permettant de visualiser les différences pour chaque variable utilisée. C'est principalement ce dernier diagramme que nous avons utilisé pour appuyer notre propos. Ce diagramme, réalisé sur le modèle d'un diagramme de Simpson permet de visualiser en plus de ce dernier, les intervalles de confiance associés à la population de référence et à l'échantillon étudié.

Dans l'exemple ci-dessous (Figure 34), les deux échantillons comparés n'apparaissent pas significativement différents malgré les variations observées sur plusieurs variables. L'échantillon de référence est représenté sur le diagramme par un trait continu noir (modèle nul). L'intervalle de confiance associé à cet échantillon est figuré par un figuré bleu (IC à 95% par des tirets et IC à 99% par des pointillés). L'échantillon étudié est figuré en vert. On constate que les valeurs empiriques obtenues pour chacune des variables analysées, à l'exception de la cinquième, rentrent parfaitement dans l'intervalle de confiance à 95% du modèle nul. Pour la cinquième variable, les intervalles de confiance associé au modèle nul (en bleu) et à l'échantillon étudié (en rouge) présentent une grande zone de chevauchement. De manière générale, il ne ressort donc pas de différences significatives de conformation entre la population de référence et l'échantillon analysé.

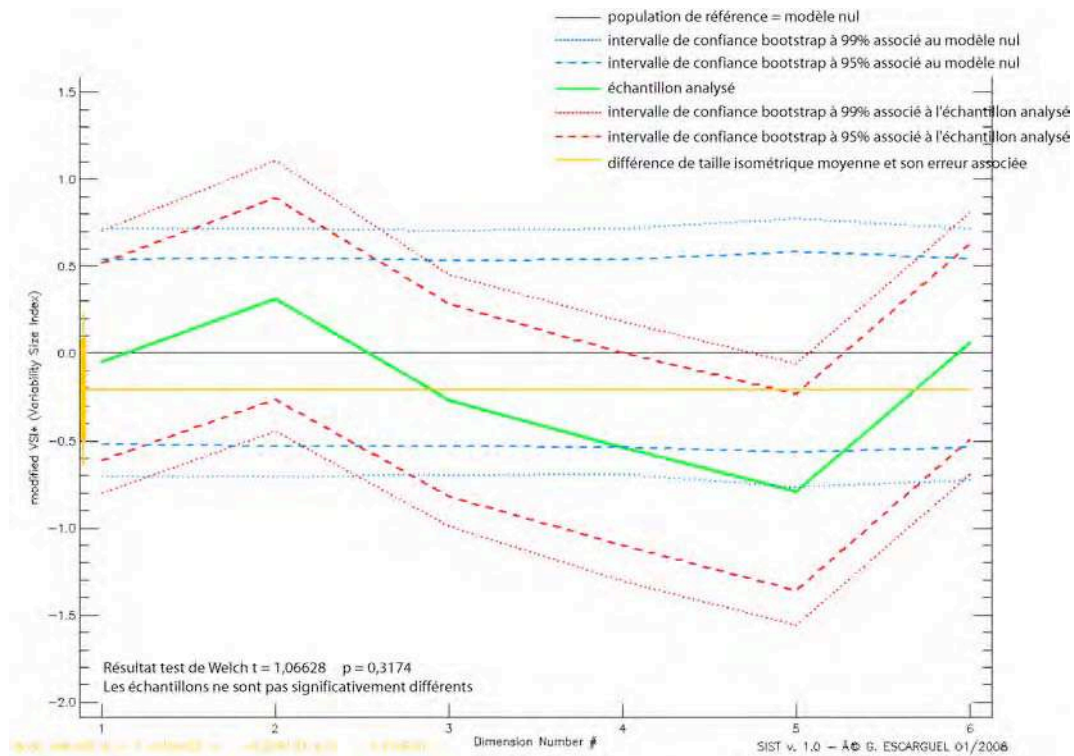


Figure 34 : Exemple de diagramme détaillé obtenu par la méthode du VSI* sous SIST. Exemple basé sur la comparaison de 6 mesures crâniennes de deux populations de loups actuels : la population du Portugal faisant référence (en noir et intervalles associés en bleu) et la population de Bulgarie (en vert et intervalles associés en rouge).

Il est également possible de comparer plusieurs groupes ou populations entre eux. Cette analyse, basée également sur le principe de standardisation par VSI* permet de discuter des différences relatives et non absolues qui les séparent. En effet l'analyse d'un échantillon (A) par rapport à une population de référence (X) met en évidence des différences entre les deux groupes mais ces dernières ne peuvent pas être comparées à d'autres résultats de même ordre (différence entre échantillon B et population de référence X). Par exemple, si A est différent de X et B est différent de X, il n'est pas possible de déterminer dans quelle mesure les différences entre B et X sont plus ou moins importantes qu'entre A et X.

L'analyse, conduite sous multi-SIST (Escarguel 2008) permet d'établir une série de comparaison entre les groupes analysés. A partir de N données sur M échantillons il est alors possible de mettre en évidence les différences totales entre les échantillons (X_T), les différences allométriques (X_A) et les différences de taille isométrique moyenne (V_{mISD}). Dans le principe l'analyse se déroule en plusieurs étapes.

- Les données (N données pour M échantillons) sont traitées sous multi-SIST de manière à calculer une matrice de distance des valeurs observées ainsi que n matrices (10000 pour nos analyses) de distances bootstrap.
- A partir de ces matrices de différences (ici en l'occurrence matrices Euclidiennes) et en utilisant des méthodes d'agglomération hiérarchique, il est possible de proposer des regroupements phylogénétiques. Les matrices sont analysées via le programme *phylip3-Neighbor* (© University of Washington) afin de proposer un arbre figurant les agglomérations hiérarchiques par *Neighbor Joining* ainsi que les supports de chacun des liens (Figure 35).

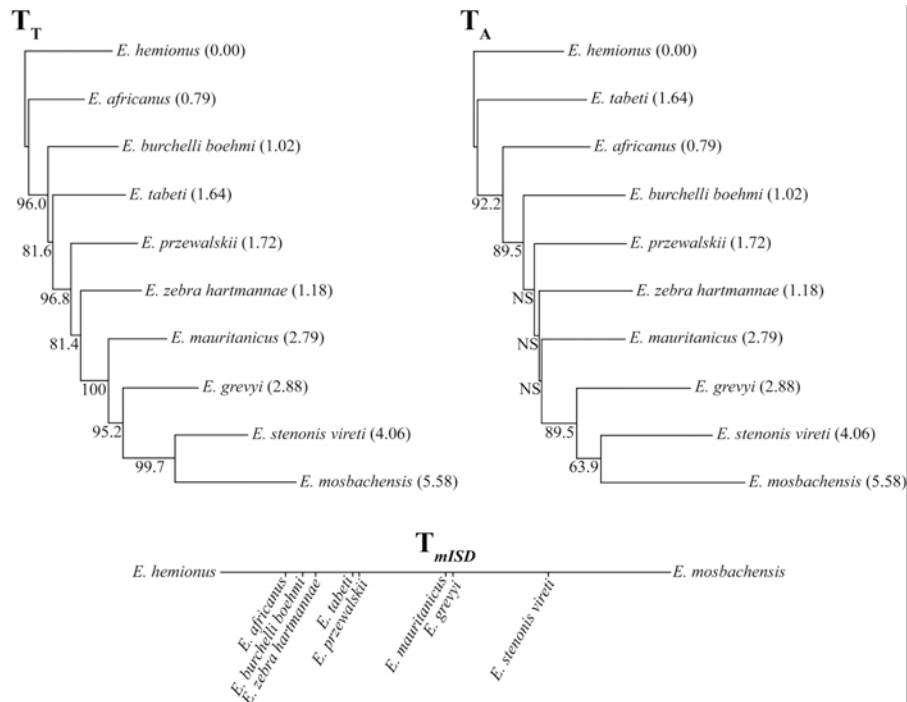


Figure 35 : Exemple d'agglomérations hiérarchiques des matrices de distance, obtenues par ajustement aux moindres carrés (*in* Escarguel 2008) sur les données concernant 10 espèces actuelles et fossiles d'Equidés (données Eisenmann 1979 *in* Escarguel 2008). Sont figurés les arbres résultant de l'analyse des différences totales (T_T), des différences allométriques (T_A) et le vecteur de différence de taille isométrique moyenne (T_{mISD}). 1000 ré-échantillonnages, NS : < 60%

- Néanmoins, travaillant sur des données métriques dont le poids phylogénétique n'est pas établi, ces arbres ne constituent qu'une manière de visualiser les liens unissant les échantillons étudiés. Seule une partie des liens est retenue (relations réticulées cassées) sans qu'on ne connaisse la signification biologique des liens retenus. D'autre part ces regroupements sont établis en raisonnant dans un espace topologique (ou toutes les valeurs pour chaque donnée sont possibles) et non dans un espace biométrique (ou pour des raisons fonctionnelles par exemple certains couples de données sont impossibles). Ainsi deux échantillons peuvent apparaître proches par regroupement hiérarchique alors que dans l'espace biométrique ils sont radicalement différents. Pour compléter ce choix interprétatif il est possible d'analyser l'ensemble des liens existants entre les différents échantillons et de proposer un *Réseau Traversant Bootstrap*. Cette approche, développée par Brayard et Escarguel (Brayard *et al* 2007, Escarguel 2008) permet d'intégrer la notion de relations réticulées via la création d'un réseau. Ce réseau matérialise tous les liens existants entre les échantillons analysés, mis en évidence lors de l'analyse des matrices de distances (Figure 36). Dès lors il est possible de discuter des ressemblances taxonomiques entre les groupes étudiés et de déterminer la nature des différences (isométriques et/ou allométriques) entre ces derniers.

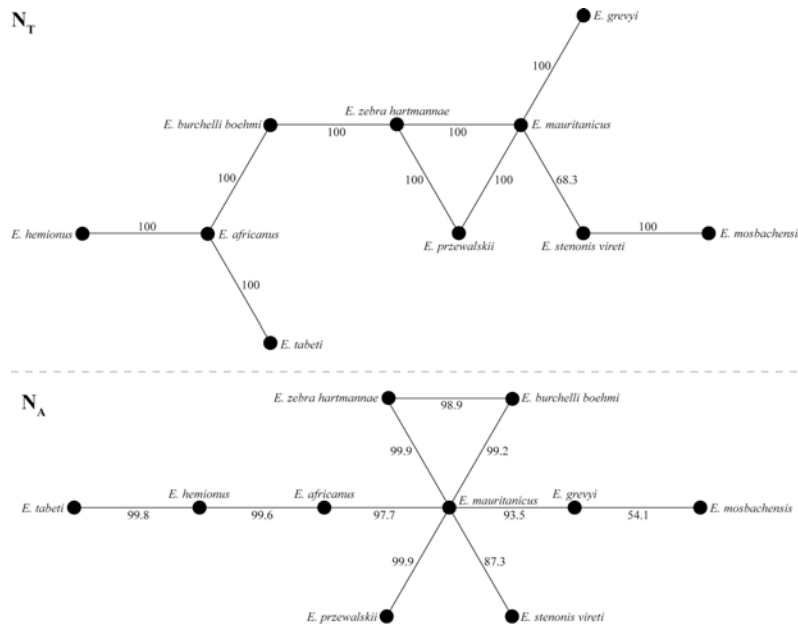


Figure 36 : Réseaux Traversants Bootstrap associés aux matrices de distances (*in* Escarguel 2008) sur les données concernant 10 espèces actuelles et fossiles d'Equidés (données Eisenmann 1979 *in* Escarguel 2008). Sont figurés les réseaux issus de l'analyse des différences totales (N_T) et des différences allométriques (N_A).

La prise en compte des relations réticulées change de façon conséquente l'interprétation des données. Le cas le plus significatif est celui d'*Equus mauritanicus* dont la place centrale dans le réseau (Figure 36 - en lien direct avec 6 espèces) est d'un point de vue interprétatif totalement divergent de l'arbre par ailleurs proposé (Figure 35).

V. Morphométrie géométrique

Les points repères ou landmarks utilisés en morphométrie géométrique sont définis comme des « points où s'enracinent les explications des processus biologiques » ; ils sont de plusieurs types (Bookstein, 1991):

- Landmark de type 1 : il s'agit de points présentant une homologie stricte. Il s'agit par exemple de points craniométriques (zygion, nasion, prosthion, *etc*) définis par l'intersection de sutures crâniennes.
- Landmark de type 2 : ce sont des pseudo points-repères placés sur des maximum de courbure.
- Landmark de type 3 : il s'agit de points de contour ou points extrêmes. Ils sont également appelés semi-landmarks ou sliding-landmarks.

Dans le cadre des analyses en morphométrie géométrie 3D il est souhaitable de n'utiliser que des points de type 1 ou 2 de manière à assurer la répétitivité des analyses (Bookstein 1991). Par ailleurs le nombre de points utilisés dans les analyses ne doit être ni trop faible ni trop élevé (il est communément admis qu'un minimum de 20 points est requis pour les analyses et au delà de 40 points des phénomènes de distorsion peuvent apparaître, Baylac, com. pers.) de manière à limiter les bruits interprétatifs (Bookstein 1991).

Les analyses en morphométrie géométrique permettent d'aller au delà des simples interprétations d'ordre métrique. Cette technique est basée sur l'étude des contours et/ou de la configuration de points repères.

A. Un point sur la morphométrie géométrique en trois dimensions

L'utilité et la puissance interprétative des analyses en morphométrie 3D ont largement été mises en évidence par de nombreux et récents travaux pour la période Pléistocène (*eg.*, Harvati 2003, Bignon *et al.* 2005, Cucchi 2005, Nicholson & Harvati 2006). Nous aurions voulu développer ce type d'analyse notamment sur le crâne pour apporter de nouveaux éléments dans la discussion d'ordre phylétique concernant notamment la lignée conduisant aux loups actuels. Cette approche a cependant été ici écartée en raison du degré de conservation du matériel. Très peu de crânes des taxons étudiés sont bien conservés dans le registre fossile. Pour l'ensemble de la période considérée et sur les gisements étudiés, seuls vingt six crânes sub-complets sont conservés. Outre leur fragmentation, il faut ajouter que la moitié d'entre eux (Ceyssaguet et l'Escale), ont subis d'importants processus sédimentaires ayant contribué à leur déformation (*i.e.* écrasement latéral) de ces derniers (Figure 37).



Figure 37 : Exemple de crânes fossiles ayant subi des déformations sous la pression des sédiments. A : Ceyssaguet, Crâne (Cey-2-2621) en vue ventrale. B : L'Escale, Crâne (CD66-Hbase-9473) en vue latérale. L'échelle mesure 5cm.

B. Morphométrie 2D : protocole et intérêts

Les analyses en morphométrie deux dimensions sont moins exigeantes en terme de nombre minimal de landmarks. Ces analyses ont donc été privilégiées, notamment sur le matériel dentaire, très fréquent et bien conservé dans le registre fossile.

Cette approche a nécessité la mise en place d'un protocole strict de manière à normaliser la prise de photographies. Plusieurs paramètres doivent être contrôlés, il s'agit notamment de l'axe dans lequel est photographié l'objet analysé et de la déformation induite par l'appareil photographique.

Les analyses en morphométrie géométrique 2D ont été effectuées sur deux des dents permanentes des *Canis*. Il s'agit de la première molaire inférieure (la carnassière) et de la première molaire supérieure, en occlusion avec cette dernière lors de la mastication.

Ces deux dents sont, pour plusieurs raisons des éléments adéquats dans ce type d'analyse. Elles jouent un rôle très important dans la mastication et portent des informations d'ordre alimentaire non négligeables. De plus, ces deux dents sont particulièrement développées et portent plus de cuspides que toutes autres prémolaires et molaires. Cette morphologie permet donc, dans le cadre d'analyse en morphométrie géométrique, l'utilisation des ces reliefs comme points repères présentant une homologie parfaite. C'est pour conserver cette homologie que nous avons écarté de nos analyses les pièces présentant des usures trop importantes, ne permettant pas de localiser précisément la zone sommitale de chacune des cuspides.

Un protocole photographique et analytique a été mis en place pour chacune de ces deux dents. Toutes les photographies ont été obtenues via le même dispositif photographique (Figure 38). Un appareil photographique numérique Nikon Coolpix P5000 fixé sur un pied photographique Bilora Art. Nr. 1010 ont été utilisés pour l'ensemble des analyses.

D'autre part, afin de minimiser les déformations, les photographies ont été réalisées sans utiliser de zoom optique ou numérique et en plaçant les objets photographiés au centre de la zone de prise de vue¹⁵.

Les deux dents ont été photographiées à une distance fixe du socle. Celle-ci varie en fonction de la dent considérée (Figure 38) de manière à pouvoir étudier les dents en place dans la mandibule ou le maxillaire. La hauteur maximale d'un crâne en position de référence pour une prise de vue de la UM1 a été mesurée. De même, la hauteur maximale de la branche horizontale de la mandibule a été considérée de manière à fixer pour ces deux dents des hauteurs fixes de prise de vue.

¹⁵ Les déformations dites de barillet et/ou de coussinet étant plus importantes sur les contours de zone photographiée. Elles diffèrent en fonction des optiques et des focales utilisées (archeograph 2007. www.archeograph.com)

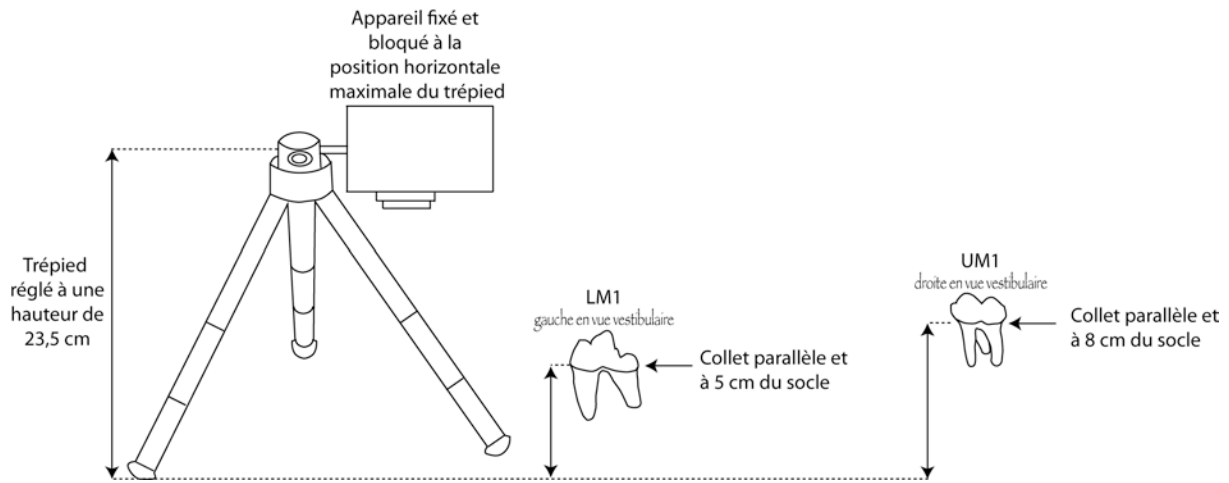


Figure 38 : Dispositif photographique

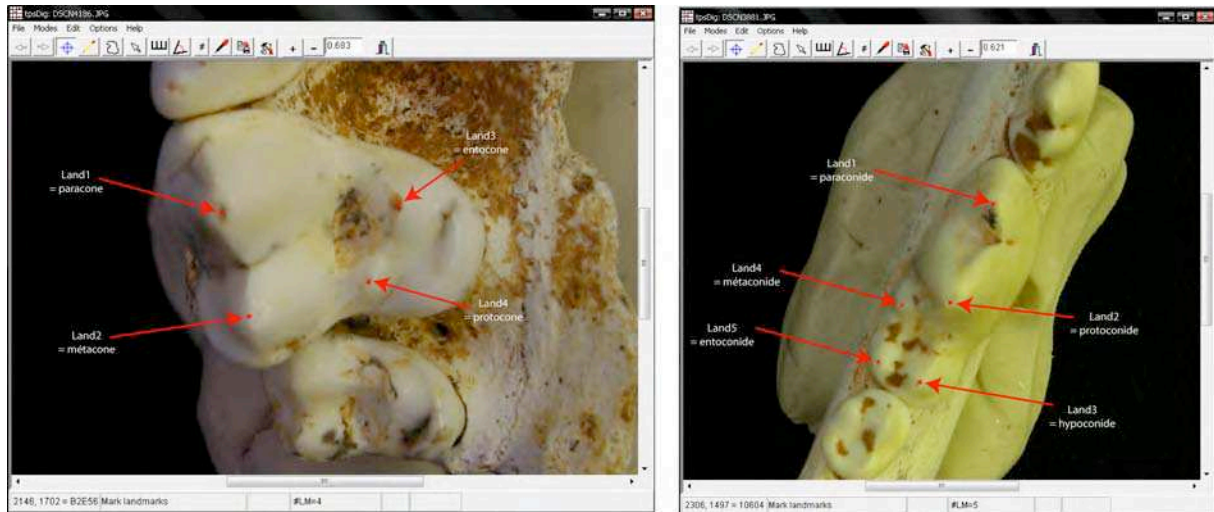


Figure 39 : Acquisition des points 2D sous tpsDig2. Landmarks utilisés pour l'analyse des UM1 (à gauche) et des LM1 (à droite).

Les analyses en morphométrie deux dimensions ont été effectuées en utilisant les logiciels tps (**thin plate splines**) © Rohlf 2008. Les landmarks sont placés sur les photographies numériques via l'utilitaire tpsDig2 (Figure 39). Une fois la digitalisation terminée, l'ensemble des fichiers se référant à une même partie anatomique (ici LM1 ou UM1) est compilé de manière à pouvoir procéder à l'analyse des données.

Cette analyse est effectuée via l'utilitaire tpsRelw (**Relative warp**). Après superposition Procruste (Figure 40 - alignement, mise à l'échelle et rotation), une conformation dite moyenne est calculée. Cette conformation est également appelée forme consensus.

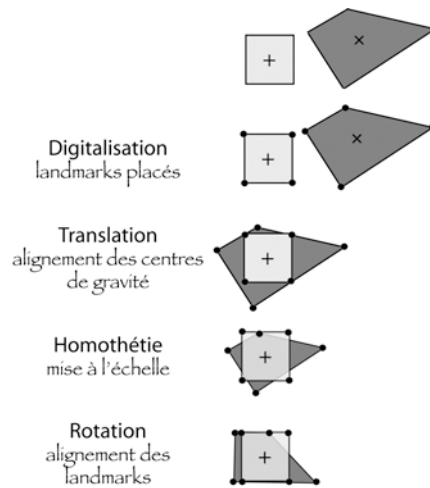


Figure 40 : Etapes de la superposition procruste.
Modifié d'après Laurin & David 1990

La conformation de chaque objet est alors définie par ses résidus procrustes, c'est à dire, la distance de chacun de ses points repères par rapport aux points repères de la forme moyenne (Figure 41).

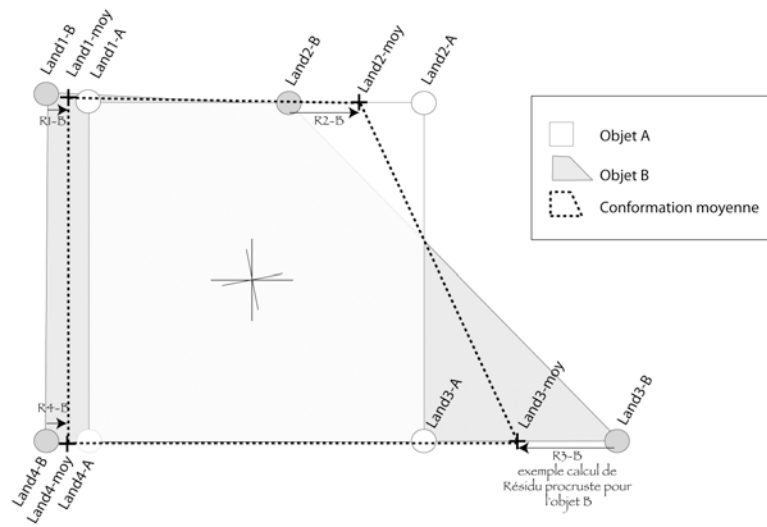


Figure 41 : Conformation moyenne et résidus procrustes

Une Analyse en Composante Principale (ACP) de la matrice de variance covariance de ces résidus permet de définir la variabilité de la conformation des objets indépendamment de leur taille. En d'autres termes, l'ACP établie à partir de ces données permet de regrouper et / ou d'isoler des individus en fonction de leur conformation. D'autre part, la visualisation des grilles de déformation (Figure 42) proposée sous tpsRelw permet d'observer les différences entre plusieurs conformations et ainsi de mieux repérer les zones de modifications.

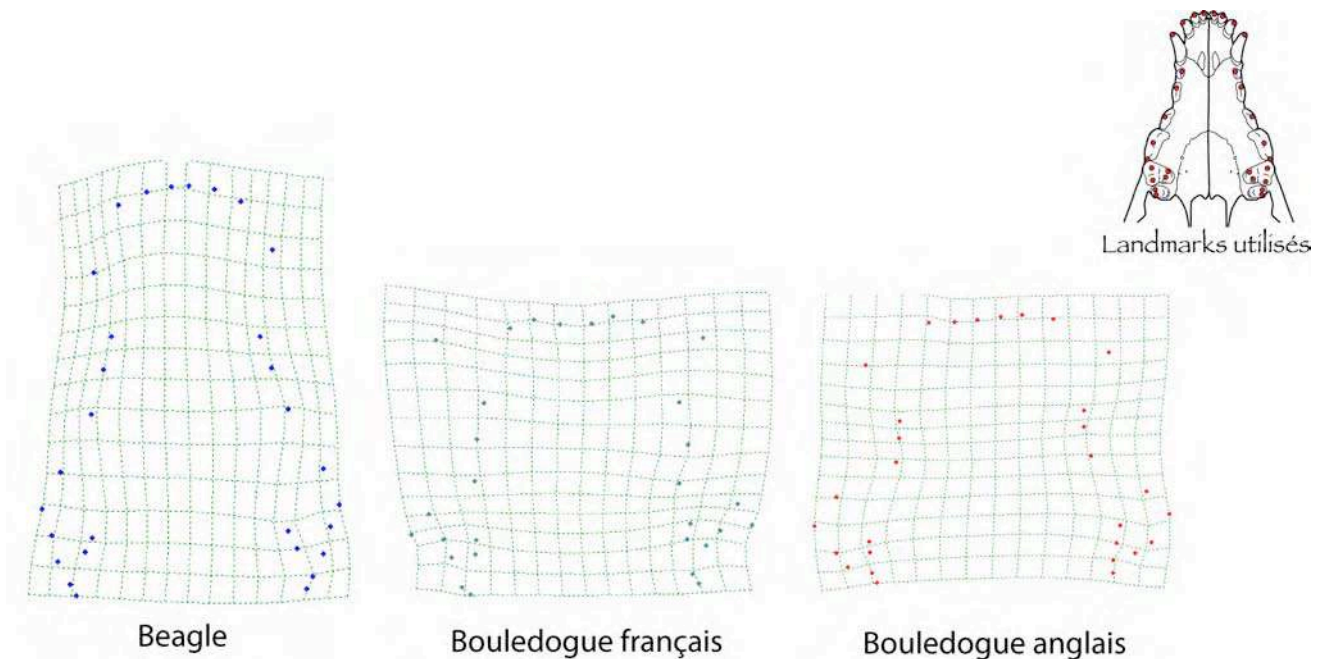


Figure 42 : Exemple de grilles de déformations obtenues suite à l'étude de la conformation du maxillaire de trois races de chien. Les grilles de déformation obtenues pour les deux races de Bouledogue indiquent par rapport au consensus, un raccourcissement et un élargissement du palais (*in* Boudadi-Maligne 2010).

VI. Taphonomie des ensembles

L'analyse taphonomique est un préalable indispensable à toutes études concernant des vestiges du passé. La taphonomie permet de retracer l'histoire des vestiges depuis leur enfouissement jusqu'à leur découverte (Efremov 1940). Ce type d'étude permet en outre d'identifier « *la cause de l'accumulation des restes osseux [...] car elle conditionne une large part de l'interprétation paléoécologique* » (Callou 2002). Dans le cadre de ce travail il apparaissait important de faire un point sur la taphonomie des ensembles étudiés. Cette démarche permet d'argumenter le regroupement d'individus dans une ou plusieurs populations. Il est alors possible de séparer analytiquement des individus provenant « d'épisodes de remplissage » différents ou au contraire de regrouper des individus retrouvés dans des ensembles stratigraphiques différents mais dont le dépôt constitue un événement. Cette démarche s'est effectuée en combinant trois approches complémentaires :

- Une compilation des données bibliographiques concernant les études taphonomiques sur les gisements étudiés. Ainsi des informations préalables sur l'intégrité des ensembles analysés sont considérées.
- Des raccords systématiques ont été testés sur les restes de *Canidae* afin de mesurer la dispersion spatiale des vestiges au sein du gisement. Ces raccords apportent des informations complémentaires sur l'intégrité des niveaux. Leur projection dans l'espace permet de visualiser les éventuels mélanges et déplacements des pièces au sein de la stratigraphie. Dès lors une analyse plus fiable des associations fauniques ainsi qu'une vision plus correcte des paléoenvironnements est possible.
- Enfin, une spatialisation des données métriques sur les restes issus d'un même ensemble, a été menée. Cette approche à la fois taphonomique et descriptive n'est rendue possible que

grâce à l'analyse des populations actuelles nous offrant une estimation des variabilités dites naturelles au sein d'une même population.

A. Utilité des unités quantitatives et de l'estimation de l'âge

Plusieurs unités quantitatives (Brugal *et al.* 1994) ont été utilisées dans le cadre de ce travail en vue d'estimer non seulement la possibilité d'effectuer des raccords mais également pour percevoir la qualité informative des données. Ces décomptes permettent en effet de mettre en évidence d'éventuels biais taphonomiques (*i.e.* conservation différentielle, méthode de collecte, *etc*) ou de tri des collections. Le nombre de restes déterminés anatomiquement (NRD_a) ainsi que le nombre minimum d'individus de fréquence (NMI_f) apporte des premières informations quant à la possibilité d'effectuer des raccords. Ainsi, si le NRD_a est particulièrement élevé pour une ou plusieurs parties anatomiques alors que le NMI_f est relativement faible, la possibilité d'effectuer des collages et/ou appariements est importante. A l'inverse, si le NMI_f est particulièrement important, la fiabilité des appariements et remontages est amoindrie.

1. Méthodes d'estimation de l'âge

a) Intérêt pour l'homogénéité des ensembles étudiés

L'estimation de l'âge des individus est un paramètre particulièrement informatif pour effectuer des raccords. Cette méthode est particulièrement intéressante sur le matériel dentaire. Néanmoins, force est de constater que les méthodes non invasives d'estimation de l'âge des Carnivores sont peu précises. L'outil de plus performant pour de telles analyses reste la cémento-chronologie (Grue & Jensen 1973, Landon *et al.* 1998) mais cette technique invasive reste peu développée chez les Carnivores, car les référentiels sont peu nombreux. Pour le genre *Canis*, seuls trois référentiels ont été constitués (Rendu, 2007) et seuls les travaux de Landon et collaborateurs (1998) concernent directement le Loup.

Les problématiques ici abordées ne nécessitant pas une précision absolue, nous avons choisi d'utiliser une méthode non destructive et reproductible en utilisant les données de Gipson et collaborateurs (2000 - Figure 43) afin de mettre en place des classes d'âge sur le matériel dentaire (Tableau 16).

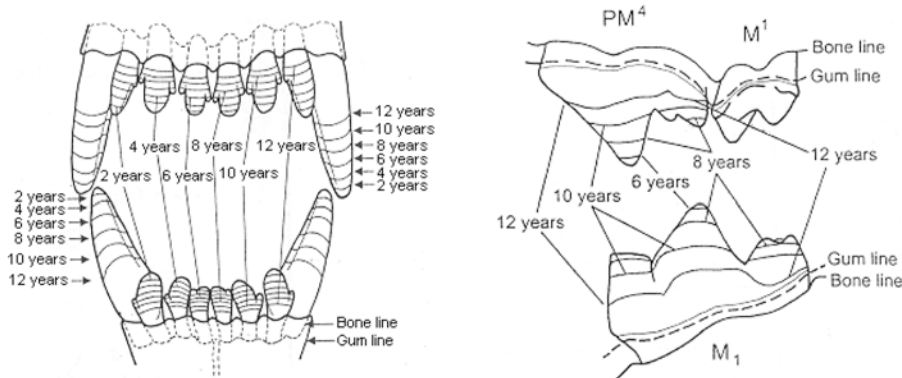


Figure 43 : Usure des incisives et canines (à gauche) et des carnassières (à droites) en fonction de l'âge des individus, *in* Gipson *et al.* 2000

| Classe d'âge | Code | Correspondance âge Gipson <i>et al.</i> 2000 | Eruption et Usure dentaire |
|--------------|-----------|---|--|
| Jeune | J | < 1an | dents de lait encore présentes |
| Jeune adulte | JA | entre 1 et 2 ans | dents définitives mais aucune usure |
| Adulte | A | de 2 à 4ans | les dents présentent un début d'usure : notamment les incisives et les canines |
| Adulte mûre | AM | de 4 à 8 ans | toutes les dents présentent une usure plus ou moins marquée selon les cuspides |
| Vieux | V | de 8 à 13 ans et plus | les cuspides sont aplaties : leur distinction devient difficile |

Tableau 16 : Classes d'âge utilisées, corrélations avec les âges Gipson *et al.* 2000 et critères retenus pour la classification des individus.

Le classement des individus en fonction de ces différentes classes permet ainsi de tester plus efficacement les différents raccords. Pour les éléments du squelette post-crânien nous avons séparé les ossements en trois classes :

- Les immatures : épiphyses non soudées
- Les jeunes : lignes de suture encore visibles
- Les mûres : ossements complètement épiphysés

b) Apport dans la discussion sur l'origine des dépôts

Outre cet aspect taphonomique, l'estimation de l'âge au décès des individus autorise une discussion concernant la présence de ce Carnivore dans le gisement considéré. Eu égard aux données éco-éthologiques sur l'animal (*cf.* Partie 3) l'accumulation de plusieurs individus n'est pas un fait considéré comme habituel. Dès lors il est intéressant de se demander si les accumulations étudiées résultent d'une mort catastrophique, d'une mort naturelle ou sont liées à un accumulateur extérieur. L'établissement de courbes de mortalité constitue par conséquent un des outils analytiques permettant d'aborder la question de l'origine des individus dans le site étudié.

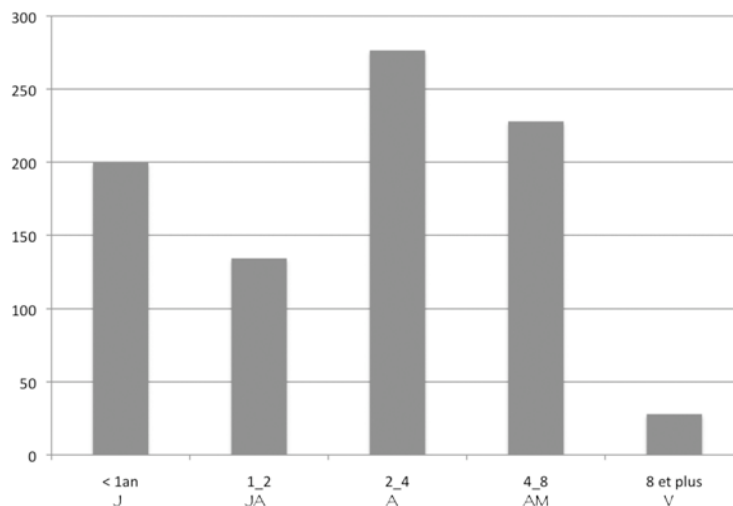


Figure 44 : Structure d'âge des populations de Loups en France en fonction des classes d'âge utilisées. A partir des données de de Beaufort 1987.

En considérant la structure d'âge des populations naturelles (Figure 44) il est dès lors possible d'analyser les courbes obtenues sur les populations fossiles étudiées. Un ensemble fossilifère dans

lequel ces classes seraient représentées dans les mêmes proportions indiquerait une mort catastrophique des populations. Tout autre schéma peut également apporter des indications sur l'origine des dépôts.

B. Remontages sur les restes de Canis

Les liaisons de second ordre ou remontages, *sensu* Duday 1987 et Gally 1987 ont été testés sur le matériel de notre étude. Ces liaisons sont de trois types (Figure 45).

- **Appariements** : mise en commun d'éléments droit et gauche pouvant appartenir à un même individu. Le plus souvent ce type de raccord est guidé par la taille, le degré de maturité et la présence de caractères ostéologiques partagés entre ces éléments.
- **Restitutions articulaires** : Pour le genre *Canis* ce type de remontage est relativement rare du fait de la fréquence d'articulations mobiles, dites synoviales. Néanmoins au niveau de la symphyse mandibulaire et de la suture palatine transverse les remontages sont très fiables.
- **Raccords** : liaison entre deux fragments d'un même élément. Ce type de remontage peut être très précieux dans le cas de la paléontologie car de nombreux collages nous ont permis de reconstituer des éléments entiers et donc de maximiser la prise de données biométriques.

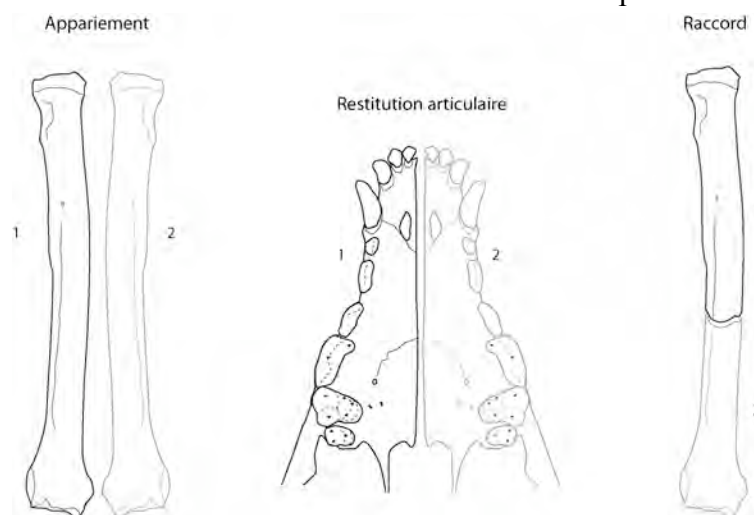


Figure 45 : Exemples de remontages. De gauche à droite : appariement (radius droit et gauche), restitution articulaire (au niveau de la suture palatine transverse) et raccord (partie proximale et partie distale d'un radius droit).

Dans chacun des cas, la projection de ces remontages dans la stratigraphie du gisement a été effectuée de manière à déterminer le taux de remontages entre et au sein des unités stratigraphiques. Lorsque nous disposions des coordonnées tridimensionnelles des objets nous avons également procédé en une analyse de la répartition spatiale pour déterminer comment à l'échelle du gisement, les restes de *Canis* sont distribués. Ces projections ont été effectuées en utilisant le logiciel **Data Desk** version 6.2.1.

C. Spatialisation des données paléobiologiques

La perception d'une espèce dont tous les individus seraient conformes au type est bien évidemment un schéma loin du réel. L'utilisation des données sur la variabilité des populations actuelles est une étape capitale pour discuter de la variabilité et de l'évolution d'un taxon. Après avoir défini un

intervalle de variation autour de chaque mesure ostéologique et dentaire analysée, il est possible d'utiliser ces données dans l'espace de manière à apporter des informations complémentaires d'ordre taphonomique. En effet, il devient possible de discuter de la répartition stratigraphique des individus en fonction de leur stature. Nous proposons pour cela de développer une approche spatiale combinée à une approche statistique de la variabilité métrique des populations étudiées. Ces différentes analyses sont menées sous Data Desk et PAST.

- Il est possible, quand les données sont disponibles, de confronter les indications sur la stature des individus, à la stratigraphie des gisements étudiés. En stratigraphie, le principe de superposition des couches implique qu'un ensemble situé en dessous d'un second ensemble, lui est antérieur. Néanmoins, la litho-stratigraphie est indépendante de la bio-stratigraphie et implique par conséquent que bien que des vestiges puissent être découverts dans des ensembles sédimentaires différents, ces derniers ne sont pas nécessairement issus de biozones distinctes. Ainsi en proposant une approche par projection des individus dans la stratigraphie par classe de taille (*i.e.* les individus de forte stature *vs* ceux de faible stature), il est possible de discuter de l'isolement relatif de plusieurs groupes. Si deux ensembles stratigraphiques distincts renferment des loups de statures différentes, alors les deux ensembles peuvent être considérés comme différents et deux populations peuvent être isolées. A l'inverse, s'il n'existe pas de répartition préférentielle des individus les plus grands par rapport à ceux de plus petit gabarit et que la variabilité observée est compatible avec celle des populations actuelles, l'impact du dimorphisme sexuel sur ces différences apparentes, devra être envisagé.
- Parallèlement, dans le cas de séries importantes pour lesquelles il est impossible de séparer stratigraphiquement les individus selon leur stature, nous proposons de procéder en des analyses graphiques et statistiques. Tout d'abord nous pouvons analyser la normalité des populations au sein d'un ensemble stratigraphique. L'analyse de la distribution des données métriques (histogrammes) couplée à un test statistique, permet de discuter de la normalité de la population. Cette première étape permet de présupposer de l'accumulation d'une ou plusieurs populations. L'analyse de mélange constitue un outil analytique complémentaire. Cette analyse permet de déterminer la probabilité statistique de la présence cumulée de 1 ou x groupes.

VII. Conclusions méthodologiques

Loin de vouloir imposer un protocole analytique figé, cette partie méthodologique a pour but de mettre en évidence les limites de notre discipline et de proposer un panel des possibles pour tenter d'aller au delà des analyses proposées antérieurement. Il est bien sûr important de considérer que la méthodologie reste propre à chaque problématique mais également au matériel d'étude à notre disposition.

Dans le cadre de l'évolution des *Canis* et au vue de nos problématiques ainsi qu'au matériel dont nous disposons, nous proposons donc de croiser plusieurs démarches (Figure 46). Cette méthodologie permet de confronter un maximum de données sur les populations actuelles et passées afin d'aboutir à une synthèse phylétique et évolutive la plus fine possible.

Ainsi, nous pouvons

- Estomper les limites propres à chacune des méthodes.
- Maximiser les interprétations sur le matériel étudié
- Mettre en exergue des perspectives analytiques fortes

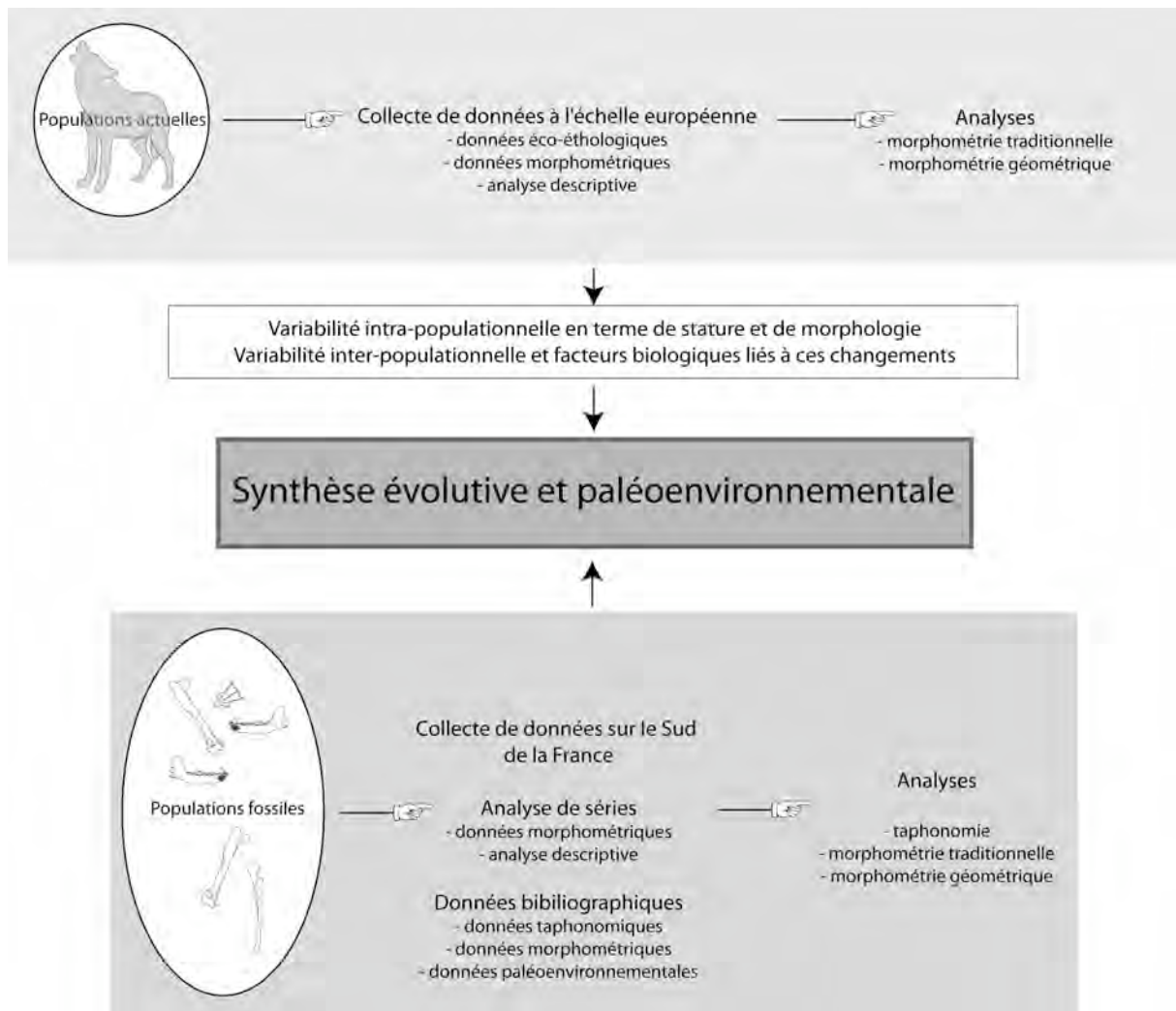


Figure 46 : Synthèse méthodologique

*Partie 3 : Éco-éthologie et variabilité
des loups actuels*

« Si les êtres vivants n'avaient aucune possibilité de varier, s'ils étaient tous identiques, aucun processus d'évolution ne pourrait avoir lieu » Lewontin & Hubby 1966



Loups du parc du Gévaudan. De gauche à droite : loup de Sibérie, contact avec un loup du Canada, loup de Mongolie

I. Données d'écologie générale

A. Répartition géographique

Actuellement présents sur tout l'hémisphère Nord, entre 20° de latitude Nord et la calotte polaire (Figure 47), les Loups (*Canis lupus*) sont connus pour être des carnivores ubiquistes. Ils sont capables de s'adapter à tout type de milieux : des conditions les plus extrêmes de l'Alaska au milieu plus tempéré du Proche-Orient (Mech & Boitani 2003, Alderton 2004, Carbone 2004).



Figure 47 : Répartition géographique du Loup à travers le Monde, *in* Alderton 2004

Ils occupent des biotopes variés : du désert à la toundra, en passant par les prairies, forêts, marécages et terres arides. Au sein de cette aire de répartition, la densité de loups est variable. Aux latitudes les plus extrêmes (Alaska, ou Yukon) la densité peut être de seulement 5 individus par 1000 km². A l'opposé, dans le Minnesota on a enregistré jusqu'à 69 individus par 1000 km² (Singer & Dalle-Molle 1985, Fuller 1989 et Ballard *et al.* 1997 *in* Mech et Boitani 2003). Outre la relation apparente entre densité et climat, il faut remarquer que les conditions environnementales les plus dures sont également associées à un indice de biomasse en Ongulés (IBO) nettement plus faible, *i.e.* IBO de l'ordre de 9 dans le Minnesota et de 1,3 dans le Yukon (Mech & Boitani 2003).

Ces variations naturelles doivent être considérées lors d'une application au fossile car elles sont des informations clés pour comprendre la variation relative apparente de la densité des loups au cours des périodes du Pléistocène, notamment entre période tempérée et période glaciaire.

B. Espace vital et Territoire

1. Facteurs extrinsèques conditionnant la présence du Loup.

Malgré une aire de répartition vaste, les loups ne fréquentent pas n'importe quel milieu. Leur présence est liée à un ensemble de facteurs environnementaux dont deux des facteurs majeurs sont la disponibilité en proies, plus spécifiquement en Ongulés, et le degré d'anthropisation (Hénault & Jolicoeur 2003, Mech & Boitani, 2003). En Europe occidentale par exemple, l'espèce était communément présente dans les milieux forestiers. La pression humaine a modifié de façon radicale les environnements entraînant une diminution nette des populations. Les loups semblent

s'être alors réfugiés dans les zones montagneuses peu anthropisées (de Beaufort 1987, Landry 2006). Outre ces observations, des études ont été menées sur la dynamique des populations afin de quantifier l'impact de l'Homme. Au Canada, la présence des loups est fortement dépendante du couvert forestier. Plus les espaces sont ouverts, *i.e.* couvert forestier \leq à 60 %, moins le loup est présent. Concernant l'anthropisation du milieu, les auteurs ont établi que plus les routes carrossables sont nombreuses *i.e.* \geq 0,6 km de route/km², moins le carnivore occupe le territoire (Hénault & Jolicoeur 2003).

2. Structuration de l'espace

L'établissement du loup dans un **espace vital** ou *Home range*, est conditionné par plusieurs facteurs dont la présence de proie, le couvert végétal ou encore l'anthropisation du milieu. Le loup occupe de vastes territoires, au sein desquels il se déplace quotidiennement. Dans le domaine vital, une meute de loups occupe un **territoire** exclusif lui même parfaitement organisé (Figure 48).

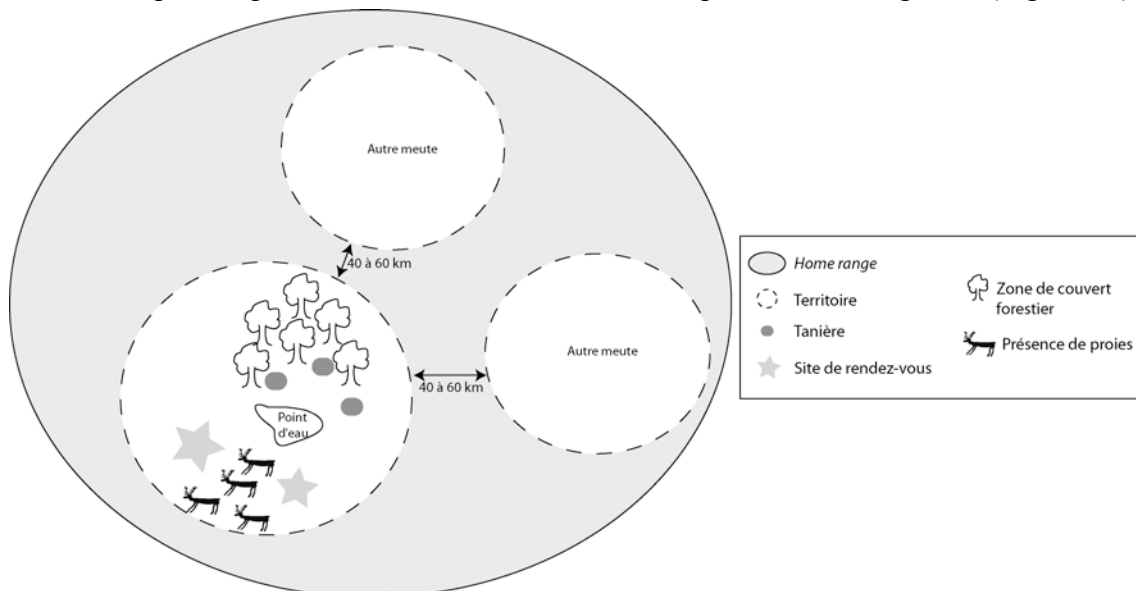


Figure 48 : Structuration de l'espace de vie d'une meute de loup

La superficie de ces derniers est très variable selon les meutes et les zones géographiques considérées. Il arrive que les territoires de plusieurs meutes se chevauchent partiellement, notamment dans des zones où les loups sont très nombreux ou dans lesquelles la biomasse des Ongulés est particulièrement élevée (Mech *et al* 1998, Mech & Boitani 2003, Prucca *in prep.*). La distance moyenne entre les meutes ici figurée, n'est donc qu'indicative mais permet de comprendre l'organisation générale de la meute sur son territoire. De manière générale, un territoire peut s'étendre sur une superficie allant de 50 à plus de 2000 km². Dans un même environnement d'importantes amplitudes de superficie de territoire sont enregistrées. Ces variations sont vraisemblablement liées aux contraintes du milieu, à la présence et l'abondance d'espèces proies, à la taille de la meute et à la saison (Prucca 2003). Au Québec par exemple, les territoires s'étendent sur 200 à plus de 600 km², en Europe ces territoires sont beaucoup plus restreints, allant de 120 à 200 km² seulement. Les loups solitaires, quant à eux, occupent en général les zones entre les territoires et parcourent quotidiennement de très longues distances (de Beaufort 1987, Hénault & Jolicoeur 2003, Mech & Boitani 2003, Carbone 2004, Landry 2006). Les meutes choisissent leur territoire, en

fonction de plusieurs éléments nécessaires à leur survie : présence d'un espace couvert pour pouvoir se protéger des éventuels prédateurs et pour établir leurs **tanières** ; présence d'un milieu ouvert dans lequel les proies évoluent et présence d'au moins un point d'eau non loin duquel sont établis les **sites de rendez-vous** ou *Home site* et les tanières (Figure 48). Les tanières ne sont pas fréquentées et utilisées de la même manière que les autres *Canidae* sociables *i.e.* le Renard ou le Cuon. Le loup n'y vit pas continuellement. La tanière est utilisée de façon temporaire par la femelle en gestation, juste avant la naissance et lors des premières semaines de croissance des louveteaux. Sur leur territoire, les loups utilisent plusieurs tanières de manière à pouvoir déplacer les petits en cas de danger. Les tanières sont de morphologie très variable mais quand ces dernières sont aménagées dans le sol, leur morphologie est en général assez simple. Les données combinées des travaux de de Beaufort 1987, Hénault & Jolicoeur 2003, Mech & Boitani 2003 permettent de mieux comprendre le choix et l'organisation de ce type de structure (Figure 49).

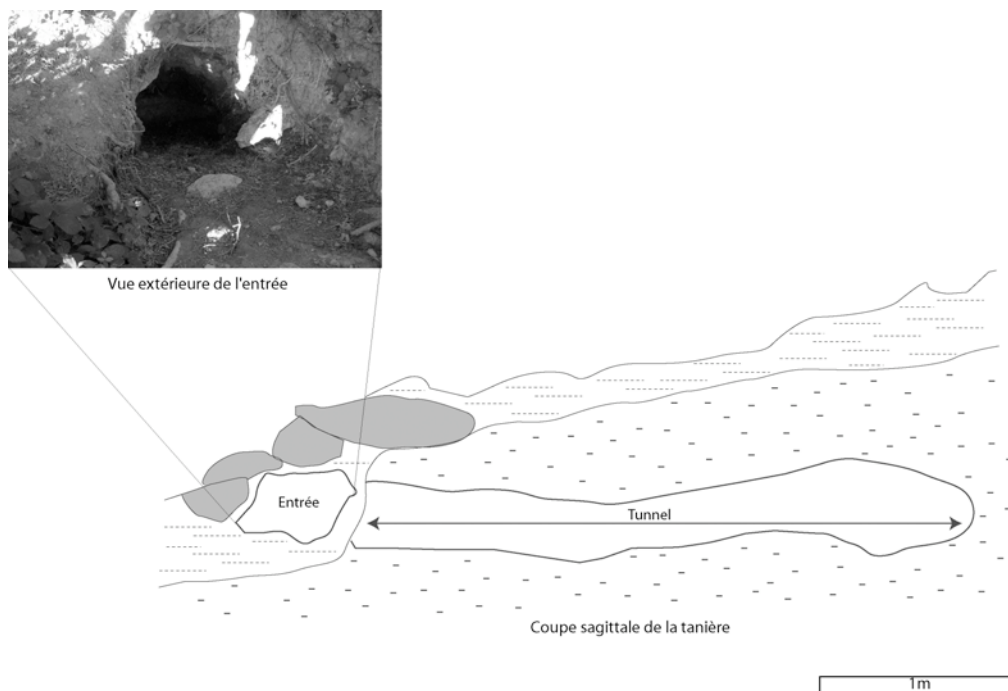


Figure 49 : Coupe sagittale schématique d'une tanière de loup et exemple d'une entrée de tanière actuelle observée dans le parc scientifique du Gévaudan, Saint-Léger-de-Peyre.

L'entrée des tanières présente une forme plutôt arrondie, de largeur moyenne de 54 cm et d'une hauteur de 43 cm. Cette entrée est poursuivie par un tunnel de longueur moyenne de 2,5 m (Figure 49). Les femelles peuvent également utiliser des terriers abandonnés (de renard ou de blaireau), des abris naturels ou encore des abris sous la souche d'un arbre. Il est également possible d'observer des aménagements à même le sol. Néanmoins, ces structures sont toujours localisées à proximité d'un point d'eau (à moins de 400 m) et sont généralement orientées Sud (de Beaufort 1987, Hénault & Jolicoeur 2003, Mech & Boitani 2003, Prucca *in prep.*). Elles sont généralement réutilisées d'une année sur l'autre. A l'intérieur des tanières aucun élément osseux n'est amené ou abandonné suite à son occupation. Les louveteaux se nourrissent de nourriture régurgitée (Mech & Boitani 2003, Prucca *in prep.*) et la mère ingère les fèces de ses petits (Prucca com. pers.), ainsi, on ne retrouve aucun fèces ou reliefs alimentaires à l'intérieur des tanières. De même, quand un louveteau vient à mourir en tanière il peut être consommé par un adulte de la meute (Prucca com. pers.), il est donc exceptionnel de retrouver des éléments osseux dans ce genre de structure.

Une fois que les louveteaux ont quitté la tanière, la vie du groupe s'organise autour du site de rendez-vous. C'est à cet endroit que les jeunes louveteaux attendent la meute partie à la chasse. Les sites de rendez-vous utilisés jusqu'à ce que les jeunes puissent participer à la chasse, sont des zones où se retrouvent et se reposent les membres de la meute. On y retrouve donc généralement d'importantes quantités d'ossements et des fèces (Haynes 1985, Prucca 2003).

Dans le contexte archéologique il sera donc délicat de retrouver les traces de cette structuration. S'agissant soit de site de plein air (site de rendez-vous) ou de site ne présentant pas de restes (tanières) leur préservation et/ ou reconnaissance ne serait qu'exceptionnelle.

3. La meute

Les loups vivent en meute dont la taille est extrêmement variable. En Europe, elle comprend en générale de 2 à 7 individus. En Amérique du Nord ou en Alaska, elles sont en moyenne composées d'une dizaine d'individus (Hénault & Jolicoeur 2003, Mech & Boitani 2003, Carbone 2004). Plusieurs facteurs peuvent influencer la taille des meutes. Il s'agit notamment de la taille des proies chassées dans le territoire : plus la meute est importante, plus elle peut s'attaquer à des proies de grande taille ; ainsi que de la hiérarchie au sein de la meute : si la pression des dominants est trop forte plusieurs mâles et femelles vont quitter le groupe pour s'établir dans une autre meute (Mech & Boitani 2003, Carbone 2004, Landry 2006). En fonction de la région dans laquelle évolue la meute et de la saison, on observe également des fluctuations du nombre d'individus au sein du clan (Prucca 2003). La meute est dominée par un couple alpha, qui sont les dominants et les reproducteurs. Vient ensuite le mâle bêta, qui peut dans certains cas s'accoupler avec la femelle alpha. Les subordonnés (les jeunes des années précédentes) sont donc plus en bas dans la hiérarchie de la meute. Dans certains cas, il existe également un individu oméga, souvent un mâle, qui vit un peu en marge de la meute et qui est le souffre-douleur de ses congénères. Les jeunes âgés d'un an (également appelés louvards) et les louveteaux ne sont pas soumis à ce système hiérarchique tant qu'ils n'ont pas atteint leur maturité sexuelle. (Okarma 1998, Mech & Boitani 2003, Landry 2006) [Figure 50].

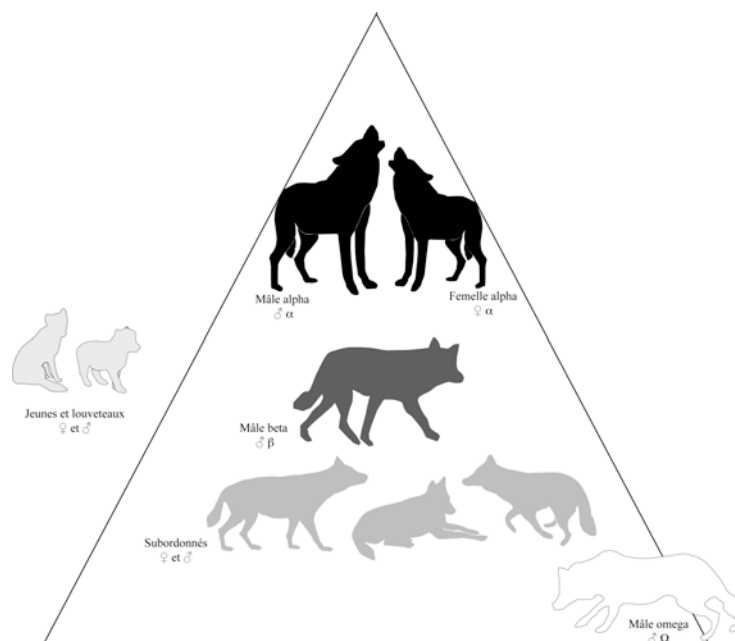


Figure 50 : Hiérarchie au sein de la meute.

Les loups chassent en groupe et se nourrissent principalement des Ongulés de taille moyenne disponibles dans le territoire, mais ils consomment également une part non négligeable de petits gibiers (lagomorphes, oiseaux, petits carnivores, reptiles et amphibiens). Leur régime alimentaire peut également comprendre, de manière occasionnelle, quelques baies, fruits et végétaux (Mech & Boitani 2003, Carbone 2004). Les loups sont très opportunistes aussi, selon les milieux qu'ils fréquentent, la part des carcasses issues du charognage dans leur régime alimentaire, sera plus ou moins importantes (Mech & Boitani 2003).

C. Taxinomie : la notion de sous-espèce

Rappelons que la sous-espèce telle qu'elle a été définie (Stebbins 1950, Mayr 1969) correspond à une population partageant des caractéristiques morphologiques communes et vivant dans une zone géographique appartenant à la zone de répartition de l'espèce. Ainsi si des sous-espèces de loups peuvent être identifiées, cela implique un isolement géographique de différentes populations. Les caractères morphologiques utilisés dans le cas du Loup pour l'identification de sous-espèces sont la couleur du pelage et les données sur la stature (taille) et la corpulence des individus (masse corporelle). Ces variations peuvent être très importantes. Le poids d'un loup adulte peut en effet varier entre 16 kg pour les individus de la péninsule arabe et 60, voir 80 kg pour les plus gros spécimens vivant plus au Nord (Landry 2006). Plus d'une trentaine de sous-espèces ont ainsi été décrites (de Beaufort 1987, Nowak 1995, Mech & Boitani 2003, Carbone 2004, Landry 2006).

Les récents travaux portant d'une part sur l'analyse morphométrique des crânes de loups (Nowak 1995) et d'autre part sur des analyses de l'ADN de ce carnivore (Wayne *et al.* 1992, Vilà *et al.* 1999, Wayne & Vilà 2003), permettent de discuter de ces distinctions sous-spécifiques.

Les analyses génétiques ont montré une extrême variabilité des populations eurasiatiques liée au caractère grégaire de l'espèce et de l'ancienneté de sa dispersion sur le continent. Ainsi 28 haplotypes différents ont été identifiés au sein des populations eurasiatiques (Vilà *et al.* 1999). Wayne et Vilà (2003) précisent néanmoins que ces haplotypes ne constituent pas directement une base permettant de différencier des sous-espèces mais qu'ils témoignent d'un important flux génétique sur le continent.

Les travaux de Nowak (1995) portant sur la morphologie crânienne des loups eurasiatiques et américains permettent de différencier au sein du continent Eurasiatique 5 groupes. Ces distinctions morphologiques se rapportent aux sous-espèces *C.l. albus* dans l'extrême nord de l'Eurasie, *C.l. communis* dans l'Oural, mais dont la répartition n'est pas clairement établie d'où les points d'interrogation sur la Figure 51, *C.l. pallipes* d'Israël à l'Inde, *C.l. cubanensis* dans le Caucase et *C.l. lupus* pour l'Europe de l'ouest (Nowak 1995). A ces derniers il ajoute *C.l. italicus* pour la péninsule italienne, (Nowak & Federoff 2002) et deux autres sous-espèces *C.l. arabs* et *C.l. lupaster* réparties au Moyen-Orient et en Asie. Les sous-espèces *C.l. hodophilax* et *C.l. hattai* figurent également sur la carte mais sont maintenant éteintes (Nowak *in* Mech & Boitani 2003).

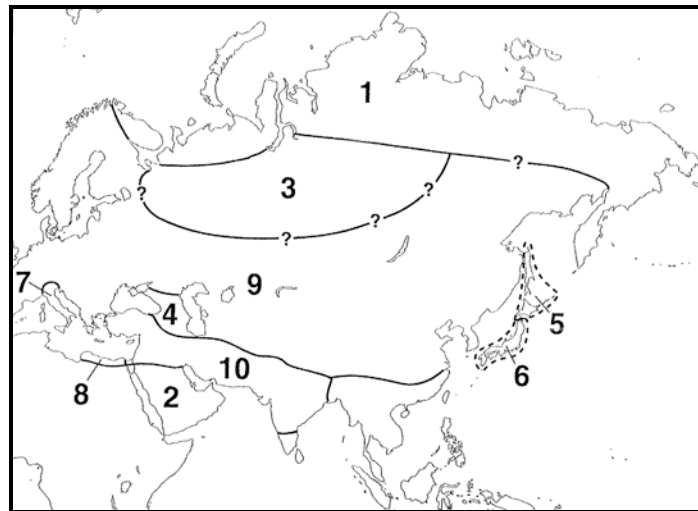


Figure 51 : Répartition des sous-espèces de loup en Eurasie d'après Nowak 1995 in Mech & Boitani 2003
 1 : *Canis lupus albus* ; 2 : *Canis lupus arabs* ; 3 : *Canis lupus communis* ; 4 : *Canis lupus cubanensis* ; 5 : *Canis lupus hodophilax* ; 6 : *Canis lupus hattai* ; 7 : *Canis lupus italicus* ; 8 : *Canis lupus lupaster* ; 9 : *Canis lupus lupus* ; 10 : *Canis lupus pallipes*.

Beaucoup de débats existent autour du bien fondé des sous-espèces décrites dans la bibliographie sans qu'un réel consensus ne se dégage (Mech & Boitani 2003, Landry 2006). Nous admettrons donc dans le cadre de ce travail et au regard des travaux de génétique et de morphométrie crânienne, que pour l'Eurasie, huit sous-espèces peuvent être différenciées (Figure 51).

Outre les caractères morphologiques externes utilisés pour différencier ces sous-espèces, les variations sub-spécifiques semblent être en relation avec des contraintes environnementales. En effet, les études menées tant sur les sous-espèces américaines (Mulders 1997, Kolenosky & Standfield 2009) qu'européennes (Okarma & Buchalczyk 1993, Siracusa & Lo Valvo 2004) montrent de fortes corrélations entre la stature des loups et celle des proies dont ils se nourrissent.

Ces données soulèvent la question de l'application des lois de l'écologie aux grands Carnivores. Les variations de taille observées au sein de l'espèce *Canis lupus* sont visiblement liées au moins en partie à leur régime alimentaire. Cependant n'existe-t'il pas d'autres facteurs environnementaux pouvant expliquer ces différences ?

D. Les Lois de l'écologie

1. Plusieurs lois, un débat

a) Énoncé de la loi de Bergmann et travaux majeurs

Plusieurs hypothèses et lois d'écologie ou de « zoogéographie » ont été énoncées en vue d'expliquer les différences de taille observées pour des individus d'une même espèce. La loi la plus fréquemment citée est la **loi de Bergmann** (Bergmann 1847). Cette dernière stipule que « lorsqu'un vertébré à sang chaud occupe une aire de distribution géographique, couvrant plusieurs zones climatiques, on constate que la taille et donc la masse des espèces (ou des écotypes) qu'il renferme tend à croître avec la latitude. Les formes les plus petites sont celles des tropiques, les plus grandes

occupant les biotopes les plus septentrionaux (ou austraux) » (Ramade 1994 p. 88). Plusieurs auteurs ont confirmé la validité de cette loi via des analyses conduites sur diverses espèces mammaliennes (Ashton *et al.* 2000, Freckleton *et al.* 2003, Ashton 2004, Meiri *et al.* 2004). La synthèse proposée par Ashton et collaborateurs démontre que les données sur la taille des mammifères (masse corporelle et/ou mesures crâniennes) sont corrélées avec la latitude et les températures (Ashton *et al.* 2000 et Ashton 2004). Cette corrélation est confirmée en 2004 par les travaux de Meiri et collaborateurs qui montrent que 50 % des carnivores étudiés (22 espèces sur 44) suivent la loi de Bergmann. Bien que validant l'utilisation de cette loi pour discuter des changements de taille observés au sein d'une même espèce, ces travaux soulignent tous le fait qu'elle ne soit pas applicable à l'ensemble des mammifères.

b) Remise en question

Plusieurs auteurs ont ainsi remis en question la validité de la loi de Bergmann. Certains la considèrent comme invalide (Rosenzweig 1968, McNab 1971, Geist 1987 et 1990), d'autres comme incomplète (Davis 1977 et 1981, Gittlemann 1985, Wigginton & Dobson 1999, Yom-Tov & Geffin 2006).

Pour Rosenzweig (1968) la taille corporelle est liée à la productivité primaire (évapotranspiration du milieu) et à la taille de la niche écologique. Pour Geist (1990) et McNab (1971), la corrélation taille / latitude n'est vérifiée qu'entre certaines latitudes. Geist (1990) explique qu'entre 53 et 65° de latitude Nord où il voit une corrélation, peu d'espèces sont présentes et peuvent être utilisées pour valider ou non cette loi. La taille des individus serait donc selon lui, plus corrélée aux ressources alimentaires disponibles selon les saisons. McNab (1971) propose de son côté une applicabilité de la loi de Bergmann pour les mammifères nord américains entre 30 et 45°N et au-delà de 60°N. Il précise que la taille des espèces prédatrices est à mettre en relation avec deux facteurs qui sont la fréquence des proies selon leur classe de taille et la présence d'espèces compétitrices.

Davis (1981) met en évidence une corrélation forte entre les températures de l'environnement et la stature des *Canidae* mais considère que d'autres facteurs tels que la compétition interspécifique (avec les autres carnivores) et la disponibilité en proies jouent un rôle non négligeable sur la stature des individus.

Gittlemann (1985) propose également une alternative à la loi de Bergman et énonce une corrélation possible entre la stature des mammifères et la taille et la diversité de leurs proies.

Wigginton & Dobson en 1999, en s'appuyant sur l'étude des variations de taille observées chez *Lynx rufus*, citent plusieurs hypothèses telles que l'**hypothèse de James** (James 1970), la productivité primaire et l'hypothèse de saisonnalité pour expliquer ces changements. L'hypothèse de James propose que les variations de taille soient liées à une combinaison de facteurs climatiques. Yom-Tov et Geffin concluent en 2006 en une meilleure adéquation entre cette hypothèse et les variations observées chez les 17 espèces mammaliennes qu'ils ont étudiées.

| FACTEURS CORRELES AVEC LA STATURE DES MAMMIFERES ETUDIES | | | | | | | | | |
|--|--|--------------------------|----------------------------|--------------------------|--------------|-----------------------------|-------------------------|---|-------------------------------------|
| Auteurs | Loi de Bergmann Latitude / température | Productivité primaire | Taille niche écologique | Stature des proies | Saisonnalité | Disponibilité des proies | Diversité des proies | Hypothèse de James combinaison de facteurs | Compétition inter- spécifique |
| Yom-Tov & Geffin 2006 | | | | | | | | x | |
| Ashton 2004 | x | | | | | | | | |
| Meiri <i>et al.</i> 2004 | x | | | | | | | | |
| Freckleton <i>et al.</i> 2003 | x | | | | | | | | |
| Ashton <i>et al.</i> 2000 | x | | | | | | | | |
| Wigginton & Dobson 1999 | | x | | | x | | | x | |
| Geist 1990 | | | | | | x | | | |
| Gittlemann 1985 | | | | x | | | x | | |
| McNab 1971 | | | | x | | x | | | x |
| Geist 1987 | | | | | x | x | | | |
| Davis 1981 | x | | | | | x | | | x |
| Davis 1977 | x | | | | | x | | | x |
| Rosenzweig 1968 | | x | x | | | | | | |

Tableau 17 : Synthèse des résultats des différents auteurs ayant travaillé spécifiquement sur la taille des mammifères

Les travaux et les hypothèses sont donc très nombreux (Tableau 17) sans qu'un consensus ne semble se dégager. Le plus souvent, la loi de Bergmann et la disponibilité en proies sont énoncées pour expliquer les changements de stature chez les Mammifères. Il apparaît toute fois qu'au moins deux facteurs jouent un rôle important. L'hypothèse de James pourrait alors être une réponse alternative à cette question de taille. C'est sur ces bases et tout en considérant les autres facteurs écologiques que nous étudierons les variations de taille observées chez le loup.

2. Travaux antérieurs sur la taille des loups

Les études concernant les facteurs écologiques impliqués dans les variations de taille observées chez *Canis lupus* semblent unanimes (Rosenzweig 1968, Davis 1981, Meiri *et al.* 2004, Yom-Tov & Geffen 2006). Elles mettent toutes en évidence pour ce taxon, une corrélation significative¹⁶ entre la taille et la latitude ainsi qu'entre la taille et la température¹⁷.

Les travaux de Meiri et collaborateurs indiquent pour le loup une corrélation positive entre la longueur condylo-basale du crâne et la latitude pour la région paléarctique¹⁸ (Meiri *et al.* 2004). Davis (1981) obtient le même type de conclusion en utilisant la longueur de la carnassière inférieure (Figure 52).

¹⁶ Corrélation positive $p < 0,05$ in Meiri *et al.* 2004

¹⁷ Corrélation négative $p < 0,001$ in Davis 1981 et Yom-Tov & Geffen 2006 ; $p < 0,05$ in Rosenzweig 1968.

¹⁸ Cette zone biogéographique regroupe l'ensemble de l'Europe, le Nord de l'Afrique et de l'Asie ainsi qu'une partie du Moyen-Orient.

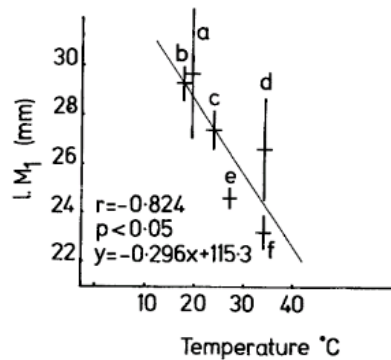


Figure 52 : Longueur de la carnassière inférieure de loups modernes (en mm) en fonction des températures moyennes enregistrées en juillet et août. Sur le graphique sont figurées les moyennes avec un intervalle de confiance de 95 %. a : Russie et Nord de la Scandinavie ; b : Danemark ; c : Turquie ; d : Montagnes du Zagros ; e : Israël ; f : Arabie Saoudite. In Davis 1981

De même, Rosenzweig en 1968 montre la très forte corrélation entre latitude et longitude. Il semble donc vraisemblable que pour le taxon qui concerne notre étude, la loi de Bergmann puisse expliquer tout ou partie des variations de taille observées sur l'ensemble de l'aire de répartition des loups actuels.

A cela s'ajoute la corrélation mise en évidence précédemment entre la taille des loups et leurs proies (Okarma & Buchalczyk 1993, Siracusa & Lo Valvo 2004). Nous avons donc trois facteurs environnementaux qui semblent influencer sur la stature des loups. Il s'agit de la latitude (elle même corrélée à la température), de la taille des proies et de leur disponibilité.

E. Premières conclusions éco-éthologiques et implications pour le registre fossile

Les données sur les populations actuelles sont une base de réflexion aux questions soulevées par l'étude des populations fossiles. Ce rapide bilan éco-éthologique autorise dès lors plusieurs constats.

- L'éthologie de l'animal contraint les découvertes paléontologiques. En effet, le fait est que les loups actuels sont des animaux très mobiles ; de plus, leurs comportements vis-à-vis de leur territoire (accumulation en plein air et fréquentation très temporaire d'abris) limitent considérablement les possibilités de découvertes fossiles. Force est de constater que dans le registre archéologique les découvertes de restes de loups sont très fréquentes, mais en faible nombre au sein d'un même gisement. L'étude de l'évolution de ce taxon nécessite donc une approche permettant de palier ce biais de découverte. Les avens-pièges constituent une source de données exceptionnelle pour le registre paléontologique. Le comportement grégaire du Loup peut être une explication de sa présence dans les avens, tout comme l'attraction opérée par des carcasses d'animaux récemment piégés. Ce type d'accumulation nous permet dès lors de disposer de données sur un grand nombre d'individus, mais également de pouvoir optimiser les analyses, du fait de la bonne conservation des restes de l'ensemble du squelette.

- Le caractère ubiquiste de l'espèce rend inadéquate l'utilisation de la présence seule de ce carnivore pour des études paléoenvironnementales. Les loups actuels sont capables de vivre sous des conditions environnementales très variables, tant en terme de climat que de paysage. La reconstruction paléoenvironnementale doit donc être réalisée via l'analyse d'autres espèces associées aux restes de loups dans les gisements fossilifères étudiés.
- Les variations de taille observées et l'identification de sous-espèces corrélées à des environnements spécifiques (latitude, température, proies, *etc*) sont autant d'indices à considérer pour la détermination spécifique et l'évolution locale de l'espèce. Ainsi, les déterminations des formes fossiles pourront être effectuées en considérant les variations spatio-chronologiques (latitude, températures, proies). Les oscillations climatiques doivent donc être prises en compte de même que l'évolution des biocénoses¹⁹ de manière à ne pas sous-estimer l'impact de ces paramètres sur les changements observés sur les populations de loups.

II. Référentiel

L'étude d'un référentiel était une première étape essentielle avant tout travail sur le fossile. Cette analyse permet tout d'abord de tester l'influence du contexte environnemental sur la taille des individus à l'échelle européenne. D'autre part il est également possible d'appréhender la variabilité naturelle (*i.e.* caractère variable selon les individus mais n'ayant pas de valeur spécifique) des populations ainsi que l'importance du dimorphisme sexuel (*i.e.* quantification des différences entre mâles et femelles). Plusieurs questions motivent ce premier travail. Il s'agit tout d'abord de déterminer **quelle mesure linéaire est la plus corrélée à la taille des individus** et est donc utilisable pour discuter de l'évolution de cette variable sur le registre fossile. Les travaux antérieurs sont basés essentiellement sur l'utilisation de la longueur de la carnassière inférieure (Suire 1969, Bonifay 1971, Crégut 1979, Davis 1981), de sa surface (Legendre & Roth 1988), sur les longueurs maximales et condylo-basale du crâne (Meiri *et al.* 2004) ou encore sur une combinaison de variables (Yom-Tov & Geffen 2006). Outre cette question de corrélation entre mesure et stature, il est essentiel de considérer le contexte de notre étude. Sur les restes fossiles, souvent fragmentés, toutes les mesures et notamment les longueurs maximales des éléments longs, ne sont pas réalisables. Il est par conséquent important de s'attacher lors de l'analyse des populations actuelles à sélectionner des mesures fiables *et* utilisables dans le registre fossile. Nous avons donc maximisé le nombre de variables testées en intégrant notamment les éléments du squelette post-crânien, de manière à déterminer un nombre optimal de variables corrélées à la stature des individus.

Une autre question majeure est celle du degré de variabilité des populations naturelles. Dans le monde du vivant, chaque individu est unique et présente des variations par comparaison aux autres individus de sa population. L'utilisation **d'indices de variation** au sein d'une population naturelle, permet donc de quantifier ces fluctuations. Ces variations intra-spécifiques et intra-

¹⁹ Biocénose : « groupement d'êtres vivants correspondant par sa composition, par le nombre des espèces et des individus, à certaines conditions moyennes de milieu ; groupement d'êtres qui sont liés par une dépendance réciproque et qui se maintiennent en se reproduisant, dans un certain endroit d'une façon permanente ». Möbius 1877

populationnelles peuvent toute fois être liées à des **différences d'ordre sexuel** (*i.e.* dimorphisme). Il est donc par ailleurs intéressant, disposant d'un corpus actuel sexé, de déterminer la part de ce dimorphisme dans la variabilité observée au sein des populations naturelles.

A terme, les mesures corrélées à la stature des individus peuvent être utilisées afin d'analyser **les variations à l'échelle européenne**. Dès lors il est possible, si des variations sont observées, de savoir dans quelle mesure ces dernières sont liées à des facteurs environnementaux. Ce travail permet par conséquent d'apporter des éléments complémentaires dans le débat concernant les lois d'écologie précédemment énoncées.

A. Quelle(s) donnée(s) métrique(s) pour une bonne estimation de la taille des individus ?

1. Etat des connaissances

Déterminer la ou les mesures utilisables pour accéder à la stature des individus permet à la fois de discuter des travaux antérieurs mais surtout dans le cadre d'une étude phylétique, de mieux discerner les phénomènes évolutifs mis en évidence sur le fossile.

Plusieurs mesures sont utilisées dans la bibliographie pour appréhender les différences de taille observées au sein d'une espèce. Il s'agit le plus fréquemment, quand on a accès à ce type de donnée, de la longueur maximale du corps. Cette mesure fait hélas souvent défaut, d'autant plus dans le registre fossile. Les auteurs ont par conséquent utilisé pour les *Canidae* d'autres variables ostéologiques ou dentaires (*cf supra*) (Meiri *et al.* 2005, Palmqvist *et al.* 1999, Van Valkenburgh 1990, Legendre & Roth 1988, Dayan *et al.* 2002).

La surface de la carnassière inférieure a ainsi été utilisée dans les travaux de Legendre et Roth pour mettre en place une équation permettant d'estimer le poids moyen d'un carnivore. Pour les *Canidae* l'équation établie est la suivante :

$$\text{Masse corporelle} = e (1,45863 \times \text{Ln} (\text{DMD LM}_1 \times \text{DVL LM}_1) + 2,22762$$

Il apparaît néanmoins que l'utilisation de cette équation pour évaluer le poids moyen des individus reste approximative. Les tests que nous avons effectués sur notre population de référence du Portugal montrent, par l'utilisation de cette équation, une surestimation moyenne de la masse corporelle de 23,3 % (Tableau 18). Le test statistique effectué montre d'ailleurs une différence significative entre le poids moyen calculé et le poids moyen réel.

| Portugal, N = 12 | |
|--|--------------|
| Surface moyenne LM1 | 306,87 |
| Poids moyen de la population | 31,91 |
| Poids moyen calculé (Legendre & Roth 1988) | 39,35 |
| Différence (Calculé / réel) en % | 23,32 |
| Test de Student ($T\alpha = 1,796$ pour ddl = 11 et $\alpha = 0,05$) | 3,84 |

Tableau 18 : Masse corporelle moyenne calculée sur la population de loups du Portugal via l'utilisation de l'équation de Legendre & Roth 1988.

Van Valkenburgh (1990) analyse également les corrélations existantes chez 72 espèces de Carnivores entre leur masse corporelle et quatre données métriques. Il met en évidence, pour les

Canidae, une meilleure corrélation en utilisant les mesures crâniennes ($r = 0,93$) que celle de la carnassière inférieure ($r = 0,87$) mais précise que la conservation des restes fossiles contraint une utilisation préférentielle de cette dernière mesure (Van Valkenburgh 1990).

Palmqvist et collaborateurs soulignent le problème de l'utilisation de régression simple pour estimer la masse corporelle des différentes espèces de *Canidae*. Ils précisent qu'avec les régressions de Van Valkenburgh le poids des espèces les plus petites est généralement sous estimé et que le phénomène inverse est observé pour les espèces de plus grande taille. Ils proposent alors l'utilisation d'une régression multiple²⁰ basée sur une mesure mandibulaire et des mesures dentaires afin d'être plus exact dans l'estimation (Palmqvist *et al.* 1999).

$$\text{Log}_{10}(\text{masse corporelle}) = 0,12 - 0,61\text{Log}_{10}(\text{L mandibule}) + 1,15\text{Log}_{10}(\text{DMD UC}) + 0,08\text{Log}_{10}(\text{DVL UC}) - 0,13\text{Log}_{10}(\text{DMD LP4}) + 0,86\text{Log}_{10}(\text{DVL LP4}) + 0,33\text{Log}_{10}(\text{L}_{\text{trigonide}}) + 0,36\text{Log}_{10}(\text{L}_{\text{talonide}})$$

Néanmoins, comme le soulignent très justement Kaufman & Smith en 2002, l'utilisation de cette équation est elle aussi inadéquate en raison de problèmes méthodologiques tels que la taille de leur échantillon de référence, la non utilisation d'une population test pour valider cette équation, ou encore une dépendance des variables utilisées dans l'équation. Ainsi, Palmqvist et collaborateurs proposent en 2002, suite à ces remarques méthodologiques une nouvelle équation²¹ utilisant cette fois uniquement la longueur de la canine supérieure (*i.e.* diamètre mésio-distal) et la largeur de la carnassière supérieure (sans le protocône).

$$\text{Ln}(\text{masse corporelle}) = 2,846 \text{Ln}(\text{DMD UC}) - 0,903\text{Ln}(\text{DVL UP4}) - 1,925$$

Cependant, comme dans le cas de la première équation proposée par les auteurs, l'indépendance des deux variables doit être testée afin de ne pas amener une part importante de redondance dans l'équation utilisée. Or, nous n'avons dans ce travail (Palmqvist *et al.* 2002) aucune information sur ce type de données. D'autre part, les tests menés sur notre population de référence montrent cette fois-ci une sous-estimation du poids des individus de l'ordre de 5,3 %. Les moyennes obtenues (réelle *vs* calculée) ne sont cependant pas significativement différentes (test de Student – Tableau 19)

| Portugal, N = 12 | |
|--|--------------|
| Poids moyen de la population | 31,91 |
| Poids moyen calculé (Palmqvist <i>et al.</i> 2002) | 30,23 |
| Différence (Calculé / réel) en % | -5,26 |
| Test de Fisher ($F\alpha = 2,69$ pour $k1$ et $k2 = 12$) | 0,50 |
| Variance commune | 34,58 |
| Test de Student ($T\alpha = 1,796$ pour $ddl = 11$ et $\alpha = 0,05$) | 0,95 |

Tableau 19 : Masse corporelle moyenne calculée sur la population de loups du Portugal via l'utilisation de l'équation de Palmqvist *et al.* 2002.

²⁰ pour cette régression multiple $r^2 = 0,99$

²¹ pour l'équation proposée par Palmqvist et collaborateurs (2002), $r = 0,95$

2. Vers de nouveaux résultats

Il nous semblait intéressant de tester les corrélations entre les différentes mesures que nous avons prises et la masse corporelle ou la stature des individus. Cette étape permet de vérifier si d'autres mesures significatives, notamment sur le squelette post-crânien ne pourraient pas être également utilisées pour apprécier de manière encore plus fiable, la stature des individus. Précisons en effet, que les mesures dentaires sont fréquemment utilisées en paléontologie, pour la détermination spécifique notamment. Cependant, ces éléments s'avèrent très variables et leur petite dimension augmente les erreurs de mesures (Lynch & O'Sullivan 1993). Malgré une bonne représentation de ces éléments dans le registre fossile, il est donc tentant mais peu précis de les utiliser pour accéder aux données sur la stature des individus (Dayan *et al.* 2002).

Afin de déterminer le coefficient de corrélation entre une mesure donnée et les indicateurs de taille (poids et longueur maximale du corps), nous avons réalisé plusieurs régressions linéaires. Ces analyses ont été effectuées à partir des loups provenant du Portugal (n = 20). Nous disposons pour ces derniers de 12 individus dont la masse corporelle est connue et de 18 dont la longueur du corps a été mesurée. Ces données biologiques ont été relevées à la mort des animaux. La totalité des régressions testées et leurs résultats sont présentés dans les tableaux 20 et 21.

| CORRELATIONS TESTEES (en Log) | Masse corporelle (n=12) | | fiabilité | Equations de régression |
|---|-------------------------|------------|-----------|-------------------------|
| | r | p | | |
| DMD LM1 | 0,621 | 0,0311 | * | - |
| Surface LM1 (DMD * DVL) | 0,793 | 0,0021 | ** | y = 1,0701x - 1,1596 |
| L totale du crâne | 0,924 | 1,7349E-05 | ** | y = 2,7574x - 5,0824 |
| L condylo-basale | 0,871 | 0,0002 | ** | y = 3,3557x - 6,3899 |
| DMD UC | 0,613 | 0,0341 | * | - |
| DMD UI2 | 0,479 | 0,1149 | | - |
| DMD UP4 | 0,714 | 0,0090 | ** | y = 1,8061x - 1,0051 |
| DVL min UP4 | 0,885 | 0,0001 | ** | y = 2,3765x - 0,8678 |
| L rangée des P sup | 0,784 | 0,0025 | ** | y = 2,4598x - 2,9237 |
| L rangée des M sup | 0,602 | 0,0385 | * | - |
| S palais entre largeur min et largeur max | 0,831 | 0,0008 | ** | y = 1,292x - 2,9681 |
| L max mandibule | 0,862 | 0,0003 | ** | y = 2,8816x - 4,9853 |
| H branche montante | 0,843 | 0,0006 | ** | y = 2,8108x - 3,8008 |
| H mand entre LP3/LP4 | 0,806 | 0,0016 | ** | y = 1,8683x - 1,1519 |
| L partie sécante (Premol + Trigonide) | 0,769 | 0,0057 | ** | y = 2,7412x - 3,5195 |
| L partie broyeuse (Talonide + LM2 + LM3) | 0,653 | 0,0294 | * | - |
| DMD LC | 0,528 | 0,0778 | | - |
| DT cavité glénoïde scapula | 0,714 | 0,0092 | ** | y = 1,852x - 1,0319 |
| L max Humérus | 0,810 | 0,0014 | ** | y = 2,1988x - 3,5824 |
| DT distal max Humérus | 0,718 | 0,0085 | ** | y = 1,4434x - 0,8461 |
| DT milieu diaphyse Humérus | 0,664 | 0,0185 | * | - |
| L max Radius | 0,835 | 0,0007 | ** | y = 2,9445x - 5,2903 |
| DT prox max Radius | 0,681 | 0,0149 | * | - |
| S ext prox Radius ($\pi/4 * DT * DAP$) | 0,674 | 0,0162 | * | - |
| L Ulna | 0,811 | 0,0014 | ** | y = 2,868x - 5,3153 |
| L Fémur | 0,823 | 0,0010 | ** | y = 2,533x - 4,4287 |
| DAP max Tête Fémur | 0,665 | 0,0183 | * | - |
| L Tibia | 0,810 | 0,0014 | ** | y = 2,6615x - 4,7585 |
| S ext distale Tibia (DT * DAP) | 0,752 | 0,0048 | ** | y = 0,8949x - 0,9713 |
| L Calcaneus | 0,641 | 0,0247 | * | - |
| DT max Calcaneus | 0,485 | 0,1101 | | - |
| DAP max Talus | 0,738 | 0,0061 | ** | y = 1,9675x - 1,484 |

Tableau 20 : Corrélations entre variables ostéométriques et la masse corporelle de l'animal. Sont figurés le coefficient de corrélation, la p-value, la fiabilité de la corrélation (< 0,01 ; * < 0,05) et l'équation de régression calculée dans le cas d'une corrélation considérée comme fiable. En gris apparaissent les variables communément utilisées dans la bibliographie.**

| CORRELATIONS TESTEES (en Log) | L totale du corps (n=18) | | fiabilité | Equations de régression |
|---|--------------------------|------------|-----------|-------------------------|
| | r | p | | |
| DMD LM1 | 0,488 | 0,0400 | * | - |
| Surface LM1 (DMD * DVL) | 0,594 | 0,0093 | ** | y = 0,32852x - 0,6343 |
| L totale du crâne | 0,810 | 4,5504E-05 | ** | y = 0,7233x - 1,5455 |
| L condylo-basale | 0,730 | 0,0006 | ** | y = 0,7174x - 1,5064 |
| DMD UC | 0,497 | 0,0357 | * | - |
| DMD UI2 | 0,613 | 0,0088 | ** | y = 0,5446x - 0,2791 |
| DMD UP4 | 0,458 | 0,0559 | | - |
| DVL min UP4 | 0,691 | 0,0015 | ** | y = 0,6832x - 0,4972 |
| L rangée des P sup | 0,725 | 0,0007 | ** | y = 0,744x - 1,1559 |
| L rangée des M sup | 0,418 | 0,0842 | | - |
| S palais entre largeur min et largeur max | 0,772 | 0,0002 | ** | y = 0,3871x - 1,1571 |
| L max mandibule | 0,768 | 0,0002 | ** | y = 0,7629x - 1,5357 |
| H branche montante | 0,685 | 0,0017 | ** | y = 0,5769x - 0,9053 |
| H mand entre LP3/LP4 | 0,684 | 0,0018 | ** | y = 0,4222x - 0,4154 |
| L partie sécante (Premol + Trigonide) | 0,682 | 0,0025 | ** | y = 0,7679x - 1,2243 |
| L partie broyeuse (Talonide + LM2 + LM3) | 0,529 | 0,0289 | * | - |
| DMD LC | 0,403 | 0,0970 | | - |
| DT cavité glénoïde scapula | 0,704 | 0,0011 | ** | y = 0,5523x - 0,5736 |
| L max Humérus | 0,750 | 0,0003 | ** | y = 0,6416x - 1,3029 |
| DT distal max Humérus | 0,721 | 0,0007 | ** | y = 0,5326x - 0,685 |
| DT milieu diaphyse Humérus | 0,575 | 0,0125 | * | - |
| L max Radius | 0,804 | 5,8040E-05 | ** | y = 0,8666x - 1,8166 |
| DT prox max Radius | 0,656 | 0,0031 | ** | y = 0,5992x - 0,6382 |
| S ext prox Radius ($\pi/4 * DT * DAP$) | 0,640 | 0,0043 | ** | y = 0,3161x - 0,5975 |
| L Ulna | 0,769 | 0,0002 | ** | y = 0,8346x - 1,8014 |
| L Fémur | 0,784 | 0,0001 | ** | y = 0,7345x - 1,5382 |
| DAP max Tête Fémur | 0,800 | 6,7167E-05 | ** | y = 0,6432x - 0,6954 |
| L Tibia | 0,809 | 4,8589E-05 | ** | y = 0,7054x - 1,4768 |
| S ext distale Tibia (DT * DAP) | 0,784 | 0,0001 | ** | y = 0,134x - 0,6867 |
| L Calcaneus | 0,690 | 0,0015 | ** | y = 0,7268x - 1,0908 |
| DT max Calcaneus | 0,647 | 0,0037 | ** | y = 0,591x - 0,6179 |
| DAP max Talus | 0,752 | 0,0003 | ** | y = 0,748x - 0,953 |

Tableau 21 : Corrélations entre variables ostéométriques et Longueur du corps de l'animal. Sont figurés le coefficient de corrélation, la p-value, la fiabilité de la corrélation (< 0,01 ; * < 0,05) et l'équation de régression calculée dans le cas d'une corrélation fiable. En gris apparaissent les variables communément utilisées dans la bibliographie.**

Précisons tout d'abord que l'analyse des résidus de la régression linéaire laisse apparaître que l'un des individus référentiels, influence énormément l'établissement des équations par son faible poids et sa petite taille par rapport aux autres individus. Il s'avère que ce spécimen est une jeune louve adulte. Nous aurions pu tout simplement ne pas la considérer pour les régressions néanmoins sa présence dans notre référentiel permet de cautionner la validité du modèle pour les jeunes adultes légers.

Globalement, on constate que les variables testées sont plus nombreuses à être mieux corrélées avec la longueur du corps de l'animal (de la tête à la queue) qu'avec leur masse corporelle. Ceci s'explique en partie par la biologie de l'animal. Le poids est une variable qui change en fonction de la saison, du sexe de l'animal et de la nourriture récemment ingérée. La longueur du corps est une variable plus stable chez un animal mûre, le nombre et la fiabilité des corrélations sont donc logiquement plus importants.

Outre ce premier point général, il est intéressant de constater que contrairement à l'utilisation qui a pu en être faite auparavant (Suire 1969, Bonifay 1971, Crégut 1979, Davis 1981), la longueur de la carnassière inférieure est loin d'être la plus corrélée à la stature des individus (poids et à la longueur

du corps de l'animal). D'autres mesures dentaires telles que la longueur de la rangée des prémolaires supérieures, le DVL minimal de la carnassière supérieure ainsi que la longueur de la rangée sécante mandibulaire, s'avère nettement plus corrélées ($p < 0,01$) à ces mesures biologiques.

La méthode de validation croisée (Leave One Out Cross-Validation²²) a été utilisée en vue de vérifier les équations ci-dessus proposées et donc de juger de la qualité prédictive du modèle. Il en ressort deux points fondamentaux. En ce qui concerne le nombre de variables latentes (noté *number of component*) à utiliser de manière à minimiser les erreurs de prédiction, la validation croisée indique (Figure 53, diagramme de gauche) qu'à partir de 2 ou de 3 variables les erreurs de prédiction moyennes (notées RMSEP) deviennent très faibles. D'autre part, l'utilisation combinée de l'ensemble de ces équations permet de prédire de manière très fiable le poids des individus (Figure 53, diagramme de droite). Les différences entre le poids mesuré (noté *measured* sur la figure) et le poids prédit (noté *predicted*) sont très faibles.

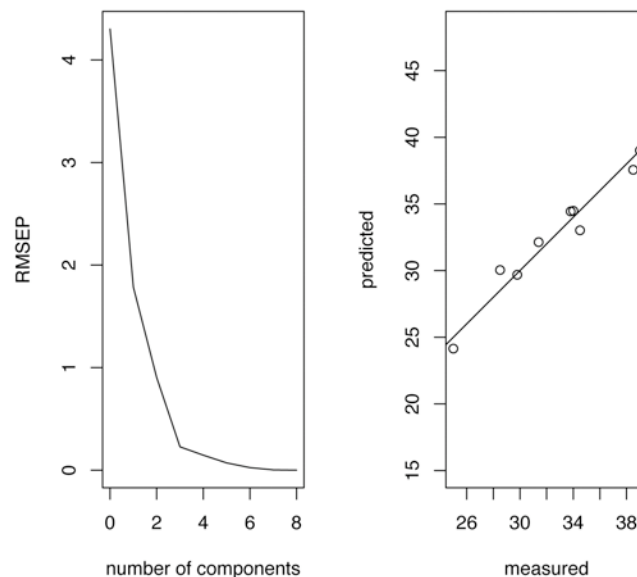


Figure 53 : Erreurs moyennes de prédiction (notées RMSEP) résultant de la régression PLS (Partial Least Squares)

Malgré ce très bon résultat, l'utilisation combinée de ces variables reste complexe (équation de régression avec n variables et n coefficients) et surtout pas toujours possible à appliquer dans le registre fossile. En effet ce type de régression ne supporte pas les valeurs manquantes. Pour arriver à un tel niveau de précision il faudrait donc pouvoir mesurer sur un même individu l'ensemble de ces variables. Un dernier point important est à signaler : le problème de l'indépendance des variables. La matrice de variance / covariance (Figure 54), indique que les variables analysées sont fortement corrélées entre elles. Seuls six couples de variables (en grisé dans la matrice Figure 54) présentent un coefficient de corrélation inférieur à 0,6.

²² Cette méthode permet de valider le modèle en excluant un à un les individus de manière à utiliser $n-1$ individus pour calculer les équations et prédire la masse et la taille de l'individu mis à part. La validation croisée a été effectuée sous R, grâce à la collaboration de F. Santos (PACEA).

| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | |
|--------------------|----|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| LmaxTib | 1 | 1,000 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ScxidistTib | 2 | 0,939 | 1,000 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Lmax.FEM | 3 | 0,959 | 0,882 | 1,000 | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| DAPmax.talus | 4 | 0,915 | 0,927 | 0,906 | 1,000 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LmaxRad | 5 | 0,927 | 0,903 | 0,957 | 0,896 | 1,000 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Lmax.ulna | 6 | 0,944 | 0,890 | 0,959 | 0,901 | 0,983 | 1,000 | | | | | | | | | | | | | | | |
| Lmax.hum | 7 | 0,943 | 0,874 | 0,983 | 0,906 | 0,942 | 0,923 | 1,000 | | | | | | | | | | | | | | |
| DTdistal.max.Hum | 8 | 0,776 | 0,822 | 0,788 | 0,929 | 0,840 | 0,824 | 0,820 | 1,000 | | | | | | | | | | | | | |
| DTcavite.gleno.sca | 9 | 0,800 | 0,791 | 0,892 | 0,859 | 0,852 | 0,853 | 0,874 | 0,840 | 1,000 | | | | | | | | | | | | |
| L.totale.CRANE | 10 | 0,861 | 0,900 | 0,776 | 0,797 | 0,799 | 0,793 | 0,786 | 0,784 | 0,751 | 1,000 | | | | | | | | | | | |
| L.condylobasale | 11 | 0,884 | 0,915 | 0,865 | 0,860 | 0,855 | 0,826 | 0,866 | 0,805 | 0,836 | 0,928 | 1,000 | | | | | | | | | | |
| Surface.palais | 12 | 0,725 | 0,810 | 0,690 | 0,787 | 0,725 | 0,713 | 0,668 | 0,800 | 0,750 | 0,858 | 0,924 | 1,000 | | | | | | | | | |
| DMDvesti.UP4 | 13 | 0,867 | 0,899 | 0,853 | 0,926 | 0,858 | 0,867 | 0,850 | 0,930 | 0,915 | 0,916 | 0,919 | 0,893 | 1,000 | | | | | | | | |
| DVLmini.UP4 | 14 | 0,772 | 0,859 | 0,769 | 0,840 | 0,854 | 0,822 | 0,774 | 0,912 | 0,838 | 0,896 | 0,910 | 0,927 | 0,943 | 1,000 | | | | | | | |
| Lrangée.P | 15 | 0,682 | 0,772 | 0,677 | 0,747 | 0,720 | 0,708 | 0,642 | 0,776 | 0,783 | 0,825 | 0,900 | 0,987 | 0,881 | 0,929 | 1,000 | | | | | | |
| Lmax.mandibule | 16 | 0,903 | 0,933 | 0,869 | 0,877 | 0,892 | 0,864 | 0,869 | 0,832 | 0,799 | 0,931 | 0,987 | 0,922 | 0,914 | 0,927 | 0,890 | 1,000 | | | | | |
| Hbranche.montante | 17 | 0,778 | 0,809 | 0,698 | 0,783 | 0,704 | 0,648 | 0,794 | 0,763 | 0,557 | 0,788 | 0,732 | 0,581 | 0,722 | 0,683 | 0,486 | 0,775 | 1,000 | | | | |
| Hmand.entrec.LP3/4 | 18 | 0,787 | 0,810 | 0,769 | 0,695 | 0,742 | 0,660 | 0,814 | 0,594 | 0,617 | 0,781 | 0,889 | 0,703 | 0,677 | 0,698 | 0,650 | 0,876 | 0,808 | 1,000 | | | |
| SLM1 | 19 | 0,798 | 0,887 | 0,759 | 0,882 | 0,828 | 0,819 | 0,767 | 0,938 | 0,826 | 0,919 | 0,884 | 0,901 | 0,970 | 0,976 | 0,886 | 0,902 | 0,736 | 0,645 | 1,000 | | |
| L.scantie | 20 | 0,932 | 0,909 | 0,903 | 0,925 | 0,881 | 0,901 | 0,876 | 0,852 | 0,860 | 0,894 | 0,950 | 0,908 | 0,951 | 0,887 | 0,881 | 0,955 | 0,693 | 0,750 | 0,895 | 1,000 | |
| L.broyeuse | 21 | 0,707 | 0,813 | 0,681 | 0,868 | 0,677 | 0,703 | 0,662 | 0,862 | 0,834 | 0,777 | 0,781 | 0,834 | 0,926 | 0,838 | 0,827 | 0,759 | 0,583 | 0,483 | 0,906 | 0,837 | 1,000 |

Figure 54 : Matrice de variance/covariance des paramètres explicatifs (variables corrélées avec la stature des individus). Les variables les moins corrélées apparaissent en gris foncé.

De ce fait, nous avons décidé de ne pas proposer une nouvelle équation de régression multiple qui au delà de sa complexité (ici 21 coefficients à intégrer) s'avèrerait inutilisable. Si une estimation du poids des individus doit être réalisée, il nous semble donc plus fiable d'utiliser non pas une régression multiple mais de moyenniser les poids obtenus à partir de plusieurs régressions linéaires. Nous avons donc testé cette méthode en utilisant quatre individus non pris en compte dans notre population référentielle. Il s'agit d'un mâle provenant de Suisse et de trois loups polonais (une femelle et deux mâles) pour lesquels nous disposons de leurs masses corporelles. En utilisant quatre régressions simples (Tableau 22) nous avons obtenu un poids moyen de 32,9 Kg alors que le poids moyen réel des quatre loups était de 32,5 Kg, soit une surestimation de seulement 1,2%.

| | | <i>C. lupus</i> (Simplon - Suisse) | <i>C. lupus</i> (Bialowicza, Pologne) | <i>C. lupus</i> (Bialowicza, Pologne) | <i>C. lupus</i> (Bialowicza, Pologne) |
|--|----------------------|------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|---------------------------------------|
| | | Mâle (28 kg) | Femelle (32kg) | Mâle (35kg) | Mâle (35 kg) |
| Equations de régressions | | Masse corporelle estimée | | | |
| L condylobasale | y = 3,3557x - 6,3899 | 31,39 | 35,78 | 41,03 | 36,87 |
| DMD UP4 | y = 1,8061x - 1,0051 | 35,03 | 29,37 | 31,67 | 35,27 |
| L max mandibule | y = 2,8816x - 4,9853 | 31,41 | 35,47 | 37,37 | 34,97 |
| H branche montante | y = 2,8108x - 3,8008 | 25,13 | 30,27 | 30,38 | 24,88 |
| Masse corporelle moyenne calculée à partir des 4 équations | | 30,74 | 32,72 | 35,11 | 33,00 |

Tableau 22 : Tests des équations de régression sur quatre loups européens de masse corporelle connue.

Il semble donc, au terme de nos analyses sur la population de loups du Portugal que plusieurs variables peuvent être utilisées afin de discuter des différences de taille observées chez *Canis lupus*. Outre les variables dentaires et crâniennes, l'utilisation des mesures effectuées sur le squelette post-crânien ne doit pas être négligé car de nombreuses variables (notamment la longueur des os longs) permettent d'apprécier la stature des individus de façon fiable.

3. Variabilité des populations actuelles

Les variations individuelles au sein d'une espèce sont le fait du polymorphisme des populations. Les variations de stature entre les individus constituent l'une des expressions de ce polymorphisme. Il semble cependant que cette variabilité de taille corporelle ne soit pas constante d'une population à

une autre pour une même espèce. La taille des niches écologiques²³ pourrait vraisemblablement être un facteur à l'origine de ces différences (Ramade 1994). L'un des exemples le plus représentatif pour illustrer chez les Mammifères ce changement de largeur de la niche, est celui du contexte insulaire. Sous l'effet de contraintes du milieu, la niche des espèces vivant sur une île est moins étendue que celle de leurs congénères vivant sur le continent. On différencie ainsi la niche réalisée de la niche fondamentale (Ramade 1994). Les travaux de Meiri et collaborateurs (2005) portant sur 39 carnivores ont cependant démontré qu'il n'y avait pas de différence significative entre la variabilité des individus vivant en contexte insulaire et celle de leurs congénères de même espèce vivant sur le continent. Cette démonstration semble ainsi rejeter l'hypothèse d'une corrélation entre l'importance de la variabilité et la taille de la niche écologique. Les auteurs suggèrent que les variations observées puissent être mises en relation avec les flux génétiques. Ainsi, sur le continent et dans le cas d'espèces mobiles, la variabilité observée est liée à un apport génétique continu (Meiri *et al.* 2005).

En ce qui concerne le Loup, il est donc important d'apprécier la variabilité des populations actuelles de manière à discuter de celle observée au sein de population fossile. Pour exprimer cette variabilité, nous avons calculé sur les différentes populations de référence dont nous disposons, les écart-types et coefficients de variation (Tableau 23). Ces données nous permettent non seulement de tester les différences entre les groupes (via les écart-types) mais également d'accéder à un indice de variation indépendant de toute unité (coefficient de variation).

Les tests effectués ne révèlent pas de différences significatives entre les écarts-types de ces populations. Les tests de Fisher réalisés sur les écarts-types les plus extrêmes calculés sur la longueur condylo-basale du crâne (Portugal *vs* Pologne) et sur la longueur maximale de la mandibule (Portugal *vs* Smolensk) ne nous permettent pas de rejeter l'hypothèse d'égalité des écarts-types²⁴. Ainsi, en nous basant sur l'analyse de ces mesures, qui s'avèrent fortement corrélées à la stature des individus (*cf. supra*), il ne semble pas ressortir de différence de variabilité au sein de ces populations sauvages. Dès lors, il semble possible de généraliser les variations observées au sein de la population du Portugal (pour laquelle nous disposons de données sur l'ensemble du squelette) à l'ensemble des populations étudiées.

Les coefficients de variation ici calculés sont faibles. Compris entre 4 et 6 %, ils indiquent une bonne homogénéité des populations. Notons néanmoins que ces coefficients apparaissent plus élevés sur les variables dentaires.

²³ La niche écologique se définit comme « la place et la spécialisation fonctionnelle d'une espèce à l'intérieur d'un peuplement ». Ramade 1994, p. 257

²⁴ Les résultats des tests statistique nous donne, pour la longueur condylo-basale, $F_0 = 1,429$; $p = 1,78$ et pour la longueur maximale de la mandibule, $F_0 = 1,3636$; $p = 1,99$

| Mesures | | L condylo-basale | L max mandibule |
|----------------------|------------------------|------------------|-----------------|
| Portugal | n | n= 20 | n = 20 |
| | moyenne ± (écart-type) | 225,53 (13,29) | 178,65 (10,60) |
| | CV | 5,89 | 5,93 |
| Bulgarie | n | n = 36 | n = 40 |
| | moyenne ± (écart-type) | 230,56 (10,15) | 180,18 (8,83) |
| | CV | 4,40 | 4,90 |
| Italie | n | n = 23 | n = 23 |
| | moyenne ± (écart-type) | 218,6 (9,98) | 169,82 (8,47) |
| | CV | 4,57 | 4,99 |
| Pologne | n | n = 140 | n = 135 |
| | moyenne ± (écart-type) | 234,59 (9,29) | 184,9 (8,11) |
| | CV | 3,96 | 4,39 |
| Smolensk (Russie) | n | n = 51 | n = 51 |
| | moyenne ± (écart-type) | 238,74 (9,55) | 186,77 (7,77) |
| | CV | 4,00 | 4,16 |

Tableau 23 : Écarts-types et coefficient de variation de la longueur condylo-basale et la longueur maximale de la mandibule chez les différentes populations européennes étudiées.

4. Impact du dimorphisme sexuel sur la variabilité observée

L'impact du dimorphisme sexuel est également un aspect déterminant lors de l'étude de la variabilité des populations. Bien que les *Canidae* soit une famille nettement moins dimorphique que d'autres Carnivores tels que les *Mustelidae* et les *Procyonidae* (Van Valkenburgh & Sacco 2002), il est important de mesurer ce facteur pour mieux appréhender la variabilité des formes actuelles et passées. Le degré de dimorphisme sexuel chez les Carnivores est le plus souvent expliqué par une compétition intra-spécifique. Plus le niveau de compétition est élevé, plus le dimorphisme sexuel est marqué (Dobson & Wigginton 1996, Van Valkenburgh & Sacco 2002). Aussi, le dimorphisme sexuel peut varier selon les populations d'une même espèce. Le cas échéant, il est logique de penser que de telles variations ont également affecté les populations passées.

Afin de mesurer ce degré de dimorphisme nous avons, pour plusieurs mesures, calculé un index dimorphique, le SSD (Sexual Size Dimorphism = Moyenne des mâles / Moyenne des femelles) [Meiri *et al.* 2005] ainsi qu'un intervalle de confiance à 95% associé à cet indice (calculs développés par Escarguel © 2010). À l'image du test sur la variabilité des populations, nous voulions savoir si cet indice évolue en fonction des groupes considérés. Les variables utilisées ont été choisies en raison de leur caractère dimorphique (Van Valkenburgh & Sacco 2002).

Nous avons dans le cadre de ce travail, utilisé quatre de ces mesures :

- le diamètre mésio-distal au collet de la canine supérieure
- la longueur condylo-basale du crâne
- la longueur maximale de la mandibule
- le diamètre mésio-distal de la carnassière inférieure.

| | Mesures | L. condylo-basale | L. max mand | DMD UC | DMD LM1 |
|-------------------|---------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|---------------------------|
| Portugal | n (M / F) | 20 (13 / 7) | 20 (13 / 7) | 20(13 / 7) | 20(13 / 7) |
| | SSD [IC 95%] | 1,09 [1,04 ; 1,14] | 1,10 [1,05 ; 1,16] | 1,17 [1,1 ; 1,24] | 1,06 [1,02 ; 1,1] |
| | MOY M (écart-type) | 232,25 (7,97) | 184,81 (5,87) | 13,94 (0,90) | 27,55 (1,42) |
| | MOY F (écart-type) | 213,03 (12,32) | 167,21 (7,23) | 11,93 (0,83) | 25,91 (0,85) |
| Bulgarie | n (M / F) | 36 (17 / 19) | 40 (20 / 20) | 38(19 / 19) | 40(20 / 20) |
| | SSD [IC 95%] | 1,07 [1,05 ; 1,09] | 1,07 [1,04 ; 1,09] | 1,11 [1,07 ; 1,16] | 1,07 [1,04 ; 1,1] |
| | MOY M (écart-type) | 238,97 (4,84) | 186,04 (6,9) | 14,87 (0,84) | 27,98 (1,4) |
| | MOY F (écart-type) | 223,03 (7,25) | 174,32 (6,34) | 13,36 (0,9) | 26,09 (0,86) |
| Italie | n (M / F) | 23 (11 / 12) | 23 (11 / 12) | 25(12 / 13) | 25(12 / 13) |
| | SSD [IC 95%] | 1,07 [1,05 ; 1,1] | 1,08 [1,05 ; 1,11] | 1,11 [1,07 ; 1,15] | 1,08 [1,05 ; 1,12] |
| | MOY M (écart-type) | 226,7 (7,29) | 176,73 (5,38) | 14,14 (0,55) | 28,37 (0,71) |
| | MOY F (écart-type) | 211,17 (5,0) | 163,48 (5,08) | 12,7 (0,69) | 26,19 (1,35) |
| Pologne | n (M / F) | 140 (84 / 56) | 135 (83 / 52) | 76 (49 / 27) | 78(50 / 27) |
| | SSD [IC 95%] | 1,05 [1,04 ; 1,06] | 1,06 [1,04 ; 1,07] | 1,07 [1,04 ; 1,1] | 1,05 [1,03 ; 1,07] |
| | MOY M (écart-type) | 239,02 (8,26) | 188,78 (6,92) | 14,32 (0,89) | 29,16 (1,16) |
| | MOY F (écart-type) | 227,93 (6,33) | 178,7 (5,66) | 13,36 (0,67) | 27,76 (1,25) |
| Smolensk (Russie) | n (M / F) | 51(27 / 24) | 51 (27 / 24) | 48(24 / 24) | 49(25 / 24) |
| | SSD [IC 95%] | 1,06 [1,04 ; 1,07] | 1,06 [1,04 ; 1,08] | 1,06 [1,01 ; 1,1] | 1,03 [1,01 ; 1,05] |
| | MOY M (écart-type) | 245,05 (7,18) | 191,84 (5,75) | 14,45 (1,21) | 29,56 (1,22) |
| | MOY F (écart-type) | 231,64 (6,38) | 181,06 (5,46) | 13,69 (0,91) | 28,69 (1,22) |

Tableau 24 : Calcul de l'indice SSD et de l'intervalle de confiance à 95% associé à cet indice, à partir de la longueur condylo-basale du crâne, le diamètre mésio-distal de la canine supérieure et le diamètre mésio-distal de la carnassière inférieure pour les populations du Portugal, de Bulgarie, d'Italie, de Pologne et du district de Smolensk (Russie)

Plusieurs données importantes ressortent de cette analyse (Tableau 24). Tout d'abord, notons que la variable la plus dimorphique est le diamètre mésio-distal de la canine supérieure²⁵. Quelque soit la population considérée et en tenant compte de l'indice de confiance à 95% associé à l'indice SSD calculé, c'est cette variable qui parmi les quatre testées est la plus significative.

Il semble d'autre part que le dimorphisme ne soit pas marqué de la même manière selon les groupes considérés (1,17 pour les loups du Portugal ; 1,06 pour les loups de Smolensk). Cette différence peut avoir plusieurs significations. Soit elle met en évidence un taux de dimorphisme variable selon les populations considérées, soit elle est le résultat d'un biais d'échantillonnage. On constate en effet que plus le nombre d'individus considérés est élevé moins le SSD calculé est fort. Nous ne disposons pas de suffisamment de données pour trancher définitivement. Il est néanmoins possible d'apporter de nouveaux éléments de discussion concernant l'hypothèse d'un dimorphisme variable. Au Portugal, là où le dimorphisme apparaît le plus fort, l'espèce est protégée depuis 1989 (Landry 2006). Dans le Nord du Pays, région d'où proviennent nos individus, des analyses génétiques ont été conduites sur les loups afin de déterminer le taux de mixité éventuel avec des individus domestiqués (*Canis lupus familiaris*). Il en ressort que les individus analysés sont purement sauvages et que l'on assiste dans cette région à une sorte de phénomène insulaire. Les loups étant nombreux mais circonscrits à des zones protégées relativement réduites, la variabilité génétique s'en voit diminuée (Pimenta *et al* 2005). Ce n'est pas le cas en Bulgarie ou en Russie où malgré la pression anthropique, les espaces de vie sont plus vastes et le brassage génétique plus aisé. Ce dimorphisme plus marqué que les loups du Portugal pourrait par conséquent être le résultat d'une compétition sexuelle plus importante (Dobson & Wigginton 1996, Van Valkenburgh & Sacco 2002).

²⁵ Rappelons que cette variable est utilisée par Palmqvist et collaborateurs (2002) pour estimer la masse corporelle des individus.

Enfin, il ressort de cette étude une confirmation des résultats de Van Valkenburgh & Sacco (2002). Les populations de loups analysées montrent un dimorphisme moins marqué (SSD compris ici entre 1,06 et 1,17) que chez d'autres carnivores tels que les Félins (ex. SSD = 1,26 pour *Panthera pardus*, Van Valkenburgh & Sacco 2002).

Nous retiendrons par conséquent, pour l'étude des populations fossiles, un **indice SSD moyen sur la canine supérieure, de 1.10**. Cette moyenne permet de gommer les éventuels biais d'échantillonnage et/ou d'accéder à une mesure de ce dimorphisme à l'échelle européenne.

Sur le squelette post-crânien plusieurs éléments anatomiques, notamment les os longs, présentent des longueurs maximales très différentes en fonction du sexe. Ces observations sont néanmoins selon nous, à modérer. Nous ne disposons en effet, de données sur ces éléments que pour la population du Portugal qui apparaît au vue des variables crâniennes et dentaires précédemment testées, particulièrement dimorphique. Afin de pouvoir généraliser les résultats, il serait nécessaire de vérifier la variabilité dimorphique de plusieurs autres populations. Nous pouvons néanmoins mettre en évidence le fait que les analyses bivariées conduites sur les os longs et le calcaneus (Figure 55) laissent entrevoir une distinction nette entre les individus des deux sexes.

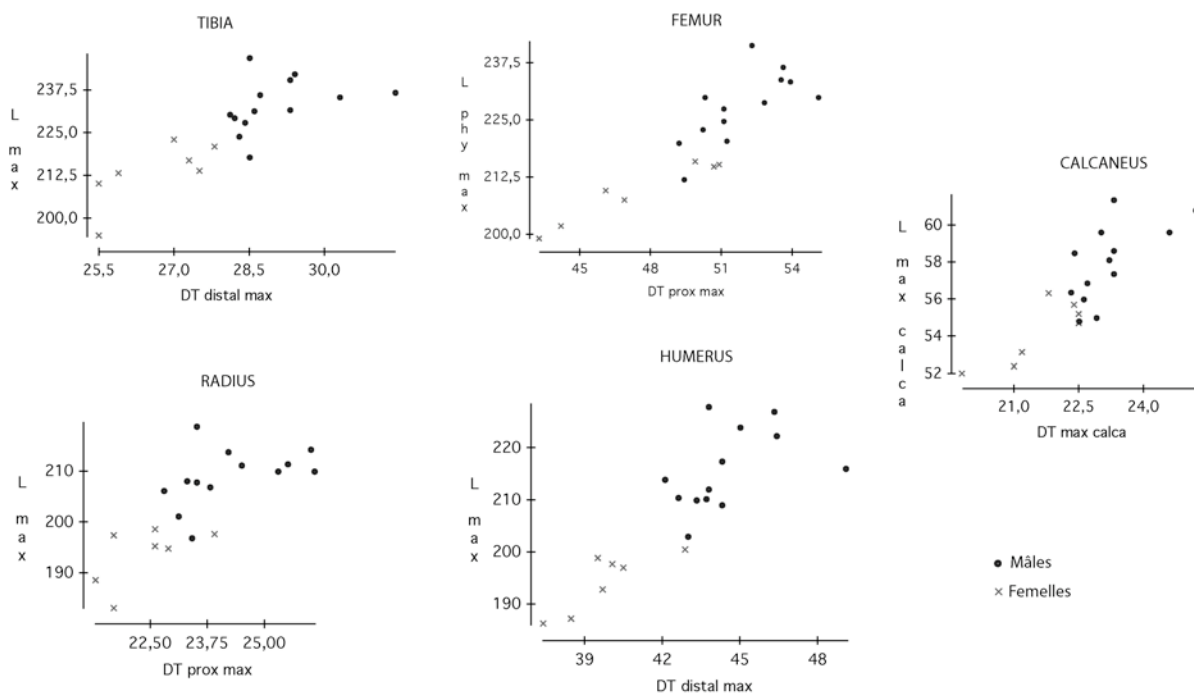


Figure 55 : Analyses bivariées de la dispersion de données ostéométriques (longueur et diamètre transverse) en fonction du sexe. Les données correspondent à 20 loups sexés provenant du Portugal. Les mâles sont figurés par un rond noir et les femelles par une croix.

Les SSD calculés (Tableau 25) mettent également en évidence ces différenciations sexuelles. On remarque par ailleurs que l'indice obtenu est relativement constant quelle que soit la variable utilisée. Le SSD moyen obtenu sur le squelette post-crânien est ici de l'ordre de 1,1.

| n=20 (13M/7F) | Tibia | | Fémur | | Calcaneus | |
|---------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|
| | L max (1:Tib-GL) | DT dist (7:Tib Bd) | L max (1:Fem-GL) | DT prox (2:Fem-Bp) | L max (1) | DT max (4) |
| SSD [IC 95%] | 1,09[1,05 ; 1,13] | 1,09[1,05 ; 1,12] | 1,09[1,06 ; 1,12] | 1,09[1,04 ; 1,15] | 1,07[1,04 ; 1,15] | 1,07[1,03 ; 1,12] |
| MOY M (écart-type) | 233,12 (7,7) | 29,0 (0,95) | 227,82 (7,84) | 51,82 (1,86) | 57,93 (2,09) | 23,18 (0,85) |
| MOY F (écart-type) | 213,3 (9,3) | 26,64 (0,98) | 209,14 (6,69) | 47,43 (3,12) | 54,20 (1,69) | 21,60 (1,0) |

Tableau 25 : Calcul de l'indice SSD et de l'intervalle de confiance à 95% associé à cet indice, sur le membre postérieur. SSD calculés à partir des longueurs maximales et des diamètres transverses des tibia, fémur et calcaneus de vingt loups sexés du Portugal

| n=20 (13M/7F) | Radius | | Humérus | |
|---------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|
| | L max (1:Rad-GL) | DT prox (3:Rad-Bp) | L max (1:Hum-GL) | DT dist (9:Hum-Bd) |
| SSD [IC 95%] | 1,08[1,05 ; 1,11] | 1,08[1,04 ; 1,12] | 1,11[1,08 ; 1,14] | 1,12[1,07 ; 1,16] |
| MOY M (écart-type) | 209,01 (5,67) | 24,23 (1,14) | 215,67 (7,66) | 44,44 (1,89) |
| MOY F (écart-type) | 193,63 (5,66) | 22,39 (0,89) | 194,33 (5,67) | 39,80 (1,72) |

Tableau 26 : Calcul de l'indice SSD et de l'intervalle de confiance à 95% associé à cet indice, sur le membre antérieur. SSD calculés à partir des longueurs maximales et des diamètres transverses des radius et humérus de vingt loups sexés du Portugal

Afin de déterminer dans quelle mesure ces différences sont significatives ou non, nous avons analysé les différences de formes entre mâles et femelles. L'analyse de ces différences par standardisation (technique du VSI modifié sous SIST) met en évidence, sur les données du squelette post-crânien (Tableau 25 et Tableau 26), des différences significatives entre mâles et femelles ($p < 0,01$). L'analyse des différences allométriques (différence moyenne de taille isométrique exclue) ne montre néanmoins aucune différence entre les spécimens des deux sexes (Figure 56). Les différences mises en évidence entre les mâles et les femelles d'une même population, restent donc purement isométriques.

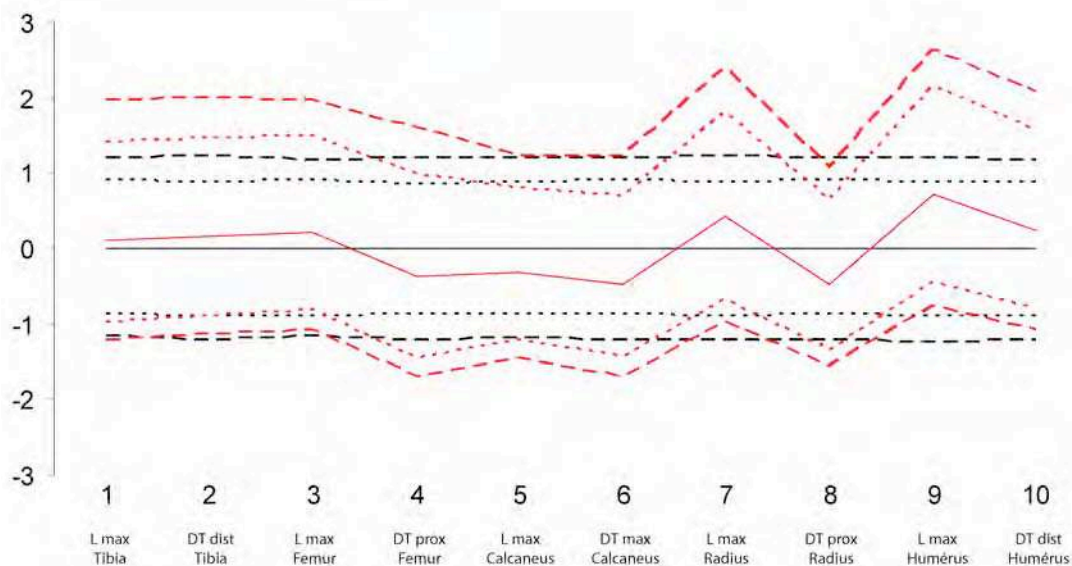


Figure 56 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des loups mâles du Portugal (en rouge) par rapport aux femelles (en noir) et après élimination de la différence moyenne de taille isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

L'ensemble de ces données indique un dimorphisme peut marqué mais significatif sur l'ensemble des parties squelettiques de cette espèce. Les mâles apparaissent en moyenne 10% plus grands que les femelles.

5. Variations de taille à l'échelle européenne

Plusieurs hypothèses sont invoquées dans la bibliographie pour expliquer les variations de stature des individus au sein d'une même espèce dans différents environnements. Nous voulions tester à partir de nos données biométriques, trois paramètres pouvant jouer un rôle sur la stature du carnivore ici étudié.

- La température
- La latitude
- La longitude

Le but de cette étude est d'apporter un nouvel éclairage à la question de stature et de vérifier la validité de la loi de Bergmann pour l'espèce *Canis lupus*. Les mesures les plus significativement corrélées à la stature des individus (*cf. supra*) ont été utilisées afin de percevoir l'impact de ces paramètres à l'échelle européenne. La réalisation de *boxplots* à partir de ces données permet non seulement de considérer l'étendue de la population, mais également de minimiser l'impact des individus de très grande et de très faible stature. Il est dès lors possible de mieux percevoir des tendances pour chacune des variables analysées. Reste néanmoins la question du dimorphisme sexuel. L'analyse des différences entre mâles et femelles menée précédemment met en évidence des différences d'ordre isométrique entre les deux sexes. D'autre part, le sex-ratio considéré dans chacun des groupes est relativement constant (*i.e.* les deux sexes sont représentés à part plus ou moins égale dans chaque région considérée) ; toutefois, pour le Portugal et la Pologne, les mâles sont plus nombreux. Par conséquent, il était important de déterminer dans quelle mesure tous les individus peuvent être considérés ensemble ou si des analyses selon le sexe doivent être menées en parallèle. Nous avons donc réalisé une première série d'analyses de manière à comparer les résultats issus de l'analyse des femelles seules, de l'analyse des mâles seuls et de l'analyse des deux sexes confondus (Figure 57).

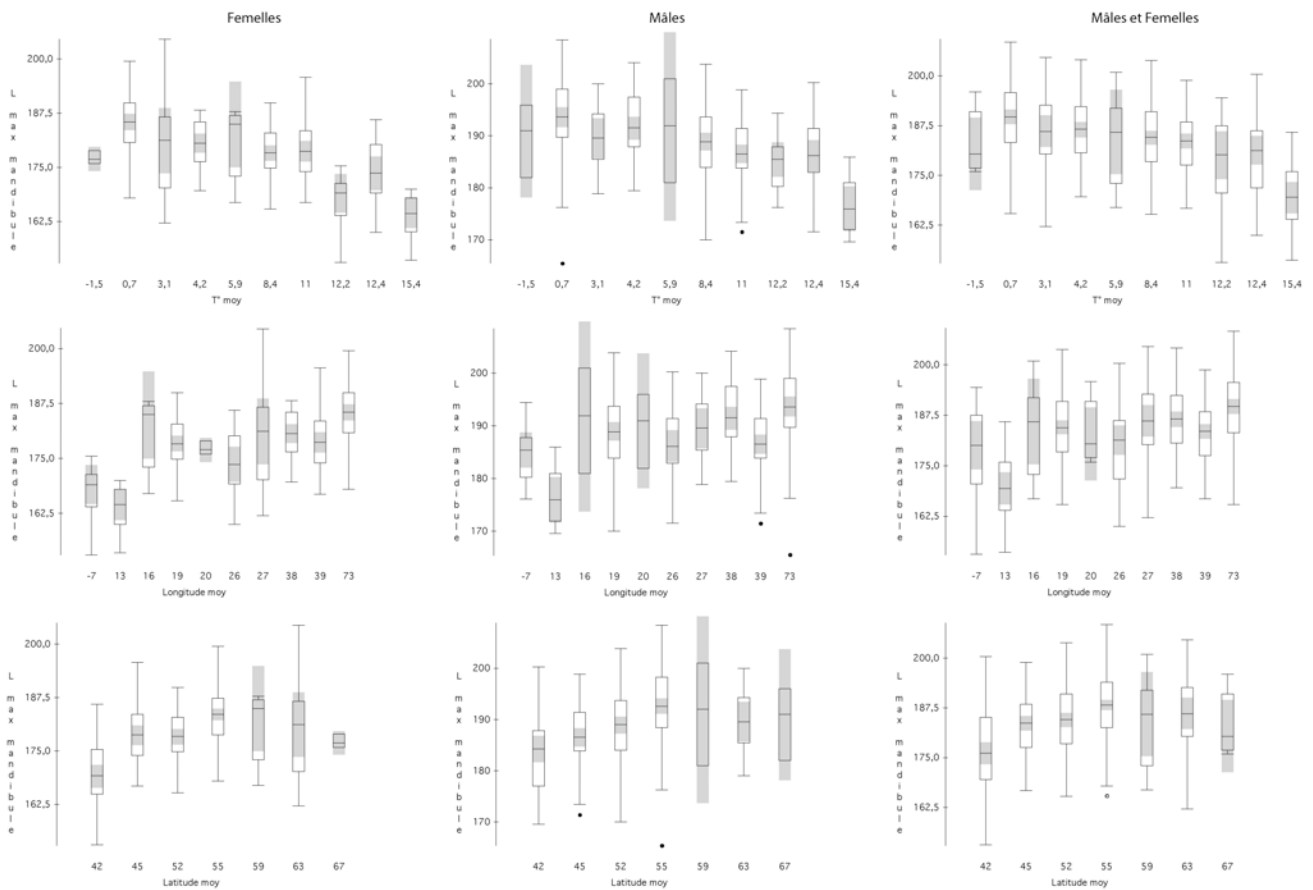


Figure 57 : Variation de la longueur maximale de la mandibule chez les femelles (à gauche), chez les mâles (au centre) et chez les individus des deux sexes confondus (à droite) en fonction de la température moyenne (en haut), de la longitude (au centre) et de la latitude (en bas).

Plusieurs informations importantes ressortent de cette analyse. Tout d'abord, les tendances observées sont les mêmes quel que soit le groupe considéré (mâles et femelles séparés ou l'ensemble des individus). Ainsi il ne semble pas y avoir de différences significatives que l'on prenne en compte les individus des deux sexes ensemble ou que l'on analyse les femelles séparément des mâles. On constate par ailleurs que la distinction mâles / femelles aboutit à l'analyse d'effectifs plus restreints pour lesquels les intervalles de confiance à 95% autour de la médiane sont plus importants et rendent la lecture graphique plus difficile. Nous proposons par conséquent pour l'ensemble des analyses, de considérer tous les individus ensemble tout en retenant les différences significatives de stature liées au dimorphisme, lors de l'interprétation des résultats. Signalons par ailleurs que pour une comparaison avec les séries fossiles, pour lesquelles les individus ne sont pas sexés, la démarche n'en sera que plus reproductible.

Les trois paramètres considérés apportent des informations intéressantes. Tout d'abord en ce qui concerne la température (*boxplots* du haut, Figure 58), on constate que plus cette dernière est élevée, plus la stature des loups diminue. La longitude (*boxplots* du milieu, Figure 58) apparaît comme la moins significative. Il faut néanmoins souligner que les variations observées peuvent être liées à la composante climatique. En effet les amplitudes climatiques peuvent être extrêmement différentes pour une même longitude. Dans le cas présent, le cas de l'Italie et de la Suède illustre parfaitement ce propos. Situés à une longitude similaire, les conditions environnementales y sont radicalement différentes. Dès lors il apparaît difficile de percevoir une tendance linéaire dans

l'analyse de l'évolution de la stature en fonction de cette composante. Enfin, si l'on considère la latitude, il est cette fois possible de considérer une corrélation positive. Plus la latitude augmente, plus la stature des loups est importante. Notons néanmoins que si cette corrélation apparaît nettement entre 42 et 55°N, elle est moins claire de delà de cette latitude. Cette remarque peut être mise en parallèle des résultats de McNab (1971) soulignant que pour le continent nord-américain, les corrélations entre latitude et taille corporelle ne sont pas vérifiées entre 45 et 60°N. Les résultats sont donc quelque peu différents pour le continent européen mais posent la question de l'existence de ce type de corrélation pour les latitudes les plus extrêmes.

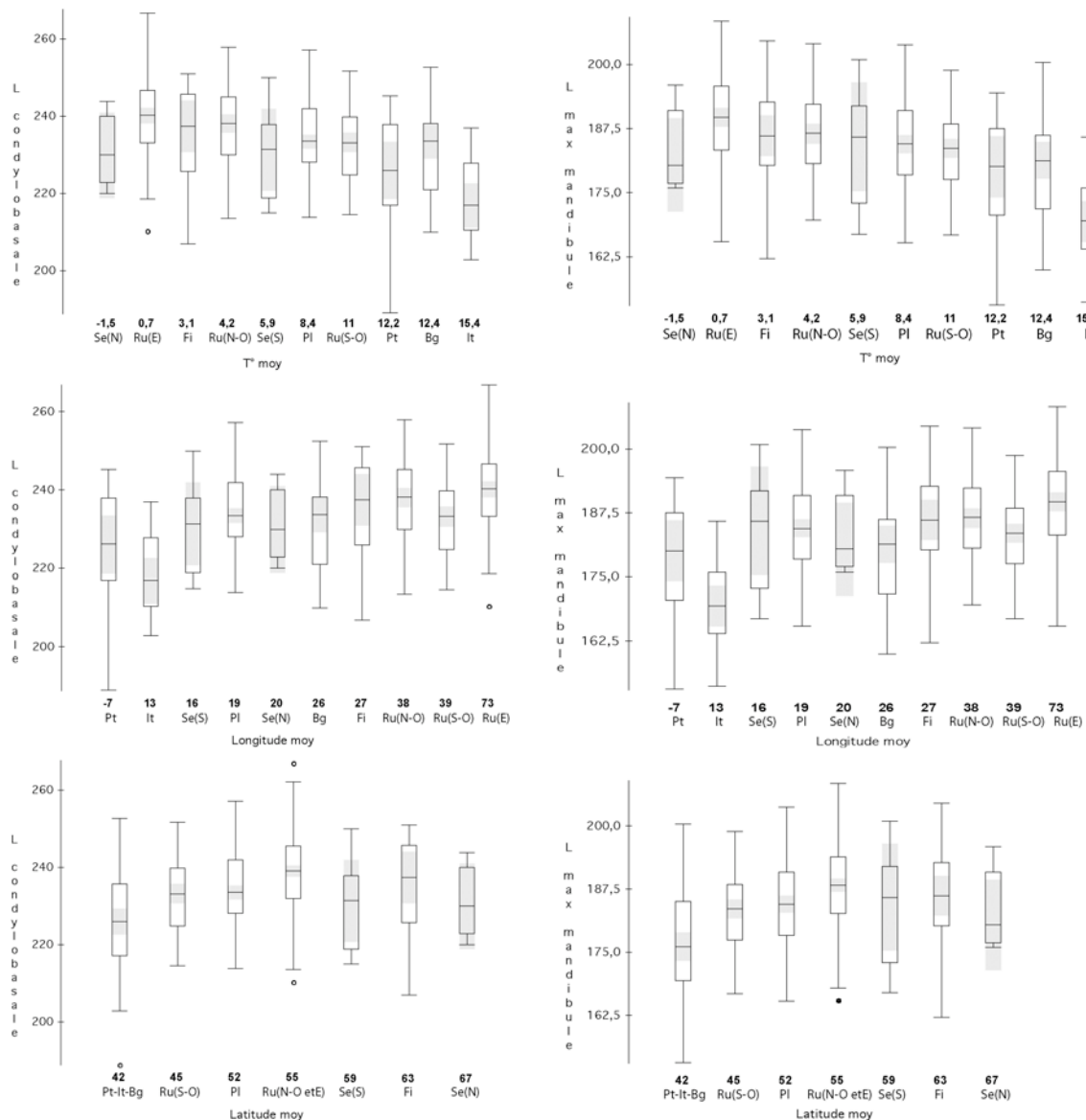


Figure 58 : Variation de la longueur condylo-basale (à gauche) et de la longueur maximale de la mandibule (à droite) en fonction de la température moyenne (en haut), de la longitude (au centre) et de la latitude (en bas) sous lesquels évoluent les individus de notre référentiel européen. Sont également figurées les pays d'origines (Se : Suède ; Ru : Russie ; Fi : Finlande ; PI : Pologne ; Pt : Portugal ; Bg : Bulgarie ; It : Italie) ayant que les régions (N : nord, O : ouest ; S : sud ; E : est)

Pour résumer, nous pouvons retenir qu'une corrélation négative entre les températures annuelles moyennes et la stature des loups est mise en évidence. A l'inverse, plus la latitude augmente, plus

ces derniers sont de grande taille, tout du moins entre 42 et 55° N. Ces observations permettent par conséquent de démontrer qu'**à l'échelle européenne, les loups suivent la loi de Bergmann.**

Afin de compléter notre analyse, nous avons étudié la distribution de ces variables linéaires en fonction des types de climat (Figure 59). Dans le but de percevoir une possible tendance, nous avons regroupé les individus vivant sous le même type de climat, en ordonnant les climats du plus clément (climat méditerranéen) au plus rude (climat continental de Russie).

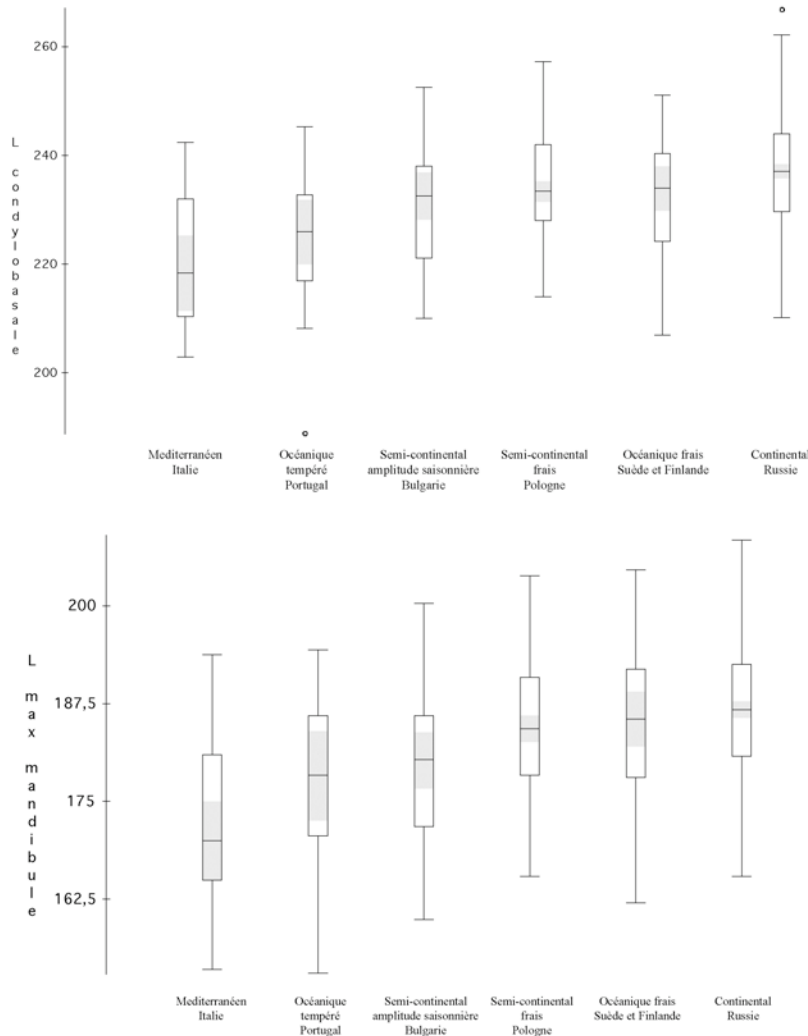


Figure 59 : Variation de la longueur condylo-basale (en haut) et de la longueur maximale de la mandibule (en bas) en fonction du climat.

La corrélation est ici encore plus nette et laisse entrevoir que des contraintes climatiques plus difficiles entraînent une augmentation moyenne globale de la stature des individus.

Outre ces facteurs, nous voulions également discuter des autres variables avancées pour expliquer les changements de stature des individus :

- la taille des proies
- leur disponibilité

Etant donné l'étendue géographique et environnementale considérée ici, il est impossible de déterminer précisément le régime alimentaire de chacun des individus de notre population de référence. Les données biologiques sur ce carnivore laisse percevoir de grande variabilité dans le spectre chassé en fonction de l'environnement général, de la saison mais également de l'anthropisation du milieu. De façon globale, il semble que les loups du Sud-ouest de l'Europe et des Balkans (Italie, Portugal et Bulgarie) se nourrissent préférentiellement d'Ongulés de petite taille : Chèvre (*Capra hircus*) au Portugal (Alvarez *et al.* 2000, Carreira & Petrucci-Fonseca 2000, Pimenta *et al.* 2005) de Sanglier (*Sus scrofa*) et de petits Cervidés tel que le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) en Italie et en Bulgarie (Capitani *et al.* 2003, Landry 2006). En Europe centrale le Cerf (*Cervus elaphus*), le Chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le Chamois (*Rupicapra*) sont leurs principales proies (Landry 2006, Okarma 1998). Plus au nord, ce sont le Renne (*Rangifer tarandus*) et l'Elan (*Alces alces*) qui constituent la majeure partie de leur régime alimentaire (Landry 2006). La présence et donc le choix de ce gibier sont fortement liés aux contraintes environnementales. Ainsi si l'on compare la taille des espèces consommées à la taille du prédateur, on constate que de manière générale les loups se nourrissant de petits gibiers (Italie, Portugal, Bulgarie) sont plus petits que ceux qui se nourrissent d'Ongulés plus grands (Pologne, Russie, Suède et Finlande). Néanmoins la différence manifeste de stature entre les loups italiens et ceux provenant du Portugal et de Bulgarie, ne peut pas s'expliquer par la taille des espèces chassées puisqu'elle est comparable dans ces trois pays. La corrélation entre la taille du prédateur et la taille de ses proies ne peut donc pas être rejetée, mais est insuffisante pour expliquer les différences observées.

Si l'on considère le paramètre de disponibilité, les observations éthologiques sur les populations de loups indiquent que plus la latitude augmente, plus la taille du territoire augmente (Mech & Boitani 2003). Nous avons en outre montré que plus la latitude augmente, plus la taille des loups augmente (loi de Bergmann *cf.* supra). Nous pouvons par conséquent nous demander dans quelle mesure la stature des loups détermine la taille du territoire. Cette éventuelle corrélation est cependant difficilement vérifiable en raison de l'absence de données pour notre corpus, sur les territoires des loups étudiés.

D'autres corrélations sont également envisagées. Celle entre latitude et biomasse en Ongulés est délicate à proposer, mais est souvent avancée pour discuter de la taille corporelle des prédateurs. La biomasse des Ongulés varie en fonction d'un ensemble de facteurs écologiques et est donc différente d'un biome²⁶ à un autre (Delpech 1999, Ramade 1994). Eu égard aux données disponibles pour caractériser la biomasse des différents écosystèmes, il est possible de confronter ces données à celles concernant la stature des individus. A l'échelle européenne, les biomes sont variés (Figure 60) et les loups sont répartis dans l'ensemble de ces derniers.

²⁶ Un biome est défini par l'ensemble des biocénoses d'un territoire (Babin 1971)

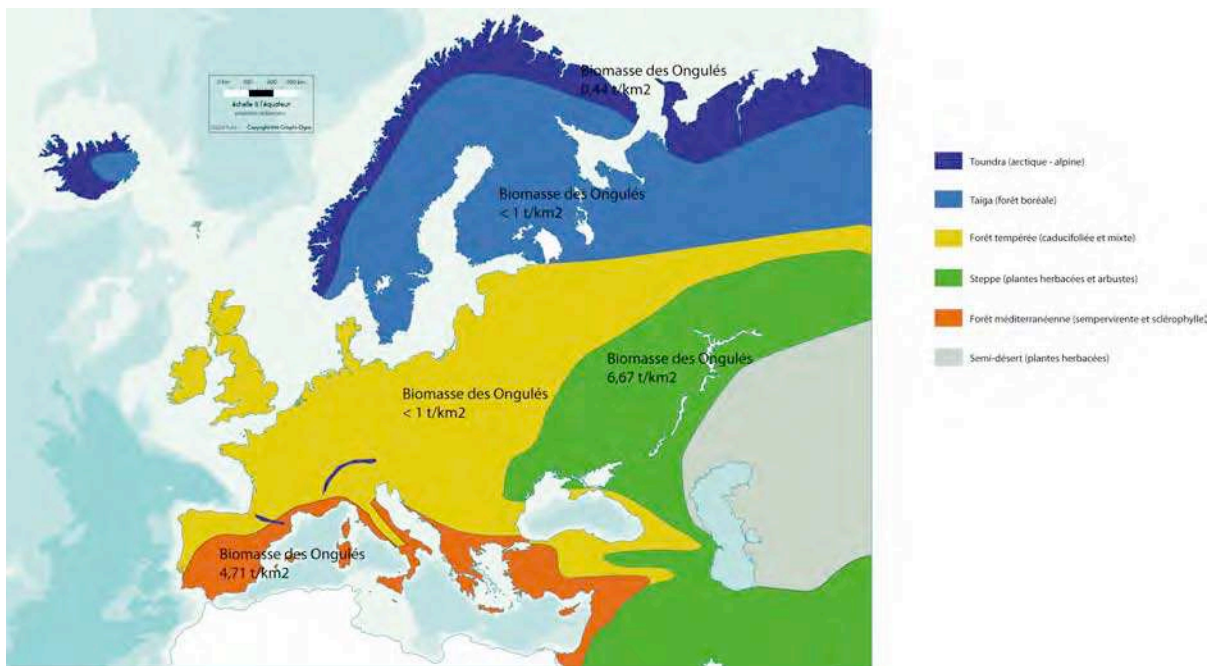


Figure 60 : Répartition des biomes en Europe et données sur la Biomasse des Ongulés. D'après Ramade 1994, Prentice *et al* 1996, Delpech 1999.

Certaines correspondances sont dès lors possibles entre biomasse et stature des individus. Les loups les plus grands de notre référentiel sont ceux provenant de Russie où la biomasse des Ongulés est forte (de l'ordre de $6,67 \text{ t/km}^2$). On constate cependant que pour une biomasse comparable (de l'ordre de 1 t/km^2) la stature des individus peut être très variable (Portugal vs Pologne). Les différences de stature des individus ne peuvent donc pas être uniquement liées à la disponibilité en proies.

Les données concernant le régime alimentaire de loups italiens évoluant dans trois écosystèmes différents (alpin, méditerranéen et région des Apennins), renforce cette idée. Les espèces présentes dans ces écosystèmes ne sont pas les mêmes (*i.e.* en terme de présence/absence et en terme de fréquence) et la biomasse des Ongulés diverge. Cependant, dans l'ensemble de ces écosystèmes, on observe des différences entre les groupes non pas en terme de stature mais dans les choix de prédation. Les espèces chassées ne sont pas choisies systématiquement en fonction de leur fréquence dans le milieu, mais plus en fonction de contraintes environnementales. (Capitani *et al.* 2003).

L'ensemble de ces observations, indique que la combinaison de facteurs environnementaux est une explication la plus vraisemblable pour justifier des différences de tailles observées chez *Canis lupus*. Loin de prétendre clore le débat, nous considérons que la variation de taille observée au sein de l'espèce *Canis lupus* est le fait d'une combinaison de variables parmi lesquelles la latitude et la température jouent un rôle non négligeable. Notre analyse confirme donc l'application de la loi de Bergmann à l'espèce *Canis lupus*, mais montre également que les autres hypothèses écologiques ne doivent pas être négligées pour expliquer les variations observées.

Pour les populations fossiles, les variations climatiques ainsi que les espèces associées au Loup dans les gisements doivent être considérés de manière à proposer une dynamique évolutive cohérente.

6. Morphologie ostéologique et dentaire des loups actuels

Au-delà de ces questions sur les différences de taille des individus en Europe, se pose la question de l'homogénéité morphologique des individus. Nous avons pu démontrer que la stature des loups est extrêmement variable sur le continent européen (*cf. supra*). Reste cependant à déterminer si ces changements de taille sont accompagnés de **différences de formes**. De cette question découle de nombreuses implications pour le fossile et démontrerait le cas échéant que certains caractères morphologiques ne peuvent pas être utilisés à des fins évolutives. L'étude des variations anatomiques non métriques intra-spécifiques est relativement peu fréquente dans le registre paléontologique et archéozoologique (Callou 2002). Pourtant les recherches en paléoanthropologie ont largement démontré l'apport de ce type d'approche. Les variations anatomiques qui résultent de phénomènes de variabilité naturelle, ne constituent pas des éléments de diagnose spécifique. Il est par conséquent important de les mettre en lumière de manière à ne pas les utiliser de façon incorrecte pour la diagnose des espèces fossiles.

Les résultats sur le squelette post-crânien de populations actuelles sont limités en raison de la rare conservation de ces éléments dans les collections des Muséums. Ceci rend le bilan morphologique délicat à tirer à l'échelle européenne. Les observations que nous avons pu conduire sur ces parties squelettiques sur la population du Portugal et sur quelques individus provenant d'Italie et de Bulgarie ne laisse toutefois pas percevoir de différences morphologiques significatives.

Sur le crâne et les dents les informations sont nettement plus nombreuses et autorisent par conséquent une analyse détaillée. Les observations menées sur les dents ont permis de révéler l'existence de plusieurs variations anatomiques à l'échelle européenne. Ces caractères ont été observés dans une fréquence variable (de 1 à 10% des individus) et varient selon les populations. Sur la mandibule, nous avons observé deux éléments présentant des variations.

- L'espacement inter-dentaire, notamment entre les prémolaires, apparaît relativement variable. Ainsi chez certains individus les prémolaires sont en contact les unes des autres et entre la LP4 et la LM1, on observe un léger chevauchement de la partie distale de la quatrième prémolaire avec la partie proximale (premier tiers du paraconide) de la carnassière inférieure. Cette réduction de l'espace inter-dentaire est rare et ne concerne que 2% des loups actuels. Chez les autres individus, les dents sont nettement plus espacées et aucun chevauchement n'est constaté entre les dents.
- Les prémolaires inférieures portent des denticules postérieurs, mais leur développement est variable notamment au niveau de la seconde prémolaire (Figure 61). Sur cette dent, le denticule postérieur n'est pas systématiquement présent. Ce caractère concerne 5% des individus de notre population de référence (Portugal, Bulgarie et Italie confondus).

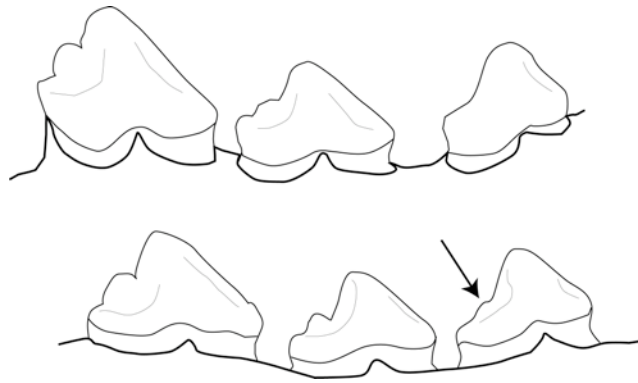


Figure 61 : Morphologie variable des prémolaires inférieures chez *Canis lupus* (vues linguales). En haut : rangée dentaire d'un loup dont la P2 ne porte pas de denticule postérieur et dont l'espace entre les prémolaires est nettement marqué. En bas, le denticule de la P2 est présent.

Sur la rangée dentaire supérieure, des variations sont également détectables.

- L'espacement entre les prémolaires est là encore variable.
- La plus importante des variations réside dans la morphologie de la première molaire supérieure (Figure 62). Tout d'abord, il est important de noter que des denticules surnuméraires peuvent apparaître, conférant à certaines cuspides un aspect bilobé. De plus, l'amincissement médial de la dent est extrêmement variable lui conférant une torsion générale plus ou moins marquée. Enfin, le contour de la partie linguale de la dent apparaît de morphologie extrêmement variable. Ainsi on distingue un schéma morphologique « mince et allongé » (Figure 62, 1a), « court et trapu » (Figure 62, 1b) ou « plus anguleux » (Figure 62, 3)

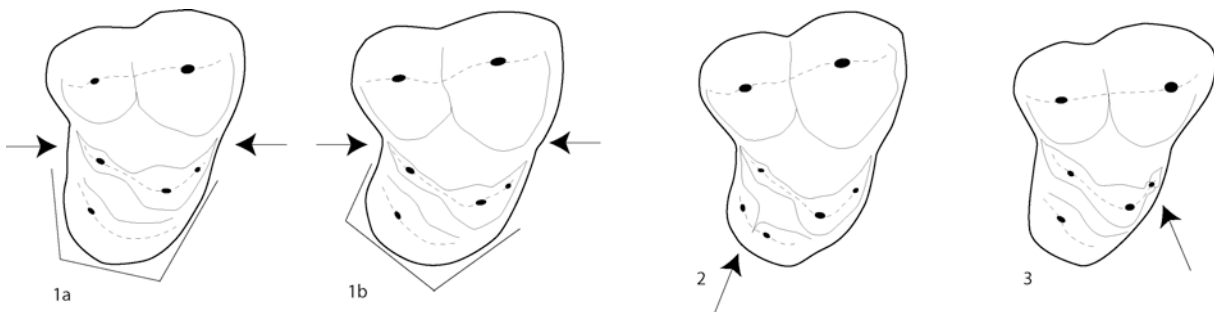


Figure 62 : Morphologie variable de la première molaire supérieure de *Canis lupus* (vue occlusale). Les deux premiers schémas 1a et 1b, illustre l'étranglement médial variable. Sur la seconde molaire (1b) l'amincissement est plus marqué, la dent présente une torsion marquée vers le coté distal. La troisième molaire (2) présente du coté lingual, un dédoublement de l'hypocône. Le dernier exemple (3) illustre la présence sur quelques molaires supérieures d'un dédoublement au niveau du protocône.

Il existe donc bien chez les populations actuelles de loups des variations d'état de caractères. L'espacement relatif des prémolaires ainsi que la présence ou le développement plus ou moins important de denticules ou de cuspides surnuméraires ne constituent donc pas des caractères à valeur spécifique.

En ce qui concerne la morphologie crânienne, les travaux menés par Nowak (1995) sur les loups nord-américains permettent de différencier des groupes ou sous-espèces. Ces études basées sur l'analyse multivariée de données ostéométriques crâniennes, révèlent des morphologies variables

(Nowak 1995). Ce type d'analyse a par ailleurs été largement développé pour l'étude de la variabilité crânienne chez les Mustélinés (Lynch 1996).

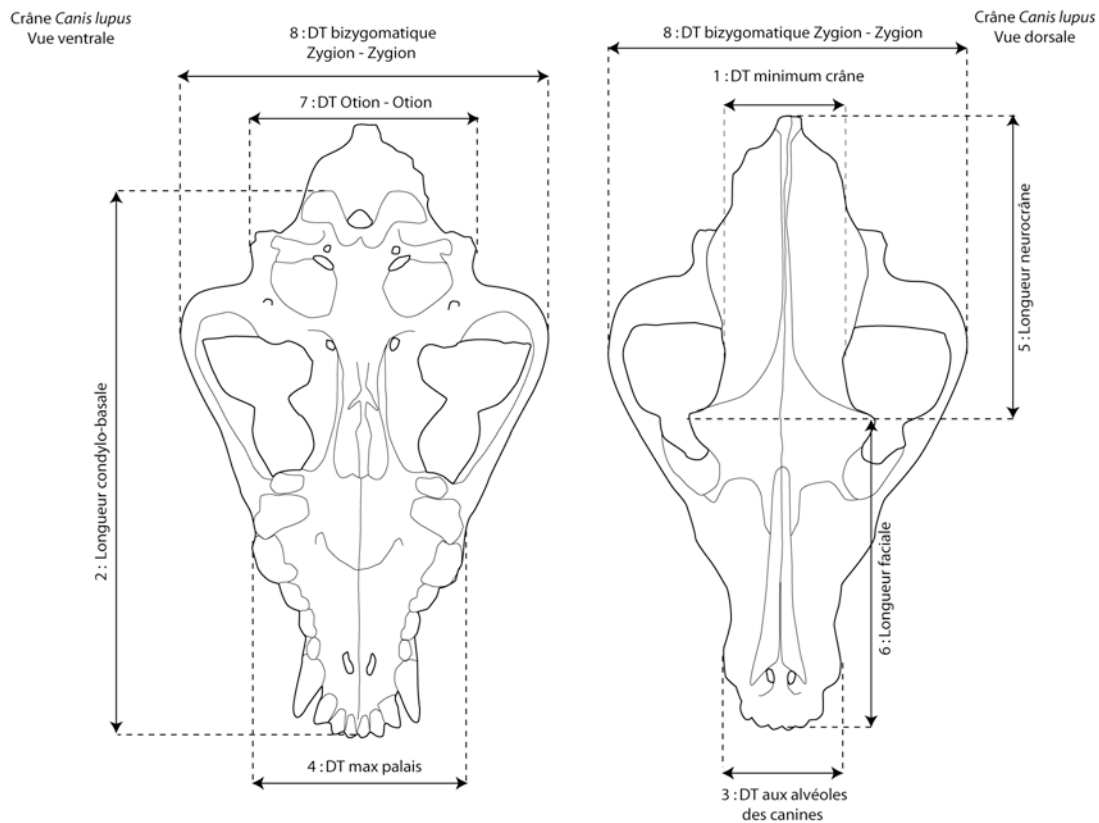


Figure 63 : Mesures utilisées pour discuter des différences de forme des crânes des loups européens.

Huit variables crâniennes, sélectionnées en fonction des travaux précédents et de notre corpus de données, ont été analysées sur notre référentiel (Figure 63). Le but est de quantifier les éventuelles différences de forme pouvant exister sur le continent européen.

Nous avons dans un premier temps considéré les mesures une à une de manière à comparer les populations entre elles. Les résultats des ANOVA²⁷ indiquent des différences hautement significatives ($p < 0,001$) entre les populations (Russie, Suède, Finlande, Pologne, Bulgarie, Portugal et Italie) pour toutes les variables testées, excepté pour le diamètre transverse minimal du crâne.

Afin de discuter plus spécifiquement des différences, nous avons effectué un test HSD de Tukey²⁸ permettant d'accéder aux différences significatives de moyennes en considérant les populations deux à deux. Ces analyses démontrent une individualisation des loups italiens, sur la longueur du neurocrâne (Mes 5) et le diamètre Otion-Otion (Mes 7) par rapport à toutes les autres populations (Figure 64). Cette séparation n'est cependant effectuée qu'en analysant les variables une à une et ne nous renseigne donc pas sur le format des crânes.

²⁷ ANOVA : ANalysis Of Variance permet de comparer les variances obtenues entre plusieurs échantillons.

²⁸ Honest Significant Differences (*cf.* Partie 2. Aspects méthodologiques)

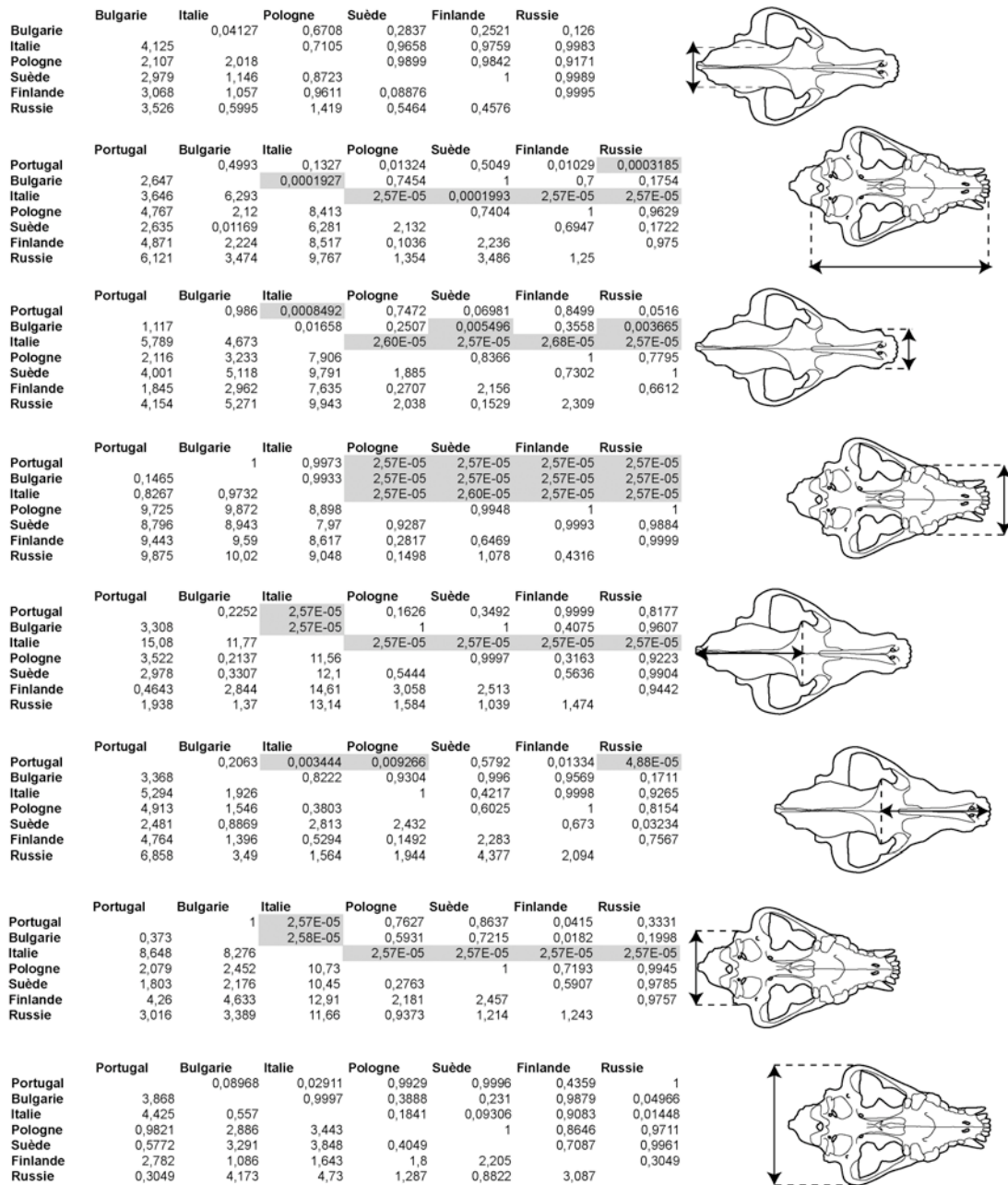


Figure 64 : Résultats des test HSD de Tukey menés sur les variables crâniennes des populations européennes étudiées. En gris apparaissent les différences hautement significatives (< 0,01).

Il semblait par conséquent intéressant de pousser les analyses de manière à déterminer dans quelle mesure ces différences métriques contribuent à des différences de format. À la manière des études menées par Nowak en 1995²⁹ et Lynch en 1996³⁰, nous avons réalisé une analyse canonique de variables (CVA), afin de maximiser les différences entre les populations en considérant l'ensemble des données. La CVA semble confirmer les analyses statistiques puisque la population de loups italiens, s'individualise nettement sur le graphique par rapport aux autres groupes (Figure 65).

²⁹ Etude menée sur des crânes de loups nord-américains et européens afin de discuter de l'individualisation de sous-espèces.

³⁰ Etude de cinq populations de loups européennes afin d'identifier des différences de forme crânienne entre les cinq groupes.

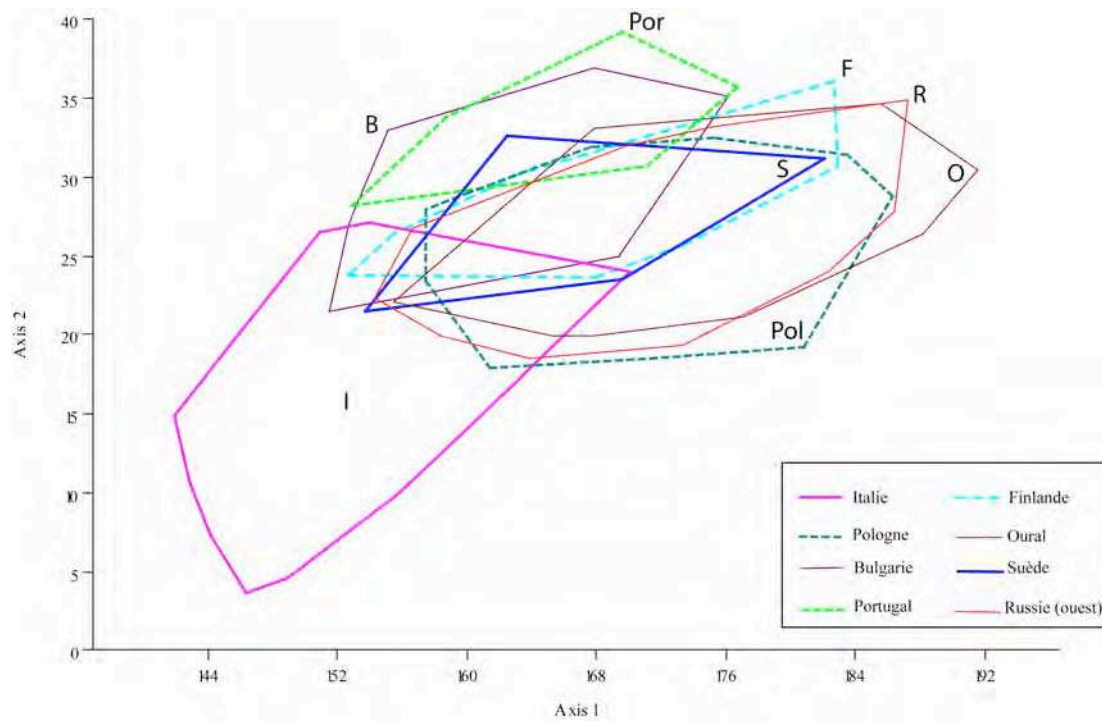


Figure 65 : Analyse canonique de variables conduite sur les mesures crâniennes de groupes de loups européens.

Ce résultat conforte les données taxonomiques concernant les sous-espèces européennes. Les loups italiens (*Canis lupus italicus*) apparaissent comme nettement différents des autres loups européens. Néanmoins ce type d'analyse multivariée est difficilement interprétable en terme de forme car elle ne précise pas quelle(s) variable(s) induit la séparation.

Il était donc important de compléter ce résultat par d'autres analyses permettant de discuter de la nature de ces divergences (*i.e.* différence de taille et/ou de conformation). Dans ce but, nous avons utilisé la technique du VSI modifié sous SIST³¹. Les différences significatives entre les loups italiens et finlandais perçus au travers des résultats des ANOVA et des test HSD (Figure 64) ainsi que le faible chevauchement entre ces deux groupes sur le résultat de la CVA (Figure 65), nous ont conduit, à analyser dans un premier temps les différences relatives entre ces deux populations. Des dissemblances nettes apparaissent. Le test de Welch (test d'égalité des moyennes) indique que les deux échantillons sont significativement différents (Welchs' $t = 3,41574$; $p < 0,01$).

³¹ Technique de standardisation « Size Index Scaling Techniques » voir Aspects méthodologiques (Partie 2).

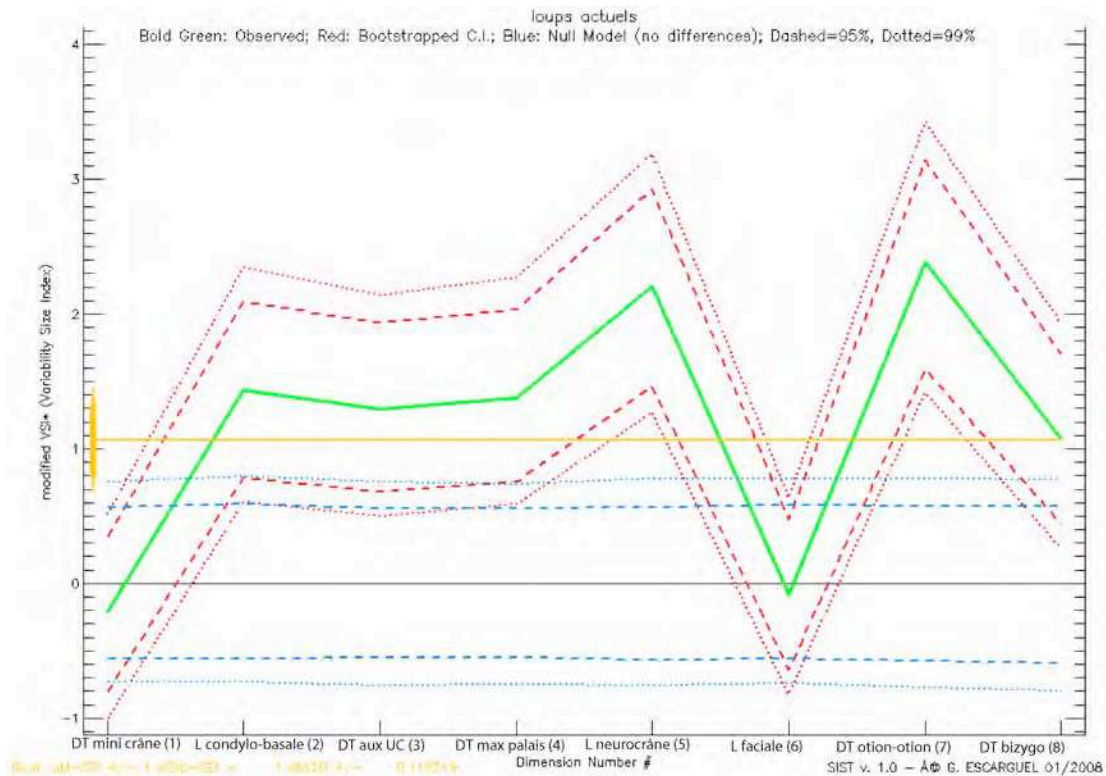


Figure 66 : Diagramme obtenu par la technique du VSI modifié sous SIST. Ici la population de référence correspond aux loups d'Italie (modèle nul en noir et intervalle de confiance associé en bleu : à 95% tirets et 99% pointillés). La population de comparaison (trait vert et intervalle de confiance associé en rouge : à 95% tirets et 99% pointillés) regroupe les loups de Finlande. En orange est figurée la différence de taille isométrique moyenne et son intervalle de confiance (95% en trait épais et 99% en trait fin).

Cette distinction peut cependant être d'ordre isométrique ou allométrique. Pour répondre à cette question nous avons éliminé la différence moyenne de taille isométrique de notre corpus de données (Figure 67). Il est dès lors possible de comparer les deux populations, de manière à ne discuter que des différences d'ordre allométrique.

Il existe une différence dans la forme générale du crâne de ces deux groupes. Si on analyse plus précisément la source de ces dissemblances, les crânes des loups finlandais diffèrent de ceux de leurs congénères italiens par de relatifs faibles diamètres transverses minimaux du frontal et longueur faciale et par un plus fort diamètre Otion-Otion (Figure 67).

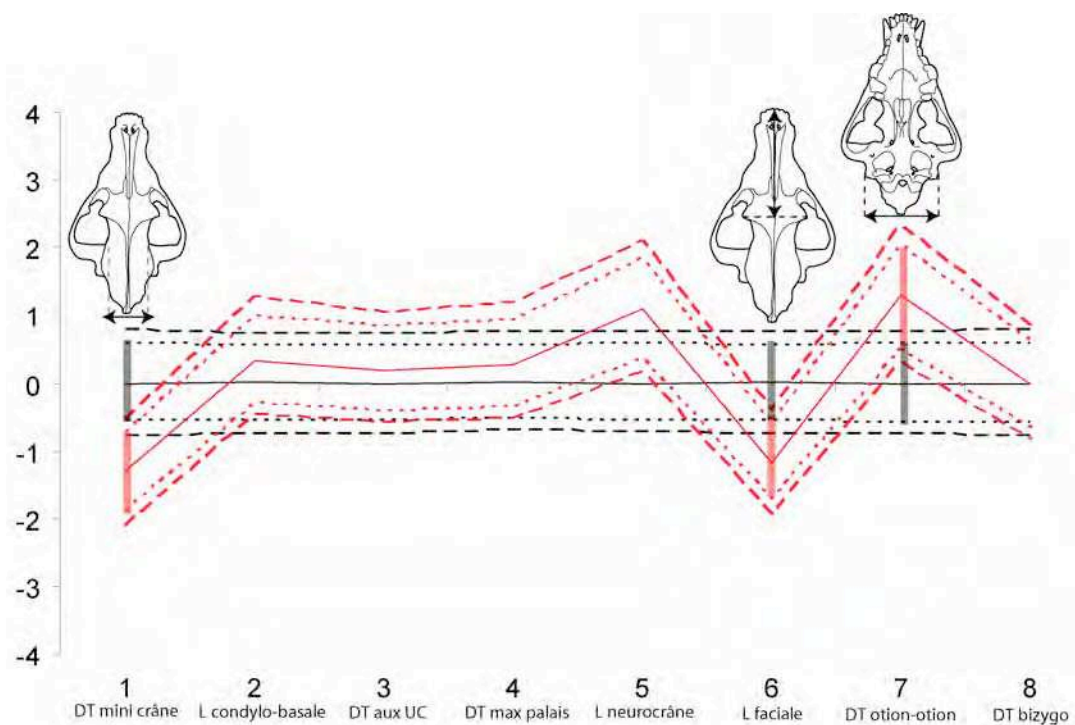


Figure 67 : Comparaison par technique VSI* des loups de Finlande (en rouge) par rapport à la population d'Italie (en noir) après élimination de la différence moyenne de taille isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

Ces différences étant établies, il était indispensable de procéder aux mêmes analyses pour les autres populations. Les loups du Portugal montraient eux aussi d'après l'analyse canonique de variables des différences par rapport aux loups italiens (*i.e.* aucun chevauchement des deux groupes sur la Figure 65). Les tests HSD réalisées précédemment soulevaient également cette différenciation, puisque pour plusieurs variables les loups portugais apparaissaient comme significativement différents des autres populations (Figure 64). Nous avons par conséquent analysé les différences de formes entre deux populations : celle du Portugal et celle d'Italie. Le test de Welch n'indique pas de différence significative entre les deux échantillons. Les différences observées entre les populations italienne et portugaise ne sont donc pas significatives.

Afin de nous assurer de l'existence ou non de différences de forme entre les populations étudiées, nous avons poursuivi ce type d'analyse en confrontant tous les couples de population.

| | Italie | Portugal | Bulgarie | Finlande | Russie | Suède | Pologne |
|----------|--------|----------|----------|----------|--------|-------|---------|
| Italie | | * | - | ** | ** | * | * |
| Portugal | | | - | * | * | - | - |
| Bulgarie | | | | ** | ** | - | * |
| Finlande | | | | | - | - | - |
| Russie | | | | | | - | ** |
| Suède | | | | | | | - |
| Pologne | | | | | | | |

Tableau 27 : Résultats des tests de Welch pour tous les couples testés par la technique du VSI* (- : pas de différence ; * : $p < 0,1$; ** : $p < 0,01$)

Deux groupes peuvent être individualisés :

- D'une part les loups provenant de Suède, Finlande, Pologne et Russie
- Et d'autre part les loups du Portugal, d'Italie et de Bulgarie

Des différences allométriques ont été mises en évidence entre les loups italiens et finlandais. Ce modèle est généralisable entre les deux groupes puisque dans chacun des cas c'est l'allométrie qui explique les différences. Toutefois, selon les populations considérées, on constate que se ne sont pas les mêmes variables qui sont impliquées. Alors qu'entre les loups finlandais et italiens, ces différences apparaissent au niveau des parties supérieure (longueur faciale et diamètre transversal minimal du crâne) et postérieure (diamètre maximal aux processus paraoccipitaux – otion-otion) du crâne, les résultats sont différents entre les loups polonais et bulgares (Figure 68).

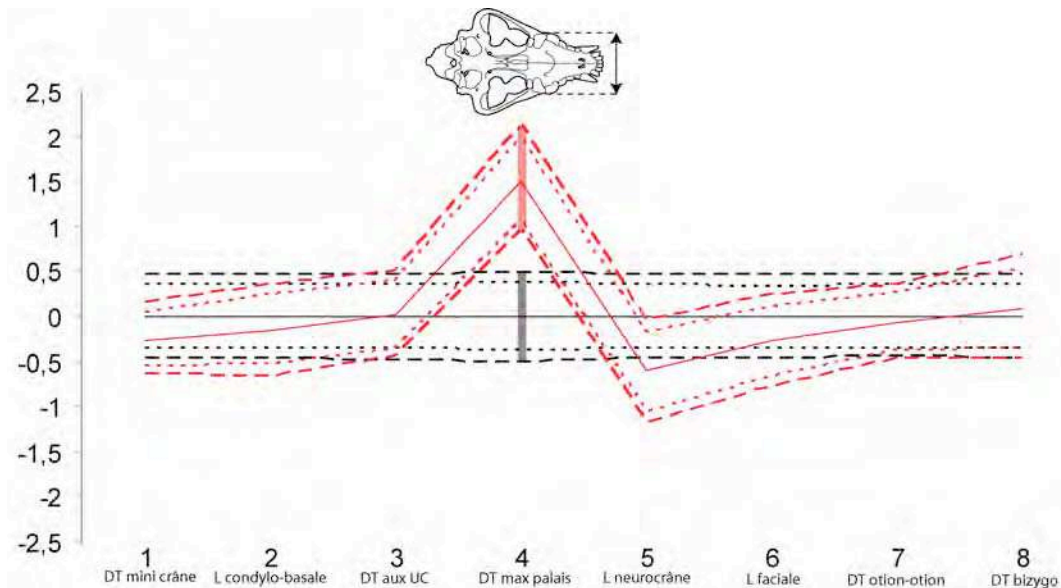


Figure 68 : Comparaison des données VSI issues de la comparaison des loups de Pologne (en rouge) par rapport à la population de Bulgarie (en noir) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

Entre ces deux populations les différences sont liées à une seule variable, en l'occurrence, le diamètre transversal maximal du palais. Comparativement aux loups de Bulgarie, les loups de Pologne présentent un palais plus large.

Il faut également signaler que dans le premier groupe (*i.e.* Russie, Pologne, Finlande, Suède), des différences significatives ($p < 0,01$) apparaissent entre les loups de Pologne et ceux de Russie. Il était donc à nouveau intéressant d'analyser la nature de ces différences sachant par ailleurs que ces deux populations ne sont pas significativement différentes des loups de Finlande et de Suède. La différence moyenne de taille isométrique a été soustraite à la population étudiée, ici, les loups provenant de Pologne (Figure 69).

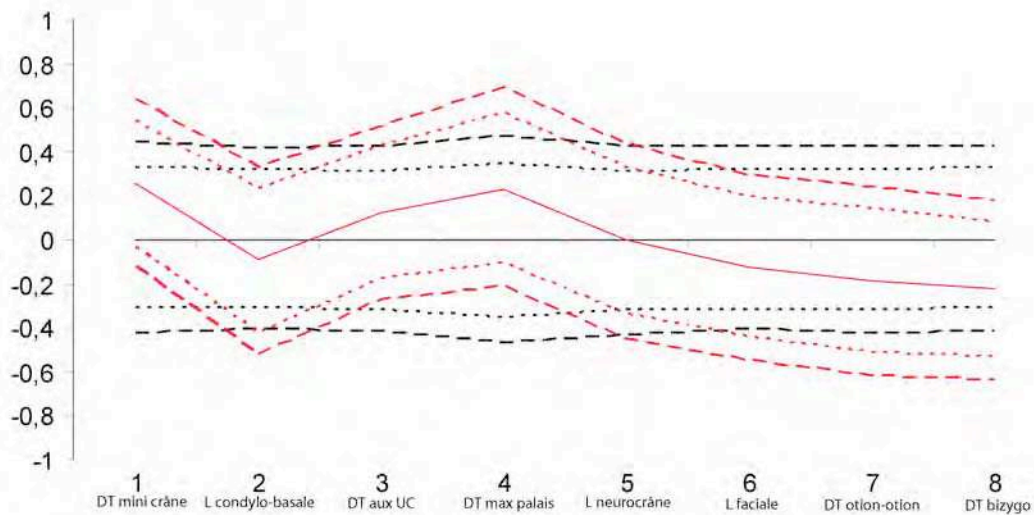


Figure 69 : Comparaison des données VSI issues de la comparaison des loups de Russie (en rouge) par rapport à la population de Pologne (en noir) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

Le diagramme obtenu (Figure 69) met dans ce cas en évidence l'absence de différences allométriques entre les deux populations. Les différences entre les loups de Pologne et de Russie sont donc strictement isométriques.

L'analyse des différences de formes entre l'ensemble de ces populations (technique du VSI* sous multi-SIST) fait également ressortir des dissemblances. L'analyse en coordonnées principales des matrices de distances allométriques moyennes couplée aux résultats des *Réseaux Traversants Bootstraps* associés à ces matrices (Escarguel 2008, cf. Partie 2) met en évidence des liens entre les loups du Portugal et de Bulgarie d'une part et entre ceux de Finlande, Suède, Pologne et Russie d'autre part.

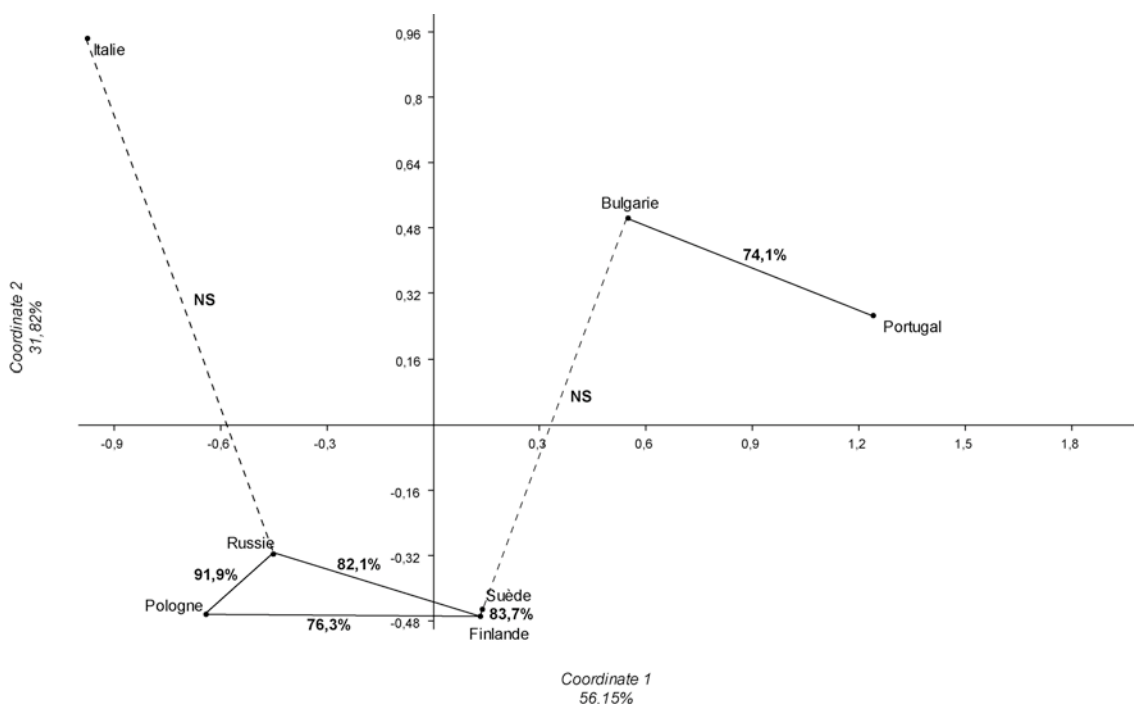


Figure 70 : Analyse en coordonnées principales (ACoP) des matrices de distances allométriques sur laquelle sont figurés les résultats des Réseaux Traversants Bootstrap. NS : < 60%

En couplant les résultats issus des différentes analyses, il est possible de proposer un bilan morphologique concernant les populations européennes étudiées. Trois groupes peuvent être individualisés :

- Le premier est composé par les loups italiens (*Canis lupus italicus*). Leur taille apparaît nettement plus restreinte que celle de leurs congénères européens. Au niveau de la morphologie crânienne il apparaît que ces individus présentent en proportion, une longueur faciale plus importante (notamment par rapport aux loups finlandais) et un neurocrâne relativement plus court que les autres loups européens (notamment par rapport aux loups du Portugal et de Bulgarie). Rappelons d'autre part que les analyses génétiques menées sur cette population indiquent une différence génotypique par rapport aux loups des pays voisins (Nowak & Federoff 2002, Lucchini *et al.* 2004).
- Le second groupe est composé des loups portugais et bulgares. Ils sont plus grands que ceux d'Italie et leur morphologie crânienne diffère de celle des loups vivant plus au Nord et plus à l'Est par un palais significativement moins large.
- Le dernier groupe comprend les loups de Pologne, Suède, Finlande et de l'Est de la Russie. Les différences perçues entre ces individus sont strictement isométriques.

