HAL
open science

Le commensalisme de la souris et les sociétés néolithiques méditerranéennes

T. Cucchi

To cite this version:

T. Cucchi. Le commensalisme de la souris et les sociétés néolithiques méditerranéennes. Sciences de l'Homme et Société. Museum national d'histoire naturelle - MNHN PARIS, 2005. Français. NNT : . tel-00363186

HAL Id: tel-00363186

https://theses.hal.science/tel-00363186v1

Submitted on 23 Feb 2009

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.

Muséum national d'Histoire naturelle
Département Ecologie et gestion de la biodiversité
UMR 5197 / USM 303 Archéozoologie, Histoire des sociétés humaines et des peuplements animaux

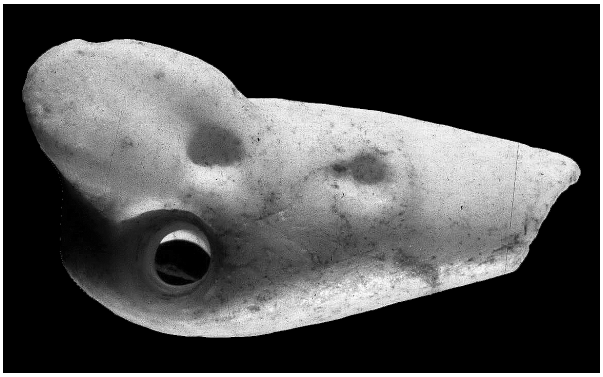
THESE

Pour obtenir le grade de
Docteur du Muséum national d'Histoire naturelle
Discipline : Archéologie environnementale
Spécialité : Archéozoologie

Présentée et soutenue publiquement par

Thomas CUCCHI
Le 28/01/2005

Le commensalisme de la souris et les sociétés néolithiques méditerranéennes



Sous la direction de Jean-Denis VIGNE

JURY

Rapporteurs
- Mme BRITTON-DAVIDIAN Janice, Directeur de Recherche CNRS, Université Montpellier 2
- Mme STORDEUR Danielle, Directeur de Recherche CNRS, Université Lyon 2

Membres
- Mme THIÉBAULT Stéphanie, Directeur de Recherche CNRS, Présidente
- M. GUILAINE Jean, Professeur au Collège de France
- M. HELMER Daniel, Chargé de Recherche CNRS
- M. VIGNE Jean-Denis, Directeur de Recherche CNRS
- M. AUFFRAY Jean-Christophe, Directeur de Recherche CNRS (co-directeur)

À Pierre-Arnaud,

Remerciements

Je souhaite remercier en premier lieu Jean-Denis Vigne, l'instigateur du « p'tit bout de la lorgnette ». Merci d'avoir cru en moi et merci pour tout ce que tu m'as transmis.

Je désire remercier ensuite Jean-Christophe Auffray, Pof, pour m'avoir fait mordre à la morphométrie, géométrique qui plus est, alors que je m'étais juré de ne plus faire de maths après le bac. Tu es un passeur de génie. Merci de ne pas avoir été élitiste, mais généreux et bienveillant.

Je voudrais remercier mesdames Janice Britton-Davidian et Danielle Stordeur, pour avoir accepté d'être les rapporteurs de ce travail.

Un immense merci à Sabrina Renaud, car sans les conseils et le soutien scientifique que tu as su me prodiguer lors de nos longues discussions, de nombreuses pages de cette thèse n'auraient sans doute pas vu le jour.

Merci à Adrian Balasescu, Simon Davis, Ammar Haydar, Petros Lymperakis, Cemal Pulak, Mina Weinstein-Evron et Lior Weissbrod pour leur concours inestimable dans l'acquisition des rares collections de souris fossiles et actuelles.

Dans cette quête du fossile de souris, je tiens à remercier particulièrement :

- Paul Croft pour m'avoir entraîné au fond des puits de Mylouthkia et chaleureusement accueilli dans son paradis hippie du Lemba Archaeological Project. A travers lui je souhaite remercier l'équipe britannique d'archéologie sous-marine qui m'a laissé entrevoir un nouveau monde.
- Eleftherios Hadjisterkotis qui m'a permis de mieux connaître Chypre, ses délices et ses souris.
- Jelle Reumer qui m'a fait bénéficié de ses nombreux contacts dans l'univers des mammalogistes afin d'exhumer des tiroirs les fossiles de Pyla.
- Albert Van der Meulen qui m'a accueilli chaleureusement à la faculté des Sciences d'Utrecht.
- H. Buitenhuis pour son accueil au centre d'Archéologie préventive de Groningen

Que les membres de l'équipe « souris » de l'Université de Montpellier 2, notamment Annie Orth, Josette Catalan et François Bonhomme, soient remerciés de l'intérêt qu'ils ont manifesté envers mon travail. Qu'ils sachent combien j'ai apprécié de battre la campagne chypriote à leur côté pour capturer *Mus cypriacus*.

Je tiens à remercier Laurent Fabre, qui, tout en m'enseignant l'art subtil du piégeage, me faisait découvrir la beauté des *Ophrys.*

Je remercie François Poplin pour m’avoir embarqué dans son aventure thasienne.

Je remercie vivement Michel Baylac qui s’est toujours montré disponible quand j’avais besoin d’un soutien scientifique et logistique.

Merci à M. Pascal, el ratator, pour l’intérêt dont il a fait preuve envers mon travail et les lettres de soutien à la volée entre deux exterminations.

Je souhaite témoigner toute mon affection à mes collègues et camarades de l’équipe d’Archéozoologie du MNHN, pour la chaleur du quotidien. Un remerciement tout particulier aux fées du château : Cécile, Céline, Chloé et Nathalie pour le coup de main dans la dernière ligne droite. Vous m’avez sauvé de la démence : ma dette est insondable.

Merci à Michelle et Yves du « Temps des cerises », pour la chaleur humaine, et le petit coin de table à côte de la fenêtre, qui ont fait que je m’y suis toujours senti comme chez moi. Au fait Michelle…je ne suis pas ornithologue, je suis archéologue.

Merci à ma cliqua. Je n’ose pas écrire vos noms car j’ai peur d’oublier l’un d’entre vous, alors que vous étiez tous derrière moi quand c’était dur. Merci à vous les amis.

Merci à ma mère et à mon père, pour m’avoir laissé le choix de l’inutile.

Le dernier merci est pour toi Nathalie, mon p’tit rayon de soleil. C’est à nous maintenant !

SOMMAIRE

SOMMAIRE _____ *1*

Introduction _____ *5*

1. Le modèle souris et les problématiques _____ *8*

1.1. La souris : taxon modèle des sciences de l'évolution et de la médecine _____ 9

1.1.1. Souris domestique et souris commensale _____ 9

1.1.2. La souris domestique et la génétique humaine _____ 10

1.1.3. La petite histoire de la domestication de la souris _____ 11

1.2. Histoire évolutive des souris _____ 17

1.2.1. Le complexe taxinomique *Mus* décodé par la génétique _____ 17

1.2.2. Phylogéographie génétique de la souris commensale _____ 19

1.2.3. La progression Tardiglaciaire/Holocène de la souris commensale en Europe : approche archéozoologique et génétique _____ 22

1.3. Le modèle insulaire _____ 24

1.3.1. Généralités sur l'évolution des faunes insulaires _____ 24

1.3.2. Anthropisation Holocène des faunes insulaires mammaliennes de Méditerranée _____ 26

1.4. Néolithisation et histoire de la navigation _____ 28

1.4.1. La néolithisation de la Méditerranée _____ 28

1.4.2. La navigation néolithique en Méditerranée _____ 28

1.5. Objectifs et démarches _____ 31

2. Choix d'une méthode de discrimination morphologique entre espèces du genre Mus dans les assemblages paléontologiques et archéologiques : application des transformées de Fourier elliptiques _____ 33