Ces différences dans la forme générale du crâne sont très intéressantes et pourraient suggérer plusieurs types d'adaptations. Ces résultats montrent que les proportions crâniennes peuvent être variables au sein d'une même espèce. Ces caractères (longueur du neurocrâne, diamètre transverse du palais, etc...) sont donc des caractères adaptatifs « régionaux » n'ayant donc pas de valeur spécifique.

Par ailleurs, ces résultats peuvent être mis en parallèle de la discussion concernant la distinction des sous-espèces de loups sur le continent européen (Figure 51). Les trois groupes mis en évidence par nos analyses peuvent être reliés aux trois sous-espèces identifiées en Europe occidentale. Le premier groupe se rapprochant de *Canis lupus italicus*, le second, constitué par les loups du Portugal et de Bulgarie correspondrait à la sous-espèce *C.l. lupus* et le dernier groupe à la sous-espèce *C.l. communis*.

III. Conclusions

Les données combinées de la bibliographie et de l'étude de ce référentiel sont très instructives. Elles permettent, au-delà d'une analyse critique des travaux antérieurs, de mettre en lumière plusieurs caractéristiques des populations actuelles. Ce travail introductif permet de dresser un bilan sur la variabilité des populations actuelles (différences de taille, de morphologie et différences sexuelles). Pour la paléontologie, cette première phase d'étude permet donc non seulement de quantifier les variations dites « normales » observables sur le fossile, mais apportent également des éléments pour l'interprétation des ensembles fossiles étudiés.

- Les données éco-éthologiques sont une source majeure d'informations pour l'étude des populations fossiles. Le comportement actuel des meutes de loups sur l'ensemble de l'hémisphère Nord présente une relative constance malgré des différences de contraintes environnementales majeures. Quelque soit leur lieu de vie, les loups vivent en meute dans

laquelle règne une hiérarchie et maintiennent une structuration comparable de leur territoire. Il est dès lors possible d'utiliser ces données actualistes pour une meilleure compréhension des populations passées (dynamique de peuplement, compétition, *etc*). Ces informations contribuent d'autre part, à l'étude de l'histoire des occupations d'un gisement lorsque les restes de ce carnivore sont découverts dans les niveaux fossilifères.

- L'analyse des populations référentielles a mis en évidence la présence, au sein des populations modernes de **variabilités morphométriques**. Ces variations sont de plusieurs ordres (Tableau 28).

| Types de variations | Observation à l'échelle européenne | Facteur(s) pouvant être lié(s) à la variation |
|--------------------------------------|---|--|
| Variabilité intra-populationnelle | Coefficient de variation compris entre 4 et 6% | Taille de la niche écologique et/ou flux génétiques |
| Dimorphisme sexuel | Plus ou moins important selon les populations étudiées. En moyenne de 1.1 | Flux génétiques |
| Stature des individus | Variable | Loi de Bergmann et facteurs écologiques (climat, proies) |
| Variations anatomiques non métriques | Présentes dans un taux variable selon les populations | Variabilité individuelle |
| Morphométrie crânienne | Trois groupes peuvent être reconnus | Adaptations environnementales ? |

Tableau 28 : Variations morphométriques mises en évidence par l'étude des populations actuelles de loups européens.

Cette phase d'analyse était donc un préliminaire essentiel avant l'étude des populations fossiles de manière à ne pas sur interpréter ce type de variations chez des populations passées (Brugal & Boudadi-Maligne à *paraître*). Les données éco-éthologiques et la morphométrie de l'espèce sont les bases des interprétations contextuelles et phylétiques des registres fossiles. Pour les périodes anciennes, la détermination des restes fragmentaires, même peu nombreux et répartis sur l'ensemble de l'Europe occidentale doit intégrer les variabilités mises en évidence sur les populations actuelles. Il est dès lors possible de proposer une première discussion autour des espèces fossiles décrites dans la bibliographie (*cf.* Partie 1).

Préambule concernant les séries fossiles étudiées

I. Informations générales

A. Quelques informations sur l'origine des restes étudiés

L'origine des restes de *Canis* dans l'ensemble des gisements étudiés, est naturelle. Bien que plusieurs gisements présentent les preuves d'une occupation humaine (Maldidier, Coudoulous I, Lunel-Viel I) celle-ci s'est avérée asynchrone ou non responsable de l'accumulation des carnivores intéressants notre analyse (Castel 1991, Jaubert *et al.* 2005, Fosse 1994, Le Grand 1994a). Cette information est importante dans le cadre de notre travail puisqu'elle nous assure à priori, de la présence et donc de l'analyse possible de l'ensemble des éléments squelettiques.

B. Représentativité du matériel

Malgré des tris pré établis pour plusieurs des sites de notre étude, une importante part de notre analyse a été dédiée à la détermination. La totalité des restes osseux issus des fouilles de 9 des 10 gisements de notre étude a été réévaluée de manière à isoler les restes attribuables au genre *Canis*. Ce travail s'est avéré dans chacun des cas très enrichissant pour notre corpus de données. L'identification de nouvelles pièces ainsi que le rejet de certains restes attribuées par mégarde au genre *Canis*, démontrent une fois de plus que le travail de détermination, est l'étape qui conditionne la qualité d'une étude paléontologique (Poplin, 1972) et n'est donc pas négligeable.

- Dans le cas des séries préalablement triées et analysées (**Ceyssaguet, l'Escale, La Fage, Lunel-Viel I et Jaurens**), le tri que nous avons effectué a permis d'isoler de nouveaux restes augmentant de manière significative (de 6 à 90 %) le nombre de restes attribuables à *Canis*.
- Dans le cas des séries partiellement triées (**Igue des Rameaux, Coudoulous I, Aven de l'Arquet**), le tri a permis non seulement d'augmenter significativement le nombre de restes de loup (jusqu'à 300%) mais également d'augmenter de manière significative le NMI annoncé dans les études préliminaires, confortant les possibilités en terme d'analyse statistique des données.
- Pour **l'Igue du Gral**, actuellement en cours de fouille (Dir. J.C. Castel) : entre 2007 et 2009, nous avons isolé au fur et à mesure des campagnes de fouille les restes intéressants notre analyse, de manière à compléter le corpus préalablement établi par J.C Castel. D'autre part, tous les refus de tamis et les fragments osseux de mammifères de taille moyenne ont été vérifiés de manière à nous assurer de la bonne représentativité de notre matériel.
- Pour le gisement de **Maldidier**, nous n'avons, en plus des restes de loups précédemment isolés, vérifié que les restes non déterminés. Cette démarche n'a permis d'isoler aucun nouveau reste se rapportant au genre *Canis*.

II. Présentation des résultats concernant les séries fossiles étudiées

Nous faisons ici le choix de présenter les séries fossiles analysées des plus anciennes aux plus récentes en effectuant un découpage chronologique en adéquation avec le type de problématique abordée (*cf.* Partie 1).

Nous aurions pu adopter un découpage chronologique en séparant Pléistocène inférieur, moyen et supérieur, mais ce dernier serait allé à l'encontre de ce que nous connaissons de l'évolution des lignées étudiées dont l'apparition et la dispersion n'est pas limitée à une seule de ces périodes. La cohérence de nos propos aurait par conséquent été perturbée par ce découpage.

Comme nous l'avons mentionné précédemment, les enjeux analytiques étant différents (phylétiques *versus* biochronologiques) nous avons donc choisi de présenter les gisements étudiés en séparant les *Canis* datés du Pléistocène inférieur et du début du Pléistocène moyen de ceux de la deuxième moitié du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur.

*Partie 4 Les Canis du Pléistocène
inférieur et du début du Pléistocène
moyen*

I. Un bilan spécifique nécessaire

Suite au bilan bibliographique exposé en première partie, cinq espèces sont identifiées au Pléistocène inférieur : *Canis arnensis*, *Canis etruscus*, *Canis apolloniensis*, *Canis senezensis* et *Canis accitanus*. Force est alors de constater qu'il existe presque autant d'espèces différentes que de localités fossiles. Pourtant aucune étude statistique visant à confronter les individus issus de ces différentes localités n'a été à ce jour réalisée. De fait, ces espèces existent-elles réellement ou les différences observées ne sont-elles pas le reflet de variations géographiques ? Afin d'éclaircir ce point, nous avons entrepris de regrouper l'ensemble des données publiées sur les types et holotypes (Rook 1993, Koufos & Kostopoulos 1997, Garrido & Arribas 2008) et de confronter ainsi les différentes localités. A ce travail s'ajoute le réexamen des séries issues des gisements du Valdarno supérieur, de Poggiorosso et Olivola³². Cette étape a fourni une base de travail permettant de caractériser les populations de *Canis* fossiles alors reconnues dans ces localités sur l'ensemble du squelette crânien, dentaire et post-crânien.

La synthèse de ces données apporte de nouveaux arguments au débat concernant la différenciation spécifique. Elle constitue de ce fait, une analyse critique indispensable et préalable à l'étude des séries fossiles de cette période.

A. Les *Canis* du Pléistocène inférieur comparés aux populations actuelles, un point sur les données biométriques.

De récents travaux (Brugal & Boudadi-Maligne *à paraître*) montrent que les variations observées sur l'ensemble des *Canis* du Pléistocène inférieur sont comparables à celles qui peuvent l'être chez les populations actuelles. Trois groupes ont été considérés, la population actuelle de Loup de Bulgarie, celle du Portugal et l'ensemble des *Canis* du Pléistocène inférieur. Les tests statistiques réalisés sur la variance de deux mesures prises sur la carnassière inférieure de ces trois groupes (test de Fisher-Snedecor : $F_{0-DMD} = 1,14$ and $F_{0-DVL} = 1,64$, avec $F_{\alpha/2} = 1,93$), démontrent qu'il n'existe pas de différence significative.

³² Analyses réalisées dans le cadre du programme CNRS-CNR Italie : Évolution des communautés de Mammifères, variations climatiques et dispersion humaine en Méditerranée au Quaternaire. Resp. Jean-Philip Brugal (CNRS) et Maria-Rita Palombo (Univ. La Sapienza, Rome)

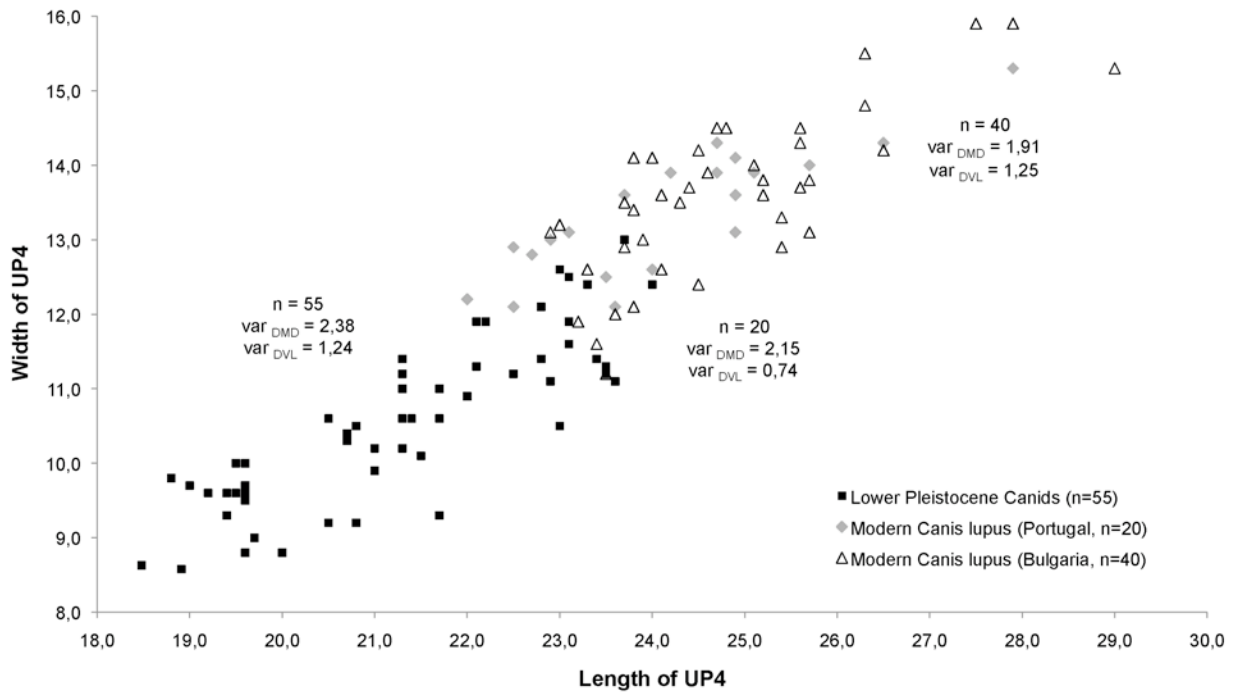


Figure 71 : Variabilité comparée des DMD et DVL des carnassières supérieures des *Canis* du Pléistocène inférieur (carrés noirs), des loups actuels du Portugal (losanges gris) et de Bulgarie (triangles blancs), *in* Brugal & Boudadi-Maligne à paraître.

Pour compléter l'analyse, une série d'ANOVA a été réalisée sur les mesures dentaires des populations utilisées pour la diagnose de ces cinq espèces. Notons que ces analyses ne prennent en considération que des données biométriques sur les dents supérieures, car pour deux de ces espèces (*Canis accitanus* et *Canis apolloniensis*) seuls ces éléments ont été retrouvés et décrits.

1. Données sur les dents supérieures

Sur les dents supérieures, toutes les ANOVA (excepté pour le diamètre mésio-distal de la première molaire supérieure) font ressortir des différences. Les tests HSD de Tukey menés *a posteriori* des ANOVA, nous indiquent entre quelles espèces ces différences sont significatives (Figure 72).

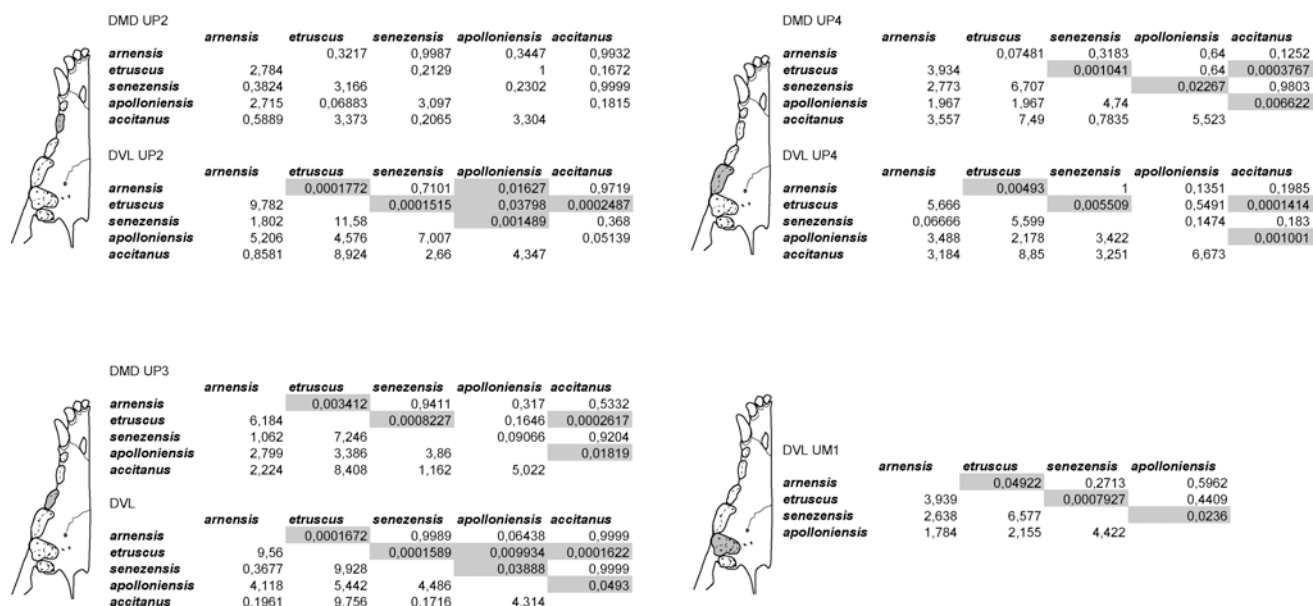


Figure 72 : Résultats des test HSD de Tukey menés sur les données biométriques des dents supérieures des cinq espèces du genre *Canis* décrites dans la littérature. En gris apparaissent les différences significatives ($i.e. < 0,05$).

La principale information qui ressort de ces analyses, est le fait que pour l'ensemble des variables testées, il n'apparaît aucune différence significative entre *Canis arnensis*, *Canis senezensis* et *Canis accitanus* ($p > 0,1$ dans tous cas analysés, Figure 72).

Canis etruscus est d'après nos analyses, très différent de ces trois espèces. De son côté, *Canis apolloniensis* semble occuper au sein de ce groupe une place plus difficile à interpréter puisque l'espèce apparaît, selon les mesures considérées proche ou très différente de *C. etruscus* et du groupe *arnensis-senezensis-accitanus*.

Plusieurs comparaisons ont donc été conduites par la suite, de manière à déterminer la nature des différences observées par les tests statistiques. Les analyses menées sous SIST démontrent qu'en considérant l'ensemble de ces mesures, il existe bien des différences relatives entre *Canis etruscus* et les quatre autres espèces³³. Néanmoins, si l'on soustrait les différences de taille isométrique moyenne, il devient impossible de distinguer les espèces ici considérées. A partir des données métriques sur les dents supérieures, il n'est donc pas possible de mettre en évidence des différences allométriques entre les cinq espèces décrites (Figure 73). La distinction d'*etruscus*, par rapport aux quatre autres espèces (*arnensis*, *apolloniensis*, *senezensis* et *accitanus*) est liée à des différences de taille (isométrie) bien que l'on constate que les quatre espèces présentent, comparativement à *etruscus*, des prémolaires plus étroites (diamètre vestibulo-lingual plus faible) notamment au niveau de la UP2 et de la UP3 (Figure 73).

³³ Résultats des comparaisons par ajustement de taille par la technique du VSI* sous SIST. Les test de Welch mettent en évidence des différences significatives entre *etruscus* et *arnensis* ($p = 9,1076 \cdot 10^{-5}$), entre *etruscus* et *apolloniensis* ($p = 0,0032$), entre *etruscus* et *senezensis* ($p = 4,1366 \cdot 10^{-5}$) entre *etruscus* et *accitanus* ($p = 4,4227 \cdot 10^{-5}$), entre *apolloniensis* et *arnensis* ($p = 0,0017$), entre *apolloniensis* et *senezensis* ($p = 0,0013$) et entre *apolloniensis* et *accitanus* ($p = 0,0058$).

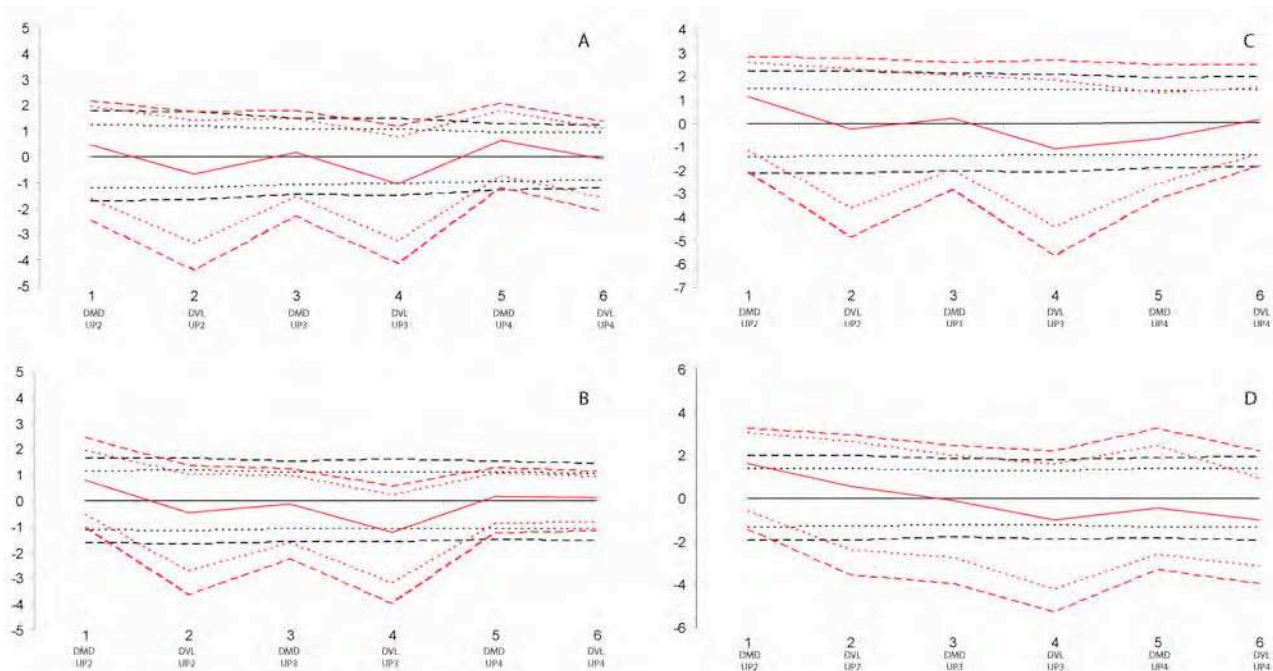


Figure 73 : Données VSI* issues de la comparaison des données sur les dents supérieures de *Canis etruscus* (en noir) par rapport à *Canis arnensis* (A), *Canis apolloniensis* (B), *Canis senezensis* (C) et *Canis accitanus* (D), après élimination des différences de taille isométrique moyenne. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

Pour ce qui concerne le rapprochement *arnensis* – *senezensis* – *accitanus*, les analyses confirment les premières observations (Brugal & Boudadi-Maligne à paraître) et les résultats des ANOVA. En effet la comparaison de ces échantillons par ajustement, ne met en évidence aucune différence relative significative entre les trois espèces.

La place de *Canis apolloniensis* apparaît, en combinant l'ensemble des analyses réalisées, toujours un peu floue. Significativement différent de *Canis etruscus* en terme de taille, *Canis apolloniensis* se distingue également nettement des trois espèces du groupe *arnensis* – *senezensis* – *accitanus*. Il n'est donc pas possible sur la seule base des données métriques sur les dents supérieures de déterminer si *C. apolloniensis* doit être considéré séparément ou non, de l'un des deux groupes.

2. Caractères morphologiques utilisés pour la diagnose des espèces

Le cas particulier des caractères morphologiques utilisés pour la diagnose de *Canis accitanus* (Garrido & Arribas, 2008), doit également être abordé. Outre la petite taille de ce Canidé, les auteurs mettent en évidence la présence de plusieurs caractères dits autapomorphes, sur leur première molaire supérieure. Il s'agit :

- D'un hypocône bilobé présentant un sillon lingual
- D'un protocône très proche du protocône
- D'un « pont » reliant le métacone de l'entocône.

Ces caractéristiques sont pourtant observées sur plusieurs populations qui sont éloignées tant géographiquement que chronologiquement (Figure 74).

Ainsi, l'aspect bilobé de l'hypocône est un caractère qui se retrouve chez les *Canis* du Pléistocène inférieur d'Olivola (C Figure 74), chez ceux du Pléistocène moyen de l'Escale et de l'Igue des

Rameaux (D et E Figure 74), mais surtout chez les populations de loups actuels de Bulgarie (F Figure 74). De même, la proximité du protocône et du protocônule est un caractère observé chez plusieurs populations pléistocènes (L'escalé, L'Igüe des Rameaux). Enfin, la présence de ponts entre les cupides vestibulaires et linguales est également identifiée sur plusieurs individus de la population du Pléistocène moyen de l'Igüe des Rameaux.

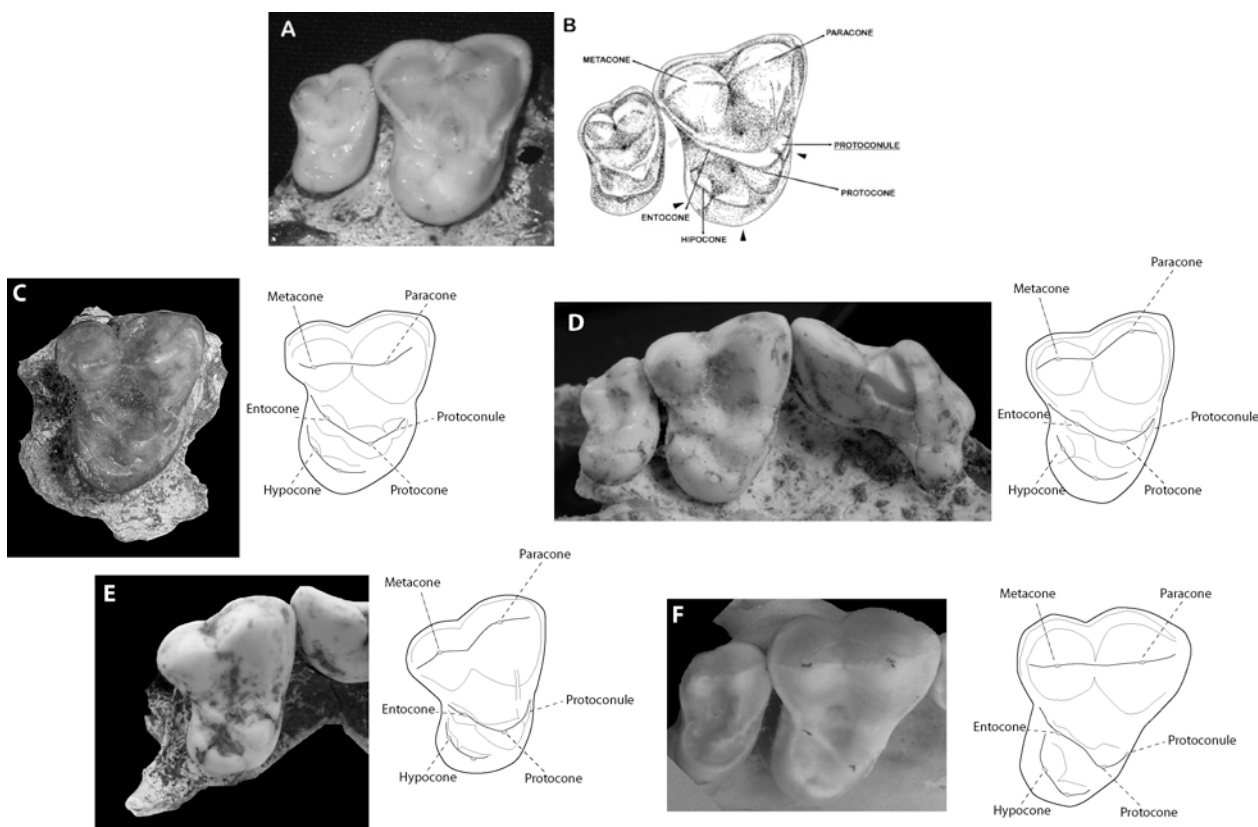


Figure 74 : Morphologie comparée des premières molaires supérieures de *Canis* pléistocènes et holocènes. A (photo) et B (schéma légendé) de *Canis accitanus* de Fonelas P1, in Garrido et Arribas 2008 ; C : *Canis etruscus* d'Olivola ; D : *Canis cf. mosbachensis* de l'Escalé ; E: *Canis lupus* de l'Igüe des Rameaux et F : *Canis lupus* actuel de Bulgarie, in Brugal & Boudadi-Maligne à paraître.

Ces données morphologiques renforcent l'idée que la population de Fonelas, utilisée pour la définition d'une nouvelle espèce, correspond en fait à une variation régionale voire individuelle et non à un phénomène de spéciation.

Dès lors, il est légitime de regrouper, sur la base de critères morphométriques, *Canis senzensis*, et *Canis accitanus* sous la dénomination de *Canis arnensis*.

3. Données biométriques sur les dents inférieures

Concernant les dents inférieures, les données ne sont disponibles que pour trois espèces : *Canis arnensis*, *Canis etruscus*, *Canis apolloniensis*.

En ce qui concerne *Canis etruscus*, les constatations faites précédemment sur les dents supérieures sont ici retrouvées. Les deux autres espèces apparaissent, après ajustement par la technique du VSI*, comme significativement différentes. Néanmoins, à l'image des résultats de l'analyse des dents supérieures, les dissemblances observées sur des dents inférieures sont uniquement liées à la taille (Figure 75).

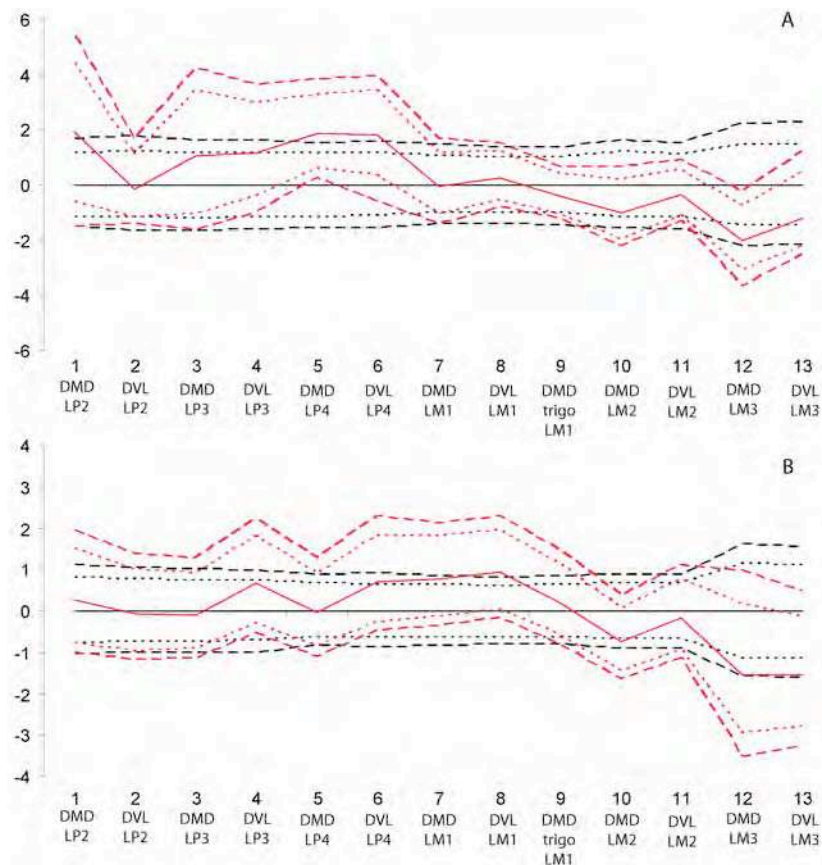


Figure 75 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des dents inférieures de *Canis etruscus* (en rouge) par rapport à *Canis arnensis* (A) et *Canis apolloniensis* (B), après élimination des différences de taille isométrique moyenne. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

Il apparaît cependant que *Canis etruscus* possède, une partie broyeuse moins développée (LM2 et LM3 plus réduites), par rapport aux deux autres espèces (Figure 75).

Pour ce qui concerne la place d'*apolloniensis*, les données sur les dents inférieures apportent des informations complémentaires. Alors qu'à partir des données sur les dents supérieures, cette espèce était significativement différente du groupe *arnensis* – *senezensis* – *accitanus*, ce n'est plus le cas sur les dents inférieures.

II. Conclusions

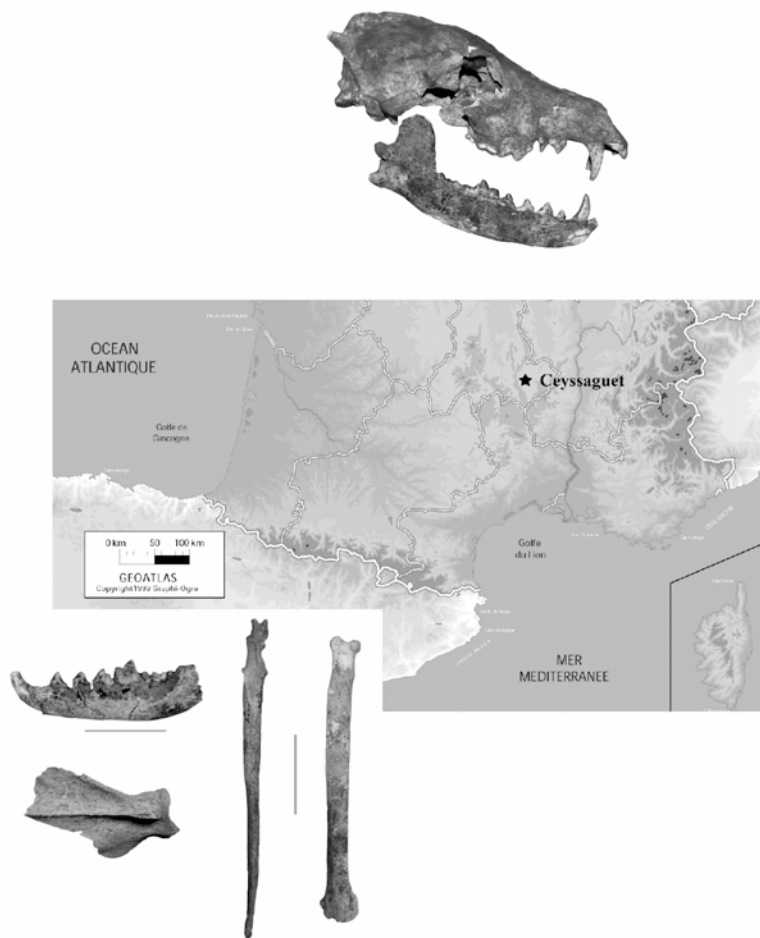
Sur la seule base des données métriques sur les dents, il n'est par conséquent pas possible de mettre en évidence des différences significatives de forme entre l'ensemble des espèces du Pléistocène inférieur décrites dans la littérature.

Nos analyses démontrent par ailleurs qu'il n'existe pas de différence significative de taille entre *C. senezensis*, *C. accitanus* et *C. arnensis*. Nous avons d'autre part démontré que les caractères mis en évidence pour la diagnose de *Canis accitanus*, correspondent en fait, à une variabilité individuelle. Ces résultats constituent donc un argument fort en faveur de **la synonymie de ces trois formes**. La synonymie entre *C. senezensis* et *C. arnensis* précédemment proposée (Garrido 2006, Garrido & Arribas 2008) est ainsi confirmée et la petite forme de Fonelas y est également rapprochée.

Enfin, les différences mises en évidence entre *C. etruscus*, *C. arnensis* et *C. apolloniensis* semblent être principalement liées à la taille. Des tendances apparaissent (*i.e.* prémolaires supérieures plus larges et tuberculeuses inférieures plus réduites chez *Canis etruscus*) mais il ne s'agit, au vu du corpus de données disponibles, que de tendances. Nous pourrions de ce fait, considérer ces trois groupes comme résultant de variations naturelles (chronologiques et/ou géographiques ou même encore liées au dimorphisme sexuel). Néanmoins, les tendances observées au travers des analyses statistiques et des analyses de formes nous poussent à considérer deux espèces aux capacités alimentaires quelque peu différentes. La forme et la taille de *C. apolloniensis* semblent se rapprocher de *Canis arnensis*, nous proposons donc également une synonymie entre les deux formes.

Ainsi *Canis etruscus*, par sa plus forte stature, ses prémolaires supérieures robustes et son segment broyeur inférieur réduit se distingue de *Canis arnensis* regroupant elle-même les formes *senezensis*, *accitanus* et *apolloniensis*. Force est de constater que les caractères diagnostiques avancés pour différencier les deux espèces (*cf.* Partie 1) restent extrêmement subjectifs et le plus souvent applicables à l'ensemble des petits *Canis* du Pléistocène inférieur (Garrido & Arribas 2008). Les quelques éléments mis en évidence par nos analyses constitueront donc les arguments les plus fiables (statistiquement) pour établir la diagnose spécifique des *Canis* du Pléistocène inférieur et notamment ceux du gisement de Ceysaguet.

Chapitre 1



Ceyssaguet

I. Présentation générale du gisement

Le gisement de Ceysaguet, situé en Haute-Loire, sur la pente extérieure d'un ancien volcan du Massif central, est connu depuis le XIX^{ème} siècle. Plusieurs restes osseux ont été récoltés à cette époque par ramassages de surface et sont aujourd'hui conservés dans les collections du Muséum National d'Histoire naturelle de Paris (Bonifay 1971, Croitor et Bonifay 2001). Plusieurs campagnes de fouille ont été entreprises par Marie-Françoise Bonifay entre 1982 et 1997 et ont permis de récolter, tout en coordonnant le matériel, une abondante faune datée de la fin du Villafranchien (plus de 15 000 restes osseux). La totalité des restes est aujourd'hui conservée au Musée national de Préhistoire et c'est sur ce matériel que nous avons mené notre analyse.

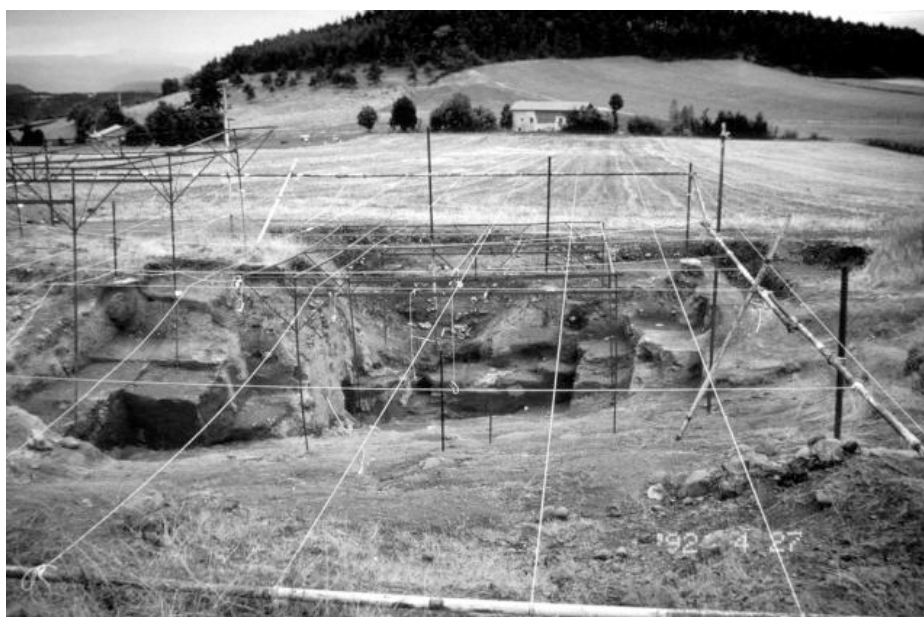


Figure 76 : Photo du gisement de Ceysaguet en cours de fouille, *in* Croitor et Bonifay 2001

A. Stratigraphie

La stratigraphie du gisement apparaît relativement simple (Figure 77). On distingue :

- un niveau supérieur (sol actuel) contenant des scories. Son développement est assez inégal sur l'ensemble du gisement.
- Sous ce niveau, la couche fossilifère (c.2) est séparée en deux niveaux. Le niveau lœssique supérieur (2a) résulte vraisemblablement de l'érosion d'un sol organique, à la base, nettement plus développé. Ce niveau comprend de nombreux ossements le plus souvent fragmentés. Le niveau de lœss inférieur (2b) est formé des scories indurées et renferme la majeure partie des restes osseux dont la conservation, en terme d'intégrité et de maintien des connexions anatomiques, est à souligner.
- Un troisième niveau (3), composé de sables gris contient très peu de restes osseux.
- Enfin, à la base du remplissage, un niveau d'argiles rouges scoriacées (4) est identifié. Il s'agit d'un substratum volcanique.

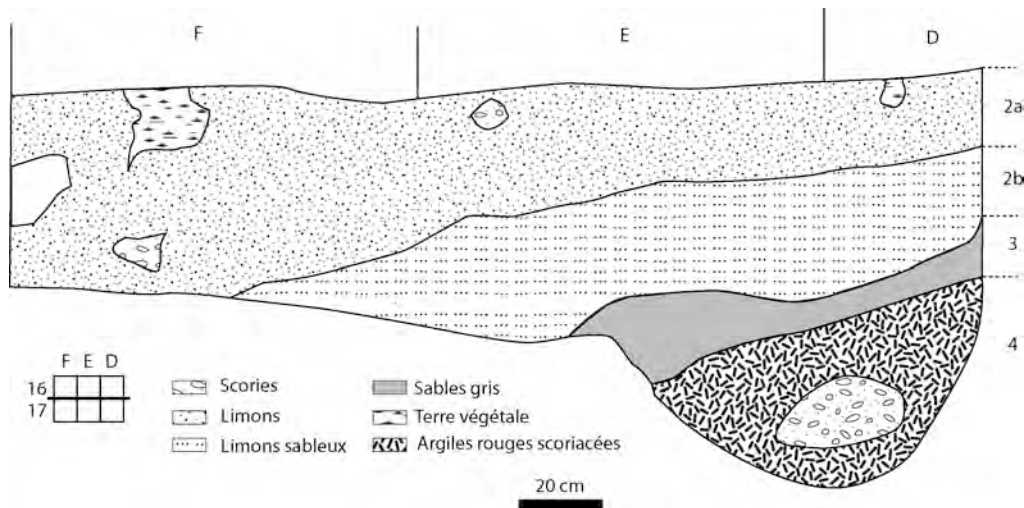


Figure 77 : Stratigraphie du gisement de Ceysaguet. Modifié d'après Tsoukala & Bonifay 2004

B. Associations fauniques

Dans le gisement, la faune est nettement dominée par les Cervidés (Bonifay 1991, Croitor & Bonifay 2001). Parmi ces derniers, quatre espèces ont été identifiées dans le niveau 2 (Croitor & Bonifay 2001). *Eucladoceros ctenoides* est l'espèce la plus représentée. L'ensemble des éléments anatomiques de ce grand Cervidé est présent dans le gisement. L'analyse menée par Croitor et Bonifay (2001) révèle également que tous les bois sont de chute indiquant une fréquentation de la région par cette espèce au printemps. Un deuxième grand Cervidé est identifié dans le gisement : *Praemegaceros obscurus*. Deux autres espèces, de plus petite stature, *Metacervoceros rhenanus* et *Dama cf. vallonnetensis*, sont également présentes et apportent des informations complémentaires. La présence de bois de massacre de *Metacervoceros rhenanus* indique, à l'inverse d'*Eucladoceros*, une présence de l'espèce plutôt lors de la mauvaise saison. La coexistence de ces quatre espèces dans le gisement, place Ceysaguet dans une zone de confluence entre les faunes venues de l'Ouest européen et celles du sud. D'un point de vue paléoenvironnemental, ces données témoignent de la mise en place d'un climat propice au développement d'espèces de climat tempéré et d'espèces de climat plus chaud et sec (Croitor & Bonifay 2001).

Plusieurs restes de Proboscidiens ont également été identifiés. Il s'agit de *Mammuthus meridionalis* et *Palaeoloxodon antiquus*. Les restes d'éléphant méridional (*Mammuthus meridionalis*) retrouvés dans le niveau 2, tendent à confirmer les données paléoenvironnementales déduites de l'analyse des Cervidés. Deux des restes d'éléphant antique ont également été retrouvés en place dans le niveau 3 et témoignent de conditions plus tempérées et plus humides lors de la mise en place des dépôts de base (Aouadi & Bonifay 1997-1998).

Deux espèces d'Equidé sont également présentes (Aouadi 1999, 2001). Il s'agit d'*Equus bressanus* et *Equus stenonis*. Ce dernier est dominant dans le niveau 2a (Aouadi 2001).

Les carnivores sont quant à eux très diversifiés (10 espèces identifiées) mais peu nombreux (34 individus au total) [Tsoukala & Bonifay 2004]. Il s'agit d'*Homotherium crenatidens* (représenté par 5 individus), *Meganteron cultridens* (NMI = 3), *Lynx lynx* (NMI = 2), *Acinonyx pardinensis* (NMI = 1), *Panthera onca gombazoegensis* (NMI = 1), *Pachycrocuta brevirostris* (NMI = 5), *Ursus etruscus* (NMI = 4), *Canis cf. falconeri* (NMI = 1), *Canis etruscus* (NMI = 10) et *Vulpes alopecoides* (NMI = 2) [Tsoukala & Bonifay 2004].

C. Eléments de datation

Une date a été réalisée sur le substratum volcanique du gisement par K/Ar dont les résultats annoncent un âge de 1,3 Ma (laboratoire de Clermont-Ferrand, Aouadi & Bonifay 1997-1998, Croitor & Bonifay 2001, Kaiser & Croitor 2004, Tsoukala & Bonifay 2004). Les dépôts fossilifères sont par conséquent considérés comme postérieurs à l'événement volcanique, soit datés aux environs de 1,2 Ma. Les espèces présentes dans le gisement tendent à confirmer cet âge ancien. Les associations fauniques sont typiques de la fin du Villafranchien et caractéristique de la biozone MNQ 19 (Bonifay 1991, Tsouka & Bonifay 2004).

II. Les restes de *Canis*

A. Matériel

Après analyse du matériel isolé par Tsoukala et un nouveau tri de l'ensemble de la faune, notre étude a porté sur 209 restes de *Canis* correspondant à 192 éléments anatomiques. Le décompte des carnassières inférieures permet de dénombrer 12 individus.

1. Parties anatomiques et répartition spatiale

La quasi totalité du squelette est conservée (Tableau 29), exception faite des vertèbres caudales, sternèbres et patellas. Cette représentation couplée à la bonne conservation du matériel (53,6 % de restes complets ou quasi complets) autorisent une analyse descriptive et morphométrique de l'ensemble de ces éléments.

| Parties anatomiques | NRD | NMI c | NME | Qsp | MAU | % survie |
|--|------------|-----------|-----|-----|----------|-------------|
| Maxillaires et dents supérieures isolées | 39 | 12 | 17 | 2 | 8,5 | 70,8 |
| Mandibules et dents inférieures isolées | 24 | 11 | 21 | 2 | 10,5 | 87,5 |
| Crânes | 5 | 5 | 5 | 1 | 5,0 | 41,7 |
| Atlas | 3 | 3 | 3 | 1 | 3,0 | 25,0 |
| Axis | 2 | 2 | 2 | 1 | 2,0 | 16,7 |
| Vertèbres (autres que C1 et C2) | 26 | 2 | 26 | 25 | 1,0 | 8,7 |
| Sacrum | 1 | 1 | 1 | 1 | 1,0 | 8,3 |
| Caudales | 0 | 0 | 0 | 17 | 0,0 | 0,0 |
| Côtes | 21 | 1 | 3 | 26 | 0,1 | 1,0 |
| Sternèbres | 0 | 0 | 0 | 7 | 0,0 | 0,0 |
| Scapula | 2 | 1 | 2 | 2 | 1,0 | 8,3 |
| Humérus | 9 | 5 | 9 | 2 | 4,5 | 37,5 |
| Radius | 5 | 3 | 5 | 2 | 2,5 | 20,8 |
| Ulna | 10 | 6 | 10 | 2 | 5,0 | 41,7 |
| Capitulum | 3 | 2 | 3 | 2 | 1,5 | 12,5 |
| Scapholunatum | 2 | 2 | 2 | 2 | 1,0 | 8,3 |
| Pisiforme | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 4,2 |
| Hamatum | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 4,2 |
| Triquetrum | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 4,2 |
| Métacarpiens | 9 | 3 | 9 | 10 | 0,9 | 7,5 |
| Coxal | 4 | 2 | 4 | 1 | 4,0 | 33,3 |
| Fémur | 3 | 2 | 3 | 2 | 1,5 | 12,5 |
| Patella | 0 | 0 | 0 | 2 | 0,0 | 0,0 |
| Tibia | 2 | 1 | 2 | 2 | 1,0 | 8,3 |
| Fibula | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 4,2 |
| Calcaneus | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 4,2 |
| Talus | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 4,2 |
| Cuboïde | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 4,2 |
| Naviculaire | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 4,2 |
| Cunéiforme1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 4,2 |
| Cunéiforme3 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 4,2 |
| Métatarsiens | 6 | 2 | 6 | 8 | 0,8 | 6,3 |
| Phalanges | 18 | 1 | 18 | 52 | 0,3 | 2,9 |
| Sésamoïdes | 5 | 1 | - | - | - | - |
| TOTAL | 209 | 12 | | | MAU = 11 | NMI = 12 |

Tableau 29 : Ceyssaguet : décomptes des restes de *Canis*. Le nombre de restes (NR), nombre minimum d'individus de combinaison (NMIc), la quantité spécifique (Qsp), le nombre minimum d'éléments (MAU) ainsi que le pourcentage de survie sont figurés.

Près de deux tiers des pièces (64,6 %) attribués à *Canis* ont été coordonnés. Ces informations spatiales nous permettent de discuter de la répartition des individus dans le gisement. Elles permettent en outre de discuter de l'homogénéité de la population fossile dans ce dépôt. (Figure 78). Les *Canidae* sont concentrés dans la partie nord centrale du gisement. Plusieurs éléments anatomiques ont été découverts en connexion lâche dans cette zone (Figure 78). Ces informations tendent à démontrer la bonne préservation des dépôts. Notons par ailleurs que 153 restes coordonnés (soit 95,6% des restes coordonnés) proviennent de la couche 2 (niveau b). Altitudinalement, ils se répartissent de façon assez homogène suivant la pente du gisement.

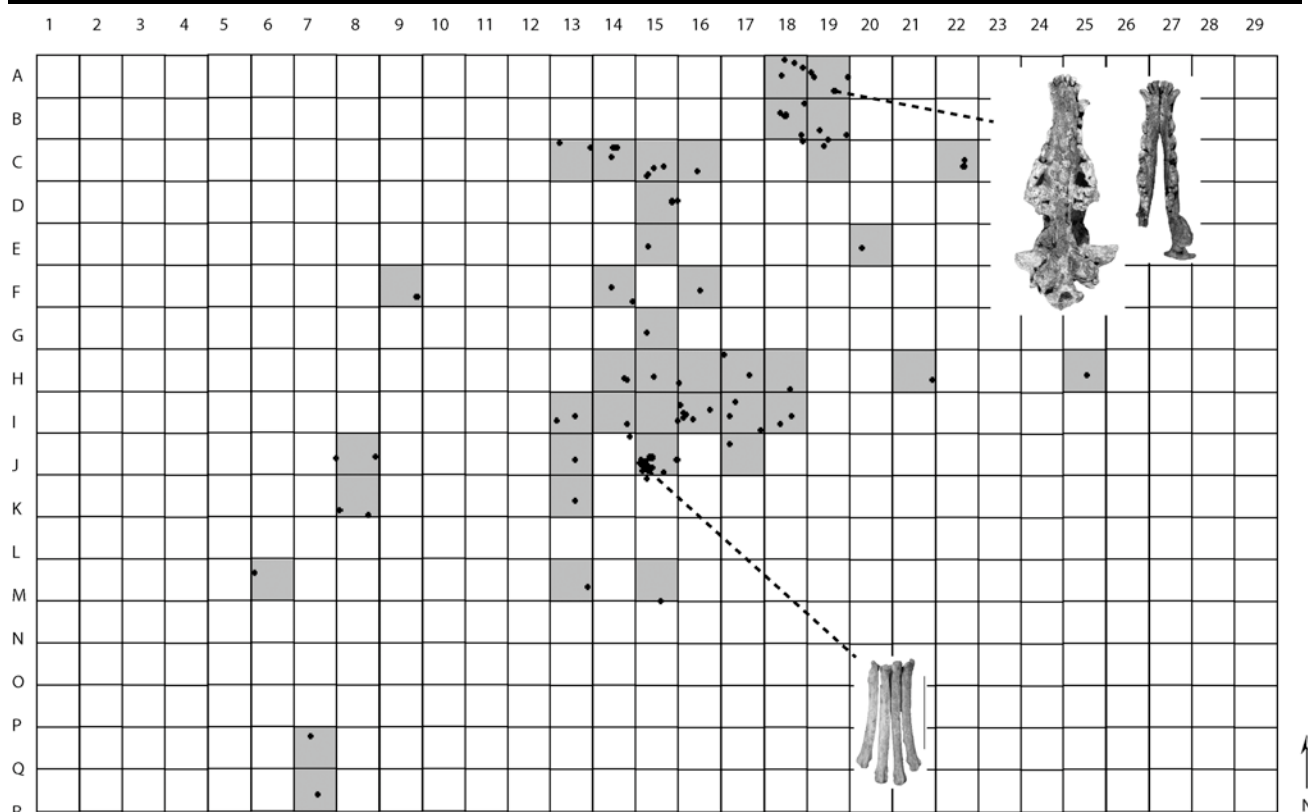


Figure 78 : Plan du gisement de Ceyssaguet. Sont figurés en gris les carrés dans lesquels ont été retrouvés des restes attribués à *Canis*. Les deux photographies indiquent des zones dans lesquelles plusieurs restes ont été découverts en connexion anatomique. Dans le carré A19 (photo en haut à droite), un crâne une mandibule ainsi que trois cervicales étaient en connexion (CEY 2-2621). Dans le carré J15, l'extrémité d'une patte arrière droite (dont sont figurés les métatarsiens en bas à droite) était également en connexion.

2. Variabilité et structure de population

En nous basant sur deux des mesures fortement corrélées à la stature des individus, en l'occurrence, la surface de la carnassière inférieure et le diamètre vestibulo-lingual minimum de la carnassière supérieure, nous pouvons discuter de l'homogénéité sur le plan métrique de la population des *Canis* de Ceyssaguet (Tableau 30).

| Provenance | Mesures | Surface LM1 | DVL min UP4 |
|-----------------------|------------|--------------|-------------|
| Ceyssaguet | moyenne | 209,73 | 7,52 |
| | écart-type | 19,13 | 0,53 |
| | CV | 9,12 | 7,09 |
| Loups Portugal | moyenne | 301,52 | 9,80 |
| | écart-type | 33,54 | 0,59 |
| | CV | 11,13 | 6,02 |
| Loups Bulgarie | moyenne | 304,96 | 9,84 |
| | écart-type | 35,95 | 0,63 |
| | CV | 11,79 | 6,43 |

Tableau 30 : Écarts-types et coefficients de variation de la surface de la carnassière inférieure et du DVL minimum de la carnassière supérieure pour la population de Ceyssaguet en comparaison à des populations de loups portugais et bulgares actuels.

Nos résultats indiquent que comparée aux populations actuelles, la variabilité observée au sein des individus du gisement, apparaît compatible avec une variation naturelle. Nous pouvons donc

considérer l'ensemble de ces restes comme provenant d'une population chronologiquement et biométriquement homogène.

Sur la base de la maturation et de l'usure dentaire, nous pouvons affirmer que toutes les classes d'âges sont représentées. La présence d'un immature est attestée par un fragment de maxillaire portant la Ud4 et dont la UP4 est encore dans l'os alvéolaire.

a) Stature des individus

La stature des individus est un paramètre souvent utilisé pour comparer les différentes espèces. Elle nous renseigne également sur la biologie de l'animal. Il est en effet possible à partir des données sur la stature d'un carnivore, d'en déduire la taille de ses proies.

Pour la population de Ceyssaguet, en nous basant sur les équations de régression obtenues à partir des données biométriques corrélées à la stature de loups actuels (Tableau 31), le poids moyen calculé est de 21,26 kg (entre 18 et 23 kg). Ce résultat est extrêmement différent du poids de 10,15 kg proposé par Palmqvist et collaborateurs (2002) pour l'espèce *Canis etruscus*. Ce poids était d'ailleurs assez surprenant considérant les données sur la corpulence des espèces actuelles.

L'estimation de Palmqvist et collaborateurs correspondrait à la masse corporelle de petits chacals actuels (de 9 et 14 kg pour *Canis mesomelas* et environ 11 kg pour *Canis aureus*, Fox *et al.* 2009) ce qui est incompatible avec la taille du squelette de *Canis etruscus*.

| | <i>DVL min UP4</i> $y=2,3765x - 0,8678$ | <i>DMD UP4</i> $y=1,8061x - 1,0051$ | <i>L rangée P sup</i> $y=2,4598x - 2,9237$ | <i>H mand (LP3 - LP4)</i> $y=1,8683x - 1,1519$ | <i>Surface LMI</i> $y=1,0701x - 1,1596$ | <i>L rangée sécante inf</i> $y=2,7412x - 3,5195$ | <i>Poids moyen</i> <i>estimé</i> |
|--|--|--|---|---|--|---|-------------------------------------|
| Masse corporelle estimée | | | | | | | |
| CEY 12399 | 17,88 | 19,55 | 24,78 | - | - | - | 20,73 |
| CEY 2451 | 20,13 | 23,17 | 24,78 | - | - | - | 22,69 |
| CEY 2621 | 20,13 | 26,72 | 28,69 | 18,56 | 23,64 | 22,58 | 23,39 |
| CEY 6686 | 14,30 | 23,59 | 22,12 | - | - | - | 20,00 |
| CEY 4027 | - | - | - | 17,44 | 19,23 | 20,15 | 18,94 |
| CEY 7340 | - | - | - | 17,78 | 24,68 | 23,05 | 21,84 |
| Poids moyen global estimé pour la population de Ceyssaguet | | | | | | | 21,26 |

Tableau 31 : Estimation du poids moyen des *Canis* du gisement de Ceyssaguet

Bien que certainement un peu surestimé, car basé sur des loups actuels de corpulence plus importante, ces nouvelles données indiquent un gabarit pour les *Canis* du Pléistocène inférieur plutôt comparable à de grands coyotes (dont le poids varie entre 11,5 et 18 kg, Gier 2009) qu'aux chacals actuels. Partant de cette comparaison, nous pouvons proposer que le régime alimentaire des *Canis* de Ceyssaguet ait été composé d'Ongulés de taille petite à moyenne ainsi que de micro-vertébrés. Ils pouvaient également, à l'image des coyotes actuels (Fox *et al.* 2009), consommer une part non négligeable de végétaux.

b) Dimorphisme sexuel

Sexer les individus du gisement, apparaît selon nous assez délicat pour l'ensemble des spécimens. Précisons tout d'abord, que nous n'avons identifié aucun os pénien dans les restes analysés. Nous pouvons néanmoins, sur la base des masses corporelles estimées ainsi que sur l'observation de caractères osseux (notamment le développement de la crête sagittale), attribuer le crâne et les hémimandibules CEY-2621 à un mâle, et CEY-4027 à une femelle. Les canines supérieures peuvent

également nous fournir des informations sur le sexe des individus présents (Tableau 32). La moitié des individus de Ceysaguet a pu être sexée.

| Numéro | DMD UC | Diagnose sexuelle proposée |
|-----------|--------|----------------------------|
| CEY 10915 | 9,80 | F |
| CEY 11029 | 9,60 | F |
| CEY 2451 | 11,95 | M |
| CEY 2621 | 11,10 | M |
| CEY 2954 | 8,80 | F |
| CEY 6686 | 9,70 | F |

Tableau 32 : Mesures des canines supérieures des *Canis* de Ceysaguet

| | |
|---------------------------|-------------------------|
| n (M/F) | 2/4 |
| MOY Mâles (écart-type) | 11,53 (0,601) |
| MOY Femelles (écart-type) | 9,48 (0,4573) |
| SSD [IC 95%] | 1,22 [1,11-1,32] |

Tableau 33 : Calculs des diamètres mésio-distaux moyens pour les deux sexes et indices SSD associé.

Quatre femelles et deux mâles peuvent au minimum être décomptés dans le gisement. L'indice SSD calculé à partir de ces données (Tableau 33) est tout à fait comparable à celui obtenu sur les populations de loups actuels (*cf.* Partie 3)

B. Description et attribution spécifique

1. Le crâne : caractères anatomiques généraux

Matériel : CEY 2-2621 ; CEY 6686 ; CEY 2-4027 ; CEY 2-5971 ; CEY 2-2451

Cinq crânes dont l'état de conservation est extrêmement variable ont été découverts. Les observations morphologiques relatives à cet élément proviennent de l'analyse de deux crânes (2-5971 et 2-2621 – ce dernier ayant subi dans sa partie antérieure, des déformations).

Le crâne dans sa globalité présente une morphologie gracile par rapport aux loups actuels, avec un museau allongé et peu large. Sur la partie supérieure, la crête sagittale est nettement marquée et se poursuit en avant, jusqu'au frontal. Ce dernier est plus haut que le pariétal. Au niveau de l'arrière crâne, les bulles tympaniques sont gonflées et de forme ovalaire. Le foramen magnum apparaît relativement rond en comparaison à celui des loups actuels.

2. Maxillaires et dents supérieures

Matériel : CEY 2-2621 ; CEY sol-6686 ; CEY 2-9171 ; CEY 2-667 ; CEY 2-4027 ; CEY 2-5971 ; CEY 2-2451 ; CEY 2-8503 ; CEY 2-10574 ; CEY 2-10967 ; CEY 2-10594 ; CEY 2-9850 ; CEY 5803 ; CEY 2-2384 ; CEY 2-2916 ; CEY 2-14185 ; CEY 2-666 ; CEY 2-9287 ; CEY 2sup-12399 ; CEY 2-2204 ; CEY 2-1292 ; CEY 2-2429 ; CEY 2-1210 ; CEY 2-11123 ; CEY 2-11029 ; CEY 2-10915 ; CEY 2-2954

a) Description morphologique et comparaison avec les *Canis* actuels (*Canis lupus* et *Canis mesomelas*)

Sur le maxillaire, les canines sont hautes mais peu larges conférant à la dent un aspect coupant mais peu robuste. La rangée jugale supérieure est caractérisée par des prémolaires d'aspect gracile (DVL faible par rapport à l'allongement de la dent) et faiblement espacées. Le denticule postérieur des

trois premières prémolaires supérieures présente un développement variable. Dans la majeure partie des cas il est absent, mais sur le maxillaire 2-9171 il est légèrement développé sur UP2 et UP3.

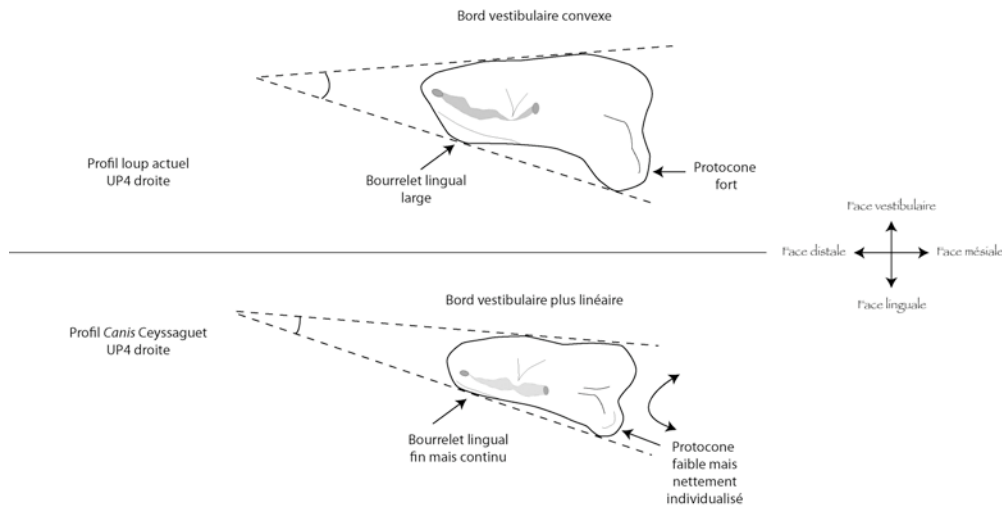


Figure 79 : Comparaison de la morphologie des carnassières supérieures (UP4) de loups actuels (*Canis lupus*, en haut) et des *Canis* de Ceyssaguet (en bas) en vue occlusale.

Sur la carnassière, le protocône est peu développé mais s'individualise nettement de la couronne. Le bourrelet lingual est également moins fort que chez *Canis lupus*, mais il est continu et régulier et se développe jusqu'au protocône. Le profil général de la dent diffère de celui des loups actuels. Chez le *Canis* de Ceyssaguet, les bords vestibulaire et lingual forment un angle plus aigu que chez les loups actuels (Figure 79).

Sur les molaires supérieures, plusieurs caractères sont également à noter. À l'image de la carnassière et des autres prémolaires supérieures les molaires apparaissent nettement moins développées dans l'axe vestibulo-lingual que chez les loups actuels. La UM1 présente par ailleurs une courbure vers le bord distal nettement plus accentuée que chez les loups. Elle possède également deux bassins sub-égaux et un bourrelet vestibulaire nettement marqué (Figure 80).

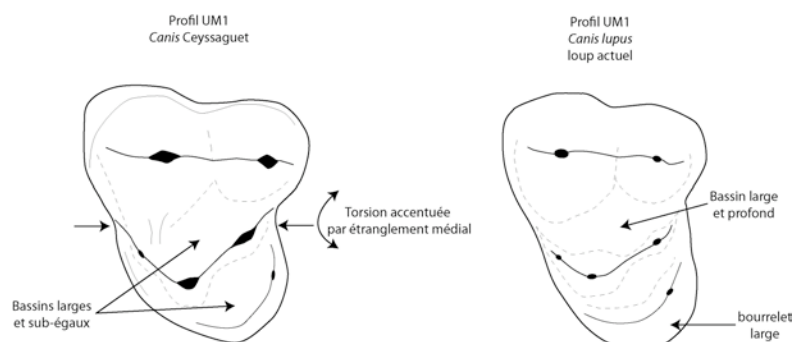


Figure 80 : Comparaison de la morphologie des premières molaires supérieures (UM1) de loups actuels (*Canis lupus* (à droite) et des *Canis* de Ceyssaguet (à gauche) en vue occlusale.

Ces premières observations tendent à démontrer que d'un point de vue morphologique, plusieurs caractères dentaires diffèrent significativement des loups actuels. Ces données poussent à considérer comme le suggère plusieurs auteurs (Martin 1968, Rook 1993, Rook & Torre 1996a, Garrido & Arribas 2008) d'autres filiations, notamment avec les chacals et/ou coyotes actuels.

Les analyses en morphométrie géométrique en deux dimensions menées sur les M1 supérieures confirment les différences de configuration entre les *Canis* de Ceysaguet et les loups actuels mais également avec les chacals actuels (Figure 81).

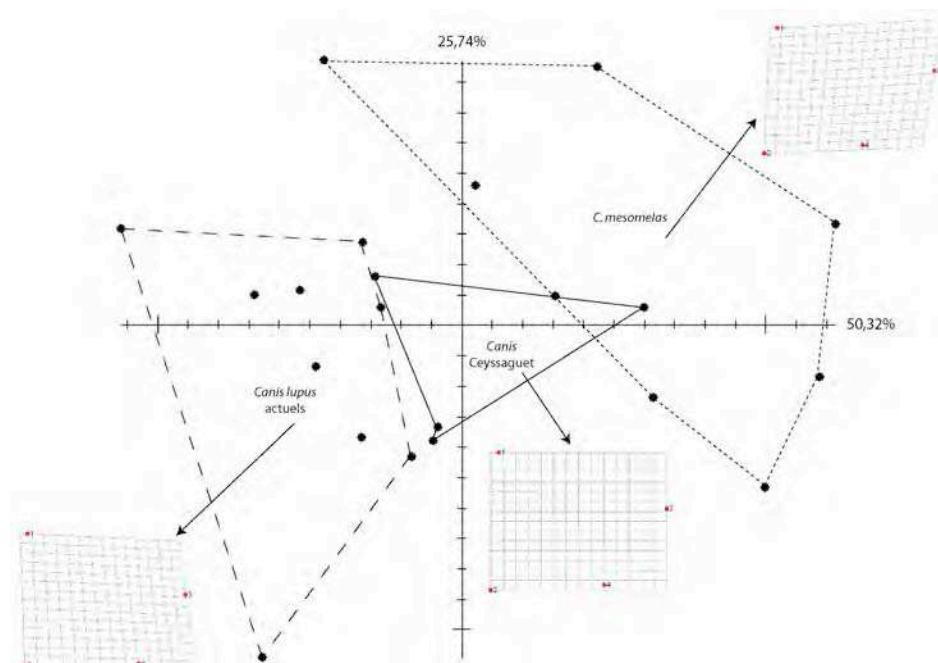


Figure 81 : Relative Warp Analysis couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf) montrant l'agencement relatif des quatre landmarks de la UM1 chez *Canis lupus* (loups provenant de Bulgarie, Italie et Portugal), *Canis* de Ceysaguet et *Canis mesomelas*. Les deux axes représentent 76,06 % de la variance.

La morphologie des UM1 des *Canis* de Ceysaguet diffère de celle des loups actuels principalement par la position du protôcone (landmark 3) par rapport aux autres cuspidés. Chez *Canis lupus* ce dernier est relativement plus proche de l'entocône (landmark 4) et des deux autres cuspidés vestibulaires (landmarks 1 et 2). Cette morphologie est également nettement différente de celle des UM1 des chacals actuels, chez qui l'ensemble des quatre cuspidés considérées est plus rapproché. Le *Canis* de Ceysaguet présente au niveau de la première molaire supérieure, une morphologie « intermédiaire » entre celle des loups et des chacals actuels, sans pouvoir conclure sur une quelconque filiation avec l'une de ces deux espèces.

b) Éléments de diagnose spécifique

Les données biométriques sur les dents supérieures sont nombreuses en ce qui concerne les restes de *Canis* du gisement de Ceysaguet (Tableau 34 et Tableau 35). Il est possible de les comparer aux données obtenues après réexamen des *Canis etruscus* du Valdarno supérieur et d'Olivola et des *Canis arnensis* de Tasso et du Valdarno supérieur.

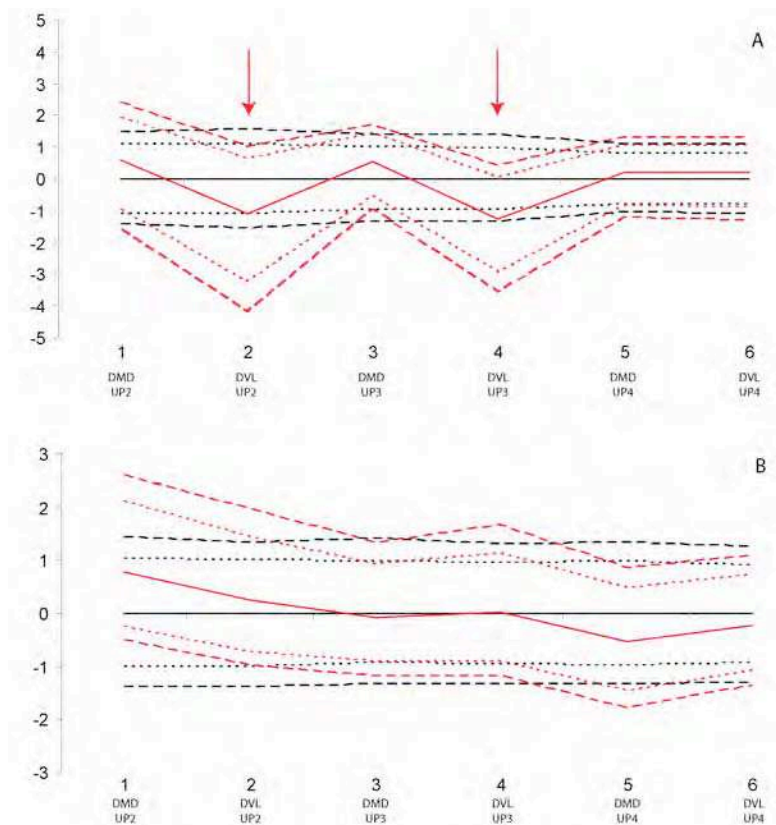


Figure 82 : Données VSI* issues de la comparaison des données sur les dents supérieures des *Canis* de Ceysaguet (en rouge) par rapport à *Canis etruscus* (A) et *Canis arnensis* (B), après élimination des différences de taille isométrique moyenne. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

Les comparaisons entre les *Canis* de Ceysaguet et *Canis arnensis* d'une part et *Canis etruscus* d'autre part, mettent en évidence des différences relatives significatives. La comparaison avec ces deux espèces, toute taille isométrique étant égale (Figure 82), ne laisse pourtant percevoir que de faible différence de forme. Tout comme le groupe *sensu lato*³⁴, les *Canis* de Ceysaguet se différencient de *Canis etruscus* (Figure 82 – A) par un plus faible diamètre vestibulo-lingual des P2 et P3 supérieures. La comparaison avec *Canis arnensis* (Figure 82 – B) démontre par ailleurs que les différences entre les *Canis* de Ceysaguet et cette espèce sont strictement isométriques.

Pour l'ensemble des *Canis* du Pléistocène inférieur, la morphologie de la première molaire supérieure est intermédiaire entre celle des loups et des chacals actuels (Figure 83). Les différences entre *arnensis*, *etruscus* et la population de Ceysaguet sont ici très peu remarquables. Il n'est d'ailleurs pas possible, sur la base des éléments dont nous disposons de séparer la morphologie *arnensis* (figuré par les points 1 et 2) de la morphologie *etruscus* (figurés par les points 7, 8 et 9). Les configurations consensus (grilles de déformations) des trois groupes confirment que les *Canis* du Pléistocène inférieur présentent, par rapport aux loups actuels, un entocône (landmark 3) plus éloigné du protocône (landmark 4). Ils se distinguent également des chacals actuels par une conformation moins resserrée de la dent.

³⁴ La réévaluation des *Canis* du Pléistocène inférieur présenté au début de cette partie, a démontré que *Canis arnensis*, *Canis senzensis*, *Canis accitanus* et *Canis appoloniensis* pouvaient être rassemblés sous une même dénomination ici, *Canis arnensis*.

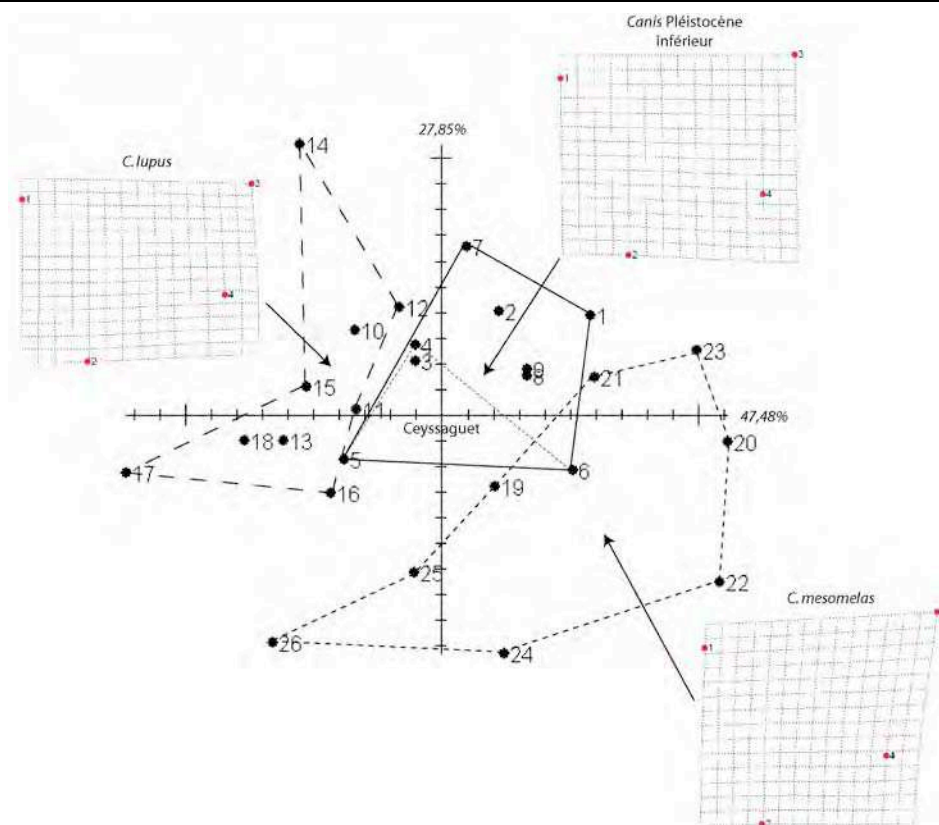


Figure 83 : Relative Warp Analysis couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf) montrant l'agencement relatif des quatre landmarks de la UMI chez *Canis lupus* (de Bulgarie, Italie et Portugal), les *Canis* du Pléistocène inférieur (Ceysaguet, *etruscus* et *arnensis*) et *Canis mesomelas*. Les deux axes représentent 75,33 % de la variance.

3. Héli-mandibules et dents inférieures

Matériel : 2-CEY 5995 ; 2-CEY 2621 ; 2-CEY 2508 ; 2-CEY 2509 ; 2-CEY 11755 ; 2-CEY 3208 ; 2-CEY 3210 ; 2-CEY 5404 ; 2-CEY 2269 ; 2-CEY 3711 ; 2-CEY 2443 ; 2-CEY 3726 ; 2-CEY 2039 ; 2-CEY 3067 ; CEY 2546 ; 2-CEY 3210 ; 2-CEY 5418 ; 2-CEY 8728 ; 2-CEY 4025 ; 2-CEY 1608 ; 2-CEY 4027 ; 2-CEY 7340 ; 2-CEY 55 ; 2-CEY 14094 ; 2-CEY 11304 ; 2/3-CEY 12076 ; 2-CEY 149 ; 2-CEY 2817 ; 2-CEY 3325 ; 2-CEY 9815 ; 2-CEY 2351 ; 2-CEY 2875 ; 2-CEY 4189.

a) Caractères morphologiques généraux

La branche horizontale de la mandibule est peu haute et elle est également peu épaisse par rapport à celle des loups actuels. La rangée dentaire inférieure présente une très faible courbure vestibulaire (Figure 84). Les trois premières prémolaires inférieures ne portent pas de denticule postérieur mais ce dernier peut être très faiblement développé sur la LP3. Sur la quatrième prémolaire, il est par contre fort et haut (Figure 84). Les prémolaires sont parfois légèrement espacées les unes par rapport aux autres. C'est le cas notamment sur l'héli-mandibule 2-CEY 4027 mais pas chez les autres spécimens.

La carnassière inférieure porte un trigonide relativement long par rapport au diamètre mésio-distal de la dent. Le paraconide ne dépasse pas en hauteur la quatrième prémolaire inférieure. Le protoconide est haut et déjeté vers le bord distal. Le métaconide est net et développé vers le bord lingual de la dent. L'hypoconide est légèrement plus développé que l'entoconide.

La deuxième molaire inférieure est nettement développée ; relativement longue, elle est plus large que le talonide de la carnassière. La LM3 de morphologie circulaire est à l'inverse, nettement réduite (Figure 84).

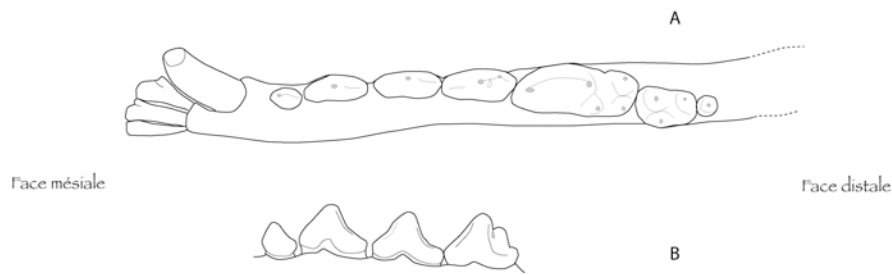


Figure 84 : Morphologie de la rangée dentaire inférieure. A : Schéma de l'hémi-mandibule droite (2-CEY 2621) en vue occlusale. B : profil lingual des prémolaires inférieures.

L'analyse en morphométrie géométrique 2D sur la conformation de la carnassière inférieure, autorise à nouveau une comparaison des *Canis* de Ceysaguet avec les loups et les chacals actuels.

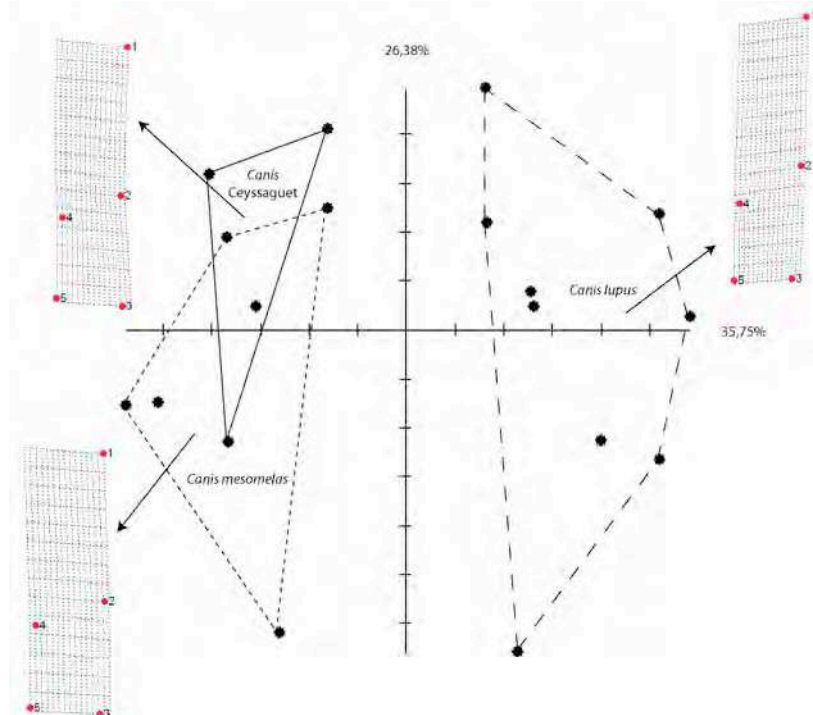


Figure 85 : Relative Warp Analysis couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf) montrant l'agencement relatif des cinq landmarks de la LM1 chez *Canis lupus* (loups provenant de Bulgarie, Italie et Portugal), les *Canis* de Ceysaguet et *Canis mesomelas*. Les deux axes représentent 64,13 % de la variance.

Les résultats montrent cette fois une nette distinction entre la morphologie du groupe [*mesomelas* – Ceysaguet] et celle des loups actuels (Figure 85). Les différences sont localisées au niveau de la partie distale de la carnassière et sont principalement liées à la position de l'hypoconide par rapport aux autres cuspidés. Chez les loups modernes, il est plus rapproché du métaconide et de l'entoconide. Ces résultats corroborent la description et l'analyse précédemment conduite sur la première molaire supérieure. Sur la UM1 de la population de Ceysaguet, nous avons évoqué la présence de deux bassins sub-égaux. Le plus vestibulaire, délimité par l'entocône et l'hypocône, reçoit lors de la mastication l'hypoconide de la carnassière inférieure. Le bassin lingual quant à lui permet l'occlusion avec l'entoconide de la M1 inférieure. Le développement relatif des deux cuspidés du talonide, couplé à leur agencement se traduit également sur la morphologie de la première molaire supérieure et indique chez les *Canis* de Ceysaguet des capacités broyeuses plus développées.

b) Éléments d'attribution spécifique

Sur les dents inférieures, les données biométriques (Tableau 36 à Tableau 38) ont également été analysées en vue d'apporter des éléments de diagnose spécifique. Le rapport longueur LM1 / longueur LM2 est souvent utilisé pour discriminer *Canis arnensis* de *Canis etruscus*. Nos analyses ont par ailleurs confirmé que *Canis etruscus* se distingue de *Canis arnensis* par des tuberculeuses (LM2 et LM3) plus réduites (cf. début de cette partie). Si on analyse la distribution de ces données (Figure 86), on constate effectivement que ce rapport est plus fort chez *etruscus* que chez *arnensis* et que les dimensions des spécimens de Ceysaguet entrent dans la variabilité de *Canis arnensis*.

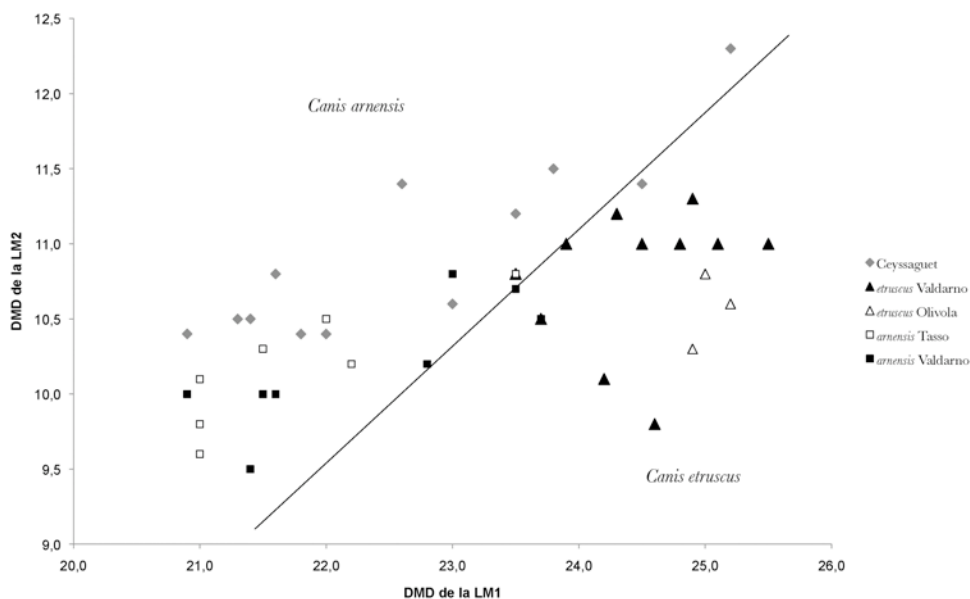


Figure 86 : Diamètre mésio-distal des premières molaires inférieures en fonction du diamètre mésio-distal des deuxièmes molaires inférieures (en mm).

L'analyse des différences relatives sur les dents inférieures entre les *Canis* de Ceysaguet et *Canis etruscus* et *Canis arnensis* fait ressortir des résultats comparables à ceux obtenus pour la forme *apolloniensis*. Les *Canis* de Ceysaguet ne sont pas significativement différents de *Canis arnensis* mais se distinguent de *Canis etruscus* par un segment broyeur plus développé (Figure 87).

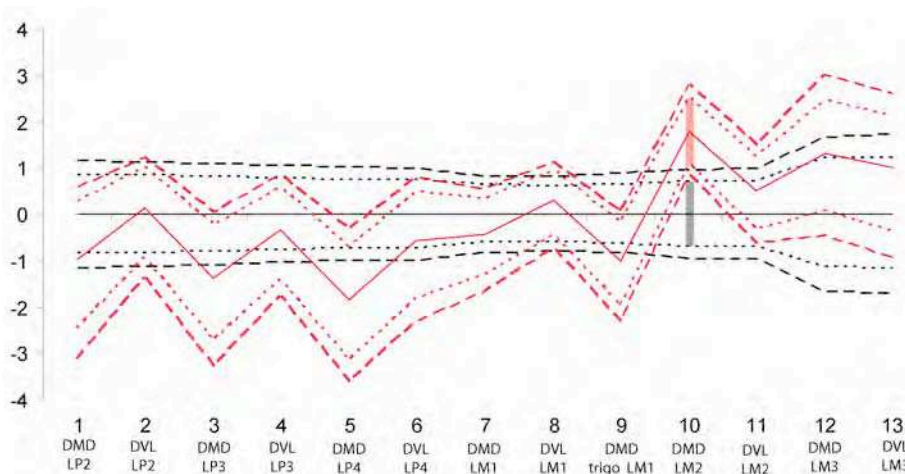


Figure 87 : Diagramme des différences allométriques sur les dents inférieures des *Canis* de Ceysaguet (en rouge) par rapport à *Canis etruscus*, après ajustement par la technique VSI* sous SIST. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

Comme dans le cas de l'analyse menée sur le groupe *apolloniensis*, les *Canis* de Ceysaguet présentent des différences significatives au niveau de la rangée des prémolaires supérieures (*cf. supra*) avec *Canis arnensis* mais pas sur la rangée dentaire inférieure. Ces petits Canidés semblent donc sur la base des données biométriques se rapporter à l'espèce *Canis arnensis*.

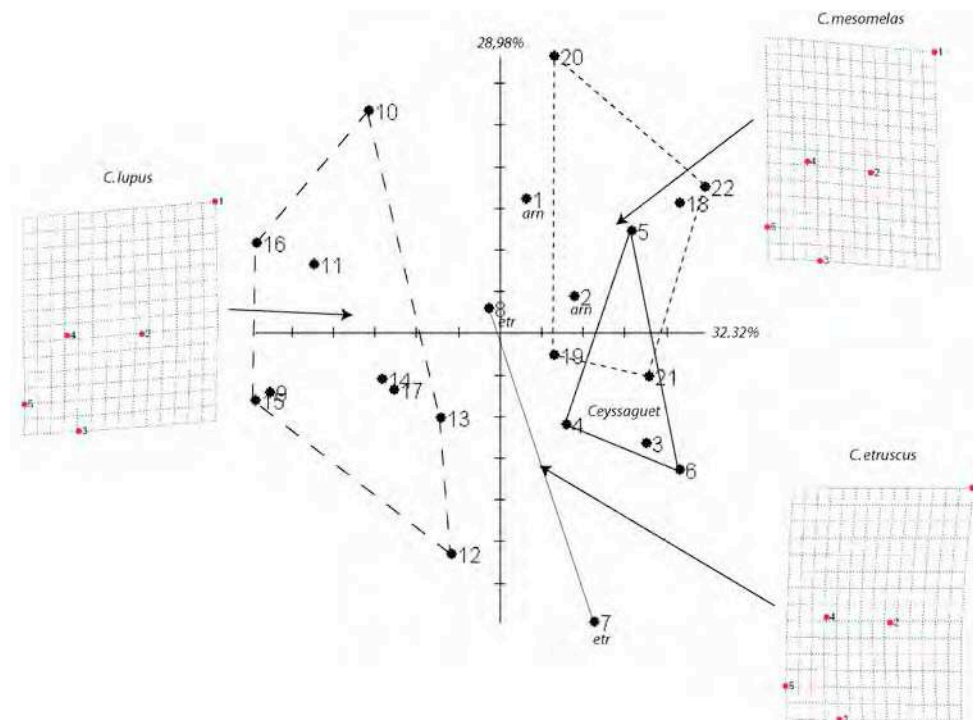


Figure 88 : Relative Warp Analysis couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf) montrant l'agencement relatif des cinq landmarks de la LMI chez *Canis lupus* (de Bulgarie, Italie et Portugal), les *Canis* du Pléistocène inférieur (Ceysaguet, *etruscus* et *arnensis*) et *Canis mesomelas*. Les deux axes représentent 61,3 % de la variance.

Chez les individus de Ceysaguet (Figure 88), comme pour *Canis arnensis* et *Canis mesomelas*, l'hypoconide (Landmark 3) est plus éloigné du métaconide (Landmark 4) et de l'entoconide (Landmark 5). D'autre part, le métoconide est chez ces petits *Canis*, moins déjeté vers le bord distal. L'angle formé par les trois cuspidés du trigonide (angle 1-2-4) apparaît plus obtus chez les loups que chez *Canis mesomelas* notamment. Ainsi, bien que la rangée sécante des *Canis* de Ceysaguet soit nettement plus développée que celle des chacals, on observe sur la carnassière inférieure un trigonide relativement moins développé en longueur qu'il ne l'est chez les loups actuels. L'agencement des cuspidés de la carnassière inférieure corrobore donc un rapprochement possible avec *Canis arnensis*.

4. Discussion d'ordre phylétique à partir des données biométriques dentaires

L'ensemble des observations faites sur l'analyse des dents nous amène à nous interroger sur les relations phylétiques que peuvent entretenir les *Canis* de Ceysaguet avec les formes actuelles. Ces petits Canidés, présentent des affinités certaines avec les deux espèces du genre *Canis* du Pléistocène inférieur, avec une plus forte affinité avec *Canis arnensis*. Cette espèce est, dans la littérature, souvent rapprochée des chacals actuels (Torre 1967, 1974, Rook 1993, Garrido &

Arribas 2008). Les données crâniennes et dentaires de la population de Ceysaguet constituent par conséquent une nouvelle source d'informations pour discuter de cette éventuelle filiation. Les analyses précédemment menées montrent que les chacals se différencient des loups actuels, par une rangée des prémolaires (inférieure et supérieures) nettement plus courte. Ces différences sont donc des pistes de réponse pour discuter de la position phylétique des *Canis* du Pléistocène inférieur.

En complément des observations menées sur les différentes parties anatomiques, deux analyses ont été menées sous SIST. Elles ont pour but de comparer le format des *Canis* de Ceysaguet par rapport aux loups et aux chacals actuels à partir de données biométriques sur les dents supérieures et inférieures. Ces analyses mettent en évidence des différences significatives, de différent ordre, selon les couples analysés.

Les différences entre les *Canis* de Ceysaguet et une population de loups actuels (Figure 89 – diagramme A) démontrent que ces dernières sont strictement isométriques. Ainsi, une fois les différences de taille isométrique moyenne soustraites, les deux groupes apparaissent comparables. La même analyse utilisant cette fois une population de chacals (*Canis mesomelas*) fait apparaître des différences allométriques entre ces derniers et les *Canis* de Ceysaguet (Figure 89 – diagramme B). Elles sont nettes au niveau de la neuvième variable (longueur de la rangée des prémolaires inférieures). Les *Canis* de Ceysaguet possèdent, à l'image des loups actuels, une rangée prémolaire inférieure plus longue que les chacals actuels. D'un point de vue fonctionnel ces résultats indiquent des capacités sécantes plus importantes chez ces *Canis* du Pléistocène inférieur par rapport aux chacals actuels.

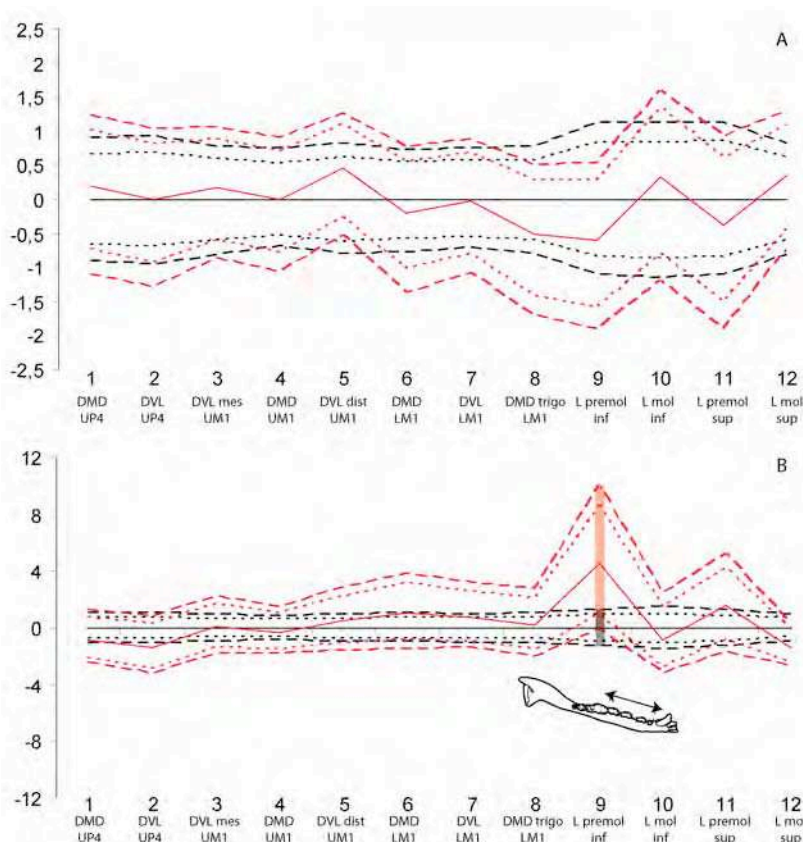


Figure 89 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des *Canis* de Ceysaguet (en rouge) par rapport à une population de loups actuels (loups de Bulgarie, en noir – diagramme A) et à une population de chacals actuels (en noir – diagramme B) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

L'analyse couplée de 12 données biométriques sur les carnassières (inférieure et supérieure), la première molaire supérieure et les rangées prémolaires / molaires, permet d'analyser plus en détail les différences avec les loups et les chacals actuels (Figure 90).

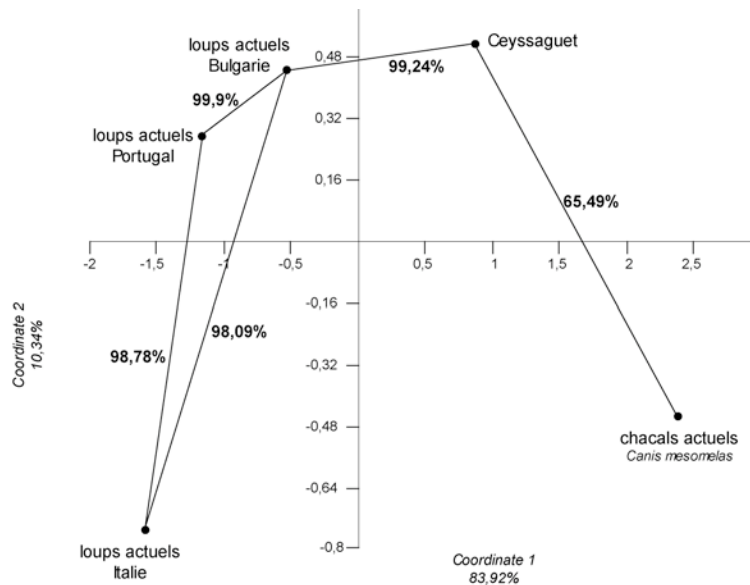


Figure 90 : Analyse en coordonnées principales (ACoP) des matrices de distances allométriques sur laquelle sont figurés les résultats des Réseaux Traversants Bootstrap.

Les *Canis* du gisement de Ceyssaguet occupent une fois encore en position « intermédiaire » entre les loups et les chacals actuels. Cependant, ils apparaissent sur la base des données biométriques utilisées, vraisemblablement plus proches des loups que des chacals. Il semble donc que ces petits *Canis* du Pléistocène inférieur aient des capacités sécantes plus proches de celle du loup (longueur de la rangée des prémolaires inférieures) et des capacités broyeuses plus similaires à celles des chacals actuels (morphologie des premières molaires supérieures et inférieures).

5. Éléments du squelette post-crânien

a) Le membre antérieur

La collection de Ceyssaguet nous donne l'opportunité de décrire les différents os du squelette post-crânien, fait rare pour les *Canis* de cette période.

Humérus : 2-CEY 7902 ; 2-CEY 6017 ; 2-CEY 7344 ; 2-CEY 1719 ; 2-CEY 2215 ; 2-CEY 1599 ; 2-CEY 2547 ; 2-CEY 608 ; 2-CEY 9656.
Radius : 2-CEY 7345 ; 2-CEY 7294 ; 2-CEY 2217 ; 2-CEY 2249 ; 2-CEY 2841. **Ulna** : 2-CEY 5992 ; 2-CEY 7346 ; 2-CEY 1422 ; 2-CEY 6935 ; 2-CEY 1917 ; 2-CEY 2216 ; 2-CEY 2410 ; 2/3-CEY 9917 ; 2-CEY 2545 ; 2-CEY 3563. **Capitulum** : 2-CEY 7297B ; 2-CEY 9563 ; 2-CEY 7296.
Hamatum : 2-CEY 7297A. **Pisiforme** : 2-CEY 7349 ; **Scapholunatum** : 2-CEY 7347 ; 2/3-CEY 9923. **Trapézoïdes** : 2-CEY 7297C ; 2-CEY 9563 ; 2-CEY 8235. **Triquetrum** : 2-CEY 7348. **Métacarpiens** : 2-CEY 7734 ; 2-CEY 6312 ; 2-CEY 6083 ; 2-CEY 1464 ; 2-CEY 7295 ; 2-CEY 6148 ; 2-CEY 6149 ; 2-CEY 6150 ; sondN8-CEY 12748. **Phalanges** (antérieures et postérieures confondues) : **I** : 2-CEY 3595 ; 2-CEY 6151 ; 2-CEY 6152 ; 2-CEY 7682 ; CEY 15507 ; CEY 15508 ; CEY 15509 ; CEY 15510. **II** : 2-CEY 6153 ; 2-CEY 6154 ; 2-CEY 6155 ; 2-CEY 6240 ; 2-CEY 6241 ; 2-CEY 7681 ; CEY 15511 ; CEY 15512. **III** : 2-CEY 6242 ; CEY 6442

L'ensemble des éléments du membre antérieur apparaît gracile. Les os longs, de petite dimension présentent une diaphyse et des extrémités peu robustes. Ces informations tendent à décrire un animal de faible stature et relativement léger. En outre, au niveau de l'extrémité distale de l'humérus plusieurs caractères divergent nettement de la morphologie de *Canis lupus* (Figure 91). De façon générale, cette extrémité apparaît plus resserrée que chez les loups actuels. La fosse

olécrânienne est plus étroite, le bord supérieur du capitatum de la trochlée est plus développé en hauteur, la poulie de la trochlée est également plus étroite et moins haute. De plus, l'épicondyle médial est moins développé chez le *Canis* de Ceysaguet qu'il ne l'est sur l'humérus des loups actuels. L'ensemble de ces caractères confère à l'extrémité distale de l'humérus, un aspect plus resserré chez le *Canis* de Ceysaguet.

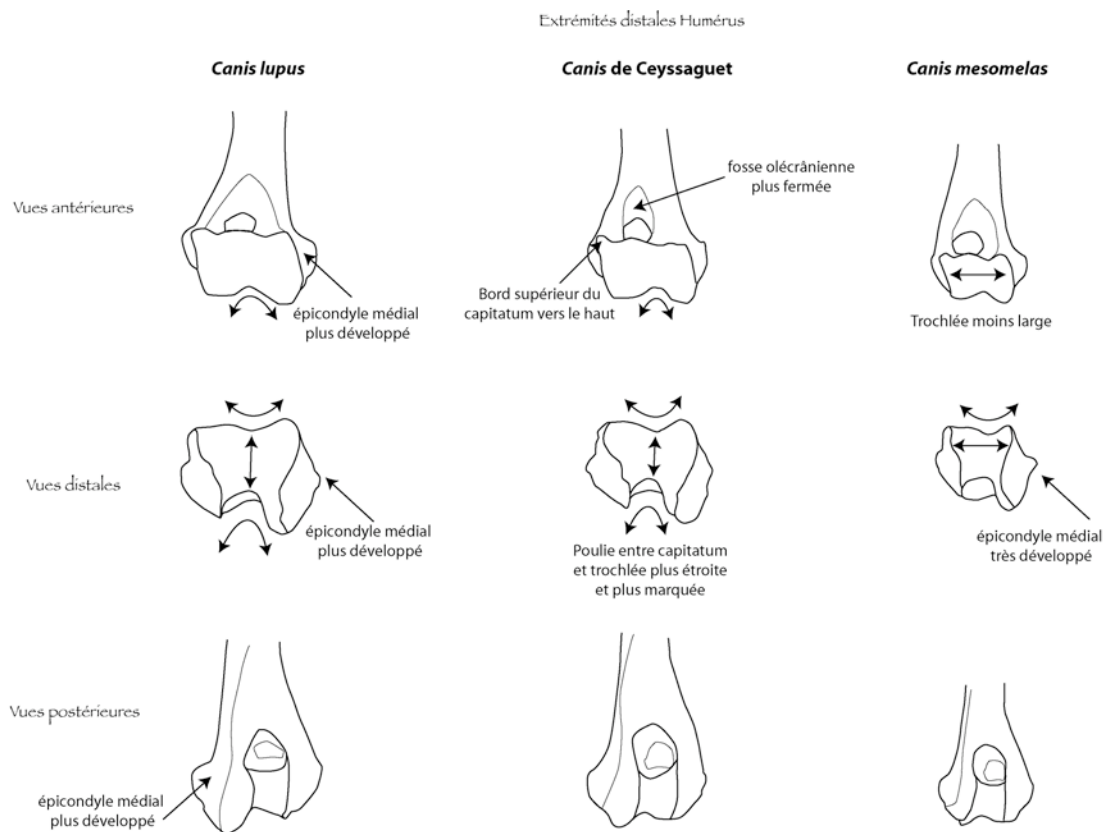


Figure 91 : Morphologie comparée de l'extrémité distale des Humérus de *Canis lupus* (à gauche), du *Canis* de Ceysaguet (au centre) et de *Canis mesomelas* (à droite)

L'ulna et le radius ne présente pas de différences morphologiques aussi marquées par rapport aux *Canis* actuels, mais à l'image de l'humérus et de l'ensemble du membre ils sont relativement graciles et possèdent des extrémités peu robustes.

Les comparaisons avec les espèces fossiles déjà décrites sont difficiles à établir, les données publiées étant extrêmement rares. Au niveau des humérus, les données sont relativement nombreuses à Ceysaguet (Tableau 39) mais ne peuvent hélas pas être comparées à d'autres gisements pour lesquels cet élément semble faire défaut.

De même, concernant les radius, nous ne disposons que de quelques données sur *Canis etruscus* du Valdarno supérieur et sur *Canis « accitanus »* (Tableau 40). Bien que très peu nombreuses, ces données nous permettent de mieux cerner la variabilité de ces petits Canidés. Les proportions de deux des radius complets de Ceysaguet (Tableau 41) sont tout à fait comparables au radius de *Canis etruscus* provenant de Casa Inferno I (Valdarno supérieur). Néanmoins, les deux autres radius retrouvés dans le gisement de Ceysaguet et dont seule la partie proximale est conservée, semblent d'avantage correspondre aux proportions du radius de Fonelas P-1. Sur la seule base de ces

données, le *Canis* de Ceysaguet apparaît donc de stature intermédiaire entre les plus petits individus (forme *accitanus*) et ceux de plus grande stature (*i.e.* *Canis etruscus*).

Pour les ulnas, outre les données sur Ceysaguet (Tableau 42), nous disposons également de quelques données recueillies sur les *Canis* du Pléistocène inférieur italien (Tableau 43). L'ensemble des données est relativement comparable. L'ulna provenant du Valdarno supérieur et attribué à *Canis arnensis* semble tout de même présenter des proportions plus réduites que chez *Canis etruscus*. Le faible intervalle de variation ne nous permet pas de rapprocher les *Canis* de Ceysaguet de l'une ou de l'autre des espèces.

Les métacarpiens de Ceysaguet (Tableau 44) et des *Canis etruscus* de Casa Inferno I (Valdarno supérieur) et d'Olivola (Tableau 45), présentent également des proportions tout à fait comparables.

b) Le membre postérieur

Fémur : 2-CEY 6157 ; 2-CEY 7293 ; 2-CEY 7740. **Tibia** : CEY 15500 ; 3-CEY 4711. **Fibula** : CEY 15500. **Calcaneum** : CEY 15502. **Talus** : CEY 15501. **Cuboïde** : CEY 15516. **Naviculaire** : CEY 15517. **Cunéiforme 1** : CEY 15519. **Cunéiforme 3** : CEY 15518. **Métatarsiens** : 2-CEY 3596 ; 4-CEY 3580 ; CEY 15503 ; CEY 15504 ; CEY 15505 ; CEY 15506. **Sésamoïdes** (tous confondus) : CEY 15513 ; CEY 15514 ; CEY 15515 ; CEY 15520 ; CEY 15521.

Au niveau du membre postérieur les observations générales sont les mêmes que celles énoncées pour le membre antérieur. L'aspect gracile ressort sur l'ensemble des éléments. Notons par ailleurs qu'au niveau des extrémités des membres, les deuxièmes et quatrièmes métatarsiens présentent une courbure plus importante vers l'extérieur de la patte (Figure 92) que chez les loups actuels.



Figure 92 : Métatarsiens. A : Métatarsiens droits de *Canis lupus* (modifié d'après Brugal 2006) en vue dorsale. B : Métatarsiens droits *Canis* de Ceysaguet en vue palmaire.

L'analyse des différences relatives entre les *Canis* de Ceysaguet et les loups et chacals actuels vient compléter ces quelques observations. Afin de recueillir des données d'ordre fonctionnel, les données sur la longueur maximale des os longs ainsi que plusieurs diamètres transverses peuvent être analysées de façon couplée. Cette démarche permet de discuter du développement relatif des différents segments des membres, en terme de longueur et de robustesse.

Suite aux analyses conduites sous SIST par la technique d'ajustement du VSI*, des différences significatives apparaissent à nouveau entre les *Canis* de Ceysaguet et les loups et chacals actuels. Néanmoins, après élimination des différences de taille isométrique moyenne, aucune différence allométrique nette ne ressort de l'analyse (Figure 93). Il n'est par conséquent pas possible sur la base des données métriques analysées de rapprocher la morphologie des os longs des membres du petit *Canis* de Ceysaguet, à celle de l'une ou de l'autre des deux espèces actuelles de Canidé.

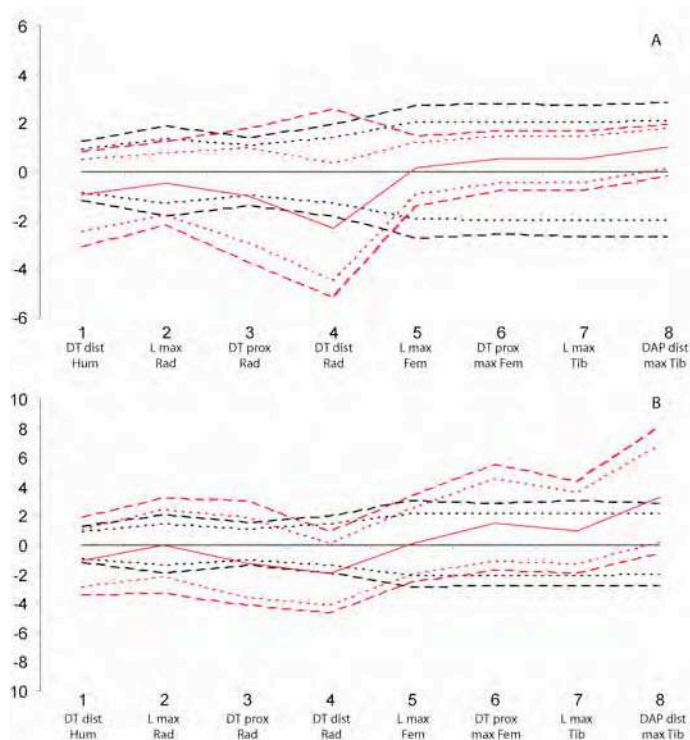


Figure 93 : Données VSI* issues de la comparaison des *Canis* de Ceysaguet (en rouge) par rapport à une population de loups actuels du Portugal (en noir – diagramme du haut A) et à une population de chacals actuels (en noir – diagramme du bas B) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

Au niveau du fémur, les comparaisons sont extrêmement limitées par sa conservation dans l'ensemble osseux. Sur les trois fémurs fragmentaires retrouvés, un seul a pu être mesuré (Tableau 46). Un fragment proximal de fémur gauche de *Canis etruscus* découvert dans le gisement d'Olivola a servi d'élément de comparaison. Ce fragment (DT prox = 37,0 ; DAP min prox = 6,8 ; DAP de la tête = 19,2) ne semble pas différer significativement du fémur de Ceysaguet.

Les données sur le diamètre antéro-postérieur des tibias de *Canis arnensis* (du Valdarno supérieur) et *Canis etruscus* (Olivola) semblent être plus importants pour la deuxième espèce (DT = 17,5 mm) que pour *arnensis* (entre 14,6 et 16,4 mm). Le tibia de Ceysaguet semble donc (Tableau 47), entrer dans la variabilité de *Canis etruscus*.

Les métatarsiens d'au moins deux individus ont été retrouvés dans le gisement de Ceysaguet. Ces derniers, particulièrement graciles, sont en moyenne 15% plus longs que les métacarpiens. Aucune comparaison avec les gisements fossiles n'a pu être réalisée.

Au niveau du tarse, les calcaneus et le talus d'au moins deux individus ont également pu être mesurés. Le diamètre antéro-postérieur maximal du talus, variable fortement corrélée à la stature des individus, nous indique une différence entre les *Canis* du gisement de Ceysaguet et *Canis etruscus* (Tableau 49). Ce dernier présente en effet un DAP plus important que les deux individus de Ceysaguet. Au niveau des calcaneus, les observations sont les mêmes (Tableau 50). Toutefois, rappelons que les dimensions de ces deux éléments du tarse et notamment le diamètre antéro-postérieur maximal du talus et la longueur du calcaneus, sont fortement corrélées à la stature des

individus (*cf.* Partie 3). Les différences ici observées pourraient donc être le résultat d'une différence de stature liée au dimorphisme sexuel.

c) Squelette axial et ceintures des membres

Atlas : 2-CEY 2621 ; 2-CEY 5959 ; 2-CEY 3043. **Axis** : 2-CEY 2621 ; 2-CEY 9710. **Autres vertèbres** : 2-CEY 2208 (7 portent le même numéro) ; 2-CEY 2621 ; 2-CEY 2660 ; 2-CEY 2659 ; 2-CEY 6015 (2 portent le même numéro) ; 2-CEY 7343 (2 portent le même numéro) ; 2-CEY 7665 (3 portent le même numéro) ; 2-CEY 7630 ; 2-CEY 7341 ; 2-CEY 7355. **Sacrum** : 2-CEY 7341 ; **Côtes** : 2-CEY 7355 ; 2-CEY 7365 ; 2-CEY 7665. **Scapula** : 2-CEY 6221 ; 2-CEY 6055. **Coxal** : 2-CEY 2810 ; 2-CEY 5946 ; 2-CEY 9944 et un fragment non numéroté

Au niveau du squelette axial, la petitesse des éléments est également remarquable. Plusieurs caractères peuvent par ailleurs être signalés sur les deux premières vertèbres cervicales.

Outre sa petite taille, l'atlas des *Canis* de Ceysaguet se caractérise par un développement latéral des ailes plus réduit (Figure 94). Le bord de ces dernières paraît plus anguleux que chez *Canis lupus* et *Canis mesomelas*. L'incisure alaire est plus fermée que chez les loups. En vue crâniale, les surfaces articulaires plus ovalaires et plus développées chez les *Canis* de Ceysaguet que chez les chacals modernes. Les foramens transversaires apparaissent par ailleurs plus arrondis que chez *Canis mesomelas*.

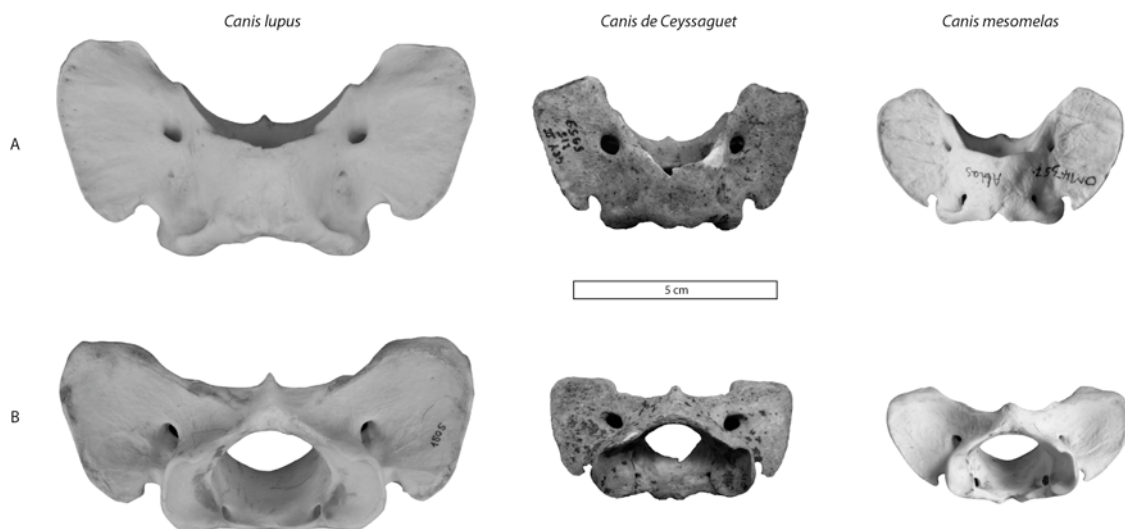


Figure 94 : Morphologie de l'atlas de loup moderne (*Canis lupus* photo modifiée d'après Brugal 2006) du *Canis* de Ceysaguet (2-CEY 5959) et de chacal (*Canis mesomelas* photo modifiée d'après Brugal 2006). A : vues dorsales ; B : vues crânielles.

L'axis est de morphologie plus « resserrée » que celui des loups actuels. Bien qu'incomplet, l'axis 2-CEY 2621 présente une surface articulaire crâniale plus étroite, plus à l'image de celle des chacals (Figure 95). Le corps de la vertèbre apparaît également plus étroit que chez les loups. On constate en revanche que le développement du processus épineux chez le *Canis* de Ceysaguet est plus semblable à celui de *Canis lupus* qu'à *Canis mesomelas*, chez qui il apparaît moins développé en longueur.

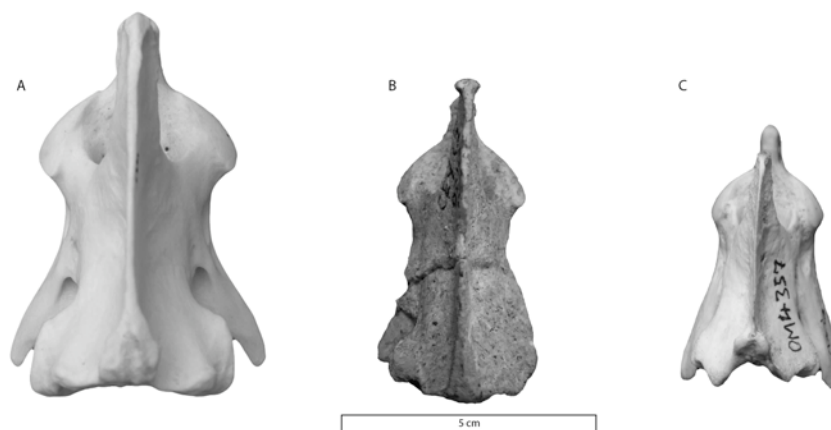


Figure 95 : Morphologie de l'axis en vue dorsale. A : Axis de loup actuel (modifié d'après Brugal 2006), B : Atlas de *Canis* de Ceysaguet 2-CEY 2621, C : Atlas de Chacal moderne (*Canis mesomelas*, modifié d'après Brugal 2006)

Les différences notées sur les deux premières vertèbres cervicales impliquent des insertions musculaires elles aussi modifiées. C'est sur les vertèbres cervicales et notamment sur l'atlas et l'axis que viennent s'insérer les muscles de la tête et du cou ainsi que quelques muscles du thorax (Barone 1986). Le faible développement des ailes de l'atlas couplé à l'étroitesse du corps de l'axis confirme l'aspect gracile général des *Canis* du gisement de Ceysaguet. Les insertions musculaires moins marquées indiquent un plus faible développement des muscles, assurant les mouvements de la tête. Elles reflètent par conséquent le plus faible gabarit du crâne de ces Canidés par rapport aux loups modernes.

L'ensemble de ces informations précise les spécificités du *Canis* du gisement de Ceysaguet par rapport aux Canidés actuels. Bien qu'il ne soit pas possible de le rapprocher de façon absolue des loups ou des chacals actuels, les caractères analysés démontrent l'existence de différences d'ordre isométrique entre ce *Canis* et la plus grande des deux espèces actuelles : *Canis lupus*. Il existe donc en Europe de l'Ouest, au cours du Pléistocène inférieur une espèce de petit gabarit et de morphologie « intermédiaire » entre les chacals et les loups actuels. La filiation des *Canis* de Ceysaguet avec les loups actuels ou les chacals ne peut donc être exclue.

III. Conclusions

Les *Canis* du gisement de Ceysaguet, présente l'ensemble des caractères utilisés pour la diagnose de *Canis etruscus* (crête sagittale nettement développée, courbure de la rangée dentaire inférieure et paraconide de la carnassière inférieure à la même hauteur que la LP4). Ils sont par conséquent attribués comme tels dans les travaux précédents (Tsoukala & Bonifay 2004, Brugal & Boudadi-Maligne à paraître). Ils possèdent cependant toutes les caractéristiques morfo-fonctionnelles permettant de les rapprocher de *Canis arnensis*. Ils se caractérisent en effet par un système masticateur pourvu de prémolaires graciles (DVL faible par rapport au DMD) et d'une LM2 relativement plus allongée par rapport à la longueur de la carnassière inférieure. Ce constat renforce, comme le suggèrent Garrido & Arribas (2008), le fait que ces deux espèces du Pléistocène inférieur doivent être redéfinies. Nous aurions pu, sur la base de cette population, proposer la description d'une nouvelle espèce, tant il existe des critères différenciant ce groupe d'*arnensis* et

etruscus. Il ne semble cependant pas opportun dans un tel contexte de continuer à décrire de nouvelles espèces dont les spécificités sont sans doute liées à des contraintes environnementales.

Rappelons d'autre part que le gisement de Ceysaguet renferme une faune datée à 1,2 Ma et donc nettement postérieure aux *Canis* italiens utilisés pour la diagnose des deux espèces. Un scénario d'hybridation et/ou d'évolution en une forme présentant des caractères présents chez les deux espèces peut alors être envisagé. C'est cette forme qui pourrait également être présente dans le gisement d'Apollonia 1 dont les faunes datent également de la biozone MNQ 20.

Nous proposons par conséquent de rapporter les *Canis* de Ceysaguet à l'espèce *Canis arnensis* car les caractères morphométriques et donc alimentaires supplantent selon nous les caractères crâniens utilisés pour différencier *arnensis* d'*etruscus* et qui peuvent être liés à des variabilités sexuelles plutôt que spécifiques. Rappelons par ailleurs que l'étude des populations de loups actuels européens, a mis en évidence des différences dans la forme des crânes. Cette variabilité intraspécifique ne doit donc pas selon nous être ignorée lors de la diagnose des espèces fossiles d'autant plus pour les périodes anciennes ou il faut le rappeler, les crânes sont le plus souvent incomplets et déformés.

D'un point de vue phylétique, les analyses menées sur la population de *Canis* de Ceysaguet montre que cette dernière présente des caractères le plus souvent intermédiaires entre les chacals et les loups actuels. Considérant ces résultats il apparaît donc délicat de proposer un schéma de filiation vers l'une ou l'autre des deux espèces actuelles, bien que les liens avec ces dernières ne puissent dans tous les cas, être rejetés. L'idée d'une filiation avec les coyotes, suggérée par Kurtén (1974) pourrait également à nouveau être testée en confrontant les données concernant les trois lignées actuelles (loup, chacal et coyote) à celles de l'ensemble des petits *Canis* du Pléistocène inférieur.

| Numéro | Partie | latéralisation | UI1 | | UI2 | | UI3 | | UC | | UP1 | | L min pal- max pal | UP2 | | UP3 | |
|-------------------|--------|----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|-----------------------|--------|--------|--------|--------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | DMD | DVL | DMD | DVL |
| CEY 10915 | UC | G | | | | | | | 9,8 | 6,4 | | | | | | | |
| CEY 10967 | UP3 | G | | | | | | | | | | | | | | 12,3 | 5,1 |
| CEY 11029 | UC | D | | | | | | | 9,6 | 6,0 | | | | | | | |
| CEY 12399 | Hmax | D | | | | | | | | | | | | 11,0 | 4,3 | 12,4 | 4,7 |
| CEY 12399 | Hmax | G | | | | | | | | | 6,0 | 3,8 | 44,5 | 11,0 | 4,3 | 12,3 | 4,8 |
| CEY 2451 | Hmax | D | | | | | | | 12,4 | 8,0 | 6,2 | 4,1 | | 11,6 | 4,6 | 13,2 | 5,0 |
| CEY 2451 | Hmax | G | | | | | | | 11,5 | 7,5 | 6,5 | 4,2 | | 11,8 | 4,5 | 13,3 | 5,3 |
| CEY 2621 | Hmax | D | 4,8 | 4,9 | 5,3 | 6,1 | 5,6 | 7,3 | | | | | | 12,2 | 4,4 | 14,8 | |
| CEY 2621 | UC | D | | | | | | | 11,2 | 7,3 | | | | | | | |
| CEY 2621 | Hmax | G | 4,5 | 5,1 | 5,7 | 6,3 | 5,5 | 7,1 | 11,0 | 6,6 | 7,0 | 4,3 | 49,5 | 12,7 | 4,4 | 14,4 | 5,2 |
| CEY 2954 | UC | G | | | | | | | 8,8 | 5,7 | | | | | | | |
| CEY 667 | Hmax | D | | | | | | | | | | | | 11,8 | 4,5 | | |
| CEY 6686 | Hmax | D | | | | | 5,1 | 6,4 | | | | | | 11,2 | 4,0 | | 4,5 |
| CEY 6686 | Hmax | G | | | | | | | 9,7 | 5,9 | 5,9 | 3,9 | 48,6 | | | 12,3 | 4,5 |
| CEY 9171 | Hmax | G | | | | | | | | | | | | 11,1 | 4,0 | 12,2 | 4,5 |
| CEY 9287 | Hmax | D | | | | | | | | | | | | 11,0 | 4,1 | 12,2 | 4,5 |
| CEY 9850 | Hmax | G | | | | | | | | | 6,4 | 4,0 | | 11,2 | 4,7 | | |
| moyenne | | | 4,65 | 5,00 | 5,50 | 6,20 | 5,40 | 6,93 | 10,50 | 6,68 | 6,33 | 4,05 | 47,53 | 11,51 | 4,35 | 12,94 | 4,81 |
| écart type | | | 0,2121 | 0,1414 | 0,2828 | 0,1414 | 0,2646 | 0,4726 | 1,2059 | 0,8379 | 0,3983 | 0,1871 | 2,6652 | 0,5665 | 0,2339 | 0,9663 | 0,3178 |

Tableau 34 : Mesures en mm des incisives et des trois premières prémolaires supérieures des *Canis* de Ceysaguet. Abréviations utilisées : UI incisive supérieure ; UC canine supérieure ; UP prémolaire supérieure ; Hmax hémi-maxillaire ; DMD diamètre mésio-distal ; DVL diamètre vestibulo-lingual

| Numéro | Partie | latéralisation | UP4 | | | | UM1 | | | | | | UM2 | | L rangée P | L rangée M | L dents jugales | |
|-------------------|--------|----------------|-----------|----------|---------|---------|--------|---------|----------|----------|----------|----------|--------|--------|------------|------------|-----------------|--|
| | | | DMD vesti | DMD diag | DVL max | DVL min | DMD | DVL mes | DVL dist | DMD para | DVL para | DVL méta | DMD | DVL | | | | |
| CEY 10594 | UM1 | D | | | | | 14,6 | 19,0 | 17,2 | 7,8 | 8,8 | 7,1 | | | | | | |
| CEY 12399 | Hmax | D | 21,3 | 21,2 | 11,2 | 7,7 | 13,4 | 17,6 | 15,9 | 7,4 | 8,1 | 6,6 | 7,9 | 10,9 | | | 21,2 | |
| CEY 12399 | Hmax | G | 21,3 | 21,5 | 10,6 | 7,8 | 13,5 | 17,7 | 16,0 | 7,5 | 8,4 | 6,9 | 7,5 | 11,0 | 51,7 | | 20,2 | |
| CEY 14185 | Hmax | G | | | | | 14,3 | 19,4 | 16,9 | | | | | | | | | |
| CEY 2384 | UM1 | G | | | | | 13,4 | | | | | | | | | | | |
| CEY 2451 | Hmax | D | 21,3 | 21,7 | 10,2 | 8,2 | 15,5 | 19,7 | 17,0 | | | | 8,3 | 10,9 | 55,4 | 23,7 | 73,5 | |
| CEY 2451 | Hmax | G | | | | | 14,8 | 18,3 | 17,0 | | | | 8,0 | | | | 23,5 | |
| CEY 2621 | Hmax | D | 23,1 | 22,6 | 11,9 | 8,1 | 14,2 | 19,0 | 17,0 | 7,7 | 8,6 | 7,0 | 7,7 | 11,0 | | | 22,3 | |
| CEY 2621 | Hmax | G | 23,1 | 22,9 | 11,6 | 8,2 | 14,2 | 18,8 | 17,2 | 7,8 | 8,7 | 6,8 | 7,7 | 11,2 | 58,7 | 22,4 | 75,7 | |
| CEY 2916 | Hmax | G | | | | | 13,8 | 18,3 | 17,2 | 7,4 | 8,5 | 7,5 | 7,7 | 11,2 | | | 21,0 | |
| CEY 4027 | Hmax | D | 19,4 | 20,1 | 9,6 | 7,1 | 13,6 | | | | | | 7,6 | 9,9 | | | | |
| CEY 5803 | Hmax | D | | | | | 13,6 | | | | | | 7,8 | 10,2 | | | | |
| CEY 5971 | Hmax | D | | | | | 15,2 | | | | | | 8,7 | 11,2 | | | 23,8 | |
| CEY 5971 | Hmax | G | | | | | 15,7 | | | | | | 8,6 | 11,3 | 57,3 | 23,7 | 76,5 | |
| CEY 666 | Hmax | G | | | | | 14,2 | | | | | | 8,7 | 11,6 | | | | |
| CEY 667 | Hmax | D | 20,8 | 21,1 | 9,2 | 7,1 | 14,2 | 18,4 | 16,5 | 7,4 | 8,8 | 7,5 | 8,7 | 11,9 | | | 22,2 | |
| CEY 6686 | Hmax | D | | | | | 8,3 | | | | | | 8,3 | 11,2 | 56,6 | 21,3 | | |
| CEY 6686 | Hmax | G | 20,0 | 20,2 | 8,8 | 7,1 | 13,6 | 17,2 | 15,8 | 7,2 | 8,3 | 6,7 | 8,3 | 11,4 | 55,8 | 21,3 | 73,5 | |
| CEY 8503 | Hmax | D | | | | | 13,5 | 18,4 | 16,3 | | | | 7,7 | 10,7 | | | | |
| CEY 9171 | Hmax | G | 19,6 | 20,2 | 9,6 | 7,0 | 13,3 | 17,0 | | 7,2 | 8,5 | | 7,5 | | | | 21,0 | |
| CEY 9287 | Hmax | D | 19,6 | 20,1 | 9,7 | 6,9 | 13,5 | 17,2 | 15,2 | 7,4 | 8,2 | 6,2 | 7,5 | 10,7 | | | 21,4 | |
| moyenne | | | 20,95 | 21,16 | 10,24 | 7,52 | 14,11 | 18,29 | 16,55 | 7,48 | 8,49 | 6,92 | 8,01 | 11,02 | 55,92 | 22,07 | 74,12 | |
| écart type | | | 1,3575 | 1,0330 | 1,0501 | 0,5329 | 0,7287 | 0,8493 | 0,6565 | 0,2201 | 0,2424 | 0,4177 | 0,4484 | 0,4916 | 2,3744 | 1,1996 | 2,0204 | |

Tableau 35 : Mesures en mm de la carnassière et des molaires supérieures des *Canis* de Ceysaguet. UM désigne les molaires supérieures, P la rangée des prémolaires et M la rangée des molaires.

| Numéro | Partie | latéralisation | L max mandibule | | DMD LI | H mand (LP3-4) | I mand (LP3-4) | LI1 | | LI2 | | LI3 | | LC | | Diastème C-LPI |
|-------------------|--------|----------------|-----------------|---------------|--------|----------------|----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|----------------|
| | | | L | H br montante | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | |
| CEY 11755 | Hmdbl | D | | | | 20,7 | 9,0 | | | | | | | | | |
| CEY 148 | LC | D | | | | | | | | | | | 10,5 | 6,4 | | |
| CEY 1608 | Hmdbl | G | | | | 18,0 | 9,1 | | | | | | 9,9 | 6,9 | | |
| CEY 2351 | LC | G | | | | | | | | | | | 9,9 | 6,4 | | |
| CEY 2508 | Hmdbl | D | | | | | 10,6 | | | | | | | | | |
| CEY 2508 | Hmdbl | G | | | | 22,7 | 10,2 | | | | 4,2 | 5,0 | 10,2 | 7,3 | | |
| CEY 2621 | Hmdbl | D | 137,0 | 52,6 | 11,9 | 19,5 | 9,1 | 2,6 | 3,7 | 4,3 | 5,2 | 5,5 | 5,4 | 11,0 | 7,1 | 5,8 |
| CEY 2621 | Hmdbl | G | | | 12,9 | 20,0 | 8,5 | 3,4 | 3,7 | 4,5 | 5,1 | 5,4 | 5,4 | 11,2 | 7,4 | 5,2 |
| CEY 2876 | LC | G | | | | | | | | | | | | 10,4 | 6,8 | |
| CEY 4027 | Hmdbl | D | | | | 19,1 | 9,0 | | | | | | | 9,4 | 6,2 | 3,9 |
| CEY 4027 | Hmdbl | G | | | | 19,1 | 8,7 | | | | | | | | | |
| CEY 5995 | Hmdbl | G | | 53,6 | | | | | | | | | | | | |
| CEY 7340 | Hmdbl | D | 139,9 | 51,6 | | 19,3 | 10,5 | | | | 5,7 | 5,2 | 11,8 | 7,5 | | |
| CEY 9815 | LC | D | | | | | | | | | | | 10,1 | 6,2 | | |
| Moyenne | | | 138,45 | 52,60 | 12,40 | 19,80 | 9,41 | 3,00 | 3,70 | 4,40 | 5,15 | 5,20 | 5,25 | 10,39 | 6,74 | 4,97 |
| Ecart type | | | 2,0506 | 1,0000 | 0,7071 | 1,4051 | 0,7976 | 0,5657 | 0,0000 | 0,1414 | 0,0707 | 0,6782 | 0,1915 | 0,6964 | 0,5482 | 0,9713 |

Tableau 36 : Mesures en mm des hémi-mandibules (Hmdbl), des incisives et des canines inférieures des *Canis* de Ceyssaguet. L précède le rang de la dent pour spécifier qu'il s'agit de dents inférieures.

| Numéro | Partie | latéralisation | LP1 | | LP2 | | LP3 | | LP4 | | larg max mand | H mand entre LMI-LM2 |
|-------------------|--------|----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------------|----------------------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | |
| CEY 11755 | Hmdbl | D | | | | | 11,8 | 5,0 | 13,4 | 6,2 | 10,5 | 21,9 |
| CEY 1608 | Hmdbl | G | | | 10,2 | 4,6 | 10,6 | 4,7 | 13,1 | 6,4 | 11,4 | 22,7 |
| CEY 2269 | Hmdbl | D | | | | | | | | | 10,1 | 20,3 |
| CEY 2508 | Hmdbl | D | | | 10,0 | 4,6 | 11,2 | 4,8 | 13,2 | 6,2 | | |
| CEY 2508 | Hmdbl | G | | | | | 11,6 | 4,8 | 13,3 | 6,3 | 12,2 | 22,8 |
| CEY 2621 | Hmdbl | D | 5,2 | 4,0 | 11,7 | 5,0 | 12,1 | 5,0 | 13,2 | 6,2 | 11,6 | 24,8 |
| CEY 2621 | Hmdbl | G | 5,4 | 3,8 | 11,6 | 4,9 | 12,3 | 5,0 | 13,5 | 6,1 | 10,7 | 22,1 |
| CEY 3210 | Hmdbl | D | | | 9,5 | 3,8 | | 3,9 | | | | |
| CEY 4027 | Hmdbl | D | 4,7 | 3,4 | 10,3 | 4,5 | 11,6 | 4,8 | 13,0 | 6,1 | 10,2 | 22,3 |
| CEY 4027 | Hmdbl | G | 4,9 | 3,7 | 10,5 | 4,6 | 11,4 | 4,8 | 13,1 | 6,1 | 10,4 | 23,1 |
| CEY 5404 | Hmdbl | G | | | | | 10,7 | 4,6 | 11,6 | 4,8 | | |
| CEY 5418 | Hmdbl | G | | | | | | | | | | 20,2 |
| CEY 7340 | Hmdbl | D | | | 10,4 | 5,4 | 11,4 | 5,5 | 13,6 | 6,5 | 11,1 | 23,5 |
| CEY 8728 | Hmdbl | D | 4,7 | 3,7 | 10,3 | 4,5 | 11,8 | 5,3 | | | | 24,9 |
| moyenne | | | 4,98 | 3,72 | 10,50 | 4,66 | 11,50 | 4,85 | 13,10 | 6,09 | 10,91 | 22,60 |
| écart type | | | 0,3114 | 0,2168 | 0,7141 | 0,4362 | 0,5254 | 0,3920 | 0,5598 | 0,4725 | 0,7114 | 1,5205 |

Tableau 37 : Mesures en mm des hémi-mandibules et prémolaires inférieures des *Canis* de Ceyssaguet.

| Numéro | Partie | latéralisation | LM1 | | | | LM2 | | LM3 | | L rangée prémolaires | L rangée molaires | L P + trigo LM/1 | DMD talo LM1 + LM2 + LM3 |
|------------------------|--------|----------------|--------|-----------|--------|----------|--------|--------|--------|--------|----------------------|-------------------|------------------|--------------------------|
| | | | DMD | DMD trigo | DVL | DVL talo | DMD | DVL | DMD | DVL | | | | |
| CEY 11755 | Hmdble | D | 22,0 | 15,3 | 9,1 | 8,3 | 10,4 | 7,3 | | | | | | |
| CEY 148 | LC | D | | | | | | | | | | | | |
| CEY 1608 | Hmdble | G | 21,8 | 14,9 | 9,6 | 9,2 | 10,4 | 7,6 | 4,9 | 4,3 | | 36,6 | 21,8 | |
| CEY 2039 | LM1 | D | 23,0 | 15,4 | 9,5 | 8,5 | | | | | | | | |
| CEY 2269 | Hmdble | D | | | | | 11,0 | 7,9 | | | | | | |
| CEY 2351 | LC | G | | | | | | | | | | | | |
| CEY 2508 | Hmdble | D | 22,5 | | 9,0 | 8,3 | | | | | | | | |
| CEY 2508 | Hmdble | G | 22,6 | | 9,1 | 8,5 | 11,4 | 7,6 | | | | | | |
| CEY 2546 | LM1 | D | 22,2 | 14,7 | 8,1 | 7,8 | | | | | | | | |
| CEY 2621 | Hmdble | D | 23,8 | 15,8 | 9,6 | 8,3 | 11,5 | 7,2 | 3,7 | 3,6 | 44,8 | 37,3 | 60,1 | |
| CEY 2621 | Hmdble | G | 23,5 | 15,4 | 10,1 | 8,9 | 11,2 | 7,3 | | | 44,7 | | 59,8 | |
| CEY 2876 | LC | G | | | | | | | | | | | | |
| CEY 3067 | LM1 | G | 22,9 | 15,3 | 9,3 | 8,2 | | | | | | | | |
| CEY 3208 | Hmdble | D | 20,9 | 14,4 | 8,9 | 7,9 | 10,4 | 6,5 | | | | | | |
| CEY 3210 | Hmdble | D | | | | | | | | | | | | |
| CEY 3711 - 2443 | Hmdble | D | 21,6 | 14,6 | 9,3 | 8,8 | 10,8 | 7,4 | | | | | | |
| CEY 3726 | Hmdble | | | | | | | | | | | | | |
| CEY 4025 | Hmdble | G | | | | | | | | | | | | |
| CEY 4027 | Hmdble | D | 21,4 | 14,4 | 8,8 | 8,2 | 10,5 | 6,8 | 5,6 | 4,7 | 43,7 | 37,0 | 58,0 | |
| CEY 4027 | Hmdble | G | 21,3 | 14,5 | 9,2 | 8,2 | 10,5 | 7,1 | 5,4 | 4,6 | 43,2 | 36,8 | 57,0 | |
| CEY 4189 | LC | G | | | | | | | | | | | | |
| CEY 5404 | Hmdble | G | | | | | | | | | | | | |
| CEY 5418 | Hmdble | G | 22,1 | 15,3 | 9,3 | 7,8 | | | | | | | | |
| CEY 5995 | Hmdble | G | 25,2 | 17,2 | 9,7 | 9,3 | 12,3 | 8,2 | | | 45,1 | 40,8 | 60,4 | |
| CEY 7340 | Hmdble | D | 24,5 | 17,7 | 9,9 | 9,1 | 11,4 | 8,6 | 5,2 | 4,9 | 43,5 | 40,8 | 59,4 | |
| CEY 8728 | Hmdble | D | 23,0 | 15,9 | 9,0 | 7,9 | 10,6 | 6,7 | 5,2 | 4,4 | | | | |
| CEY 9815 | LC | D | | | | | | | | | | | | |
| moyenne | | | 22,61 | 15,39 | 9,26 | 8,42 | 10,95 | 7,40 | 5,00 | 4,42 | 44,17 | 38,22 | 59,12 | |
| écart type | | | 1,1584 | 0,9694 | 0,4663 | 0,4829 | 0,5811 | 0,5930 | 0,6782 | 0,4535 | 0,7941 | 2,0144 | 1,3333 | |

Tableau 38 : Mesures en mm des molaires et rangées dentaires inférieures des *Canis* de Ceysaguet.

| Numéro | latéralisation | L depuis la tête | DT mini diaphyse | DT milieu dia | DAP milieu dia | DT distal max | DT max trochlée | DAP mini trochlée | DAP trochlée med | DAP trochlée lat | H trochlée | DT fosse ole |
|-------------------|----------------|------------------|------------------|---------------|----------------|---------------|-----------------|-------------------|------------------|------------------|------------|--------------|
| CEY 7902 | D | | | | | 32,3 | 22,0 | | 25,2 | 20,7 | | 11,2 |
| CEY 6017 | G | | 12,0 | 12,2 | 14,4 | 33,0 | 22,3 | 12,1 | 25,0 | 21,1 | 17,4 | 11,1 |
| CEY 7344 | D | 171,5 | 12,9 | 12,9 | 13,9 | 31,2 | 21,7 | 12,7 | 24,5 | 21,6 | 17,8 | 9,9 |
| CEY 2215 | D | | 11,3 | | | 27,3 | | | | | | 8,8 |
| CEY 608 | G | | 12,0 | | | | | | | | | |
| CEY 1599 | G | | 11,5 | | | | | | | 19,2 | | |
| CEY 1719 | D | | 12,2 | | | | | | | | | |
| CEY 9656 | G | | 11,1 | | | 28,7 | 20,6 | | 22,4 | 19,8 | | 8,0 |
| CEY | G | | | | | 31,5 | 21,1 | | 24,5 | 21,0 | | 9,6 |
| moyenne | | 171,50 | 11,86 | 12,55 | 14,15 | 30,67 | 21,54 | 12,40 | 24,32 | 20,57 | 17,60 | 9,77 |
| écart type | | | 0,6133 | 0,4950 | 0,3536 | 2,2042 | 0,6877 | 0,4243 | 1,1167 | 0,8959 | 0,2828 | 1,2596 |

Tableau 39 : Mesures en mm des humérus de *Canis* du gisement de Ceysaguet.

| Numéro | latéralisation | Provenance | espèce | L max | L physiologique | DAP prox max | DT prox max | DAP dital max | DT distal max | DT facette arti distale | DT mini diaphyse |
|----------------------|----------------|----------------|----------------------|-------|-----------------|--------------|-------------|---------------|---------------|-------------------------|------------------|
| IGF 490V | G | Casa Inferno I | <i>etruscus</i> | 167,0 | 162,0 | 12,1 | 18,5 | 14,2 | 24,5 | 19,6 | 12,9 |
| IGF 11794 | D | Valdarno | <i>etruscus</i> | | | | | 12,1 | 22,5 | | |
| FP1-2001-0069 | D | Fonelas P-1 | " <i>accitanus</i> " | 145,0 | | 11,0 | 15,3 | 10,6 | 20,3 | | |

Tableau 40 : Mesures en mm des radius des *Canis* de Casa Inferno I et du Valdarno supérieur (conservation Muséum de Florence) ainsi que du *Canis* « *accitanus* » de Fonelas P-1 (Garrido & Arribas 2008).

| Numéro | latéralisation | L max | L physiologique | DAP prox max | DT prox max | DAP dital max | DT distal max | DT facette arti distale | DT milieu dia | DAP milieu dia | DT mini diaphyse | Circonf mini diaphyse |
|-------------------|----------------|--------|-----------------|--------------|-------------|---------------|---------------|-------------------------|---------------|----------------|------------------|-----------------------|
| CEY 7345 | D | 169,5 | 164,4 | 12,4 | 18,5 | 13,8 | 20,7 | 19,8 | 13,6 | 8,1 | 12,3 | 35,6 |
| CEY 7294 | G | 169,9 | 165,6 | 12,6 | 18,2 | 13,2 | 21,2 | 19,7 | 13,7 | 8,1 | 12,4 | 34,9 |
| CEY 2217 | D | | | 11,2 | 15,3 | | | | | | | |
| CEY | G | | | 11,3 | 16,5 | | | | | | | |
| moyenne | | 169,70 | 165,00 | 11,88 | 17,13 | 13,50 | 20,95 | 19,75 | 13,65 | 8,10 | 12,35 | 35,25 |
| écart type | | 0,2828 | 0,8485 | 0,7274 | 1,5019 | 0,4243 | 0,3536 | 0,0707 | 0,0707 | 0,0000 | 0,0707 | 0,4950 |

Tableau 41 : Mesures en mm des radius de *Canis* du gisement de Ceyssaguet.

| Numéro | latéralisation | L max | H max S arti | DT max S articulaire | DAP mini olécrâne | DT S médiale | DT S latérale | DAP olécrâne | DT proc anco | DAP processus anconeus |
|-------------------|----------------|--------|--------------|----------------------|-------------------|--------------|---------------|--------------|--------------|------------------------|
| CEY 5992 | G | 200,5 | 21,3 | 16,7 | 20,6 | 7,5 | 9,5 | 23,3 | 11,1 | 21,7 |
| CEY 7346 | D | 198,0 | 21,0 | 15,9 | 20,2 | 7,5 | 10,4 | 23,4 | 11,1 | 21,0 |
| CEY 1422 | D | | 21,6 | 14,4 | 20,2 | 5,8 | 9,5 | 21,6 | | 20,2 |
| CEY 6935 | G | | 20,3 | 14,6 | 19,4 | 6,4 | 8,4 | 22,7 | | |
| CEY 1917 | G | | 20,7 | 15,5 | 19,9 | 7,8 | 8,0 | 22,3 | | |
| CEY 2216 | D | | | 14,4 | 20,2 | 6,6 | 8,2 | 22,0 | | |
| CEY 3563 | D | | | | | | | 19,5 | | |
| moyenne | | 199,25 | 20,98 | 15,25 | 20,08 | 6,93 | 9,00 | 22,11 | 11,10 | 20,97 |
| écart type | | 1,7678 | 0,5070 | 0,9439 | 0,4021 | 0,7840 | 0,9445 | 1,3259 | 0,0000 | 0,7506 |

Tableau 42 : Mesures en mm des ulnas des *Canis* du gisement de Ceyssaguet.

| Numéro | latéralisation | provenance | espèce | H max S arti | DT max S articulaire | DAP mini olécrâne | DT S médiale | DT S latérale | DAP olécrâne | DT proc anco | DAP processus anconeus |
|------------------|----------------|----------------|-----------------|--------------|----------------------|-------------------|--------------|---------------|--------------|--------------|------------------------|
| IGF 592V | D | Casa Inferno I | <i>etruscus</i> | 22,4 | 14,6 | 22,3 | 7,7 | 7,8 | 22,8 | 13,0 | 27,3 |
| IGF 492V | G | Casa Inferno I | <i>etruscus</i> | 22,9 | 16,6 | 22,5 | 8,2 | 9,2 | 22,3 | 11,8 | 27,7 |
| IGF 11784 | D | Valdarno | <i>arnensis</i> | 21,1 | 13,9 | | 6,3 | 8,0 | 21,2 | | |
| IGF 11789 | D | Valdarno | <i>etruscus</i> | 22,4 | 16,0 | 22,3 | 7,7 | 9,4 | 27,5 | 11,6 | 23,0 |
| IGF 4509 | G | Olivola | <i>etruscus</i> | 24,2 | 16,0 | | 8,5 | 8,7 | 27,8 | | |

Tableau 43 : Mesures en mm des ulnas de *Canis etruscus* et *Canis arnensis* de Casa Inferno I, du Valdarno supérieur et d'Olivola (conservation Muséum de Florence)

| Numéro | Partie | latéralisation | Longueur | DT distal max | DAP distal | DAP milieu | DT milieu |
|------------------|--------|----------------|----------|---------------|------------|------------|-----------|
| CEY 6148 | Mtc2 | D | 63,2 | 9,8 | 8,1 | 6,2 | 6,3 |
| CEY 6150 | Mtc3 | D | 72,7 | 8,5 | 9,3 | 5,5 | 6,3 |
| CEY 6312 | Mtc3 | G | 73,1 | 8,6 | 9,1 | 5,5 | 6,0 |
| CEY 7734 | Mtc3 | G | 74,3 | 8,3 | 8,6 | | |
| CEY 6149 | Mtc4 | D | 72,3 | 8,6 | 9,2 | 5,5 | 5,9 |
| CEY 6083 | Mtc4 | G | 72,7 | 8,7 | 9,2 | 5,5 | 5,6 |
| CEY 12748 | Mtc5 | D | 57,0 | 9,1 | | | 7,0 |
| CEY 1464 | Mtc5 | D | 58,3 | 9,4 | | | 7,5 |

Tableau 44 : Mesures en mm des métacarpiens (Mtc) des *Canis* du gisement de Ceysaguet.

| Numéro | Partie anat | latéralisation | provenance | espèce | Longueur | DT distal max | DAP distal |
|----------|-------------|----------------|----------------|-----------------|----------|---------------|------------|
| IGF493V | Mtc5 | gauche | Casa Inferno I | <i>etruscus</i> | 61,4 | 11,2 | 9,1 |
| IGF 4533 | Mtc2 | gauche | Olivola | <i>etruscus</i> | 62,3 | 9,9 | 8,4 |
| IGF 4533 | Mtc3 | gauche | Olivola | <i>etruscus</i> | 73,1 | 9,1 | 8,3 |

Tableau 45 : Mesures en mm des métacarpiens de *Canis etruscus* des gisements italiens de Casa Inferno I et de Olivola.

| Numéro | latéralisation | L phy max | DT prox max | DAP mini prox | DAP max de la tête | DT milieu SH | DAP milieu SH | DT mini diaphyse | DAP condyle ext | DT distal max | DAP condyle int |
|-----------------|----------------|-----------|-------------|---------------|--------------------|--------------|---------------|------------------|-----------------|---------------|-----------------|
| CEY 6157 | D | 185,0 | 41,8 | 4,5 | 18,4 | 13,8 | 12,3 | 13,5 | 32,7 | 31,6 | 35,0 |

Tableau 46 : Mesures en mm du fémur de *Canis* du gisement de Ceysaguet

| Numéro | L max | DAP prox | DAP distal max | DAP milieu |
|------------------|-------|----------|----------------|------------|
| CEY 15500 | 191,9 | 37,9 | 17,6 | 13,0 |

Tableau 47 : Mesures en mm du tibia de *Canis* de Ceysaguet

| Numéro | Partie | latéralisation | Longueur | DT distal max | DAP distal | DAP milieu | DT au milieu |
|-----------|--------|----------------|----------|---------------|------------|------------|--------------|
| CEY 15500 | Mtt2 | droit | 71,2 | 10,2 | | | 6,2 |
| CEY 15500 | Mtt2 | droit | 71,4 | 10,1 | 8,7 | 6,3 | 6,1 |
| CEY 15500 | Mtt3 | droit | 80,1 | 9,4 | 9,4 | 7,1 | 6,1 |
| CEY 15500 | Mtt4 | droit | 82,7 | 8,9 | 9,3 | 6,5 | 6,2 |
| CEY 15500 | Mtt5 | droit | 76,1 | 8,3 | 8,7 | 7,6 | 5,8 |

Tableau 48 : Mesures en mm des métatarsiens de *Canis* de Ceysaguet.

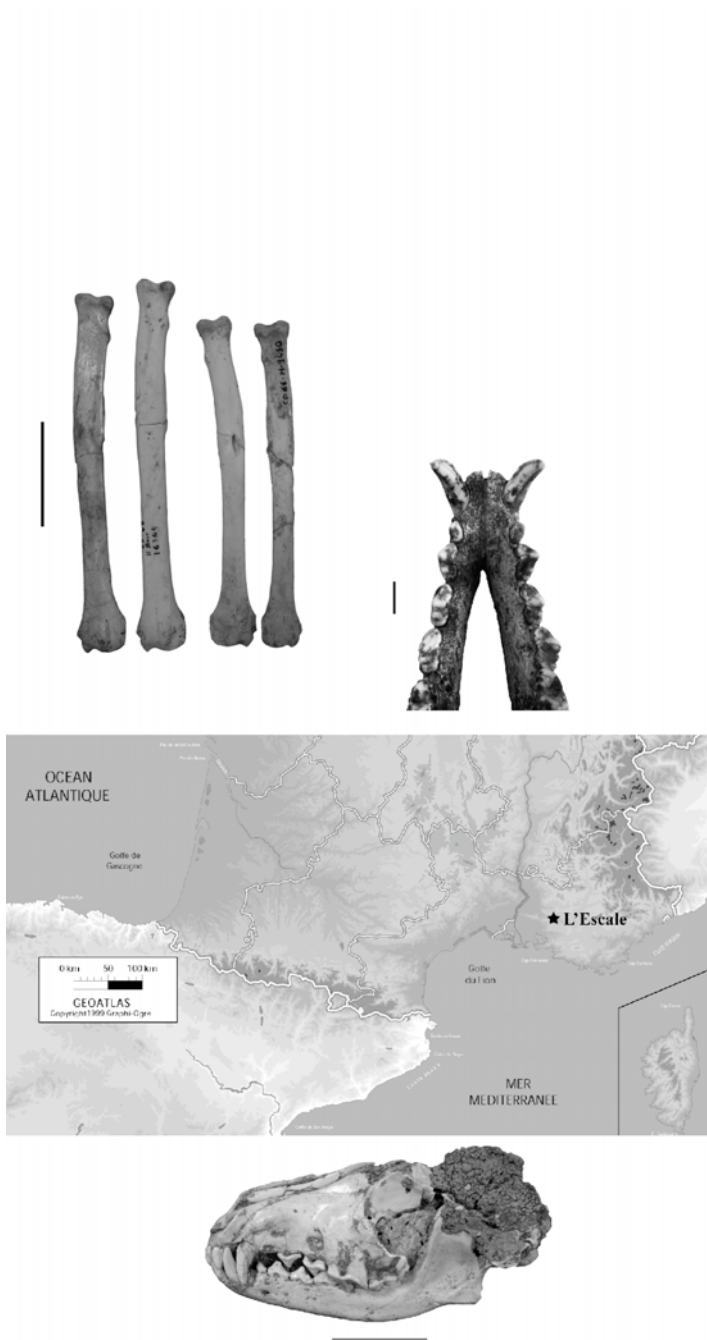
| Numéro | latéralisation | DAP max talus | DT de la tête talus | DT trochlée talus | DT mini col talus | H max | DAP troch med talus |
|------------------------------------|----------------|---------------|---------------------|-------------------|-------------------|-------|---------------------|
| CEY 15500 | D | 26,6 | 12,2 | 14,8 | 9,9 | 14,9 | 17,0 |
| CEY 2850 | D | 24,4 | | 13,6 | 9,0 | | |
| IGF 4489 - Olivola <i>etruscus</i> | G | | | 14,3 | 8,4 | | 12,7 |
| IGF 4506 - Olivola <i>etruscus</i> | G | 29,1 | 10,2 | 16,1 | 10,4 | | 14,8 |

Tableau 49 : Mesures en mm des talus des *Canis* de Ceysaguet et de *Canis etruscus* d'Olivola

| Numéro | latéralisation | L max calca | DT milieu calca | DT max calca | DAP max calca |
|------------------------------------|----------------|-------------|-----------------|--------------|---------------|
| CEY 15500 | D | 41,8 | 8,0 | 18,7 | 19,0 |
| CEY 2092 | D | | | 15,6 | |
| IGF 4506 - Olivola <i>etruscus</i> | G | 49,9 | 9,5 | 19,4 | 21,6 |
| IGF 4506 - Olivola <i>etruscus</i> | D | 49,9 | 9,4 | 19,7 | 20,0 |

Tableau 50 : Mesures en mm des calcaneus des *Canis* de Ceysaguet et de *Canis etruscus* d'Olivola

Chapitre 2



Grotte de l'Escaze

I. Présentation générale du gisement

La grotte de l'Escale, située sur la commune de Saint-Estève-Janson (Bouches-du Rhône) a été découverte en 1960 lors de travaux d'aménagements. Plusieurs campagnes de fouilles y ont été menées, sous la direction d'E. Bonifay, entre 1960 et 1974 (Bonifay & Bonifay 1963, Bonifay 1971, Coumont 2006).



Figure 96 : Vue actuelle de la grotte de L'Escale. Cliché V. Vilovar, Service Départemental de l'Architecture et du Patrimoine des Bouches du Rhône.

La grotte présente un remplissage fossilifère qui se développe sur plus d'une quinzaine de mètres de hauteur. Ces dépôts ont été en partie tronqués lors de l'aménagement du chemin départemental n°66 (Bonifay & Bonifay 1963). Bien que plusieurs cheminées (cheminée Nord et cheminée Est) aient été identifiées dans la grotte, la ou les entrée(s) à l'origine des dépôts n'ont pas été déterminées. Toutefois, les analyses sédimentaires mettent en évidence une accumulation de type gravitaire et non éolienne (Brochier *com. pers. in* Coumont 2006). Outre la richesse du matériel paléontologique, la grotte de l'Escale est reconnue comme l'un des sites européens ayant livré les plus anciens indices d'occupation humaine (Bonifay & Bonifay 1963).

A. Stratigraphie

Plusieurs ensembles sédimentaires se superposent dans la cavité (Bonifay 1976, Coumont 2006):

- L'ensemble 5 regroupe les couches H, I, J, K et L. Ses caractéristiques sédimentaires (graviers lessivés, limons loessiques et calcaires gréseux) attestent de sa formation sous des conditions climatiques rigoureuses. Cet ensemble contient de nombreux restes de faune, surtout dans la couche H.
- L'ensemble 4, mis en place sous un climat chaud ou tempéré chaud, correspond à la couche G et renferme une faune très abondante. Six zones de foyers, d'une superficie de 2 à 4 m² et épais de deux à dix centimètres, y ont été découverts et se caractérisent par des lits de cendres grises et des charbons de bois.
- Le troisième ensemble regroupe les couches C, D, E et F. La faune, très abondante dans l'ensemble de ces couches, ainsi que les formations sédimentaires (du même type que dans l'ensemble 5) indiquent à nouveau une phase climatique très froide.

- L'ensemble 2 correspond à la couche B. Les restes osseux sont également abondants dans cet ensemble et témoignent de la mise en place de ces dépôts à une période tempérée humide. Plus de douze foyers ont été décrits et un « chopper » (Bonifay 1976) a été retrouvé à proximité de l'un d'entre eux.
- L'ensemble 1, à la base du remplissage est composé des couches A1 à A4 et n'a pas livré de restes de faunes.

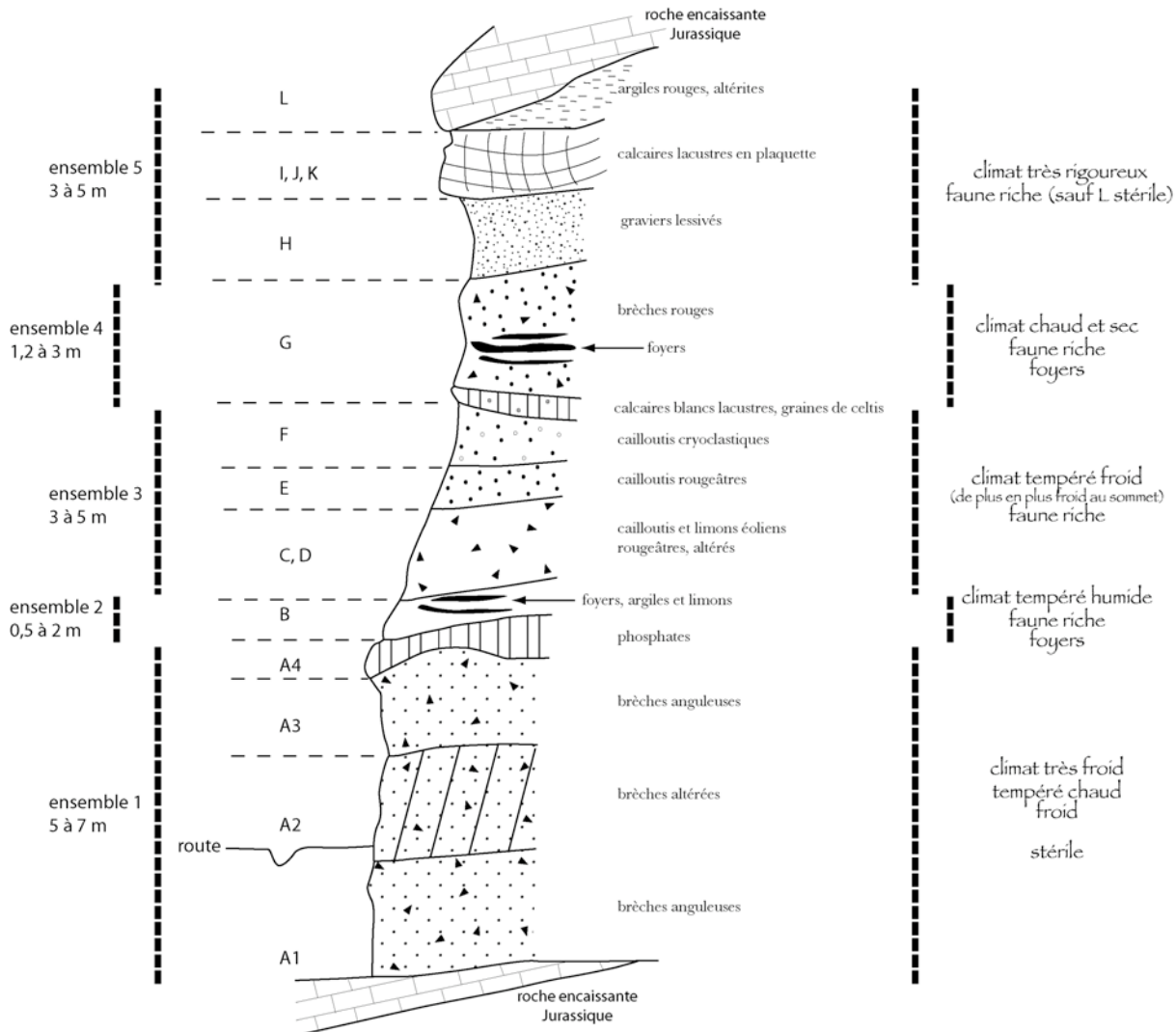


Figure 97 : Coupe stratigraphique de la grotte de l'Escale. Modifié d'après relevé E. Bonifay et R. Panattoni in Coumont 2006 et Bonifay 1976

B. Associations fauniques

La faune, relativement abondante et particulièrement bien conservée a bénéficié d'études multiples. La grande faune, étudiée par M.-F. Bonifay (1968, 1971, 1981) est très abondante mais peu diversifiée. Le spectre est dominé par les Carnivores et notamment par *Canis* ainsi que par le Thar de Bonal (*Hemitragus bonali*) pour lequel plus de 4600 restes ont été identifiés (Bonifay 1968, Coumont 2006). Les microvertébrés (Chaline 1972, Jeannet 1978) et l'avifaune, particulièrement abondante dans la couche H (Mourer-Chauviré 1975b), ont également fait l'objet de plusieurs analyses, permettant de dresser une liste exhaustive des espèces présentes dans la grotte (Tableau 51).

| | | Ensembles stratigraphiques | | | | | | | | | | | | |
|-------------------------------|---|----------------------------|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|--|
| | | 1 | | 2 | | 3 | | | 4 | | 5 | | | |
| | | Couches | | | | | | | | | | | | |
| | | A | B | C | D | E | F | G | H | I | J | K | L | |
| Références | Espèces | | | | | | | | | | | | | |
| Bonifay 1968, 1971, 1981 | <i>Macaca florentina</i> | | X | | | | | X | | | | | | |
| | <i>Dicerorhinus cf. mercki</i> | | X | | | | | X | | | | | | |
| | <i>Hemitragus bonali</i> | | X | X | X | X | X | X | X | | | | | |
| | <i>Praemegaceros verticornis</i> | | X | | | | | X | | | | | | |
| | <i>Sus sp.</i> | | | | | | | X | | | | | | |
| | <i>Canis etruscus</i> | | X | X | X | X | | | | X | | | | |
| | <i>cf. Cuon stehlini</i> | | | | X | | | | X | | | | | |
| | <i>Vulpes praeglacialis</i> | | X | | | | | | | | X | | | |
| | <i>Vulpes vulpes jansoni n. ssp.</i> | | X | | | | | | | | X | | | |
| | <i>Ursus deningeri</i> | | X | | | | | | | | | | | |
| | <i>Meles sp.</i> | | | | | | | | | | | X | | |
| | <i>Mustela palerminea</i> | | | | | | | | | | | X | | |
| | <i>Gulo gulo schlosseri</i> | | | | | | | | | | | X | | |
| | <i>Lynx spelaea</i> | | X | X | X | | | | X | X | | | | |
| | <i>Jansofelis n.g. vaufreyi n.sp.</i> | | | | X | X | | | | | | | | |
| | <i>Hyaena prisca</i> | | X | | | | | | | | | X | | |
| Chaline 1972, Jeannet 1978 | <i>Leporidae indet.</i> | | X | X | X | X | X | X | X | | | | | |
| | <i>Sciurus sp.</i> | | | | | | | | X | | | | | |
| | <i>Eliomys quercinus helleri</i> | | | | | | | X | X | X | | | | |
| | <i>Clethrionomys glareolus</i> | | | | | | | | X | | | | | |
| | <i>Pliomys episcopalıs</i> | | | | | | | | X | X | | | | |
| | <i>Pitymys subterraneus</i> | | | | | | | | | | X | | | |
| | <i>Microtus agrestis jansoni nov.</i> | | | | | | | | | | X | | | |
| | <i>Microtus brecciensis mediterraneus</i> | | | | | X | X | X | X | X | | | | |
| | <i>Arvicola mosbachensis</i> | | | | | | | | | X | X | | | |
| | <i>Apodemus sylvaticus</i> | | | | | | X | | X | X | | | | |
| | <i>Allocrietus bursae duranciensis nov.</i> | | | | | | X | X | X | X | | | | |
| | <i>Talpa cf. europea</i> | | | X | | | | | X | X | X | | | |
| | <i>Sorex sp.</i> | | | | | | | | | X | X | | | |
| | <i>Crocidura sp.</i> | | | | | | | | | X | X | | | |
| | <i>Chiroptera ind.</i> | | | | | | | | | X | | | | |
| | <i>Reptilia ind.</i> | | | | | | | | X | X | X | | | |
| <i>Testudo sp.</i> | | | | | | | | | X | X | | | | |
| <i>Amphibia ind.</i> | | | | X | X | X | X | X | X | X | | | | |
| Mourer-Chauviré 1975b | <i>Columba cf. livia</i> | | X | | | | | | | | | | | |
| | <i>Pyrhocorax cf. graculus</i> | | | | | | | | | | X | | | |
| | <i>Buteo rufinus jansoni nov. ssp.</i> | | | | | | | | | | X | | | |
| | Oiseaux indet. | | X | X | X | X | X | X | X | | | | | |

Tableau 51 : Liste des espèces présentes dans la grotte de l'Escalé, d'après Bonifay 1968, 1971, Chaline 1972, Mourer-Chauviré 1975b et Jeannet 1978. X indique la présence des espèces en fonction des couches.

C. Éléments de datations et données paléoclimatiques

Les espèces présentes dans le gisement et notamment deux espèces de microvertébrés : *Pliomys episcopalıs* et *Allocrietus bursae duranciensis* permettent de dater le remplissage de la fin de la période mindélienne (*sensu* Bonifay 1975) c'est à dire, au Pléistocène moyen ancien (Bonifay & Bonifay 1963, Bonifay 1968, Chaline 1972). Cette position stratigraphique est confirmée par la présence d'*Arvicola*, qui apparaît au début de cette période et par le stade évolutif de *Microtus brecciensis mediterraneus* (Chaline 1972).

L'association de grands mammifères tels que le Thar de Bonal (*Hemitragus bonali*), le Rhinocéros de Merck (*Dicerorhinus cf. mercki*), *Praemegaceros verticornis* et *Ursus deningeri*, est également caractéristique du début du Pléistocène moyen.

D'un point de vue paléoenvironnemental, la présence dans la couche G de *Sciurus* sp., *Eliomys quercinus helleri*, *Clethrionomys glareolus* et *Apodemus sylvaticus* témoigne d'un couvert forestier bien développé. Néanmoins d'autres espèces telle que *Allocricetus bursae duranciensis* décrivent un environnement plus ouvert de type steppe aride. La proportion variable de ces petites espèces selon les ensembles, permet de proposer le schéma paléoenvironnemental suivant (Chaline 1972):

- Couche F (ensemble 3) : espaces ouverts de type steppe aride ?
- Couche G (ensemble 4 tempéré) : extension de la forêt
- Couche H (ensemble 5 très froid) : étendues découvertes

D. Informations d'ordre taphonomique

Les nombreux restes de Thar ainsi que les restes de *Praemegaceros* ont fait l'objet d'une analyse spécifique en vue de décrire la taphonomie des ensembles stratigraphiques de la grotte (Coumont 2006). Ce travail a permis de mettre en évidence des modalités de remplissage constantes sur toute la séquence. Les courbes de mortalité de ces deux espèces, différentes de celle de populations vivantes, témoignent vraisemblablement d'une accumulation étalée dans le temps liée à la chute des animaux (Coumont 2006).

Aucun phénomène taphonomique ayant pu affecter l'intégrité des ensembles n'a été détecté. Le matériel conservé est, sur toute la séquence, peu fragmenté, mais présente des traces de dissolution relativement importantes. L'activité anthropique et des carnivores extrêmement faible sur les Herbivores analysés, démontre que ces deux agents biologiques ne sont pas à l'origine de la disparition d'une partie des restes osseux (Coumont 2006).

En ce qui concerne l'intégrité des ensembles stratigraphiques décrits plus haut, les résultats paléontologiques, notamment sur la microfaune démontrent une relative homogénéité des ensembles (Chaline 1972, Jeannet 1978). Par ailleurs, sur les restes de *Canis*, plusieurs individus quasi complets ainsi que des éléments isolés, ont été retrouvés en connexion anatomique. C'est le cas notamment de deux vertèbres cervicales (Figure 98).



Figure 98 : Vertèbres cervicales de Canidé, retrouvées en connexion anatomique dans la grotte de l'Escale.

Nous avons réalisé, sur l'ensemble des restes de *Canis*, des remontages systématiques en vue de discuter d'éventuels mouvements du matériel entre les couches et / ou ensembles définis (Tableau 52).

| | RACCORDS | | | | APPARIEMENTS | | | | RESTITUTIONS ARTICULAIRES | | | | | | |
|------------------------|----------|---------------------------------|---|-----|--------------|------|---------------------------------|----|---------------------------|---|------|---------------------------------|---|-----|---|
| | Rem. | sans indication stratigraphique | H | C,D | B | Rem. | sans indication stratigraphique | H | C,D | B | Rem. | sans indication stratigraphique | H | C,D | B |
| Rem. sans indic strati | - | | | | | - | | | | | - | | | | |
| H | - | - | 4 | 1 | | - | - | 19 | | | - | - | 9 | | |
| C,D | - | - | - | 4 | | - | - | - | 9 | | - | - | - | | |
| B | - | - | - | - | | - | - | - | 1 | | - | - | - | | |

Tableau 52 : Décomptes des remontages effectués sur les restes de *Canis* de la grotte de l'Escale

Seul un raccord effectué entre C et H (en grisé dans le Tableau 53) semble indiquer un mouvement sur plus de 3 mètres de profondeur (Figure 99). Néanmoins ce raccord, effectué sur une héli-mandibule gauche, présente des bords de fracture témoignant d'une cassure récente sur os sec.

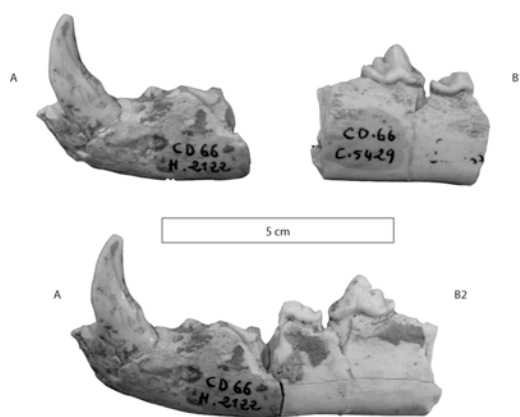


Figure 99 : Raccord entre un fragment mésial d'héli-mandibule gauche (A), provenant de la couche H et un fragment distal (B) de la couche C. Le fragment distal (CD66 C-5429) est présenté en vue linguale (B1) et en vue vestibulaire (B2).

Les tirs de mine réalisés lors des travaux d'aménagement de la route, ont provoqués une fragmentation des restes (Coumont 2006). Ces bords de fracture sont de morphologie et d'aspect comparables à ceux de l'héli-mandibule en question. Il semble par conséquent, plus probable d'attribuer ce raccord à une fracturation récente suivi de la chute de la partie distale de cette pièce ainsi attribuée à la couche C. Il ne semble pas exister de perturbations post-dépositionnelles des ensembles sédimentaires.

Les données climatiques et taphonomiques nous incitent donc à considérer les restes de *Canis* selon les ensembles stratigraphiques décrits, en séparant notamment ceux découverts dans les ensembles 2 (couche B) et 3 (couches C, D et E) de ceux de l'ensemble 5 (couche H).

II. Les restes de *Canis*

Les restes de *Canis* découverts dans la grotte sont extrêmement nombreux. Malgré le tri effectué lors de la fouille et l'absence de tamisage, les éléments de l'ensemble du squelette ont été collectés.

Notre analyse a porté sur 771 restes se rapportant à l'ensemble du squelette. 559 éléments, soit 72,5 % du matériel analysé, proviennent de l'ensemble 5 (couche H) et 5,6 % (43 restes) de l'ensemble 2 (couche B). Le reste du matériel (156 restes) proviennent de l'ensemble 3 (couche E

et principalement de la couche C, D). Pour 13 restes, nous ne disposons pas d'indications stratigraphiques.

A. Représentation anatomique

Toutes les parties anatomiques sont représentées, néanmoins nous ne présentons ici que les pièces qui ont été sélectionnées pour notre analyse en vue de décrire la morphométrie des *Canis* de l'Escale. Ainsi, bien que le squelette axial ait également été conservé lors des fouilles du gisement, ces pièces plus rares et fragmentaires ne sont pas incluses dans notre étude.

| Parties anatomiques | Ensemble 3 Couches C, D et E | | | Ensemble 5 Couche H | | | Total |
|--|---------------------------------|-----------------|-----|------------------------|-----------------|-----|------------|
| | NRD | NMI c | NME | NRD | NMI c | NME | NRD |
| Maxillaires et dents supérieures isolées | 29 | 8 | 15 | 66 | 13 | 24 | 95 |
| Mandibules et dents inférieures isolées | 42 | 11 | 25 | 110 | 25 | 54 | 152 |
| Crânes | 2 | 2 | 2 | 7 | 7 | 7 | 9 |
| Atlas | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Humérus | 15 | 7 | 15 | 43 | 14 | 29 | 58 |
| Radius | 11 | 7 | 10 | 44 | 15 | 32 | 55 |
| Ulna | 9 | 5 | 8 | 30 | 13 | 24 | 39 |
| Capitatum | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 2 | 3 |
| Scapholunatum | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 2 | 2 |
| Pisiforme | 1 | 1 | 1 | 3 | 2 | 3 | 4 |
| Hamatum | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| Triquetrum | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| Trapèze | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Trapézoïde | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| Métacarpiens | 7 | 2 | 7 | 41 | 8 | 41 | 48 |
| Fémur | 10 | 6 | 9 | 24 | 13 | 15 | 34 |
| Patella | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 2 | 2 |
| Tibia | 12 | 5 | 11 | 48 | 19 | 31 | 60 |
| Fibula | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| Calcaneus | 5 | 3 | 4 | 26 | 12 | 26 | 31 |
| Talus | 0 | 0 | 0 | 20 | 12 | 20 | 20 |
| Cuboïde | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| Naviculaire | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 2 | 3 |
| Cunéiforme2 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Cunéiforme3 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 2 | 2 |
| Métatarsiens | 5 | 2 | 5 | 17 | 4 | 17 | 22 |
| Phalanges | 0 | 0 | 0 | 52 | 3 | 52 | 52 |
| Sésamoïdes | 0 | 0 | 0 | 11 | 1 | 11 | 11 |
| TOTAL | 156 | NMI = 11 | | 559 | NMI = 25 | | 715 |

Tableau 53 : Décomptes des restes de *Canis* étudiés. Le nombre de restes (NR) et nombre minimum d'individus de combinaison (NMIc) sont figurés pour les ensembles 3 et 5.

La très bonne conservation du matériel et notamment des restes crâniens et dentaires ainsi que des os longs, autorise une discussion et une comparaison des 11 individus de l'ensemble 3 par rapport aux 25 individus de l'ensemble 5 (Tableau 53).

B. Données populationnelles

1. Origine des dépôts

L'étude taphonomique menée sur les restes de Thar (*Hemitragus bonali*) et de *Praemegaceros* (*Praemegaceros verticornis*) démontre le faible taux, dans les deux niveaux dans lesquels sont présents les Canidés, de traces de carnivores et l'absence de traces anthropiques (Coumont 2006). L'accumulation des restes d'Ongulés ne semble pas être le fait de l'action de carnivores et est vraisemblablement d'origine naturelle ou accidentelle (Coumont 2006).

Plusieurs observations menées sur les restes de *Canis* viennent renforcer cette idée et apporte également quelques informations sur leur état sanitaire. Des traces de carnivores sont relevées sur plusieurs restes de *Canis* provenant de l'ensemble 5 (couche H). Ces modifications concernent au minimum deux individus et sont identifiées sur les membres antérieurs (sur la partie proximale de l'ulna) et postérieurs (sur tibia et calcaneus). Ces traces indiquent donc qu'il y a eu ponctuellement consommation d'individus par leurs congénères. Le faible taux de consommation sur les Ongulés et les Carnivores démontre cependant que ces derniers ne devaient pas avoir un accès facile aux carcasses. En conséquence, leur présence dans la grotte est certainement d'origine accidentelle.

Par ailleurs, les mandibules de trois individus de la couche H, portent des traces d'infection importante (Figure 100). Celles-ci témoignent d'inflammations (Caillat 1978) ayant vraisemblablement rendue la mastication douloureuse pour les individus B et C (Figure 100). Ceci couplé à la présence d'au moins six individus âgés dans cet ensemble (classe V) indique que près d'un tiers de la population piégée dans la grotte de l'Escaie était constituée d'individus affaiblis.

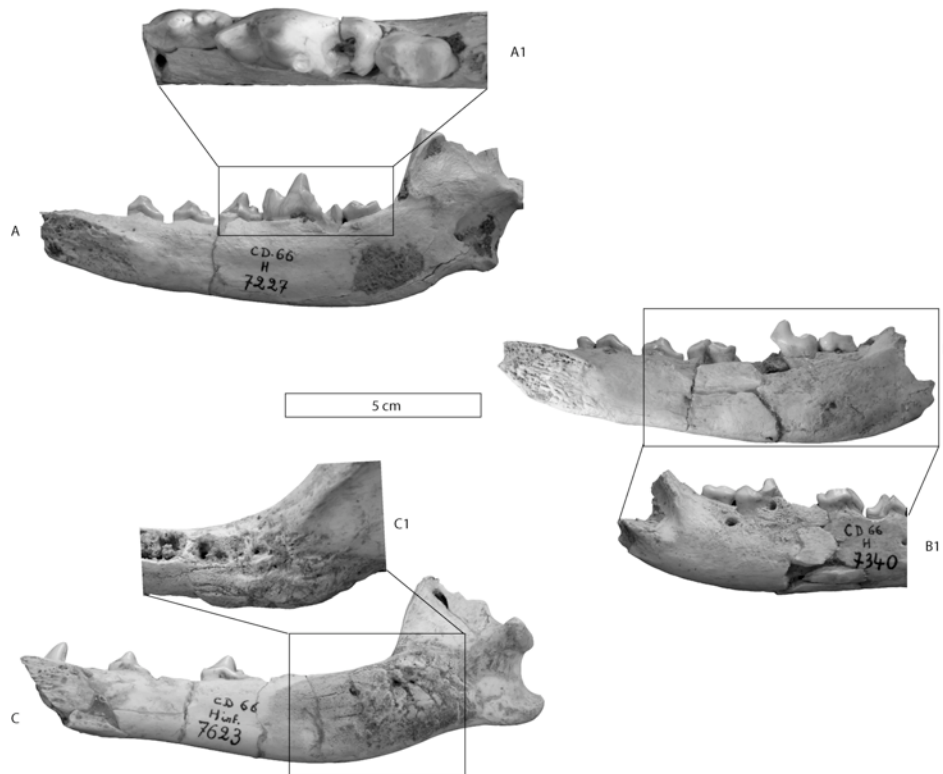


Figure 100 : pathologies mandibulaires observées sur les *Canis* de la couche H de l'Escaie. En A, perforation du talonide de la carnassière inférieure (vue occlusale A1) ; B : inflammation de la mandibule à l'aplomb des molaires inférieures, sur la face vestibulaire (B1) les perforations circulaires sont vraisemblablement liées à cette infection ; C : Inflammation du corps mandibulaire ayant entraînée la chute des tuberculeuses, alvéoles résorbées visibles en vue occlusale (C1). L'échelle mesure 5 cm pour les vues générales des héli-mandibules (A, B et C).

2. Dimorphisme sexuel et stature des individus

La bonne conservation des éléments des membres, autorise une discussion sur le sexe des individus étudiés. Tout comme pour le gisement de Ceysaguet, parmi les restes de *Canis*

provenant de l'Escale, aucun os pénien ne semble avoir été conservé. Néanmoins, l'analyse bivariée des données métriques sur les os longs constitue une première approche permettant de proposer une diagnose sexuelle, tout du moins pour les individus des deux extrêmes.

A partir des os longs des membres, il est possible de sexer au moins 12 individus du gisement (Figure 101) : six mâles, dont un provenant de la couche CD (Tibia CD-625) et six femelles, dont deux en CD (Radius CD-1227 et CD-5628). Il reste cependant délicat de sexer l'ensemble des individus. C'est par exemple le cas de l'individu CD-7000 qui pourrait être une femelle de grande taille. Cet individu provenant de l'ensemble 3 dans lequel la stature des *Canis* peut être différente, il n'est pas impossible qu'il puisse s'agir d'un petit mâle. Nous préférons par conséquent ne pas nous prononcer sur l'attribution sexuelle de cet individu. Ces informations nous permettent quoi qu'il en soit de mettre en évidence, dans les différents niveaux de la grotte, la présence d'individus des deux sexes (Figure 101).

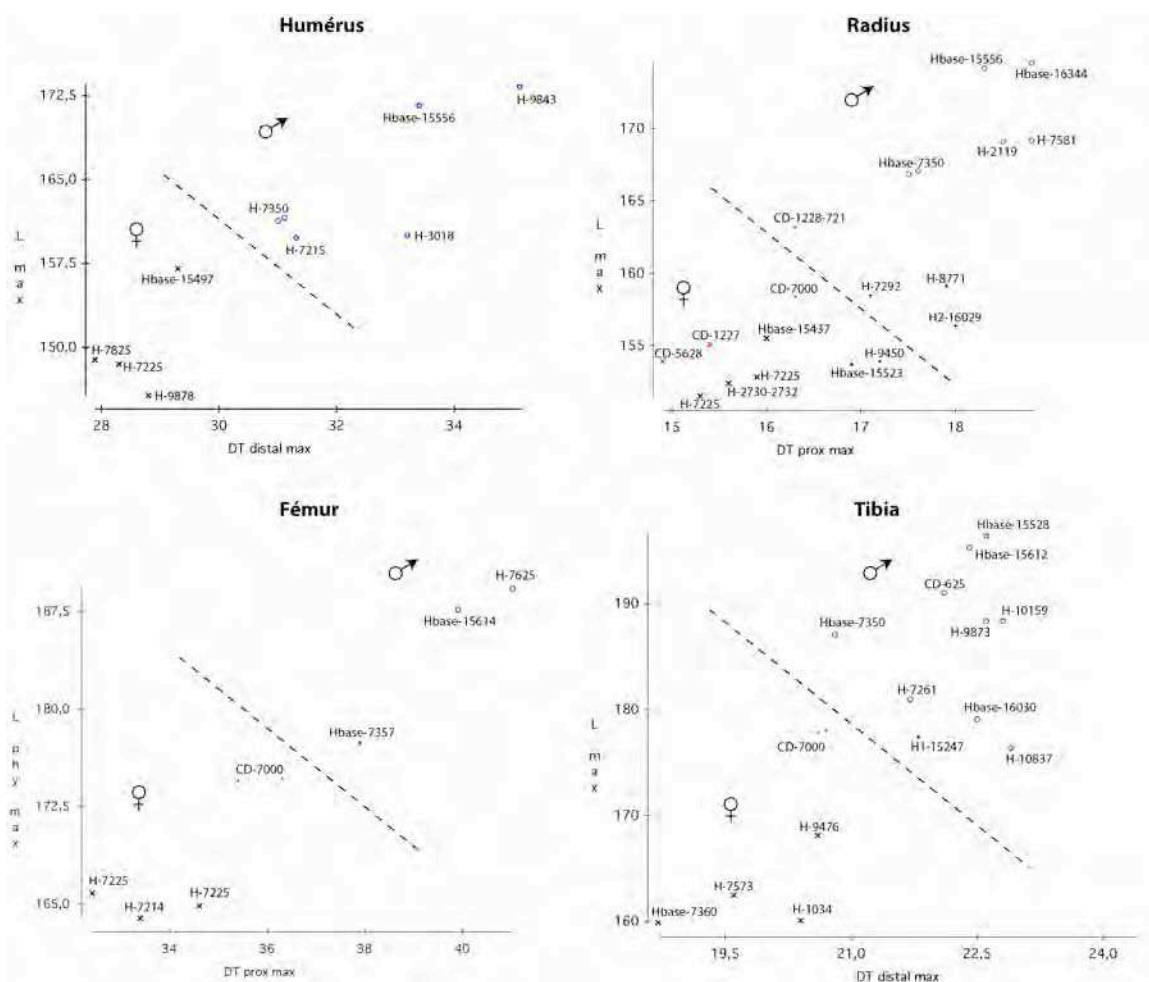


Figure 101 : Diagnose sexuelle en fonction de la dispersion des données ostéométriques (longueur et diamètre transverse des os longs) des individus de la grotte de l'Escale. Les femelles sont figurés par une croix, les mâles par un cercle et les individus dont l'attribution reste incertaine, par un point.