2.1. Introduction _____ 34

2.2. Quantifier la variabilité morphologique : histoire de la morphométrie _____ 34

2.3. Détermination des fossiles du genre *Mus* _____ 38

2.3.1. Les caractères morphologiques et biométriques connus _____ 38

2.3.2. Une méthode pour le matériel archéozoologique _____ 40

2.4. Principes et applications de l'analyse du contour de la première molaire inférieure 44

2.4.1. Principe de l'analyse d'un contour en transformée de Fourier elliptique _____ 44

2.4.2. Acquisition des données _____ 47

2.4.3. Traitement statistique des données _____ 52

3. Diversité phénotypique actuelle et sub-actuelle du genre Mus dans l'aire circum-méditerranéenne : analyse des contours dentaires en transformées de Fourier elliptique_ 55

3.1. Introduction _____ 56

3.2. Matériel et méthode _____ 56

3.2.1. Matériel _____ 56

3.2.2. Méthodes d'analyse _____ 60

3.3. Diversité morphologique à différentes échelles taxinomiques _____ 61

3.3.1. Variations inter-spécifiques de la taille isométrique des M_1 _____ 61

3.3.2. Différenciation de forme à l'échelle du genre _____ 63

3.3.3. Différenciation de forme des espèces commensales (*Mus musculus* sp.)_____ 65

3.3.4. La différenciation de forme des espèces sauvages _____ 73

3.3.5. Arbres phénétiques et validation des patrons de différenciation _____ 77

3.4. Le syndrome d'insularité et la morphologie la M_1 chez la souris _____ 79

3.4.1. État de la question et démarche _____ 79

3.4.2. L'exemple des îles de la Corse_____ 82

3.4.3. Syndrome d'insularité des souris à Chypre _____ 96

Publication 1 _____ 104

3.5. Signification micro-écologique du peuplement murin à Chypre_____ 113

3.5.1. Matériel et méthode de l'étude micro-écologique _____ 113

3.6. Discussion : l'analyse des contours dentaires par les transformées de Fourier, un outil à haute résolution._____ 119

3.6.1. La taille isométrique : un paramètre à faible résolution _____ 119

3.6.2. Analyse de forme et systématique du genre *Mus* en Archéozoologie _____ 120

3.6.3. Analyse de forme et reconstitution phylogéographique_____ 121

3.6.4. Forme et évolution insulaire de la souris _____ 123

3.7. Conclusion _____ 125

4. Émergence du commensalisme de la souris grise_____ 126

4.1. Introduction _____ 127

4.2. Matériel et méthode _____ 128

4.2.1. Les gisements Pléistocènes (localisation du matériel : Faculteit Aardwetenschappen, Universiteit Utrecht (FAUU))_____ 131

4.2.2. Les sites archéologiques Tardiglaciaire/Holocènes _____ 133

4.2.3. Méthodes d'analyse _____ 140

4.3. Résultats _____ 140

4.3.1. Les souris du Pléistocène _____ 140

4.3.2. La terrasse d'El Wad : quel candidat pour la niche commensale ? _____ 152

4.3.3. Les souris des villages de plein air du Natoufien au PPNB 156

***Publication 2* 160**

4.4. Discussion 171

4.4.1. Le peuplement murin du Pléistocène 171

4.4.2. Anthropisation et commensalisme de la souris grise 174

4.4.3. Synthèse sur l'émergence et le processus du commensalisme de la souris 185

***5. L'invasion de la souris grise et les premières sociétés méditerranéennes* 187**

5.1. Introduction 188

5.2. Transport passif et navigation ancienne en Méditerranée 188

5.2.1. Nouvelles données sur la navigation néolithique en Méditerranée : exemple de la microévolution des souris invasives de Chypre 188

5.2.2. La plus ancienne preuve archéologique du transport de commensaux dans l'épave d'Uluburun (1300 ans av. J.-C.) 202

5.2.3. Conclusion sur la navigation ancienne en Méditerranée 203

5.3. Diffusion de *Mus musculus domesticus* en Méditerranée et anthropisation 203

5.3.1. Introduction 203

5.3.2. Première occurrence de la souris grise en Méditerranée occidentale : révision archéozoologique des données fossiles 204

***Publication 3* 205**

5.3.3. Discussion de l'article 223

5.4. Synthèse sur la diffusion de la souris grise en Méditerranée 223

***6. Synthèse et perspectives* 226**

6.1. Bio-systématique et génétique 227

6.2. Processus du commensalisme et invasion de *Mus musculus domesticus* 228

6.2.1. Emergence du commensalisme 228

6.2.2. Diffusion du commensalisme au Proche-Orient et en Méditerranée 229

6.3. Les questions en suspens concernant l'espèce commensale 230

6.4. Les perspectives paléoenvironnementales 231

6.5. Perspectives anthropologiques 232

***Bibliographie* 234**

***ANNEXES* 250**

Annexe 1 : Classification des individus des pelotes de Chypre pour chaque localité selon les distances de Mahalanobis (dist Mahal) et la probabilité associée (P). 251

Annexe 2 : Tableau de sortie des résultats de l'AFC entre la proportion de *M. m. domesticus* et de *M. cypriacus* et les caractéristiques écologiques de l'aire de chasse de la chouette effraie pour chaque localité 256

Annexe 3 : Tableau de classification des individus fossiles d'El Wad d'après les distances de Mahalanobis et la probabilité d'attribution associée. 259
Annexe 4 : Tableau de classification des individus fossiles PPNA/PPNB du continent d'après les distances de Mahalanobis et la probabilité d'attribution associée. 260
Annexe 5 : Tableau de classification des individus fossiles PPNB de Chypre d'après les distances de Mahalanobis et la probabilité d'attribution associée. 262
Annexe 6 : Une souris grise (*Mus musculus domesticus*) dans la plus ancienne épave méditerranéenne connue (Uluburun, Kas-Turquie) : transport de commensaux et échanges maritimes en Méditerranée orientale au Bronze final. Article en préparation pour la monographie de l'épave d'Uluburun 265

Liste des tableaux ***283***

Liste des figures ***285***

Introduction

La souris est un animal discret, craintif et jamais menaçant, à la différence de son cousin le rat, dont l'intrépidité et l'agressivité ont pu susciter de la peur chez l'homme. C'est sans doute pour cette raison qu'il y eu autant d'ouvrages sur le rat et si peu sur la souris.

La souris n'est pas un animal majeur dans le bestiaire. Néanmoins, elle vit au plus proche de l'Homme, et nombreux sont ceux qui pensent qu'il en a toujours été ainsi. En vérité, la relation contrastée entre l'homme et la souris débute fort tard dans l'histoire de l'humanité. La pression des premiers villages sédentaires de chasseurs-cueilleurs sur leur environnement proche, en marquerait le début (Tchernov, 1984, 1991a, b, 1993, 1998). Des espèces ont pénétré ce nouvel environnement, qui n'est plus naturel mais anthropisé, et s'y sont adapté; ce sont les espèces commensales, dont la souris est, avec le chat (Vigne et Guilaine, 2004 ; Vigne *et al.*, 2004), l'un des emblèmes majeurs. Leur présence dans les niveaux d'occupation des premiers villages proche orientaux fournit aux archéologues le meilleur argument pour affirmer que ses occupants sont sédentaires (Valla, 2000). La relation s'installe : la sédentarisation a provoqué l'adaptation biologique du commensalisme et, par un raisonnement circulaire, le commensalisme prouve la sédentarisation. On pensait même que la sédentarisation avait favorisé la spéciation de la souris des logis, notre souris grise *Mus musculus* (Tchernov, 1991b).

Mais aujourd'hui, le lien si fort entre la sédentarité et le commensalisme n'est-il pas en train de s'effriter ? On s'accorde sur le fait que l'accumulation de nourriture et de détritus à un point fixe attire forcément les animaux commensaux en plus grand nombre, et d'aucuns pensent, exemples ethnographiques à l'appui, que cette augmentation de la fréquence des commensaux susciterait plutôt la mobilité des groupes humains, comme seul moyen de se débarrasser des rongeurs commensaux bien encombrants et nuisibles (Tangri et Wyncoll, 1989). D'autres facteurs que la sédentarisation peuvent être pris en compte pour expliquer le commensalisme de la souris. Ainsi, le commensalisme du rat noir pourrait être davantage lié à l'intensité des échanges (Audoin-Rouzeau et Vigne, 1994) ou à l'évolution de l'urbanisation (Ervynck, 2002), qu'à la sédentarité (Tchernov, 1993).