Les indices dimorphiques associés à cette attribution (Tableau 54 et Tableau 55), nous indiquent que tout comme les populations de loups actuels, le SSD est compris entre 1,1 et 1,2 sur les os longs des membres. Les valeurs légèrement plus élevées que celles obtenues sur les loups du Portugal s'expliquent par le plus faible échantillon ici pris en compte. En effet, les individus médians non séxés, n'ont pas été retenus. De fait l'écart entre les deux sexes a été augmenté.

| n(M/F) | Radius 10(6/4) | | Humérus 10(6/4) | |
|---------------------|--------------------------|-------------------------|-------------------------|--------------------------|
| | L max (1:Rad-GL) | DT prox (3:Rad-Bp) | L max (1:Hum-GL) | DT dist (9:Hum-Bd) |
| SSD [IC 95%] | 1,11[1,09 ; 1,13] | 1,16[1,13 ; 1,2] | 1,1[1,05 ; 1,15] | 1,14[1,08 ; 1,19] |
| MOY M (écart-type) | 170,2 (3,41) | 18,3 (0,57) | 164,6 (6,14) | 32,5 (1,65) |
| MOY F (écart-type) | 153,1 (1,72) | 15,7 (0,32) | 150,0 (4,86) | 28,6 (0,61) |

Tableau 54 : Calcul de l'indice SSD et de l'intervalle de confiance à 95% associé à cet indice, sur le membre antérieur. SSD calculés à partir des longueurs maximales et des diamètres transverses des radius et humérus des *Canis* de la couche H de la grotte de l'Escale.

| n(M/F) | Tibia 12(8/4) | | Fémur 5(2/3) | |
|---------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|--------------------------|
| | L max (1:Tib-GL) | DT dist (7:Tib Bd) | L max (1:Fem-GL) | DT prox (2:Fem-Bp) |
| SSD [IC 95%] | 1,15[1,11 ; 1,19] | 1,13[1,07 ; 1,18] | 1,14[1,13 ; 1,16] | 1,21[1,15 ; 1,26] |
| MOY M (écart-type) | 186,5 (7,27) | 22,3 (0,70) | 188,5 (1,13) | 40,5 (0,78) |
| MOY F (écart-type) | 162,7 (3,82) | 19,8 (0,86) | 164,8 (0,95) | 33,5 (1,10) |

Tableau 55 : Calcul de l'indice SSD et de l'intervalle de confiance à 95% associé à cet indice, sur le membre postérieur. SSD calculés à partir des longueurs maximales et des diamètres transverses des tibia et fémur des *Canis* de la couche H de la grotte de l'Escale.

Dans les deux ensembles, plusieurs individus plus ou moins complets, ont été retrouvés en connexion lâche. Il est dès lors possible pour ces spécimens de proposer une estimation de la masse corporelle en se basant sur différentes parties anatomiques. A partir des données sur trois individus particulièrement bien conservés (CD – 7000, H – 7225 et H – 7350), nous avons pu estimer la masse des Canidés du gisement, de l'ordre de **17 kg** dans l'ensemble 3 et de **17,5 kg** dans l'ensemble 5 (Tableau 56). Cette estimation, basée sur 3 individus présente l'avantage d'être moyennée par la prise en compte, dans chacun des cas, de plusieurs parties anatomiques (au minimum 5 éléments). Une estimation de **18,2 kg**, relativement proche de la notre, a par ailleurs été proposée pour les *Canis mosbachensis* de Venta-Micena et Untermaßfeld (Torregrosa 2010).

| | L tot crâne $y=2,7574x - 5,0824$ | L condylobasale $y=3,3557x - 6,3899$ | DVL min UP4 $y=2,3763x - 0,8678$ | Surface LM1 $y=1,0701x - 1,1596$ | L Humérus $y=2,1988x - 3,5824$ | DT dist max Humérus $y=1,4434x - 0,8461$ | L max Radius $y=2,9445x - 5,2903$ | L Ulna $y=2,868x - 5,3153$ | L Fémur $y=2,533x - 4,4287$ | LTibia $y=2,6515x - 4,7586$ | S ext dist Tibia $y=0,8949x - 0,9713$ | DAP max Talus $y=1,9675x - 1,484$ | Poids moyen estimé |
|---------|-------------------------------------|---|-------------------------------------|-------------------------------------|-----------------------------------|---|--------------------------------------|-------------------------------|--------------------------------|--------------------------------|--|--------------------------------------|---------------------------|
| | Masse corporelle estimée | | | | | | | | | | | | |
| CD-7000 | | | | | | 18,62 | 15,38 | 15,26 | 17,75 | 16,99 | 17,40 | | 16,90 |
| H-7225 | 13,41 | 12,24 | 16,80 | 17,69 | 15,59 | 17,76 | 13,83 | | 15,49 | | | 16,21 | 15,45 |
| H-7350 | | | | 22,38 | 18,73 | 20,30 | 17,97 | 17,60 | | 19,44 | 18,77 | | 19,31 |

Tableau 56 : Estimation du poids moyen des *Canis* de la grotte de l'Escale

Les différences de poids notés dans l'ensemble H (Tableau 56), sont à mettre en relation avec le dimorphisme sexuel. La diagnose sexuelle établie précédemment (Figure 101), montre que H-7225 est une femelle et H-7350, un mâle de petite taille. Ainsi, il est raisonnable de penser que les grands mâles de l'Escale pouvaient peser au delà de 20 kg.

C. Caractères morphologiques généraux

1. Le crâne

Ensemble 3 : CD66 D 8 ; CD 66 C 9742 ; **Ensemble 5** : CD66 H 7225 ; CD66 H 7278 ; CD66 H 7199 ; CD66 Hbase 9854 ; CD66 Hbase 9473 ; CD66 Hbase 7380 ; CD66 Hbase 15135

Les crânes des Canidés de l'ensemble 5 de l'Escale, apparaissent morphologiquement différents de ceux des loups actuels. Ils sont très courts, les pariétaux sont très arrondis et légèrement plus hauts que le frontal. La constriction post-orbitaire est peu marquée. Parallèlement, plusieurs caractères rappellent ceux décrits chez *Canis lupus* : la crête sagittale est bien nette, le foramen magnum est de forme ovale et les bulles tympaniques sont larges et gonflées. Les os nasaux se prolongent au-delà des sutures fronto-maxillaires, caractère qui les distingue des chacals actuels (Figure 102).

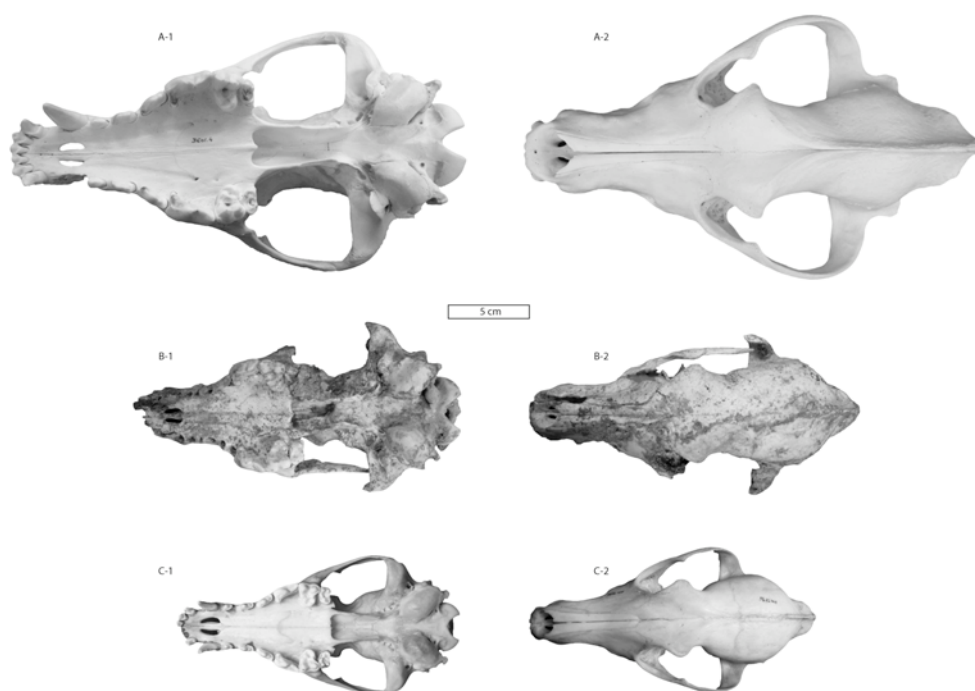


Figure 102 : Morphologie comparée de crânes de *Canis*. Crâne de loup actuel (*Canis lupus*) en vue inférieure (A-1, Muséum de Genève) et supérieure (A-2 modifié d'après Brugal 2006), Crâne CD66 H 7225 de l'ensemble 5 de la grotte de l'Escale en vue inférieure (B-1) et supérieures (B-2) et crâne de chacal actuel (*Canis aureus* Brugal 2006) en vue inférieure (C-1) et supérieure (C-2).

Globalement, les crânes sont nettement plus petits que ceux des loups actuels et comparativement à ceux de Ceysaguet, du fait de leur relative faible longueur, ils apparaissent nettement moins graciles. M.-F. Bonifay (1971) suggère que les crânes des *Canis* de l'Escale présentent un museau effilé, nettement plus fin que chez les loups et chacals actuels. Nous pensons qu'il faut nuancer ce propos, car bien que les deux crânes non déformés de l'ensemble 5 (H 7225 et H 7199) nous permettent de calculer les diamètres minimal et maximal du palais, les rapports obtenus à partir de la longueur maximale et de ces mesures ne diffèrent pas significativement de ceux des loups et chacals actuels. En effet, le rapport longueur du palais / DT minimal moyen de 3,61 (3,26 et 3,97) pour les individus de l'Escale apparaît plus important que celui obtenu chez les loups actuels (3,18 pour les loups bulgares et 3,06 pour les loups portugais), mais il est comparable à celui des chacals (3,34) dont les valeurs s'étalent entre 3 et 4,12. De même, le rapport longueur du palais / DT

maximal moyen est de 1,74 pour les *Canis* de l'Escale (1,66 et 1,83). Ce dernier n'est cependant pas significativement différent de ceux obtenus pour les espèces actuelles (1,63 [1,54 ; 1,83] pour les chacals ; 1,64 [1,6 ; 1,7] pour les loups de Bulgarie et 1,63 [1,47 ; 1,72] pour les loups du Portugal).

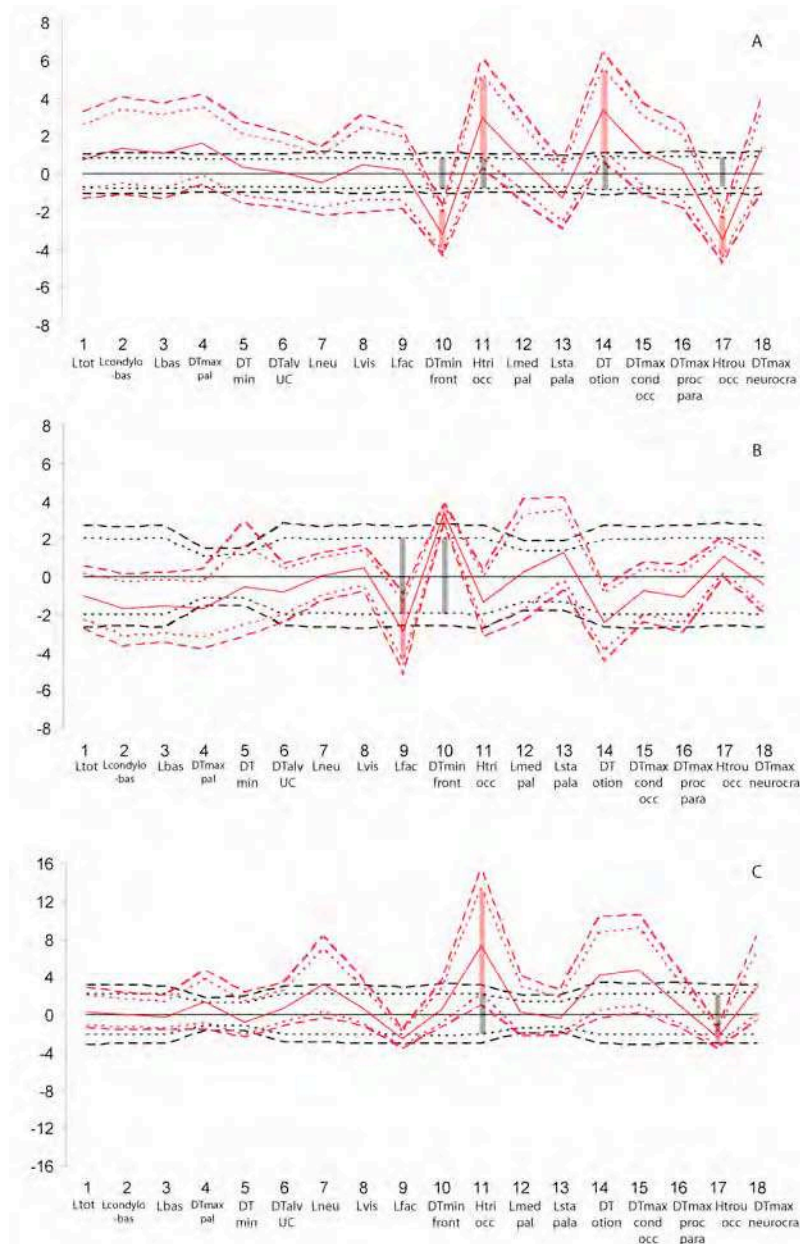


Figure 103 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* et suppression des différences moyennes de taille isométrique, de la morphométrie crânienne des *Canis* de l'Escale par rapport aux loups et chacals actuels.

Le diagramme A figure les différences entre les loups (*Canis lupus*, en rouge) et les chacals actuels (*Canis mesomelas*³⁵, en noir). Sont ensuite figurées les comparaisons entre les *Canis* de l'Escale (en rouge diagramme B et C) et *Canis lupus* (diagramme B) et entre l'Escale et *Canis mesomelas* (diagramme C).

L'analyse morphométrique réalisée à partir de ces crânes met en évidence des différences de forme par rapport aux deux espèces actuelles (Figure 103). Si l'on compare dans un premier temps les loups et les chacals, on constate que les premiers présentent, par rapport aux seconds un arrière

³⁵ Dans cette analyse, c'est *Canis mesomelas* qui est utilisé pour les comparaisons et non *Canis aureus* car pour cette espèce nous ne disposons de mesures crâniennes que sur un seul individu. Les analyses ont néanmoins démontrées qu'il n'existe pas de différence significative entre ces deux espèces de chacals sur la base des variables crâniennes utilisées (Test de Welch, $t = 0,7351$, $p = 0,4674$).

crâne plus développé (Figure 103 – A *i.e.* triangle occipital plus haut -var11- et diamètre otion-otion plus important -var14-), une constriction post-orbitaire plus marquée (diamètre minimal du frontal -var10) et un foramen magnum moins haut -var17-. Outre des différences de taille entre les deux espèces, il existe donc bien des différences de forme, notamment au niveau de la partie postérieure du crâne (neurocrâne et région occipitale).

Les *Canis* de l'Escale présentent par rapport aux loups actuels, une longueur faciale plus restreinte et une constriction post-orbitaire moins marquée. Notons cependant que de telles différences ont été mises en évidence au sein des populations actuelles de loups européens (*cf.* Part. 3) et qu'il n'est par conséquent pas possible d'utiliser ces caractères pour différencier spécifiquement les deux groupes. Par rapport aux chacals, ils possèdent un triangle occipital plus développé en hauteur et un foramen magnum moins haut.

Les *Canis* de l'Escale présentent donc des caractères crâniens proches des deux espèces actuelles étudiées. Leur arrière crâne présentant une forme comparable à celle des loups mais le neurocrâne, par sa forme générale, est plus proche de la morphologie des chacals.

Les éléments crâniens provenant de l'ensemble 3 ne diffèrent pas morphologiquement de ceux des niveaux supérieurs. Malheureusement, la fragmentation plus importante des éléments n'autorise pas de comparaisons métriques.

2. Maxillaires et dents supérieures

Maxillaires : Ensemble 3 : CD66 C 9742 ; CD66 D 8 ; CD66 Dsommet 9795 ; CD66 C 2079 ; CD66 C-D 2 ; CD66 C-D 7 ; CD66 C-D 9 ; CD66 C-D 602 ; CD66 C-D 605 ; CD66 C-D 606 ; CD66 C-D 632 ; CD66 C-D 7205 ; **Ensemble 5 :** CD66 H ; CD66 Hbase 7380 ; CD66 Hbase 15135 ; CD66 H 932 ; CD66 H 945 ; CD66 H 1113 ; CD66 H 2114 ; CD66 H 2341 ; CD66 H 2485 ; CD66 H 7199 ; CD66 H 7225 ; CD66 H 7256 ; CD66 H 7278 ; CD66 H 7575 ; CD66 H 7753

Dents supérieures isolées : Ensemble 3 : CD66 C 3600 ; CD66 C 5475 ; CD66 C-D 428 ; CD66 C-D 773 ; CD66 C-D 776 ; CD66 C-D 777 ; CD66 C-D 779 ; CD66 C-D 781 ; CD66 C-D 788 ; CD66 C-D 902 ; CD66 C-D 1266 ; **Ensemble 5 :** CD66 H ; CD66 Hbase 7434 ; CD66 Hbase 9844 ; CD66 Hbase 10083 ; CD66 Hbase 15312 ; CD66 Hbase 15459 ; CD66 Hbase 15681 ; CD66 Hinf 7607 ; CD66 Hcail. Rouge 7497 ; CD66 Hcr 7346 ; CD66 H2 16055 ; CD66 H2 16056 ; CD66 H2 16057 ; CD66 H2 16058 ; CD66 H2 16059 ; CD66 H2 16061 ; CD66 H2 16062 ; CD66 H2 16074 ; CD66 H2 16079 ; CD66 H2 16081 ; CD66 H2 16127 ; CD66 Hsup 10892 ; CD66 H 937 ; CD66 H 939 ; CD66 H 943 ; CD66 H 944 ; CD66 H 1049 ; CD66 H 2110 ; CD66 H 2345 ; CD66 H 2485 ; CD66 H 3204 ; CD66 H 3205 ; CD66 H 3207 ; CD66 H 3209 ; CD66 H 7245 ; CD66 H 7246 ; CD66 H 7250 ; CD66 H 7254 ; CD66 H 7255 ; CD66 H 7626 ; CD66 H 9618 ; CD66 H 10349 ; CD66 H 10387 ; CD66 H 10897

Les *Canis* de l'ensemble 5 ainsi que ceux de l'ensemble 3 possèdent une série dentaire très ramassée. Leurs dents jugales supérieures sont très peu espacées. Le diastème entre UC et UP1, est également très réduit voir inexistant sur certains spécimens. Les deuxièmes et troisièmes prémolaires supérieures portent un denticule postérieur net. Le profil de la carnassière supérieure est très différent de celui des loups ou chacals actuels mais également du profil précédemment décrit pour les *Canis* du Pléistocène inférieur. Le bord vestibulaire de cette dent est nettement plus arrondi que chez *Canis arnensis*. Le protocône reste fortement déjeté et individualisé du paracône. Il porte une cuspide haute, reliée au paracône par un sillon net et profond.

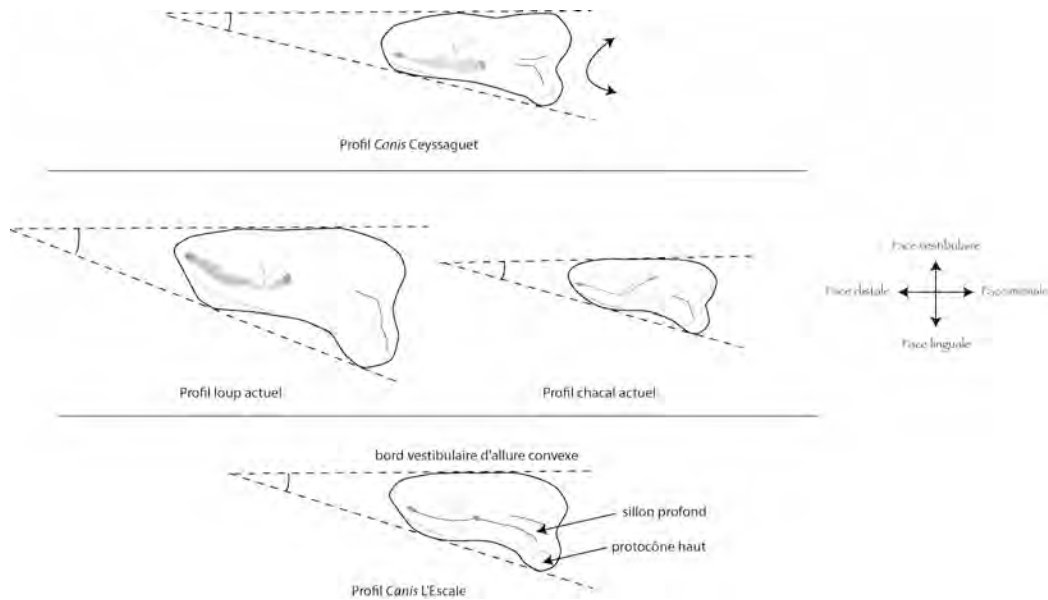


Figure 104 : Comparaison de la morphologie des carnassières supérieures (UP4 droites en vue occlusale) de loups et de chacals actuels (*Canis lupus* et *Canis mesomelas*, au centre), des *Canis* de Ceysaguet (en haut) et des *Canis* de la grotte de l'Escale (en bas).

Sur la première molaire supérieure, deux bassins peuvent être individualisés. Par rapport aux chacals (*Canis mesomelas*) et également aux *Canis* de Ceysaguet (cf. chapitre précédent), le protocône apparaît moins individualisé, donnant au bassin lingual un aspect plus contracté. En terme de conformation, cette dent apparaît, sur les spécimens de l'Escale, nettement plus proche des loups actuels (Figure 105).

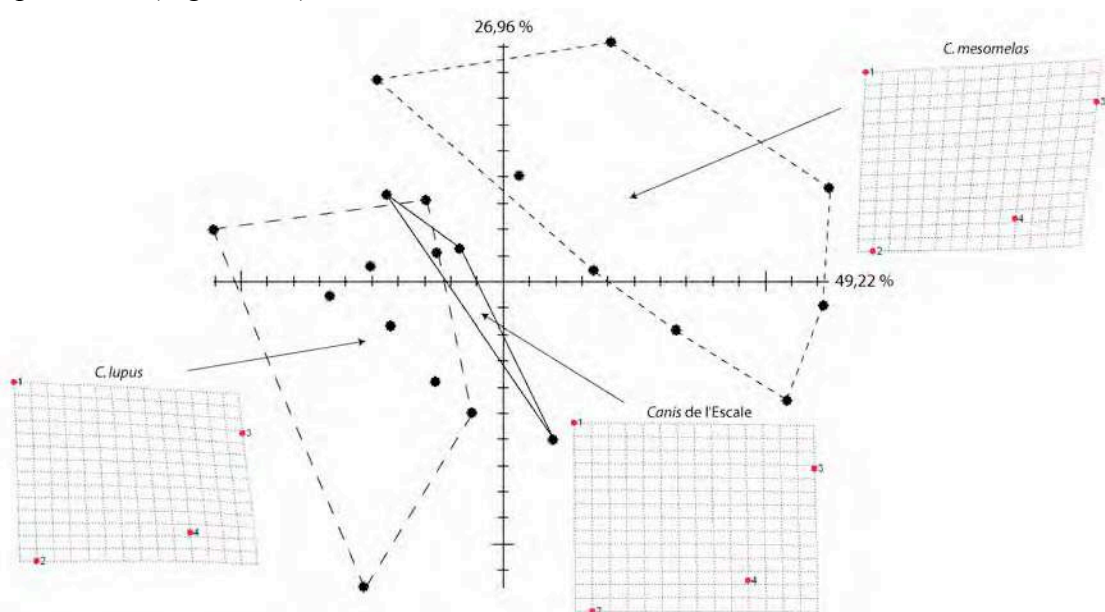


Figure 105 : Relative Warp Analysis couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf) montrant l'agencement relatif des quatre landmarks de la UM1 des *Canis* de la grotte de l'Escale par rapport aux loups (*Canis lupus* de Bulgarie, Italie et Portugal), et chacals (*Canis mesomelas*) actuels. Les deux axes représentent 76,18 % de la variance.

D'un point de vue général, les données métriques sur les dents supérieures n'indiquent aucune différence allométrique majeure entre les *Canis* de l'Escale et les loups actuels (Figure 106, diagramme B). Les différences relevées entre les deux espèces sont strictement isométriques.

Les données indiquent cependant, que la conformation des dents supérieures diffère entre les loups et les chacals actuels, au niveau notamment de la deuxième molaire supérieure et de la rangée des prémolaires (Figure 106, diagramme A). Ce sont les mêmes différences qui sont mises en évidence lorsque l'on compare les *Canis* de la grotte de l'Escale à *Canis mesomelas* (Figure 106, diagramme C). Tout comme les loups actuels, la population fossile de la grotte présente par rapport aux chacals une UM2 moins développée et un segment sécant renforcé par une seconde prémolaire plus développée en longueur.

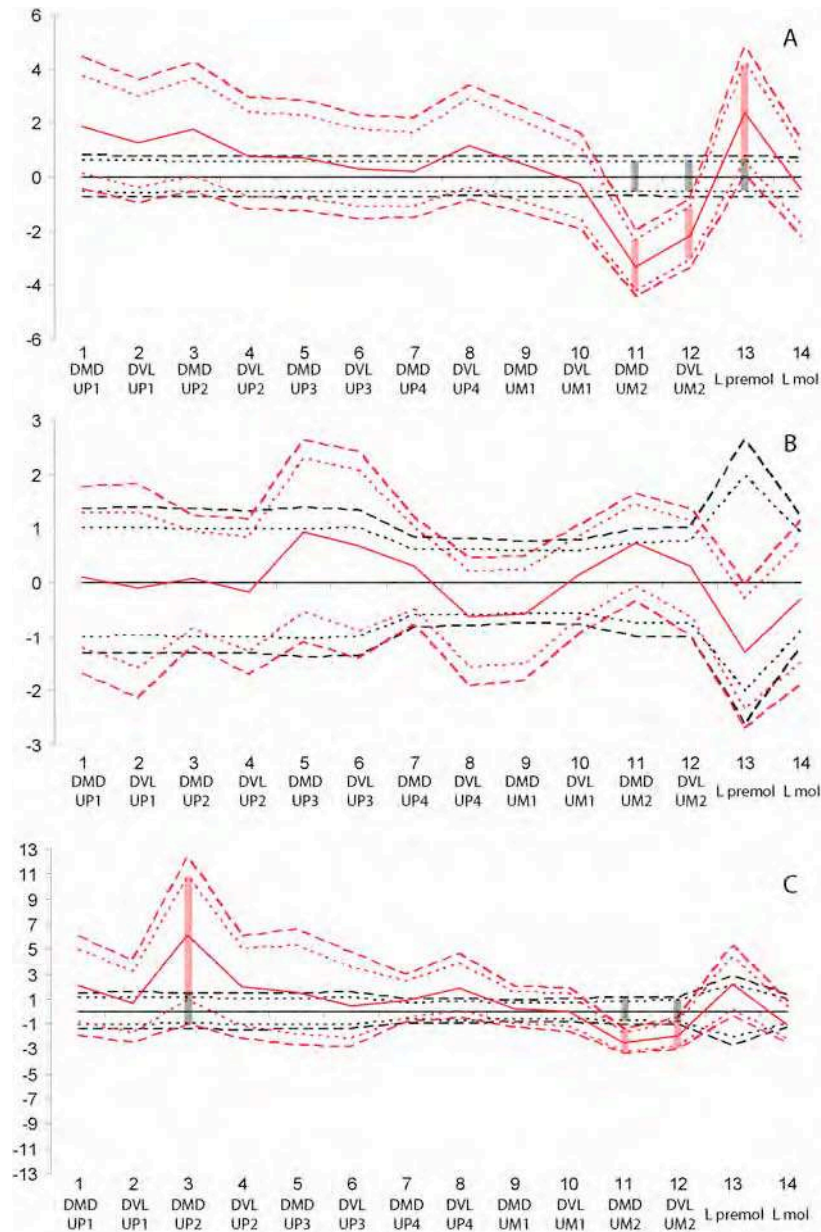


Figure 106 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* et suppression des différences moyennes de taille isométrique, de la morphométrie des dents supérieures des *Canis* de l'Escale (ens. 5) par rapport aux loups et chacals actuels. Le diagramme A figure les différences entre les loups (*Canis lupus*, en rouge) et les chacals actuels (*Canis mesomelas*, en noir). Sont ensuite figurées les comparaisons entre l'Escale (en rouge diag. B) et *Canis lupus* (en noir diag. B) et entre l'Escale (en rouge diag. C) et *Canis mesomelas* (en noir diag. C).

3. Hémi-mandibules et dents inférieures

Hémi-mandibules : Ensemble 3 : CD66 C 1844 ; CD66 C 1845 ; CD66 C 1846 ; CD66 C 1855 ; CD66 C 5429 ; CD66 C 7339 ; CD66 C-D 2 ; CD66 C-D 9 ; CD66 C-D 10 ; CD66 C-D 587 ; CD66 C-D 589 ; CD66 C-D 590 ; CD66 C-D 591 ; CD66 C-D 592 ; CD66 C-D 593 ; CD66 C-D

594?; CD66 C-D 595; CD66 C-D 596; CD66 C-D 597; CD66 C-D 598; CD66 C-D 600; CD66 C-D 601; CD66 C-D 603; CD66 C-D 604; CD66 C-D 607; CD66 C-D 1324; CD66 E ???70; CD66 E 2469; CD66 E-Gbase 9832; ; **Ensemble 5** : CD66 Hbase; CD66 Hbase 2121; CD66 Hbase 7350; CD66 Hbase 7375; CD66 Hbase 7406; CD66 Hbase 7407; CD66 Hbase 7436; CD66 Hbase 7466; CD66 Hbase 7571; CD66 Hbase 9473; CD66 Hbase 9735; CD66 Hbase 15132; CD66 Hbase 15511; CD66 Hbase 15512; CD66 Hcr 7776; CD66 Hinf 7623; CD66 Hinf 10214; CD66 Hinf 15371; CD66 H1 15245; CD66 H1 15246; CD66 H1bis 15002; CD66 H2 16197; CD66 H2 16294; CD66 Hrem 16307; CD66 Hsup 7524; CD66 H 931; CD66 H 936; CD66 H 7220; CD66 H 7239; CD66 H 9421; CD66 H 2104; CD66 H 2107; CD66 H 2108; CD66 H 2109; CD66 H 2115; CD66 H 2122; CD66 H 2124; CD66 H 2312; CD66 H 2314; CD66 H 2476; CD66 H 2477; CD66 H 2479; CD66 H 2480; CD66 H 2482; CD66 H 2483; CD66 H 2485; CD66 H 3066; CD66 H 3152; CD66 H 3160; CD66 H 3161; CD66 H 3202; CD66 H 3428; CD66 H 7217; CD66 H 7218; CD66 H 7219; CD66 H 7221; CD66 H 7222; CD66 H 7224; CD66 H 7225; CD66 H 7227; CD66 H 7228; CD66 H 7229; CD66 H 7230; CD66 H 7237; CD66 H 7257; CD66 H 7258; CD66 H 7340; CD66 H 7528; CD66 H 9280; CD66 H 9285; 10868; CD66 H 10872; CD66 H 10875; CD66 H 15288; CD66 H 15289; CD66 H 16435
Dents inférieures isolées : Ensemble 3 : CD66 C 1849; CD66 C 1852; CD66 C 4530; CD66 C-D 602; CD66 C-D 774; CD66 C-D 789 ; **Ensemble 5** : CD66 Hbase 7459; CD66 Hbase 7624; CD66 Hbase 15410; CD66 H1 15201; CD66 Hinf 9940; CD66 H1bis 15001; CD66 H2 16054; CD66 H2 16067; CD66 H2 16082; CD66 H ; CD66 H 947; CD66 H 953; CD66 H 2485; CD66 H 2590; CD66 H 2592; CD66 H 3071; CD66 H 3086; CD66 H 3159; CD66 H 3162; CD66 H 3206; CD66 H 3401; CD66 H 7086; CD66 H 7347; CD66 H 7604; CD66 H 9397; CD66 H 9848; CD66 H 9856; CD66 H 16076

Les héli-mandibules des ensembles 3 et 5 présentent des caractères nettement plus évolués que les formes du Pléistocène inférieur. La rangée dentaire est courte et nettement arquée. L'ensemble des prémolaires inférieures, excepté la première, porte un denticule postérieur de plus en plus développé selon le rang des prémolaires. Sur la LP2, il est bas et peu développé voire quasi absent chez quelques individus. Sur la LP3, il est plus étendu et sur la LP4 il est suivi par un bourrelet distal. Les prémolaires présentent une couronne haute.

Sur la carnassière inférieure, le paraconide domine nettement la quatrième prémolaire, le métaconide est déjeté vers le bord lingual et le talonide porte un hypoconide plus fort que l'entoconide. On observe par ailleurs chez plusieurs individus, notamment sur les héli-mandibules provenant de l'ensemble 3, la présence de petits denticules surnuméraires entre le métaconide et l'entoconide et/ou entre le protoconide et l'hypoconide (Figure 107). La morphologie de la carnassière inférieure est différente de celle de *Canis arnensis* de Ceysaguet. Elle apparaît plus proche de la morphologie *lupus*.

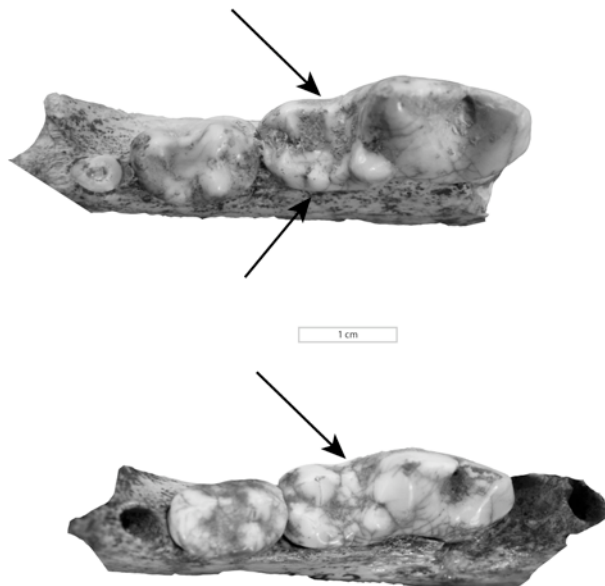


Figure 107 : L'Escale. Denticules surnuméraires au niveau du talonide de la carnassière inférieure. Sont figurés deux fragments d'héli-mandibules provenant de l'ensemble 3, en haut CD66 C 1845 et en bas CD66 CD 590.

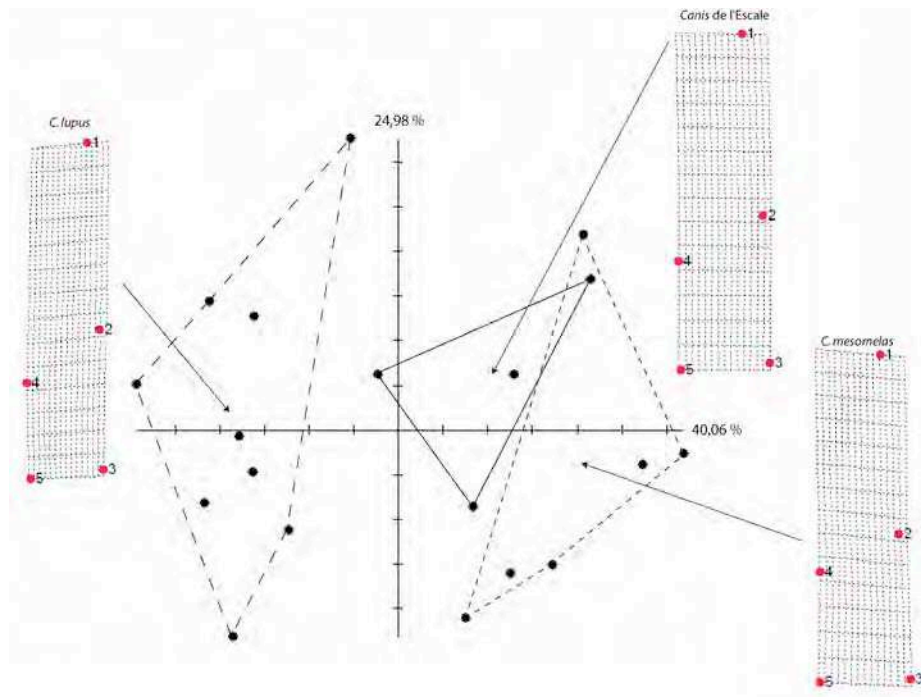


Figure 108 : *Relative Warp Analysis* couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf) montrant l'agencement relatif des cinq landmarks de la LM1 chez *Canis lupus* (loups provenant de Bulgarie, Italie et Portugal), les *Canis* de l'Escale et *Canis mesomelas*. Les deux axes représentent 65,04 % de la variance.

En terme d'agencement des cuspides, la carnassière inférieure apparaît cette fois, en position plus intermédiaire entre les deux espèces actuelles utilisées comme référence (Figure 108). L'angle formé par les trois cuspides du trigonide est plus obtus que chez les *Canis* du Pléistocène inférieur, mais reste inférieur à celui des loups actuels. Du fait de l'éloignement relatif de l'hypoconide et de l'entoconide par rapport au métaconide, le talonide apparaît plus développé chez les individus de l'Escale que chez les loups actuels. La carnassière des Canidés de la grotte de l'Escale conserve donc des propriétés sécantes plus réduites que celles des loups actuels, mais plus développées que chez les chacals ou que chez les *Canis* du Pléistocène inférieur (Figure 109, Tableau 57).

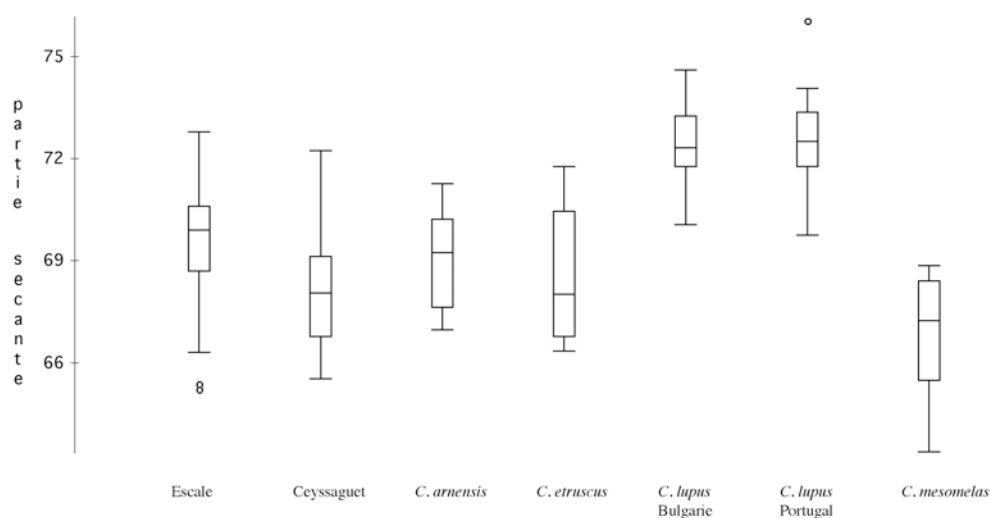


Figure 109 : Variation de la part sécante de la carnassière inférieure pour les *Canis* de l'Escale, les *Canis* du Pléistocène inférieur ainsi que pour les loups et chacals actuels.

| | Moyenne | Ecart type | N |
|------------------------------|----------------|-------------------|----------|
| Escale | 69,64 | 1,6141 | 75 |
| Ceyssaguet | 68,03 | 1,6740 | 15 |
| <i>arnensis</i> Poggio Rosso | 69,82 | 1,2600 | 5 |
| <i>arnensis</i> Valdarno | 68,07 | 1,1010 | 5 |
| <i>etruscus</i> Olivola | 69,90 | 1,7523 | 4 |
| <i>etruscus</i> Valdarno | 68,21 | 1,8126 | 12 |
| <i>mesomelas</i> | 66,80 | 1,9999 | 11 |
| <i>lupus</i> Bulgarie | 72,45 | 1,1810 | 40 |
| <i>lupus</i> Portugal | 72,46 | 1,3856 | 20 |

Tableau 57 : Données moyennes sur la part sécante des carnassières inférieures. Sont figurées le pourcentage moyen, l'écart-type et le nombre de carnassières utilisées.

Les données métriques indiquent que pour l'ensemble des *Canis* du Pléistocène inférieur ainsi que pour ceux de la grotte de l'Escale et les chacals actuels, la partie sécante occupe moins de 70 % de la longueur totale de la dent (Tableau 57). Pour les loups actuels, cette valeur dépasse 72%. Ces résultats vont de pair avec les proportions relatives de la partie broyeuse de la dent notées précédemment chez différentes espèces.

La LM2 est bien développée et les deux cuspides mésiales sont quasi sub-égales. La LM3 est réduite et se développe le plus souvent au niveau du début de la branche montante.

Sur les éléments dentaires et crâniens il n'est pas possible de différencier morphologiquement les individus de l'ensemble 5 de ceux de l'ensemble 3. Il est par conséquent important d'analyser plus particulièrement les différences (métriques) afin de déterminer dans quelle mesure il est possible de séparer ces deux groupes.

Les tests statistiques (test F pour tester l'égalité des variances et test t pour tester l'égalité des moyennes) révèlent des différences significatives entre les deux échantillons notamment au niveau du diamètre vestibulo-lingual des prémolaires inférieures. Les *Canis* de l'ensemble supérieur (ensemble 5) apparaissent de stature plus importante que ceux de l'ensemble 3. Bien que les différences ne soient pas significatives pour l'ensemble des variables testées, les données taphonomiques et paléoclimatiques montrent que les deux ensembles peuvent être distingués. Les individus des deux ensembles peuvent donc être comparés de manière à identifier une évolution locale. Les données morphologiques et métriques indiquent néanmoins que les Canidés des deux ensembles appartiennent à la même espèce.

La comparaison des données sur les hémi-mandibules et les dents inférieures des *Canis* de l'ensemble supérieur, par rapport aux loups et chacals actuels (Figure 110), apporte des éléments extrêmement intéressants en terme de filiation. La première analyse (Figure 110, diag. A) met en évidence des différences allométriques nettes entre loup et chacal. Les loups possèdent, par rapport aux chacals, des prémolaires plus développées en longueur et des tuberculeuses inférieures plus réduites. Ces différences leur confèrent des capacités sécantes plus développées. Cette comparaison étant établie, on constate que les *Canis* de l'Escale présentent par rapport aux loups actuels une mandibule plus courte portant une LP2 plus allongée et une carnassière moins développée en largeur. L'absence de différence au niveau du segment sécant indique par ailleurs que l'allongement de la deuxième prémolaire doit être compensée par un raccourcissement du

trigonide de la carnassière. Les capacités sécantes des *Canis* de l'Escale ne semblent pas différer de manière significative de celles des loups actuels.

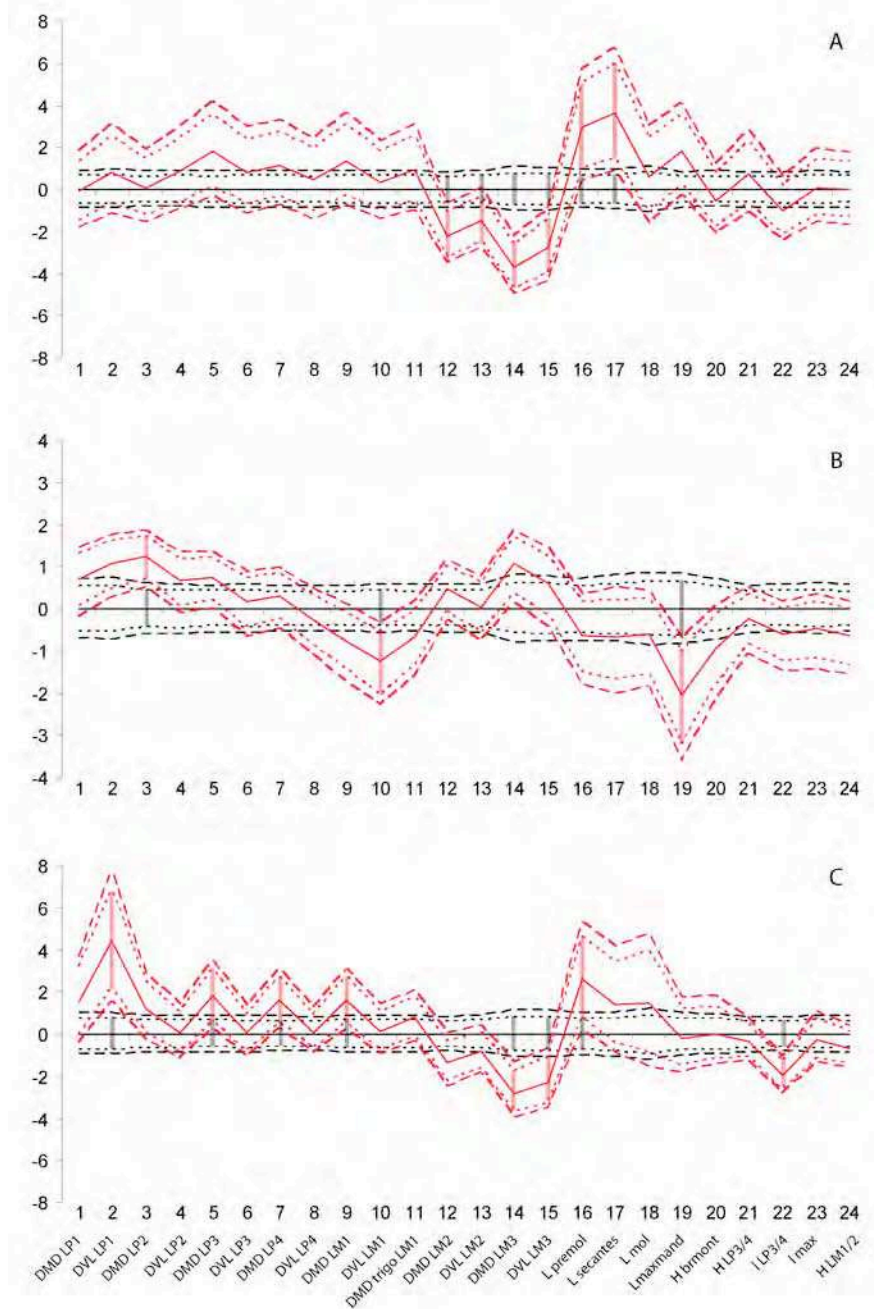


Figure 110 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* et suppression des différences moyennes de taille isométrique, de la morphométrie des mandibules et dents inférieures des *Canis* de l'Escale (ens. 5) par rapport aux loups et chacals actuels. Le diagramme A figure les différences entre les loups (*Canis lupus*, en rouge) et les chacals actuels (*Canis mesomelas*, en noir). Sont ensuite figurées les comparaisons entre les *Canis* de l'Escale (en rouge diagramme B et C) et *Canis lupus* (diagramme B) et entre l'Escale et *Canis mesomelas* (diagramme C).

Par rapport aux chacals, les différences sont en revanche beaucoup plus nettes et nombreuses. Les *Canis* de l'Escale possèdent des prémolaires inférieures plus développées en longueur et une M3 plus réduite. Les capacités sécantes de ces individus sont par conséquent nettement plus développées que chez les chacals actuels. On note d'autre part que la largeur de la mandibule entre LP3 et LP4 apparaît plus réduite chez les individus de l'Escale. Cette donnée peut également apporter des informations importantes en terme de fonctionnalité. Les travaux de Lyras et

collaborateurs (2006) ont démontré que la résistance relative de la mandibule entre les troisième et quatrième prémolaires est directement corrélée à la taille des proies consommées par les différentes espèces de Canidés (Figure 111).

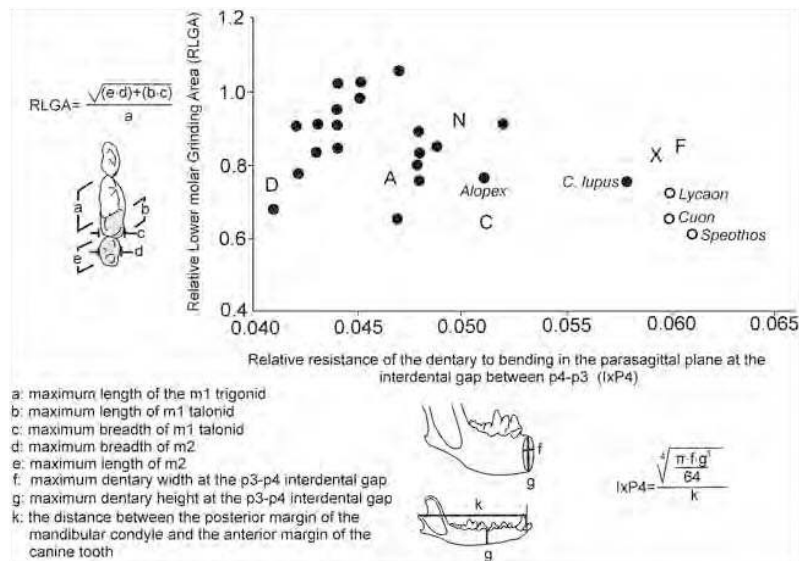


Figure 111 : Surface broyeuse relative (RLGA) par rapport à la résistance relative de la mandibule dans l'axe sagittale entre LP3 et LP4 (IxP4). Ratio développés par Van Valkenburgh & Koepfli (1993) sur les Canidés actuels et réutilisés in Lyras et al. 2006. C: *Cynotherium sardous*; X: *Xenocyon dubius*; F: *Canis cf. falconeri*; N: *Nyctereutes sinensis*; A: *Canis adoxus*; D: *Eucyon davisi*. Les cercles pleins représentent les Canidés avec un talonide bicuspide, les cercles vides ceux ne possédant qu'une seule cuspid.

A partir des mêmes ratios et malgré la petite taille des *Canis* de l'Escale, un rapprochement incontestable de ces derniers avec les grands Canidés que sont le loup et le lycaon peut être établi. Les *Canis* de l'Escale possèdent une surface broyeuse plus développée que celle des loups actuels mais la résistance de leur mandibule, nettement plus importante que celle des chacals et renards actuels leur permet de chasser des proies de taille plus conséquente que ces deux derniers.

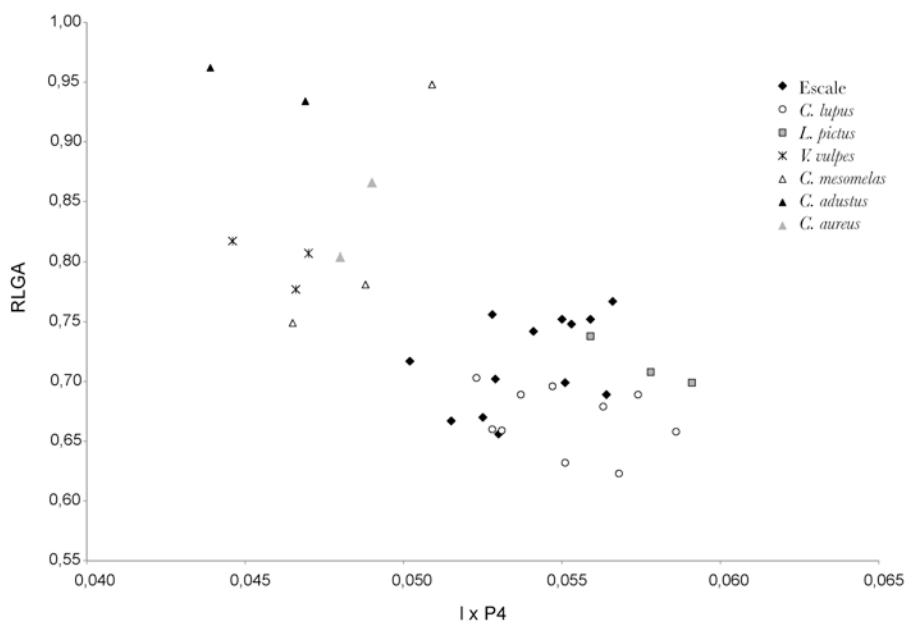


Figure 112 : Surface broyeuse relative (RLGA) par rapport à la résistance relative de la mandibule dans l'axe sagittale entre LP3 et LP4 (IxP4). Sont figurés par un losange plein, les individus de la grotte de l'Escale, tout ensembles sédimentaires confondus.

L'ensemble de ces données permet de reconsidérer les résultats des travaux de Torre (1974). A partir de 12 indices dentaires obtenus sur les Canidés de l'Escale, il en déduit des dendrogrammes (Figure 113) qu'il interprète en terme phylogénétique. Selon lui, la population de l'Escale est en position intermédiaire entre *Canis etruscus* et *Canis lupus*, avec une plus forte filiation avec *Canis arnensis*.

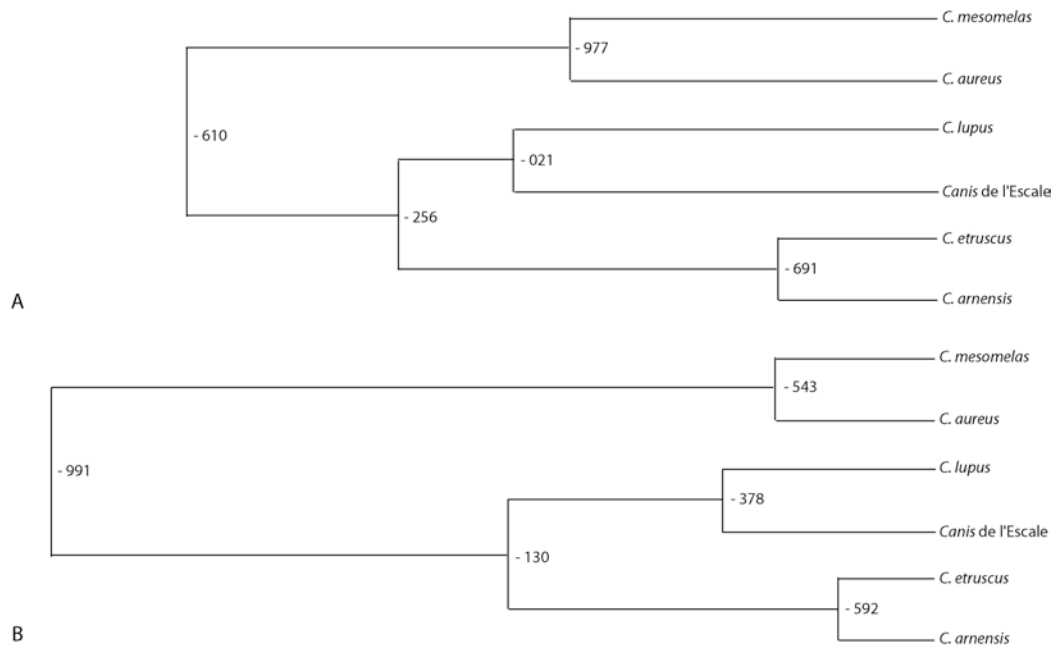


Figure 113 : Dendrogrammes représentant en A la distance taxonomique moyenne (méthode UPGMA) et en B le coefficient de corrélation. Modifié d'après Torre 1974.

Rappelons toutefois que les arbres obtenus par la méthode UPGMA³⁶, sont des arbres ultramétriques dont les interprétations en terme de position évolutive relative des taxons sont soumises à de nombreuses limites (Escarguel 2008, p.51-56). Les données utilisées par Torre (rapport de robustesse et de longueur relative des dents), indiquent que le *Canis* de l'Escale est plus proche des loups actuels que des formes du Pléistocène inférieur (*Canis etruscus* et *Canis arnensis*) et des chacals actuels. Ces résultats mettent également en évidence que le groupe [*etruscus* – *arnensis*] est plus proche du groupe [Escale – loups actuels] qu'il ne l'est des chacals actuels. Néanmoins, il n'est pas possible, sur la base de ces seules données, de discuter de la position intermédiaire éventuelle du *Canis* de l'Escale par rapport aux autres groupes.

Considérant les onze variables obtenues sur les dents inférieures et supérieures (DMD et DVL des carnassières et de la première molaire supérieure, DMD du trigonide de la LM1 et longueur des rangées molaires et prémolaires supérieures et inférieures) une comparaison des *Canis* de l'Escale par rapport à la population de Ceysaguet (*Canis arnensis*), à trois populations de loups (Bulgarie,

³⁶ UPGMA (Unweigh Pair Group Method with Arithmetic mean = Méthode de groupe de paire d'Unweigh avec la moyenne arithmétique) est un algorithme utilisé pour construire un dendrogramme. A partir d'un arbre en étoile (reliant toutes les séquences analysées), on cherche dans la matrice, le score le plus fort entre deux séquences. On modifie alors la matrice en supprimant la ligne et la colonne des deux séquences jointes, et en ajoutant la ligne et la colonne d'une séquence compromis des deux qui correspond à leur moyenne... et on réitère l'opération de manière à relier toutes les séquences à au moins une autre séquence.

Italie et Portugal) et une population de chacals actuels (*Canis mesomelas*), a été réalisée (Figure 114). Ces résultats sont tout à fait comparables à ceux de Torre (1974) et indiquent que, parmi toutes les espèces utilisées dans l'analyse, c'est des loups actuels que se rapprochent le plus les individus de la grotte de l'Escale.

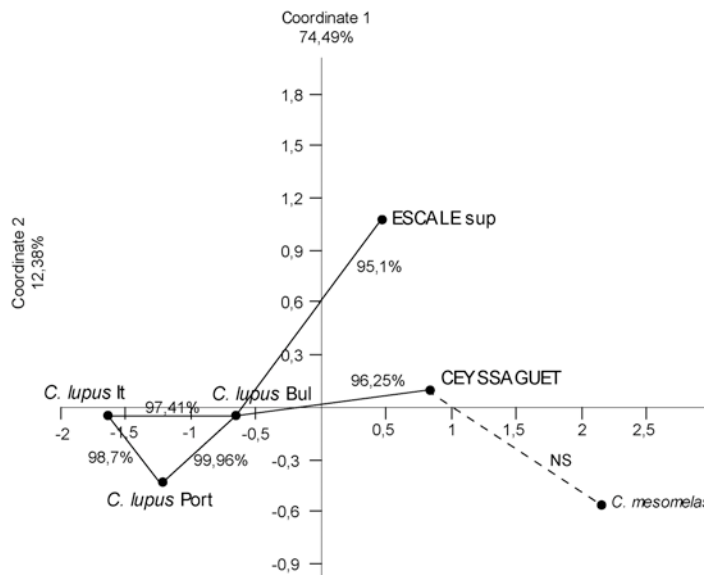


Figure 114 : Analyse en coordonnées principales (ACoP) des matrices de distances allométriques sur laquelle sont figurés les résultats des Réseaux Traversants Bootstrap. NS : < 60%

4. Éléments du squelette post-crânien

Membre antérieur : Humérus : Ensemble 5 : CD66 Hbase 7342 ; CD66 Hbase 7350 ; CD66 Hbase 9867 ; CD66 Hbase 9870 ; CD66 Hbase 9910 ; CD66 Hbase 9969 ; CD66 Hbase 15413 ; CD66 Hbase 15497 ; CD66 Hbase 15507 ; CD66 Hbase 15556 ; CD66 Hinf 16199 ; CD66 H2 16026 ; CD66 H 994 ; CD66 H 998 ; CD66 H 1064 ; CD66 H 1702 ; CD66 H 1706 ; CD66 H 2731 ; CD66 H 9621 ; CD66 H 3018 ; CD66 H 3067 ; CD66 H 3225 ; CD66 H 3241 ; CD66 H 3244 ; CD66 H 3285 ; CD66 H 3331 ; CD66 H 3347 ; CD66 H 3353 ; CD66 H 3717 ; CD66 H 7215 ; CD66 H 7225 ; CD66 H 7260 ; CD66 H 7277 ; CD66 H 7825 ; CD66 H 9475 ; CD66 H 9617 ; CD66 H 9741 ; CD66 H 9843 ; CD66 H 9878 ; CD66 H 9963 ; CD66 H 15720. **Ensemble 3 :** CD66 C-D 702 ; CD66 C-D 719 ; CD66 C-D 756 ; CD66 C-D 1231 ; CD66 C-D 1234 ; CD66 C-D 1235 ; CD66 C-D 1239 ; CD66 C-D 1244 ; CD66 C-D 3441 ; CD66 C-D 7000 ; CD66 C 1833 ; CD66 C 10239 ; CD66 D 2691 ; CD66 E 2769.

Les humérus, comme l'ensemble des os longs du membre antérieur, apparaissent extrêmement graciles. Comme chez la population de Ceysaguet, la fosse olécrânienne est très resserrée et la crête deltoïde est nettement développée. On constate par ailleurs une très grande variabilité dans la taille des humérus, au sein d'un même ensemble.

Radius : Ensemble 5 : CD66 Hrem 15660 ; CD66 Hbase 7350 ; CD66 Hbase 7419 ; CD66 Hbase 10004 ; CD66 Hbase 15146 ; CD66 Hbase 15437 ; CD66 Hbase 15523 ; CD66 Hbase 15556 ; CD66 Hbase 15609 ; CD66 Hbase 16344 ; CD66 Hbase 16414 ; CD66 HmF 9962 ; CD66 Hcr 7778 ; CD66 H? 9897 ; CD66 H1bis 15003 ; CD66 H2 16029 ; CD66 H2 16329 ; CD66 H ; CD66 H 1078 ; CD66 H 2119 ; CD66 H 2612 ; CD66 H 2730-2732 ; CD66 H 3089 ; CD66 H 3249 ; CD66 H 3287 ; CD66 H 3332 ; CD66 H 3334 ; CD66 H 3350 ; CD66 H 3377 ; CD66 H 3378 ; CD66 H 7225 ; CD66 H 7292 ; CD66 H 7581 ; CD66 H 7582 ; CD66 H 7583 ; CD66 H 8771 ; CD66 H 9450 ; CD66 H 9605 ; CD66 H 9619 ; **Ensemble 3 :** CD66 C-D 721 ; CD66 C-D 759 ; CD66 C-D 1227 ; CD66 C-D 1228 ; CD66 C-D 1230 ; CD66 C-D 1236 ; CD66 C-D 5628 ; CD66 C-D 5723 ; CD66 C-D 7000 ; CD66 C 5437.

Ulna : Ensemble 5 : CD66 Hbase 7350 ; CD66 Hbase 7404 ; CD66 Hbase 7405 ; CD66 Hbase 15141 ; CD66 Hbase 15415 ; CD66 Hbase 15514 ; CD66 Hbase 15558 ; CD66 Hbase 16205 ; CD66 Hinf 7563 ; CD66 Hinf 9939 ; CD66 H? 9977 ; CD66 H1bis 15004 ; CD66 H2 16027 ; CD66 H2 16122 ; CD66 H ; CD66 H 1033 ; CD66 H 1709 ; CD66 H 1710 ; CD66 H 2118 ; CD66 H 2729 ; CD66 H 3235 ; CD66 H 7262 ; CD66 H 7270 ; CD66 H 7259 ; CD66 H 9419 ; CD66 H 9449 ; CD66 H 9616 ; CD66 H 9740 ; CD66 H 9796. **Ensemble 3 :** CD66 C 5478 ; CD66 C-D 642 ; CD66 C-D 1229 ; CD66 C-D 1238 ; CD66 C-D 1256 ; CD66 C-D 7000 ; CD66 C-D 9751 ; CD66 C-D 9756

Les radius et ulna sont également très graciles et de longueur variable à l'intérieur d'une même couche (Figure 115).



Figure 115 : Radius et Ulna provenant de l'ensemble 5 (couche H) de la grotte de l'Escale.

Il est par ailleurs intéressant de constater que pour les *Canis* de la grotte de l'Escale, la longueur du radius est supérieure à celle de l'humérus. Comparé aux loups et chacals actuels (Figure 116) le rapport (Longueur Radius / Longueur Humérus) apparaît plus proche de celui des chacals pour lesquels le rapport est également supérieur à 1 (en moyenne 1,04 pour le chacal ; 0,98 pour le loup et 1,03 pour les *Canis* de l'Escale). D'un point de vue fonctionnel ces données pourraient indiquer, comme chez les chacals, une vitesse de course plus rapide ou du moins une plus faible dépense énergétique lors de l'effort chez les petits Canidés de l'Escale (Christiansen 2002).

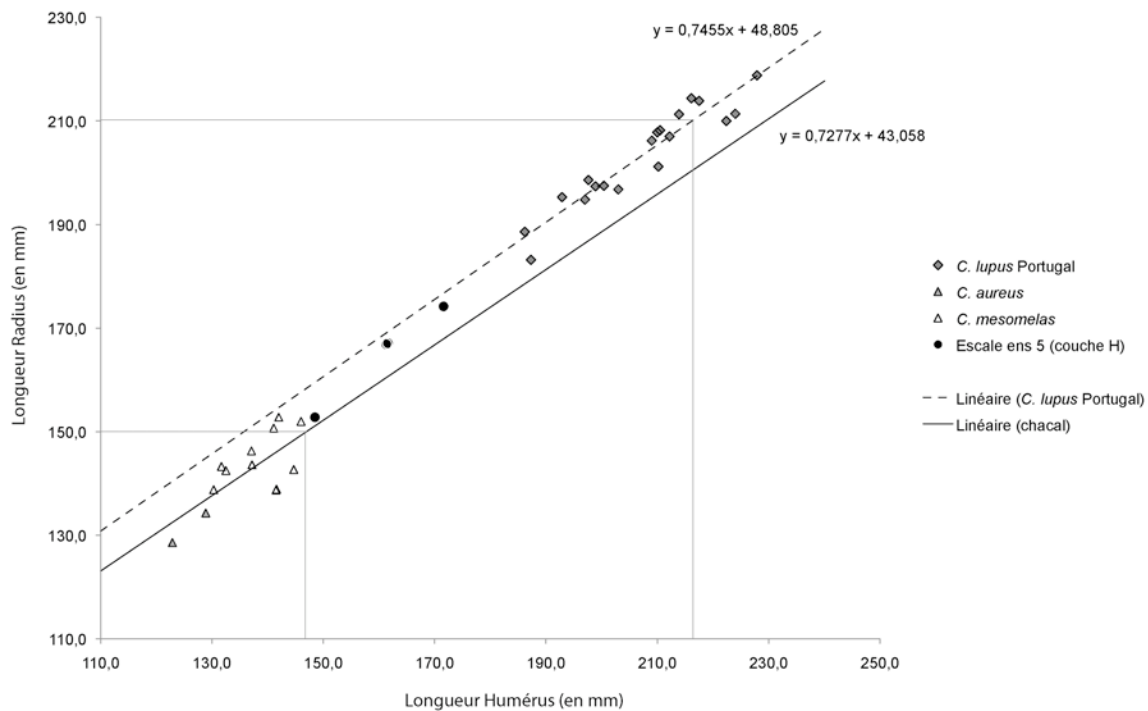


Figure 116 : Longueur de l'humérus en fonction de la longueur du radius chez trois espèces actuelles de Canidés (*Canis lupus*, *Canis aureus* et *Canis mesomelas*) et chez les *Canis* de la grotte de l'Escale.

Capitatum : CD66 C-D 7000 ; CD66 H1 15274 ; CD66 Hbase 7350. **Hamatum** : CD66 C-D 7000 ; CD66 H1 15275 ; **Pisiforme** : CD66 C-D 7000 ; CD66 H1 15277 ; CD66 Hbase 7350 (droit et gauche) ; **Scapholunatum** : CD66 Hbase 7350 (droit et gauche). **Trapèzes** : CD66 C-D 7000. **Trapézoïdes** : CD66 C-D 7000 ; CD66 H1 15276 ; CD66 Hbase 7350. **Triquetrum** : CD66 C-D 7000 ; CD66 Hbase 7350. **Métacarpiens** : CD66 C 1858 ; CD66 C-D 646 ; CD66 C-D 647 ; CD66 C-D 648 ; CD66 C-D 875 ; CD66 C-D 7000 ; CD66 C-D 9753 ; CD66 H1 15278 ; CD66 H1 15279 ; CD66 H1 15280 ; CD66 H1 15281 ; CD66 H1 15281 ; CD66 H2 16034 ; CD66 H2 16048 ; CD66 H2 16098 ; CD66 H2 16105 ; CD66 H2 16129 ; CD66 Hbase 7403 ; CD66 Hbase 7432 ; CD66 Hbase 7439 ; CD66 Hbase 7444 ; CD66 Hbase 8761 ; CD66 Hbase 15211 ; CD66 Hbase 15438 ; CD66 Hbase 15563 ; CD66 Hbase 15564 ; CD66 Hbase 15565 ; CD66 Hbase 15566 ; CD66 Hbase 7350 ; CD66 Hsup 9730 ; CD66 Hsup 10891 ; CD66 H 7225 ; CD66 H 7241 ; CD66 H 7300 ; CD66 H 7559 ; CD66 H 9399 ; CD66 H 9400 ; CD66 H 9566 ; CD66 H 9604 ; CD66 H 9829 ; CD66 H 9864. **Phalanges** (antérieures ou postérieures) : **I** : CD66 H1 15286 ; CD66 H1 16233 ; CD66 H1 16234 ; CD66 Hbase 7350. **II** : CD66 H1 15282 ; CD66 H1 15283 ; CD66 H1 15284 ; CD66 H1 15285 ; CD66 H1 16235 ; CD66 H1 16237 ; CD66 Hbase 7350. **III** : CD66 H1 15287 ; CD66 H1 16236 ; CD66 Hbase 7350.

Les extrémités des membres antérieurs sont également peu robustes et comparativement à la population de Ceyssaguet, sont de plus petite dimension. L'analyse du membre antérieur met en évidence, tout comme pour les Canidés du Pléistocène inférieur, des différences significatives entre les *Canis* de l'Escale, les chacals et les loups actuels. Ces différences sont cependant uniquement isométriques. Le caractère gracile est toutefois nettement perceptible sur les données métriques pour les indices de robustesse (L/DT) des humérus, radius et métacarpien 3. Les tests de comparaison de variance (ANOVA- Figure 117) montrent effectivement que ces indices diffèrent significativement entre les trois groupes (loup, chacals et Escale). Les *Canis* de la grotte de l'Escale possèdent donc un membre antérieur plus gracile que celui des loups actuels et plus robuste que celui des chacals. Les tests révèlent par ailleurs, qu'il n'existe pas de différence entre la variance des chacals étudiés (*C. aureus* et *C. mesomelas*) sur la robustesse de l'humérus et du radius (Figure 117).

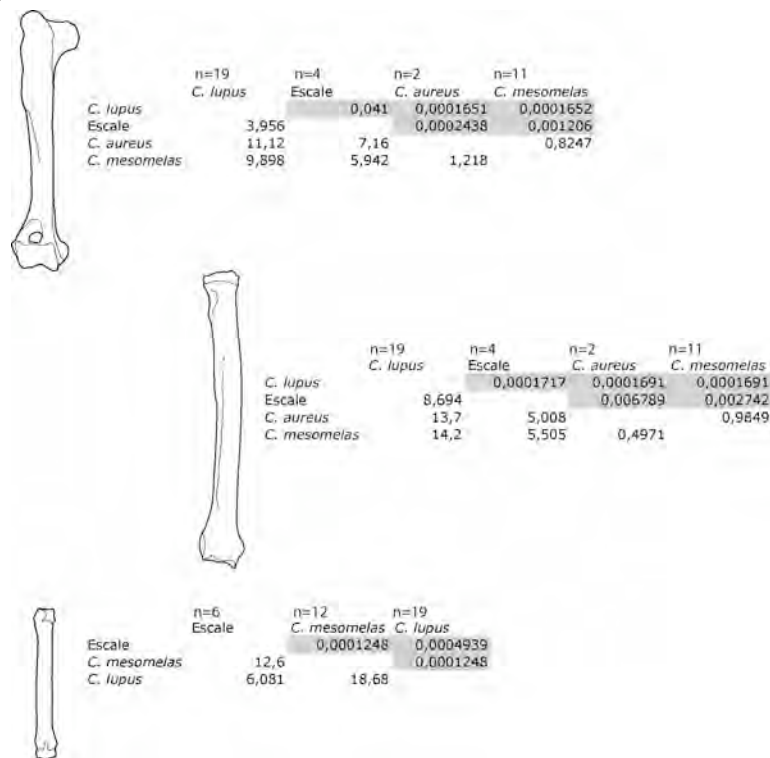


Figure 117 : Résultats des test HSD de Tukey menés sur les indices de robustesse des éléments du membre antérieur. En grisé apparaissent les différences significatives (< 0,05).

Membre postérieur :

Fémur : **Ensemble 3** : CD66 C-D 729 ; CD66 C-D 758 ; CD66 C-D 1216 ; CD66 C-D 5717 ; CD66 C-D 7000 ; CD66 C 10233 ; CD66 C 10234 ; CD66 E 2768. **Ensemble 5** : CD66 Hbase 7350 ; CD66 Hbase 7356 ; CD66 Hbase 7357 ; CD66 Hbase 15133 ; CD66 Hbase 15614 ; CD66 Hinf 8763 ; CD66 H1 15306 ; CD66 H 1697 ; CD66 H 1699 ; CD66 H 1701 ; CD66 H 3096 ; CD66 H 3237 ; CD66 H 4396 ; CD66 H 7214 ; CD66 H 7225 ; CD66 H 7263 ; CD66 H 7625 ; CD66 H 9780 ; CD66 H 10839 ; CD66 H 10871 ; CD66 H 10160.

Patella : CD66 Hbase 15531 ; CD66 Hbase 7350.

Tibia : **Ensemble 3** : CD66 C-D 625 ; CD66 C-D 740 ; CD66 C-D 826 ; CD66 C-D 827 ; CD66 C-D 1232 ; CD66 C-D 1233 ; CD66 C-D 3466 ; CD66 C-D 7000 ; CD66 C 6791 ; CD66 E 2770. **Ensemble 5** : CD66 Hbase 7350 ; CD66 Hbase 7360 ; CD66 Hbase 7421 ; CD66 Hbase 7423 ; CD66 Hbase 15305 ; CD66 Hbase 15460 ; CD66 Hbase 15528 ; CD66 Hbase 15612 ; CD66 Hbase 16030 ; CD66 Hinf 7567 ; CD66 Hinf 9557 ;

CD66 Hinf 9938 ; CD66 Hinf 16244 ; CD66 H1 15247 ; CD66 H1 16326 ; CD66 H ; CD66 H 940 ; CD66 H 1026 ; CD66 H 1034 ; CD66 H 1038 ; CD66 H 1698 ; CD66 H 1700 ; CD66 H 1707 ; CD66 H 2610 ; CD66 H 3348 ; CD66 H 3349 ; CD66 H 3429 ; CD66 H 7216 ; CD66 H 7225 ; CD66 H 7261 ; CD66 H 7273 ; CD66 H 7306 ; CD66 H 7517 ; CD66 H 7573 ; CD66 H 9476 ; CD66 H 9785 ; CD66 H 9873 ; CD66 H 9948 ; CD66 H 10161 ; CD66 H 10198 ; CD66 H 10837 ; CD66 H 10870.

Fibula : CD66 C-D 7000 ; CD66 Hbase 7350. **Calcaneus** : **Ensemble 3** : CD66 CD 5728 ; CD66 C 6792 ; CD66 C 9540 ; CD66 C 9744. **Ensemble 5** : CD66 H? 9877 ; CD66 H1b 15010 ; CD66 Hbase 7350 ; CD66 Hbase 7415 ; CD66 Hbase 7420 ; CD66 Hbase 15446 ; CD66 Hbase 15529 ; CD66 Hbase 15608 ; CD66 Hcr 7787 ; CD66 Hsup 9857 ; CD66 H 995 ; CD66 H 999 ; CD66 H 2593 ; CD66 H 3084 ; CD66 H 7142 ; CD66 H 7294 ; CD66 H 7302 ; CD66 H 7506 ; CD66 H 7507 ; CD66 H 7508 ; CD66 H 7509 ; CD66 H 7510 ; CD66 H 7511 ; CD66 H 7539 ; CD66 H 7556. **Talus** : CD66 Hbase 7359 ; CD66 Hbase 7414 ; CD66 Hbase 7471 ; CD66 Hbase 15530 ; CD66 Hbase 15613 ; CD66 Hcr 7345 ; CD66 Hcr 7789 ; CD66 Hinf 7562 ; CD66 H 1001 ; CD66 H 1088 ; CD66 H 3072 ; CD66 H 3080 ; CD66 H 3302 ; CD66 H 7330 ; CD66 H 9808 ; CD66 H 9814 ; CD66 H 9886 ; CD66 H 9895 ; CD66 H 10007 ; CD66 H 10843. **Cuboïde** : CD66 C-D 7000 ; CD66 Hbase 7350. **Naviculaire** : CD66 C-D 7000 ; CD66 Hbase 7350 ; CD66 Hbase 15610. **Cunéiforme 2** : CD66 Hbase 15594. **Cunéiforme 3** : CD66 Hbase 7350 ; CD66 Hbase 15610. **Métatarsiens** : CD66 C-D 645 ; CD66 C-D 7000 ; CD66 Hinf 9941 ; CD66 Hbase 7350 ; CD66 Hbase 15421 ; CD66 Hbase 15438 ; CD66 Hbase 15592 ; CD66 Hbase 15601 ; CD66 Hbase 15602 ; CD66 Hbase 15600 ; CD66 H 8773. **Phalanges** : **I** : CD66 Hbase 7350 ; CD66 Hbase 15595 ; CD66 Hbase 15607 ; CD66 Hbase 15617. **II** : CD66 Hbase 7350 ; CD66 Hbase 15618 ; CD66 Hbase 15619 ; CD66 Hbase 15620 ; CD66 Hbase 15621. **III** : CD66 Hbase 15615 ; CD66 Hbase 15616 ; CD66 Hbase 7350. **Sésamoïdes** (tous confondus) : CD66 Hbase 7350 ; CD66 Hbase 15589 ; CD66 Hbase 15595 ; CD66 Hbase 15597 ; CD66 Hbase 15599 ; CD66 Hbase 15603 ; CD66 Hbase 15604 ; CD66 Hbase 15605.

Sur le membre postérieur, en ce qui concerne la gracilité, les observations sont les mêmes que celles faites précédemment sur le membre antérieur. L'ensemble des os longs et des extrémités des membres est d'aspect moins robuste que chez le loup actuel. En terme de morphologie il n'existe pas de différence importante entre les *Canis* de l'Escale et les loups actuels. Certains individus présentent cependant de petites particularités qui pourraient être considérées comme des caractères propres à cette population. Il s'agit par exemple sur certains fémurs, du faible développement du petit trochanter, ou sur plusieurs tibias, du fort creusement du sillon de l'extenseur. Ces caractères ne sont cependant pas observés chez tous les individus et ne semblent pas non plus liés à une variabilité chronologique (car présent dans les deux ensembles). Il semble par conséquent que ces observations correspondent à une variabilité naturelle n'ayant pas de valeur spécifique.

Les données métriques sur le membre postérieur renforcent les résultats obtenus sur le membre antérieur et soulèvent la question de probables aptitudes locomotrices différentes de celles des loups actuels. En effet, le rapport longueur du métatarsien 3 / longueur du fémur, vraisemblablement corrélé à la vitesse de course, est plus élevé chez les carnivores les plus rapides (Andersson 2003). Pour les *Canis* de l'Escale bien que ce rapport ne soit pas statistiquement plus élevé que chez les loups (alors que c'est le cas par rapport aux chacals MT3/Fem = 0,454), sa valeur moyenne légèrement supérieure (0,428 à l'Escale ; 0,419 pour *Canis lupus*) couplée à des membres plus graciles pourraient être interprétés comme une aptitude à un déplacement plus rapide que *Canis lupus*. Ce qui corrobore les résultats obtenus sur le membre antérieur.

5. Premier bilan morphométrique sur les *Canis* de la grotte de l'Escale

Les *Canis* de la grotte de l'Escale appartiennent donc à une espèce de petit gabarit, dont la morphologie se distingue nettement de celle des *Canis* du Pléistocène inférieur (et notamment du *Canis arnensis* de Ceysaguet) mais également des espèces modernes. Ils possèdent un neurocrâne arrondi et un arrière crâne de morphologie *lupus*. Leurs capacités alimentaires semblent intermédiaires entre celles des loups et des chacals actuels. Le squelette post-crânien est composé d'éléments de petite dimension et d'aspect gracile. Les membres antérieurs sont notamment caractérisés par un rapport (Longueur Radius/Longueur Humérus) supérieur à 1. Pour l'ensemble du squelette (crânien et post-crânien), il existe des différences de stature entre les *Canis* provenant de l'ensemble 5 de ceux de l'ensemble 3. Les Canidés des niveaux les plus anciens (ensemble 3, couches C, D, E et F) étant de taille légèrement plus réduite.

La majeure partie des différences notées par rapport aux espèces actuelles est surtout liée à des changements de taille. De toutes les espèces analysées c'est du loup actuel que se rapproche le plus cette forme du début du Pléistocène moyen.

III. Comparaisons et attribution spécifique

Les différences, tant morphologiques que métriques mises en évidence entre les populations de l'Escale et celle de Ceysse démontre que nous sommes face à une espèce nettement différente des *Canis* du type *arnensis* ou *etruscus* et plus proche de la morphologie des loups actuels.

A la fin du Pléistocène inférieur et au début du Pléistocène moyen, se développe en Europe une nouvelle espèce, *Canis mosbachensis* dont le statut et la position phylétique sont largement discutés (cf. Partie 1). Les *Canis* de l'Escale pourraient donc appartenir à ce « groupe » souvent qualifié d'ancêtre des loups actuels (Soergel 1925, Bonifay 1971) et même parfois dénommé *Canis lupus mosbachensis* (Torre 1974).

Dans la région ouest-européenne plus de trente occurrences de cette forme sont identifiées. Ce petit Canidé de la fin du Pléistocène inférieur et du début du Pléistocène moyen est présent dans différentes localités. En **Angleterre** : à West Runton, Westbury, Boxgrove, Swanscombe et Grays Thurrock (Garcia & Arsuaga 1998, 1999, Turner 1995, 1999, 2009) ; en **France** : à Château, Artenac, Vergranne, Aldène, la grotte XVI, la Nauterie, dans la grotte du Vallonet et à la Caune de l'Arago (Bonifay 1971, Prat & Thibault 1976, Crégut 1979, Argant 1980, Bonifay 1983, Tournepiche 1985, Moullé 1992, Bonifay & Bussière 1994, Guadelli 1997, Moullé *et al.* 2006) ; en **Espagne** : Atapuerca – TD5, 6 et 8, Huescar 1, Cullar de Baza-1, Venta-Micena, Cueva Victoria (Pons-Moya 1981, 1987, Garcia & Arsuaga 1999), en **Italie** : à Colle Curti et Pirro Nord (Rook & Torre 1996a, Petrucci 2007) ; en **Belgique** : La Belle-Roche (Cordy *et al.* 1992) ; en **Allemagne** : à Mosbach (gisement éponyme de l'espèce), Mauer, Untermaßfeld, Voigstedt, Süssenborn, (Soergel 1925, Kretzoi 1938, Schaefer 1969, Janossy 1990, Garcia & Arsuaga 1998, 1999, 2001, Sotnikova 2001) ; en **Autriche** : Hundsheim (Soergel 1925) ; en **République Tchèque** : Stranská Skála (Musil 1972) en **Hongrie** : à Villany loc 3 & 8, à Somssich, Gombaszög et Vérteszölös (Janossy 1986) ; en **Roumanie** : Betfia 5 & 8 (Terzea 1996) ; en **Grèce** : à Petralona (Kurtén & Poulianos 1977, 1981) ; en **Israël** : à Ubeidiya (Martinez-Navarro *et al.* 2009) et en **Georgie** : Dmanisi (Garcia & Arsuaga 1999).

Néanmoins il existe peu de gisements qui livrent suffisamment de restes pour mener à bien des analyses comparatives voire même pour en effectuer une détermination spécifique. Parmi ces sites, le plus remarquable pour une étude comparative avec les *Canis* de l'Escale, est le gisement d'Untermaßfeld. Plus de 300 restes de *Canis*, appartenant à 15 individus ont été identifiés et étudiés (Sotnikova 2001).

A. Attribution spécifique

1. Éléments crâniens et dentaires

Tout comme dans la grotte de l'Escale, quelques fragments crâniens ont été découverts à Untermaßfeld, ce qui autorise une comparaison entre les deux gisements. Les données sont cependant peu nombreuses et ne permettent pas d'analyser statistiquement les différences entre les Canidés des deux gisements. Il est néanmoins possible, *via* une analyse graphique, de percevoir quelques tendances (Figure 118).

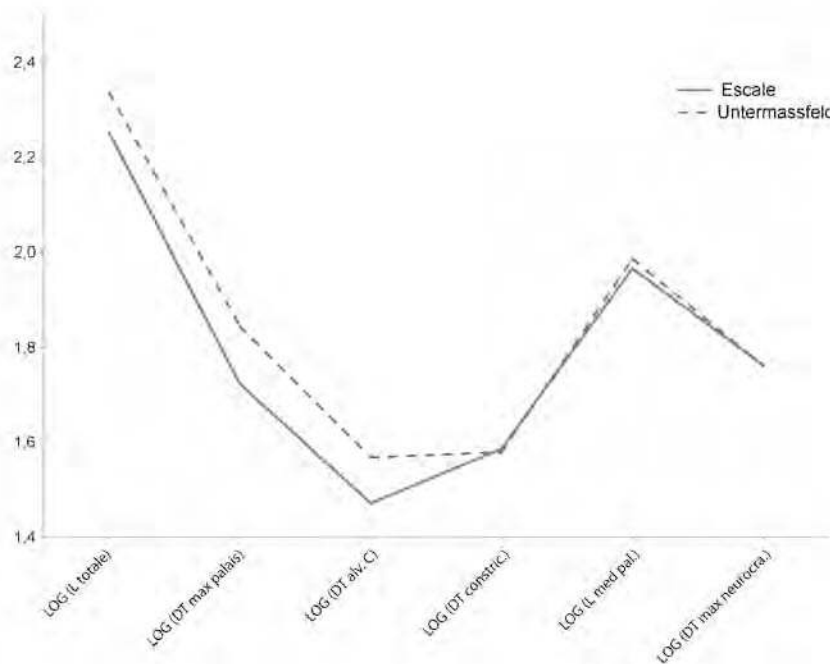


Figure 118 : Comparaison des mesures crâniennes (en logarithme décimal) entre les populations de l'Escale (en trait continu) et d'Untermaßfeld (en tirets).

Comparativement aux *Canis mosbachensis* d'Untermaßfeld, les *Canis* de l'Escale possèdent un crâne plus petit en longueur et moins robuste au niveau du maxillaire, mais dont les dimensions de l'arrière crâne sont tout à fait comparables. Rappelons que ce sont ces mêmes différences que nous avons mises en évidence lors de la comparaison entre l'Escale et la morphologie des loups actuels (*cf. supra*).

Sur les dents supérieures, les données sont nettement plus nombreuses (Tableau 59 à Tableau 63). L'analyse des différences entre les Canidés des ensembles 5 et 3 de la grotte de l'Escale montre que les deux groupes se distinguent par leur taille. La comparaison avec les *Canis* d'Untermaßfeld apporte des résultats complémentaires. Ces derniers sont significativement différents des *Canis* de l'ensemble 5 (couche H) de l'Escale. Néanmoins, ces différences sont strictement isométriques puisque si l'on supprime cette composante, les deux échantillons apparaissent quasi similaires. L'analyse des différences avec l'ensemble 3 apporte des résultats différents. Sur la base des données métriques des dents supérieures, *Canis mosbachensis* d'Untermaßfeld ne présente pas de différence (de taille ou de format) avec les *Canis* de l'ensemble 3 de l'Escale. En outre, les descriptions morphologiques des dents supérieures des *Canis* d'Untermaßfeld (Sotnikova 2001) correspondent en tout point aux caractères mis en évidence sur les *Canis* de l'Escale. Les UP2 et UP3 portent un denticule postérieur, la UP4 présente un sillon mésial très prononcé. Sotnikova

(2001) mentionne toutefois une différence entre les deux populations au niveau du rapport L UP4 / L UM1+UM2. Les tests que nous avons effectués sur ce rapport ne laissent cependant ressortir aucune différence significative entre Untermaßfeld et l'Escale.

Les mensurations des carnassières supérieures semblent également très proches pour les *Canis* des deux gisements (Figure 119).

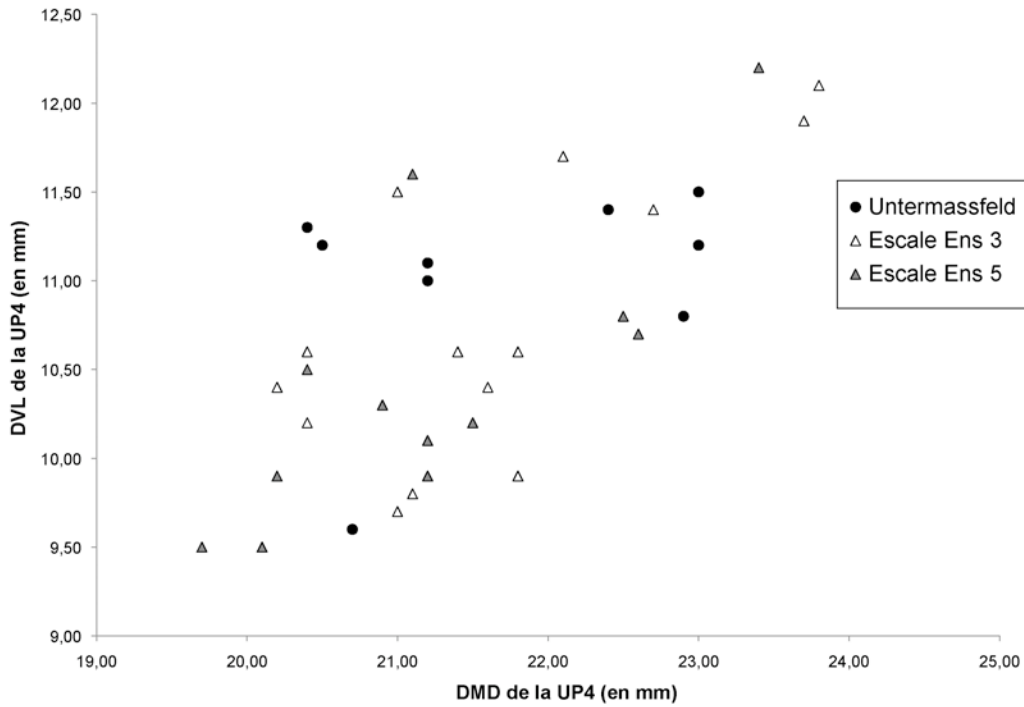


Figure 119 : dispersion des diamètres mésio-distaux et vestibulo-linguales des carnassières de *Canis mosbachensis* d'Untermaßfeld et des *Canis* de l'Escale.

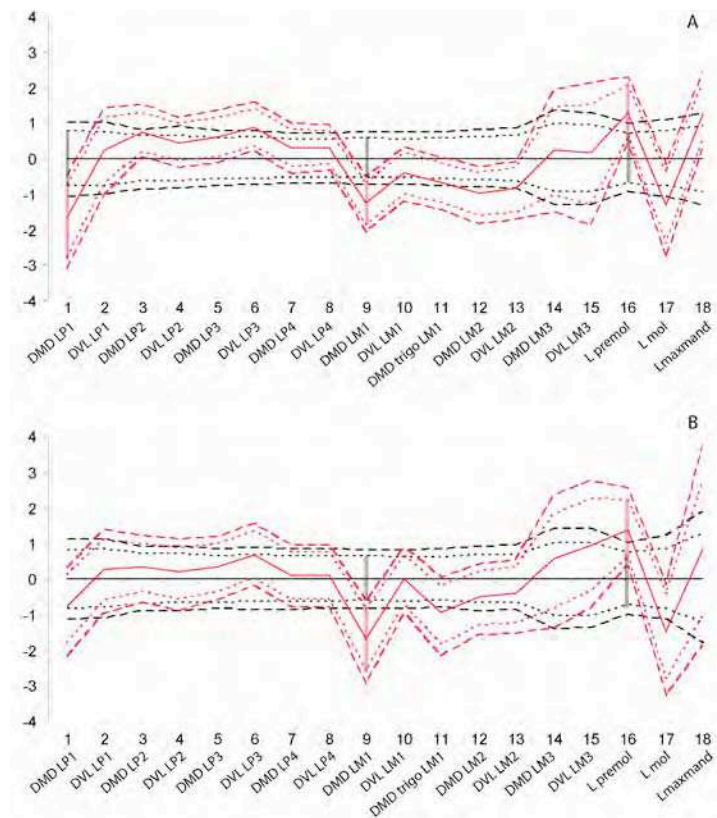


Figure 120 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* et suppression des différences moyennes de taille isométrique, de la morphométrie des mandibules et dents inférieures des *Canis* de l'Escale par rapport aux *Canis mosbachensis* d'Untermaßfeld. Le diagramme A figure les différences entre les *Canis* de l'ensemble 5 (en rouge) et Untermaßfeld (en noir). Et le diagramme B entre les *Canis* de l'ensemble 3 (en rouge) et Untermaßfeld (en noir).

Concernant les dents inférieures (Tableau 64 à Tableau 72), les comparaisons apportent des résultats différents. Les *Canis* des ensembles 5 et 3 présentent entre eux, comme pour les dents supérieures, des différences isométriques ; mais, par rapport à Untermaßfeld, ces différences sont en partie liées à la forme de la rangée dentaire. En effet, les *Canis* des ensembles 3 et 5, possèdent par rapport au *Canis mosbachensis* d'Untermaßfeld, une carnassière inférieure relativement moins développée dans l'axe mésio-distal et une rangée prémolaires plus longue.

L'ensemble de ces données met en avant les affinités qui existent entre les *Canis* de l'Escale et ceux du gisement d'Untermaßfeld. La stature, tout comme la forme globale du crâne et de la rangée dentaire supérieure sont très semblables. Toutefois, certains caractères font de la population de l'Escale une forme quelque peu différente de celle d'Untermaßfeld. Outre la longueur plus réduite de leurs carnassières inférieures, les *Canis* de la grotte de l'Escale possèdent un segment prémolaire plus développé que chez les Canidés du gisement allemand. Par ailleurs, la morphologie « évoluée » de leurs carnassières inférieures (trigonide formant un angle plus obtus que sur les formes du Pléistocène inférieur) constitue un caractère qui les rapproche des loups actuels.

2. Éléments du squelette post-crânien

Concernant les membres, des comparaisons métriques sont également possibles avec Untermaßfeld. Au niveau du membre antérieur (Tableau 73 à Tableau 76), rappelons que nous

avons mis en évidence sur la population de *Canis* de la grotte, le fait que le radius soit plus long que l'humérus. Ce caractère n'est selon nous pas à mettre en relation avec le degré d'évolution de l'animal, comme stipulé par Sotnikova (2001), mais plus certainement, comme précisé précédemment, avec des capacités locomotrices, dépendantes de variations environnementales locales. Ce caractère, quoi qu'il en soit, différencie les Canidés des deux gisements. Les données biométriques sur le membre antérieur et notamment sur les humérus d'Untermaßfeld, démontrent un développement en longueur de cet os plus important, comparativement aux humérus de l'Escaie. En outre, l'humérus apparaît plus gracile (rapport longueur / diamètre transversal distal plus important) que celui des *Canis* de l'Escaie.

Pour les autres os longs des membres (radius et membre postérieur), ainsi que l'ensemble des autres éléments mesurés (Tableau 77 à Tableau 82) les différences entre les trois populations (Escaie ens. 3 ; Escaie ens. 5 et Untermaßfeld) apparaissent plus discrètes. L'analyse des différences menée sur les membres (9 variables de longueur et diamètres transverses sur l'humérus, radius, fémur, tibia et calcaneus) révèle **qu'il n'existe pas de différence statistique (de format et de taille) entre les populations d'Untermaßfeld et de l'Escaie**. Les différences notées sur le membre antérieur sont donc uniquement liées au développement relatif de l'humérus.

Au terme de ces comparaisons, il apparaît donc que les *Canis* de la grotte de l'Escaie diffèrent peu des *Canis mosbachensis* d'Untermaßfeld. Les deux principaux caractères divergents entre les Canidés de ces deux gisements (*i.e.* capacités sécantes et proportions du membre antérieur), peuvent être liés à des contraintes environnementales et/ou des variations chronologiques. A ce propos dans le gisement d'Untermaßfeld, l'association de nombreux Cervidés de moyenne et petite taille (*Cervus nestii vallonnetensis*, *Alces carnutorum* et *Capreolus cusanoïdes*) ainsi que d'*Hippopotamus amphibius antiquus* et du Rhinocéros étrusque (*Stephanorhinus etruscus*) témoignent d'un environnement plus tempéré que celui décrit par les faunes des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escaie. Il est donc légitime de penser que les Canidés des deux gisements ayant vécu dans des milieux différents présentent quelles différences morphologiques comparables à la variabilité observée pour les espèces actuelles.

Nous proposons par conséquent de rapprocher les *Canis* des ensembles 3 et 5 de la grotte, de l'espèce *Canis mosbachensis*. De fait nous confirmons les affinités mises en évidence par Sotnikova (2001) entre les petits Canidés de l'Escaie et d'Untermaßfeld.

B. *Canis mosbachensis* en Europe

1. La question du statut de *mosbachensis*

Comme nous l'avons mentionné précédemment le statut taxonomique et la position phylétique de *mosbachensis* sont loin d'être clairs. Ce constat est appuyé par les déterminations divergentes proposées sur la base du même matériel. Les exemples de l'Escaie ou de Petralona sont assez démonstratifs.

Les Canidés de la grotte de l'Escaie ont d'abord été attribués à *Canis etruscus* (Bonifay 1971). Rook et Torre (1996a) ont par la suite proposé de les rapprocher de la petite forme méditerranéenne, *Canis* aff. *arnensis*. Enfin, Sotnikova (2001) propose après étude du matériel d'Untermaßfeld, de rapprocher les deux populations et de les attribuer à *Canis mosbachensis*.

Concernant Pétralona, le constat est le même. Après avoir été déterminé en *Canis lupus mosbachensis* (Kurtén & Poulianos 1977), les Canidés de la grotte ont très récemment été ré-attribués à *Canis arnensis* (Baryshnikov & Tsoukala 2010).

Force est de constater que si de tels changements dans les déterminations sont possibles, c'est qu'à l'image des espèces plus anciennes, telles que *C. arnensis* ou *C. etruscus*, les diagnoses mettent rarement en évidence des caractères morphologiques fiables évitant toute confusion. Le ré-attribution des *Canis* de Pétralona à l'espèce *arnensis* (Baryshnikov & Tsoukala 2010) illustre ce propos. Dans ce cas, c'est principalement sur le critère de la taille qu'a été proposée cette nouvelle diagnose. Pourtant, plusieurs critères morphologiques mis en évidence par l'analyse des *Canis* de l'Escale, mais également déjà largement utilisés dans la bibliographie (Torre 1967, Bonifay 1971, Rook 1993), permettent de séparer rapidement les deux groupes (*etruscus-arnensis* versus *mosbachensis*). Ainsi, le fait que sur les *Canis* de Pétralona, le paraconide de la carnassière inférieure dépasse largement la LP4 (Figure 2 in Baryshnikov & Tsoukala 2010) est un argument qui indique une distinction nette avec le groupe *etruscus-arnensis*.

Le critère de taille ne doit pas prédominer pour la diagnose car il conduit comme nous l'avons montré précédemment à la description de nouvelles espèces alors que ce paramètre est le plus souvent soumis à des contraintes environnementales différentes (cf. Partie 3).

Sur la base de l'analyse du matériel de l'Escale ainsi que sur les descriptions du matériel d'Untermaßfeld (Sotnikova 2001), il est selon nous possible de confirmer les particularités spécifiques de cette petite forme du début du Pléistocène moyen. Il reste cependant difficile de déterminer le degré de filiation entre *mosbachensis* et les espèces du Pléistocène inférieur et les espèces actuelles. Il apparaît donc nécessaire, au regard du matériel de l'Escale et d'Untermaßfeld, de ré-évaluer les Canidés rapprochés de *C. mosbachensis* et/ou de *C. aff. arnensis*.

Les données dont nous disposons pour le gisement de l'Escale, autorisent une discussion sur l'hypothèse de l'existence au début du Pléistocène moyen de deux formes de petits *Canis*. En effet, l'absence de différences significatives entre les *Canis* de l'Escale et *Canis mosbachensis* d'Untermaßfeld, d'une part et entre les *Canis* de l'Escale et *Canis aff. arnensis* (Rook & Torre 1996a) d'autre part, démontre par rapprochement successif, que l'ensemble de ces petits Canidés, appartiennent à une seule et même espèce. Il est donc selon nous plus cohérent de considérer, comme le mentionnaient Garcia et Arsuaga (1999), que tous ces *Canis* soient à rapporter à l'espèce *C. mosbachensis*.

2. Premières informations phylétiques

Le crâne des *Canis* de l'Escale, plus petit mais plus robuste que celui de *Canis arnensis* et *Canis etruscus*, ainsi que la morphologie générale de sa dentition semblent le rapprocher de manière plus évidente des **loups actuels**. Par rapport aux formes plus anciennes, les conclusions phylétiques sont plus difficiles à tirer. *Canis mosbachensis*, par ses particularités anatomiques, pourrait être considérée comme une espèce ayant évolué à partir des formes du Pléistocène inférieur, devenant l'ancêtre de la lignée des *lupus*. Il reste néanmoins difficile d'appuyer cette hypothèse par des arguments morphologiques. Notons cependant que, comparés à des loups actuels (*Canis lupus*) et

à la population de Ceyssaguet (*Canis arnensis*), les *Canis* de l'Escale apparaissent nettement plus proches du premier groupe.

IV. Conclusions

Le début du Pléistocène moyen est une période importante pour l'étude des espèces animales puisqu'elle correspond à la fin des faunes villafranchiennes et à l'apparition des faunes « récentes ». (e.g. Bonifay & Bonifay 1963, Bonifay & Brugal 1996, Caloi & Palombo 1997, Palombo & Valli 2003-2004, Palombo & Sardella 2007, Kahlke 2009). Cette période qualifiée « Epi-villafranchienne » (Bourdier 1961) revêt donc un intérêt majeur pour la compréhension des dynamiques évolutives et de peuplements animaux. Toutefois, l'étude de l'évolution d'un taxon au cours de cette période est rendue complexe du fait des phénomènes de migrations, disparitions et premières occurrences. D'importants changements dans les associations fauniques concourent à des modifications dans le degré de compétition mais également dans le régime alimentaire. Ainsi les différences observées au sein d'une lignée peuvent être le résultat d'une adaptation à ces nouvelles contraintes, de croisements génétiques ou encore d'un remplacement des populations par d'autres plus adaptées à ce nouvel environnement.

Les différences entre *Canis mosbachensis* et les espèces du Pléistocène inférieur traduisent pleinement l'impact de cette période sur l'évolution des espèces animales. Il est évident que malgré ses capacités ubiquistes, le genre *Canis* a lui aussi évolué de façon importante, à la fin du Pléistocène inférieur et au début du Pléistocène moyen. *Canis mosbachensis* dispersé dans toute l'Europe occidentale, présente des caractères le rapprochant incontestablement des loups actuels. Il est par conséquent probable que cette espèce a contribué d'une manière ou d'une autre, à l'apparition des premiers *Canis lupus (sensu lato)*, en Europe occidentale.

| Codes mesures | Mesures | Numéro | | | moyenne | écart type |
|---------------|----------------------|-------------|-------------|-------------|---------|------------|
| | | CD66 H 7225 | CD66 H 7199 | CD66 H 7256 | | |
| 1 | L totale | 178,7 | | | 178,70 | |
| 2 | L condylo-basale | 169,2 | | | 169,20 | |
| 3 | L basale | 160,5 | | | 160,50 | |
| 4 | DT max du palais | 54,1 | 51,9 | 52,7 | 52,90 | 1,1136 |
| 21 | DT mini du palais | 27,5 | 24,0 | 28,2 | 26,57 | 2,2502 |
| 5 | DT palais aux alv C | | 29,6 | | 29,60 | |
| 6 | DT aux UM2 | 48,5 | | 48,0 | 48,25 | 0,3536 |
| 7 | L sup neurocrâne | 80,8 | | | 80,80 | |
| 8 | L viscerocrâne | 96,0 | | | 96,00 | |
| 9 | L faciale | 88,3 | | | 88,30 | |
| 10 | DT mini frontal | 38,6 | | | 38,60 | |
| 11 | H triangle occipital | 46,0 | | | 46,00 | |
| 12 | L med palais | 89,8 | 95,4 | | 92,60 | 3,9598 |
| 13 | L sta-palat | 31,4 | 33,3 | | 32,35 | 1,3435 |
| 14 | DT otion-otion | 60,0 | | | 60,00 | |
| 15 | DT max cond occ | 34,3 | | | 34,30 | |
| 16 | DT max proc para | 46,0 | | | 46,00 | |
| 18 | H trou occ | 11,2 | | | 11,20 | |
| 19 | DT max neurocrâne | 57,9 | | | 57,90 | |

Tableau 58 : Mesures des crânes de *Canis* de l'ensemble 5 de l'Escale. Les mesures sont en mm.

| Numéro | Partie | latéralisation | UI2 | | UI3 | | UC | | UP1 | | L min - max pal | UP2 | | UP3 | |
|-------------------|--------|----------------|------|------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|-----------------|--------|--------|--------|--------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | DMD | DVL | DMD | DVL |
| C9742 | Hmax | G | | | | | | | | | | 11,7 | | | |
| C9742 | Hmax | D | | | | | | | | | | 11,7 | 4,9 | 13,7 | 5,4 |
| D8 | Hmax | G | | | 6,7 | 8,3 | 11,9 | 7,2 | | | 53,9 | 13,8 | 5,4 | 15,2 | 6,3 |
| D8 | Hmax | D | | | | | | | | | | | | 15,4 | 6,1 |
| Ds9795 | Hmax | G | | | | | | | | | | | | 13,9 | 4,9 |
| Ds9795 | Hmax | D | | | 5,7 | 7,0 | 9,9 | 6,3 | | | | 12,3 | 4,6 | 14,0 | 5,0 |
| C-D9 | Hmax | G | | | | | | | | | | 11,3 | 4,7 | 13,6 | 5,1 |
| C-D602 | Hmax | G | | | | | | | | | | 12,1 | 4,7 | 13,6 | 5,2 |
| C-D9 | Hmax | D | | | | | | | | | | | | 13,5 | 5,0 |
| C-D602 | Hmax | D | 6,0 | 6,6 | | | 10,2 | 6,6 | 6,6 | 4,9 | | | | | |
| C-D9 | Hmax | D | | | | | 10,0 | 6,3 | 6,6 | 4,1 | | 11,5 | 4,8 | | |
| C-D9 | Hmax | G | | | 5,3 | 6,7 | 10,1 | 6,5 | 6,2 | 4,6 | | | | | |
| C5475 | UC | D | | | | | 10,1 | 6,4 | | | | | | | |
| C3600 | UC | D | | | | | 9,6 | 6,0 | | | | | | | |
| C-D781 | UI3 | D | | | 5,1 | 6,4 | | | | | | | | | |
| C-D902 | UP1 | G | | | | | | | 6,6 | 4,7 | | | | | |
| C-D1266 | UP1 | G | | | | | | | 7,1 | 4,4 | | | | | |
| C-D788 | UP1 | G | | | | | | | 5,7 | 3,6 | | | | | |
| C-D428 | UI3 | G | | | 5,9 | 7,4 | | | | | | | | | |
| C-D779 | UI3 | G | | | 5,6 | 7,1 | | | | | | | | | |
| moyenne | | | 6,00 | 6,60 | 5,72 | 7,15 | 10,26 | 6,47 | 6,47 | 4,38 | 53,90 | 12,06 | 4,85 | 14,11 | 5,38 |
| écart type | | | | | 0,5601 | 0,6595 | 0,7502 | 0,3729 | 0,4719 | 0,4708 | | 0,8404 | 0,2881 | 0,7530 | 0,5339 |

Tableau 59 : Mesures en mm des incisives, canines et premières prémolaires et molaires supérieures des *Canis* de l'ensemble 3 de l'Escale.

| Numéro | Partie | latéralisation | UP4 | | | | UM1 | | | | | | UM2 | | L rangée M |
|-------------------|--------|----------------|-----------|----------|---------|---------|-----------|---------|----------|----------|----------|----------|--------|--------|------------|
| | | | DMD vesti | DMD diag | DVL max | DVL min | DMD vesti | DVL mes | DVL dist | DMD para | DVL para | DVL méta | DMD | DVL | |
| C9742 | Hmax | G | | | | | 14,1 | 19,6 | 18,2 | 7,4 | 9,1 | 7,4 | 8,3 | 12,2 | |
| C9742 | Hmax | D | 21,8 | 22,5 | 9,9 | 8,0 | 13,9 | 19,6 | 18,0 | 7,5 | 8,6 | 7,2 | | | |
| D8 | Hmax | G | 23,7 | 24,1 | 11,9 | 9,4 | 15,6 | 20,4 | 18,8 | 8,3 | 9,4 | 7,8 | 7,3 | 12,1 | 23,8 |
| D8 | Hmax | D | 23,8 | 24,2 | 12,1 | 9,0 | 15,2 | 20,1 | 18,7 | 8,1 | 9,3 | 7,7 | 7,5 | 12,4 | 23,3 |
| Ds9795 | Hmax | G | 21,6 | 21,9 | 10,4 | 7,3 | 14,1 | 17,4 | 15,9 | 7,6 | 8,8 | 7,8 | 7,3 | 11,3 | 21,5 |
| Ds9795 | Hmax | D | 21,4 | 21,8 | 10,6 | 7,6 | 14,2 | 17,3 | 16,0 | 7,4 | 8,7 | 7,9 | | | |
| C2079 | Hmax | D | 21,8 | 21,8 | 10,6 | 7,7 | 14,7 | 19,3 | 16,5 | 7,6 | 9,1 | 6,9 | 7,7 | 12,8 | 22,2 |
| C-D7 | Hmax | G | 20,4 | 21,7 | 10,2 | 7,7 | 13,6 | 18,5 | 16,5 | 7,3 | 8,5 | 6,5 | 7,4 | 12,1 | 21,0 |
| C-D7 | Hmax | D | 20,2 | 21,1 | 10,4 | 7,7 | 13,7 | 18,4 | 16,4 | 7,0 | 8,3 | 6,8 | 7,3 | 12,0 | 20,9 |
| C-D9 | Hmax | G | 21,0 | 21,6 | 9,7 | 8,1 | 13,2 | 18,4 | 16,1 | 7,3 | 8,4 | 6,8 | | | |
| C-D602 | Hmax | G | 22,1 | 22,0 | 11,7 | 7,8 | | | | | | | | | |
| C-D9 | Hmax | D | 21,1 | 21,8 | 9,8 | 7,9 | 13,2 | 18,0 | 15,9 | 7,1 | 8,5 | 6,8 | 7,0 | 11,3 | |
| C-D7205 | Hmax | G | 21,0 | 21,1 | 11,5 | 8,0 | 14,0 | 17,7 | 16,2 | 7,3 | 8,2 | 6,8 | 7,8 | 11,6 | |
| C-D632 | Hmax | D | | | | | 13,3 | 18,1 | 16,4 | 7,0 | 8,1 | 6,5 | | | |
| C-D606 | Hmax | D | 22,7 | 22,7 | 11,4 | 8,1 | 13,7 | 17,3 | 15,9 | 7,2 | 8,8 | 7,2 | 8,2 | 12,0 | 22,3 |
| C-D605 | Hmax | D | 20,4 | 20,6 | 10,6 | 7,6 | 14,1 | 17,0 | 16,1 | 7,4 | 9,0 | 6,8 | 8,0 | 11,5 | 21,8 |
| C-D605 | Hmax | G | | | | | 14,2 | 17,2 | 16,1 | 7,6 | 8,6 | 7,0 | 7,9 | 11,5 | 21,9 |
| moyenne | | | 21,64 | 22,06 | 10,77 | 7,99 | 14,05 | 18,39 | 16,73 | 7,44 | 8,71 | 7,12 | 7,64 | 11,90 | 22,08 |
| écart type | | | 1,1305 | 1,0337 | 0,8023 | 0,5622 | 0,6673 | 1,1000 | 1,0435 | 0,3540 | 0,3862 | 0,4694 | 0,4055 | 0,4651 | 0,9692 |

Tableau 60 : Mesures en mm des carnassières et molaires supérieures des *Canis* de l'ensemble 3 de l'Escale

| Numéro | Partie | lateralisation | UI3 | | UC | | UP1 | | L min pal - max pal | UP2 | | UP3 | |
|-------------------|--------|----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|------------------------|--------|--------|--------|--------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | DMD | DVL | DMD | DVL |
| H 7225 | Hmax | G | | | | | | | 44,3 | | | | |
| H 7225 | Hmax | D | | | | | | | 45,5 | | | 12,3 | 5,3 |
| H 7199 | Hmax | G | 5,4 | 6,6 | 10,6 | 6,3 | | | 44,2 | 11,7 | 4,5 | 12,7 | 4,9 |
| H 7199 | Hmax | D | 5,2 | 6,7 | 9,7 | 6,1 | 6,1 | 3,6 | 44,5 | 11,3 | 4,6 | 12,5 | 5,0 |
| H 7256 | Hmax | G | | | | | | | 49,6 | | | | |
| H 7256 | Hmax | D | | | | | | | 49,3 | | | | |
| H | Hmax | D | 6,0 | 6,4 | 8,8 | 5,6 | | | | | | | |
| H 7753 | Hmax | G | | | 9,6 | 5,7 | | | | 10,7 | 4,0 | | |
| Hbase 9844 | UC | D | | | 10,5 | 6,5 | | | | | | | |
| H 2341 | Hmax | D | | | 9,6 | 6,0 | | | | | | | |
| H 2485 | Hmax | G | | | | | | | | | | 15,0 | 6,3 |
| H 945 | Hmax | G | | | | | | | | 11,3 | 4,5 | | |
| H 10387 | UC | D | | | 9,9 | 5,7 | | | | | | | |
| H2 16056 | UC | D | | | 9,9 | 6,2 | | | | | | | |
| Hbase 10083 | UC | D | | | 9,5 | 5,5 | | | | | | | |
| Hbase 15312 | UC | D | | | 10,9 | 6,6 | | | | | | | |
| Hsup 10892 | UC | D | | | 9,6 | 6,0 | | | | | | | |
| H2 16057 | UC | D | | | 10,3 | 6,1 | | | | | | | |
| H 3205 | UC | D | | | 11,0 | 6,9 | | | | | | | |
| H 7255 | UC | D | | | 8,8 | 5,4 | | | | | | | |
| H 2110 | UC | D | | | 10,4 | 6,4 | | | | | | | |
| H 7254 | UI3 | D | 4,9 | 6,6 | | | | | | | | | |
| H 2485 | UI3 | D | 5,5 | 7,1 | | | | | | | | | |
| Hcail.R 7497 | UI3 | D | 4,8 | 6,4 | | | | | | | | | |
| H2 16061 | UI3 | D | 5,9 | 7,2 | | | | | | | | | |
| H 3209 | UI3 | D | 6,5 | 7,9 | | | | | | | | | |
| H2 16081 | UP1 | D | | | | | 7,0 | 4,3 | | | | | |
| H 939 | UC | G | | | 9,8 | 6,1 | | | | | | | |
| H2 16055 | UC | G | | | 10,4 | 6,2 | | | | | | | |
| H 7246 | UC | G | | | 8,9 | 5,4 | | | | | | | |
| H 7245 | UC | G | | | 9,4 | 5,5 | | | | | | | |
| Hinf 7607 | UC | G | | | 10,3 | 6,4 | | | | | | | |
| H 9618 | UC | G | | | 9,7 | 5,8 | | | | | | | |
| H 937 | UC | G | | | 10,7 | 6,9 | | | | | | | |
| H 3204 | UC | G | | | 12,0 | 7,2 | | | | | | | |
| H | UC | G | | | 10,9 | 6,5 | | | | | | | |
| H2 16127 | UP1 | G | | | | | 6,2 | 4,3 | | | | | |
| H2 16074 | UP1 | G | | | | | 6,6 | 4,4 | | | | | |
| H2 16062 | UI3 | G | 5,8 | 7,0 | | | | | | | | | |
| Hbase 15459 | UI3 | G | 6,4 | 8,0 | | | | | | | | | |
| H 10897 | UI3 | G | 5,2 | 6,6 | | | | | | | | | |
| Hbase 7434 | UI3 | G | 5,3 | 7,0 | | | | | | | | | |
| H 7250 | UI3 | G | 4,9 | 6,5 | | | | | | | | | |
| Hcr 7346 | UI3 | G | 5,7 | 7,1 | | | | | | | | | |
| moyenne | | | 5,54 | 6,94 | 10,05 | 6,13 | 6,48 | 4,15 | 46,23 | 11,25 | 4,40 | 13,13 | 5,38 |
| écart type | | | 0,5387 | 0,5078 | 0,7684 | 0,4963 | 0,4113 | 0,3697 | 2,5359 | 0,4123 | 0,2708 | 1,2606 | 0,6397 |

Tableau 61 : Mesures en mm des incisives, canines et premières prémolaires et molaires supérieures des *Canis* de l'ensemble 5 de l'Escale.

| Numéro | Partie | latéralisation | UP4 | | | | UM1 | | | | | |
|-------------------|--------|----------------|-----------|----------|---------|---------|-----------|---------|----------|----------|----------|----------|
| | | | DMD vesti | DMD diag | DVL max | DVL min | DMD vesti | DVL mes | DVL dist | DMD para | DVL para | DVL méta |
| H 7225 | Hmax | G | 20,4 | 20,7 | 10,5 | 7,6 | 12,9 | 16,6 | 15,2 | 7,2 | 8,1 | 6,4 |
| H 7225 | Hmax | D | 20,9 | 20,9 | 10,3 | 7,6 | 13,2 | 16,6 | 15,3 | 7,3 | 8,0 | 6,3 |
| H 1113 | Hmax | G | 21,5 | 22,1 | 10,2 | 7,8 | 13,8 | 18,4 | 17,0 | 7,5 | 8,5 | 6,5 |
| H 1113 | Hmax | D | | | | | 14,0 | 18,4 | 16,9 | 7,4 | 8,4 | 6,8 |
| H 7278 | Hmax | D | 21,1 | 21,1 | 11,6 | 8,3 | | | | | | |
| H 7199 | Hmax | G | 20,1 | 20,8 | 9,5 | 7,2 | 13,6 | 17,5 | 16,0 | 6,9 | 7,9 | 6,5 |
| H 7199 | Hmax | D | 20,2 | 21,0 | 9,9 | 7,3 | | | | | | |
| Hb 15135 | Hmax | G | 22,5 | 22,9 | 10,8 | 8,1 | 14,2 | 18,6 | 17,3 | 7,1 | 9,3 | 7,6 |
| Hb 15135 | Hmax | D | 22,6 | 22,8 | 10,7 | 7,9 | 14,3 | 18,7 | 17,5 | | | |
| H 2114 | Hmax | G | 23,4 | 23,5 | 12,2 | 8,5 | 14,4 | 20,0 | 18,2 | 7,9 | 9,6 | 7,3 |
| H 7256 | Hmax | G | 21,2 | 21,5 | 9,9 | 7,7 | | | | | | |
| H 7256 | Hmax | D | 21,2 | 21,3 | 10,1 | 7,4 | 13,2 | 16,2 | 15,3 | 6,6 | 7,8 | 6,5 |
| H 1049 | UP4 | D | 19,7 | 19,9 | 9,5 | 6,8 | | | | | | |
| H2 16058 | UM1 | D | | | | | 14,0 | 19,6 | 18,0 | 7,5 | 9,8 | 7,5 |
| Hb 15681 | UM1 | D | | | | | 13,6 | 17,4 | 15,8 | 7,2 | 8,4 | 6,7 |
| H 3207 | UM1 | D | | | | | 13,3 | 17,7 | 15,6 | 6,9 | 8,3 | 6,9 |
| H2 16059 | UM1 | G | | | | | 13,2 | 17,8 | 16,3 | 7,0 | 7,8 | 6,6 |
| H 1049 | UM1 | G | | | | | 12,2 | 17,6 | 16,0 | 6,8 | 8,3 | 6,5 |
| moyenne | | | 21,23 | 21,54 | 10,43 | 7,68 | 13,56 | 17,94 | 16,46 | 7,18 | 8,48 | 6,78 |
| écart type | | | 1,1187 | 1,0655 | 0,8083 | 0,4802 | 0,6109 | 1,1001 | 1,0218 | 0,3492 | 0,6698 | 0,4285 |

Tableau 62 : Mesures en mm des carnassières et premières molaires supérieures des *Canis* de l'ensemble 5 de l'Escale

| Numéro | Partie | latéralisation | UM2 | | L rangée P | L rangée M |
|-------------------|--------|----------------|--------|--------|------------|------------|
| | | | DMD | DVL | | |
| H 7225 | Hmax | G | 7,1 | 11,0 | 53,2 | 19,7 |
| H 1113 | Hmax | G | 8,0 | 11,9 | | 22,0 |
| H 1113 | Hmax | D | 7,6 | 11,9 | | 21,5 |
| H 7199 | Hmax | G | 7,8 | 11,7 | | 20,9 |
| H 7199 | Hmax | D | | | | |
| H 7256 | Hmax | G | 7,9 | 11,2 | | |
| H 7256 | Hmax | D | 7,8 | 11,1 | | |
| H 10349 | UM2 | D | 7,0 | 10,6 | | |
| moyenne | | | 7,60 | 11,34 | 53,20 | 21,03 |
| écart type | | | 0,3958 | 0,4995 | | 0,9912 |

Tableau 63 : Mesures en mm des secondes molaires et des rangées dentaires supérieures des *Canis* de l'ensemble 5 de l'Escale

| Numéro | Partie | latéralisation | L max mandibule | H br montante | DMD LI | H mand (LP3/4) | I mand (LP3/4) | LI1 | | LI2 | | LI3 | |
|-------------------|--------|----------------|-----------------|---------------|--------|----------------|----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | | | | | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL |
| CD66 C-D9 | Hmdbl | D | | | | 19,3 | 9,0 | | | | | | |
| CD66 C-D9 | Hmdbl | G | | | | 19,2 | 9,2 | | | | | | |
| CD66 E 2469 | Hmdbl | G | | | | 18,4 | 8,7 | | | | | 5,9 | 5,4 |
| CD66 C-D 595 | Hmdbl | G | | | | 20,1 | 8,5 | | | | | 5,6 | 5,6 |
| CD66 C-D 587 | Hmdbl | G | | 59,4 | | 19,7 | 9,8 | | | | | | |
| CD66 C-D 2 | Hmdbl | G | | | | 20,5 | 9,1 | 3,2 | 4,4 | | | 5,4 | 5,8 |
| CD66 C-D 590 | Hmdbl | D | 146,1 | 55,0 | | 19,6 | 9,2 | | | | | | |
| CD66 C-D 10 | Hmdbl | G | | | 13,5 | 20,3 | 8,9 | 3,5 | 4,4 | 4,5 | 5,8 | 6,3 | 6,1 |
| CD66 C-D 10 | Hmdbl | D | | | 14,0 | 19,8 | 8,9 | 3,2 | 4,4 | 4,7 | 5,9 | 6,2 | 6,4 |
| CD66 C-D 593 | Hmdbl | D | | | | 18,1 | 8,2 | | | 4,2 | 4,8 | 5,2 | 5,0 |
| CD66 E-Gb 9832 | Hmdbl | D | | | | 19,5 | 9,8 | | | 3,9 | 5,2 | 6,0 | 5,6 |
| CD66 C-D 1324 | Hmdbl | D | | | | 17,8 | 8,3 | | | | | | |
| CD66 C-D 598 | Hmdbl | D | | 49,2 | | 21,0 | 8,6 | | | | | | |
| CD66 C-D 592 | Hmdbl | G | 133,2 | 48,8 | | 19,3 | 8,7 | | | | | | |
| CD66 C-D 589 | Hmdbl | G | 130,9 | 50,7 | | 18,9 | 8,1 | | | | | | |
| CD66 C-D 591 | Hmdbl | G | | | | 20,9 | 9,4 | | | | | | |
| CD66 C-D 596 | Hmdbl | D | | | | 19,9 | 8,9 | | | | | | |
| CD66 C-D 594? | Hmdbl | D | | | | 18,5 | 8,2 | | | | | | |
| CD66 C 1855 | Hmdbl | G | | | | 19,0 | 9,0 | | | | | | |
| CD66 C 1852 | LI3 | D | | | | | | | | | | 5,5 | 5,6 |
| moyenne | | | 136,73 | 52,62 | 13,75 | 19,46 | 8,87 | 3,30 | 4,40 | 4,33 | 5,43 | 5,76 | 5,69 |
| écart type | | | 8,1929 | 4,5169 | 0,3536 | 0,8921 | 0,4945 | 0,1732 | 0,0000 | 0,3500 | 0,5188 | 0,3962 | 0,4257 |

Tableau 64 : Mesures en mm des héli-mandibules, incisives inférieures des *Canis* de l'ensemble 3 de l'Escale.

| Numéro | Partie | latéralisation | LC | | Diastème C-LP1 |
|-------------------|--------|----------------|--------|--------|----------------|
| | | | DMD | DVL | |
| CD66 C-D9 | Hmdbl | D | 10,7 | 7,1 | 3,1 |
| CD66 C-D9 | Hmdbl | G | 10,5 | 7,0 | 3,0 |
| CD66 E 2469 | Hmdbl | G | 9,6 | 6,5 | 2,3 |
| CD66 C-D 595 | Hmdbl | G | 9,6 | 6,6 | 2,7 |
| CD66 C 7339 | Hmdbl | G | 10,4 | 6,7 | |
| CD66 C-D 2 | Hmdbl | G | 10,4 | 6,8 | 5,9 |
| CD66 C-D 2 | Hmdbl | D | 10,8 | 7,1 | 4,0 |
| CD66 C-D 10 | Hmdbl | G | 11,1 | 6,7 | |
| CD66 C-D 10 | Hmdbl | D | 10,8 | | |
| CD66 C-D 593 | Hmdbl | D | 8,9 | 6,9 | 3,6 |
| CD66 E-Gb 9832 | Hmdbl | D | 10,1 | 6,4 | |
| CD66 C-D 1324 | Hmdbl | D | 9,9 | 6,1 | |
| CD66 C-D 598 | Hmdbl | D | 10,4 | 6,9 | |
| CD66 C-D 592 | Hmdbl | G | 9,9 | 6,5 | |
| CD66 C-D 594? | Hmdbl | D | 9,8 | 6,1 | |
| CD66 C-D 601 | Hmdbl | D | 10,7 | 6,9 | |
| CD66 E ??70 | Hmdbl | D | 10,6 | 6,6 | |
| CD66 C 1849 | LC | D | 11,1 | 6,8 | |
| CD66 C-D 602 | LC | G | 10,6 | 7,1 | |
| moyenne | | | 10,31 | 6,71 | 3,51 |
| écart type | | | 0,5724 | 0,3085 | 1,1908 |

Tableau 65 : Mesures en mm des canines inférieures et diastèmes des *Canis* de l'ensemble 3 de l'Escale.

| Numéro | Partie | latéralisation | LP1 | | LP2 | | LP3 | | LP4 | | larg max mand | H mand entre LM1-LM2 |
|--------------------------|--------|----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------------|----------------------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | |
| CD66 CD9 | Hmdble | D | 5,6 | 4,0 | 11,0 | 5,2 | 12,1 | 5,4 | 13,5 | 6,3 | 10,7 | 22,9 |
| CD66 CD9 | Hmdble | G | 5,6 | 4,1 | 11,0 | 5,2 | 12,4 | 5,3 | 13,3 | 6,3 | | 23,0 |
| CD66 E 2469 | Hmdble | G | | | 11,3 | 4,8 | 11,8 | 5,3 | 13,5 | 6,3 | | |
| CD66 C-D 595 | Hmdble | G | 5,0 | 4,0 | 9,9 | 4,6 | | | 13,0 | 6,1 | 10,9 | 20,3 |
| CD66 C-D 587 | Hmdble | G | 5,2 | 4,1 | 11,1 | 5,0 | 11,7 | 5,3 | 14,2 | 6,6 | 11,0 | 23,1 |
| CD66 C 7339 | Hmdble | G | | | 10,5 | 4,9 | | | | | 11,5 | |
| CD66 C-D 2 | Hmdble | G | | | 9,7 | 4,8 | 12,1 | 5,2 | 14,0 | 6,4 | | 22,3 |
| CD66 C-D 2 | Hmdble | D | 4,9 | 4,2 | 10,2 | 4,8 | 11,9 | 5,1 | 13,9 | 6,3 | | |
| CD66 C-D 590 | Hmdble | D | | | | | 12,3 | 5,4 | | | 10,7 | 21,8 |
| CD66 C-D 10 | Hmdble | G | 5,4 | 4,0 | 11,1 | 4,8 | 12,4 | 5,3 | | | 11,6 | 23,3 |
| CD66 C-D 10 | Hmdble | D | 4,9 | 4,2 | 10,6 | 4,7 | 12,2 | 5,2 | 13,7 | 6,5 | 11,7 | 23,3 |
| CD66 C-D 593 | Hmdble | D | 4,8 | 3,5 | 9,8 | 4,6 | 11,6 | 4,9 | 13,4 | 6,2 | 9,6 | 19,1 |
| CD66 E-Gbase 9832 | Hmdble | D | 5,3 | 3,7 | | | 12,0 | 5,0 | 13,8 | 6,1 | | |
| CD66 C-D 1324 | Hmdble | D | | | 9,7 | 4,3 | 10,1 | 4,6 | 12,0 | 5,8 | | 22,0 |
| CD66 C-D 598 | Hmdble | D | | | 10,0 | 4,7 | 11,5 | 4,9 | 13,0 | 6,0 | 10,7 | 19,9 |
| CD66 C-D 592 | Hmdble | G | 5,7 | 4,0 | | | | | 13,6 | 6,3 | 10,9 | 20,5 |
| CD66 C-D 589 | Hmdble | G | | | | | 10,5 | 4,3 | 11,7 | 5,3 | 9,7 | 20,5 |
| CD66 C-D 591 | Hmdble | G | | | 10,3 | 4,4 | 11,4 | 4,9 | 12,9 | 5,6 | 10,5 | 22,5 |
| CD66 C-D 596 | Hmdble | D | 5,4 | 3,8 | 10,4 | 4,5 | 11,4 | 4,8 | 12,8 | 5,6 | | 21,7 |
| CD66 C-D 597 | Hmdble | D | | | | | | | | | 11,0 | 21,8 |
| CD66 C-D 594? | Hmdble | D | 4,9 | 3,5 | 9,6 | 4,3 | 10,8 | 4,4 | 11,9 | 5,3 | 9,8 | 20,8 |
| CD66 C 1855 | Hmdble | G | 5,0 | 4,0 | 10,6 | 5,1 | 11,6 | 4,9 | 13,0 | 6,1 | | |
| CD66 CD 600 | Hmdble | G | | | | | | | | | | 18,9 |
| CD66 C 1844 | Hmdble | D | | | | | | | 13,1 | 5,9 | 10,8 | |
| CD66 E ??70 | Hmdble | D | 4,5 | 3,7 | 11,4 | 4,8 | 11,7 | 5,2 | | | | |
| CD66 C 1845 | Hmdble | G | | | | | | | | | | 23,4 |
| CD66 C-D 603 | Hmdble | D | | | | | 11,8 | 5,5 | 13,2 | 6,5 | | |
| CD66 C 1846 | Hmdble | D | | | 10,5 | 4,9 | 11,7 | 5,0 | | | | |
| CD66 C-D 607 | Hmdble | D | | | 11,4 | 4,9 | | | | | | |
| moyenne | | | 5,16 | 3,91 | 10,51 | 4,77 | 11,67 | 5,04 | 13,18 | 6,08 | 10,74 | 21,64 |
| écart type | | | 0,3546 | 0,2349 | 0,5995 | 0,2621 | 0,5953 | 0,3249 | 0,6835 | 0,3823 | 0,6412 | 1,4458 |

Tableau 66 : Mesures en mm des héli-mandibules et prémolaires inférieures des *Canis* de l'ensemble 3 de l'Escale.

| Numéro | latéralisation | LM1 | | | | LM2 | | LM3 | | L rangée prémolaires | L rangée molaires | DMD P + trigo | DMD talo + LM2 + LM3 |
|-----------------------|----------------|--------|--------------|--------|-------------|--------|--------|--------|--------|-------------------------|----------------------|------------------|-------------------------|
| | | DMD | DMD trigo | DVL | DVL talo | DMD | DVL | DMD | DVL | | | | |
| CD66 CD9 | D | 23,0 | 15,7 | 8,8 | 7,8 | 10,2 | 7,5 | | | 44,1 | | 58,4 | |
| CD66 CD9 | G | 22,9 | | | 7,7 | 10,1 | 7,6 | 4,6 | 4,4 | 44,1 | 37,7 | 20,1 | |
| CD66 E 2469 | G | 22,8 | 15,5 | 8,5 | 7,7 | 10,3 | 6,8 | 4,4 | 3,8 | | 37,0 | 20,7 | |
| CD66 C-D 595 | G | 22,3 | 15,3 | 8,8 | 8,0 | 9,5 | 7,3 | 4,3 | 4,0 | 43,1 | 36,1 | 57,2 | |
| CD66 C-D 587 | G | 22,9 | 16,2 | 9,3 | 8,4 | 9,3 | 6,9 | | | 42,0 | | 56,2 | |
| CD66 C 7339 | G | 22,5 | 15,7 | 9,3 | 8,2 | | | | | | | | |
| CD66 C-D 2 | G | 22,3 | 15,6 | 9,0 | 8,7 | 10,6 | 7,6 | 5,5 | 4,8 | 43,6 | 38,0 | | |
| CD66 C-D 2 | D | 22,3 | 15,4 | 9,0 | 8,6 | 10,7 | 7,5 | | | 44,1 | | 60,6 | |
| CD66 C-D 590 | D | 23,0 | 16,2 | 9,0 | 8,4 | 10,4 | 7,5 | | | | | | |
| CD66 C-D 10 | G | 23,0 | 16,1 | 9,4 | 8,8 | 9,6 | 7,4 | 4,8 | 4,8 | 44,4 | 37,3 | 58,1 | |
| CD66 C-D 10 | D | 23,3 | 16,3 | 9,4 | 8,7 | 9,9 | 7,4 | 4,9 | 4,8 | 44,3 | 37,6 | 57,9 | |
| CD66 C-D 593 | D | 21,4 | 15,1 | 8,5 | 7,6 | 9,6 | 6,7 | | | 44,3 | | | |
| CD66 E-Gb 9832 | D | 22,8 | 16,0 | 8,7 | 8,1 | 10,5 | 7,0 | | | 44,7 | | 58,5 | |
| CD66 C-D 1324 | D | 21,4 | 14,3 | 8,7 | 8,4 | 9,6 | 7,3 | 4,5 | 4,7 | | 35,5 | 20,5 | |
| CD66 C-D 598 | D | 21,7 | 15,0 | 9,0 | 7,8 | 9,3 | 7,1 | 4,4 | 4,2 | | 36,0 | 19,7 | |
| CD66 C-D 592 | G | 21,7 | 15,1 | 8,7 | 8,4 | 9,4 | 6,8 | | | 42,9 | | 56,5 | |
| CD66 C-D 589 | G | 20,7 | 14,5 | 8,2 | 7,6 | 10,1 | 7,1 | | | | | | |
| CD66 C-D 591 | G | 21,7 | 15,0 | 8,4 | 7,9 | 9,6 | 6,9 | 4,4 | 4,3 | | 36,5 | 21,0 | |
| CD66 C-D 596 | D | | | 8,5 | 8,0 | 10,3 | 6,9 | | | 45,0 | | 59,5 | |
| CD66 C-D 597 | D | 21,8 | 15,2 | 9,0 | 8,6 | 9,7 | 7,0 | | | | | | |
| CD66 C-D 594? | D | 20,7 | 14,3 | 8,2 | 7,5 | 9,9 | 7,1 | 5,1 | 5,1 | 40,9 | 36,2 | 53,6 | |
| CD66 C 1855 | G | | | | | | | | | 42,7 | | | |
| CD66 CD 600 | G | 21,3 | 15,3 | 8,6 | 7,5 | 9,6 | 7,1 | | | | | | |
| CD66 C 1844 | D | 22,9 | 15,2 | 9,0 | 8,2 | | | | | | | | |
| CD66 E ??70 | D | | | | | 10,5 | 7,0 | | | 43,1 | | | |
| CD66 C 1845 | G | 22,5 | 15,5 | 9,0 | 8,2 | 10,6 | 7,6 | | | | | | |
| CD66 C-D 603 | D | 23,0 | 16,4 | 9,3 | 8,8 | 10,8 | 7,3 | | | | | | |
| moyenne | | 22,25 | 15,43 | 8,85 | 8,14 | 10,00 | 7,18 | 4,69 | 4,49 | 43,55 | 36,79 | 57,65 | |
| écart type | | 0,7695 | 0,6026 | 0,3563 | 0,4243 | 0,4777 | 0,2839 | 0,3843 | 0,4149 | 1,1070 | 0,8465 | 1,9352 | |

Tableau 67 : Mesures en mm des héli-mandibules, des troisièmes et quatrièmes prémolaires et des molaires inférieures des *Canis* de l'ensemble 3 de l'Escale.

| Numéro | Partie | latéralisation | L max mandibule | H branche montante | DMD LI | H mand (LP3- LP4) | I mand (LP3- LP4) | LI1 | | LI2 | | LI3 | |
|----------------------|--------|----------------|--------------------|-----------------------|--------|-----------------------|----------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | | | | | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL |
| CD 66 H1 15246 | Hmdbl | D | 135,8 | 51,6 | | 17,5 | 8,2 | | | | | 5,9 | 5,7 |
| CD 66 H 9421 | Hmdbl | D | | | | 19,3 | 9,5 | | | | | | |
| CD 66 H 2104 | Hmdbl | G | | 52,7 | | 18,3 | 7,9 | | | | | | |
| CD 66 H 7218 | Hmdbl | D | | | | 17,0 | 7,0 | | | | | | |
| CD66 H 15288 | Hmdbl | G | | | | 19,6 | 8,9 | | 4,0 | 4,9 | 5,3 | 4,9 | |
| CD66 Hb 15512 | Hmdbl | G | | | | 21,7 | 9,6 | | | | | | |
| CD66 H 10872 | Hmdbl | G | 149,7 | 54,2 | | 20,7 | 9,0 | | | | | | |
| CD66 Hb 15511 | Hmdbl | D | 153,1 | 60,6 | | 22,2 | 9,4 | | | | | | |
| CD66 Hb 9735 | Hmdbl | G | 139,6 | 55,2 | 13,7 | 18,9 | 8,7 | 3,4 | 4,6 | 4,7 | 5,8 | 5,9 | 6,1 |
| CD66 H 7239 | Hmdbl | G | | | | 21,7 | 9,2 | | | | | | |
| CD66 H 7220 | Hmdbl | G | | | | 16,6 | 7,1 | | | | | | |
| CD66 Hb 7407 | Hmdbl | G | | 55,8 | | 21,3 | | | | | | | |
| CD66 H 2107 | Hmdbl | D | | | | 20,9 | | | | | | | |
| CD66 H 2108 | Hmdbl | D | | | | 18,6 | 7,9 | | | | | | |
| CD66 H 15289 | Hmdbl | D | 138,3 | | | 19,1 | 9,2 | | 4,2 | 4,8 | 6,1 | 5,4 | |
| CD66 Hinf 7623 | Hmdbl | D | | | | 20,2 | 9,5 | | | | | | |
| CD66 H 7217 | Hmdbl | D | | | | 19,7 | 8,4 | | | | | | |
| CD66 H2 16197 | Hmdbl | G | 136,3 | 55,1 | | 17,6 | 8,7 | | | | | | |
| CD66 H 7237 | Hmdbl | G | | 53,2 | | 20,7 | 8,5 | | | | | | |
| CD66 H 7219 | Hmdbl | G | | | | 21,7 | 9,0 | | | | | | |
| CD66 H1 15245 | Hmdbl | G | 135,5 | | | 18,5 | 8,5 | | | | 6,0 | 5,6 | |
| CD66 H 7221 | Hmdbl | G | | | | 23,9 | 10,0 | | 4,0 | 5,6 | 5,8 | 6,0 | |
| CD66 Hb 7466 | Hmdbl | G | | 53,8 | | | | | | | | | |
| CD66 H 10875 | Hmdbl | D | | | | 18,4 | 8,1 | | | | | | |
| CD66 Hb 7571 | Hmdbl | D | 141,8 | 53,9 | | 19,5 | 8,8 | | | | | | |
| CD66 H 931 | Hmdbl | D | | | | 18,3 | 8,7 | | | | | | |
| CD66 Hb 7436 | Hmdbl | D | | | | 20,7 | 9,1 | | | | | | |
| CD66 Hrem 16307 | Hmdbl | D | | 54,8 | | 18,8 | 8,7 | | | | | | |
| CD66 H 3428 | Hmdbl | G | | 65,1 | | 25,7 | 12,5 | | | | | | |
| CD66 H 9285 | Hmdbl | G | | | | 22,9 | 9,3 | | | | | | |
| CD66 H 2482 | Hmdbl | D | 133,3 | | | 18,2 | 7,5 | | | | | | |
| CD66 H 7227 | Hmdbl | D | | | | 18,6 | 8,6 | | | | | | |
| CD66 Hb 7375 | Hmdbl | D | 130,2 | | | 19,0 | 7,8 | | | | | | |
| CD66 H 7225 | Hmdbl | G | | 52,4 | | 19,4 | 8,5 | | | | | | |
| CD66 Hb 7350 | Hmdbl | G | 148,8 | 58,0 | 12,4 | 22,1 | 9,4 | 3,0 | 4,0 | 4,2 | 5,1 | 6,1 | 5,9 |
| CD66 Hcr 7776 | Hmdbl | G | 139,8 | | 11,4 | 20,5 | 9,3 | 3,2 | 4,4 | | | 5,5 | 5,4 |
| CD66 Hinf 15371 | Hmdbl | G | | | | 20,9 | 7,7 | | | | | | |
| CD66 H 7340 | Hmdbl | D | | | | 19,3 | 9,4 | | | | | | |
| CD66 H2 16294 | Hmdbl | D | | 55,6 | | 17,2 | 8,7 | | | | | | |
| CD66 H 7222 | Hmdbl | D | | 52,6 | | 20,0 | 8,8 | | | | | | |
| CD66 Hinf 10214 | Hmdbl | G | | | | 21,3 | 8,6 | | | | | | |
| CD66 H 9280 | Hmdbl | G | 128,8 | | | 18,7 | 8,0 | | | | | | |
| CD66 H 2480 | Hmdbl | G | | | | 20,7 | 9,0 | | | | | | |
| CD66 B 9946 | Hmdbl | G | | | | 21,9 | 9,3 | | | | | | |
| CD66 Hbase | Hmdbl | G | | | | | 7,7 | | | | | | |
| CD66 H 2477 | Hmdbl | G | | | | 20,0 | 9,4 | | | | | | |
| CD66 H 7230 | Hmdbl | G | | | | 19,6 | | | | | | | |
| CD66 H 2476 | Hmdbl | G | | | | 19,1 | 9,1 | | | | | | |
| CD66 Hb 15132 | Hmdbl | G | | 55,0 | | 19,5 | 8,4 | | | | | | |
| CD66 Hb 7406 | Hmdbl | D | | 53,0 | | | | | | | | | |
| CD66 H 2314- 3202 | Hmdbl | D | | | | 20,1 | 9,1 | | | | | | |
| CD66 Hb 2121 | Hmdbl | D | | | | 16,8 | 7,9 | | | | | | |
| CD66 H 947 | LI3 | D | | | | | | | | | 6,6 | 6,5 | |
| CD66 H 2485 | LI3 | D | | | | | | | | | 5,8 | 5,3 | |
| CD66 H 7228 | Hmdbl | G | | 55,5 | | | | | | | | | |
| moyenne | | | 139,31 | 55,16 | 12,50 | 19,86 | 8,76 | 3,20 | 4,33 | 4,22 | 5,24 | 5,90 | 5,68 |
| écart type | | | 7,4229 | 3,1894 | 1,1533 | 1,8342 | 0,8779 | 0,2000 | 0,3055 | 0,2864 | 0,4393 | 0,3528 | 0,4614 |

Tableau 68 : Mesures en mm des héli-mandibules et incisives inférieures des *Canis* de l'ensemble5 de l'Escale.

| Numéro | Partie | latéralisation | LC | | Diastème C-LP1 |
|-------------------------|--------|----------------|--------|--------|----------------|
| | | | DMD | DVL | |
| CD 66 H1 15246 | Hmdbl | D | 10,1 | 6,6 | 2,3 |
| CD 66 H 7218 | Hmdbl | D | 9,5 | 6,3 | 2,3 |
| CD66 H 15288 | Hmdbl | G | 9,4 | 6,1 | |
| CD66 Hb 15512 | Hmdbl | G | 11,1 | 7,3 | |
| CD66 H 10872 | Hmdbl | G | 10,0 | 6,7 | 3,7 |
| CD66 Hb 9735 | Hmdbl | G | 10,6 | 6,4 | |
| CD66 H 7239 | Hmdbl | G | 11,2 | 7,5 | |
| CD66 H 7220 | Hmdbl | G | 8,9 | 6,0 | |
| CD66 H 2108 | Hmdbl | D | 9,2 | 6,3 | |
| CD66 H 15289 | Hmdbl | D | 9,8 | 6,4 | |
| CD66 H 7217 | Hmdbl | D | 10,8 | 6,8 | |
| CD66 H 7237 | Hmdbl | G | 10,6 | 7,2 | |
| CD66 H 7219 | Hmdbl | G | 11,0 | 7,3 | |
| CD66 H1 15245 | Hmdbl | G | 9,8 | 6,8 | 2,0 |
| CD66 H 7221 | Hmdbl | G | 10,9 | 7,1 | |
| CD66 Hb 7466 | Hmdbl | G | 10,1 | 6,8 | |
| CD66 Hb 7436 | Hmdbl | D | 11,2 | 7,2 | |
| CD66 Hrem 16307 | Hmdbl | D | 10,8 | 7,6 | |
| CD66 H 9285 | Hmdbl | G | 10,8 | 7,3 | |
| CD66 H 2482 | Hmdbl | D | 10,4 | 6,4 | |
| CD66 Hb 7350 | Hmdbl | G | 11,0 | 7,1 | 5,9 |
| CD66 H 7222 | Hmdbl | D | 10,9 | 7,1 | |
| CD66 H 3152 | Hmdbl | D | 10,5 | 6,8 | |
| CD66 H 7230 | Hmdbl | G | 10,7 | 7,2 | |
| CD66 Hb 15132 | Hmdbl | G | 11,0 | 7,0 | |
| CD66 H 16435 | Hmdbl | D | 11,0 | 6,7 | |
| CD66 H 3206 | LC | D | 10,2 | 6,4 | |
| CD66 Hb 7624 | LC | D | 10,5 | 6,0 | |
| CD66 H1bis 15001 | LC | D | 10,9 | 6,5 | |
| CD66 H2 16054 | LC | G | 10,4 | 6,7 | |
| CD66 H 3159 | LC | G | 10,3 | 6,6 | |
| CD66 H 2590 | LC | G | 11,4 | 7,6 | |
| CD66 H 2485 | LC | G | 11,6 | 7,1 | |
| CD66 H 7604 | LC | G | 9,4 | 6,2 | |
| CD66 H | LC | G | 9,7 | 6,6 | |
| CD66 H 9397 | LC | G | 9,3 | 6,3 | |
| CD66 Hinf 9940 | LC | G | 8,9 | 6,0 | |
| CD66 H 3071 | LC | G | 10,6 | 6,4 | |
| moyenne | | | 10,38 | 6,75 | 3,24 |
| écart type | | | 0,7101 | 0,4607 | 1,6273 |

Tableau 69 : Mesures en mm des canines et diastèmes inférieurs des *Canis* de l'ensemble5 de l'Escale.

| Numéro | Partie | latéralisation | LP1 | | LP2 | | LP3 | | LP4 | | larg max mand | H mand entre LM1-LM2 |
|-------------------------|--------|----------------|-----|-----|------|-----|------|-----|------|-----|---------------|----------------------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | |
| CD 66 H1 15246 | Hmdbl | D | | | 11,2 | 4,8 | 13,0 | 5,2 | 14,2 | 6,0 | 11,2 | 22,4 |
| CD 66 H 9421 | Hmdbl | D | | | | | | | 13,9 | 6,5 | 10,7 | |
| CD 66 H 2104 | Hmdbl | G | | | 10,9 | 4,8 | 11,8 | 5,1 | 12,8 | 5,8 | 9,1 | 19,7 |
| CD 66 H 7218 | Hmdbl | D | 4,6 | 3,8 | 10,3 | 4,4 | 10,9 | 4,8 | 13,1 | 5,7 | | 18,6 |
| CD66 H 15288 | Hmdbl | G | 5,0 | 3,8 | 10,6 | 4,6 | 12,2 | 5,1 | 13,7 | 6,1 | 10,2 | 21,3 |
| CD66 Hbase 15512 | Hmdbl | G | | | | | 12,7 | 5,4 | 13,7 | 6,3 | 11,5 | 24,5 |
| CD66 H 10872 | Hmdbl | G | 5,3 | 4,2 | 11,3 | 4,8 | 12,4 | 5,4 | 13,8 | 6,2 | 11,5 | 23,7 |
| CD66 Hbase 15511 | Hmdbl | D | 5,2 | 4,0 | 11,5 | 5,1 | 12,5 | 5,3 | 13,8 | 6,3 | 11,6 | 24,1 |
| CD66 Hbase 9735 | Hmdbl | G | 5,1 | 4,1 | 11,5 | 5,0 | 12,9 | 5,4 | 13,8 | 6,3 | 11,0 | 20,4 |
| CD66 H 7239 | Hmdbl | G | 5,1 | 4,5 | 11,9 | 6,0 | 13,4 | 6,1 | 14,4 | 6,8 | 10,2 | 24,7 |
| CD66 H 7220 | Hmdbl | G | 4,3 | 3,8 | 10,2 | 4,4 | 11,0 | 4,9 | 13,0 | 5,8 | | 19,0 |
| CD66 Hbase 7407 | Hmdbl | G | | | | | 12,6 | 5,5 | 14,1 | 6,4 | | 23,6 |
| CD66 H 2107 | Hmdbl | D | | | | | | | 14,4 | 6,7 | | 22,4 |

| Numéro | Partie | latéralisation | LP1 | | LP2 | | LP3 | | LP4 | | larg max mand | H mand entre LMI-LM2 |
|---------------------------|--------|----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------------|----------------------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | |
| CD66 H 2108 | Hmdble | D | | | | | 12,1 | 5,1 | 13,0 | | 9,0 | 21,9 |
| CD66 H 15289 | Hmdble | D | 5,3 | 4,1 | 10,6 | 4,7 | 12,2 | 5,1 | 13,2 | 5,9 | 10,4 | 22,0 |
| CD66 Hinf 7623 | Hmdble | D | | | 12,0 | 5,8 | | | 14,6 | 7,6 | | 23,1 |
| CD66 H 7217 | Hmdble | D | | | | | 12,3 | 5,2 | 13,5 | 6,4 | 10,9 | |
| CD66 H2 16197 | Hmdble | G | | | | | | | | | 11,0 | 21,2 |
| CD66 H 7237 | Hmdble | G | | | | | | | 13,1 | 5,9 | 11,0 | 21,2 |
| CD66 H 7219 | Hmdble | G | | | 12,2 | 5,8 | 13,6 | 6,3 | 15,2 | 7,3 | 11,0 | 23,3 |
| CD66 H1 15245 | Hmdble | G | 5,0 | 4,1 | 11,3 | 4,8 | 12,9 | 5,2 | 14,0 | 5,9 | 10,7 | 21,8 |
| CD66 H 7221 | Hmdble | G | | | 11,6 | 5,1 | 12,0 | 5,4 | 13,0 | 6,0 | 11,6 | 25,0 |
| CD66 Hbase 7466 | Hmdble | G | 4,8 | 4,2 | 11,0 | 4,7 | | | 13,6 | 6,1 | | 21,7 |
| CD66 H 10875 | Hmdble | D | | | 9,8 | 4,4 | 10,9 | 4,7 | 12,4 | 5,3 | 9,1 | 20,0 |
| CD66 Hbase 7571 | Hmdble | D | | | | | 12,7 | 5,4 | 13,9 | 6,4 | 10,9 | 20,4 |
| CD66 H 931 | Hmdble | D | | | 11,2 | 4,9 | 12,0 | 5,2 | 14,1 | 6,8 | 10,1 | 21,3 |
| CD66 Hbase 7436 | Hmdble | D | | | 12,0 | 5,2 | 12,5 | 5,6 | 14,0 | 6,6 | 11,8 | 23,8 |
| CD66 Hrem 16307 | Hmdble | D | 5,3 | 4,2 | 10,8 | 5,1 | 11,7 | 5,4 | 13,5 | 6,3 | 10,6 | 21,3 |
| CD66 H 3428 | Hmdble | G | | | | | | | 14,4 | 6,4 | 13,0 | 27,8 |
| CD66 H 9285 | Hmdble | G | 4,9 | 4,0 | | | 12,1 | 5,1 | 13,3 | 6,5 | 11,0 | 24,4 |
| CD66 H 2482 | Hmdble | D | | | | | | | | | 9,8 | 20,4 |
| CD66 H 7227 | Hmdble | D | | | 10,1 | 4,0 | 11,2 | | 12,7 | 5,5 | 9,4 | 21,1 |
| CD66 Hbase 7375 | Hmdble | D | | | | | | | | | 9,9 | 20,5 |
| CD66 H 7225 | Hmdble | G | | | | | | | 12,5 | 5,7 | 10,2 | 20,0 |
| CD66 Hbase 7350 | Hmdble | G | 5,5 | 4,2 | 12,1 | 5,1 | 12,8 | 5,5 | 14,7 | 6,4 | 10,6 | 22,3 |
| CD66 Hcr 7776 | Hmdble | G | 4,9 | 3,9 | 10,0 | 4,7 | 11,1 | 5,2 | 13,0 | 6,0 | 10,5 | 21,6 |
| CD66 Hinf 15371 | Hmdble | G | | | | | 12,3 | 4,8 | | | | 22,3 |
| CD66 H 2479 | Hmdble | D | | | | | | | 14,0 | 6,9 | | 25,4 |
| CD66 H 7340 | Hmdble | D | 4,7 | 3,7 | 10,3 | 4,4 | 11,3 | 4,9 | 13,2 | 6,2 | | 22,2 |
| CD66 H2 16294 | Hmdble | D | | | | | | | | | | 21,1 |
| CD66 H 7222 | Hmdble | D | 5,5 | 4,0 | 11,3 | 5,2 | 11,8 | | 12,9 | 5,9 | | 21,5 |
| CD66 H1bis 15002 | Hmdble | D | | | | | | | 13,7 | 6,3 | 10,4 | 22,0 |
| CD66 Hinf 10214 | Hmdble | G | | | | | 10,9 | 4,3 | | | 10,1 | 20,2 |
| CD66 H 9280 | Hmdble | G | | | 9,2 | 4,6 | | | | | | 21,3 |
| CD66 H 7528 | Hmdble | G | | | | | 12,2 | 5,0 | 13,4 | 5,9 | | |
| CD66 H 2480 | Hmdble | G | | | | | 12,7 | 5,5 | 14,4 | 6,7 | 11,7 | 21,8 |
| CD66 H 3152 | Hmdble | D | | | | | | | 13,8 | 6,5 | 10,0 | |
| CD66 B 9946 | Hmdble | G | | | | | 12,0 | 5,3 | 13,2 | 6,2 | | |
| CD66 Hbase | Hmdble | G | | | | | 10,9 | 4,8 | 12,3 | 5,7 | | |
| CD66 H 2477 | Hmdble | G | | | 12,1 | 5,5 | | | 15,0 | 7,4 | | |
| CD66 H 7257 | Hmdble | G | 5,3 | 3,9 | 10,7 | 4,9 | 12,1 | 5,4 | 13,1 | 6,3 | | |
| CD66 H 7230 | Hmdble | G | | | 11,2 | 4,9 | 12,3 | 5,3 | | | | |
| CD66 H 2476 | Hmdble | G | | | | | 12,3 | 5,4 | | | | |
| CD66 H 2312 | Hmdble | G | | | 10,6 | 4,4 | 11,8 | 4,7 | | | | |
| CD66 Hbase 15132 | Hmdble | G | | | | | 12,4 | 5,5 | 13,5 | 6,5 | 10,5 | 20,8 |
| CD66 H 7224 | Hmdble | D | | | | | | | 12,0 | 5,5 | | 19,6 |
| CD66 H 2115 | Hmdble | G | | | | | | | 14,7 | 7,3 | | 24,6 |
| CD66 H 2314-3202 | Hmdble | D | | | 10,4 | 5,1 | | | 13,6 | 6,7 | | |
| CD66 H 16435 | Hmdble | D | 5,3 | 4,2 | 11,0 | 4,9 | 12,6 | 5,5 | 13,8 | 6,3 | 10,7 | |
| CD66 H 3066 | Hmdble | D | | | 12,2 | 5,5 | | | | | | |
| CD66 Hbase 2121 | Hmdble | D | | | | | 11,6 | 5,3 | 13,0 | 6,3 | 10,2 | 21,0 |
| CD66 Hcail rg 7488 | LP3 | G | | | | | 13,5 | 7,0 | | | | |
| CD66 H 2485 | Hmdble | G | | | 11,4 | 5,2 | | | | | | |
| CD66 Hbase 15410 | LP1 | D | 5,0 | 3,9 | | | | | | | | |
| CD66 Hbase 7459 | LP1 | G | 5,4 | 3,9 | | | | | | | | |
| CD66 Hsup 7524 | Hmdble | D | | | | | | | 14,6 | 6,9 | | |
| CD66 H 936 | Hmdble | G | | | 11,7 | 6,1 | 12,9 | 6,3 | | | | |
| moyenne | | | 5,08 | 4,03 | 11,06 | 4,97 | 12,17 | 5,31 | 13,62 | 6,31 | 10,62 | 22,01 |
| écart type | | | 0,3127 | 0,1943 | 0,7579 | 0,4835 | 0,7128 | 0,4751 | 0,7108 | 0,4936 | 0,8268 | 1,8502 |

Tableau 70 : Mesures en mm des héli-mandibules et des prémolaires inférieures des *Canis* de l'ensemble 5 de l'Escaie.

| Numéro | Partie | latéralisation | LM1 | | | | LM2 | | LM3 | |
|-------------------|--------|----------------|--------|-----------|--------|----------|--------|--------|--------|--------|
| | | | DMD | DMD trigo | DVL | DVL talo | DMD | DVL | DMD | DVL |
| CD 66 H1 15246 | Hmdbl | D | 23,6 | 16,4 | 8,7 | 8,5 | 10,7 | 7,2 | | |
| CD 66 H 9421 | Hmdbl | D | 21,6 | 15,5 | 9,5 | 8,5 | 8,9 | 6,8 | | |
| CD 66 H 2104 | Hmdbl | G | 21,8 | 14,9 | 8,1 | 8,0 | 10,5 | 7,0 | | |
| CD 66 H 7218 | Hmdbl | D | 21,0 | 13,7 | 7,9 | 7,5 | 8,9 | 6,6 | | |
| CD66 H 15288 | Hmdbl | G | 22,2 | 15,1 | 8,4 | 8,2 | 10,1 | 7,1 | 5,3 | 4,7 |
| CD66 Hbase 15512 | Hmdbl | G | 23,9 | 17,1 | 9,2 | 8,0 | 9,7 | 7,1 | 4,2 | 3,9 |
| CD66 H 10872 | Hmdbl | G | 22,5 | 15,7 | 8,9 | 8,8 | 10,8 | | 5,9 | 5,1 |
| CD66 Hbase 15511 | Hmdbl | D | 23,4 | 16,2 | 9,0 | 8,4 | 9,7 | 7,0 | 4,3 | 4,0 |
| CD66 Hbase 9735 | Hmdbl | G | 23,3 | 16,5 | | 7,8 | 9,9 | 7,0 | | |
| CD66 H 7239 | Hmdbl | G | 24,5 | 17,6 | 9,4 | 9,1 | 10,4 | 7,8 | 4,7 | 4,2 |
| CD66 H 7220 | Hmdbl | G | 20,9 | 14,0 | 7,9 | 7,6 | 8,7 | 6,7 | | |
| CD66 Hbase 7407 | Hmdbl | G | 23,1 | 16,3 | 9,3 | 9,0 | 10,3 | 7,5 | | |
| CD66 H 2107 | Hmdbl | D | | | | | 10,8 | 8,2 | 5,0 | 4,4 |
| CD66 H 2108 | Hmdbl | D | 22,4 | 15,1 | 8,0 | 7,9 | | | 4,9 | 4,2 |
| CD66 H 15289 | Hmdbl | D | 22,0 | 15,2 | 8,6 | 7,9 | 10,2 | 7,2 | 5,1 | 4,7 |
| CD66 H 7217 | Hmdbl | D | 23,3 | 15,7 | 8,9 | 8,5 | | | | |
| CD66 H 7237 | Hmdbl | G | 23,3 | 16,6 | 8,5 | 8,0 | 10,2 | 6,7 | | |
| CD66 H 7219 | Hmdbl | G | 24,5 | 17,1 | 9,8 | 8,9 | 9,9 | 7,2 | | |
| CD66 H1 15245 | Hmdbl | G | 23,6 | 16,5 | 8,7 | 8,4 | 10,5 | 7,1 | | |
| CD66 H 7221 | Hmdbl | G | 21,7 | 15,6 | 8,9 | 8,4 | 10,3 | 7,1 | 5,1 | 4,5 |
| CD66 Hbase 7466 | Hmdbl | G | 22,6 | 15,8 | 8,8 | 7,9 | 10,2 | 7,0 | | |
| CD66 H 10875 | Hmdbl | D | 20,8 | 13,6 | 7,8 | 7,1 | 8,8 | 6,3 | | |
| CD66 Hbase 7571 | Hmdbl | D | 22,8 | 16,6 | 8,4 | 7,7 | 10,0 | 7,1 | | |
| CD66 H 931 | Hmdbl | D | 22,5 | 15,5 | 8,4 | 7,9 | 9,7 | 7,2 | 4,5 | 4,1 |
| CD66 Hbase 7436 | Hmdbl | D | 23,2 | 16,1 | 9,3 | 8,8 | 10,5 | 7,3 | | |
| CD66 Hrem 16307 | Hmdbl | D | 23,7 | 16,3 | 9,2 | 8,7 | | | | |
| CD66 H 3428 | Hmdbl | G | 22,6 | 15,9 | 9,2 | 8,6 | 10,4 | 7,6 | 4,0 | 3,9 |
| CD66 H 9285 | Hmdbl | G | 23,4 | 16,8 | 9,0 | 9,0 | | | | |
| CD66 H 2482 | Hmdbl | D | 22,8 | 16,1 | 9,3 | 8,3 | 8,9 | 6,7 | | |
| CD66 H 7227 | Hmdbl | D | 20,9 | 14,3 | 8,3 | | 9,3 | 6,7 | | |
| CD66 Hbase 7375 | Hmdbl | D | | | | | 9,9 | 6,5 | | |
| CD66 H 7225 | Hmdbl | G | 20,9 | 14,7 | 8,5 | 7,6 | 9,0 | 6,6 | | |
| CD66 Hbase 7350 | Hmdbl | G | 23,7 | 16,7 | 9,3 | 8,8 | 10,0 | 7,1 | 4,4 | 3,9 |
| CD66 Hcr 7776 | Hmdbl | G | 20,9 | 14,3 | 8,1 | 7,9 | 9,6 | 7,1 | | |
| CD66 Hinf 15371 | Hmdbl | G | 21,6 | 15,1 | 8,4 | 7,9 | 9,7 | 6,5 | | |
| CD66 H 2479 | Hmdbl | D | 24,1 | 16,9 | 9,3 | 8,4 | 10,1 | 7,2 | | |
| CD66 H 7340 | Hmdbl | D | | | | | 9,4 | 6,7 | | |
| CD66 H2 16294 | Hmdbl | D | 23,0 | 15,8 | 8,8 | 8,6 | | | | |
| CD66 H 7222 | Hmdbl | D | | | | | 10,6 | 6,9 | | |
| CD66 H1bis 15002 | Hmdbl | D | 22,5 | 15,6 | 8,9 | 7,8 | 10,0 | 7,0 | | |
| CD66 Hinf 10214 | Hmdbl | G | | | | | 8,3 | 6,0 | | |
| CD66 H 9280 | Hmdbl | G | 21,1 | 14,4 | 8,3 | 7,7 | 9,6 | 6,7 | | |
| CD66 H 7528 | Hmdbl | G | 22,2 | 14,9 | 8,8 | 8,2 | | | | |
| CD66 H 2480 | Hmdbl | G | 22,2 | 16,0 | 8,9 | 8,8 | 10,6 | 8,0 | | |
| CD66 H 3152 | Hmdbl | D | 22,7 | 15,9 | 8,9 | 8,4 | | | | |
| CD66 Hbase | Hmdbl | G | 20,5 | 13,6 | 8,0 | 7,1 | | | | |
| CD66 H2 16067 | LM1 | G | 22,7 | 16,1 | 9,0 | 8,7 | | | | |
| CD66 H 2477 | Hmdbl | G | 25,4 | 17,8 | 9,8 | 9,1 | | | | |
| CD66 H 2109 | Hmdbl | D | 23,3 | 16,6 | 9,0 | 8,0 | | | | |
| CD66 Hbase 15132 | Hmdbl | G | 23,7 | 17,2 | 9,3 | 9,0 | | | | |
| CD66 H 7224 | Hmdbl | D | 21,0 | 14,6 | 8,0 | 7,3 | 9,7 | 6,6 | | |
| CD66 H 2115 | Hmdbl | G | 23,7 | 17,2 | | | 10,3 | 7,7 | | |
| CD66 Hbase 7406 | Hmdbl | D | | | | | 10,0 | 6,9 | | |
| CD66 H 16435 | Hmdbl | D | 22,6 | 15,8 | 9,0 | 8,7 | | | | |
| CD66 H 7229 | Hmdbl | G | | | | | 9,4 | 7,0 | 4,3 | 4,0 |
| CD66 Hbase 2121 | Hmdbl | D | 22,5 | 15,3 | 9,4 | | | | | |
| CD66 H 3401 | LM1 | D | 22,4 | 15,7 | 8,8 | 8,1 | | | | |
| CD66 H 953 | LM3 | ind | | | | | | | 5,0 | 4,7 |
| CD66 H2 16082 | LM3 | ind | | | | | | | 4,9 | 4,4 |
| CD66 H 7347 | LM2 | G | | | | | 10,2 | 7,6 | | |
| CD66 H1 15201 | LM2 | G | | | | | 10,0 | 7,7 | | |
| CD66 H 3161 | Hmdbl | G | | | | | 10,0 | 6,6 | | |
| CD66 H 7228 | Hmdbl | G | | | | | | | 4,7 | 4,0 |
| CD66 H 7258 | Hmdbl | G | | | | | 9,5 | 7,2 | | |
| moyenne | | | 22,61 | 15,76 | 8,79 | 8,24 | 9,87 | 7,04 | 4,77 | 4,29 |
| écart type | | | 1,1151 | 1,0317 | 0,5125 | 0,5295 | 0,5998 | 0,4418 | 0,4827 | 0,3642 |

Tableau 71 : Mesures en mm des molaires inférieures des *Canis* de l'ensemble 5 de l'Escale.

| Numéro | Partie | latéralisation | L rangée prémolaires | L rangée molaires | L P + trigo LM1 | L talo LM1 + LM2 + LM3 |
|-------------------------|--------|----------------|-------------------------|----------------------|--------------------|---------------------------|
| CD 66 H 7218 | Hmdbl | D | 41,3 | | 53,2 | |
| CD66 H 15288 | Hmdbl | G | 43,4 | 36,2 | 56,1 | 20,7 |
| CD66 Hbase 15512 | Hmdbl | G | | 37,8 | | 20,2 |
| CD66 H 10872 | Hmdbl | G | 45,5 | 38,2 | 59,2 | 21,4 |
| CD66 Hbase 15511 | Hmdbl | D | 46,8 | 37,0 | 62,2 | 20,3 |
| CD66 Hbase 9735 | Hmdbl | G | 46,0 | | | |
| CD66 H 7239 | Hmdbl | G | 47,7 | 39,7 | 64,6 | 21,5 |
| CD66 H 7220 | Hmdbl | G | 40,2 | | 52,4 | |
| CD66 H 2107 | Hmdbl | D | | 39,2 | | 22,6 |
| CD66 H 2108 | Hmdbl | D | | 37,5 | | 21,4 |
| CD66 H 15289 | Hmdbl | D | 43,1 | 37,0 | 56,7 | 21,2 |
| CD66 H1 15245 | Hmdbl | G | 44,6 | | 59,4 | |
| CD66 H 7221 | Hmdbl | G | | 37,0 | | 21,1 |
| CD66 Hbase 7466 | Hmdbl | G | 43,8 | | 57,7 | |
| CD66 H 931 | Hmdbl | D | | 36,1 | | 20,6 |
| CD66 Hrem 16307 | Hmdbl | D | 45,3 | | 59,9 | |
| CD66 H 3428 | Hmdbl | G | | 37,3 | | 20,6 |
| CD66 H 9285 | Hmdbl | G | 46,7 | | 62,9 | |
| CD66 Hbase 7350 | Hmdbl | G | 46,4 | 37,7 | 62,4 | 20,6 |
| CD66 Hcr 7776 | Hmdbl | G | 44,0 | | 57,0 | |
| CD66 H 7340 | Hmdbl | D | 42,2 | | 56,7 | |
| CD66 H 7222 | Hmdbl | D | 43,6 | | | |
| CD66 H 7257 | Hmdbl | G | 43,9 | | | |
| CD66 H 16435 | Hmdbl | D | 45,4 | | 59,8 | |
| moyenne | | | 44,44 | 37,56 | 58,68 | 21,02 |
| écart type | | | 1,9959 | 1,0766 | 3,4884 | 0,6658 |

Tableau 72 : Mesures en mm des rangées dentaires inférieures des *Canis* de l'ensemble 5 de l'Escale.

| Numéro | latéralisation | L max | L depuis la tête | DT prox max | DAP prox | DT mini diaphyse | DT milieu dia | DAP milieu dia | DT distal max | DT max trochlée | DAP mini trochlée | DAP trochlée med | DAP trochlée lat | H trochlée |
|--------------------|----------------|--------|------------------|-------------|----------|------------------|---------------|----------------|---------------|-----------------|-------------------|------------------|------------------|------------|
| CD 7000 | G | | | | | 11,0 | 11,2 | 13,8 | 29,1 | 20,1 | 11,8 | 23,0 | 18,0 | 14,7 |
| CD 7000 | D | | | | | | | | 29,4 | 20,1 | 11,4 | 22,9 | 18,4 | 16,3 |
| CD 1231 | G | | | | | | | | 30,4 | 21,0 | | 24,0 | 17,8 | 16,4 |
| CD 3441 | G | | | | | | | | 32,6 | 23,3 | | 24,9 | 19,2 | 18,4 |
| C 1833 | G | | | 30,8 | 40,7 | | | | | | | | | |
| CD 756 | D | | | | | | | | 28,1 | 19,8 | 11,5 | 22,8 | 17,6 | 16,4 |
| CD 1235 | D | | | 27,8 | 37,3 | | | | | | | | | |
| CD 1234 | D | | | | | | | | | 19,7 | 11,9 | 23,2 | 18,2 | 15,8 |
| D 2691 | D | | | | | | | | 29,0 | 19,4 | 11,3 | 23,8 | 17,9 | |
| moyenne | | | | 29,30 | 39,00 | 11,00 | 11,20 | 13,80 | 29,77 | 20,49 | 11,58 | 23,51 | 18,16 | 16,33 |
| écart type | | | | 2,1213 | 2,4042 | | | | 1,5731 | 1,3384 | 0,2588 | 0,7625 | 0,5287 | 1,2028 |
| H 7350 | D | 161,6 | 158,2 | 31,1 | 38,1 | 11,5 | 11,5 | 14,3 | 31,1 | 20,6 | 11,7 | 24,4 | 20,3 | 17,1 |
| H 7350 | G | 161,3 | 158,3 | 30,5 | 38,4 | 11,7 | 11,8 | 14,2 | 31,0 | 21,0 | | | | |
| H 7225 | G | 148,5 | 144,3 | 25,5 | 34,3 | 10,6 | 10,9 | 12,2 | 28,3 | 18,8 | 11,7 | 22,4 | | 14,8 |
| H 15556 | D | 171,6 | 166,9 | 30,2 | 40,9 | 12,5 | 12,5 | 13,7 | 33,4 | 21,4 | 13,1 | 26,7 | 21,3 | 20,0 |
| H 9475 | G | | | 33,9 | 43,9 | | | | 34,7 | 23,8 | 13,7 | | | 18,4 |
| H 7215 | G | 159,8 | 155,9 | 30,0 | 38,4 | 11,4 | 11,4 | 13,0 | 31,3 | 21,6 | 11,9 | 24,5 | 18,7 | 18,1 |
| Hbase 7342 | G | | | | | | | | 33,1 | 22,2 | | 25,9 | 19,3 | 18,6 |
| H 3018 | G | 160,0 | 156,7 | 30,2 | 40,2 | 12,4 | 12,8 | 15,5 | 33,2 | 22,6 | 12,6 | 26,4 | 19,4 | 18,4 |
| H 9878 | G | 145,7 | 142,4 | | 34,2 | | 10,8 | 12,6 | 28,8 | 19,5 | 11,3 | 23,0 | 17,5 | 15,2 |
| H 3067-3331 | G | | | | | | | | 34,9 | 23,4 | 12,6 | 26,0 | 19,6 | |
| H 994 | G | | | 34,0 | 44,6 | | | | | | | | | |
| H 9963 | G | | | 31,9 | 41,0 | | | | | | | | | |
| H 9741 | G | | | 28,8 | 38,2 | | | | | | | | | |
| H 3717 | G | | | | | | | | 29,6 | 20,4 | 12,0 | 23,1 | 18,3 | 16,3 |
| Hbase 15413 | G | | | | | | | | 31,6 | 20,9 | 13,1 | 24,4 | 19,6 | 17,0 |
| Hinf 16199 | G | | | | | | | | 29,6 | 19,9 | | 24,3 | 18,6 | 17,2 |
| Hbase 9969 | G | | | | | | | | 29,9 | 20,8 | | | | 17,8 |
| Hbase 9867 | D | | | | 38,4 | | | | | | | | | |
| H 3241 | D | | | | | | | | | 20,2 | 12,1 | 24,2 | 19,0 | 15,9 |
| Hbase 9870 | D | | | | | | | | 31,2 | 21,3 | 12,5 | 24,7 | 20,3 | 17,1 |
| H 3225 | D | | | 31,5 | 41,1 | | | | | | | | | |
| H 1702 | D | | | | | | | | 33,0 | 21,0 | 12,8 | 25,1 | 20,2 | 18,0 |
| H 998 | D | | | 29,1 | 37,1 | | | | | | | | | |
| H 9621 | D | | | | | | | | 36,0 | 22,8 | 14,1 | 27,3 | 21,9 | 19,0 |
| H 15720 | D | | | | | | | | 30,1 | 19,6 | 11,9 | 23,9 | 19,5 | 17,5 |
| Hbase 15497 | D | 157,0 | 153,6 | | 37,8 | 10,5 | 10,5 | 14,8 | 29,3 | 19,7 | 11,9 | 23,1 | 19,3 | 16,0 |
| H 9843 | D | 173,3 | | | | 12,2 | 12,3 | 16,1 | 35,1 | 22,1 | | 26,3 | 21,9 | 18,3 |
| H 7825 | D | 148,9 | 146,6 | 25,7 | 34,8 | | 10,3 | 13,0 | 27,9 | 18,7 | 11,6 | 22,5 | 17,8 | 15,1 |
| H2 16026 | D | | | | | | 11,5 | 15,1 | 30,0 | 21,2 | 13,3 | 24,1 | 20,9 | 17,4 |
| moyenne | | 158,77 | 153,66 | 30,18 | 38,84 | 11,60 | 11,48 | 14,05 | 31,50 | 21,02 | 12,44 | 24,62 | 19,65 | 17,30 |
| écart type | | 9,2470 | 7,8735 | 2,5683 | 3,0415 | 0,7635 | 0,8195 | 1,2612 | 2,3522 | 1,3675 | 0,7830 | 1,4350 | 1,2514 | 1,3611 |

Tableau 73 : Mesures en mm des humérus des *Canis* des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale.

| Numéro | latéralisation | L max | L physiologique | DAP prox max | DT prox max | DAP dital max | DT distal max | DT facette arti distale | DT milieu dia | DAP milieu dia | DT mini diaphyse |
|-------------------------|----------------|--------|-----------------|--------------|-------------|---------------|---------------|-------------------------|---------------|----------------|------------------|
| CD66 CD 7000 | D | | | | | 11,4 | 21,2 | 16,0 | 12,1 | 7,3 | |
| CD66 CD 1236 | G | | | | | 13,1 | 24,7 | 18,1 | | | |
| CD66 CD 1228-721 | G | 163,2 | 158,8 | 11,0 | 16,3 | 11,7 | 21,9 | 17,3 | | 8,3 | |
| CD66 CD 7000 | G | 158,4 | 153,0 | 10,9 | 16,3 | 11,3 | 20,9 | 16,6 | 12,6 | 7,1 | 11,3 |
| CD66 CD 1227 | G | 155,1 | 150,6 | 10,1 | 15,4 | 11,7 | 22,0 | 16,9 | 11,8 | 6,7 | 11,9 |
| CD66 CD 5628 | G | 153,9 | 149,3 | | 14,9 | 12,0 | 21,8 | 17,0 | 12,1 | 7,8 | 11,8 |
| CD66 CD 759 | D | 155,5 | | | | 11,7 | 22,0 | 16,5 | 12,0 | 7,0 | 11,6 |
| CD66 CD 5723 | D | | | | | 12,1 | 21,9 | 16,6 | | | |
| moyenne | | 157,22 | 152,93 | 10,67 | 15,73 | 11,88 | 22,05 | 16,88 | 12,12 | 7,37 | 11,65 |
| écart type | | 3,7292 | 4,2058 | 0,4933 | 0,6946 | 0,5625 | 1,1452 | 0,6274 | 0,2950 | 0,5854 | 0,2646 |
| CD66 Hbase 7350 | D | 167,1 | 162,9 | 11,4 | 17,6 | 12,1 | 22,9 | 17,1 | 12,9 | 7,6 | 11,4 |
| CD66 Hbase 7350 | G | 166,9 | 163,0 | 11,5 | 17,5 | 12,2 | 22,7 | 17,1 | | | |
| CD66 H 7225 | G | 152,8 | 147,4 | 10,5 | 15,9 | 10,9 | 20,8 | 17,9 | 10,7 | 6,7 | 10,6 |
| CD66 Hbase 15556 | D | 174,2 | 168,5 | 12,5 | 18,3 | 12,9 | 24,1 | 18,2 | 13,6 | 8,5 | 12,9 |
| CD66 Hbase 15523 | G | 153,7 | 149,0 | 11,0 | 16,9 | | 22,2 | | 11,9 | 6,7 | 10,9 |
| CD66 Hbase 16344 | G | 174,6 | 168,8 | 12,1 | 18,8 | 13,1 | 24,5 | 21,2 | 13,7 | 8,2 | 12,3 |
| CD66 H 2730-2732 | G | 152,4 | 147,6 | 10,7 | 15,6 | 11,6 | 21,2 | 18,0 | 12,2 | 7,2 | 11,9 |
| CD66 H 7581 | G | 169,2 | 163,7 | 12,2 | 18,8 | 14,0 | 24,7 | 19,8 | 13,8 | 7,6 | 13,2 |
| CD66 H 2119 | G | 169,1 | 162,9 | 12,5 | 18,5 | 12,9 | 24,2 | 20,7 | 14,6 | 8,3 | 13,3 |
| CD66 H 8771 | G | 159,1 | 154,2 | 12,0 | 17,9 | 12,4 | | | 12,9 | 7,1 | 11,9 |
| CD66 H 7582 | G | | | | | 11,9 | 22,5 | 17,2 | | | |
| CD66 H 3350 | G | | | | | 11,7 | 21,2 | | | | |
| CD66 H 3377 | G | | | | | 11,0 | 19,8 | 16,4 | | | |
| CD66 H 3378 | G | | | 10,2 | 15,3 | | | | | | |
| CD66 H2 16329 | G | | | 11,5 | 18,2 | | | | | | |
| CD66 H? 9897 | G | | | | | 14,2 | 25,9 | 21,3 | | | |
| CD66 H | G | | | 11,1 | 16,8 | | | | | | |
| CD66 H2 16329 | G | | | | | 13,2 | 24,1 | 19,5 | | | |
| CD66 Hbase 16414 | G | | | | | 12,9 | 24,5 | 19,1 | | | |
| CD66 Hbase 15437 | D | 155,5 | 151,5 | 10,6 | 16,0 | 12,2 | 22,8 | 17,6 | 11,7 | 7,1 | 11,4 |
| CD66 H2 16029 | D | 156,4 | 151,1 | 11,7 | 18,0 | 13,0 | 24,2 | 19,2 | 12,3 | 7,3 | 12,6 |
| CD66 H 9450 | D | 153,9 | 149,6 | 11,4 | 17,2 | 12,0 | 21,9 | 16,9 | | | 11,0 |
| CD66 H 7292 | D | 158,5 | 154,1 | | 17,1 | 13,0 | 24,2 | 19,1 | 14,0 | 7,4 | 12,9 |
| CD66 H 7225 | D | 151,5 | 147,0 | 10,4 | 15,3 | | | | | | |
| CD66 H 9605 | D | | | | | 11,8 | 21,1 | 16,0 | | | |
| CD66 H 7583 | D | | | | | 14,3 | 25,2 | | | | |
| CD66 Hcr 7778 | D | | | 10,2 | 15,6 | | | | | | |
| CD66 H | D | | | 10,6 | 16,2 | | | | | | |
| CD66 H 2612 | D | | | | | 11,8 | 21,5 | 16,7 | | | |
| CD66 H 9619 | D | | | | | 13,6 | 25,2 | 18,8 | | | |
| CD66 H 3249 | D | | | 11,9 | 17,2 | | | | | | |
| moyenne | | 160,99 | 156,09 | 11,30 | 17,08 | 12,55 | 23,10 | 18,39 | 12,86 | 7,48 | 12,02 |
| écart type | | 8,2829 | 7,9735 | 0,7532 | 1,1583 | 0,9429 | 1,6737 | 1,5778 | 1,1341 | 0,5941 | 0,9176 |

Tableau 74 : Mesures en mm des radius des *Canis* des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale

| Numéro | latéralisation | L max | H max S ardi | DT max S articulaire | DAP mini olécrâne | DT S médiale | DT S latérale | DAP olécrâne | DT proc anco | DAP processus anconeus |
|--------------------------|----------------|--------|--------------|----------------------|-------------------|--------------|---------------|--------------|--------------|------------------------|
| CD66 C-D 7000 | G | 184,5 | 19,2 | 15,1 | 18,6 | 7,0 | 9,4 | | 10,4 | 18,6 |
| CD66 CD 9751-9756 | G | | 23,2 | 17,6 | 21,9 | 7,5 | 10,5 | 26,2 | 12,3 | 22,4 |
| CD66 CD 642 | G | | 18,9 | 14,8 | 18,7 | 7,2 | 9,0 | 22,2 | 11,2 | 20,0 |
| CD66 C 5478 | D | | 20,0 | | 18,8 | | | 23,6 | 9,8 | 19,9 |
| moyenne | | 184,50 | 20,33 | 15,83 | 19,50 | 7,23 | 9,63 | 24,00 | 10,93 | 20,23 |
| écart type | | | 1,9721 | 1,5373 | 1,6021 | 0,2517 | 0,7767 | 2,0298 | 1,0813 | 1,5840 |
| CD66 Hbase 7350 | D | | 21,1 | 15,9 | 20,7 | 7,1 | 10,0 | 24,2 | 11,7 | 21,2 |
| CD66 Hbase 7350 | G | 193,9 | 21,0 | 15,8 | 20,7 | 7,3 | 9,6 | 24,1 | 12,0 | 21,4 |
| CD66 Hbase 7405 | G | 178,2 | 20,3 | 15,1 | 17,6 | 7,6 | 8,0 | 22,5 | 11,3 | 17,3 |
| CD66 Hbase 15558 | D | | 22,6 | 16,2 | 21,5 | 8,0 | 11,0 | 26,9 | 12,9 | 22,0 |
| CD66 Hbase 15514 | G | | 20,4 | 16,6 | 20,4 | 7,4 | 10,7 | 24,7 | | |
| CD66 H 3235 | G | | 19,6 | 15,2 | 19,4 | 7,0 | 9,2 | | 10,7 | 20,6 |
| CD66 H? 9977 | G | | 21,5 | 16,3 | 21,5 | 7,3 | 10,5 | 25,6 | 12,0 | |
| CD66 H 1709-1710 | G | 184,8 | 20,3 | 14,0 | 19,1 | 6,6 | 8,3 | 23,6 | 11,5 | 19,7 |
| CD66 H 7270 | G | 201,8 | 22,6 | | 22,4 | | | 27,3 | 13,3 | 22,6 |
| CD66 H 2118 | G | 180,5 | 19,0 | 13,9 | 17,6 | 6,8 | 8,3 | 22,5 | 11,0 | 18,6 |
| CD66 B 3454 | G | | 21,6 | 15,7 | 19,8 | 8,0 | 10,1 | 24,0 | 11,9 | |
| CD66 H 2729 | G | | 19,6 | 14,8 | 18,4 | 7,1 | 9,5 | 22,2 | 11,0 | |
| CD66 H 9616 | G | | 18,0 | 13,1 | | 6,1 | 7,5 | | | |
| CD66 H2 16027 | D | 185,3 | 20,7 | 16,2 | 19,8 | 6,8 | 10,2 | 24,7 | 10,9 | 19,8 |
| CD66 H1bis 15004 | D | | 20,9 | 16,0 | 18,1 | 6,7 | 9,0 | 24,3 | | |
| CD66 H 9419 | D | | | | | | | 23,4 | 11,0 | 19,6 |
| CD66 Hbase 16205 | D | | 21,9 | | 22,4 | | | 25,7 | 12,2 | 22,5 |
| CD66 H 7259 | D | | 20,0 | 15,6 | 19,2 | 6,8 | 9,4 | 23,3 | 11,0 | 19,8 |
| CD66 H 7262 | D | | 19,0 | 16,7 | 20,4 | 8,3 | 10,3 | 23,3 | 11,7 | 20,3 |
| CD66 Hbase 15141 | D | | 21,3 | 15,5 | | 7,5 | 9,5 | 25,1 | | |
| moyenne | | 187,42 | 20,60 | 15,45 | 19,94 | 7,20 | 9,48 | 24,30 | 11,63 | 20,42 |
| écart type | | 8,8660 | 1,2238 | 1,0026 | 1,5174 | 0,5679 | 0,9972 | 1,4287 | 0,7391 | 1,5329 |

Tableau 75 : Mesures en mm des ulnas des *Canis* des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale

| Numéro | Partie | latéralisation | Longueur | DT distal max | DAP distal | DAP milieu | DT au milieu |
|-------------------------|--------|----------------|----------|---------------|------------|------------|--------------|
| CD66 C-D 9753 | Mtc2 | G | 67,5 | 9,8 | 9,1 | 6,6 | 7,0 |
| CD66 C 1858 | Mtc2 | D | 55,5 | 8,7 | 7,7 | 5,9 | 6,0 |
| CD66 C-D 646 | Mtc2 | G | 63,4 | 9,5 | 9,2 | 6,3 | 6,5 |
| CD66 C-D 647 | Mtc2 | D | 64,0 | 9,3 | | 5,9 | 6,4 |
| CD66 C-D 7000 | Mtc5 | D | 54,5 | 9,5 | 8,3 | 5,1 | 6,3 |
| CD66 C-D 648 | Mtc5 | G | 57,6 | 9,0 | 8,2 | 5,5 | 6,9 |
| CD66 C-D 875 | Mtc1 | D | 20,1 | | | | |
| CD66 H1 15281 | Mtc2 | D | 58,3 | 9,1 | 7,8 | 5,2 | 6,2 |
| CD66 Hbase 7350 | Mtc1 | G | 20,9 | | | | |
| CD66 Hbase 7350 | Mtc1 | D | 20,2 | | | | |
| CD66 Hbase 7350 | Mtc2 | D | 62,5 | 9,0 | 7,8 | 5,8 | 6,3 |
| CD66 Hbase 7350 | Mtc3 | D | 70,7 | 8,7 | 8,7 | 4,9 | 6,7 |
| CD66 Hbase 7350 | Mtc4 | D | 70,1 | 8,3 | 8,3 | 5,4 | 6,1 |
| CD66 Hbase 7350 | Mtc5 | D | 60,2 | 9,5 | 8,2 | 5,5 | 6,3 |
| CD66 H 7225 | Mtc5 | G | 55,0 | 9,1 | 8,2 | 5,1 | 6,5 |
| CD66 Hbase 15566 | Mtc2 | D | 65,3 | 9,4 | 9,2 | 5,9 | 6,9 |
| CD66 Hbase 15564 | Mtc3 | D | 73,3 | 9,1 | 10,0 | 5,8 | 6,8 |
| CD66 Hbase 15565 | Mtc4 | D | 73,1 | 8,8 | 9,9 | 5,8 | 6,5 |
| CD66 Hbase 15563 | Mtc5 | D | 62,8 | 10,0 | 9,9 | 6,3 | 7,3 |
| CD66 H 9829 | Mtc2 | G | 58,5 | 9,3 | 8,2 | 4,8 | 6,4 |
| CD66 Hsup 10891 | Mtc2 | G | 59,1 | 8,7 | 7,7 | 5,4 | 5,7 |
| CD66 Hbase 7432 | Mtc2 | G | 62,9 | 9,7 | 8,8 | 5,9 | 6,2 |
| CD66 H 9566 | Mtc2 | G | 59,5 | 8,9 | 7,6 | | |
| CD66 H 7300 | Mtc2 | G | 70,4 | 10,6 | 9,5 | 6,6 | 6,4 |
| CD66 H 7559 | Mtc2 | D | 69,8 | 10,5 | 9,4 | 6,7 | 6,5 |
| CD66 H2 16105 | Mtc3 | G | 69,3 | 9,0 | 9,9 | 5,3 | 6,4 |
| CD66 H 9399 | Mtc3 | D | 64,2 | 8,3 | 9,6 | 5,2 | 6,1 |
| CD66 Hbase 7403 | Mtc3 | D | 71,2 | 8,9 | 9,6 | 5,1 | 6,4 |
| CD66 Hbase 7444 | Mtc5 | D | 59,9 | 9,9 | 9,4 | 5,6 | 6,7 |
| CD66 H 9400 | Mtc5 | D | 58,5 | 9,6 | 8,8 | 5,3 | 7,1 |
| CD66 Hbase 15211 | Mtc5 | D | 56,5 | 9,4 | 8,8 | 5,6 | 6,4 |
| CD66 H 9604 | Mtc5 | D | 60,3 | 9,6 | 8,7 | 5,5 | 7,1 |
| CD66 H 9864 | Mtc5 | D | 57,1 | 9,6 | 9,2 | 5,1 | 7,1 |
| CD66 Hbase 8761 | Mtc5 | G | 60,4 | 9,9 | 9,5 | 5,6 | 6,9 |
| CD66 H 7241 | Mtc5 | G | 67,1 | 10,5 | 9,9 | 6,5 | 7,4 |
| CD66 Hbase 15438 | Mtc3 | D | 67,2 | 8,7 | 9,0 | 5,2 | 6,1 |
| CD66 Hbase 15438 | Mtc4 | D | 66,2 | 8,8 | 9,6 | 5,4 | 5,8 |
| CD66 H2 16034 | Mtc2 | G | 61,6 | 9,8 | 9,1 | 5,7 | 6,2 |
| CD66 H2 16048 | Mtc3 | G | 66,5 | | | 5,0 | 6,0 |
| CD66 H2 16129 | Mtc4 | G | 68,9 | 8,8 | 9,6 | 5,1 | 6,2 |
| CD66 H2 16098 | Mtc5 | G | 57,4 | 9,1 | 9,1 | 5,2 | 7,0 |
| CD66 Hbase 7439 | Mtc1 | D | 22,7 | | | | |

Tableau 76 : Mesures en mm des métacarpiens des *Canis* des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale

| Numéro | latéralisation | L phy max | DT prox max | DAP mini prox | DAP max de la tête | DT milieu SH | DAP milieu SH | DT mini diaphyse | DAP condyle ext | DT distal max | DAP condyle int |
|-------------------------|----------------|-----------|-------------|---------------|--------------------|--------------|---------------|------------------|-----------------|---------------|-----------------|
| CD66 C-D 7000 | D | 174,4 | 35,4 | 4,9 | 16,6 | 11,5 | 11,6 | 11,4 | 30,4 | 28,7 | 31,7 |
| CD66 C-D 758 | D | | | | | 12,8 | 12,6 | | 33,6 | 30,2 | 34,8 |
| CD66 C-D 729 | D | | 37,2 | 5,1 | 17,0 | | | | | | |
| CD66 CD 7000 | G | 174,6 | 36,3 | 4,5 | 17,0 | 11,7 | 11,6 | | 30,9 | 32,1 | 29,6 |
| moyenne | | 174,50 | 36,30 | 4,83 | 16,87 | 12,00 | 11,93 | 11,40 | 31,63 | 30,33 | 32,03 |
| écart type | | 0,1414 | 0,9000 | 0,3055 | 0,2309 | 0,7000 | 0,5774 | | 1,7214 | 1,7039 | 2,6160 |
| CD66 H 7225 | D | 164,8 | 34,6 | 4,9 | 16,8 | 10,6 | 11,0 | 10,6 | | 29,8 | 32,5 |
| CD66 H 7225 | G | 165,8 | 32,4 | 4,6 | 16,8 | 10,8 | 11,0 | 10,8 | 31,1 | | |
| CD66 Hbase 7350 | D | | 37,9 | 4,7 | 17,2 | 11,8 | 11,7 | 11,6 | 31,4 | 29,8 | 32,5 |
| CD66 Hbase 15614 | G | 187,7 | 39,9 | 5,6 | 19,0 | 12,9 | 12,9 | 12,9 | 35,7 | 33,1 | 37,9 |
| CD66 H 7214 | D | 163,9 | 33,4 | 4,6 | 16,0 | 11,1 | 11,4 | | 31,2 | 27,8 | 32,8 |
| CD66 Hbase 7350 | D | | 38,2 | 4,7 | 17,2 | 11,7 | 12,2 | | 31,4 | | 32,6 |
| CD66 H 7625 | D | 189,3 | 41,0 | 7,0 | 18,4 | 12,4 | 13,1 | | 36,3 | 32,7 | 37,4 |
| CD66 H 7263 | G | | 35,9 | 5,0 | 17,1 | | | | | | |
| CD66 H 10839 | G | | 37,4 | 5,7 | 17,5 | | | | | | |
| CD66 H 9780 | G | | 35,0 | 6,8 | 18,3 | 11,5 | 11,9 | | | | |
| CD66 H 10160 | G | | | | | 12,9 | 13,2 | | | | |
| CD66 Hbase 7357 | G | 177,3 | 37,9 | 5,4 | 17,2 | 12,6 | 11,9 | | 32,2 | 30,3 | 35,8 |
| moyenne | | 174,80 | 36,69 | 5,36 | 17,41 | 11,83 | 12,03 | 11,48 | 32,76 | 30,58 | 34,50 |
| écart type | | 11,6852 | 2,6771 | 0,8547 | 0,8526 | 0,8460 | 0,8138 | 1,0436 | 2,2501 | 1,9934 | 2,4549 |

Tableau 77 : Mesures en mm des fémurs des *Canis* des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale

| Numéro | latéralisation | L max | DT prox max | DAP prox | DT mini diaphyse | DT distal max | DAP distal max | DT milieu | DAP milieu |
|--------------------------|----------------|---------|-------------|----------|------------------|---------------|----------------|-----------|------------|
| CD66 C-D 625 | G | 191,1 | 32,0 | 35,0 | 11,0 | 22,1 | 15,7 | 11,7 | 12,5 |
| CD66 C-D 7000 | D | 178,0 | 32,1 | 33,6 | 11,1 | 20,7 | 14,0 | 11,8 | 12,5 |
| CD66 C-D 827 | D | | 32,8 | | | | | | |
| CD66 C 6791 | D | | 30,5 | 32,0 | | | | | |
| CD66 E 2770 | G | | | | | 21,9 | 16,3 | | |
| CD66 C-D 1233-826 | D | | | | | 21,4 | 14,8 | 11,9 | 12,0 |
| CD66 C-D 3466 | D | | 33,1 | 34,2 | | | | | |
| CD66 C-D 1232 | G | | | | | 21,4 | 15,2 | 11,2 | |
| CD66 C-D 740 | G | | | | | 22,4 | 16,1 | 13,4 | |
| CD66 CD 7000 | G | 177,8 | 32,1 | 33,5 | 11,6 | 20,6 | 14,7 | 11,7 | 12,5 |
| moyenne | | 182,30 | 32,10 | 33,66 | 11,23 | 21,50 | 15,26 | 11,95 | 12,38 |
| écart type | | 7,6217 | 0,9011 | 1,1036 | 0,3215 | 0,6831 | 0,8264 | 0,7503 | 0,2500 |
| CD66 Hbase 7350 | G | 187,1 | 32,7 | 36,3 | 11,2 | 20,8 | 15,5 | 12,2 | 12,5 |
| CD66 Hbase 7350 | D | | | 36,6 | | | | 12,0 | 13,0 |
| CD66 H 7225 | G | | 30,0 | 31,7 | | | | | |
| CD66 Hbase 15460 | D | 179,2 | 33,6 | 36,0 | 12,9 | 25,2 | 18,3 | 13,0 | 12,4 |
| CD66 H1 15247 | G | 177,4 | 31,9 | 34,7 | 12,3 | 21,8 | 15,3 | 12,3 | 11,8 |
| CD66 H 9873 | D | 188,4 | | | 12,2 | 22,6 | 15,6 | 12,3 | 12,7 |
| CD66 H 10159 | G | 188,4 | 33,2 | 35,3 | | 22,8 | 16,1 | | |
| CD66 Hbase 15612 | G | 195,3 | 34,9 | 38,4 | 11,3 | 22,4 | 15,7 | 12,7 | 13,4 |
| CD66 Hbase 16030 | D | 179,1 | 31,3 | 35,8 | 12,4 | 22,5 | 16,5 | 12,9 | 12,9 |
| CD66 H 9476 | D | 168,1 | 29,3 | 32,4 | | 20,6 | 14,0 | 10,4 | 12,0 |
| CD66 H 7216-9948 | D | 185,9 | | | | | | | |
| CD66 Hbase 7421 | G | | | | 12,8 | 24,4 | 19,1 | 12,6 | 12,9 |
| CD66 H 7261 | G | 181,0 | | | 10,3 | 21,7 | 16,6 | 10,9 | 12,4 |
| CD66 H 10837 | D | 176,4 | 32,3 | 35,2 | 11,1 | 22,9 | 15,7 | 11,3 | 11,7 |
| CD66 H 7573 | G | 162,5 | | | 10,4 | 19,6 | 13,6 | 10,9 | 11,8 |
| CD66 H 3429 | D | | 29,9 | 32,2 | 11,1 | | | 11,2 | 10,7 |
| CD66 H 7273 | D | | | | 11,2 | | | 12,6 | 12,5 |
| CD66 Hinf 9557 | G | | | | 11,7 | 22,2 | | 12,6 | 13,4 |
| CD66 Hbase 7475 | D | | | | 9,8 | 20,3 | 15,4 | 10,5 | 11,6 |
| CD66 H 1707 | D | | | | 10,6 | 20,0 | 15,1 | 11,9 | 12,7 |
| CD66 H 10161 | D | | 35,6 | 39,5 | | 24,5 | 17,5 | | |
| CD66 Hinf 7567 | D | | 33,3 | 35,4 | | | | | |
| CD66 Hinf 9938 | D | | 27,7 | 32,1 | | | | | |
| CD66 Hbase 15528 | D | 196,4 | 35,7 | 38,6 | 11,8 | 22,6 | 16,0 | 13,4 | 13,2 |
| CD66 H 10198 | D | | 32,5 | 35,1 | | | | | |
| CD66 H 3349 | D | | | | | 19,4 | 13,9 | | |
| CD66 H 1700 | D | | | | | 23,8 | | | |
| CD66 H 7517 | D | | | | | 19,0 | 14,0 | | |
| CD66 H 10870 | G | | | 36,1 | | | | 11,6 | 12,0 |
| CD66 H 3348 | G | | | | | 19,4 | 13,9 | | |
| CD66 H 1026 | G | | 30,3 | 32,2 | | | | | |
| CD66 H 940 | G | | | | | 20,1 | 14,8 | | |
| CD66 H 1698 | G | | 33,3 | 34,9 | 12,1 | | | 12,7 | 13,0 |
| CD66 Hbase 7360 | G | 159,9 | | 30,7 | 10,1 | 18,7 | 13,6 | 10,5 | 10,0 |
| CD66 H 1034 | G | 160,1 | 29,6 | 33,3 | 10,6 | 20,4 | 14,7 | 11,0 | 10,6 |
| CD66 H 9785 | G | | 33,0 | 34,7 | | | | | |
| moyenne | | 179,01 | 32,11 | 34,87 | 11,36 | 21,47 | 15,40 | 11,89 | 12,24 |
| écart type | | 11,9069 | 2,2033 | 2,3414 | 0,9245 | 1,8907 | 1,5089 | 0,9141 | 0,9137 |

Tableau 78 : Mesures en mm des tibias des *Canis* des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale

| Numéro | latéralisation | L max calca | DT milieu calca | DT max calca | DAP max calca |
|-------------------------|----------------|-------------|-----------------|--------------|---------------|
| CD66 C 9744 | G | 44,7 | 7,8 | 18,9 | 18,6 |
| CD66 B 6629 | G | 41,2 | 6,2 | 15,6 | 16,4 |
| moyenne | | 42,95 | 7,00 | 17,25 | 17,50 |
| écart type | | 2,4749 | 1,1314 | 2,3335 | 1,5556 |
| CD66 Hbase 7350 | D | 43,4 | 7,2 | 18,5 | 17,8 |
| CD66 Hbase 15529 | D | 46,0 | 7,7 | 17,9 | 19,0 |
| CD66 H? 9877 | G | 42,6 | 6,5 | 17,3 | 17,4 |
| CD66 H 7294 | G | 41,9 | 7,1 | 16,5 | 16,4 |
| CD66 Hbase 15608 | G | 45,9 | 7,8 | 17,9 | 18,6 |
| CD66 H 7509 | D | 38,9 | 6,2 | 15,8 | 15,7 |
| CD66 H 2593 | G | 44,3 | 7,8 | 17,3 | 18,4 |
| CD66 H 999 | G | 46,5 | 7,5 | 18,2 | 18,5 |
| CD66 Hsup 9857 | G | 46,2 | 7,1 | | 18,1 |
| CD66 Hbase 7415 | G | 45,0 | 7,4 | 18,4 | 17,8 |
| CD66 H 7510 | G | 42,1 | 6,6 | 16,0 | 15,9 |
| CD66 H 7556 | D | | 8,0 | 19,7 | 18,7 |
| CD66 H 3084 | D | 41,5 | 7,4 | 17,9 | 17,6 |
| CD66 H 995 | D | 46,8 | 7,9 | 19,4 | 18,5 |
| CD66 H 7508 | D | 41,9 | 7,0 | 18,3 | 16,2 |
| CD66 H1b 15010 | D | 43,9 | 7,5 | 18,7 | 17,6 |
| CD66 Hcr 7787 | D | 40,5 | 6,7 | 17,4 | 18,0 |
| CD66 Hbase 7420 | D | 44,9 | 7,1 | 18,8 | 17,8 |
| CD66 H 7539 | D | 41,9 | 6,8 | 17,2 | 17,7 |
| moyenne | | 43,57 | 7,23 | 17,84 | 17,67 |
| écart type | | 2,2847 | 0,5097 | 1,0623 | 0,9667 |

Tableau 79 : Mesures en mm des calcaneus des *Canis* des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale

| Numéro | latéralisation | DAP max talus | DT de la tête talus | DT trochlée talus | DT mini col talus | H max | DAP troch med talus |
|-------------------------|----------------|---------------|---------------------|-------------------|-------------------|--------|---------------------|
| CD66 B? | G | 27,2 | 12,9 | 14,7 | 11,5 | 15,2 | 18,1 |
| CD66 Hbase 7350 | D | 23,4 | 11,4 | 12,4 | 9,6 | 13,2 | 15,8 |
| CD66 Hbase 15530 | D | 27,2 | 11,3 | 14,0 | 9,9 | 14,6 | |
| CD66 Hbase 7414 | G | 26,2 | 12,3 | 14,6 | 10,5 | 14,5 | 18,0 |
| CD66 Hbase 7359 | G | 23,2 | 11,2 | 12,6 | 9,9 | 13,4 | 15,6 |
| CD66 Hcr 7345 | G | 24,0 | 11,3 | 12,7 | 10,1 | 13,3 | 15,3 |
| CD66 Hbase 15613 | G | 26,8 | 11,8 | 14,0 | 11,1 | 14,7 | 18,4 |
| CD66 H 9808 | G | 26,9 | 11,8 | 14,6 | 10,8 | 13,7 | 16,9 |
| CD66 B 2373 | G | 25,5 | 11,9 | 14,3 | 10,6 | 13,1 | 17,1 |
| CD66 H 3072 | G | 25,0 | 11,3 | 13,1 | 10,1 | 13,3 | |
| CD66 H 3080 | G | 26,1 | 12,6 | 13,3 | 11,5 | 14,0 | 16,6 |
| CD66 H 7330 | G | 23,4 | 10,6 | 12,0 | 9,9 | 12,1 | 14,5 |
| CD66 H 3302 | G | 24,8 | 12,6 | 13,8 | 11,0 | 13,1 | 16,0 |
| CD66 H 10007 | G | 23,4 | 10,9 | 12,7 | 9,9 | 12,4 | 14,9 |
| CD66 H 1088 | D | 25,9 | 12,3 | 13,1 | 10,6 | 13,8 | 16,4 |
| CD66 H 9886 | D | 25,5 | 11,0 | 12,7 | 9,1 | 13,8 | 15,6 |
| CD66 H 9814 | D | 23,1 | 9,6 | 11,7 | 8,6 | 12,5 | 14,2 |
| CD66 Hcr 7789 | D | 22,3 | 10,0 | 12,2 | 8,9 | 12,4 | 14,3 |
| moyenne | | 24,86 | 11,41 | 13,16 | 10,12 | 13,41 | 15,97 |
| écart type | | 1,5451 | 0,8437 | 0,9089 | 0,7910 | 0,7846 | 1,2742 |

Tableau 80 : Mesures en mm des talus des *Canis* des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale

| Numéro | Partie | latéralisation | Longueur | DT distal max | DAP distal | DAP milieu | DT au milieu |
|-------------------------|--------|----------------|----------|---------------|------------|------------|--------------|
| CD66 C-D 645 | Mtt2 | D | 66,9 | 8,4 | 7,7 | 6,1 | 5,8 |
| CD66 C-D 7000 | Mtt2 | D | 63,0 | 8,0 | 7,5 | 5,6 | 5,7 |
| CD66 C-D 7000 | Mtt3 | D | 71,3 | 8,3 | 8,7 | 5,1 | 6,5 |
| CD66 C-D 7000 | Mtt4 | D | 73,9 | 8,2 | 8,6 | 5,1 | 6,0 |
| CD66 C-D 7000 | Mtt5 | D | 68,3 | 8,4 | 7,7 | 5,3 | 4,9 |
| CD66 Hbase 7350 | Mtt2 | D | 68,5 | 8,7 | 7,8 | 5,9 | 5,9 |
| CD66 Hbase 7350 | Mtt3 | D | 78,1 | 8,6 | 8,6 | 5,3 | 7,1 |
| CD66 Hbase 7350 | Mtt4 | D | 80,0 | 8,3 | 8,5 | 5,7 | 6,4 |
| CD66 Hbase 7350 | Mtt5 | D | 71,2 | 8,6 | 7,9 | 6,2 | 4,8 |
| CD66 Hbase 7350 | Mtt2 | G | 68,1 | 8,5 | 6,0 | 6,0 | 6,0 |
| CD66 Hbase 7350 | Mtt5 | G | 72,1 | | | 6,3 | 4,7 |
| CD66 H 7225 | Mtt3 | G | 72,5 | 8,1 | | 5,2 | 6,6 |
| CD66 Hbase 15592 | Mtt2 | G | 74,1 | 9,2 | 9,1 | 6,8 | 6,0 |
| CD66 Hbase 15601 | Mtt3 | G | 82,2 | 8,8 | 10,1 | 6,2 | 7,0 |
| CD66 Hbase 15602 | Mtt4 | G | 83,5 | 8,5 | 9,9 | 6,2 | 6,4 |
| CD66 Hbase 15600 | Mtt5 | G | 75,7 | 9,0 | 9,1 | 6,9 | 5,5 |
| CD66 Hbase 15438 | Mtt5 | D | 66,7 | 8,7 | 8,1 | 5,3 | 5,0 |
| CD66 Hinf 9941 | Mtt2 | G | 68,7 | | | 5,9 | 6,1 |
| CD66 H 8773 | Mtt2 | G | 62,9 | 8,4 | 7,8 | 5,4 | 5,7 |
| CD66 Hbase 15421 | Mtt2 | D | 67,3 | 8,5 | 8,2 | 5,6 | 6,1 |

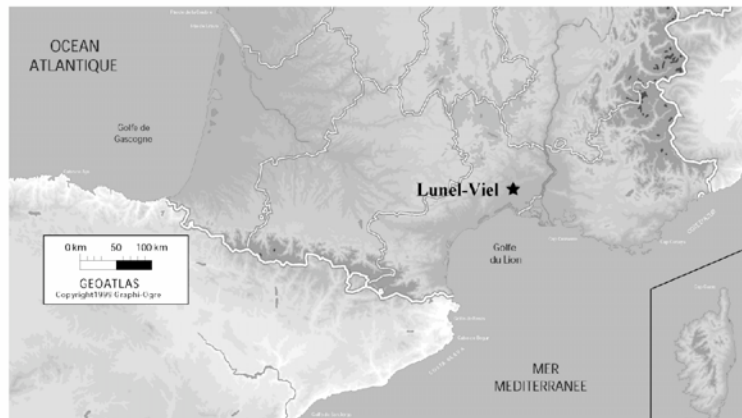
Tableau 81 : Mesures en mm des métatarsiens des *Canis* des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale

| Numéro | Partie | Ant/Post | Précision anat | latéralisation | Longueur | DT distal max | DAP distal | DT prox | DAP prox | DAP milieu | DT milieu |
|-------------------------|--------|----------|----------------|----------------|----------|---------------|------------|---------|----------|------------|-----------|
| CD66 Hbase 7350 | Pha1 | post | II | D | 22,8 | 7,2 | 5,6 | 8,3 | 7,6 | 5,5 | 5,4 |
| CD66 Hbase 7350 | Pha1 | post | III | D | 26,9 | 7,0 | 5,9 | 7,7 | 7,6 | 4,9 | 5,3 |
| CD66 Hbase 7350 | Pha1 | post | IV | D | 26,7 | 6,9 | 5,7 | 7,8 | 7,4 | 4,9 | 5,1 |
| CD66 Hbase 7350 | Pha1 | post | V | D | 22,0 | 6,6 | 5,3 | 8,0 | 7,1 | 5,1 | 4,7 |
| CD66 Hbase 7350 | Pha1 | post | II | G | 22,5 | 7,0 | 5,6 | 8,0 | 7,6 | 5,4 | 5,2 |
| CD66 Hbase 7350 | Pha1 | post | III | G | | 7,0 | 5,7 | | | 4,7 | 5,0 |
| CD66 Hbase 7350 | Pha1 | ant | II | D | 22,3 | 7,1 | 6,0 | 8,4 | 8,0 | 5,4 | 5,5 |
| CD66 Hbase 7350 | Pha1 | ant | V | D | 21,7 | 7,0 | 6,0 | 8,6 | 7,6 | 5,2 | 5,3 |
| CD66 Hbase 15595 | Pha1 | post | III | G | 30,0 | 7,0 | 6,2 | 8,3 | 8,3 | 5,1 | 5,5 |
| CD66 Hbase 15607 | Pha1 | post | IV | G | 30,0 | 6,9 | 5,6 | 8,3 | 7,9 | 4,9 | 5,2 |
| CD66 Hbase 15617 | Pha1 | post | V | G | 24,8 | 6,9 | 5,6 | 8,5 | 7,6 | 5,5 | 5,0 |
| CD66 Hbase 15621 | Pha2 | post | II | G | 16,0 | 7,0 | 5,1 | 7,5 | 7,0 | 4,3 | 5,9 |
| CD66 Hbase 15618 | Pha2 | post | III | G | 20,8 | 6,9 | 5,1 | 7,3 | | 3,8 | 4,7 |
| CD66 Hbase 15620 | Pha2 | post | IV | G | 21,3 | 7,1 | 4,9 | 7,3 | | 3,9 | 4,9 |
| CD66 Hbase 15619 | Pha2 | post | V | G | 14,9 | 6,9 | 5,1 | 7,5 | 6,7 | 4,2 | 5,5 |

Tableau 82 : Mesures en mm des phalanges des *Canis* de l'ensemble 5 de la grotte de l'Escale

*Partie 5 Les Canis de la deuxième
moitié du Pléistocène moyen et du
Pléistocène supérieur*

Chapitre 1



Grotte de Lunel-Viel 1

I. Présentation du gisement de Lunel-Viel

La grotte de Lunel-Viel 1, ou grotte n°1 du Mas des Caves se situe dans l'Hérault, à proximité du village éponyme de Lunel-Viel. La cavité fait partie d'un système karstique creusé dans un calcaire miocène, dans lequel trois autres grottes ont été décrites (Figure 121) [Bonnet 1967, E. Bonifay 1981, Le Grand 1994a et b, Fosse 1994].

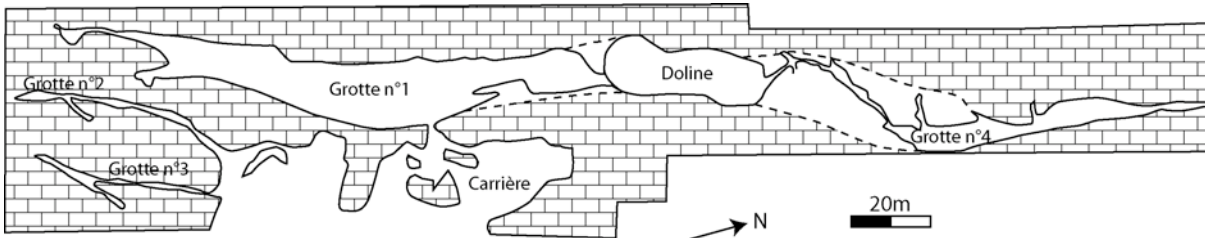


Figure 121 : Plan des cavités de Lunel-Viel. Modifié d'après Bonifay 1981 et Le Grand 1994

Lunel-Viel 1 fut découverte en 1800 lors des travaux d'exploitation de la carrière. Entre 1824 et 1827, Marcel de Serres entreprend des fouilles dans la cavité et récolte un riche matériel paléontologique. Après une longue période d'abandon de tout type d'exploitation du site, E. Bonifay entreprend entre 1962 et 1983 de réaliser des fouilles, afin d'établir une stratigraphie du gisement. La grotte n°1 formait à l'origine un conduit unique avec la grotte n°4. L'effondrement d'une partie du toit de la doline, vraisemblablement au cours de la seconde moitié du Pléistocène moyen, a entraîné la séparation des deux cavités.

A. Stratigraphie et taphonomie

Quatorze couches ont été identifiées (Figure 122) sur la base des caractéristiques macroscopiques des sédiments (Bonifay E. 1968). Les couches 1 à 5 correspondent à un premier ensemble stratigraphique, dont la mise en place résulte vraisemblablement du glissement de matériel dans la cavité alors que celle-ci était déjà partiellement obstruée (Le Grand 1994b). Dans le second ensemble (couches 6 à 14), le matériel est considéré comme étant en position primaire (Le Grand 1994b).

Les études taphonomiques conduites sur le matériel lithique (Le Grand 1994a et b) et sur les assemblages osseux (Fosse 1994) ont permis de discuter de la validité de ces ensembles. Les raccords effectués sur les pièces en silex mettent en évidence de nombreux remontages inter-couches, remettant en question l'intégrité stratigraphique du gisement. De plus, des raccords entre le matériel provenant des deux ensembles stratigraphiques ont été réalisés. La distribution de ces raccords indique que les dépôts ont été mis en place par des processus de transport tels que le ruissellement et la gravité et ont par la suite, été très peu perturbés (Le Grand 1994b).

Au vu de ces résultats, Fosse (1994) propose d'analyser les restes de faunes en considérant d'une part un ensemble regroupant les couches 1 à 5 et d'autre part, le matériel provenant des couches 6 à 11.

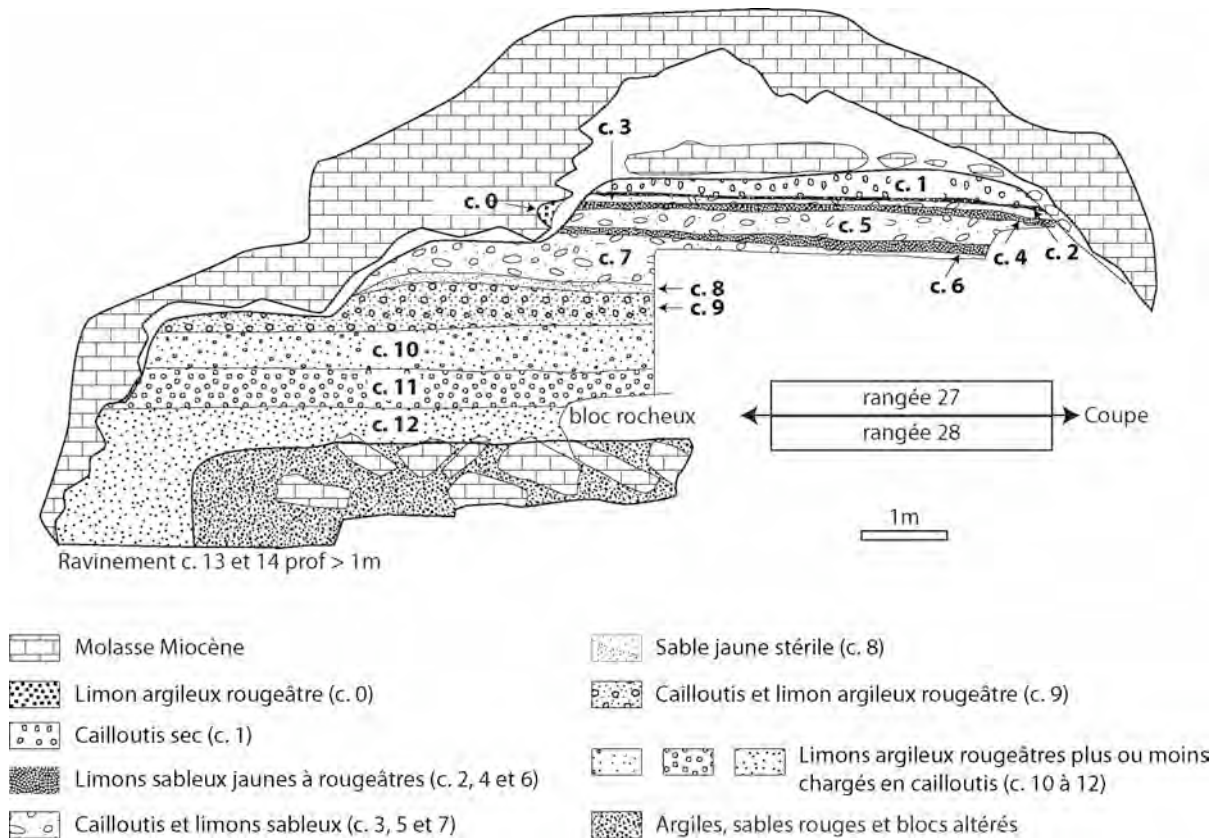


Figure 122 : Stratigraphie de la grotte de Lunel-Viel 1. Modifié d'après relevés d'E. Bonifay, in M.-F. Bonifay 1971

B. Associations fauniques

La grotte 1 de Lunel-Viel renferme une riche faune (Tableau 83) dominée par les Cervidés, les Equidés et les Bovidés (Brugal 1984, Fosse 1994). Parmi les carnivores, ce sont les restes de *Hyaenidae* qui dominent nettement dans les deux ensembles.

Il faut également noter la présence de quelques micro-mammifères ; *Microtus brecciensis*, *Pitymys duodecimcostatus* (Jeannet 1976), et de nombreux oiseaux tels que *Hieraaetus fasciatus* et *Falco naumanni* (Mourer-Chauviré 1975a) caractéristiques des zones méditerranéennes. De nombreux restes de léporidés et de tortues ont également été retrouvés.

Les associations fauniques des deux ensembles stratigraphiques apportent des informations paléoenvironnementales importantes. Dans l'ensemble supérieur, les espèces animales témoignent d'un environnement semi-ouvert comprenant des étendues d'Herbacés et des espaces boisés, alors que dans l'ensemble inférieur, le paysage apparaît un peu plus fermé (Fosse 1994). Les données climatiques, apportées principalement par l'avifaune et les grands mammifères, indiquent qu'il régnait, lors de la mise en place de l'ensemble supérieur, un climat plus chaud que dans le niveau inférieur.

| Espèces | Ens sup c.1 à c.5 | Ens inf c.6 à c.11 |
|---|-------------------|--------------------|
| <i>Dicerorhinus etruscus</i> | x | x |
| <i>Cervus elaphus</i> | xx | xx |
| <i>Euctenoceros mediterraneus</i> | xx | xx |
| <i>Capreolus</i> cf. <i>süßenbornensis</i> | | x |
| <i>Equus mosbachensis palustris</i> | xx | x |
| <i>Equus hydruntinus</i> ssp. | x | x |
| <i>Bison priscus</i> aff. <i>crassicornis</i> | | x |
| <i>Bos primigenius trochoceros</i> | xx | xx |
| <i>Sus</i> sp. | x | x |
| <i>Ursus</i> cf. <i>deningeri</i> | | x |
| <i>Crocota spelaea intermedia</i> | xx | xx |
| <i>Hyaena prisca</i> | x | x |
| <i>Canis lupus lunellensis</i> | x | x |
| <i>Cuon priscus</i> | | x |
| <i>Vulpes vulpes</i> | x | x |
| <i>Felis (Panthera) lunellensis</i> | x | x |
| <i>Felis spelaea</i> | x | x |
| <i>Felis (Lynx) cf. pardina</i> | | x |
| <i>Felis (Lynx) spelaea</i> | x | x |
| <i>Felis monspessulana</i> | | x |
| <i>Meles thoralis spelaeus</i> | x | x |
| <i>Lutra</i> sp. | | x |
| <i>Mustela palerminea</i> | | x |

Tableau 83 : Liste faunique des mammifères par ensemble stratigraphique, d'après Fosse 1994. Les croix sont fonction de l'abondance relative des espèces, x = présent ; xx = abondant.

C. Éléments de datations

Les espèces identifiées dans la grotte n°1 de Lunel-Viel permettent de situer chronologiquement la période pendant laquelle se sont mis en place les dépôts. La présence d'espèces archaïques telles que *Dicerorhinus etruscus*, *Haploidoceros mediterraneus* (anciennement genre *Euctenoceros*, Croitor *et al.* 2008) et *Meles thoralis*, témoignent du maintien dans la région méditerranéenne de taxons de type villafranchien. L'attribution spécifique des restes de mustélidés a cependant été récemment remise en question (Argant & Mallye 2005, Mallye 2007) et atteste de la présence d'espèces, tel que *Meles meles*, plus typiques du Pléistocène moyen. D'autres taxons tels que *Equus hydruntinus* et *Crocota spelaea* indique que les dépôts se sont vraisemblablement mis en place à la fin de l'interglaciaire Mindel-Riss *sensu* E. Bonifay (1975), c'est-à-dire à la fin du Pléistocène moyen ancien, vers 350 ka.

II. Les restes de grands *Canidae*

Les restes de deux espèces de grands Canidés ont été découverts à Lunel-Viel 1. M.-F. Bonifay (1971) définit sur la base de 44 restes attribuables au genre *Canis*, une nouvelle sous-espèce, *Canis lupus lunellensis*, qui se distingue des loups actuels par sa petite stature.

Un tri effectué sur l'ensemble du matériel, notamment sur les restes non déterminés, nous a permis d'isoler 123 nouvelles pièces se rapportant à ces carnivores. Parmi les restes de grands *Canidae*, la majeure partie du matériel est attribuable au genre *Canis* (95,3% du NR étudié) dont 58,9% proviennent de l'ensemble inférieur (couches 6 à 12). L'autre partie du matériel se rapporte au genre *Cuon*.

Bien que nous ayons systématiquement testé les remontages (*s.l.*) sur le matériel osseux et dentaire, seul un raccord entre deux parties d'un radius, au sein de la couche 9 et un appariement entre deux

hémi-mandibules des couches 10 et 11, ont pu être effectués. Ces quelques indications ne remettent donc pas en question les ensembles stratigraphiques précédemment individualisés et nous proposons par conséquent de conserver les deux ensembles pour la suite de l'analyse.

A. Représentation anatomique

Tous les éléments anatomiques ne sont pas représentés (Tableau 84). Une grande partie des carpiens, tarsiens et du squelette axial (vertèbres thoraciques et lombaires, côtes et sacrum) sont en effet, complètement absents de l'assemblage. Il en est de même pour la fibula, les patellas et les sésamoïdes. On peut noter d'autre part, que les éléments du squelette post-crânien sont nettement sous-représentés par rapport aux parties crâniennes et dentaires. Cette représentation anatomique pourrait être liée à la présence et l'impact des hyènes et autres grands carnivores dans la cavité (Fosse 1994). Cependant, parmi l'ensemble des restes de *Canis*, seul 2% portent des traces imputables à l'action d'un carnivore.

| Parties anatomiques | Ensemble sup Couches 1 à 5 | | | Ensemble inf Couche 6 à 12 | | | Total NRD |
|--|-------------------------------|----------------|-----|-------------------------------|-----------------|-----|--------------|
| | NRD | NMI c | NME | NRD | NMI c | NME | |
| Maxillaires et dents supérieures isolées | 13 | 5 | 9 | 17 | 12 | 20 | 60 |
| Mandibules et dents inférieures isolées | 26 | 6 | 11 | 62 | 9 | 17 | 88 |
| Crânes | 2 | 2 | 2 | 5 | 5 | 5 | 7 |
| Atlas | 0 | 0 | 0 | 4 | 4 | 4 | 4 |
| Axis | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| autres vertèbres cervicales | 5 | 1 | 5 | 5 | 1 | 5 | 10 |
| vertèbres caudales | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Scapula | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Humérus | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 3 |
| Radius | 0 | 0 | 0 | 4 | 3 | 3 | 4 |
| Ulna | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 | 2 | 2 |
| Scapholunatum | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Pisiforme | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Métacarpiens | 5 | 1 | 5 | 1 | 1 | 1 | 6 |
| Coxal | 4 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 4 |
| Fémur | 3 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| Patella | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Tibia | 3 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 3 |
| Calcaneus | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 |
| Cuboïde | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Cunéiforme3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Métatarsiens | 5 | 2 | 5 | 3 | 2 | 3 | 8 |
| Phalanges | 2 | 1 | 2 | 4 | 1 | 4 | 6 |
| TOTAL | 73 | NMI = 6 | | 145 | NMI = 12 | | 218 |

Tableau 84 : Décomptes des restes de *Canis* provenant de la grotte de Lunel-Viel 1. Le nombre de restes (NR) et le nombre minimum d'individus de combinaison (NMIc) sont figurés pour les deux ensembles stratigraphiques.

1. Données biologiques

A partir du matériel isolé, nous avons pu décompter 6 individus dans l'ensemble supérieur et 12 dans l'ensemble inférieur (Tableau 84). Parmi ces derniers, les restes de 3 individus immatures ont été identifiés (Figure 123). La présence de ces très jeunes individus, laisse suggérer, eu égard à l'éthologie des loups actuels (*cf.* Partie 3), que la cavité a pu être occupée par ce carnivore et utilisée temporairement comme lieu de mise bas.

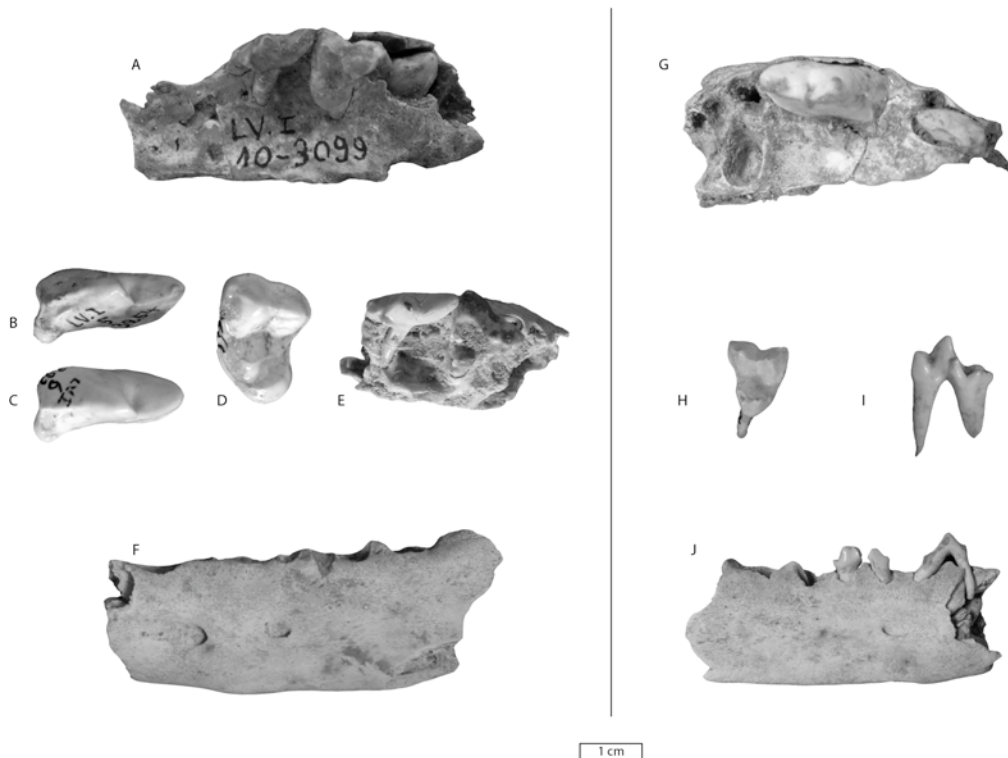


Figure 123 : Restes de jeunes *Canis* provenant de la grotte de Lunel-Viel 1. A à F : éléments gauches ; G à J : éléments droits. Les pièces A à E et G et H sont présentées en vue occlusale, F et J en vue vestibulaire et I en vue linguale. A : Hémi-maxillaire avec Ud3, Ud4 et germe de la UP4 ; B et C : germes de UP4 ; D : germe de UM1 ; E : hémi-maxillaire avec Ud3 et Ud4 ; F : Hémi-mandibule ; G : Hémi-maxillaire avec UP3 et UP4 en cours d'éruption ; H : Ud4 ; I : Ld3 et J : Hémi-mandibule avec Ld2 et Ld3 (cassée).

2. Stature et dimorphisme sexuel

La rareté des éléments du squelette post-crânien n'autorise pas d'analyses de la stature et du dimorphisme sexuel. Les restes crâniens et dentaires sont par conséquent utilisés pour cette approche.

La bonne conservation des canines supérieures offre un potentiel intéressant pour discuter de l'attribution sexuelle des individus. L'analyse des éléments crâniens les mieux préservés (*i.e* fragments de maxillaires et canines complètes isolées) met en évidence la présence dans la grotte d'individus des deux sexes. Sur la base des mesures de la canine supérieure (Figure 124), il est par ailleurs possible de séparer deux groupes : les femelles, représentées par 5 individus (2 dans l'ensemble supérieur ; 3 dans l'ensemble inférieur) et les mâles par autant de spécimens (2 en sup et 3 en inf.). Le SSD, calculé sur la base de cette diagnose est égal à 1,09 [1,07 ; 1,11]. Il est tout à fait comparable à celui observé pour les populations actuelles.

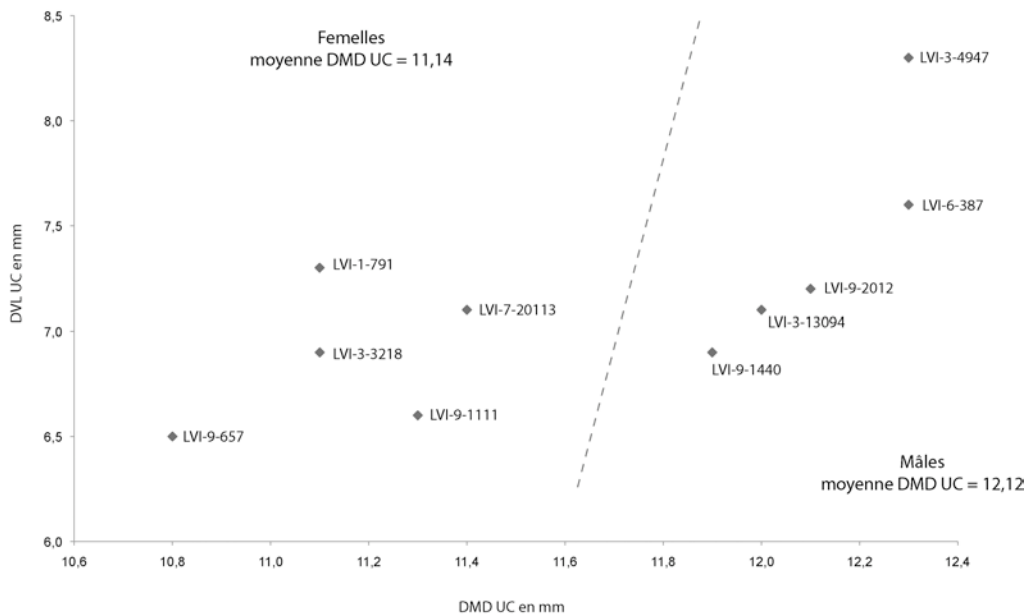


Figure 124 : diagramme de dispersion des diamètres vestibulo-lingual et mésio-distal des canines supérieures des *Canis* de la grotte 1 de Lunel-Viel

En terme de stature, les individus de Lunel-Viel 1 (toutes couches confondues) apparaissent plus grands que les *Canis* des périodes antérieures, avec un masse corporelle moyenne estimée de l'ordre de 23 kg (Tableau 85). Notons cependant que parmi les quatre individus utilisés pour cette estimation, au moins deux d'entre eux (13094 et 4947) apparaissent, sur la base des mensurations des canines supérieures, être des mâles.

| Numéro | L. tot $y=2,7574x - 5,0824$ | L. condylobasale $y=3,3557x - 6,3899$ | DVL min UP4 $y=2,3765x - 0,8678$ | L. max mand $y=2,8816x - 4,9853$ | H br. Mont. $y=2,8108x - 3,8008$ | H mand (LP3 - LP4) $y=1,8683x - 1,1519$ | Surface LMI $y=1,0701x - 1,1596$ | Poids moyen estimé |
|---|--------------------------------|--|-------------------------------------|-------------------------------------|-------------------------------------|--|-------------------------------------|--------------------|
| 1031 | 25,2 | 26,05 | 23,17 | | | | | 24,81 |
| 13094 | 20,55 | 18,52 | 24,13 | | | | | 21,07 |
| 3814 | | | | 19,31 | 13,57 | 23,09 | 24,78 | 20,19 |
| 4947 | | | 29,28 | 22,63 | | | 27,13 | 26,35 |
| <i>Poids moyen global estimé pour la population de Lunel-Viel 1</i> | | | | | | | | 23,10 |

Tableau 85 : Estimation du poids moyen des *Canis* de la grotte de Lunel-Viel 1

La population de *Canis* de la grotte de Lunel-Viel 1 est constituée de jeunes (non sexés), de mâles et de femelles, reflétant une population naturelle. Seule la représentation anatomique et notamment le manque de plusieurs éléments du squelette post-crânien, en partie liée à l'activité d'un grand carnivore, limite l'acquisition de données sur cette population fossile.

B. Description anatomique et données biométriques

1. Le crâne

LVI-9-2340 ; LVI-9-2206 ; LVI-9-1031 ; LVI-9-20207 ; LVI-11-Rem ; LVI-3-13094 ; LVI-4-468 ; LVI (sans indication)

Plusieurs crânes, relativement bien conservés, ont été retrouvés à Lunel-Viel 1. La plupart provient de l'ensemble inférieur et ils présentent une morphologie très différente de celle des Canidés des gisements plus anciens de Ceyssegues et de l'Escale.

Au niveau de l'arrière crâne, les bulles tympaniques sont larges et gonflées, le foramen magnum est développé latéralement, le triangle occipital est haut et présente des reliefs osseux nettement développés. La crête sagittale est également forte et haute. Sur la partie supérieure, les pariétaux sont gonflés et donnent un aspect général au crâne, moyennement robuste (Figure 125). Plus antérieurement, le palais est plus long et plus large que chez les *Canis* du Pléistocène inférieur et début du Pléistocène moyen.

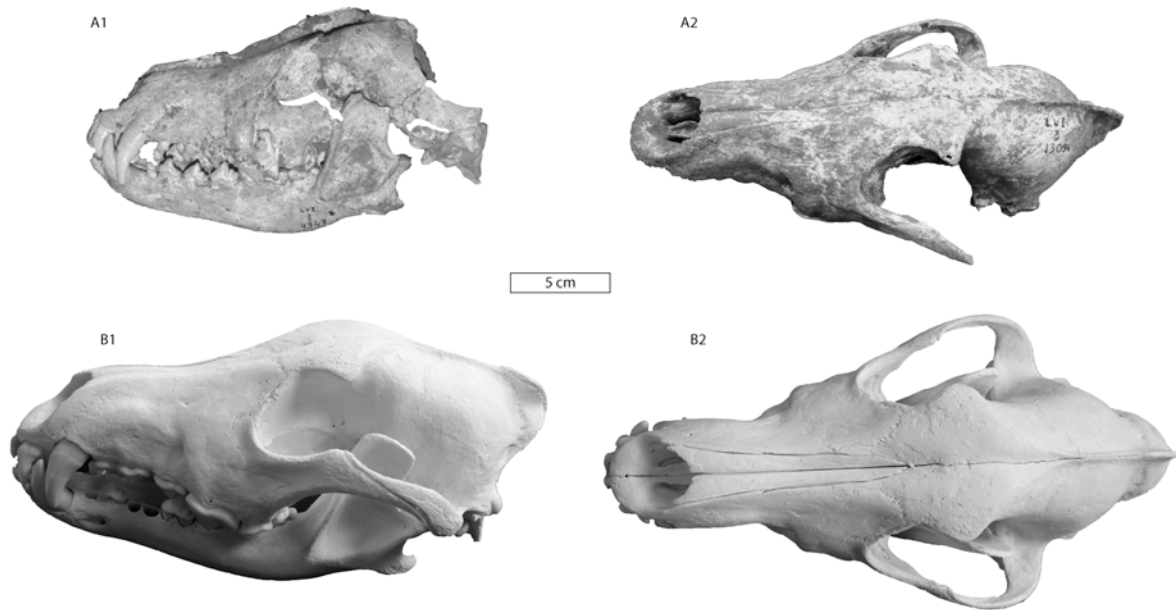


Figure 125 : Comparaison de la morphologie des crânes de *Canis* de Lunel-Viel en A et des crânes de loups actuels (*Canis lupus italicus*), en B. Les crânes sont présentés en vue latérale (vues 1A et 1B) et supérieure (vues 2A et 2B).

Leur morphologie apparaît tout à fait comparable à celle des loups actuels. Ils possèdent par rapport aux *Canis* de Ceyssegues et de l'Escale, un crâne globalement plus long et plus robuste.

| Numéro | L totale | L condylobasale | L basale | DT max du palais | DT mini du palais | DT palais aux alv C | L sup neurocrâne | L viscérocrâne | L faciale | H triangle occipital | L med palais | L sta-pala | DT otion-otion | DT max cond occ | DT max proc para | DT max trou occ | H trou occ | DT max neurocrâne |
|-------------------|----------|-----------------|----------|------------------|-------------------|---------------------|------------------|----------------|-----------|----------------------|--------------|------------|----------------|-----------------|------------------|-----------------|------------|-------------------|
| LVI-9-2340 | | | | 69,5 | 36,4 | | | | | | | | | | | | | |
| LVI-9-2206 | 217,3 | | | 71,3 | 36,5 | | 92,6 | 108,0 | 130,8 | | 104,0 | | | | | | | |
| LVI-9-1031 | | | | | | | | | | 53,2 | | 34,7 | 66,8 | 38,2 | 50,9 | 18,4 | 12,5 | 61,4 |
| LVI-9-20207 | 224,6 | 211,9 | | 67,5 | 35,9 | 39,2 | 110,9 | 122,5 | 99,1 | 56,0 | 105,5 | 35,9 | 73,6 | 47,0 | | 22,3 | 15,2 | 61,9 |
| LVI-3-13094 | 208,6 | 191,4 | 181,9 | 64,5 | 34,2 | 38,7 | 95,2 | 102,9 | 122,4 | 49,1 | 97,9 | | 66,3 | 39,2 | | 18,6 | 12,5 | 60,0 |
| moyenne | 216,8 | 201,7 | 181,9 | 68,2 | 35,8 | 39,0 | 99,6 | 111,1 | 117,4 | 52,8 | 102,5 | 35,3 | 68,9 | 41,5 | 50,9 | 19,8 | 13,4 | 61,1 |
| écart type | 8,0 | 14,5 | - | 2,9 | 1,1 | 0,4 | 9,9 | 10,2 | 16,4 | 3,5 | 4,0 | 0,8 | 4,1 | 4,8 | - | 2,2 | 1,6 | 1,0 |

Tableau 86 : Mesures des crânes de *Canis* de Lunel-Viel 1 (en mm).

A partir des données biométriques sur le crâne (Tableau 86), la comparaison entre les individus de Lunel-Viel 1 et les populations de loups actuels, démontre que des différences statistiques existent. Ces dernières ne sont cependant pas de même nature selon la population actuelle considérée.

Par rapport aux loups d'Italie (Figure 126, diagramme A), des différences de format, vraisemblablement liées à des variations du diamètre minimal du palais, sont mises en évidence. Il est important de rappeler que des différences au niveau de la largeur du palais sont mises en évidence entre les loups actuels de Pologne et de Bulgarie (*cf.* Partie 3). Il semble donc que ce caractère soit plus à mettre en relation avec des différences de régime alimentaire qu'avec une variation spécifique.

D'autre part, les analyses montrent que par rapport aux loups portugais et bulgares (Figure 126, diagrammes B et C), les différences avec Lunel-Viel, sont cette fois, strictement isométriques.

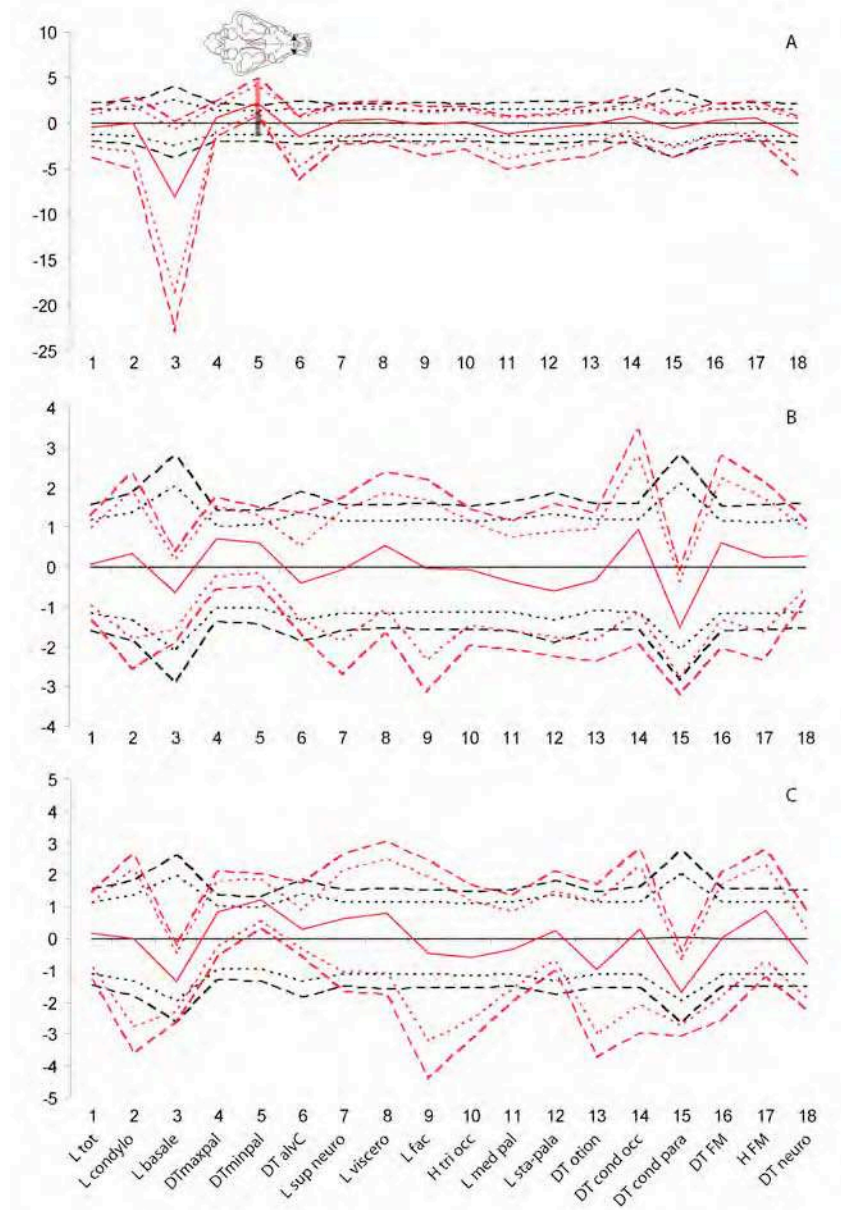


Figure 126 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des *Canis* de Lunel-Viel 1 (en rouge) par rapport à plusieurs populations de loups actuels (en noir : En A : loups italiens ; en B : loups portugais et en C : loups bulgares) après élimination des différences de taille isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

La morphométrie crânienne indique par conséquent qu'il n'est pas possible de différencier les *Canis* de Lunel-Viel 1 des loups actuels, autrement que par leur stature.

2. Maxillaires et dents supérieures

Ensemble supérieur : LVI-3-4947 ; LVI-c2-54 ; LVI-5-3254 ; LVI-5-3697 ; LVI-5-3631 ; LVI-3-4194 ; LVI-1-791 ; LVI-3-3218 ; LVI-3-3347 ; LVI-5-62379 ; LVI-4-5984 ; LVI-5-386 ; LVI-3-13094 ; LVI-5-3600. **Ensemble inférieur :** LVI-6-12556 ; LVI-9-2340 ; LVI-9-2206 ; LVI-9-1031 ; LVI-9-20207 ; LVI-10-7132 ; LVI-10-7738 ; LVI-6-5252 ; LVI-6-387 ; LVI-9-1440 ; LVI-9-1111 ; LVI-9-657 ; LVI-9-2012 ; LVI-7-20113 ; LVI-7-19480 ; LVI-7-19475 ; LVI-9-19476 ; LVI-12-3134 ; LVI-7-4666 ; LVI-7-19477 ; LVI-9-7504 ; LVI-9-1110 ; LVI-7-8801 ; LVI-6-8188 ; LVI-9-658 ; LVI-6-5258 ; LVI-6-387 ; LVI-12-3139 ; LVI-9-9328 ; LVI-9-649 ; LVI-6-12163 ; LVI-9-9258 ; LVI-6-330 ; LVI-7-3087 ; LVI-11-3161 ; LVI-9-821 ; LVI-10-4984 ; LVI-9-19004 ; LVI-11-3378 ; LVI-10-5071 ; LVI-6-3991 ; LVI-C9-21466 ; LVI-10-3099 ; LVI-11-23099 ; LVI-6-392 ; LVI-6-390 ; LVI-11-23099 ; LVI-6-5252 ; LVI-6-16349.

La série dentaire supérieure des *Canis* de Lunel-Viel 1 présente de nombreuses similitudes avec celles des loups actuels. La UP1 est bien développée. La UP2 possède un petit denticule postérieur, alors que sur la UP3 celui-ci est nettement développé et est suivi par un bourrelet distal net (Figure 127). Sur la carnassière supérieure (UP4), on note la présence, chez la majeure partie des individus, de deux sillons sur la face mésio-linguale, formant ainsi une gouttière profonde qui se développe du bord mésial de la dent au paracône (Figure 127). D'autre part, la courbure du bord mésial de la dent apparaît nettement moins marquée. La UM1 présente également une morphologie comparable à celle de *Canis lupus*. La partie linguale est bien développée et présente une torsion moins prononcée que celle observée chez *Canis etruscus* et *Canis arnensis*.

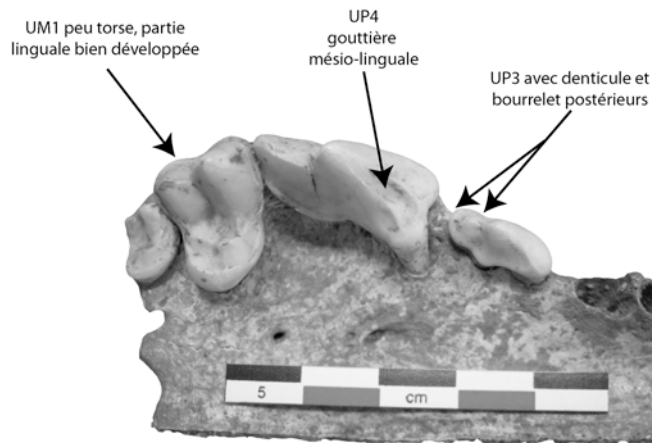


Figure 127 : schéma annoté d'un maxillaire de *Canis* de la grotte de Lunel-Viel

Les caractères morphologiques observés sont identiques qu'il s'agisse des individus de l'ensemble inférieur ou de l'ensemble supérieur. D'un point de vue biométrique, les tests statistiques (MANOVA) réalisés sur la base des mesures des séries dentaires supérieures, ne permettent pas de différencier les individus des deux ensembles (Pillai trace = 0,8584 ; $p = 0,2692$). Conséquemment, les données biométriques de la dentition supérieure (Tableau 87, Tableau 88 et Tableau 89) ont été considérées sans distinction des ensembles stratigraphiques, en vue d'être comparées aux autres populations fossiles et actuelles.

En comparant la série de Lunel-Viel 1 et les loups actuels, des différences significatives de forme apparaissent. Ces dernières sont particulièrement visibles pour la première molaire supérieure (Figure 128). Cette dent apparaît, dans la population fossile de Lunel-Viel 1, moins développée

dans l'axe mésio-distal, que chez les loups actuels. Ainsi, le segment broyeur supérieur (longueur des molaires) apparaît lui aussi, plus réduit que chez les loups actuels.

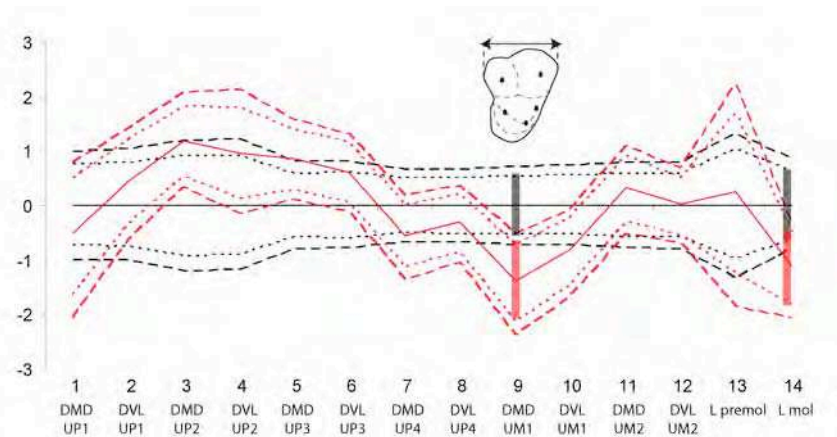


Figure 128 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des *Canis* de Lunel-Viel 1 (en rouge) par rapport aux loups actuels (en noir : loups bulgares) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

L'analyse de l'agencement relatif des cuspidés de cette dent, laisse entrevoir une morphologie bien différente de celle des *Canis* plus anciens. A l'image des loups actuels de référence, les premières molaires supérieures de *Canis* de Lunel-Viel sont de morphologie comparable, mais plus contractée dans le sens mésio-distal (Figure 129): les deux cuspidés linguales sont éloignées du paracône et du métacone (même agencement vestibulo-lingual) mais le paracône et le protocône apparaissent respectivement plus proche du métacone et de l'entocône (écrasement mésio-distal).

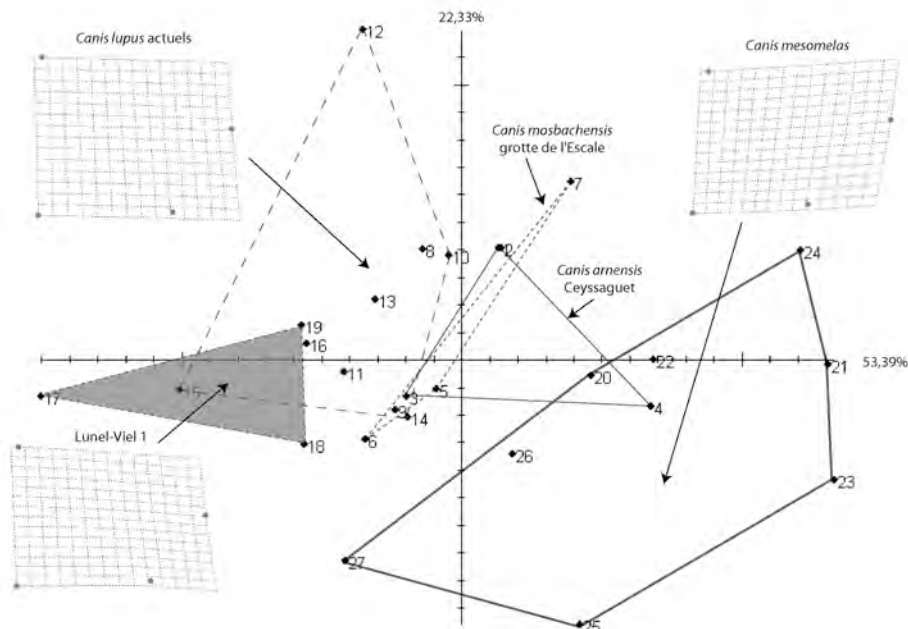


Figure 129 : Relative Warp Analysis couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf). Agencement relatif des 4 landmarks de la UM1 des *Canis* de Lunel-Viel 1 (gris foncé) par rapport aux loups (*Canis lupus* de Bulgarie, Italie et Portugal), chacals (*Canis mesomelas*) actuels et les *Canis* de l'Éscale (*mosbachensis*) et de Ceyssaguet (*arnensis*). Les deux axes représentent 75,74 % de la variance.

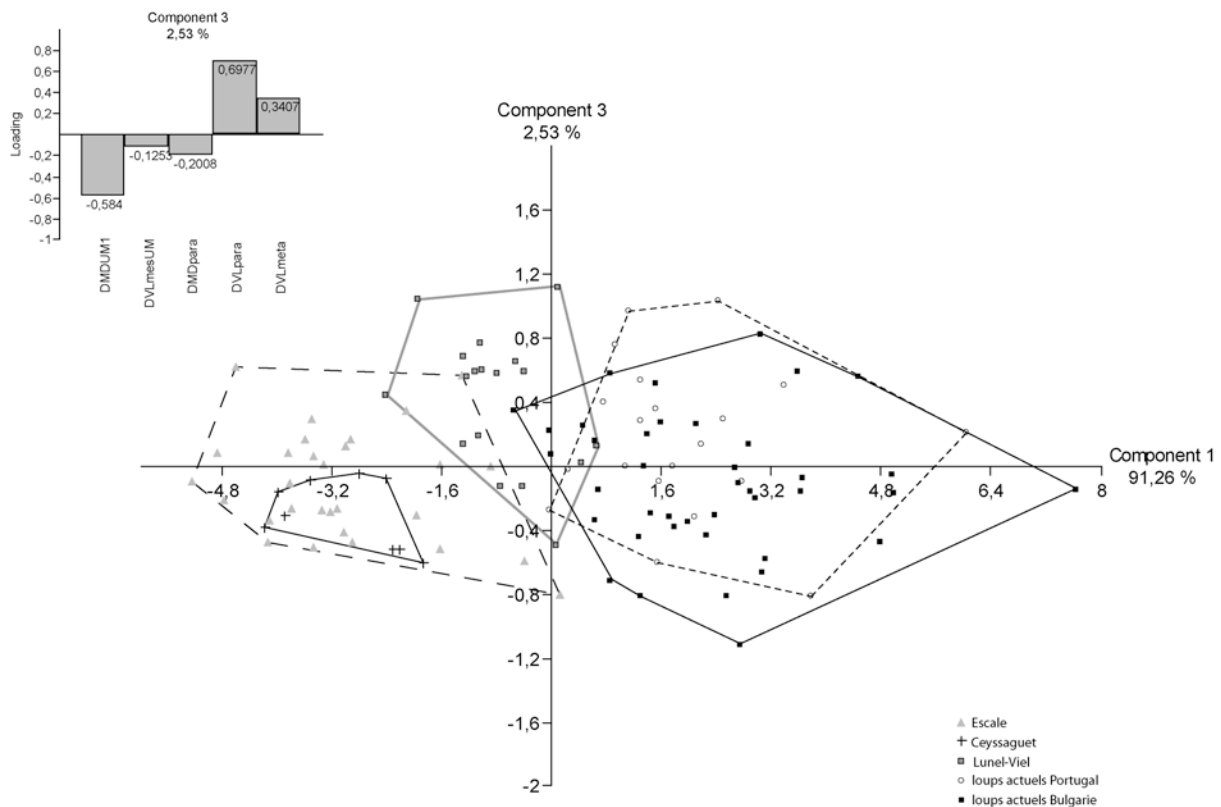


Figure 130 : Analyse en composante principale à partir de cinq mesures de la première molaire supérieure : DMD, DVL, DMD du paracône, DVL du paracône et DVL du métacône.

L'analyse en composante principale, réalisée à partir de cinq mesures de cette dent (Figure 130), montre une nette séparation entre les populations, sur la première composante. Celle-ci est essentiellement liée à la taille et permet de classer les spécimens, du plus petit (population de l'Escale), au plus gros (loups actuels provenant de Bulgarie). La troisième composante, permet de séparer les populations, notamment celle de l'Escale et de Lunel-Viel. Cette composante est principalement liée à la largeur (DVL) du paracône. Il semble donc que les *Canis* de Lunel-Viel 1 possèdent un segment broyeur un peu plus réduit que celui des loups actuels. Cette réduction est liée à la plus petite dimension de la première molaire supérieure. Cette dent présente cependant, une morphologie (*i.e.* agencement des cuspides et développement du paracône) proche de celle des loups actuels.

3. Mandibules et dents inférieures

Ensemble supérieur : LVI-3-4699 ; LVI-4-4618 ; LVI-5-4435 ; LVI-4-2692 ; LVI-3-4947 ; LVI-2-82 ; LVI-2-3814 ; LVI-4-1872 ; LVI-2-19 ; LVI-4-3031 ; LVI-2-109 ; LVI-2-96 ; LVI-2-3282 ; LVI-3-4557 ; LVI-5-8512 ; LVI-5-3915 ; LVI-4-2053 ; LVI-1/3-19936 ; LVI-3-1968 ; LVI-1/3-18042 ; LVI-4-4513 ; LVI-5-12536 ; LVI-2-4177. **Ensemble inférieur :** LVI-11-5266 ; LVI-9-13016 ; LVI-10-7930 ; LVI-7-4250 ; LVI-6-7780 ; LVI-6-9498 ; LVI-9-1770 ; LVI-10-5063 ; LVI-9-1276 ; LVI-9-2926 ; LVI-9-1741 ; LVI-9-961 ; LVI-9-20674 ; LVI-7-16503 ; LVI-9-1220 ; LVI-6-444 ; LVI-9-1082 ; LVI-7-20185 ; LVI-10-5914 ; LVI-10-4927 ; LVI-10-955 ; LVI-7-4037 ; LVI-9-1589 ; LVI-10-5067 ; LVI-6-16407 ; LVI-6-1119 ; LVI-10-7997 ; LVI-7-16481 ; LVI-7-20726 ; LVI-9 ; LVI-6-16830 ; LVI-9-6092 ; LVI-6-12471 ; LVI-7-6158 ; LVI-7 ; LVI-10-8165 ; LVI-9-1177 ; LVI-11-686 ; LVI-10-7894 ; LVI-9-2063 ; LVI-10-955 ; LVI-7-16334 ; LVI-10-7893 ; LVI-9-1663 ; LVI-7-4313 ; LVI-10-5068 ; LVI-7-16513 ; LVI-9-23159 ; LVI-10-5063 ; LVI-9-22851 ; LVI-6-4566 ; LVI-7-3929 ; LVI-6-20369 ; LVI-9-2151 ; LVI-6-2594 ; LVI-11-23093.



Figure 131 : Hémi-mandibules de *Canis* de Lunel-Viel 1. A : LV1-2-3814 : hémi-mandibule gauche en vue vestibulaire ; B : LV1-9-1274 : hémi-mandibule gauche en vue linguale.

Sur la rangée dentaire inférieure (Figure 131), l'espacement entre les dents est variable, mais pour la majorité des individus, il est relativement réduit. La canine inférieure n'est pas très haute et paraît moins robuste que celle des loups actuels. Les prémolaires de « morphologie *lupus* » présentent, exception faite de la première, un denticule postérieur (de plus en plus marqué d'avant en arrière) et sont d'aspect robuste (*i.e.* DVL fort). Les troisièmes et quatrièmes prémolaires possèdent par ailleurs, un bourrelet distal net. Sur la carnassière inférieure, le métaconide est projeté vers le bord distal et, sur le talonide, l'entoconide est plus faible que l'hypoconide. Sur la deuxième molaire, qui porte trois cuspides nettes, le métaconide est légèrement moins développé que le protoconide. Toutefois, ces deux cuspides mésiales sont de même hauteur.

De même que sur le maxillaire, l'analyse menée à partir des données biométriques sur les dents inférieures (Tableau 90 à Tableau 92), ne montre pas de différences statistiques entre les individus des deux ensembles stratigraphiques de la grotte. L'analyse des différences de forme, basée sur 24 variables dentaires et mandibulaires et comprenant par conséquent l'ensemble des individus, montre des différences strictement isométriques entre la population de Lunel-Viel 1 et les loups actuels (Figure 132).

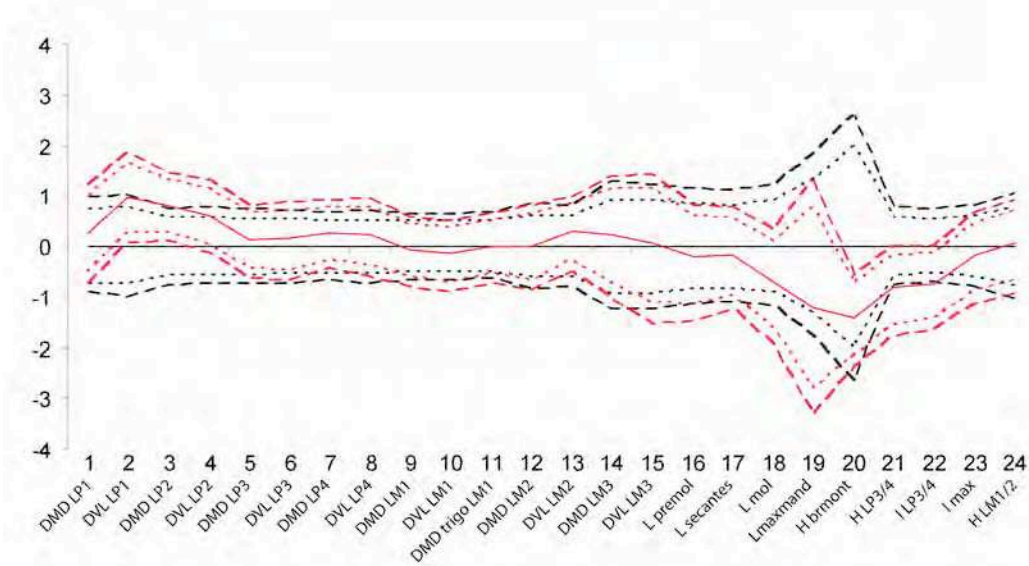


Figure 132 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des données métriques sur les hémimandibules et dents inférieures des *Canis* de Lunel-Viel 1 (en rouge) par rapport aux loups actuels (en noir : loups bulgares) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

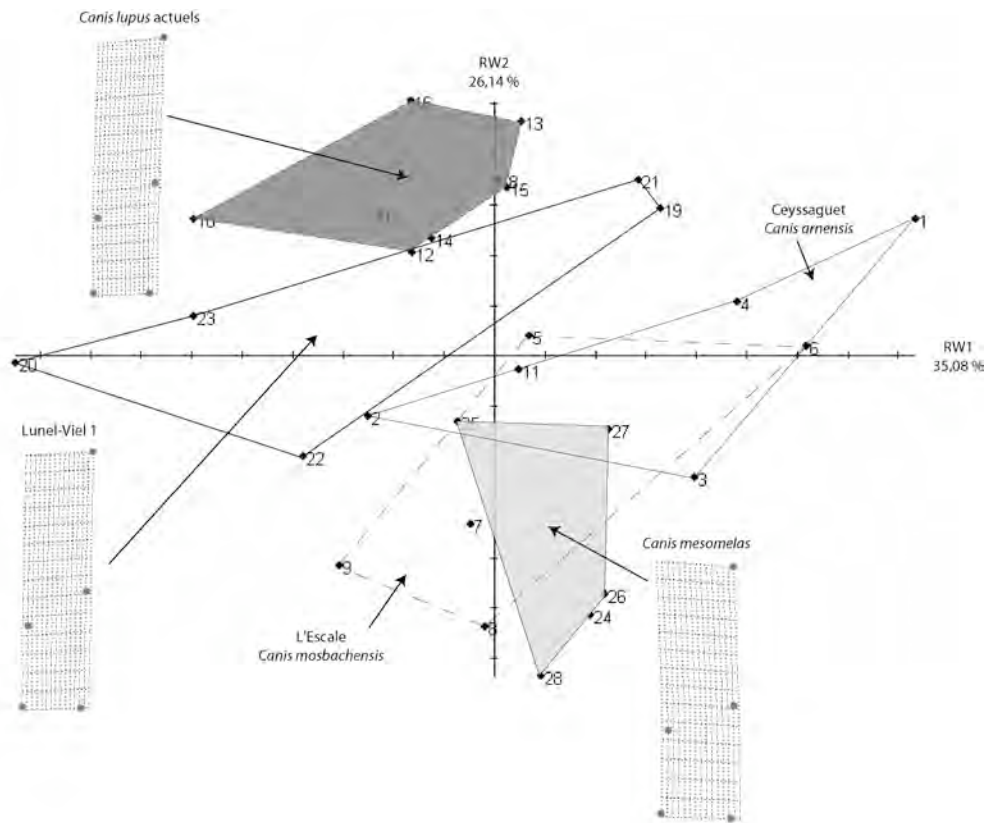


Figure 133 : *Relative Warp Analysis* couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf) montrant l'agencement relatif des cinq landmarks de la LM1 des *Canis* de la grotte de Lunel-Viel 1 par rapport aux loups (*Canis lupus* de Bulgarie, Italie et Portugal), chacals (*Canis mesomelas*) actuels et les *Canis* de l'Escaze (*mosbachensis*) et de Ceyssaguet (*arnensis*). Les deux axes représentent 61,22 % de la variance.

Du point de vue de la morphologie de la carnassière inférieure, les analyses en morphométrie géométrique indiquent également de fortes similitudes avec les loups actuels. Nous avons précédemment mis en évidence (cf. Partie 4), pour les espèces du Pléistocène inférieur et du début du Pléistocène moyen, une conformation du trigonide se distinguant des loups actuels, de façon plus

ou moins importante selon l'espèce considérée (*i.e. arnensis* ou *mosbachensis*) par l'angle formé par ces trois cuspides. Pour les *Canis* de Lunel-Viel 1, l'angle obtus formé par les paraconide, protoconide et métaconide, est plus similaire à celui des carnassières des loups actuels (Figure 133). En terme de fonctionnalité, ce caractère indique un développement des capacités sécantes de la carnassière inférieure et permet donc de rapprocher les Canidés de Lunel-Viel 1 des loups actuels.

Au terme de ces analyses sur l'ensemble des données crâniennes et dentaires, peu de différences apparaissent entre les *Canis* de la grotte de Lunel-Viel 1 et les loups actuels. Outre des variations dans la taille des individus de ces deux groupes, un seul élément semble les distinguer. Il s'agit de la longueur (DMD) de la première molaire supérieure, plus réduite au sein de la population fossile. Néanmoins, le plus faible développement de la partie broyeuse supérieure ne semble pas prendre écho sur la rangée dentaire inférieure. Il ne semble donc pas y avoir de différence significative de fonctionnalité entre le système masticateur de l'ensemble de ces Canidés.

4. Éléments du squelette post-crânien

a) Le membre antérieur

Membre antérieur : Humérus : LVI-2-176 ; LVI-12-3215 ; LVI ; LVI-6-12421. **Radius :** LVI-11-690 ; LVI-6-8270 ; LVI-9-20679 ; LVI-9-20685. **Ulna :** LVI-6-8287 ; LVI-11-13170 ; LVI-8556. **Scapholunatum :** LVI-3-4788. **Pisiforme :** LVI-9-22830. **Métacarpiens :** LVI-3-3815 ; LVI-5515-11 ; LVI-4-5926. **Phalanges :** LVI-3-4587 ; LVI-11-12669.

Les éléments des membres sont nettement moins nombreux, la morphologie des os du membre antérieur apparaît en tout point, comparable à celle des loups modernes (Figure 134). L'extrémité distale de l'humérus est large et robuste et la fosse olécrânienne apparaît, comme chez les individus actuels et à l'inverse des *Canis* plus anciens, très ouverte. L'extrémité proximale du radius est ovalaire, *i.e.* plus allongée latéralement que chez les *Canis* plus anciens, notamment ceux de Ceyssaguet. L'ulna présente également une morphologie très similaire à celle des loups actuels. De manière générale, les os longs du membre antérieur sont nettement plus robustes que ceux des espèces précédemment décrites (*Canis arnensis* et *Canis mosbachensis*) et présentent la même morphologie que *Canis lupus*.

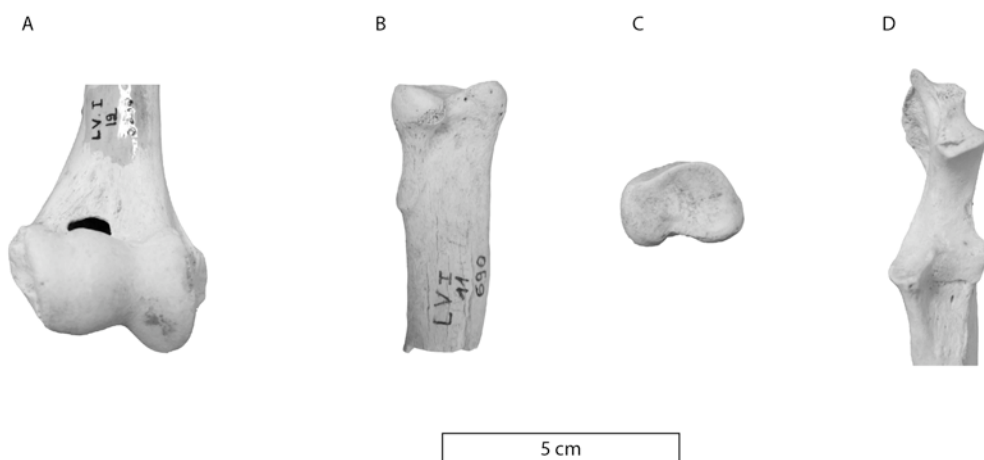


Figure 134 : Morphologie des extrémités des os longs du membre antérieur des *Canis* de Lunel-Viel 1. A: Humérus droit, extrémité distale, vue antérieure ; B : Radius gauche, extrémité proximale, vue antérieure ; C : même os, vue proximale ; D : Ulna gauche, extrémité proximale, vue antérieure.

Du point de vue métrique, l'ensemble de ces éléments (Tableau 93, Tableau 94 et Tableau 95) indique que les *Canis* de Lunel-Viel sont plus petits que les loups actuels. Néanmoins, ces individus fossiles se rapprochent des formes modernes par la robustesse de leurs membres. Par exemple, pour le radius, le rapport longueur / DT distal, est très proche entre Lunel-Viel 1, rapport = **6,63** et les *Canis lupus* du Portugal, rapport moyen = **6,37 ± 0,2337**.

b) Le membre postérieur

Membre postérieur : Fémur : LVI-4-3705 ; LVI-3-4585 ; LVI-4-3706. **Tibia :** LVI-5-16746 ; LVI-2 ?-98 ; LVI-3-4588 ; LVI. **Cunéiforme 3 :** LVI-7-4253. **Calcaneus :** LVI-1-12076 ; LVI-10-1489; **Cuboïde :** LVI-12-12824. **Métatarsiens :** LVI-2-6209 ; LVI-2-3284 ; LVI-7-20790 ; LVI-5-5357 ; LVI-3-5869 ; LVI-7-6154 ; LVI-4-5935 ; LVI-Rem-6735 ; LVI Rem ; LVI-9-22536.

Les observations et les conclusions sur la biométrie des éléments (Tableau 96 et Tableau 97) sont du même ordre pour le membre postérieur. Malgré le faible taux de représentation de ces éléments et leur fragmentation, il apparaît, notamment au niveau du tibia des ressemblances morphométriques nettes entre ces Canidés et les loups actuels.

Un tibia quasi complet (LVI-5-16746), sur lequel la longueur maximale a pu être mesurée, autorise une discussion concernant la taille de cet individu. Le rapport de longueur et de largeur distale indique qu'il appartenait vraisemblablement à un individu de forte stature (Tableau 97 et Figure 135) dont les proportions sont tout à fait comparables à celle des loups actuels du Portugal.

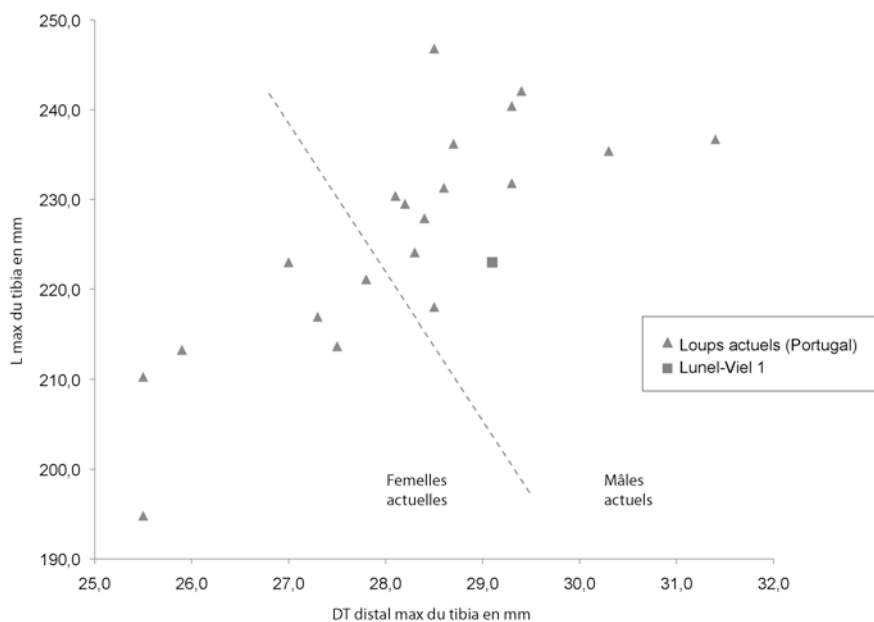


Figure 135 : Diagramme de dispersion des données de robustesse du tibia. Rapport longueur maximale sur diamètre transverse distal. Sont figurés les individus actuels sexés et le tibia (LVI-5-16746) de *Canis* de Lunel-Viel 1.

c) Le Squelette axial

Atlas : LVI-7-20820 ; LVI-9-12478 ; LVI-6-9549 ; LVI-10-5074. **Axis :** LVI-4-3422 ; LVI-9-18516. **Vertèbres cervicales :** LVI-9-516 ; LVI-9-7777 ; LVI-4-3422 ; LVI-3-4748 ; LVI-4-3488 ; LVI-6-1533 ; LVI-11-3150 ; LVI-4-3422 ; LVI-7-4569. **Vertèbre caudale :** LVI-5-5378

Le squelette axial est largement sous-représenté dans la grotte de Lunel-Viel 1. Néanmoins les vertèbres cervicales semblent avoir été nettement moins affectée et 4 atlas se rapportant au genre *Canis* ont été isolés dans l'ensemble inférieur de la grotte. La fragmentation de ces éléments, limite cependant toute comparaison biométrique (Tableau 98 et Tableau 99).

III. Conclusions

Les analyses morphométriques conduites sur les *Canis* de Lunel-Viel 1 mettent en évidence des différences significatives entre ces derniers et ceux décrits précédemment dans les gisements de Ceyssegues et l'Escale. Parallèlement, nos analyses démontrent une très forte proximité entre ces individus fossiles et les populations de loups actuels. Ces résultats nous amènent donc à considérer les *Canis* de Lunel-Viel 1 comme les plus anciens représentants de l'espèce *Canis lupus*. Ces premiers loups sont de taille nettement plus réduite que les loups actuels (en moyenne 30% plus petits que les loups du Portugal). De fait, leur attribution à une sous-espèce particulière permet de souligner leur particularité par rapport aux populations actuelles. Il apparaît par conséquent naturel de conserver la dénomination proposée par M.-F. Bonifay (1971), à savoir *Canis lupus lunellensis*.

Les données quantifiées apportées par cette nouvelle analyse constituent une base de réflexion concernant la valeur chronologique et/ou géographique de cette sous-espèce. En effet, la petite taille des individus par rapport à leurs descendants actuels pourrait être mise en relation avec différents facteurs :

- Un facteur évolutif : la stature des individus de la lignée conduisant aux loups actuels peut avoir progressivement augmentée depuis ces premiers représentants (Lunel-Viel 1) jusqu'à aujourd'hui. Ainsi, il existerait au sein de cette lignée un chronocline dont le point de départ serait la sous-espèce *lunellensis*. La valeur de cette dernière serait alors chronologique.
- Un facteur environnemental : L'analyse menée sur les loups actuels (cf. Partie 3) met en évidence un cline de taille au sein des populations européennes, lié à l'application de la loi de Bergmann. La petite stature des individus de Lunel-Viel 1 serait alors corrélée à des contraintes environnementales, en l'occurrence ici clémentes. Les espèces présentes dans le gisement semblent effectivement attester d'un climat tempéré (*Microtus breccensis*, *Pitymys duodecimcostatus*, *Hieraaetus fasciatus* et *Falco naumanni* et restes de tortues). Néanmoins, sur la seule base de cette population, il n'est pas possible de conclure à l'importance de ce facteur. Seule la comparaison de nos données avec celles provenant d'un gisement sub-synchrone et dont les données attestent de l'influence d'un climat plus rigoureux, nous permettrait de statuer sur cette question.

Au terme de cette analyse, les *Canis* de la grotte n°1 de Lunel-Viel sont donc attribués à une sous-espèce dont la valeur apparaît avant tout chronologique et dont le développement est avéré en Europe occidentale dès le stade isotopique 10.

| Numéro | Partie | latéralisation | DMD des incisives sup | UI1 | | UI2 | | UI3 | | UC | | UP1 | | L min pal - max pal | UP2 | |
|-------------------|--------|----------------|-----------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------------------|--------|-----|
| | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | DMD | DVL |
| LVI-12192 | Hmax | G | | | | | | | | | | | | | 13,6 | 5,7 |
| LVI-9-2340 | Hmax | D | | | | | | | | | | | | | 13,9 | 5,7 |
| LVI-9-2340 | Hmax | G | | | | | | | | | | 8,0 | 5,5 | | 14,0 | 5,8 |
| LVI-9-20207 | Hmax | G | | | | | | | | | | 6,5 | 5,2 | | | |
| LVI-9-20207 | Hmax | D | | | | | | | | | | 6,9 | 4,5 | | | |
| LVI-6-387 | UC | G | | | | | | | 12,3 | 7,6 | | | | | | |
| LVI-9-1440 | UC | G | | | | | | | 11,9 | 6,9 | | | | | | |
| LVI-9-1111 | UC | G | | | | | | | 11,3 | 6,6 | | | | | | |
| LVI-1-791 | UC | G | | | | | | | 11,1 | 7,3 | | | | | | |
| LVI-3-3218 | UC | D | | | | | | | 11,1 | 6,9 | | | | | | |
| LVI-9-657 | UC | D | | | | | | | 10,8 | 6,5 | | | | | | |
| LVI-9-2012 | UC | D | | | | | | | 12,1 | 7,2 | | | | | | |
| LVI-7-20113 | UC | D | | | | | | | 11,4 | 7,1 | | | | | | |
| LVI-7-19480 | UI1 | D | 5,8 | 6,6 | | | | | | | | | | | | |
| LVI-7-19475 | UI1 | G | 5,9 | 6,4 | | | | | | | | | | | | |
| LVI-7-19476 | UI2 | G | | | 7,0 | 7,5 | | | | | | | | | | |
| LVI-12-3134 | UI2 | G | | | 6,5 | 7,1 | | | | | | | | | | |
| LVI-7-4666 | UI2 | G | | | 6,4 | 6,9 | | | | | | | | | | |
| LVI-7-19477 | UI2 | D | | | 7,0 | 7,5 | | | | | | | | | | |
| LVI-9-7504 | UI3 | G | | | | | 6,6 | 8,4 | | | | | | | | |
| LVI-9-1110 | UI3 | G | | | | | 6,3 | 8,2 | | | | | | | | |
| LVI-7-8801 | UI3 | G | | | | | 6,1 | 7,9 | | | | | | | | |
| LVI-17805 | UI3 | G | | | | | 6,9 | 9,2 | | | | | | | | |
| LVI-3-3347 | UI3 | D | | | | | 6,0 | 8,1 | | | | | | | | |
| LVI-6-8186 | UI3 | D | | | | | 6,0 | 7,7 | | | | | | | | |
| LVI-9-658 | UI3 | D | | | | | 6,2 | 7,6 | | | | | | | | |
| LVI-6-387 | UP1 | D | | | | | | | | | | 7,7 | 5,2 | | | |
| LVI-5-62379 | UP1 | D | | | | | | | | | | 7,4 | 4,9 | | | |
| LVI-4-5984 | UP1 | G | | | | | | | | | | 6,7 | 4,9 | | | |
| LVI-3-13094 | Hmax | G | | | | | | | | | | 5,4 | 4,7 | 50,1 | | |
| LVI-3-13094 | Hmax | D | | | | | | | 12,0 | 7,1 | | | | | | |
| LVI-3-4947 | Hmax | G | 17,7 | 5,1 | 6,3 | 7,2 | 6,8 | 8,7 | 12,3 | 8,3 | 6,7 | 5,3 | 57,1 | 13,0 | 5,8 | |
| LVI-3-4947 | Hmax | D | | 5,1 | 6,4 | | | | 12,7 | | 7,0 | | | | | |
| LVI-9-21466 | Hmax | G | | | | | 7,3 | 8,6 | | | | | 52,5 | | | |
| LVI | Hmax | G | | | | | | | | | | | | | | |
| LVI-11-23099 | UP2 | D | | | | | | | | | | | | | 13,1 | 5,0 |
| Moyenne | | | 17,7 | 5,5 | 6,5 | 6,6 | 7,2 | 6,5 | 8,3 | 11,7 | 7,2 | 6,9 | 5,0 | 53,2 | 13,5 | 5,6 |
| Écart type | | | 0,4349 | 0,1414 | 0,3162 | 0,2608 | 0,4583 | 0,5148 | 0,6150 | 0,5169 | 0,7579 | 0,3327 | 3,5572 | 0,4550 | 0,3391 | |

Tableau 87 : Mesures en mm des incisives et des deux premières prémolaires supérieures des *Canis* de Lunel-Viel 1.

| Numéro | Description | latéralisation | UP3 | | UP4 | | | UM1 | | | | | UM2 | | | |
|-------------------|-------------|----------------|--------|--------|-----------|----------|---------|---------|-----------|---------|----------|----------|----------|----------|--------|--------|
| | | | DMD | DVL | DMD vesti | DVL diag | DVL max | DVL min | DMD vesti | DVL mes | DVL dist | DMD para | DVL para | DVL méta | DMD | DVL |
| LVI-12192 | Hmax | G | 15,8 | 6,5 | | | | 14,3 | 19,1 | 17,7 | 8,0 | 9,8 | 8,2 | | | |
| LVI-6-12556 | Hmax | G | | | 23,4 | 24,5 | 11,7 | 8,9 | 14,3 | 19,6 | 18,3 | 8,1 | 10,2 | 7,6 | 12,4 | |
| LVI-9-2340 | Hmax | D | 15,4 | 6,2 | 23,7 | 23,6 | 12,4 | 9,6 | | | | | | | | |
| LVI-9-2340 | Hmax | G | | | 24,1 | 24,4 | 12,7 | 9,2 | 15,3 | 19,5 | 18,5 | 8,1 | 9,9 | 7,8 | 12,9 | |
| LVI-9-2206 | Hmax | D | | | 22,7 | 23,3 | 12,2 | 9,2 | 14,8 | 19,7 | 18,2 | 8,0 | 9,4 | 8,0 | 13,1 | |
| LVI-9-2206 | Hmax | G | | | 22,5 | 22,6 | 11,9 | 9,5 | 14,6 | 19,2 | 17,8 | 8,0 | 9,6 | 8,0 | 12,9 | |
| LVI-9-1031 | Hmax | D | | | 20,2 | 20,0 | 12,8 | 8,6 | 14,4 | 19,5 | 17,5 | 7,5 | 9,4 | 7,7 | 13,4 | |
| LVI-9-1031 | Hmax | G | | | 21,3 | 20,9 | 13,2 | 8,8 | 13,9 | 19,6 | 17,5 | 7,5 | 9,7 | 7,9 | 13,2 | |
| LVI-9-20207 | Hmax | G | 15,8 | 6,7 | 24,5 | 25,3 | 12,2 | 9,6 | 15,6 | 20,1 | 18,8 | 8,5 | 10,3 | 8,7 | 12,6 | |
| LVI-9-20207 | Hmax | D | 15,6 | 6,7 | 24,1 | 24,8 | 11,7 | 9,3 | 15,3 | 20,4 | 18,9 | 8,3 | 10,0 | 8,5 | | |
| LVI-5-386 | UP3 | D | 14,1 | 5,8 | | | | | | | | | | | | |
| LVI-9-9328 | UP3 | D | 13,7 | 6,1 | | | | | | | | | | | | |
| LVI-9-649 | UP3 | G | 14,5 | 5,9 | | | | | | | | | | | | |
| LVI-6-12163 | UP3 | G | 13,9 | 5,8 | | | | | | | | | | | | |
| LVI-9-9258 | UP3 | G | 15,0 | 6,2 | | | | | | | | | | | | |
| LVI-6-330 | UP3 | G | 15,8 | 6,2 | | | | | | | | | | | | |
| LVI-3-13094 | Hmax | G | | | 22,3 | 23,2 | 12,4 | 9,0 | 14,6 | 18,9 | 17,6 | 7,9 | 9,9 | 8,4 | 12,2 | |
| LVI-3-13094 | Hmax | D | | | 22,0 | 23,2 | 11,8 | 8,7 | 14,3 | 19,2 | 17,3 | 7,7 | 9,9 | 8,4 | 12,4 | |
| LVI-5-3600 | Hmax | G | | | 23,8 | 24,8 | 13,5 | 9,4 | 15,2 | 20,4 | 18,3 | 8,6 | 9,7 | 7,6 | 13,1 | |
| LVI-7-3087 | Hmax | G | | | 22,6 | 22,8 | 11,5 | 8,7 | 13,7 | 18,5 | 17,0 | 7,6 | 9,4 | 7,1 | 12,4 | |
| LVI-11-3161 | Hmax | D | 14,7 | 7,0 | 22,6 | 23,0 | 12,2 | 9,3 | 14,6 | 20,0 | 18,5 | 7,9 | 10,8 | 8,5 | | |
| LVI-9-821 | Hmax | D | 15,2 | 6,2 | 22,9 | 23,8 | 13,1 | 9,3 | 14,4 | 18,9 | 17,1 | 8,0 | 10,1 | 7,6 | 12,8 | |
| LVI-11-3378 | Hmax | G | | | 20,1 | 20,8 | 10,1 | 7,6 | 12,3 | 16,9 | 15,7 | 7,0 | 8,5 | 7,2 | | |
| LVI-10-5071 | Hmax | D | 16,4 | 6,7 | 20,2 | 20,9 | 10,1 | 7,8 | 12,8 | 17,0 | 15,8 | 6,9 | 8,7 | 7,2 | | |
| LVI-6-3991 | Hmax | G | | | 22,0 | 22,5 | 11,3 | 8,7 | 13,9 | 18,1 | 16,1 | 7,9 | 10,1 | 7,8 | | |
| LV I-3-4947 | Hmax | G | 14,8 | 6,7 | 23,0 | 24,3 | 12,0 | 9,6 | | | | | | | 12,5 | |
| LV I-3-4947 | Hmax | D | | | 23,4 | | | | 14,9 | 19,4 | 17,1 | 8,0 | 10,4 | 8,1 | 12,2 | |
| LVI-9-21466 | Hmax | G | | | 23,0 | 23,5 | 12,8 | 9,0 | 14,2 | 20,1 | 18,1 | 7,9 | 10,1 | 7,9 | | |
| LVI | Hmax | G | | | 23,1 | 23,6 | 11,8 | 9,2 | | | | | | | | |
| LVI-6-16349 | UM2 | D | | | | | | | | | | | | 8,1 | 14,0 | |
| LVI-6-2814 | Hmax | G | | | 22,1 | 22,7 | 11,0 | 8,7 | | | | | | | | |
| Moyenne | | | 15,1 | 6,3 | 22,6 | 23,1 | 12,0 | 9,0 | 14,4 | 19,2 | 17,6 | 7,9 | 9,8 | 7,9 | 12,8 | |
| Écart type | | | 0,8084 | 0,3815 | 1,2292 | 1,4204 | 0,8819 | 0,5276 | 0,8027 | 0,9720 | 0,9307 | 0,4219 | 0,5404 | 0,4564 | 0,5330 | 0,4992 |

Tableau 88 : Mesures en mm des troisièmes et quatrièmes prémolaires et des molaires supérieures des *Canis* de Lunel-Viel 1.

| Numéro | Description | latéralisation | L rangée P | L rangée M | L dents jugales |
|-------------------|-------------|----------------|------------|------------|-----------------|
| LVI-6-12556 | Hmax | G | | 21,9 | |
| LVI-9-2340 | Hmax | G | | 23,1 | |
| LVI-9-2206 | Hmax | D | | 24,0 | |
| LVI-9-2206 | Hmax | G | | 23,8 | |
| LVI-9-1031 | Hmax | D | | 22,2 | |
| LVI-9-1031 | Hmax | G | | 22,1 | |
| LVI-9-20207 | Hmax | G | 65,0 | 22,4 | 83,2 |
| LVI-9-20207 | Hmax | D | 63,9 | | |
| LVI-3-13094 | Hmax | G | 56,3 | 22,4 | 73,0 |
| LVI-3-13094 | Hmax | D | | 22,4 | |
| LVI-5-3600 | Hmax | G | | 23,4 | |
| LVI-7-3087 | Hmax | G | | 21,7 | |
| LVI-9-821 | Hmax | D | | 22,9 | |
| LV I-3-4947 | Hmax | G | 66,1 | | 83,2 |
| LV I-3-4947 | Hmax | D | | 23,1 | |
| Moyenne | | | 62,8 | 22,7 | 79,8 |
| Écart type | | | 4,4418 | 0,7224 | 5,8890 |

Tableau 89 : Mesures en mm des rangées dentaires supérieures des *Canis* de Lunel-Viel 1.

| Numéro | Description | latéralisation | L max mandibule | H branche montante | DMD LI | H mand (LP3- LP4) | I mand (LP3- LP4) | LI1 | | LI2 | | LI3 | | LC | | Diastème C-LPI |
|-------------------|-------------|----------------|--------------------|-----------------------|--------|----------------------|----------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|-------------------|
| | | | | | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | |
| | | | | | | | | | | | | | | | | |
| LVI-3-4699 | Hmdbl | D | | | | | 10,8 | | | | 5,7 | 6,6 | 13,2 | 8,2 | | |
| LVI-11-5266 | Hmdbl | G | | | | 19,9 | 9,3 | | | | | | 11,2 | 6,9 | 1,5 | |
| LVI-9-13016 | Hmdbl | D | | | | 21,1 | 9,8 | | | | | | | | 2,0 | |
| LVI-10-7930 | Hmdbl | D | | | | 20,1 | 8,7 | | | | | | | | 2,9 | |
| LVI-7-4250 | Hmdbl | G | | | | | 9,8 | | | | | | | | | |
| LVI-4-4618 | Hmdbl | G | | | | 21,2 | 9,9 | | | | | | | | 5,5 | |
| LVI-6-7780 | Hmdbl | G | | | | 20,6 | 10,4 | | | | | | | | 2,2 | |
| LVI-5-4435 | Hmdbl | G | | | | 23,0 | 10,8 | | | | | | | | | |
| LVI-6-9498 | Hmdbl | D | | | | 24,5 | 9,9 | | | | | | | | 4,0 | |
| LVI-9-1770 | Hmdbl | G | | | | 20,4 | 9,7 | | | | | | | | 3,3 | |
| LVI-3-4947 | Hmdbl | G | 158,5 | | 14,1 | | | 3,6 | 4,8 | 5,0 | 6,6 | 6,0 | 6,8 | 12,3 | 8,6 | 6,5 |
| LVI-3-4947 | Hmdbl | D | | | | | | 3,6 | 4,8 | | | 6,0 | 6,9 | 12,6 | 8,4 | 5,6 |
| LVI-2-82 | Hmdbl | D | | | | 20,5 | 8,6 | | | | | | 10,4 | 6,9 | | |
| LVI-2-3814 | Hmdbl | G | 150,0 | 56,9 | | 22,2 | 9,8 | 2,8 | 4,2 | 3,5 | 5,6 | | | | | 5,9 |
| LVI-9-1276 | Hmdbl | G | | | | 21,5 | 10,5 | | | | | | | 10,9 | 6,9 | 2,1 |
| LVI-4-3031 | Hmdbl | D | | | | | | | | | | 5,7 | 6,1 | 11,5 | 7,2 | 4,7 |
| LVI-9-1741 | Hmdbl | G | | | | | | | | | | | | 11,5 | 7,1 | 3,5 |
| LVI-9-961 | Hmdbl | G | | | | 22,1 | 10,1 | | | | | | | | | |
| LVI-9-20674 | Hmdbl | G | | | | | 9,6 | | | | | | | | | 3,9 |
| LVI-7-16503 | Hmdbl | G | | | | 21,0 | 9,4 | | | | | | | | | |
| LVI-9-1220 | Hmdbl | D | | | | 21,0 | 10,2 | | | | | | | | | 6,0 |
| LVI-6-444 | LC | G | | | | | | | | | | | | 12,4 | 8,1 | |
| LVI-9-1082 | LC | G | | | | | | | | | | | | 11,5 | 7,8 | |
| LVI-7-20185 | LC | G | | | | | | | | | | | | 11,2 | 7,2 | |
| LVI-10-5914 | LC | G | | | | | | | | | | | | 10,2 | 6,4 | |
| LVI-c22-96 | LC | D | | | | | | | | | | | | 11,2 | 7,6 | |
| LVI-10-955 | LC | D | | | | | | | | | | | | 11,7 | 7,7 | |
| LVI-7-4037 | LC | D | | | | | | | | | | | | 11,9 | 7,1 | |
| LVI-9-1589 | LC | D | | | | | | | | | | | | 12,1 | 7,9 | |
| LVI-10-5067 | LC | D | | | | | | | | | | | | 11,7 | 6,6 | |
| LVI-6-16407 | LC | D | | | | | | | | | | | | 11,6 | 7,1 | |
| LVI-2-3282 | LC | D | | | | | | | | | | | | 11,1 | 7,1 | |
| LVI-9-1119 | LC | D | | | | | | | | | | | | 10,9 | 6,7 | |
| LVI-10-7997 | LC | D | | | | | | | | | | | | 11,8 | 6,9 | |
| LVI-3-4557 | LC | D | | | | | | | | | | | | 10,8 | 6,7 | |
| LVI-5-8512 | Hmdbl | G | | | | 19,2 | 9,2 | | | | | | | | | |
| LVI-7-20726 | LI1 | G | | | | | | 3,9 | 5,4 | | | | | | | |
| LVI-9 | LI1 | G | | | | | | 4,8 | 4,8 | | | | | | | |
| LVI-6-16830 | LI1 | D | | | | | | 4,5 | 5,6 | | | | | | | |
| LVI-5-3915 | LI1 | D | | | | | | 3,1 | 4,6 | | | | | | | |
| LVI-9-6092 | LI2 | G | | | | | | | | 4,6 | 5,7 | | | | | |
| LVI-6-12471 | LI2 | G | | | | | | | | 4,9 | 5,7 | | | | | |
| LVI-7-6158 | LI2 | D | | | | | | | | 4,7 | 5,7 | | | | | |
| LVI-10-8165 | LI3 | G | | | | | | | | | | 5,1 | 6,8 | | | |
| LVI-4-2053 | LI3 | G | | | | | | | | | | 5,3 | 6,7 | | | |
| LVI-9-1177 | LI3 | G | | | | | | | | | | 4,6 | 6,6 | | | |
| LVI-1/3-19936 | LI3 | G | | | | | | | | | | 5,4 | 6,7 | | | |
| LVI-11-686 | LI3 | G | | | | | | | | | | 6,5 | 6,3 | | | |
| LVI-10-7894 | LI3 | G | | | | | | | | | | 6,4 | 6,2 | | | |
| LVI-3-1968 | LI3 | G | | | | | | | | | | 6,4 | 6,0 | | | |
| LVI-9-2063 | LI3 | D | | | | | | | | | | 5,4 | 6,7 | | | |
| LVI-1/3-18042 | LI3 | D | | | | | | | | | | 5,1 | 6,8 | | | |
| LVI-4-4513 | LI3 | D | | | | | | | | | | 5,5 | 6,5 | | | |
| LVI-6-4566 | LC | D | | | | | | | | | | | | 11,5 | 7,5 | |
| moyenne | | | 154,3 | 56,9 | 14,1 | 21,2 | 9,8 | 3,8 | 4,9 | 4,5 | 5,9 | 5,7 | 6,6 | 11,5 | 7,3 | 4,0 |
| écart type | | | 6,0104 | | | 1,3230 | 0,6226 | 0,7138 | 0,4741 | 0,6025 | 0,4159 | 0,5599 | 0,2876 | 0,6996 | 0,6056 | 1,6520 |

 Tableau 90 : Mesures en mm des héli-mandibules, incisives et canines inférieures des *Canis* de Lunel-Viel 1

| Numéro | Partie | latéralisation | LP1 | | LP2 | | LP3 | | LP4 | | larg max mand | H mand entre LM1-LM2 | LM1 | | | |
|-------------------|--------|----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------------|----------------------|--------|--------|--------|----------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | | DMD | LTrigo | DVL | DVL talo |
| LVI-3-4699 | Hmdbl | D | 5,8 | 4,2 | 12,0 | 5,6 | 12,7 | 6,3 | 15,0 | 7,4 | 13,8 | | 26,4 | 19,3 | 11,3 | 9,7 |
| LVI-11-5266 | Hmdbl | G | | | | | | | | | 12,2 | | 24,8 | 17,8 | 10,2 | 9,3 |
| LVI-9-13016 | Hmdbl | D | | | | | | | 14,3 | 7,5 | 11,9 | | 25,6 | 17,5 | 10,2 | 9,2 |
| LVI-10-7930 | Hmdbl | D | | | | | | | | | | | 25,2 | 17,7 | 10,0 | 8,8 |
| LVI-7-4250 | Hmdbl | G | | | | | | | | | 11,4 | 26,8 | 26,8 | 19,2 | 10,3 | 9,0 |
| LVI-4-4618 | Hmdbl | G | | | 10,8 | 5,3 | 11,7 | 5,4 | 13,9 | 6,5 | 11,3 | 24,9 | 24,9 | 17,8 | 10,1 | 9,5 |
| LVI-6-7780 | Hmdbl | G | | | | | 12,3 | 6,2 | | | 11,4 | | | | | |
| LVI-5-4435 | Hmdbl | G | 5,5 | 3,8 | 12,5 | 5,8 | 13,3 | 6,3 | 14,2 | 7,3 | | | 25,9 | 18,3 | 11,0 | 9,5 |
| LVI-6-9498 | Hmdbl | D | | | 11,1 | 5,1 | 12,2 | 5,9 | 14,3 | 6,9 | | | 22,9 | 16,0 | 9,9 | 8,3 |
| LVI-9-1770 | Hmdbl | G | | | | | | | | | 12,1 | 25,2 | 24,8 | 17,9 | 9,8 | 8,6 |
| LVI-4-2692 | Hmdbl | D | | | | | | | 14,5 | 6,5 | | | 23,9 | 17,1 | 9,7 | 8,1 |
| LVI-3-4947 | Hmdbl | G | 5,3 | 4,6 | 12,3 | 5,9 | 13,9 | 6,4 | 15,1 | 7,6 | | 27,7 | 25,0 | 18,0 | 10,6 | 9,4 |
| LVI-3-4947 | Hmdbl | D | 5,5 | 4,4 | 11,8 | 5,7 | 13,4 | 6,5 | 15,2 | 7,5 | | | 25,0 | 17,9 | 10,6 | 9,4 |
| LVI-2-82 | Hmdbl | D | | | | | 12,4 | 5,1 | 13,8 | 6,3 | 10,2 | 23,5 | 23,4 | 16,5 | 9,6 | 8,0 |
| LVI-2-3814 | Hmdbl | G | 5,0 | 4,4 | 11,3 | 5,7 | 12,6 | 6,0 | 14,5 | 7,0 | 11,4 | 24,7 | 25,1 | 18,1 | 9,7 | 8,8 |
| LVI-9-1276 | Hmdbl | G | 4,7 | 4,3 | 10,5 | 4,9 | 12,0 | 5,5 | 13,6 | 6,8 | 11,6 | | 26,0 | 18,5 | 9,7 | 9,0 |
| LVI-9-2926 | Hmdbl | G | | | | | | | 15,4 | 8,6 | | | 24,7 | 17,7 | 10,4 | 9,3 |
| LVI-4-1872 | Hmdbl | D | | | | | | | 16,0 | 8,1 | 13,3 | | 26,5 | 19,6 | 11,2 | 9,3 |
| LVI-2-19 | Hmdbl | G | | | | | | | 14,3 | 6,8 | | | 25,0 | 17,9 | 10,1 | 8,2 |
| LVI-4-3031 | Hmdbl | D | 5,7 | 4,3 | 11,5 | 5,3 | 12,8 | 5,9 | | | | | | | | |
| LVI-9-1741 | Hmdbl | G | | | | | 12,7 | 5,6 | | | | | | | | |
| LVI-9-961 | Hmdbl | G | | | 12,1 | 5,8 | | | 15,2 | 7,3 | | | 25,3 | 18,4 | 10,3 | 9,4 |
| LVI-9-20674 | Hmdbl | G | | | | | 12,7 | 5,7 | 14,7 | 6,6 | | | 23,6 | 17,0 | 9,7 | 8,2 |
| LVI-2-109 | Hmdbl | D | 5,1 | 4,5 | 11,7 | 5,5 | | | | | | | 25,0 | 18,4 | 9,8 | 8,8 |
| LVI-7-16503 | Hmdbl | G | | | | | | | | | 12,1 | | | | | |
| LVI-9-1220 | Hmdbl | D | | | 11,5 | 5,3 | | | | | 11,9 | 26,9 | 24,8 | 17,7 | 9,8 | 8,5 |
| LVI-10-955 | LP2 | D | | | 11,5 | 5,7 | | | | | | | | | | |
| LVI-10-955 | LP3 | D | | | | | 12,6 | 6,0 | | | | | | | | |
| LVI-10-955 | LP4 | D | | | | | | | 14,0 | 7,5 | | | | | | |
| LVI-7-16334 | LP2 | D | | | 12,3 | 5,8 | | | | | | | | | | |
| LVI-10-7893 | LP2 | D | | | 11,6 | 5,0 | | | | | | | | | | |
| LVI-9-1663 | LP3 | D | | | | | 12,6 | 5,7 | | | | | | | | |
| LVI-7-4313 | LP3 | G | | | | | 12,5 | 5,9 | | | | | | | | |
| LVI-10-5068 | LP4 | G | | | | | | | 14,1 | 6,7 | | | | | | |
| LVI-7-16513 | LP4 | G | | | | | | | 13,8 | 6,7 | | | | | | |
| LVI-2964 | LP4 | D | | | | | | | 14,1 | 6,5 | | | | | | |
| LVI-10-5063 | LM1 | G | | | | | | | | | | | 24,9 | 18,0 | 10,1 | 8,6 |
| LVI-9-23159 | Hmdbl | G | | | | | 12,6 | 5,5 | | | | | | | | |
| LVI-6-20369 | LM1 | D | | | | | | | | | | | 25,6 | 18,0 | 10,6 | 9,2 |
| LVI-6-2594 | Hmdbl | G | | | 12,2 | 5,9 | 12,8 | 6,1 | 14,4 | 7,4 | | | | | | |
| moyenne | | | 5,3 | 4,3 | 11,7 | 5,5 | 12,7 | 5,9 | 14,5 | 7,1 | 11,9 | 25,7 | 25,0 | 17,9 | 10,2 | 8,9 |
| écart type | | | 0,3732 | 0,2416 | 0,5630 | 0,3270 | 0,5055 | 0,3802 | 0,6176 | 0,5810 | 0,9050 | 1,4930 | 0,9427 | 0,8057 | 0,4841 | 0,5082 |

Tableau 91 : Mesures en mm des prémolaires et des carnassières inférieures des *Canis* de Lunel-Viel 1.

| Numéro | Partie | latéralisation | LM2 | | LM3 | | DMD rangée prémolaires | DMD rangée molaires | DMD P + trigone M/1 | DMD talonide M/1 + M/2 + M/3 |
|-------------------|--------|----------------|--------|--------|--------|--------|---------------------------|------------------------|------------------------|------------------------------------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | | | | |
| LVI-3-4699 | Hmdbl | D | 12,0 | 8,4 | | | 47,0 | | 63,3 | |
| LVI-11-5266 | Hmdbl | G | | | | | | | | |
| LVI-9-13016 | Hmdbl | D | | | | | | | | |
| LVI-10-7930 | Hmdbl | D | | | | | | | | |
| LVI-7-4250 | Hmdbl | G | | | | | | | | |
| LVI-4-4618 | Hmdbl | G | 9,9 | 7,9 | | | | | | |
| LVI-6-7780 | Hmdbl | G | | | | | | | | |
| LVI-5-4435 | Hmdbl | G | | | | | 48,6 | | 64,8 | |
| LVI-6-9498 | Hmdbl | D | 9,5 | 7,4 | | | | | | |
| LVI-9-1770 | Hmdbl | G | | | | | | | | |
| LVI-4-2692 | Hmdbl | D | 10,3 | 7,5 | | | | | | |
| LVI-3-4947 | Hmdbl | G | 10,0 | 8,3 | 4,6 | 4,3 | 49,0 | 39,2 | 65,3 | 20,6 |
| LVI-3-4947 | Hmdbl | D | 10,2 | 7,8 | 4,5 | 4,3 | 50,3 | 40,7 | 67,8 | 21,7 |
| LVI-2-82 | Hmdbl | D | 9,5 | 7,2 | 4,6 | 3,9 | | 37,2 | | 19,5 |
| LVI-2-3814 | Hmdbl | G | 10,4 | 8,0 | 5,3 | 5,0 | 45,4 | 39,7 | 61,9 | 21,0 |
| LVI-9-1276 | Hmdbl | G | | | | | 46,7 | | 63,4 | |
| LVI-9-2926 | Hmdbl | G | 10,8 | 7,2 | 5,6 | 5,0 | | 39,7 | | 21,6 |
| LVI-4-1872 | Hmdbl | D | 10,4 | 8,2 | | | | | | |
| LVI-2-19 | Hmdbl | G | | | | | | | | |
| LVI-4-3031 | Hmdbl | D | | | | | | | | |
| LVI-9-1741 | Hmdbl | G | | | | | | | | |
| LVI-9-961 | Hmdbl | G | 9,8 | 7,5 | | | | | | |
| LVI-9-20674 | Hmdbl | G | 10,2 | 7,5 | | | | | | |
| LVI-2-109 | Hmdbl | D | 10,2 | 7,9 | | | | | | |
| moyenne | | | 10,2 | 7,8 | 4,9 | 4,5 | 47,8 | 39,3 | 64,4 | 20,9 |
| écart type | | | 0,6411 | 0,4034 | 0,4970 | 0,4848 | 1,7851 | 1,2942 | 2,0488 | 0,8927 |

 Tableau 92 : Mesures en mm des deuxièmes et troisièmes molaires inférieures, des rangées prémolaire, molaire, sécante et broyeur des *Canis* de la grotte de Lunel-Viel 1

| Numéro | latéralisation | DT mini diaphyse | Circonférence mini diaphyse | DT distal max | DT max trochlée | DAP mini trochlée | DAP trochlée med | DAP trochlée lat | H trochlée | DT fosse ole |
|-------------------|----------------|---------------------|--------------------------------|---------------------|--------------------|----------------------|------------------------|------------------------|---------------|--------------------|
| LVI-2-176 | G | 13,1 | 43,4 | 33,9 | 22,9 | 14,1 | | 21,4 | 19,8 | 11,5 |
| LVI-12-3215 | D | 13,1 | 43,4 | 36,6 | 25,9 | 15,4 | 29,5 | 23,4 | 21,8 | 12,1 |
| LVI-6-12421 | G | 12,5 | 42,2 | | | | | | | |
| moyenne | | 12,9 | 43,0 | 35,3 | 24,4 | 14,8 | 29,5 | 22,4 | 20,8 | 11,8 |
| écart type | | 0,3464 | 0,6928 | 1,9092 | 2,1213 | 0,9192 | | 1,4142 | 1,4142 | 0,4243 |

 Tableau 93 : Mesures en mm des Humérus de *Canis* de Lunel-Viel 1.

| Numéro | latéralisation | L max | L physiologique | DAP prox max | DT prox max | DAP distal max | DT distal max | DT facette arti distale | DT milieu dia | DAP milieu dia | DT mini diaphyse | Circonf mini diaphyse |
|---------------------|----------------|-------|--------------------|-----------------|-------------|-------------------|---------------|----------------------------|---------------|-------------------|---------------------|--------------------------|
| LVI-11-690 | D | | | 14,6 | 22,1 | | | | | | | |
| LVI-6-8270 | D | | | 14,1 | 21,3 | | | | 16,0 | 9,8 | 15,7 | 41,0 |
| LVI-9-20679 - 20685 | D | 171,0 | 168,2 | 13,8 | 19,3 | 13,9 | 25,8 | 19,8 | | | 13,6 | 36,8 |
| moyenne | | 171,0 | 168,2 | 14,2 | 20,9 | 13,9 | 25,8 | 19,8 | 16,0 | 9,8 | 14,7 | 38,9 |
| écart type | | | | 0,4041 | 1,4422 | | | | | | 1,4849 | 2,9698 |

 Tableau 94 : Mesures en mm des Radius des *Canis* de Lunel-Viel 1.

| Numéro | latéralisation | H max S arti | DT max S articulaire | DAP mini olécrâne | DT S médiale | DT S latérale | DAP olécrâne |
|-------------------|----------------|-----------------|-------------------------|----------------------|-----------------|------------------|-----------------|
| LVI-6-8287 | D | 26,4 | 19,1 | 23,2 | 8,1 | 10,2 | 28,1 |
| LVI-11-13170 | G | 23,6 | 17,8 | 22,6 | 7,8 | 10,4 | 26,6 |
| moyenne | | 25,0 | 18,5 | 22,9 | 8,0 | 10,3 | 27,4 |
| écart type | | 1,9799 | 0,9192 | 0,4243 | 0,2121 | 0,1414 | 1,0607 |

 Tableau 95 : Mesures en mm des Ulna des *Canis* de Lunel-Viel 1.

| Numéro | latéralisation | DAP max de la tête |
|------------|----------------|--------------------|
| LVI-4-3705 | G | 19,8 |
| LVI-4-3706 | D | 20,5 |
| moyenne | | 20,15 |
| écart type | | 0,4950 |

Tableau 96 : Mesures en mm des Fémurs de *Canis* de Lunel-Viel 1.

| Numéro | latéralisation | L max | DT prox max | DAP prox | DT mini diaphyse | DT distal max | DAP distal max | Circonférence mini diaphyse |
|-------------|----------------|--------|-------------|----------|------------------|---------------|----------------|-----------------------------|
| LVI-5-16746 | D | 223,0 | 44,7 | 49,0 | 17,9 | 29,1 | 19,6 | 58,4 |
| LVI-2-98 | D | | | | 14,7 | 24,6 | 17,4 | 43,9 |
| LVI-3-4588 | G | 223,00 | 44,70 | 49,00 | 14,0 | 24,2 | 17,0 | 40,9 |
| LVI | G | | | | 14,5 | | | 44,5 |
| moyenne | | | | | 15,28 | 25,97 | 18,00 | 46,93 |
| écart type | | | | | 1,7746 | 2,7209 | 1,4000 | 7,8104 |

Tableau 97 : Lunel-viel 1. Mesures en mm des tibias de *Canis*.

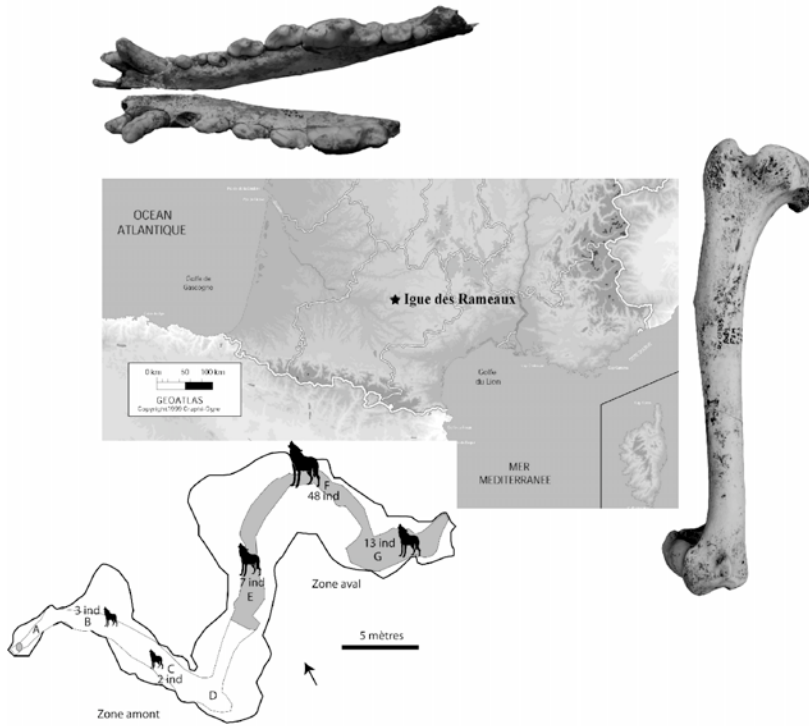
| Numéro | DT face arti caudale | L crâ-cau arc dorsal | DT face arti crâniale |
|-------------|----------------------|----------------------|-----------------------|
| LVI-9-12478 | | | 41,3 |
| LVI-6-9549 | | | 40,8 |
| LVI-10-5074 | 35,6 | 16,7 | |

Tableau 98 : Mesures en mm des atlas de *Canis* de la grotte de Lunel-Viel 1

| Numéro | L arc dorsal | DT tête | DAP tête | DT mini corps |
|-------------|--------------|---------|----------|---------------|
| LVI-4-3422 | | 33,0 | 13,2 | |
| LVI-9-18516 | 50,5 | | | |
| LVI Rem | | 28,1 | 12,6 | 18,3 |

Tableau 99 : Mesures en mm des axis de *Canis* de Lunel-Viel 1

Chapitre 2



Igue des Rameaux

I. Découverte et présentation du gisement

Localisé dans le Tarn-et-Garonne, dans la commune de Saint-Antonin-Noble-Val, le gisement de l'Igue des Rameaux est découvert en 1971 par la Société Spéléo-Archéologique de Caussade. L'aven s'ouvre sur le bord du causse dominant l'Aveyron. Les fouilles conduites par F. Rouzaud de 1985 à 1991, ont permis de mettre au jour de très nombreux restes osseux et également quelques vestiges lithiques (Rouzaud *et al.* 1990, Coumont 2006). Le gisement comprend une partie amont, divisée en secteurs A, B, C et D et une zone aval, constituée des secteurs E, F et G (Figure 136 et Figure 137). Ces deux secteurs sont séparés dans la partie médiane par une importante concrétion calcitique.

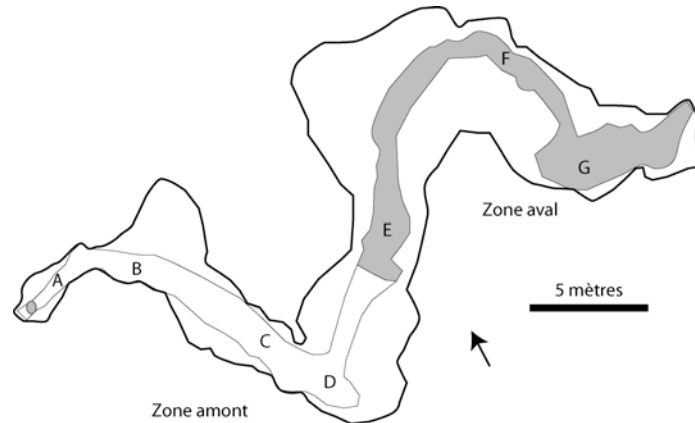


Figure 136 : Plan simplifié de la cavité. Modifié d'après Rouzaud *et al.* 1990. La flèche indique le Nord et les lettres, les secteurs de fouille.

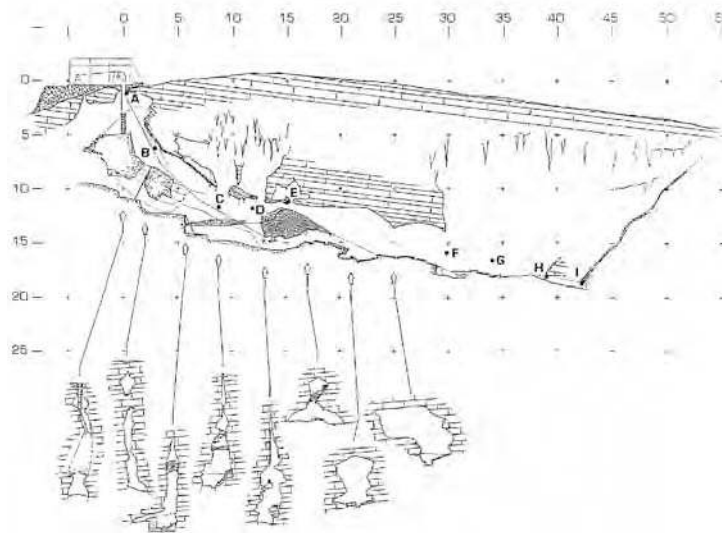


Figure 137 : Coupe longitudinale de l'Igue des Rameaux et localisation des zones et secteurs fouillés.

A. Stratigraphie de l'aven

Le réseau karstique dans lequel le gisement est situé, est toujours en activité et a partiellement modifié l'intégrité des ensembles sédimentaires. La stratigraphie du gisement n'est pas simple et le

remplissage médian est affecté par les soutirages successifs qui, dans certains cas ont mené à une inversion partielle des dépôts dans la zone aval et un mélange d'une partie des couches 5 et 6.

Les analyses géologiques et paléontologiques, permettent d'identifier au moins quatre épisodes de remplissage (Rouzaud *et al.* 1990, Jeannet 2005, Coumont 2006) :

- Les dépôts les plus anciens (couches 590 à 593, secteurs B, C, D, E et F) se forment alors que le réseau est souvent en charge, entraînant le lessivage de plusieurs de ces couches. Ces dépôts ne contiennent pas de restes osseux ou lithiques.
- Dans un second temps, des niveaux fossilifères se mettent en place dans le secteur amont. Au dessus du plancher stalagmitique 4, les couches 3 et 30 livrent des restes osseux. La concrétion entre les secteurs D et E individualise alors, les zones aval et amont.
- Au cours d'un troisième épisode, les dépôts de la zone aval (couches 60, 61, 62, 621, 622 et 63) se mettent en place. Dans ces niveaux, les restes de faunes sont très abondants.
- Enfin, dans un quatrième temps, les dépôts de la partie amont (couches 5, 50, 501 et autres subdivisions) se forment au dessus d'un fin plancher stalagmitique (couche 55)

De nombreux restes osseux ont donc été découverts dans les ensembles 3, 5 et 6. Les carnivores sont particulièrement abondants dans la partie aval, qui intéresse donc plus spécifiquement notre analyse. Dans cette partie, le soutirage s'est effectué en bloc (Figure 138) et n'a donc pas modifié la position relative des vestiges (Rouzaud *et al.* 1991).

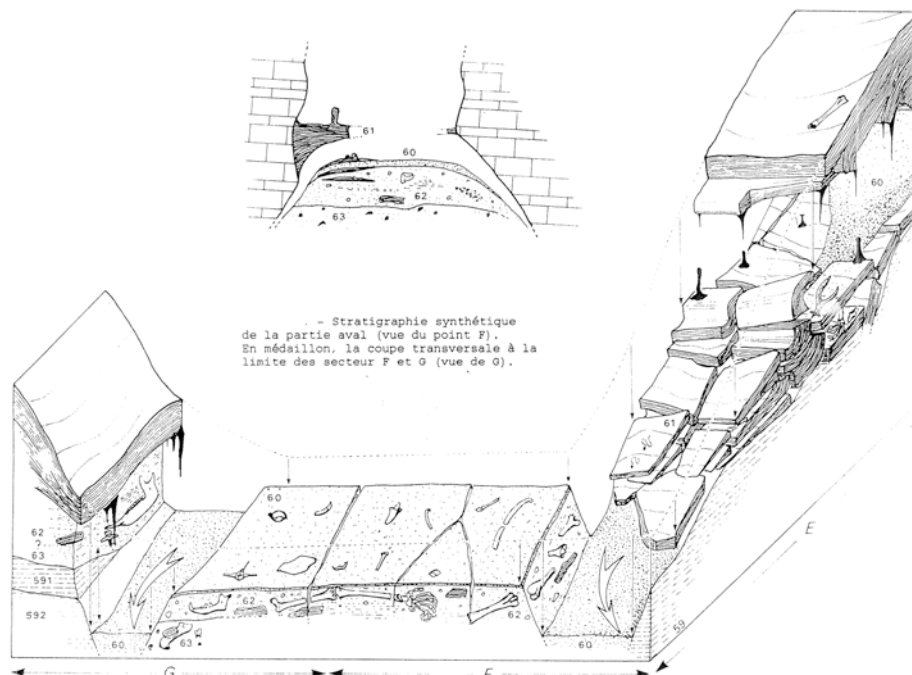


Figure 138 : Stratigraphie synthétique de la partie aval (secteurs E, F et G) et coupe transversale entre les secteurs F et G, *in* Rouzaud *et al.* 1990.

B. Liste faunique et éléments de datation

La faune est particulièrement diversifiée dans l'aven (Tableau 100) avec une très forte présence de carnivores, notamment dans la couche 62 de la partie aval. Ce sont les restes de Canidés qui dominent nettement l'assemblage avec soixante-quatorze individus décomptés. La partie amont

renferme de nombreux restes d'Herbivores parmi lesquels le Cheval (*Equus caballus*) est l'espèce dominante.

| Espèces | Partie Amont | Partie Aval |
|------------------------------------|--------------|-------------|
| <i>Elephas antiquus</i> | x | x |
| <i>Coelodonta antiquitatis</i> | x | x |
| <i>Equus caballus</i> | xx | x |
| <i>Equus hydruntinus</i> | x | x |
| <i>Euctenoceros mediterraneus</i> | x | x |
| <i>Cervus elaphus</i> | x | x |
| Caprinae | x | |
| <i>Hemitragus</i> | x | x |
| Bovinae | x | x |
| <i>Sus scrofa</i> | x | x |
| <i>Canis lupus cf. lunellensis</i> | x | xx |
| <i>Vulpes</i> | x | x |
| <i>Ursus arctos</i> | x | x |
| <i>Crocota spelaea</i> | x | xx |
| <i>Hyaena prisca</i> | x | x |
| <i>Panthera (Leo) spelaea</i> | x | xx |
| <i>Lynx sp.</i> | x | |
| Mustelidae | | x |
| Lagomorphes | x | x |
| <i>Marmota sp.</i> | | x |
| <i>Arvicola sp.</i> | x | x |
| Microtinae | | x |
| Muridae | | x |
| <i>Talpa</i> | x | x |
| <i>Ericaneus</i> | | x |
| Aves | x | x |
| Chiroptera | x | x |
| Amphibiens | | x |
| Cheloniens | x | |
| Reptilia | | x |

Tableau 100 : Listes fauniques des zones amont et aval de l'Igüe des Rameaux, d'après Brugal & Jeannet in Rouzaud et al. 1990. Les croix représentent l'abondance relative des espèces.

Les données biochronologiques permettent d'envisager un remplissage en deux temps (Rouzaud et al. 1990, Coumont 2006) :

- La présence de taxons « anciens » tels que *Haploidoceros mediterraneus* (anciennement genre *Euctenoceros*, Croitor et al. 2008), *Hyaena prisca* dans les dépôts, témoigne d'un premier épisode de remplissage entre la fin du « Mindel » et le début du « Riss » (Brugal in Rouzaud et al. 1990), c'est-à-dire vraisemblablement au moment de l'interglaciaire Holsteinien (340 – 300 Ka). L'association de ces trois taxons, place effectivement les niveaux les plus anciens de l'aven comme sub-contemporains du gisement de Lunel-Viel 1.
- Le stade évolutif des taxons présents dans les autres niveaux, démontre le caractère plus récent de cette deuxième phase d'accumulation, par rapport au gisement de Lunel-Viel 1. L'Hyène (*Crocota spelaea*) de plus forte stature, la taille des chevaux (*Equus caballus mosbachensis*), ainsi que celle des loups (*Canis lupus lunellensis*) indique une phase de remplissage un peu plus récente (Brugal in Rouzaud et al. 1990).

Les 76 pièces lithiques ont été retrouvées dans la zone amont, dans les dépôts 51, 52, 53, 50 et 30. Elles permettent d'établir des corrélations, tant en terme d'origine des matières premières que de modalités de débitage et façonnage des outils, avec les vestiges lithiques du Paléolithique moyen ancien de Coudoulous I (couche 4) et de La Borde (Jaubert in Rouzaud et al. 1990).

Plusieurs datations U/Th ont été réalisées sur les planchers stalagmitiques de l'aven. Cependant, les rapports $^{230}\text{Th}/^{232}\text{Th}$ sont trop faibles pour que les résultats puissent être considérées comme fiables (Rouzaud 1997).

C. Taphonomie des ensembles

L'analyse taphonomique conduite par Coumont (2006) sur les restes d'herbivores (cheval, hydruntin, bovidé, thar, capriné, cerf, grand ongulé et ongulé de taille moyenne) permet de discuter de l'intégrité des ensembles et couches décrites à la fouille. Les tentatives de remontages systématiques sur les restes déterminés de ces taxons mettent en évidence plusieurs phénomènes. En premier lieu, l'absence de remontage entre les couches en place de l'amont (séquence 5, c50 exclue) et les couches en place de l'aval (séquence 6, c60 exclue), ce qui confirme l'indépendance des deux zones. Enfin, les remontages effectués entre les couches de l'ensemble 5 d'une part (Tableau 101), et entre les couches de l'ensemble 6 d'autre part (Tableau 102), démontrent que ces subdivisions diffèrent de l'histoire taphonomique des restes fossiles.

| Couches | 30 | 36 | 50 | 503 | 53 | 530 | 54 | 541 |
|---------|-----|----|--------------------|------------|-----|-----|------------|-----|
| 30 | | | | | | | | |
| 36 | 1AP | | | | | | | |
| 50 | | | | | | | | |
| 503 | | | 2AP | | | | | |
| 53 | | | 1AP 1RAC 6SD | 1AP 2SD | | | | |
| 530 | | | | | 2SD | | | |
| 54 | | | 1AP 2RAC 1SD | | | | | |
| 541 | | | | | | | 1AP 1SD | |

Tableau 101 : Synthèse des appariements (AP), raccords (RAC) et remontages de séries dentaires (SD) effectués sur les restes d'herbivores du secteur amont, d'après Coumont 2006.

| Couches | 60 | 61 | 62 | 63 |
|---------|----|----|------------|----|
| 60 | | | | |
| 61 | | | | |
| 62 | | | | |
| 63 | | | 5AP 1SD | |

Tableau 102 : Synthèse des appariements (AP) et remontages de séries dentaires (SD) effectués sur les restes d'herbivores du secteur aval, d'après Coumont 2006.

Il apparaît ainsi cohérent de considérer séparément les restes provenant des deux ensembles.

II. Les restes de *Canis* de l'aven

A. Représentation anatomique et remontages

Le matériel analysé se réfère à l'ensemble du squelette. Plus de 1000 restes osseux ont été analysés et mesurés³⁷ (Tableau 103). Les côtes, vertèbres (autre que atlas et axis), les carpiens, tarsiens (autre que calcaneums et talus), ainsi que les phalanges sont présents mais n'ont pas été intégrés à l'étude.

| Parties anatomiques | Igue des Rameaux | | |
|--|------------------|------------------|-----|
| | NRD | NMI c | NME |
| Maxillaires et dents supérieures isolées | 146 | 48 | 94 |
| Mandibules et dents inférieures isolées | 155 | 74 | 143 |
| Crânes | 2 | 2 | 2 |
| Atlas | 10 | 8 | 8 |
| Axis | 10 | 10 | 10 |
| Scapula | 29 | 15 | 29 |
| Humérus | 65 | 25 | 47 |
| Radius | 72 | 25 | 59 |
| Ulna | 69 | 26 | 42 |
| Métacarpiens | 111 | 15 | 111 |
| Coxal | 17 | 8 | 12 |
| Fémur | 83 | 33 | 61 |
| Tibia | 85 | 36 | 69 |
| Talus | 25 | 15 | 25 |
| Calcaneus | 38 | 21 | 38 |
| Métatarsiens | 108 | 12 | 108 |
| TOTAL | 1025 | NMIc = 74 | |

Tableau 103 : Décomptes obtenus à partir des restes étudiés de *Canis* de l'Igue des Rameaux.

L'analyse globale des restes de *Canis* nous permet de dénombrer 74 individus dans l'aven. Ces derniers sont préférentiellement retrouvés dans la zone aval et particulièrement concentrés dans les secteurs F et G (Figure 139). Dans cette zone, 68 individus peuvent être dénombrés.

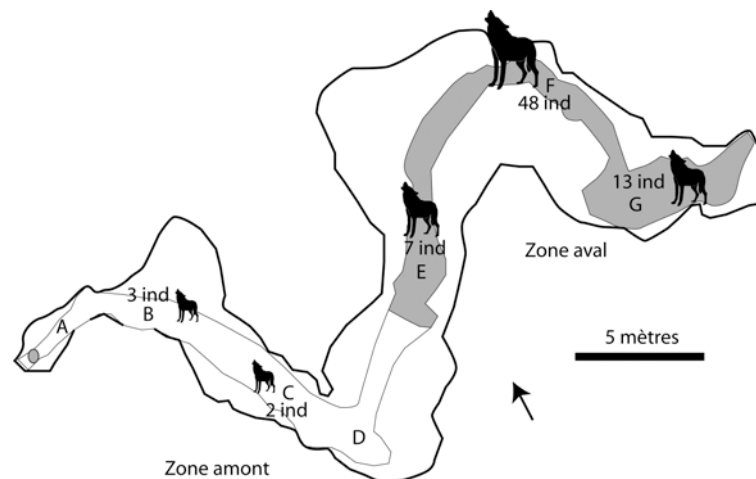


Figure 139 : Répartition des individus dans les différents secteurs de l'Igue des Rameaux. Pour 1 individu, nous n'avons pas de précision sur le secteur, seuls 73 individus sont donc figurés sur ce schéma.

³⁷ La quasi totalité du matériel a également été renuméroté, de manière à identifier les éléments n'ayant pas de numéro de pièce. Ces nouveaux numéros sont précisés entre parenthèses.

Si l'on considère ces restes en fonction des ensembles sédimentaires, 45 individus (NMI de combinaison) représentés par 593 restes déterminés, proviennent de l'ensemble 6 (couche 60 exclue), soit plus de 50% du matériel étudié.

A l'instar des travaux de Coumont (2006) sur les herbivores, nous avons réalisé des remontages systématiques sur les restes de *Canis* en vue de compléter les données sur l'étude taphonomique du gisement. Cette analyse, nous permet ainsi de tester l'intégrité des niveaux et des ensembles osseux étudiés.

| Secteur | Couches | Amont | | | Aval | | | | | sans indication |
|-----------------|---------|-------------|------------|-----|-----------------------|------------------------|------|------|---------------|-----------------------|
| | | Rem | Séquence 5 | | Rem | Séquence 6 | | | | |
| | | 50 | 53 | 530 | 60 | 62 | 622 | 6220 | 63 | |
| Amont | 50 | | - | - | - | - | - | - | - | - |
| | 53 | | | - | - | - | - | - | - | - |
| | 530 | | 1APP | | - | - | - | - | - | - |
| Aval | 60 | 1RAC APP | | | 3RAC 7APP 1REST | - | - | - | - | - |
| | 62 | | | | | 7RAC 23APP 1REST | - | - | - | - |
| | 622 | | | | | | | | | - |
| | 6220 | | | | | 2APP | 1RAC | 1APP | - | - |
| | 63 | | | | | 2RAC 6APP | | | 2APP 1REST | - |
| sans indication | | | | | 1APP | 3APP | | | 1APP | 1RAC 9APP 2REST |

Tableau 104 : Synthèse des raccords (RAC), appariements (APP) et restitutions articulaires réalisés sur les restes de *Canis* de l'Igue des Rameaux, en fonction des couches. Au total 15 raccords, 57 appariements et 5 restitutions articulaires ont pu être effectués.

Les remontages effectués (57 appariements, 15 raccords et 5 restitutions articulaires) sur les restes de *Canis* (Tableau 104) corroborent les résultats obtenus sur les herbivores (Coumont 2006). La plupart des remontages sont effectués au sein des couches, notamment au sein des couches 60 et 62. Ces remontages mettent également en évidence des liens certains entre les couches 62 et 63 du secteur aval (raccord de deux fragments d'une ulna, appariement entre humérus gauche/droit, appariement entre héli-mandibules). De plus, des raccords ont été réalisés entre les couches remaniées des deux secteurs (entre 50 et 60 : raccord entre 3 fragments d'une ulna) et entre les différentes subdivisions de la couche 62. Ces informations renforcent donc l'hypothèse d'indépendance des ensembles (séquence 5 *versus* séquence 6) et démontrent que les couches de l'ensemble 6 (couche 60 exclue car remaniée), renfermant de très nombreux restes de *Canis*, doivent être analysées séparément.

B. Origine de l'accumulation des Canidés : informations populationnelles

1. La place des *Canis* dans l'aven

Le NMI de 74, obtenu à partir des carnassières inférieures gauches de *Canis*, fait de la population de l'Igue des Rameaux, la plus importante des populations fossiles connues en France. Ce nombre d'individus est quelque peu surprenant si l'on se réfère à l'éthologie des loups actuels. En effet, le

loup ne fréquente les cavités que très sporadiquement lors de la mise bas et jusqu'au sevrage des jeunes (cf. Partie 3). Ce constat pose par conséquent la question de la durée de remplissage qui va donc conditionner en partie l'analyse des populations fossiles. Si cette accumulation est le résultat d'un événement relativement court, les individus peuvent être considérés comme appartenant à une même population, mais si l'accumulation s'est déroulée au cours d'une longue période, plusieurs populations peuvent potentiellement être individualisées. Il est par conséquent important, de statuer sur cette question en vue de l'étude des restes de ce Canidé.

La présence d'un si grand nombre d'individus dans un contexte de cavité ne connaît pas d'équivalent dans le registre actuel. Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer une telle accumulation.

- L'éthologie de l'espèce fossile peut être différente de celle des loups actuels. Les Canidés ont pu utiliser de façon durable, la cavité. Le gisement pourrait alors être considéré comme un « repaire³⁸ », occupé durant une longue période par ce taxon.
- Dans le cas contraire, la topographie du gisement a pu constituer un piège naturel pour les animaux, comme c'est le cas pour les herbivores (Coumont 2006). L'accumulation des *Canis* pourrait résulter elle aussi d'une chute des individus dans l'aven. Cette accumulation des nombreux Canidés témoignerait d'un fonctionnement du piège au cours d'une longue période (*i.e.* notion de *time averaging*) pendant laquelle les individus se seraient accumulés progressivement.
- Ce piège naturel a également pu constituer un lieu de nourrissage pour les loups. Ces derniers auraient pu entrer dans l'aven de façon volontaire pour consommer les carcasses, sans avoir la capacité d'en ressortir.
- Par ailleurs, l'accumulation peut résulter de faits exceptionnels (type catastrophique) au cours desquels des groupes entiers (meutes) ont pu être piégés. Plusieurs des individus pourraient alors appartenir à la même population *sensu stricto*.
- Enfin, cette accumulation peut être le résultat de la combinaison de plusieurs de ces scénarios, complexifiant ainsi l'histoire taphonomique du gisement.

Parmi les restes de *Canis*, seuls 2 immatures ont été identifiés. Ce constat ne semble donc pas indiquer que la cavité ait pu être utilisée comme lieu de mise bas par le taxon. D'autre part, si l'on considère la structure d'âge de la population de *Canis* présente dans l'aven, on constate que les individus sont majoritairement des adultes (39 sur 74) et seuls 8 individus très âgés ont été dénombrés. Dans l'ensemble 6, la structure de population diffère de celle d'une population naturelle par le faible nombre de jeunes individus (un seul individu âgé de moins d'un an) et par la sous-représentation des adultes mûres par rapport aux vieux (Figure 140).

³⁸ Le terme de repaire n'est pas utilisé pour désigner un lieu de vie fréquenté par les loups mais pourrait correspondre, dans l'hypothèse d'une éthologie différente, comme pour l'hyène, à un lieu fréquenté durablement par la meute et dans lequel les jeunes sont élevés, des carcasses sont consommées et des zones de latrines sont également aménagées.

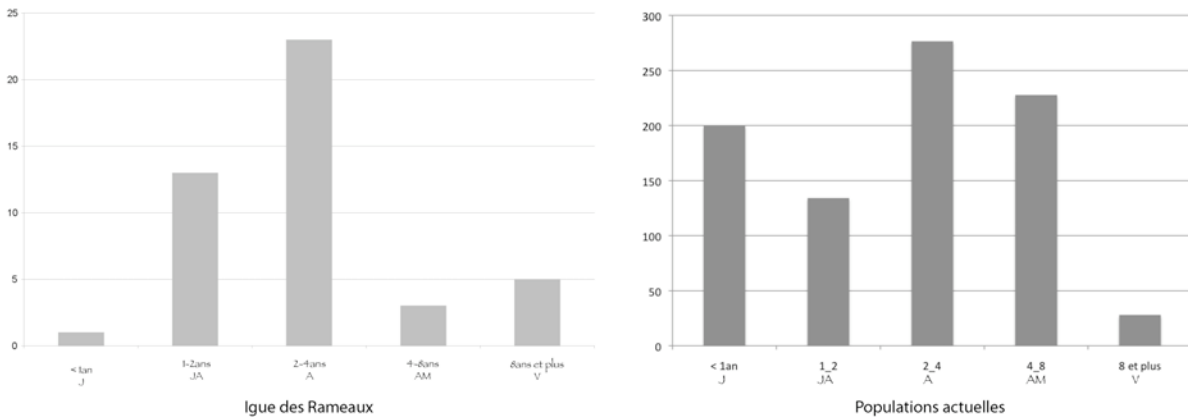


Figure 140 : Comparaison des structures de populations de l'Igue des Rameaux (à gauche) et d'une population de loups actuels (d'après de Beaufort 1987).

Par ailleurs, parmi les herbivores, seules les carcasses de chevaux semblent avoir été consommées. La profil squelettique de ce taxon apparaît homogène (Coumont 2006). Ces carcasses sont localisées dans le secteur aval où les carnivores sont très présents. Les restes de loup eux-mêmes portent quelques traces mais ces dernières ne concernent que 4% des restes étudiés. Ces attaques concernent essentiellement les héli-mandibules, ulna et calcaneus (Figure 141).



Figure 141 : Exemples d'ossements de *Canis* portant des traces de manducation (ici enfoncements et enlèvement de matière spongieuse). A : Calcaneus droit Rx90 F31C62-279 ; B : Ulna gauche RxF3Nc63-163 ; C : Ulna droite Rx91F4

S'il est indéniable que des carnivores ont participé à la modification d'une partie des carcasses d'animaux présentes dans l'aven, la présence de Canidés en si grand nombre, ne semble donc pas s'expliquer par l'hypothèse d'une utilisation de la cavité comme « repaire ». Même si ces derniers ont fréquenté la cavité et consommé des carcasses, le fait de retrouver autant d'individus reste un fait inexplicable en l'état actuel des recherches.

Dans le secteur aval où le Loup est très présent, 5 autres espèces de Carnivores ont été identifiées. Les restes de *Crocota spelaea* sont également relativement abondants mais en quantité bien

inférieure au nombre de Canidés identifiés (une trentaine d'individus d'après Fosse 1994). La présence de jeunes hyènes et de jeunes félins dans l'aven démontre que la cavité a été occupée temporairement et de façon volontaire par ces derniers (*i.e.* il ne s'agit pas d'accumulation accidentelle). Cette présence de carnivores en grand nombre et notamment des Canidés est relativement fréquente en contexte d'aven (Coumont 2006, Coumont 2009). Néanmoins, si l'on considère les ensembles stratigraphiques, le rapport prédateurs / proies, en ne considérant que le nombre de *Canis*, apparaît extrêmement fort comparativement aux données écologiques actuelles. Dans l'ensemble 6, 19 herbivores (9 chevaux, 1 hydruntin, 1 bovidé, 5 thars et 3 cerfs) sont présents (Coumont 2006). Dans ce même ensemble, les restes de 45 *Canis* ont été identifiés. Si l'on considère l'hypothèse d'une accumulation sur une longue durée, comment expliquer que les autres espèces ne soient pas présentes en plus grand nombre ? La sur-représentation des *Canis* rend par conséquent, l'hypothèse du *time averaging* peu probable.

L'ensemble de ces observations ne semble répondre à aucune des hypothèses émises pour expliquer le nombre de Canidés retrouvés dans l'aven. L'explication la plus probable semble être celle d'une descente volontaire ou d'une chute de plusieurs individus dans l'aven, qui suite à un événement inconnu, ont été incapables de sortir du karst. A l'image des conclusions émises sur l'origine des chevaux de l'ensemble 6 (Coumont 2006), l'accumulation de Canidés dans cette séquence pourrait également résulter d'événement(s) exceptionnel(s).

Ces informations sur l'histoire taphonomique du gisement, nous amène donc à considérer les individus de la séquence 6 (couche 60 exclue) comment appartenant à une même population.

2. Spatialisation des données métriques

Nous avons analysé en détail les variations d'ordre métrique au sein des individus piégés dans l'ensemble 6 de l'Igüe des Rameaux afin de comparer cette population, en terme d'intervalle de variation, avec d'autres populations fossiles et actuelles.

Sur les restes mandibulaires, le calcul du coefficient de variation et de l'écart-type démontre que les *Canis* de la séquence 6 des Rameaux ne diffèrent pas, en terme d'intervalle de variation, des populations de loups actuels. Le coefficient de variation calculé sur le diamètre mésio-distal de la carnassière inférieure, la longueur de la rangée sécante et sur la hauteur de la mandibule (variables corrélées à la stature de l'animal), est de l'ordre de 5 %. Cette valeur est identique à celle obtenue sur les populations de loups actuels bulgares (Tableau 105). Les tests statistiques effectués à partir des variances observées (tests de Fisher), montrent par ailleurs, que l'on ne peut pas rejeter l'hypothèse d'égalité entre les deux groupes (*i.e.* population de la séquence 6 des Rameaux et population de loups sauvages de Bulgarie).

| | H mand LP3/LP4 | | DMD LMI | | L rangée sécante | |
|-----------------------|--------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------|--------------------------------------|--------------------------------|--------------------------------------|
| | Igue des Rameaux séquence 6 | <i>Canis lupus lupus</i> Bulgarie | Igue des Rameaux séquence 6 | <i>Canis lupus lupus</i> Bulgarie | Igue des Rameaux séquence 6 | <i>Canis lupus lupus</i> Bulgarie |
| n | 55 | 40 | 84 | 40 | 26 | 36 |
| moyenne | 23,72 | 25,04 | 25,51 | 27,04 | 64,39 | 68,99 |
| écart type | 1,5484 | 1,7491 | 1,5191 | 1,4942 | 3,1444 | 2,8385 |
| CV (en %) | 6,53 | 6,98 | 5,95 | 5,53 | 4,88 | 4,11 |
| var | 2,40 | 3,06 | 2,31 | 2,23 | 9,89 | 8,06 |
| Test de Fisher | F ₀ = 1,28 | | F ₀ = 1,03 | | F ₀ = 1,23 | |

Tableau 105 : Comparaison de l'écart type, du coefficient de variation et de la variance obtenus sur les *Canis* de la séquence 6 des Rameaux et sur les loups actuels de Bulgarie, à partir des mesures de la hauteur de la mandibule, de la longueur de la carnassière et de la longueur de la rangée sécante.

Par ailleurs, l'analyse de mélange effectuée à partir du diamètre mésio-distal de la carnassière inférieure des *Canis* de la séquence 6 des Rameaux, montre que la distribution des valeurs est plus cohérente si l'on considère une population unique. En effet, le score AIC obtenu à l'issue de cette analyse est très fort (de l'ordre de 155) et ce, quelque soit le nombre de groupes considérés (1, 2 ou 3). La solution ne considérant qu'un seul groupe apparaît cependant plus probable au vu de la valeur *log likelihood*³⁹ et de la courbe de normalité obtenues (Figure 142).

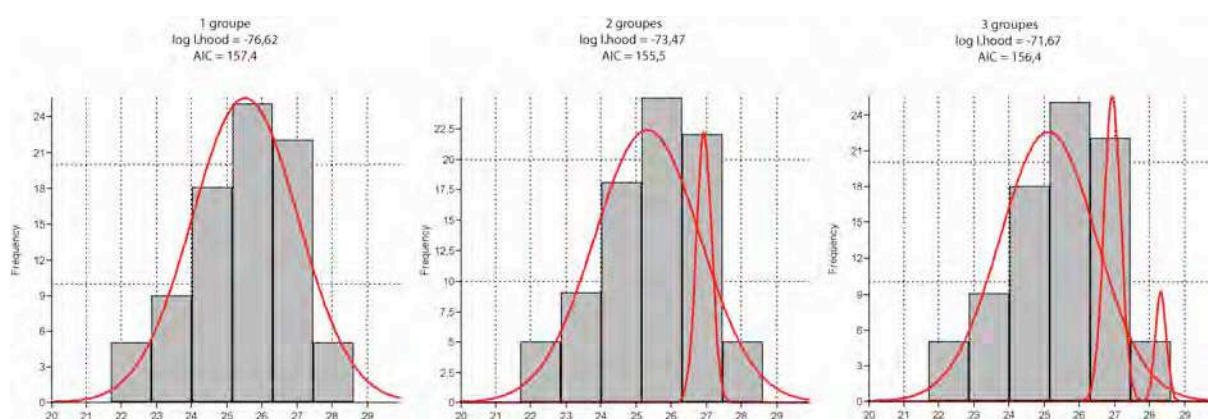


Figure 142 : Analyse de mélange à partir du diamètre mésio-distal des carnassières inférieures des *Canis* de l'ensemble 6 (couche 60 exclue) des Rameaux.

Par conséquent, malgré les différences manifestes de taille entre les individus, il semble qu'il soit impossible de différencier plusieurs groupes d'individus piégés dans l'Igue et retrouvés au sein de la séquence 6.

Les individus retrouvés dans cet ensemble, sont donc considérés comme appartenant à une même population.

Enfin, pour confirmer ce regroupement, nous avons effectué une analyse des données sur la carnassière inférieure, pour l'ensemble des individus retrouvés dans l'aven.

³⁹ La valeur *log likelihood* permet d'apprécier la stabilité des résultats obtenus et de juger de la fiabilité du nombre de groupes considérés. Plus la valeur est basse, plus la séparation des groupes est jugée correcte. Dans le cas présent, la plus faible valeur (-76,62) est obtenue en ne considérant qu'un seul groupe.

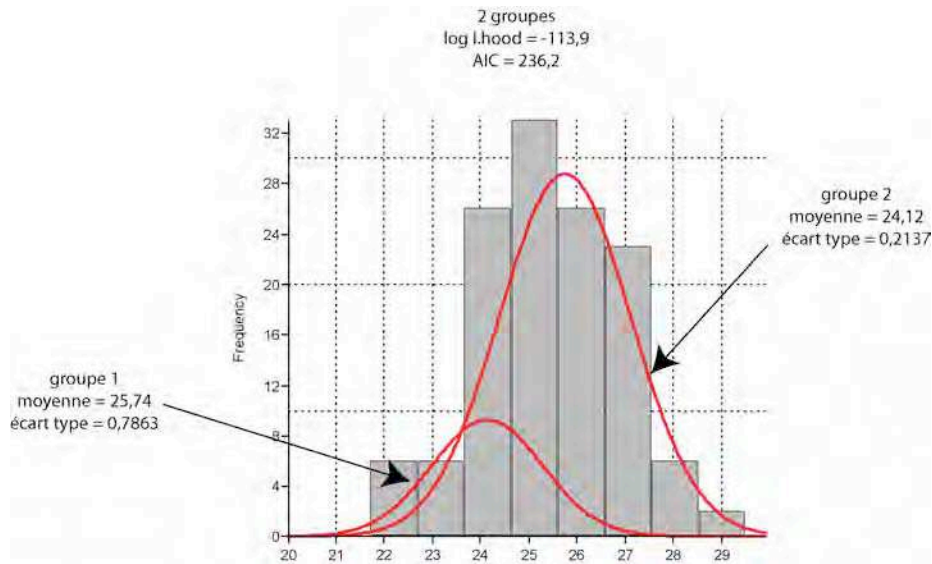


Figure 143 : Analyse de mélange à partir du diamètre méso-distal des carnassières inférieures de l'ensemble des *Canis* des Rameaux.

L'analyse de mélange fait cette fois ressortir la possibilité de la co-existence de deux groupes au sein de l'aven (Figure 143). Les individus retrouvés dans les couches remaniées (couche 60) et dans l'ensemble 5 pourraient donc constituer une ou plusieurs population(s) distincte(s). D'après les données sédimentaires et paléontologiques, cet ensemble serait antérieur à la séquence 6. De fait, les loups présent dans l'ensemble 5 et dans la couche 60 seraient plus anciens (groupe 1 pour lequel le DMD moyen est plus réduit) que ceux de la séquence 6.

Il apparaît donc cohérent de considérer les *Canis* de la séquence 6 (couche 60 exclue) séparément des autres individus. Les huit individus de la couche 60 étant en position remaniée, il n'est pas possible de les relier à l'un ou à l'autre des ensembles. Dans la séquence 5, le nombre très restreint d'individus (NMI de 4) n'autorise pas de comparaison fiable. C'est donc sur la seule population de la séquence 6 que se porte notre analyse.

3. Stature et dimorphisme sexuel

Le grand nombre de restes de *Canis* nous fournit l'opportunité d'effectuer des analyses morphométriques plus complètes et statistiquement fiables.

Cette abondance constitue cependant une limite importante pour la réalisation de remontages et la reconstitution d'individus, puisque tous les individus dits médians ne peuvent être considérés (*cf.* Partie 2). Pour l'appréciation du dimorphisme et de la stature des individus, il n'a donc pas été possible de coupler les données crâniennes et dentaires avec les éléments post-crâniens. Ce sont par conséquent, à nouveau, les restes crâniens et dentaires qui sont utilisés.

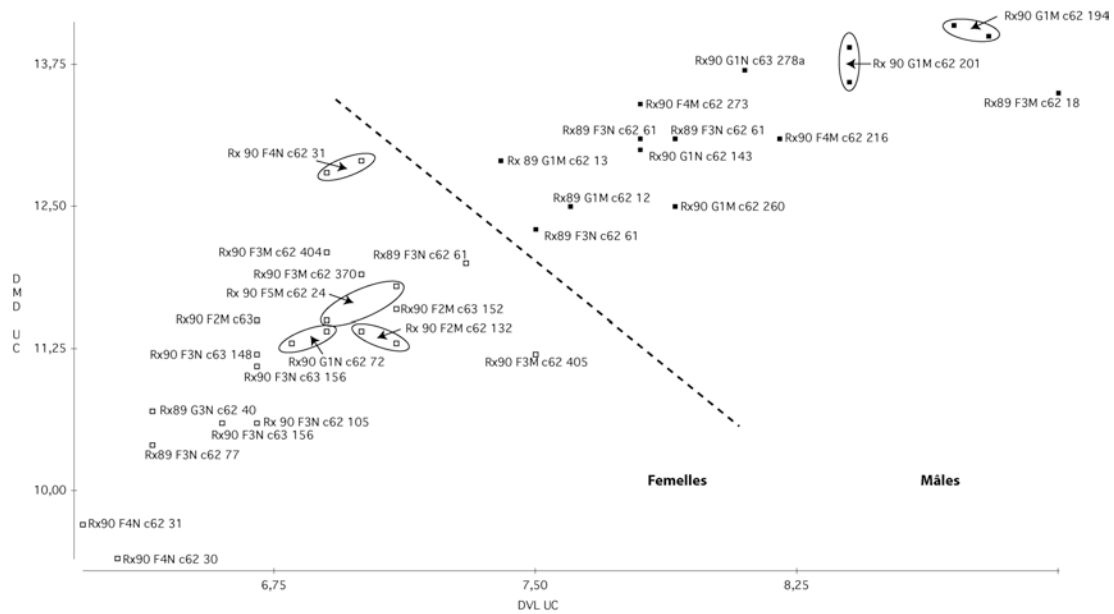


Figure 144 : diagramme de dispersion des diamètres vestibulo-lingual et mésio-distal des canines supérieures de *Canis* de l'ensemble 6 (c60 exclue) de l'Igue des Rameaux. Les points entourés correspondent aux canines droite et gauche d'un même individu.

Les canines supérieures d'un minimum de 27 individus sont utilisées pour sexer les individus provenant de la séquence 6. Sur la base de ces mesures, 16 femelles (DMD moyen = 11,33) et 11 mâles (DMD moyen = 13,31) peuvent être identifiés (Figure 144). Le SSD calculé sur la base de cette diagnose, 1,17 [1,13 ; 1,22], est tout à fait comparable à celui observé chez les populations actuelles et notamment chez la population de loups provenant du Portugal (SSD = 1,17 [1,1 ; 1,24]).

A partir de trois variables métriques, la masse corporelle moyenne obtenue pour la population des Rameaux est de 26,94 kg (Tableau 106). La stature des individus apparaît légèrement plus importante que celle qui a été estimée pour la population de Lunel-Viel 1 (20,19 – 26,35 ; m=23,1), mais reste inférieure à celle des populations de loups actuels (Portugal : 27,5 – 39 ; m=31,91).

| Numéro | H mand (LP3 - LP4) y=1,8683x - 1,1519 | Surface LM1 y=1,0701x - 1,1596 | L partie sécante y=2,7412x - 3,5195 | Poids moyen calculé |
|---|--|-----------------------------------|--|---------------------|
| Rx90 F2M c62 94 - F3N c62 99 | 29,37 | 30,33 | 35,09 | 31,59 |
| Rx88 E8N c61 50 | 25,68 | 34,75 | 32,03 | 30,82 |
| Rx90 F4M c62 18 | 29,70 | 23,97 | 24,65 | 26,11 |
| Rx88 F3M c6220 | 21,19 | 23,00 | 25,76 | 23,32 |
| Rx89 G1M c62 | 27,76 | 27,73 | 25,76 | 27,08 |
| Rx90 G1M c62 160 | 22,51 | 29,13 | 27,72 | 26,45 |
| Rx89 F3N c62 01 | 29,48 | 26,32 | 28,79 | 28,20 |
| Rx90 F2M c63 169 | 26,92 | 22,48 | 28,55 | 25,98 |
| Rx90 F2M c63 172-173 | 22,90 | 23,94 | 25,44 | 24,09 |
| Rx90 F4N c62 45a - 45b | 22,23 | 20,38 | 21,67 | 21,43 |
| Rx89 F3M c62 273 | 31,47 | 28,01 | 27,25 | 28,91 |
| Rx90 F2M c63 141 | 24,87 | 28,18 | 25,87 | 26,31 |
| Rx90 F3N c62 114 | 24,67 | 30,72 | 28,43 | 27,94 |
| Rx90 F5M c62 15 | 26,51 | 28,46 | 31,13 | 28,70 |
| Rx90 G1N c62 108 | 27,34 | 22,17 | 23,79 | 24,44 |
| Rx89 F4M c65 55 | 29,48 | 23,73 | 28,19 | 27,13 |
| Rx90 F5M c62 50 | 25,68 | 26,54 | 23,79 | 25,34 |
| Rx88 E8N c61 51 | 30,80 | 33,22 | 33,60 | 32,54 |
| Rx90 G1M c62 233 | 26,71 | 31,30 | 30,63 | 29,55 |
| Rx89 F4M c62 24 | 20,45 | 23,00 | 25,31 | 22,92 |
| <i>Poids moyen global estimé de la population des Rameaux</i> | | | | 26,94 |

Tableau 106 : Estimation du poids moyen des *Canis* de l'Igue des Rameaux

L'ensemble de ces données indique que la population des Rameaux, tout du moins celle de la séquence 6, est dominée par les adultes des deux sexes. Ce sont les femelles qui sont les plus représentées dans cet ensemble. La masse corporelle de ces individus, apparaît au vue de nos estimations, plus importante de celle des loups de Lunel-Viel 1 (test de Student de comparaison du poids moyen estimé $t_0 = 2,10$), sans toutefois égaler celle des loups actuels.

C. Analyse morphométrique

1. Les restes crâniens

Crâne : Rx89 F3N c62 77 ; Rx89 F2L c62 61

Les crânes sont peu nombreux et très fragmentés. C'est l'arrière-crâne qui apparaît le mieux préservé. La fragmentation et les concrétions présentes sur ces éléments limitent en grande partie la prise de mesures et la comparaison statistique des données métriques. Sur les deux crânes mesurés (Tableau 107), il est toutefois possible d'effectuer des comparaisons de proportions avec les populations actuelles et fossiles (population de Lunel-Viel 1).

| Numéro | DT max du palais | DT aux UM2 | L sup neurocrâne | H triangle occipital | L sta-palat | DT otion-otion | DT max cond occ | DT max trou occ | H trou occ | DT max neurocrâne |
|-----------------|------------------|------------|------------------|----------------------|-------------|----------------|-----------------|-----------------|------------|-------------------|
| Rx89 F3N c62 77 | | | | | | | 41,3 | 20,2 | 13,4 | |
| Rx89 F2L c62 61 | 72,2 | 62,4 | 105,6 | 52,1 | 37,5 | 73,3 | 42,3 | 22,8 | 15,0 | 60,7 |

Tableau 107 : Igue des Rameaux. Mesures en mm des éléments crâniens.

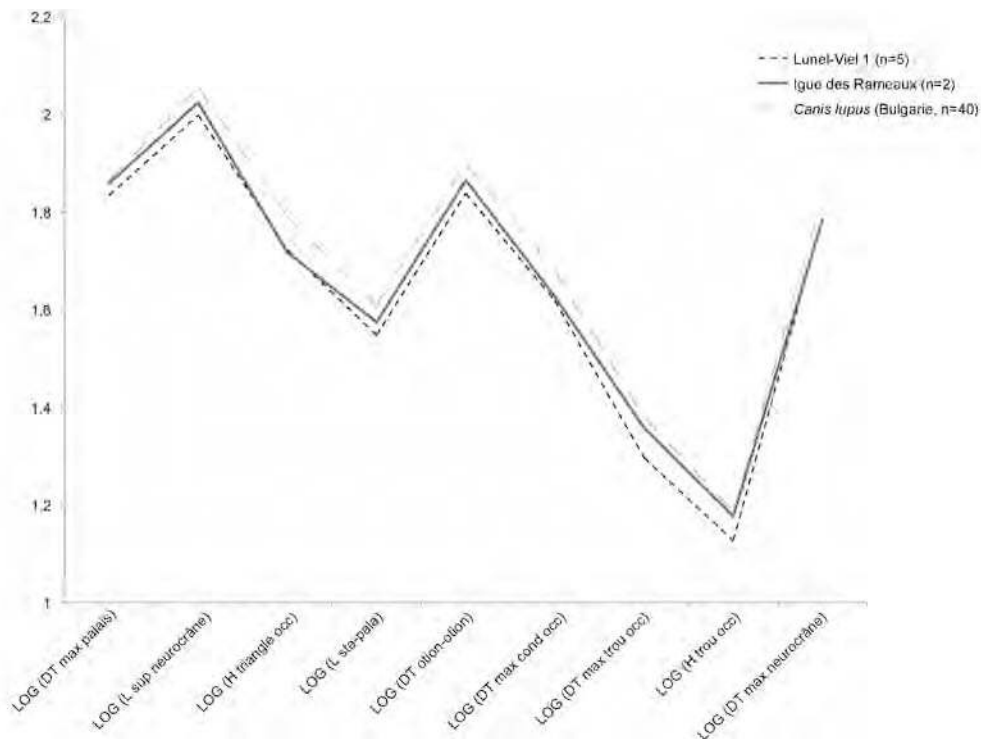


Figure 145 : Comparaison des meures crâniennes (en logarithme décimal) entre la population de l'Igue des Rameaux (en trait continu épais), la population de Lunel-Viel 1 (trait continu fin) et la population de loups bulgares actuels (tirets).

Les trois groupes sont très semblables en terme de proportions crâniennes (Figure 145). Les données, même si elles sont peu nombreuses aux Rameaux, indiquent un format général des crânes, semblable à celui des populations actuelles.

2. Maxillaires et dents supérieures isolées

Fragments de maxillaires : Rx89 F2N c62 (415) ; Rx89 F2N c62 (416) ; Rx90 F3N c62 105 ; Rx90 F2M c62 139 ; Rx89 F3N c62 59 ; Rx90 G1M c62 201 ; Rx89 F3M c62 253 ; Rx91 bande F4 (422) ; Rx90 F2M c62 126 ; Rx90 F2M c62 132 ; Rx90 G2M c63 256 ; Rx90 F3M c62 310 ; Rx89 G1M c62 13 ; Rx89 F3M c62 265 ; Rx90 F4N c62 31 ; Rx90 F5M c62 24 ; Rx90 F2M c62 100 ; Rx90 F3N c62 137 ; Rx89 F3M c62 99 ; Rx91 F4 (519) ; Rx91 F4 (520) ; Rx91 F5 (521) ; Rx91 F4 (522) ; Rx91 banquetteF4 (523) ; Rx90 F3N c62 132 ; Rx91 banquetteF4 (525) ; Rx90 F5M c62 48 ; Rx90 F3N c62 100 ; Rx88 F2.2M c6220 (528) ; Rx91 F4 (529) ; Rx91 F4 (530) ; Rx91 F4 (531) ; Rx89 G1M c62 12 ; Rx91 F5 (533) ; Rx90 G1M c62 194 ; Rx89 G2M c62 63 ; Rx89 G2N c62 45 ; Rx89 F4N c60 (537) ; Rx89 G5L c60 (538) ; Rx90 G2O c62 192 ; Rx90 G1M c62 268 ; Rx89 F4N c60 (541) ; Rx88 E13M c60 (542) ; Rx88 F1M c62 (544) ; Rx88 F1N c620 (545) ; Rx89 G3N c62 39 ; Rx90 F3M c62 421 ; Rx86 C1O c53 35 ; Rx90 F4N c62 216 ; Rx89 F3M c62 115 ; Rx90 F3N c63 156 ; Rx90 G1N c63 278c ; Rx90 G1M c62 260 ; Rx91 F4 (557) ; Rx89 F3N c62 77 ; Rx91 F5 (559) ; Rx90 G1N c62 72 ; Rx90 G1N c63 278a ; Rx89 F3N c62 61 ; Rx90 F3N c63 157 ; Rx90 F3N c62 106 ; Rx88 E8N c61 48 ; Rx89 G3N c62 21 ; Rx91 F4 (567) ; Rx90 G2N c62 105 ; Rx90 F1 (575) ; Rx90 E14 c60 (576) ; Rx88 F1.4M c622 (577) ; Rx90 F4N c62 30 ; Rx90 F4N c62 31 ; Rx89 G3N c62 (580) ; Rx89 G3N c62 40 ; Rx90 F3M c62 408 ; Rx88 F2.1M c6220 (583) ; Rx89 F2L c62 61 ; Rx89 F2M c62 70 ; Rx90 F2M c63 152 ; Rx89 F3N c62 61 ; Rx88 F1.4M c622 ; Rx89 F3N c62 61 ; Rx90 G1N c63 ; Rx88 E13M c60 ; Rx90 F4M c62 273 ; Rx90 F4M c62 216 ; Rx85 G3M c60 ; Rx90 G1N c63 278b ; Rx89 F3N c62 61 ; Rx90 F4N c62 140 ; Rx91 F4 ; Rx90 G1N c62 143 ; Rx88 F1.4M c622 ; Rx90 F? c62 318 ; Rx91 F4 ; Rx90 G2M c63 254 ; Rx88 E13M c60 ; Rx90 F3N c63 151 ; Rx90 F3M c63 431 ; Rx90 F4M c62 ; Rx91 F4 ; Rx90 F4M c62 ; Rx89 G2N c62 10 ; Rx90 G2N c62 250 ; Rx90 G2N c63 166 ; Rx89 G3N c60

Dents supérieures isolées : Rx89 F3N c62 61 ; Rx88 F2.1M c6220 ; Rx89 F3N c62 61 ; Rx88 E13M c60 ; Rx89 F3M c62 18 ; Rx90 E14 c60 ; Rx88 E60 ; Rx90 F3M c62 404 ; Rx90 F2M c63 ; Rx90 F3M c62 405 ; Rx89 F3N c62 77 ; Rx90 F3M c62 370 ; Rx90 F3N c63 148 ; Rx88 E60 ; Rx ; Rx88 E8M c61 (543) ; Rx90 F3 c62 (548) ; Rx89 F3M c62 122 ; Rx88 E13M c60 (551) ; Rx90 G? c60 (568) ; Rx G1N c63 (569) ; Rx90 C1N c50 (570) ; Rx88 E60 (571) ; Rx90 G5L c60 (572) ; Rx (573) ; Rx86 B6N 53

Les dents supérieures des *Canis* des Rameaux présentent de nombreux caractères communs aux loups actuels et à la population de Lunel-Viel 1. La rangée dentaire supérieure est relativement courte. Les dents sont peu espacées, les première et deuxième prémolaires sont le plus souvent en contact. Les canines supérieures sont fines, les deuxième et troisième prémolaires portent un denticule postérieur. Sur la carnassière supérieure, le protocône est nettement moins déjeté du côté lingual que chez *Canis arnensis* ou *Canis mosbachensis*. Cette dent porte également un sillon profond allant du paracône au protocône. Sur la première molaire supérieure, le bourrelet vestibulaire est net et haut.



Figure 146 : Igue des Rameaux : Fragment de maxillaire gauche Rx90 G1N c62 72. L'échelle mesure 5 cm.

Les données sur les dents supérieures (Tableau 108, Tableau 109 et Tableau 110) sont nettement plus nombreuses que sur le crâne. Elles autorisent une analyse spécifique des différences de forme avec d'une part, les populations de loups actuels et d'autre part, *Canis lupus lunellensis* précédemment décrits dans le gisement de Lunel-Viel 1.

Par rapport aux loups actuels, des différences peuvent être perçues sur la population des Rameaux. A l'image des résultats issus de la comparaison de Lunel-Viel et des loups actuels, les *Canis* des

Rameaux se distinguent par une première molaire supérieure de plus faible diamètre mésio-distal (Figure 147). Il est également intéressant de noter que cette population possède une rangée prémolaire relativement moins développée en longueur, alors que les prémolaires apparaissent, isolément, plus développées. L'aspect plus court de la rangée des dents supérieures est donc confirmé par les données biométriques. Pour autant, ces différences de forme ne suggèrent pas nécessairement des divergences majeures en terme de régime alimentaire. En effet, bien que la rangée des prémolaires supérieures des individus des Rameaux apparaisse plus courte que sur les loups actuels, le développement relatif de chaque dent, rend les capacités sécantes des deux groupes comparés similaires.

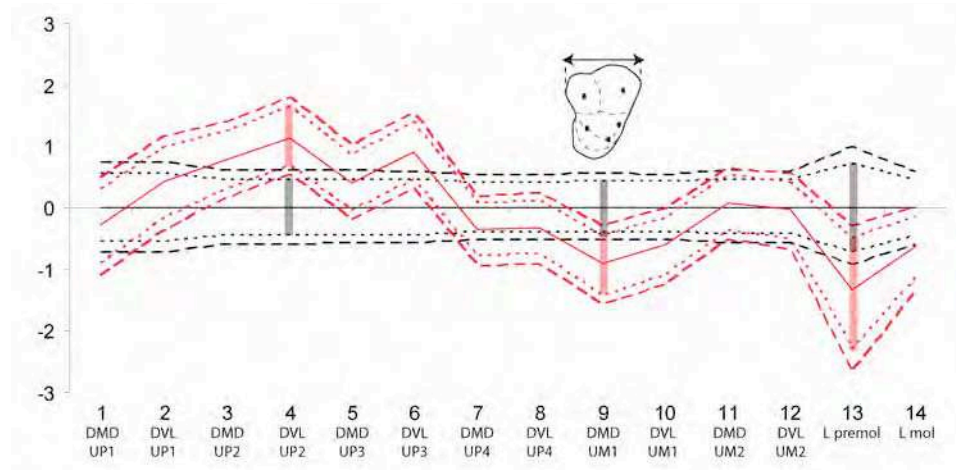


Figure 147 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des *Canis* de l'Igue des Rameaux (en rouge) par rapport aux loups actuels (en noir : loups bulgares) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

Par rapport aux loups de Lunel, l'analyse réalisée indique qu'il n'existe pas de différence significative entre les deux populations (Welch's $t = 1,2788$; $p = 0,2132$).

Les données sur la rangée dentaire supérieure rapprochent par conséquent les *Canis* des Rameaux de ceux de Lunel-Viel 1.