La Néolithisation induisit un accroissement massif de l'anthropisation. En différentes parties du monde, les sociétés humaines, en inventant l'agriculture et l'élevage, ont changé leur rapport à la nature. Elles ont façonné leur territoire en fonction de leur besoin. Plus rien n'arrêtera cette course au contrôle de la nature (Vigne, 2004). Au Néolithique l'homme a

domestiqué les animaux, les plantes, conquis les milieux insulaires, renouvelé les faunes holocènes, construit les premières villes. Plutôt que la sédentarité, le Néolithique n'aurait-il pas également fourni toutes les conditions qui pourraient véritablement expliquer le commensalisme de la souris ?

Cette question pourrait paraître microscopique ou insignifiante, mais y répondre, c'est participer à la connaissance collective du rôle de l'homme sur la biodiversité. Connaître la diversité et la structuration des peuplement et populations actuels est une première information car elle résulte de l'histoire et permet donc de délimiter le domaine du possible, voire de proposer des scénarios historiques (non datés). Ensuite, le seul moyen de répondre à la question, consiste à sonder les archives archéozoologiques et paléontologiques. Parce que les informations biologiques qu'elles contiennent sont datées et jalonnent le temps, ces archives nous permettront de redonner à la situation figée de l'ubiquité actuelle de la souris, une dimension spatio-temporelle. Nous serons alors en mesure de décrire l'évolution de son peuplement, en relation avec l'évolution socio-économique des sociétés humaines, et d'en déduire les facteurs prégnants qui ont fait de la souris l'hôte discret de nos maisons.

Pour reconstituer l'histoire biogéographique de la souris commensale, il fallait donc tout d'abord être capable de la reconnaître dans les assemblages fossiles, en sachant que les zoologistes ont dû attendre les progrès de génétique moléculaire pour comprendre la diversité d'un genre *Mus*, constitué d'une dizaine de sous-espèces jumelles. Il nous fallait donc un outil qui présentait la double performance d'être aussi puissant que les marqueurs génétiques, afin de distinguer avec certitude l'espèce commensale *Mus musculus*, et d'être applicable à des fragments d'organismes, caractéristiques des archives fossiles dégradées et fragmentées. Ce sera l'objet du deuxième chapitre.

La deuxième étape de cette entreprise (chapitre III) consistait à acquérir une bonne connaissance de la diversité actuelle des différentes espèces de souris dans le bassin méditerranéen. Ces connaissances visent à nourrir notre méthode comparative fondée sur un postulat actualiste. La Corse et ses échantillons témoins actuel et sub-actuel, nous serviront de laboratoire pour dégager les facteurs naturels et anthropiques de cette diversité.

C'est armé de ces outils et d'une bonne connaissance de la diversité du genre à l'échelle de la Méditerranée, que nous serons en mesure, dans le chapitre IV, d'aborder la question de l'émergence du commensalisme. Dans le cadre géographique du bassin méditerranéen oriental depuis le Pléistocène moyen jusqu'au premier millénaires de l'Holocène, couvrant ainsi la transition culturelle entre l'économie de prédation et l'économie de production située aux alentours du Xème millénaire av. J.-C., nous tenterons de démêler le

système complexe d'interactions entre l'évolution de l'anthropisation, de l'environnement et des espèces.

En élargissement encore les cadres géographique et chronologique, nous terminerons (chapitre V) en essayant de préciser les facteurs de l'anthropisation impliqués dans le processus invasif de la souris, à l'échelle de la Méditerranée, du Tardiglaciaire aux premiers siècles de notre ère.