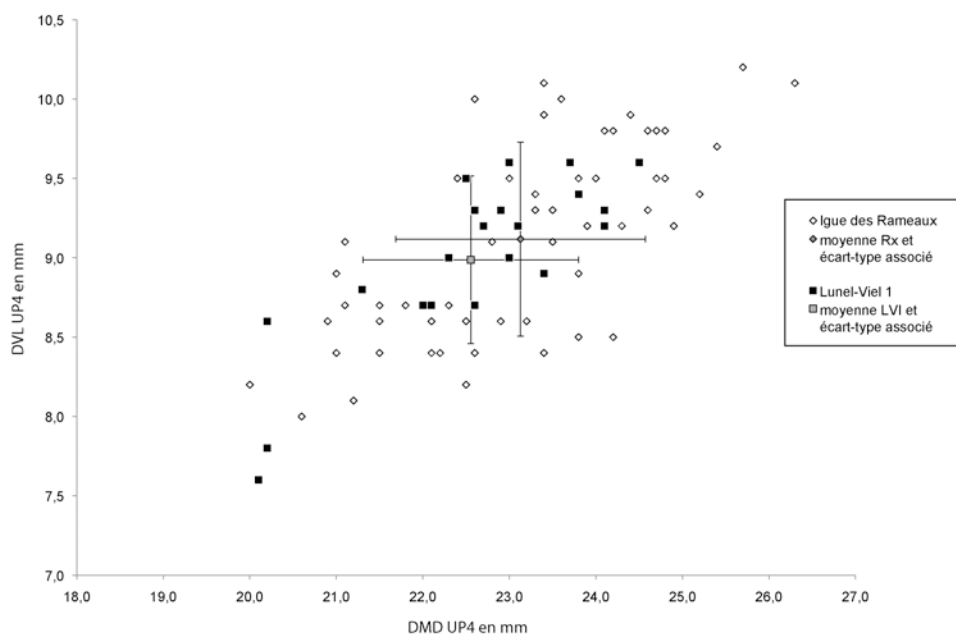


Figure 148 : Dispersion du diamètre mésio-distal et diamètre vestibulo-lingual des carnassières supérieures des *Canis* des gisements de Lunel-Viel I et de l'Igue des Rameaux.

En terme de stature, la comparaison des données sur la carnassière supérieure, montre également une proximité certaine entre les individus de Lunel-Viel 1 et de l'Igue des Rameaux (Figure 148) et confirme la stature légèrement plus importante des *Canis* des Rameaux. Parallèlement, l'absence de différence significative entre les deux populations, révélée par l'analyse menée sous SIST (*cf. supra*), suggère que les deux groupes puissent être attribués à une même sous-espèce confirmant de ce fait le rapprochement proposé par Brugal (*in Rouzaud et al.* 1990).

3. Hémi-mandibules et dents inférieures isolées

Hémi-mandibules : Rx91 F4 (3) ; Rx91 F4 (4) ; Rx90 F2M c62 94 ; Rx91 F3 (6) ; Rx91 F3 (7) ; Rx90 E14 c60 (8) ; Rx91 F5 (9) ; Rx91 F4 (10) ; Rx91 F4 (11) ; Rx90 F2 c62 (12) ; Rx91 F4 (13) ; Rx88 E8N c61 50 ; Rx91 F4 (15) ; Rx90 F4M c62 76 ; Rx91 F3 (17) ; Rx91 F5 (18) ; Rx89 G1N c62 47 ; Rx91 F4 (20) ; Rx90 F4M c62 18 ; Rx91 F4 (22) ; Rx91 F4 (23) ; Rx91 F4 (24) ; Rx90 F3N c62 114 ; Rx90 F2M c63 135 ; Rx91 F4 (27) ; Rx90 F5M c63 63 ; Rx90 F1N c63 34 ; Rx88 F3M c6220 (30) ; Rx91 F4 (31) ; Rx89 G1M c62 ; Rx91 F5 (33) ; Rx91 F4 (34) ; Rx90 G1M c62 160 ; Rx90 F4N c62 213 ; Rx88 F2L c62 (38) ; Rx88 F1N c622 20 ; Rx89 F3N c62 01 ; Rx89 G1N c62 50 ; Rx90 F2M c63 169 ; Rx90 F2M c63 172 173 ; Rx90 F2M c63 173 ; Rx90 F3N c63 165 ; Rx89 G3M c60 (46) ; Rx91 F5 (47) ; Rx91 F4 (48) ; Rx91 F4 (49) ; Rx91 F4 (50) ; Rx90 G2N c62 95 ; Rx89 F3M c62 (52) ; Rx90 F4N c62 45b ; Rx90 F4N c62 45a ; Rx89 F3M c62 273 ; Rx89 F2M c62 (56) ; Rx90 F2M c63 141 ; Rx90 F2M c62 104 ; Rx90 F4N c62 92 ; Rx90 F3N c62 114 ; Rx90 F5M c62 15 ; Rx90 F3N c62 139 ; Rx89 F3M c62 118 ; Rx89 F3M c62 144 ; Rx90 F4M c62 378 ; Rx90 G1N c62 108 ; Rx90 E14 c60 (67) ; Rx90 G1O c62 181 ; Rx91 F3 (69) ; Rx91 F4 (70) ; Rx90 F3N c62 99 ; Rx89 F4M c65 55 ; Rx90 F3M c63 436 ; Rx89 G2M c60 (74) ; Rx89 F4M c62 21 ; Rx88 F34M c6220 (76) ; Rx90 E14M c60 (77) ; Rx89 G2M c62 32 ; Rx90 F4M c62 377 ; Rx90 F4N c62 93 ; Rx91 F5 (81) ; Rx91 F4 (82) ; Rx91 F3 (83) ; Rx90 G2M c62 83 ; Rx90 F2M c63 142 ; Rx90 G1M c62 132 ; Rx86 C1O 1 ; Rx91 F4 (88) ; Rx90 F5M c62 50 ; Rx88 E8N c61 51 ; Rx88 E15M c62 (91) ; Rx89 F3N c62 02 ; Rx90 F3M c62 (93) ; Rx90 G1M c62 233 ; Rx89 F4M c62 24 ; Rx90 F3M c62 402 ; Rx89 F3M c62 47 ; Rx90 F3N c62 104 ; Rx90 G2N c62 96 ; Rx89 G2M c62 14 ; Rx89 F2L c62 60 ; Rx90 F2M c62 108 ; Rx90 E14 c60 (103) ; Rx90 E14 c60 (103b) ; Rx90 F4N c62 107 ; Rx90 G2O c62 173 ; Rx90 F3M c62 280 ; Rx90 G1M c62 261 ; Rx90 G2N c62 91 ; Rx88 E60 (109) ; Rx89 F3M c62 14 ; Rx88 F21M c6220 (111) ; Rx89 F2M c60 (112) ; Rx89 G2N c62 43 ; Rx88 F1M c622 (115) ; Rx89 F22M c6220 (116) ; Rx90 F2M c62 120 ; Rx89 G5L c60 (119) ; Rx88 F15M c62 (121) ; Rx88 F1M c622 (122) ; Rx90 G1M c62 161 ; Rx 89 F4M c62 1 ; Rx87 C1L c54 119 ; Rx90 G1N c62 79 ; Rx89 G2N c62 11 ; Rx89 F3M c62 81.

Dents inférieures isolées : Rx89 F2M c62 65 ; Rx88 E15M c62 (117) ; Rx87 B6M c530 118 ; Rx 89 F4M c62 (125) ; Rx87 B6N c530 115 ; Rx87 B6N c53 134 ; Rx89 F3N c60 (130) ; Rx89 G2N c62 (131) ; Rx88 E15M c62 (132) ; Rx88 F1M c622 (133) ; Rx90 E14 c60 (135) ; Rx89 G2N c62 (136) ; Rx (137) ; Rx89 F3M c60 (138) ; Rx (139) ; Rx89 F3L c60 (141) ; Rx87 B5L c50 (142) ; Rx86 B6N c53 41 ; Rx89 G5L c60 (144) ; Rx89 G3N c60 (145) ; Rx87 B6N c530 137 ; Rx90 F4M c62 220 ; Rx90 F3M c62 414 ; Rx89 F4M c62 10 ; Rx90 F4N c62 118 ; Rx90 F2M c63 ; Rx90 E14 c60 ; Rx88 F2M c62 19 ; Rx91 F4 ; Rx90 F3N c63 149 ; Rx88 E15M c62.

Les branches horizontale et montante de la mandibule, sont hautes. Les canines inférieures apparaissent plus robustes que les supérieures. Les prémolaires sont, comme sur le maxillaire, très peu ou pas espacées (Figure 149). Le denticule postérieur est de plus en plus développé entre les deuxièmes, troisièmes et quatrièmes prémolaires. La LP4 porte par ailleurs, un fort bourrelet distal donnant un aspect bi-denticulé à la partie distale de la dent. Sur la carnassière inférieure, le protoconide est haut et fort. L'hypoconide apparaît légèrement plus développé que l'entoconide. La LM2 est de forme rectangulaire, très développée en longueur (DMD) et elle porte trois cuspidés nettes.

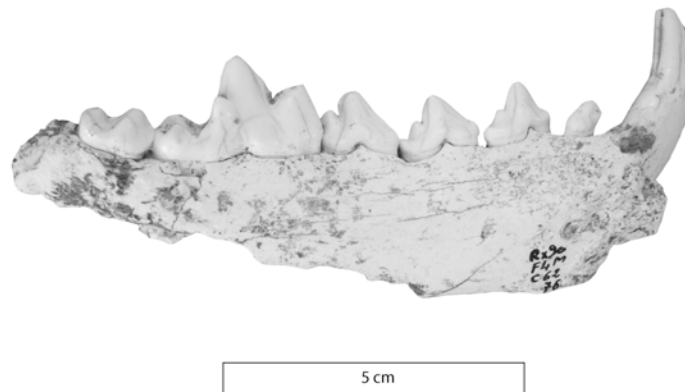


Figure 149 : Igue des Rameaux : Hémi-mandibule gauche de *Canis*, vue linguale.

A partir des données biométriques sur les héli-mandibules (Tableau 111, Tableau 112 et Tableau 113), la comparaison des individus de l'Igüe des Rameaux avec les loups actuels et la population de Lunel-Viel 1 révèle des différences isométriques. En terme de format, aucune différence significative ne peut être mise en évidence entre la population des Rameaux et celle de Lunel (Figure 150, diagramme B). Par rapport aux loups modernes, les différences sont limitées à la robustesse de la première prémolaire inférieure, qui apparaît plus importante pour les *Canis* des Rameaux (Figure 150, diagramme A).

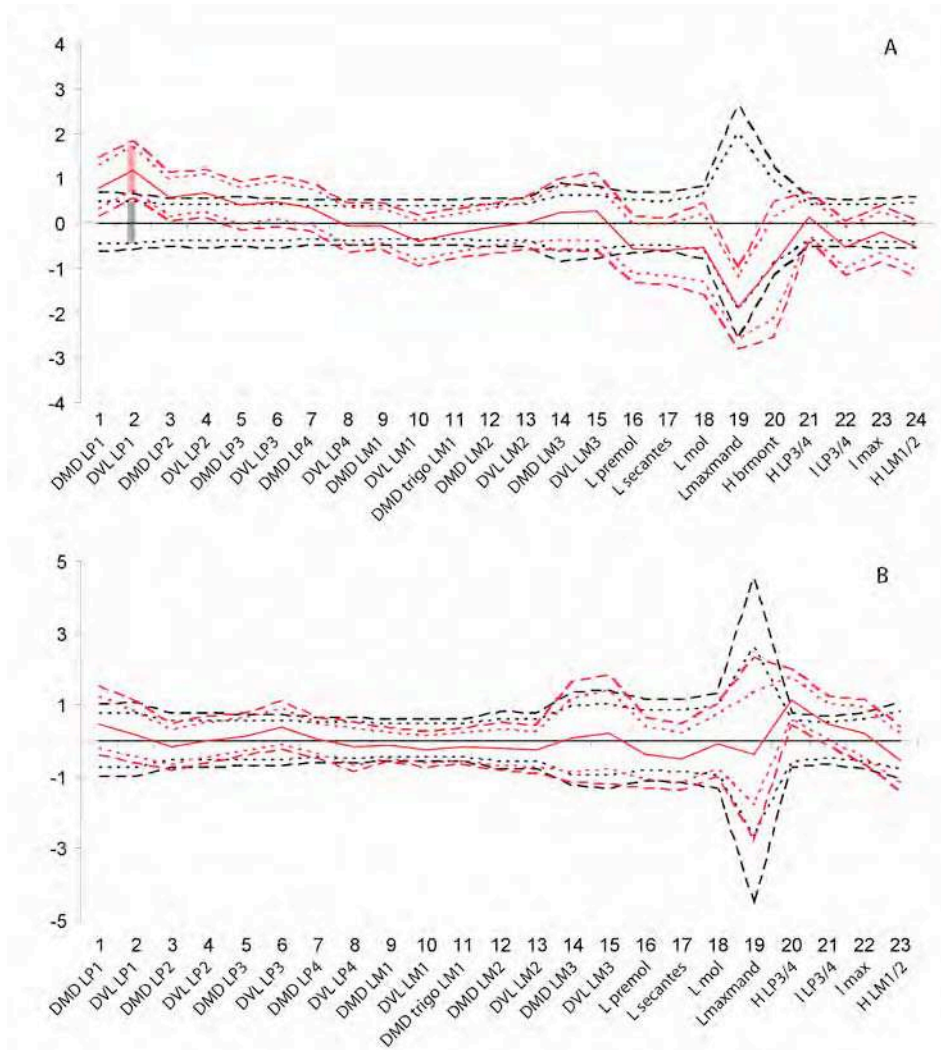


Figure 150 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des *Canis* de l'Igüe des Rameaux (en rouge) par rapport aux loups actuels (diagramme A - en noir : loups bulgares) et par rapport aux *Canis lupus lunellensis* de Lunel-Viel 1 (diagramme B – en noir) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

L'analyse graphique des données sur les carnassières inférieures confirme le rapprochement entre les deux populations du Pléistocène moyen (Figure 151). La stature légèrement plus importante des individus des Rameaux par rapport à ceux de Lunel-Viel 1 est de nouveau confirmée.

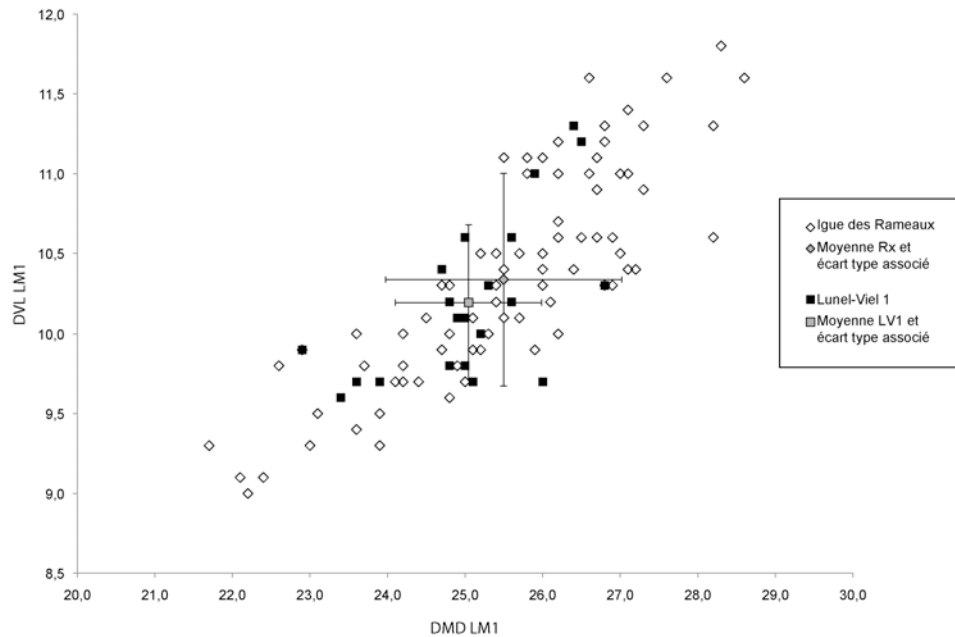


Figure 151 : Dispersion des diamètres méso-distal et vestibulo-lingual (en mm) des carnassières inférieures des *Canis* des gisements de Lunel-Viel I et de l'Igue des Rameaux.

4. Le squelette post-crânien

a) Premières et deuxièmes vertèbres cervicales

Atlas : Rx90 F2M c62 92 ; Rx89 G2N c62 1 ; Rx88 F2.1M c6220 ; Rx90 G1N c62 161 ; Rx90 F4N c62 183 ; Rx88 F2.4M c6220 ; Rx88 F2.4M c6220 ; Rx90 F2 c62. **Axis :** Rx90 F5M c62 1 ; Rx90 F1N c62 ; Rx90 G2N c62 87 ; Rx90 F2M c62 ; Rx90 F4M c62 374 ; Rx90 F3N c63 146 ; Rx90 F2M c63 144 ; Rx90 F2 c62

L'atlas et l'axis sont aux Rameaux, nettement sous-représentés par rapport au nombre d'individus décomptés sur les restes dentaires. Les mesures effectuées sur ces deux vertèbres (Tableau 114) complètent notre appréciation du développement relatif de l'arrière-crâne. Les données biométriques sur le développement transverse de la face articulaire crâniale de l'atlas (en relation avec les condyles occipitaux du crâne), de la face articulaire caudale de l'atlas et de la tête de l'axis, sont en terme de proportions, équivalentes à celle des loups actuels. Ces données confortent par conséquent les conclusions sur la forme générale du crâne des *Canis* des Rameaux, comparables aux loups actuels et aux loups fossiles de Lunel-Viel.

b) Le membre antérieur

Humérus : Rx91-F4-C62 (287) ; Rx89-G3N-c62-20 ; Rx89-F2M-c62-68 ; Rx90-F2-c62 (291) ; Rx88-E15M-c622 (294) ; Rx90-F4M-c62-147 ; Rx90-F4N-c62-217 ; Rx89-F3N-c62-26 ; Rx90-F4M-c62-217 ; Rx90-F3N-c62-141 ; Rx90-F2M-c63-153 ; Rx90-F4N-c62-49 ; Rx90-F3N-c63-45 ; Rx90-G1N-c62-118 ; Rx90-F4M-c62 (313) ; Rx88-E15M-c622 (314) ; Rx90-F3M-c62-342 ; Rx89-F3N-C62-44 ; Rx89-G2M-c62-27 ; Rx90-F4N-c62 (318) ; Rx90-F3M-c62-410 ; Rx90-F3M-c62-316 ; Rx-F1N-c62 (345) ; Rx88-E15M-c622 (334) ; Rx88-E15M-c622 (335) ; Rx88-F1/2M-c622 (330) ; Rx88-F1M-c622 (331) ; Rx89-F2M-c62 (339) ; Rx89-F2N-c62 (326) ; Rx89-F3M-c62 (350) ; Rx89-F3M-C62-105 ; Rx89-F3M-c62-15 ; Rx89-F3M-c62-165 ; Rx89-G3N-c62-10 ; Rx90-F1M-c62 (327) ; Rx90-F2M-c62-123 ; Rx90-F3M-c63-450 ; Rx90-F3N-c62-130 ; Rx90-F4N-c62-123 ; Rx90-F5M-c62-57 ; Rx90-F5N-c62 (343) ; Rx90-G1N-c62-68. **Radius :** Rx90 G1N c62 164 ; Rx89 F3M c62 53 ; Rx89 G2M c62 16 ; Rx89 F3M c62 60 ; Rx89 F2N c62 (224) ; Rx90 F4M c62 155 ; Rx90 F2M c63 (226) ; Rx90 F4N c62 109 ; Rx90 F3 c62 (234) ; Rx88 F33M c6220 (239) ; Rx88 F33M c622 (240) ; Rx90 F3 c62 (242) ; Rx89 F3N c62 68 ; Rx90 F3M c62 327 ; Rx90 F3M c62 413 ; Rx88 F34M c6220 (247) ; Rx90 F2M c63 141 ; Rx90 F1M c63 (249) ; Rx90 F4M c62 129 ; Rx90 F3N c63 163 ; Rx88 F33M c6220 (253) ; Rx90 G2M c62 (255) ; Rx 89 G2N c62 9 ; Rx88 F1M c622 (257) ; Rx90 F3M c62 (258) ; Rx F3M c62 (260) ; Rx90 F3M c62 423 ; Rx90 F3M c62 423 ; Rx89 F3M c62 123 ; Rx89 F3M c62 112 ; Rx90 F4N c62 112 ; Rx90 G2M c62 (274) ; Rx90 F3M c62 286 ; Rx90 G1M c62 277 ; Rx90 F5M c62 16 ; Rx90 F2M c62 116 ; Rx89 F3M c62 174 ; Rx90 F3M c62 303. **Ulna :** Rx90 F4N-G1N c62 30 ; Rx90 F3N c62 117 ; Rx90 F3M c62 353 ; Rx90 F1M c63 37 ; Rx89 F2M c62 47 ; Rx90 F3M c62 299 ; Rx89 F3M c62 65 ; Rx89 F3N c62 05 ; Rx90 G1M c62 284 ; Rx90 F2M c63 155 ; Rx F3M c62 (164) ; Rx90 F2M c63 176 ; Rx89 G2N c62 (166) ; Rx89 F3M c62 20 ; F3M c62 (173) ; Rx90 F2M c62 111 ; Rx F2M c63 (177) ; Rx F2 c62 (178) ; Rx90 F4N c62 (179) ; Rx90 F3M c62 (181) ; Rx89 F3M c62 (182) ; Rx90 G1N c62 154 ; Rx90 F2 c62 (186) ; Rx G1N c62 (187) ; Rx90 F3M c62 358 ; Rx90 F4N c62 (191) ; Rx90

F4M c62 (192) ; Rx89 F3M c62 107 ; Rx90 F3N c62 138 ; Rx89 F3N c62 67 ; F4M c62 171 ; Rx89 G1N c62 44 ; Rx88 F34M c6220 (205) ; Rx90 F3N c63 163 ; Rx90 F45M c62 207-4 ; Rx90 F1M c63 (210) ; Rx90 F2 c62 (211) ; Rx90 F1N c63 42-40 ; Rx90 G1N c62 165. **Métacarpiens 1** : Rx90 F3M c62 409 ; Rx90 F3M c62 301. **Métacarpiens 2** : G1N c62 ; Rx89 F3M c62 266 ; Rx89 F3M c62 168 ; Rx88 F3.3M c6220 ; Rx90 F2M c63 150 ; Rx89 F3M c62 51 ; Rx91 F4 ; Rx88 F2.1M c6220 ; Rx90 G1M c62 183 ; Rx89 F3M c62 175 ; F3M c63. **Métacarpiens 3** : Rx90 F2M c63 ; Rx90 F3 c62 ; Rx89 F3M c62 111 ; Rx89 F2M c62 ; Rx89 F3M c62 164 ; Rx90 F3M c62 290 ; Rx88 F2.1M c6220 ; Rx90 F2M c63 ; Rx90 G1N c62 ; Rx90 F4M c62 ; F2M c63. **Métacarpiens 4** : Rx88 F1M c622 ; Rx89 F4M c62 36 ; F2M c63 ; Rx90 F3M c62 ; Rx90 F2 c62 ; Rx90 F4N c62 ; Rx88 F2.1M c6220 ; Rx89 F3M c62 214 ; Rx90 G1N c62 ; Rx88 F1.4M c622 ; Rx90 G1M c62 179 ; Rx90 G1M c62 183. **Métacarpiens 5** : Rx89 F3M c62 170 ; Rx90 F4M c62 ; Rx88 E15M c622 ; Rx90 G2M c62 76 ; Rx88 F3.3M c6220 ; Rx90 F1N c63 42 ; Rx88 F3.3M c6220 ; Rx89 F2M c62 ; Rx90 F3M c62 ; Rx90 G1N c62 ; Rx90 F1M c63 ; Rx88 F3.3M c6220 ; Rx90 F2M c63 ; F3M c62 ; Rx89 G1M c62 ; Rx90 F3M c62 422 ; Rx90 G1N c62.

Les os longs du membre antérieur présentent une morphologie en tous points comparable à celle des loups actuels. L'analyse des différences relatives, basée sur les données biométriques (Tableau 115 à Tableau 118) entre la population des Rameaux et notre population de référence du Portugal, montre des dissemblances. Ces dernières sont liées à une taille plus petite des individus fossiles. Aucune différence allométrique n'est perceptible entre les deux échantillons.

Le développement relatif des segments des membres, apparaît également équivalent entre les deux groupes considérés (Rameaux et loups actuels). Ainsi, l'humérus des *Canis* (Tableau 115) des Rameaux est légèrement plus développé en longueur que le radius (L humérus / L radius = 1,06) tout comme chez les loups actuels (1,02) et présente un indice de robustesse (L humérus / DT distal) tout à fait comparable (4,91 pour les Rameaux et 4,86 pour les loups actuels). De même, les métacarpiens des *Canis* des Rameaux (Tableau 118) présentent un indice de robustesse (L / DT distal) qui ne diffère pas significativement de celui des populations de loups actuels (Test de student de comparaison des moyennes de robustesse : $t_0 = 1,23$). De fait, malgré le fait que les individus des deux groupes soient de masse corporelle différente, cette dernière ne semble pas avoir de répercussion sur la robustesse générale du corps.

c) Le membre postérieur

Fémur : Rx89 G4N c62 16 ; Rx90 F4M c62 ; Rx89 F4N c62-06 ; Rx90-F3M-c62-417 ; Rx90-F3N-c63 ; Rx90-F2M-c63-143 ; Rx90-F4M-c62-194 ; Rx90-F2-c62 ; Rx90-F1N- c62 ; Rx90-G1N-c62-80 ; Rx90-G1N-c62-112 ; Rx90-F4N-c62-67 ; Rx91-F3 ; Rx90-G1N-c62-69 ; F2M-c62 ; Rx90-G1M-c62 ; Rx90-G2O-c62-176 ; Rx90-F3M-c63-432 ; Rx90-F3M-c63-432 ; Rx89-F4M-c62-47 ; Rx90-F3M-c62-274 ; Rx90-F3M-c63-434 ; Rx90-G2O c62-178 ; Rx 88-F2M-c621 ; Rx90-F4M-c62-165 ; Rx90-G1M-c62 ; Rx88-F34M-c6220 ; Rx88-F2M-c621 ; Rx90-F3N-c63 ; Rx89-F3M-c62-126 ; Rx89-F3N-c62-78 ; Rx90-F4M-c62-189 ; Rx89-F112L/M-c62 ; Rx90-F3M-c63-451 ; Rx89-F3N-c62-63 ; Rx90-F3N-c63 ; Rx89-F3M-c62-264 ; Rx88-F1M-c622 ; Rx89-G2M-c62 ; Rx89-G2N-c62-3 ; Rx90-G2M-c62-101 ; Rx89-G2N-c62-54 ; Rx90-F3M-c63 ; Rx89-F2N-c62 ; Rx88-F1M-c622 ; Rx90-F2M-c62 ; Rx90-F2M-c62 ; Rx88-F2M-c6220 ; Rx89-F3M-c62-186 ; Rx90-F2-c62 ; G3N-c62 ; F2M-c62. **Tibia** : Rx90 G1N c62 80 ; Rx88 F3.3M c6220 (436) ; Rx90 F3N c63 143 ; Rx89 G2M c62 5 ; Rx90 F4N c62 211 ; Rx89 F4N c62 05 ; Rx90 F2M c63 168 ; Rx91 F4 c62 (442) ; Rx90 G2M c62 128 ; Rx90 F4M c62 (448) ; Rx89 F3N c62 57 ; Rx90 F4M c62 333 ; Rx 90 F3N c62 101 ; Rx90 F2M c62 83 ; Rx90 G1M c62 187 ; Rx90 G2O c63 03 ; Rx89 G2N c62 (460) ; Rx89 F3M c62 97 ; Rx89 F2M c62 37 ; Rx90 G1N c63 (464) ; Rx88 F1M c62 2 ; Rx89 G2N c62 4 ; Rx89 F4N c62 01 ; Rx90 G2M c62 130 ; Rx89 G2M c62 60 ; Rx90 F2 c62 (472) ; Rx90 F3M c62 336 ; Rx90 F4M c62 172-178 ; Rx90 G2O c62 177 ; Rx88 F34M c6220 (478) ; Rx90 F3M c62 419 ; Rx90 F4M c62 (480) ; Rx89 F3M c62 22 ; Rx89 G3M/N c62 11 ; Rx89 F4N c62 11 ; Rx89 F3M c62 207 ; Rx89 F3M c62 (487) ; F3N c62 (488) ; G1N c62 (489) ; Rx90 F4M c62 216 ; Rx89 F3N c62 (492) ; Rx90 F3N c63 (494) ; Rx90 F3M c62 309 ; Rx88 F3.3M c622 (497) ; Rx89 F1N c62 (498) ; Rx90 F2M c63 143 ; Rx90 F4M c62 184 ; Rx89 F3M c62 (502) ; Rx88 E15M c622 (503) ; Rx88 F2.1M c6220 (504) ; Rx89 F3N c62 24 ; Rx89 F3M c62 108 ; F4N c62 (509) ; Rx90 F4M c62 120 ; F2M c63 (513). **Talus** : Rx89 F3M c62 267 ; Rx89 F4N c62 12 ; Rx90 F3N c63 154 ; Rx89 G1M c62 (393) ; Rx G1N c63 (395) ; Rx89 F2N c62 (399) ; Rx89 G3O c62 49 ; Rx90 F3N c62 (403) ; Rx90 F3M c62 315 ; Rx89 F3N c62 (405) ; Rx90 F4M c62 (406) ; Rx90 F3M c62 369 ; Rx89 F2N c62 (409) ; Rx90 G1M c62 255 ; Rx89 G1N c62 33. **Calcaneus** : Rx90 F2M c62 (353) ; Rx88 F12? c622 (354) ; Rx90 F1N c63 (355) ; Rx89 F4N c62 13 ; Rx90 F2M c63 148 ; Rx88 F1M c622 (360) ; Rx90 F3M c62 420 ; Rx90 F2M c62 98 ; Rx90 F3M c62 279 ; Rx89 F3N c62 (364) ; F4M c62 (366) ; Rx90 G2M c62 123 ; Rx89 F3N c62 34 ; Rx89 F2M c62 (372) ; Rx89 F3M c62 63 ; Rx89 F4N c62 (375) ; Rx88 F2N c62 (376) ; Rx90 G1N c62 72 ; Rx89 G1M c62 (380) ; Rx90 G1M c62 256 ; Rx90 F3M c62 (385) ; Rx90 F2M c62 122 ; Rx90 F2 c62 (388). **Métatarsiens 2** : Rx89 F3M c62 81 ; Rx89 F4M c62 ; F4M c62 ; G1N c62 ; Rx88 F2.1M c6220 ; Rx90 G2M c62 ; Rx90 G1N c62 ; Rx90 F1N c63 ; Rx90 G1N c63. **Métatarsiens 3** : Rx89 F3M c62 80 ; Rx90 F1M c63 ; G1M c62 ; Rx90 F1N c62 ; Rx89 F4M c62 ; Rx90 F4N c62 ; F2M c62 ; Rx89 F3N c62 77 ; Rx90 G1M c62 144 ; Rx89 G3O c62 48 ; Rx89 G2N c62 67 ; Rx89 F4M c62. **Métatarsiens 4** : Rx89 F3N c62 51 ; Rx90 G1N c62 ; Rx89 F4M c62 ; Rx90 F2 c62 ; Rx89 F3N c62 ; Rx89 F3M c62 85 ; Rx88 F2.1M c6220 ; Rx88 F1M c622 ; Rx90 G1N c63 ; Rx85 F4M c62 04 ; Rx90 F4N c62 ; Rx90 G2M c63 204 ; Rx89 F4M c62. **Métatarsiens 5** : Rx90 F3 c62 ; Rx88 F2.1M c6220 ; Rx89 G1M c62 ; Rx89 F1N c62 ; Rx90 F3M c62 ; Rx90 G1N c63 ; Rx90 F3 c62.

Au niveau du membre postérieur, les observations sont les mêmes. La morphologie des ossements est la même que celle des loups actuels. C'est également la plus petite dimension de l'ensemble des

éléments (Tableau 119, Tableau 120 et Tableau 121) qui permet de différencier les *Canis* des Rameaux des loups actuels.

III. Conclusions

Les données morphométriques sur la population de l'Igue des Rameaux ne laisse planer aucune interrogation sur leur attribution taxonomique. L'ensemble des parties anatomiques analysées, démontre une filiation incontestable avec les loups actuels. La population de Lunel-Viel 1, étudiée précédemment et ayant servi à la diagnose sous-spécifique des premiers véritables loups (*Canis lupus lunellensis*), apparaît biométriquement et morphologiquement similaire à celle des Rameaux. L'absence de différences significatives majeures entre ces deux populations, nous pousse à considérer que les deux sont attribuables à la même sous-espèce. Il existe malgré tout, une différence de stature entre les deux groupes, les loups des Rameaux étant légèrement plus gros. Notons par ailleurs, que l'attribution sexuelle des individus des deux gisements indique qu'aux Rameaux, les femelles sont plus nombreuses que les mâles. La stature moyenne globalement plus importante de cette population ne peut donc pas s'expliquer par une prédominance des mâles dans l'assemblage. Cette différence n'apparaît cependant pas suffisante pour attribuer les deux populations à deux sous-espèces.

D'un point de vue paléoenvironnemental, les associations fauniques témoignent à l'Igue des Rameaux, de conditions climatiques plus rigoureuses qu'à Lunel-Viel 1. La présence de restes de Marmottes dans la partie aval du gisement, illustre cette différence. La localisation géographique du gisement, Causse du bas Quercy pour les Rameaux *versus* bassin méditerranéen pour Lunel-Viel, indique en outre que le second gisement devait bénéficier de conditions climatiques plus tempérées. Ainsi, étant attesté sur les populations de loups actuels (cf. Partie 3) que les variations de taille des individus sont en partie le résultat de l'application de la loi de Bergmann, la plus forte stature des individus des Rameaux pourrait en être l'illustration dans le registre fossile.

Il est parallèlement intéressant de discuter de cette augmentation de la stature des individus en prenant en considération les données sur le degré de compétition inter-spécifique. Les prédateurs semblent visiblement plus nombreux dans l'environnement de l'Igue des Rameaux. En effet alors qu'à Lunel-Viel 1, les loups sont en compétition principalement avec l'hyène et le Cuon, aux Rameaux, la présence dans l'environnement immédiat de grands félins, de hyénidés et de l'Homme (industrie lithique), peut avoir joué un rôle significatif sur l'évolution de la stature des individus.

La population de loups de l'Igue des Rameaux constitue une référence biométrique majeure pour la connaissance des premières populations de loups *sensu lato*, en Europe occidentale. Les individus piégés dans l'aven sont extrêmement nombreux et sont représentés par l'ensemble des parties squelettiques. Cette population, complémentaire de celle de Lunel-Viel représente par conséquent une base solide et complète pour appréhender l'évolution de la lignée de *C. lupus*. Elle nous indique d'autre part que la répartition de la sous-espèce *C. l. lunellensis* n'est pas limitée au quart sud-est de la France. Cette sous-espèce apparaît donc avoir une signification plus chronologique que géographique.

| Numéro | Partie | latéralisation | DMD des incisives sup | UI1 | | UI2 | | UI3 | | UC | | UP1 | | L. min pal - max pal | UP2 | |
|--------------------------|--------|----------------|-----------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|----------------------|--------|--------|
| | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | DMD | DVL |
| Rx89 F2N c62 | Hmxlr | D | | | | | | | | | | | | | 13,3 | 6,2 |
| Rx90 F3N c62 105 | Hmxlr | D | | | | | 6,2 | 8,0 | 10,6 | 6,7 | 7,2 | 4,7 | 50,7 | 12,0 | 5,3 | |
| Rx90 G1M c62 201 | Hmxlr | D | | 7,0 | 7,8 | 8,1 | 8,6 | 8,7 | 10,0 | 13,6 | 8,4 | 8,2 | 5,4 | | 15,1 | 6,8 |
| Rx90 G1M c62 201 | Hmxlr | G | 20,1 | 6,8 | 7,7 | 8,1 | 8,7 | 9,0 | 9,7 | 13,9 | 8,4 | | | | 14,8 | 6,7 |
| Rx90 F2M c62 132 | Hmxlr | D | 18,5 | 5,5 | 6,5 | 7,0 | 7,3 | 7,3 | 8,3 | 11,4 | 7,0 | 7,2 | 5,2 | 50,9 | 13,0 | 5,7 |
| Rx90 F2M c62 132 | Hmxlr | G | 18,8 | 5,2 | 6,5 | 6,9 | 7,4 | 7,5 | 8,6 | 11,3 | 7,1 | 7,6 | 5,0 | | 13,0 | 5,7 |
| Rx90 G2M c63 256 | Hmxlr | G | | | | | | | | | | 8,4 | 5,9 | 55,9 | 15,8 | 7,1 |
| Rx89 G1M c62 13 | Hmxlr | G | 18,6 | 6,1 | 6,6 | 7,5 | 7,7 | 7,4 | 9,0 | 12,9 | 7,4 | 6,8 | 5,4 | | 14,7 | 5,7 |
| Rx89 F3M c62 265 | Hmxlr | D | | | | | | | | | | | | | 14,2 | 5,8 |
| Rx90 F4N c62 31 | Hmxlr | G | 20,1 | 5,6 | 6,6 | 6,7 | 7,6 | 7,7 | 9,4 | 12,9 | 7,0 | 7,0 | 5,4 | 50,4 | 13,2 | 5,9 |
| Rx90 F4N c62 31 | Hmxlr | D | 19,8 | 6,1 | 6,5 | 6,9 | 7,7 | 7,7 | 9,0 | 12,8 | 6,9 | 7,4 | 5,6 | | 13,5 | 5,9 |
| Rx90 F5M c62 24 | Hmxlr | D | | | | 7,0 | 7,0 | 7,2 | 8,1 | 11,5 | 6,9 | 6,9 | 4,8 | | 12,1 | 5,7 |
| Rx90 F5M c62 24 | Hmxlr | G | | | | 6,9 | 7,1 | 6,6 | 8,2 | 11,8 | 7,1 | 7,0 | 5,2 | | 12,0 | 5,4 |
| Rx89 F3M c62 99 | Hmxlr | D | | | | | | | | | | | | 50,6 | | |
| Rx90 F3N c62 100 | Hmxlr | G | | | | | | | | | | | | 51,7 | 13,4 | 6,1 |
| Rx89 G1M c62 12 | Hmxlr | D | 21,0 | 6,0 | 6,8 | 7,5 | 7,9 | 7,6 | 8,8 | 12,5 | 7,6 | | | | 14,6 | 6,1 |
| Rx90 G1M c62 194 | Hmxlr | D | 21,7 | 5,9 | 7,3 | 7,5 | | 7,5 | 9,1 | 14,1 | 8,7 | | | | | |
| Rx90 G1M c62 194 | Hmxlr | G | 21,3 | 6,2 | 7,0 | 7,8 | 8,1 | 7,5 | 9,6 | 14,0 | 8,8 | 8,1 | 5,3 | | | |
| Rx90 F3N c63 156 | Hmxlr | D | | | | | | | | 11,1 | 6,7 | | | | 12,9 | 5,1 |
| Rx90 F3N c63 156 | Hmxlr | G | | | | 6,5 | 7,2 | 7,0 | 8,1 | 10,6 | 6,6 | | | 54,7 | 12,9 | 5,2 |
| Rx90 G1M c62 260 | Hmxlr | G | | | | 8,0 | 7,6 | | | 12,5 | 7,9 | | | 52,7 | 13,5 | 6,0 |
| Rx90 G1M c62 260 | Hmxlr | D | | | | | | | | | | | | | 13,3 | 5,7 |
| Rx90 G1N c62 72 | Hmxlr | D | 19,7 | 5,9 | 5,9 | 7,1 | 7,0 | 7,4 | 7,9 | 11,3 | 6,8 | 7,7 | 4,8 | 48,8 | 12,6 | 5,5 |
| Rx90 G1N c62 72 | Hmxlr | G | 20,2 | 5,9 | 6,1 | 6,6 | 6,9 | 7,2 | 7,9 | 11,4 | 6,9 | 7,6 | 4,9 | 49,0 | 12,3 | 5,3 |
| Rx90 G1N c63 278a | Hmxlr | D | 20,6 | 6,0 | 6,7 | 6,9 | 8,0 | 8,4 | 9,7 | 13,7 | 8,1 | | | 53,5 | 15,7 | 6,9 |
| Rx89 F3N c62 61 | Hmxlr | D | | | | | | | | | | | | 53,1 | 13,6 | 5,8 |
| Rx90 F4N c62 30 | Hmxlr | D | 19,7 | 5,5 | 6,4 | 6,4 | 6,9 | 7,7 | 8,0 | 9,4 | 6,3 | 6,5 | 4,4 | 48,1 | 11,4 | 4,8 |
| Rx90 F4N c62 31 | Hmxlr | G | 18,0 | 5,6 | 6,4 | 6,4 | 6,8 | 7,1 | 7,8 | 9,7 | 6,2 | 6,7 | 4,5 | 48,1 | 11,3 | 5,0 |
| Rx89 G3N c62 40 | Hmxlr | D | | | | | | | | 10,7 | 6,4 | 6,8 | 4,5 | | | |
| Rx89 G3N c62 40 | Hmxlr | G | | | | | | | | | | | | | 12,1 | 5,2 |
| Rx88 F2.1M c6220 | Hmxlr | G | | | | | | 6,2 | 7,7 | | | | | | | |
| Rx89 F2L c62 61 | Hmxlr | G | | | | | | | | | | | | 56,1 | 14,6 | 6,1 |
| Rx90 F2M c63 152 | Hmxlr | G | 18,5 | 6,0 | 6,6 | 6,9 | 7,5 | 6,7 | 8,5 | 11,6 | 7,1 | 7,1 | 5,3 | | 14,3 | 5,7 |
| Rx89 F3N c62 61 | Hmxlr | G | 18,4 | 5,5 | 6,7 | 6,6 | 7,6 | 6,9 | 8,7 | 12,3 | 7,5 | 7,1 | 5,0 | | 13,3 | 5,7 |
| Rx88 F1.4M c622 | Hmxlr | D | | | | 7,5 | 8,1 | | | | | | | | | |
| Rx89 F3N c62 61 | Hmxlr | D | | 6,1 | 6,8 | 6,9 | 7,7 | | | | | | | | | |
| Rx90 G1N c63 | Hmxlr | G | 21,1 | 5,9 | 6,6 | 7,0 | 7,6 | 7,1 | 8,5 | | | | | | | |
| Rx90 G1N c63 | Hmxlr | D | 21,2 | 6,1 | 6,8 | 7,2 | 7,8 | 7,3 | 8,4 | | | | | | | |
| Rx90 F4M c62 273 | Hmxlr | G | | | | | | | | 13,4 | 7,8 | | | | 13,5 | 5,7 |
| Rx90 F4M c62 216 | Hmxlr | G | | | | | | 7,6 | 9,2 | 13,1 | 8,2 | | | | | |
| Rx90 G1N c63 278b | Hmxlr | G | | | | | | | | | | 7,1 | 5,3 | | 13,1 | 5,9 |
| Rx89 F3N c62 61 | Hmxlr | G | | | | | | | | 13,1 | 7,9 | | | | 13,6 | 6,1 |
| Rx90 F4N c62 140 | Hmxlr | D | 21,5 | 6,5 | 7,2 | 7,7 | 8,6 | 7,8 | 9,1 | | | | | | | |
| Rx90 G1N c62 143 | Hmxlr | G | 19,2 | 6,2 | 7,1 | 7,1 | 8,2 | 7,1 | 8,9 | 13,0 | 7,8 | | | | | |
| Rx89 F3N c62 61 | UC | D | | | | | | | | 13,1 | 7,8 | | | | | |
| Rx89 F3N c62 61 | UC | D | | | | | | | | 12,0 | 7,3 | | | | | |
| Rx89 F3M c62 18 | UC | D | | | | | | | | 13,5 | 9,0 | | | | | |
| Rx90 F3M c62 404 | UC | G | | | | | | | | 12,1 | 6,9 | | | | | |
| Rx90 F2M c63 | UC | G | | | | | | | | 11,5 | 6,7 | | | | | |
| Rx90 F3M c62 405 | UC | G | | | | | | | | 11,2 | 7,5 | | | | | |
| Rx89 F3N c62 77 | UC | G | | | | | | | | 10,4 | 6,4 | | | | | |
| Rx90 F3M c62 370 | UC | G | | | | | | | | 11,9 | 7,0 | | | | | |
| Rx90 F3N c63 148 | UC | G | | | | | | | | 11,2 | 6,7 | | | | | |
| Rx90 G2M c63 254 | Hmxlr | G | 18,3 | 5,9 | 7,1 | 7,7 | 8,0 | 7,3 | 9,5 | | | | | | | |
| Rx90 F3N c63 151 | Hmxlr | D | | | | 7,0 | 7,4 | 7,0 | 8,3 | | | | | | | |
| Rx90 F3M c63 431 | Hmxlr | G | | | | | | | | | | 6,9 | 5,2 | | 13,1 | 5,5 |
| Rx90 F4M c62 | Hmxlr | G | | | | | | | | | | | | | 13,9 | 6,1 |
| moyenne | | | 19,82 | 5,98 | 6,77 | 7,15 | 7,64 | 7,37 | 8,69 | 12,08 | 7,34 | 7,27 | 5,09 | 51,62 | 13,40 | 19,82 |
| écart type | | | 1,1929 | 0,4134 | 0,4517 | 0,4954 | 0,5245 | 0,6188 | 0,6538 | 1,2205 | 0,7380 | 0,5194 | 0,3919 | 2,6493 | 1,1134 | 1,1929 |

Tableau 108 : Mesures en mm des incisives et des deux premières UP des *Canis* des Rameaux.

| Numéro | Partie | latéralisation | UP3 | | UP4 | | | | UM1 | | | | | UM2 | | |
|-------------------|--------|----------------|------|-----|-----------|-----------|---------|----------|-----------|---------|------------|----------|----------|----------|-----|------|
| | | | DMD | DVL | DMD vesti | DVL diago | DVL max | DVL mini | DMD vesti | DVL mes | DVL distal | DMD para | DVL para | DVL méta | DMD | DVL |
| Rx89 F2N c62 | Hmxlr | G | 14,3 | 7,0 | 22,4 | 24,5 | 12,8 | 9,5 | 14,7 | 18,9 | 17,4 | 8,2 | 10,8 | 7,8 | | |
| Rx89 F2N c62 | Hmxlr | D | 14,5 | 7,2 | 22,6 | 23,1 | 12,8 | 10,0 | | | | | | | | |
| Rx90 F3N c62 105 | Hmxlr | D | 14,4 | 5,9 | 22,6 | 23,8 | 10,7 | 8,4 | 14,6 | 19,3 | 18,0 | 8,0 | 9,6 | 7,9 | | |
| Rx90 F2M c62 139 | Hmxlr | G | 15,1 | 6,2 | 24,6 | 25,5 | 12,3 | 9,3 | 14,9 | 21,1 | 19,8 | 8,3 | 10,8 | 9,2 | 8,1 | 13,4 |
| Rx89 F3N c62 59 | Hmxlr | D | | | 23,5 | 24,1 | 12,8 | 9,3 | 15,0 | 19,4 | 18,0 | 8,2 | 10,1 | 7,7 | 7,9 | 13,0 |
| Rx90 G1M c62 201 | Hmxlr | D | 15,0 | 8,2 | 24,6 | 25,0 | 12,5 | 9,8 | 15,5 | 20,6 | 19,5 | 8,5 | 10,6 | 8,8 | 8,7 | 13,3 |
| Rx90 G1M c62 201 | Hmxlr | G | 15,9 | 8,0 | 24,4 | 25,1 | 12,4 | 9,9 | 15,4 | 20,8 | 19,5 | 8,5 | 10,9 | 9,0 | 8,8 | 13,3 |
| Rx89 F3M c62 253 | Hmxlr | G | | | 22,5 | 23,1 | 11,2 | 8,6 | 14,0 | 18,8 | 17,1 | 7,8 | 9,9 | 7,8 | | |
| Rx90 F2M c62 126 | Hmxlr | G | | | 24,8 | 26,1 | 12,3 | 9,8 | 14,7 | 20,3 | 18,0 | 8,3 | 11,3 | 8,8 | 8,5 | 12,6 |
| Rx90 F2M c62 132 | Hmxlr | D | 14,7 | 6,4 | 23,4 | 23,8 | 11,7 | 8,4 | 15,7 | 19,0 | 17,4 | 8,8 | 10,5 | 8,2 | 7,9 | 12,6 |
| Rx90 G2M c63 256 | Hmxlr | G | 17,2 | 8,1 | 25,7 | 26,3 | 14,3 | 10,2 | 16,4 | 21,1 | 19,5 | 9,0 | 11,2 | 8,7 | | 13,2 |
| Rx90 F3M c62 310 | Hmxlr | D | 14,4 | 6,4 | 24,2 | 24,7 | 12,6 | 8,5 | 15,4 | 20,0 | 18,9 | 8,4 | 10,3 | 8,3 | 8,8 | 14,1 |
| Rx89 G1M c62 13 | Hmxlr | G | 16,0 | 7,1 | 24,8 | 25,0 | 12,6 | 9,5 | 15,7 | 20,1 | 18,9 | 8,9 | 10,7 | 8,4 | 9,0 | 13,8 |
| Rx89 F3M c62 265 | Hmxlr | D | 14,9 | 6,7 | 23,4 | 25,0 | 12,9 | 9,9 | 15,2 | 19,2 | 17,7 | 8,4 | 10,7 | 8,4 | | |
| Rx90 F4N c62 31 | Hmxlr | G | 14,6 | 6,7 | 23,5 | 24,0 | 13,6 | 9,1 | 15,5 | 19,7 | 18,4 | 8,9 | 10,8 | 8,6 | 8,8 | 13,3 |
| Rx90 F4N c62 31 | Hmxlr | D | | | 23,3 | 23,5 | 13,8 | 9,3 | 15,7 | 20,0 | 18,5 | 8,7 | 10,5 | 8,3 | 8,7 | 13,2 |
| Rx90 F5M c62 24 | Hmxlr | D | 13,6 | 5,8 | 21,5 | 23,5 | 11,8 | 8,6 | 14,9 | 20,2 | 18,8 | 7,9 | 10,5 | 8,8 | 8,0 | 12,6 |
| Rx90 F2M c62 100 | Hmxlr | G | 14,5 | 6,3 | 23,2 | 24,1 | 12,2 | 8,6 | 15,5 | 18,7 | 17,7 | 8,6 | 10,7 | 8,8 | 7,9 | 12,2 |
| Rx90 F3N c62 137 | Hmxlr | G | 15,8 | 7,2 | 24,9 | 26,3 | 11,4 | 9,2 | 14,4 | 19,0 | 18,0 | 8,1 | 10,2 | 8,1 | 8,2 | 11,9 |
| Rx90 F3N c62 137 | Hmxlr | D | | | 22,5 | 23,1 | 12,1 | 8,2 | 14,2 | 20,1 | 18,6 | 8,2 | 10,8 | 8,7 | 8,0 | 13,7 |
| Rx89 F3M c62 99 | Hmxlr | D | | | 22,3 | 22,9 | 11,7 | 8,7 | 14,0 | 19,1 | 16,6 | 7,7 | 9,3 | 7,4 | 7,6 | 11,6 |
| Rx90 F3N c62 132 | Hmxlr | G | 16,0 | 7,2 | 23,9 | 26,5 | 12,2 | 9,2 | 15,2 | 21,2 | 19,9 | 8,3 | 10,6 | 9,1 | 8,3 | 13,8 |
| Rx90 F5M c62 48 | Hmxlr | G | 13,7 | 5,8 | 21,5 | 23,5 | 11,5 | 8,4 | 15,4 | 20,8 | 18,8 | 8,4 | 10,1 | 7,9 | 8,1 | 12,3 |
| Rx90 F3N c62 100 | Hmxlr | G | 14,3 | 7,3 | 22,1 | 23,3 | 11,4 | 8,4 | 14,3 | 21,1 | 19,4 | 8,2 | 10,3 | 8,7 | | |
| Rx88 F2.2M c6220 | Hmxlr | G | | | 24,0 | 24,7 | 12,9 | 9,5 | | | | | | | | |
| Rx89 G1M c62 12 | Hmxlr | D | | | 23,3 | 24,2 | 12,6 | 9,4 | 16,0 | 19,4 | 18,2 | 8,7 | 10,2 | 8,3 | | |
| Rx90 G1M c62 194 | Hmxlr | D | 16,3 | 6,8 | 25,4 | 25,7 | 13,7 | 9,7 | 16,6 | 19,7 | 18,6 | 8,7 | 10,9 | 8,2 | 9,0 | 13,6 |
| Rx89 G2M c62 63 | Hmxlr | G | 16,6 | 7,3 | 25,2 | 25,3 | 13,1 | 9,4 | 16,5 | 20,2 | 18,8 | 8,9 | 10,8 | 8,3 | 8,8 | 13,3 |
| Rx89 G2N c62 45 | Hmxlr | D | 14,2 | 6,1 | 21,5 | 22,3 | 11,9 | 8,7 | 13,8 | 18,1 | 16,7 | 7,4 | 9,2 | 7,5 | 7,9 | 11,9 |
| Rx90 G1M c62 268 | Hmxlr | G | | | 21,3 | 22,7 | 10,9 | 8,8 | 13,5 | 18,7 | 16,9 | 7,5 | 9,5 | 7,6 | 7,5 | 11,8 |
| Rx88 E8M c61 | UP4 | G | | | 26,3 | 26,8 | 14,4 | 10,1 | | | | | | | | |
| Rx88 F1M c62 | Hmxlr | D | 15,9 | 6,3 | 23,8 | 25,4 | 12,4 | 8,9 | | | | | | | | |
| Rx88 F1N c620 | Hmxlr | D | | | 23,0 | 24,8 | 13,3 | 9,5 | 15,6 | 19,5 | 18,7 | 8,1 | 10,5 | 8,3 | 8,4 | 13,1 |
| Rx89 G3N c62 39 | Hmxlr | D | | | 24,7 | 25,4 | 12,3 | 9,8 | | | | | | | | |
| Rx90 F3M c62 421 | Hmxlr | G | 14,5 | 6,2 | 22,9 | 24,3 | 12,3 | 8,6 | | | | | | | | |
| Rx90 F4N c62 216 | Hmxlr | D | | | 23,6 | 24,3 | 14,6 | 10,0 | | | | | | | | |
| Rx89 F3M c62 115 | Hmxlr | G | 14,6 | 6,6 | 24,2 | 26,5 | 12,3 | 9,8 | 14,6 | 19,8 | 17,9 | 8,0 | 11,0 | 8,5 | | |
| Rx90 F3N c63 156 | Hmxlr | D | 13,9 | 6,2 | | | | | | | | | | | | |
| Rx90 F3N c63 156 | Hmxlr | G | 13,8 | 5,9 | 22,2 | 23,7 | | | | | | | | | 8,2 | 12,3 |
| Rx90 G1N c63 278c | Hmxlr | G | | | 23,8 | 24,6 | 12,3 | 8,5 | 15,3 | 20,3 | 19,1 | 8,7 | 9,9 | 8,4 | 9,0 | 13,9 |
| Rx90 G1M c62 260 | Hmxlr | G | 15,6 | 7,0 | 23,4 | 24,8 | 11,6 | 9,9 | | | | | | | | |
| Rx90 G1M c62 260 | Hmxlr | D | 15,8 | 6,6 | 23,4 | 24,8 | 11,9 | 10,1 | | | | | | | | |
| Rx90 G1N c62 72 | Hmxlr | D | 13,7 | 5,7 | 21,8 | 22,5 | 11,9 | 8,7 | 15,3 | 19,5 | 17,2 | 8,1 | 10,1 | 7,8 | 8,6 | 13,0 |
| Rx90 G1N c62 72 | Hmxlr | G | 13,8 | 5,6 | 22,1 | 23,0 | 11,3 | 8,6 | 15,2 | 19,0 | 17,2 | 8,1 | 9,9 | 7,9 | 8,6 | 13,0 |
| Rx90 G1N c63 278a | Hmxlr | D | 17,4 | 7,8 | | | | | | | | | | | | |
| Rx89 F3N c62 61 | Hmxlr | D | | | 23,8 | 24,0 | 13,5 | 9,5 | 15,4 | 19,9 | 18,9 | 8,3 | 11,2 | 8,9 | 9,0 | 13,6 |
| Rx90 F3N c63 157 | Hmxlr | D | | | 24,1 | 25,5 | 13,8 | 9,8 | 15,0 | 20,1 | 19,5 | 8,1 | 11,2 | 9,0 | 8,2 | 13,9 |
| Rx90 F3N c62 106 | Hmxlr | G | 14,2 | 6,0 | 22,2 | 23,2 | 10,0 | 8,4 | | | | | | | | |
| Rx88 E8N c61 48 | Hmxlr | G | | | 21,1 | 22,2 | 11,3 | 8,7 | 14,9 | 19,6 | 18,1 | 8,1 | 11,2 | 8,8 | 8,5 | 12,9 |
| Rx89 G3N c62 21 | Hmxlr | G | | | 21,2 | 21,5 | 10,7 | 8,1 | 14,4 | 17,9 | 16,1 | 7,8 | 9,2 | 7,6 | | |
| Rx90 G2N c62 105 | Hmxlr | G | | | 24,3 | 24,9 | 11,6 | 9,2 | | | | | | | | |
| Rx88 F1.4M c622 | Hmxlr | G | | | 22,8 | 24,2 | 12,0 | 9,1 | 15,4 | 19,4 | 18,0 | 8,4 | 10,2 | 8,5 | 8,2 | 12,9 |
| Rx90 F4N c62 30 | Hmxlr | D | 13,2 | 5,8 | 20,0 | 21,0 | 10,9 | 8,2 | 13,1 | 16,7 | 15,6 | 6,9 | 8,8 | 7,6 | 7,5 | 10,8 |
| Rx90 F4N c62 31 | Hmxlr | G | 13,2 | 6,2 | 20,6 | 21,4 | 10,7 | 8,0 | 13,1 | 16,9 | 15,7 | 7,0 | 8,6 | 7,5 | 7,3 | 10,6 |
| Rx89 G3N c62 | Hmxlr | D | | | 21,0 | 21,1 | 11,5 | 8,4 | | | | | | | | |
| Rx89 G3N c62 40 | Hmxlr | D | 13,5 | 5,5 | 21,1 | 22,6 | 12,4 | 9,1 | 14,0 | 18,0 | 15,9 | 7,5 | 9,8 | 7,3 | 8,1 | 12,3 |
| Rx89 G3N c62 40 | Hmxlr | G | | | 21,0 | 22,4 | 12,0 | 8,9 | 13,8 | 18,3 | 16,2 | 7,6 | 10,0 | 7,3 | 8,2 | 12,3 |
| Rx90 F3M c62 408 | Hmxlr | G | | | | | | | 14,7 | 20,5 | 18,6 | 8,3 | 10,8 | 8,8 | 9,0 | 13,7 |
| Rx88 F2.1M c6220 | Hmxlr | G | | | 20,9 | 22,6 | 11,0 | 8,6 | | | | | | | | |
| Rx89 F2L c62 61 | Hmxlr | G | 15,2 | 6,8 | 24,7 | 25,7 | 13,0 | 9,5 | 15,9 | 21,8 | 20,3 | 8,5 | 11,4 | 8,8 | 8,7 | |
| Rx89 F2L c62 61 | Hmxlr | D | | | 24,8 | 25,8 | 13,6 | 9,8 | 15,9 | 21,7 | 20,2 | 8,5 | 10,9 | 9,0 | 8,6 | 13,7 |
| Rx89 F2M c62 70 | Hmxlr | D | | | 22,0 | 22,8 | 12,1 | 8,7 | | | | | | | | |
| Rx88 F1.4M c622 | Hmxlr | D | | | | | | | 15,0 | 19,2 | 17,8 | 8,2 | 10,1 | 8,3 | | |
| Rx90 F? c62 318 | Hmxlr | G | | | | | | | 15,6 | 20,8 | 19,6 | 8,3 | 11,1 | 9,0 | 9,1 | 13,9 |
| Rx90 F4M c62 | Hmxlr | D | | | | | | | 15,8 | 21,4 | 19,9 | 8,7 | 10,8 | 8,9 | | |

| Numéro | Partie | latéralisation | UP3 | | UP4 | | | | UM1 | | | | | | UM2 | | |
|-------------------------|--------|----------------|--------|--------|-----------|-----------|---------|----------|-----------|---------|------------|----------|----------|----------|--------|--------|--|
| | | | DMD | DVL | DMD vesti | DVL diago | DVL max | DVL mini | DMD vesti | DVL mes | DVL distal | DMD para | DVL para | DVL méta | DMD | DVL | |
| Rx89 G2N c62 10 | Hmxlr | D | | | | | | | | | | | | | | | |
| Rx90 G2N c62 250 | Hmxlr | G | | | | | | | | | | | | | | | |
| Rx90 G2N c63 166 | Hmxlr | G | | | | | | | | | | | | | | | |
| moyenne | | | 14,84 | 6,61 | 23,11 | 24,11 | 12,27 | 9,12 | 15,02 | 19,72 | 18,24 | 8,22 | 10,38 | 8,33 | 8,34 | 12,88 | |
| écart type | | | 1,0898 | 0,7244 | 1,4370 | 1,4243 | 0,9934 | 0,6110 | 0,7988 | 1,1159 | 1,1960 | 0,4589 | 0,6421 | 0,5359 | 0,4860 | 0,8512 | |

Tableau 109 : Mesures en mm des troisièmes et quatrièmes prémolaires et des molaires supérieures des *Canis* des Rameaux.

| Numéro | latéralisation | L rangée P | L rangée M | L dents jugales |
|--------------------------|----------------|------------|------------|-----------------|
| Rx 89 F2N c62 | G | | 22,8 | |
| Rx 90 F3N c62 105 | D | 58,7 | | |
| Rx 90 F2M c62 139 | G | | 23,2 | |
| Rx 89 F3N c62 59 | D | | 22,6 | |
| Rx 90 G1M c62 201 | D | | 24,5 | |
| Rx 90 G1M c62 201 | G | | 24,3 | |
| Rx 90 F2M c62 126 | G | | 23,2 | |
| Rx 90 F2M c62 132 | D | 59,2 | 25,3 | 75,2 |
| Rx 90 G2M c63 256 | G | 65,2 | | |
| Rx 90 F3M c62 310 | D | | 23,9 | |
| Rx 89 G1M c62 13 | G | | 24,3 | |
| Rx 90 F4N c62 31 | G | 57,9 | 24,1 | 76,6 |
| Rx 90 F4N c62 31 | D | | 24,5 | |
| Rx 90 F5M c62 24 | D | | 23,0 | |
| Rx 90 F2M c62 100 | G | | 23,5 | |
| Rx 90 F3N c62 137 | D | | 22,1 | |
| Rx89 F3M c62 99 | D | | 21,5 | |
| Rx90 F3N c62 132 | G | | 23,7 | |
| Rx90 F5M c62 48 | G | | 22,7 | |
| Rx90 G1M c62 194 | D | | 25,0 | |
| Rx89 G2M c62 63 | G | | 25,1 | |
| Rx89 G2N c62 45 | D | | 21,5 | |
| Rx90 G1N c62 72 | D | 57,2 | 23,8 | 73,9 |
| Rx90 G1N c62 72 | G | 56,6 | 23,4 | 75,5 |
| Rx90 G1N c63 278a | D | 62,9 | | |
| Rx89 F3N c62 61 | D | | 24,4 | |
| Rx90 F3N c63 157 | D | | 23,0 | |
| Rx88 E8N c61 48 | G | | 23,2 | |
| Rx88 F1.4M c622 | G | | 23,1 | |
| Rx90 F4N c62 30 | D | 56,1 | 20,5 | 71,9 |
| Rx90 F4N c62 31 | G | 56,3 | 20,4 | 71,6 |
| Rx89 G3N c62 40 | D | | 22,2 | |
| Rx89 G3N c62 40 | G | | 22,0 | |
| Rx90 F3M c62 408 | G | | 23,6 | |
| Rx89 F2L c62 61 | G | | 24,7 | |
| Rx89 F2L c62 61 | D | | 24,7 | |
| Rx90 F? c62 318 | G | | 24,4 | |
| moyenne | | 58,90 | 23,36 | 74,12 |
| écart type | | 3,1544 | 1,2456 | 2,0272 |

Tableau 110 : Mesures en mm des rangées prémolaire, molaire et jugale supérieures des *Canis* des Rameaux.

| Numéro | latéralisation | L max mandibule | H branche montante | DMD LI | Br. hor. mand entre LP3 / LP4 | | LI1 | | LI2 | | LI3 | | LC | |
|----------------------|----------------|--------------------|-----------------------|--------|-------------------------------------|------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|-----|
| | | | | | H | I | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL |
| | | | | | | | | | | | | | | |
| Rx90 F2M c62 94 | D | | | | 25,2 | 11,3 | | | | | | | 12,9 | 8,2 |
| Rx90 F2 c62 | G | | 69,6 | | 23,6 | 11,4 | | | | | | | | |
| Rx88 E8N c61 50 | D | | | | 23,5 | 11,2 | | | | | | | 12,5 | 8,1 |
| Rx90 F4M c62 76 | G | | | | | 10,6 | | | | | | | 10,9 | 7,9 |
| Rx89 G1N c62 47 | G | | | 13,2 | 21,8 | 9,9 | 3,1 | 4,5 | 4,5 | 5,6 | 6,2 | 6,8 | 12,2 | 7,7 |
| Rx90 F4M c62 18 | G | | | | 25,4 | 10,1 | | | 5,2 | 5,9 | 6,7 | 6,0 | 11,4 | 7,0 |
| Rx90 F3N c62 114 | G | | | | | 11,4 | | | | | 6,9 | 6,7 | 12,3 | 8,4 |
| Rx90 F2M c63 135 | D | | 69,7 | | 24,3 | 11,1 | | | | | | | | |
| Rx90 F5M c63 63 | D | 155,2 | | | 10,5 | | 3,0 | 5,2 | 4,1 | 6,1 | | | | |
| Rx90 F1N c63 34 | G | | | | 20,0 | 10,8 | | | | | | | | |
| Rx88 F3M c6220 | D | | | | 21,2 | 9,7 | | | | | | | 11,1 | 7,5 |
| Rx89 G1M c62 | D | | | | 24,5 | 10,3 | | | | | | | | |
| Rx90 G1M c62 160 | G | | | 16,8 | 21,9 | 9,9 | 4,4 | 5,5 | 6,1 | 6,9 | 8,2 | 7,2 | 11,9 | 7,9 |
| Rx90 G1M c62 160 | D | | | 16,7 | 21,9 | 9,5 | 4,5 | 5,6 | 6,4 | 6,5 | 7,8 | 7,2 | 12,5 | 7,8 |
| Rx90 F4N c62 213 | D | | | | | 10,9 | 3,5 | 5,5 | 5,1 | 6,1 | 6,9 | 7,0 | | |
| Rx88 F2L c62 | D | | | | 22,9 | 10,4 | | | | | | | | |
| Rx88 F1N c622 20 | G | | | | 24,9 | 10,3 | | | | | | | 11,9 | 7,9 |
| Rx89 F3N c62 01 | G | | | | 25,3 | 9,9 | | | | | | | 11,4 | 7,7 |
| Rx89 G1N c62 50 | D | | | | 22,6 | 9,9 | | | | | 6,0 | 6,7 | 12,0 | 7,6 |
| Rx90 F2M c63 169 | D | | 60,1 | | 24,1 | 10,4 | | | | | | | | |
| Rx90 F2M c63 172 173 | D | | | 14,3 | 22,2 | 9,4 | 3,3 | 4,9 | 4,8 | 6,1 | 6,2 | 6,2 | 12,2 | 7,0 |
| Rx 90 F2M c63 173 | G | | | | 22,0 | 9,4 | | | 5,0 | 6,0 | 6,3 | 6,4 | 12,2 | 7,2 |
| Rx 90 F3N c63 165 | D | | | | 24,0 | 10,3 | | | | | | | 12,6 | 8,2 |
| Rx 90 G2N c62 95 | D | | | | | 10,6 | | | | | | | 11,7 | 7,7 |
| Rx 90 F4N c62 45b | D | | | | 21,5 | 9,3 | | | | | 5,9 | 6,3 | 10,0 | 6,4 |
| Rx 90 F4N c62 45a | G | | | | 22,0 | 8,9 | | | 5,2 | 5,9 | | | 9,8 | 6,2 |
| Rx 89 F3M c62 273 | D | | | | 26,2 | 10,7 | | | | | | | | |
| Rx 89 F2M c62 | D | | | | 24,0 | 10,3 | | | | | | | 12,2 | 7,8 |
| Rx 90 F2M c63 141 | D | | | | 23,1 | 11,1 | | | | | 6,5 | 7,1 | 12,4 | 7,4 |
| Rx 90 F4N c62 92 | G | | | | 23,7 | 10,5 | | | | | | | | |
| Rx90 F3N c62 114 | D | | | 15,3 | 23,0 | 11,1 | | | | | | | 13,1 | 8,1 |
| Rx90 F5M c62 15 | D | | | | 23,9 | 9,7 | | | 5,5 | 6,4 | 6,8 | 6,7 | 13,2 | 8,3 |
| Rx90 F3N c62 139 | G | | | | 24,0 | 11,1 | | | 4,7 | 6,5 | 7,2 | 6,4 | 12,5 | 8,6 |
| Rx 89 F3M c62 118 | G | | | | 24,8 | 11,0 | | | | | 6,3 | 7,2 | 12,5 | 7,9 |
| Rx89 F3M c62 144 | G | | | | 26,6 | 11,7 | | | | | 7,1 | 7,6 | 13,0 | 8,0 |
| Rx90 F4M c62 378 | G | | | | | 9,8 | | | | | | | | |
| Rx90 G1N c62 108 | G | | | | 24,3 | 10,6 | | | | | | | 10,3 | 6,6 |
| Rx90 F3N c62 99 | G | | | | 25,3 | 11,7 | | | | | | | 12,2 | 8,1 |
| RX89 F4M c65 55 | G | | | | 25,3 | 10,7 | | | | | | | | |
| Rx90 F3M c63 436 | G | | | | | 10,3 | | | | | | | | |
| Rx89 F4M c62 21 | G | | | | 24,2 | 10,9 | | | | | | | | |
| Rx88 F34M c6220 | D | | | | | | | | | | 7,0 | 7,6 | 13,3 | 8,4 |
| Rx89 G2M c62 32 | G | | | | | 10,1 | | | | | | | | |
| Rx90 F4M c62 377 | D | | | | | 9,7 | | | | | | | 11,5 | 7,6 |
| Rx90 F4N c62 93 | D | | | | 24,3 | | | | | | | | 12,7 | 7,7 |
| Rx90 G2M c62 83 | D | | | | 24,6 | 10,6 | | | | | | | 10,8 | 6,7 |
| Rx90 F2M c63 142 | G | | | | 22,6 | 10,9 | | | | | 6,7 | 7,0 | 12,3 | 7,6 |
| Rx90 G1M c62 132 | G | | | | | 11,9 | | | 6,7 | 6,9 | 7,9 | 7,1 | 13,9 | 8,6 |
| Rx90 F5M c62 50 | G | | | | 23,5 | 10,2 | | | | | 6,0 | 6,5 | | |
| Rx88 E8N c61 51 | G | | | 17,0 | 25,9 | 10,9 | 4,3 | 5,7 | 6,2 | 6,8 | 7,3 | 7,6 | 12,9 | 8,8 |
| Rx88 E15M c62 | D | | | | 25,4 | 10,7 | | | | | | | 13,3 | 8,0 |
| Rx89 F3N c62 02 | D | | | | 24,9 | 10,1 | | | | | | | 12,0 | 7,8 |
| Rx90 F3M c62 | G | | | | 21,7 | 10,2 | | | | | | | 11,2 | 7,0 |
| Rx90 G1M c62 233 | D | | | | 24,0 | 12,1 | | | 5,7 | 7,3 | | | 13,3 | 8,4 |
| Rx89 F4M c62 24 | G | | | | 20,8 | 8,9 | 3,6 | 5,0 | 5,4 | 6,2 | 6,6 | 6,5 | 11,2 | 7,1 |
| Rx89 F3M c62 47 | D | | | | 25,4 | 11,1 | | | | | | | | |
| Rx90 F3N c62 104 | G | | | | 22,5 | 10,0 | | | | | 8,1 | 7,0 | 11,9 | 7,8 |
| Rx90 G2N c62 96 | D | | | | 25,7 | 11,3 | | | | | | | | |
| Rx89 G2M c62 14 | D | | | | 23,6 | 9,9 | | | | | 5,7 | 6,4 | 11,4 | 7,1 |
| Rx89 F2L c62 60 | G | | 53,2 | | 21,5 | 10,2 | | | | | | | | |
| Rx90 F2M c62 108 | D | | | | 24,0 | 10,4 | | | | | | | | |
| Rx90 F3M c62 280 | D | | | | | 10,9 | | | | | | | | |
| Rx89 F3M c62 14 | G | | | | 25,6 | 10,7 | | | | | | | | |
| Rx88 F21M c6220 | G | | | | 23,9 | 9,3 | | | | | | | | |
| Rx88 F1M c622 | G | | | | 26,4 | 11,2 | | | | | | | | |

| Numéro | latéralisation | L max mandibule | H branche montante | Br. hor. mand entre LP3 / LP4 | | LI1 | | LI2 | | LI3 | | LC | | |
|-------------------|----------------|--------------------|-----------------------|-------------------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | | | | DMD LI | H | I | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL |
| | | | | | | | | | | | | | | |
| Rx90 F2M c62 120 | D | | | 23,4 | 10,0 | | | | | | | | | |
| Rx90 G1M c62 161 | G | | | | | | | | | | | 12,0 | 7,7 | |
| Rx90 G1N c62 79 | D | | 61,0 | 21,9 | 10,0 | | | | | | | 11,4 | 7,1 | |
| moyenne | | 155,20 | 62,72 | 15,55 | 23,72 | 10,46 | 3,71 | 5,24 | 5,37 | 6,35 | 6,80 | 6,83 | 12,05 | 7,69 |
| écart type | | | 7,0091 | 1,5579 | 1,5484 | 0,7035 | 0,6034 | 0,4138 | 0,7363 | 0,4673 | 0,7100 | 0,4579 | 0,9067 | 0,6001 |

 Tableau 111 : Mesures en mm des héli-mandibules, incisives et canines des *Canis* de la séquence 6 (couche 60 exclue) des Rameaux

| Numéro | latéralisation | Diastème C- LP1 | LP1 | | LP2 | | LP3 | | LP4 | | larg max mand | H mand entre LM1- LM2 |
|-----------------------|----------------|--------------------|-----|-----|------|-----|------|-----|------|-----|------------------|-----------------------------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | |
| | | | | | | | | | | | | |
| Rx90 F2M c62 94 | D | 2,9 | 6,2 | 5,0 | 11,2 | 6,0 | 13,2 | 7,0 | 15,4 | 8,2 | 12,6 | 27,4 |
| Rx 90 F2 c62 | G | 1,6 | | | 13,3 | 6,3 | | | | | 12,3 | 28,5 |
| Rx 88 E8N c61 50 | D | 2,2 | 5,9 | 4,7 | 13,1 | 5,6 | | | 16,4 | 7,7 | | |
| Rx 90 F4M c62 76 | G | | 5,8 | 4,9 | 12,2 | 5,8 | 13,0 | 6,0 | 14,7 | 7,3 | | |
| Rx 89 G1N c62 47 | G | | | | 11,0 | 5,3 | 12,2 | 5,7 | 14,3 | 6,5 | 12,0 | 24,3 |
| Rx 90 F4M c62 18 | G | 3,3 | 5,9 | 4,3 | 11,3 | 5,3 | 12,5 | 6,0 | 14,5 | 7,3 | 11,6 | 31,3 |
| Rx 90 F3N c62 114 | G | 2,1 | | | 12,4 | 6,1 | 13,2 | 6,4 | 15,4 | 7,6 | | |
| Rx 90 F2M c63 135 | D | | | | | | 14,6 | 7,1 | | | 12,3 | 27,8 |
| Rx 90 F5M c63 63 | D | | | | | | | | 14,3 | 7,1 | 12,1 | 23,9 |
| Rx 90 F1N c63 34 | G | 3,0 | | | 11,1 | 6,1 | 12,3 | 6,3 | 14,1 | 7,2 | 12,4 | 22,8 |
| Rx 88 F3M c6220 | D | | 5,9 | 4,5 | 11,6 | 5,9 | 12,7 | 6,1 | 14,5 | 7,2 | 11,7 | 24,7 |
| Rx 89 G1M c62 | D | 3,9 | 6,2 | 4,5 | 12,0 | 5,6 | 12,6 | 6,2 | 14,6 | 7,1 | | |
| Rx 90 G1M c62 160 | G | 1,7 | | | 11,8 | 5,8 | 13,1 | 6,5 | 15,5 | 7,2 | 12,7 | 24,0 |
| Rx 90 G1M c62 160 | D | 1,9 | 5,5 | 4,4 | 11,8 | 6,0 | 13,5 | 6,3 | 15,3 | 7,2 | 12,6 | |
| Rx 90 F4N c62 213 | D | | | | | | 12,2 | 5,7 | 14,7 | 6,4 | | |
| Rx 88 F2L c62 | D | | | | 11,6 | 5,7 | 13,3 | 6,3 | 14,4 | 7,4 | 12,2 | 26,0 |
| Rx 88 F1N c622 20 | G | 2,2 | | | | | | | 14,3 | 7,3 | | |
| Rx 89 F3N c62 01 | G | 4,4 | 5,8 | 4,3 | 12,1 | 6,1 | 13,0 | 6,0 | 14,9 | 7,0 | 12,3 | 25,8 |
| Rx 89 G1N c62 50 | D | 3,5 | | | 10,9 | 5,4 | 12,5 | 5,8 | 14,1 | 6,5 | 11,7 | 25,1 |
| Rx 90 F2M c63 169 | D | | 5,1 | 3,8 | 11,0 | 5,1 | 12,6 | 5,9 | 14,1 | 7,0 | 12,2 | 26,0 |
| Rx 90 F2M c63 172 173 | D | | 5,8 | 4,4 | | | 13,2 | 6,4 | 15,0 | 8,0 | | |
| Rx 90 F2M c63 173 | G | | 5,8 | 4,4 | 11,5 | 5,8 | 13,4 | 6,3 | 15,4 | 8,0 | 11,4 | 25,6 |
| Rx 90 F3N c63 165 | D | | | | 11,8 | 5,2 | 13,3 | 5,9 | 15,9 | 7,6 | 12,2 | 26,5 |
| Rx 90 G2N c62 95 | D | | | | 12,1 | 5,5 | 13,0 | 6,4 | 15,5 | 7,6 | | |
| Rx 89 F3M c62 | D | | | | | | | | | | | 24,4 |
| Rx 90 F4N c62 45b | D | | 5,1 | 4,1 | 10,5 | 5,0 | 11,7 | 5,8 | 13,4 | 6,9 | 11,4 | |
| Rx 90 F4N c62 45a | G | 3,0 | 5,5 | 4,2 | 10,3 | 5,0 | 11,8 | 5,8 | 13,4 | 6,7 | 11,5 | 21,7 |
| Rx 89 F3M c62 273 | D | | 5,6 | 4,4 | 12,5 | 6,3 | 12,5 | 6,5 | 15,0 | 7,5 | 13,3 | 24,8 |
| Rx 89 F2M c62 | D | | | | | | | | 14,4 | 7,4 | 13,1 | |
| Rx 90 F2M c63 141 | D | | 5,1 | 5,0 | 12,0 | 5,8 | 13,2 | 6,3 | 14,7 | 7,5 | 13,3 | 25,4 |
| Rx 90 F2M c62 104 | G | | | | | | | | 14,8 | 7,2 | | |
| Rx 90 F4N c62 92 | G | | | | 12,6 | 5,9 | 13,2 | 6,0 | 15,3 | 7,1 | 12,5 | 27,8 |
| Rx90 F3N c62 114 | D | | 5,3 | 4,5 | | | 13,1 | 6,4 | 15,5 | 7,6 | 13,2 | 26,6 |
| Rx90 F5M c62 15 | D | | 5,4 | 4,4 | 11,1 | 5,6 | 13,7 | 6,3 | 16,0 | 7,2 | 12,3 | 23,6 |
| Rx90 F3N c62 139 | G | | | | | | | | 15,8 | 7,2 | 12,2 | 27,5 |
| Rx 89 F3M c62 118 | G | | | | | | | | | | 14,6 | 25,4 |
| Rx89 F3M c62 144 | G | | | | 12,3 | 5,8 | 13,6 | 6,3 | 15,3 | 7,4 | 14,3 | |
| Rx90 F4M c62 378 | G | | | | | | 13,2 | 6,4 | 14,5 | 7,3 | | |
| Rx90 G1N c62 108 | G | | 5,2 | 3,9 | 11,5 | 5,0 | | | 13,6 | 6,5 | 12,3 | 23,8 |
| Rx90 G1O c62 181 | D | | | | 12,4 | 6,1 | 13,9 | 6,6 | 15,1 | 7,6 | | |
| Rx90 F3N c62 99 | G | 4,8 | 6,2 | 5,1 | 11,1 | 5,5 | 13,1 | 6,8 | 15,6 | 8,2 | 12,9 | 27,3 |
| RX89 F4M c65 55 | G | | 5,0 | 4,7 | 11,2 | 5,3 | 12,4 | 5,7 | 14,6 | 6,5 | 12,4 | |
| Rx90 F3M c63 436 | G | | | | 13,4 | 6,3 | | | | | | |
| Rx89 F4M c62 21 | G | | | | 12,6 | 5,9 | | | | | | |
| Rx88 F34M c6220 | D | 5,6 | | | 12,4 | 6,0 | 14,1 | 6,9 | 15,1 | 7,2 | | 30,3 |
| Rx89 G2M c62 32 | G | | | | | | | | | | 12,2 | 23,4 |
| Rx90 F4M c62 377 | D | 4,8 | 6,7 | 5,1 | 12,1 | 6,2 | 13,2 | 6,4 | 14,5 | 7,3 | | |
| Rx90 F4N c62 93 | D | | 6,0 | 4,6 | | | | | | | | |
| Rx90 G2M c62 83 | D | 6,5 | | | 11,6 | 5,1 | 12,0 | 5,2 | 13,5 | 6,7 | 12,6 | 24,3 |

| Numéro | latéralisation | Diasystème C-LP1 | LP1 | | LP2 | | LP3 | | LP4 | | larg max mand | H mand entre LM1-LM2 |
|------------------|----------------|------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------------|----------------------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | |
| Rx90 F2M c63 142 | G | | | | | | 13,5 | 6,1 | 15,0 | 7,5 | | |
| Rx90 G1M c62 132 | G | | 6,2 | 5,3 | 13,5 | 7,0 | 14,7 | 7,3 | 16,9 | 8,5 | 14,9 | |
| Rx90 F5M c62 50 | G | | 5,5 | 4,2 | 11,5 | 5,3 | 12,5 | 5,9 | 13,6 | 6,4 | 12,3 | |
| Rx88 E8N c61 51 | G | | 6,5 | 5,0 | | | 15,2 | 6,7 | 16,5 | 7,8 | 13,1 | 27,4 |
| Rx88 E15M c62 | D | 5,2 | | | 12,0 | 6,1 | | | 15,7 | 7,1 | | |
| Rx89 F3N c62 02 | D | | | | 11,8 | 6,1 | | | 14,6 | 7,1 | 12,2 | 26,1 |
| Rx90 F3M c62 | G | 3,8 | 5,1 | 4,2 | 11,2 | 5,1 | | | | | 12,1 | 24,6 |
| Rx90 G1M c62 233 | D | | 6,4 | 5,0 | 13,3 | 6,7 | 14,5 | 7,4 | 16,8 | 8,6 | | |
| Rx89 F4M c62 24 | G | | 5,7 | 4,7 | 12,0 | 6,1 | 12,6 | 6,2 | 14,4 | 7,0 | 11,5 | 24,4 |
| Rx90 F3M c62 402 | D | | | | | | | | 15,1 | 7,3 | | 22,9 |
| Rx89 F3M c62 47 | D | | | | 12,2 | 5,7 | 13,5 | 6,4 | 15,2 | 7,4 | 13,3 | |
| Rx90 F3N c62 104 | G | | | | 11,6 | 5,6 | 13,1 | 6,4 | 15,2 | 7,5 | 12,2 | |
| Rx90 G2N c62 96 | D | | | | 12,3 | 5,5 | 12,9 | 6,6 | 16,2 | 7,6 | | |
| Rx89 G2M c62 14 | D | | | | 11,6 | 5,5 | 12,5 | 5,7 | 13,9 | 6,4 | 12,0 | |
| Rx89 F2L c62 60 | G | | | | | | 12,3 | 5,7 | 14,1 | 6,5 | 12,5 | 23,7 |
| Rx90 F2M c62 108 | D | | | | | | 13,7 | 6,3 | 15,1 | 7,4 | 12,8 | |
| Rx90 G2O c62 173 | G | | | | | | | | 14,2 | 6,7 | | |
| Rx90 F3M c62 280 | D | | | | | | | | | | 12,2 | 25,7 |
| Rx90 G1M c62 261 | D | | | | 11,5 | 5,7 | 13,3 | 6,0 | 14,4 | 6,9 | | |
| Rx89 F3M c62 14 | G | | | | | | | | | | | 26,3 |
| Rx88 F21M c6220 | G | | | | 10,6 | 5,0 | 11,2 | 5,6 | 13,0 | 6,4 | 11,2 | 24,9 |
| Rx89 G2N c62 43 | D | | | | | | | | 15,1 | 8,1 | | |
| Rx88 F1M c622 | G | | | | | | | | 15,5 | 8,2 | | |
| Rx89 F22M c6220 | D | | | | | | | | | | | 26,2 |
| Rx90 F2M c62 120 | D | | | | | | 13,9 | 6,7 | | | | |
| Rx88 F15M c62 | G | | | | 12,2 | 5,8 | 13,2 | 6,5 | 15,1 | 7,6 | | |
| Rx90 G1M c62 161 | G | 6,4 | 6,1 | 4,3 | | | 13,9 | 6,7 | 15,1 | 7,7 | | |
| Rx90 G1N c62 79 | D | | 6,2 | 4,4 | 13,1 | 5,7 | 13,8 | 5,9 | 15,4 | 7,0 | | 24,7 |
| moyenne | | 3,64 | 5,76 | 4,54 | 11,88 | 5,73 | 13,10 | 6,26 | 14,90 | 7,28 | 12,46 | 25,55 |
| écart type | | 1,5288 | 0,4644 | 0,3739 | 0,7577 | 0,4467 | 0,7717 | 0,4426 | 0,8193 | 0,5202 | 0,7803 | 1,9483 |

Tableau 112 : Mesures en mm des héli-mandibules et prémolaires des *Canis* de la séquence 6 (c60 exclue) des Rameaux

| Numéro | Partie | latéralisation | LM1 | | | | | LM2 | | LM3 | | L rangée prémolaires | L rangée molaires | L sécantes | L broyeuruses |
|----------------------|--------|----------------|------|-----------|----------|------|----------|------|-----|-----|-----|----------------------|-------------------|------------|---------------|
| | | | DMD | DMD trigo | DMD talo | DVL | DVL talo | DMD | DVL | DMD | DVL | | | | |
| Rx90 F2M c62 94 | Hmdbl | D | 26,7 | 19,2 | 7,5 | 10,9 | 10,0 | 10,2 | 8,3 | | | 53,1 | 42,5 | 71,0 | 22,5 |
| Rx90 F2 c62 | Hmdbl | G | 28,6 | 20,4 | 8,2 | 11,6 | 10,1 | 12,2 | 9,4 | | | | | | |
| Rx88 E8N c61 50 | Hmdbl | D | 28,3 | 19,5 | 8,8 | 11,8 | 10,7 | | | | | 50,0 | | 68,1 | |
| Rx90 F4M c62 76 | Hmdbl | G | 26,0 | 18,1 | 7,9 | 10,3 | 9,4 | 11,4 | 7,8 | | | 46,9 | | 61,6 | |
| Rx89 G1N c62 47 | Hmdbl | G | 22,6 | 16,3 | 6,3 | 9,8 | 8,6 | 8,3 | 6,8 | 4,7 | 4,3 | | 35,8 | | 19,1 |
| Rx90 F4M c62 18 | Hmdbl | G | 23,6 | 17,3 | 6,3 | 10,0 | 9,3 | 10,0 | 7,5 | | | 46,6 | | 61,9 | |
| Rx90 F3N c62 114 | Hmdbl | G | 28,2 | 20,2 | 8,0 | 10,6 | 8,6 | | | | | | | | |
| Rx90 F2M c63 135 | Hmdbl | D | 28,2 | 20,4 | 7,8 | 11,3 | 9,9 | 12,4 | 9,2 | | | | | | |
| Rx90 F5M c63 63 | Hmdbl | D | 24,7 | 17,8 | 6,9 | 10,3 | 8,8 | 9,8 | 7,8 | | | | | | |
| Rx90 F1N c63 34 | Hmdbl | G | 23,7 | 17,0 | 6,7 | 9,8 | 9,2 | 9,7 | 7,9 | | | | | | |
| Rx88 F3M c6220 | Hmdbl | D | 23,9 | 17,2 | 6,7 | 9,5 | 8,4 | 9,8 | 7,6 | | | 47,3 | | 62,9 | |
| Rx89 G1M c62 | Hmdbl | D | 26,0 | 18,0 | 8,0 | 10,4 | 9,8 | | | | | 47,0 | | 62,9 | |
| Rx 90 G1M c62 160 | Hmdbl | G | 27,0 | 19,2 | 7,8 | 10,5 | 9,4 | 9,9 | 7,8 | | | 46,9 | | 64,8 | |
| Rx 90 G1M c62 160 | Hmdbl | D | 27,2 | 19,2 | 8,0 | 10,4 | 9,3 | | | | | 46,8 | | 64,4 | |
| Rx 90 F4N c62 213 | Hmdbl | D | 24,8 | 17,2 | 7,6 | 9,6 | 9,2 | 10,1 | 7,4 | 4,1 | 4,1 | | 38,2 | | 20,3 |
| Rx 88 F2L c62 | Hmdbl | D | 24,9 | 17,3 | 7,6 | 9,8 | 9,1 | 10,8 | 7,6 | | | | | | |
| Rx 88 F1N c622 20 | Hmdbl | G | 24,5 | 17,3 | 7,2 | 10,1 | 8,5 | | | | | | | | |
| Rx 89 F3N c62 01 | Hmdbl | G | 25,5 | 18,2 | 7,3 | 10,1 | 9,3 | 10,3 | 8,3 | 5,3 | 5,1 | 49,2 | 40,6 | 65,5 | 21,2 |
| Rx 89 G1N c62 50 | Hmdbl | D | 22,9 | 16,5 | 6,4 | 9,9 | 8,6 | 8,2 | 6,9 | | | | | | |
| Rx 90 F2M c63 169 | Hmdbl | D | 23,9 | 17,2 | 6,7 | 9,3 | 8,7 | 11,2 | 8,1 | | | 49,1 | | 65,3 | |
| Rx90 F2M c63 172/173 | Hmdbl | D | 24,4 | 17,5 | 6,9 | 9,7 | 8,8 | 10,6 | 7,7 | | | 47,1 | | 61,7 | |
| Rx 90 F2M c63 173 | Hmdbl | G | 24,2 | 17,2 | 7,0 | 9,7 | 8,4 | 10,1 | 7,5 | | | 48,3 | | 63,5 | |
| Rx 90 F3N c63 165 | Hmdbl | D | 26,7 | 19,1 | 7,6 | 11,1 | 9,5 | 10,8 | 8,3 | | | | | | |
| Rx 90 G2N c62 95 | Hmdbl | D | 26,2 | 18,3 | 7,9 | 10,6 | 9,4 | | | | | | | | |
| Rx 89 F3M c62 | Hmdbl | D | 24,8 | 18,0 | 6,8 | | 9,5 | 10,1 | 8,1 | 5,3 | 4,6 | | 40,0 | | 21,4 |
| Rx 90 F4N c62 45b | Hmdbl | D | 22,4 | 15,7 | 6,7 | 9,1 | 8,1 | | | | | 45,0 | | 58,7 | |

| Numéro | Partie | lateralisation | LM1 | | | | | LM2 | | LM3 | | L range prémolaires | L range molaires | L sécantes | L broyeures |
|-------------------|--------|----------------|--------|-----------|----------|--------|----------|--------|--------|--------|--------|---------------------|------------------|------------|-------------|
| | | | DMD | DMD trigo | DMD talo | DVL | DVL talo | DMD | DVL | DMD | DVL | | | | |
| Rx 90 F4N c62 45a | Hmdbl | G | 21,7 | 15,9 | 5,8 | 9,3 | 8,5 | 9,2 | 6,9 | 4,7 | 4,4 | 44,9 | 36,0 | 59,4 | 19,4 |
| Rx 89 F3M c62 273 | Hmdbl | D | 26,0 | 18,6 | 7,4 | 10,5 | 9,6 | 10,9 | 7,8 | | | 47,0 | | 64,2 | |
| Rx 89 F2M c62 | Hmdbl | D | 25,1 | 17,7 | 7,4 | 10,1 | 8,9 | | | | | | | | |
| Rx 90 F2M c63 141 | Hmdbl | D | 26,4 | 18,7 | 7,7 | 10,4 | 9,6 | 10,2 | 7,5 | | | 46,3 | | 63,0 | |
| Rx 90 F2M c62 104 | Hmdbl | G | 26,0 | 18,8 | 7,2 | 11,1 | 9,4 | 9,1 | 7,3 | | | | | | |
| Rx 90 F4N c62 92 | Hmdbl | G | 26,1 | 18,9 | 7,2 | 10,2 | 9,4 | 11,6 | 8,4 | 5,6 | 5,5 | | 43,1 | | 23,9 |
| Rx90 F3N c62 114 | Hmdbl | D | 27,3 | 20,2 | 7,1 | 10,9 | 9,6 | 10,9 | 8,1 | 4,8 | 4,7 | 47,1 | 42,7 | 65,2 | 21,8 |
| Rx90 F5M c62 15 | Hmdbl | D | 26,9 | 19,1 | 7,8 | 10,3 | 8,9 | 11,5 | 8,5 | | | 50,0 | | 67,4 | |
| Rx90 F3N c62 139 | Hmdbl | G | 26,6 | 19,4 | 7,2 | 11,0 | 9,7 | 10,6 | 8,1 | | | | | | |
| Rx 89 F3M c62 118 | Hmdbl | G | 25,2 | 18,5 | 6,7 | 10,5 | 9,8 | 11,0 | 8,0 | | | | | | |
| Rx89 F3M c62 144 | Hmdbl | G | 25,8 | 19,2 | 6,6 | 11,1 | 9,7 | | | | | | | | |
| Rx89 F4M c62 378 | Hmdbl | G | 25,3 | 18,7 | 6,6 | 10,0 | 8,8 | 9,7 | 7,6 | | | | | | |
| Rx90 G1N c62 108 | Hmdbl | G | 23,1 | 16,6 | 6,5 | 9,5 | 8,5 | 10,2 | 7,3 | 5,4 | 4,7 | 45,1 | 38,5 | 61,1 | 21,2 |
| Rx90 G1O c62 181 | Hmdbl | D | 24,8 | 17,9 | 6,9 | 10,3 | 9,0 | | | | | | | | |
| Rx90 F3N c62 99 | Hmdbl | G | 27,0 | 19,7 | 7,3 | 11,0 | 9,8 | 10,3 | 8,2 | 5,4 | 5,3 | 52,1 | 41,8 | 69,8 | 21,5 |
| RX89 F4M c65 55 | Hmdbl | G | 24,1 | 17,4 | 6,7 | 9,7 | 9,0 | 10,0 | 7,2 | | | 49,3 | | 65,0 | |
| Rx90 F3M c63 436 | Hmdbl | G | 27,1 | 19,9 | 7,2 | 11,4 | 9,9 | | | | | | | | |
| Rx89 F4M c62 21 | Hmdbl | G | 26,8 | 19,7 | 7,1 | 10,3 | 9,5 | 11,3 | 8,0 | | | | | | |
| Rx88 F34M c6220 | Hmdbl | D | 25,8 | 19,4 | 6,4 | 11,0 | 9,3 | 10,9 | 8,4 | | | | | | |
| Rx89 G2M c62 32 | Hmdbl | G | 25,5 | 18,9 | 6,6 | 10,4 | 8,7 | 11,0 | 8,4 | | | | | | |
| Rx90 F4M c62 377 | Hmdbl | D | 25,2 | 18,2 | 7,0 | 9,9 | 9,2 | | | | | 51,1 | | 66,9 | |
| Rx90 G2M c62 83 | Hmdbl | D | 23,6 | 17,0 | 6,6 | 9,4 | 8,2 | 10,7 | 7,7 | | | | | | |
| Rx90 F2M c63 142 | Hmdbl | G | 26,2 | 18,8 | 7,4 | 11,0 | 9,9 | 10,6 | 7,6 | | | | | | |
| Rx90 G1M c62 132 | Hmdbl | G | 26,6 | 19,5 | 7,1 | 11,6 | 10,0 | 11,1 | 8,7 | | | | | | |
| Rx90 F5M c62 50 | Hmdbl | G | 25,7 | 18,5 | 7,2 | 10,1 | 9,3 | | | | | 44,8 | | 61,1 | |
| Rx88 E8N c61 51 | Hmdbl | G | 27,6 | 19,7 | 7,9 | 11,6 | 10,5 | 11,3 | 8,8 | 5,9 | 5,3 | 52,3 | 45,1 | 69,3 | 25,0 |
| Rx88 E15M c62 | Hmdbl | D | 27,1 | 19,6 | 7,5 | 10,4 | 9,1 | 11,6 | 8,3 | | | | | | |
| Rx89 F3N c62 02 | Hmdbl | D | 25,5 | 18,1 | 7,4 | 10,1 | 9,3 | 10,8 | 8,1 | | | | | | |
| Rx90 F3M c62 | Hmdbl | G | 23,0 | 16,9 | 6,1 | 9,3 | 8,8 | 9,7 | 7,2 | | | | | | |
| Rx90 G1M c62 233 | Hmdbl | D | 26,8 | 19,4 | 7,4 | 11,3 | 9,7 | 11,2 | 8,7 | 5,4 | 5,1 | 50,3 | | 67,0 | |
| Rx89 F4M c62 24 | Hmdbl | G | 23,9 | 17,0 | 6,9 | 9,5 | 8,4 | 9,7 | 7,2 | 5,5 | 4,5 | 47,3 | 38,3 | 62,5 | 21,1 |
| Rx90 F3M c62 402 | Hmdbl | D | 24,7 | 17,6 | 7,1 | 9,9 | 9,2 | 9,9 | 7,8 | | | | | | |
| Rx89 F3M c62 47 | Hmdbl | D | 25,4 | 18,0 | 7,4 | 10,2 | 9,6 | 10,2 | 8,0 | | | | | | |
| Rx90 F3N c62 104 | Hmdbl | G | 25,4 | 18,3 | 7,1 | 10,5 | 9,4 | | | | | | | | |
| Rx90 G2N c62 96 | Hmdbl | D | 26,9 | 19,0 | 7,9 | 10,6 | 9,3 | | | | | | | | |
| Rx89 G2M c62 14 | Hmdbl | D | 26,2 | 18,2 | 8,0 | 10,0 | 9,1 | | | | | | | | |
| Rx89 F2L c62 60 | Hmdbl | G | 25,1 | 18,1 | 7,0 | 10,1 | 8,7 | | | | | | | | |
| Rx90 F2M c62 108 | Hmdbl | D | 26,8 | 18,7 | 8,1 | 11,3 | 9,2 | 9,2 | 7,3 | | | | | | |
| Rx90 F4N c62 107 | Hmdbl | D | 22,2 | 15,4 | 6,8 | 9,0 | 8,7 | | | | | | | | |
| Rx90 G2O c62 173 | Hmdbl | G | 24,8 | 17,6 | 7,2 | 10,0 | 9,7 | | | | | | | | |
| Rx90 F3M c62 280 | Hmdbl | D | 25,0 | 18,3 | 6,7 | 9,7 | | 11,3 | 7,8 | 5,6 | 5,1 | | 41,0 | | 22,7 |
| Rx90 G1M c62 261 | Hmdbl | D | 25,1 | 17,8 | 7,3 | 9,9 | 9,5 | | | | | | | | |
| Rx90 G2N c62 91 | Hmdbl | G | 25,9 | 18,5 | 7,4 | 9,9 | 9,0 | | | | | | | | |
| Rx89 F3M c62 14 | Hmdbl | G | 26,8 | 19,3 | 7,5 | 11,2 | 9,4 | 11,4 | 8,5 | | | | | | |
| Rx88 F21M c6220 | Hmdbl | G | 22,1 | 15,9 | 6,2 | 9,1 | 8,4 | 9,8 | 7,5 | | | | | | |
| Rx89 F2M c62 65 | Hmdbl | D | 24,4 | 17,8 | 6,6 | 9,7 | 8,5 | | | | | | | | |
| Rx89 G2N c62 43 | Hmdbl | D | 27,3 | 19,7 | 7,6 | 11,3 | 9,5 | | | | | | | | |
| Rx88 F1M c622 | Hmdbl | G | 27,3 | | | | | | | | | | | | |
| Rx89 F22M c6220 | Hmdbl | D | | | | | 9,1 | 10,3 | 7,8 | | | | | | |
| Rx88 E15M c62 | Hmdbl | D | | 18,6 | | 10,2 | | | | | | | | | |
| Rx90 F2M c62 120 | Hmdbl | D | 25,7 | 18,1 | 7,6 | 10,5 | 9,4 | 11,8 | 7,9 | | | | | | |
| Rx88 F15M c62 | Hmdbl | G | 25,5 | 19,0 | 6,5 | 11,1 | 9,8 | | | | | | | | |
| Rx88 F1M c622 | Hmdbl | G | 24,2 | 17,4 | 6,8 | 9,8 | 8,9 | 10,1 | 7,0 | | | | | | |
| Rx 89 F4M c62 1 | Hmdbl | D | 25,4 | 18,7 | 6,7 | 10,3 | 8,7 | 10,3 | 8,1 | 5,5 | 4,9 | | 40,8 | | 21,9 |
| Rx90 G1N c62 79 | Hmdbl | D | | | | | 8,6 | 10,6 | 7,3 | | | 46,9 | | | |
| Rx88 E15M c62 | Hmdbl | G | 27,1 | 18,7 | 8,4 | 11,0 | 10,2 | | | | | | | | |
| Rx89 G2N c62 11 | Hmdbl | G | 26,7 | 19,3 | 7,4 | 10,6 | 9,1 | | | | | | | | |
| Rx89 G2N c62 | Hmdbl | G | 26,5 | 18,4 | 8,1 | 10,6 | 9,9 | | | | | | | | |
| Rx89 F3M c62 183 | Hmdbl | D | 26,2 | 18,1 | 8,1 | 11,2 | 10,1 | | | | | | | | |
| moyenne | | | 25,51 | 18,27 | 7,12 | 10,33 | 9,25 | 10,47 | 7,87 | 5,23 | 4,83 | 48,07 | 40,31 | 64,39 | 21,64 |
| écart type | | | 1,5191 | 1,1100 | 0,9820 | 0,6612 | 0,5410 | 0,8569 | 0,5576 | 0,4795 | 0,4214 | 2,3230 | 2,7038 | 3,1444 | 1,5781 |

Tableau 113 : Mesures en mm des hémi-mandibules et molaires des *Canis* de la séquence 6 (couche 60 exclue) des Rameaux

| Numéro | Partie | DT face arti caudale | L cra-cau arc dorsal | DT face arti crâniale | L cra-cau max | DT tête | DAP tête | DT mini corps |
|-------------------------|--------|----------------------|----------------------|-----------------------|---------------|---------|----------|---------------|
| Rx90 F2M c62 92 | atlas | 35,7 | 17,5 | 43,1 | 45,5 | | | |
| Rx89 G2N c62 1 | atlas | 36,1 | 15,3 | 47,6 | | | | |
| Rx88 F2.1M c6220 | atlas | 32,0 | | 41,4 | 40,0 | | | |
| Rx90 G1N c62 161 | atlas | 32,2 | | | | | | |
| Rx90 F4N c62 183 | atlas | 34,4 | | 44,9 | | | | |
| Rx90 F5M c62 1 | axis | | | | | 32,4 | 18,4 | 22,0 |
| Rx90 G2N c62 87 | axis | | | | | 30,1 | 14,1 | 21,1 |
| Rx90 F2M c62 | axis | | | | | 33,1 | 16,9 | |
| Rx90 F4M c62 374 | axis | | | | | 33,4 | 16,2 | |
| Rx90 F2M c63 144 | axis | | | | | 30,7 | 14,2 | 22,7 |

Tableau 114 : Igue des Rameaux : Mesures en mm des atlas et axis de *Canis* de l'ensemble 6 (c 60 exclue)

| Numéro | latéralisation | L max | L depuis la tête | DT prox max | DAP prox | DT mini diaphyse | DT milieu dia | DAP milieu dia | Circonf mini diaphyse | DT distal max | DT max trochlée | DAP mini trochlée | DAP trochlée med | DAP trochlée lat | H trochlée | DT fosse ole |
|-------------------------------|----------------|---------|------------------|-------------|----------|------------------|---------------|----------------|-----------------------|---------------|-----------------|-------------------|------------------|------------------|------------|--------------|
| Rx89 G3N c62-20 | G | 176,1 | 174,6 | 32,4 | 43,5 | 14,8 | 15,3 | 16,4 | 47,3 | 36,6 | 25,6 | 14,4 | 30,2 | 22,6 | 20,7 | 11,8 |
| Rx91 F4 c62 (287) | G | | | 34,6 | 47,2 | 13,5 | 13,9 | 15,8 | 46,7 | | | | | | | |
| Rx90 F3N c63-45 | G | | | | | | | | 49,4 | 38,3 | 27,1 | 16,7 | 30,8 | 23,7 | 19,8 | 12,3 |
| Rx90 F4M c62-147 | G | | | | | 14,0 | 14,0 | 17,8 | 46,4 | 35,3 | 24,7 | 14,6 | 27,8 | 22,5 | 18,0 | 11,2 |
| Rx90 F2M c63-153 | G | | | | | 12,9 | 12,9 | 16,5 | 44,7 | 32,3 | 22,9 | 14,3 | 26,9 | 21,6 | 17,8 | 10,9 |
| Rx90 F4N c62-217 | G | | | | | 13,8 | | | 44,6 | | | | | | | |
| Rx90 F3N c62-141 | G | | | | | 13,5 | 13,5 | 18,4 | 46,0 | | | | | | | |
| Rx90 F4N c62-49 | G | 153,2 | 149,9 | | | 11,9 | 11,9 | 14,6 | 41,5 | | 22,2 | 12,9 | 24,5 | 19,5 | 17,0 | |
| Rx90 F5M c62-57 | D | | | | | 12,4 | 12,9 | 17,4 | 44,5 | 34,2 | 23,9 | 13,1 | 26,2 | 21,7 | 18,3 | 10,3 |
| Rx90 F3M c63-450 | D | | 177,3 | | | 13,1 | 13,4 | 16,8 | 44,8 | 35,1 | 24,0 | 14,3 | 27,8 | 22,3 | 20,2 | 11,0 |
| Rx89 F2N c62 (326/327) | D | | | 36,7 | | 13,9 | 14,0 | 18,9 | 47,7 | | 26,7 | 16,1 | | 24,1 | 21,0 | 13,4 |
| Rx90 G1N c62-68 | D | | | 32,6 | 44,5 | 13,6 | 14,0 | 18,7 | | | | | | | | |
| Rx89 F3M c62-105 | D | | | | | | | | 40,2 | | 21,9 | 13,2 | 25,8 | 20,6 | 18,4 | 8,5 |
| Rx90 F4N c62-123 | D | 181,8 | 178,7 | | | 14,3 | 14,3 | 20,3 | 49,0 | 37,2 | 25,7 | 15,3 | 29,7 | 23,8 | 20,7 | 11,2 |
| Rx89 F3M c62-165 | D | 181,2 | 176,6 | 34,6 | 47,2 | 13,7 | 13,9 | 17,3 | 46,1 | 36,9 | 25,4 | 15,7 | 29,0 | 23,7 | 19,9 | 12,8 |
| Rx89 G3N c62-10 | D | | | | 42,6 | 14,0 | | | 45,6 | | | | | | | |
| Rx89 F2M-c62-68 | G | | | | | 14,6 | 14,6 | 19,4 | 49,1 | 39,8 | 25,9 | 15,2 | 32,5 | 24,5 | 18,9 | 11,5 |
| Rx90 F2-c62 (291) | G | 187,7 | 182,3 | | 48,5 | 14,5 | 14,5 | 17,2 | 47,5 | 37,2 | 27,2 | 16,3 | | 24,0 | 19,9 | 14,0 |
| Rx88 E15M-c622 (334) | D | | | | | 11,4 | 11,4 | 16,0 | 39,9 | 31,7 | 22,5 | 13,0 | 25,7 | 20,7 | 16,8 | 10,2 |
| Moyenne | | 176,00 | 173,23 | 34,18 | 45,58 | 13,52 | 13,63 | 17,43 | 45,61 | 35,87 | 24,69 | 14,65 | 28,08 | 22,52 | 19,10 | 11,47 |
| Ecart type | | 13,3923 | 11,7156 | 1,7584 | 2,3727 | 0,9364 | 1,0210 | 1,5136 | 2,8027 | 2,4561 | 1,8197 | 1,2847 | 2,4057 | 1,5373 | 1,4000 | 1,4488 |

Tableau 115 : Igue des Rameaux : Mesures des humérus de la séquence 6 (couche 60 exclue) en mm.

| Numéro | latéralisation | L max | L physio | DAP prox max | DT prox max | DAP dital max | DT distal max | DT facette arti distale | DT milieu dia | DAP milieu dia | DT mini diaphyse | Circonf mini diaphyse |
|--------------------------------------|----------------|--------|----------|--------------|-------------|---------------|---------------|-------------------------|---------------|----------------|------------------|-----------------------|
| Rx90 G1N c62 164 | G | | | 13,4 | 20,5 | | | | | | | |
| Rx89 F3M c62 53 | G | 175,0 | 169,5 | 14,1 | 21,4 | 15,1 | 28,0 | 22,3 | 15,5 | 9,9 | 15,2 | 39,9 |
| Rx89 G2M c62 16 | D | 174,6 | | 13,8 | 21,6 | 15,1 | 28,3 | 21,7 | 15,2 | 9,8 | 15,2 | 39,8 |
| Rx89 F3M c62 60 | G | 154,2 | 149,6 | | | 12,5 | 23,5 | 18,0 | 12,8 | 8,1 | 12,7 | 34,0 |
| Rx90 F4M c62 155 | G | | | | | 14,0 | 26,1 | 19,3 | | | | |
| Rx90 F3 c62 (234) | G | | | | | | | | 15,8 | 9,3 | 14,7 | |
| Rx88 F33M c6220-622 (239-240) | G | 155,4 | 153,5 | 12,2 | 18,7 | 12,8 | 25,3 | 19,3 | 13,1 | 8,2 | 12,4 | 34,4 |
| Rx89 F3N c62 68 | G | | | | 19,1 | | | | 15,6 | 10,3 | 14,0 | |
| Rx90 F3M c62 327-413 | G | | | | 20,9 | 14,6 | | 20,0 | 14,8 | 8,8 | 14,0 | |
| Rx88 F34M c6220 (247) | G | | | 15,2 | 21,4 | | | | 15,3 | 9,7 | | |
| Rx90 F2M c63 141 | G | 168,3 | 162,6 | 12,9 | 18,5 | 13,9 | 26,9 | 20,2 | 14,6 | 9,6 | 13,9 | 38,7 |
| Rx90 F1M c63 (249) | D | 168,8 | 161,8 | 12,7 | 18,2 | 13,4 | 26,6 | 19,0 | 14,0 | 10,0 | 13,7 | 38,9 |
| Rx90 F4M c62 129 | G | | | | | | | | 14,9 | 9,1 | | |
| Rx90 F3N c63 163 | G | | | 13,6 | 20,7 | | | | 15,5 | 11,2 | | |
| Rx88 F33M c6220 (253) | G | 161,1 | 155,9 | 13,4 | 19,8 | 14,3 | 26,8 | 20,2 | 13,8 | 9,5 | 13,5 | 36,9 |
| Rx90 F3M c62 423 | D | | | | | | | | 13,8 | 7,9 | | |
| Rx89 F3M c62 112 | D | | | | | | | | 14,3 | 10,0 | | |
| Rx90 F3M c62 286 | D | | | | | | | | 13,7 | 8,3 | | |
| Rx90 G1M c62 277 | D | | | 12,2 | 19,4 | | | | 13,8 | 7,9 | 12,4 | 34,8 |
| Rx90 F5M c62 16 | D | | | | | | | | 12,7 | 8,1 | 12,1 | 33,4 |
| Rx90 F2M c62 116 | D | | | 12,7 | 19,6 | | | | | | | |
| moyenne | | 165,34 | 158,82 | 13,29 | 19,98 | 13,97 | 26,44 | 20,00 | 14,40 | 9,21 | 13,65 | 36,76 |
| écart type | | 8,5701 | 7,1982 | 0,8893 | 1,1753 | 0,9301 | 1,5268 | 1,3342 | 0,9882 | 0,9588 | 1,0732 | 2,6406 |

Tableau 116 : Igue des Rameaux. Mesures en mm des radius de l'ensemble 6 (couche 60 exclue).

| Numéro | latéralisation | L max | H max S arti | DT max S articulaire | DAP mini olécrâne | DT S médiale | DT S latérale | DAP olécrâne | DT proc anco | DAP processus anconeus |
|-------------------------------------|----------------|--------|--------------|----------------------|-------------------|--------------|---------------|--------------|--------------|------------------------|
| Rx90 F4N c62 30-G1N c62 | D | | 24,4 | | 22,1 | 7,0 | | 25,7 | 12,8 | |
| Rx90 F3N c62 117 | D | | 23,9 | | 22,7 | 7,1 | | 28,1 | 13,6 | 22,3 |
| Rx90 F3M c62 353 | G | | 24,0 | 17,4 | 22,4 | 7,0 | 10,2 | 28,0 | 13,2 | |
| Rx90 F1M c63 37 | D | | 24,6 | | 22,7 | 7,2 | | 28,9 | 13,8 | 22,5 |
| Rx89 F2M c62 47 | G | | 24,8 | 18,6 | 22,7 | 7,8 | 11,1 | 28,8 | | 22,8 |
| Rx89 F3M c62 65 | G | | 21,0 | 16,4 | 20,5 | 7,1 | 9,8 | 26,1 | | |
| Rx89 F3N c62 05 | D | | 23,4 | | | 8,0 | | | | |
| Rx90 G1M c62 284 | D | | 22,5 | 17,8 | 23,6 | 7,8 | 10,9 | 29,3 | 13,5 | 22,9 |
| Rx90 F2M c63 155-F3M c62 | D | | 23,8 | | 21,6 | 8,0 | | 26,2 | 12,7 | 21,6 |
| Rx90 F2M c63 176 | G | | 23,8 | 15,6 | 22,1 | 8,2 | | 27,0 | 12,2 | 22,0 |
| Rx89 G2N c62 (166) | D | 185,6 | 21,5 | 15,9 | 20,5 | 6,2 | 9,9 | 25,8 | 11,6 | 21,9 |
| Rx90 F3M/F4M c62 358 | G | | 24,2 | 18,1 | | 8,8 | 10,6 | 26,9 | | |
| Rx89 F3M c62 107 | G | | 21,7 | 16,8 | 20,8 | 7,5 | 9,8 | 24,5 | 12,3 | 22,2 |
| Rx89 F3N c62 67 | G | | 22,9 | | 21,4 | 8,6 | | | | |
| Rx89 G1N c62 44 | G | | 24,0 | 17,1 | 22,9 | 7,6 | 10,3 | 27,8 | 13,8 | 22,0 |
| Rx88 F34M c6220 (205) | G | | 22,1 | 15,9 | | 7,4 | 9,2 | | 11,5 | |
| Rx90 F3N c63 163 | G | | 23,7 | | 24,0 | 7,5 | | 28,2 | | |
| Rx90 F45M c62 207-4 | G | | 24,3 | | | | | | 14,0 | 21,2 |
| Rx90 F1M/F2 c62/63 (210-211) | G | | 21,4 | | | | | | | |
| Rx90 F1N c63 42-40 | G | | 25,5 | 18,3 | | 8,5 | 11,4 | | | |
| moyenne | | 185,60 | 23,38 | 17,08 | 22,14 | 7,63 | 10,32 | 27,24 | 12,92 | 22,14 |
| écart type | | | 1,2698 | 1,0477 | 1,0811 | 0,6596 | 0,6812 | 1,4275 | 0,8695 | 0,5211 |

Tableau 117 : Igue des Rameaux. Mesures en mm des ulna de l'ensemble 6 (couche 60 exclue).

| Numéro | Partie | latéralisation | Longueur | DT distal max | DAP distal | DAP milieu | DT au milieu |
|--------------------------|--------|----------------|----------|---------------|------------|------------|--------------|
| F5M c60 | Mtc1 | G | 22,8 | 6,4 | 5,9 | | |
| Rx90 F3M c62 409 | Mtc1 | G | 23,6 | 6,2 | 6,1 | | |
| Rx89 G2M c60 | Mtc1 | G | 28,0 | 6,8 | 6,5 | | |
| Rx90 B6M c50 | Mtc1 | G | 24,7 | 6,6 | 6,0 | | |
| Rx91 F4 | Mtc1 | D | 23,4 | 6,2 | 6,0 | | |
| Rx90 F3M c62 301 | Mtc1 | D | 23,7 | | | | |
| Rx89 G1M c60 | Mtc1 | D | 25,2 | 6,3 | 5,9 | | |
| Rx89 G2M c60 | Mtc1 | D | 28,3 | 7,3 | 7,1 | | |
| Rx89 F3M c62 266 | Mtc2 | G | 67,5 | 11,7 | 9,6 | 7,3 | 7,9 |
| Rx91 F4 | Mtc2 | G | 66,4 | 10,7 | 9,0 | 6,8 | 7,5 |
| Rx91 F4 | Mtc2 | G | 66,9 | 10,4 | 9,3 | 6,8 | 7,2 |
| F4N c60 | Mtc2 | D | 62,9 | 9,8 | 9,0 | 6,5 | 6,8 |
| Rx89 G1M c60 | Mtc2 | D | 70,1 | 9,8 | 8,3 | 7,1 | 6,9 |
| Rx91 F4 | Mtc2 | D | 65,1 | 10,0 | 9,1 | 7,0 | 6,8 |
| Rx88 F2.1M c6220 | Mtc2 | D | 60,8 | 10,6 | | 6,4 | 7,1 |
| Rx89 F3M c60 | Mtc2 | D | 59,6 | 9,9 | 8,6 | 6,7 | 7,0 |
| Rx89 F3M c62 111 | Mtc3 | D | 77,7 | 10,6 | 11,6 | 5,8 | 8,4 |
| Rx89 F2M c62 | Mtc3 | D | 69,6 | 10,3 | 11,6 | 6,0 | 7,0 |
| Rx90 F4M c6 | Mtc3 | G | 69,5 | 10,0 | 9,9 | 5,8 | 6,7 |
| Rx91 F3 | Mtc3 | G | 74,9 | 9,5 | 10,4 | 5,5 | 7,0 |
| Rx90 F3M c62 290 | Mtc3 | G | 75,2 | 9,9 | 10,0 | 5,9 | 7,7 |
| Rx90 E14 c60 | Mtc3 | G | 74,3 | 10,1 | 10,8 | 5,7 | 7,7 |
| Rx90 F2M c63 | Mtc3 | G | 71,8 | 9,1 | 10,5 | 5,5 | 7,1 |
| Rx90 F4M c62 | Mtc3 | G | 67,9 | 9,0 | 10,0 | 6,1 | 7,5 |
| Rx90 F4M d | Mtc2 | G | 64,8 | 10,4 | 9,5 | 6,4 | 7,0 |
| Rx88 E10M c60 | Mtc3 | D | 69,2 | 9,4 | 9,6 | 5,2 | 7,3 |
| Rx89 F4M c62 36 | Mtc4 | G | 71,2 | 9,2 | 10,5 | 6,1 | 7,3 |
| Rx90 F1 c60 | Mtc4 | G | 69,4 | 8,5 | 10,1 | 5,6 | 6,8 |
| Rx89 G2M c60 | Mtc4 | D | 84,7 | 10,4 | 11,6 | 6,8 | 7,5 |
| Rx91 F5 | Mtc4 | D | 72,8 | 10,0 | 9,7 | 6,3 | 7,3 |
| Rx89 F3M c62 214 | Mtc4 | D | 78,1 | 9,9 | 10,6 | 6,8 | 7,7 |
| Rx90 G1N c62 | Mtc4 | D | 70,6 | 8,9 | | 5,7 | 6,7 |
| Rx88 F1.4M c622 | Mtc4 | D | 75,4 | 9,9 | 10,6 | 6,4 | 7,2 |
| Rx89 G1M c60 | Mtc4 | D | 78,9 | 9,4 | 10,1 | 6,1 | 6,6 |
| Rx88 E15M c622 | Mtc5 | D | 60,8 | 11,9 | 10,0 | 6,1 | 9,0 |
| Rx88 F3.3M c6220 | Mtc5 | D | 65,5 | 12,4 | 11,3 | 7,0 | 9,2 |
| Rx90 F1N c63 42 | Mtc5 | D | 66,6 | 11,8 | 10,3 | 6,6 | 9,2 |
| G2N c60 | Mtc5 | D | 72,8 | 12,1 | 11,6 | 6,9 | 9,9 |
| Rx88 F3.3M c6220 | Mtc5 | D | 59,0 | 10,2 | 9,8 | 5,7 | 8,3 |
| Rx 90 F3M c62 422 | Mtc5 | G | 58,5 | 10,6 | 9,5 | 5,8 | 9,3 |
| Rx89 G1M c60 | Mtc5 | G | 67,3 | 10,6 | 9,5 | 6,2 | 8,6 |
| Rx90 F1 | Mtc5 | G | 63,7 | 11,5 | 10,6 | 6,5 | 9,3 |

Tableau 118 : Mesures en mm des métacarpiens de *Canis* de l'Igue des Rameaux

| Numéro | latéralisation | L phy max | DT prox max | DAP max de la tête | DT mini diaphyse | DAP condyle ext | DT distal max | DAP condyle int | Circonférence mini diaphyse |
|-----------------------|----------------|-----------|-------------|--------------------|------------------|-----------------|---------------|-----------------|-----------------------------|
| Rx89-G4N-c62-16 | G | | | 21,3 | | | | | |
| Rx90-F4M-c62 | G | | 43,4 | 21,2 | | | | | |
| Rx89-F4N-c62-06 | G | 190,9 | 39,5 | 21,0 | 13,4 | | | | 43,4 |
| Rx90-F3M-c62-417 | G | | | | | 36,6 | | | |
| Rx90-F2M-c63-143 | G | | | | | 37,2 | | | 34,9 |
| Rx90-F4M-c62-194 | G | | | | | 37,2 | 35,6 | 38,5 | |
| Rx90-FIN-c62 | G | | 39,6 | 18,3 | 12,5 | | | | 40,0 |
| Rx90-G1N-c62-112 | G | 173,5 | 39,1 | 19,1 | 12,0 | 34,9 | | | 39,0 |
| Rx90-G1N-c62-80 | D | 173,1 | 39,1 | 19,1 | 12,0 | 34,9 | | | 39,0 |
| Rx90-F4N-c62-67 | D | | | 20,9 | 14,6 | | | | 47,1 |
| Rx91-F3 | D | | | | 13,5 | | | | 45,1 |
| Rx90-G1Nc62-69/F4M-47 | D | | 39,3 | | | 33,0 | 30,3 | 33,5 | |
| F2M-c62 | D | | | | | | 34,3 | | |
| Rx90-G2O-c62-176 | D | 185,6 | | 20,1 | 13,1 | 37,4 | 32,0 | 38,6 | 42,9 |
| Rx90-F3M-c63-432 | D | 201,6 | 47,0 | 23,0 | 15,3 | 41,1 | 36,5 | 42,9 | 48,5 |
| Rx90-F3M-c62-274 | D | | 43,7 | 21,2 | 13,7 | | | | 44,4 |
| Rx90-F3M-c63-434 | G | 201,2 | | 22,4 | 14,7 | | 36,8 | 41,2 | 47,7 |
| Rx90-G2O-c62-178 | G | 187,2 | | 19,5 | 13,2 | 35,1 | | 35,6 | 42,8 |
| Rx 88-F2M-c621 | G | | 42,0 | 19,4 | | | | | |
| Rx88-F34M-c6220 | G | | | 17,9 | | | | | |
| Rx88-F2M-c621 | G | | | | | | 33,8 | | |
| Rx90-F3N-c63 | G | | | | | | 34,6 | | |
| Rx89-F3N-c62-78 | G | | | | 14,4 | | | | 49,7 |
| Rx90-F4M-c62-189 | G | | | | 14,0 | | | | 48,8 |
| Rx90-F3M-c63-451 | D | 193,5 | | 20,9 | 15,1 | 35,8 | 33,9 | 35,8 | 46,8 |
| Rx89-F3N-c62-63 | D | | | | 14,2 | | | | 46,3 |
| Rx89-F3M-c62-264 | D | | | | 14,2 | | | | |
| Rx88-F1M-c622 | D | | | | 14,4 | | | | 47,0 |
| moyenne | | 188,33 | 41,41 | 20,35 | 13,78 | 36,32 | 34,20 | 38,01 | 44,32 |
| écart type | | 10,9262 | 2,8029 | 1,4545 | 0,9920 | 2,1719 | 2,0761 | 3,3093 | 4,1283 |

Tableau 119 : Igue des Rameaux : Mesures en mm des fémurs de *Canis* de l'ensemble 6 (c60 exclue).

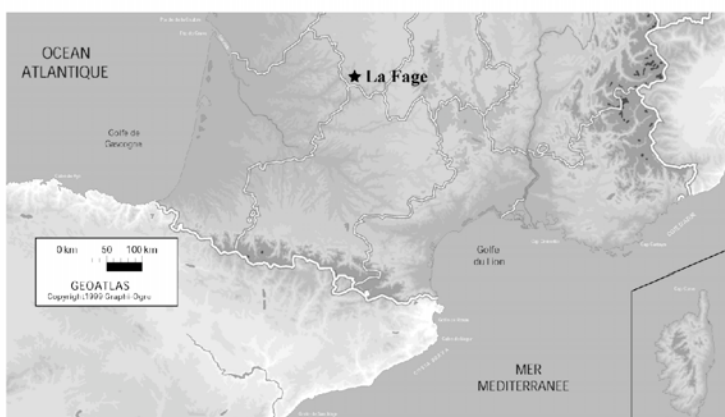
| Numéro | latéralisation | L max | DT prox max | DAP prox | DT mini diaphyse | DT distal max | DAP distal max | DT milieu | DAP milieu |
|------------------------|----------------|---------|-------------|----------|------------------|---------------|----------------|-----------|------------|
| Rx90 G1N c62 80 | G | 173,3 | | 35,2 | 12,2 | 23,0 | 16,1 | 12,5 | 13,3 |
| Rx88 F3.3M c6220 (436) | G | 185,3 | 32,9 | 37,6 | 13,1 | 23,9 | 18,3 | 13,0 | 13,8 |
| Rx90 F3N c63 143 | G | 195,0 | 39,5 | 42,7 | 13,6 | 25,2 | 19,0 | 13,6 | 15,1 |
| Rx89 G2M c62 5 | G | 190,0 | 37,2 | 39,4 | 12,2 | 24,6 | 17,9 | 13,1 | 14,1 |
| Rx90 F4N c62 211 | G | 200,6 | | | | 26,1 | 19,6 | 15,2 | 15,7 |
| Rx89 F4N c62 05 | G | | | | | | | 14,0 | 14,4 |
| Rx90 F2M c63 168 | G | | | | 13,5 | | 18,0 | 14,7 | 14,4 |
| Rx91 F4 c62 (442) | G | | | | | | 19,4 | 14,6 | 14,5 |
| Rx90 G2M c62 128 | G | | | | | 25,9 | 19,6 | | |
| Rx90 F4M c62 (448) | G | | | | | 26,9 | 19,6 | | |
| Rx90 F2 c62 (472) | D | 207,8 | 40,6 | 44,3 | 14,7 | 27,4 | 18,3 | 15,4 | 14,8 |
| Rx90 F4M c62 172-178 | D | 170,0 | | | 12,8 | | 16,4 | 13,0 | 13,6 |
| Rx90 G2O c62 177 | D | 190,5 | 36,2 | 39,8 | 12,4 | 23,7 | 17,5 | 12,6 | 14,1 |
| Rx88 F34M c6220 (478) | D | | | | | 24,5 | 18,4 | 13,9 | 14,9 |
| Rx90 F3M c62 419 | D | | 40,2 | 42,8 | 13,6 | | | 13,4 | 15,9 |
| Rx89 F3M c62 22 | D | 174,0 | 36,0 | | 14,2 | 25,3 | 18,3 | 14,5 | 14,0 |
| Rx89 G3M/N c62 11 | D | | | | 15,3 | 27,0 | 19,3 | 16,5 | |
| Rx89 F4N c62 11 | D | 189,0 | | | 13,9 | 23,2 | 17,9 | 14,0 | 14,6 |
| Rx89 F3M c62 207 | D | | | | | 27,1 | 19,8 | | |
| Rx90 F3N c63 (494) | D | | | | | | 17,9 | | |
| moyenne | | 187,55 | 37,51 | 40,26 | 13,46 | 25,27 | 18,41 | 14,00 | 14,48 |
| écart type | | 12,2584 | 2,7715 | 3,2238 | 0,9802 | 1,5051 | 1,0707 | 1,1045 | 0,7243 |

Tableau 120 : Igue des Rameaux : Mesures en mm des tibias de la séquence 6 (c60 exclue).

| Numéro | Partie | latéralisation | Longueur | DT distal max | DAP distal | DT prox | DAP prox | DAP milieu | DT au milieu |
|------------------------------------|--------|----------------|----------|------------------|---------------|---------|----------|---------------|-----------------|
| Rx88 F2.1M c6220 | Mtt2 | G | 73,4 | 10,4 | 9,8 | | | 7,8 | 7,3 |
| Rx90 G2M c62 | Mtt2 | G | 66,5 | 9,4 | 8,6 | | | 6,1 | 6,2 |
| Rx89 F3N c62 77 | Mtt3 | D | 82,4 | 10,5 | 10,9 | | | 7,3 | 9,0 |
| Rx90 G1M c62 144 | Mtt3 | D | 76,8 | 9,5 | 9,4 | | | 6,1 | 7,1 |
| Rx89 F3N c62 51 | Mtt4 | D | 77,2 | 9,2 | 10,3 | | | 7,1 | 7,6 |
| Rx89 F3N c62-F3M c62 85 | Mtt4 | G | 74,7 | 8,4 | 9,6 | | | 5,9 | 6,8 |
| Rx89 F3M c62 85 | Mtt4 | G | 83,7 | 10,1 | 10,7 | | | 6,5 | 8,2 |
| Rx88 F2.1M c6220 | Mtt4 | G | 81,9 | 9,8 | 11,4 | | | 5,7 | 6,8 |
| Rx88 F2.1M c6220 | Mtt5 | D | 70,6 | 10,1 | 10,0 | | | 6,9 | 6,2 |
| Rx89 G1M c62 | Mtt5 | D | 72,4 | 9,2 | 8,0 | | | 6,1 | 5,5 |
| Rx89 F1N c62 | Mtt5 | D | 74,6 | 9,2 | 9,1 | | | | |
| Rx90 G1N c63 | Mtt5 | G | 70,7 | 10,1 | 10,1 | | | 6,9 | 6,3 |

Tableau 121 : Igue des Rameaux : Mesures en mm des métatarsiens de l'ensemble 6 (c60 exclue).

Chapitre 3



Aven 1 de La Fage

I. Présentation du gisement

L'aven I des Abîmes de la Fage est situé à 250 m d'altitude sur la commune de Noailles, en Corrèze. D'un point de vue géomorphologique, il fait partie de ces nombreux avens creusés dans les Causses du Quercy. Le Causse de Martel, situé au nord de cette région, est caractérisé par la présence de nombreuses grandes dolines (Jarry 2007) renfermant plusieurs avens ou grottes dont les vestiges témoignent de l'occupation (animale et humaine) des plateaux au cours du Pléistocène. L'aven a été fouillé entre 1964 et 1970 par une équipe du Centre des Sciences de la Terre de l'Université Claude Bernard, Lyon I et a fait l'objet de plusieurs publications dans les années 1970. Cinq niveaux ont été identifiés dans les 100 m² de sédiments fouillés (Guérin 1999).

A. Éléments de stratigraphie

Au sein du remplissage de l'aven, fouillé sur 14,5 m d'épaisseur, 5 niveaux ont été identifiés. Trois d'entre eux (niveaux 2/3, 4 et 5) sont fossilifères. La majeure partie de la faune provient du niveau 5 (Guérin 1999, Mourer-Chauviré *et al.* 2003).

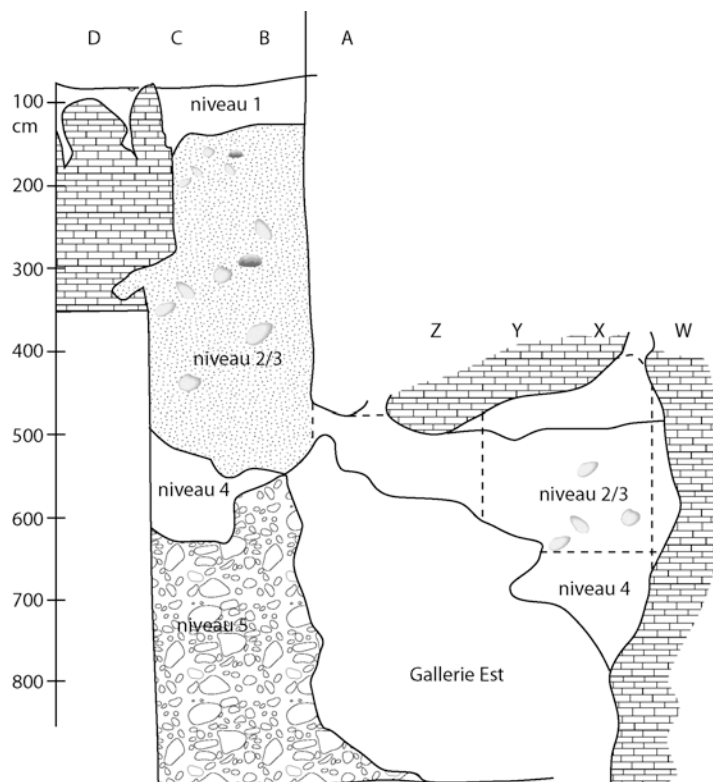


Figure 152 : Coupe stratigraphique de l'Aven I des Abîmes de La Fage. Modifié d'après Mourer-Chauviré *et al.* 2003

B. Corpus faunique

Les trois niveaux fossilifères identifiés renferment une faune du Pléistocène moyen d'une incroyable diversité. Pas moins de 104 espèces d'oiseaux ont été identifiées et on fait l'objet d'une étude approfondie par Cécile Mourer-Chauviré (Mourer-Chauviré *et al.* 2003). Diverses espèces de Gastropodes (26 espèces), Amphibiens (12 espèces), Reptiles, Rongeurs (9000 restes : 70,5% des

restes déterminés), Insectivores (16,5%), Chiroptères (0,8% : *Rhinilophidae*, *Vespertilionidae*), Lagomorphes (2,2%), *Canidae* (1,1%), *Ursidae* (0,1%), *Mustelidae* (1,8%), *Felidae* (0,1%), *Rhinocerotidae* (0,5%), *Equidae* (0,5%), *Elephantidae* (0,9%), *Suidae* (0,1%), *Cervidae* (4%) et *Bovidae* (0,5%) ont également été identifiées. Au total, près de 13 000 restes de mammifères ont été analysés (Guérin 1999).

C. *Éléments de datation et taphonomie des ensembles*

Les données fournies par la biostratigraphie indiquent une mise en place des dépôts au cours du « Riss II », soit au milieu de la biozone 24 (Guérin 1999) ou plus généralement, au cours du Saalien (entre 300 Ka et 128 Ka BP). Néanmoins l'identification d'espèces telles que *Allocricetus bursae* ou *Pliomys lenki*, présentes jusqu'à la fin du Pléistocène ainsi que des incertitudes sur certaines déterminations, rend l'âge du gisement imprécis. Une ré-évaluation de l'âge des dépôts a été rendue possible par la datation de spéléothèmes du plancher stalagmitique supérieur. Ce plancher est localisé dans la galerie Est de l'aven, au dessus du niveau 2/3. Les datations U/Th (Mourer-Chauviré *et al.* 2003) permettent aujourd'hui de proposer une mise en place des niveaux fossilifères au cours du stade isotopique 8 (entre 242 et 301 Ka BP).

La discussion d'ordre taphonomique reste pour ce gisement sous forme d'introduction. Aucune étude globale concernant l'intégrité des niveaux n'a pour le moment été entreprise. Comme pour les autres sites de notre analyse, nous avons, sur l'ensemble des restes de *Canis*, procédé à des remontages systématiques. Ces derniers se sont avérés peu nombreux et peu informatifs. Un seul raccord a pu être réalisé sur deux fragments d'une héli-mandibule gauche provenant du même niveau et du même carré de fouille. Aucune information ne nous permet par conséquent de discuter de la mise en place des dépôts. L'association d'espèces au sein de l'aven apparaissant cohérente, nous avons pour ce gisement, considéré l'ensemble des restes de *Canis* comme relatif à une même population.

II. Les restes de *Canis*

A. *Représentation anatomique*

Les Canidés font partie des trois espèces dominantes avec le cerf et le Mammouth. L'analyse des 135 restes attribués au genre *Canis* (Martin 1975) met en évidence la proximité de taille, entre les Canidés de La Fage et la sous espèce *Canis lupus lunellensis*. Ces restes se rapportent à l'ensemble du squelette et appartiennent vraisemblablement à 5 individus (Martin 1975).

Un nouveau tri du matériel⁴⁰ nous a permis d'isoler de nouvelles pièces attribuables à *Canis*, ramenant le nombre total de restes à 202 (Tableau 122). Ces nouvelles « découvertes », nous ont permis d'augmenter le nombre minimum d'individus dénombrés dans l'assemblage. Sept individus peuvent désormais être décomptés à partir des quatrièmes prémolaires inférieures gauches. Ces

⁴⁰ L'ensemble du matériel faunique provenant de l'Aven I de La Fage est actuellement conservé dans les réserves du Musée des Confluences de Lyon.

nouveaux restes permettent en outre de disposer d'une représentation anatomique plus homogène sur l'ensemble du squelette (Tableau 122).

| Parties anatomiques | NRD | NMI c | NME |
|--|------------|----------|-----|
| Maxillaires et dents supérieures isolées | 22 | 5 | 7 |
| Mandibules et dents inférieures isolées | 49 | 7 | 9 |
| Crânes | 1 | 1 | 1 |
| Atlas | 1 | 1 | 1 |
| Axis | 4 | 4 | 4 |
| Cervicales (autres que C1 et C2) | 7 | 2 | 7 |
| Thoraciques | 9 | 1 | 9 |
| Lombaires | 12 | 2 | 12 |
| Sacrum | 2 | 2 | 2 |
| Caudales | 6 | 1 | 6 |
| Humérus | 7 | 3 | 5 |
| Radius | 5 | 2 | 4 |
| Ulna | 5 | 4 | 5 |
| Pisiforme | 1 | 1 | 1 |
| Triquetrum | 1 | 1 | 1 |
| Métacarpiens | 6 | 1 | 6 |
| Coxal | 6 | 4 | 5 |
| Fémur | 5 | 3 | 4 |
| Tibia | 4 | 2 | 3 |
| Fibula | 1 | 1 | 1 |
| Calcaneus | 2 | 1 | 2 |
| Talus | 2 | 2 | 2 |
| Cuboïde | 1 | 1 | 1 |
| Métatarsiens | 9 | 3 | 9 |
| Métapodes | 2 | 2 | 2 |
| Phalanges | 31 | 2 | 31 |
| Fragment de dent non latéralisé | 1 | - | - |
| TOTAL | 202 | 7 | |

Tableau 122 : Aven 1 de La Fage : Décomptes des restes de *Canis*. Le nombre total de restes déterminés (NRD) et le nombre minimum d'individus de combinaison (NMIc) sont figurés en bas du tableau.

B. Données biologiques

Les individus découverts dans l'aven sont tous des adultes d'âge plus ou moins avancé. Les jeunes adultes et les immatures sont absents de l'assemblage. Cette structure d'âge, couplée à la représentation anatomique (tous les éléments représentés, excepté les côtes et les petits éléments des extrémités des pattes) semble indiquer une accumulation accidentelle des individus dans l'aven. Notons par ailleurs que les restes de *Canis* de La Fage ne portent pas de traces de manducation ni toute autre trace qui aurait pu indiquer une potentielle fréquentation volontaire de la cavité par un prédateur. Il apparaît donc que les Canidés ont été piégés dans l'aven et n'ont pas été modifiés *a posteriori* par un agent extérieur.

1. Stature

Le nombre relativement restreint de restes se rapportant à *Canis* limite l'utilisation de l'approche que nous avons développé pour estimer la stature des individus. Trois fragments d'hémi-mandibules ont toutefois été analysés, afin de comparer globalement les *Canis* de l'aven à ceux des gisements précédemment étudiés.

Dans l'aven 1 de La Fage, le poids moyen calculé est de l'ordre de 26 kg (Tableau 123). Les données biométriques, indiquent que les individus étaient de corpulence relativement proche à celle des loups de l'Igue des Rameaux. Leur masse corporelle n'est pas statistiquement différente de celle

des loups de l'Igüe des Rameaux (test de student de comparaison des poids moyens calculés : $t_0 = 0,48$) mais reste en deçà de celle des populations actuelles.

| Numéro | H mand (LP3 - LP4) $y=1,8683x - 1,1519$ | Surface LM1 $y=1,0701x - 1,1596$ | L partie sécante $y=2,7412x - 3,5195$ | L max mandibule $y=2,8816x - 4,9853$ | Poids moyen calculé |
|---------------------------|--|-------------------------------------|--|---|---------------------|
| 20400509 | 22,13 | 24,84 | - | - | 23,49 |
| 20040511 | 29,26 | 30,59 | 28,91 | - | 29,59 |
| 2040535 | 28,19 | 24,47 | - | 21,00 | 24,55 |
| <i>poids moyen global</i> | | | | | 25,87 |

Tableau 123 : Estimation du poids moyen des *Canis* de La Fage

2. Dimorphisme sexuel

L'analyse des données biométriques sur les canines supérieures, indique qu'au moins trois mâles et trois femelles sont présents dans l'aven.

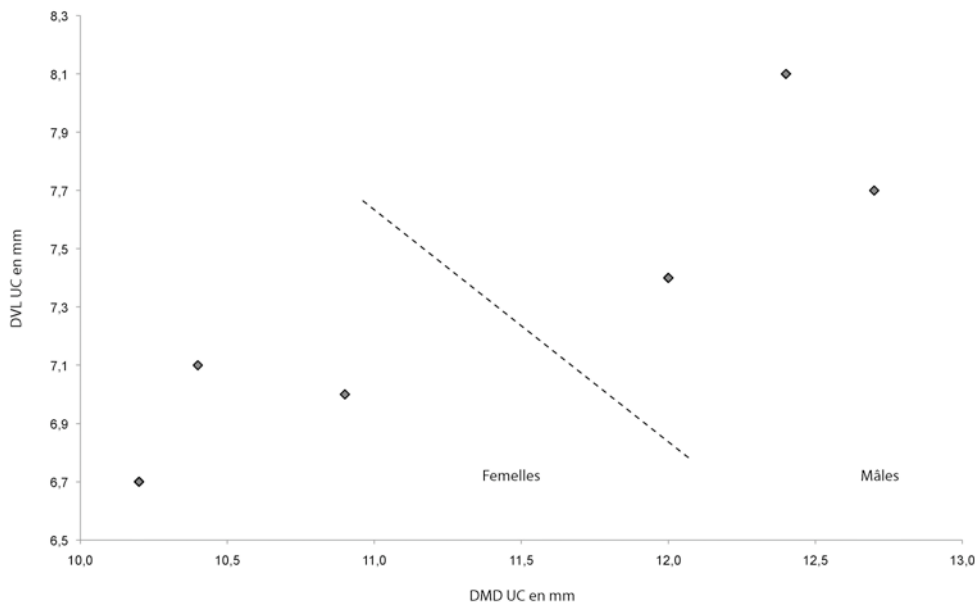


Figure 153 : diagramme de dispersion des diamètres vestibulo-lingual et mésio-distal des canines supérieures des *Canis* de l'aven I de La Fage

C. Analyse morphométrique

1. Les restes crâniens, maxillaires et dents supérieures isolées

Crâne : 20040442. **Maxillaires :** 20040469; 20040501; 20040502; 20040503; 20040504. **Dents supérieures isolées :** 20040403; 20040404; 20040405; 20040453; 20040454; 20040455; 20040459; 20040460; 20040461; 20040466; 20040467; 20040468; 20040476; 20040477; 20040478; 20040479; 20040480; 20040481; 20040482; 20040493; 20040494; 20040495; 20040496; 20040524; 20043332; 20043341; 20043342; 20043357

Les observations sont extrêmement limitées pour le crâne, puisqu'un seul fragment a été identifié. Les dents supérieures ont une morphologie très semblable à celle des loups de Lunel-Viel 1 ou de l'Igüe des Rameaux. La carnassière supérieure porte, comme pour les individus de Lunel-Viel 1 et des Rameaux, deux sillons sur la face mésio-linguale, qui délimitent une gouttière se prolongeant du bord mésial de la dent au paracône.

La comparaison des individus de La Fage par rapport aux populations de loups actuels et fossiles (notamment avec l'Igue des Rameaux), montre très peu de différences morphologiques. Sur la base des données biométriques sur les dents supérieures (Tableau 124 et Tableau 125), les *Canis* de La Fage ne sont pas significativement différents de ceux des Rameaux (Welch's $t = 0,1849$; $p = 0,85$). Par rapport aux loups actuels, les différences DVL sont uniquement liées à la taille (Figure 154).

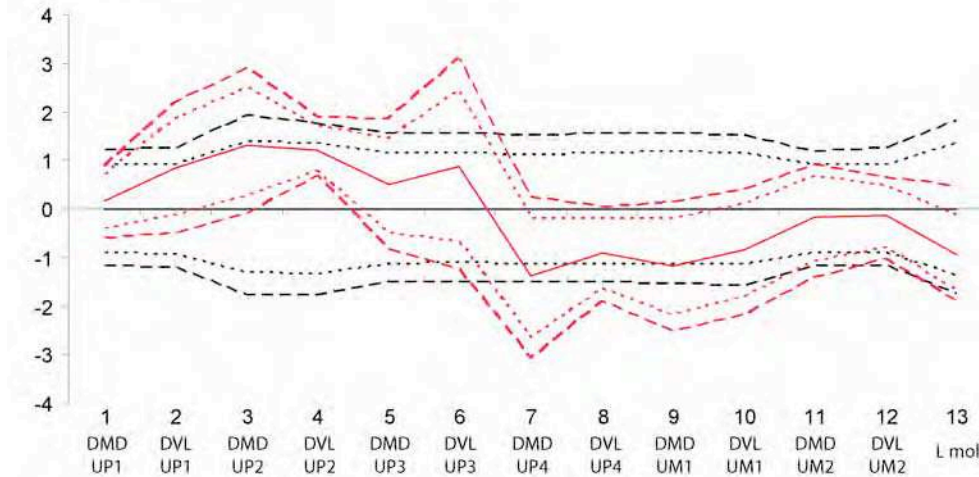


Figure 154 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des *Canis* de La Fage (en rouge) par rapport aux loups actuels après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

Nous pouvons tout de même noter que sur la base des proportions des carnassières supérieures, les *Canis* de la Fage apparaissent légèrement plus petits que ceux de Lunel-Viel 1 et de l'Igue des Rameaux (Figure 155). Les intervalles de confiance associés aux moyennes (ici $\pm 1\sigma$), démontrent cependant un chevauchement entre les trois populations.

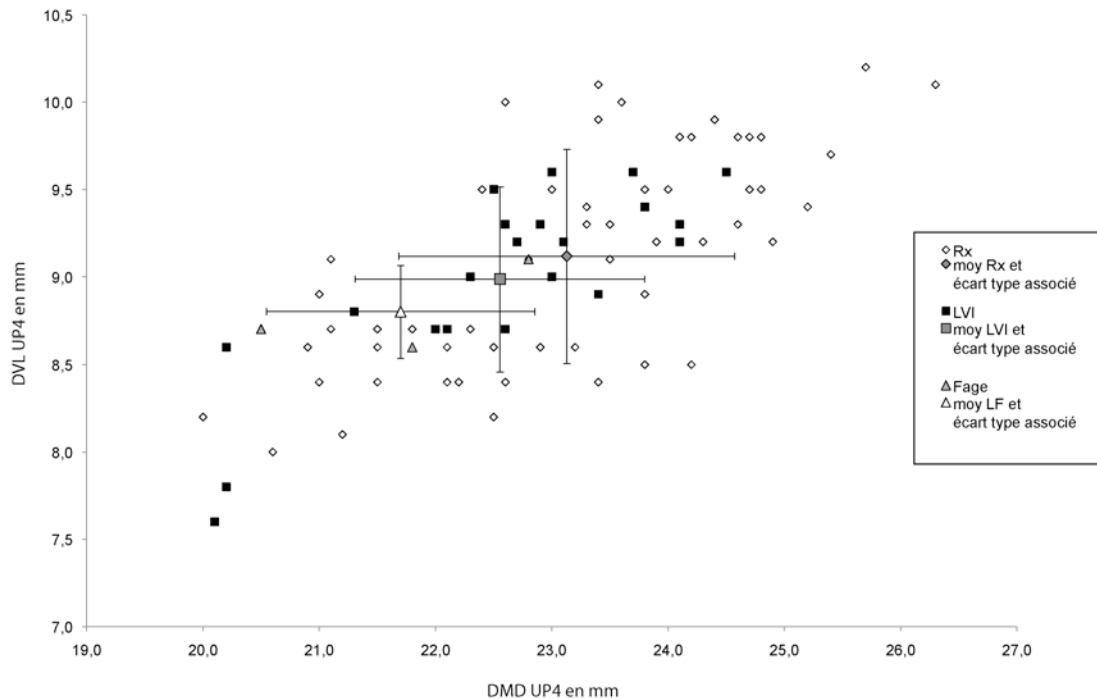


Figure 155 : Dispersion du diamètre mésio-distal et diamètre vestibulo-lingual des carnassières supérieures des *Canis* des gisements de La Fage (LF) Lunel-Viel I (LVI) et de l'Igue des Rameaux (Rx).

2. Hémi-mandibules et dents inférieures isolées

Hémi-mandibules : 20040505 ; 20040506 ; 20040507 ; 20040508 ; 20040509 ; 20040510 ; 20040511 ; 20040512 ; 20040535 ; 20043327. **Dents inférieures isolées** : 20040447 ; 20040448 ; 20040449 ; 20040450 ; 20040451 ; 20040452 ; 20040456 ; 20040457 ; 20040458 ; 20040462 ; 20040463 ; 20040464 ; 20040465 ; 20040470 ; 20040471 ; 20040472 ; 20040473 ; 20040474 ; 20040475 ; 20040484 ; 20040485 ; 20040486 ; 20040487 ; 20040488 ; 20040489 ; 20040490 ; 20040491 ; 20040492 ; 20040497 ; 20040498 ; 20040499 ; 20040500 ; 20043334.

Des observations identiques peuvent être formulées pour les dents inférieures. D'un point de vue morphologique, les individus de l'aven sont semblables à ceux de Lunel-Viel 1 et de l'Igue des Rameaux. Les prémolaires sont relativement robustes avec un denticule postérieur de plus en plus développé à partir de la deuxième prémolaire. Sur la carnassière inférieure les données sont plus limitées du fait du faible nombre de dent et de l'âge des individus. En effet, les carnassières inférieures sont usées, le développement relatif des cuspides est de ce fait, difficile à apprécier.

A partir des données biométriques obtenues sur les dents inférieures (Tableau 126, Tableau 127 et Tableau 128) des différences significatives apparaissent entre la population de La Fage, les loups (*Canis lupus lunellensis*) de l'Igue des Rameaux et les loups actuels. Ces différences sont cependant, à l'image des observations menées sur le maxillaire, uniquement liées à la taille (Figure 156).

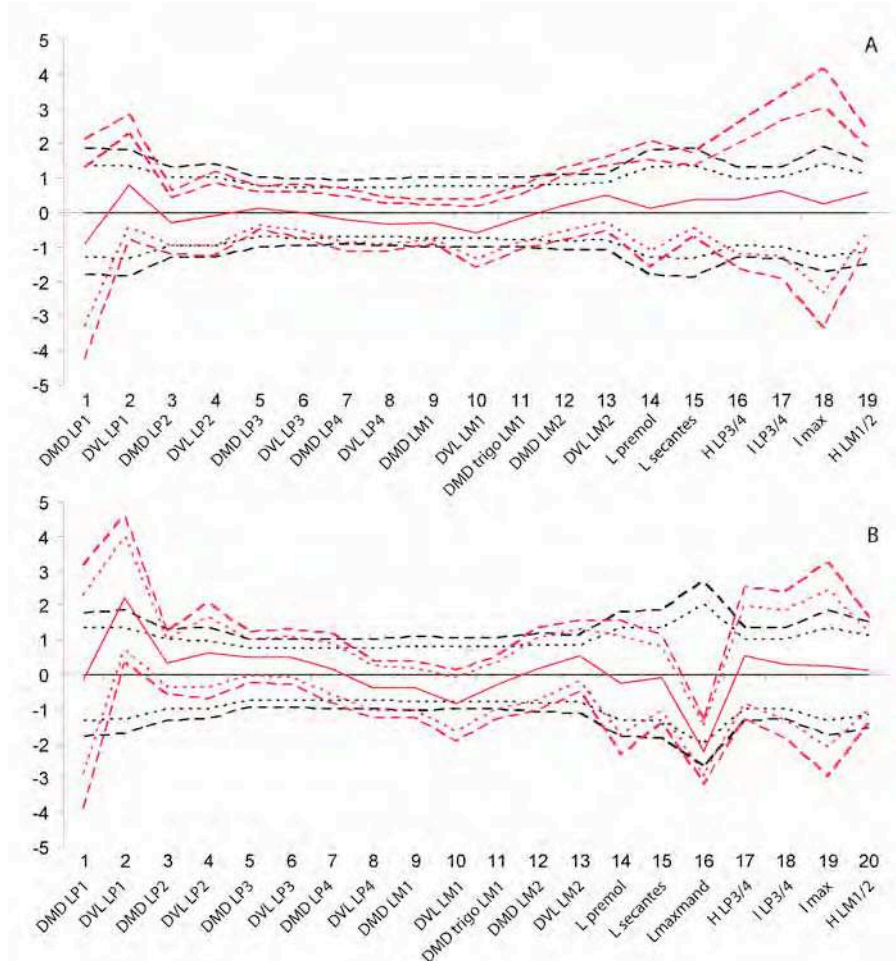


Figure 156 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des *Canis* de La Fage (en rouge) par rapport aux *Canis lupus lunellensis* de l'Igue des Rameaux (diagramme A) et aux loups actuels (diagramme B) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

Les données métriques sur les carnassières inférieures des trois gisements du Pléistocène moyen, montrent une très forte proximité entre les populations (Figure 157). Outre des moyennes proches, les intervalles de confiance associés mettent en évidence un recouvrement des individus des trois gisements.

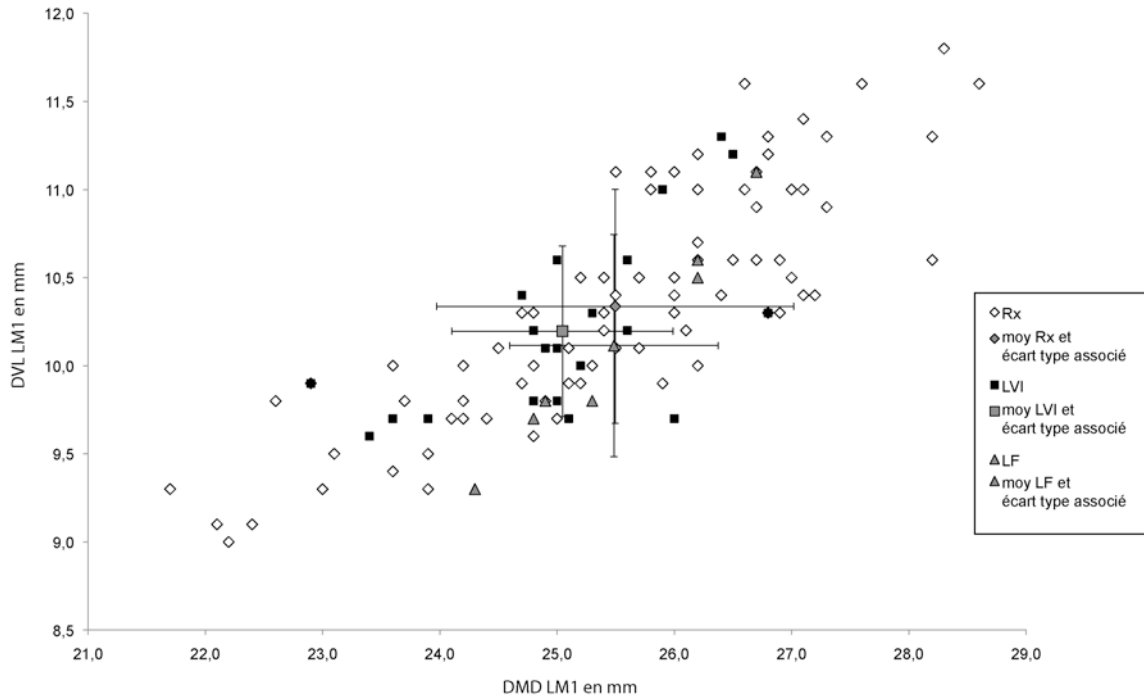


Figure 157 : Diagramme de dispersion du diamètre méso-distal et diamètre vestibulo-lingual des carnassières inférieures des *Canis* des gisements de La Fage (LF) Lunel-Viel I (LVI) et de l'Igue des Rameaux (Rx).

3. Le squelette post-crânien

Humérus : 20040525 ; 20040526 ; 20040536 ; 20043344 ; 20043348 ; 20043349 ; 20043363. **Radius :** 20040400 ; 20040522 ; 20040523 ; 20043320 ; 20043347. **Ulna :** 20040524 ; 20043332 ; 20043341 ; 20043342 ; 20043357. **Pisiforme :** 20043299. **Triquetrum :** 20043313. **Métacarpiens :** 20040414 ; 20040417 ; 20040513 ; 20040518 ; 20040519 ; 20040520. **Fémur :** 20043333 ; 20043343 ; 20043345 ; 20043346 ; 20043362. **Tibia :** 20040527 ; 20040528 ; 20040529 ; 20040530. **Fibula :** 20040527. **Talus :** 20040534 ; 20043350. **Calcaneus :** 20040533 ; 20043351. **Cuboïde :** 20040445. **Métatarsiens :** 20040402 ; 20040413 ; 20040418 ; 20040514 ; 20040515 ; 20040516 ; 20040517 ; 20040521 ; 20043304. **Phalanges :** 20040401 ; 20040406 ; 20040407 ; 20040408 ; 20040411 ; 20040412 ; 20040416 ; 20040419 ; 20040420 ; 20040421 ; 20040422 ; 20040423 ; 20040424 ; 20040425 ; 20040426 ; 20040427 ; 20040428 ; 20040429 ; 20040430 ; 20040431 ; 20040432 ; 20040433 ; 20040434 ; 20040435 ; 20040444 ; 20043303 ; 20043353 ; 20043354 ; 20043355 ; 20043356 ; 20043364. **Vertèbres et sacrum :** 20040409 ; 20040410 ; 20040415 ; 20040436 ; 20040437 ; 20040438 ; 20040439 ; 20040440 ; 20040441 ; 20040446 ; 20043298 ; 20043300 ; 20043301 ; 20043302 ; 20043305 ; 20043307 ; 20043308 ; 20043309 ; 20043312 ; 20043314 ; 20043315 ; 20043316 ; 20043317 ; 20043321 ; 20043322 ; 20043323 ; 20043324 ; 20043325 ; 20043326 ; 20043328 ; 20043329 ; 20043330 ; 20043331 ; 20043336 ; 20043337 ; 20043338 ; 20043339 ; 20043340 ; 20043358 ; 20043359 ; 20043360.

Les éléments du squelette post-crânien sont au vue du NMI calculé, relativement nombreux et bien conservés. Il est dès lors possible de les comparer également à ceux retrouvés dans le gisement de l'Igue des Rameaux.

Les données biométriques sur le membre antérieur (Tableau 129 à Tableau 132) indiquent qu'il n'existe aucune différence, de taille ou de forme, entre les *Canis* de La Fage et ceux des Rameaux (Welch's $t = 0,81$; $p = 0,4262$). Par rapport aux loups actuels, les *Canis* de la Fage apparaissent significativement plus petits (différence isométrique moyenne = -2,45). Aucune différence allométrique n'est par ailleurs, mise en évidence.

Concernant le membre postérieur, les données biométriques (Tableau 133 à Tableau 136) nous permettent également de mettre en évidence l'absence de différence de taille et de forme entre les *Canis* de La Fage et ceux de l'Igue des Rameaux (Welch's $t = 0,52$; $p = 0,6078$)

L'analyse morphométrique des membres des *Canis* de La Fage permet par conséquent de confirmer, une nouvelle fois, la stricte ressemblance de cette population et de celle de l'Igue des Rameaux. L'ensemble des éléments analysés, démontre que ces deux populations sont de stature comparable. L'absence de différence de forme montre par ailleurs que leur robustesse globale et la fonctionnalité de leurs membres sont similaires.

III. Conclusions

L'ensemble des données met en évidence une forte ressemblance entre les Canidé de l'aven de La Fage et ceux de l'Igue des Rameaux. Le poids moyen estimé pour les individus des deux gisements n'est pas significativement différent et, sur l'ensemble des éléments anatomiques étudiés, seules quelques différences minimes, d'ordre isométrique, apparaissent. La population de La Fage peut donc également être rapprochée de la sous-espèce *lunellensis*.

L'augmentation de la stature des individus par rapport à Lunel-Viel, ne semble ici pas pouvoir être mise en parallèle avec un niveau de compétition plus important. Dans l'aven 1 de La Fage, très peu d'autres grands carnivores compétiteurs du loup, ont été identifiés ; parmi eux, seuls le lion des cavernes (*Panthera (Leo) spelaea*) et le glouton (*Gulo gulo*) peuvent être considérés comme des compétiteurs.

D'un point de vue paléoenvironnemental, les données sont en revanche, très différentes. La présence au sein de l'aven de mammoths (*Mammuthus intermedius*), de marmottes (*Marmota marmota mesostyla*), de putois des steppes (*Mustela eversmanni*) ou encore de gloutons (*Gulo gulo*) atteste de conditions environnementales nettement plus froides que dans les cas de Lunel-Viel et de l'Igue des Rameaux. Comme nous avons pu le démontrer précédemment (*cf.* Partie 3), les loups actuels sont à l'échelle du continent européen de stature variable. Cette variabilité et à mettre en relation notamment avec la loi de Bergmann. Ainsi dans le cas du gisement de La Fage, il est possible de mettre en adéquation la stature plus importante des *Canis* par rapport à ceux de Lunel-Viel 1, avec les conditions environnementales. Ces données sont très importantes, puisqu'elles démontrent qu'au cours de la deuxième moitié du Pléistocène moyen, la région des causses du Quercy, était peuplée de loups de stature et de morphologie globalement comparables et ce malgré des conditions environnementales différentes. Ces données sont à mettre en lien direct avec les conclusions de notre étude des populations actuelles (*cf.* Partie 3). Le climat ne peut, à lui seul, expliquer les changements de taille observés chez les individus d'une même espèce.

| Numéro | Partie | latéralisation | UI2 | | UC | | UP1 | | L min pal - max pal | UP2 | |
|-------------------|--------|----------------|------|------|--------|--------|--------|--------|------------------------|--------|--------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | DMD | DVL |
| 20040403 | UP1 | D | | | | | 7,7 | 5,7 | | | |
| 20040404 | UP1 | G | | | | | 7,3 | 5,1 | | | |
| 20040405 | UI2 | G | 7,6 | 7,9 | | | | | | | |
| 20040453 | UP2 | G | | | | | | | | 13,6 | 5,8 |
| 20040454 | UP2 | G | | | | | | | | 14,3 | 5,9 |
| 20040459 | UP1 | D | | | | | 7,4 | 5,1 | | | |
| 20040460 | UP1 | G | | | | | 7,7 | 5,6 | | | |
| 20040461 | UP1 | D | | | | | 7,7 | 4,9 | | | |
| 20040476 | UC | G | | | 12,4 | 8,1 | | | | | |
| 20040477 | UC | G | | | 10,4 | 7,1 | | | | | |
| 20040478 | UC | D | | | 12,7 | 7,7 | | | | | |
| 20040479 | UC | G | | | 12,0 | 7,4 | | | | | |
| 20040480 | UC | G | | | 10,9 | 7,0 | | | | | |
| 20040481 | UC | G | | | 10,2 | 6,7 | | | | | |
| 20040502 | Hmax | D | | | | | | | 52,5 | | |
| moyenne | | | 7,60 | 7,90 | 11,43 | 7,33 | 7,56 | 5,28 | 52,50 | 13,95 | 5,85 |
| écart type | | | | | 1,0708 | 0,5086 | 0,1949 | 0,3493 | | 0,4950 | 0,0707 |

 Tableau 124 : Mesures en mm des incisives et des deux premières prémolaires supérieures des *Canis* de l'aven I de La Fage.

| Numéro | Partie | latéralisation | UP3 | | UP4 | | | | UM1 | | | | | UM2 | | L rangée M | |
|-------------------|--------|----------------|--------|--------|-----------|----------|---------|---------|-----------|---------|----------|----------|----------|----------|--------|------------|--------|
| | | | DMD | DVL | DMD vesti | DMD diag | DVL max | DVL min | DMD vesti | DVL mes | DVL dist | DMD para | DVL para | DVL méta | DMD | | DVL |
| 20040455 | UP3 | G | 15,6 | 7,0 | | | | | | | | | | | | | |
| 20040494 | UM2 | D | | | | | | | | | | | | 7,7 | 13,2 | | |
| 20040495 | UM2 | D | | | | | | | | | | | | 8,0 | 12,8 | | |
| 20040496 | UM2 | G | | | | | | | | | | | | 8,1 | 12,3 | | |
| 20040501 | Hmax | D | 14,2 | 5,9 | 20,5 | 21,4 | 12,1 | 8,7 | | | | | | | | | |
| 20040502 | Hmax | D | 15,3 | 7,0 | 21,8 | 22,8 | 12,6 | 8,6 | 14,4 | 19,3 | 17,9 | 8,0 | 10,3 | 7,8 | 8,7 | 13,4 | 22,9 |
| 20040503 | Hmax | G | | | | | | | 14,7 | 20,3 | 18,1 | 8,0 | 11,1 | 7,9 | 8,7 | 12,9 | 23,3 |
| 20040504 | Hmax | D | | | 22,8 | 23,8 | 12,4 | 9,1 | 15,4 | 18,7 | 17,6 | 8,6 | 10,0 | 8,0 | | | |
| moyenne | | | 15,03 | 6,63 | 21,70 | 22,67 | 12,37 | 8,80 | 14,83 | 19,43 | 17,87 | 8,20 | 10,47 | 7,90 | 8,24 | 12,92 | 23,10 |
| écart type | | | 0,7371 | 0,6351 | 1,1533 | 1,2055 | 0,2517 | 0,2646 | 0,5132 | 0,8083 | 0,2517 | 0,3464 | 0,5686 | 0,1000 | 0,4450 | 0,4207 | 0,2828 |

 Tableau 125 : Mesures en mm des troisièmes et quatrièmes prémolaires et des molaires supérieures des *Canis* de l'aven I de La Fage.

| Numéro | Partie | latéralisation | L max mandibule | DMD LI | H mand (LP3-LP4) | I mand (LP3-LP4) | LI1 | | LI2 | | LI3 | | LC | | Diastème C-LPI |
|-------------------|--------|----------------|-----------------|--------|------------------|------------------|------|------|------|------|------|------|--------|--------|----------------|
| | | | | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | |
| 20040484 | LC | G | | | | | | | | | | 11,5 | 7,9 | | |
| 20040485 | LC | G | | | | | | | | | | 11,1 | 7,3 | | |
| 20040486 | LC | D | | | | | | | | | | 10,5 | 7,3 | | |
| 20040488 | LC | D | | | | | | | | | | 11,4 | 7,5 | | |
| 20040489 | LC | D | | | | | | | | | | 11,3 | 7,4 | | |
| 20040490 | LC | G | | | | | | | | | | 11,1 | 7,5 | | |
| 20040491 | LC | G | | | | | | | | | | 11,3 | 7,5 | | |
| 20040492 | LC | D | | | | | | | | | | 11,1 | 7,4 | | |
| 20400509 | Hmdbl | D | | | 21,7 | 9,9 | | | | | | | | | |
| 20400510 | Hmdbl | D | | 13,0 | 27,8 | 13,1 | 3,8 | 5,5 | 3,9 | 6,5 | 6,3 | 7,2 | | | 7,0 |
| 20040511 | Hmdbl | G | | | 25,2 | 11,7 | | | | | | | | | 4,2 |
| 2040535 | Hmdbl | G | 154,5 | | 24,7 | 10,2 | | | | | | | | | |
| moyenne | | | 154,50 | 13,00 | 24,85 | 11,23 | 3,80 | 5,50 | 3,90 | 6,50 | 6,30 | 7,20 | 11,16 | 7,48 | 5,60 |
| écart type | | | | | 2,5013 | 1,4773 | | | | | | | 0,3068 | 0,1909 | 1,9799 |

Tableau 126 : La Fage : Mesures en mm des héli-mandibules, incisives et canines inférieures

| Numéro | Partie | latéralisation | LP1 | | LP2 | | LP3 | | LP4 | | larg max mand | H mand entre LMI-LM2 |
|-------------------|--------|----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------------|----------------------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | |
| 20040447 | LP3 | D | | | | | 12,9 | 6,2 | | | | |
| 20040448 | LP2 | G | | | 11,6 | 5,4 | | | | | | |
| 20040449 | LP2 | G | | | 11,4 | 5,7 | | | | | | |
| 20040450 | LP2 | D | | | 12,4 | 5,9 | | | | | | |
| 20040451 | LP4 | G | | | | | | | 14,5 | 6,8 | | |
| 20040452 | LP3 | D | | | | | 13,9 | 6,7 | | | | |
| 20040456 | LP4 | G | | | | | | | 14,4 | 7,2 | | |
| 20040457 | LP4 | G | | | | | | | 14,8 | 7,4 | | |
| 20040458 | LP4 | G | | | | | | | 14,2 | 7,2 | | |
| 20400505 | Hmdbl | G | | | | | 13,5 | 6,3 | 15,6 | 6,7 | | |
| 20040506 - 507 | Hmdbl | G | | | | | 13,5 | 6,6 | | | | |
| 20400508 | Hmdbl | D | | | | | 13,0 | 5,8 | | | | |
| 20400509 | Hmdbl | D | | | | | 13,0 | 6,2 | | | | |
| 20400510 | Hmdbl | D | 5,9 | 5,2 | 12,1 | 6,3 | 13,8 | 6,7 | 16,2 | 7,8 | | 29,5 |
| 20040511 | Hmdbl | G | 4,9 | 4,8 | | | 13,5 | 6,6 | 15,6 | 7,7 | 14,0 | 26,6 |
| 2040535 | Hmdbl | G | | | | | | | 14,3 | 7,2 | 12,0 | 26,0 |
| moyenne | | | 5,40 | 5,00 | 11,88 | 5,83 | 13,39 | 6,39 | 14,95 | 7,25 | 13,00 | 27,37 |
| écart type | | | 0,7071 | 0,2828 | 0,4573 | 0,3775 | 0,3796 | 0,3182 | 0,7483 | 0,3854 | 1,4142 | 1,8717 |

Tableau 127 : La Fage : Mesures en mm des prémolaires inférieures

| Numéro | Description | latéralisation | LM1 | | | | LM2 | | L rangée prémolaires | DMD P + trigonide M/1 |
|-------------------|-------------|----------------|--------|-----------|--------|----------|--------|--------|----------------------|-----------------------|
| | | | DMD | DMD trigo | DVL | DVL talo | DMD | DVL | | |
| 20040497 | LM1 | D | 26,2 | 18,8 | 10,5 | 9,2 | | | | |
| 20040498 | LM1 | G | 24,3 | 17,1 | 9,3 | 9,2 | | | | |
| 20040499 | LM2 | G | | | | | 11,0 | 8,4 | | |
| 20040500 | LM2 | D | | | | | 11,6 | 8,5 | | |
| 20400505 | Hmdbl | G | 25,3 | 18,1 | 9,8 | 9,0 | | | | |
| 20040506-507 | Hmdbl | G | 26,2 | 19,2 | 10,6 | 9,6 | 10,2 | 7,9 | | |
| 20400509 | Hmdbl | D | 24,9 | 17,7 | 9,8 | 9,0 | | | | |
| 20400510 | Hmdbl | D | | | | 10,0 | 10,2 | 7,8 | 50,5 | |
| 20040511 | Hmdbl | G | 26,7 | 19,8 | 11,1 | 10,3 | 12,1 | 9,2 | 47,9 | |
| 2040535 | Hmdbl | G | 24,8 | 17,7 | 9,7 | 9,6 | 10,4 | 8,1 | | |
| moyenne | | | 25,49 | 18,34 | 10,11 | 9,49 | 10,92 | 8,32 | 49,20 | 66,65 |
| écart type | | | 0,8896 | 0,9572 | 0,6309 | 0,4764 | 0,7960 | 0,5115 | 1,8385 | 1,4849 |

Tableau 128 : La Fage : Mesures en mm des molaires et rangées dentaires inférieures

| Numéro | latéralisation | L max | L depuis la tête | DT prox max | DAP prox | DT mini diaphyse | DT milieu dia | DAP milieu dia | DT distal max | DT max trochlée | DAP mini trochlée | DAP trochlée med | DAP trochlée lat | H trochlée | DT fosse ole |
|-------------------|----------------|--------|------------------|-------------|----------|------------------|---------------|----------------|---------------|-----------------|-------------------|------------------|------------------|------------|--------------|
| | | | | | | | | | | | | | | | |
| 20040525 | D | | | | | | | | 36,5 | 24,9 | 16,1 | 30,5 | 23,5 | 20,7 | 10,1 |
| 20040526 | D | | | | | | | | 34,0 | 23,3 | 14,2 | 25,9 | 20,9 | 18,4 | 10,8 |
| 20040536 | G | 170,8 | 165,5 | 33,5 | 44,4 | 13,4 | 14,5 | 19,8 | 34,7 | 23,2 | 14,0 | 28,3 | 21,3 | 19,6 | 9,6 |
| 20043348 | D | | | | | | | | 33,2 | 22,7 | 13,9 | 27,8 | 21,5 | 17,3 | 10,0 |
| 20043349 | G | | | | | | | | 33,0 | 22,7 | 13,8 | 28,4 | 21,5 | 17,5 | 10,6 |
| 20043363 | D | | | | 42,3 | | | | | | | | | | |
| moyenne | | 170,80 | 165,50 | 33,50 | 43,35 | 13,40 | 14,50 | 19,80 | 34,28 | 23,36 | 14,40 | 28,18 | 21,74 | 18,70 | 10,22 |
| écart type | | | | | 1,4849 | | | | 1,4132 | 0,9044 | 0,9618 | 1,6423 | 1,0139 | 1,4405 | 0,4817 |

Tableau 129 : Aven I de La Fage : mesures en mm des humérus de *Canis*

| Numéro | latéralisation | DAP prox max | DT prox max | DAP dital max | DT distal max | DT facette arti distale | DT milieu dia | DAP milieu dia | DT mini diaphyse |
|-------------------|----------------|--------------|-------------|---------------|---------------|-------------------------|---------------|----------------|------------------|
| 20040400 | D | | | 13,5 | 24,5 | 18,9 | | | |
| 20040522 | G | | | 13,1 | 25,1 | 20,1 | 14,3 | 8,2 | 13,5 |
| 20040523 | G | | | 15,0 | 28,8 | 22,6 | 15,3 | 9,6 | 14,6 |
| 20043347 | D | 12,8 | 18,7 | 12,9 | 25,5 | 20,1 | | | |
| moyenne | | 12,80 | 18,70 | 13,63 | 25,98 | 20,43 | 14,80 | 8,90 | 14,05 |
| écart type | | | | 0,9500 | 1,9276 | 1,5564 | 0,7071 | 0,9899 | 0,7778 |

 Tableau 130 : Aven I de La Fage : mesures en mm des radius de *Canis*

| Numéro | latéralisation | L max | H max S arti | DT max S articulaire | DAP mini olécrâne | DT S médiale | DT S latérale | DAP olécrâne | DT proc anco | DAP proc anco |
|-------------------|----------------|--------|--------------|----------------------|-------------------|--------------|---------------|--------------|--------------|---------------|
| 20040524 | G | | 26,9 | 20,2 | 25,3 | 9,4 | 11,8 | 29,9 | | 25,7 |
| 200432332 | G | 198,0 | 23,1 | 18,1 | 21,2 | 8,8 | 10,4 | 26,1 | 12,6 | |
| 20043320 | G | | 22,4 | 16,8 | 20,9 | 7,6 | 9,7 | 25,8 | | |
| 20043341 | G | | 22,9 | 17,1 | 23,1 | 8,3 | 10,0 | 27,3 | 13,8 | 24,3 |
| 20043342 | D | | 23,1 | 16,2 | | 7,3 | 10,6 | | | |
| 20043357 | G | | 23,3 | 18,0 | 22,2 | 8,8 | 10,7 | 26,8 | 12,4 | |
| moyenne | | 198,00 | 23,62 | 17,73 | 22,54 | 8,37 | 10,53 | 27,18 | 12,93 | 25,00 |
| écart type | | | 1,6376 | 1,4081 | 1,7700 | 0,7967 | 0,7257 | 1,6300 | 0,7572 | 0,9899 |

 Tableau 131 : Aven I de La Fage : mesures en mm des ulna de *Canis*

| Numéro | Partie | latéralisation | Longueur | DT distal max | DAP distal | DAP milieu | DT au milieu |
|----------|--------|----------------|----------|---------------|------------|------------|--------------|
| 20040414 | Mtc4 | G | 74,1 | 10,2 | 11,5 | 6,0 | 7,1 |
| 20040417 | Mtc5 | D | 60,6 | 10,4 | 9,9 | 5,8 | 8,2 |
| 20040513 | Mtc4 | D | 70,7 | 8,7 | 10,3 | 5,7 | 6,6 |
| 20040518 | Mtc3 | G | 71,2 | | | 5,3 | 6,8 |
| 20040519 | Mtc2 | D | 62,1 | 9,7 | 9,7 | 6,8 | 7,0 |
| 20040520 | Mtc2 | G | 62,4 | 10,4 | 9,0 | 7,2 | 6,9 |

 Tableau 132 : Aven I de La Fage : mesures en mm des métacarpiens de *Canis*

| Numéro | latéralisation | L phy max | DT prox max | DAP mini prox | DAP max de la tête | DT milieu SH | DAP milieu SH | DT mini diaphyse | DAP condyle ext | DT distal max | DAP condyle int |
|-------------------|----------------|-----------|-------------|---------------|--------------------|--------------|---------------|------------------|-----------------|---------------|-----------------|
| 20043333 | D | 179,2 | 42,3 | 5,4 | 20,8 | 13,2 | 14,2 | 13,2 | 34,4 | 31,7 | 37,9 |
| 20043343 | D | 184,7 | 41,8 | 4,3 | 19,2 | 13,2 | 13,0 | | | 34,6 | |
| 20043362 | G | | | | | | | | 34,4 | 31,9 | 37,1 |
| moyenne | | 181,95 | 42,05 | 4,85 | 20,00 | 13,20 | 13,60 | 13,20 | 34,40 | 32,73 | 37,50 |
| écart type | | 3,8891 | 0,3536 | 0,7778 | 1,1314 | 0,0000 | 0,8485 | | 0,0000 | 1,6197 | 0,5657 |

 Tableau 133 : Aven I de La Fage : mesures en mm des fémurs de *Canis*

| Numéro | latéralisation | L max | DT prox max | DT mini diaphyse | DT distal max | DAP distal max | DT milieu | DAP milieu |
|-------------------|----------------|--------|-------------|------------------|---------------|----------------|-----------|------------|
| 20040527 | G | | | | | 17,2 | 14,1 | 13,4 |
| 20040528 | D | 190,8 | 36,6 | 13,2 | 24,1 | 17,2 | 13,9 | 12,7 |
| 20040530 | G | | | 13,0 | 23,7 | 17,1 | 13,4 | 13,6 |
| moyenne | | 190,80 | 36,60 | 13,10 | 23,90 | 17,17 | 13,80 | 13,23 |
| écart type | | | | 0,1414 | 0,2828 | 0,0577 | 0,3606 | 0,4726 |

 Tableau 134 : Aven I de La Fage : mesures en mm des tibias de *Canis*

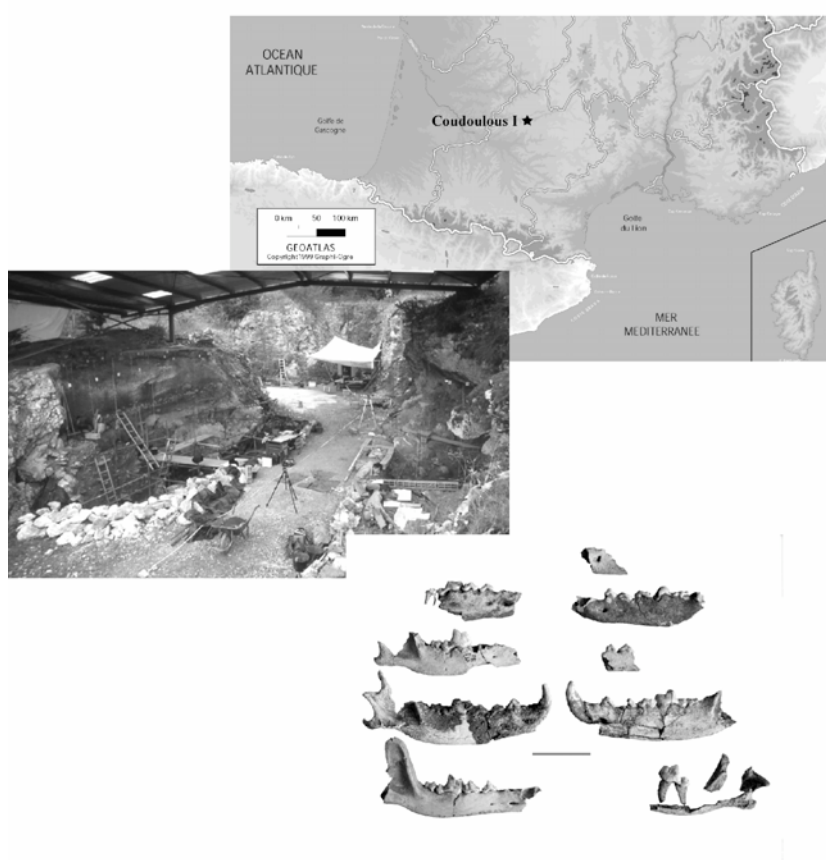
| Numéro | Partie | latéralisation | L max calca | DT milieu calca | DT max calca | DAP max calca | DAP max talus | DT de la tête talus | DT trochlée talus | DT mini col talus | H max | DAP troch med talus |
|-------------------|-----------|----------------|-------------|-----------------|--------------|---------------|---------------|---------------------|-------------------|-------------------|-------|---------------------|
| 20040533 | Calcaneus | G | 48,7 | 8,5 | 19,2 | 19,1 | | | | | | |
| 20043351 | Calcaneus | D | 45,8 | 7,9 | 18,8 | 19,7 | | | | | | |
| 20043350 | Talus | G | | | | | 27,3 | 12,8 | 14,9 | 11,6 | 15,0 | 17,4 |
| moyenne | | | 47,25 | 8,20 | 19,00 | 19,40 | | | | | | |
| écart type | | | 2,0506 | 0,4243 | 0,2828 | 0,4243 | | | | | | |

 Tableau 135 : Aven I de La Fage : mesures en mm des calcaneus et talus de *Canis*

| Numéro | Partie | latéralisation | Longueur | DT distal max | DAP distal | DAP milieu | DT au milieu |
|-----------------|---------------|-----------------------|-----------------|----------------------|-------------------|-------------------|---------------------|
| 20040402 | Mtt3 | D | 79,2 | 9,3 | 9,5 | 6,0 | 7,3 |
| 20040413 | Mtt3 | D | 82,9 | 10,2 | 11,5 | 6,0 | 8,1 |
| 20040514 | Mtt2 | G | 69,9 | 9,8 | 9,1 | 6,9 | 6,0 |
| 20040515 | Mtt3 | G | 83,2 | 10,6 | 11,7 | | |
| 20040516 | Mtt5 | G | 72,9 | 9,0 | 9,2 | 6,6 | 5,9 |
| 20040517 | Mtt4 | D | 80,6 | 8,7 | 10,2 | 6,3 | 6,8 |
| 20040521 | Mtt2 | D | 69,9 | 9,7 | 8,9 | 6,9 | 6,2 |

Tableau 136 : Aven I de La Fage : mesures en mm des métatarsiens de *Canis*

Chapitre 4



Coudoulet 1

I. Présentation du gisement de Coudoulous I

Le site de Coudoulous (Tour-de-Faure, Lot), situé à la convergence des Causses de Gramat, de Limogne et de Gréalou et à la confluence du Lot et du Célé, est découvert dans les années 1960, lors d'une exploration du réseau karstique par un groupe de spéléologues. Ce n'est que lors de travaux menés par le propriétaire afin d'ouvrir au public l'une des grottes de Coudoulous, que la cavité de Coudoulous I est découverte (Figure 158). Les campagnes de fouilles de sauvetages menées entre 1978 et 1980 par E. Bonifay et J. Clottes furent complétées par des fouilles programmées entre 1994 et 2003 dirigées par J. Jaubert (Jaubert *et al.* 2005).

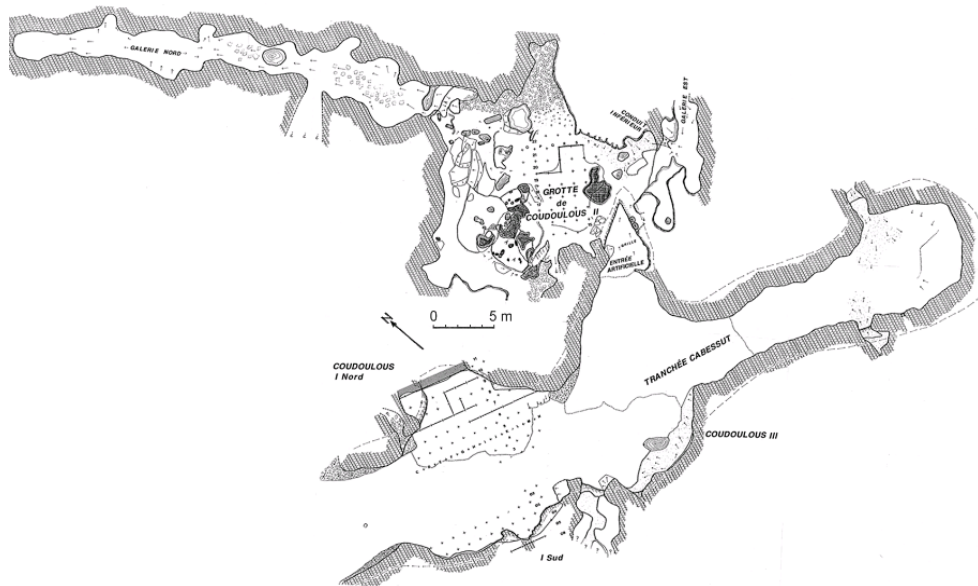


Figure 158 : Plan des trois cavités de Coudoulous et emplacement des fouilles (dessin J. Jaubert) *in* Couchoud, 2006

A. Stratigraphie, éléments de datations et taphonomie des ensembles

Le site de Coudoulous I, fouillé sur 15 à 20 m de diamètre, est séparé en deux locus de fouille par la tranchée artificielle réalisée lors des travaux de décaissement du gisement en vue de son aménagement pour une ouverture au public (Jaubert *et al.* 2005). La topographie explique une grande partie de la dynamique sédimentaire au sein du gisement. Les dépôts sont principalement liés à la destruction des parois de la salle et à des apports depuis le versant. Huit étapes dans la formation du gisement ont été mises en évidence (Kervazo *in* Jaubert *et al.* 2005) et peuvent être mises en relation avec des alternances climatiques majeures.

Coudoulous I renferme dans une stratigraphie de près de 6 m, des niveaux livrant une séquence du Paléolithique moyen ainsi que des niveaux naturels attribués au « Mindel-Riss » et au début du « Riss ». Cette longue séquence (Figure 159) offre des données exceptionnelles pour l'étude des relations Homme / animal au cours du temps, mais est restreinte dans son approche diachronique par les limites des techniques de datations directes. Les travaux menés sur la datation des spéléothèmes du plancher supérieur du gisement ont permis de caler la séquence comprise entre les

deux planchers stalagmitiques de Coudoulous I entre 240 ± 80 ka BP et 110 ± 4 ka – 97 ± 2 ka (Couchoud 2006).

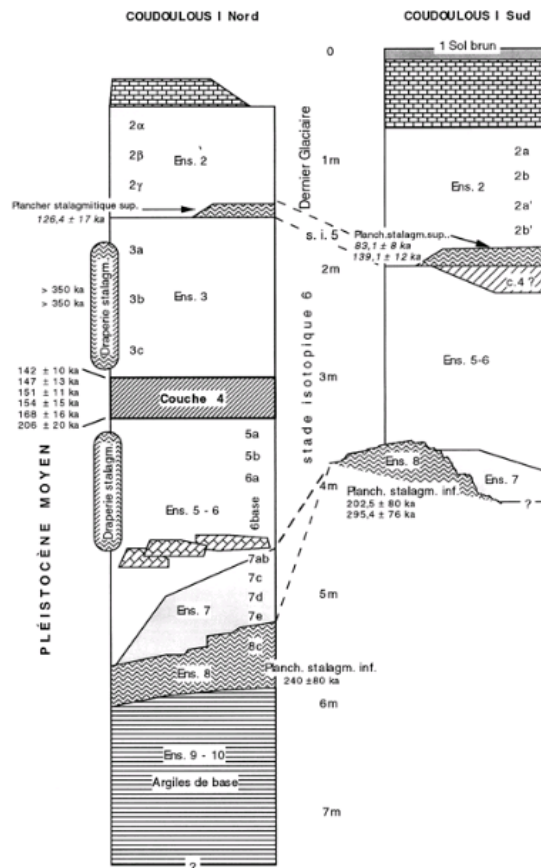


Figure 159 : Log stratigraphique de Coudoulous I Nord et Sud et quelques dates radiométriques (DAO J. Jaubert) in Jaubert *et al.* 2005

L'ensemble supérieur (c.4) daté du stade isotopique 6, livre des vestiges attestant de l'action de l'Homme. La topographie du gisement (*i.e.* aven) aurait permis, aux groupes humains d'acquérir et d'exploiter un grand nombre des carcasses de Bison (Brugal & Jaubert 1991, Jaubert *et al.* 2005). Pour les couches inférieures (c. 5 à 8), datant du Pléistocène moyen, l'accumulation semble résulter d'une accumulation accidentelle et/ou naturelle (*i.e.* piège à herbivores, tanière de carnivores). Bien que l'Homme ne soit pas responsable de l'accumulation dans les niveaux inférieurs, quelques outils y ont été découverts et des traces anthropiques sont également présentes sur les restes fauniques (Brugal *et al.* 2001, Jaubert *et al.* 2002, 2005)

B. Liste faunique

La faune identifiée dans le gisement est très diversifiée (Tableau 137). Les résultats de l'étude biostratigraphique et paléoenvironnementale de l'ensemble de ce spectre (Aouadi, N. ; Argant, A. ; Boudadi-Maligne, M. ; Brugal, J.-P. ; Jeannet M. ; Le Gall, O. ; Louchart, A. ; Mallye J.-B.) feront l'objet courant 2011, d'une publication monographique.

| Etude | Groupe | Taxon |
|---------------|-----------------|--|
| M. Jeannet | Micro vertébrés | Rongeurs (29 sp.) Lagomorphes (4 sp.) Insectivores (7 sp.) petits Carnivores (2 sp.) Chiroptères (10 sp.) Reptiles (12 sp.) Batraciens (7 sp.) |
| A. Louchard | Avifaune | <i>Perdix paleoperdix</i> , <i>Turdus spp.</i> , <i>Tetrao</i> , <i>Glaucidium passerinum</i> , <i>A. funereus</i> , cf. <i>Perisoreus infaustus</i> , <i>Alectoris</i> , <i>Tyto alba</i> , <i>F.</i> <i>tinnunculus</i> , <i>C. coturnix</i> , <i>Charadrius</i> , <i>Pluvialis</i> , <i>E. alpestris</i> , <i>P.</i> <i>modularis</i> , <i>E. rubecula</i> , <i>Anatinae</i> , <i>Porzana</i> , <i>Gallinula</i> , <i>Falco</i> <i>vespertinus</i> , <i>Apus cf. submelba</i> |
| J.-Ph. Brugal | Herbivores | Capridés (dont <i>Hemitragus sp.</i>) Cervidés (dont <i>Cervus elaphus</i> et <i>Capreolus sp.</i>) Bovidés (<i>Bison priscus</i>) Suidés Equidés Rhinocérotydés Proboscidiens (<i>Palaeoloxodon antiquus italicus</i>) |
| J.-Ph. Brugal | Carnivores | Canidés (<i>Canis lupus</i> , <i>Cuon sp.</i> et Vulpinés) Ursidés (<i>Ursus deningeri</i>) Félidés (<i>Lynx sp.</i> et <i>Panthera (leo) sp.</i>) Mustélidés (cf. <i>Meles</i>) |

Tableau 137 : Liste faunique de Coudoulous I, réalisée d'après Jaubert *et al.* 2005

Les données obtenues suite à l'étude des micro-mammifères du gisement indiquent que les ensembles 7 et 8, se sont mis en place respectivement lors des stades isotopiques 7 et 8 (Jeannet *inédit.*). D'autre part, l'étude biométrique des restes de Proboscidiens a permis de mettre en évidence la présence d'une forme évoluée de *Palaeoloxodon antiquus italicus*, semblable aux individus de La Fage (Aouadi, *inédit.*). C'est de ces ensembles que provient la majeure partie des restes de *Canidae*.

Après avoir procédé au tri de la faune issue des différentes campagnes de fouilles⁴¹, en vue d'isoler les restes de *Caninae* (genre *Canis* et *Cuon*), les restes dentaires ont été analysés afin notamment de quantifier la présence des deux espèces au sein du gisement. Un tri complémentaire, entrepris courant 2009 par Jean-Philip Brugal a permis d'isoler de nouveaux restes dentaires et osseux se rapportant à ces deux genres. Notre analyse porte sur 682 restes qui se rapportent à 16 individus (*Canis* et *Cuon* confondus). Les 3 cuons identifiés proviennent des niveaux inférieurs de l'ensemble moyen (7ab) et des couches supérieures de l'ensemble inférieur (couches 7c à 7ef).

II. Les restes de *Canis*

Les restes de loups proviennent en grande partie des niveaux inférieurs. Treize individus (12 adultes et un jeune) peuvent être dénombrés sur la base des canines inférieures gauches (Tableau 138).

⁴¹ Outre les éléments d'ores et déjà isolés lors des analyses menées par JP. Brugal, de nouveaux tris ont été réalisés par nos soins et par JP Brugal sur l'ensemble du matériel issu des fouilles Bonifay & Clottes et des fouilles Jaubert & Brugal.

| Parties anatomiques | NRD | NMI c | NME | Qsp | MAU | % survie |
|--|------------|----------------|-----|-----|-----------------|---------------------|
| Maxillaires et dents supérieures isolées | 58 | 10 | 14 | 2 | 7,0 | 53,8 |
| Mandibules et dents inférieures isolées | 70 | 13 | 20 | 2 | 10,0 | 76,9 |
| Crânes | 4 | 2 | 2 | 1 | 2,0 | 15,4 |
| Atlas | 7 | 7 | 7 | 1 | 7,0 | 53,8 |
| Axis | 7 | 5 | 7 | 1 | 7,0 | 53,8 |
| Cervicales (autre que C1 et C2) | 9 | 2 | 9 | 5 | 1,8 | 13,8 |
| Thoraciques | 18 | 2 | 17 | 13 | 1,3 | 10,1 |
| Lombaires | 4 | 1 | 4 | 7 | 0,6 | 4,4 |
| Sacrum | 1 | 1 | 1 | 1 | 1,0 | 7,7 |
| Caudales | 27 | 2 | 27 | 17 | 1,6 | 12,2 |
| Côtes | 9 | 2 | 9 | 26 | 0,3 | 2,7 |
| Sternum | 1 | 1 | 1 | 1 | 1,0 | 7,7 |
| Scapula | 3 | 1 | 2 | 2 | 1,0 | 7,7 |
| Humérus | 10 | 4 | 8 | 2 | 4,0 | 30,8 |
| Radius | 22 | 16 | 10 | 2 | 5,0 | 38,5 |
| Ulna | 16 | 8 | 12 | 2 | 6,0 | 46,2 |
| Capitulum | 2 | 2 | 2 | 2 | 1,0 | 7,7 |
| Scapholunatum | 4 | 3 | 4 | 2 | 2,0 | 15,4 |
| Pisiforme | 3 | 3 | 3 | 2 | 1,5 | 11,5 |
| Hamatum | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 3,8 |
| Triquetrum | 2 | 1 | 2 | 2 | 1,0 | 7,7 |
| Métacarpiens | 42 | 6 | 40 | 10 | 4,0 | 30,8 |
| Coxal | 3 | 1 | 2 | 1 | 2,0 | 15,4 |
| Fémur | 10 | 3 | 5 | 2 | 2,5 | 19,2 |
| Patella | 3 | 2 | 3 | 2 | 1,5 | 11,5 |
| Tibia | 16 | 6 | 9 | 2 | 4,5 | 34,6 |
| Fibula | 3 | 3 | 3 | 2 | 1,5 | 11,5 |
| Calcaneus | 9 | 5 | 11 | 2 | 5,5 | 42,3 |
| Talus | 10 | 5 | 10 | 2 | 5,0 | 38,5 |
| Cuboïde | 2 | 1 | 2 | 2 | 1,0 | 7,7 |
| Naviculaire | 4 | 2 | 4 | 2 | 2,0 | 15,4 |
| Cunéiforme3 | 5 | 4 | 5 | 2 | 2,5 | 19,2 |
| Métatarsiens | 49 | 7 | 43 | 8 | 5,4 | 41,3 |
| Phalanges I | 87 | 6 | 87 | 16 | 5,4 | 41,8 |
| Phalanges II | 42 | 4 | 42 | 18 | 2,3 | 17,9 |
| Phalanges III | 31 | 2 | 31 | 18 | 1,7 | 13,2 |
| Métapodes indéterminés | 20 | 2 | 20 | 18 | 1,1 | 8,5 |
| Sésamoïdes | 8 | 1 | 8 | - | - | - |
| Os pénien | 1 | 1 | 1 | - | - | - |
| TOTAL | 623 | NMI =13 | | | MAU = 10 | % max = 76,9 |

Tableau 138 : Décomptes obtenus à partir des restes de *Canis* de Coudoulous I

Toutes les parties anatomiques sont représentées, y compris les plus petits éléments des extrémités des pattes tels que les sésamoïdes et les phalanges. Le pourcentage de survie apparaît d'ailleurs relativement important (*i.e.* supérieur à 30 % pour plus d'un tiers des éléments considérés). Cette représentation anatomique confirme l'idée d'un apport naturel de cette espèce dans la cavité. Nous pouvons par ailleurs noter, sur les restes se rapportant à au moins deux individus (un jeune adulte et un adulte mûre), des traces de manducation. Il s'agit principalement d'enfoncements et de traces de « scoring » de faible intensité. Ces traces restent cependant anecdotiques puisqu'elles ne concernent que 2,4% des restes de Canidés étudiés. Néanmoins, elles attestent de la consommation ou modification des carcasses par un prédateur qui pourrait être un grand Canidé (*Canis* ou *Cuon*).

A. Données biologiques

1. Structure de population

Parmi les 13 *Canis* identifiés, toutes les classes d'âge sont représentées. La présence d'un individu immature est attesté par au moins trois restes : deux dents déciduales (Ud3 et LdC - Figure 160) et une épiphyse distale de tibia. A cela s'ajoutent 2 jeunes adultes, 6 adultes, 2 adultes mûres et 2 individus séniles, décomptés sur la base de l'usure dentaire.

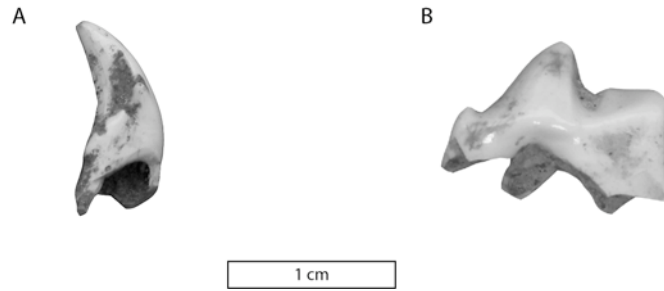


Figure 160 : Coudoulous I, déciduales de *Canis* : A : LdC gauche et B : Ud3 gauche

2. Homogénéité de la population

Afin d'obtenir des éléments complémentaires permettant de vérifier la relative contemporanéité de l'ensemble des restes de *Canis*, des remontages systématiques ont été testés. Au total, 18 raccords, 10 appariements et 5 restitutions articulaires ont été réalisés. L'analyse de la répartition spatiale de ces vestiges ainsi que la projection de ces remontages, nous apportent des données importantes. Il apparaît difficile de différencier clairement les ensembles tels qu'ils ont été définis à la fouille (Figure 161).

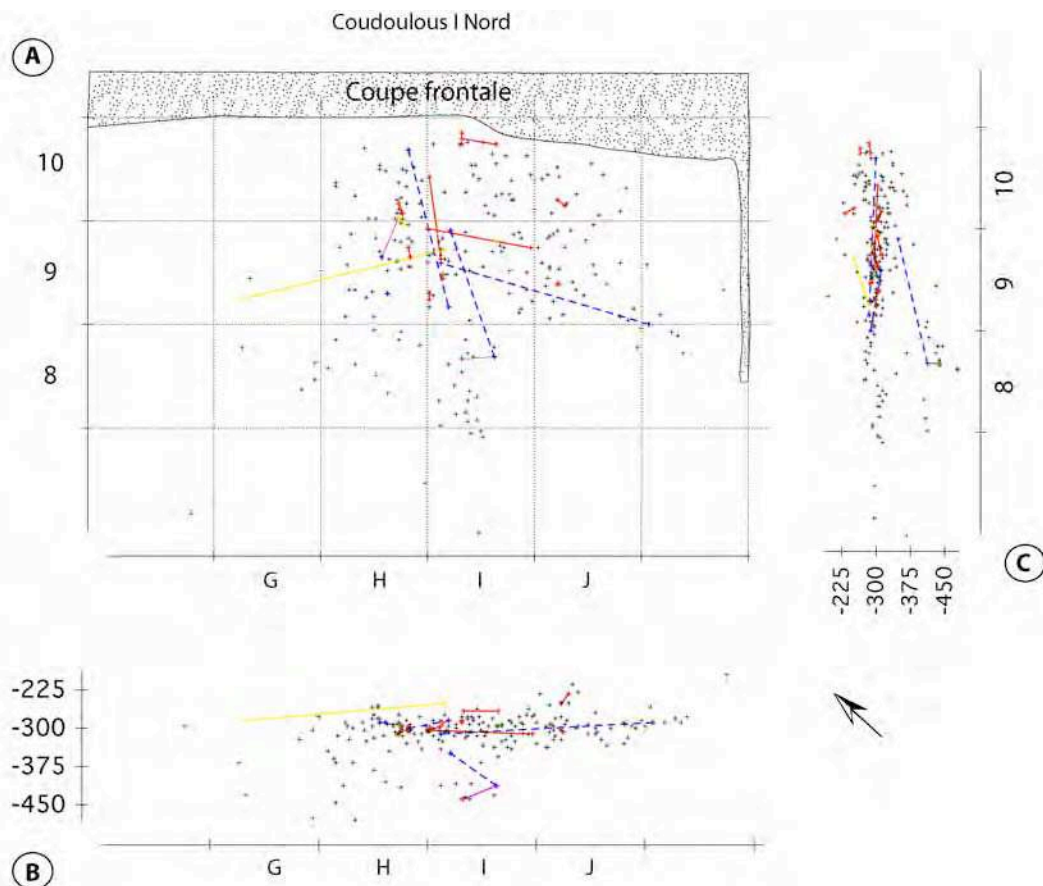


Figure 161 : Coudoulous I : Répartition des restes de Canidé dans l'ensemble inférieur du secteur nord. Projections zénitale (A), frontale (B) et sagittale (C). La flèche indique le Nord, l'échelle est donnée par les carrés de fouilles. Les raccords sont figurés en rouge, les appariements en bleu et les restitutions articulaires en jaune.

La distinction entre les ensembles 7 et 8 apparaît peu claire, notamment dans la partie avant du secteur nord, dans lequel des remontages ont été effectués entre les différentes couches (Figure 162). Ces résultats nous poussent par conséquent à considérer l'ensemble des *Canis* des niveaux 7 et 8 comme appartenant à une seule population.

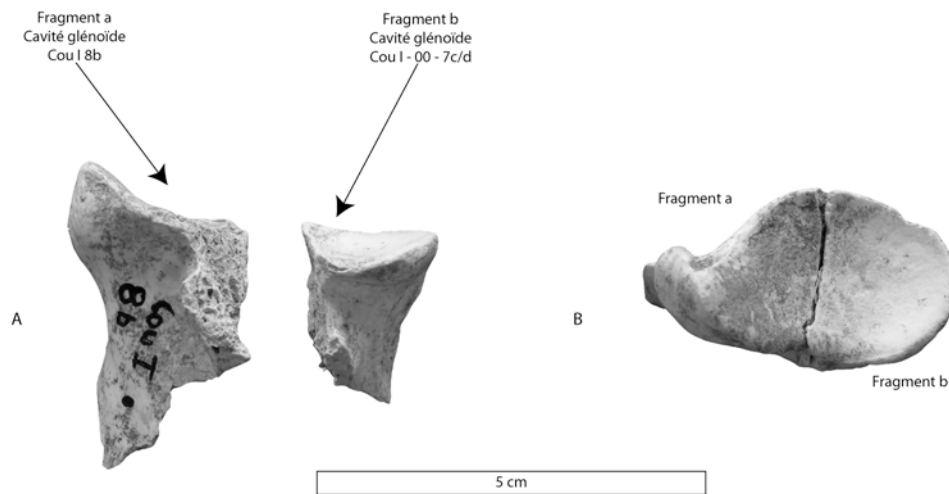


Figure 162 : Exemple de raccord effectué sur les restes de *Canis* de Coudoulous I. Raccord (B : vue proximale) entre deux fragments (A en vue latérale) de cavité glénoïde d'une scapula droite, l'un trouvé lors des fouilles Bonifay en 8b et l'autre, découvert en 2000 (fouille Jaubert) dans la couche 7c/d (les ensembles décrits étant par ailleurs les mêmes entre les deux fouilles).

3. Stature et sexe des individus

Représentatif d'un nombre d'individus tout à fait convenable pour les analyses statistiques, les restes de *Canis* de Coudoulous I sont cependant le plus souvent très fragmentés. De ce fait, la prise en considération de plusieurs données biométriques sur un individu pour en estimer la stature, s'avère difficile. Considérant deux mesures mandibulaires (la hauteur de la branche horizontale entre les deuxièmes et troisièmes prémolaires ainsi que la surface de la carnassière inférieure), nous avons estimé la masse corporelle moyenne des individus du gisement à 23,41 kg (Tableau 139). Cette masse basée sur une moyenne de seulement deux estimations, n'apparaît cependant pas fiable. En effet les tests de validation croisée basés sur la population actuelle référentielle du Portugal (cf. Partie 3) montrent qu'il est nécessaire d'utiliser au moins 3 équations pour une estimation fiable.

| H mand (LP3 - LP4) $y=1,8683x - 1,1519$ | Surface LM1 $y=1,0701x - 1,1596$ | Poids moyen calculé |
|--|-------------------------------------|---------------------|
| 21,00 | 23,62 | 22,31 |
| 23,48 | 25,55 | 24,51 |
| <i>poids moyen global</i> | | 23,41 |

Tableau 139 : Estimation du poids moyen des *Canis* de Coudoulous I

De manière à éliminer ce biais dans notre estimation de la masse corporelle, les surfaces des carnassières inférieures (au nombre de 8 à Coudoulous I) ont été comparées à celles des individus de Lunel-Viel 1, de La Fage et de l'Igüe des Rameaux, les deux dernières populations étant considérées comme de stature similaire (cf. chapitre précédent). L'ANOVA conduite à partir de ces données ne met pas en évidence de différence significative entre ces quatre populations ($p =$

0,5629). Bien que le poids moyen estimé apparaisse plus faible que celui obtenu sur les populations de l'Igue des Rameaux et de l'aven I de La Fage, la mise en évidence de biais d'estimation ainsi que les résultats de l'ANOVA sur la surface des carnassières inférieures nous pousse à considérer les individus de Coudoulous I, sur la base de la surface de la carnassière inférieure, comme semblables à ceux de Lunel-Viel 1, l'Igue des Rameaux et La Fage I. Rappelons toutefois que de petites différences entre la taille des individus de Lunel-Viel 1 et de ceux des Rameaux, ont également été mise en évidence. Ce résultat n'indique donc pas que les *Canis* de Coudoulous I sont strictement identiques à ceux des trois sites ici discutés, mais montre que sur la base de la surface de la LM1 (utilisée comme estimateur de la masse corporelle), on ne peut pas rejeter l'hypothèse d'égalité des populations.

En ce qui concerne le sexe des individus, la présence d'au moins un mâle est attesté par un os pénien identifié parmi les restes de *Canis*. Pour les autres individus, les dimensions des canines supérieures peuvent une nouvelle fois être utilisées. La distinction entre mâles et femelles est ici plus difficile à établir (Figure 163). Les données sont resserrées et la présence d'un très gros mâle (comparable aux plus gros mâles de l'Igue des Rameaux), rend la dispersion moins homogène que dans les autres populations. Il apparaît cependant que les deux sexes sont représentés dans le gisement, avec probablement, une majorité de mâles.

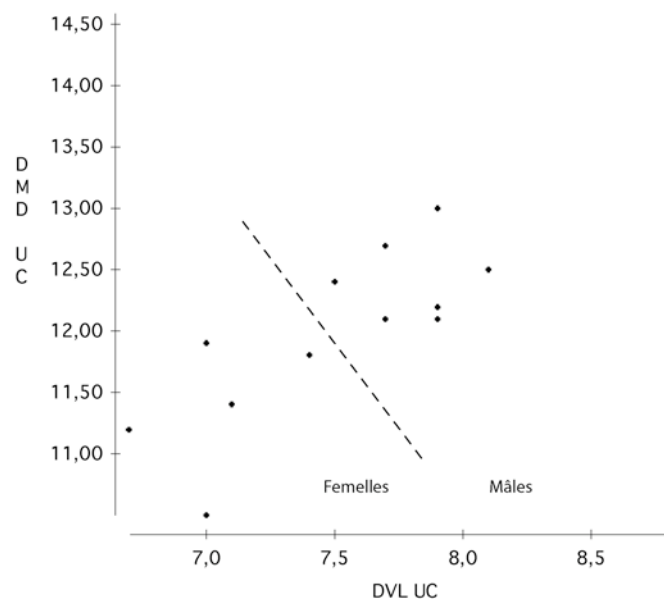


Figure 163 : Diagramme de dispersion des diamètres vestibulo-lingual et mésio-distal des canines supérieures des *Canis* de Coudoulous I.

B. Analyses morphométriques

1. Restes crâniens et dentaires

La fragmentation du matériel limite, comme pour le gisement de La Fage, les observations sur la morphologie crânienne des individus de Coudoulous I et leur comparaison avec d'autres populations actuelles et fossiles. Seuls quatre fragments crâniens de *Canis* ont été identifiés et n'apportent pas réellement d'informations diagnostiques. Les données biométriques dentaires

(Tableau 140, Tableau 141 et Tableau 142) peuvent toutefois être analysées et comparées aux autres populations, notamment celles des Rameaux et de La Fage.

Sur le maxillaire, les données analysées montrent que les *Canis* des gisements de Coudoulous I, La Fage et l'Igüe des Rameaux, sont comparables. Aucune différence de taille ou de forme n'apparaît entre les *Canis* de Coudoulous I et ceux des deux autres avens (Coudoulous I – Rameaux : Welch's $t = 0,6776$; $p = 0,50$ – Coudoulous I – La Fage : Welch's $t = 0,9201$; $p = 0,37$). Les résultats sont identiques sur les dents inférieures (Coudoulous I – Rameaux : Welch's $t = 1,2296$; $p = 0,23$ – Coudoulous I – La Fage : Welch's $t = 0,7744$; $p = 0,44$). Par rapport aux populations de loups actuels, des différences sont une fois encore mise en évidence et sont seulement liées à la stature. Elle est plus réduite chez les *Canis* de Coudoulous I (ici différence isométrique moyenne = - 0,73) que chez les loups de Bulgarie.

Il est intéressant de comparer la population de Coudoulous I à d'autres populations de la fin du Pléistocène moyen et déterminées comme appartenant à la sous-espèce *mediterraneus* ; les *Canis* du Lazaret et de Santenay. Les données biométriques recueillies sur la population du Lazaret (Valensi 1994) ne sont pas, si l'on tient compte des données sur les dents supérieures, différentes de celles sur la population de Coudoulous I (Welch's $t = 0,32$; $p = 0,7516$). Ce résultat est important puisqu'il pose la question de la validité de la sous-espèce *mediterraneus* définie sur la base de la population du Lazaret (*cf.* Partie 1). L'analyse des données sur les carnassières supérieures des *Canis* provenant de ces gisements de la deuxième moitié du Pléistocène moyen (Figure 164) démontre que deux groupes peuvent effectivement être individualisés. Néanmoins, les *Canis* du Lazaret pour lesquels nous ne disposons pas des données sur le DVL minimal, sont, eu égard au diamètre mésio-distal de leurs carnassières (DMD moy = 23,64 mm, $n=13$, Valensi 1994), plus comparables aux petits loups (sous-espèce *lunellensis*), plutôt que dans un groupe d'individus de plus forte stature, ici représenté par les individus du Santenay (Figure 164).

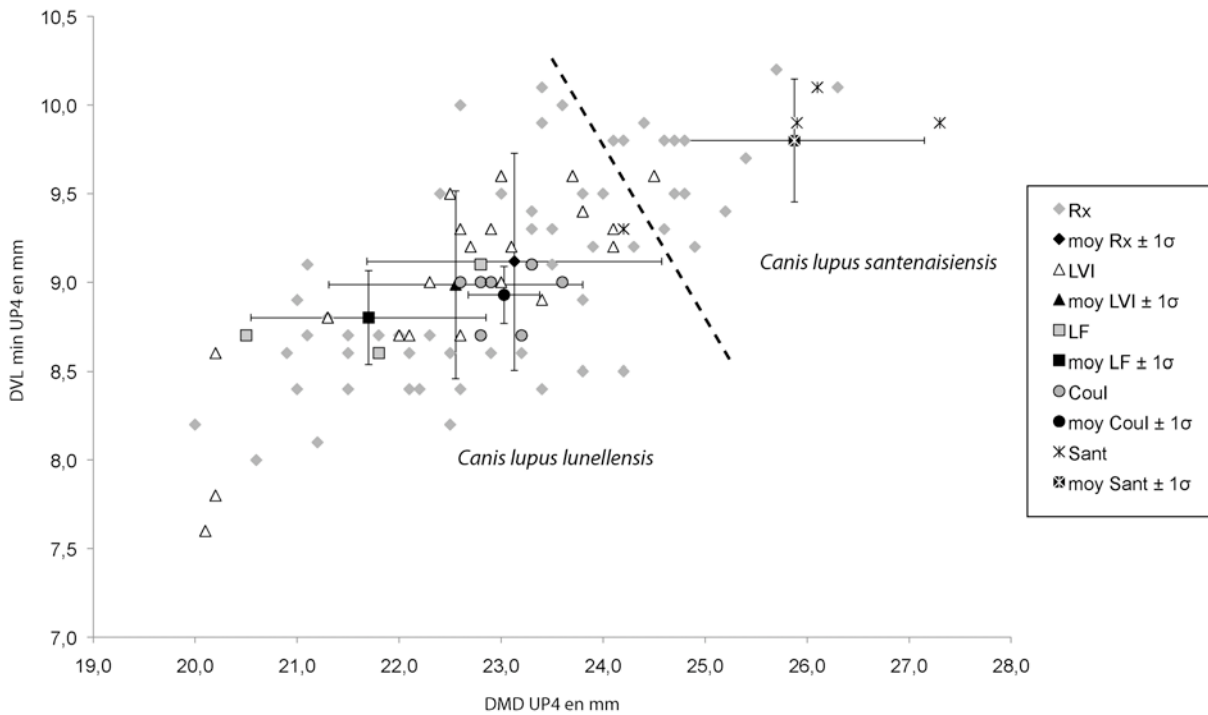


Figure 164 : Diagramme de dispersion du diamètre mésio-distal et diamètre vestibulo-lingual des carnassières supérieures des *Canis* des gisements de l'Igue des Rameaux (Rx), Lunel-Viel I (LVI), La Fage (LF), Coudoulous I (Coul) et Santenay (Sant).

Les données biométriques sur les dents inférieures (Tableau 143, Tableau 144 et Tableau 145), corroborent les résultats obtenus sur le maxillaire. La population de Coudoulous 1 ne présente, au niveau du système masticateur, aucune différence de taille ou de forme avec les populations de l'Igue des Rameaux et de l'aven de La Fage (Coudoulous 1 – Igue des Rameaux Welch's $t =$; $p = 0,23$; Coudoulous I – aven de La Fage Welch's $t =$; $p = 0,44$).

Si l'on prend en compte l'ensemble des données sur les carnassières inférieures, en incluant ceux sur les populations du Lazaret et de Santenay, la distinction entre 2 groupes est ici moins évidente, notamment en raison de la variabilité des populations de Lunel-Viel 1 et de l'Igue des Rameaux, qui englobent la quasi totalité des données (Figure 165).

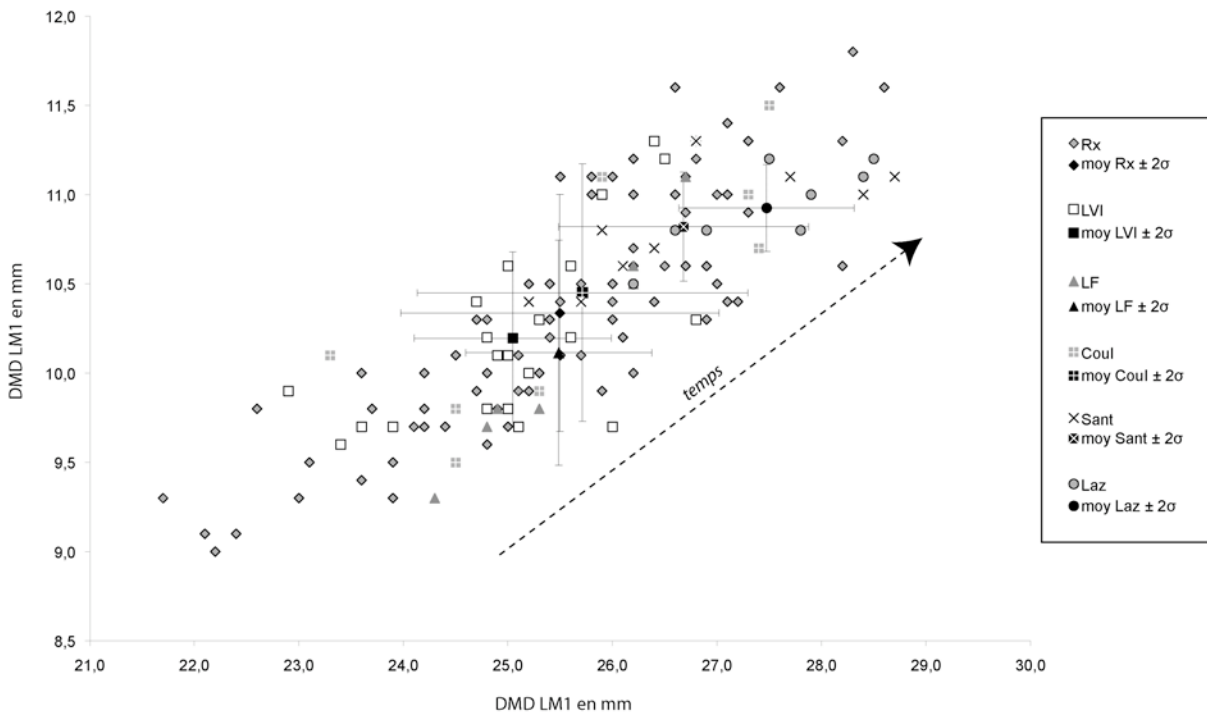


Figure 165 : Diagramme de dispersion du diamètre mésio-distal et diamètre vestibulo-lingual des carnassières inférieures des *Canis* des gisements de l'Igue des Rameaux (Rx), Lunel-Viel I (LVI), La Fage (LF), Coudoulous I (Coul), Santenay (Sant) et Le Lazaret (Laz).

Sur la base des mesures dentaires, les *Canis* de Coudoulous I, apparaissent identiques à ceux de l'Igue des Rameaux et de La Fage. Leur comparaison avec les *Canis* des gisements du Santenay et du Lazaret, démontre qu'il existe peu de différence biométrique, notamment par rapport à la seconde population, bien que cette dernière ait été utilisée pour définir une sous-espèce différente de celle de Lunel-Viel I.

2. Éléments du squelette post-crânien

a) Le membre antérieur

A partir des données sur le membre antérieur (Tableau 146 à Tableau 149), la population de Coudoulous I apparaît semblable à celle de l'Igue des Rameaux (Welch's $t = 1,73$; $p = 0,0974$), mais diffère de celle de La Fage, par une petite différence de taille (différence isométrique moyenne = 0,69).

b) Le membre postérieur

Sur le membre postérieur, les comparaisons menées à partir des données biométriques (Tableau 150 à Tableau 153), entre les *Canis* de Coudoulous I et ceux de la séquence 6 de l'Igue des Rameaux, indiquent qu'il n'existe pas de différence, de taille ou de forme entre ces deux groupes (Welch's $t = 1,86$; $p = 0,0901$).

III. Conclusions

La population de *Canis* de Coudoulous I, apparaît similaire d'un point de vue morphométrique, aux populations de l'Igue des Rameaux et de l'aven de La Fage. Cette population est donc, sur la base de ces données, attribuable à *Canis lupus lunellensis*. Plusieurs tendances sont toutefois perceptibles notamment au niveau de la carnassière inférieure, qui croit progressivement selon que l'on considère les populations de *Canis*, des plus anciennes au plus récentes (Figure 165).

Le statut de la sous-espèce *mediterraneus* est également discuté puisque les données biométriques sur la population du Lazaret, notamment sur la rangée dentaire supérieure, n'apparaissent pas significativement différentes de celles du groupe « Rameaux – La Fage – Coudoulous I ». La différence, plus marquée avec les *Canis* du Santenay, nous pousse d'une part à reconsidérer la synonymie proposée entre *mediterraneus* et *santenaisiensis* (Valensi 1994) et d'autre part, à remettre en cause la valeur sous-spécifique de la première de ces sous-espèces, ou du moins l'homogénéité de cette dernière. A partir des données biométriques disponibles dans la bibliographie (Argant 1989, Valensi 1994), nous pensons qu'il serait plus juste de reconsidérer le statut de *santenaisiensis*, qui peut avoir, d'après nos analyses une valeur chrono-géographique.

| Numéro | Carré | Couche | Partie | latéralisation | DMD des incisives sup | UI1 | | UI2 | | UI3 | | UC | |
|-------------------|-------|--------|--------|----------------|-----------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | | | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL |
| | | | | | | | | | | | | | |
| COU82 | I8 | 7ef | Hmax | D | 16,5 | 5,7 | 6,0 | 6,7 | 7,1 | 7,7 | 8,5 | | |
| COUNC | I10 | 7c/d | UI1 | D | | 5,6 | 6,7 | | | | | | |
| COUNC | J10 | 7ab | UI1 | G | | 5,6 | 6,7 | | | | | | |
| COU8207 | | 7e | UI2 | D | | | | 6,7 | 7,4 | | | | |
| COU188 | J9 | 7c/d | UI1 | G | | 6,4 | 6,7 | | | | | | |
| COUNC | M3-5 | 7c | UI3 | D | | | | | | 7,1 | 9,2 | | |
| COU22 | I7 | 7 | UI3 | D | | | | | | 7,1 | 8,1 | | |
| COU23 | I7 | 7 | UI3 | G | | | | | | 6,8 | 8,1 | | |
| COU3 | K9 | 7ab | UC | D | | | | | | | | 12,2 | 7,9 |
| COU8014 | | 6b' | UC | D | | | | | | | | 10,5 | 7,0 |
| COU58 | I9 | 7ab | UC | D | | | | | | | | 11,9 | 7,0 |
| COU37 | K4 | 7 | UC | G | | | | | | | | 13,0 | 7,9 |
| COU61 | I8 | 7e | UC | G | | | | | | | | 11,8 | 7,4 |
| COU166 | J10 | 7d | UC | G | | | | | | | | 12,7 | 7,7 |
| COU8040 | | 7e | UC | G | | | | | | | | 12,5 | 8,1 |
| COU508 | | 7c | UC | G | | | | | | | | 12,4 | 7,5 |
| COU2032 | | 7c | UC | G | | | | | | | | 14,0 | 8,8 |
| COU8201 | | 7e | UC | D | | | | | | | | 12,1 | 7,7 |
| COUNC | | 7 | UC | G | | | | | | | | 12,1 | 7,9 |
| COU83 | I10 | 7ab/c? | UC | G | | | | | | | | 11,4 | 7,1 |
| COU275 | I8 | 7e | Hmax | G | 18,0 | 5,4 | 6,2 | 6,9 | 6,9 | 7,0 | 8,4 | | |
| COUNnum | I10 | 7e | UI1 | D | | 5,8 | 6,0 | | | | | | |
| COU123 | H10 | 7e | UC | G | | | | | | | | 11,2 | 6,7 |
| COUNC | | 7c | UI2 | D | | | | 7,2 | 7,4 | | | | |
| moyenne | | | | | 17,25 | 5,75 | 6,38 | 6,88 | 7,20 | 7,14 | 8,46 | 12,14 | 7,59 |
| écart type | | | | | 1,0607 | 0,3450 | 0,3545 | 0,2363 | 0,2449 | 0,3362 | 0,4506 | 0,8665 | 0,5634 |

Tableau 140 : Coudoulous I. Mesures des incisives et canines supérieures (en mm).

| Numéro | Carré | Couche | Partie | latéralisation | UP1 | | L min pal - max pal | UP2 | | UP3 | | UP4 | | | |
|-------------------|--------|--------|--------|----------------|--------|--------|------------------------|--------|--------|--------|--------|-----------|----------|---------|---------|
| | | | | | DMD | DVL | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD vesti | DVL diag | DVL max | DVL min |
| | | | | | | | | | | | | | | | |
| COU7865 | | 7c | Hmax | D | | | | | | | | 23,2 | 23,0 | 12,9 | 8,7 |
| COU7865 | | 7c | Hmax | G | | | | | | | | 23,6 | 23,4 | 12,7 | |
| COU86 | H9 | 7ab | Hmax | D | | | 13,4 | 5,9 | 15,3 | 7,0 | | 23,3 | | | 9,0 |
| COU86 | H9 | 7ab | Hmax | G | | | | | 14,9 | 7,0 | | | | 12,0 | 9,1 |
| COU85 | I10 | 7ab | Hmax | D | | | | | | | | 23,9 | | | |
| COU20 | I8 | 7e | UP4 | G | | | | | | | | 22,6 | 22,3 | 11,8 | 9,0 |
| COU179 | H9 | 7f | UP4 | G | | | | | | | | 22,9 | 23,0 | 11,7 | 9,0 |
| COU101 | I10 | 7ab? | UP3 | D | | | | | 14,5 | 6,0 | | | | | |
| COUNC | | 6a | UP3 | G | | | | | 17,0 | 7,3 | | | | | |
| COU8005 | | 7c | UP3 | G | | | | | 15,0 | 6,1 | | | | | |
| COU8030 | | 7e | UP3 | G | | | | | 15,9 | 6,6 | | | | | |
| COU24 | I7 | 7 | UP3 | D | | | | | 15,6 | 5,8 | | | | | |
| COU7990 | | 7c | UP2 | D | | | 14,0 | 5,7 | | | | | | | |
| COU71 | I10 | 7ab/c? | UP2 | G | | | 14,3 | 6,4 | | | | | | | |
| COU59-61 | I10 | 7ab/c? | UP2 | D | | | 12,8 | 5,5 | | | | | | | |
| COU202 | I9 | 7d | UP1 | G | 8,0 | 5,6 | | | | | | | | | |
| COUNC | | 7 | UP1 | G | 8,1 | 5,4 | | | | | | | | | |
| COU8047 | | 7c | UP1 | D | 7,6 | 5,2 | | | | | | | | | |
| COU8048 | | 7c | UP1 | G | 7,9 | 5,2 | | | | | | | | | |
| COUNC | J9/J10 | 7c/d | UP1 | D | 7,0 | 4,5 | | | | | | | | | |
| COU275 | I8 | 7e | Hmax | D | | | 52,8 | 13,4 | 5,4 | | | 22,8 | 23,5 | 12,1 | 8,7 |
| COU275 | I8 | 7e | Hmax | G | | | | 13,7 | 5,6 | | | 22,8 | 23,5 | 11,8 | 9,0 |
| COU156 | I10 | 7e | UP1 | D | 8,7 | 5,6 | | | | | | | | | |
| moyenne | | | | | 7,88 | 5,25 | 52,80 | 13,60 | 5,75 | 15,46 | 6,54 | 23,14 | 23,12 | 12,14 | 8,93 |
| écart type | | | | | 0,5636 | 0,4087 | | 0,5254 | 0,3619 | 0,8223 | 0,5827 | 0,4470 | 0,4622 | 0,4721 | 0,1604 |

Tableau 141 : Coudoulous I. Mesures des prémolaires supérieures (en mm).

| Numéro | Carré | Couche | Partie | latéralisation | UM1 | | | | | | UM2 | | L rangée M |
|-------------------|-------|--------|--------|----------------|-----------|---------|----------|----------|----------|----------|--------|--------|------------|
| | | | | | DMD vesti | DVL mes | DVL dist | DMD para | DMD méta | DVL para | DMD | DVL | |
| COU7865 | | 7c | Hmax | D | 14,6 | 19,6 | 18,9 | 7,9 | 6,7 | 9,7 | | | |
| COU7865 | | 7c | Hmax | G | 14,6 | 19,5 | 18,9 | 7,9 | 6,7 | 10,0 | 8,3 | 12,7 | 23,0 |
| COU86 | H9 | 7ab | Hmax | G | 14,6 | 21,7 | 20,2 | | 8,2 | 6,4 | 10,5 | | |
| COU85 | I10 | 7ab | Hmax | G | 14,5 | | | | 7,8 | 6,7 | 10,3 | | |
| COU395 | E10 | | UM1 | G | 13,8 | 18,9 | 17,2 | | 7,8 | 6,0 | 10,2 | | |
| COU275 | I8 | 7c | Hmax | D | 14,8 | 18,8 | 17,6 | | 7,9 | 6,9 | 10,0 | 8,9 | 13,0 |
| COU275 | I8 | 7c | Hmax | G | 14,7 | 19,5 | 18,1 | | 7,8 | 6,9 | 10,0 | | |
| moyenne | | | | | 14,51 | 19,67 | 18,48 | 7,90 | 6,61 | 10,10 | 8,60 | 12,85 | 23,25 |
| écart type | | | | | 0,3288 | 1,0520 | 1,0834 | 0,1414 | 0,3185 | 0,2582 | 0,4243 | 0,2121 | 0,3536 |

Tableau 142 : Coudoulous I. Mesures des molaires supérieures (en mm)

| Numéro | Partie | latéralisation | H mand (LP3-LP4) | I mand (LP3-LP4) | LI1 | | LI2 | | LI3 | | LC | | Diamètre C-LP1 | LP1 | |
|-------------------|--------|----------------|------------------|------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|----------------|--------|--------|
| | | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | DMD | DVL |
| COU8086-7c | Hmdbl | D | | | | | | | | | 11,6 | 8,5 | | | |
| COU2138-7c | Hmdbl | G | | | | | | | | | 13,1 | 8,3 | | | |
| COU166J9-7c | LI2 | D | | | | | 6,3 | 6,5 | | | | | | | |
| COU79 I8-7ef | Hmdbl | D | 21,1 | 9,6 | | | | | | | | | | | |
| COU#76 I8-7ef | LI3 | D | | | | | | | 6,6 | 6,5 | | | | | |
| COUNC H8-7c | LI3 | G | | | | | | | 7,2 | 7,2 | | | | | |
| COUNC I10-7d | LI3 | G | | | | | | | 5,8 | 6,3 | | | | | |
| COU48 I8-7e | LI3 | G | | | | | | | 6,0 | 6,4 | | | | | |
| COUNC I8-7e | LI3 | D | | | | | | | 7,2 | 7,0 | | | | | |
| COU7989-7c | LI3 | D | | | | | | | 6,2 | 6,9 | | | | | |
| COU149 I9-7c | LI3 | D | | | | | | | 7,1 | 6,7 | | | | | |
| COUNC I10-7d | LI2 | G | | | | | 4,2 | 5,4 | | | | | | | |
| COUNC I9-7d | LI3 | G | | | | | | | 6,3 | 6,3 | | | | | |
| COU#85 I8-7ef | LI2 | D | | | | | | | 5,5 | 6,2 | | | | | |
| COUNC H9-7ab | LI2 | G | | | | | | | 4,5 | 5,9 | | | | | |
| COUNC I9-7d | LI1 | D | | | 3,7 | 5,0 | | | | | | | | | |
| COU224 I9-7e | LI2 | G | | | | | | | 4,6 | 5,7 | | | | | |
| COUNC I8-7e | LI1 | D | | | 3,5 | 5,0 | | | | | | | | | |
| COUNC M3/4-7c | LP1 | G | | | | | | | | | | | | 6,0 | 4,7 |
| COUNC J9-7d | LP1 | G | | | | | | | | | | | | 5,3 | 4,4 |
| COUNC SUD 7 | LP1 | D | | | | | | | | | | | | 5,8 | 3,7 |
| COU61 M3 7c/e | LC | G | | | | | | | | | 12,3 | 8,2 | | | |
| COU77 J10 7ab | LC | G | | | | | | | | | 10,7 | 7,2 | | | |
| COU154 I10 7d/e | LC | G | | | | | | | | | 11,6 | 7,3 | | | |
| COU8313 7b | LC | G | | | | | | | | | 11,9 | 8,0 | | | |
| COU162 I9 7d | LC | G | | | | | | | | | 12,4 | 7,8 | | | |
| COUNC 7 | LC | D | | | | | | | | | 12,2 | 7,8 | | | |
| COUNC 7 | LC | D | | | | | | | | | 12,0 | 7,0 | | | |
| COU240 G9 8b | LC | D | | | | | | | | | 12,8 | 8,2 | | | |
| COU2124 | LC | D | | | | | | | | | 12,1 | 7,8 | | | |
| COU7993 7c | LC | D | | | | | | | | | 12,7 | 7,9 | | | |
| COU110 H10 7c | LC | D | | | | | | | | | 12,9 | 8,4 | | | |
| COU2039 7c | LC | D | | | | | | | | | 12,3 | 7,9 | | | |
| COU268 I9 7e | Hmdbl | G | 22,4 | 10,9 | | | | | | | | | | | |
| COUNC J10 7c | LP1 | D | | | | | | | | | | | | 7,1 | 4,5 |
| COU275 I8 7e | Hmdbl | G | | | | | | | | | 11,6 | 7,5 | 2,1 | | |
| COUNnum I8 7e | LI3 | G | | | | | | | 6,7 | 6,4 | | | | | |
| COUNnum H5 | LI3 | G | | | | | | | 6,6 | 8,0 | | | | | |
| COU7987 I8 7d | LI3 | G | | | | | | | 6,2 | 6,8 | | | | | |
| COU275 I8 7e | LC | D | | | | | | | | | 12,7 | 7,8 | | | |
| COU124 H8 7c | LI3 | D | | | | | | | 5,9 | 6,3 | | | | | |
| COU163 I10 7e | LI2 | D | | | | | 4,7 | 6,0 | | | | | | | |
| COUNC 7c | LI3 | D | | | | | | | 6,2 | 6,4 | | | | | |
| moyenne | | | 21,75 | 10,25 | 3,60 | 5,00 | 4,97 | 5,95 | 6,46 | 6,71 | 12,18 | 7,85 | 2,10 | 6,05 | 4,33 |
| écart type | | | 0,9192 | 0,9192 | 0,1414 | 0,0000 | 0,7840 | 0,3834 | 0,4822 | 0,4890 | 0,6156 | 0,4305 | | 0,7594 | 0,4349 |

Tableau 143 : Coudoulous I. Mesures des héli-mandibules, incisives, canines et première prémolaire inférieures (en mm).

| Numéro | Carré | Couche | Partie | latéralisation | LP2 | | LP3 | | LP4 | | larg max mand | H mand entre LM1-LM2 | LM1 | | | |
|-------------------|-------|--------|--------|----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------------|----------------------|--------|-----------|--------|----------|
| | | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | | DMD | DMD trigo | DVL | DVL talo |
| COUNC | H8 | ba | Hmdbl | G | | | | | | | | | 27,3 | 19,3 | 11,0 | 10,8 |
| COU8086 | | 7c | Hmdbl | D | 13,0 | 6,4 | | | | | 14,1 | 26,9 | 25,8 | 19,0 | | |
| COU2138 | | 7c | Hmdbl | G | 12,5 | 5,6 | | | 16,2 | 8,5 | | 29,2 | 27,5 | 20,2 | 11,5 | 10,3 |
| COU3 | J9 | | Hmdbl | G | 11,9 | 6,1 | 12,9 | 6,5 | 15,1 | 7,4 | 13,4 | | | | | |
| COU27-29 | J10 | 7c | Hmdbl | D | | | | | | | 13,2 | 24,6 | 25,9 | 18,3 | 11,1 | 10,7 |
| COU166 | J9 | 7c | LI2 | D | | | | | | | | | | | | |
| COU79 | I8 | 7ef | Hmdbl | D | | | 13,4 | 6,0 | 14,9 | 6,9 | 11,8 | 23,7 | 24,5 | 17,5 | 9,5 | 9,0 |
| COULO31 | | 7 | LM1 | G | | | | | | | | | 27,4 | 18,9 | 10,7 | 10,1 |
| COU#77 | I8 | 7ef | LP2 | D | 11,9 | 5,5 | | | | | | | | | | |
| COU29 | K8 | 7d | LP2 | G | 11,5 | 5,4 | | | | | | | | | | |
| COU101 | I9 | 7c | LP3 | G | | | 12,4 | 6,1 | | | | | | | | |
| COU120 | H9 | 7c | LP3 | G | | | 12,5 | 5,4 | | | | | | | | |
| COU44 | I9 | 7ab | LP4 | G | | | | | 14,8 | 7,1 | | | | | | |
| COU11 | L3 | 7c | LP4 | G | | | | | 16,3 | 7,3 | | | | | | |
| COU106 | I9 | 7c | LP4 | D | | | | | 15,5 | 7,5 | | | | | | |
| COU268 | I9 | 7e | Hmdbl | G | | | 13,3 | 6,0 | | | 12,4 | 25,8 | 25,3 | 18,5 | 9,9 | 9,0 |
| COU275 | I8 | 7e | Hmdbl | G | 11,7 | 5,4 | 13,7 | 6,2 | | | | | 24,5 | 17,9 | 9,8 | 9,4 |
| COU165 | H9 | 7e | LP2 | G | 11,1 | 4,9 | | | | | | | | | | |
| COUNC | | 7c | LM1 | G | | | | | | | | | 23,3 | 16,7 | 10,1 | 9,4 |
| moyenne | | | | | 11,94 | 5,61 | 13,03 | 6,03 | 15,47 | 7,45 | 12,98 | 26,04 | 25,72 | 18,48 | 10,45 | 9,84 |
| écart type | | | | | 0,6321 | 0,4947 | 0,5203 | 0,3615 | 0,6532 | 0,5577 | 0,8955 | 2,1408 | 1,4805 | 1,0353 | 0,7211 | 0,7308 |

Tableau 144 : Mesures des héli-mandibules, prémolaires et carnassières inférieures (en mm).

| Numéro | Carré | Couche | Partie | latéralisation | DMD de la LM2 | DVL de la LM2 | DMD de la LM3 | DVL de la LM3 |
|-------------------|-------|--------|--------|----------------|---------------|---------------|---------------|---------------|
| COU8086 | | 7c | Hmdbl | D | 10,5 | 8,2 | | |
| COU2138 | | 7c | Hmdbl | G | 11,6 | 8,4 | | |
| COU3 | J9 | | Hmdbl | G | 10,6 | 7,6 | | |
| COU27-29 | J10 | 7c | Hmdbl | D | | 8,7 | | |
| COU79 | I8 | 7ef | Hmdbl | D | 11,3 | 8,5 | | |
| COULO32 | | 7 | LM2 | G | 11,7 | 9,4 | | |
| COULO3 | SUD | 7e? | LM3 | G | | | 6,2 | 6,0 |
| COUNC | | 7c | LM3 | D | | | 5,5 | 4,9 |
| COUNC | I9 | 7d | LM3 | G | | | 5,8 | 5,0 |
| COU268 | I9 | 7c | Hmdbl | G | 11,3 | 8,0 | | |
| COU275 | I8 | 7c | Hmdbl | G | 11,1 | 8,1 | | |
| COU107 | H8 | 7c | LM2 | G | 11,8 | 8,5 | | |
| moyenne | | | | | 11,24 | 8,38 | 5,83 | 5,30 |
| écart type | | | | | 0,4838 | 0,5044 | 0,3512 | 0,6083 |

Tableau 145 : Coudoulous I : mesures des deuxièmes et troisièmes molaires inférieures (en mm)

| Numéro | Carré | Couche | latéralisation | DT mini diaphyse | DT milieu dia | DAP milieu dia | DT distal max | DT max trochlée | DAP mini trochlée | DAP trochlée med | DAP trochlée lat | H trochlée | DT fosse ole |
|--------------------|-------|--------|----------------|------------------|---------------|----------------|---------------|-----------------|-------------------|------------------|------------------|------------|--------------|
| COU I 74-80 | H10 | 7ab | D | 14,4 | 14,5 | 19,8 | 38,7 | 26,2 | 15,4 | 31,2 | 22,8 | 20,6 | 13,3 |
| COU I 7832 | | 7e | D | | | | 34,3 | 23,4 | 14,2 | 28,2 | 23,2 | 20,2 | 10,0 |
| COU I 2024 | | 7c | G | | | | 36,7 | 25,9 | 14,5 | 29,8 | 21,4 | 19,0 | 10,7 |
| COU I 80-82 | I8 | 7ef | G | 11,7 | 11,8 | 15,4 | | 23,1 | 13,9 | 26,9 | 21,0 | 18,0 | 9,8 |
| Moyenne | | | | 13,05 | 13,15 | 17,60 | 36,57 | 24,65 | 14,50 | 29,03 | 22,10 | 19,45 | 10,95 |
| Ecart type | | | | 1,9092 | 1,9092 | 3,1113 | 2,2030 | 1,6258 | 0,6481 | 1,8733 | 1,0646 | 1,1818 | 1,6135 |

Tableau 146 : Coudoulous I. Mesures en mm des humérus de *Canis*.

| Numéro | latéralisation | L max | L physiologique | DAP prox max | DT prox max | DAP dital max | DT distal max | DT facette arti distale |
|-------------------|----------------|--------|-----------------|--------------|-------------|---------------|---------------|-------------------------|
| COU I Nnum | D | | | | | 14,9 | 26,9 | 20,0 |
| COU I Nnum | D | | | 13,4 | 20,3 | | | |
| COU I 306 | D | | | | | 15,5 | 28,4 | 21,4 |
| COU I 104 | G | | | | | 14,9 | 27,5 | 21,4 |
| COU I 77 | G | 178,9 | 174,9 | 13,0 | 19,2 | 14,7 | 25,2 | 20,0 |
| moyenne | | 178,90 | 174,90 | 13,20 | 19,75 | 15,00 | 27,00 | 20,70 |
| écart type | | | | 0,2828 | 0,7778 | 0,3464 | 1,3491 | 0,8083 |

 Tableau 147 : Coudoulous I. Mesures en mm des radius de *Canis*.

| Numéro | latéralisation | H max S arti | DT max S articulaire | DAP mini olécrâne | DT S médiale | DT S latérale | DAP olécrâne | DT proc anconeus | DAP proc anconeus |
|-------------------|----------------|--------------|----------------------|-------------------|--------------|---------------|--------------|------------------|-------------------|
| COU I 16 | G | 23,8 | | 22,7 | 6,7 | | 27,0 | 13,2 | 24,8 |
| COU I 25 | G | 26,5 | 18,6 | 25,4 | 8,4 | 11,8 | 29,7 | 14,1 | |
| COU I 8269 | D | | 20,6 | | 8,0 | 12,1 | | | |
| COU I 227 | D | 24,6 | 19,0 | 22,0 | 8,9 | 11,1 | 27,5 | 13,8 | 22,8 |
| COU I 129 | D | 23,1 | 16,3 | 20,9 | 8,0 | 9,9 | 25,7 | | |
| COU I 7 | D | 25,1 | | 23,6 | | | 27,5 | | |
| moyenne | | 24,62 | 18,63 | 22,92 | 8,00 | 11,23 | 27,48 | 13,70 | 23,80 |
| écart type | | 1,2988 | 1,7746 | 1,7021 | 0,8155 | 0,9777 | 1,4429 | 0,4583 | 1,4142 |

 Tableau 148 : Coudoulous I. Mesures en mm des ulnas de *Canis*.

| Numéro | Partie | latéralisation | couche | Longueur | DT distal max | DAP distal | DT prox | DAP prox | DAP milieu | DT au milieu |
|---------------|--------|----------------|--------|----------|---------------|------------|---------|----------|------------|--------------|
| COU I 201 | Mtc1 | G | | 26,4 | | | | | | |
| COU I Nnum | Mtc1 | D | | 24,5 | | | | | | |
| COU I 8264 | Mtc2 | D | | 63,5 | 9,1 | 8,4 | 6,9 | 11,4 | 5,9 | 6,5 |
| COU I 8261 | Mtc2 | D | | 73,3 | 11,1 | 10,1 | 8,2 | 13,6 | 7,4 | 7,5 |
| COU I 22 | Mtc2 | D | | 72,7 | 11,2 | 10,3 | | 13,5 | 7,3 | 7,8 |
| COU I 21 | Mtc2 | D | | 70,0 | 10,8 | | | | 7,7 | 7,1 |
| COU I 44 | Mtc2 | D | | 63,4 | 9,5 | 8,1 | 6,7 | 10,4 | 6,3 | 7,1 |
| COU I 2061 | Mtc2 | G | | 73,4 | 11,3 | 10,2 | 8,1 | 13,7 | 7,5 | 7,4 |
| COU I Nnum | Mtc2 | G | | 67,0 | 11,2 | 9,4 | 7,4 | 12,1 | 7,0 | 7,5 |
| COU I 201 | Mtc2 | G | | | 11,1 | 9,9 | | | 8,0 | 7,3 |
| COU I 2028 | Mtc2 | G | | | 10,7 | | | | 6,6 | 7,2 |
| COU I 8233 | Mtc2 | G | | | 11,8 | 10,9 | | | | |
| COU I 9 | Mtc2 | G | | | | | 8,3 | 13,6 | | |
| COU I 8237 | Mtc3 | D | 7 | | | | 9,7 | 13,4 | 5,9 | 7,6 |
| COU I Nnum | Mtc3 | G | 8b | 80,6 | 10,4 | 11,2 | 9,3 | 13,9 | 6,0 | 7,5 |
| COU I 2062 | Mtc3 | G | 7c | 85,0 | 10,3 | 11,5 | 10,1 | 14,1 | 6,9 | 7,5 |
| COU I 201 | Mtc3 | G | 8d | | 10,5 | 11,0 | | | 6,0 | 7,4 |
| COU I 95 | Mtc3 | G | 7ab | | 10,1 | 11,0 | 8,9 | 13,4 | 6,2 | 7,6 |
| COUNC | Mtc3 | G | 8d | 73,2 | 9,7 | 10,3 | | | 5,2 | 6,9 |
| COU I 82 | Mtc4 | D | 7c | 79,1 | 9,7 | 10,2 | 8,6 | 11,6 | 6,2 | 6,5 |
| COU I 20 | Mtc4 | D | 7c | | | | 7,9 | 10,4 | | |
| COU I 8315 | Mtc4 | D | 7f | | | | 9,2 | 11,9 | 6,4 | 7,4 |
| COU I 90 | Mtc4 | G | 7ab | | 9,0 | | 7,5 | 10,7 | 5,9 | 6,9 |
| COU I 2100 | Mtc4 | G | 7c | | | | 7,7 | 11,2 | | |
| COU I 2138bis | Mtc4 | G | 7c | | | | 9,3 | 12,7 | 7,2 | 7,1 |
| COU I 201 | Mtc4 | G | 8d | 77,0 | 10,2 | 11,0 | 9,3 | 12,9 | 7,0 | 7,1 |
| COU I Nnum | Mtc4 | G | 7 | | | | 8,5 | 11,6 | | |
| COU I Nnum | Mtc5 | D | 7c | 66,0 | 11,3 | | 12,7 | 12,1 | 6,3 | 7,7 |
| COU I 7477 | Mtc5 | D | 7 | | | | 11,6 | 10,9 | | |
| COU I 8262 | Mtc5 | D | 7f | | | | 12,6 | 12,8 | | |
| COU I 11693 | Mtc5 | G | 7b | | | | 10,6 | 9,9 | | |
| COU I 8158 | Mtc5 | G | 7 | | 11,6 | 10,5 | | | | |
| COU I 7945 | Mtc5 | G | 7c | | | | 12,9 | 12,1 | | |
| COU I 2066 | Mtc5 | G | 7c | | | | 11,6 | 11,1 | | |

 Tableau 149 : Coudoulous I. Mesures en mm des métacarpiens de *Canis*.

| Numéro | Carré | Couche | latéralisation | DT prox max | DAP mini prox | DAP max de la tête |
|-------------------|-------|--------|----------------|-------------|---------------|--------------------|
| COU192 | I9 | 7d | G | | | 20,7 |
| COU109 | I9 | 7c | D | | | 20,4 |
| COU2065 | | 7c | D | 44,0 | 6,4 | 20,7 |
| moyenne | | | | 44,00 | 6,40 | 20,60 |
| écart type | | | | | | 0,1732 |

Tableau 150 : Coudoulous I. Mesures en mm des fémurs de *Canis*.

| Numéro | latéralisation | DT prox max | DAP prox | DT mini diaphyse | DT distal max | DAP distal max | DT milieu | DAP milieu |
|-------------------|----------------|-------------|----------|------------------|---------------|----------------|-----------|------------|
| COU48-60 | D | | | 13,0 | 24,7 | 17,1 | 13,6 | 14,2 |
| COU42 | D | | | | 25,8 | 17,4 | | |
| COU2108 | D | 38,8 | 40,8 | | | | | |
| COU2025 | D | | | 14,8 | 25,5 | | | |
| COUNnum | D | | | 13,8 | 25,8 | 19,3 | | |
| COU69 | G | | | | | | 13,9 | 15,3 |
| COU8021 | G | | | | 23,6 | 18,4 | | |
| COU200 | G | | | 14,2 | 26,4 | 19,3 | 15,4 | 14,6 |
| COU206 | G | | | | 25,6 | 18,8 | | |
| moyenne | | 38,80 | 40,80 | 13,95 | 25,34 | 18,38 | 14,30 | 14,70 |
| écart type | | | | 0,7550 | 0,9199 | 0,9453 | 0,9644 | 0,5568 |

Tableau 151 : Coudoulous I. Mesures en mm des tibias de *Canis*.

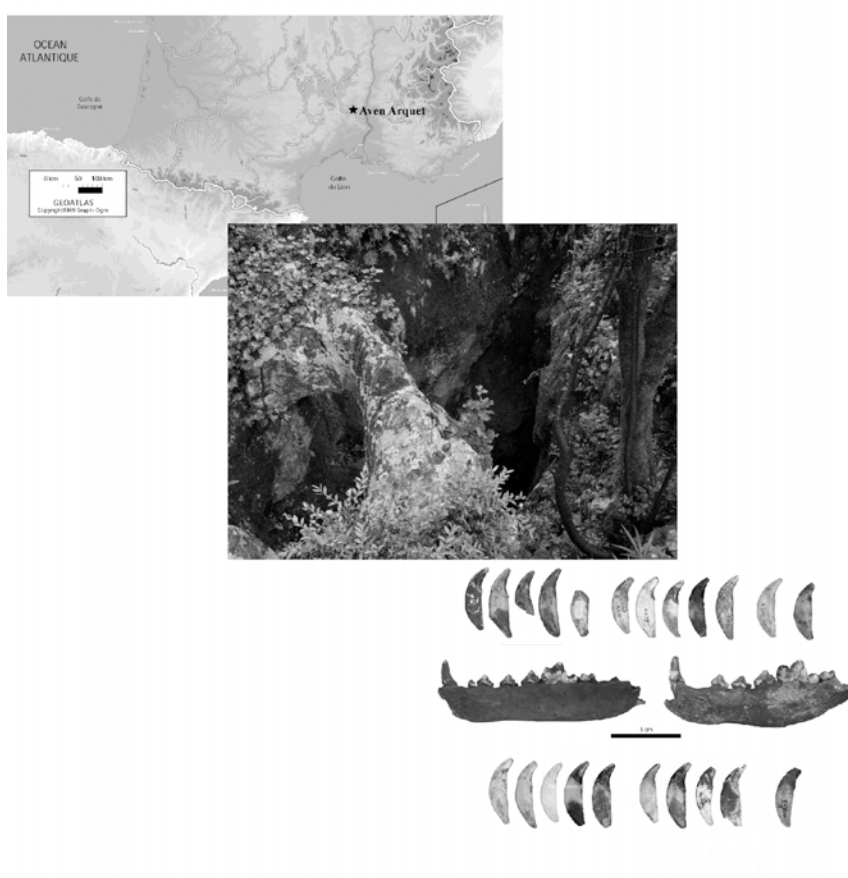
| Numéro | Description | latéralisation | L max calca | DT milieu calca | DT max calca | DAP max calca | DAP max talus | DT de la tête talus | DT trochlée talus | DT mini col talus | H max | DAP troch med talus |
|-------------------|-------------|----------------|-------------|-----------------|--------------|---------------|---------------|---------------------|-------------------|-------------------|--------|---------------------|
| COU179 | Calcaneus | G | 49,4 | 8,0 | 20,3 | 22,0 | | | | | | |
| COU76 | Calcaneus | G | 49,1 | 9,0 | 21,6 | 21,3 | | | | | | |
| COU2033 | Calcaneus | G | 48,7 | 9,8 | | 20,6 | | | | | | |
| COU7356 | Calcaneus | D | 47,4 | 8,4 | 20,1 | 20,8 | | | | | | |
| COU2027 | Calcaneus | D | 48,9 | 9,0 | 19,9 | | | | | | | |
| COU67 | Talus | G | | | | | 30,2 | 13,8 | 16,1 | 11,1 | 17,0 | 19,1 |
| COU28 | Talus | D | | | | | 29,8 | 13,6 | 15,9 | 10,7 | 17,0 | 20,4 |
| COU204 | Talus | G | | | | | | | 17,5 | | | 20,6 |
| COU233 | Talus | G | | | | | 31,6 | 15,1 | 17,4 | 13,3 | 16,3 | 21,1 |
| COUNnum | Talus | G | | | | | | 16,5 | | | | |
| COU8236 | Talus | G | | | | | | 13,4 | | | | |
| COU100 | Talus | D | | | | | | | 16,0 | 10,7 | | 19,7 |
| COU8266 | Talus | D | | | | | 31,8 | 14,5 | 17,2 | 12,6 | 16,7 | 20,4 |
| COU183 | Talus | D | | | | | 29,9 | 13,4 | 16,7 | 11,2 | 16,9 | 21,0 |
| moyenne | | | 48,70 | 8,84 | 20,48 | 21,18 | 30,66 | 14,33 | 16,69 | 11,60 | 16,78 | 20,33 |
| écart type | | | 0,7714 | 0,6841 | 0,7676 | 0,6238 | 0,9633 | 1,1456 | 0,6914 | 1,0881 | 0,2950 | 0,7111 |

Tableau 152 : Coudoulous I. Mesures en mm des calcaneus et talus de *Canis*.

| Numéro | Partie | latéralisation | Longueur | DT distal max | DAP distal | DT prox | DAP prox | DAP milieu | DT au milieu |
|------------------------|--------|----------------|----------|---------------|------------|---------|----------|------------|--------------|
| COU I Nnum | Mtt2 | G | 76,3 | 10,7 | 9,8 | 13,9 | 5,8 | 6,7 | 7,4 |
| COU I 119 | Mtt2 | D | | | | 6,2 | | | |
| COU I 8039-8041 | Mtt2 | D | 81,5 | 11,5 | | 6,0 | | 7,3 | 7,3 |
| COU I 2106 | Mtt2 | G | | | | | | 7,6 | 7,2 |
| COU I 25b | Mtt2 | G | | | | 6,3 | 14,4 | | |
| COU I Nnum | Mtt2 | G | | | | 6,0 | 14,0 | | |
| COU I 7962-8051 | Mtt2 | G | 81,7 | 10,7 | 9,9 | 6,5 | 14,4 | 8,3 | 7,0 |
| COUNC | Mtt2 | D | 67,3 | 9,4 | 8,9 | | | 6,1 | 6,5 |
| COU I 8001 | Mtt3 | D | | | | 9,6 | 14,7 | | |
| COU I 7997 | Mtt3 | D | | 10,5 | 11,2 | | | | |
| COU I Nnum | Mtt3 | D | | | | | | 6,2 | 8,3 |
| COU I 2104 | Mtt3 | D | | | | 10,0 | 15,6 | 6,3 | 7,8 |
| COU I 507 | Mtt3 | D | | 9,9 | 9,7 | | | 6,7 | 8,2 |
| COU I 268 | Mtt3 | D | 88,6 | 10,1 | 10,9 | 9,9 | | 6,1 | 8,5 |
| COU I Nnum | Mtt3 | G | | | | 11,0 | 17,3 | | |
| COU I 191 | Mtt4 | G | | | | | | 7,6 | 7,9 |
| COU I Nnum | Mtt4 | G | | | | 8,0 | 14,5 | 6,0 | 7,6 |
| COU I 509 | Mtt4 | G | | | | 7,4 | 14,0 | | |
| COU I 106 | Mtt4 | G | 81,2 | 9,3 | 10,0 | 7,2 | 13,4 | 5,9 | 6,9 |
| COU I 8277-8283 | Mtt4 | G | 85,0 | 9,3 | 9,7 | 6,7 | 14,2 | 6,6 | 7,0 |
| COU I 112 | Mtt4 | D | | | | 6,8 | 12,4 | | |
| COU I Nnum | Mtt4 | D | | | | 7,1 | 13,1 | | |
| COU I 30 | Mtt4 | D | | | | 7,4 | 14,4 | 5,9 | 8,0 |
| COU I 11 | Mtt4 | D | 85,1 | 9,6 | 10,6 | 6,9 | 14,3 | 6,8 | 7,7 |
| COU I 8242-8265 | Mtt4 | D | 93,8 | 9,9 | 10,7 | 7,8 | 14,9 | 7,3 | 8,0 |
| COU I 2105 | Mtt4 | D | | | | 7,1 | 13,0 | | |
| COU I 4 | Mtt5 | D | 72,2 | 8,8 | 8,6 | 7,0 | 11,0 | 6,1 | 5,5 |
| COU I Nnum | Mtt5 | G | | | | 8,0 | 13,0 | | |
| COU I 66 | Mtt5 | G | | | | 8,4 | | | |
| COU I 8276-8279 | Mtt5 | G | | | | 8,4 | 13,7 | 6,4 | 8,9 |
| COU I 2042 | Mtt5 | G | | | | 7,5 | 13,0 | | |
| COU I 8278-8280 | Mtt5 | G | 77,2 | 9,7 | 9,4 | 7,7 | 12,8 | | |

Tableau 153 : Coudoulous I. Mesures en mm des métatarsiens de *Canis*.

Chapitre 5



Aven de l'Arquet

I. Présentation du gisement

Situé dans le Gard, sur la commune de Barjac, l'aven a été découvert en novembre 1986 par la Société cévenole de spéléologie et de préhistoire d'Alès. L'aven, alors presque entièrement colmaté, a été « désobstrué » en l'espace de quelques mois par les spéléologues. Une campagne de fouille des déblais a été menée entre 2004 et 2006, sous la direction de L. Gambéri. Cette campagne avait notamment pour but, de récupérer, par des opérations de tamisage fin et systématique, les vestiges non récoltés par les spéléologues (Gambéri 2005, 2006, Gambéri *et al.* 2007). En parallèle, plusieurs prélèvements d'éléments encore en place dans l'aven, ont été effectués, afin d'être datés.

A. Stratigraphie

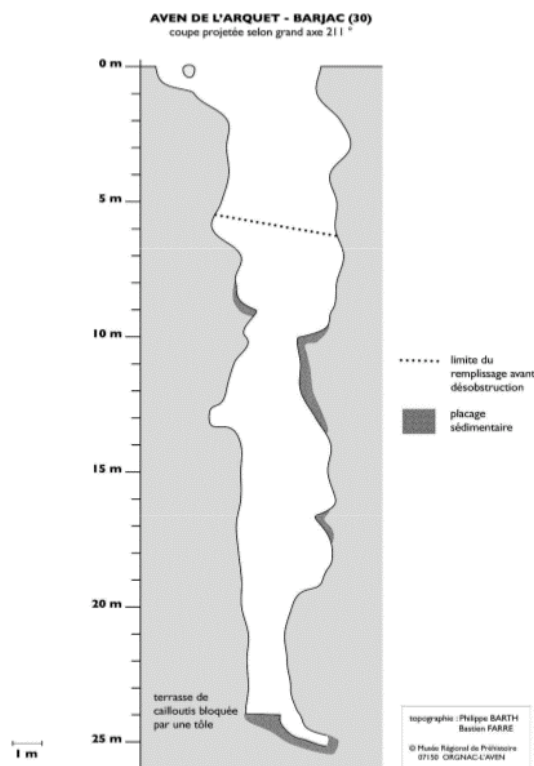


Figure 166 : Topographie de l'aven de l'Arquet. Barth & Farre *in* Gambéri *et al.* 2007

L'aven, dont l'ouverture mesure 4,70 m sur 2,80 m, se présente comme un puits profond qui se rétrécit progressivement en allant vers le fond et qui ne semble déboucher sur aucune salle ou boyaux. Les conditions de récolte du matériel ne permettent pas d'établir une stratigraphie très fine, mais le rapport de désobstruction nous apporte tout de même quelques informations d'ordre général (Guy *in* Gambéri *et al.* 2007). Cinq ensembles distincts sont mis en évidence:

- La partie supérieure (entre 0 et \pm 5m) constituait un éboulis renfermant quelques tessons de céramique et des restes de faune récente.
- Entre 5 et 10 mètres de profondeur, un sédiment jaune compact, constitué d'argile et de lœss, renfermait des ossements de couleur noire.
- Entre 10 et 25 mètres, de très nombreux ossements ainsi que quelques pièces lithiques et une dent humaine sont retrouvés dans une terre souple.

- Entre 25 et 27 mètres, un sédiment compact plus argileux de couleur rouge, renfermait quelques ossements.
- Tout en bas, le puits se termine par un début de faille impénétrable.

B. Liste Faunique

De nombreuses espèces d'herbivores et de carnivores ont été déterminées spécifiquement (Tableau 154). A ces derniers, il faut ajouter les léporidés (lièvre variable, lièvre commun et lapin ; Crégut-Bonnoure *et al.* 2009), oiseaux, batraciens, micromammifères et mollusques (Jeannet *in* Crégut-Bonnoure *et al.* 2009). Parmi les grands mammifères, se sont les Equidés et les grands Bovidés qui dominent l'assemblage.

| Famille | Espèces | NMI |
|--|---|-----|
| <i>Elephantidae</i> (Rousselieres) | <i>Mammuthus primigenius</i> | 7 |
| <i>Equidae</i> (Boulbes & Fernandez) | <i>Equus germanicus</i> <i>Equus hydruntinus</i> | 66 |
| <i>Cervidae</i> (Lateur & Valli) | <i>Megaloceros giganteus</i> | 5 |
| | <i>Rangifer tarandus</i> | 138 |
| | <i>Cervus elaphus</i> | 120 |
| | <i>Capreolus capreolus</i> | 10 |
| | <i>Dama dama</i> | 1 |
| <i>Bovidae</i> (Brugal) | <i>Bison priscus</i> | 127 |
| | <i>Bos primigenius</i> | 14 |
| <i>Suidae</i> (Faure & Guérin) | <i>Sus scrofa</i> | |
| <i>Canidae</i> (Boudadi-Maligne & Crégut-Bonnoure) | <i>Canis lupus</i> | 24 |
| | <i>Vulpes vulpes</i> | 54 |
| | <i>Alopex lagopus</i> | 6 |
| <i>Ursidae</i> (Argant) | <i>Ursus arctos</i> | 4 |
| <i>Mustelidae</i> (Mallyc) | <i>Meles meles</i> | 4 |
| | <i>Mustela nivalis</i> | 4 |
| | <i>Mustela putorius</i> | 5 |
| | <i>Martes sp.</i> | 1 |
| <i>Felidae</i> (Argant) | <i>Felis silvestris</i> | 2 |
| | <i>Lynx lynx</i> | 1 |
| | <i>Panthera (Leo) spelaea</i> | 8 |
| | <i>Panthera pardus</i> | 1 |
| <i>Hyaenidae</i> (Crégut-Bonnoure) | <i>Crocuta crocuta spelaea</i> | 7 |

Tableau 154 : Aven de l'Arquet. Liste des espèces identifiées. D'après Gambéri *et al.* 2007, Crégut-Bonnoure *et al.* 2008 et 2009

Outre la richesse du spectre faunique, ce qui fait la particularité de ce site, c'est le nombre extrêmement élevé d'individus piégés dans l'aven : 138 rennes, 127 bisons, 120 cerfs et 60 renards ont d'ores et déjà été identifiés (Crégut-Bonnoure *et al.* 2009). Au total, plus de 600 individus semblent avoir été piégés dans l'aven.

C. Eléments de datations

Si l'on exclut la faune du niveau supérieur, vraisemblablement Holocène et renfermant entre autre des restes de Mouton (*Ovis aries*) et de chien (*Canis lupus familiaris*), l'aven semble avoir fonctionné comme piège naturel, au cours du Pléistocène supérieur. L'association dans l'aven d'un

grand nombre de cerfs élaphe (*Cervus elaphus*), de bisons (*Bison priscus*), de chevaux (*Equus germanicus*) et de rennes (*Rangifer tarandus*) est caractéristique de cette période. L'identification d'*Equus germanicus*, indique notamment un remplissage de l'aven lors de la première partie du Pléistocène supérieur (Guérin & Patou-Mathis 1996). Notons par ailleurs que les analyses biométriques menées sur ces taxons renforcent cette attribution chronologique. Pour exemple, la population de Hyénidés de l'Arquet est rapprochée de celle de l'abri des Pêcheurs (Crégut-Bonnoure in Crégut-Bonnoure *et al.* 2008) et la population d'Equidés apparaît proche de celle de Jaurens (Boulbes in Gambéri *et al.* 2007).

Plusieurs dates ^{14}C ont récemment été réalisées, d'une part sur les vestiges récoltés par les spéléologues en 1987 et d'autre part, sur quelques ossements prélevés en place en 2004. Les résultats de ces datations (Tableau 155) calent le remplissage de l'aven, si l'on exclut les niveaux holocènes, entre 32956 et 45068 cal. BC, soit à la fin du stade isotopique 3.

| Profondeur de l'échantillon (en m) | Année de prélèvement | Nature | Date non calibrée | | Date cal BC (IntCal09) | |
|------------------------------------|----------------------|--------------------------|-------------------|-----------------|------------------------|----------|
| | | | date | intervalle | Date max | Date min |
| 7,7 | 2004 | Os | 10180 | 65 | 10163 | 9467 |
| 13,2 | 2004 | Os | | > 42000 | | |
| 10-16,3 | 1987 | mol <i>Mammuthus</i> | 30920 | 210 | 34334 | 32956 |
| 10-16,3 | 1987 | Mc5 <i>Canis lupus</i> | 42350 | 600 | 44731 | 42741 |
| 17,4 | 1987 | PM <i>Rangifer</i> | 31480 | 210 | 34584 | 33298 |
| 17,4-17,8 | 1987 | M3 <i>Cervus elaphus</i> | 37850 | 360 | 41056 | 39931 |
| 18-19 | 1987 | M <i>Equus</i> | 37740 | 370 | 40999 | 39857 |
| 18-19 | 1987 | Mc3 <i>Canis lupus</i> | 41140 | 490 | 43656 | 42196 |
| 18-19 | 1987 | Mc5 <i>Canis lupus</i> | 42930 | 470 | 45068 | 43231 |
| 18,2 | 2004 | Os | 33000 | 800 | 38204 | 34325 |
| 19-20 | 1987 | I Bovidé | 40930 | 500 | 43577 | 42017 |
| 21,5-23,5 | 1987 | mol <i>Mammuthus</i> | 32000 | 250 | 35146 | 33604 |
| 21,5-23,5 | 1987 | Mc5 <i>Canis lupus</i> | | PAS DE RESULTAT | | |
| 21,5-23,5 | 1987 | Mc5 <i>Canis lupus</i> | 36990 | 270 | 40376 | 39456 |
| 22,5 | 2004 | Os | | PAS DE RESULTAT | | |

Tableau 155 : Résultats des datations directes effectuées sur les vestiges provenant de l'aven de l'Arquet. D'après Crégut-Bonnoure *et al.* 2009 et résultats inédits (Gambéri).

II. Les restes de *Canis*

Sur la collection de l'Aven de l'Arquet, une grande partie de notre travail a été imparti au tri du matériel. Ce tri, effectué avec à l'aide de Jean-Baptiste Mallye (post-doctorant, PACEA) a permis d'isoler l'ensemble des restes attribuables à *Canis lupus* issus de la désobstruction de 1987 par les spéléologues, mais également provenant des déblais des campagnes de fouilles 2004 à 2006. De très nombreux restes de loups représentant l'ensemble des parties anatomiques (fragments crâniens, dents, vertèbres, côtes, ceintures, fragments d'os longs et de très nombreux métapodes, carpiens, tarsiens et phalanges) ont ainsi pu être analysés. Nous tenons à signaler que ce travail bien que long (en regard de la quantité de matériel provenant de l'aven) et difficile s'est avéré en ce qui concerne le loup, indispensable. Grâce à ce tri, nous avons pu isoler des restes faisant défaut (carpiens, tarsiens, sternèbres, os pénien) mais également retrouver des fragments osseux d'intérêt particulier. Ces fragments ont en effet permis la réalisation de raccords aboutissant à la reconstitution d'éléments complets (Figure 167). *In fine*, ce travail a permis de maximiser la prise de mesures sur ces éléments.



Figure 167 : Raccords effectués sur un tibia droit de *Canis lupus*, Aven de l'Arquet, Barjac (30) entre les fragments A4444, A4680 et A4370. Les trois fragments ont été prélevés lors de la désobstruction entre 10 et 16,3 m, l'échelle mesure 5 cm

D'autre part, bien que souvent négligés les fragments diaphysaires sont une source importante d'information, notamment pour l'analyse des données quantitatives. Par exemple, le NMI obtenu sur le tibia est calculé sur la partie distale de la diaphyse.

Enfin, la prise en compte de l'ensemble des restes de l'aven, a permis de réaliser des remontages entre des fragments cotés en altitude (désobstruction des spéléologues) et des fragments provenant des déblais (Figure 168).



Figure 168 : Raccord effectué sur un tibia gauche de *Canis* entre un fragment provenant de la désobstruction de l'aven et une portion de diaphyse retrouvée en 87 dans l'aven entre 18 et 19 mètres de profondeur, l'échelle mesure 5cm.

A. Représentation anatomique

Sur la base du matériel, nous avons pu dénombrer un minimum de **24 individus** (NMI obtenu à partir des canines inférieures droites). Toutes les parties du squelette sont représentées. La tête osseuse ainsi que les os longs montrent des pourcentages de survie assez élevés, de même que les métapodes. Concernant les éléments du thorax, seules les vertèbres plus petites (*i.e.*, vertèbres caudales) semblent sous-représentées. Il en est de même pour les éléments des extrémités des pattes (carpiens, tarsiens, phalanges et sésamoïdes) dont le pourcentage de survie est inférieur à 10%.

| Parties anatomiques | NRD | NMI c | NME | Qsp | MAU | % survie |
|---|------------|-----------|-----|-----|-----------------|-----------------|
| Hémi-maxillaires et dents supérieures isolées | 113 | 20 | 38 | 2 | 19,0 | 79,2 |
| Hémi-mandibules et dents inférieures isolées | 102 | 24 | 40 | 2 | 20,0 | 83,3 |
| Fragments de crânes (sans dents) | 7 | 7 | 7 | 1 | 7,0 | 29,2 |
| Atlas | 8 | 8 | 8 | 1 | 8,0 | 33,3 |
| Axis | 14 | 12 | 13 | 1 | 13,0 | 54,2 |
| Cervicales (autre que C1 et C2) | 36 | 7 | 36 | 5 | 7,2 | 30,0 |
| Thoraciques | 39 | 3 | 39 | 13 | 3,0 | 12,5 |
| Lombaires | 37 | 6 | 37 | 7 | 5,3 | 22,0 |
| Sacrum | 1 | 1 | 1 | 1 | 1,0 | 4,2 |
| Caudales | 4 | 1 | 4 | 17 | 0,2 | 1,0 |
| Côtes | 20 | 1 | 20 | 26 | 0,8 | 3,2 |
| Sternum | 2 | 1 | 1 | 1 | 1,0 | 4,2 |
| Scapula | 12 | 6 | 12 | 2 | 6,0 | 25,0 |
| Humérus | 43 | 20 | 32 | 2 | 16,0 | 66,7 |
| Radius | 35 | 12 | 21 | 2 | 10,5 | 43,8 |
| Ulna | 39 | 16 | 31 | 2 | 15,5 | 64,6 |
| Capitulum | 2 | 1 | 2 | 2 | 1,0 | 4,2 |
| Scapholunatum | 8 | 7 | 8 | 2 | 4,0 | 16,7 |
| Pisiforme | 5 | 3 | 5 | 2 | 2,5 | 10,4 |
| Hamatum | 0 | 0 | 0 | 2 | 0,0 | 0,0 |
| Triquetrum | 2 | 1 | 2 | 2 | 1,0 | 4,2 |
| Métacarpiens | 74 | 13 | 74 | 10 | 7,4 | 30,8 |
| Coxal | 16 | 8 | 16 | 1 | 16,0 | 66,7 |
| Fémur | 37 | 10 | 19 | 2 | 9,5 | 39,6 |
| Patella | 0 | 0 | 0 | 2 | 0,0 | 0,0 |
| Tibia | 53 | 14 | 28 | 2 | 14,0 | 58,3 |
| Fibula | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 2,1 |
| Calcaneus | 24 | 15 | 24 | 2 | 12,0 | 50,0 |
| Talus | 16 | 8 | 16 | 2 | 8,0 | 33,3 |
| Cuboïde | 3 | 2 | 3 | 2 | 1,5 | 6,3 |
| Naviculaire | 3 | 3 | 3 | 2 | 1,5 | 6,3 |
| Cunéiforme3 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 2,1 |
| Métatarsiens | 59 | 10 | 59 | 8 | 7,4 | 30,7 |
| Phalanges | 100 | 5 | 100 | 52 | 1,9 | 8,0 |
| Os pénien | 1 | 1 | 1 | - | - | - |
| TOTAL | 917 | 24 | | | MAU = 20 | NMI = 24 |

Tableau 156 : Décomptes obtenus à partir des restes de *Canis* de l'aven de l'Arquet. En grisé sont figurés les plus faibles pourcentages de survie calculés.

B. Données biologiques sur la population de l'Arquet

1. Homogénéité de la population de l'Arquet

L'analyse de la répartition spatiale des vestiges au sein de l'aven est limitée par les méthodes de prélèvement et d'enregistrement du matériel. En ce qui concerne les restes attribués au genre *Canis*, seul un tiers des restes a été coordonné en altitude. Ils se répartissent tout au long de la séquence, entre 10 et 24 mètres. Notons toutefois qu'un tiers du matériel coté (soit 115 restes) a été prélevé entre 18 et 19 mètres. Les datations directes sur les restes cotés entre 10 et 23,5 m indiquent une accumulation de cette espèce dans l'aven entre 45068 et 39456 cal BC (Tableau 155), soit, sur un période d'environ 6000 ans.

En ce qui concerne les autres taxons, en l'occurrence les *Cervidae*, les études menées sur la biométrie des individus de l'aven, montrent une relative homogénéité dans la stature des populations. Les différences de taille observées semblent liées au dimorphisme sexuel et non à une variation chronologique (Valli *in* Crégut-Bonnoure *et al.* 2008).

L'ensemble de ces données, nous a amené à considérer les restes de *Canis* de l'aven comme appartenant à une même population.

2. Âge des individus et dimorphisme sexuel

Parmi les individus piégés dans l'aven, près de 85% des restes étudiés correspondent à des individus adultes (entre 1 et 8 ans) avec une forte représentation des jeunes adultes. Les autres restes correspondent à des individus séniles. Aucun individu immature n'a été identifié.

En ce qui concerne le sexe des individus, seul un os pénien de *Canis* a pu être identifié.

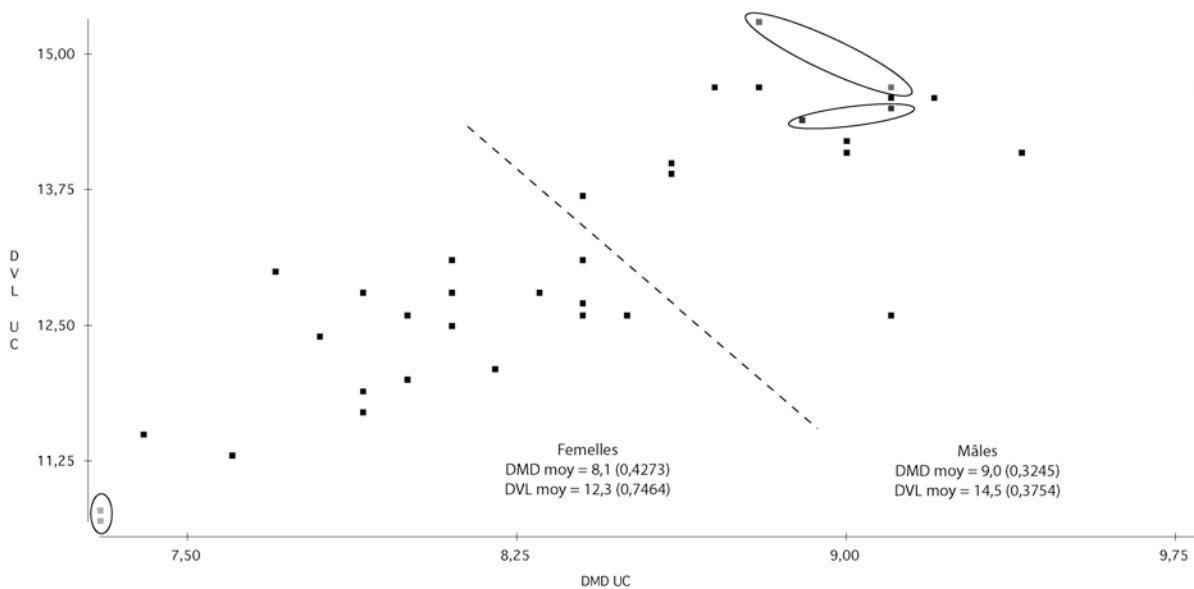


Figure 169 : Diagramme de dispersion des dimètres vestibulo-lingual et mésio-distal (en mm) des canines supérieures de *Canis* de l'aven de l'Arquet. Sont figurés les valeurs moyennes obtenues pour chacun des deux sexes. Les points entourés correspondent à des canines appariées.

A partir des données sur les canines supérieures et considérant la latéralisation de ces dents, onze femelles et neuf mâles sont identifiés au sein de l'aven. Cette diagnose autorise le calcul de l'indice dimorphique (SSD) de la population de l'Arquet. L'indice SSD calculé 1,18 [1,15-1,21] apparaît, comme pour les populations pléistocènes précédemment étudiées, comparable à celui des populations de loups actuels (*cf.* Partie 3).

3. Stature de la population

La stature de chaque individu est estimée à partir de trois variables mandibulaires (Tableau 157). La masse corporelle moyenne calculée, de près de 32 kg, est statistiquement différente de celle des populations du Pléistocène moyen, notamment de celle de l'Igue des Rameaux (test de Student de comparaison de moyenne : $t_0 = 3,57$).

Les individus piégés dans l'aven de l'Arquet sont donc statistiquement plus gros que ceux appartenant à la sous-espèce *lunellensis* et apparaissent de stature comparable aux loups actuels du Portugal (test de Student de comparaison de moyenne : $t_0 = 0,2024$).

| Numéro | H mand (LP3 - LP4) $y=1,8683x - 1,1519$ | Surface LM1 $y=1,0701x - 1,1596$ | L partie sécante $y=2,7412x - 3,5195$ | Poids moyen calculé |
|---------------------------|--|-------------------------------------|--|------------------------|
| A | 26,30 | 33,36 | 33,33 | 31,00 |
| A396 - A398 | 24,67 | 25,60 | 31,39 | 27,22 |
| A365 | 27,13 | 33,88 | 34,94 | 31,98 |
| A80481- A79375 | 28,19 | 33,55 | 33,60 | 31,78 |
| A356 | 36,83 | 37,84 | 40,97 | 38,55 |
| A426 | 25,89 | 24,95 | 28,79 | 26,54 |
| A66 | 36,35 | 37,26 | 40,97 | 38,19 |
| A65 - A67 | 25,28 | 29,44 | 28,55 | 27,75 |
| A1996 | 35,39 | 30,79 | 33,47 | 33,22 |
| <i>Poids global moyen</i> | | | | 31,80 |

Tableau 157 : Estimation de la masse corporelle moyenne des *Canis* de l'aven de l'Arquet.

C. Données morphométriques

1. Éléments crâniens et dentaires

Fragments crâniens : A261 ; A458 ; A310 ; A261 ; A459 ; A458. **Maxillaires :** A65005 ; A8391 ; A8347 ; A8349 ; A1957 ; A8344 ; A262 ; A1993 ; A283 ; A95191 ; A360 ; A47043 ; A394 ; A397 ; A8339 ; A8306 ; A55775 ; A8345 ; A357 ; A359 ; A8340 ; A80500 ; A306 ; A8983 ; A1994 ; A5470 ; A8338 ; A8348 ; A8187 ; A310. **Dents supérieures isolées :** A2008 ; A75453 ; A1990 ; A8357 ; A952 ; A158 ; A286 ; A297 ; A8403 ; A305 ; A1976 ; A1975 ; A295 ; A8408 ; A8310 ; A74 ; A17 ; A19 ; A233 ; A120 ; A327 ; A107 ; A442 ; A412 ; A1981 ; A417 ; A8419 ; A322 ; A98 ; A430 ; A8356 ; A44 ; A336 ; A403 ; A52 ; A441 ; A369 ; A75 ; A2015 ; A429 ; A159 ; A363 ; A8998 ; A8424 ; A8316 ; A375 ; A72 ; A242 ; A1992 ; A356 ; A293 ; A149 ; A43 ; A392 ; A325 ; A90 ; A342 ; A285 ; A240 ; A294 ; A141 ; A374 ; A1959 ; A393 ; A69 ; A251 ; A1952 ; A332 ; A365 ; A80 ; A143 ; A361 ; A362 ; A145 ; A73 ; A366 ; A428 ; A236 ; A109 ; A239 ; A71 ; et 4 dents non numérotées. **Hémi-mandibules :** A202 ; A19847 ; A396 ; A398 ; A79301 ; A304 ; A368 ; A67331 ; A355 ; A377 ; A79375 ; A80481 ; A356 ; A83434 ; A426 ; A1946 ; A358 ; A66 ; A1996 ; A1997 ; A1944 ; A67 ; A65 ; A8308 ; A78237 ; A85650 ; A8333 ; A64 ; A916 ; A281 ; A284 ; A50 ; A332 ; A205 ; A42310 ; A76088 et trois fragments non numérotés. **Dents inférieures isolées :** A2004 ; A259 ; A73805 ; A8404 ; A1984 ; A8353 ; A81 ; A288 ; A367 ; A193 ; A1998 ; A400 ; A427 ; A309 ; A97 ; A40 ; A144 ; A237 ; A189 ; A437 ; A7 ; A48 ; A287 ; A373 ; A282 ; A70 ; A14 ; A77 ; A175 ; A106 ; A148 ; A8318 ; A5859 ; A1955 ; A1953 ; A1956 ; A928 ; A108 ; A439 ; A78 ; A431 ; A79 ; A8355 ; A8332 ; A13 ; A298 ; A42 ; A198 ; A438 ; A721 ; A68 ; A235 ; A51 ; A8181 ; A72428 ; A299 ; A248 ; A231 ; A85800 et quatre dents sans numéro.

a) Éléments crâniens

Les crânes, bien que fragmentés (Figure 170), autorisent une comparaison morphométrique (Tableau 158) avec les populations de loups actuels et fossiles.



Figure 170 : Vue supérieure du crâne A310, le plus complet de l'aven de l'Arquet (échelle = 5 cm).

Les données biométriques obtenues sur les crânes de loup de l'aven de l'Arquet (Tableau 158) ont été comparées à quatre populations : trois populations actuelles de référence (Portugal, Italie, Bulgarie) et la population fossile de Lunel-Viel 1. Par rapport aux populations actuelles de Bulgarie

et d'Italie, ainsi que la population de Lunel-Viel 1, les *Canis* de l'Arquet présentent des différences significatives. Ces différences sont uniquement d'ordre isométrique, dans les trois cas analysés. Les *Canis* de l'Arquet se différencient des loups de Lunel-Viel 1 et des loups actuels d'Italie et de Bulgarie, par leur stature. Ils sont plus grands que les loups de Lunel-Viel 1 et que les loups actuels italiens, mais plus petits que les loups de Bulgarie. Par rapport aux loups du Portugal, aucune différence, isométrique ou allométrique, n'est mise en évidence (Welch's $t = 0,01$; $p = 0,9917$).

b) Maxillaires et dents supérieures isolées

Les maxillaires et dents supérieures isolées sont d'aspect robuste. Le denticule postérieur est fort sur les deuxièmes et troisièmes prémolaires. Sur la carnassière supérieure, un sillon profond et large se développe entre le paracône et le protocône.

Les données biométriques recueillies sur ces éléments (Tableau 159, Tableau 160 et Tableau 161), autorisent une comparaison avec les populations actuelles et fossiles. Sur la base de ces données, les *Canis* de l'Arquet présentent des différences avec l'ensemble des populations analysées (loups actuels du Portugal, *Canis lupus lunellensis* de l'Igue des Rameaux et *Canis santenaisiensis*). Ces différences sont majoritairement liées à la taille et seul le diamètre mésio-distal de la première molaire supérieure diffère de façon significative entre les *Canis* de l'Arquet et les loups actuels (Figure 171). Rappelons que cette même différence a été mise en évidence entre plusieurs populations du Pléistocène moyen (Lunel-Viel 1 et l'Igue des Rameaux) et les loups actuels (*cf.* chapitres précédents). Cette différence ne semble cependant par prendre ici écho dans le développement relatif du segment broyeur supérieur (*i.e.* longueur de la rangée des molaires).

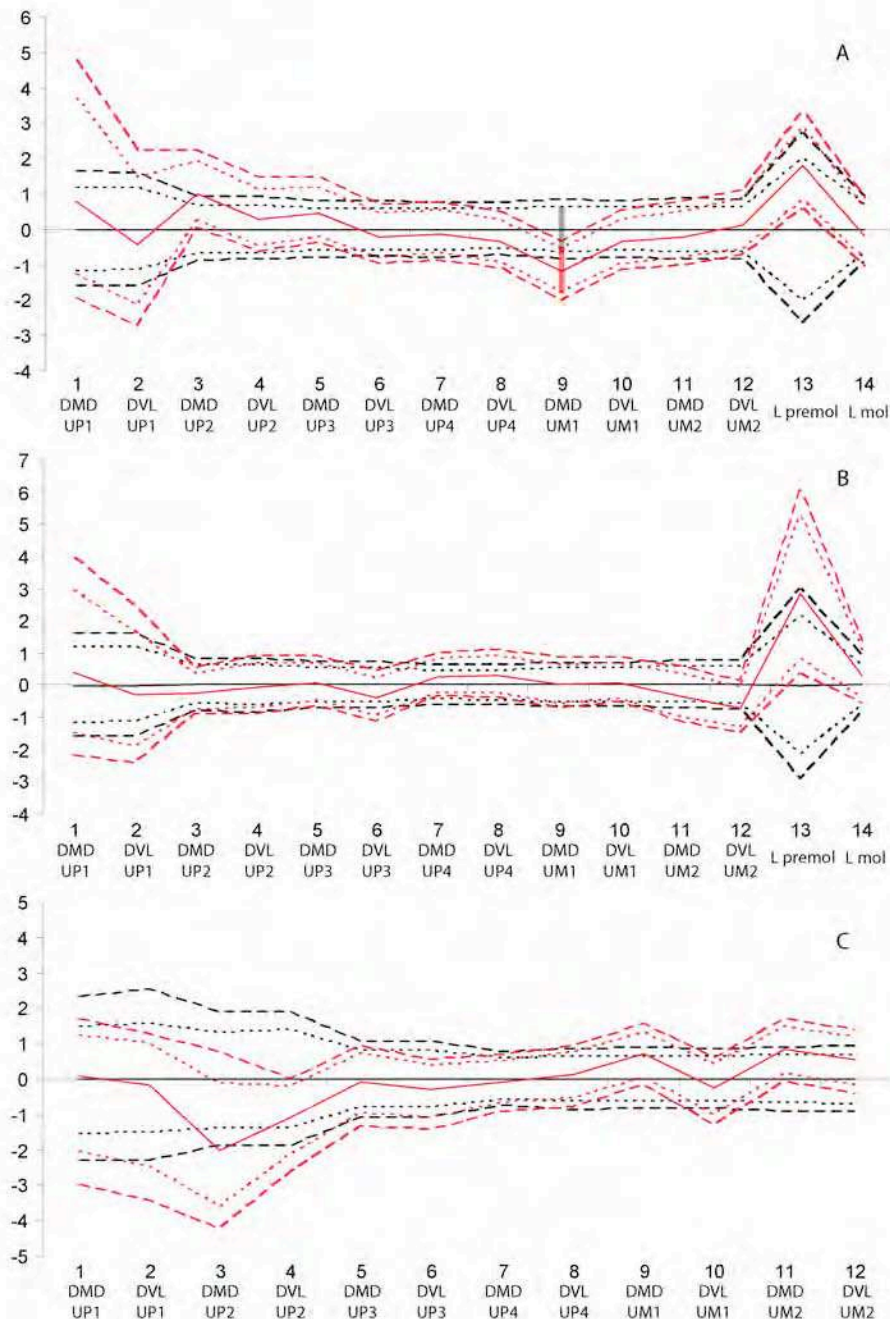


Figure 171 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des *Canis* de l'Arquet (en rouge sur A et B) par rapport aux loups actuels (loups du Portugal-diagA), *Canis* de l'Igue des Rameaux (diag B) et ceux du Santenay (diag C en rouge) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

Les *Canis* de l'Arquet apparaissent donc, sur la base de l'analyse de leurs maxillaires, de stature plus importante que les *Canis* du Pléistocène moyen (Igue des Rameaux et Santenay), sans que de nettes différences de forme permettent de les isoler.

c) Hémi-mandibules et dents inférieures isolées

Si l'on considère les données biométriques sur la rangée dentaire inférieure (Tableau 162, Tableau 163 et Tableau 164), des différences sont observées entre les *Canis* de l'Arquet, ceux des Rameaux

et les loups actuels. Elles mettent de nouveau en évidence, des différences strictement isométriques entre les groupes.

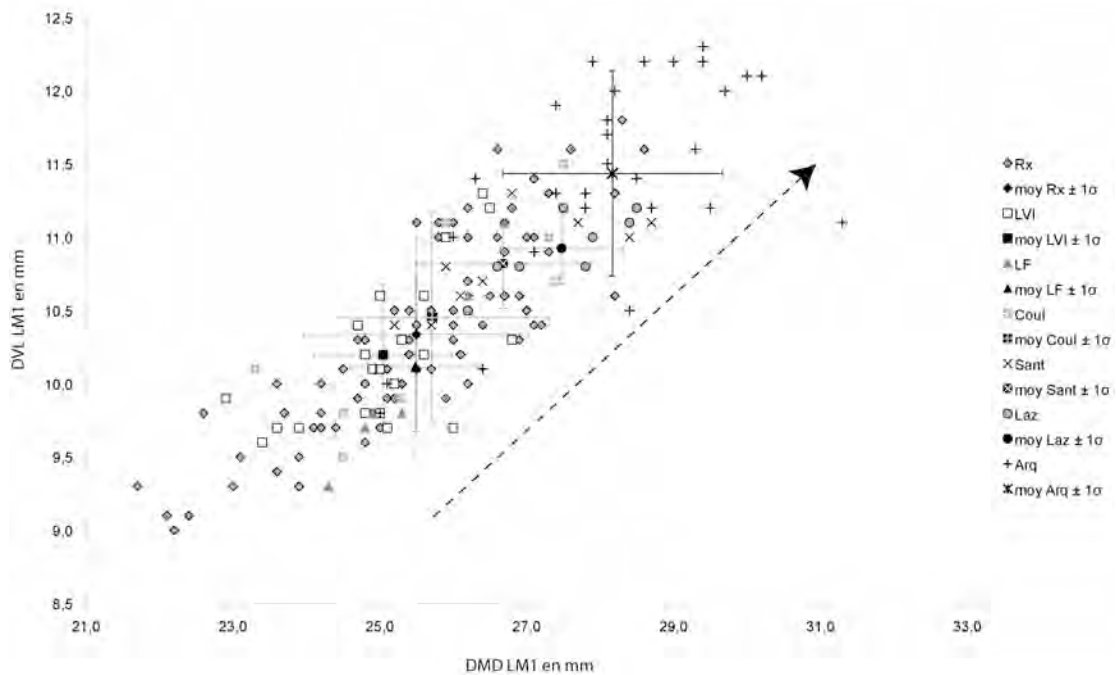


Figure 172 : Diagramme de dispersion du diamètre méso-distal et diamètre vestibulo-lingual des carnassières inférieures des *Canis* des gisements de l'Igue des Rameaux (Rx), Lunel-Viel I (LVI), La Fage (LF), Coudoulous I (CouI), Santenay (Sant), Le Lazaret (Laz) in Valensi 1994 et l'aven de l'Arquet (Arq).

Les données sur les carnassières inférieures (Figure 172) mettent également en évidence l'évolution graduelle des dimensions de cette dent depuis les petites formes de la deuxième moitié du Pléistocène moyen (Lunel-Viel I, Igue des Rameaux, La Fage I et Coudoulous I) jusqu'aux loups de l'Arquet, datés du stade isotopique 3.

2. Éléments du squelette post-crânien

Les éléments du squelette post-crânien sont relativement nombreux et, comme mentionné précédemment, la réalisation de raccord sur le matériel, nous a permis de reconstituer des éléments entiers, maximisant de ce fait, la quantité des données biométriques.

a) Le membre antérieur

Concernant le membre antérieur (Tableau 165 à Tableau 168), des différences d'ordre strictement isométrique sont mises en évidence entre les *Canis* de l'Arquet, les loups actuels et *Canis lupus lunellensis* de l'Igue des Rameaux. Les individus de l'Arquet, présentent un membre antérieur de taille intermédiaire entre celui des *Canis* des Rameaux (de petite taille) et celui des loups actuels du Portugal.

b) Le membre postérieur

Au niveau du membre postérieur, les résultats sont quelque peu différents. Comme pour le membre antérieur, les *Canis* de l'Arquet possèdent un membre postérieur qui se différencie de celui de

Canis lupus lunellensis par une taille plus importante. Si l'on considère par contre, la comparaison entre l'Arquet et les loups actuels du Portugal, aucune différence significative de taille ou de forme (Welch's $t = 0,33$; $p = 0,7501$) n'est mise en évidence.

III. Conclusions

Les *Canis* de l'aven de l'Arquet présentent une morphologie générale et une stature, proches de celles des loups actuels européens, notamment des populations du Portugal. Cette population de *lupus* véritable illustre donc une nouvelle étape dans l'évolution de la lignée des loups modernes. Nettement différenciés par leur stature des petits *Canis lupus lunellensis*, ces individus présentent toutefois des particularités qui le différencient des populations actuelles. Bien que leur masse corporelle moyenne, leur morphologie crânienne et la proportion du membre postérieur soient comparables à celles des loups modernes du Portugal, plusieurs parties anatomiques présentent des proportions générales différentes. Les loups de l'Arquet possèdent en effet, un système masticateur (dents inférieures et supérieures) globalement plus développé et des membres antérieurs plus petits que les loups actuels européens. Ces différences sont certainement à mettre en relation avec le régime alimentaire et la locomotion, mais restent difficilement interprétables en raison du manque de données de comparaison sur les populations actuelles (*i.e.* données post-crâniennes essentiellement sur le référentiel portugais).

Ces loups devront par ailleurs être plus finement comparés à la population du Santenay, de manière à déterminer si les deux populations font partie de la même sous-espèce, en l'occurrence *Canis lupus santenaisiensis*.

| Numéro | L sup neurocrâne | DT mini frontal | H triangle occipital | DT otion- otion | DT max cond occ | DT max proc para | DT max trou occ | H trou occ | DT max neurocrâne |
|-------------------|---------------------|--------------------|-------------------------|--------------------|--------------------|---------------------|--------------------|------------|----------------------|
| A261 | | | 56,8 | | 46,5 | | 23,6 | 14,9 | |
| A458 | 104,8 | | 57,9 | 75,6 | 47,7 | 60,9 | 23,4 | 15,2 | 65,7 |
| A310 | 105,4 | 42,5 | 55,9 | 76,6 | 46,0 | | 21,7 | 14,3 | 67,4 |
| A261 | | | 58,1 | | 46,6 | | 23,5 | 14,8 | |
| A459 | | | 66,0 | 82,4 | | 67,4 | 24,7 | 14,2 | 72,6 |
| A458 | 104,6 | | 58,3 | 75,8 | 47,6 | | 22,6 | 15,3 | 64,1 |
| moyenne | 104,93 | 42,50 | 58,83 | 77,60 | 46,88 | 64,15 | 23,25 | 14,78 | 67,45 |
| écart type | 0,4163 | | 3,6275 | 3,2290 | 0,7396 | 4,5962 | 1,0134 | 0,4535 | 3,6883 |

Tableau 158 : Aven de l'Arquet. Mesures en mm des crânes de *Canis*.

| Numéro | Partie | latéralisation | DMD des incisives sup | UI1 | | UI2 | | UI3 | | UC | |
|-------------------|--------|----------------|-----------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL |
| A2008 | UI1 | D | | 6,7 | 7,5 | | | | | | |
| A75453 | UI2 | G | | | | 7,2 | | | | | |
| A1990 | UI2 | D | | | | 7,1 | 7,1 | | | | |
| A8357 | UI2 | D | | | | 7,7 | 7,6 | | | | |
| A952 | UI2 | G | | | | 8,4 | 8,4 | | | | |
| A158 | UI3 | G | | | | | | 7,6 | 9,6 | | |
| A286 | UI3 | G | | | | | | 8,6 | 9,7 | | |
| A297 | UI3 | G | | | | | | 8,1 | 10,9 | | |
| A8403 | UI3 | G | | | | | | 8,0 | 9,7 | | |
| A305 | UI3 | G | | | | | | 7,0 | 9,3 | | |
| A1976 | UI3 | G | | | | | | 7,4 | 9,2 | | |
| A1975 | UI3 | D | | | | | | 8,2 | 9,3 | | |
| A295 | UI3 | D | | | | | | 8,6 | 10,7 | | |
| A8408 | UI3 | D | | | | | | 7,9 | 8,3 | | |
| A8310 | UI3 | D | | | | | | 8,2 | 8,4 | | |
| A74 | UI2 | D | | | | 7,0 | 7,0 | | | | |
| A17 | UI3 | D | | | | | | 7,4 | 9,8 | | |
| A8391 | Hmax | D | 22,5 | 6,8 | 8,4 | 7,6 | 9,1 | 8,7 | 10,1 | | |
| A8347 | Hmax | D | | | | 8,0 | 8,2 | 8,4 | 10,4 | | |
| A1957 | Hmax | G | | | | 7,9 | 8,3 | 8,0 | 9,7 | | |
| A283 | Hmax | D | 20,7 | 5,8 | 7,0 | 7,3 | 8,4 | 7,8 | 10,4 | | |
| A8983 | Hmax | D | 20,0 | 6,3 | 8,0 | 8,1 | 8,6 | 8,6 | 10,5 | | |
| A8316 | UC | G | | | | | | | | 8,9 | 14,4 |
| A375 | UC | G | | | | | | | | 7,3 | 10,7 |
| A72 | UC | G | | | | | | | | 7,7 | 13,0 |
| A242 | UC | G | | | | | | | | 9,8 | 14,7 |
| A1992 | UC | G | | | | | | | | 9,1 | 14,7 |
| A356 | UC | G | | | | | | | | 8,7 | 14,7 |
| A293 | UC | G | | | | | | | | 7,4 | 11,5 |
| A149 | UC | G | | | | | | | | 8,1 | 12,8 |
| A43 | UC | G | | | | | | | | 9,2 | 14,6 |
| A325 | UC | G | | | | | | | | 8,2 | 12,1 |
| A90 | UC | G | | | | | | | | 7,8 | 12,4 |
| A342 | UC | G | | | | | | | | 8,3 | 12,8 |
| A285 | UC | G | | | | | | | | 9,1 | 12,6 |
| A240 | UC | G | | | | | | | | 8,1 | 13,1 |
| A294 | UC | G | | | | | | | | 8,4 | 12,7 |
| A141 | UC | G | | | | | | | | 9,0 | 14,1 |
| A374 | UC | G | | | | | | | | 8,1 | 12,5 |
| A1959 | UC | D | | | | | | | | 9,1 | 14,5 |
| A393 | UC | D | | | | | | | | 7,3 | 10,8 |
| A69 | UC | D | | | | | | | | 8,5 | 12,6 |
| A251 | UC | D | | | | | | | | 9,1 | 14,6 |
| A1952 | UC | D | | | | | | | | 8,8 | 15,3 |
| A332 | UC | D | | | | | | | | 8,4 | 13,7 |
| A365 | UC | D | | | | | | | | 7,9 | 11,7 |
| A80 | UC | D | | | | | | | | 7,9 | 12,8 |
| A143 | UC | D | | | | | | | | 8,6 | 14,0 |
| A361 | UC | D | | | | | | | | 7,9 | 11,9 |
| A362 | UC | D | | | | | | | | 8,4 | 12,7 |
| A145 | UC | D | | | | | | | | 9,4 | 14,1 |
| A73 | UC | D | | | | | | | | 7,6 | 11,3 |
| A366 | UC | D | | | | | | | | 8,0 | 12,6 |
| A428 | UC | D | | | | | | | | 8,0 | 12,0 |
| A236 | UC | D | | | | | | | | 8,4 | 13,1 |
| A | UC | D | | | | | | | | 8,6 | 13,9 |
| A109 | UC | D | | | | | | | | 9,0 | 14,2 |
| A239 | UC | D | | | | | | | | 8,4 | 12,6 |
| A71 | UC | D | | | | | | | | 8,8 | 14,7 |
| moyenne | | | 21,07 | 6,40 | 7,73 | 7,63 | 8,08 | 8,03 | 9,75 | 8,41 | 13,15 |
| écart type | | | 1,2897 | 0,4546 | 0,6076 | 0,4715 | 0,7014 | 0,4990 | 0,7492 | 0,6084 | 1,2142 |

Tableau 159 : Aven de l'Arquet, mesures en mm des incisives et canines supérieures

| Numéro | Partie | latéralisation | UP1 | | L min pal - max pal | UP2 | | UP3 | | UP4 | | | |
|-------------------|--------|----------------|--------|--------|------------------------|--------|--------|--------|--------|-----------|----------|---------|---------|
| | | | DMD | DVL | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD vesti | DMD diag | DVL max | DVL min |
| A65005 | Hmax | D | | | | | | | | 26,4 | 27,3 | 15,5 | |
| A8349 | Hmax | G | | | | | | | | 27,8 | 28,9 | 14,0 | 11,6 |
| A8344 | Hmax | G | | | | | | 16,8 | 7,7 | 25,8 | 26,0 | 13,0 | 9,6 |
| A262 | Hmax | D | | | | | | | | 25,7 | 26,0 | 13,9 | 11,0 |
| A1993 | Hmax | G | | | 15,1 | 7,4 | 16,8 | 8,8 | | | | | |
| A95191 | Hmax | G | | | | | 16,8 | 6,9 | | 25,9 | 26,6 | 13,0 | 10,3 |
| A47043 | Hmax | G | | | | | 16,9 | 7,4 | | 22,4 | 22,7 | 11,4 | 8,4 |
| A394 | Hmax | D | | | | | | 14,7 | 5,8 | | | | |
| A397 | Hmax | G | | | 13,6 | 5,7 | 14,8 | 5,9 | | | | 11,4 | |
| A8339 | Hmax | G | 8,9 | 6,0 | 14,8 | 6,4 | 16,0 | 7,4 | | | | | |
| A8306 | Hmax | G | | | | | 16,6 | 7,3 | | 26,9 | 27,1 | 12,8 | 10,1 |
| A55775 | Hmax | G | | | | | | | | 26,6 | 29,0 | 13,4 | 9,9 |
| A8345 | Hmax | G | | | 14,2 | 6,0 | | | | 26,3 | 27,3 | 11,8 | 10,4 |
| A357 | Hmax | G | | | 15,1 | 6,9 | 16,5 | 7,6 | | 27,2 | 27,6 | 13,0 | 10,1 |
| A359 - A360 | Hmax | D | 9,6 | 6,1 | 15,6 | 7,1 | 17,8 | 8,9 | | 27,5 | 28,6 | 14,5 | 11,3 |
| A306 | Hmax | D | | | | | 16,0 | 7,7 | | 24,5 | 24,7 | 13,9 | 10,6 |
| A1994 | Hmax | D | | | | | 15,8 | 7,1 | | 23,7 | 23,7 | 13,6 | 9,4 |
| A5470 | Hmax | D | | | | | | | | 24,0 | 24,0 | 12,6 | 9,6 |
| A8338 | Hmax | D | | | | | | | | 27,8 | 28,0 | 15,8 | 10,8 |
| A8348 | Hmax | D | | | | | 16,4 | 7,2 | | 26,1 | 26,2 | 13,2 | 9,8 |
| A8187 | Hmax | D | | | | | | | | 27,5 | 29,0 | 15,0 | 10,4 |
| A19 | UP4 | D | | | | | | | | 25,4 | 26,1 | 15,1 | 10,5 |
| A233 | UP4 | D | | | | | | | | 24,6 | 25,4 | 14,3 | 10,1 |
| A120 | UP4 | D | | | | | | | | 24,8 | 25,0 | 13,6 | 10,5 |
| A327 | UP1 | D | 7,5 | 5,0 | | | | | | | | | |
| A107 | UP2 | D | | | 15,4 | 6,3 | | | | | | | |
| A442 | UP2 | D | | | 14,8 | 7,1 | | | | | | | |
| A412 | UP2 | D | | | 13,9 | 6,0 | | | | | | | |
| A1981 | UP2 | D | | | 14,0 | 6,9 | | | | | | | |
| A417 | UP2 | D | | | 14,2 | 6,4 | | | | | | | |
| A8419 | UP3 | D | | | | | 17,5 | 7,7 | | | | | |
| A322 | UP3 | D | | | | | 15,9 | 7,4 | | | | | |
| A98 | UP3 | D | | | | | 16,0 | 7,8 | | | | | |
| A430 | UP3 | D | | | | | 16,2 | 7,4 | | | | | |
| A8356 | UP3 | D | | | | | 16,6 | 7,5 | | | | | |
| A336 | UP4 | G | | | | | | | | 26,6 | | | 10,7 |
| A403 | UP4 | G | | | | | | | | 26,3 | 27,6 | 15,1 | 12,2 |
| A52 | UP4 | G | | | | | | | | 23,7 | 25,0 | 12,4 | 9,9 |
| A441 | UP4 | G | | | | | | | | 24,9 | 25,2 | 14,3 | 10,9 |
| A | UP4 | G | | | | | | | | 24,2 | 25,2 | 13,5 | 10,3 |
| A369 | UP2 | G | | | 15,1 | 7,1 | | | | | | | |
| A75 | UP2 | G | | | 15,1 | 6,2 | | | | | | | |
| A2015 | UP2 | G | | | 15,0 | 6,7 | | | | | | | |
| A429 | UP3 | G | | | | | 16,6 | 7,0 | | | | | |
| A159 | UP3 | G | | | | | 16,9 | 7,6 | | | | | |
| A363 | UP3 | G | | | | | 18,5 | 8,6 | | | | | |
| A310 | Hmax | G | | | 55,8 | | | | | 25,7 | 26,9 | 13,1 | 10,0 |
| A310 | Hmax | D | | | | | | | | 25,6 | 26,5 | 13,5 | 10,1 |
| moyenne | | | 8,67 | 5,70 | 55,80 | 14,71 | 6,59 | 16,48 | 7,46 | 25,70 | 26,37 | 13,58 | 10,33 |
| écart type | | | 1,0693 | 0,6083 | | 0,6133 | 0,5142 | 0,8698 | 0,7566 | 1,3904 | 1,6771 | 1,1533 | 0,7470 |

Tableau 160 : Aven de l'Arquet. Mesures en mm des prémolaires supérieures

| Numéro | Partie | latéralisation | UM1 | | | | | | UM2 | | L rangée P | L rangée M | L dents jugales |
|--------------------|--------|----------------|-----------|---------|----------|----------|----------|----------|--------|--------|------------|------------|-----------------|
| | | | DMD vesti | DVL mes | DVL dist | DMD para | DVL para | DVL méta | DMD | DVL | | | |
| A65005 | Hmax | D | 17,4 | 22,0 | 19,4 | 9,1 | 12,7 | 9,1 | 8,2 | 13,4 | | 26,3 | |
| A8349 | Hmax | G | 16,2 | 21,7 | 20,0 | 9,4 | 11,8 | 9,1 | 8,7 | 13,1 | | 24,5 | |
| A8344 | Hmax | G | 15,3 | 20,9 | 19,6 | 8,3 | 11,8 | 9,4 | 8,9 | 13,9 | | 24,3 | |
| A262 | Hmax | D | 16,8 | 21,6 | 19,5 | 9,6 | 11,4 | 9,3 | 8,8 | 13,7 | | 26,0 | |
| A95191 | Hmax | G | 16,0 | 22,3 | 20,5 | 9,2 | 11,4 | 9,1 | | | | | |
| A47043 | Hmax | G | 14,7 | 19,5 | 17,5 | 8,0 | 9,6 | 7,9 | 7,9 | 12,4 | | 23,2 | |
| A8306 | Hmax | G | 16,0 | 22,0 | 19,7 | 8,7 | 11,0 | 8,9 | 9,3 | 13,7 | | 26,2 | |
| A55775 | Hmax | G | 16,5 | 23,0 | 20,9 | 8,6 | 11,6 | 10,5 | 9,9 | 14,9 | | | |
| A8345 | Hmax | G | 16,6 | 20,9 | 19,0 | 9,4 | 10,9 | 8,6 | 8,8 | 12,8 | | 25,7 | |
| A357 | Hmax | G | 17,2 | 21,3 | 18,5 | 10,4 | 12,4 | 9,5 | 8,4 | 13,2 | | 26,4 | |
| A359 - A360 | Hmax | D | 16,4 | 22,1 | 19,4 | 9,5 | 12,0 | 9,1 | 8,7 | 12,7 | 73,5 | 25,5 | 88,9 |
| A8340 | Hmax | D | 17,3 | 21,2 | 18,0 | 9,2 | 12,3 | 9,2 | 9,5 | 13,2 | | 26,7 | |
| A80500 | Hmax | D | 15,4 | 21,5 | 19,9 | 8,7 | 11,0 | 8,9 | | | | | |
| A306 | Hmax | D | 16,5 | 21,6 | 19,6 | 8,8 | 10,4 | 8,7 | 9,6 | 14,2 | | 26,1 | |
| A8348 | Hmax | D | 15,2 | 20,9 | 18,7 | 8,4 | 11,7 | 8,8 | | | | | |
| A8187 | Hmax | D | 16,7 | 22,1 | 20,2 | 9,1 | 12,1 | 10,1 | 10,4 | 15,0 | | 26,9 | |
| A44 | UM1 | D | 15,8 | 21,1 | 18,5 | 8,1 | 11,5 | 8,2 | | | | | |
| A | UM1 | D | 17,9 | 21,7 | 20,4 | 9,6 | 11,3 | 9,0 | | | | | |
| A | UM2 | D | | | | | | | 8,9 | 13,2 | | | |
| A8998 | UM1 | G | 15,4 | 19,9 | 18,0 | 8,9 | 11,3 | 8,9 | | | | | |
| A8424 | UM2 | G | | | | | | | 9,7 | 16,0 | | | |
| A310 | Hmax | G | | | | | | | 8,7 | 13,0 | | | |
| A310 | Hmax | D | | | | | | | 8,6 | 13,2 | | | |
| moyenne | | | 16,28 | 21,44 | 19,33 | 9,00 | 11,48 | 9,07 | 9,00 | 13,62 | 73,50 | 25,65 | 88,90 |
| écart type | | | 0,8496 | 0,8187 | 0,9310 | 0,5963 | 0,7267 | 0,5831 | 0,6471 | 0,9371 | | 1,1058 | |

Tableau 161 : Aven de l'Arquet : Mesures des molaires et rangées dentaires supérieures (en mm).

| Numéro | Partie | latéralisation | H mand (LP3-LP4) | I mand (LP3-LP4) | LI2 | | LI3 | | LC | | Diastème C-LPI |
|-------------------|--------|----------------|---------------------|---------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|-------------------|
| | | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | |
| A259 | LI2 | D | | | 5,8 | 7,0 | | | | | |
| A73805 | LI2 | G | | | | 6,9 | | | | | |
| A8404 | LI2 | G | | | 5,7 | 7,0 | | | | | |
| A1984 | LI3 | G | | | | | 6,4 | 7,4 | | | |
| A8353 | LI3 | G | | | | | 7,0 | 7,5 | | | |
| A81 | LI3 | G | | | | | 7,3 | 7,3 | | | |
| A288 | LI3 | D | | | | | 6,9 | 7,6 | | | |
| A367 | LI3 | D | | | | | 6,9 | 8,0 | | | |
| A193 | LI3 | G | | | | | 6,4 | 6,8 | | | |
| A400 | LC | D | | | | | | | 13,3 | 8,3 | |
| A427 | LC | D | | | | | | | 12,2 | 8,5 | |
| A309 | LC | D | | | | | | | 15,3 | 9,6 | |
| A | LC | D | | | | | | | 14,3 | 8,8 | |
| A97 | LC | D | | | | | | | 12,8 | 8,1 | |
| A40 | LC | D | | | | | | | 12,9 | 8,7 | |
| A144 | LC | D | | | | | | | 13,9 | 9,2 | |
| A237 | LC | D | | | | | | | 14,7 | 9,4 | |
| A189 | LC | D | | | | | | | 14,1 | 9,0 | |
| A437 | LC | D | | | | | | | 13,0 | 8,7 | |
| A7 | LC | D | | | | | | | 14,0 | 9,5 | |
| A48 | LC | D | | | | | | | 13,2 | 8,9 | |
| A287 | LC | D | | | | | | | 13,2 | | |
| A373 | LC | G | | | | | | | 13,1 | 8,8 | |
| A282 | LC | G | | | | | | | 15,1 | 9,5 | |
| A70 | LC | G | | | | | | | 13,3 | 8,1 | |
| A14 | LC | G | | | | | | | 14,2 | 9,7 | |
| A | LC | G | | | | | | | 12,8 | 9,2 | |
| A77 | LC | G | | | | | | | 13,1 | 8,8 | |
| A175 | LC | G | | | | | | | 13,2 | 8,8 | |
| A106 | LC | G | | | | | | | 14,0 | 9,2 | |
| A148 | LC | G | | | | | | | 12,9 | 8,0 | |
| A8318 | LC | G | | | | | | | 13,8 | 9,1 | |
| A5859 | LC | G | | | | | | | 14,7 | 8,9 | |
| A1955 | LC | G | | | | | | | 12,7 | 9,1 | |
| A1953 | LC | D | | | | | | | 14,1 | 9,4 | |
| A | LC | D | | | | | | | 15,0 | 9,2 | |
| A1956 | LC | D | | | | | | | 13,4 | 8,6 | |
| A928 | LC | D | | | | | | | 12,0 | 7,7 | |
| A108 | LC | D | | | | | | | 13,4 | 9,6 | |
| A439 | LC | D | | | | | | | 13,4 | 8,6 | |
| A78 | LC | D | | | | | | | 14,6 | 9,1 | |
| A431 | LC | D | | | | | | | 13,7 | 8,4 | |
| A | LC | G | | | | | | | 13,7 | 8,8 | |
| A79 | LC | G | | | | | | | 12,9 | 8,8 | |
| A | Hmdbl | G | 23,8 | 12,2 | | | | | | | |
| A202 | Hmdbl | G | | 12,9 | | | | | | | |
| A396 - A398 | Hmdbl | G | 23,0 | 10,7 | | | | 10,4 | 7,1 | 4,7 | |
| A304 | Hmdbl | D | 26,7 | 13,5 | | | | 11,9 | 8,3 | | |
| A368 | Hmdbl | G | 24,5 | 12,5 | | | | | | | |
| A67331 | Hmdbl | G | | 12,3 | | | | | | | |
| A365 | Hmdbl | D | 24,2 | 10,5 | | | | | | | |
| A80481- A79375 | Hmdbl | G | 24,7 | 10,6 | | | | | | | |
| A356 | Hmdbl | D | 28,5 | 14,4 | | | | | | | |
| A426 | Hmdbl | D | 23,6 | 9,9 | | | | | 7,6 | | |
| A358 | Hmdbl | G | | 12,3 | | | | 13,4 | 9,1 | 7,7 | |
| A66 | Hmdbl | G | 28,3 | 14,6 | | | | | | | |
| A65 - A67 | Hmdbl | G | 23,3 | 10,4 | | | | 11,5 | 7,8 | 4,5 | |
| A1996 | Hmdbl | G | 27,9 | 11,6 | | | | | | 7,9 | |
| A85650 | Hmdbl | D | 28,6 | 11,6 | | | | | | | |
| A64 | Hmdbl | D | 23,9 | 10,1 | | | | | | | |
| moyenne | | | 25,46 | 11,88 | 5,75 | 6,97 | 6,82 | 7,43 | 13,40 | 8,77 | 6,20 |
| écart type | | | 2,1816 | 1,4748 | 0,0707 | 0,0577 | 0,3545 | 0,3933 | 0,9995 | 0,5959 | 1,8511 |

Tableau 162 : Aven de l'Arquet. Mesures des héli-mandibules, incisives de canines inférieures (en mm).

| Numéro | Partie | latéralisation | LP1 | | LP2 | | LP3 | | LP4 | | larg max mand | H mand entre LMI-LM2 | LM1 | | | |
|-----------------------|--------|----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------------|----------------------|--------|-----------|--------|----------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | | DMD | DMD trigo | DVL | DVL talo |
| A | Hmdbl | G | | | | | | | 15,9 | 8,0 | 13,9 | 29,8 | 28,7 | 20,6 | 11,2 | 10,3 |
| A202 | Hmdbl | G | 6,2 | 5,7 | 13,7 | 6,9 | 15,5 | 7,5 | 17,3 | 8,4 | | | | | | |
| A19847 | Hmdbl | D | 6,2 | 4,9 | 11,2 | 5,9 | 13,3 | 6,3 | | | | | | | | |
| A396 - A398 | Hmdbl | G | | | 11,4 | 5,2 | 12,1 | | 14,3 | 6,8 | 12,4 | 27,6 | 25,1 | 17,6 | 10,0 | 9,3 |
| A79301 | Hmdbl | D | | | | | | | | | | | 26,3 | 18,8 | 11,4 | 9,3 |
| A304 | Hmdbl | D | | | 13,1 | 6,1 | 14,2 | 7,0 | 16,7 | 8,0 | 16,3 | | 28,6 | 21,7 | 12,2 | 11,0 |
| A368 | Hmdbl | G | | | | | 14,7 | 6,7 | 16,5 | 8,0 | 14,7 | 25,2 | 29,5 | 20,6 | 11,2 | 10,0 |
| A67331 | Hmdbl | G | | | 12,4 | 6,2 | 14,2 | 7,0 | 16,0 | 8,0 | | | | | | |
| A | Hmdbl | G | | | | | | | | | 16,6 | 35,2 | 29,0 | 21,4 | 12,2 | 11,4 |
| A365 | Hmdbl | D | | | | | | | 16,0 | 9,0 | 13,4 | 29,8 | 27,4 | 20,5 | 11,9 | 10,3 |
| A377 | Hmdbl | G | | | | | | | 15,8 | 8,9 | 14,1 | 30,3 | 28,1 | 20,3 | 11,8 | 10,7 |
| A80481- A79375 | Hmdbl | G | | | 12,4 | 6,1 | 13,8 | 6,4 | 16,5 | 8,0 | 13,3 | 30,6 | 28,1 | 20,2 | 11,5 | 10,5 |
| A356 | Hmdbl | D | 6,6 | 4,9 | 14,2 | 6,8 | 15,5 | 7,7 | 18,0 | 8,7 | 15,8 | 30,5 | 29,4 | 21,7 | 12,3 | 10,7 |
| A83434 | Hmdbl | D | | | | | | | | | 12,8 | 30,1 | 27,8 | 19,5 | 11,3 | 9,9 |
| A426 | Hmdbl | D | 5,2 | 4,1 | 11,7 | 5,2 | 12,6 | 5,7 | 14,2 | 6,8 | 12,1 | 26,8 | 25,0 | 17,7 | 9,8 | 9,3 |
| A1946 | Hmdbl | G | | | | | | | | | | | 29,4 | 21,2 | 12,2 | 11,0 |
| A358 | Hmdbl | G | 6,8 | 4,8 | 13,8 | 6,3 | 14,4 | 7,1 | 17,0 | 8,1 | 14,1 | | 31,3 | 23,6 | 11,1 | 9,9 |
| A66 | Hmdbl | G | 6,7 | 5,1 | 13,6 | 7,0 | 15,5 | 7,7 | 17,8 | 8,7 | 16,8 | 32,7 | 29,7 | 21,8 | 12,0 | 10,6 |
| A1997 | Hmdbl | G | | | | | | | | | | 31,4 | 30,2 | 21,9 | 12,1 | 10,6 |
| A1944- A916 | Hmdbl | D | | | 12,5 | 6,1 | | | | | 14,2 | 28,1 | 28,5 | 20,1 | 11,4 | 9,6 |
| A65 - A67 | Hmdbl | G | 5,6 | 4,6 | 11,9 | 5,4 | 13,2 | 6,1 | 15,0 | 7,3 | 12,7 | 28,4 | 26,0 | 19,1 | 11,0 | 10,4 |
| A1996 | Hmdbl | G | | | 11,6 | 5,8 | | | 15,5 | 7,1 | | | 28,4 | 20,5 | 10,5 | 10,3 |
| A85650 | Hmdbl | D | | | 12,7 | 6,1 | 14,0 | 6,9 | | | | | | | | |
| A8333 | Hmdbl | G | | | 12,9 | 5,9 | | | | | | | | | | |
| A64 | Hmdbl | D | | | 11,8 | 5,5 | 13,3 | 6,1 | 14,9 | 7,3 | | | | | | |
| A | Hmdbl | G | | | | | | | 15,4 | 8,0 | | | | | | |
| A281- A284 | Hmdbl | G | | | 12,5 | 6,6 | 15,2 | 6,9 | 17,7 | 8,4 | | | | | | |
| A8332 | LM1 | D | | | | | | | | | | | 30,0 | 20,8 | 12,1 | 10,4 |
| A13 | LM1 | D | | | | | | | | | | | 28,2 | 20,5 | 12,0 | 10,5 |
| A42 | LM1 | G | | | | | | | | | | | 27,9 | 20,2 | 12,2 | 10,5 |
| A198 | LM1 | G | | | | | | | | | | | 28,1 | 20,1 | 11,7 | 10,1 |
| A438 | LM1 | D | | | | | | | | | | | 27,4 | 20,3 | 11,3 | 9,1 |
| A721 | LM1 | D | | | | | | | | | | | 26,4 | 18,8 | 10,1 | 9,4 |
| A68 | LM1 | D | | | | | | | | | | | 27,1 | 19,6 | 10,9 | 10,0 |
| A235 | LM1 | G | | | | | | | | | | | 27,8 | 20,0 | 11,2 | 10,4 |
| A51 | LM1 | G | | | | | | | | | | | 29,3 | 21,3 | 11,6 | 10,5 |
| moyenne | | | 6,19 | 4,87 | 12,55 | 6,06 | 14,10 | 6,79 | 16,14 | 7,97 | 14,21 | 29,75 | 28,17 | 20,37 | 11,44 | 10,21 |
| écart type | | | 0,5956 | 0,4855 | 0,9001 | 0,5511 | 1,0690 | 0,6145 | 1,1495 | 0,6763 | 1,5390 | 2,5025 | 1,4969 | 1,2817 | 0,7004 | 0,5759 |

Tableau 163 : Aven de l'Arquet. Mesures des prémolaires et de la carnassière inférieure (en mm)

| Numéro | Partie | latéralisation | LM2 | | LM3 | | L rangée prémolaires | L rangée molaires | DMD P + trigo LM1 | DMD talo LM1 + LM2 + LM3 |
|-------------------|--------|----------------|--------|--------|------|------|-------------------------|----------------------|-------------------------|--------------------------------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | | | | |
| A | Hmdbl | G | 11,5 | 8,3 | | | 52,0 | 46,1 | 69,1 | 24,6 |
| A202 | Hmdbl | G | | | | | 50,6 | | | |
| A396 - A398 | Hmdbl | G | 10,2 | 7,4 | | | 44,1 | 41,1 | 67,6 | 22,9 |
| A79301 | Hmdbl | D | 12,4 | 8,9 | | | | 44,3 | | 24,3 |
| A304 | Hmdbl | D | 11,0 | 8,9 | | | | | | |
| A368 | Hmdbl | G | 12,2 | 8,7 | | | | 45,6 | | 24,3 |
| A67331 | Hmdbl | G | | | | | 52,8 | | | |
| A | Hmdbl | G | 12,9 | 10,3 | | | | | | |
| A365 | Hmdbl | D | 11,7 | 9,3 | | | 52,5 | 45,9 | 70,3 | 24,6 |
| A377 | Hmdbl | G | 11,9 | 9,8 | | | | 45,2 | | 25,3 |
| A80481- A79375 | Hmdbl | G | 12,3 | 9,0 | | | 49,7 | | 69,3 | |
| A356 | Hmdbl | D | 11,5 | 9,1 | | | 54,7 | 49,5 | 74,5 | 27,7 |
| A83434 | Hmdbl | D | 12,7 | 9,1 | | | | 45,8 | | 25,0 |
| A426 | Hmdbl | D | 10,6 | 7,5 | | | 49,3 | | 65,5 | |
| A1946 | Hmdbl | G | 12,3 | 9,0 | | | | | | |
| A358 | Hmdbl | G | | | | | 52,1 | | 72,8 | |
| A66 | Hmdbl | G | 11,5 | 8,8 | 5,9 | 6,0 | 54,1 | 46,7 | 74,5 | 23,5 |
| A1997 | Hmdbl | G | 10,9 | 8,1 | | | | 46,7 | | 24,3 |
| A65 - A67 | Hmdbl | G | 11,6 | 8,4 | | | 48,4 | 43,7 | 65,3 | 23,7 |
| A1996 | Hmdbl | G | 12,0 | 8,6 | | | 50,8 | | 69,2 | |
| A78237 | Hmdbl | D | 12,6 | 9,8 | | | | | | |
| A8355 | LM2 | G | 11,7 | 8,7 | | | | | | |
| A332 | Hmdbl | D | 11,6 | 8,9 | | | | | | |
| A298 | LM2 | D | 12,0 | 9,2 | | | | | | |
| moyenne | | | 11,77 | 8,85 | 5,90 | 6,00 | 50,93 | 45,51 | 69,81 | 24,56 |
| écart type | | | 0,7094 | 0,6897 | | | 2,8617 | 2,0888 | 3,3017 | 1,2420 |

Tableau 164 : Aven de l'Arquet. Mesures des deuxièmes et troisièmes molaires et des rangées dentaires inférieures (en mm)

| Numéro | Profondeur | latéralisation | L max | L depuis la tête | DT prox max | DAP prox | DT mini diaphyse | DT milieu dia | DAP milieu dia | DT distal max | DT max trochlée | DAP mini trochlée | DAP trochlée med | DAP trochlée lat | H trochlée | DT fosse ole |
|-------------------|------------|----------------|--------|------------------|-------------|----------|------------------|---------------|----------------|---------------|-----------------|-------------------|------------------|------------------|------------|--------------|
| | | | | | | | | | | | | | | | | |
| A80528 | 10-16,3 | G | | | | | 16,5 | 16,6 | 20,3 | 43,5 | 31,1 | 18,3 | 36,8 | 27,0 | 24,4 | 14,9 |
| A100154 | 10-16,3 | G | | | | | | | | 41,4 | 29,6 | 17,2 | 34,0 | 25,3 | 23,0 | 14,1 |
| A79206 | 10-16,3 | D | | | | | 15,4 | 15,5 | 18,9 | 41,0 | 28,6 | 17,3 | 33,3 | 25,8 | 22,4 | 15,0 |
| A96138-95566 | 10-16,3 | D | | | 42,9 | 56,6 | | 15,6 | 20,0 | | | | | | | |
| A | 10-16,3 | D | | | | | | | | 39,0 | | 15,5 | 30,5 | 25,4 | 21,5 | |
| A80399 | 10-16,3 | D | | | | | | | | 43,3 | 28,8 | 17,0 | 34,7 | 25,6 | 21,5 | |
| A19230 | | D | | | | 51,7 | 16,1 | 16,3 | 19,1 | 42,1 | | 17,6 | 33,4 | 27,0 | 22,8 | 13,4 |
| A26644 | | D | | | | | | | | | 30,0 | 17,5 | 34,2 | 27,6 | 22,5 | 15,0 |
| A28508 | | G | | | | | | | | | 28,0 | 15,8 | | | 21,5 | 13,8 |
| A23153-47947 | 21,5-23,5 | D | | | | | | | | | 26,1 | 16,7 | 29,1 | 24,7 | 21,3 | 13,2 |
| A21690 | 21,5-23,5 | G | | | | | 15,0 | 15,0 | 18,2 | 41,7 | 28,7 | 18,0 | 32,3 | 27,2 | 22,0 | 15,6 |
| A52943 | | D | | | 38,8 | | | | | | | | | | | |
| A48542 | | D | | | | | | | | 38,5 | 27,5 | 16,6 | 32,2 | 25,8 | 22,1 | 13,0 |
| A27754-90100 | | D | 190,5 | 184,7 | | 49,5 | 13,3 | 13,4 | 16,0 | 36,9 | 25,4 | 16,0 | | | 20,9 | |
| A15260 | | G | | | | | | | | 37,3 | 26,2 | 16,9 | 29,5 | 23,0 | 21,2 | 13,2 |
| A50563 | | G | | | | | | | | 38,8 | 27,7 | 16,7 | 31,6 | 25,3 | 22,2 | 13,5 |
| A59896 | | G | | | | | | | | | | 17,2 | 31,7 | | | 14,5 |
| A568 | | D | | | | | | | | 41,8 | 29,6 | 17,4 | 33,6 | 26,3 | 23,8 | 12,7 |
| A35265 | | D | | | | | 15,6 | 15,6 | 19,4 | | | | | | | |
| A100249 | | D | | | | | 15,5 | 16,4 | 19,2 | 41,0 | 28,8 | 16,5 | | | 23,1 | 13,4 |
| A45189-41905 | 18-19 | D | | 193,5 | | | 14,0 | 14,0 | 18,6 | | | 15,7 | 31,4 | 24,4 | | 13,2 |
| A55624 | 18-19 | G | | | | | | | | 41,6 | 29,5 | 17,7 | 34,3 | 27,7 | 24,0 | 13,5 |
| A95059 | 18-19 | G | | | | | | | | 42,5 | 31,1 | 18,0 | 35,5 | 26,7 | 23,0 | 14,9 |
| A82293 | 18-19 | G | | | | | | 14,3 | 17,3 | 37,6 | 26,2 | 15,8 | 30,6 | 23,9 | 21,3 | 11,1 |
| moyenne | | | 190,50 | 189,10 | 40,85 | 52,60 | 15,18 | 15,27 | 18,70 | 40,50 | 28,41 | 16,92 | 32,71 | 25,81 | 22,34 | 13,78 |
| écart type | | | | 6,2225 | 2,8991 | 3,6346 | 1,0607 | 1,0802 | 1,2780 | 2,1572 | 1,7159 | 0,8191 | 2,0803 | 1,3245 | 1,0183 | 1,0801 |

Tableau 165 : Mesures en mm des humérus de *Canis* de l'aven de l'Arquet

| Numéro | latéralisation | L max | L physiologique | DAP prox max | DT prox max | DAP dital max | DT distal max | DT facette arti distale | DT milieu dia | DAP milieu dia | DT mini diaphyse |
|-------------------|----------------|---------|-----------------|--------------|-------------|---------------|---------------|-------------------------|---------------|----------------|------------------|
| A2281 | G | | | | | | | | | | 15,6 |
| A100580 | G | 195,5 | 190,3 | 14,7 | 24,3 | 17,9 | | 21,6 | | | 16,9 |
| A80594 | G | | | 15,0 | 24,1 | | | | | | |
| A79419-101393 | G | 195,1 | 189,9 | 13,8 | 22,4 | 15,7 | 28,5 | 21,5 | | | |
| A79414 | G | | | 15,8 | 23,6 | | | | | | |
| A4523 | D | | | 14,5 | 22,0 | | | | | | |
| A45651 | G | | | | | 15,3 | 29,9 | 23,0 | | | |
| A15818 | G | | | | | 14,9 | 28,8 | 20,9 | | | |
| A4800 | G | | | 14,7 | 21,5 | | | | | | |
| A34554 | G | | | | | 15,5 | | 20,6 | | | |
| A27079 | G | | | | | 16,8 | 30,8 | 22,9 | | | |
| A53312 | G | | | | | 16,2 | 31,2 | 23,2 | | | |
| A47386 | D | | | 16,1 | 23,0 | | | | | | |
| A37701A | D | | 183,7 | | | 16,2 | 30,0 | 22,7 | 16,5 | 10,7 | 15,1 |
| A849 | D | 183,3 | 177,1 | 14,4 | 21,8 | 15,3 | 28,2 | 20,3 | 15,4 | 8,3 | 14,8 |
| A88401 | D | | | | | 16,3 | 29,1 | 22,2 | 17,4 | 10,1 | 15,7 |
| A | D | | | 14,4 | 23,3 | | | | | | |
| A58174 | D | | | | | 17,0 | 30,7 | 24,9 | 18,0 | 10,2 | 16,3 |
| A38404-19995 | D | 207,9 | 201,0 | 16,0 | 23,6 | 16,6 | 31,4 | 23,3 | 17,2 | 10,2 | 15,6 |
| moyenne | | 195,45 | 188,40 | 14,94 | 22,96 | 16,14 | 29,86 | 22,26 | 16,90 | 9,90 | 15,71 |
| écart type | | 10,0457 | 8,8657 | 0,7749 | 0,9857 | 0,8565 | 1,1587 | 1,3331 | 0,9950 | 0,9247 | 0,7058 |

 Tableau 166 : Mesures en mm des radius de *Canis* de l'aven de l'Arquet

| Numéro | latéralisation | H max S arti | DT max S articulaire | DAP mini olécrâne | DT S médiale | DT S latérale | DAP olécrâne | DT proc anco | DAP proc anco |
|-------------------|----------------|--------------|----------------------|-------------------|--------------|---------------|--------------|--------------|---------------|
| A32894 | D | 26,2 | 20,1 | 26,0 | 8,4 | 12,4 | 31,1 | 15,7 | 26,8 |
| A48988 | G | 25,9 | 18,4 | 23,5 | | | 30,0 | | |
| A54662 | D | 25,6 | | 24,2 | | | 29,0 | | |
| A92931 | D | 30,0 | | 28,5 | | | 34,8 | 17,2 | 30,1 |
| A53307 | D | 30,0 | 22,4 | 28,1 | 11,0 | 13,4 | 35,3 | 17,2 | 27,4 |
| A77840 | D | 27,8 | 18,8 | 27,0 | 9,4 | 11,2 | 33,0 | | |
| A54521 | G | 27,6 | | | | | 31,9 | | |
| A48988 | G | 25,7 | 18,5 | 23,4 | | | 30,0 | | |
| A848 | G | 28,1 | 21,1 | 26,0 | 9,3 | 12,0 | 33,1 | 16,5 | |
| A95899 | G | | | 24,6 | | | 29,3 | 14,5 | 25,9 |
| A41859 | G | 29,0 | 21,9 | 27,5 | 10,9 | 13,0 | 32,7 | 15,2 | 28,7 |
| A55695 | G | 28,5 | | 26,8 | | | 33,2 | 17,4 | 26,6 |
| A25554 | G | 25,6 | 19,2 | 24,3 | 9,5 | 12,1 | 29,5 | | 25,4 |
| moyenne | | 27,50 | 20,05 | 25,83 | 9,75 | 12,35 | 31,76 | 16,24 | 27,27 |
| écart type | | 1,6766 | 1,5793 | 1,7909 | 1,0095 | 0,7791 | 2,1113 | 1,1297 | 1,6388 |

 Tableau 167 : Mesures en mm des ulna de *Canis* de l'aven de l'Arquet

| Numéro | Partie | latéralisation | profondeur | Longueur | DT distal max | DAP distal | DT prox | DAP prox | DAP milieu | DT au milieu |
|----------|--------|----------------|------------|----------|---------------|------------|---------|----------|------------|--------------|
| A1006923 | Mtc1 | G | 21,5-23,5 | 27,1 | 6,0 | 7,6 | 7,1 | 7,3 | | |
| A1006838 | Mtc1 | G | 21,5-23,5 | 26,8 | 6,8 | 7,8 | 7,9 | 7,1 | | |
| A95391 | Mtc2 | D | 18-19 | 70,8 | 11,7 | 10,2 | 8,2 | 13,2 | 7,5 | 8,0 |
| A26050 | Mtc2 | D | 18-19 | 79,0 | 12,3 | 11,6 | 8,3 | 13,1 | 8,5 | 8,5 |
| A55830 | Mtc2 | D | 18-19 | 76,6 | 11,6 | 10,5 | 8,1 | 12,8 | 8,0 | 9,1 |
| A69616 | Mtc3 | G | 18-19 | 87,7 | 10,8 | 12,4 | 10,1 | 14,5 | 8,0 | 7,5 |
| A26509 | Mtc3 | G | 18-19 | 86,4 | 11,0 | 12,4 | 10,6 | 13,4 | 6,7 | 8,4 |
| A31177 | Mtc4 | G | 21,5-23,5 | 79,6 | 10,6 | 11,8 | 9,1 | 13,8 | 6,9 | 6,9 |
| A54837 | Mtc4 | G | 18-19 | 81,4 | 10,9 | 11,9 | 10,4 | 13,5 | 7,4 | 8,0 |
| A52779 | Mtc4 | D | 10-16,3 | 85,2 | 12,1 | 11,8 | 9,3 | 14,7 | 7,3 | 8,9 |
| A100949 | Mtc5 | D | 20-21 | 73,7 | 11,8 | 11,3 | 12,3 | 12,1 | 6,7 | 7,7 |
| A82957 | Mtc5 | G | 18-19 | 77,9 | 13,1 | 12,6 | 14,2 | 12,2 | 8,2 | 9,1 |
| A2910 | Mtc5 | D | 18-19 | 70,3 | 11,6 | 10,0 | 13,8 | 11,9 | 7,5 | 8,4 |

 Tableau 168 : Mesures en mm des métacarpiens de *Canis* de l'aven de l'Arquet

| Numéro | Profondeur | latéralisation | L phy max | DT prox max | DAP mini prox | DAP max de la tête | DT milieu SH | DAP milieu SH | DT mini diaphyse | DAP condyle ext | DT distal max | DAP condyle int |
|---------------------|------------|----------------|-----------|-------------|---------------|--------------------|--------------|---------------|------------------|-----------------|---------------|-----------------|
| A3139-2773 | 10-19 | D | 219,7 | 53,5 | 7,4 | 26,2 | 18,5 | 17,4 | 18,2 | 43,1 | 43,9 | 46,8 |
| A67203 | | D | | | 8,0 | | 15,5 | 16,6 | 15,4 | 42,4 | 39,0 | 44,7 |
| A80145 | 17 | D | | | | | 16,7 | 16,5 | 16,6 | | | |
| A91850 | 10-16,3 | D | | 53,0 | 7,0 | 25,1 | | | | | | |
| A28011 | 10-16,3 | D | | | | | | | | 44,9 | 40,1 | 47,2 |
| A35564 | 18-19 | D | | 47,0 | 7,3 | 23,0 | | | | | | |
| A83516-87280 | 18-19 | D | 227,0 | 52,4 | 7,6 | 24,5 | 16,4 | 16,5 | 16,4 | 44,3 | 40,9 | 46,0 |
| A46726 | | G | | | | | | | | 39,3 | 37,5 | 43,6 |
| A98840 | | G | | 52,6 | 5,6 | 25,3 | 18,0 | 17,3 | | | | |
| A53259-19355 | | G | | | | 23,6 | 17,0 | 16,3 | 16,9 | | 40,0 | |
| A65543 | | G | | | | 24,5 | | | | | | |
| A64697 | | G | | | | | 16,0 | 17,1 | 16,0 | | | |
| A95065-96944 | 18-19 | G | | | | 24,7 | 15,9 | 19,2 | 15,7 | | | |
| moyenne | | | 223,35 | 51,70 | 7,15 | 24,61 | 16,75 | 17,11 | 16,46 | 42,80 | 40,23 | 45,66 |
| écart type | | | 5,1619 | 2,6608 | 0,8289 | 0,9920 | 1,0461 | 0,9372 | 0,9271 | 2,1886 | 2,1426 | 1,4960 |

Tableau 169 : Mesures en mm des fémurs de *Canis* de l'aven de l'Arquet

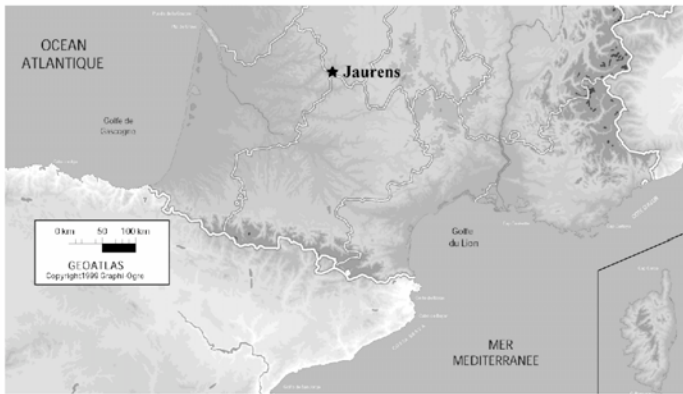
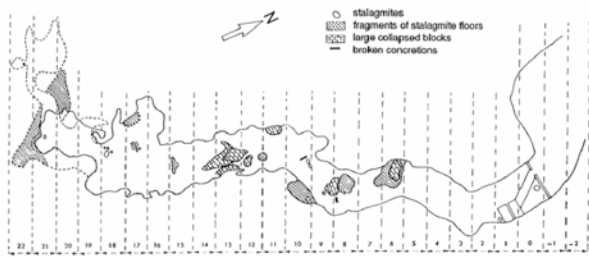
| Numéro | latéralisation | L max | DT prox max | DAP prox | DT mini diaphyse | DT distal max | DAP distal max | DT milieu | DAP milieu |
|---------------------|----------------|--------|-------------|----------|------------------|---------------|----------------|-----------|------------|
| A28445-20351 | D | | | | 16,5 | 30,0 | 20,7 | 16,8 | |
| A67648-94720 | D | | | | 16,9 | 29,0 | 21,3 | 17,3 | 19,3 |
| A53270 | D | | | | | | | 16,1 | 16,3 |
| A19489 | D | 215,1 | 42,6 | 46,9 | 15,5 | 28,6 | 20,7 | 16,4 | 18,4 |
| A4444 | D | | | | | 26,9 | 21,3 | | |
| A10062 | D | | | | | 30,2 | 22,0 | | |
| A80428 | D | | | | 16,0 | 28,8 | 19,6 | 16,9 | 17,3 |
| A80259 | D | | | | | 29,6 | 21,5 | | |
| A55649-41866 | D | | | | | 25,8 | 19,1 | 14,9 | 14,7 |
| A41870 | D | | 43,0 | 48,9 | | | | | |
| A17359-10410 | D | | 40,0 | | 13,9 | | 18,9 | 14,5 | 15,6 |
| A96970-95079 | G | 220,3 | | | 14,8 | 27,9 | 22,0 | 15,3 | 15,2 |
| A78370 | G | | | | | 28,0 | 20,6 | | |
| A1872-5948 | G | | | | | 29,8 | 21,9 | | |
| A40406 | G | | | | | 28,9 | 21,0 | | |
| A77817 | G | 217,0 | | | 15,9 | 27,8 | 20,4 | 16,5 | 18,3 |
| A19547-19255 | G | 217,3 | 43,8 | 47,8 | 16,0 | 28,2 | 21,1 | 16,5 | 17,8 |
| A52940 | G | 217,9 | | 47,6 | 15,4 | 28,6 | 22,9 | 17,3 | 18,3 |
| A87367 | G | | | | | 29,5 | 20,6 | | |
| A97357 | G | | | | 14,7 | | | 16,5 | 17,6 |
| A56513-62468 | G | | | | | | 22,0 | 15,2 | 14,7 |
| A20892 | G | | | | | | 19,2 | | |
| moyenne | | 217,52 | 42,35 | 47,80 | 15,56 | 28,60 | 20,88 | 16,17 | 16,96 |
| écart type | | 1,8740 | 1,6442 | 0,8287 | 0,8996 | 1,1673 | 1,0976 | 0,9114 | 1,5946 |

Tableau 170 : Mesures en mm des tibia de *Canis* de l'aven de l'Arquet

| Numéro | Partie | latéralisation | L max calca | DT milieu calca | DT max calca | DAP max calca | DAP max talus | DT de la tête talus | DT trochlée talus | DT mini col talus | H max | DAP troch med talus |
|-------------------|-----------|----------------|-------------|-----------------|--------------|---------------|---------------|---------------------|-------------------|-------------------|--------|---------------------|
| A1001885 | Talus | G | | | | | 31,2 | 15,4 | 17,8 | 14,1 | 18,1 | 20,7 |
| A1007519 | Talus | G | | | | | 32,1 | 15,2 | 18,8 | 13,5 | 17,2 | 21,1 |
| A1006247 | Talus | D | | | | | 34,8 | 15,6 | 18,7 | 13,4 | 18,3 | 22,8 |
| A94751 | Talus | D | | | | | 32,3 | 14,6 | 18,2 | 12,4 | 16,4 | 21,0 |
| A73650 | Talus | G | | | | | 30,7 | 14,4 | 18,3 | 12,9 | 18,2 | 22,0 |
| A9255 | Talus | G | | | | | 34,3 | 16,3 | 18,5 | 13,8 | 17,0 | 22,0 |
| A80555 | Calcaneus | D | 61,8 | 11,1 | 24,0 | 26,2 | | | | | | |
| A79020 | Calcaneus | D | 58,9 | 9,5 | 23,0 | 24,5 | | | | | | |
| A35661 | Calcaneus | D | 51,7 | 8,6 | 20,6 | 20,8 | | | | | | |
| A95909 | Calcaneus | G | 52,0 | 8,7 | 20,3 | 21,9 | | | | | | |
| A53643 | Calcaneus | G | 55,9 | 9,5 | 21,1 | 23,6 | | | | | | |
| A23064 | Calcaneus | G | 54,3 | 9,9 | 21,3 | 23,1 | | | | | | |
| A19690 | Calcaneus | G | 56,5 | 10,3 | 22,9 | 23,2 | | | | | | |
| A63353 | Calcaneus | D | 53,2 | 9,6 | 22,1 | 23,2 | | | | | | |
| A87303 | Calcaneus | G | 60,1 | 9,6 | 21,7 | 25,6 | | | | | | |
| A52231 | Calcaneus | G | 54,4 | 9,0 | 21,8 | 22,8 | | | | | | |
| moyenne | | | 55,88 | 9,58 | 21,88 | 23,49 | 32,57 | 15,25 | 18,38 | 13,35 | 17,53 | 21,60 |
| écart type | | | 3,4441 | 0,7465 | 1,1526 | 1,6121 | 1,6513 | 0,6921 | 0,3656 | 0,6156 | 0,7789 | 0,7975 |

Tableau 171 : Mesures en mm des calcaneus et talus de *Canis* de l'aven de l'Arquet

Chapitre 6



Grotte de Jaurens

I. Présentation du gisement

La grotte de Jaurens, située en Corrèze, sur la commune de Nespouls, a été découverte en 1968. Elle est située à 260 mètres d'altitude et est creusée dans le calcaire bajocien de l'extrémité Nord du Causse de Martel. Longue d'une cinquantaine de mètres et d'une largeur d'environ 4 mètres, elle se développe sur une hauteur de 4 à 6 mètres. La grotte fut fouillée de 1968 à 1972 et constitue une source majeure de documentation sur les faunes du Pléistocène supérieur de la région (Guérin 1969, Guérin *et al.* 1979, Guérin 1999, Valli & Guérin 2000, Guérin & Valli 2000, Mallye & Guérin 2002).

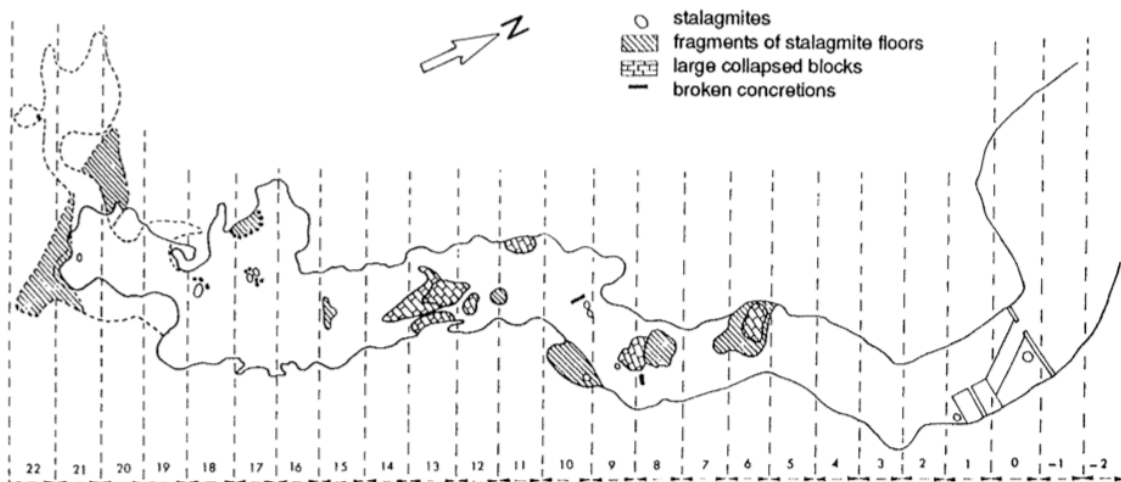


Figure 173: Plan de la grotte de Jaurens, *in* Guérin 1999

A. Éléments de stratigraphie et datations

Le remplissage de la grotte, atteint au maximum 4 mètres d'épaisseur. Sept couches y ont été identifiées. Seules les deux couches supérieures ont livré des restes osseux et la première (couche I) est la plus riche. Deux datations ^{14}C ont été réalisées. Elles situent le remplissage entre 29300 ± 14000 BP et $32630 (+2900 ; -2100)$ BP (Guérin 1999, Guérin & Valli 2000).

B. Association faunique

Le gisement de la grotte de Jaurens a livré une faune abondante et diversifiée. Cette dernière est composée de *Rhinocerotidae*, *Equidae*, *Elephantidae*, *Suidae*, *Cervidae* et *Bovidae*, de grands Carnivores (*Canidae*, *Ursidae*, *Felidae*, *Hyaenidae* et *Mustelidae*), ainsi que de nombreux Léporidés, Amphibiens, Reptiles, Oiseaux, Rongeurs, Insectivores et Chiroptères. Le Cheval, le Bison et le Renne sont les trois taxons dominants (Guérin 1999). Trois espèces de *Cervidae* ont été identifiées dans le gisement : il s'agit du Renne (*Rangifer tarandus*), du Cerf (*Cervus elaphus*) et du Chevreuil (*Capreolus capreolus*). Ces trois espèces apportent des indications paléoenvironnementales importantes. Leur présence conjointe, ainsi que leur stature, indiquent un environnement steppique entrecoupé de zones forestières (Guérin & Valli 2000, Valli & Guérin 2000, Mallye & Guérin 2002). Signalons également qu'un reste attribué par Bouvier à Neandertal, a été identifié ; il s'agit d'une canine supérieure (Guérin, 1999).

II. Les *Canis* de la grotte de Jaurens

A. Matériel et informations d'ordre populationnel

Le loup a fait l'objet d'une étude biométrique par R. Ballezio en 1979. Les 145 pièces qu'il a étudiées se réfèrent à un minimum de 12 individus (Ballezio, 1979). Nous avons poursuivi l'étude de ce matériel⁴² et procédé au tri du matériel non déterminé. Ce travail a permis d'écarter certaines pièces attribuées par mégarde à *Canis lupus* et d'en ajouter d'autres, ramenant le nombre total de vestiges de loup à 151 (Tableau 172). D'un point vu populationnel, nous avons dénombré 11 individus adultes. Le matériel est particulièrement bien conservé et autorise un travail analytique complet.

| Parties anatomiques | NRD | NMI c | NME |
|---|------------|-----------------|-----|
| Hémi-maxillaires et dents supérieures isolées | 24 | 6 | 8 |
| Hémi-mandibules et dents inférieures isolées | 31 | 11 | 19 |
| Fragments de crânes | 1 | 1 | 1 |
| Atlas | 3 | 3 | 3 |
| Axis | 1 | 1 | 1 |
| Scapula | 5 | 3 | 5 |
| Humérus | 3 | 2 | 2 |
| Radius | 2 | 1 | 2 |
| Ulna | 1 | 1 | 1 |
| Scapholunatum | 1 | 1 | 1 |
| Métacarpiens | 19 | 5 | 19 |
| Coxal | 2 | 1 | 1 |
| Fémur | 3 | 1 | 2 |
| Tibia | 3 | 2 | 3 |
| Calcaneus | 5 | 3 | 5 |
| Talus | 2 | 1 | 2 |
| Naviculaire | 1 | 1 | 1 |
| Métatarsiens | 20 | 4 | 19 |
| Phalanges | 23 | 2 | 23 |
| Métapodes | 1 | 1 | 1 |
| TOTAL | 151 | NMI = 11 | |

Tableau 172 : Décomptes des restes de *Canis* de la grotte de Jaurens.

Nous ne disposons pas d'informations d'ordre taphonomique sur le remplissage de la grotte, mais ce dernier étant considéré comme homogène (Guérin 1999), les restes de *Canis* sont étudiés conjointement et considérés comme appartenant à une population.

Les individus analysés correspondent, pour plus de la moitié d'entre eux (6 sur 11), à des adultes mûres ou séniles. Un jeune adulte et quatre adultes sont également présents. Aucun reste d'individus immatures n'a été identifié.

B. Stature et sexe des individus

La masse corporelle des individus est estimée à partir des deux hémi-mandibules les mieux conservées (Tableau 173). D'après cette estimation, les loups de la grotte, pesant près de 40 kg, apparaissent statistiquement plus gros (ANOVA, $p = 4,974.10^{-6}$) que l'ensemble des individus du Pléistocène moyen et de ceux de l'aven de l'Arquet, précédemment étudiés (Tableau 174).

⁴² L'ensemble de la faune de la grotte est conservé dans les collections de l'Université Claude Bernard, Lyon 1.

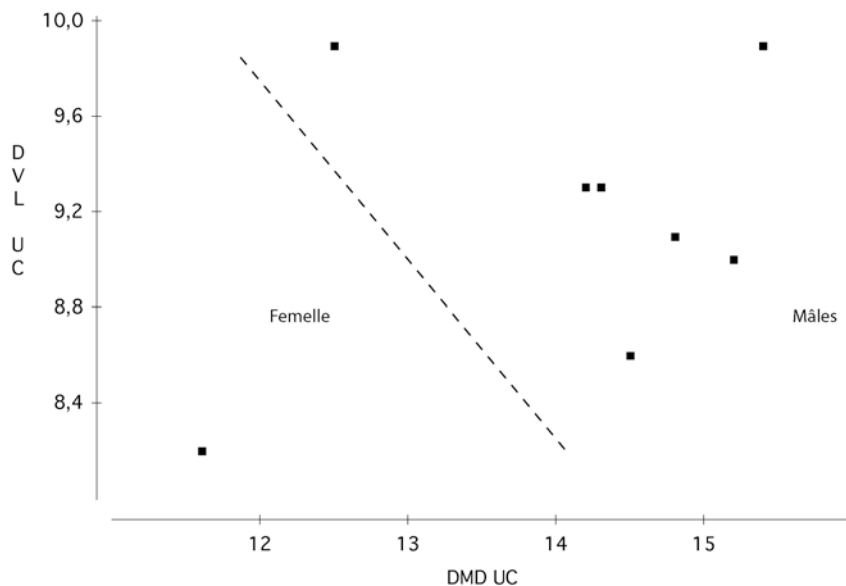
| Numéro | L max mandibule $y=2,8816x - 4,9853$ | H mand (LP3 - LP4) $y=1,8683x - 1,1519$ | Surface LM1 $y=1,0701x - 1,1596$ | Masse corporelle moyenne |
|---|---|--|-------------------------------------|-----------------------------|
| 300445 | 43,50 | 36,83 | 38,87 | 39,73 |
| 300451 | 44,00 | 36,83 | 36,24 | 39,02 |
| <i>Masse corporelle moyenne globale</i> | | | | 39,37 |

Tableau 173 : Estimation (en kg) de la masse corporelle moyenne des individus de la grotte de Jaurens.

| - | LVI | RX | FAGE | ARQ | JAU |
|------|-------|--------|--------|----------|-----------|
| LVI | - | 0,4864 | 0,7619 | 0,006546 | 0,0001292 |
| RX | 2,313 | - | 0,9909 | 0,2563 | 0,0001982 |
| FAGE | 1,671 | 0,6424 | - | 0,1093 | 0,0001429 |
| ARQ | 5,243 | 2,93 | 3,572 | - | 0,02219 |
| JAU | 9,806 | 7,493 | 8,136 | 4,564 | - |

Tableau 174 : Résultat du test HSD de Tukey (comparaison des masses corporelles estimées). En grisé apparaissent les différences hautement significatives (<0,01)

Plusieurs caractères osseux et métriques permettent de proposer une diagnose sexuelle. Le crâne découvert dans la grotte, appartient vraisemblablement, au vu de la hauteur du triangle occipital, du développement de la crête sagittale et de la dimension des dents, à un individu de sexe masculin. Considérant les données sur les canines supérieures, il est également possible de proposer une diagnose sexuelle pour les autres individus (Figure 174). En tenant compte des informations sur la latéralisation de ces dents, cinq mâles et une femelle peuvent être identifiés.

Figure 174 : Diagramme de dispersion des dimètres vestibulo-lingual et mésio-distal (en mm) des canines supérieures de *Canis* de la grotte de Jaurens.

C. Analyses morphométriques

1. Éléments crâniens et dentaires

Les données biométriques sur le crâne des *Canis* de la grotte sont limitées au seul crâne retrouvé (Tableau 175). Ce dernier bien qu'incomplet, présente de très fortes dimensions qui peuvent être comparées aux données sur les loups actuels. L'analyse en composante principale réalisée à partir

de six mesures, met en évidence sa forte taille (Figure 175). La première composante, qui exprime principalement la taille, permet d'isoler le loup de Jaurens, parmi les plus gros mâles connus. Outre le fait que ces données confirment la stature imposante de cet individu et renforcent son attribution sexuelle.

| Numéro | DT aux UM2 | H triangle occipital | L med palais | L sta-palat | DT max cond occ | DT max trou occ | H trou occ |
|--------|------------|----------------------|--------------|-------------|-----------------|-----------------|------------|
| 300422 | 75,2 | 65,3 | 129,8 | 48,8 | 53,4 | 24,0 | 15,1 |

Tableau 175 : Mesures (en mm) du crâne de *Canis* de la grotte de Jaurens

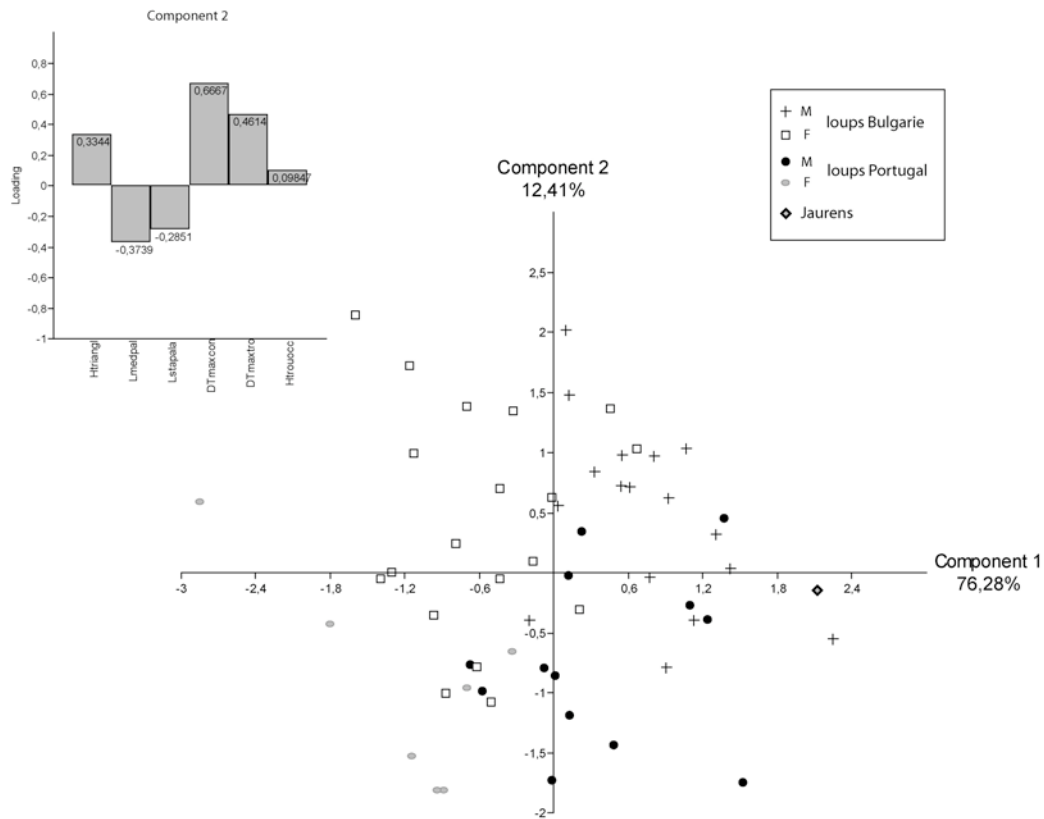


Figure 175 : Analyse en composante principale effectuée à partir de six mesures crâniennes. Sont ici figurés les loups actuels de Bulgarie et du Portugal en comparaison au crâne de Jaurens. Les deux composantes représentent 88,69% de la variance

Concernant le maxillaire et des dents supérieures, les données biométriques (Tableau 176 à Tableau 178) mettent en évidence des différences significatives entre les loups de Jaurens et les populations de loups actuels (Bulgarie et Portugal) et fossiles (aven de l'Arquet).

Ces différences sont cependant strictement isométriques et indiquent des proportions des dents supérieures des loups de Jaurens, supérieures aux trois groupes (de l'ordre de 10% plus gros que les loups de Bulgarie).

Si l'on considère les données des héli-mandibules et des dents inférieures isolées (Tableau 179, Tableau 180 et Tableau 181), les résultats issus des comparaisons avec les populations actuelles et fossiles sont comparables à ceux obtenus sur les dents supérieures. Des différences sont mises en évidence mais sont uniquement liées à des différences de taille.

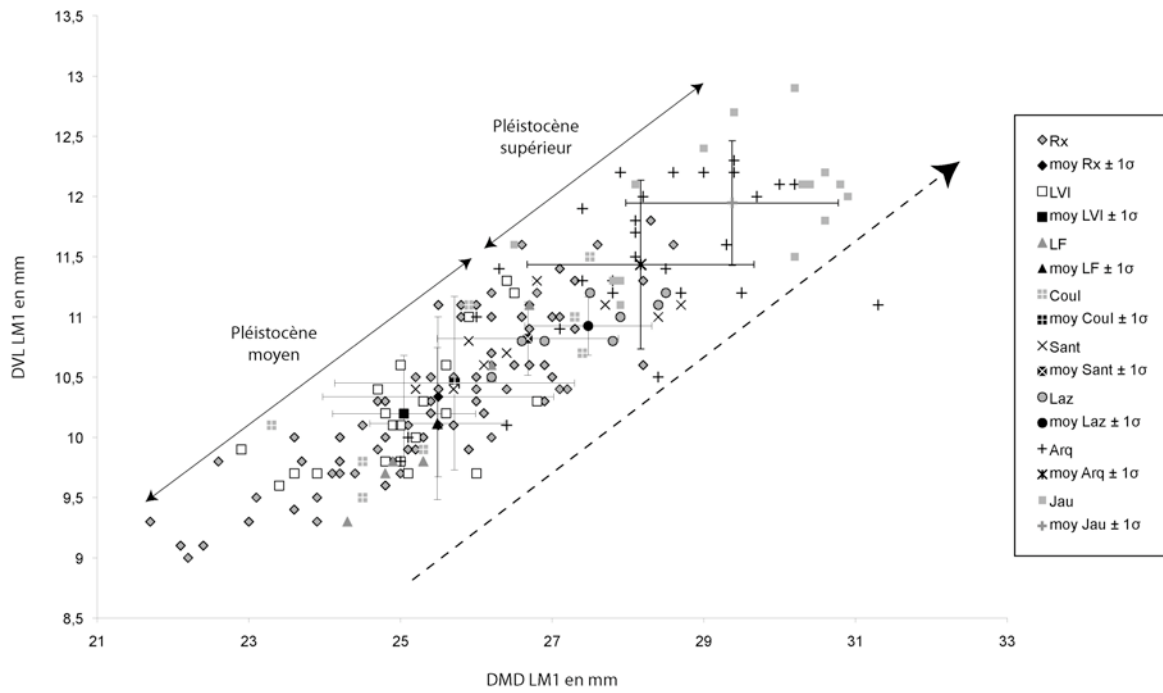


Figure 176 : Diagramme de dispersion du diamètre méso-distal et diamètre vestibulo-lingual des carnassières inférieures des *Canis* des gisements de l'Igue des Rameaux (Rx), Lunel-Viel I (LVI), La Fage (LF), Coudoulous I (Coul), Santenay (Sant), Le Lazaret (Laz), l'aven de l'Arquet (Arq) et la grotte de Jaurens (Jau).

Les données sur les carnassières inférieures des individus de Jaurens s'inscrivent dans l'évolution de la stature de la lignée (Figure 176). L'ensemble de ces données concoure à mettre en évidence une augmentation continue des dimensions de cette dent au cours du Pléistocène.

2. Squelette post-crânien

Sur le membre antérieur, les restes sont moins nombreux que les éléments dentaires mais leur bonne conservation permet néanmoins d'apprécier leur développement général. A partir des données biométriques sur ces éléments (Tableau 182 à Tableau 185) il apparaît que les différences qui existent entre Jaurens et les loups actuels sont d'ordre strictement isométrique.

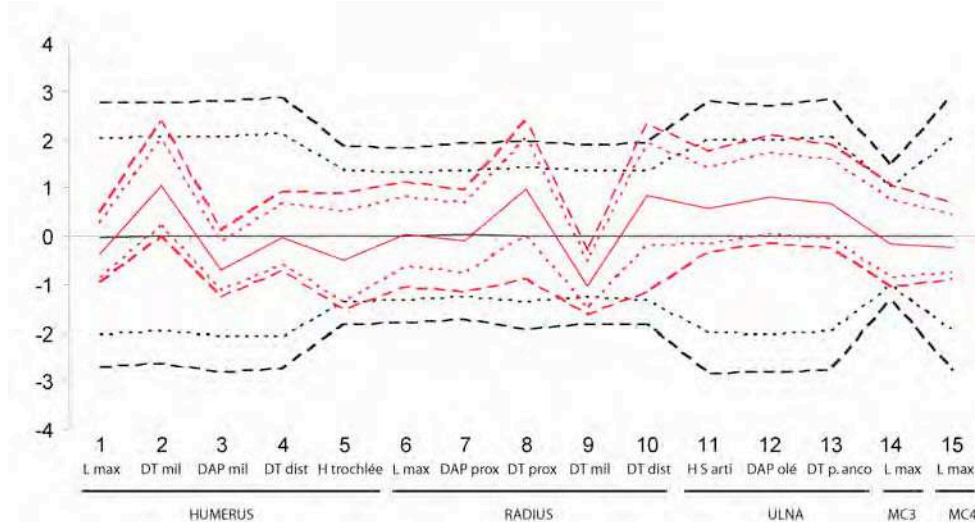


Figure 177 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des données sur le membre antérieur des *Canis* de Jaurens (en rouge) par rapport aux loups actuels (loux du Portugal, en noir), après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

Concernant le membre postérieur, les données biométriques sont également peu nombreuses (Tableau 186 à Tableau 189) mais démontrent également que le format général des éléments du membre est comparable à celui des loups actuels. Une nouvelle fois, les différences mises en évidence entre les loups de Jaurens et ceux actuels de Bulgarie, sont uniquement liées à la taille.

III. Conclusions

Les onze individus découverts dans la grotte de Jaurens correspondent à une nouvelle étape dans l'évolution de la lignée. Ces loups, de stature particulièrement importante apparaissent, eu égard aux analyses conduites sur les différentes parties anatomiques, nettement plus grands que les loups actuels ou que ceux provenant de l'aven de l'Arquet (*cf.* Chapitre précédent). D'un point de vue paléoécologique, étant admis que ces carnivores sont soumis à la loi de Bergmann (*cf.* Partie 3), la taille des individus est à mettre en relation avec des conditions climatiques particulièrement froides. Les carnivores de la grotte sont d'ailleurs tous de stature imposante (Ballésio 1979, Mallye & Guérin 2002). A Jaurens, les données chronologiques et les associations fauniques, placent la faune du gisement dans la phase terminale du Pléniglaciaire moyen.

La population de la grotte de Jaurens constitue selon nous une base solide à la définition d'une nouvelle chrono sous-espèce. Les différences mises en évidence en terme de stature avec les populations fossiles antérieures et les populations de loups actuels, font de ces loups les plus gros de l'histoire de la lignée. Datés de l'extrême fin du stade isotopique 3, leur stature peut être mise en parallèle de conditions climatiques particulièrement rigoureuses.

| Numéro | Partie | latéralisation | DT max du palais | DT mini du palais | DT aux UM2 | UI2 | | UI3 | | UC | |
|-------------------|--------|----------------|------------------|-------------------|------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | | | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL |
| 300422 | Hmxlr | G | 79,6 | 44,1 | 70,2 | 8,2 | 8,2 | 8,2 | 10,2 | 14,2 | 9,3 |
| 300423 | Hmxlr | D | | | | | | | | | |
| 300425 | Hmxlr | G | | | | | | | | | |
| 300426 | Hmxlr | D | | | | | | | | | |
| 300429 | UC | D | | | | | | | | | |
| 300430 | UC | D | | | | | | | | | |
| 300431 | UC | D | | | | | | | | | |
| 300432 | UC | D | | | | | | | | | |
| 300433 | UC | D | | | | | | | | | |
| 300434 | UI2 | D | | | | | | | | | |
| 300435 | UI2 | G | | | | | | | | | |
| 300436 | UI3 | G | | | | | | | | | |
| 300464 | UC | G | | | | | | | | 12,5 | 9,9 |
| moyenne | | | 79,60 | 44,10 | 70,20 | 7,77 | 8,23 | 8,50 | 10,30 | 14,06 | 9,00 |
| écart type | | | | | | 0,4509 | 0,2517 | 0,4243 | 0,1414 | 1,3309 | 0,7331 |

Tableau 176 : Grotte de Jaurens. Mesures des maxillaires, incisives et canines supérieures (en mm).

| Numéro | Description | latéralisation | UP1 | | L min pal - max pal | UP2 | | UP3 | | UP4 | | | |
|-------------------|-------------|----------------|--------|--------|---------------------|--------|--------|--------|--------|-----------|-----------|---------|---------|
| | | | DMD | DVL | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD vesti | DMD diago | DVL max | DVL min |
| 300422 | Hmxlr | D | | | 64,9 | | | 16,9 | 7,3 | 26,3 | 28,7 | 15,3 | 10,6 |
| 300422 | Hmxlr | G | | | 65,2 | | | | | 27,3 | 28,4 | 15,3 | 10,5 |
| 300423 | Hmxlr | D | 8,1 | 5,9 | 63,0 | 16,1 | 6,6 | 17,3 | 7,6 | 27,7 | 29,9 | 15,0 | 11,2 |
| 300423 | Hmxlr | G | | | 64,1 | 16,2 | 6,8 | 17,2 | 7,6 | 27,9 | 29,5 | 14,7 | 11,1 |
| 300424 | Hmxlr | G | | | | 16,0 | 7,3 | | | | | | |
| 300424 | Hmxlr | D | 7,7 | 5,5 | | 15,0 | 6,7 | | | | | | |
| 300427 | Hmxlr | G | | | | | | 17,5 | 8,0 | 27,8 | 28,7 | 14,2 | 10,8 |
| 300428 | Hmxlr | D | | | | | | | | 23,4 | 23,8 | 12,3 | 9,7 |
| 300437 | UP3 | G | | | | | | 16,3 | 6,8 | | | | |
| 300438 | UP3 | D | | | | | | 17,2 | 7,8 | | | | |
| 300439 | UP4 | D | | | | | | | | 26,5 | | | 10,4 |
| 300440 | UP4 | G | | | | | | | | 25,8 | 25,5 | 14,5 | 11,1 |
| moyenne | | | 7,90 | 5,70 | 64,30 | 15,83 | 6,85 | 17,07 | 7,52 | 26,59 | 27,79 | 14,47 | 10,68 |
| écart type | | | 0,2828 | 0,2828 | 0,9832 | 0,5560 | 0,3109 | 0,4227 | 0,4215 | 1,5028 | 2,2572 | 1,0404 | 0,4950 |

Tableau 177 : Grotte de Jaurens. Mesures des prémolaires supérieures (en mm).

| Numéro | Description | latéralisation | UM1 | | | UM2 | | | L rangée P | L rangée M | L dents jugales | |
|-------------------|-------------|----------------|-----------|---------|----------|----------|----------|----------|------------|------------|-----------------|--------|
| | | | DMD vesti | DVL mes | DVL dist | DMD para | DVL para | DVL méta | | | | DMD |
| 300422 | Hmxlr | D | 16,2 | 22,4 | 20,7 | 8,8 | 11,6 | 9,4 | 9,0 | 14,0 | 25,9 | |
| 300422 | Hmxlr | G | 16,0 | 22,2 | 21,0 | 9,0 | 11,3 | 9,5 | 8,7 | 13,8 | 26,6 | |
| 300423 | Hmxlr | D | 17,5 | 22,4 | 19,6 | 9,2 | 11,7 | 9,8 | 8,5 | 14,2 | 72,7 | 26,3 |
| 300423 | Hmxlr | G | 17,1 | 22,6 | 20,0 | 9,2 | 11,6 | 9,8 | 8,8 | 14,3 | | 26,8 |
| 300428 | Hmxlr | D | 16,2 | 20,6 | 18,5 | 8,5 | 10,3 | 8,0 | 9,0 | 13,7 | | 25,3 |
| 300441 | UM1 | G | 16,9 | 21,9 | 19,8 | 9,4 | 11,8 | 8,7 | | | | |
| 300442 | UM2 | D | | | | | | | 9,1 | 13,4 | | |
| moyenne | | | 16,71 | 22,20 | 20,11 | 9,11 | 11,51 | 9,33 | 9,17 | 14,10 | 72,70 | 26,52 |
| écart type | | | 0,5757 | 0,8266 | 0,9388 | 0,3934 | 0,6149 | 0,7342 | 0,8751 | 0,6110 | | 0,9827 |

Tableau 178 : Grotte de Jaurens. Mesures des molaires et rangées dentaires supérieures (en mm).

| Numéro | Partie | latéralisation | L max mandibule | H branche montante | H mand (LP3-LP4) | l mand (LP3-LP4) | LI3 | | LC | | Diastème C-LP1 |
|-------------------|--------|----------------|--------------------|-----------------------|---------------------|---------------------|--------|--------|--------|--------|-------------------|
| | | | | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | |
| 300443 | Hmdble | G | 198,9 | 69,7 | 24,9 | 13,2 | | | 14,9 | 9,6 | 8,1 |
| 300444 | Hmdble | G | | | 28,5 | 13,3 | | | | | |
| 300445 | Hmdble | G | | | | | | | | | |
| 300446 | Hmdble | G | | | | | | | | | |
| 300447 | Hmdble | G | | | | | | | | | |
| 300448 | Hmdble | G | | | | | | | 15,5 | 8,6 | |
| 300451 | Hmdble | D | | 199,7 | | 28,5 | 13,4 | | 14,5 | 9,3 | |
| 300452 | Hmdble | D | | | | 28,6 | | | | | |
| 300453 | Hmdble | D | | | | 30,4 | 12,8 | | 14,5 | 9,7 | |
| 300458 | Hmdble | D | | | | | 14,0 | | 15,0 | 9,4 | 7,4 |
| 300460 | LI3 | D | | | | | 7,7 | 8,0 | | | |
| 300461 | LI3 | D | | | | | 7,8 | 7,9 | | | |
| 300462 | LC | D | | | | | | | 14,6 | 9,6 | |
| 300463 | LC | D | | | | | | | 12,8 | 8,4 | |
| 300465 | LC | D | | | | | | | 12,0 | 8,6 | |
| 300466 | LC | D | | | | | | | 16,1 | 9,9 | |
| 300467 | LC | G | | | | | | | 12,4 | 8,7 | |
| 300468 | LC | G | | | | | | | 12,5 | 8,5 | |
| 300469 | LC | G | | | | | | | 16,1 | 9,7 | |
| moyenne | | | 199,30 | 69,70 | 28,32 | 13,35 | 7,75 | 7,95 | 14,24 | 9,17 | 7,75 |
| écart type | | | 0,5657 | | 1,8236 | 0,3886 | 0,0707 | 0,0707 | 1,4551 | 0,5398 | 0,4950 |

Tableau 179 : Grotte de Jaurens. Mesures des héli-mandibules, incisives et canines inférieures (en mm).

| Numéro | Description | latéralisation | LP1 | | LP2 | | LP3 | | LP4 | | larg max mand | H mand entre LM1- LM2 |
|-------------------|-------------|----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|------------------|-----------------------------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | |
| 300443 | Hmdble | G | 7,2 | 5,1 | 14,0 | 6,4 | 15,2 | 7,3 | 17,4 | 8,6 | | |
| 300444 | Hmdble | G | | | 11,3 | 5,7 | 13,0 | 6,3 | 14,9 | 7,4 | | |
| 300445 | Hmdble | G | | | 13,2 | 6,4 | 14,9 | 7,4 | 17,3 | 8,4 | | |
| 300446 | Hmdble | G | | | | | | | 16,7 | 8,3 | 14,9 | 27,9 |
| 300447 | Hmdble | G | | | | | 15,1 | 7,4 | 17,6 | 8,4 | | |
| 300448 | Hmdble | G | | | 13,1 | 6,9 | 15,3 | 7,8 | 16,2 | 9,1 | | |
| 300451 | Hmdble | D | | | 13,4 | 6,3 | 15,1 | 7,5 | 17,2 | 8,4 | | |
| 300452 | Hmdble | D | | | | | 15,0 | 8,0 | 16,8 | 9,6 | | |
| 300453 | Hmdble | D | | | 11,3 | 6,7 | | | 16,2 | 9,3 | | |
| 300454 | Hmdble | D | 6,3 | 5,2 | | | 14,8 | 8,0 | 16,4 | 9,1 | | |
| 300455 | Hmdble | D | | | 13,5 | 6,0 | 14,9 | 6,9 | 17,6 | 8,0 | | |
| 300456 | Hmdble | D | | | | | | | 15,0 | 7,9 | | |
| 300457 | Hmdble | D | | | 10,8 | 5,6 | 13,1 | 6,3 | 14,8 | 7,4 | | |
| 300458 | Hmdble | D | 6,8 | 5,2 | 13,4 | 6,2 | 14,8 | 7,1 | 17,3 | 8,8 | | |
| 300459 | Hmdble | D | 6,2 | 4,5 | 13,1 | 6,0 | 14,0 | 6,7 | 16,4 | 8,2 | | |
| 300470 | LP3 | G | | | | | 13,3 | 6,7 | | | | |
| moyenne | | | 6,63 | 5,00 | 12,71 | 6,22 | 14,50 | 7,18 | 16,52 | 8,46 | 14,90 | 27,90 |
| écart type | | | 0,4646 | 0,3367 | 1,1259 | 0,4104 | 0,8416 | 0,5800 | 0,9645 | 0,6456 | | |

Tableau 180 : Grotte de Jaurens. Mesures des héli-mandibules et prémolaires inférieures (en mm).

| Numéro | Description | latéralisation | LM1 | | | | LM2 | | DMD rangée prémolaires | DMD P + trigonide M/1 |
|-------------------|-------------|----------------|--------|---------|--------|----------|--------|--------|------------------------|-----------------------|
| | | | DMD | L trigo | DVL | DVL talo | DMD | DVL | | |
| 300443 | Hmdbl | G | 30,4 | 22,2 | 12,1 | 10,0 | 11,7 | 8,8 | 55,3 | 76,4 |
| 300444 | Hmdbl | G | 26,5 | 19,6 | 11,6 | 9,8 | 11,1 | 8,5 | | |
| 300445 | Hmdbl | G | 30,9 | 22,4 | 12,0 | 10,5 | | | | |
| 300446 | Hmdbl | G | 30,6 | 22,8 | 11,8 | 10,3 | 10,8 | 8,3 | | |
| 300447 | Hmdbl | G | 30,3 | 21,9 | 12,1 | 10,1 | 13,1 | 8,9 | | |
| 300448 | Hmdbl | G | 30,2 | 21,6 | 12,9 | 10,9 | | | | |
| 300449 | Hmdbl | G | 27,9 | 19,3 | 11,1 | 9,8 | 10,9 | 7,8 | | |
| 300451 | Hmdbl | D | 30,2 | 21,8 | 11,5 | 10,5 | 12,4 | 8,7 | | |
| 300452 | Hmdbl | D | 29,4 | | 12,7 | 10,4 | | | | |
| 300453 | Hmdbl | D | 28,1 | 20,2 | 12,1 | 10,8 | 12,5 | 9,9 | | |
| 300454 | Hmdbl | D | 29,0 | 21,5 | 12,4 | 9,8 | 11,8 | 9,1 | | |
| 300455 | Hmdbl | D | 30,8 | 22,1 | 12,1 | 10,0 | | | | |
| 300456 | Hmdbl | D | 27,8 | 19,5 | 11,3 | 9,7 | | | | |
| 300457 | Hmdbl | D | 27,9 | 19,5 | 11,3 | 9,9 | | | | |
| 300458 | Hmdbl | D | 30,6 | 22,1 | 12,2 | 9,9 | 12,6 | 9,3 | 54,8 | 75,1 |
| 300459 | Hmdbl | D | | | | | | | 54,5 | |
| 300471 | LM1 | G | 33,4 | 24,6 | 13,2 | 11,2 | | | | |
| 300472 | LM1 | G | 29,4 | 20,9 | 12,2 | 10,7 | | | | |
| 300473 | LM1 | G | 27,6 | 19,9 | 11,5 | 10,0 | | | | |
| 300474 | LM1 | G | 30,7 | 21,5 | 12,7 | 9,5 | | | | |
| moyenne | | | 29,56 | 21,30 | 12,04 | 10,20 | 11,88 | 8,81 | 54,87 | 75,75 |
| écart type | | | 1,6317 | 1,4125 | 0,5757 | 0,4631 | 0,8243 | 0,6030 | 0,4041 | 0,9192 |

Tableau 181 : Grotte de Jaurens. Mesures des molaires et rangées dentaires inférieures (en mm).

| Numéro | latéralisation | L max | L depuis la tête | DT prox max | DAP prox | DT mini diaphyse | DT milieu dia | DAP milieu dia | DT distal max | DT max trochlée | DAP mini trochlée | DAP trochlée med | DAP trochlée lat | H trochlée | DT fosse ole |
|-------------------|----------------|--------|------------------|-------------|----------|------------------|---------------|----------------|---------------|-----------------|-------------------|------------------|------------------|------------|--------------|
| | | | | | | | | | | | | | | | |
| 300482 | D | 222,4 | 199,5 | 44,6 | 59,4 | 18,4 | 18,8 | 23,3 | | 34,3 | 19,4 | 38,1 | 30,6 | 26,4 | 13,5 |
| 300483 | G | | | | | | | | 47,1 | 33,9 | 19,8 | 37,7 | 29,0 | 25,5 | 14,8 |
| moyenne | | 222,40 | 199,50 | 44,60 | 59,40 | 18,40 | 18,80 | 23,30 | 47,10 | 34,10 | 19,60 | 37,90 | 29,80 | 25,95 | 14,15 |
| écart type | | | | | | | | | | 0,2828 | 0,2828 | 0,2828 | 1,1314 | 0,6364 | 0,9192 |

 Tableau 182 : Mesures en mm des humérus de *Canis* de Jaurens

| Numéro | latéralisation | L max | L physiologique | DAP prox max | DT prox max | DAP dital max | DT distal max | DT facette arti distale | DT milieu dia | DAP milieu dia | DT mini diaphyse |
|-------------------|----------------|--------|-----------------|--------------|-------------|---------------|---------------|-------------------------|---------------|----------------|------------------|
| 300484 | D | 218,8 | 209,5 | 17,5 | 26,9 | 20,4 | 36,5 | 29,2 | 17,6 | 11,6 | |
| 300485 | G | 217,3 | 209,0 | 17,7 | 27,1 | 20,1 | 36,9 | 29,1 | 17,7 | 11,6 | 17,5 |
| moyenne | | 218,05 | 209,25 | 17,60 | 27,00 | 20,25 | 36,70 | 29,15 | 17,65 | 11,60 | 17,50 |
| écart type | | 1,0607 | 0,3536 | 0,1414 | 0,1414 | 0,2121 | 0,2828 | 0,0707 | 0,0707 | 0,0000 | |

 Tableau 183 : Mesures en mm des radius de *Canis* de Jaurens

| Numéro | latéralisation | H max S arti | DT max S articulaire | DAP mini olécrâne | DT S médiale | DT S latérale | DAP olécrâne | DT proc anco | DAP proc anco |
|--------|----------------|--------------|----------------------|-------------------|--------------|---------------|--------------|--------------|---------------|
| 300486 | D | 31,9 | 25,8 | 31,7 | 11,0 | 15,7 | 38,7 | 18,8 | 32,5 |

 Tableau 184 : Mesures de l'ulna de *Canis* de Jaurens

| Numéro | Partie | latéralisation | Longueur | DT distal max | DAP distal | DAP milieu | DT au milieu |
|--------|--------|----------------|----------|---------------|------------|------------|--------------|
| 300487 | Mtc2 | D | 77,0 | 12,3 | 11,2 | 8,8 | 7,3 |
| 300488 | Mtc2 | D | 80,7 | 13,6 | 12,7 | 8,9 | 9,3 |
| 300489 | Mtc2 | G | 80,9 | 13,8 | 12,7 | 8,4 | 9,2 |
| 300490 | Mtc2 | G | 80,4 | 14,3 | 12,6 | 8,2 | 9,4 |
| 300491 | Mtc2 | G | 77,5 | 12,9 | 11,4 | 8,9 | 7,6 |
| 300492 | Mtc2 | G | 77,6 | 12,8 | 10,2 | 8,8 | 9,2 |
| 300494 | Mtc3 | D | 90,3 | 13,3 | 14,9 | 9,0 | 9,5 |
| 300495 | Mtc3 | D | 95,2 | 12,4 | 11,8 | 7,8 | 10,4 |
| 300496 | Mtc3 | D | 92,5 | 13,4 | 14,6 | 7,8 | 9,6 |
| 300497 | Mtc3 | G | 90,1 | | | 8,4 | 9,7 |
| 300499 | Mtc4 | G | 90,2 | 12,8 | 14,5 | 7,8 | 9,0 |
| 300501 | Mtc5 | D | 74,9 | 12,9 | 12,0 | 8,1 | 7,9 |
| 300502 | Mtc5 | D | 78,2 | 14,4 | 12,7 | 6,8 | 10,7 |
| 300503 | Mtc5 | D | 77,5 | 12,7 | 12,1 | 7,7 | 10,2 |

Tableau 185 : Mesures des métacarpiens de *Canis* de la grotte de Jaurens (en mm)

| Numéro | latéralisation | L phy max | DT prox max | DAP max de la tête | DT milieu SH | DAP milieu SH | DT distal max |
|-------------------|----------------|-----------|-------------|--------------------|--------------|---------------|---------------|
| 300507 | G | | | 27,2 | | | |
| 455811 | D | 242,9 | 58,1 | 27,7 | 18,6 | 17,7 | 45,7 |
| moyenne | | 242,90 | 58,10 | 27,45 | 18,60 | 17,70 | 45,70 |
| écart type | | | | 0,3536 | | | |

Tableau 186 : Mesures des fémurs de *Canis* de la grotte de Jaurens (en mm)

| Numéro | latéralisation | L max | DT prox max | DT mini diaphyse | DT distal max | DAP distal max | DT milieu | DAP milieu |
|-------------------|----------------|--------|-------------|------------------|---------------|----------------|-----------|------------|
| 300510 | D | 244,3 | 50,5 | 17,4 | 33,6 | 23,7 | 17,6 | 18,9 |
| 455812 | G | 245,3 | 51,2 | 17,8 | 34,3 | 24,3 | 18,1 | 19,6 |
| moyenne | | 244,80 | 50,85 | 17,60 | 33,95 | 24,00 | 17,85 | 19,25 |
| écart type | | 0,7071 | 0,4950 | 0,2828 | 0,4950 | 0,4243 | 0,3536 | 0,4950 |

Tableau 187 : Mesures des tibias de *Canis* de la grotte de Jaurens (en mm)

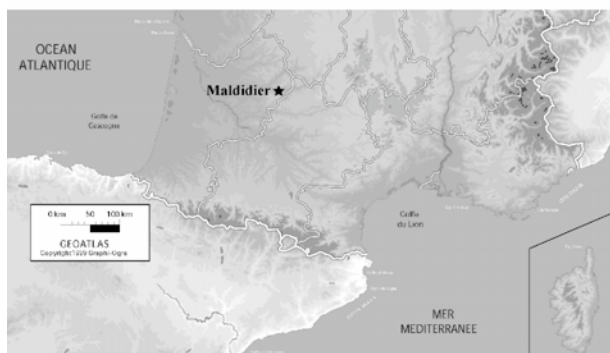
| Numéro | Description | latéralisation | L max calca | DT milieu calca | DT max calca | DAP max calca | DAP max talus | DT de la tête talus | DT trochlée talus | DT mini col talus | H max | DAP troch med talus |
|-------------------|-------------|----------------|-------------|-----------------|--------------|---------------|---------------|---------------------|-------------------|-------------------|--------|---------------------|
| 300511 | Calcaneus | D | 62,6 | 11,6 | 24,9 | 26,3 | | | | | | |
| 300512 | Calcaneus | D | 65,2 | 11,1 | 27,4 | | | | | | | |
| 300513 | Calcaneus | D | 55,7 | 9,9 | 22,6 | 24,6 | | | | | | |
| 300514 | Calcaneus | G | 63,6 | 11,5 | | 27,2 | | | | | | |
| 455508 | Calcaneus | G | 56,3 | 9,4 | 24,3 | 24,8 | | | | | | |
| 300515 | Talus | D | | | | 37,9 | 16,4 | 21,0 | 13,7 | 21,2 | 26,3 | |
| 300516 | Talus | G | | | | 37,8 | 16,0 | 20,4 | 13,8 | 19,9 | 24,1 | |
| moyenne | | | 60,68 | 10,70 | 24,80 | 25,73 | 37,85 | 16,20 | 20,70 | 13,75 | 20,55 | 25,20 |
| écart type | | | 4,3769 | 0,9925 | 1,9883 | 1,2420 | 0,0707 | 0,2828 | 0,4243 | 0,0707 | 0,9192 | 1,5556 |

Tableau 188 : Mesures des calcaneus et talus de *Canis* de la grotte de Jaurens (en mm)

| Numéro | Partie | latéralisation | Longueur | DT distal max | DAP distal | DAP milieu | DT au milieu |
|--------|--------|----------------|----------|---------------|------------|------------|--------------|
| 300519 | Mtt2 | D | 86,8 | 13,4 | 12,7 | 8,9 | 8,6 |
| 300520 | Mtt2 | D | 84,0 | 11,8 | 11,6 | 8,1 | 7,9 |
| 300522 | Mtt2 | G | 83,7 | 12,0 | 11,3 | 8,2 | 7,8 |
| 300523 | Mtt3 | D | 94,8 | 11,9 | 10,4 | 6,8 | 9,2 |
| 300527 | Mtt3 | G | 98,6 | 13,1 | 14,5 | 8,4 | 9,7 |
| 300528 | Mtt3 | G | 94,7 | 12,1 | 12,9 | 7,5 | 8,5 |
| 300529 | Mtt4 | D | 97,1 | 11,2 | 12,6 | 8,0 | 8,6 |
| 300530 | Mtt4 | D | 101,0 | 12,4 | 13,8 | 8,6 | 8,6 |
| 300531 | Mtt4 | G | 104,1 | 12,6 | 13,8 | 8,3 | 9,9 |
| 300532 | Mtt4 | G | 102,1 | 12,6 | 14,0 | 8,7 | 9,0 |
| 300498 | Mtt4 | G | 97,1 | 11,3 | 12,6 | 7,8 | 8,6 |
| 300533 | Mtt5 | D | 90,0 | 12,9 | 12,7 | 8,1 | 8,2 |
| 300534 | Mtt5 | D | 86,6 | 11,5 | 11,2 | 7,6 | 7,0 |
| 300535 | Mtt5 | G | 85,7 | 11,4 | 11,4 | 8,3 | 7,1 |

Tableau 189 : Mesures des métatarsiens de *Canis* de la grotte de Jaurens (en mm)

Chapitre 7



Grotte Maldidier

I. Présentation du gisement

La grotte de Maldidier est creusée dans le massif calcaire coniacien qui domine le village de la Roque-Gageac (Dordogne). Cette dernière se constitue d'une galerie d'environ un mètre de largeur et longue d'un douzaine de mètres menant sur une salle d'une dizaine de m². Dans les années 50, des fouilles clandestines dans la grotte sont signalées et livrent une industrie lithique attestant d'occupations aurignaciennes et gravettiennes (Rigaud 1982, Castel 1991). Plusieurs campagnes de fouilles ont été menées, tout d'abord sous la direction de Rigaud, de 1967 à 1973, puis par Delpech, entre 1976 et 1980. Enfin, en 2003, Lucas et Castel entreprennent une nouvelle campagne de fouille en vue de mieux définir les comportements de subsistance du début du Paléolithique supérieur, à l'échelle régionale (Lucas *et al.* 2003, Lucas 2004, Castel *et al.* 2005a).

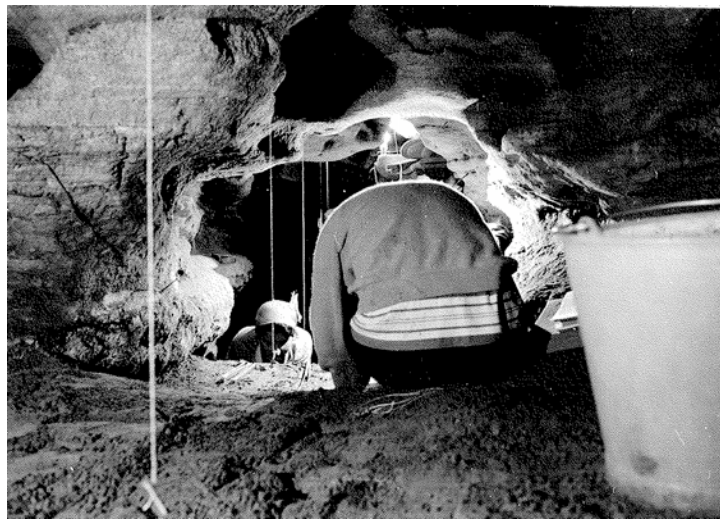


Figure 178 : Fouille de la grotte de Maldidier, septembre 1973 dir. J.-P. Rigaud

A. Stratigraphie

La stratigraphie décrite à l'entrée de la grotte, par Rigaud et Laville, comprend 7 ensembles sédimentaires qui correspondent à 6 niveaux archéologiques. La couche 1 est stérile, les couches 2 et 3 renferment une industrie attribuée au « Périgordien supérieur », la couche 4, une industrie aurignacienne (4a) et une industrie du Paléolithique supérieur indéterminé (4b), les couches 5 et 6, de l'Aurignacien et la couche 7, à la base du remplissage, est stérile (Laville 1975, Rigaud 1982, Castel 1991). La reprise des fouilles en 2003 aboutit à une remise en question de cette stratigraphie. Lenoble propose une lithostratigraphie de la grotte en trois unités (Lenoble *in* Lucas *et al.* 2003):

- L'unité 1 (couche 1 de Laville) est formée de sables limoneux-argileux renfermant des paillettes de muscovite. La limite inférieure de cette unité est nette mais sa morphologie générale est variable selon la partie de la grotte considérée (entrée *versus* salle).
- L'unité 2 (couches 2 à 5 de Laville), d'épaisseur variable selon la partie de la grotte, est constituée de sables limoneux argileux brun clair. Au sein même de cette unité, deux faciès sont identifiés : le premier, composé de cailloux hétérométriques est observé à l'entrée de la grotte ; le second, constitué de sables limoneux argileux brun massifs et compacts. C'est de cette unité que provient la plupart du matériel archéologique.

- L'unité 3 (couches 6 et 7 de Laville), que les fouilles anciennes ont fait disparaître, est décrit sur la base des observations de Laville. Elle se caractérise par un sable grossier, faiblement limoneux et argileux de couleur brun foncé.

B. Faune

Parmi les espèces identifiées dans la grotte (Tableau 190), ce sont le Cerf (*Cervus elaphus*) et le Renne (*Rangifer tarandus*) qui sont les plus abondants. Le Bouquetin (*Capra ibex*) est également bien représenté. Parmi les carnivores, c'est le Loup qui domine largement l'assemblage (Delpech 1980, 1983, Castel 1991, Lucas *et al.* 2003).

| Famille | Espèces | NR |
|----------------|---|------------|
| Artiodactyles | <i>Rangifer tarandus</i> | 71 |
| | <i>Cervus elaphus</i> | 62 |
| | <i>Bos / Bison</i> | 11 |
| | <i>Capra ibex</i> | 32 |
| | <i>Rupicapra rupicapra</i> | 23 |
| Périsodactyles | <i>Equus caballus</i> | 23 |
| Carnivores | <i>Canis lupus</i> | 59 |
| | <i>Vulpes vulpes</i> ou <i>Alopex lagopus</i> | 31 |
| | <i>Meles meles</i> | 1 |
| Lagomorphes | <i>Lepus timidus</i> | 5 |
| | <i>Oryctolagus cuniculus</i> | 1 |
| Oiseaux | <i>Gyps fulvus</i> | 4 |
| | <i>Gypaetus barbatus</i> | 2 |
| | <i>Aquila chrysaetos</i> | 1 |
| | <i>Pyrhocorax alpinus</i> | 2 |
| | grands rapaces indet | 4 |
| <i>Aves</i> | 1 | |
| Rongeurs | <i>Eliomys quercinus</i> | 2 |
| | <i>Arvicola sp.</i> | 8 |
| | <i>Microtus arvalis</i> ou <i>agrestis</i> | 3 |
| | <i>Microtus nivialis</i> | 2 |
| TOTAL | | 348 |

Tableau 190 : Grotte Maldidier. Liste faunique avant les fouilles Lucas et Castel (2003), d'après Delpech 1983 et Castel 1991.

C. Datations

L'archéo-stratigraphie permet de caler précisément le moment de mise en place des dépôts fossilifères. L'identification d'industries aurignaciennes et gravettiennes (Rigaud 1982, Lucas *in* Lucas *et al.* 2003) couplée à la présence de nombreuses traces d'origine anthropiques sur les restes d'ongulés et quelques restes de *Canis* (Castel 1991, Castel *in* Lucas *et al.* 2003) indique une contemporanéité entre la fréquentation de la cavité par les préhistoriques et l'accumulation des restes de faune. Notons toutefois que les carnivores ont eux aussi joué un rôle dans une partie de l'accumulation (Castel 1991, Castel *in* Lucas *et al.* 2003).

L'ensemble de ces données situe donc le remplissage dans la deuxième moitié du stade isotopique 3. Une date ^{14}C a par ailleurs été réalisée sur des restes d'ongulés provenant de la base du remplissage de l'entrée de la grotte. Cette date, entre 28762 et 27746 cal BC (Lyon3260 (OxA), Castel *inédit*) confirme l'attribution chrono-culturelle des dépôts et fait des *Canis* de Maldidier, une population sub-contemporaine de celle de Jaurens, précédemment décrite (*cf.* Chapitre précédent).

II. Les restes de *Canis*

A. Matériel

Les restes attribuables au genre *Canis* sont abondants dans la grotte, relativement à la totalité des restes fauniques identifiés. Sur le matériel issu des fouilles Rigaud et des fouilles Delpech, ce carnivore représentait 16,4% des restes déterminés (Castel 1991). Les fouilles Lucas et Castel (2003 et 2004) ont permis de mettre au jour une centaine de nouveaux restes de ce carnivore, ramenant le nombre total de restes déterminés à 156 (Tableau 191).

| Parties anatomiques | NRD | NMI c | NME | Qsp | MAU | % survie |
|--|------------|-------|-----|-----|-----|----------------|
| Maxillaires et dents supérieures isolées | 5 | 3 | 5 | 2 | 2,5 | 83,3 |
| Mandibules et dents inférieures isolées | 10 | 3 | 5 | 2 | 2,5 | 83,3 |
| Crânes | 3 | 2 | 2 | 1 | 2,0 | 66,7 |
| Atlas | 3 | 3 | 3 | 1 | 3,0 | 100,0 |
| Axis | 2 | 2 | 2 | 1 | 2,0 | 66,7 |
| Cervicales (autres que C1 et C2) | 8 | 2 | 8 | 7 | 1,1 | 38,1 |
| Thoraciques | 19 | 2 | 19 | 14 | 1,4 | 45,2 |
| Lombaires | 7 | 1 | 7 | 7 | 1,0 | 33,3 |
| Sacrum | 0 | 0 | 0 | 1 | 0,0 | 0,0 |
| Caudales | 4 | 1 | 4 | 17 | 0,2 | 7,8 |
| Côtes | 24 | 2 | 24 | 26 | 0,9 | 30,8 |
| Sternèbres | 2 | 1 | 2 | 7 | 0,3 | 9,5 |
| Scapula | 4 | 2 | 3 | 2 | 1,5 | 50,0 |
| Humérus | 2 | 2 | 2 | 2 | 1,0 | 33,3 |
| Radius | 3 | 2 | 3 | 2 | 1,5 | 50,0 |
| Ulna | 3 | 2 | 3 | 2 | 1,5 | 50,0 |
| Capitulum | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 16,7 |
| Scapholunatum | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 16,7 |
| Pisiforme | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 16,7 |
| Hamatum | 0 | 0 | 0 | 2 | 0,0 | 0,0 |
| Triquetrum | 0 | 0 | 0 | 2 | 0,0 | 0,0 |
| Métacarpiens | 10 | 2 | 10 | 10 | 1,0 | 33,3 |
| Coxal | 3 | 2 | 3 | 2 | 1,5 | 50,0 |
| Fémur | 2 | 2 | 2 | 2 | 1,0 | 33,3 |
| Patella | 0 | 0 | 0 | 2 | 0,0 | 0,0 |
| Tibia | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 16,7 |
| Fibula | 0 | 0 | 0 | 2 | 0,0 | 0,0 |
| Calcaneus | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 16,7 |
| Talus | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 16,7 |
| Cuboïde | 0 | 0 | 0 | 2 | 0,0 | 0,0 |
| Naviculaire | 1 | 1 | 1 | 2 | 0,5 | 16,7 |
| Cunéiforme1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0,0 | 0,0 |
| Cunéiforme3 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0,0 | 0,0 |
| Métatarsiens | 10 | 3 | 9 | 8 | 1,1 | 37,5 |
| Phalanges | 25 | 1 | 25 | 52 | 0,5 | 16,0 |
| Sésamoïdes | 0 | 0 | - | - | - | - |
| TOTAL | 156 | | | | | NMI = 3 |

Tableau 191 : Grotte Maldidier : décomptes obtenus à partir des restes de *Canis* étudiés.

La quasi totalité des parties anatomiques est représentée (exception faite du sacrum, des patellas et de certains carpiens et tarsiens). Notons par ailleurs que la partie crânienne, les deux premières cervicales, les scapula et coxaux ainsi que les radius et ulna, sont représentés par un très fort pourcentage de survie (*i.e.* \geq à 50%). Ces observations sont importantes pour la discussion sur le statut de ce carnivore à Maldidier. En effet, des traces de raclage attestant d'une intervention humaine ont été identifiées sur plusieurs de leurs restes (Castel *in* Lucas *et al.* 2003, Castel *et al.* 2005a). Ce traitement est très différent de celui des ongulés. En effet, sur ces derniers, l'ensemble des stries atteste des activités de dépouillage jusqu'à la préparation des surfaces en vue de leur fracturation (Castel 1991). Le statut du loup dans cette cavité n'est donc pas défini, tant il semble

être à la fois un agent modificateur (traces de morsures sur les restes d'ongulés) et un élément utilisé pour la subsistance des groupes humains (Castel *in* Lucas *et al.* 2003, Castel *et al.* 2005a).

B. Répartition spatiale des vestiges dans la grotte

La majeure partie des restes de *Canis* (65%) ont été découverts lors des fouilles récentes (fouilles Lucas et Castel) et proviennent des niveaux les plus profonds de la salle (Figure 179). Dans le couloir et en entrée de grotte, les restes de loup sont plus rares et ce sont les herbivores qui dominent (Castel *in* Lucas *et al.* 2003)

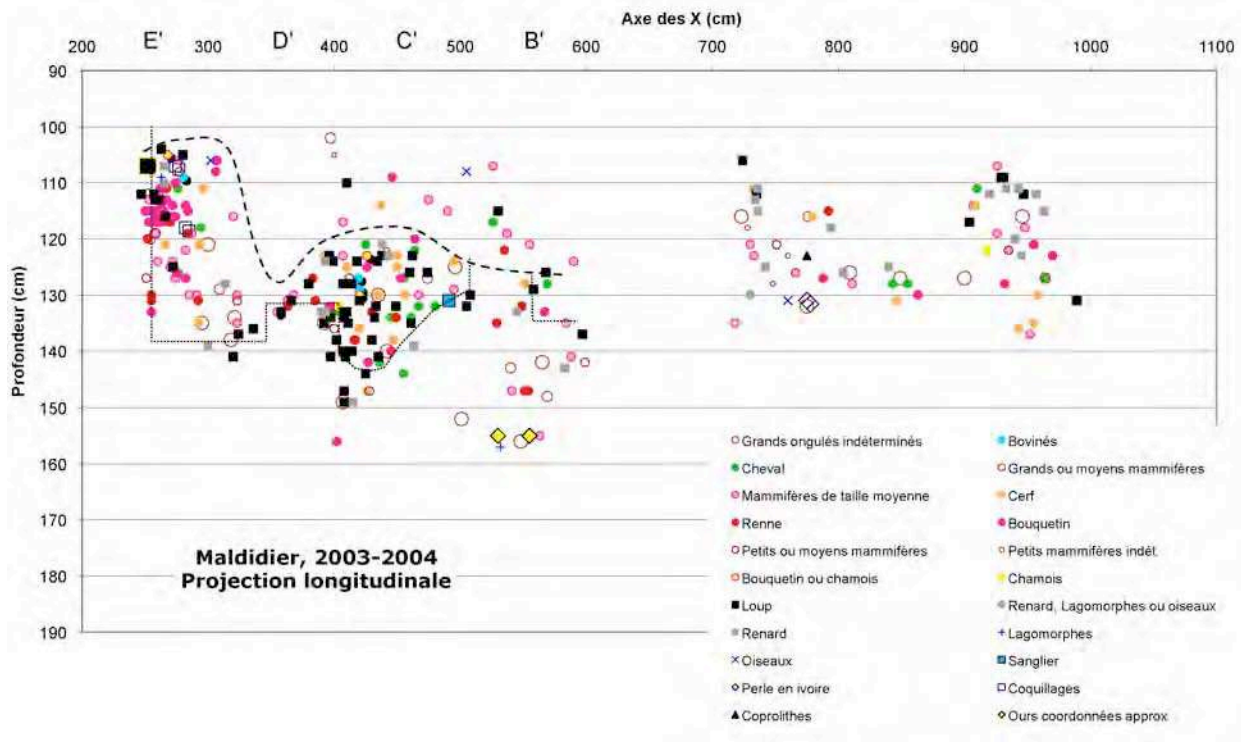


Figure 179 : Projection longitudinale des vestiges (2003-2004) dans la grotte Maldidier. Castel *inédit*

C. Données biologiques

1. Age et sexe des individus

Les individus découverts dans la grotte, correspondent à trois adultes d'âge plus ou moins avancé. Le crâne le plus récemment découvert, appartient à un individu très âgé (classe Vieux). Un second individu, d'âge également avancé (classe Adulte Mûre) est représenté par un avant-crâne et quelques dents isolées. Enfin, le troisième individu, représenté au moins par deux héli-mandibules, semble nettement moins âgé que les deux autres (classe Adulte).

La diagnose sexuelle est ici limitée par le faible nombre d'individus dont nous disposons. Cependant, les deux spécimens les plus âgés, pourraient être attribués, sur la base de caractères sexuels osseux (crête sagittale, robustesse de la branche horizontale de l'héli-mandibule) à deux mâles.

2. Stature

La masse corporelle de deux des trois individus est estimée à partir des données biométriques sur les hémi-mandibules et crânes de ces spécimens (Tableau 192). Le poids moyen estimé, de 36,7 kg n'apparaît statistiquement pas différent de celui proposé pour les loups de la grotte de Jaurens (test de Student de comparaison de moyenne, $t_0 = 0,9561$).

| Individu | H br. mont. $y=2,8108x - 3,8008$ | H mand (LP3/LP4) $y=1,8683x - 1,1519$ | Surface LM1 $y=1,0701x - 1,1596$ | L sécantes $y=2,7412x - 3,5195$ | L tot crâne $y=2,7574x - 5,0824$ | L condylo-bas $y=3,3557x - 6,3899$ | Poids moyen |
|---------------------------------|-------------------------------------|--|-------------------------------------|------------------------------------|-------------------------------------|---------------------------------------|--------------|
| Adulte | 27,54 | 34,45 | 38,61 | 39,92 | | | 34,71 |
| (c6c-Sond2/A2-10 ca1) | 27,65 | 34,92 | 39,90 | | | | |
| vieux (C'2 1118/E'1-E'2) | | 39,53 | 39,42 | 39,48 | 35,57 | 39,18 | 38,64 |
| <i>Poids moyen global</i> | | | | | | | 36,67 |

Tableau 192 : Estimation (en kg) de la masse corporelle moyenne des individus de la grotte de Maldidier

D. Description morphologique et métrique

1. Le crâne

Les crânes des *Canis* de Maldidier ont un aspect massif. Outre leur imposante stature (Tableau 193 et Tableau 194), d'ores et déjà relevée par les travaux antérieurs (Suire 1969, Castel *in* Lucas *et al.* 2003), ces crânes présentent des reliefs osseux très marqués, notamment au niveau du triangle occipital et des processus zygomatiques. Ces éléments, bien que très bien conservés dans la grotte, ne représentent que peu d'individus, qui semblent de surcroît, appartenir à deux mâles. Les analyses conduites à partir des données biométriques (Tableau 193 et Tableau 194) indiquent qu'il n'existe aucune différence significative entre les loups de Maldidier et les populations actuelles de loups polonais (Welch's $t = 0,76$; $p = 0,4711$).

2. Maxillaires et dents supérieures isolées

Les données biométriques sur les dents supérieures (Tableau 195 à Tableau 197), indiquent que les loups de Maldidier apparaissent en tout point comparables à ceux de Jaurens. Aucune différence significative ne ressort de la comparaison des deux populations (Welch's $t = 0,70$; $p = 0,4908$). A l'image de la population de Jaurens, les loups de Maldidier se différencient des populations de loups actuels par une stature plus importante.

3. Hémi-mandibules et dents inférieures isolées

En ce qui concerne les dents inférieures (Tableau 198 à Tableau 200), les résultats sont comparables à ceux obtenus sur les dents supérieures. Les loups de Maldidier ne présentent aucune différence de taille ou de forme avec les individus de la grotte de Jaurens (Welch's $t = 0,21$; $p = 0,836$). Ils sont par ailleurs significativement plus grands (de l'ordre de 10 à 15 %) que les loups actuels de Bulgarie.

L'analyse des données sur les carnassières inférieures (Figure 180) montre la forte proximité entre les individus de la grotte Maldidier et ceux de Jaurens. Les dimensions des trois carnassières de Maldidier entrent dans la variabilité des données sur les carnassières de Jaurens.

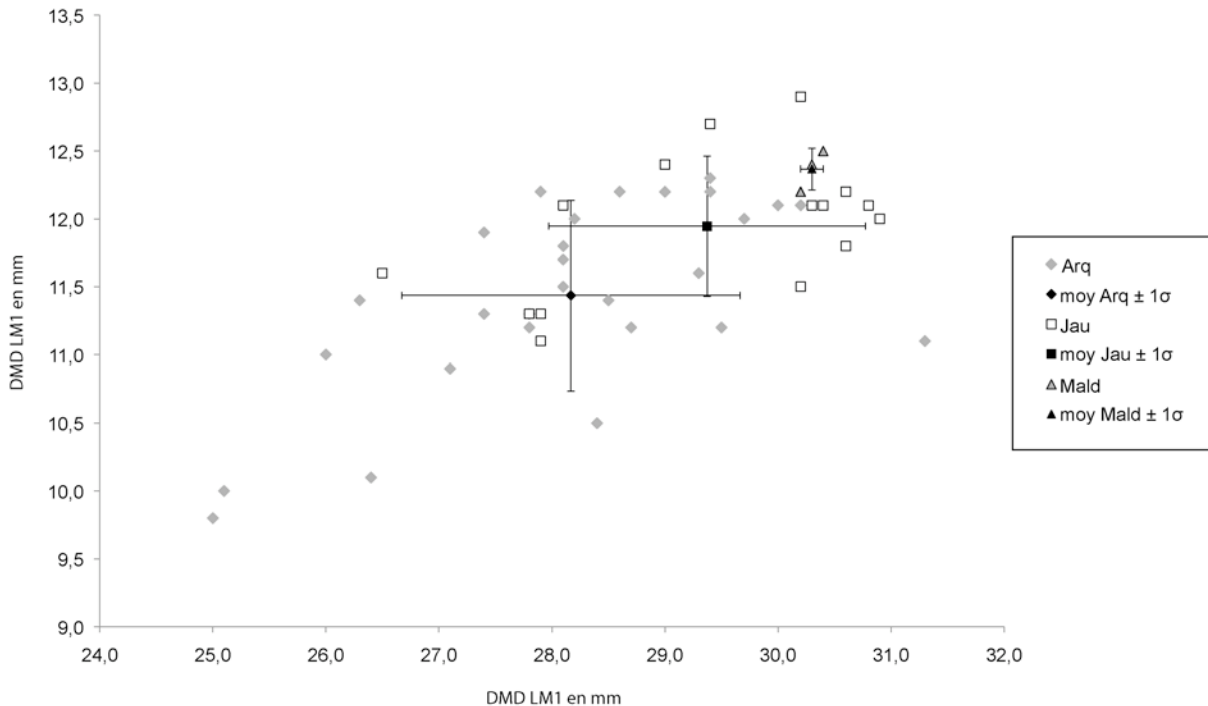


Figure 180 : Diagramme de dispersion du diamètre mésio-distal et du diamètre vestibulo-lingual des carnassières inférieures des *Canis* des gisements du Pléistocène supérieur de l'aven de l'Arquet (Arq), la grotte de Jaurens (Jau) et la grotte Mالدیدیر.

4. Squelette post-crânien

Les restes peu nombreux des os du membre antérieur limitent les comparaisons, notamment avec la grotte de Jaurens pour laquelle nous disposons également de peu de données quantifiées. Toutefois, les comparaisons établies, tant avec les loups actuels qu'avec les loups de Jaurens, renforcent les résultats obtenus sur le crâne et les dents. Les loups de Mالدیدیر apparaissent sur la base des proportions de leurs membres antérieurs (Tableau 201 à Tableau 204) identiques aux individus de Jaurens (Welch's $t = 1,46$; $p = 0,1715$) et de plus forte stature que les loups actuels de Bulgarie.

Les données sur le membre postérieur (Tableau 205 à Tableau 208) viennent également démontrer la similitude entre les loups de Jaurens et de Mالدیدیر. Aucune différence significative n'est mise en évidence entre les individus des deux gisements (Welch's $t = 1,30$; $p = 0,2499$).

III. Conclusions

Cette étude démontre que les trois individus provenant de la grotte de Mالدیدیر datés de la fin du stade isotopique 3, sont des loups de très forte stature, en tout point comparables à ceux de la grotte de Jaurens.

La quantification des données métriques sur la population de Mالدیدیر permet ainsi, outre une description des individus de la grotte, de confirmer la particularité biologique des individus de ces deux gisements, distants d'une cinquantaine de kilomètres. A la fin de l'OIS 3, il existe dans le nord du Bassin Aquitain, des loups de forte corpulence dont les particularités biométriques justifie la

création d'une sous-espèce. La dispersion de cette dernière doit cependant être précisée tant d'un point de vue chronologique que géographique. En effet, sur la base du matériel étudié et publié pour cette période, il nous est difficile d'apprécier l'extension de cette sous-espèce. D'autres individus de forte stature semblent présents dans des gisements sub-contemporains. C'est le cas notamment des loups d'Unikoté (Michel 2004 et 2005) qui au regard de leur stature, pourraient s'inscrire dans la variabilité de cette sous-espèce, et étendre de fait la dispersion géographique de ce dernier, jusqu'au Piémont pyrénéen. La position stratigraphique et donc chronologique de ces individus reste cependant à préciser (Mallye, com. pers.). Une étude biométrique couplée à la réalisation de datation directe, pourrait nous permettre de statuer sur cette question.

| Numéro | L totale | L condylo-basale | L basale | DT max palais | DT mini palais | DT palais aux alv C | DT aux UM2 | L sup neurocrâne | L viscérocrâne | L faciale | DT mini frontal |
|---------------------------------------|----------|------------------|----------|---------------|-----------------|---------------------|------------|------------------|----------------|-----------|-----------------|
| Mald79 -35- 39 Mald.03 E'1 E'2 Cra | 254,5 | 239,3 | 225,1 | 90,1 | 47,5 46,3 | 50,8 55,8 | 79,4 | 118,7 | 145,3 | 127,3 | 42,3 |
| moyenne écart type | 254,50 | 239,30 | 225,10 | 90,10 | 46,90 0,8485 | 53,30 3,5355 | 79,40 | 118,70 | 145,30 | 127,30 | 42,30 |

Tableau 193 : Maldidier. Mesures en mm des crânes de *Canis*.

| Numéro | H triangle occipital | L med palais | L sta-palat | DT otion-otion | DT max cond occ | DT max trou occ | H trou occ | DT max neurocrâne |
|--|----------------------|------------------|-------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-------------------|
| Mald 79 - 35 - 39 Mald. α2 58 c.4 Mald. 03 E'1 E'2 Cra | | 126,4 | | 84,2 82,2 | 53,7 50,5 | 25,3 | 15,1 | 66,8 |
| moyenne écart type | 61,60 | 125,00 1,9799 | 40,70 | 83,20 1,4142 | 52,10 2,2627 | 25,30 | 15,10 0,0000 | 66,80 |

Tableau 194 : Maldidier. Mesures en mm des crânes de *Canis*.

| Numéro | Partie | latéralisation | UI1 | | UI2 | | UC | | UPI | | L min pal - max pal |
|-------------------------------------|--------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|-----------------|-----------------|----------------|----------------|---------------------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | |
| Mald 79 - 35 - 39 | Hmax | G | 6,1 | 8,4 | 8,5 | 9,4 | 13,9 | 9,9 | | | |
| Mald 79 - 35 - 39 | Hmax | D | 5,9 | 8,5 | | | 14,0 | 9,5 | | | |
| Mald. 03 E'1 E'2 Cra | Hmax | D | | | | | 15,7 | 10,5 | | | 66,6 |
| Mald. 03 E'1 E'2 Cra | Hmax | G | 5,6 | 8,0 | 7,8 | 10,0 | 15,0 | 10,8 | 8,0 | 6,4 | 66,1 |
| Mald. 1004 | UPI | D | | | | | | | 8,7 | 5,9 | |
| Mald. C2pl 1052 | UI1 | G | 6,4 | 8,0 | | | | | | | |
| moyenne écart type | | | 6,00 0,3367 | 8,23 0,2630 | 8,15 0,4950 | 9,70 0,4243 | 14,65 0,8583 | 10,18 0,5852 | 8,35 0,4950 | 6,15 0,3536 | 66,35 0,3536 |

Tableau 195 : grotte de Maldidier. Mesures (en mm) des incisives, canines et premières prémolaires supérieures de *Canis*.

| Numéro | Partie | latéralisation | UP2 | | UP3 | | UP4 | | | |
|-------------------------------------|--------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|-----------------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL diag | DVL max | DVL min |
| Mald 79 - 35 - 39 | Hmax | G | | | 17,1 | 8,0 | 26,5 | 28,8 | 15,2 | 11,0 |
| Mald 79 - 35 - 39 | Hmax | D | | | | | 26,9 | 28,5 | 15,3 | 11,0 |
| Mald. 03 E'1 E'2 Cra | Hmax | D | 15,7 | 7,4 | 16,3 | 8,1 | | | | |
| Mald. 03 E'1 E'2 Cra | Hmax | G | 15,9 | 7,5 | 15,9 | 8,2 | 27,7 | 28,6 | 13,9 | 11,2 |
| moyenne écart type | | | 15,80 0,1414 | 7,45 0,0707 | 16,43 0,6110 | 8,10 0,1000 | 27,03 0,6110 | 28,63 0,1528 | 14,80 0,7810 | 11,07 0,1155 |

Tableau 196 : grotte de Maldidier. Mesures (en mm) des prémolaires supérieures de *Canis*.

| Numéro | Partie | latéralisation | UM1 | | | | | | UM2 | | L rangée P | L rangée M | L dents jugales |
|-------------------------------------|--------|----------------|-----------------|-----------------|-----------------|----------------|-----------------|----------------|----------------|-----------------|------------|-----------------|-----------------|
| | | | DMD vesti | DVL mes | DVL dist | DMD para | DVL para | DVL méta | DMD | DVL | | | |
| Mald 79 - 35 - 39 | Hmax | G | 16,0 | 21,9 | 19,7 | 8,5 | 12,2 | 9,9 | 9,5 | 14,8 | | 23,6 | |
| Mald 79 - 35 - 39 | Hmax | D | 16,4 | 22,0 | 19,7 | 8,9 | 12,1 | 9,8 | 9,5 | 15,0 | | | |
| Mald. 03 E'1 E'2 Cra | Hmax | D | | | | | | | 8,9 | 14,2 | | | |
| Mald. 03 E'1 E'2 Cra | Hmax | G | | | | | | | 8,8 | 13,8 | 73,6 | 25,5 | 91,0 |
| moyenne écart type | | | 16,20 0,2828 | 21,95 0,0707 | 19,70 0,0000 | 8,70 0,2828 | 12,15 0,0707 | 9,85 0,0707 | 9,18 0,3775 | 14,45 0,5508 | 73,60 | 24,55 1,3435 | 91,00 |

Tableau 197 : grotte de Maldidier. Mesures (en mm) des molaires et rangées dentaires supérieures de *Canis*.

| Numéro | Partie | latéralisation | H branche montante | DMD LI | H mand (LP3-LP4) | I mand (LP3-LP4) | LI1 | | LI2 | | LI3 | | LC | | Diastème C-LP1 |
|-------------------|--------|----------------|--------------------|--------|------------------|------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|----------------|
| | | | | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | |
| Mald. C6c Sond2 | Hmdble | G | 73,2 | | 27,5 | 12,7 | | | | | | | 14,6 | 9,6 | 6,4 |
| Mald. 80 B2-3 | LI3 | D | | | | | | | | 7,9 | 8,1 | | | | |
| Mald. A2-10 ca1 | Hmdble | D | 73,3 | | 27,7 | 12,6 | | | | | | | 14,5 | 9,5 | |
| Mald. 80 D2-ca4 | LI1 | G | | | | | 4,2 | 6,1 | | | | | | | |
| Mald. 04 C'2 1118 | Hmdble | D | | 16,6 | 29,6 | 15,2 | 3,9 | 6,3 | 4,3 | 7,7 | 7,7 | 8,4 | 14,6 | 9,5 | 9,7 |
| Mald. A'2 19 ca1 | Hmdble | G | | 16,9 | 29,1 | 14,5 | 3,8 | 6,5 | 4,0 | 7,7 | 8,1 | 8,6 | 14,4 | 10,2 | 9,6 |
| Mald. C2 1005 | LI1 | D | | | | | 4,0 | 5,9 | | | | | | | |
| moyenne | | | 73,25 | 16,75 | 28,48 | 13,75 | 3,98 | 6,20 | 4,15 | 7,70 | 7,90 | 8,37 | 14,53 | 9,70 | 8,57 |
| écart type | | | 0,0707 | 0,2121 | 1,0340 | 1,3026 | 0,1708 | 0,2582 | 0,2121 | 0,0000 | 0,2000 | 0,2517 | 0,0957 | 0,3367 | 1,8771 |

 Tableau 198 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des héli-mandibules, incisives et canines inférieures de *Canis*.

| Numéro | Partie | latéralisation | LP1 | | LP2 | | LP3 | | LP4 | | larg max mand | H mand entre LM1-LM2 |
|-------------------|--------|----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------------|----------------------|
| | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | |
| Mald. C6c Sond2 | Hmdble | G | 6,3 | 5,2 | 13,0 | 6,4 | 15,1 | 7,3 | 16,4 | 8,5 | 15,0 | 33,1 |
| Mald. A2-10 ca1 | Hmdble | D | | | 13,2 | 6,5 | 15,1 | 7,3 | 16,9 | 8,7 | 15,0 | 33,2 |
| Mald. 04 C'2 1118 | Hmdble | D | 6,7 | 5,0 | 13,0 | 7,0 | 15,0 | 7,9 | 17,4 | 9,2 | 16,0 | 32,7 |
| Mald. A'2 19 ca1 | Hmdble | G | 5,9 | 5,2 | 12,9 | 6,8 | 14,7 | 8,1 | 17,6 | 9,4 | 16,6 | 33,2 |
| Mald. 03 C'2 1038 | LP4 | G | | | | | | | 17,5 | 8,7 | | |
| Mald. 04 C2 1015 | LP1 | D | 5,9 | 4,6 | | | | | | | | |
| moyenne | | | 6,20 | 5,00 | 13,03 | 6,68 | 14,98 | 7,65 | 17,16 | 8,90 | 15,65 | 33,05 |
| écart type | | | 0,3830 | 0,2828 | 0,1258 | 0,2754 | 0,1893 | 0,4123 | 0,5030 | 0,3808 | 0,7895 | 0,2380 |

 Tableau 199 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des prémolaires inférieures de *Canis*.

| Numéro | Description | latéralisation | LM1 | | | | LM2 | | LM3 | | L rangée prémolaires | L rangée molaires | DMD P + trigo LM1 | DMD talo LM1 + LM2 + LM3 |
|-------------------|-------------|----------------|--------|-----------|--------|----------|--------|--------|--------|--------|----------------------|-------------------|-------------------|--------------------------|
| | | | DMD | DMD trigo | DVL | DVL talo | DMD | DVL | DMD | DVL | | | | |
| Mald. C6c Sond2 | Hmdble | G | 30,2 | 22,3 | 12,2 | 10,8 | 10,5 | 8,6 | 5,3 | 5,0 | 54,0 | 46,1 | 73,8 | 22,9 |
| Mald. A2-10 ca1 | Hmdble | D | 30,4 | 22,4 | 12,5 | 10,7 | 10,7 | 8,4 | | | | | | |
| Mald. 04 C'2 1118 | Hmdble | D | 30,3 | 21,6 | 12,4 | 10,3 | | | | | 53,8 | | 73,5 | |
| Mald. A'2 19 ca1 | Hmdble | G | | | | | | | | 53,6 | | | | |
| Mald. 80 B2 c6c | LM3 | D | | | | | | 5,3 | 5,1 | | | | | |
| Mald. 04 D'2 1048 | LM3 | D | | | | | | 5,8 | 5,8 | | | | | |
| moyenne | | | 30,30 | 22,10 | 12,37 | 10,60 | 10,60 | 8,50 | 5,47 | 5,30 | 53,80 | 46,10 | 73,65 | 22,90 |
| écart type | | | 0,1000 | 0,4359 | 0,1528 | 0,2646 | 0,1414 | 0,1414 | 0,2887 | 0,4359 | 0,2000 | | 0,2121 | |

 Tableau 200 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des molaires et rangées dentaires inférieures de *Canis*.

| Numéro | latéralisation | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------|----------------|-------|------------------|-------------|----------|------------------|---------------|----------------|-----------------------------|---------------|-----------------|-------------------|------------------|------------------|------------|--------------|
| | | L max | L depuis la tête | DT prox max | DAP prox | DT mini diaphyse | DT milieu dia | DAP milieu dia | Circonférence mini diaphyse | DT distal max | DT max trochlée | DAP mini trochlée | DAP trochlée med | DAP trochlée lat | H trochlée | DT fosse ole |
| Mald. 04 D'2 1017 | D | 219,0 | 213,6 | 41,5 | 57,7 | 15,7 | 15,9 | 21,4 | | 47,2 | 32,1 | 18,6 | 37,3 | 29,8 | 25,6 | 16,3 |

Tableau 201 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des humérus de *Canis*.

| Numéro | latéralisation | L max | L physiologique | DAP prox max | DT prox max | DAP distal max | DT distal max | DT facette arti distale | DT milieu dia | DAP milieu dia |
|--------------------------|----------------|--------|-----------------|--------------|-------------|----------------|---------------|-------------------------|---------------|----------------|
| Mald. D2 72 ca3 | G | 214,7 | 207,8 | 20,5 | 26,9 | 20,0 | 34,8 | 28,1 | 17,7 | 10,8 |
| Mald. 03 C'2 1079 | D | 222,6 | 214,1 | 17,3 | 26,6 | 17,7 | 33,4 | 24,8 | 17,9 | 11,4 |
| Mald. 04 A2C 1009 | D | 212,6 | 205,6 | 17,7 | 25,2 | 19,1 | 34,0 | 26,0 | 17,7 | 10,2 |
| moyenne | | 216,63 | 209,17 | 18,50 | 26,23 | 18,93 | 34,07 | 26,30 | 17,77 | 10,80 |
| écart type | | 5,2729 | 4,4117 | 1,7436 | 0,9074 | 1,1590 | 0,7024 | 1,6703 | 0,1155 | 0,6000 |

Tableau 202 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des radius de *Canis*.

| Numéro | latéralisation | L max | H max S arti | DT max S articulaire | DAP mini olécrâne | DT S médiale | DT S latérale | DAP olécrâne | DT proc anco | DAP proc anco |
|---------------------------|----------------|--------|--------------|----------------------|-------------------|--------------|---------------|--------------|--------------|---------------|
| Mald. 04 B'1c 1010 | D | | 31,2 | 22,9 | | 10,7 | 13,3 | | | |
| Mald. 04 C'1 1005 | D | 255,5 | 31,0 | | 29,5 | | 15,3 | 35,5 | 17,0 | 30,6 |
| Mald. 03 C'2 1041 | G | 253,0 | 31,4 | 23,9 | 29,9 | | 14,3 | 36,1 | 18,0 | 31,0 |
| moyenne | | 254,25 | 31,20 | 23,40 | 29,70 | 10,70 | 14,30 | 35,80 | 17,50 | 30,80 |
| écart type | | 1,7678 | 0,2000 | 0,7071 | 0,2828 | | 1,0000 | 0,4243 | 0,7071 | 0,2828 |

Tableau 203 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des ulna de *Canis*.

| Numéro | Partie | latéralisation | Longueur | DT distal max | DAP distal | DAP milieu | DT au milieu |
|---------------------------|--------|----------------|----------|---------------|------------|------------|--------------|
| Mald. B2 8 c6c | Mtc1 | G | 29,3 | | | | |
| Mald. Rem 8002 c6c | Mtc1 | D | 29,5 | | | | |
| Mald. A3 11 c6c | Mtc2 | G | 83,6 | 13,1 | 12,4 | 9,0 | 9,4 |
| Mald. B2 7 c6c | Mtc2 | D | 83,7 | 13,1 | 12,1 | | |
| Mald. A2 3 c6c | Mtc3 | G | 94,7 | 12,7 | 14,5 | 7,7 | 8,9 |
| Mald. A2 5 c6c | Mtc3 | D | 93,1 | 12,7 | 13,8 | 7,8 | 8,9 |
| Mald. A'2 16 ca1 | Mtc4 | D | 92,0 | 12,0 | 12,2 | 8,5 | 8,7 |
| Mald. A2 59 | Mtc4 | G | 95,1 | 12,0 | 14,2 | | |
| Mald. B2 4 c6c | Mtc5 | D | 80,6 | 13,2 | 13,0 | 8,2 | 9,2 |
| Mald. B2 76 ca1 | Mtc5 | D | 79,5 | 13,5 | 12,2 | 8,0 | 11,0 |

Tableau 204 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des métacarpiens de *Canis*.

| Numéro | latéralisation | DT milieu SH | DAP milieu SH | DAP condyle ext | DT distal max | DAP condyle int |
|--------------------------|----------------|--------------|---------------|-----------------|---------------|-----------------|
| Mald. 03 C'2 1028 | G | 16,0 | 17,9 | 49,3 | 44,7 | 51,0 |
| Mald. 03 C'2 1058 | G | | | 50,5 | 45,6 | 53,0 |
| moyenne | | 16,00 | 17,90 | 49,90 | 45,15 | 52,00 |
| écart type | | | | 0,8485 | 0,6364 | 1,4142 |

Tableau 205 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des fémurs de *Canis*.

| Numéro | latéralisation | L max | DT prox max | DAP prox | DT mini diaphyse | DT distal max | DAP distal max | DT milieu | DAP milieu |
|------------------------|----------------|-------|-------------|----------|------------------|---------------|----------------|-----------|------------|
| Mald. A'2 1 ca1 | G | 233,3 | 48,6 | 53,1 | 17,0 | 31,7 | 23,9 | 17,0 | 17,0 |

Tableau 206 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des tibias de *Canis*.

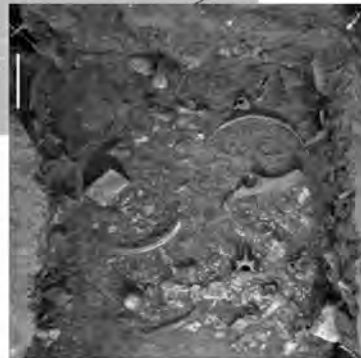
| Numéro | Description | latéralisation | L max calca | DAP max talus | DT de la tête talus | DT trochlée talus | DT mini col talus | H max | DAP troch med talus |
|---------------------------|-------------|----------------|-------------|---------------|---------------------|-------------------|-------------------|-------|---------------------|
| Mald. 80 D2-85 ca4 | Calcaneus | G | 62,5 | | | | | | |
| Mald. E2-27 ca2 | Talus | D | | 34,1 | 17,0 | 20,3 | 13,3 | 19,5 | 23,6 |

Tableau 207 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des calcaneus et talus de *Canis*.

| Numéro | Partie | latéralisation | Longueur | DT distal max | DAP distal | DAP milieu | DT au milieu |
|--------------------------|--------|----------------|----------|---------------|------------|------------|--------------|
| Mald. B3 2 c6c | Mtt2 | G | 88,6 | | | 9,0 | 8,1 |
| Mald. A2 7 c6c | Mtt2 | D | 89,1 | 12,7 | 12,1 | | |
| Mald. A3 8 c6c | Mtt3 | D | 101,1 | 12,6 | 14,0 | 8,1 | 9,5 |
| Mald. 03 C'2 1086 | Mtt3 | G | 102,5 | 12,2 | 13,7 | 8,5 | 9,4 |
| Mald. B2 77 ca1 | Mtt4 | G | 102,7 | 11,6 | 13,6 | 8,3 | 8,9 |
| Mald. B2 13 c6c | Mtt4 | D | 103,4 | 11,8 | 13,6 | 7,8 | 9,0 |
| Mald. 04 C2 1074 | Mtt5 | D | 89,3 | 12,4 | 12,3 | 8,4 | 7,3 |

Tableau 208 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des métatarsiens de *Canis*

Chapitre 8



Igue du Gral

I. Présentation du gisement

A. Découverte et campagnes de fouille

Le gisement de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot), est un aven creusé sur les plateaux calcaires du Quercy. Situé à une altitude d'environ 300 mètres, il surplombe les vallées du Lot et du Célé toutes proches. Le site a été découvert par le Spéléo-club de Saint-Céré en décembre 1998, dans le cadre d'une prospection systématique du secteur de Monclar. La cavité renfermait des dépôts protohistoriques désormais détruits, contenant plusieurs squelettes humains. Après avoir dégagé près de sept mètres de remplissage, essentiellement constitué de blocs et de plaquettes de calcaire, les spéléologues ont découvert une salle contenant des dépôts fossilifères. Suite à cette découverte, les travaux de désobstruction ont été interrompus. En 2000, J.-P. Brugal et F. Maksud organisent une courte campagne de sauvetage et prélèvent en surface des restes osseux de grands mammifères menacés par le piétinement (Brugal & Maksud 2000). Depuis 2001, l'aven est en cours de fouille sous la direction de J.-C. Castel et M.-P. Coumont (Castel *et al.* 2002, Castel & Coumont 2003, Castel *et al.* 2005b, 2006, 2007, 2008a, 2008b et 2009). La troisième triennale de fouille est actuellement en cours.

B. Topographie du gisement

L'accès actuel à la cavité se fait par un puits de 9 mètres de hauteur dont la section est d'environ 1 mètre sur 2 et qui était, lors de la découverte, obstrué presque jusqu'à son sommet.



Figure 181 : Plan de la cavité, *in* Castel *et al.* 2008a

Il donne accès à une salle longue de 8 mètres sur 3, haute de 2 à 6 mètres nommée salle principale (Figure 181). Celle-ci est prolongée dans les quatre directions cardinales par un ensemble de boyaux et de passages.

C. Stratigraphie, datations et composition du corpus faunique

Au gré des découvertes et des problématiques soulevées, plusieurs échantillons sont prélevés chaque année, afin d'être datés. Nous disposons dès lors de nombreuses datations sur ce gisement permettant de discuter du mode de remplissage de l'aven et de cadrer chronologiquement les associations fauniques qui y ont été décrites.

| n° | Espèces | Références | Profondeur (cm) | Niv. archéo | Réf. Labo | Méthode | Dates BP | Age calibré IC 95 % BC (IntCal 09) | |
|-----------|------------------|----------------------|-----------------|--------------------|------------------------|------------|--------------------|------------------------------------|--------------|
| 17 | <i>Megaceros</i> | R45àU48-30 | 250-350 | hors strati. | OxA-21062 | AMS | 42400 ± 700 | 45135 | 42629 |
| 16 | <i>Crocota</i> | P46d60-1706 | 205 | | OxA-20763 | AMS | 31990 ± 240 | 35088 | 33614 |
| 15 | Boviné | P47d62-1622 | 186 | base séq 2007 | Lyon-5607(SacA-12683) | AMS | 28530 ± 460 | 32495 | 29788 |
| 8 | Cheval | Base c. naturelle | > 400 cm | base séquence | Lyon-3087 (Poz) | AMS | 26320 ± 410 | 28378 | 29450 |
| 18 | <i>Ursus</i> | P46d61-1727 | 213 | | Oxford | AMS | 19390 ± 100 | 21566 | 20671 |
| 20 | Bovidé | P46 d65-1835 | 222 | base séq 2009 | Artemis | AMS | 19290 ± 150 | 21526 | 20534 |
| 14 | Renne | P47-1225 et 1288 | 158 à 164 | sous c. à Lago | Lyon-5608(SacA-12684) | AMS | 17990 ± 130 | 20102 | 19177 |
| 12 | Cheval | P46-1129 et P46-1132 | 173 | c. 216 | Lyon-4439(SacA-8622) | AMS | 17680 ± 110 | 19487 | 18594 |
| 13 | Renne | Q46-943 et 1032 | 190 à 200 | base séq 2007 | Lyon-5609(SacA-12685) | AMS | 17520 ± 130 | 19389 | 18462 |
| 9 | Loup | M50-109 | 139 | sec arrière | Lyon-3631(SacA) | AMS | 16260 ± 70 | 17831 | 16993 |
| 11 | Renne | P46-1006 et P46-1075 | 159 à 161 | c. 213 | Lyon-4438(SacA-8621) | AMS | 16120 ± 90 | 17496 | 16976 |
| 19 | Loup | P46 d38-1004 | 164 | | Artemis | AMS | 15840 ± 100 | 17436 | 16833 |
| 7 | Saïga | P48-215 | 143 | c. 211 ou 213 | Lyon-3086 (Poz) | AMS | 15350 ± 120 | 16908 | 16156 |
| 4 | Renne | Q45-73 | 176 | c. 211 | Ly-16388 | AMS | 14460 ± 130 | 16015 | 15206 |
| 3 | Cheval | M50 et N50 | 137 à 156 | sec arrière | Ly-12418 | classique | 13970 ± 90 | 15468 | 14846 |
| 1 | Grds ong | O44-O45 | LOT env. 145 | c. 207/209 | Ly-11518 | classique | 13680 ± 75 | 15070 | 14665 |
| 2 | Renne | P46 et P47 | 143 +/- 7 | c. 207 | Ly-12419 | classique | 13360 ± 70 | 14901 | 13726 |
| 5 | Cerf | P48-15 et P48-296 | 119 et T | c. 201 | Ly-16389 | AMS | 10650 ± 50 | 10747 | 10491 |
| 6 | Lièvre | Q47 déc 2 à 5 | LOT 125-141 | c. 205 | Ly-16390 | AMS | 10520 ± 55 | 10669 | 10268 |
| 10 | Boviné | P46-27 et P46-49 | 103 à 105 | c. 201 | Lyon-4437(SacA-8620) | AMS | 10440 ± 50 | 10595 | 10168 |

Tableau 209 : Igue du Gral - Résultats des datations, modifié d'après Castel *et al.* 2009 et résultats inédits. Les dates directes sur les restes de loup sont figurées en gras.

Le remplissage couvre une importante séquence allant de 47 ka BP à la base, jusqu'à 12 ka BP au sommet des niveaux pléistocènes (Tableau 209). Dans la partie centrale, l'ensemble supérieur (couche 201 et 205/206) correspond probablement au Dryas récent ou éventuellement à la fin de l'Allerød. L'ensemble inférieur (couches 207 à 220) livre des faunes caractéristiques du Tardiglaciaire.

Dans le secteur avant, l'ensemble supérieur se compose de deux niveaux distincts : une couche à léporidés surmontée d'une couche renfermant un cerf de très grande taille et un boviné. Dans l'ensemble inférieur, le Renne constitue le taxon le mieux représenté dans le secteur avant. Il est suivi du Cheval et du Bison. Le Loup est le carnivore le plus représenté, particulièrement dans le secteur arrière. Des restes d'oiseaux ont également été découverts, il s'agit principalement de Chocard (*Laroulandie in Castel et al.* 2008). On note d'autre part la présence de Mustélidés et d'un très grand nombre de Léporidés (*Mallye in Castel et al.* 2009). Quelques restes épars indiquent également la présence de l'Antilope saïga, du Chamois et du Bouquetin pour les Herbivores, de l'Ours, de l'Hyène, du Renard et du Glouton pour les Carnivores (*Castel et al.* 2008a, 2009).

La stratigraphie du fond de l'aven, apparaît plus complexe. L'identification d'ensembles sédimentaires y est conditionnée par l'avancement des fouilles de ce secteur. Les récentes données d'ordre géologique (*Camus in Castel et al.* 2009), biostratigraphique (*Mallye in Castel et al.* 2009) et taphonomique (*Coumont 2006, Robert 2010*) mettent toutefois en évidence l'impact de processus

de soutirage et de mélange (Camus *in* Castel *et al.* 2009, Robert 2010) dans cette zone. Les espèces présentes, sont néanmoins identiques à celles qui sont trouvées à l'avant. De très nombreux restes de chevaux, bisons, renne et loup y ont été découverts. Notons d'autre part que lors de la campagne 2005, une quinzaine de côtes et un membre antérieur de loup ont été retrouvés en connexion lâche dans le carré M51 du fond de l'aven. D'autre part, lors de la campagne 2010 un lièvre quasi complet également en connexion lâche a été retrouvé dans le carré M49 (Castel *in* Castel *et al.* 2005, Castel *et al. inédit*).

II. Les restes de loup

A. Représentation anatomique

Les restes osseux et dentaires de loup sont nombreux dans l'aven puisqu'au total 602 restes ont été déterminés et analysés. A partir de ces restes, nous avons pu décompter un nombre minimum de 8 individus. Ces 8 loups ont été identifiés sur la base des troisièmes incisives supérieures droites. Les représentations squelettiques obtenues à partir de ces 602 pièces (Tableau 210) montre un pourcentage de survie élevé pour les différentes parties anatomiques, notamment en ce qui concerne les restes dentaires, les deux premières vertèbres cervicales, le radius, l'ulna et le calcaneus, qui présentent un pourcentage de survie supérieur ou égal à 50%. Même s'il n'est pas étonnant d'obtenir de tels pourcentages en contexte d'aven (Coumont 2006), ceci démontre que l'on a, à l'Igue du Gral, une bonne préservation générale du matériel. Les pourcentages les plus faibles (entre 10 et 15%) sont observés pour les parties les plus fragiles ou celles de petites dimensions.

| Parties anatomiques | NRD | NMI c | NME | Qsp | MAU | % survie |
|--|------------|----------|-----|-----|---------|----------|
| Maxillaires et dents supérieures isolées | 67 | 8 | 14 | 2 | 7,0 | 87,5 |
| Mandibules et dents inférieures isolées | 65 | 7 | 13 | 2 | 6,5 | 81,3 |
| Crânes | 11 | 1 | 1 | 1 | 1,0 | 12,5 |
| Atlas | 5 | 5 | 5 | 1 | 5,0 | 62,5 |
| Axis | 6 | 6 | 6 | 1 | 6,0 | 75,0 |
| Cervicales (autre que C1 et C2) | 11 | 3 | 11 | 5 | 2,2 | 27,5 |
| Thoraciques | 18 | 2 | 18 | 13 | 1,4 | 17,3 |
| Lombaires | 13 | 2 | 13 | 7 | 1,9 | 23,2 |
| Sacrum | 3 | 2 | 2 | 1 | 2,0 | 25,0 |
| Caudales | 20 | 2 | 20 | 17 | 1,2 | 14,7 |
| Côtes | 27 | 2 | 27 | 26 | 1,0 | 13,0 |
| Sternèbres | 6 | 1 | 6 | 7 | 0,9 | 10,7 |
| Scapula | 5 | 2 | 4 | 2 | 2,0 | 25,0 |
| Humérus | 10 | 4 | 7 | 2 | 3,5 | 43,8 |
| Radius | 15 | 4 | 8 | 2 | 4,0 | 50,0 |
| Ulna | 16 | 4 | 8 | 2 | 4,0 | 50,0 |
| Capitulum | 6 | 4 | 6 | 2 | 3,0 | 37,5 |
| Scapholunatum | 3 | 2 | 3 | 2 | 1,5 | 18,8 |
| Pisiforme | 6 | 3 | 6 | 2 | 3,0 | 37,5 |
| Hamatum | 3 | 2 | 3 | 2 | 1,5 | 18,8 |
| Triquetrum | 2 | 1 | 2 | 2 | 1,0 | 12,5 |
| Métacarpiens | 29 | 4 | 28 | 10 | 2,8 | 35,0 |
| Coxal | 5 | 3 | 3 | 1 | 3,0 | 37,5 |
| Fémur | 10 | 4 | 5 | 2 | 2,5 | 31,3 |
| Patella | 4 | 2 | 4 | 2 | 2,0 | 25,0 |
| Tibia | 12 | 5 | 7 | 2 | 3,5 | 43,8 |
| Fibula | 2 | 2 | 2 | 2 | 1,0 | 12,5 |
| Calcaneus | 10 | 5 | 9 | 2 | 4,5 | 56,3 |
| Talus | 3 | 2 | 3 | 2 | 1,5 | 18,8 |
| Cuboïde | 2 | 1 | 2 | 2 | 1,0 | 12,5 |
| Naviculaire | 6 | 3 | 6 | 2 | 3,0 | 37,5 |
| Cunéiforme3 | 7 | 4 | 7 | 2 | 3,5 | 43,8 |
| Métatarsiens | 18 | 5 | 18 | 8 | 2,3 | 28,1 |
| Phalanges | 122 | 3 | 116 | 52 | 2,2 | 27,9 |
| Métapodes indéterminés | 23 | 2 | 20 | 18 | 1,1 | 13,9 |
| Os pévien | 1 | 1 | - | - | - | - |
| Fragments dents | 3 | 1 | - | - | - | - |
| Cartilage | 2 | 1 | - | - | - | - |
| Sésamoïdes | 25 | 1 | - | - | - | - |
| TOTAL | 602 | 8 | | | MAU = 7 | NMI = 8 |

Tableau 210: Décomptes obtenus sur les restes de Loup. Nombre de restes (NR), Nombre minimum d'individus de combinaison (NMIc), quantité spécifique (Qsp), nombre minimum d'éléments (MAU) et pourcentage de survie.

B. Origine des loups dans l'aven et informations populationnelles

Le loup, dont les restes représentent 3,5% des restes déterminés depuis 2001, occupe une place importante dans le corpus faunique du site. Ces restes font l'objet d'une étude visant d'une part à discuter du comportement de cette espèce dans ce contexte particulier (Castel, Coumont, Boudadi-Maligne & Prucca *accepté*) et d'autre part à caractériser d'un point de vue paléontologique la population de loups de l'aven. Cette double approche s'est développée autour des découvertes de pièces portant des stigmates de modifications attribuables au loup et d'ossements de ce dernier (Figure 182). Les vestiges de loup recueillis dans l'aven révèlent un comportement de cannibalisme au sein de cette espèce qui peut s'expliquer de différentes manières. Si les loups sont effectivement descendus dans un aven dont les conditions d'accès n'étaient pas évidentes, ce cannibalisme peut résulter du stress lié au piégeage ou d'une compétition entre individus de différents groupes sur le lieu de charognage. Néanmoins l'origine des loups dans l'aven reste encore en discussion. La poursuite des fouilles, notamment dans le fond de l'aven, combinée aux données géologiques et taphonomique, apporteront de nouveaux éléments de discussion sur cette problématique. (Castel *in* Castel *et al.* 2005, Castel & Boudadi-Maligne *in* Castel *et al.* 2007, Boudadi-Maligne & Castel *in* Castel *et al.* 2008, 2009).



Figure 182 : Ossements de loup présentant des traces de consommation par un carnivore. A : Ulna gauche présentant un enlèvement de matière sur la partie proximale, un enfoncement et des traces de scoring sur la diaphyse. B : Partie distale de radius droit présentant de nombreuses traces de morsure sur la face postérieure. L'échelle mesure 5cm

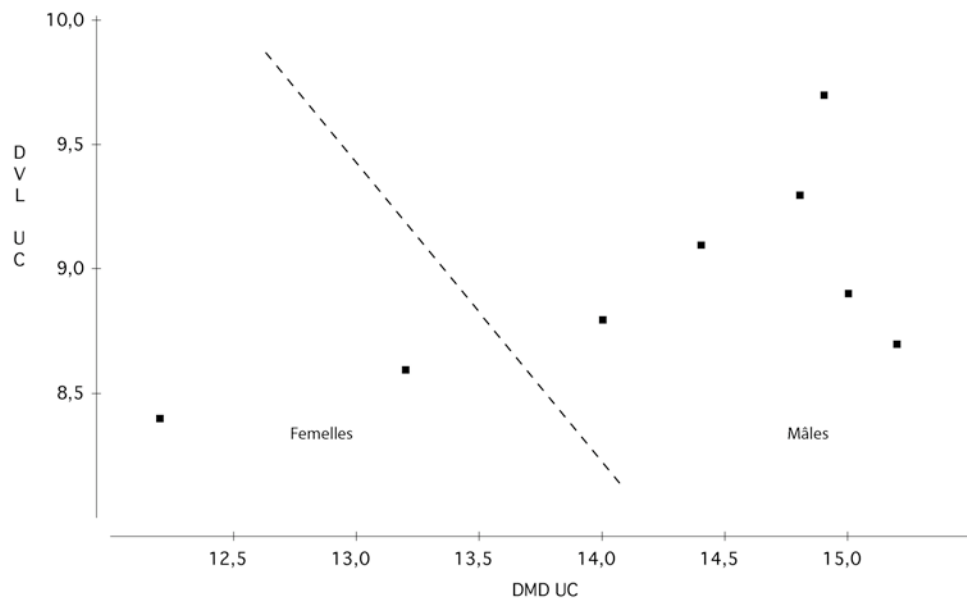
Parmi les huit individus dénombrés dans l'aven, toutes les classes d'âge sont représentées. Un louveteau est représenté par des dents définitives à la cavité pulpaire ouverte et plusieurs ossements du squelette post-crânien non épiphysés. Quatre adultes, trois adultes matures et un individu sénile sont également présents.

En terme de stature, la masse corporelle des loups de l'Igue du Gral est estimée à environ 36 kg (Tableau 211). Cette masse corporelle moyenne est comparable à celle calculée pour les populations de Jaurens ($t_0 = 0,8421$) et de Maldidier ($t_0 = 0,1299$).

| Numéro | H br montante $y=2,8108x - 3,8008$ | H mand (LP3 - LP4) $y=1,8683x - 1,1519$ | Surface LM1 $y=1,0701x - 1,1596$ | L sécantes $y=2,7412x - 3,5195$ | L max mand $y=2,8816x - 4,9853$ | Poids moyen |
|--|---------------------------------------|--|-------------------------------------|------------------------------------|------------------------------------|--------------|
| GRAL518 | | 26,71 | 32,23 | 30,63 | | 29,86 |
| GRAL85 | | 41,29 | 35,20 | 36,60 | | 37,70 |
| GRAL261 | | 30,80 | 39,76 | 40,52 | | 37,03 |
| GRAL17 | | 29,92 | 39,42 | 39,77 | | 36,37 |
| GRAL588 | | 40,53 | 42,16 | 42,65 | | 41,78 |
| GRALN49-840 | | 38,54 | 38,40 | 35,63 | | 37,52 |
| GRALO49-1256 | 27,01 | 34,45 | 32,68 | 37,31 | 32,78 | 32,85 |
| <i>poids moyen global de la population</i> | | | | | | 36,16 |

Tableau 211 : Estimation (en kg) de la masse corporelle moyenne des individus de l'Igue du Gral.

L'étude du dimorphisme sexuel des individus, basé sur les dimensions des canines supérieures, met en évidence la présence des deux sexes dans l'aven. En se basant sur la distribution des mesures ainsi que sur la latéralisation des canines, 2 femelles et 4 mâles peuvent être identifiés (Figure 183).

Figure 183 : Diagramme de dispersion des diamètres vestibulo-lingual et mésio-distal (en mm) des canines supérieures de *Canis* de l'Igue du Gral.

C. Analyse spatiale de la distribution des ossements de loups dans l'aven : discussion taphonomique

La majeure partie des pièces découvertes provient du fond de l'aven (Figure 184). Pour exemple, lors de la campagne 2009, 91,2% des restes déterminés ont été retrouvés dans le secteur du fond.

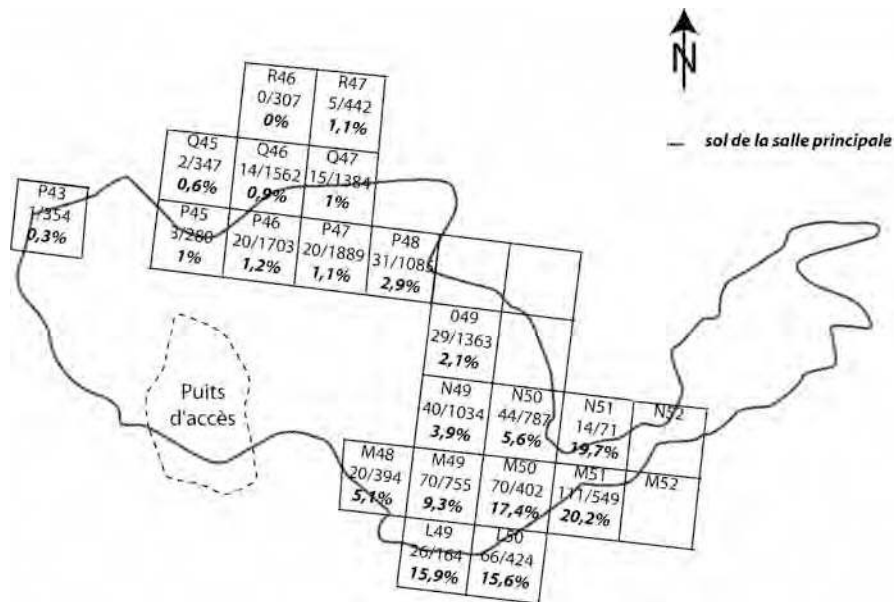


Figure 184 : Répartition des restes de loup dans l'aven. Sont figurés les noms des carrés, le nombre de restes de loup par rapport aux NRD et le pourcentage que représente les restes de loup dans chaque carré.

Ceci, couplé à l'analyse spatiale de la répartition du loup dans les dépôts (Figure 185), tend à démontrer que la présence de ce carnivore devient plus discrète dans le niveau inférieur du secteur avant de l'aven. La projection transversale de la distribution des restes de *Canis* sur l'ensemble des secteurs fouillés ne permet pas de mettre en évidence des concentrations relevant d'accumulations nettement séparées dans le temps (

Figure 185).

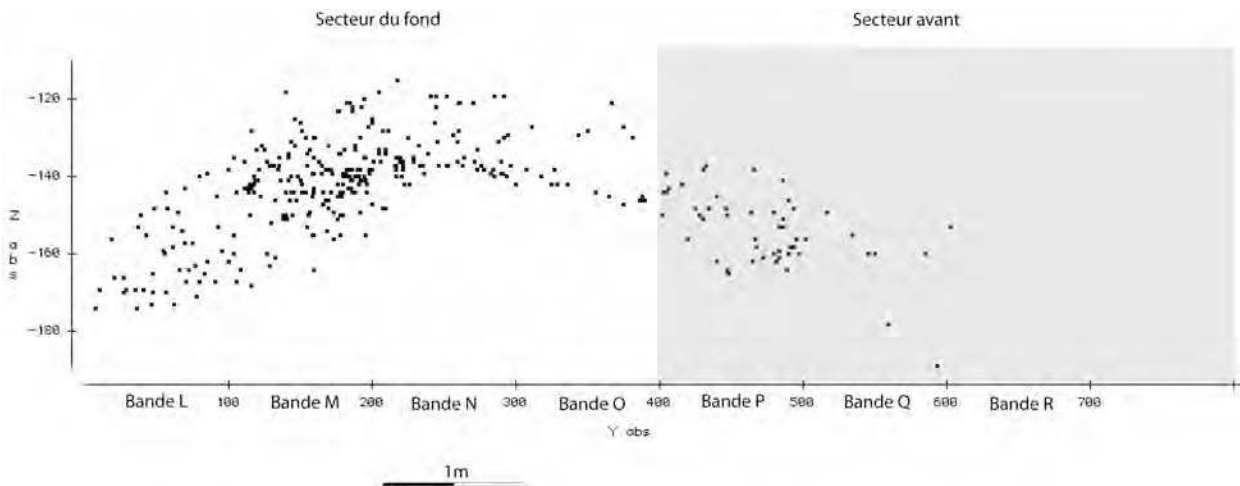


Figure 185 : Projection dans l'axe Sud-Nord, des restes de loup (*Canis lupus*) dans l'aven. L'échelle des altitudes (z abs) a été multipliée par deux pour une meilleure lisibilité.

1. Les remontages

Pour le secteur du fond, nous avons testé les différents types de remontages qui pouvaient être réalisés sur le matériel osseux et dentaire. Ces raccords (Figure 186A), appariements (Figure 186B) et restitutions articulaires sont projetés dans l'espace (Figure 187) et participent à la discussion sur la dynamique des dépôts dans cette partie de la cavité. Au total 23 raccords, 6 appariements et 6 restitutions articulaires ont pu être effectués.



Figure 186 : Raccords et appariements effectués sur les restes de loup (*Canis lupus*) de l'Igüe du Gral. Les quatre raccords ici présentés (A1 – A2 – A3 et A4) ont été effectués sur des humérus (A1 et A3) un tibia gauche (A2) et une hémi-mandibule gauche (A4). Les appariements ont été réalisés sur deux hémi-mandibules (B1, Castel *et al.* 2005) ainsi que sur deux humérus (B2). Les échelles mesurent 5 cm.

Les projections zénitales et selon l'axe Nord-Sud, montrent que la majorité de ces raccords sont orientés selon un l'axe Nord-Ouest / Sud-Est (Figure 187). Les raccords apparaissent particulièrement nombreux dans la bande M. Ce constat est dû au fait que dans cette bande, 4 carrés sont pris en compte, alors que seulement 2 carrés ont été fouillés sur les bandes L et N et un seul pour la bande O. Les nombreux raccords observés sur la bande des O ne sont donc pas liés à une fracturation différentielle mais sont le résultat d'une superposition de quatre carrés de fouille. On constate également que ces raccords se font sur d'importantes distances (jusqu'à 2 m) et entre des vestiges découverts à des altitudes différentes (jusqu'à 40 cm). Ces raccords rendent difficile l'individualisation de deux ou de plusieurs niveaux. Il semble donc que l'ensemble des restes de Canidé appartienne à une même population.

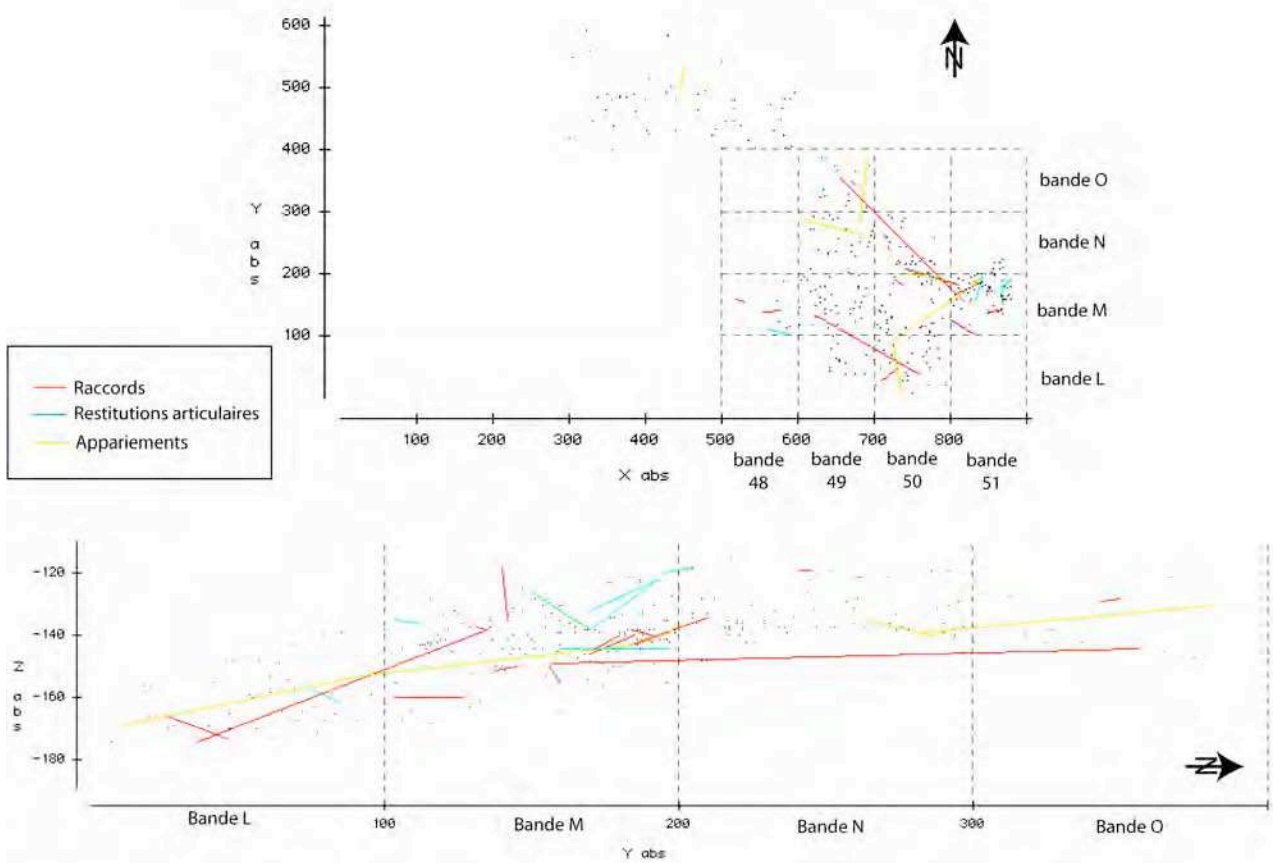


Figure 187 : Analyse spatiale des raccords, restitutions articulaires et appariements effectués sur les loups provenant du fond de l'aven

2. Distribution spatiale des individus en fonction de leur stature

Les datations effectuées sur les restes de loup (Tableau 209), permettent d'attribuer cette population au Tardiglaciaire. Une première étude menée sur ces restes (Castel *in* Castel *et al.* 2005) avait soulevé la question, considérant l'intervalle de variation des données biométriques, de la présence possible de deux groupes de loups de stature différente au sein de l'aven. Cette variation pouvant être le résultat d'un mélange de deux populations de taille corporelle distincte, ou être en relation directe avec un fort dimorphisme sexuel au sein d'une même population devait donc être analysée.

La projection des individus en fonction de leur stature (Figure 188) montre dans le secteur du fond de l'aven une répartition relativement groupée de l'ensemble des individus. La mandibule complète découverte lors de la campagne 2009 en O49 (Figure 9) et appartenant à un individu de petite stature se trouve à la base des niveaux fossilifères et remet en question la possible individualisation de deux groupes.

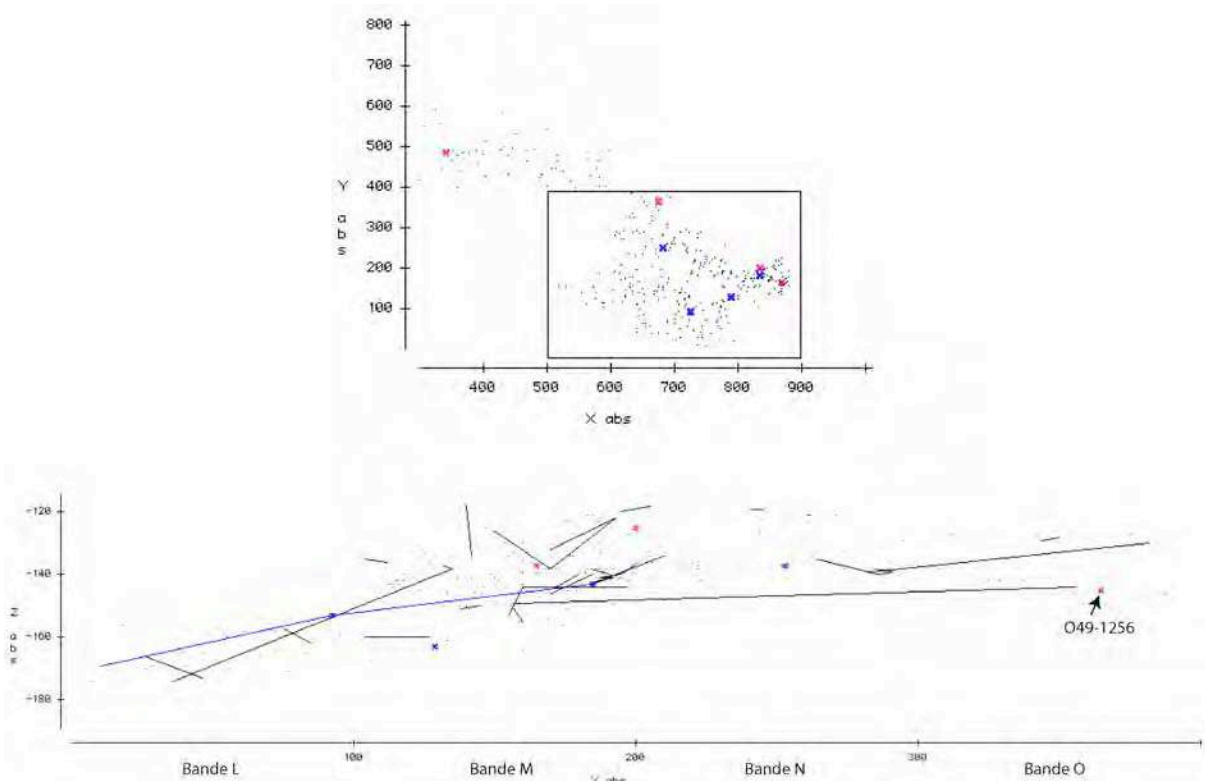


Figure 188 : Vue zénitale de la répartition des individus dans l’aven. Dans le secteur du fond (encadré) la projection en Y des vestiges de loup dans le fond de l’aven montre la répartition des individus en fonction de leur stature. En bleu sont figurées les premières molaires inférieures de fort diamètre mésio-distal (DMD) et en violet, celles de faible DMD.

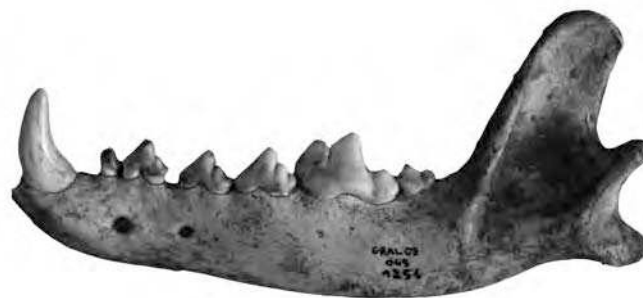


Figure 189 : Hémi-mandibule gauche (O49-1256) de *Canis lupus* découverte lors de la campagne 2009. L’échelle mesure 5 cm.

L’ensemble de ces données nous permet de considérer les individus du gisement comme une population unique. Bien que la contemporanéité stricte de ces individus ne soit pas démontrée, les résultats des datations ainsi que l’impossibilité de différencier, dans l’état actuel des recherches, plusieurs ensembles dans le fond de l’aven, concourent à valider ce regroupement.

D. Etude descriptive et comparative de la population de l'Igue du Gral

1. Parties crâniennes et dentaires

Les restes crâniens sont malheureusement peu nombreux et fragmentés dans le gisement. Leur mauvaise préservation ne permet pas une analyse quantifiée des différences avec celles précédemment décrites (*i.e.*, des grottes de Jaurens et Maldidier, *cf.* Chapitres précédents)

Sur les maxillaires et dents supérieures isolées, les données sont *a contrario* très abondantes (Tableau 212 à Tableau 214). La comparaison de ces données avec celles de Jaurens et de Maldidier démontre que les trois populations sont identiques. Aucune différence d'ordre isométrique ou allométrique n'est mise en évidence (Igue du Gral – Jaurens : Welch's $t = 0,32$ et $p = 0,7498$; Igue du Gral – Maldidier : welch's $t = 0,62$ et $p = 0,54$).

D'un point de vue évolutif, les données sur les dents supérieures des loups de l'Igue du Gral, mettent en évidence l'augmentation continue de la stature des individus au cours du Pléistocène. Sur la première molaire supérieure (UM1), nous avons mis en évidence *via* l'étude du matériel de Lunel-Viel 1, une composante temporelle liée à l'augmentation dans les différents axes de cette dent, permettant de séparer les populations (*i.e.* groupe *arnensis-mosbachensis* versus *lupus* véritables, *cf.* Chapitre précédent). L'analyse en composante principale (ACP) réalisée à partir des mêmes mesures sur les populations de *lupus*, met en exergue cette composante temporelle liée aux dimensions de cette dent (Figure 190).

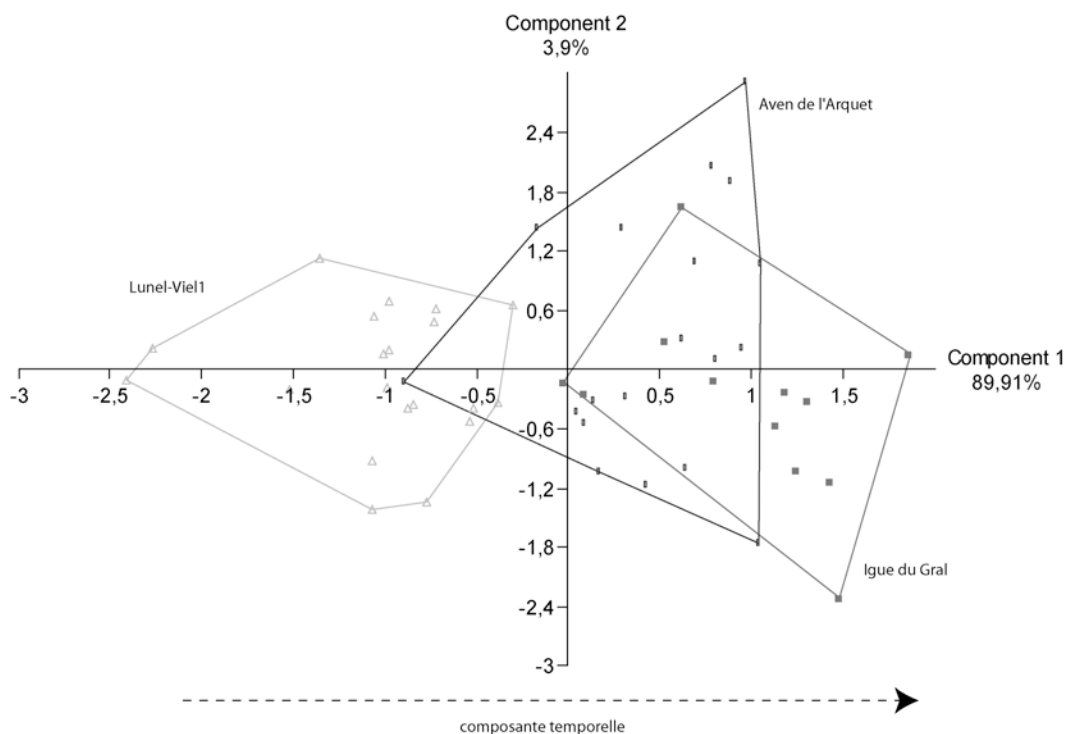


Figure 190 : Analyse en composante principale à partir de cinq mesures de la première molaire supérieure (DMD, DVL, DMD du paracône, DVL du paracône et DVL du métacône) des *Canis* de Lunel-Viel 1, l'aven de l'Arquet et l'Igue du Gral.

Sur les dents inférieures, les résultats issus de l'analyse des données biométriques (Tableau 214 à Tableau 217) sont comparables à ceux obtenus sur le maxillaire. Aucune différence de taille ou de

forme n'est révélée entre la population de loups de l'Igue du Gral et les deux populations de Jaurens et de Maldidier (Igue du Gral – Jaurens : Welch's $t = 0,86$ et $p = 0,3958$; Igue du Gral – Maldidier : welch's $t = 1,42$ et $p = 0,1642$).

Les dimensions des carnassières inférieures des loups de l'aven (Figure 191), très proches de celles des individus de Jaurens et de Maldidier, renforcent l'idée de rapprochement de ces trois populations.

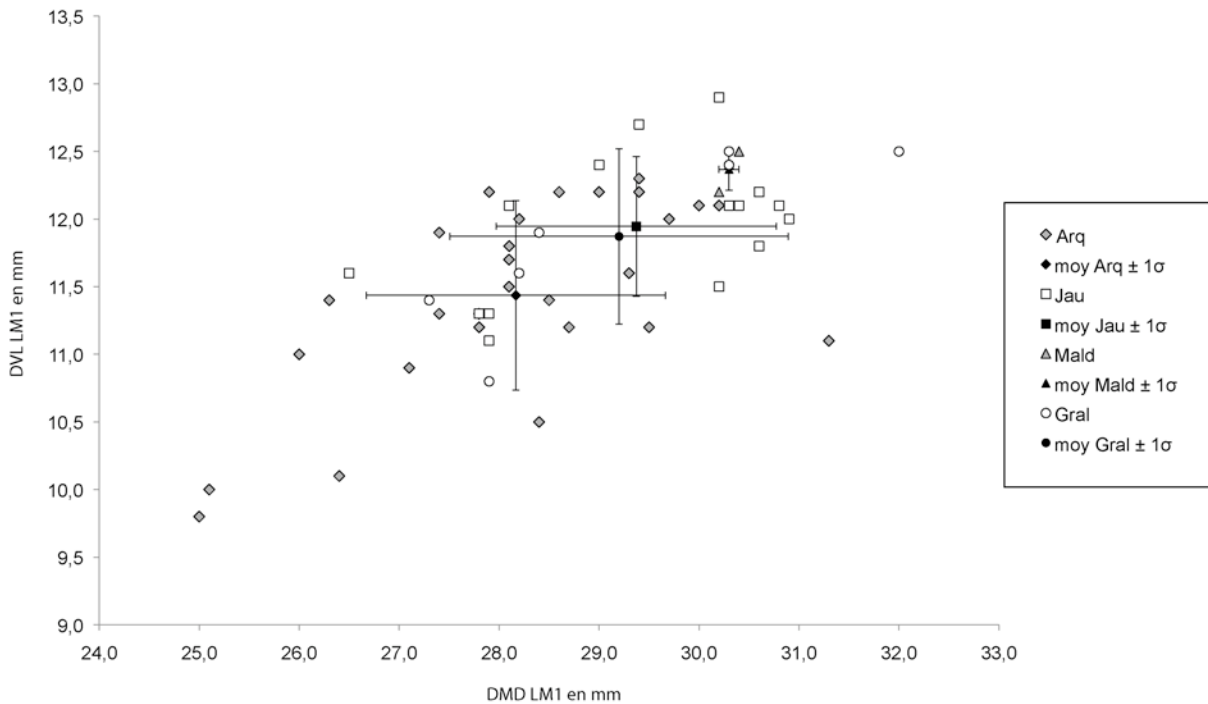


Figure 191 : Diagramme de dispersion des diamètres mésio-distal et vestibulo-lingual des carnassières inférieures des *Canis* des gisements du Pléistocène supérieur de l'aven de l'Arquet (Arq), la grotte de Jaurens (Jau) la grotte Maldidier et l'Igue du Gral.

2. Éléments du squelette post-crânien

Au niveau du membre antérieur (Tableau 218 à Tableau 221), les différences entre les loups de l'Igue du Gral et ceux de Jaurens ou de Maldidier, apparaissent marginales (respectivement $p = 0,0679$ et $p = 0,0594$). Elles sont principalement liées à la taille, quelque peu plus réduite des loups de l'Igue du Gral.

Concernant le membre postérieur, les données sont peu nombreuses et se rapportent à des ossements majoritairement incomplets (Tableau 222 à Tableau 225). De fait, les comparaisons avec les loups de Jaurens et Maldidier sont plus limitées. La comparaison entre l'Igue du Gral et Jaurens, basée principalement sur des diamètres transversaux et antéro-postérieurs, met en évidence des différences. Ces dernières, strictement isométriques, sont à mettre en relation avec la stature des individus, légèrement plus petite pour les individus de l'Igue du Gral, que celle des loups de Jaurens.

III. Conclusions

Les loups de l'Igue du Gral constituent une population de référence pour la connaissance des populations du stade isotopique 2. Il s'agit en effet, à notre connaissance de la plus importante et plus complète population connue pour cette période.

Si l'on considère l'évolution de l'espèce au cours du Pléistocène supérieur, la population de l'Igue du Gral est biométriquement comparable à celles des grottes de Jaurens et Mالدیدیر. Elle autorise une meilleure perception de la dispersion de la sous-espèce à laquelle elle se réfère. Ces populations permettent d'appréhender l'évolution du taxon au sein d'un très petit périmètre du nord du Bassin Aquitain, sur une période relativement courte (fin de l'OIS 3 et début de l'OIS 2). Les analyses conduites sur les différentes parties du squelette des individus du Gral, laissent percevoir une tendance à la diminution de la stature. Les loups actuels étant toutefois de stature encore plus réduite, cette tendance pourrait être interprétée comme le point de départ d'une décroissance dans la stature des individus.

La découverte de restes de loups datés de la fin du Tardiglaciaire constitue en outre, une source documentaire essentielle pour caractériser un autre phénomène important dans l'évolution de cette espèce : la domestication. En effet, les dépôts de l'Igue du Gral, contemporains des premières preuves attestées de la domestication des Loups en Europe occidentale (Vigne 2005), nous offrent l'opportunité de caractériser une population sauvage sub-synchrone de cet événement majeur, problématique au cœur de la poursuite de la fouille du gisement (Castel *et al.* 2003, 2008, 2009).

| Numéro | Carré | Description | latéralisation | L med palais | L sta-palat | DMD des incisives sup | UI1 | | UI2 | | UI3 | | UC | |
|------------------------|-------|-------------|----------------|--------------|-------------|-----------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | | | | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL |
| GRAL220 | N50 | Hmxlr | G | 118,7 | 39,3 | 21,8 | 5,4 | 7,6 | 8,5 | 8,8 | 9,1 | 11,0 | 15,0 | 8,9 |
| GRAL252-253-257 | M50 | Hmxlr | D | | | | 5,1 | 7,4 | 8,3 | 8,7 | | | 15,2 | 8,7 |
| GRAL653 | N50 | Hmxlr | D | | | | | | 7,4 | 7,6 | 8,3 | 9,4 | | |
| GRAL49 | N50 | UI3 | D | | | | | | | | 8,6 | 10,3 | | |
| GRAL945 | P46 | UI3 | G | | | | | | | | 9,6 | 11,2 | | |
| GRAL377 | M50 | UI3 | D | | | | | | | | 9,6 | 11,3 | | |
| GRAL234 | M51 | UI3 | D | | | | | | | | 9,0 | 10,5 | | |
| GRAL594 | Q47 | UI1 | D | | | | 6,0 | 7,6 | | | | | | |
| GRAL224 | N50 | UI1 | G | | | | 5,8 | 7,0 | | | | | | |
| GRAL8 | M50 | UI1 | G | | | | 6,4 | 7,5 | | | | | | |
| GRAL179 | M50 | UI2 | G | | | | | | 7,7 | 9,0 | | | | |
| GRAL475 | N50 | UC | D | | | | | | | | | | 12,2 | 8,4 |
| GRAL321 | L50 | UI3 | G | | | | | | | 8,7 | 10,7 | | | |
| GRAL49 | N51 | UC | G | | | | | | | | | | 13,2 | 8,6 |
| GRAL214 | L50 | UC | G | | | | | | | | | | 14,9 | 9,7 |
| GRAL769 | N49 | UC | G | | | | | | | | | | 14,8 | 9,3 |
| GRAL648 | P48 | UC | G | | | | | | | | | | 14,0 | 8,8 |
| GRAL479 | N49 | UI1 | D | | | | 6,4 | 7,2 | | | | | | |
| GRAL616 | P48 | UI3 | D | | | | | | | 8,7 | 10,2 | | | |
| GRAL249 | N49 | UI3 | D | | | | | | | 9,0 | 10,9 | | | |
| GRAL567 | M50 | UI3 | D | | | | | | | 8,0 | 9,9 | | | |
| GRAL562 | M50 | UI3 | D | | | | | | | 9,1 | 10,1 | | | |
| GRAL347 | L50 | UC | D | | | | | | | | | | 14,4 | 9,1 |
| moyenne | | | | 118,70 | 39,30 | 21,80 | 5,85 | 7,38 | 7,98 | 8,53 | 8,88 | 10,50 | 14,21 | 8,94 |
| écart type | | | | | | | 0,5282 | 0,2401 | 0,5123 | 0,6292 | 0,4916 | 0,5865 | 1,0398 | 0,4173 |

 Tableau 212 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des maxillaires, incisives et canines supérieurs de *Canis*.

| Numéro | Carré | Partie | latéralisation | UP1 | | L min pal - max pal | UP2 | | UP3 | | UP4 | | | |
|--------------------------|-------|--------|----------------|--------|--------|------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|----------|---------|---------|
| | | | | DMD | DVL | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DMD diag | DVL max | DVL min |
| GRAL220 | N50 | Hmxlr | G | | | 59,0 | 15,3 | 6,9 | 16,8 | 7,0 | 26,7 | 29,0 | 13,5 | 10,1 |
| GRAL252-253-257 | M50 | Hmxlr | D | | | 58,5 | | | 16,8 | 7,0 | 27,0 | 28,7 | 14,4 | 10,7 |
| GRAL645 | N50 | Hmxlr | D | | | 56,3 | | | 16,1 | 6,5 | 24,6 | 25,0 | 13,5 | 10,2 |
| GRAL221 | N51 | Hmxlr | D | | | | | | | | 28,0 | 28,2 | 15,3 | 10,4 |
| GRAL1 | M51 | Hmxlr | G | 8,5 | 5,6 | | 15,2 | 6,4 | | | | | | |
| GRAL930 | P47 | UP3 | D | | | | | | 19,0 | 8,7 | | | | |
| GRAL508 | M51 | UP2 | G | | | | 14,5 | 6,6 | | | | | | |
| GRAL461 | M51 | UP2 | G | | | | 14,9 | 6,5 | | | | | | |
| GRAL346 | P48 | UP3 | D | | | | | | 16,6 | 8,5 | | | | |
| GRAL423 | P46 | UP4 | D | | | | | | | | 24,3 | 25,2 | 14,0 | 10,8 |
| GRAL61 | L50 | UP3 | D | | | | | | 16,7 | 8,1 | | | | |
| GRAL170 | P48 | UP2 | D | | | | 15,4 | 6,6 | | | | | | |
| GRAL214 | N50 | UP3 | G | | | | | | 16,0 | 6,6 | | | | |
| GRAL29 | L49 | UP4 | G | | | | | | 16,4 | 8,0 | | | | |
| GRAL74 | Q47 | UP3 | D | | | | | | 16,4 | 7,1 | | | | |
| GRAL188 | N50 | UP1 | D | 8,9 | 6,1 | | | | | | | | | |
| GRAL53 | L49 | UP2 | G | 8,8 | 6,4 | | | | | | | | | |
| GRAL604-625 | O49 | Hmxlr | G | | | | | | 16,7 | 8,5 | 25,3 | 26,2 | 14,2 | 10,6 |
| GRAL825 | Q47 | UP2 | D | | | | 13,8 | 5,8 | | | | | | |
| GRAL484 | P48 | UP2 | G | | | | 14,2 | 7,1 | | | | | | |
| GRAL559 | P48 | UP3 | G | | | | | | 18,1 | 7,8 | | | | |
| GRAL360 | L50 | UP3 | G | | | | | | 18,5 | 9,1 | | | | |
| GRAL934 | N49 | UP4 | G | | | | | | | | 24,1 | 24,7 | 12,5 | 10,1 |
| GRAL629 | P48 | UP3 | D | | | | | | 17,7 | 7,4 | | | | |
| GRAL833 | N49 | Hmxlr | D | | | | | | | | 23,7 | 23,9 | 13,5 | 9,8 |
| GRAL1029-1012-956 | N49 | Hmxlr | G | | | | | | | | 23,4 | 23,5 | 13,4 | 9,5 |
| GRAL850 | N49 | UP3 | D | | | | | | 14,0 | 7,1 | | | | |
| GRAL457 | L50 | UP1 | G | 7,8 | 5,6 | | | | | | | | | |
| GRAL320 | L50 | UP3 | G | | | | | | 16,2 | 7,8 | | | | |
| GRAL197 | L50 | Hmxlr | G | | | 61,8 | | | | | 27,6 | 28,3 | 14,3 | 11,4 |
| GRAL22 | M51 | UP2 | D | | | | 11,7 | 5,5 | | | | | | |
| moyenne | | | | 8,50 | 5,93 | 58,90 | 14,38 | 6,43 | 16,80 | 7,68 | 25,47 | 26,27 | 13,86 | 10,36 |
| écart type | | | | 0,4967 | 0,3948 | 2,2613 | 1,2186 | 0,5339 | 1,1934 | 0,7993 | 1,7075 | 2,1008 | 0,7560 | 0,5441 |

Tableau 213 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des prémolaires supérieures de *Canis*.

| Numéro | Carré | Partie | latéralisation | UM1 | | | UM2 | | L rangée P | L rangée M | L dents jugales | | | |
|--------------------------|-------|--------|----------------|-----------|---------|----------|----------|----------|------------|------------|-----------------|----------|--------|--------|
| | | | | DMD vesti | DVL mes | DVL dist | DMD para | DVL para | | | | DVL méta | DMD | DVL |
| GRAL220 | N50 | Hmxlr | G | 16,7 | 23,2 | 20,8 | 9,4 | 12,3 | 9,7 | 9,5 | 14,6 | 67,7 | 26,3 | 86,5 |
| GRAL252-253-257 | M50 | Hmxlr | D | 17,3 | 23,0 | 20,1 | 9,2 | 12,5 | 9,5 | 9,4 | 14,9 | 68,7 | 26,4 | 86,4 |
| GRAL645 | N50 | Hmxlr | D | 16,6 | 22,3 | 19,1 | 9,6 | 11,4 | 9,0 | | | | | |
| GRAL221 | N51 | Hmxlr | D | 18,4 | 24,0 | 21,6 | 10,3 | 12,1 | 9,7 | 9,8 | 14,7 | | 28,0 | |
| GRAL550 | P47 | Hmxlr | D | 17,0 | 24,1 | 20,5 | 9,0 | 12,6 | 9,1 | 9,3 | 14,0 | | 25,8 | |
| GRAL222 | N50 | Hmxlr | G | 17,0 | 22,7 | 21,3 | 9,1 | 12,5 | 9,8 | 10,0 | 15,8 | | 26,4 | |
| GRAL105 | M48 | UM2 | D | | | | | | | 9,9 | 15,7 | | | |
| GRAL1133 | P47 | UM1 | D | 17,3 | 23,0 | 21,0 | 9,3 | 11,7 | 9,0 | | | | | |
| GRAL274 | P48 | Hmxlr | D | 15,9 | 21,4 | 19,3 | 9,0 | 12,3 | 9,2 | | | | | |
| GRAL604-625 | O49 | Hmxlr | G | 17,0 | 21,2 | 19,3 | 9,3 | 11,7 | 9,1 | 8,8 | 13,3 | | 25,5 | |
| GRAL646 | P47 | UM2 | G | | | | | | | 9,3 | 13,8 | | | |
| GRAL833 | N49 | Hmxlr | D | 15,8 | 21,0 | 18,4 | 8,3 | 11,4 | 8,4 | 8,9 | 12,6 | | | |
| GRAL1029-1012-956 | N49 | Hmxlr | G | 15,6 | 20,8 | 18,5 | 8,4 | 11,3 | 8,2 | 8,4 | 12,6 | | | |
| GRAL197 | L50 | Hmxlr | G | 17,2 | 23,7 | 21,2 | 9,6 | 12,5 | 8,8 | 9,6 | 13,7 | | 26,8 | |
| moyenne | | | | 16,82 | 22,53 | 20,09 | 9,21 | 12,03 | 9,13 | 9,35 | 14,15 | 68,20 | 26,46 | 86,45 |
| écart type | | | | 0,7767 | 1,1812 | 1,1317 | 0,5334 | 0,4938 | 0,5029 | 0,4927 | 1,0985 | 0,7071 | 0,8039 | 0,0707 |

Tableau 214 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des molaires et rangées dentaires supérieures de *Canis*.

| Numéro | Carré | Partie | latéralisation | L max mandibule | H branche montante | DMD LI | H mand (LP3-LP4) | I mand (LP3- LP4) | LI1 | | LI2 | | LI3 | | LC | |
|-------------------|-------|--------|----------------|--------------------|-----------------------|--------|---------------------|----------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | | | | | | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL |
| GRAL518 | P46 | Hmdbl | D | | | | 24,0 | 10,9 | | | | | | | 13,1 | 8,3 |
| GRAL85 | L49 | Hmdbl | G | | | | 30,3 | 13,1 | | | | | | | | |
| GRAL46 | M51 | Hmdbl | G | | | | | 14,6 | | | | | | | | |
| GRAL261 | M52 | Hmdbl | D | | | | 25,9 | 12,4 | | | | 7,8 | 8,7 | 14,8 | 9,4 | |
| GRAL17 | L50 | Hmdbl | G | | | | 25,5 | 12,6 | | | | | | | | |
| GRAL48 | M51 | Hmdbl | D | | | | | | | | | | | | 13,5 | 8,9 |
| GRAL158 | M48 | Hmdbl | D | | | | 30,7 | 12,9 | | | | | | | | |
| GRAL588 | M50 | Hmdbl | D | | | 17,0 | 30,0 | 13,8 | | | | | | | | |
| GRAL 86 | O49 | LC | D | | | | | | | | | | | | 14,0 | 10,2 |
| GRAL438 | M51 | LC | G | | | | | | | | | | | | 12,8 | 8,8 |
| GRAL308 | M51 | LC | G | | | | | | | | | | | | 15,1 | 10,3 |
| GRAL686 | N50 | LC | G | | | | | | | | | | | | 12,4 | 8,8 |
| GRAL41 | N50 | LP4 | G | | | | | | | | | | | | | |
| GRAL242 | M51 | LI1 | D | | | | | | 4,0 | 6,2 | | | | | | |
| GRAL517 | M51 | LI2 | G | | | | | | | | 5,8 | 7,9 | | | | |
| GRAL979 | P47 | LI2 | D | | | | | | | | 5,7 | 7,5 | | | | |
| GRAL407 | M51 | LI2 | D | | | | | | | | 5,7 | 7,1 | | | | |
| GRAL491 | M50 | LI2 | D | | | | | | | | 5,8 | 7,0 | | | | |
| GRAL141 | M51 | LI2 | G | | | | | | | | 5,8 | 6,9 | | | | |
| GRAL64 | L50 | LI2 | G | | | | | | | | 5,5 | 7,1 | | | | |
| GRAL963 | P46 | LI3 | G | | | | | | | | | | 7,5 | 7,9 | | |
| GRAL260 | M51 | LI3 | D | | | | | | | | | | 7,4 | 8,4 | | |
| GRAL312 | N49 | LC | G | | | | | | | | | | | | 12,2 | 8,5 |
| GRAL672 | N49 | LI2 | D | | | | | | | | 5,3 | 7,3 | | | | |
| GRAL190 | M48 | LI1 | G | | | | | | 4,1 | 5,8 | | | | | | |
| GRAL840 | N49 | Hmdbl | D | | | | 29,2 | 14,7 | | | | | | | | |
| GRAL443 | L50 | LI1 | D | | | | | | 3,9 | 5,9 | | | | | | |
| GRAL379 | L50 | LC | D | | | | | | | | | | | | 12,7 | 9,1 |
| GRAL112 | N51 | LI1 | G | | | | | | 3,9 | 5,4 | | | | | | |
| GRAL23 | M51 | LI3 | G | | | | | | | | | | 7,2 | 7,5 | | |
| GRAL32 | M51 | LI2 | D | | | | | | | | 6,1 | 7,0 | | | | |
| GRAL1073 | P48 | LI1 | D | | | | | | 4,1 | 6,1 | | | | | | |
| GRAL1072 | P48 | LI3 | D | | | | | | | | | | 7,6 | 7,9 | | |
| GRAL1256 | O49 | Hmdbl | G | 180,3 | 72,7 | | 27,5 | 11,8 | | | | | | | 13,5 | 9,2 |
| moyenne | | | | 180,30 | 72,70 | 17,00 | 27,89 | 12,98 | 4,00 | 5,88 | 5,71 | 7,23 | 7,50 | 8,08 | 13,41 | 9,15 |
| écart type | | | | | | | 2,5306 | 1,2488 | 0,1000 | 0,3114 | 0,2357 | 0,3327 | 0,2236 | 0,4712 | 0,9780 | 0,6621 |

 Tableau 215 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des héli-mandibules, incisives et canines inférieures de *Canis*.

| Numéro | Carré | Partie | latéralisation | Diastème C-LP1 | LP1 | | LP2 | | LP3 | | LP4 | | larg max mand | H mand entre LMI-LM2 |
|-------------------|-------|--------|----------------|----------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|---------------|----------------------|
| | | | | | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | DMD | DVL | | |
| GRAL218 | M51 | Hmdbl | G | | | | | | | | | | 14,5 | 31,9 |
| GRAL518 | P46 | Hmdbl | D | 4,7 | | | 11,3 | 6,4 | 13,4 | 6,7 | 14,5 | 8,0 | 12,5 | 28,3 |
| GRAL85 | L49 | Hmdbl | G | | | | | | 14,7 | 7,6 | 18,6 | 9,3 | | |
| GRAL46 | M51 | Hmdbl | G | | | | 12,6 | 5,7 | 14,2 | 6,9 | 16,6 | 8,3 | | |
| GRAL261 | M52 | Hmdbl | D | 3,0 | | | | | | | 18,2 | 9,9 | 16,2 | 30,3 |
| GRAL17 | L50 | Hmdbl | G | | | | | | | | | | 16,1 | 30,8 |
| GRAL48 | M51 | Hmdbl | D | 3,9 | | | 12,2 | 5,9 | | | | | | |
| GRAL158 | M48 | Hmdbl | D | | 6,0 | 4,9 | 13,4 | 6,9 | 14,6 | 7,4 | | | | |
| GRAL588 | M50 | Hmdbl | D | 6,1 | | | 14,2 | 7,5 | 16,0 | 8,4 | 18,3 | 9,0 | 15,4 | 34,5 |
| GRAL808 | P47 | LP4 | D | | | | | | | | 15,8 | 8,0 | | |
| GRAL11 | N49 | LP2 | G | | | | 12,4 | 5,8 | | | | | | |
| GRAL23-24 | N50 | LP3 | G | | | | | | 15,0 | 7,3 | | | | |
| GRAL41 | N50 | LP4 | G | | | | | | | | 16,4 | 7,9 | | |
| GRAL1071 | N49 | LP1 | G | | 6,2 | 5,1 | | | | | | | | |
| GRAL681 | N49 | LP1 | G | | 6,2 | 5,0 | | | | | | | | |
| GRAL840 | N49 | Hmdbl | D | | 6,3 | 5,1 | 12,2 | 6,3 | 14,7 | 7,2 | 16,8 | 8,6 | 17,1 | 31,2 |
| GRAL526 | L50 | LP1 | D | | 5,9 | 5,1 | | | | | | | | |
| GRAL576 | L50 | LP3 | G | | | | | | 13,1 | 7,4 | | | | |
| GRAL324 | L51 | LP4 | G | | | | | | | | 15,8 | 8,7 | | |
| GRAL364 | L51 | LP4 | D | | | | | | | | 14,9 | 7,2 | | |
| GRAL391 | M49 | LP4 | D | | | | | | | | 18,2 | 9,3 | | |
| GRAL1737 | Q46 | LP3 | D | | | | | | 13,8 | 6,6 | | | | |
| GRAL1256 | O49 | Hmdbl | G | 5,6 | 6,0 | 5,0 | 12,7 | 6,4 | 15,0 | 7,3 | 16,5 | 8,2 | 13,9 | 27,9 |
| GRAL645 | M49 | LP2 | D | | | | 12,7 | 6,8 | | | | | | |
| GRAL346 | M48 | LP2 | G | | | | 12,8 | 6,2 | | | | | | |
| moyenne | | | | 4,66 | 6,10 | 5,03 | 12,65 | 6,39 | 14,45 | 7,28 | 16,72 | 8,53 | 15,10 | 30,70 |
| écart type | | | | 1,2542 | 0,1549 | 0,0816 | 0,7663 | 0,5547 | 0,8541 | 0,5095 | 1,3657 | 0,7512 | 1,5737 | 2,2323 |

Tableau 216 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des prémolaires inférieures de *Canis*.

| Numéro | Carré | Partie | latéralisation | LM1 | | | | LM2 | | LM3 | | L rangée prémolaires | L rangée molaires | L P + trigo LMI | L talo LMI + LM2 + LM3 |
|-------------------|-------|--------|----------------|--------|-----------|--------|----------|--------|--------|--------|--------|----------------------|-------------------|-----------------|------------------------|
| | | | | DMD | DMD trigo | DVL | DVL talo | DMD | DVL | DMD | DVL | | | | |
| GRAL218 | M51 | Hmdbl | G | 27,9 | 19,6 | 10,8 | 10,0 | | | | | | | | |
| GRAL518 | P46 | Hmdbl | D | 27,3 | 18,9 | 11,4 | 10,4 | 10,4 | 8,1 | | | 49,9 | | 67,0 | |
| GRAL85 | L49 | Hmdbl | G | 28,4 | 21,2 | 11,9 | 10,7 | 12,9 | 9,8 | | | 52,4 | | 71,5 | |
| GRAL46 | M51 | Hmdbl | G | 28,2 | 20,6 | 11,6 | 10,6 | 11,5 | 9,0 | | | | 44,0 | | 21,7 |
| GRAL261 | M52 | Hmdbl | D | 30,3 | 21,3 | 12,5 | 11,7 | | | | | 54,2 | | 74,2 | |
| GRAL17 | L50 | Hmdbl | G | 30,3 | 21,5 | 12,4 | 11,8 | 12,9 | 9,8 | | | 54,3 | 48,3 | 73,7 | 26,1 |
| GRAL48 | M51 | Hmdbl | D | | | | | | | | | | | | |
| GRAL158 | M48 | Hmdbl | D | | | | | | | | | | | | |
| GRAL588 | M50 | Hmdbl | D | 32,0 | 23,3 | 12,5 | 12,3 | 13,3 | 9,3 | | | 55,2 | 53,3 | 75,6 | 28,1 |
| GRAL288 | M50 | LM3 | D | | | | | | | 6,4 | 5,6 | | | | |
| GRAL969 | P47 | LM3 | G | | | | | | | 5,0 | 4,6 | | | | |
| GRAL171 | P45 | LM3 | G | | | | | | | 6,3 | 5,6 | | | | |
| GRAL840 | N49 | Hmdbl | D | 30,3 | 22,6 | 12,1 | 11,3 | 12,0 | 9,5 | 6,4 | 6,0 | 50,3 | 48,0 | 70,8 | 24,6 |
| GRAL642 | M50 | LM3 | G | | | | | | | 5,4 | 5,3 | | | | |
| GRAL527 | L50 | LM3 | G | | | | | | | 5,9 | 5,4 | | | | |
| GRAL21 | M51 | LM1 | D | 30,2 | 21,6 | 12,7 | 10,9 | | | | | | | | |
| GRAL1158 | P48 | LM3 | G | | | | | | | 6,6 | 6,3 | | | | |
| GRAL1256 | O49 | Hmdbl | G | 27,9 | 19,9 | 11,3 | 10,1 | 10,8 | 8,8 | | | 53,6 | 44,7 | 72,0 | 22,5 |
| moyenne | | | | 29,28 | 21,05 | 11,92 | 10,98 | 11,97 | 9,19 | 6,00 | 5,54 | 52,84 | 47,66 | 72,11 | 24,60 |
| écart type | | | | 1,5288 | 1,3460 | 0,6286 | 0,7700 | 1,1221 | 0,6094 | 0,5972 | 0,5412 | 2,0582 | 3,6909 | 2,8074 | 2,6134 |

Tableau 217 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des molaires et rangées dentaires inférieures de *Canis*.

| Numéro | Carré | latéralisation | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------|-------|----------------|--------|------------------|-------------|----------|------------------|----------------|-----------------------------|---------------|-----------------|-------------------|------------------|------------------|--------------|
| | | | L max | L depuis la tête | DT prox max | DAP prox | DT mini diaphyse | DAP milieu dia | Circonférence mini diaphyse | DT distal max | DT max trochlée | DAP mini trochlée | DAP trochlée med | DAP trochlée lat | DT fosse ole |
| GRAL47 | M51 | D | 202,7 | 197,6 | 38,9 | 49,5 | 16,3 | 22,5 | 57,1 | 40,0 | 27,6 | 17,3 | 33,0 | 25,0 | 13,8 |
| GRAL226 | M51 | D | 212,4 | 206,3 | 38,8 | 52,8 | 15,0 | | 53,9 | | 29,4 | | 33,9 | | 14,5 |
| GRAL148 | M51 | D | | | | | | | | | | | | | |
| GRAL549 | Surf | D | | | | | 16,4 | | 56,0 | | | | 35,4 | 29,2 | 16,3 |
| GRAL183 | M51 | D | | | | | 15,1 | | 55,1 | | | | | | |
| GRAL23 | M51 | G | | | | 48,9 | | | 23,0 | | | | | | |
| GRAL76 | M48 | G | | | | | | | | | | 18,5 | 36,5 | 28,5 | 16,1 |
| moyenne | | | 207,55 | 201,95 | 38,85 | 50,40 | 15,70 | 22,75 | 55,53 | 40,00 | 28,50 | 17,90 | 34,70 | 27,57 | 15,18 |
| écart type | | | 6,8589 | 6,1518 | 0,0707 | 2,1000 | 0,7528 | 0,3536 | 1,3574 | | 1,2728 | 0,8485 | 1,5556 | 2,2502 | 1,2203 |

Tableau 218 : Igue du Gral : Mesures des humérus de *Canis* (en mm).

| Numéro | latéralisation | | | | | | | | | | | |
|-------------------|----------------|--------|-----------------|--------------|-------------|----------------|---------------|-------------------------|---------------|----------------|------------------|-----------------------|
| | | L max | L physiologique | DAP prox max | DT prox max | DAP distal max | DT distal max | DT facette arti distale | DT milieu dia | DAP milieu dia | DT mini diaphyse | Circonf mini diaphyse |
| GRAL382 | D | | | 17,1 | 25,5 | | | | | | | |
| GRAL74 | D | 211,2 | 203,1 | | 22,8 | 17,9 | 31,4 | 22,9 | 18,7 | 12,0 | 17,5 | 47,1 |
| GRAL592 | G | | | 17,3 | | | | | | | | |
| GRAL368 | D | 206,1 | 198,3 | | | | 31,8 | | 19,4 | 11,2 | | |
| GRAL836 | D | | | | | 16,2 | 31,4 | 24,0 | | | | |
| moyenne | | 208,65 | 200,70 | 17,20 | 24,15 | 17,05 | 31,53 | 23,45 | 19,05 | 11,60 | 17,50 | 47,10 |
| écart type | | 3,6062 | 3,3941 | 0,1414 | 1,9092 | 1,2021 | 0,2309 | 0,7778 | 0,4950 | 0,5657 | | |

Tableau 219 : Igue du Gral : Mesures des radius de *Canis* (en mm).

| Numéro | latéralisation | | | | | | | | |
|-------------------|----------------|--------------|----------------------|-------------------|--------------|---------------|--------------|--------------|---------------|
| | | H max S arti | DT max S articulaire | DAP mini olécrâne | DT S médiale | DT S latérale | DAP olécrâne | DT proc anco | DAP proc anco |
| GRAL299-287 | D | 28,9 | 20,8 | 26,0 | 9,8 | 12,3 | 28,8 | 16,6 | 33,4 |
| GRAL75 | D | 28,5 | 22,3 | 27,8 | 9,2 | 13,0 | 26,8 | 16,7 | 35,3 |
| GRAL398-481-137 | G | 28,3 | 21,0 | 26,8 | 9,4 | 11,7 | 27,5 | 16,2 | 34,4 |
| GRAL73 | G | 31,8 | 23,0 | 30,5 | 11,4 | 12,4 | 28,8 | 18,0 | 38,4 |
| GRAL593 | G | 31,2 | | | | 12,3 | | | |
| moyenne | | 29,74 | 21,78 | 27,78 | 9,95 | 12,34 | 27,98 | 16,88 | 35,38 |
| écart type | | 1,6349 | 1,0532 | 1,9602 | 0,9983 | 0,4615 | 0,9946 | 0,7805 | 2,1608 |

Tableau 220 : Igue du Gral : Mesures des ulna de *Canis* (en mm).

| Numéro | Partie | latéralisation | | | | | |
|--------------|--------|----------------|----------|---------------|------------|------------|--------------|
| | | | Longueur | DT distal max | DAP distal | DAP milieu | DT au milieu |
| GRAL 958 | Mtc1 | D | 27,5 | 7,6 | 6,8 | | 3,8 |
| GRAL 95 | Mtc1 | D | 28,7 | 7,8 | 7,3 | | 4,3 |
| GRAL 382 | Mtc1 | G | 27,4 | 7,6 | 6,9 | | 3,7 |
| GRALN51-70 | Mtc1 | G | 26,5 | 7,2 | 6,0 | | |
| GRALL50-304 | Mtc1 | D | 26,8 | 7,7 | 7,4 | | |
| GRALM49-197 | Mtc2 | D | 76,3 | 12,2 | 11,3 | 8,4 | 8,0 |
| GRAL 1004 | Mtc2 | D | 71,6 | 12,9 | 11,1 | | 8,5 |
| GRAL 1077 | Mtc2 | G | 81,1 | 13,1 | 12,0 | | 9,2 |
| GRAL 22 | Mtc2 | G | 75,5 | 13,2 | 11,4 | | 8,2 |
| GRAL 240 | Mtc3 | G | | | | | 8,5 |
| GRAL 58 | Mtc3 | G | 86,6 | 11,6 | 12,8 | | 7,9 |
| GRALO49-1253 | Mtc4 | G | 92,1 | 12,2 | 13,8 | 8,2 | 8,8 |
| GRAL 36 | Mtc4 | D | 86,7 | 12,5 | 13,1 | | 8,7 |
| GRAL 937 | Mtc4 | D | 86,3 | 11,1 | 12,4 | | 8,1 |
| GRAL 241 | Mtc4 | G | | | | | 7,9 |
| GRAL 125-378 | Mtc4 | G | 85,9 | 11,6 | 13,1 | | 8,3 |
| GRALM49-329 | Mtc4 | D | 86,8 | 11,2 | 13,8 | 8,1 | 8,4 |
| GRAL596 | Mtc5 | D | 73,6 | 12,9 | 12,4 | | 9,3 |

Tableau 221 : Igue du Gral : Mesures des métacarpiens de *Canis* (en mm).

| Numéro | Carré | latéralisation | L phy max | DT prox max | DAP mini prox | DAP max de la tête | DT milieu SH | DAP milieu SH | DT mini diaphyse | DAP condyle ext | DT distal max | DAP condyle int | Circonférence mini diaphyse |
|-------------------|-------|----------------|-----------|-------------|---------------|--------------------|--------------|---------------|------------------|-----------------|---------------|-----------------|-----------------------------|
| 44 | L49 | D | | 54,9 | | 25,0 | | | | | | | |
| 166 | M51 | D | 224,4 | 47,7 | | 24,9 | | | 16,2 | 43,4 | 39,3 | 47,0 | 54,0 |
| 82 | M51 | D | | | | | | | | | 39,2 | | |
| 299 | M50 | D | | | | | | | | 45,0 | | | |
| GRALL50-373 | L50 | G | | 54,9 | 5,9 | 24,7 | | | | | | | |
| GRALN49-565 | N49 | D | | 49,6 | 5,1 | 23,0 | 15,4 | 15,1 | | | | | |
| moyenne | | | 224,40 | 51,78 | 5,50 | 24,40 | 15,40 | 15,10 | 16,20 | 44,20 | 39,25 | 47,00 | 54,00 |
| écart type | | | | 3,6909 | 0,5657 | 0,9416 | | | | 1,1314 | 0,0707 | | |

Tableau 222 : Igue du Gral : Mesures des fémurs de *Canis* (en mm).

| Numéro | latéralisation | DT prox max | DAP prox | DT mini diaphyse | DT distal max | DAP distal max | DT milieu | Circonférence mini diaphyse |
|-------------------|----------------|-------------|----------|------------------|---------------|----------------|-----------|-----------------------------|
| GRAL83 | G | 43,9 | 48,4 | | | | | |
| GRAL40 | G | 45,7 | 52,6 | | | | | |
| GRAL188 - 239 | G | | | 16,4 | 30,1 | 22,1 | | 51,9 |
| GRAL212 | D | | | 16,0 | | | | 50,7 |
| GRALN49-926 | G | | | 14,8 | 24,4 | 16,8 | 15,2 | |
| GRALM49-416 | G | | | | 30,4 | 23,0 | | |
| GRALN51-69 | D | | | | 29,9 | 22,1 | | |
| GRALL50-155 | G | | | | 30,2 | 21,5 | | |
| moyenne | | 44,80 | 50,50 | 15,73 | 29,00 | 21,10 | 15,20 | 51,30 |
| écart type | | 1,2728 | 2,9698 | 0,8327 | 2,5778 | 2,4627 | | 0,8485 |

Tableau 223 : Igue du Gral : Mesures des tibias de *Canis* (en mm).

| Numéro | Description | latéralisation | L max calca | DT milieu calca | DT max calca | DAP max calca | DAP max talus | DT de la tête talus | DT trochlée talus | DT mini col talus | H max | DAP troch med talus |
|-------------------|-------------|----------------|-------------|-----------------|--------------|---------------|---------------|---------------------|-------------------|-------------------|--------|---------------------|
| GRAL 294 | Calcaneus | D | 59,9 | 11,6 | 24,9 | 26,9 | | | | | | |
| GRAL 32 | Calcaneus | D | 58,3 | 10,5 | 25,0 | 25,1 | | | | | | |
| GRAL 483 | Calcaneus | D | | | 23,1 | | | | | | | |
| GRALL50-384 | Calcaneus | G | | 11,0 | 23,4 | 25,6 | | | | | | |
| GRALN49-936 | Calcaneus | G | 61,1 | 11,0 | 24,2 | 26,2 | | | | | | |
| GRALM49-545 | Calcaneus | G | 52,7 | 8,9 | 20,9 | 21,5 | | | | | | |
| GRALM49-454 | Calcaneus | G | 56,2 | 10,3 | 21,5 | 24,0 | | | | | | |
| GRALM49-384 | Calcaneus | D | 56,6 | | | | | | | | | |
| GRAL 93 | Talus | G | | | | | 34,3 | 19,4 | 13,2 | | | 23,1 |
| GRAL 954 | Talus | G | | | | | 35,1 | 16,2 | 19,9 | 13,9 | 19,7 | 24,2 |
| GRALL50-271 | Talus | D | | | | | 33,2 | 16,7 | 19,3 | 13,8 | 19,9 | 22,0 |
| moyenne | | | 57,47 | 10,55 | 23,29 | 24,88 | 34,20 | 16,45 | 19,53 | 13,63 | 19,80 | 23,10 |
| écart type | | | 2,9964 | 0,9268 | 1,5973 | 1,9281 | 0,9539 | 0,3536 | 0,3215 | 0,3786 | 0,1414 | 1,1000 |

Tableau 224 : Igue du Gral : Mesures des calcaneus et talus de *Canis* (en mm).

| Numéro | Partie | latéralisation | Longueur | DT distal max | DAP distal | DAP milieu | DT au milieu |
|--------------|--------|----------------|----------|---------------|------------|------------|--------------|
| GRAL 52 | Mtt3 | G | 90,4 | 12,3 | 11,3 | | 9,9 |
| GRALL50-367 | Mtt3 | D | 93,6 | 11,4 | | 8,7 | 9,8 |
| GRALO49-1228 | Mtt3 | D | 99,6 | 12,3 | 13,8 | 8,1 | 9,6 |
| GRALP48-471 | Mtt5 | G | 90,9 | 12,8 | 12,3 | 9,1 | 7,0 |

Tableau 225 : Igue du Gral : Mesures des métatarsiens de *Canis* (en mm).

Partie 6
Synthèse et perspectives

Au terme de cette analyse visant à réévaluer la phylogénie du genre *Canis* en Europe occidentale et déterminer son potentiel biochronologique, dix séries fossiles du sud de la France couvrant la quasi-totalité du Quaternaire ont été étudiées. Ce travail intégrant la variabilité morphométrique des formes actuelles, a permis de mieux caractériser la systématique et les lignées évolutives, et ainsi de mettre en évidence trois grandes phases dans l'évolution du genre en Europe occidentale. La dispersion de ces différentes espèces est corrélée à des événements majeurs (*i.e.*, bioevents) de l'histoire des faunes quaternaires et peut de ce fait être utilisée à des fins biochronologiques. Nous proposons ici une synthèse de l'ensemble de nos résultats.

I. Apport de l'étude des populations actuelles

Le bilan éco-éthologique couplé aux analyses morphologiques et biométriques des populations actuelles de loups européens a démontré un phénomène à notre sens sous-estimé : la variabilité. Cette variabilité tant sur la taille des individus que dans leur forme est liée à un ensemble de facteurs qui ont certainement également agi sur les populations fossiles (Figure 192). Elle ne doit pas être sous-estimée lors de l'analyse des séries fossiles de manière à ne pas donner de valeur spécifique à un caractère relevant de la variabilité naturelle.

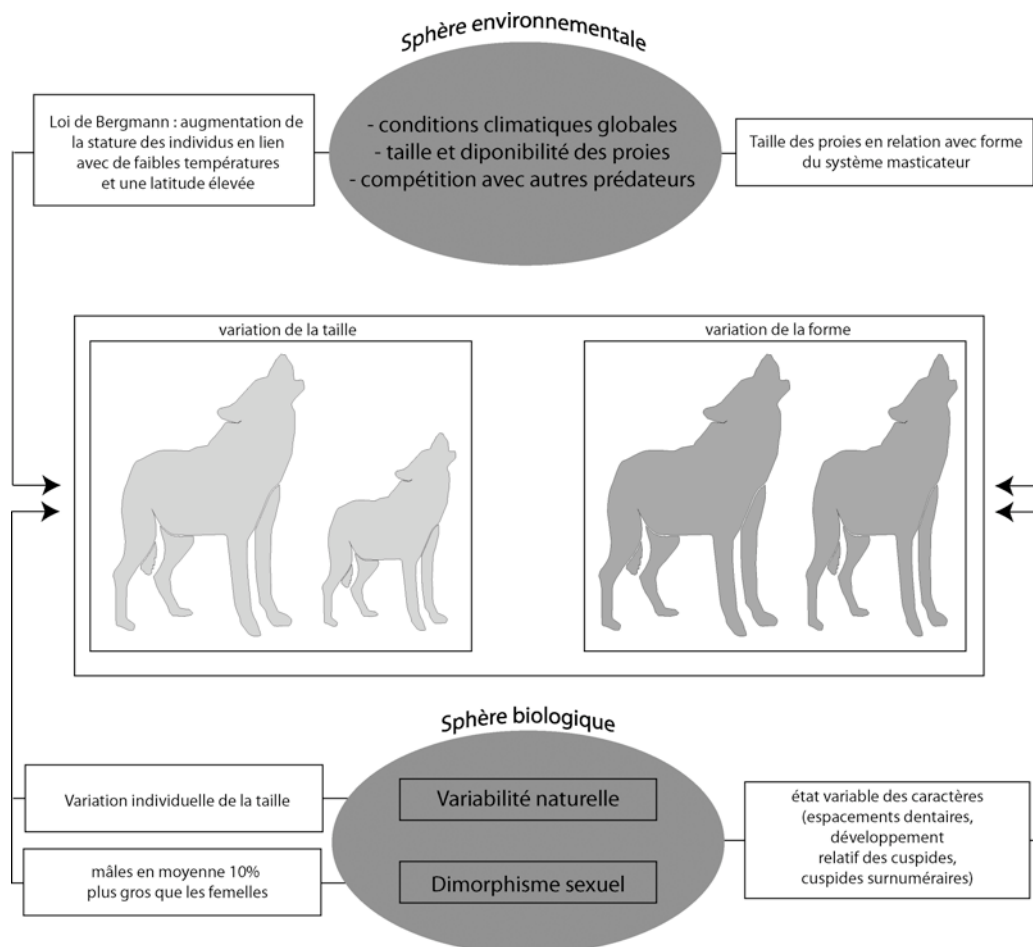


Figure 192 : Vision synthétique des facteurs jouant un rôle dans la variabilité de taille et de formes, des populations de loups actuels.

La variabilité de la taille corporelle des individus est un phénomène complexe puisqu'elle est liée à la fois à la variabilité individuelle, au dimorphisme sexuel et aux contraintes environnementales.

L'analyse des populations actuelles, notamment de loups du nord du Portugal, montre une stature moyenne globale des mâles supérieure de 10% à celle des femelles. Ces différences perceptibles sur l'ensemble des parties du squelette sont particulièrement marquées sur les canines supérieures.

Ce travail a en outre permis de montrer qu'il existe en Europe, un cline de taille pour les populations étudiées. Les plus petits individus proviennent d'Italie alors que les plus gros vivent en Russie. Cette variation de stature à l'échelle européenne illustre la validité de la loi de Bergmann aux loups actuels. Elle est corrélée avec la température moyenne, mais aussi avec la latitude et le climat. Cependant, d'autres facteurs environnementaux tels que la taille et la disponibilité des proies ou le degré de compétition inter-spécifique, ne peuvent être exclus pour expliquer une partie des variations observées.

La variabilité morphologique est elle aussi à mettre en rapport avec des variations individuelles. Ainsi, plusieurs caractères dentaires (espacement des dents, développement plus ou moins important du denticule postérieur des prémolaires, torsion de la première molaire supérieure, cuspides surnuméraires ou bilobées) observés sur certains individus des populations analysées, sont considérés comme relevant de ce type de variation.

Ces différences de formes peuvent également être mises en relation avec les facteurs environnementaux, notamment la taille des proies. En effet les analyses menées sur les crânes de différentes populations de loups européens révèlent des changements significatifs de forme notamment au niveau de la largeur du palais, relativement plus importante chez les populations du nord de l'Europe (Suède, Finlande, Pologne et Russie) que chez les loups de Bulgarie et du Portugal. L'abondance plus importante d'ongulés de grande taille dans le régime alimentaire du premier groupe est selon nous une des explications possible à ces différences.

II. Evolution des *Canis* au cours du Pléistocène

Le bilan des connaissances, proposé en épilogue de ce travail, montre la nécessité de réévaluer la phylogénie du genre *Canis*. En effet, les espèces décrites sont nombreuses mais leur statut est le plus souvent contesté (Garrido & Arribas 2008, Brugal & Boudadi-Maligne *à paraître*). L'analyse combinée des données bibliographiques et des restes de *Canis* provenant de dix gisements pléistocènes renouvelle la systématique du genre et apporte une phylogénie en partie simplifiée. Nos analyses prennent en considération les données morphologiques générales (description des caractères et analyses en morphométrie géométrique) et les données biométriques ; elles autorisent de ce fait une discussion à la fois sur la quantification des différences, mais aussi sur leurs implications fonctionnelles.

A. Les *Canis* du début Pléistocène inférieur

L'étude critique des données issues de la bibliographie, basée sur des observations morphologiques et une analyse quantifiée des différences entre les espèces décrites, permet plusieurs regroupements.

Ainsi, nous proposons de **ne retenir que deux des cinq espèces décrites dans le Pléistocène inférieur d'Europe occidentale : *Canis etruscus* et *Canis arnensis***. Les deux espèces *senezensis* et *accitanus* sont rapprochées de *Canis arnensis* sur la base des données biométriques. L'ensemble des tests statistiques réalisés, démontre qu'il est impossible de différencier ces trois groupes. En outre, les caractères dentaires autapomorphes utilisés pour la diagnose de *Canis accitanus* (Garrido & Arribas 2008), apparaissent au vue des observations menées sur les séries fossiles et actuelles, comme relevant de la variabilité individuelle.

Nous proposons également de rapprocher *Canis apolloniensis* de *Canis arnensis* du fait de l'absence de différences significatives dans la forme du système masticateur de ces deux groupes.

***Canis etruscus* se différencie de *Canis arnensis* par sa stature plus importante, des prémolaires supérieures plus robustes (rapport DVL / DMD plus important) et des tuberculeuses inférieures (LM2 et LM3) plus réduites.**

Ces différences étant établies, il nous a été possible d'analyser les *Canis* du gisement pléistocène inférieur de Ceysaguet, en vue de leur description et de leur attribution spécifique. Cette étude apporte plusieurs informations importantes tant pour la détermination des restes de *Canis* que pour leur position phylogénique.

Les analyses morphométriques conduites sur l'ensemble des éléments du squelette démontrent une similitude entre les *Canis* de Ceysaguet et *Canis arnensis*. Elle concerne la forme générale des dents (inférieures et supérieures) avec notamment le développement de la deuxième molaire inférieure par rapport à la carnassière. D'autre part, on peut noter que les différences existantes entre le *Canis* de Ceysaguet et *Canis etruscus* sont de même ordre que celles utilisées pour distinguer ces deux espèces du Pléistocène inférieur. Un accent particulier est mis sur le fait que les caractères crâniens utilisés dans la diagnose de *Canis etruscus* sont également présents sur les crânes des *Canis* de Ceysaguet. C'est le cas en particulier de la crête sagittale qui se poursuit sur la face supérieure du crâne, jusqu'au frontal. Cette observation doit être mise en parallèle de celle de Garrido & Arribas (2008) qui, se basant sur la stature du *Canis* de Fonelas P1, trop petit pour être attribué à *Canis etruscus*, mais possédant ce même caractère crânien le différenciant de *Canis arnensis*, justifient la description d'une nouvelle espèce. Il est donc selon nous indispensable de mieux définir à l'avenir, sur un matériel plus large, ces deux espèces qui constituent la base certaine de l'expansion du genre *Canis* en Europe occidentale.

Concernant leur filiation avec les espèces actuelles, la comparaison des données de morphométrie classique et géométrique, place les *Canis* du Pléistocène inférieur comme de morphologie intermédiaire entre les deux groupes, loup et chacal. Sur la seule base des données morphométriques, une filiation entre *Canis arnensis* et *Canis lupus* ou *Canis mesomelas* ne peut donc pas être rejetée.

B. Le statut de mosbachensis

L'analyse des restes de *Canis* provenant du gisement de l'Escaie constitue un second point important de notre travail. Nous avons en effet démontré que l'espèce présente dans ce gisement daté du Pléistocène moyen ancien, présente de nombreuses différences (en terme de taille et de

morphologie) par rapport à *Canis arnensis* précédemment décrit dans le gisement plus ancien de Ceysaguet. Par ailleurs, nos analyses attestent d'une plus forte filiation entre ces *Canis* et les loups actuels, et positionne alors les Canidés de l'Escale dans une dynamique évolutive concrète.

Dans le reste de l'Europe, à la même période, les restes d'un petit Canidé sont attribués dans plusieurs gisements à *Canis mosbachensis*. Tantôt attribué à une forme évoluée de *Canis etruscus*, tantôt à une forme ancestrale de *Canis lupus*, son statut en tant qu'espèce est largement discuté (Bonifay 1971, Torre 1974, Rook 1993, Rook & Torre 1996a, Garrido & Arribas 2008, Brugal & Boudadi-Maligne *à paraître*). Les restes de *Canis* du gisement de l'Escale ont été comparés aux données disponibles dans la bibliographie concernant *Canis mosbachensis*, en particulier ceux provenant du gisement d'Untermaßfeld en Allemagne (Sotnikova 2001). Nos analyses morphométriques conduites sur l'ensemble des parties anatomiques révèlent de très faibles différences entre les Canidés des deux gisements. Les *Canis* de la grotte de l'Escale sont donc attribués à *Canis mosbachensis* et constituent alors un référentiel important pour discuter du statut taxinomique de cette espèce.

Canis mosbachensis de la grotte de l'Escale apparaît très différent des *Canis arnensis* de Ceysaguet. Les données sur la distribution chronologique des deux espèces (Figure 199) montrent en outre une longue période de temps (deuxième moitié du Pléistocène inférieur, sur près de 600 ka) de co-occurrence de ces deux espèces en Europe. *Canis mosbachensis* est décrit dans le gisement de Dmanisi, Géorgie (Garcia & Arsuaga 1999) site daté de la fin de l'événement Olduvai, soit environ 1,7 Ma et dans le gisement plus récent d'Ubeidiya (\approx 1,4 Ma), Israël (Martinez-Navarro *et al.* 2009). En parallèle, *Canis arnensis* décrits dans le gisement de Poggiorosso, Italie (Manza *et al.* 2004) sub-contemporain de Dmanisi, est également présent à Ceysaguet et à Apollonia 1, Grèce (Koufos 1992, Koufos & Kostopoulos 1997) attestant de son maintien sur le continent européen pendant encore près de 500 ka. Dès lors, si le *Canis* présent dans l'extrême sud-est de l'Europe est bien attribué à *Canis mosbachensis*, la filiation entre *arnensis* et *mosbachensis* devient difficilement concevable. Les données chronologiques et biologiques constituent également un argument réfutant une possible filiation entre *etruscus* et *mosbachensis*. En effet, outre la présence des deux espèces à la même période, la taille significativement plus importante de *Canis etruscus* par rapport à *Canis mosbachensis* indiquerait dans le cas d'une filiation entre les deux espèces, une diminution de la taille, ce qui est inverse à la tendance observée (Rook & Torre 1996b).

La co-occurrence de ces trois espèces, peut d'un point de vu écologique être mise en parallèle de la présence de trois espèces de Canidés dans le Parc du Yellowstone (Gese *et al.* 1996, Gese 2001, Mech & Boitani 2003, Berger & Gese 2007). Ecologiquement, la présence simultanée de loups (*Canis lupus*), de coyotes (*Canis latrans*) et de renards (*Vulpes vulpes*) s'explique par une compétition alimentaire maîtrisée. Les particularités biologiques (stature et morphologie du système masticateur) des trois espèces du Pléistocène inférieur peuvent être interprétées en terme de régime alimentaire et indiquerait une co-existence au demeurant possible (Figure 192).

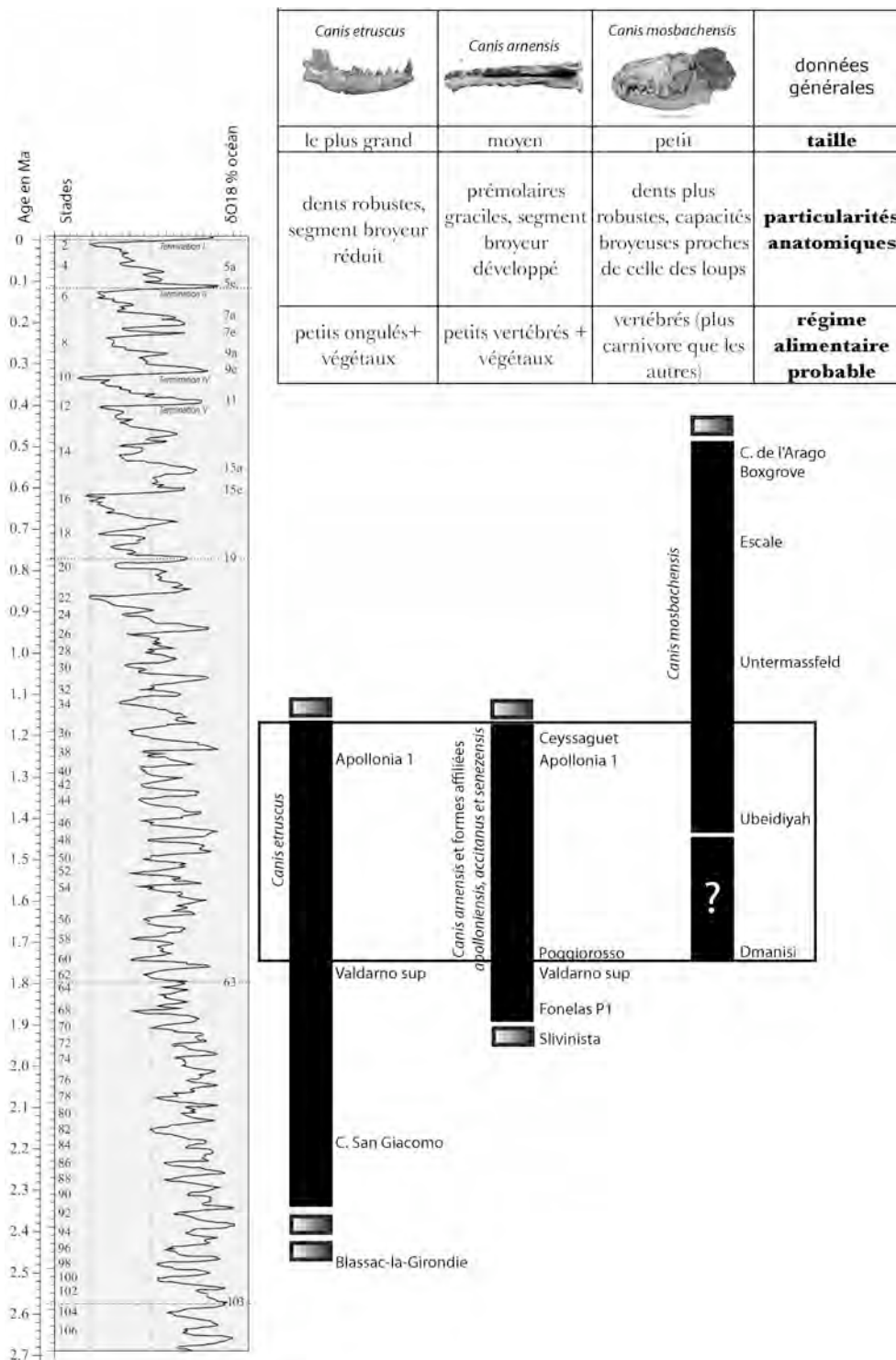


Figure 193 : Les *Canis* du Pléistocène inférieur et du début du Pléistocène moyen, données biologiques concernant la coexistence de trois espèces. Ne sont figurés que les gisements cités dans le texte ou ceux attestant de l'extension chronologique des espèces.

Par ailleurs, le caractère « plus *lupus* » mis en évidence sur la population de l'Escale par rapport à celle d'Untermaßfeld, couplé aux données chronologiques, renforce l'idée d'une filiation probable entre *Canis mosbachensis* et *Canis lupus*. Outre l'analyse des données biométriques qui rapprochent de façon incontestable les deux formes, le caractère plus « évolué » des Canidés de la grotte de l'Escale est selon nous à mettre en parallèle avec une date plus récente des dépôts de cette grotte par rapport à ceux d'Untermaßfeld. Notons enfin, que les *mosbachensis* plus récents décrits dans la bibliographie, notamment ceux de la Caune de l'Arago en France (Crécut 1979), de Boxgrove en

Angleterre (Turner 1995, Garcia & Arsuaga 1999) ou de Château en France (Argant 1989), sont attribués à une forme semblable mais de plus grande taille que celle de l'Escale et sont par conséquent souvent dénommés *Canis lupus mosbachensis*.

Globalement, nous pouvons donc affirmer à la lecture de l'ensemble de ces données, qu'il existe en Europe occidentale, au cours du Galérien, un petit *Canis* nettement différent des formes du Pléistocène inférieur (*Canis etruscus* et *Canis arnensis*) et présentant de fortes affinités avec les loups actuels. Ce *Canis* possède cependant des caractères morphométriques qui lui sont propres et qui renforcent son caractère spécifique.

***Canis mosbachensis* se caractérise, outre sa petite stature, par un crâne court aux pariétaux très arrondis, une mandibule courte et des membres globalement plus petits et graciles que ceux des loups actuels. La carnassière inférieure dont le paraconide dépasse nettement la quatrième prémolaire inférieure, présente un trigonide dont la morphologie se rapproche de celle des loups. L'angle formé par les trois cuspidés est plus obtus que chez *Canis etruscus* et *Canis arnensis* du Pléistocène inférieur.**

C. Deuxième moitié du Pléistocène moyen et Pléistocène supérieur : la lignée des loups

Les restes de *Canis* provenant de huit autres gisements paléontologiques de la deuxième moitié du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur ont également été étudiés de manière à percevoir les changements morphométriques au cours de cette période. Les analyses menées sur l'ensemble de ces gisements nous ont permis d'établir que les premiers loups, apparaissent en Europe occidentale à la fin du Pléistocène moyen ancien, soit vers 350 ka. Ils sont représentés par les séries du gisement de Lunel-Viel 1 (Bonifay 1971) auxquelles nous ajoutons les *Canis* des gisements de l'Igue des Rameaux, La Fage 1 et Coudoulous 1. Il s'agit de populations ancestrales de petite corpulence à valeur sous-spécifique (*Canis lupus lunellensis*). Par la suite, une tendance à l'accroissement continu de la taille est observée durant le Pléistocène supérieur comme le montre des loups de l'aven de l'Arquet qui désignent une population de référence illustrant une deuxième phase dans l'évolution de la lignée *lupus*. Les grands spécimens des gisements de Jaurens, de Maldidier et de l'Igue du Gral, sont également réunis pour définir une nouvelle sous-espèce : *Canis lupus maximus* nov. ssp., de corpulence maximale dans l'histoire de l'évolution de la lignée.

Outre la mise en évidence d'une installation importante et durable de l'espèce depuis la fin du Pléistocène moyen jusqu'au Pléistocène supérieur en Europe occidentale, notre analyse met en évidence une augmentation constante de la stature des individus. Si cette tendance avait déjà été mise en évidence à partir des données sur le diamètre antéro-postérieur des carnassières inférieures (Bonifay 1968, Suire 1969, Bonifay 1971, Brugal 1981, Patou 1984, Argant 1989, Cardoso 1993, Valensi 1994), notre travail démontre que l'utilisation de la surface de cette dent (DMD x DVL) était plus fiable pour discuter de la stature des individus. Nous avons par ailleurs démontré que d'autres données biométriques crâniennes, dentaires et post-crâniennes peuvent être utilisées pour suivre cet accroissement.

In fine, nous présentons une synthèse des résultats obtenus pour la lignée menant aux loups actuels, illustrés de plusieurs diagrammes :

Le *Canis* de Lunel-Viel 1, *Canis lupus lunellensis* se caractérise par sa petite stature (en moyenne 30% plus réduite que celle des loups actuels européens) et par un faible développement en longueur de sa première molaire supérieure. Cette différence ne semble toutefois ne pas avoir de conséquences sur ses capacités alimentaires, puisque les segments sécants et broyeurs apparaissent comparables à ceux des loups actuels.

L'analyse des Canidés provenant des gisements de l'Igue des Rameaux, l'aven 1 de La Fage et de Coudoulous 1 démontre que ces trois populations, peuvent également être attribuées à *Canis lupus lunellensis*. Leur petite stature est également remarquable et comme les individus de Lunel-Viel 1, les loups de l'Igue des Rameaux possèdent une première molaire supérieure plus réduite que celle des loups modernes. Les données bibliographiques nous permettent par ailleurs de confirmer l'attribution des loups de Balaruc VII (Brugal 1981) à cette sous-espèce.

A l'aven de l'Arquet, les données biométriques recueillies sur 24 individus mettent en évidence un nouveau stade dans l'évolution de la lignée lupine. Leur corpulence, significativement plus importante que celle des loups de la sous-espèce *lunellensis* et comparable à celle des populations actuelles du Portugal, ouvre la discussion sur le statut de deux autres sous-espèces mentionnées dans la bibliographie et souvent mises en synonymie : *Canis lupus mediterraneus*, décrite sur la base du matériel de la grotte du Lazaret (Patou 1984, Valensi 1994) et *Canis lupus santenaisiensis*, définie à partir des loups du gisement éponyme de Santenay (Argant 1989). Les analyses menées sur les séries fossiles de Coudoulous I et de l'aven de l'Arquet soulèvent quelques interrogations quant à la synonymie des deux formes. Sur la base des dents supérieures, les loups du Lazaret apparaissent peu distincts de ceux de Coudoulous I attribués à *Canis lupus lunellensis* (cf. Partie 5 - Chapitre Coudoulous I). Sur les dents inférieures, notamment la carnassière, les données sont différentes et montrent effectivement que les individus du Lazaret sont de corpulence plus importante que ceux attribués à la sous-espèce *lunellensis*. Se pose par conséquent la question de l'homogénéité de cette population et de son attribution sous-spécifique. Les données sur Santenay sont à notre sens plus fiables pour définir une nouvelle phase dans l'évolution de la lignée ; phase à laquelle peuvent être attribués, les loups de l'aven de l'Arquet. Sur la base des données bibliographiques, il semble également possible de rapporter à cette sous-espèce, les loups de Romain-la-Roche (Argant 2009) ainsi que ceux de Villereversure (Martin 1968). Ces deux populations sont datées de la fin du stade isotopique 6 – début du stade 5, pour la première (Argant 2009) et à l'interglaciaire « Riss-Würm » (Eémien - OIS 5e), pour la seconde. Il semble donc bien qu'il existe en France, à la fin du Pléistocène moyen et au début du Pléistocène supérieur, des loups de stature plus importante que ceux décrits pour les périodes antérieures.

Dans les gisements datés de la fin de l'OIS 3 (Jaurens et Maldidier) l'analyse menée sur les restes de loups met en évidence une stature particulièrement importante des individus. Ils désignent les plus grands spécimens connus de loup, et sont significativement plus gros que ceux provenant des gisements plus anciens, mais également plus gros que les populations actuelles d'Europe occidentale. Ils démontrent selon nous l'existence d'une nouvelle sous-espèce *Canis lupus maximus* nov.ssp. Elle présente un format général comparable à celui des loups actuels du nord de

l'Europe (*i.e.*, palais large similaire à celui des loups de Pologne, Finlande, Suède et Russie). Les individus de la grotte d'Unikoté (Pyrénées-Atlantiques, fouilles P. Michel) pourraient également être rapprochés, sur la base de leur stature, à cette nouvelle sous-espèce.

A l'Igue du Gral, la population de loups datée d'une période plus récente (OIS 2), se caractérise également par une très forte stature et est donc également rapprochée de la sous-espèce *maximus*. La stature légèrement plus réduite des individus par rapport à ceux de Jaurens et Maldidier pourrait indiquer le début de la diminution de stature des loups jusqu'à leur taille actuelle. Les individus retrouvés dans les gisements de la fin du Pléistocène supérieur (Abri du Morin, Saint-Germain-la-Rivière, Cap-Blanc, La Madeleine, abri Villepin, La Roche de Birol, La Bergerie, Duruthy), semblent d'ailleurs déjà de stature plus réduite (Suire 1969), comparable à celle des loups actuels.

L'analyse bi-variée des données biométriques fortement corrélées à la stature des individus figure cette évolution. Ainsi, sur la carnassière inférieure l'augmentation constante de la taille corporelle des individus est nettement perceptible au travers des mesures de longueur et largeur (DMD et DVL) de cette dent (Figure 194). Il est par ailleurs tout à fait remarquable de voir la relative graduelle continuité dans la courbe obtenue. Il est dès lors possible, sur la base de ces mesures, de différencier les trois sous-espèces mises en évidence par notre analyse.

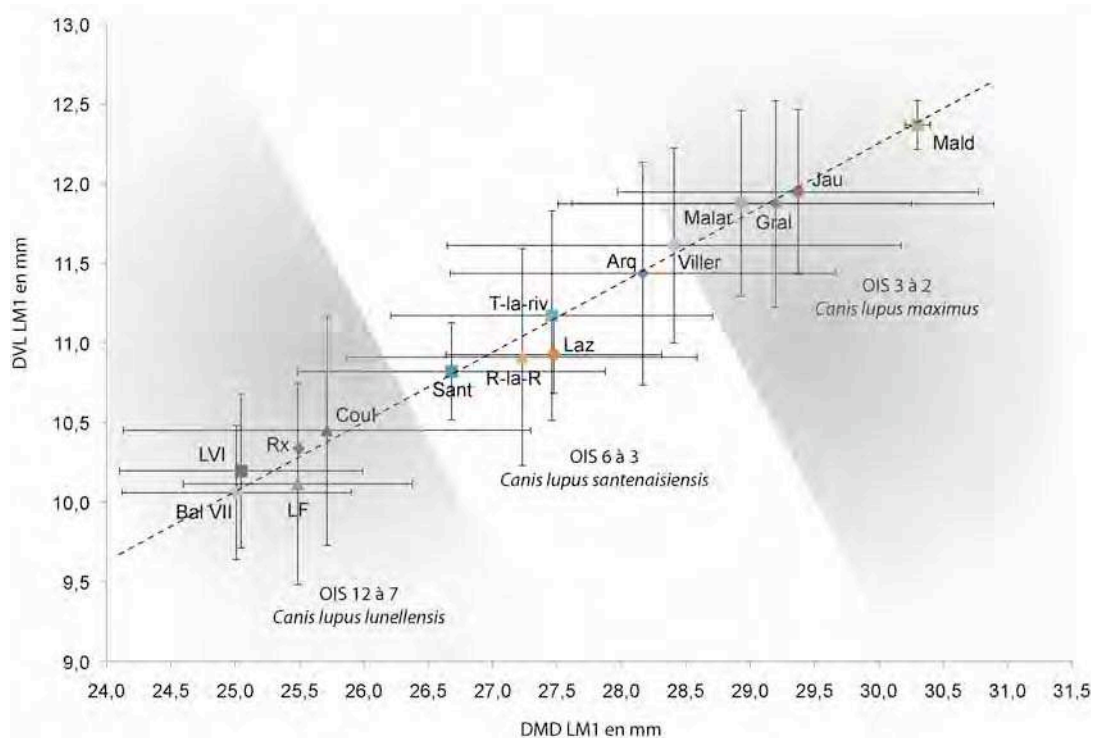


Figure 194 : Diagramme de dispersion figurant les diamètres méso-distal et vestibulo-lingual moyens $\pm 1\sigma$, des populations de loups (*Canis lupus*) du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur. Bal VII : Balaruc VII, n=9 (Brugal 1981), LVI : Lunel-Viel 1*, n= 24; LF : aven 1 de La Fage*, n=7 ; Rx : Igue des Rameaux*, n= 82; CouI : Coudoulous I*, n=8 ; Sant : Santenay*, n=10 ; R-la-R : Romain-la-Roche, n=51 (Argant 2009) ; Laz : Lazaret, n= 8 (Valensi 1994) ; T-la-riv : Tourville-la-Rivière, n=10 (Descombes 1980) ; Arq : Arquet*, n=28 ; Viller : Villereversure*, n= 10; Malar : Marlarnaud, n=14 (Dufour 1989) ; Gral : Igue du Gral*, n=7 ; Jau : Jaurens*, n=15 ; Mald : Maldidier, n=3. Pour les gisements suivis d'une *, les mesures ont été effectuées par nos soins.

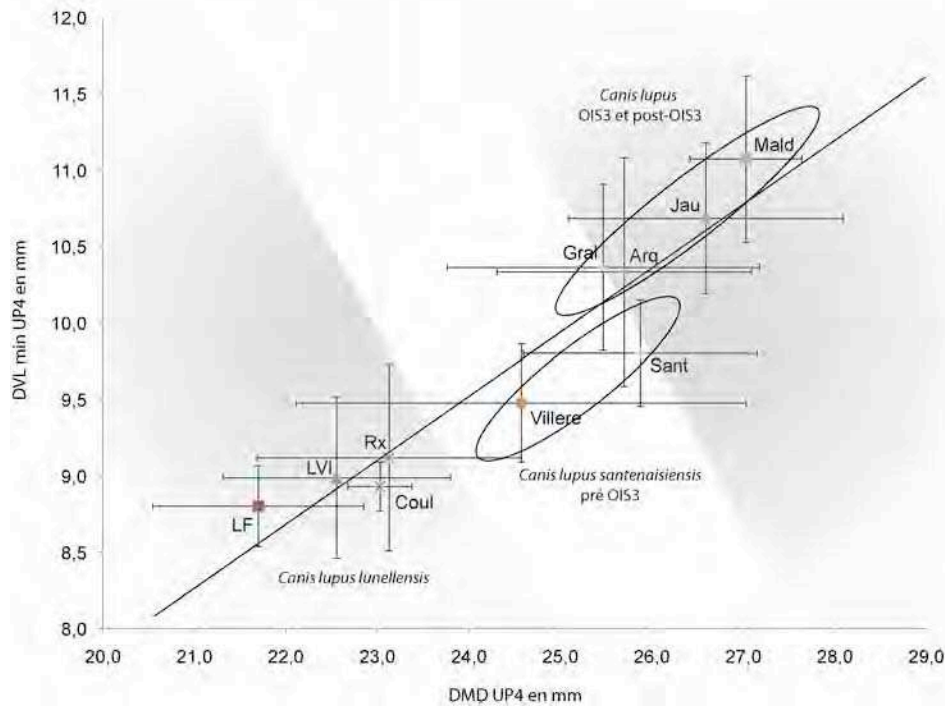


Figure 195 : Diagramme de dispersion figurant les diamètres mésio-distal et vestibulo-lingual minimal moyens $\pm 1\sigma$, des populations de loups (*Canis lupus*) du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur. LF : aven 1 de La Fage, n=3 ; LVI : Lunel-Viel 1, n= 22; Coul : Coudoulous I, n= 7; Rx : Igue des Rameaux, n= 58; Villere : Villereversure, n= 4; Sant : Santenay, n= 4; Arq : Arquet, n= 27; Gral : Igue du Gral, n=10 ; Jau : Jaurens, n=8 ; Mald : Maldidier, n=3.

Sur la carnassière supérieure, la même tendance est observée. La distinction entre les sous-espèces et notamment entre *santenaisiensis* et *maximus* est ici moins nettement marquée mais permet toutefois de séparer les loups datés des stades isotopiques 5-6 (Santenay et Villereversure) des loups postérieurs à cette période (de l'OIS 2-3) (Figure 195). C'est ici, sur la composante verticale, en l'occurrence le diamètre vestibulo-lingual minimal de la carnassière, que les deux dernières sous-espèces peuvent être séparées. Notons toutefois que la position des loups de l'aven de l'Arquet, apparaît à partir de ces données, plus proche du groupe *maximus* que du groupe *santenaisiensis*.

Les données biométriques de la première molaire supérieure mettent également en évidence cette augmentation progressive de la stature des individus (Figure 196). Cet accroissement se manifeste par une augmentation générale des proportions de la UM1. La première composante, liée principalement au diamètre vestibulo-lingual de la dent, permet de séparer nettement les sous-espèces *lunellensis* et *maximus*.

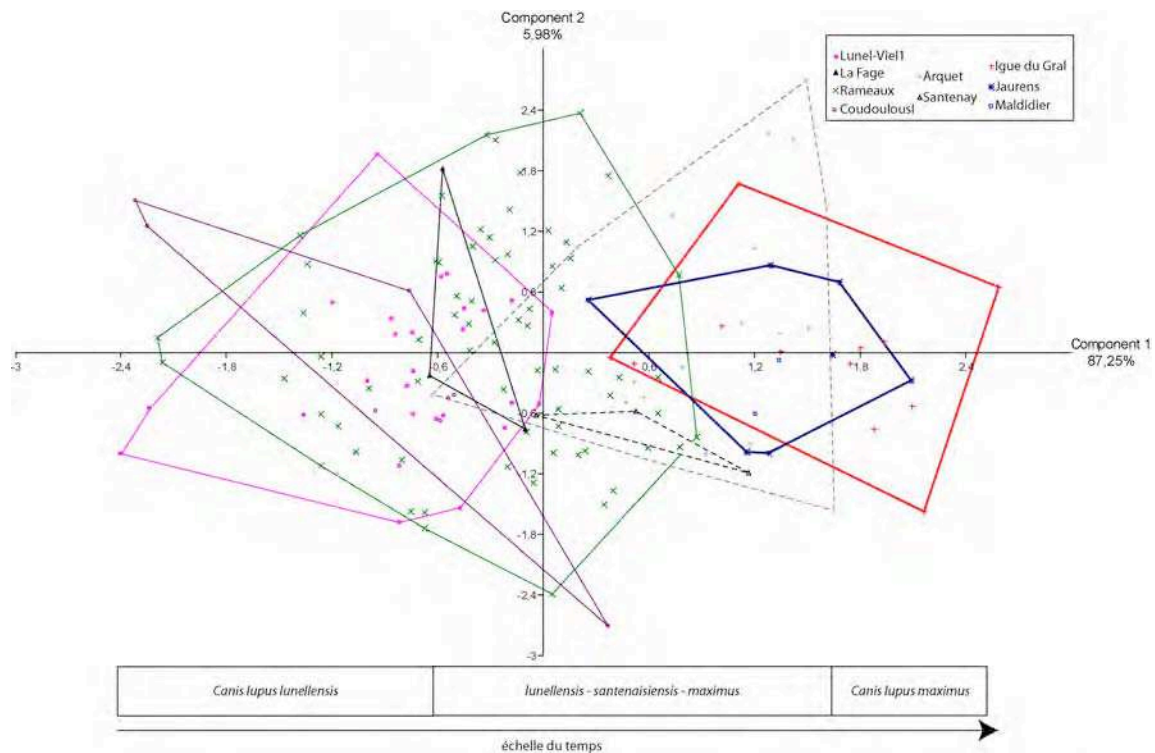


Figure 196 : Analyse en composante principale réalisée à partir de cinq mesures de la première molaire supérieure (DMD, DVL mésial, DMD du paracône, DVL du paracône et DVL du métacone) de l'ensemble des *Canis* pléistocènes attribués à *Canis lupus*. Les deux axes expriment 93,23 % de la variance

Les données concernant les rangées dentaires sécantes et broyeuses inférieures, font également état de cette augmentation de la stature dans la lignée des *lupus* (Figure 197). Cette nouvelle courbe figurant l'évolution des sous-espèces, illustre le caractère strictement isométrique mis en évidence dans l'évolution de la lignée. Ainsi, l'augmentation de la stature des individus n'est pas accompagnée de changements significatifs de forme.

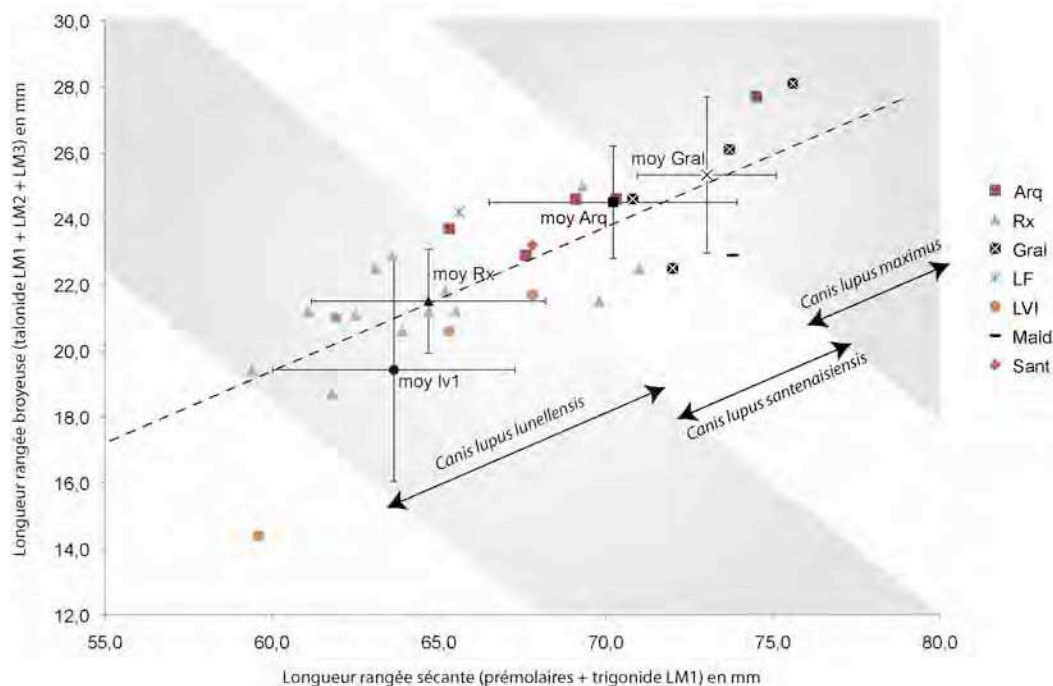


Figure 197 : Diagramme de dispersion figurant les longueurs des rangées sécantes et broyeuses inférieures moyennes $\pm 1\sigma$, des populations de loups (*Canis lupus sensu largo*) du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur. LF : aven 1 de La Fage, n=1 LVI : Lunel-Viel 1, n= 4; Rx : Igue des Rameaux, n= 13; Sant : Santenay, n= 1; Arq : Arquet, n= 5; Gral : Igue du Gral, n=4 ; Mald : Maldidier, n=1.

L'utilisation des données post-crâniennes est également un fait important de nos analyses. Les données fortement corrélées à la stature des individus, comme c'est notamment le cas de la longueur maximale du calcaneus, peuvent également être utilisées à des fins biochronologiques (Figure 198).

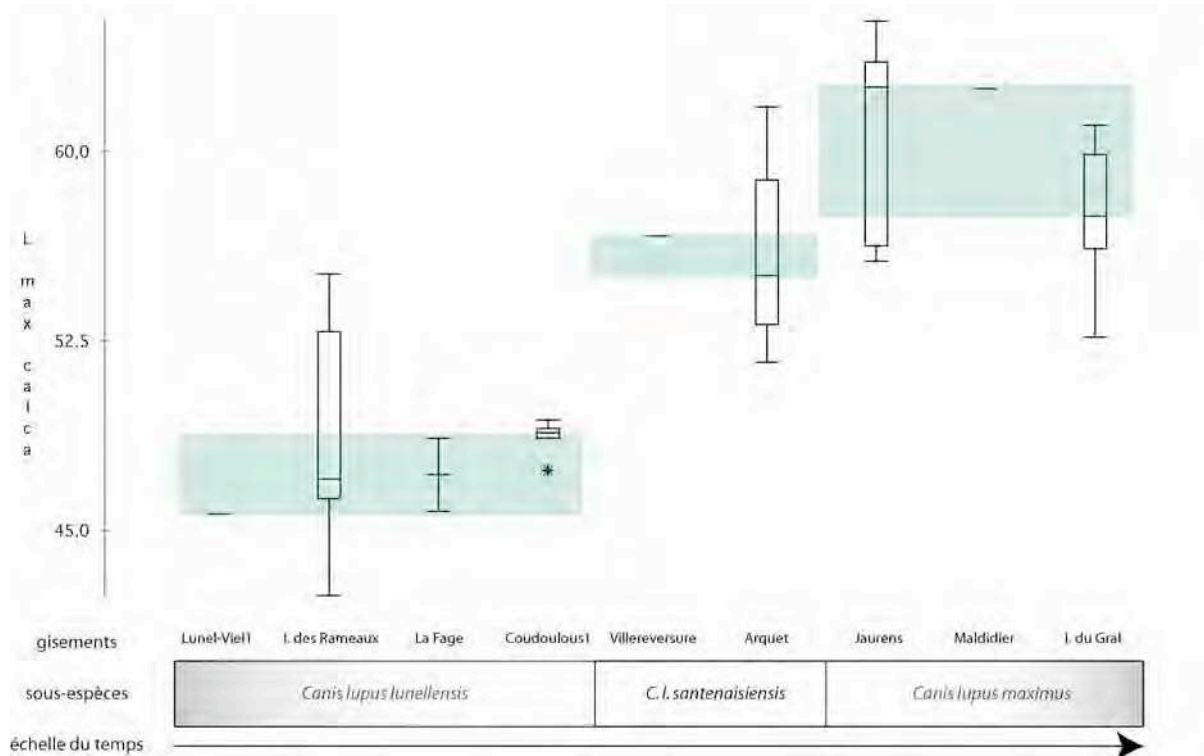


Figure 198 : Boxplot figurant l'évolution de la longueur maximale des calcaneus de *Canis lupus* au cours du Pléistocène moyen et Pléistocène supérieur. Les intervalles de variations sont figurés par les traits horizontaux extrêmes, les boîtes figurent les deux quartiles autour de la médiane (elle-même figurée par un trait horizontal). Les étoiles représentent les valeurs extrêmes.

D. Phylogénie pléistocène

La synthèse de l'ensemble de ces données permet de replacer ces évolutions dans un cadre chronologique, figurant la répartition des quatre grandes espèces reconnues (Figure 199).

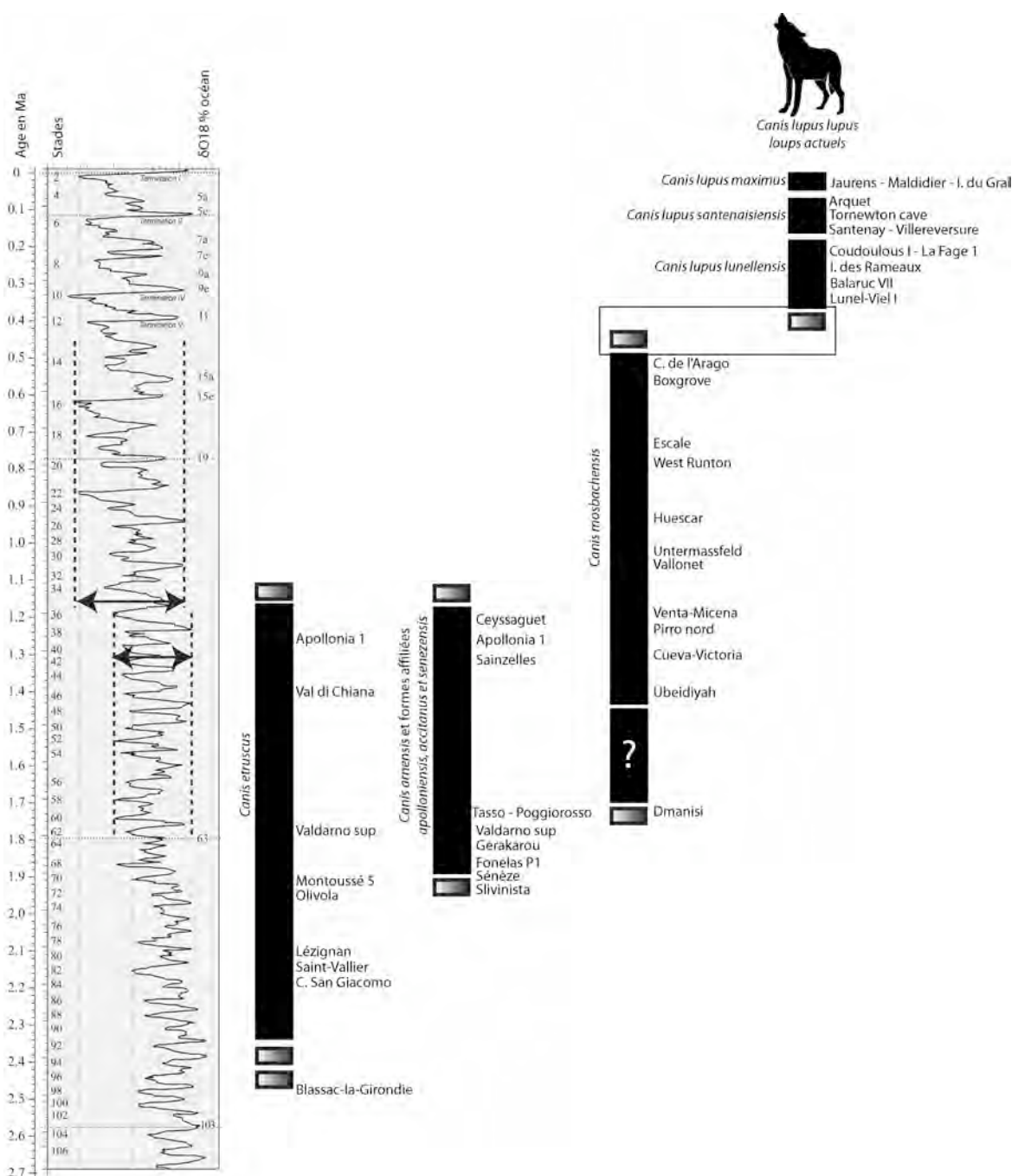


Figure 199: Répartition chronologique des espèces appartenant au genre *Canis* au Pléistocène. Sont également figurés les principaux sites européens dans lesquels ces espèces sont reconnues. Le cadre figure le lien phylétique probable entre *Canis mosbachensis* et *Canis lupus*. Chronologie établie d'après Martin 1968, Brugal 1981, Turner 1992, Rook 1993, Spassov 1998, Garcia & Arsuaga 1999, Guérin 1999, Jaubert *et al.* 2005, Argant 2009, Martinez-Navarro *et al.* 2009., Kahlke *et al.* 2010, Castel inédit.

III. Données paléoenvironnementales

Une discussion d'ordre paléoenvironnementale est initiée à la lumière de ces données. Il apparaît en effet indispensable de se questionner sur le rôle des facteurs extrinsèques ayant joué un rôle dans ces successions et dans l'accroissement de la stature de *Canis lupus*.

L'apparition et l'expansion du genre *Canis* en Europe occidentale semble corrélée (*cf.* Partie 1) à une phase de remplacement dans la guildes des carnivores (*turnover*) et un développement des

ruminants de grande taille tels qu'*Eucladoceros* et *Leptobos* (Brugal & Croitor 2007, Croitor & Brugal 2007), venant contrebalancer la disparition de plusieurs autres espèces d'Herbivores de petite taille. En outre, les données écologiques semblent indiquer que le développement des espaces ouverts ait conféré un avantage au développement des carnivores (Kahlke *et al.* 2010).

Durant la fin du Villafranchien (entre 1,8 Ma et 1,2 Ma), le genre *Canis* est à son apogée, puisque trois espèces (*etruscus*, *arnensis* et *mosbachensis*) sont présents dans l'environnement. Les espèces de grands mammifères témoignent d'un important renouvellement faunique, en particulier au sein de la famille des *Cervidae* (Kahlke *et al.* 2010). Le genre *Canis* semble avoir su tirer avantage de ces renouvellements. La disparition de *Canis etruscus* et *Canis arnensis* à l'Epi-villafranchien (entre 1,2 et 1 Ma) pourrait alors être mis en relation avec l'apparition de plusieurs espèces de Félidés de petite et moyenne taille (Brugal & Fosse 2004, Moullé *et al.* 2006), compétiteurs potentiels des Canidés et avec la disparition progressive des espèces villafranchiennes (Azzaroli 1983, Azzaroli *et al.* 1988). Notons par ailleurs que leurs disparitions apparaît sub-synchrone du début d'une phase climatique caractérisée par des oscillations d'amplitudes plus importantes et plus froide (Figure 199). *Canis mosbachensis* devient très répandu dans toute l'Europe et reste présent tout au long du Galérien (première moitié du Pléistocène moyen). La fin de cette période correspond à l'apparition de la lignée des loups actuels.

Au sein de la lignée des vrais *lupus*, trois sous-espèces chronologiques sont retenues à l'issue de ce travail: la première, *Canis lupus lunellensis* correspond à l'apparition des premiers loups de petite stature. Cette apparition, documentée dans le gisement de Lunel-Viel 1, correspond à une période de renouvellement dans le Pléistocène moyen (*i.e.* passage des faunes du Galérien à celles de l'Aurélien \approx 400 ka : Azzaroli 1983, Azzaroli *et al.* 1988). La succession de ces sous-espèces semble par ailleurs correspondre à des épisodes de refroidissement particulièrement important (*i.e.* les trois glaciaires les plus importants de la fin du Quaternaire). Ainsi, l'émergence de *Canis lupus lunellensis* peut être reliée à l'Elstérien (stade isotopique 12); le développement de loups de plus forte stature (*Canis lupus santenaisiensis*) serait corrélé avec l'avant-dernier glaciaire du Saalien (Warthe – OIS 6) alors que l'apparition des très gros loups du Pléistocène supérieur (*Canis lupus maximus* nov.ssp.) semble correspondre à des phases particulièrement froides du Weichselien (OIS 3 - événements de Heinrich 4 et/ou 3 ?).

Un intérêt particulier est porté à cette dernière transition. En effet, les datations absolues nous permettent de percevoir plus finement les changements pour cette période du Pléistocène supérieur. On peut alors remarquer que l'augmentation importante mise en évidence dans la stature des individus des gisements de la fin du Pléistocène supérieur, semble intervenir de façon très rapide (Figure 200). En effet, alors que les loups provenant de l'aven de l'Arquet, datés entre 47068 et 41456 cal BP, sont de stature comparable à celle des loups actuels du Portugal, ceux de la grotte de Jaurens et Maldidier, datés aux environs de 30 ka BP apparaissent comme des individus nettement plus gros. A l'échelle européenne, cette augmentation pourrait être mise en parallèle des conclusions de Kurtén (1968) et des observations de Turner (1981) concernant les loups de Tornewton Cave. Cette phase à grands loups semble cependant très limitée dans son extension chronologique puisqu'à la fin du Pléistocène supérieur, la tendance évolutive s'inverse et les loups sont de stature plus réduite. Cette nouvelle phase dans l'évolution de la lignée constitue un

événement qui ne semble par ailleurs pas documenté pour les périodes plus anciennes. D'un point de vue environnemental, l'augmentation de la stature des individus, corrélée vraisemblablement à une période très froide du stade isotopique 3, suivie par une diminution progressive de la taille, pourrait constituer une application de la loi de Bergmann aux populations fossiles.

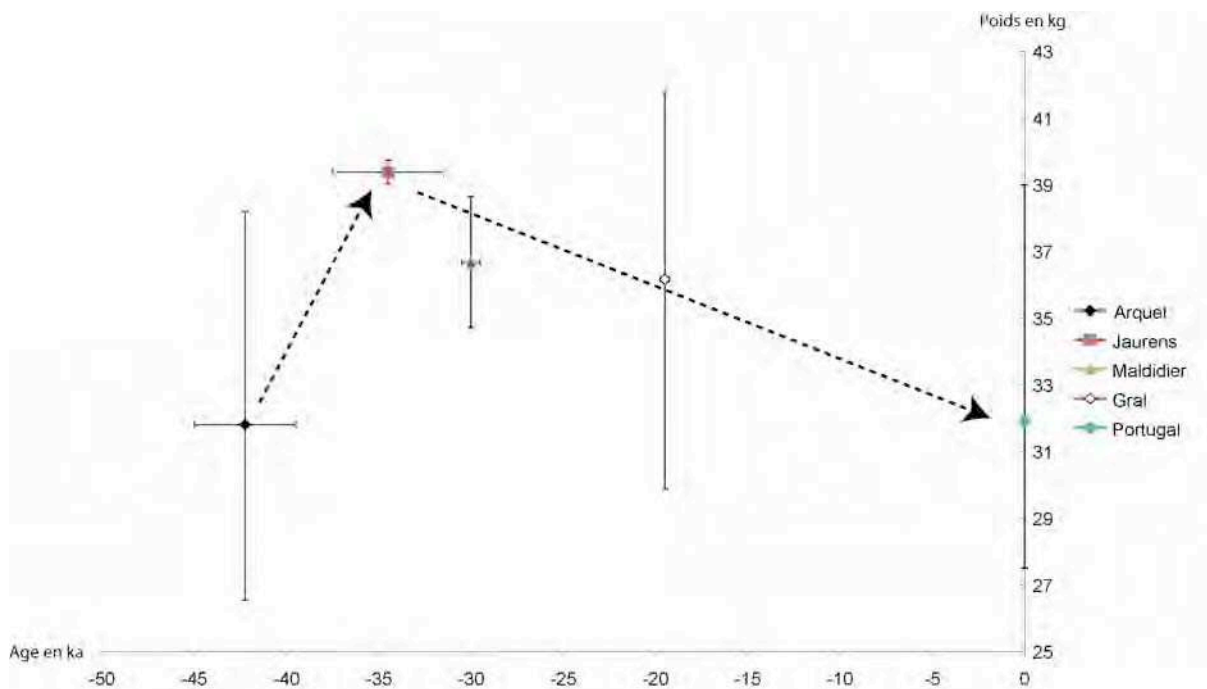


Figure 200 : Evolution de la masse corporelle estimée des loups actuels (population du Portugal) et de la fin du Pléistocène supérieur. Les intervalles autour de la moyenne figurent en ordonnées les masses min et max estimées et en abscisses, les intervalles de confiance à 95% des datations absolues.

IV. Quelques perspectives

A l'issue de ce travail, les résultats obtenus tant sur la phylogénie du genre que sur son apport biochronologique mettent en évidence la nécessaire poursuite de cette démarche afin de confirmer et affiner nos données.

A. L'Imbroglia des premières espèces

La simplification phylétique proposée concernant les formes *arnensis*, *etruscus*, *apolloniensis*, *senezensis* et *accitanus*, impose la réévaluation des séries européennes dans lesquelles elles ont été décrites. Ce travail validera dans un premier temps nos conclusions et autorisera la redéfinition des diagnoses d'*arnensis* et d'*etruscus* tout en tenant compte des variations géographiques et chronologiques qui ont affecté leur évolution.

Notre travail met en évidence leurs particularités morphométriques de *Canis mosbachensis*, validant ainsi le statut spécifique de cette espèce. De fait, la réévaluation des séries fossiles du Pléistocène inférieur et moyen de Dmanisi (Georgie), Cueva Victoria, Venta-Micena (Espagne), la Caune de l'Arago (France) et Boxgrove (Angleterre) permettra de statuer sur l'extension chronologique et géographique de cette espèce.

La poursuite des recherches sur ces deux « grands groupes » permettra, outre l'aspect phylétique, d'affiner notre connaissance sur leur évolution morphométrique. L'augmentation de la stature constitue d'après nos résultats le trait d'évolution du genre *Canis* ; notre approche constitue ainsi, un outil de datation relative pour les gisements contemporains de l'arrivée des premières populations humaines dans la partie occidentale du continent européen.

B. Loup y es-tu ?

Un travail doit également se poursuivre sur la lignée *lupus*. La stature des individus depuis *Canis lupus lunellensis* montre une évolution en deux temps. Une augmentation linéaire est tout d'abord perçue depuis les individus de Lunel-Viel 1 jusqu'à ceux de l'Arquet pour atteindre une taille maximale à Jaurens. Dans un second temps, la stature diminue progressivement pour atteindre celle des loups actuels. Afin de tester la linéarité de ces deux tendances et d'affiner notre résolution chronologique, l'analyse de séries complémentaires, telles que Balaruc VII, Le Lazaret, Coudoulous II, Tourville-la-Rivière, Le Santenay, Romain-la-Roche ou La Vache (France) apparaît nécessaire. D'autre part, l'étude des populations de loups actuels européens montre l'existence d'un cline de taille, dépendant de facteurs environnementaux. Il est par conséquent important d'ajouter au travail précédemment mentionné une variable spatiale. De fait les gisements tels que Scladina (Belgique) ou Tornewton Cave (Angleterre) seraient de bons candidats.

Ce travail complémentaire permettra d'autre part de mieux comprendre l'extension chronologique de la phase à loups de forte stature et d'en expliquer les moteurs. La mise en parallèle de données paléoenvironnementales et écologiques (climat, biomasse des ongulés, compétition inter-spécifique) permettra de discuter de l'impact des facteurs extrinsèques agissant sur l'évolution des loups.

Enfin, le corpus de données recueilli au cours de ce travail constitue une base solide pour la discussion d'un événement important de l'histoire de cette lignée : la domestication. Les séries analysées pour la période des stades 3 à 2 constituent une référence pour l'identification des restes des premiers chiens dans le registre archéologique. Couplé aux récents travaux entrepris sur le Tardiglaciaire (Costamagno *et al.* 2008, Langlais 2010, Ducasse 2010) la réévaluation des restes de loup de cette période offrira à la communauté une vision plus précise des dernières sociétés de chasseurs-cueilleurs, replaçant le loup en tant que meilleur ami de l'Homme.

« Qu'aurait à dire, allongé sur le divan, Monsieur Loup ? : « Pourquoi suis-je le symbole du sauvage ? Du mal ? De l'immonde ? Pourquoi, simple carnivore parmi tant d'autres, suis-je à ce point haï de l'homme ? Est-ce parce que je lui ressemble tant ? Est-ce parce que, comme lui, je vis en meute, en famille, en couple ? Est-ce parce que je suis, comme lui, excellent chasseur ? Est-ce parce que je lui tends le miroir de sa propre animalité ? »

(Bettelheim 1976 in Rousseau 2006)

Bibliographie



- ADAMS, D. C., F. J. ROHLF, D. E. SLICE. 2004. Geometric Morphometrics: Ten Years of Progress Following the "Revolution". *Italian Journal of Zoology*, 71:5-16.
- ALDERTON, D. 2004. *Foxes, Wolves and Wild Dogs of the World*. Facts on File, Hardcover, 192 p.
- ALVAREZ, F., E. PEREIRA, F. PETRUCCI-FONSECA. 2000. O lobo no parque Internacional Gerês-Xurés. Situação populacional, aspectos ecologicos e perspectivas de conservação. *Galemys*, 12 (n° especial):223-239.
- ANDERSSON, K. 2003. *Locomotor evolution in the Carnivora (Mammalia): evidence from the elbow joint*, Uppsala University, Department of Earth Sciences, Uppsala, Thesis for the degree of Filosofie Licentiat, 49 p.
- AOUADI, N. 1999. Etude préliminaire des restes crâniens de chevaux villafranchiens. *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco*, 40:23-42.
- AOUADI, N. 2001. *Equidés pléistocènes non caballins en Europe du sud.*, Université de Provence, Civilisations et Humanités, Aix-Marseille I, Thèse de Doctorat.
- AOUADI, N. & M.-F. BONIFAY. 1997-1998. Etudes paléontologique et taphonomique des restes de Proboscidiens (Ceysaguet, Haute-Loire). *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco*, 39:17-27.
- ARGANT, A. 1980. Une brèche fossilifère du Pléistocène moyen de Saône et Loire : Etude paléontologique du gisement de Château. *In Université Claude Bernard - Lyon I*. Université Claude Bernard - Lyon I, 144 p.
- ARGANT, A. 1989. *Carnivores quaternaires de Bourgogne*, Université Claude BERNARD, Lyon, Thèse de Doctorat, 338 p.
- ARGANT, A. 2004. Les Carnivores du gisement Pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France). *Geobios*, 37:S133-S182.
- ARGANT, A. 2009. Biochronologie et grands Mammifères au Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale : l'apport des Canidés, des Ursidés et des Carnivores en général. *Quaternaire*, 20(4):467-480.

ARGANT, A. & J.-B. MALLYE. 2005. Badger remains from the Breccia of Château (Burgundy, France). Remarks on Middle Pleistocene Badgers. *Mitt. Komm. Quartärforsch. Österr. Akad. Wiss.*, 14:1-14.

ASHTON, K. G. 2004. Sensitivity of intraspecific latitudinal clines of body size for tetrapods to sampling, latitude and body size. *Integr. Comp. Biol.*, 44:403-412.

ASHTON, K. G., M. C. TRACY, A. DE QUEIROZ. 2000. Is Bergmann's rule Valid for Mammals? *The American Naturalist*, 156(4):390-415.

AZZAROLI, A. 1983. Quaternary mammals and the "End-Villafranchian" dispersal event - A turning point in the history of Eurasia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 44:117-139.

AZZAROLI, A., C. DE GIULI, G. FICCARELLI, D. TORRE. 1988. Late Pliocene to early Mid-Pleistocene mammals in Eurasia : Faunal succession and dispersal events *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66:77-100.



BABIN, C. 1971. *Eléments de paléontologie*. Librairie Armand Colin, Paris, 408 p.

BALLARD, W. B., L. A. AYRES, P. R. KRAUSMANN, D. J. REED, AND S. G. FANCY. 1997. *Ecology of wolves in relation to a migratory caribou herd in northwest Alaska*. The Wildlife Society, Bethesda, no 135, 47 p.

BALLESIO, R. 1979. Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : Les carnivores (*Mammalia, Carnivora*). I. *Canidae* et *Hyaenidae*. *Nouvelles archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, 17:25-55.

BALLESIO, R. 1986. Les Carnivores du gisement Pléistocène d'Oubéidiyeh, p. 63-92. In E. Tchernov (ed.), *Les Mammifères du Pléistocène inférieur de la Vallée du Jourdain à Oubéidiyeh*. Assoc. Paléorient.

BARONE, R. 1986. *Ostéologie. Anatomie comparée des mammifères domestiques*. Vigot, Paris, 1, 761 p.

BARYSHNIKOV, G. F. & E. TSOUKALA. 2010. New analysis of the Pleistocene carnivores from Petralona Cave (Macedonia, Greece) based on the collection of the Thessaloniki Aristote University. *GEOBIOS*, 43:389-402.

- BAYLAC, M. 1996. Morphométrie classique et systématique. *Biostystema*, 14 (Systématique et informatique):46-89.
- BENECKE, N. 1987. Studies on Early Dog Remains from Northern Europe. *Journal of Archeological Science*, 14:31-49.
- BERGER, K. M. & E. M. GESE. 2007. Does interference competition with wolves limit the distribution and abundance of coyotes? *Journal of Animal Ecology*, 76:1075-1085.
- BERGMANN, C. 1847. *Ueber die Verhaeltinisse der Waermeoekonomie der Thiere zu ihrer Groesse*. Goettinger Studien, 595-708.
- BIGNON, O., M. BAYLAC, J.-D. VIGNE, V. EISENMANN. 2005. Geometric morphometrics and the population diversity of Late Glacial horses in Western Europe (*Equus caballus arcelini*) : phylogeographic and anthropological implications. *Journal of Archeological Science*, 32:375-391.
- BICHAND, D., C. CASSIGNOL, A. CHAMBAUDET, J. COUTHURES. 1981. Nouvelles données chronostratigraphiques concernant les dépôts lacustres de Viallette (Haute-Loire). *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 2:83-87.
- BLACKITH, R. & R. A. REYMENT. 1971. *Multivariate morphometrics*. Academic Press, New York.
- BOEUF, O., D. GERAADS, C. GUTH. 1992. Cervidés Villafranchiens de Blassac-la-Girondie (Haute-Loire, France). *Annales de Paléontologie*, 78(3):159-187.
- BONIFAY, E. 1968. Stratigraphie et industries lithiques de la grotte n°1 du Mas des Caves à Lunel-Viel (Hérault), p. 37-46, *La Préhistoire, problèmes et tendances*. CNRS, Paris.
- BONIFAY, E. 1975. L' "Ère Quaternaire": définition, limites et subdivisions sur la base de la chronologie méditerranéenne. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 7e Série, t. XVII(3):4 tab., 58 fig., p.380-393.
- BONIFAY, E. 1976. Grotte de l'Escale, Saint-Estève-Janson, Bouches-du-Rhône, p. 50-56. In H. de Lumley (ed.), *Provence et Languedoc méditerranéen : sites paléolithiques et néolithiques : Livre-Guide de l'excursion C2*. Congrès international des sciences préhistoriques et protohistoriques. 9ème session UISPP, Nice.
- BONIFAY, E. 1981. Les plus anciens habitats sous-grotte découverts à Lunel-Viel (Hérault). *Archeologia*, 150:30-42.

- BONIFAY, M.-F. 1968. *Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France*, Faculté des sciences de Paris, Paris, Thèse de Doctorat, 366 p.
- BONIFAY, M.-F. 1971. *Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France*, Paris, Tome XXI, Fas. 2, Edition du Muséum, 377 p.
- BONIFAY, M.-F. 1981. Les *Praemegaceros* du Pléistocène moyen de la grotte de l'Escale à Saint-Estève-Janson (Bouches-du-Rhône). Leur intérêt dans le contexte biostratigraphique européen. *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire*, 3(4):109-120.
- BONIFAY, M.-F. 1983. Les Canidés de Vergranne. *Annales scientifiques de l'Université de Franche-Comté*, Besançon, 4^o série, 5:111-123.
- BONIFAY, M.-F. 1991. Ceyssegues (Lavoute-sur-Loire), p. 32. *In Bilan scientifique 1991* Ministère de la Culture DRA Auvergne (ed.), Volume 3, Clermont-Ferrand.
- BONIFAY, M.-F. & E. BONIFAY. 1963. Un gisement à faune épi-villafranchienne à Saint-Estève-Janson (Bouches-du-Rhône). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, t. 256:1136-1138.
- BONIFAY, M.-F. & J. P. BRUGAL. 1996. Biogéographie et biostratigraphie des grandes faunes du Pléistocène inférieur et moyen en Europe du Sud : Apport des gisements français. *PALEO*, 8:19-30.
- BONIFAY, M.-F. & J.-F. BUSSIÈRE. 1994. Les grandes faunes de la grotte d'Aldène (Cesseras, Hérault). Carnivores et Périssodactyles. *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco*, 37:5-9.
- BONNET, A. 1967. Un karst limité dans le temps et dans l'espace : la grotte de Lunel-Viel (Hérault). *Spelunca*, 5:47-52.
- BOOKSTEIN, F. 1991. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*, New York.
- BOUDADI-MALIGNE, M. 2010. *Uses and limits of geometric morphometrics analyses in paleontological research. Poster : The case of the genus Canis*. International Council for Archaeozoology. 11th International Conference, Paris.
- BOURDIER, F. 1961. *Le Bassin du Rhône au Quaternaire. Géologie et Préhistoire*. CNRS, Paris, Tome 1, 364 p.

- BRAYARD, A., G. ESCARGUEL, H. BUCHER. 2007. The biogeography of Early Triassic ammonoid faunas : Cluster, gradients, and networks. *Geobios*, 40:749-765.
- BRUGAL, J. P. 1981. Balaruc VII (Sète, Hérault). Un nouveau remplissage de fissure de la fin du Pléistocène moyen. *Quaternaria*, 23(Rome):99-141.
- BRUGAL, J. P. 1983. *Application des analyses multidimensionnelles à l'étude du squelette des membres des grands Bovidés pléistocènes (Grottes de Lunel-Viel, Hérault); Perspectives évolutives*, Thèse de Doctorat, Université Aix-Marseille II - Faculté des sciences de Luminy, 449 p.
- BRUGAL, J. P. 1984. Les *Bos primigenius* Boj. 1827 du Pléistocène moyen des grottes de Lunel-Viel (Hérault). *Bulletin du Musée d'Anthropologie préhistorique de Monaco*, 28:7-62.
- BRUGAL, J. P. 2006. Anatomie du squelette des grands et moyens carnivores actuels. Photothèque (Version 1). Disponible en ligne www.archeozoo.org
- BRUGAL, J. P. & M. BOUDADI-MALIGNÉ. *à paraître*. Small and/to large Canids in South-Western Europe : taxonomic status & biochronological contribution. *Quaternary International*.
- BRUGAL, J. P. & R. CROITOR. 2007. Evolution, ecology and biochronology of herbivore associations in Europe during the last 3 million years (Colloque International Q5: Le Quaternaire, Limites et Spécificités, 1-3 Fev. 07). *Quaternaire*, 18(2):129-152.
- BRUGAL, J. P., F. DAVID, C. FARIZY. 1994. Quantification d'un assemblage osseux : paramètres et tableaux. In M. Patou-Mathis (ed.), *Outillage peu élaboré en os et en bois de Cervidés IV : taphonomie / bone modification*. *Artefacts*, 9 : 143-153
- BRUGAL, J. P. & P. FOSSE. 2004. Carnivores et Hommes au Quaternaire en Europe de l'Ouest. *Revue de Paléobiologie*, 23(2):575-595.
- BRUGAL, J. P. & J. JAUBERT. 1991. Les gisements paléontologiques pléistocènes à indices de fréquentation humaine : un nouveau type de comportement de prédation? *PALEO*, 3:15-41.
- BRUGAL, J. P. & F. MAKSUD. 2000. Sauliac-sur-Célé, Igue du Gral, p. 120-121. In D. d. P. Ministère de la Culture et de la Communication, sous-direction de l'Archéologie (ed.), *Bilan scientifique 2000*. DRAC Midi-Pyrénées, SRA, Toulouse.
- BUSH, A. M., M. G. POWELL, W. S. ARNOLD, T. M. BERT, G. M. DALEY. 2002. Time-averaging, evolution, and morphologic variation. *Paleobiology*, 28(1):9-25.



- CAILLAT, B. 1978. *Etude comparative de la pathologie osseuse de deux ours du Pléistocène*, Université de Bordeaux II, Unités d'Enseignement et de Recherche des Sciences Médicales, Bordeaux, Thèse de Doctorat, 70 p.
- CALLOU, C. 2002. *De la garenne au clapier. Etude archéozoologique du Lapin en Europe occidentale*. Publications scientifiques du Muséum, Paris, 189, 358 p.
- CALOI, L. & M. R. PALOMBO. 1997. Biochronology of large mammals in the early and middle Pleistocene of the Italian peninsula. *Hystrix*, N. s. 9(1-2):3-12.
- CAPITANI, C., I. BERTELLI, P. VARUZZA, M. SCANDURA, M. APOLLONIO. 2003. A comparative analysis of wolf (*Canis lupus*) diet in three different Italian ecosystems. *Mammalian biology*, 69(1):1-10.
- CARBONE, G. 2004. *Les loups*, Paris 216 p.
- CARDOSO, J. L. 1993. *Contribuicao para o conhecimento dos grandes mamiferos do Plistocénico superior de Portugal*. Oeiras, 567 p.
- CARREIRA, R. S. & F. PETRUCCI-FONSECA. 2000. Lobo na regio oeste de Tras-os-Montes (Portugal). *Galemys*, 12 (n° especial):123-134.
- CASTEL, J.-C. 1991. *Essai d'étude taphonomique de vestiges osseux paléolithiques. L'exemple de la grotte Maldidier (Dordogne)*. Mémoire de DEA Institut du Quaternaire - Université Bordeaux I.
- CASTEL, J.-C., M.-P. COUMONT, V. LAROULANDIE, A.-L. BERTHET. 2002. *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé, Lot (46). Rapport de fouille programmée, été 2002*, 87 p.
- CASTEL, J.-C. & M.-P. COUMONT. 2003. *Igue du Gral Sauliac-sur-Célé, Lot (46)*.
- CASTEL, J.-C., A. LENOBLE, M. O'FARRELL. 2005a. La Roque-Gageac, Grotte Maldidier, p. 53. In D. d. P. Ministère de la Culture et de la Communication, sous-direction de l'Archéologie (ed.), *Bilan scientifique de la Région Aquitaine 2004*. DRAC Aquitaine, SRA.

- CASTEL, J.-C., M.-P. COUMONT, J. P. BRUGAL, D. COCHARD, J.-L. GUADELLI, V. LAROULANDIE, H. MARTIN, V. MOURRE, C. OBERLIN. 2005b. *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé, Lot (46) Rapport triennal de fouille programmée*. 171 p.
- CASTEL, J.-C., M.-P. COUMONT, H. CAMUS, D. KUNTZ. 2006. *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé, Lot (46) Rapport triennal de fouille programmée. 1ère année d'opération pluriannuelle*, 82 p.
- CASTEL, J.-C., M.-P. COUMONT, H. CAMUS, D. KUNTZ, M. BOUDADI-MALIGNE, V. LAROULANDIE. 2007. *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé, Lot (46). Rapport de fouille programmée, 2ème année d'opération pluriannuelle*, 88 p.
- CASTEL, J.-C., M.-P. COUMONT, J. P. BRUGAL, V. LAROULANDIE, H. CAMUS, F.-X. CHAUVIÈRE, D. COCHARD, J.-L. GUADELLI, D. KUNTZ, H. MARTIN, V. MOURRE. 2008a. La fin du Paléolithique supérieur en Quercy : l'apport de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot). *Mémoire de la Société préhistorique française*, XLVII:335-353.
- CASTEL, J.-C., M.-P. COUMONT, M. BOUDADI-MALIGNE, J. P. BRUGAL, J.-L. GUADELLI, V. LAROULANDIE, D. KUNTZ, H. CAMUS. 2008b. *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé (Lot) Rapport triennal de fouille programmée*.
- CASTEL, J.-C., M.-P. COUMONT, M. BOUDADI-MALIGNE, H. CAMUS, J. FERRAND, D. KUNTZ, V. LAROULANDIE, M. LURET, J.-B. MALLYE, AND B. ROBERT. 2009. *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé (Lot, France). Rapport de fouille programmée 2009, 1ère année d'opération pluriannuelle*, 175.
- CASTEL, J.-C., M.-P. COUMONT, M. BOUDADI-MALIGNE, A. PRUCCA. accepté. Un loup survient à jeun qui cherchait aventure... Comment les loups sont-ils entrés dans l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot)? *Revue de Paléobiologie*.
- CHALINE, J. 1972. *Les Rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France (Systématique - Biostratigraphie - Paléoclimatologie)*. CNRS, Paris, Edition du CNRS, XVII Pl., 410 p.
- CHENORKIAN, R. 1996. *Pratique archéologique statistique et graphique*, Errance et adam, 162 p.
- CHRISTIANSEN, P. 2002. Locomotion in terrestrial mammals: the influence of body mass, limb length and bone proportions on speed. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 136:685-714.

- CHRISTIANSEN, P., & J. S. ADOLFSSSEN. 2005. Bite forces, canine strength and skull allometry in carnivores (Mammalia, Carnivora). *Journal of Zoology*, 266:133-151.
- CORDY, J.-M., B. BASTIN, C. EK, R. GEERAERTS, A. OZER, Y. QUINIF, J. THOREZ, M. ULRIX-CLOSSET. 1992. La Belle-Roche (Sprimont, Belgium): the oldest archaeological site in the Benelux. A report on a field trip, p. 287-301. *In* M. Toussaint (ed.), *Five Million Years, the Human adventure*. Volume 56. E.R.A.U.L., Liège.
- COSTAMAGNO, S., D. COCHARD, V. LAROULANDIE, N. CAZALS, M. LANGLAIS, N. VALDEYRON, M. DACHARY, M. BARBAZA, D. GALOP, H. MARTIN, S. PHILIBERT. 2008. Nouveaux milieux, nouveaux gibiers, nouveaux chasseurs? Evolution des pratiques cynégétiques dans les Pyrénées du Tardiglaciaire au début du Postglaciaire. *Bulletin de la Société Préhistorique française*, 105(1):17-27.
- COUCHOUD, I. 2006. *Etude pétrographique et isotopique des spéléothèmes du sud-ouest de la France formés en contexte archéologique. Contribution à la connaissance des paléoclimats régionaux du stade isotopique 5.*, Thèse de doctorat, Université Bordeaux1, PACEA UMR 5199, Bordeaux, 346 p.
- COUMONT, M.-P. 2006. *Taphonomie préhistorique : Mammifères fossiles en contexte naturel, les avens-pièges, apport pour l'étude des archéofaunes*. Thèse de doctorat, Université Aix-Marseille I, Université de Provence, Aix-en-Provence, 513 p.
- COUMONT, M.-P. 2009. Proposition d'un référentiel taphonomique fossile de faunes issues d'avens-pièges. *Annales de Paléontologie*, 95(1):1-20.
- CRÉGUT, E. 1979. *La faune de mammifères du Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel - Pyrénées Orientales*, Thèse de doctorat, Université de Provence, Marseille.
- CRÉGUT-BONNOURE, E. 1996. Famille des *Canidae*, p. 156-166. *In* C. Guérin and M. Patou-Mathis (eds.), *Les grands mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe*. Masson, Paris.
- CRÉGUT-BONNOURE, E., L. GAMBERI, M. BOUDADI-MALIGNE, J.-B. MALLYE, P. FERNANDEZ, J. P. BRUGAL, S. CHAUVET, A. VALLI, N. LATEUR, S. MARTIN, S. STOCCHETTI. 2009. *Rapport 2009, Aven de l'Arquet (Barjac, Gard)*. Orgnac l'aven, Musée Régional de Préhistoire, 50 fig., 80 tab., 155 p.
- CRÉGUT-BONNOURE, E., L. GAMBERI, J. ARGANT, P. BARTH, M. BOUDADI-MALIGNE, J. P. BRUGAL, N. LATEUR, J.-B. MALLYE, C. ROMAN, A. VALLI. 2008. *Rapport 2008, Aven de l'Arquet (Barjac, Gard)*. Orgnac-l'aven, Musée Régional de Préhistoire, 40 fig., 59 Tab., 125 p.

- CROCHET, J.-Y., J.-L. WELCOMME, J. IVORRA, G. RUFFET, N. BOULBES, R. CAPDEVILLA, J. CLAUDE, C. FIRMAT, M. GRÉGOIRE, J. MICHAUX, M. PICKFORD. 2009. Une nouvelle faune de vertébrés continentaux, associée à des artefacts dans le Pléistocène inférieur de l'Hérault (Sud de la France), vers 1,57 Ma. *C. R. Palevol*, 8:725-736.
- CROITOR, R. & M.-F. BONIFAY. 2001. Etude préliminaire des cerfs du gisement pléistocène inférieur de Ceysseguet (Haute-Loire). *PALEO*, 13:129-144.
- CROITOR, R., M.-F. BONIFAY, J. P. BRUGAL. 2008. Systematic revision of the endemic deer *Haploidoceros* n. gen. *mediterraneus* (Bonifay, 1967) (*Mammalia, Cervidae*) from the Middle Pleistocene of Southern France. *Paläontologische Zeitschrift*, 82(3):325-346.
- CROITOR, R. & J. P. BRUGAL. 2007. New insights concerning Early Pleistocene cervids and bovids in Europe: dispersal and correlation, p. 47-59. In R.-D. Kahlke, L. C. Maul, and P. Mazza (eds.), *Late Neogene and Quaternary Biodiversity and Evolution: Regional Developments and Interregional Correlations*. Volume 2. Courier Forsch.-Institut Senckenberg.
- CROITOR, R. & J. P. BRUGAL. 2010. Ecological and evolutionary dynamics of the carnivore community in Europe during the last 3 million years. *Quaternary International*, 212:98-108.
- CRUSAFONT PAIRO, M. 1950. El primer representante del género *Canis* en el Pontense eurasiático (*Canis cipio nova sp.*). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, 48:43-51.
- CUCCHI, T. 2005. *Le commensalisme de la souris et les sociétés néolithiques méditerranéennes*. Thèse de Doctorat, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 289 p.



- D'ARCY THOMPSON, W. 1961. *On Growth and Form*. Cambridge University Press, New York, Collection Canto.
- DAVIS, S. 1977. Size variation of the fox, *Vulpes vulpes* in the palaeartic region today, and in Israel during the late Quaternary. *J. Zool. Lond.*, 182:343-351.

- DAVIS, S. 1981. The effects of temperature change and domestication on the body size of the Late Pleistocene to Holocene mammals of Israel. *Paleobiology*, 7(1):101-114.
- DAYAN, T., D. WOOL, D. SIMBERLOFF. 2002. Variation and covariation of skulls and teeth : modern carnivores and the interpretation of fossil mammals. *Paleobiology*, 28(4):508-526.
- DE BEAUFORT, F. 1987. *Le loup en France : éléments d'écologie historique*, Nort sur Erdre, 1, 32 p.
- DEL CAMPANA, D. 1913. I cani Pliocenici della Toscana. *Palaeontographia italica*, 19:189-254, Pisa.
- DELPECH, F. 1980. La Roque-Gageac. Grotte Maldidier, p. 405. In J.-P. D. Rigaud (ed.), *Informations archéologiques : circonscription Aquitaine*. Volume t. 23, fasc. 2. Gallia Préhistoire.
- DELPECH, F. 1983. *Les faunes du Paléolithique supérieur dans le sud-ouest de la France*, Paris, 6, 453 p.
- DELPECH, F. 1999. Biomasse d'Ongulés au Paléolithique et inférences sur la démographie. *Paléo*, 11:19-42.
- DEVILLERS, C., & H. TINTANT. 1996. *Questions sur la Théorie de l'évolution*. Collection Premier Cycle, Presses Universitaires De France - Puf, 254 p.
- DOBSON, F. S., & J. D. WIGGINTON. 1996. Environmental influences on the sexual dimorphism in body size of western bobcats. *Oecologia*, 108:610-616.
- DUCASSE, S. 2010. *La "parenthèse" Badegoulienne: fondements et statut d'une discordance industrielle au travers de l'analyse techno-économique de plusieurs ensembles lithiques méridionaux du dernier maximum glaciaire*, Université Toulouse 2, Le Mirail, Toulouse, Thèse de Doctorat.
- DUDAY, H. 1987. Contribution des observations ostéologiques à la chronologie interne des sépultures collectives, p. 51-59. In H. Duday and C. Masset (eds.), *Anthropologie physique et Archéologie. Méthodes d'étude des sépultures*. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, Toulouse.
- DUFOUR, R. 1989. *Les carnivores pléistocènes de la caverne de Malarnaud (Ariège)*. Collection E. Harlé, Muséum d'Histoire Naturelle de Bordeaux. Mémoire de DESS. Institut du Quaternaire de l'Université Bordeaux 1, 356 p.



EFREMOV, J. A. 1940. Taphonomy : A new branch of Palaeontology. *Pan American Geologist*, LXXIV(2):81-93.

ESCARGUEL, G. 2008. *Macroécologie en temps profond : motifs, rythmes et modalités des changements de biodiversité à l'échelle des temps géologiques* Université Claude Bernard Lyon 1 Laboratoire « Paléoenvironnements & Paléobiosphère » UMR-CNRS 5125 Lyon, Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches, 430 p.

EWER, R. F. 1998. *The Carnivores*. Cornell University Press, Ithaca, New York, 500 p.



FORSYTH MAJOR, C. J. 1877. *Considerazioni sulle faune dei mammiferi pliocenici e post-pliocenici della Toscana*. Atti della Societa Toscana di Scienze Naturali, Pisa, 82 p.

FOSSE, P. 1994. *Taphonomie Paléolithique : Les grands mammifères de Soleilhac (Haute-Loire) et de Lunel-Viel 1 (Hérault)*, Thèse de Doctorat, Université de Provence, Aix-Marseille, 257 p.

FOX, M. W., D. SC., P. D., BVETMED. 2009. *The Wild Canids. Their Systematics, Behaviour Ecology and Evolution*. Dogwise Publishing, Washington, USA, 508 p.

FRECKLETON, R. P., P. H. HARVEY, M. PAGEL. 2003. Bergmann's Rule and Body Size in Mammals. *The American Naturalist*, 161(5):821-825.

FULLER, T. K. 1989. *Population dynamics of wolves in north-central Minnesota*. The Wildlife Society, Bethesda, no 105, 41 p.

FÜRSICH, F. T., M. ABERHAN. 1990. Significance of time-averaging for palaeocommunity analysis. *Lethaia*, 23(2):143-152.



- GALLAY, A. 1987. Analyse de la nécropole néolithique du Petit-Chasseur (Valais, Suisse). Vers un bilan méthodologique, p. 19-45. In H. Duday and C. Masset (eds.), *Anthropologie physique et Archéologie. Méthodes d'étude des sépultures*. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique, Toulouse.
- GAMBÉRI, L. 2005. La campagne de fouille 2004 à l'aven de l'Arquet (commune de Barjac - 30). *Ardèche Archéologie*, 22:20-22.
- GAMBÉRI, L. 2006. Campagne 2005 à l'aven de l'Arquet (Barjac, Gard). *Ardèche Archéologie*, 23:3-5.
- GAMBÉRI, L., E. CRÉGUT-BONNOURE, A. ARGANT, J. ARGANT, P. BARTH, N. BOULBES, J. P. BRUGAL, S. CONDEMI, E. DEBARD, M. FAURE, M. ERRERA, C. GUÉRIN, S. HARTEP-LAILHEUGUE, M. JEANNET, J. MONNEY, F. ROUSSELIÈRES, M. SABAUT, S. STOCCHETTI, A. VALLI. 2007. *Rapport de synthèse 2004-2007. Aven de l'Arquet (Barjac, Gard)*, Orgnac-l'aven, Musée Régional de Préhistoire, 251p.
- GARCIA, N., & J.-L. ARSUAGA. 1998. The carnivore remains from the hominid-bearing Trinchera-Galeria, Sierra de Atapuerca, Middle Pleistocene site (Spain). *GEOBIOS*, 31(5):659-674.
- GARCIA, N., & J.-L. ARSUAGA. 1999. Carnivores from the early Pleistocene hominid-bearing Trinchera Dolina 6 (Sierra de Atapuerca, Spain). *Journal of Human Evolution*, 37:415-430.
- GARCIA, N., & J.-L. ARSUAGA. 2001. Les carnivores (Mammalia) des sites du Pléistocène ancien et moyen d'Atapuerca (Espagne). *L'Anthropologie*, 105:83-93.
- GARRIDO, G. 2006. *Paleontología sistemática de grandes mamíferos del yacimiento del Villafranchiense superior de Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada)*. Université Complutense de Madrid, Madrid, Thèse de Doctorat.
- GARRIDO, G. 2008. El registro de *Vulpes alopecoides* Forsyth-Major, 1877, *Canis etruscus* Forsyth-Major, 1877 y *Canis cf. falconeri* Forsyth-Major, 1877 (*Canidae, Carnivora, Mammalia*) en Fonelas P-1 (Cuenca de Guadix, Granada), p. 159-186, *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa : Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas*. Instituto Geológico y Minero de España, Madrid.

- GARRIDO, G., & A. ARRIBAS. 2008. *Canis accitanus* nov. sp., a new small dog (*Canidae*, *Carnivora*, *Mammalia*) from the Fonelas P-1 Plio-Pleistocene site (Guadix, Grenade, Espagne). *GEOBIOS*, 41:751-761.
- GEIST, V. 1987. Bergmann's rule is invalid. *Canadian Journal of Zoology*, 65(4):1035-1038.
- GEIST, V. 1990. Bergmann's rule is invalid : a reply to J. D. Paterson. *Canadian Journal of Zoology*, 68:1613-1615.
- GESE, E. M. 2001. Territorial defense by coyotes (*Canis latrans*) in Yellowstone National Park, Wyoming: who, how, where, when and why. *Canadian Journal of Zoology*, 79:980-987.
- GESE, E. M., T. E. STOTTS, S. GROTHE. 1996. Interactions between Coyotes and Red Foxes in Yellowstone National Park, Wyoming. *Journal of Mammalogy*, 77(2):377-382.
- GIBBARD, P. & K. M. COHEN. 2008. Global chronostratigraphical correlation table for the last 2,7 million years. *Episodes*, 31(2):243-247.
- GIER, H. T. 2009. Ecology and behavior of the coyote (*Canis latrans*), p. 247-262. In M. W. Fox, D. Sc., P. D., and BVetMed (eds.), *The Wild Canids. Their Systematics, Behaviour Ecology and Evolution*. Dogwise Publishing, Washington, USA.
- GIPSON, P. S., W. B. BALLARD, R. M. NOWAK, L. D. MECH. 2000. Accuracy and precision of estimating age of gray wolves by tooth wear. *Journal of wildlife management*, 64(3):752-758.
- GITTLEMAN, J. L. 1985. Carnivore body size : Ecological and taxonomic correlates. *Oecologia*(67):540-554.
- GOLDMAN, E. A. 1944. Classification of wolves, p. 389-636. In S. P. Young and E. A. Goldman (eds.), *The wolves of North America*. American Wildlife Institution, Washington, D. C.
- GRUE, H., & B. JENSEN. 1973. Annular structures in Canine Tooth Cementum in Red Foxes (*Vulpes vulpes* L.) of known age. *Danish review of game biology*, 8(7):1-12.
- GUADELLI, J.-L. 1997. *Étude d'une grotte à Ours du Pléistocène moyen en Dordogne : la Grotte XIV*. Symposium 2 : Archaeology and Paleontology in Caves. Proceedings of the 12th International Congress of Speleology, Muséum d'Histoire Naturelle, Genève, V 3:117-120.

GUÉRIN, C. 1969. Gisement pléistocène de la grotte de Jaurens (commune de Nespouls, Corrèze). Premiers résultats des fouilles 1968-69. *Bull. Soc. hist. archéol. Corrèze*, t. 91: p.15-23, 14 fig.

GUÉRIN, C. 1999. La Fage-aven I (commune de Noailles), middle Pleistocene, and Jaurens (commune de Nespouls), upper Pleistocene. A comparison of two paleontological sites in Corrèze, France., p. 396 p., 181 fig., 380 tab. In S. Gaudzinski and E. Turner (eds.), *The role of early Humans in the accumulation of european lower and middle Palaeolithic bone assemblages*, Mainz.

GUÉRIN, C. & M. PATOU-MATHIS. 1996. *Les grands mammifères Plio-Pléistocènes d'Europe*. Masson, Paris, MASSON, 291 p.

GUÉRIN, C., M. PHILIPPE, R. VILAIN. 1979. Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : histoire et généralités. *Nouvelles archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, 17: p.11-16, 14 fig., 11 pl.

GUÉRIN, C. & A. M. F. VALLI. 2000. Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France: Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla). *Cahiers scientifiques, Muséum de Lyon*, fasc. 1:10 fig., 11 tabl., 11 pl., p.17-39.



HADJOUIS, D. 1982. *Les Canidés de la grotte du Lazaret (Alpes-Maritimes). Etude paléontologique.*, Université de Paris VI, Muséum National d'Histoire Naturelle, Mémoire de DEA en Géologie du Quaternaire, 120 p.

HAMMER, O. & D. A. T. HARPER. 2006. *Paleontological data analysis*, Blackwell publishing, 351 p.

HARVATI, K. 2003. Quantitative analysis of Neanderthal Temporal Bone Morphology using three-dimensional geometric morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology*, 120:323-338.

HAAS, G. 1966. *On the Vertebrate Fauna of the Lower Pleistocene Site "Ubeidiya"*. The Israel Academy of Science and Humanities, Jerusalem.

HAYNES, G. A. 1985. On watering holes, Mineral licks, death, and predation, p. 53-71. In J. I. Mead and D. J. Meltzer (eds.), *Environments and Extinctions : Man in Late Glacial North America*. Peopling of Americas Publications, Orono, center for the study of early man, University of Maine.

HEINTZ, E. 1970. *Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne*. Mémoires du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, Volume I : Texte et Planches, Editions du Muséum, 195 p.

HÉNAULT, M. & H. JOLICOEUR. 2003. *Les loups au Québec : meutes et mystères*. Société de la faune et des parcs du Québec, Québec 129 p.



JAMES, F. C. 1970. Geographic size variation in Birds and its relationship to climate. *Ecology*, 51(3):365-390.

JANOSSY, D. 1986. *Pleistocene vertebrate faunas of Hungary*. Elsevier, Amsterdam, Developments in Palaeontology and Stratigraphy, 8, 208 p.

JANOSSY, D. 1990. Vertebrate fauna of site II, p. 187-229. In M. Kretzoi and V. T. Dobosi (eds.), *Vértesszölos; site, man and culture*. Akademia Kiado, Budapest.

JARRY, M. (Dir). 2007. *Action Collective de Recherche. Cultures et environnements paléolithiques : mobilités et gestion des territoires des chasseurs-cueilleurs en Quercy*, 338 p.

JAUBERT, J., J. P. BRUGAL, M. JEANNET, B. KERVAZO, F. MAKSUD, C. THIEBAUT. 2002. *Coudoulous I (Tour-de-Faure, Lot). Rapport intermédiaire de fouille programmée triennale (2001-2003)*, Toulouse, 62.

JAUBERT, J., B. KERVAZO, J.-J. BAHAIN, J.-P. BRUGAL, P. CHALARD, C. FALGUERES, M. JARRY, M. JEANNET, C. LEMORINI, A. LOUCHART, F. MAKSUD, V. MOURRE, Y. QUINIF, C. THIEBAUT. 2005. Coudoulous I (Tour-de-Faure, Lot) site du Pléistocène moyen en Quercy : bilan pluridisciplinaire, p. 227-251, *Données récents sur les premiers peuplements en Europe et sur le cadre chronostratigraphique, géologique et paléogéographique des industries du Paléolithique inférieur et moyen en Europe. Colloque international de Rennes*. British Archeological Reports série 1364, Université de Rennes 1.

JEANNET, M. 1976. Lunel-Viel. *Nouvelles archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, 14:45-46.

JEANNET, M. 1978. Recherches sur les rongeurs Quaternaires. *Nouvelles archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, t. 16:71-74.

JEANNET, M. 2005. La microfaune de l'Igüe des Rameaux à Saint-Antonin-Noble-Val (Tarn-et-Garonne, France). Essai de biostratigraphie. *Bulletin Préhistoire du Sud-Ouest*, 12(2):109-125.



KAHLKE, R.-D. 2009. Les communautés de grands Mammifères du Pléistocène inférieur terminal et le concept d'un biochrone épivillafranchien. *Quaternaire*, 20(4):415-427.

KAHLKE, R.-D., N. GARCIA, D. S. KOSTOPOULOS, F. LACOMBAT, A. M. LISTER, P. MAZZA, N. SPASSOV, V. V. TITOV. 2010. Western Palearctic palaeoenvironmental conditions during the Early and early Middle Pleistocene inferred from large mammal communities, and implications for hominin dispersal in Europe. *Quaternary Science Reviews*, in press (xxx):1-28.

KAISER, T. M. & R. CROITOR. 2004. Ecological interpretations of early Pleistocene deer (Mammalia, Cervidae) from Ceysaguet (Haute-Loire, France). *Geodiversitas*, 26(4):661-674.

KAUFMAN, J. A. & R. J. SMITH. 2002. Statistical issues in the prediction of Body Mass for Pleistocene Canids. *Lethaia*, 35(1):32-34.

KITCHEN, A. M., E. M. GESE, E. R. SCHAUSTER. 1999. Resource partitioning between coyotes and swift foxes : space, time and diet. *Canadian Journal of Zoology*, 77:1645-1656.

KOLENOSKY, G. B., R. O. STANDFIELD. 2009. Morphological and ecological variation among gray wolves (*Canis lupus*) of Ontario, Canada, p. 62-72. In M. W. Fox (ed.), *The Wild Canids. Their systematics, Behavioral, Ecology and Evolution*. Dogwise Publishing, nouvelle édition, Wenatchee, Washington USA.

KOSTOPOULOS, D. S., M. R. PALOMBO, M.-T. ALBERDI, A. M. F. VALLI. 2007. Pliocene to Pleistocene large mammal diversity and turnover in North Mediterranean region : the Greek peninsula with respect to the Iberian and Italian ones. *Geodiversitas*, 29(3):401-419.

- KOUFOS, G. D. 1987. *Canis arnensis* DEL CAMPANA, 1913 from the Villafranchian (Villanyian) of Macedonia (Greece). *Paleontologia i evolucion*, t. 21:3-10.
- KOUFOS, G. D. 1992. The Pleistocene Carnivores of the Mygdonia basin (Macedonia, Greece). *Annales de Paléontologie*, 78(4):205-257.
- KOUFOS, G. D. & D. S. KOSTOPOULOS. 1997. New carnivore material from the Plio-Pleistocene of Macedonia (Greece) with the description of a new canid. *Münchner Geowiss*, 34:33-63.
- KOWALEWSKI, M. 1996. Time-averaging, overcompleteness, and the Geological record. *The Journal of Geology*, 104(3):317-326.
- KRETZOI, M. 1938. Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfaua. *Annales Musei Nationalis Hungarici*, 31:89-157.
- KURTÉN, B. 1968. *Pleistocene Mammals of Europe*. Weidenfeld and Nicolson, London, The World Naturalist, 317 p.
- KURTÉN, B. 1974. A history of coyote-like dogs (*Canidae*, *Mammalia*). *Acta Zoologica Fennica*, 140:1-38.
- KURTÉN, B. & A. N. POULIANOS. 1977. New stratigraphic and faunal material from Petralona Cave with special reference to the *Carnivora*. *Anthropos*, 4:47-130.
- KURTÉN, B. & A. N. POULIANOS. 1981. Fossil Carnivora of Petralona cave : status of 1980. *Anthropos*, 8:9-56.



- LACOMBAT, F., L. ABBAZZI, M. P. FERRETTI, B. MARTINEZ-NAVARRO, P.-E. MOULLE, M. R. PALOMBO, L. ROOK, A. TURNER, A. M. F. VALLI. 2008. New data on the Early Villafranchian fauna from Vialette (Haute-Loire, France) based on the collection of the Crozatier Museum (Le Puy-en-Velay, Haute-Loire, France). *Quaternary International*, 179:64-71.
- LANDON, D. B., C. A. WAITE, R. O. PETERSON, L. D. MECH. 1998. Evaluation of age determination techniques for gray wolves. *Journal of wildlife management*, 62(2):674-682.

- LANDRY, J.-M. 2006. *Le loup. Biologie, Moeurs, Mythologie, Cohabitation, Protection*, Delachaux et Niestlé, 240 p.
- LANGLAIS, M. 2010. *Les sociétés magdaléniennes de l'isthme Pyrénéen*. cths, Paris, n°26, Collection Documents Préhistoriques, 336 p.
- LAURIN, B. & B. DAVID. 1990. Mapping morphological changes in the spatangoid Echinocardium; applications to ontogeny and interspecific comparisons., p. 131-136. In C. De Ridder, P. Dubois, M. C. Lahaye, and M. Jangoux (eds.), *Echinoderm research*. Balkema, Rotterdam.
- LAVILLE, H. 1975. *Climatologie et chronologie du Paléolithique en Périgord. Etude sédimentologique de dépôts en grottes et sous abris*. Marseille, 4, Laboratoire de Paléontologie humaine et de Préhistoire, 422 p.
- LECOINTRE, G. & H. LE GUYADER. 2001. *Classification phylogénétique du vivant*. Belin, Paris, 3e édition, 560 p.
- LEGENDRE, S. & C. ROTH. 1988. Correlation of carnassial tooth size and body weight in recent carnivores (Mammalia). *Historical Biology*, 1:85-98.
- LE GRAND, Y. 1994a. *Approche méthodologique et technologique d'un site d'habitat du Pléistocène moyen. La grotte n°1 du Mas des caves (Lunel-Viel, Hérault)*, Thèse de Doctorat, Université de Provence, Aix-Marseille I, 269 p.
- LE GRAND, Y. 1994b. Processus de formation des dépôts archéologiques du Pléistocène moyen de Lunel-Viel 1 (Hérault). L'utilisation des remontages. *Préhistoire Anthropologique Méditerranéennes*, T3:57-63.
- LEHMANN, U. 1957. Weitere Fossilfunde aus dem ältesten Pleistozän der Erpfinger Höhle (Schwäbische Alb.). *Mitteilungen der Geologischen Staatsinst. Hamburg*, 26:60-99.
- LINDSAY, E. H., N. D. OPDYKE, N. M. JOHNSON. 1980. Pliocene dispersal of the horse *Equus* and Late Cenozoic mammalian dispersal events. *Nature*, 287:135-138.
- LUCAS, G. 2004. La Roque-Gageac, grotte de Maldidier, p. 35. In D. d. P. Ministère de la Culture et de la Communication, sous-direction de l'Archéologie (ed.), *Bilan scientifique de la région Aquitaine 2003*. DRAC Aquitaine, SRA.
- LUCAS, G., J.-C. CASTEL, A. LENOBLE. 2003. *Grotte Maldidier, La Roque-Gageac, Dordogne, France. Rapport de fouille octobre 2003*, 45 p.

- LUCCHINI, V., A. GALOV, E. RANDI. 2004. Evidence of genetic distinction and long-term population decline in wolves (*Canis lupus*) in the Italian Apennines. *Molecular Ecology*, 13:523-536.
- LYNCH, J. M. 1996. Variation in cranial form and sexual dimorphism among five European populations of the otter *Lutra lutra*. *J. Zool. Lond.*, 238:81-96.
- LYNCH, J. M. & W. M. O'SULLIVAN. 1993. Cranial form and sexual dimorphism in the Irish Otter *Lutra lutra* L. *Biology and Environment*, 93B(2):97-105.
- LYRAS, G. A., A. A. E. VAN DER GEER, M. D. DERMITZAKIS, AND J. DE VOS. 2006. *Cynotherium sardous*, an insular canid (*Mammalia : Carnivora*) from the Pleistocene of Sardinia (Italy), and its origin. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 26(3):735-745.



- MALLYE, J.-B. 2007. *Les restes de Blaireau en contexte archéologique. Taphonomie, archéozoologie et éléments de discussion des séquences préhistoriques*. Université de Bordeaux1, Préhistoire et Géologie du Quaternaire, Thèse de doctorat, 545 p.
- MALLYE, J.-B. & C. GUÉRIN. 2002. Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : les *Mustelidae* (*Mammalia, Carnivora*). *Cahiers scientifiques, Muséum de Lyon*, fasc. 1, 7 fig., 2 pl.:15-53.
- MANZA, P. P. A., A. BERTINI, M. MAGI. 2004. The Late Pliocene site of Poggio Rosso (Central Italy): Taphonomy and Paleoenvironment. *Palaios*, 19:227-248.
- MARCUS, L. F. 1990. Traditional morphometrics, p. 77-122. In F. J. Rohlf and F. Bookstein (eds.), *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop*. Volume Spec. Publ. No. 2. University of Michigan Museum of Zoology, Ann Arbor.
- MARTIN, R. 1968. *Les mammifères fossiles du gisement quaternaire de Villereversure (Ain), étude des carnivores, des cervidés et des équidés*, Université de Lyon, Lyon, 153 p.
- MARTIN, R. 1973. Trois nouvelles espèces de *Caninae* (*Canidae, Carnivora*) des gisements Plio-Villafranchiens d'Europe. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon*, 57:87-96.

- MARTIN, R. 1975. Les Canidés (*Mammalia, Carnivora*) du gisement Pléistocène moyen des Abîmes de la Fage à Noailles (Corrèze). *Nouvelles archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon*, Fasc. 13:17-20.
- MARTINEZ-NAVARRO, B., M. BELMAKER, O. BAR-YOSEF. 2009. The large carnivores from Ubeidiya (early Pleistocene, Israel): biochronological and biogeographical implications. *Journal of Human Evolution*, 56:514-524.
- MARTINEZ-NAVARRO, B. & L. ROOK. 2003. Gradual evolution in the African hunting dog lineage. Systematic implications. *C. R. Palevol*, 2:695-702.
- MAYR, E. 1942. *Systematics and the origin of Species*. Columbia University Press, New York, 334 p.
- MAYR, E. 1969. *Principles of systematic zoology*. Mc Graw-Hill Book Comp, New-York. 428 p.
- MAYR, E. 1973. *Animal species and Evolution*. Oxford University Press, London, 797 p.
- MAYR, E. 1982. *Histoire de la biologie*, Fayard, 894 p.
- MCNAB, B. 1971. On the ecological significance of Bergmann's rule. *Ecology*, 52(5):845-854.
- MECH, L. D., L. G. ADAMS, T. J. MEIER, J. W. BURCH, B. W. DALE. 1998. *The Wolves of Denali*. University of Minnesota Press, London, 227 p.
- MECH, L. D. & L. BOITANI. 2003. *Wolves. Behavior, Ecology, and Conservation*. The University of Chicago Press, Chicago 448 p.
- MECH, L. D. & L. BOITANI. 2008. *Canis lupus*. In *IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.1*, www.iucnredlist.org. Consulté le 2 avril 2010
- MEIRI, S., T. DAYAN, D. SIMBERLOFF. 2004. Carnivores, biases and Bergmann's rule. *Biological Journal of the Linnean Society*, 81:579-588.
- MEIRI, S., T. DAYAN, D. SIMBERLOFF. 2005. Variability and sexual size dimorphism in carnivores : testing the niche variation hypothesis. *Ecology*, 86(6):1432-1440.

- MICHEL, P. 2004. La grotte d'Unikoté (Iholdhy, Pyrénées-Atlantiques, France) : une grotte repaire d'hyènes des cavernes avec des indices de présence humaine dans les niveaux würmiens, p. 741-760. In J. P. Brugal and P. Fosse (eds.), *Hommes et Carnivores au Paléolithique - Hommage à Philippe Morel*. Volume 23 (2). Revue de Paléobiologie.
- MICHEL, P. 2005. Un repaire d'Hyènes des cavernes : la grotte d'Unikoté (Iholdhy, Pyrénées-Atlantiques, France). *Museo de Altamira. Monographias*, n°20:131-150.
- MÖBIUS, K. 1877. Die Auster und die Austernwirtschaft, Berlin, p. 683-751. In H. J. Rice (Trad. Ang.), *Report of the US Commission of Fish ans Fisheries*, Washington, 1883.
- MOSBRUGGER, V., T. UTESCHER, D. L. DILCHER. 2005. Cenozoic continental climatic evolution of central Europe, p. 14964-14969, *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. Volume 102.
- MOULLÉ, P.-E. 1992. *Les grands mammifères du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes). Etude paléontologique des Carnivores, Equidé, Suidé et Bovidé.* , Thèse de Doctorat, MNHN, IPH, Paris.
- MOULLÉ, P.-E., F. LACOMBAT, A. ECHASSOUX. 2006. Apport des grands mammifères de la grotte du Vallonet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France) à la connaissance du cadre biochronologique de la seconde moitié du Pléistocène inférieur d'Europe. *L'Anthropologie*, 110:837-849.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. 1975a. *Les oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur de France*, Faculté des Sciences de Lyon, Thèse de Doctorat, 624 p.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C. 1975b. *Un exemple d'évolution chez les oiseaux au Quaternaire : Buteo rufinus jansonii nov. subsp. (Aves, Falconida, Accipitridae) du Pléistocène moyen de Saint-Estève-Janson (Bouches-du-Rhône, France)*. Colloque International CNRS n°218 (Paris, 4-9 juin 1975). Problèmes actuels de Paléontologie - évolution des Vertébrés, p. 533-542, 1 Pl.
- MOURER-CHAUVIRÉ, C., M. PHILIPPE, Y. QUINIF, J. CHALINE, E. DEBARD, C. GUÉRIN, M. HUGUENEY. 2003. Position of the palaeontological site Aven I des Abîmes de La Fage, at Noailles (Corrèze, France), in the European Pleistocene chronology. *Boreas*, 32:521-531.
- MULDERS, R. 1997. *Geographic variation in the cranial morphology of the Wolf (Canis lupus) in Northern Canada*, Thèse de doctorat, Laurentian University, Sudbury, Ontario, 12Ap. 109 p.

MUSIL, R. 1972. Die Caniden der Stranská skála, p. 107-112. In R. Musil (ed.), *Stranská skála I*. Volume 20. Anthropos, Brno.



NALDINI, E. S., G. MUTTONI, F. PARENTI, G. SCARDIA, A. G. SEGRE. 2009. Nouvelles recherches dans le bassin Plio-Pléistocène d'Angani (Latium méridional, Italie). *L'Anthropologie*, 113:66-77.

NICHOLSON, E. & K. HARVATI. 2006. Quantitative analysis of Human mandibular shape using Three-dimensional Geometric Morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology*, 131:368-383.

NOWAK, R. M. 1973. *North American Quaternary Canis*, University of Kansas, Thèse de Doctorat.

NOWAK, R. M. 1995. Another look at wolf taxonomy, p. 375-397. In L. N. Carbyn, S. H. Fritts, and D. R. Seip (eds.), *Ecology and Conservation of Wolves in a changing world*. Canadian Circumpolar Institute, Edmonton, Alberta.

NOWAK, R. M. & N. E. FEDEROFF. 2002. The systematic status of the Italian wolf *Canis lupus*. *Acta Theriologica*, 47:333-338.



OKARMA, H. 1998. *Le loup en Europe Ed française*. Grands espaces, Orléans, Adpt. Christian Kempf 189 p.

OKARMA, H. & T. BUCHALCZYK. 1993. Craniometric characteristics of wolves *Canis lupus* from Poland. *Acta Theriologica*, 38(3):253-262.

OSBORN, H. F. 1907. *Evolution of Mammalian molar teeth*. The macmillan Company, New York, 250 p.




- PALMQVIST, P., A. ARRIBAS, B. MARTINEZ-NAVARRO. 1999. Ecomorphological study of large canids from the lower Pleistocene of southeastern Spain. *Lethaia*, 32:75-88.
- PALMQVIST, P., M. MENDOZA, A. ARRIBAS, D. R. GROCKE. 2002. Estimating the body mass of Pleistocene canids : discussion of some methodological problems and a new 'taxon free' approach. *Lethaia*, 35(4):358-360.
- PALOMBO, M. R. & R. SARDELLA. 2007. Biochronology and biochron boundaries: A real dilemma or a false problem? An example based on the Pleistocene large mammalian faunas from Italy. *Quaternary International*, 160:30-42.
- PALOMBO, M. R., R. SARDELLA, M. NOVELLI. 2008. Carnivora dispersal in Western Mediterranean during the last 2.6 Ma. *Quaternary International*, 179:176-189.
- PALOMBO, M. R. & A. M. F. VALLI. 2003-2004. Remarks on the biochronology of Mammalian faunal complexes from the Pliocene to the Middle Pleistocene in France. *Geologica Romana*, 37:145-163.
- PATOU, M. 1984. *Contribution à l'étude des Mammifères des couches supérieures de la grotte du Lazaret (Nice, A.-M.). Méthodes et résultats paléontologiques et paléthnographiques*. Université Pierre et Marie Curie - Thèse de Doctorat, Paris 6, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- PETRUCCI, M. 2007. *Analisi Sistemática dei Macromammiferi di Pirro Nord (Apricena, Foggia, Puglia)*, Université de Turin, Département des Sciences de la Terre, Turin, Thèse de Doctorat, 201 p.
- PIMENTA, V., I. BARROSO, F. ÁLVARES, J. CORREIA, G. FERRÃO DA COSTA, L. MOREIRA, J. NASCIMENTO, F. PETRUCCI-FONSECA, S. ROQUE, E. SANTOS. 2005. *Situação populacional do Lobo en Portugal. Resultados do Censo Nacional 2002/2003*. Instituto da Conservação da Natureza / Grupo Lobo, Lisboa, 158 p.
- PONS-MOYA, J. 1981. El *Canis etruscus* Major (*Carnivora, Mammalia*) del Villafranchiense terminal de la Cueva Victoria. *ENDINS*, 8:43-46.
- PONS-MOYA, J. 1987. Los carnivoros (*Mammalia*) de Venta Micena (Granada, España). *Paleontologia i evolucio*, Mem. spec. 1:109-128.


- PONS-MOYA, J. & M. CRUSAFONT PAIRO. 1978. El *Canis cipio* CRUSAFONT (1950), comparacion con los canidos del Plioceno y Pleistoceno europeo. *Acta Geologica Hispanica*, XIII(4):133-136.
- POPLIN, F. 1972. *Contribution à la morphologie et a la biométrie d'Alopex lagopus (Linné) et de Vulpes vulpes (Linné). Les renards d'Arcy-sur-Cure*, Thèse de doctorat, Paris VI, Paris, 148 p.
- POPLIN, F. 1976. *Les grands vertébrés de Gönnersdorf*. Franz Steiner Verlag GMBH, Wiesbaden, 184 Tab.; 110 Pl. 189p.
- PRAT, F. & C. THIBAUT. 1976. *Le gisement de Nauterie à la Romieu (Gers). Fouilles de 1967 à 1973. Nauterie I*. Mémoires du Muséum d'Histoire Naturelle, Nouvelle Série, Série C, Sciences de la Terre, Tome XXXV, 35 fig., XLIII tabl., VII pl., 82 p.
- PRENTICE, I. C., J. GUIOT, B. HUNTLEY, D. JOLLY, R. CHEDDADI. 1996. Reconstructing biomes from palaeoecological data : a general method and its application to European pollen data at 0 and 6 ka. *Climate Dynamics*, 12(3):185-194.
- PRUCCA, A. 2003. Caractérisation de l'impact des Loups sur des ossements d'Herbivores (Cerfs de Virginie, Orignaux, Bisons) : Etude des modifications infligées par des Loups captifs et sauvages Nord-Américains. Mémoire de DEA 2003- Université de Provence, 135p.



- RAMADE, F. 1994. *Eléments d'écologie. Ecologie fondamentale*. Ediscience international, Paris, 2^e édition, 576 p.
- RENDU, W. 2007. *Planification des activités de subsistance au sein du territoire des derniers Moustériens*, Université de Bordeaux 1, Préhistoire et Géologie du Quaternaire, Thèse de doctorat, 352 p.
- REYMENT, R. A. 1991. *Multidimensional Paleobiology*. Pergamon Press, New York.
- RIGAUD, J.-P. 1982. *Le Paléolithique en Périgord : Les données du sud-ouest sarladais et leurs implications*, Université de Bordeaux 1, Bordeaux, Thèse de Doctorat, 2t. ; 493 p.

- ROBERT, B. 2010. *Analyse faunique et taphonomique du secteur arrière de l'Igue du Gral: Apport à la connaissance paléontologique et géologique du remplissage*. Université de Bordeaux 1, Mémoire de Master 2.
- ROGER, J. 1974. *Paléontologie générale*, Paris, Masson et Cie, 419 p.
- ROHLF, F. J., L. F. MARCUS. 1993. A Revolution in Morphometrics. *TREE*, 8(4):129-132.
- ROOK, L. 1993. *I cani dell'Eurasia dal Miocene superiore al Pleistocene medio*, Università Modena, Bologna, Firenze, Thèse de doctorat, Roma "La Sapienza", 131 p.
- ROOK, L. & D. TORRE. 1996a. The latest Villafranchian - early Galerian small dogs of the Mediterranean area. *Acta zool. cracov.*, 39(1):427-434.
- ROOK, L. & D. TORRE. 1996b. The wolf-event in western Europe and the beginning of the Late Villafranchian. *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, H8:495-501.
- ROSENZWEIG, M. L. 1968. The strategy of body size in mammalian carnivores. *Am. Midl. Nat.*, 80:299-315.
- ROUSSEAU, E. 2006. *Anthologie du Loup*, Paris, Delachaux et Niestlé, 319 p.
- ROUZAUD, F. 1997. Tarn-et-Garonne, Saint-Antonin-Noble-Val, Igue des Rameaux, p. 3. In M. Vidal and J. Jaubert (Dir.), *L'archéologie des régions Centre, Midi-Pyrénées, Nord-Pas-de-Calais*. Volume CD-Rom, Notice 82155ab. Gallia informations.
- ROUZAUD, F., M. SOULIER, J. P. BRUGAL, J. JAUBERT. 1990. L'Igue des Rameaux (Saint-Antonin-Noble-Val, Tarn-et-Garonne). Un nouveau gisement du Pléistocène moyen. Premiers résultats. *PALEO*, 2:89-106.
- ROUZAUD, F., M. SOULIER, J. P. BRUGAL. 1991. *Compte rendu des recherches effectuées dans l'Igue des Rameaux (Saint-Antonin-Noble-Val, Tarn-et-Garonne)*, rapport de fouille programmée, 15 p.
- 
- SARDELLA, R. & M. R. PALOMBO. 2006. *The Plio-Pleistocene boundary : which significance for the so called "wolf-event"? Evidences from westren Europe*. Colloque Q5 : Le Quaternaire, limites et spécialités, Muséum National d'Histoire naturelle de Paris, 18:65-71.

- SCHAEFER, H. 1969. Zwei Caniden-Reste (Carnivora, Mammalia) aus dem Altpleistozän von Süssenborn bei Weimar. *Paläont. Abh., Berlin*, 3(3-4):757-760.
- SILLERO-ZUBIRI, C., M. HOFFMANN, D. W. MACDONALD. 2004. *Canids : Foxes, Wolves, Jackals and Dogs. Status Survey and Conservation Action Plan*. IUCN/SSC Canid Specialist Group, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 430 p.
- SIMPSON, G. G. 1941. Large Pleistocene Felines of North America. *American Museum Novitates*, 1136:1-27.
- SIMPSON, G. G. 1961. *Principles of animal taxonomy*. Columbia University Press, New York.
- SIMPSON, G. G., A. ROE, R. C. LEWONTIN. 2003. *Quantitative zoology*, Mineola, New York, Dover publications, Inc. 440 p.
- SINGER, F. J. & J. DALLE-MOLLE. 1985. The Denali ungulate-predator system. *Alces*, 21:339-358.
- SIRACUSA, A. M. & M. LO VALVO. 2004. Confronti craniometrici tra Lupi (*Canis lupus*) dell' Italia continentale e della Spagna : Primi dati. *Hystrix It. J. Mamm.*, 15(2):31-38.
- SIRAKOV, N., J.-L. GUADELLI, S. IVANOVA, S. SIRAKOVA, M. BOUDADI-MALIGNE, I. DIMITROVA, P. FERNANDEZ, C. FERRIER, A. GUADELLI, N. IORDANOVA, M. KOVATCHEVA, I. KRUMOV, J.-C. LEBLANC, V. MITEVA, V. POPOV, R. SPASSOV, S. TANEVA, T. TSANOVA. 2010. An ancient continuous human presence in the Balkans and the beginnings of human settlement in western Eurasia: A Lower Pleistocene example of the Lower Palaeolithic levels in Kozarnika cave (North-western Bulgaria). *Quaternary International*, 223-224:94-106.
- SOERGEL, V. H. W. 1925. Die Säugetierfauna des altdiluvialen Tonlagers von Jockgrim in der Plalz. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft a. Abhandlungen*, 77(3-4):405-438.
- SOTNIKOVA, M. V. 2001. Remains of Canidae from the lower Pleistocene site of Untermaßfeld, p. 607-632, *Das Pleistozän von Untermaßfeld bei meiningen (Thüringen)*. Volume 2, Bonn.
- SOTNIKOVA, M. V. & L. ROOK. 2010. Dispersal of the Canini (Mammalia, *Canidae* : *Caninae*) across Eurasia during the late Miocene to early Pleistocene. *Quaternary International*, 212:86-97.

- SOTNIKOVA, M. V. & V. V. ТИТОВ. 2009. Carnivora of the Tamaian faunal unit (the Azov Sea area). *Quaternary International*, 201(1-2):43-52.
- SPASSOV, N. 1997. Villafranchian succession of mammalian megafaunas from Bulgaria and the biozonation of South-East Europe. *Mémoires et Travaux E.P.H.E. de l'Institut de Montpellier*, 21:669-676.
- SPASSOV, N. 1998. A new Late Villafranchian locality of vertebrate fauna - Slivnitsa (Bulgaria) and the carnivore dispersal events in Europe on the Pliocene/Pleistocene boundary. *Historia Naturalis Bulgarica*, 9:101-113.
- STEBBINS, G. L. 1950. *Variation and evolution in Plants*. Colombia Univ. Press, New-York, 643 p.
- SUIRE, C. 1969. *Contribution à l'étude du genre Canis d'après des vestiges recueillis dans quelques gisements pléistocènes du Sud-Ouest de la France*, Thèse de doctorat, Université de Bordeaux I, Bordeaux, 2 vol. (179p., 213 tab., 174 graph., 168 fig.)
- SYLVESTER-BRADLEY, P. C. 1956. *The species concept in Palaeontology*. The Systematics association, London, 145 p.
- 
- TEDFORD, R. H. & Z. QUI. 1996. A new canid genus from the Pliocene of Yushe, Shanxi Province. *Vertebrate Palasiatica*, 34:27-40.
- TEILHARD DE CHARDIN P. & J. PIVETEAU. 1930. Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Annales de Paléontologie*, XIX:1-134.
- TERZEA, E. 1996. Biochronology of the Pleistocene deposits at Betfia (Bihor, Romania). *Acta zool. cracov.*, 39(1):531-540.
- THENIUS, E. 1954. Die Caniden (Mammalia) aus dem Altquartar von Hundsheim (Niederösterreich) nebst Bemerkungen zur Stammesgeschichte der Gattung Cuon. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen*, 99:230-286.
- THOUVENY, N. & E. BONIFAY. 1984. New chronological data on European Plio-Pleistocene faunas and hominid occupation sites. *Nature*, 308:355-358.

- TINTANT, H. 1963. *Les Kosmocératidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale*, Paris, P.U.F.
- TORRE, D. 1967. I cani Villafranchiani della Toscana. *Palaeontographia italica*, LXIII:113-136.
- TORRE, D. 1974. Affinitá dentali del cane della grotta di l'Escale. *Rivista Italiana di Paleontología e Stratigrafia*, 80(1):147-156.
- TORRE, D., A. ALBIANELLI, A. AZZAROLI, G. FICCARELLI, M. MAGI, G. NAPOLEONE, M. SAGRI. 1993. Paleomagnetic calibration of the late Villafranchian mammalian faunas from the Upper Valdarno, Central Italy. *Memorias Societa Geologica Italiana*, 49:335-344.
- TORREGROSA, V. 2010. *Analisis ecomorphologico de grandes carnivoros del Plio-Pleistoceno (Familias Canidae, Hyaenidae y Felidae)*, Universidad de Malaga, Departamento de Ecologia y Geologia, Malaga, Thèse de Doctorat, 238 p.
- TOURNEPICHE, J.-F. 1985. Biochronologie des faunes antewürmiennes de Charente. *Bulletin de la Société d'anthropologie du Sud-Ouest*, XX (2-3):131-143.
- TSOUKALA, E. & BONIFAY, M.-F. 2004. The early pleistocene carnivores (*Mammalia*) from Ceyssegues (Haute-Loire). *PALEO*, 16:193-242.
- TURNER, A. 1981. *Aspects of the Palaeoecology of Large Predators, including Man, during the British Upper Pleistocene, with particular emphasis on Predator-Prey Relationships*, University of Sheffield, Department of Prehistory and Archaeology, Thèse de Doctorat, 2 vol. p.
- TURNER, A. 1992. Large carnivores and earliest European hominids : changing determinants of resource availability during the Lower and Middle Pleistocene. *Journal of Human Evolution*, 22:109-126.
- TURNER, A. 1995. Evidence for Pleistocene contact between the British Isles and the European Continent based on distributions of larger carnivores. *Geological Society*, 96:141-149.
- TURNER, A. 1999. Larger carnivores (*Mammalia*, *Carnivora*) from West-bury-sub-Mendip, Somerset, p. 175-193. In P. Andrews, J. Cook, A. Currant, and C. Stringer (eds.), *The Natural History Museum Excavations 1976-1984*. Western Academic and Specialist Press, Bristol.
- TURNER, A. 2009. The evolution of the guild of large *Carnivora* of the British Isles during the Middle and Late Pleistocene. *Journal of Quaternary Science*, 24(8):991-1005.



UERPMMANN, H. P. 1982. Faunal remains from Shams-ed-Din Tannira, a Halafian site in northern Syria. *Berytus*, 30:3-52.



VALENSI, P. 1994. *Les grands mammifères de la grotte du Lazaret, Nice. Etude paléontologique et biostratigraphique des carnivores. Archéozoologie des grandes faunes.* Muséum National d'histoire Naturelle à l'Institut de Paléontologie Humaine, Quaternaire : Géologie, Paléontologie humaine, Préhistoire, Paris, Thèse de Doctorat.

VALLI, A. M. F. & C. GUÉRIN. 2000. Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France: Les *Cervidae* (*Mammalia*, *Artiodactyla*). *Cahiers scientifiques, Muséum de Lyon*, fasc. 1:8 fig., 12 tabl., 12 pl., 41.

VAN VALKENBURGH, B. 1990. Skeletal and dental predictors of body mass in carnivores, p. 181-205; 183 Tabl. In J. Damuth and B. J. MacFadden (eds.), *Body size in Mammalian Paleobiology : Estimation and Biological implications*. Cambridge University Press.

VAN VALKENBURGH, B. & T. SACCO. 2002. Sexual dimorphism, social behavior, and intrasexual competition in large pleistocene carnivorans. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22(1):164-169.

VIGNE, J.-D. 2005. L'humérus de chien magdalénien de Erralla (Gipuzkoa, Espagne) et la domestication tardiglaciare du loup en Europe. *MUNIBE*, (Anthropologia-Arkeologia) 57 Homenaje a Jesus Altuna: 279-287.

VILA, C., I. R. AMORIN, J. A. LEONARD, D. POSADA, J. CASTROVIEJO, F. PETRUCCI-FONSECA, K. A. CRANDALL, H. ELLEGREN, R. K. WAYNE. 1999. Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf *Canis lupus*. *Molecular Ecology*, 8:2089-2103.

VON DEN DRIESCH, A. 1976. *A guide to the measurement of animal bones from archeological sites*. Peabody Museum, Bull. 1, Harvard University.



WAYNE, R. K., N. LEHMAN, M. W. ALLARD, R. L. HONEYCUTT. 1992. Mitochondrial DNA variability of the Gray Wolf : genetic consequences of population decline and habitat fragmentation. *Conservation Biology*, 6(4):559-569.

WAYNE, R. K. & C. VILA. 2003. Molecular genetic studies of Wolves, p. 218-238. In L. D. Mech and L. Boitani (eds.), *Wolves. Behavior, Ecology, and Conservation*. The University of Chicago Press, Chigaco.

WHITE, P. J., K. RALLS, C. A. VANDERBILT WHITE. 1995. Overlap in habitat and food use between Coyotes and San Joaquin Kit Foxes. *The Southwestern Naturalist*, 40(3):342-349.

WIGGINTON, J. D. & F. S. DOBSON. 1999. Environmental influences on geographic variation in body size of western bobcats. *Canadian Journal of Zoology*, 77:802-813.



YOM-TOV, Y. & E. GEFFEN. 2006. Geographic variation in body size : the effects of ambient temperature and precipitation. *Oecologia*, 148:213-218.

Table des matières

| | |
|--|-----------|
| Remerciements | 3 |
| Introduction | 7 |
| Partie 1 : Les <i>Canidae</i> : Bilan des connaissances, Enjeux et cadre d'étude | 9 |
| I. Introduction générale | 11 |
| II. La grande Famille des <i>Canidae</i> , une phylogénie complexe | 11 |
| A. Le genre <i>Canis</i> , Linné 1758 : espèces actuelles, particularités et répartition | 12 |
| III. Apparition et Expansion du genre <i>Canis</i> en Europe occidentale | 14 |
| A. Premières mentions du genre en Europe occidentale | 14 |
| B. Le « Wolf event » | 15 |
| C. Dispersion du genre <i>Canis</i> au début du Pléistocène inférieur | 16 |
| IV. Les <i>Canis</i> pléistocènes d'Europe occidentale | 19 |
| A. Au Pléistocène inférieur : Une seule lignée ? Plusieurs espèces ? | 19 |
| 1. Eléments de diagnose des espèces décrites | 19 |
| 2. Historique du genre. Un point sur les espèces anciennement mentionnées dans la bibliographie | 26 |
| 3. Discussion sur le statut de ces espèces | 26 |
| B. Fin du Pléistocène inférieur - début du Pléistocène moyen : facteur biogéographique | 27 |
| 1. La « forme » <i>mosbachensis</i> | 27 |
| 2. Espèce ou sous-espèce ? | 28 |
| 3. <i>Canis</i> aff. <i>arnensis</i> , Rook 1993 | 29 |
| 4. Bilan sur cette période de « transition » | 30 |
| C. Les <i>Canis</i> de la fin de la deuxième moitié du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur | 30 |
| 1. Emergence des <i>Canis lupus sensu lato</i> | 30 |
| 2. Problématiques inhérentes à l'étude des <i>Canis lupus sensu lato</i> | 31 |
| V. Synthèse des connaissances et enjeux analytiques | 32 |
| Partie 2 : Aspects méthodologiques | 35 |
| I. Introduction sémantique et réflexions méthodologiques | 37 |
| A. La notion d'espèce | 37 |
| B. Population et notion de time-averaging | 38 |
| C. Les limites de la paléontologie | 39 |
| II. De l'actuel au fossile : le choix du matériel | 40 |
| A. Référentiel actuel pour l'espèce <i>Canis lupus</i> | 40 |
| 1. Un corpus européen | 40 |
| 2. La population de loups du Portugal | 42 |
| B. Les chacals actuels : <i>Canis adustus</i> , <i>Canis aureus</i> et <i>Canis mesomelas</i> | 43 |
| C. Transfert au fossile | 44 |
| 1. Le choix des séries fossiles étudiées | 44 |
| 2. Localisation des gisements étudiés | 45 |
| III. Méthodes d'analyses | 46 |
| A. Anatomie descriptive | 46 |
| B. Morphométrie : définitions et limites | 50 |
| C. Premier bilan méthodologique | 51 |
| IV. Morphométrie « traditionnelle » | 51 |
| A. Des mesures | 51 |
| B. Traitement statistique des données numériques | 58 |

| | |
|--|------------|
| 1. Tests statistiques..... | 58 |
| 2. Size Index Scaling Techniques (SIST et multi-SIST)..... | 59 |
| V. Morphométrie géométrique | 64 |
| A. Un point sur la morphométrie géométrique en trois dimensions | 65 |
| B. Morphométrie 2D : protocole et intérêts | 65 |
| VI. Taphonomie des ensembles..... | 69 |
| A. Utilité des unités quantitatives et de l'estimation de l'âge | 70 |
| 1. Méthodes d'estimation de l'âge | 70 |
| B. Remontages sur les restes de <i>Canis</i> | 72 |
| C. Spatialisation des données paléobiologiques | 72 |
| VII. Conclusions méthodologiques..... | 73 |
| | |
| Partie 3 : Éco-éthologie et variabilité des loups actuels | 75 |
| I. Données d'écologie générale..... | 77 |
| A. Répartition géographique..... | 77 |
| B. Espace vital et Territoire | 77 |
| 1. Facteurs extrinsèques conditionnant la présence du Loup..... | 77 |
| 2. Structuration de l'espace | 78 |
| 3. La meute..... | 80 |
| C. Taxinomie : la notion de sous-espèce | 81 |
| D. Les Lois de l'écologie..... | 82 |
| 1. Plusieurs lois, un débat..... | 82 |
| 2. Travaux antérieurs sur la taille des loups..... | 84 |
| E. Premières conclusions éco-éthologiques et implications pour le registre fossile..... | 85 |
| II. Référentiel..... | 86 |
| A. Quelle(s) donnée(s) métrique(s) pour une bonne estimation de la taille des individus ? | 87 |
| 1. Etat des connaissances | 87 |
| 2. Vers de nouveaux résultats..... | 89 |
| 3. Variabilité des populations actuelles..... | 92 |
| 4. Impact du dimorphisme sexuel sur la variabilité observée | 94 |
| 5. Variations de taille à l'échelle européenne | 98 |
| 6. Morphologie ostéologique et dentaire des loups actuels..... | 104 |
| III. Conclusions | 113 |
| | |
| Préambule concernant les séries fossiles étudiées | 115 |
| I. Informations générales | 117 |
| A. Quelques informations sur l'origine des restes étudiés..... | 117 |
| B. Représentativité du matériel..... | 117 |
| II. Présentation des résultats concernant les séries fossiles étudiées | 118 |
| | |
| Partie 4 : Les <i>Canis</i> du Pléistocène inférieur et du début du Pléistocène moyen | 119 |
| I. Un bilan spécifique nécessaire | 121 |
| A. Les <i>Canis</i> du Pléistocène inférieur comparés aux populations actuelles, un point sur les données biométriques. 121 | |
| 1. Données sur les dents supérieures..... | 122 |
| 2. Caractères morphologiques utilisés pour la diagnose des espèces..... | 124 |
| 3. Données biométriques sur les dents inférieures | 125 |
| II. Conclusions | 126 |
| | |
| Chapitre 1 : Ceyssaguet..... | 129 |
| I. Présentation générale du gisement | 131 |

| | | |
|---|---|-----|
| A. | Stratigraphie..... | 131 |
| B. | Associations fauniques..... | 132 |
| C. | Éléments de datation..... | 133 |
| II. | Les restes de <i>Canis</i> | 133 |
| A. | Matériel..... | 133 |
| 1. | Parties anatomiques et répartition spatiale..... | 133 |
| 2. | Variabilité et structure de population..... | 135 |
| B. | Description et attribution spécifique..... | 137 |
| 1. | Le crâne : caractères anatomiques généraux..... | 137 |
| 2. | Maxillaires et dents supérieures..... | 137 |
| 3. | Hémi-mandibules et dents inférieures..... | 141 |
| 4. | Discussion d'ordre phylétique à partir des données biométriques dentaires..... | 144 |
| 5. | Éléments du squelette post-crânien..... | 146 |
| III. | Conclusions..... | 151 |
| Chapitre 2 : La grotte de l'Escale | | 159 |
| I. | Présentation générale du gisement..... | 161 |
| A. | Stratigraphie..... | 161 |
| B. | Associations fauniques..... | 162 |
| C. | Éléments de datations et données paléoclimatiques..... | 163 |
| D. | Informations d'ordre taphonomique..... | 164 |
| II. | Les restes de <i>Canis</i> | 165 |
| A. | Représentation anatomique..... | 166 |
| B. | Données populationnelles..... | 166 |
| 1. | Origine des dépôts..... | 166 |
| 2. | Dimorphisme sexuel et stature des individus..... | 167 |
| C. | Caractères morphologiques généraux..... | 170 |
| 1. | Le crâne..... | 170 |
| 2. | Maxillaires et dents supérieures..... | 172 |
| 3. | Hémi-mandibules et dents inférieures..... | 174 |
| 4. | Éléments du squelette post-crânien..... | 181 |
| 5. | Premier bilan morphométrique sur les <i>Canis</i> de la grotte de l'Escale..... | 184 |
| III. | Comparaisons et attribution spécifique..... | 185 |
| A. | Attribution spécifique..... | 186 |
| 1. | Éléments crâniens et dentaires..... | 186 |
| 2. | Éléments du squelette post-crânien..... | 188 |
| B. | <i>Canis mosbachensis</i> en Europe..... | 189 |
| 1. | La question du statut de <i>mosbachensis</i> | 189 |
| 2. | Premières informations phylétiques..... | 190 |
| IV. | Conclusions..... | 191 |
| Partie 5 : Les <i>Canis</i> de la deuxième moitié du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur | | 213 |
| Chapitre 1 : Lunel-Viel 1 | | 215 |
| I. | Présentation du gisement de Lunel-Viel..... | 217 |
| A. | Stratigraphie et taphonomie..... | 217 |
| B. | Associations fauniques..... | 218 |
| C. | Éléments de datations..... | 219 |
| II. | Les restes de grands <i>Canidae</i> | 219 |
| A. | Représentation anatomique..... | 220 |
| 1. | Données biologiques..... | 220 |
| 2. | Stature et dimorphisme sexuel..... | 221 |

| | | |
|---|--|------------|
| B. | Description anatomique et données biométriques..... | 222 |
| 1. | Le crâne..... | 222 |
| 2. | Maxillaires et dents supérieures..... | 225 |
| 3. | Mandibules et dents inférieures..... | 227 |
| 4. | Éléments du squelette post-crânien..... | 230 |
| a) | Le membre antérieur..... | 230 |
| b) | Le membre postérieur..... | 231 |
| c) | Le Squelette axial..... | 231 |
| III. | Conclusions..... | 232 |
| Chapitre 2 : L'Igüe des Rameaux..... | | 239 |
| I. | Découverte et présentation du gisement..... | 241 |
| A. | Stratigraphie de l'aven..... | 241 |
| B. | Liste faunique et éléments de datation..... | 242 |
| C. | Taphonomie des ensembles..... | 244 |
| II. | Les restes de <i>Canis</i> de l'aven..... | 245 |
| A. | Représentation anatomique et remontages..... | 245 |
| B. | Origine de l'accumulation des Canidés : informations populationnelles..... | 246 |
| 1. | La place des <i>Canis</i> dans l'aven..... | 246 |
| 2. | Spatialisation des données métriques..... | 249 |
| 3. | Stature et dimorphisme sexuel..... | 251 |
| C. | Analyse morphométrique..... | 253 |
| 1. | Les restes crâniens..... | 253 |
| 2. | Maxillaires et dents supérieures isolées..... | 254 |
| 3. | Hémi-mandibules et dents inférieures isolées..... | 256 |
| 4. | Le squelette post-crânien..... | 258 |
| III. | Conclusions..... | 260 |
| Chapitre 3 : Aven 1 de la Fage..... | | 273 |
| I. | Présentation du gisement..... | 275 |
| A. | Éléments de stratigraphie..... | 275 |
| B. | Corpus faunique..... | 275 |
| C. | Éléments de datation et taphonomie des ensembles..... | 276 |
| II. | Les restes de <i>Canis</i> | 276 |
| A. | Représentation anatomique..... | 276 |
| B. | Données biologiques..... | 277 |
| 1. | Stature..... | 277 |
| 2. | Dimorphisme sexuel..... | 278 |
| C. | Analyse morphométrique..... | 278 |
| 1. | Les restes crâniens, maxillaires et dents supérieures isolées..... | 278 |
| 2. | Hémi-mandibules et dents inférieures isolées..... | 280 |
| 3. | Le squelette post-crânien..... | 281 |
| III. | Conclusions..... | 282 |
| Chapitre 4 : Coudoulous I..... | | 287 |
| I. | Présentation du gisement de Coudoulous I..... | 289 |
| A. | Stratigraphie, éléments de datations et taphonomie des ensembles..... | 289 |
| B. | Liste faunique..... | 290 |
| II. | Les restes de <i>Canis</i> | 291 |
| A. | Données biologiques..... | 292 |
| 1. | Structure de population..... | 292 |
| 2. | Homogénéité de la population..... | 293 |

| | |
|--|-----|
| 3. Stature et sexe des individus | 294 |
| B. Analyses morphométriques | 295 |
| 1. Restes crâniens et dentaires | 295 |
| 2. Éléments du squelette post-crânien | 298 |
| a) Le membre antérieur | 298 |
| b) Le membre postérieur | 298 |
| III. Conclusions | 299 |
| Chapitre 5 : Aven de l'Arquet | 307 |
| I. Présentation du gisement | 309 |
| A. Stratigraphie | 309 |
| B. Liste Faunique | 310 |
| C. Éléments de datations | 310 |
| II. Les restes de <i>Canis</i> | 311 |
| A. Représentation anatomique | 312 |
| B. Données biologiques sur la population de l'Arquet | 313 |
| 1. Homogénéité de la population de l'Arquet | 313 |
| 2. Âge des individus et dimorphisme sexuel | 314 |
| 3. Stature de la population | 314 |
| C. Données morphométriques | 315 |
| 1. Éléments crâniens et dentaires | 315 |
| a) Éléments crâniens | 315 |
| b) Maxillaires et dents supérieures isolées | 316 |
| c) Hémi-mandibules et dents inférieures isolées | 317 |
| 2. Éléments du squelette post-crânien | 318 |
| a) Le membre antérieur | 318 |
| b) Le membre postérieur | 318 |
| III. Conclusions | 319 |
| Chapitre 6 : grotte de Jaurens | 331 |
| I. Présentation du gisement | 333 |
| A. Éléments de stratigraphie et datations | 333 |
| B. Association faunique | 333 |
| II. Les <i>Canis</i> de la grotte de Jaurens | 334 |
| A. Matériel et informations d'ordre populationnel | 334 |
| B. Stature et sexe des individus | 334 |
| C. Analyses morphométriques | 335 |
| 1. Éléments crâniens et dentaires | 335 |
| 2. Squelette post-crânien | 337 |
| III. Conclusions | 338 |
| Chapitre 7 : grotte de Maldidier | 345 |
| I. Présentation du gisement | 347 |
| A. Stratigraphie | 347 |
| B. Faune | 348 |
| C. Datations | 348 |
| II. Les restes de <i>Canis</i> | 349 |
| A. Matériel | 349 |
| B. Répartition spatiale des vestiges dans la grotte | 350 |
| C. Données biologiques | 350 |
| 1. Age et sexe des individus | 350 |
| 2. Stature | 351 |

| | | |
|--|--|-----|
| D. | Description morphologique et métrique | 351 |
| 1. | Le crâne | 351 |
| 2. | Maxillaires et dents supérieures isolées | 351 |
| 3. | Hémi-mandibules et dents inférieures isolées | 351 |
| 4. | Squelette post-crânien | 352 |
| III. | Conclusions | 352 |
| Chapitre 8 : L'Igue du Gral | | 359 |
| I. | Présentation du gisement | 361 |
| A. | Découverte et campagnes de fouille | 361 |
| B. | Topographie du gisement | 361 |
| C. | Stratigraphie, datations et composition du corpus faunique | 362 |
| II. | Les restes de loup | 363 |
| A. | Représentation anatomique | 363 |
| B. | Origine des loups dans l'aven et informations populationnelles | 364 |
| C. | Analyse spatiale de la distribution des ossements de loups dans l'aven : discussion taphonomique | 365 |
| 1. | Les remontages | 366 |
| 2. | Distribution spatiale des individus en fonction de leur stature | 368 |
| D. | Etude descriptive et comparative de la population de l'Igue du Gral | 370 |
| 1. | Parties crâniennes et dentaires | 370 |
| 2. | Éléments du squelette post-crânien | 371 |
| III. | Conclusions | 372 |
| Partie 6 : Synthèse et perspectives | | 379 |
| I. | Apport de l'étude des populations actuelles | 381 |
| II. | Evolution des <i>Canis</i> au cours du Pléistocène | 382 |
| A. | Les <i>Canis</i> du début Pléistocène inférieur | 382 |
| B. | Le statut de <i>mosbachensis</i> | 383 |
| C. | Deuxième moitié du Pléistocène moyen et Pléistocène supérieur : la lignée des <i>lupus</i> | 386 |
| D. | Phylogénie pléistocène | 391 |
| III. | Données paléoenvironnementales | 392 |
| IV. | Quelques perspectives | 394 |
| A. | L'Imbroglie des premières espèces | 394 |
| B. | Loup y es-tu ? | 395 |
| Bibliographie | | 397 |
| Table des matières | | 429 |
| Table des figures | | 435 |
| Liste des tableaux | | 442 |

Table des figures

| | |
|--|----|
| Figure 1 : Répartition actuelle des six espèces appartenant au genre <i>Canis</i> , source IUCN. A : <i>Canis adustus</i> ; B : <i>Canis aureus</i> ; C : <i>Canis latrans</i> ; D : <i>Canis lupus</i> ; E : <i>Canis mesomelas</i> ; F : <i>Canis simensis</i> | 13 |
| Figure 2 : Distribution comparée du genre <i>Canis</i> au cours de la biozone MNQ 16a (carte A) et des biozones 17 à 19 (carte B). Lézignan et Saint-Vallier sont figurés par une étoile grisée car des restes attribués au genre <i>Canis</i> y ont été décrits sans qu'une détermination spécifique soit établie. | 17 |
| Figure 3 : Cadre chrono-biostratigraphique d'étude. D'après les données de Gibbard & Cohen 2008 et Palombo & Valli 2003-2004..... | 18 |
| Figure 4 : Morphologie de <i>Canis arnensis</i> . A : Poggio Rosso : Héli-mandibule droite IGF 8683V ; B : Mandibule du Valdarno supérieur IGF 868. C : Héli-maxillaire droit, Poggio Rosso IGF 8684V. Muséum de Florence, Italie. | 20 |
| Figure 5 : Morphologie de <i>Canis etruscus</i> . Héli-mandibule droite en vue vestibulaire (en haut à gauche) et linguale (en bas à gauche) IGF 856 provenant du Valdarno supérieur. Maxillaire de <i>Canis etruscus</i> en vue occlusale (à droite) IGF 4408 provenant d'Olivola. Muséum de Florence, Italie. | 22 |
| Figure 6 : Morphologie de <i>Canis senezensis</i> . Holotype : Héli-maxillaire droit, en vue occlusale (A) et vue linguale des prémolaires (B) 210987-UCB Lyon1, France. L'échelle mesure 5 cm. | 23 |
| Figure 7 : Morphologie de <i>Canis apolloniensis</i> , in Koufos & Kostopoulos 1997..... | 24 |
| Figure 8 : Morphologie de <i>Canis accitanus</i> . Crâne Holotype FP1-2001-0434 en vue latérale (A), vue sagittale (B) et vue ventrale (C) in Garrido & Arribas 2008..... | 25 |
| Figure 9 : Évolution de la longueur moyenne de la carnassière inférieures des <i>Canis</i> quaternaires du Sud-Est de la France. Modifié d'après Bonifay 1971..... | 31 |
| Figure 10 : Synthèse des schémas évolutifs actuellement proposés sur la lignée des <i>Canis</i> en Europe occidentale. A : schéma simplifié déduit des travaux de M.-F. Bonifay (1971) ; B : Hypothèse de deux lignées déduit des travaux de Soergel (1925) et proposée par Garrido & Arribas (2008) ; C : Hypothèse de l'évolution bio-géographique (Rook 1993, Rook et Torre 1996a)..... | 32 |
| Figure 11 : Schéma de représentativité des ossements. Adapté d'après Poplin 1972..... | 39 |
| Figure 12 : Localisation des populations de loups actuels utilisés dans notre référentiel..... | 40 |
| Figure 13 : Localisation des parcs naturels d'où proviennent les loups portugais étudiés : 10 proviennent du Parc de Peneda-Geres et 7 de Montesinho. Les trois autres spécimens proviennent des Parcs notés 3 à 5 sur la carte et localisés plus au Sud du pays. | 43 |
| Figure 14 : Localisation des gisements pléistocènes étudiés..... | 46 |
| Figure 15 : Dents déciduales de loup. À Gauche : Incisives et Canine déciduales gauches, supérieures en haut et inférieures en bas. Vues mésiales. En A : héli-maxillaire gauche, vue occlusale avec Ud2, Ud3 et Ud4 ; en B : Héli-mandibule droite, vue linguale, avec Ld2, Ld3 et Ld4..... | 47 |
| Figure 16 : Quatrième prémolaire inférieure (LP4) gauche, vue linguale..... | 48 |
| Figure 17 : Cuspides de la carnassière inférieure. Ici LM1 gauche en vue occlusale..... | 48 |
| Figure 18 : Orientation du sillon sur les prémolaires supérieures (en haut, ici coté droit) et sur les prémolaires inférieures (en bas, ici coté gauche). Les dents sont présentées en vue occlusale..... | 49 |
| Figure 19 : Schéma d'une carnassière supérieure (UP4) droite de loup en vue occlusale..... | 49 |
| Figure 20 : Schéma d'une première molaire supérieure (UM1) droite en vue occlusale..... | 49 |
| Figure 21 : Mesures crâniennes utilisées. Sur ces crânes (de gauche à droite : vue ventrale, vue caudale et vue dorsale) sont figurées les 22 mesures effectuées. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)..... | 52 |
| Figure 22 : Mesures effectuées sur les dents supérieures. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)..... | 52 |
| Figure 23 : Mesures effectuées sur les héli-mandibules et dents inférieures. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)..... | 53 |
| Figure 24 : Mesures sur les deux premières cervicales : Atlas et Axis. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976).53 | 53 |
| Figure 25 : Scapula. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)..... | 54 |
| Figure 26 : Humérus. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)..... | 54 |
| Figure 27 : Radius. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)..... | 55 |
| Figure 28 : Ulna. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)..... | 55 |
| Figure 29 : Métapode, phalange et carpiens. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976). Sont figurés sur la planche un métacarpien 3 gauche à valeur d'exemple de mesures pour l'ensemble des métapodes et une phalange 1, à valeur d'exemple pour les mesures effectuées sur les phalanges 1 et 2..... | 56 |
| Figure 30 : Coxal gauche, vue latérale..... | 56 |
| Figure 31 : Fémur. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)..... | 57 |
| Figure 32 : Tibia. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von den Driesh (1976)..... | 57 |
| Figure 33 : Calcaneus (en haut) et Talus (en bas)..... | 58 |
| Figure 34 : Exemple de diagramme détaillé obtenu par la méthode du VSI* sous SIST. Exemple basé sur la comparaison de 6 mesures crâniennes de deux populations de loups actuels : la population du Portugal faisant référence (en noir et intervalles associés en bleu) et la population de Bulgarie (en vert et intervalles associés en rouge). | 62 |
| Figure 35 : Exemple d'agglomérations hiérarchiques des matrices de distance, obtenues par ajustement aux moindres carrés (in Escarguel 2008) sur les données concernant 10 espèces actuelles et fossiles d'Equidés (données Eisenmann 1979 in Escarguel 2008). Sont figurés les arbres résultant de l'analyse des différences totales (T_T), des différences allométriques (T_A) et le vecteur de différence de taille isométrique moyenne (T_{mISD}). 1000 ré-échantillonnages, NS : < 60%..... | 63 |

| | |
|--|-----|
| Figure 36 : Réseaux Traversants Bootstrap associés aux matrices de distances (in Escarguel 2008) sur les données concernant 10 espèces actuelles et fossiles d'Equidés (données Eisenmann 1979 in Escarguel 2008). Sont figurés les réseaux issus de l'analyse des différences totales (N_T) et des différences allométriques (N_A)..... | 64 |
| Figure 37 : Exemple de crânes fossiles ayant subi des déformations sous la pression des sédiments. A : Ceyssaguet, Crâne (Cey-2-2621) en vue ventrale. B : L'Escale, Crâne (CD66-Hbase-9473) en vue latérale. L'échelle mesure 5cm..... | 65 |
| Figure 38 : Dispositif photographique..... | 67 |
| Figure 39 : Acquisition des points 2D sous tpsDig2. Landmarks utilisés pour l'analyse des UM1 (à gauche) et des LM1 (à droite)..... | 67 |
| Figure 40 : Etapes de la superposition procruste..... | 68 |
| Figure 41 : Conformation moyenne et résidus procrustes..... | 68 |
| Figure 42 : Exemple de grilles de déformations obtenues suite à l'étude de la conformation du maxillaire de trois races de chien. Les grilles de déformation obtenues pour les deux races de Bouledogue indiquent par rapport au consensus, un raccourcissement et un élargissement du palais (in Boudadi-Maligne 2010)..... | 69 |
| Figure 43 : Usure des incisives et canines (à gauche) et des carnassières (à droites) en fonction de l'âge des individus, in Gipson et al. 2000..... | 70 |
| Figure 44 : Structure d'âge des populations de Loups en France en fonction des classes d'âge utilisées. A partir des données de de Beaufort 1987..... | 71 |
| Figure 45 : Exemples de remontages. De gauche à droite : appariement (radius droit et gauche), restitution articulaire (au niveau de la suture palatine transverse) et raccord (partie proximale et partie distale d'un radius droit)..... | 72 |
| Figure 46 : Synthèse méthodologique..... | 74 |
| Figure 47 : Répartition géographique du Loup à travers le Monde, in Alderton 2004..... | 77 |
| Figure 48 : Structuration de l'espace de vie d'une meute de loup..... | 78 |
| Figure 49 : Coupe sagittale schématique d'une tanière de loup et exemple d'une entrée de tanière actuelle observée dans le parc scientifique du Gévaudan, Saint-Léger-de-Peyre..... | 79 |
| Figure 50 : Hiérarchie au sein de la meute..... | 80 |
| Figure 51 : Répartition des sous-espèces de loup en Eurasie d'après Nowak 1995 in Mech & Boitani 2003..... | 82 |
| Figure 52 : Longueur de la carnassière inférieure de loups modernes (en mm) en fonction des températures moyennes enregistrées en juillet et août. Sur le graphique sont figurées les moyennes avec un intervalle de confiance de 95 %. a : Russie et Nord de la Scandinavie ; b : Danemark ; c : Turquie ; d : Montagnes du Zagros ; e : Israël ; f : Arabie Saoudite. In Davis 1981..... | 85 |
| Figure 53 : Erreurs moyennes de prédiction (notées RMSEP) résultant de la régression PLS (Partial Least Squares)..... | 91 |
| Figure 54 : Matrice de variance/covariance des paramètres explicatifs (variables corrélées avec la stature des individus). Les variables les moins corrélées apparaissent en gris foncé..... | 92 |
| Figure 55 : Analyses bivariées de la dispersion de données ostéométriques (longueur et diamètre transverse) en fonction du sexe. Les données correspondent à 20 loups sexés provenant du Portugal. Les mâles sont figurés par un rond noir et les femelles par une croix..... | 96 |
| Figure 56 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des loups mâles du Portugal (en rouge) par rapport aux femelles (en noir) et après élimination de la différence moyenne de taille isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 97 |
| Figure 57 : Variation de la longueur maximale de la mandibule chez les femelles (à gauche), chez les mâles (au centre) et chez les individus des deux sexes confondus (à droite) en fonction de la température moyenne (en haut), de la longitude (au centre) et de la latitude (en bas)..... | 99 |
| Figure 58 : Variation de la longueur condylo-basale (à gauche) et de la longueur maximale de la mandibule (à droite) en fonction de la température moyenne (en haut), de la longitude (au centre) et de la latitude (en bas) sous lesquels évoluent les individus de notre référentiel européen. Sont également figurées les pays d'origines (Se : Suède ; Ru : Russie ; Fi : Finlande ; Pl : Pologne ; Pt : Portugal ; Bg : Bulgarie ; It : Italie) ayant que les régions (N : nord, O : ouest ; S : sud ; E : est)..... | 100 |
| Figure 59 : Variation de la longueur condylo-basale (en haut) et de la longueur maximale de la mandibule (en bas) en fonction du climat..... | 101 |
| Figure 60 : Répartition des biomes en Europe et données sur la Biomasse des Ongulés. D'après Ramade 1994, Prentice et al 1996, Delpech 1999..... | 103 |
| Figure 61 : Morphologie variable des prémolaires inférieures chez <i>Canis lupus</i> (vues linguales). En haut : rangée dentaire d'un loup dont la P2 ne porte pas de denticule postérieur et dont l'espace entre les prémolaires est nettement marqué. En bas, le denticule de la P2 est présent..... | 105 |
| Figure 62 : Morphologie variable de la première molaire supérieure de <i>Canis lupus</i> (vue occlusale). Les deux premiers schémas 1a et 1b, illustre l'étranglement médial variable. Sur la seconde molaire (1b) l'amincissement est plus marqué, la dent présente une torsion marquée vers le coté distal. La troisième molaire (2) présente du coté lingual, un dédoublement de l'hypocône. Le dernier exemple (3) illustre la présence sur quelques molaires supérieures d'un dédoublement au niveau du protocône..... | 105 |
| Figure 63 : Mesures utilisées pour discuter des différences de forme des crânes des loups européens..... | 106 |
| Figure 64 : Résultats des test HSD de Tukey menés sur les variables crâniennes des populations européennes étudiées. En grisé apparaissent les différences hautement significatives ($< 0,01$)..... | 107 |
| Figure 65 : Analyse canonique de variables conduite sur les mesures crâniennes de groupes de loups européens..... | 108 |
| Figure 66 : Diagramme obtenu par la technique du VSI modifié sous SIST. Ici la population de référence correspond aux loups d'Italie (modèle nul en noir et intervalle de confiance associé en bleu : à 95% tirets et 99% pointillés). La population de comparaison (trait vert et intervalle de confiance associé en rouge : à 95% tirets et 99% pointillés) regroupe les loups de Finlande. En orange est figurée la différence de taille isométrique moyenne et son intervalle de confiance (95% en trait épais et 99% en trait fin)..... | 109 |
| Figure 67 : Comparaison par technique VSI* des loups de Finlande (en rouge) par rapport à la population d'Italie (en noir) après élimination de la différence moyenne de taille isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 110 |
| Figure 68 : Comparaison des données VSI issues de la comparaison des loups de Pologne (en rouge) par rapport à la population de Bulgarie (en noir) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 111 |
| Figure 69 : Comparaison des données VSI issues de la comparaison des loups de Russie (en rouge) par rapport à la population de Pologne (en noir) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 112 |

| | |
|--|-----|
| Figure 70 : Analyse en coordonnées principales (ACoP) des matrices de distances allométriques sur laquelle sont figurés les résultats des Réseaux Traversants Bootstrap. NS : < 60% | 112 |
| Figure 71 : Variabilité comparée des DMD et DVL des carnassières supérieures des Canis du Pléistocène inférieur (carrés noirs), des loups actuels du Portugal (losanges gris) et de Bulgarie (triangles blancs), in Brugal & Boudadi-Maligne à paraître..... | 122 |
| Figure 72 : Résultats des test HSD de Tukey menés sur les données biométriques des dents supérieures des cinq espèces du genre Canis décrites dans la littérature. En grisé apparaissent les différences significatives (i.e.<0,05)..... | 123 |
| Figure 73 : Données VSI* issues de la comparaison des données sur les dents supérieures de Canis etruscus (en noir) par rapport à Canis arnensis (A), Canis apolloniensis (B), Canis senezensis (C) et Canis accitanus (D), après élimination des différences de taille isométrique moyenne. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 124 |
| Figure 74 : Morphologie comparée des premières molaires supérieures de Canis pléistocènes et holocènes. A (photo) et B (schéma légendé) de Canis accitanus de Fonelas P1, in Garrido et Arribas 2008 ; C : Canis etruscus d'Olivola ; D : Canis cf. mosbachensis de l'Escale ; E : Canis lupus de l'Igou des Rameaux et F : Canis lupus actuel de Bulgarie, in Brugal & Boudadi-Maligne à paraître. | 125 |
| Figure 75 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des dents inférieures de Canis etruscus (en rouge) par rapport à Canis arnensis (A) et Canis apolloniensis (B), après élimination des différences de taille isométrique moyenne. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 126 |
| Figure 76 : Photo du gisement de Ceysaguet en cours de fouille, in Croitor et Bonifay 2001..... | 131 |
| Figure 77 : Stratigraphie du gisement de Ceysaguet. Modifié d'après Tsoukala & Bonifay 2004..... | 132 |
| Figure 78 : Plan du gisement de Ceysaguet. Sont figurés en gris les carrés dans lesquels ont été retrouvés des restes attribués à Canis. Les deux photographies indiquent des zones dans lesquelles plusieurs restes ont été découverts en connexion anatomique. Dans le carré A19 (photo en haut à droite), un crâne une mandibule ainsi que trois cervicales étaient en connexion (CEY 2-2621). Dans le carré J15, l'extrémité d'une patte arrière droite (dont sont figurés les métatarsiens en bas à droite) était également en connexion..... | 135 |
| Figure 79 : Comparaison de la morphologie des carnassières supérieures (UP4) de loups actuels (Canis lupus, en haut) et des Canis de Ceysaguet (en bas) en vue occlusale. | 138 |
| Figure 80 : Comparaison de la morphologie des premières molaires supérieures (UM1) de loups actuels (Canis lupus (à droite) et des Canis de Ceysaguet (à gauche) en vue occlusale..... | 138 |
| Figure 81 : Relative Warp Analysis couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf) montrant l'agencement relatif des quatre landmarks de la UM1 chez Canis lupus (loups provenant de Bulgarie, Italie et Portugal), Canis de Ceysaguet et Canis mesomelas. Les deux axes représentent 76,06 % de la variance..... | 139 |
| Figure 82 : Données VSI* issues de la comparaison des données sur les dents supérieures des Canis de Ceysaguet (en rouge) par rapport à Canis etruscus (A) et Canis arnensis (B), après élimination des différences de taille isométrique moyenne. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 140 |
| Figure 83 : Relative Warp Analysis couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf) montrant l'agencement relatif des quatre landmarks de la UMI chez Canis lupus (de Bulgarie, Italie et Portugal), les Canis du Pléistocène inférieur (Ceysaguet, etruscus et arnensis) et Canis mesomelas. Les deux axes représentent 75,33 % de la variance. | 141 |
| Figure 84 : Morphologie de la rangée dentaire inférieure. A : Schéma de l'hémi-mandibule droite (2-CEY 2621) en vue occlusale. B : profil lingual des prémolaires inférieures..... | 142 |
| Figure 85 : Relative Warp Analysis couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf) montrant l'agencement relatif des cinq landmarks de la LM1 chez Canis lupus (loups provenant de Bulgarie, Italie et Portugal), les Canis de Ceysaguet et Canis mesomelas. Les deux axes représentent 64,13 % de la variance..... | 142 |
| Figure 86 : Diamètre mésio-distal des premières molaires inférieures en fonction du diamètre mésio-distal des deuxièmes molaires inférieures (en mm)..... | 143 |
| Figure 87 : Diagramme des différences allométriques sur les dents inférieures des Canis de Ceysaguet (en rouge) par rapport à Canis etruscus, après ajustement par la technique VSI* sous SIST. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 143 |
| Figure 88 : Relative Warp Analysis couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf) montrant l'agencement relatif des cinq landmarks de la LMI chez Canis lupus (de Bulgarie, Italie et Portugal), les Canis du Pléistocène inférieur (Ceysaguet, etruscus et arnensis) et Canis mesomelas. Les deux axes représentent 61,3 % de la variance. | 144 |
| Figure 89 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des Canis de Ceysaguet (en rouge) par rapport à une population de loups actuels (loups de Bulgarie, en noir – diagramme A) et à une population de chacals actuels (en noir – diagramme B) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 145 |
| Figure 90 : Analyse en coordonnées principales (ACoP) des matrices de distances allométriques sur laquelle sont figurés les résultats des Réseaux Traversants Bootstrap..... | 146 |
| Figure 91 : Morphologie comparée de l'extrémité distale des Humérus de Canis lupus (à gauche), du Canis de Ceysaguet (au centre) et de Canis mesomelas (à droite)..... | 147 |
| Figure 92 : Métatarsiens. A : Métatarsiens droits de Canis lupus (modifié d'après Brugal 2006) en vue dorsale. B : Métatarsiens droits Canis de Ceysaguet en vue palmaire. | 148 |
| Figure 93 : Données VSI* issues de la comparaison des Canis de Ceysaguet (en rouge) par rapport à une population de loups actuels du Portugal (en noir – diagramme du haut A) et à une population de chacals actuels (en noir – diagramme du bas B) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 149 |
| Figure 94 : Morphologie de l'atlas de loup moderne (Canis lupus photo modifiée d'après Brugal 2006) du Canis de Ceysaguet (2-CEY 5959) et de chacal (Canis mesomelas photo modifiée d'après Brugal 2006). A : vues dorsales ; B : vues crânielles..... | 150 |
| Figure 95 : Morphologie de l'axis en vue dorsale. A : Axis de loup actuel (modifié d'après Brugal 2006), B : Atlas de Canis de Ceysaguet 2-CEY 2621, C : Atlas de Chacal moderne (Canis mesomelas, modifié d'après Brugal 2006)..... | 151 |
| Figure 96 : Vue actuelle de la grotte de L'Escale. Cliché V. Vilovar, Service Départemental de l'Architecture et du Patrimoine des Bouches du Rhône..... | 161 |

| | |
|---|-----|
| Figure 97 : Coupe stratigraphique de la grotte de l'Escale. Modifié d'après relevé E. Bonifay et R. Panattoni in Coumont 2006 et Bonifay 1976.. | 162 |
| Figure 98 : Vertèbres cervicales de Canidé, retrouvées en connexion anatomique dans la grotte de l'Escale | 164 |
| Figure 99 : Raccord entre un fragment mésial d'hémi-mandibule gauche (A), provenant de la couche H et un fragment distal (B) de la couche C. Le fragment distal (CD66 C-5429) est présenté en vue linguale (B1) et en vue vestibulaire (B2)..... | 165 |
| Figure 100 : pathologies mandibulaires observées sur les Canis de la couche H de l'Escale. En A, perforation du talonide de la carnassière inférieure (vue occlusale A1) ; B : inflammation de la mandibule à l'aplomb des molaires inférieures, sur la face vestibulaire (B1) les perforations circulaires sont vraisemblablement liées à cette infection ; C : Inflammation du corps mandibulaire ayant entraînée la chute des tuberculeuses, alvéoles résorbées visibles en vue occlusale (C1). L'échelle mesure 5 cm pour les vues générales des hémi-mandibules (A, B et C) | 167 |
| Figure 101 : Diagnose sexuelle en fonction de la dispersion des données ostéométriques (longueur et diamètre transverse des os longs) des individus de la grotte de l'Escale. Les femelles sont figurés par une croix, les mâles par un cercle et les individus dont l'attribution reste incertaine, par un point | 168 |
| Figure 102 : Morphologie comparée de crânes de Canis. Crâne de loup actuel (<i>Canis lupus</i>) en vue inférieure (A-1, Muséum de Genève) et supérieure (A-2 modifié d'après Brugal 2006), Crâne CD66 H 7225 de l'ensemble 5 de la grotte de l'Escale en vue inférieure (B-1) et supérieures (B-2) et crâne de chacal actuel (<i>Canis aureus</i> Brugal 2006) en vue inférieure (C-1) et supérieure (C-2) | 170 |
| Figure 103 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* et suppression des différences moyennes de taille isométrique, de la morphométrie crânienne des Canis de l'Escale par rapport aux loups et chacals actuels. Le diagramme A figure les différences entre les loups (<i>Canis lupus</i> , en rouge) et les chacals actuels (<i>Canis mesomelas</i> , en noir). Sont ensuite figurées les comparaisons entre les Canis de l'Escale (en rouge diagramme B et C) et <i>Canis lupus</i> (diagramme B) et entre l'Escale et <i>Canis mesomelas</i> (diagramme C)..... | 171 |
| Figure 104 : Comparaison de la morphologie des carnassières supérieures (UP4 droites en vue occlusale) de loups et de chacals actuels (<i>Canis lupus</i> et <i>Canis mesomelas</i> , au centre), des Canis de Ceyssegues (en haut) et des Canis de la grotte de l'Escale (en bas)..... | 173 |
| Figure 105 : Relative Warp Analysis couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf) montrant l'agencement relatif des quatre landmarks de la UM1 des Canis de la grotte de l'Escale par rapport aux loups (<i>Canis lupus</i> de Bulgarie, Italie et Portugal), et chacals (<i>Canis mesomelas</i>) actuels. Les deux axes représentent 76,18 % de la variance | 173 |
| Figure 106 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* et suppression des différences moyennes de taille isométrique, de la morphométrie des dents supérieures des Canis de l'Escale (ens. 5) par rapport aux loups et chacals actuels. Le diagramme A figure les différences entre les loups (<i>Canis lupus</i> , en rouge) et les chacals actuels (<i>Canis mesomelas</i> , en noir). Sont ensuite figurées les comparaisons entre l'Escale (en rouge diag. B) et <i>Canis lupus</i> (en noir diag. B) et entre l'Escale (en rouge diag. C) et <i>Canis mesomelas</i> (en noir diag. C)..... | 174 |
| Figure 107 : L'Escale. Denticules surnuméraires au niveau du talonide de la carnassière inférieure. Sont figurés deux fragments d'hémi-mandibules provenant de l'ensemble 3, en haut CD66 C 1845 et en bas CD66 CD 590..... | 175 |
| Figure 108 : Relative Warp Analysis couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf) montrant l'agencement relatif des cinq landmarks de la LM1 chez <i>Canis lupus</i> (loups provenant de Bulgarie, Italie et Portugal), les Canis de l'Escale et <i>Canis mesomelas</i> . Les deux axes représentent 65,04 % de la variance..... | 176 |
| Figure 109 : Variation de la part sécante de la carnassière inférieure pour les Canis de l'Escale, les Canis du Pléistocène inférieur ainsi que pour les loups et chacals actuels..... | 176 |
| Figure 110 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* et suppression des différences moyennes de taille isométrique, de la morphométrie des mandibules et dents inférieures des Canis de l'Escale (ens. 5) par rapport aux loups et chacals actuels. Le diagramme A figure les différences entre les loups (<i>Canis lupus</i> , en rouge) et les chacals actuels (<i>Canis mesomelas</i> , en noir). Sont ensuite figurées les comparaisons entre les Canis de l'Escale (en rouge diagramme B et C) et <i>Canis lupus</i> (diagramme B) et entre l'Escale et <i>Canis mesomelas</i> (diagramme C)..... | 178 |
| Figure 111 : Surface broyeuse relative (RLGA) par rapport à la résistance relative de la mandibule dans l'axe sagittale entre LP3 et LP4 (IxP4). Ratio développés par Van Valkenburgh & Koepfli (1993) sur les Canidés actuels et réutilisés in Lyras et al. 2006. C: <i>Cynotherium sardous</i> ; X: <i>Xenocyon dubius</i> ; F: <i>Canis cf. falconeri</i> ; N: <i>Nyctereutes sinensis</i> ; A: <i>Canis adoxus</i> ; D: <i>Eucyon davisii</i> . Les cercles pleins représentent les Canidés avec un talonide bicuspidé, les cercles vides ceux ne possédant qu'une seule cuspidé..... | 179 |
| Figure 112 : Surface broyeuse relative (RLGA) par rapport à la résistance relative de la mandibule dans l'axe sagittale entre LP3 et LP4 (IxP4). Sont figurés par un losange plein, les individus de la grotte de l'Escale, tout ensembles sédimentaires confondus | 179 |
| Figure 113 : Dendrogrammes représentant en A la distance taxonomique moyenne (méthode UPGMA) et en B le coefficient de corrélation. Modifié d'après Torre 1974. | 180 |
| Figure 114 : Analyse en coordonnées principales (ACoP) des matrices de distances allométriques sur laquelle sont figurés les résultats des Réseaux Traversants Bootstrap. NS : < 60% | 181 |
| Figure 115 : Radius et Ulna provenant de l'ensemble 5 (couche H) de la grotte de l'Escale. | 182 |
| Figure 116 : Longueur de l'humérus en fonction de la longueur du radius chez trois espèces actuelles de Canidés (<i>Canis lupus</i> , <i>Canis aureus</i> et <i>Canis mesomelas</i>) et chez les Canis de la grotte de l'Escale. | 182 |
| Figure 117 : Résultats des test HSD de Tukey menés sur les indices de robustesse des éléments du membre antérieur. En grisé apparaissent les différences significatives (< 0,05)..... | 183 |
| Figure 118 : Comparaison des mesures crâniennes (en logarithme décimal) entre les populations de l'Escale (en trait continu) et d'Untermaßfeld (tirets)..... | 186 |
| Figure 119 : dispersion des diamètres mésio-distaux et vestibulo-linguales des carnassières de <i>Canis mosbachensis</i> d'Untermaßfeld et des Canis de l'Escale. | 187 |
| Figure 120 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* et suppression des différences moyennes de taille isométrique, de la morphométrie des mandibules et dents inférieures des Canis de l'Escale par rapport aux <i>Canis mosbachensis</i> d'Untermaßfeld. Le diagramme A figure les différences entre les Canis de l'ensemble 5 (en rouge) et Untermaßfeld (en noir). Et le diagramme B entre les Canis de l'ensemble 3 (en rouge) et Untermaßfeld (en noir) | 188 |
| Figure 121 : Plan des cavités de Lunel-Viel. Modifié d'après Bonifay 1981 et Le Grand 1994..... | 217 |
| Figure 122 : Stratigraphie de la grotte de Lunel-Viel 1. Modifié d'après relevés d'E. Bonifay, in M.-F. Bonifay 1971..... | 218 |

| | |
|--|-----|
| Figure 123 : Restes de jeunes <i>Canis</i> provenant de la grotte de Lunel-Viel 1. A à F : éléments gauches ; G à J : éléments droits. Les pièces A à E et G et H sont présentées en vue occlusale, F et J en vue vestibulaire et I en vue linguale. A : Hémi-maxillaire avec Ud3, Ud4 et germe de la UP4 ; B et C : germes de UP4 ; D : germe de UM1 ; E : hémi-maxillaire avec Ud3 et Ud4 ; F : Hémi-mandibule ; G : Hémi-maxillaire avec UP3 et UP4 en cours d'éruption ; H : Ud4 ; I : Ld3 et J : Hémi-mandibule avec Ld2 et Ld3 (cassée)..... | 221 |
| Figure 124 : diagramme de dispersion des diamètres vestibulo-lingual et méso-distal des canines supérieures des <i>Canis</i> de la grotte 1 de Lunel-Viel..... | 222 |
| Figure 125 : Comparaison de la morphologie des crânes de <i>Canis</i> de Lunel-Viel en A et des crânes de loups actuels (<i>Canis lupus italicus</i>), en B. Les crânes sont présentés en vue latérale (vues 1A et 1B) et supérieure (vues 2A et 2B)..... | 223 |
| Figure 126 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des <i>Canis</i> de Lunel-Viel 1 (en rouge) par rapport à plusieurs populations de loups actuels (en noir : En A : loups italiens ; en B : loups portugais et en C : loups bulgares) après élimination des différences de taille isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 224 |
| Figure 127 : schéma annoté d'un maxillaire de <i>Canis</i> de la grotte de Lunel-Viel..... | 225 |
| Figure 128 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des <i>Canis</i> de Lunel-Viel 1 (en rouge) par rapport aux loups actuels (en noir : loups bulgares) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 226 |
| Figure 129 : Relative Warp Analysis couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf). Agencement relatif des 4 landmarks de la UM1 des <i>Canis</i> de Lunel-Viel 1 (gris foncé) par rapport aux loups (<i>Canis lupus</i> de Bulgarie, Italie et Portugal), chacals (<i>Canis mesomelas</i>) actuels et les <i>Canis</i> de l'Escale (<i>mosbachensis</i>) et de Ceysaguet (<i>arnensis</i>). Les deux axes représentent 75,74 % de la variance..... | 226 |
| Figure 130 : Analyse en composante principale à partir de cinq mesures de la première molaire supérieure : DMD, DVL, DMD du paracône, DVL du paracône et DVL du métacône..... | 227 |
| Figure 131 : Hémi-mandibules de <i>Canis</i> de Lunel-Viel 1. A : LV1-2-3814 : hémi-mandibule gauche en vue vestibulaire ; B : LV1-9-1274 : hémi-mandibule gauche en vue linguale..... | 228 |
| Figure 132 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des données métriques sur les hémi-mandibules et dents inférieures des <i>Canis</i> de Lunel-Viel 1 (en rouge) par rapport aux loups actuels (en noir : loups bulgares) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 229 |
| Figure 133 : Relative Warp Analysis couplée aux grilles de déformation (tpsRelw © James Rohlf) montrant l'agencement relatif des cinq landmarks de la LM1 des <i>Canis</i> de la grotte de Lunel-Viel 1 par rapport aux loups (<i>Canis lupus</i> de Bulgarie, Italie et Portugal), chacals (<i>Canis mesomelas</i>) actuels et les <i>Canis</i> de l'Escale (<i>mosbachensis</i>) et de Ceysaguet (<i>arnensis</i>). Les deux axes représentent 61,22 % de la variance..... | 229 |
| Figure 134 : Morphologie des extrémités des os longs du membre antérieur des <i>Canis</i> de Lunel-Viel 1. A : Humérus droit, extrémité distale, vue antérieure ; B : Radius gauche, extrémité proximale, vue antérieure ; C : même os, vue proximale ; D : Ulna gauche, extrémité proximale, vue antérieure..... | 230 |
| Figure 135 : Diagramme de dispersion des données de robustesse du tibia. Rapport longueur maximale sur diamètre transverse distal. Sont figurés les individus actuels sexés et le tibia (LV1-5-16746) de <i>Canis</i> de Lunel-Viel 1..... | 231 |
| Figure 136 : Plan simplifié de la cavité. Modifié d'après Rouzaud et al. 1990. La flèche indique le Nord et les lettres, les secteurs de fouille..... | 241 |
| Figure 137 : Coupe longitudinale de l'Igüe des Rameaux et localisation des zones et secteurs fouillés..... | 241 |
| Figure 138 : Stratigraphie synthétique de la partie aval (secteurs E, F et G) et coupe transversale entre les secteurs F et G, in Rouzaud et al. 1990..... | 242 |
| Figure 139 : Répartition des individus dans les différents secteurs de l'Igüe des Rameaux. Pour 1 individu, nous n'avons pas de précision sur le secteur, seuls 73 individus sont donc figurés sur ce schéma..... | 245 |
| Figure 140 : Comparaison des structures de populations de l'Igüe des Rameaux (à gauche) et d'une population de loups actuels (d'après de Beaufort 1987)..... | 248 |
| Figure 141 : Exemples d'ossements de <i>Canis</i> portant des traces de manducation (ici enfoncements et enlèvement de matière spongieuse). A : Calcanéus droit RxF3Mc62-279 ; B : Ulna gauche RxF3Nc63-163 ; C : Ulna droite Rx91F4..... | 248 |
| Figure 142 : Analyse de mélange à partir du diamètre méso-distal des carnassières inférieures des <i>Canis</i> de l'ensemble 6 (couche 60 exclue) des Rameaux..... | 250 |
| Figure 143 : Analyse de mélange à partir du diamètre méso-distal des carnassières inférieures de l'ensemble des <i>Canis</i> des Rameaux..... | 251 |
| Figure 144 : diagramme de dispersion des diamètres vestibulo-lingual et méso-distal des canines supérieures de <i>Canis</i> de l'ensemble 6 (c60 exclue) de l'Igüe des Rameaux. Les points entourés correspondent aux canines droite et gauche d'un même individu..... | 252 |
| Figure 145 : Comparaison des meures crâniennes (en logarithme décimal) entre la population de l'Igüe des Rameaux (en trait continu épais), la population de Lunel-Viel 1 (trait continu fin) et la population de loups bulgares actuels (tirets)..... | 253 |
| Figure 146 : Igüe des Rameaux : Fragment de maxillaire gauche Rx90 G1N c62 72. L'échelle mesure 5 cm..... | 254 |
| Figure 147 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des <i>Canis</i> de l'Igüe des Rameaux (en rouge) par rapport aux loups actuels (en noir : loups bulgares) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 255 |
| Figure 148 : Dispersion du diamètre méso-distal et diamètre vestibulo-lingual des carnassières supérieures des <i>Canis</i> des gisements de Lunel-Viel I et de l'Igüe des Rameaux..... | 255 |
| Figure 149 : Igüe des Rameaux : Hémi-mandibule gauche de <i>Canis</i> , vue linguale..... | 256 |
| Figure 150 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des <i>Canis</i> de l'Igüe des Rameaux (en rouge) par rapport aux loups actuels (diagramme A - en noir : loups bulgares) et par rapport aux <i>Canis lupus lunellensis</i> de Lunel-Viel 1 (diagramme B - en noir) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 257 |
| Figure 151 : Dispersion des diamètres méso-distal et vestibulo-lingual (en mm) des carnassières inférieures des <i>Canis</i> des gisements de Lunel-Viel I et de l'Igüe des Rameaux..... | 258 |
| Figure 152 : Coupe stratigraphique de l'Aven I des Abîmes de La Fage. Modifié d'après Mourer-Chauviré et al. 2003..... | 275 |
| Figure 153 : diagramme de dispersion des diamètres vestibulo-lingual et méso-distal des canines supérieures des <i>Canis</i> de l'aven I de La Fage..... | 278 |

| | |
|---|-----|
| Figure 154 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des Canis de La Fage (en rouge) par rapport aux loups actuels après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 279 |
| Figure 155 : Dispersion du diamètre méso-distal et diamètre vestibulo-lingual des carnassières supérieures des Canis des gisements de La Fage (LF) Lunel-Viel I (LVI) et de l'Igüe des Rameaux (Rx)..... | 279 |
| Figure 156 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des Canis de La Fage (en rouge) par rapport aux Canis lupus lunellensis de l'Igüe des Rameaux (diagramme A) et aux loups actuels (diagramme B) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 280 |
| Figure 157 : Diagramme de dispersion du diamètre méso-distal et diamètre vestibulo-lingual des carnassières inférieures des Canis des gisements de La Fage (LF) Lunel-Viel I (LVI) et de l'Igüe des Rameaux (Rx)..... | 281 |
| Figure 158 : Plan des trois cavités de Coudoulous et emplacement des fouilles (dessin J. Jaubert) in Couchoud, 2006..... | 289 |
| Figure 159 : Log stratigraphique de Coudoulous I Nord et Sud et quelques dates radiométriques (DAO J. Jaubert) in Jaubert et al. 2005..... | 290 |
| Figure 160 : Coudoulous I, déцидуales de Canis : A : LdC gauche et B : Ud3 gauche..... | 293 |
| Figure 161 : Coudoulous I : Répartition des restes de Canidé dans l'ensemble inférieur du secteur nord. Projections zénitale (A), frontale (B) et sagittale (C). La flèche indique le Nord, l'échelle est donnée par les carrés de fouilles. Les raccords sont figurés en rouge, les appariements en bleu et les restitutions articulaires en jaune. | 293 |
| Figure 162 : Exemple de raccord effectué sur les restes de Canis de Coudoulous I. Raccord (B : vue proximale) entre deux fragments (A en vue latérale) de cavité glénoïde d'une scapula droite, l'un trouvé lors des fouilles Bonifay en 8b et l'autre, découvert en 2000 (fouille Jaubert) dans la couche 7c/d (les ensembles décrits étant par ailleurs les mêmes entre les deux fouilles)..... | 294 |
| Figure 163 : Diagramme de dispersion des diamètres vestibulo-lingual et méso-distal des canines supérieures des Canis de Coudoulous I..... | 295 |
| Figure 164 : Diagramme de dispersion du diamètre méso-distal et diamètre vestibulo-lingual des carnassières supérieures des Canis des gisements de l'Igüe des Rameaux (Rx), Lunel-Viel I (LVI), La Fage (LF), Coudoulous I (Coul) et Santenay (Sant)..... | 297 |
| Figure 165 : Diagramme de dispersion du diamètre méso-distal et diamètre vestibulo-lingual des carnassières inférieures des Canis des gisements de l'Igüe des Rameaux (Rx), Lunel-Viel I (LVI), La Fage (LF), Coudoulous I (Coul), Santenay (Sant) et Le Lazaret (Laz)..... | 298 |
| Figure 166 : Topographie de l'aven de l'Arquet. Barth & Farre in Gambéri et al. 2007..... | 309 |
| Figure 167 : Raccords effectués sur un tibia droit de Canis lupus, Aven de l'Arquet, Barjac (30) entre les fragments A4444, A4680 et A4370. Les trois fragments ont été prélevés lors de la désobstruction entre 10 et 16,3 m, l'échelle mesure 5 cm..... | 312 |
| Figure 168 : Raccord effectué sur un tibia gauche de Canis entre un fragment provenant de la désobstruction de l'aven et une portion de diaphyse retrouvée en 87 dans l'aven entre 18 et 19 mètres de profondeur, l'échelle mesure 5cm. | 312 |
| Figure 169 : Diagramme de dispersion des diamètres vestibulo-lingual et méso-distal (en mm) des canines supérieures de Canis de l'aven de l'Arquet. Sont figurés les valeurs moyennes obtenues pour chacun des deux sexes. Les points entourés correspondent à des canines appariées. | 314 |
| Figure 170 : Vue supérieure du crâne A310, le plus complet de l'aven de l'Arquet (échelle = 5 cm)..... | 315 |
| Figure 171 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des Canis de l'Arquet (en rouge sur A et B) par rapport aux loups actuels (loups du Portugal-diagA), Canis de l'Igüe des Rameaux (diag B) et ceux du Santenay (diag C en rouge) après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 317 |
| Figure 172 : Diagramme de dispersion du diamètre méso-distal et diamètre vestibulo-lingual des carnassières inférieures des Canis des gisements de l'Igüe des Rameaux (Rx), Lunel-Viel I (LVI), La Fage (LF), Coudoulous I (Coul), Santenay (Sant), Le Lazaret (Laz) in Valensi 1994 et l'aven de l'Arquet (Arq)..... | 318 |
| Figure 173: Plan de la grotte de Jaurens, in Guérin 1999..... | 333 |
| Figure 174 : Diagramme de dispersion des diamètres vestibulo-lingual et méso-distal (en mm) des canines supérieures de Canis de la grotte de Jaurens. | 335 |
| Figure 175 : Analyse en composante principale effectuée à partir de six mesures crâniennes. Sont ici figurés les loups actuels de Bulgarie et du Portugal en comparaison au crâne de Jaurens. Les deux composantes représentent 88,69% de la variance..... | 336 |
| Figure 176 : Diagramme de dispersion du diamètre méso-distal et diamètre vestibulo-lingual des carnassières inférieures des Canis des gisements de l'Igüe des Rameaux (Rx), Lunel-Viel I (LVI), La Fage (LF), Coudoulous I (Coul), Santenay (Sant), Le Lazaret (Laz), l'aven de l'Arquet (Arq) et la grotte de Jaurens (Jau)..... | 337 |
| Figure 177 : Comparaison après ajustement par la technique VSI* des données sur le membre antérieur des Canis de Jaurens (en rouge) par rapport aux loups actuels (loups du Portugal, en noir), après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets)..... | 337 |
| Figure 178 : Fouille de la grotte de Maldidier, septembre 1973 dir. J.-P. Rigaud..... | 347 |
| Figure 179 : Projection longitudinale des vestiges (2003-2004) dans la grotte Maldidier. Castel inédit..... | 350 |
| Figure 180 : Diagramme de dispersion du diamètre méso-distal et du diamètre vestibulo-lingual des carnassières inférieures des Canis des gisements du Pléistocène supérieur de l'aven de l'Arquet (Arq), la grotte de Jaurens (Jau) et la grotte Maldidier. | 352 |
| Figure 181 : Plan de la cavité, in Castel et al. 2008a..... | 361 |
| Figure 182 : Ossements de loup présentant des traces de consommation par un carnivore. A : Ulna gauche présentant un enlèvement de matière sur la partie proximale, un enfoncement et des traces de scoring sur la diaphyse. B : Partie distale de radius droit présentant de nombreuses traces de morsure sur la face postérieure. L'échelle mesure 5cm..... | 364 |
| Figure 183 : Diagramme de dispersion des diamètres vestibulo-lingual et méso-distal (en mm) des canines supérieures de Canis de l'Igüe du Gral. | 365 |
| Figure 184 : Répartition des restes de loup dans l'aven. Sont figurés les noms des carrés, le nombre de restes de loup par rapport aux NRD et le pourcentage que représente les restes de loup dans chaque carré..... | 366 |
| Figure 185 : Projection dans l'axe Sud-Nord, des restes de loup (Canis lupus) dans l'aven. L'échelle des altitudes (z abs) a été multipliée par deux pour une meilleure lisibilité..... | 366 |

| | |
|---|------------|
| <i>Figure 187 : Raccords et appariements effectués sur les restes de loup (Canis lupus) de l'Igue du Gral. Les quatre raccords ici présentés (A1 – A2 – A3 et A4) ont été effectués sur des humérus (A1 et A3) un tibia gauche (A2) et une hémi-mandibule gauche (A4). Les appariements ont été réalisés sur deux hémi-mandibules (B1, Castel et al. 2005) ainsi que sur deux humérus (B2). Les échelles mesurent 5 cm.....</i> | <i>367</i> |
| <i>Figure 188 : Analyse spatiale des raccords, restitutions articulaires et appariements effectués sur les loups provenant du fond de l'aven.....</i> | <i>368</i> |
| <i>Figure 189 : Vue zénitale de la répartition des individus dans l'aven. Dans le secteur du fond (encadré) la projection en Y des vestiges de loup dans le fond de l'aven montre la répartition des individus en fonction de leur stature. En bleu sont figurées les premières molaires inférieures de fort diamètre mésio-distal (DMD) et en violet, celles de faible DMD.....</i> | <i>369</i> |
| <i>Figure 190 : Hémi-mandibule gauche (O49-1256) de Canis lupus découverte lors de la campagne 2009. L'échelle mesure 5 cm.</i> | <i>369</i> |
| <i>Figure 191 : Analyse en composante principale à partir de cinq mesures de la première molaire supérieure (DMD, DVL, DMD du paracône, DVL du paracône et DVL du métacône) des Canis de Lunel-Viel 1, l'aven de l'Arquet et l'Igue du Gral.....</i> | <i>370</i> |
| <i>Figure 192 : Diagramme de dispersion des diamètres mésio-distal et vestibulo-lingual des carnassières inférieures des Canis des gisements du Pléistocène supérieur de l'aven de l'Arquet (Arq), la grotte de Jaurens (Jau) la grotte Maldidier et l'Igue du Gral.</i> | <i>371</i> |
| <i>Figure 193 : Vision synthétique des facteurs jouant un rôle dans la variabilité de taille et de formes, des populations de loups actuels.</i> | <i>381</i> |
| <i>Figure 193 : Les Canis du Pléistocène inférieur et du début du Pléistocène moyen, données biologiques concernant la coexistence de trois espèces. Ne sont figurés que les gisements cités dans le texte ou ceux attestant de l'extension chronologique des espèces.....</i> | <i>385</i> |
| <i>Figure 194 : Diagramme de dispersion figurant les diamètres mésio-distal et vestibulo-lingual moyens $\pm 1\sigma$, des populations de loups (Canis lupus) du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur. Bal VII : Balaruc VII, n=9 (Brugal 1981), LVI : Lunel-Viel 1*, n= 24; LF : aven 1 de La Fage*, n=7; Rx : Igue des Rameaux*, n= 82; Coul : Coudoulous I*, n=8; Sant : Santenay*, n=10; R-la-R : Romain-la-Roche, n=51 (Argant 2009); Laz : Lazaret, n= 8 (Valensi 1994); T-la-riv : Tourville-la-Rivière, n=10 (Descombes 1980); Arq : Arquet*, n=28; Viller : Villereversure*, n= 10; Malar : Marlarnaud, n=14 (Dufour 1989); Gral : Igue du Gral*, n=7; Jau : Jaurens*, n=15; Mald : Maldidier, n=3. Pour les gisements suivis d'une *, les mesures ont été effectuées par nos soins.....</i> | <i>388</i> |
| <i>Figure 195 : Diagramme de dispersion figurant les diamètres mésio-distal et vestibulo-lingual minimal moyens $\pm 1\sigma$, des populations de loups (Canis lupus) du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur. LF : aven 1 de La Fage, n=3; LVI : Lunel-Viel 1, n= 22; Coul : Coudoulous I, n= 7; Rx : Igue des Rameaux, n= 58; Viller : Villereversure, n= 4; Sant : Santenay, n= 4; Arq : Arquet, n= 27; Gral : Igue du Gral, n=10; Jau : Jaurens, n=8; Mald : Maldidier, n=3.....</i> | <i>389</i> |
| <i>Figure 196 : Analyse en composante principale réalisée à partir de cinq mesures de la première molaire supérieure (DMD, DVL mésial, DMD du paracône, DVL du paracône et DVL du métacône) de l'ensemble des Canis pléistocènes attribués à Canis lupus. Les deux axes expriment 93,23 % de la variance.....</i> | <i>390</i> |
| <i>Figure 197 : Diagramme de dispersion figurant les longueurs des rangées sécantes et broyeuses inférieures moyennes $\pm 1\sigma$, des populations de loups (Canis lupus sensu largo) du Pléistocène moyen et du Pléistocène supérieur. LF : aven 1 de La Fage, n=1 LVI : Lunel-Viel 1, n= 4; Rx : Igue des Rameaux, n= 13; Sant : Santenay, n= 1; Arq : Arquet, n= 5; Gral : Igue du Gral, n=4; Mald : Maldidier, n=1.</i> | <i>390</i> |
| <i>Figure 198 : Boxplot figurant l'évolution de la longueur maximale des calcaneus de Canis lupus au cours du Pléistocène moyen et Pléistocène supérieur. Les intervalles de variations sont figurés par les traits horizontaux extrêmes, les boîtes figurent les deux quartiles autour de la médiane (elle-même figurée par un trait horizontal). Les étoiles représentent les valeurs extrêmes.</i> | <i>391</i> |
| <i>Figure 200: Répartition chronologique des espèces appartenant au genre Canis au Pléistocène. Sont également figurés les principaux sites européens dans lesquels ces espèces sont reconnues. Le cadre figure le lien phylétique probable entre Canis mosbachensis et Canis lupus. Chronologie établie d'après Martin 1968, Brugal 1981, Turner 1992, Rook 1993, Spassov 1998, Garcia & Arsuaga 1999, Guérin 1999, Jaubert et al. 2005, Argant 2009, Martinez-Navarro et al 2009., Kahlke et al. 2010, Castel inédit.</i> | <i>392</i> |
| <i>Figure 200 : Evolution de la masse corporelle estimée des loups actuels (population du Portugal) et de la fin du Pléistocène supérieur. Les intervalles autour de la moyenne figurent en ordonnées les masses min et max estimées et en abscisses, les intervalles de confiance à 95% des datations absolues.</i> | <i>394</i> |

Liste des tableaux

| | |
|---|-----|
| Tableau 1: Liste des genres et espèces valides, appartenant à la famille des Canidae. Source ITIS, 2010 | 12 |
| Tableau 2 : Mesures en mm des dents inférieures de <i>Canis arnensis</i> . Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximales obtenues (min-max). D'après Rook 1993..... | 20 |
| Tableau 3 : Mesures en mm des dents supérieures de <i>Canis arnensis</i> . Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximales obtenues (min-max). D'après Rook 1993..... | 20 |
| Tableau 4 : Mesures en mm des dents inférieures de <i>Canis etruscus</i> . Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximale obtenues (min-max). D'après Rook 1993..... | 22 |
| Tableau 5 : Mesures en mm des dents supérieures de <i>Canis etruscus</i> . Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximale obtenues (min-max). D'après Rook 1993..... | 22 |
| Tableau 6 : Mesures en mm des dents supérieures de <i>Canis senezensis</i> | 23 |
| Tableau 7 : Mesures en mm des dents inférieures de <i>Canis apolloniensis</i> . Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximales obtenues (min-max). D'après Koufos & Kostopoulos 1997..... | 24 |
| Tableau 8 : Mesures en mm des dents supérieures de <i>Canis apolloniensis</i> . Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximales obtenues (min-max). D'après Koufos & Kostopoulos 1997..... | 24 |
| Tableau 9 : Mesures en mm des dents supérieures de <i>Canis accitanus</i> . Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximales obtenues. D'après Garrido & Arribas 2008..... | 25 |
| Tableau 10 : Mesures en mm des dents inférieures de <i>Canis mosbachensis</i> . Sont figuré la moyenne et les valeurs minimales et maximales obtenues (min-max). Le nombre de pièces mesurées n'est pas indiqué. D'après Soergel 1925..... | 27 |
| Tableau 11 : Mesures en mm des dents inférieures de <i>Canis mosbachensis</i> . Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximales obtenues (min-max). D'après Sotnikova 2001..... | 28 |
| Tableau 12 : Mesures en mm des dents supérieures de <i>Canis mosbachensis</i> . Sont figurés la moyenne, le nombre de pièces mesurées (n), l'écart-type et les valeurs minimales et maximales obtenues (min-max). D'après Sotnikova 2001..... | 28 |
| Tableau 13 : Description du référentiel considéré pour l'étude des populations de loups actuels..... | 41 |
| Tableau 14 : Description du référentiel considéré pour l'étude des populations de chacals actuels..... | 43 |
| Tableau 15 : Tableau synthétique des tests statistiques utilisés..... | 59 |
| Tableau 16 : Classes d'âge utilisées, corrélations avec les âges Gipson et al. 2000 et critères retenus pour la classification des individus..... | 71 |
| Tableau 17 : Synthèse des résultats des différents auteurs ayant travaillé spécifiquement sur la taille des mammifères..... | 84 |
| Tableau 18 : Masse corporelle moyenne calculée sur la population de loups du Portugal via l'utilisation de l'équation de Legendre & Roth 1988..... | 87 |
| Tableau 19 : Masse corporelle moyenne calculée sur la population de loups du Portugal via l'utilisation de l'équation de Palmqvist et al. 2002..... | 88 |
| Tableau 20 : Corrélations entre variables ostéométriques et la masse corporelle de l'animal. Sont figurés le coefficient de corrélation, la p-value, la fiabilité de la corrélation (** < 0,01 ; * < 0,05) et l'équation de régression calculée dans le cas d'une corrélation considérée comme fiable. En grisé apparaissent les variables communément utilisées dans la bibliographie..... | 89 |
| Tableau 21 : Corrélations entre variables ostéométriques et Longueur du corps de l'animal. Sont figurés le coefficient de corrélation, la p-value, la fiabilité de la corrélation (** < 0,01 ; * < 0,05) et l'équation de régression calculée dans le cas d'une corrélation fiable. En grisé apparaissent les variables communément utilisées dans la bibliographie..... | 90 |
| Tableau 22 : Tests des équations de régression sur quatre loups européens de masse corporelle connue..... | 92 |
| Tableau 23 : Écarts-types et coefficient de variation de la longueur condylo-basale et la longueur maximale de la mandibule chez les différentes populations européennes étudiées..... | 94 |
| Tableau 24 : Calcul de l'indice SSD et de l'intervalle de confiance à 95% associé à cet indice, à partir de la longueur condylo-basale du crâne, le diamètre mésio-distal de la canine supérieure et le diamètre mésio-distal de la carnassière inférieure pour les populations du Portugal, de Bulgarie, d'Italie, de Pologne et du district de Smolensk (Russie)..... | 95 |
| Tableau 25 : Calcul de l'indice SSD et de l'intervalle de confiance à 95% associé à cet indice, sur le membre postérieur. SSD calculés à partir des longueurs maximales et des diamètres transverses des tibia, fémur et calcaneus de vingt loups sexés du Portugal..... | 97 |
| Tableau 26 : Calcul de l'indice SSD et de l'intervalle de confiance à 95% associé à cet indice, sur le membre antérieur. SSD calculés à partir des longueurs maximales et des diamètres transverses des radius et humérus de vingt loups sexés du Portugal..... | 97 |
| Tableau 27 : Résultats des tests de Welch pour tous les couples testés par la technique du VSI* (- : pas de différence ; * : p < 0,1 ; ** : p < 0,01)..... | 110 |
| Tableau 28 : Variations morphométriques mises en évidence par l'étude des populations actuelles de loups européens..... | 114 |
| Tableau 29 : Ceyssaguet : décomptes des restes de <i>Canis</i> . Le nombre de restes (NR), nombre minimum d'individus de combinaison (NMIC), la quantité spécifique (Qsp), le nombre minimum d'éléments (MAU) ainsi que le pourcentage de survie sont figurés..... | 134 |
| Tableau 30 : Écarts-types et coefficients de variation de la surface de la carnassière inférieure et du DVL minimum de la carnassière supérieure pour la population de Ceyssaguet en comparaison à des populations de loups portugais et bulgares actuels..... | 135 |
| Tableau 31 : Estimation du poids moyen des <i>Canis</i> du gisement de Ceyssaguet..... | 136 |
| Tableau 32 : Mesures des canines supérieures des <i>Canis</i> de Ceyssaguet..... | 137 |
| Tableau 33 : Calculs des diamètres mésio-distaux moyens pour les deux sexes et indices SSD associé..... | 137 |
| Tableau 34 : Mesures en mm des incisives et des trois premières prémolaires supérieures des <i>Canis</i> de Ceyssaguet. Abréviations utilisées : UI incisive supérieure ; UC canine supérieure ; UP prémolaire supérieure ; Hmax hémi-maxillaire ; DMD diamètre mésio-distal ; DVL diamètre vestibulo-lingual..... | 153 |
| Tableau 35 : Mesures en mm de la carnassière et des molaires supérieures des <i>Canis</i> de Ceyssaguet. UM désigne les molaires supérieures, P la rangée des prémolaires et M la rangée des molaires..... | 153 |

| | |
|---|-----|
| Tableau 36 : Mesures en mm des hémi-mandibules (Hmdble), des incisives et des canines inférieures des Canis de Ceysaguet. L précède le rang de la dent pour spécifier qu'il s'agit de dents inférieures. | 154 |
| Tableau 37 : Mesures en mm des hémi-mandibules et prémolaires inférieures des Canis de Ceysaguet. | 154 |
| Tableau 38 : Mesures en mm des molaires et rangées dentaires inférieures des Canis de Ceysaguet. | 155 |
| Tableau 39 : Mesures en mm des humérus de Canis du gisement de Ceysaguet. | 155 |
| Tableau 40 : Mesures en mm des radius des Canis de Casa Inferno I et du Valdarno supérieur (conservation Muséum de Florence) ainsi que du Canis « accitanus » de Fonelas P-1 (Garrido & Arribas 2008). | 156 |
| Tableau 41 : Mesures en mm des radius de Canis du gisement de Ceysaguet. | 156 |
| Tableau 42 : Mesures en mm des ulnas des Canis du gisement de Ceysaguet. | 156 |
| Tableau 43 : Mesures en mm des ulnas de Canis etruscus et Canis arnensis de Casa Inferno I, du Valdarno supérieur et d'Olivola (conservation Muséum de Florence). | 156 |
| Tableau 44 : Mesures en mm des métacarpiens (Mtc) des Canis du gisement de Ceysaguet. | 157 |
| Tableau 45 : Mesures en mm des métacarpiens de Canis etruscus des gisements italiens de Casa Inferno I et de Olivola. | 157 |
| Tableau 46 : Mesures en mm du fémur de Canis du gisement de Ceysaguet. | 157 |
| Tableau 47 : Mesures en mm du tibia de Canis de Ceysaguet. | 157 |
| Tableau 48 : Mesures en mm des métatarsiens de Canis de Ceysaguet. | 157 |
| Tableau 49 : Mesures en mm des talus des Canis de Ceysaguet et de Canis etruscus d'Olivola. | 157 |
| Tableau 50 : Mesures en mm des calcaneus des Canis de Ceysaguet et de Canis etruscus d'Olivola. | 157 |
| Tableau 51 : Liste des espèces présentes dans la grotte de l'Escale, d'après Bonifay 1968, 1971, Chaline 1972, Mourer-Chauviré 1975b et Jeannet 1978. X indique la présence des espèces en fonction des couches. | 163 |
| Tableau 52 : Décomptes des remontages effectués sur les restes de Canis de la grotte de l'Escale. | 165 |
| Tableau 53 : Décomptes des restes de Canis étudiés. Le nombre de restes (NR) et nombre minimum d'individus de combinaison (NMIc) sont figurés pour les ensembles 3 et 5. | 166 |
| Tableau 54 : Calcul de l'indice SSD et de l'intervalle de confiance à 95% associé à cet indice, sur le membre antérieur. SSD calculés à partir des longueurs maximales et des diamètres transverses des radius et humérus des Canis de la couche H de la grotte de l'Escale. | 169 |
| Tableau 55 : Calcul de l'indice SSD et de l'intervalle de confiance à 95% associé à cet indice, sur le membre postérieur. SSD calculés à partir des longueurs maximales et des diamètres transverses des tibia et fémur des Canis de la couche H de la grotte de l'Escale. | 169 |
| Tableau 56 : Estimation du poids moyen des Canis de la grotte de l'Escale. | 169 |
| Tableau 57 : Données moyennes sur la part sécante des carnassières inférieures. Sont figurées le pourcentage moyen, l'écart-type et le nombre de carnassières utilisées. | 177 |
| Tableau 58 : Mesures des crânes de Canis de l'ensemble 5 de l'Escale. Les mesures sont en mm. | 192 |
| Tableau 59 : Mesures en mm des incisives, canines et premières prémolaires et molaires supérieures des Canis de l'ensemble 3 de l'Escale. | 192 |
| Tableau 60 : Mesures en mm des carnassières et molaires supérieures des Canis de l'ensemble 3 de l'Escale. | 193 |
| Tableau 61 : Mesures en mm des incisives, canines et premières prémolaires et molaires supérieures des Canis de l'ensemble 5 de l'Escale. | 194 |
| Tableau 62 : Mesures en mm des carnassières et premières molaires supérieures des Canis de l'ensemble 5 de l'Escale. | 195 |
| Tableau 63 : Mesures en mm des secondes molaires et des rangées dentaires supérieures des Canis de l'ensemble 5 de l'Escale. | 195 |
| Tableau 64 : Mesures en mm des hémi-mandibules, incisives inférieures des Canis de l'ensemble 3 de l'Escale. | 196 |
| Tableau 65 : Mesures en mm des canines inférieures et diastèmes des Canis de l'ensemble 3 de l'Escale. | 196 |
| Tableau 66 : Mesures en mm des hémi-mandibules et prémolaires inférieures des Canis de l'ensemble 3 de l'Escale. | 197 |
| Tableau 67 : Mesures en mm des hémi-mandibules, des troisièmes et quatrièmes prémolaires et des molaires inférieures des Canis de l'ensemble 3 de l'Escale. | 198 |
| Tableau 68 : Mesures en mm des hémi-mandibules et incisives inférieures des Canis de l'ensemble 5 de l'Escale. | 199 |
| Tableau 69 : Mesures en mm des canines et diastèmes inférieurs des Canis de l'ensemble 5 de l'Escale. | 200 |
| Tableau 70 : Mesures en mm des hémi-mandibules et des prémolaires inférieures des Canis de l'ensemble 5 de l'Escale. | 201 |
| Tableau 71 : Mesures en mm des molaires inférieures des Canis de l'ensemble 5 de l'Escale. | 202 |
| Tableau 72 : Mesures en mm des rangées dentaires inférieures des Canis de l'ensemble 5 de l'Escale. | 203 |
| Tableau 73 : Mesures en mm des humérus des Canis des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale. | 204 |
| Tableau 74 : Mesures en mm des radius des Canis des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale. | 205 |
| Tableau 75 : Mesures en mm des ulnas des Canis des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale. | 206 |
| Tableau 76 : Mesures en mm des métacarpiens des Canis des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale. | 207 |
| Tableau 77 : Mesures en mm des fémurs des Canis des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale. | 208 |
| Tableau 78 : Mesures en mm des tibias des Canis des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale. | 209 |
| Tableau 79 : Mesures en mm des calcaneus des Canis des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale. | 210 |
| Tableau 80 : Mesures en mm des talus des Canis des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale. | 210 |
| Tableau 81 : Mesures en mm des métatarsiens des Canis des ensembles 3 et 5 de la grotte de l'Escale. | 211 |
| Tableau 82 : Mesures en mm des phalanges des Canis de l'ensemble 5 de la grotte de l'Escale. | 211 |
| Tableau 83 : Liste faunique des mammifères par ensemble stratigraphique, d'après Fosse 1994. Les croix sont fonction de l'abondance relative des espèces, x = présent ; xx = abondant. | 219 |
| Tableau 84 : Décomptes des restes de Canis provenant de la grotte de Lunel-Viel 1. Le nombre de restes (NR) et le nombre minimum d'individus de combinaison (NMIc) sont figurés pour les deux ensembles stratigraphiques. | 220 |
| Tableau 85 : Estimation du poids moyen des Canis de la grotte de Lunel-Viel 1. | 222 |
| Tableau 86 : Mesures des crânes de Canis de Lunel-Viel 1 (en mm). | 223 |
| Tableau 87 : Mesures en mm des incisives et des deux premières prémolaires supérieures des Canis de Lunel-Viel 1. | 233 |
| Tableau 88 : Mesures en mm des troisièmes et quatrièmes prémolaires et des molaires supérieures des Canis de Lunel-Viel 1. | 234 |

| | |
|--|-----|
| Tableau 89 : Mesures en mm des rangées dentaires supérieures des Canis de Lunel-Viel 1..... | 234 |
| Tableau 90 : Mesures en mm des hémi-mandibules, incisives et canines inférieures des Canis de Lunel-Viel 1..... | 235 |
| Tableau 91 : Mesures en mm des prémolaires et des carnassières inférieures des Canis de Lunel-Viel 1..... | 236 |
| Tableau 92 : Mesures en mm des deuxièmes et troisièmes molaires inférieures, des rangées prémolaire, molaire, sécante et broyeuse des Canis de la grotte de Lunel-Viel 1..... | 237 |
| Tableau 93 : Mesures en mm des Humérus de Canis de Lunel-Viel 1..... | 237 |
| Tableau 94 : Mesures en mm des Radius des Canis de Lunel-Viel 1..... | 237 |
| Tableau 95 : Mesures en mm des Ulna des Canis de Lunel-Viel 1..... | 237 |
| Tableau 96 : Mesures en mm des Fémurs de Canis de Lunel-Viel 1..... | 238 |
| Tableau 97 : Lunel-viel 1. Mesures en mm des tibias de Canis..... | 238 |
| Tableau 98 : Mesures en mm des atlas de Canis de la grotte de Lunel-Viel 1..... | 238 |
| Tableau 99 : Mesures en mm des axis de Canis de Lunel-Viel 1..... | 238 |
| Tableau 100 : Listes fauniques des zones amont et aval de l'Igüe des Rameaux, d'après Brugal & Jeannet in Rouzaud et al. 1990. Les croix représentent l'abondance relative des espèces..... | 243 |
| Tableau 101 : Synthèse des appariements (AP), raccords (RAC) et remontages de séries dentaires (SD) effectués sur les restes d'herbivores du secteur amont, d'après Coumont 2006..... | 244 |
| Tableau 102 : Synthèse des appariements (AP) et remontages de séries dentaires (SD) effectués sur les restes d'herbivores du secteur aval, d'après Coumont 2006..... | 244 |
| Tableau 103 : Décomptes obtenus à partir des restes étudiés de Canis de l'Igüe des Rameaux..... | 245 |
| Tableau 104 : Synthèse des raccords (RAC), appariements (APP) et restitutions articulaires réalisés sur les restes de Canis de l'Igüe des Rameaux, en fonction des couches. Au total 15 raccords, 57 appariements et 5 restitutions articulaires ont pu être effectués..... | 246 |
| Tableau 105 : Comparaison de l'écart type, du coefficient de variation et de la variance obtenus sur les Canis de la séquence 6 des Rameaux et sur les loups actuels de Bulgarie, à partir des mesures de la hauteur de la mandibule, de la longueur de la carnassière et de la longueur de la rangée sécante..... | 250 |
| Tableau 106 : Estimation du poids moyen des Canis de l'Igüe des Rameaux..... | 252 |
| Tableau 107 : Igüe des Rameaux. Mesures en mm des éléments crâniens..... | 253 |
| Tableau 108 : Mesures en mm des incisives et des deux premières UP des Canis des Rameaux..... | 261 |
| Tableau 109 : Mesures en mm des troisièmes et quatrièmes prémolaires et des molaires supérieures des Canis des Rameaux..... | 263 |
| Tableau 110 : Mesures en mm des rangées prémolaire, molaire et jugale supérieures des Canis des Rameaux..... | 263 |
| Tableau 111 : Mesures en mm des hémi-mandibules, incisives et canines des Canis de la séquence 6 (couche 60 exclue) des Rameaux..... | 265 |
| Tableau 112 : Mesures en mm des hémi-mandibules et prémolaires des Canis de la séquence 6 (c60 exclue) des Rameaux..... | 266 |
| Tableau 113 : Mesures en mm des hémi-mandibules et molaires des Canis de la séquence 6 (couche 60 exclue) des Rameaux..... | 267 |
| Tableau 114 : Igüe des Rameaux : Mesures en mm des atlas et axis de Canis de l'ensemble 6 (c 60 exclue)..... | 268 |
| Tableau 115 : Igüe des Rameaux : Mesures des humérus de la séquence 6 (couche 60 exclue) en mm..... | 268 |
| Tableau 116 : Igüe des Rameaux. Mesures en mm des radius de l'ensemble 6 (couche 60 exclue)..... | 269 |
| Tableau 117 : Igüe des Rameaux. Mesures en mm des ulna de l'ensemble 6 (couche 60 exclue)..... | 269 |
| Tableau 118 : Mesures en mm des métacarpiens de Canis de l'Igüe des Rameaux..... | 270 |
| Tableau 119 : Igüe des Rameaux : Mesures en mm des fémurs de Canis de l'ensemble 6 (c60 exclue)..... | 271 |
| Tableau 120 : Igüe des Rameaux : Mesures en mm des tibias de la séquence 6 (c60 exclue)..... | 271 |
| Tableau 121 : Igüe des Rameaux : Mesures en mm des métatarsiens de l'ensemble 6 (c60 exclue)..... | 272 |
| Tableau 122 : Aven 1 de La Fage : Décomptes des restes de Canis. Le nombre total de restes déterminés (NRD) et le nombre minimum d'individus de combinaison (NMIc) sont figurés en bas du tableau..... | 277 |
| Tableau 123 : Estimation du poids moyen des Canis de La Fage..... | 278 |
| Tableau 124 : Mesures en mm des incisives et des deux premières prémolaires supérieures des Canis de l'aven I de La Fage..... | 283 |
| Tableau 125 : Mesures en mm des troisièmes et quatrièmes prémolaires et des molaires supérieures des Canis de l'aven I de La Fage..... | 283 |
| Tableau 126 : La Fage : Mesures en mm des hémi-mandibules, incisives et canines inférieures..... | 283 |
| Tableau 127 : La Fage : Mesures en mm des prémolaires inférieures..... | 284 |
| Tableau 128 : La Fage : Mesures en mm des molaires et rangées dentaires inférieures..... | 284 |
| Tableau 129 : Aven I de La Fage : mesures en mm des humérus de Canis..... | 284 |
| Tableau 130 : Aven I de La Fage : mesures en mm des radius de Canis..... | 285 |
| Tableau 131 : Aven I de La Fage : mesures en mm des ulna de Canis..... | 285 |
| Tableau 132 : Aven I de La Fage : mesures en mm des métacarpiens de Canis..... | 285 |
| Tableau 133 : Aven I de La Fage : mesures en mm des fémurs de Canis..... | 285 |
| Tableau 134 : Aven I de La Fage : mesures en mm des tibias de Canis..... | 285 |
| Tableau 135 : Aven I de La Fage : mesures en mm des calcaneus et talus de Canis..... | 285 |
| Tableau 136 : Aven I de La Fage : mesures en mm des métatarsiens de Canis..... | 286 |
| Tableau 137 : Liste faunique de Coudoulous I, réalisée d'après Jaubert et al. 2005..... | 291 |
| Tableau 138 : Décomptes obtenus à partir des restes de Canis de Coudoulous I..... | 292 |
| Tableau 139 : Estimation du poids moyen des Canis de Coudoulous I..... | 294 |
| Tableau 140 : Coudoulous I. Mesures des incisives et canines supérieures (en mm)..... | 300 |
| Tableau 141 : Coudoulous I. Mesures des prémolaires supérieures (en mm)..... | 300 |
| Tableau 142 : Coudoulous I. Mesures des molaires supérieures (en mm)..... | 301 |
| Tableau 143 : Coudoulous I. Mesures des hémi-mandibules, incisives, canines et première prémolaire inférieures (en mm)..... | 301 |
| Tableau 144 : Mesures des hémi-mandibules, prémolaires et carnassières inférieures (en mm)..... | 302 |

| | |
|---|-----|
| Tableau 145 : Coudoulous I : mesures des deuxièmes et troisièmes molaires inférieures (en mm)..... | 302 |
| Tableau 146 : Coudoulous I. Mesures en mm des humérus de Canis..... | 302 |
| Tableau 147 : Coudoulous I. Mesures en mm des radius de Canis..... | 303 |
| Tableau 148 : Coudoulous I. Mesures en mm des ulnas de Canis..... | 303 |
| Tableau 149 : Coudoulous I. Mesures en mm des métacarpiens de Canis..... | 303 |
| Tableau 150 : Coudoulous I. Mesures en mm des fémurs de Canis..... | 304 |
| Tableau 151 : Coudoulous I. Mesures en mm des tibias de Canis..... | 304 |
| Tableau 152 : Coudoulous I. Mesures en mm des calcaneus et talus de Canis..... | 304 |
| Tableau 153 : Coudoulous I. Mesures en mm des métatarsiens de Canis..... | 305 |
| Tableau 154 : Aven de l'Arquet. Liste des espèces identifiées. D'après Gambéri et al. 2007, Crégut-Bonnoure et al. 2008 et 2009..... | 310 |
| Tableau 155 : Résultats des datations directes effectuées sur les vestiges provenant de l'aven de l'Arquet. D'après Crégut-Bonnoure et al. 2009 et résultats inédits (Gambéri)..... | 311 |
| Tableau 156 : Décomptes obtenus à partir des restes de Canis de l'aven de l'Arquet. En grisé sont figurés les plus faibles pourcentages de survie calculés..... | 313 |
| Tableau 157 : Estimation de la masse corporelle moyenne des Canis de l'aven de l'Arquet..... | 315 |
| Tableau 158 : Aven de l'Arquet. Mesures en mm des crânes de Canis..... | 320 |
| Tableau 159 : Aven de l'Arquet, mesures en mm des incisives et canines supérieures..... | 321 |
| Tableau 160 : Aven de l'Arquet. Mesures en mm des prémolaires supérieures..... | 322 |
| Tableau 161 : Aven de l'Arquet : Mesures des molaires et rangées dentaires supérieures (en mm)..... | 323 |
| Tableau 162 : Aven de l'Arquet. Mesures des hémi-mandibules, incisives de canines inférieures (en mm)..... | 324 |
| Tableau 163 : Aven de l'Arquet. Mesures des prémolaires et de la carnassière inférieure (en mm)..... | 325 |
| Tableau 164 : Aven de l'Arquet. Mesures des deuxièmes et troisièmes molaires et des rangées dentaires inférieures (en mm)..... | 326 |
| Tableau 165 : Mesures en mm des humérus de Canis de l'aven de l'Arquet..... | 326 |
| Tableau 166 : Mesures en mm des radius de Canis de l'aven de l'Arquet..... | 327 |
| Tableau 167 : Mesures en mm des ulna de Canis de l'aven de l'Arquet..... | 327 |
| Tableau 168 : Mesures en mm des métacarpiens de Canis de l'aven de l'Arquet..... | 327 |
| Tableau 169 : Mesures en mm des fémurs de Canis de l'aven de l'Arquet..... | 328 |
| Tableau 170 : Mesures en mm des tibia de Canis de l'aven de l'Arquet..... | 328 |
| Tableau 171 : Mesures en mm des calcaneus et talus de Canis de l'aven de l'Arquet..... | 329 |
| Tableau 172 : Décomptes des restes de Canis de la grotte de Jaurens..... | 334 |
| Tableau 173 : Estimation (en kg) de la masse corporelle moyenne des individus de la grotte de Jaurens..... | 335 |
| Tableau 174 : Résultat du test HSD de Tukey (comparaison des masses corporelles estimées). En grisé apparaissent les différences hautement significatives (<0,01)..... | 335 |
| Tableau 175 : Mesures (en mm) du crâne de Canis de la grotte de Jaurens..... | 336 |
| Tableau 176 : Grotte de Jaurens. Mesures des maxillaires, incisives et canines supérieures (en mm)..... | 339 |
| Tableau 177 : Grotte de Jaurens. Mesures des prémolaires supérieures (en mm)..... | 339 |
| Tableau 178 : Grotte de Jaurens. Mesures des molaires et rangées dentaires supérieures (en mm)..... | 339 |
| Tableau 179 : Grotte de Jaurens. Mesures des hémi-mandibules, incisives et canines inférieures (en mm)..... | 340 |
| Tableau 180 : Grotte de Jaurens. Mesures des hémi-mandibules et prémolaires inférieures (en mm)..... | 340 |
| Tableau 181 : Grotte de Jaurens. Mesures des molaires et rangées dentaires inférieures (en mm)..... | 341 |
| Tableau 182 : Mesures en mm des humérus de Canis de Jaurens..... | 341 |
| Tableau 183 : Mesures en mm des radius de Canis de Jaurens..... | 341 |
| Tableau 184 : Mesures de l'ulna de Canis de Jaurens..... | 341 |
| Tableau 185 : Mesures des métacarpiens de Canis de la grotte de Jaurens (en mm)..... | 342 |
| Tableau 186 : Mesures des fémurs de Canis de la grotte de Jaurens (en mm)..... | 342 |
| Tableau 187 : Mesures des tibias de Canis de la grotte de Jaurens (en mm)..... | 342 |
| Tableau 188 : Mesures des calcaneus et talus de Canis de la grotte de Jaurens (en mm)..... | 342 |
| Tableau 189 : Mesures des métatarsiens de Canis de la grotte de Jaurens (en mm)..... | 343 |
| Tableau 190 : Grotte Maldidier. Liste faunique avant les fouilles Lucas et Castel (2003), d'après Delpech 1983 et Castel 1991..... | 348 |
| Tableau 191 : Grotte Maldidier : décomptes obtenus à partir des restes de Canis étudiés..... | 349 |
| Tableau 192 : Estimation (en kg) de la masse corporelle moyenne des individus de la grotte de Maldidier..... | 351 |
| Tableau 193 : Maldidier. Mesures en mm des crânes de Canis..... | 354 |
| Tableau 194 : Maldidier. Mesures en mm des crânes de Canis..... | 354 |
| Tableau 195 : grotte de Maldidier. Mesures (en mm) des incisives, canines et premières prémolaires supérieures de Canis..... | 354 |
| Tableau 196 : grotte de Maldidier. Mesures (en mm) des prémolaires supérieures de Canis..... | 354 |
| Tableau 197 : grotte de Maldidier. Mesures (en mm) des molaires et rangées dentaires supérieures de Canis..... | 354 |
| Tableau 198 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des hémi-mandibules, incisives et canines inférieures de Canis..... | 355 |
| Tableau 199 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des prémolaires inférieures de Canis..... | 355 |
| Tableau 200 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des molaires et rangées dentaires inférieures de Canis..... | 355 |
| Tableau 201 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des humérus de Canis..... | 356 |
| Tableau 202 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des radius de Canis..... | 356 |
| Tableau 203 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des ulna de Canis..... | 356 |
| Tableau 204 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des métacarpiens de Canis..... | 356 |
| Tableau 205 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des fémurs de Canis..... | 356 |

| | |
|---|-----|
| Tableau 206 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des tibias de Canis. | 356 |
| Tableau 207 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des calcaneus et talus de Canis. | 357 |
| Tableau 208 : grotte de Maldidier : Mesures (en mm) des métatarsiens de Canis. | 357 |
| Tableau 209 : Igue du Gral - Résultats des datations, modifié d'après Castel et al. 2009 et résultats inédits. Les dates directes sur les restes de loup sont figurées en gras. | 362 |
| Tableau 210: Décomptes obtenus sur les restes de Loup. Nombre de restes (NR), Nombre minimum d'individus de combinaison (NMIc), quantité spécifique (Qsp), nombre minimum d'éléments (MAU) et pourcentage de survie. | 363 |
| Tableau 211 : Estimation (en kg) de la masse corporelle moyenne des individus de l'Igue du Gral. | 365 |
| Tableau 212 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des maxillaires, incisives et canines supérieures de Canis. | 373 |
| Tableau 213 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des prémolaires supérieures de Canis. | 374 |
| Tableau 214 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des molaires et rangées dentaires supérieures de Canis. | 374 |
| Tableau 215 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des héli-mandibules, incisives et canines inférieures de Canis. | 375 |
| Tableau 216 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des prémolaires inférieures de Canis. | 376 |
| Tableau 217 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des molaires et rangées dentaires inférieures de Canis. | 376 |
| Tableau 218 : Igue du Gral : Mesures des humérus de Canis (en mm). | 377 |
| Tableau 219 : Igue du Gral : Mesures des radius de Canis (en mm). | 377 |
| Tableau 220 : Igue du Gral : Mesures des ulna de Canis (en mm). | 377 |
| Tableau 221 : Igue du Gral : Mesures des métacarpiens de Canis (en mm). | 377 |
| Tableau 222 : Igue du Gral : Mesures des fémurs de Canis (en mm). | 378 |
| Tableau 223 : Igue du Gral : Mesures des tibias de Canis (en mm). | 378 |
| Tableau 224 : Igue du Gral : Mesures des calcaneus et talus de Canis (en mm). | 378 |
| Tableau 225 : Igue du Gral : Mesures des métatarsiens de Canis (en mm). | 378 |

LES CANIS PLEISTOCENES DU SUD DE LA FRANCE : APPROCHE BIOSYSTEMATIQUE, EVOLUTIVE ET BIOCHRONOLOGIQUE

L'étude des faunes du Quaternaire s'inscrit dans une dynamique de connaissance des paléoenvironnements et est de ce fait nécessaire pour mieux cerner les contraintes environnementales qui ont rythmé la dispersion des hominidés sur l'ensemble des continents. Le genre *Canis*, autour duquel nous avons axé ce travail de recherche, présente la particularité d'être resté constamment présent en Europe occidentale depuis son apparition, il y a plus de trois millions d'années, jusqu'à aujourd'hui. Cette constance fait de lui, malgré son caractère ubiquiste, un excellent témoin de l'évolution des paléoenvironnements.

A travers l'analyse de la variabilité des populations actuelles et l'étude de dix séries fossiles du Sud de la France couvrant le Pléistocène, de nouveaux éléments de discussion sont avancés sur l'évolution des représentants du genre. Nos résultats, couplés à l'analyse critique des données bibliographiques nous ont dès lors permis de proposer une nouvelle phylogénie. Cette dernière permet non seulement de mieux cerner les phases d'apparition et de dispersion des différentes espèces du genre *Canis*, mais également de démontrer son potentiel biochronologique. Ainsi, trois grandes phases dans l'évolution du genre ont pu être mises en évidence. La transition de ces espèces est corrélée à de grands événements de l'histoire des faunes quaternaires (bioevent) et autorise de ce fait l'utilisation de cette phylogénie à des fins biochronologiques ainsi qu'une discussion autour des relations entre ces espèces et les paléocommunautés animales et humaines.

Mots clés : *Canis*, Paléontologie, Morphométrie, Pléistocène, Evolution, Carnivores, Loup, Biochronologie, Paléoenvironnements

PLEISTOCENE CANIDS FROM SOUTHERN FRANCE : BIOSYSTEMATIC, EVOLUTION ET BIOCHRONOLOGY

Quaternary mammals form an important part of the material available for researchers focusing on paleoenvironmental reconstructions. Their study is thus often used to infer the environmental constraints that set the pace of human dispersal through the world. The genus *Canis*, main subject of this thesis, is present in Western Europe since its origin three million years ago. This continuous presence makes it a good candidate as a paleoenvironmental proxy, even when considering its ecological plasticity.

The study of ten fossil sequences from Southern France spanning the Pleistocene, coupled with the analysis of the variability of modern populations, bring new insights on the evolution of the members of this lineage. Our results, once confronted to previous studies, allowed us to propose a new phylogeny. This new framework permits a better understanding of the apparition and disappearance of the different species, but also demonstrates the biochronological potential of the *Canis* genus. Three major phases have been identified in its evolutionary history. The transition between the different Canids is correlated with major events in the history of quaternary mammals (bioevent). Thus, its phylogeny can be used for biochronological purposes and has to be considered in the bigger debates that focus on the interactions between animal communities and human groups.

Keywords : *Canis*, Paleontology, Morphometry, Pleistocene, Evolution, Carnivores, Wolf, Biochronology, Paleoenvironments