1. Le modèle souris et les problématiques

1.1. La souris : taxon modèle des sciences de l'évolution et de la médecine

1.1.1. Souris domestique et souris commensale

Qu'est ce qu'une souris dite « domestique », une souris dite « sauvage » et une souris commensale ? Une souris « domestique » est une souris qui a été élevée en captivité. Elle appartient à une lignée dont la reproduction a été contrôlée par l'homme pendant des générations et fait l'objet d'une pression de sélection orientée et continue. C'est un hybride multi-voie entre différentes souches de souris issues des différentes sous-espèces de *Mus musculus* sp., que nous décriront dans le paragraphe 1.2. Les souris « sauvages » sont des populations dont la reproduction n'a pas été contrôlée par l'homme. Ces souris peuvent être classées selon leur degré d'association à l'homme :

1. **Les souris commensales :** elles vivent en association étroite avec les structures humaines, ce sont nos souris des logis que l'on l'appelle vulgairement « souris grise ». Le commensalisme est une relation biologique entre deux espèces où l'une est commensale et tire un bénéfice de cette relation alors que l'autre, l'espèce hôte, n'en tire ni avantage ni nuisance. Le terme commensalisme dérive du latin *com mensa* qui signifie « partager un repas ». La souris commensale dépend non seulement des ressources trophiques de l'homme mais aussi de la protection contre le froid, la prédation et la compétition intra et interspécifiques que ses installations lui fournissent. Toutes les populations commensales ne sont pas strictement inféodées aux installations de l'homme. Il se peut que des populations qui, après avoir vécues en commensales pendant les mois d'hiver, occupent les champs où les bois durant les mois chaud de l'été (Berry, 1981), comme ce que l'on observe généralement en climat méditerranéen (Orsini, 1982 ; Orsini *et al.*, 1983).
2. **Les souris marronnes** sont des souris domestiques retournées à l'état sauvage. Cette définition est surtout théorique et ne sera donc jamais utilisée par la suite.
3. **Les souris d'extérieur** qui vivent indépendamment des installations humaines et qui ont un comportement d'évitement ou de neutralité vis-à-vis de l'homme

Pour résumer, la souris des laboratoires est une souris domestique alors que la souris des logis est uniquement commensale. Cependant, le nom vernaculaire « souris domestique » désigne à la fois les souris sous contrôle de l'homme dans les laboratoires et les souris des logis, car elles appartiennent toutes deux à l'espèce *Mus musculus* sp. En toute rigueur, le

terme de souris domestique ne peut s'employer que pour les souris des laboratoires car la souris commensale n'a pas subi de domestication au sens biologique. De plus, l'histoire du commensalisme de la souris n'est pas celle de sa domestication. Les mécanismes et le processus du commensalisme de la souris sont à construire alors que l'histoire de la domestication de la souris est bien connue car elle appartient à l'Histoire des Sciences. Notre étude porte sur le commensalisme de la souris. Pour désigner la souris qui est entrée dans ce processus, nous emploierons soit « souris grise », soit souris commensale.

1.1.2. La souris domestique et la génétique humaine

La souris domestique est au cœur de la recherche biomédicale : plus de 25 millions de souris sont utilisées dans les laboratoires à travers le monde pour tester de nouveaux médicaments et de nouvelles notions sur les mécanismes biochimiques des organismes vivants. La nature réutilise les mêmes briques pour construire des organismes aussi différents que des nématodes, des mouches, des souris ou des hommes, ce qui permet aux généticiens de comprendre comment nos gènes fonctionnent en analysant ces mêmes gènes sur de petits organismes facile à élever, dans de petits espaces et avec une reproduction rapide, considérés comme des organismes modèles. La souris est l'organisme modèle le plus étudié actuellement, juste devant la drosophile. 1 200 gènes de l'homme ont été découverts grâce à la comparaison des génomes homme/souris.

Au moins trois raisons, en plus du fait qu'elle soit facile à élever en laboratoire, pour expliquer cet engouement des généticiens pour la souris domestique.

1. Par rapport aux autres organismes modèles, comme la drosophile ou le nématode, la souris est beaucoup plus proche de l'homme. La divergence évolutive entre les clades de l'homme et de la souris est estimée entre 125 et 75 millions d'années (Ma). L'ancêtre commun de la souris et de l'homme est *Eomaia scansoria*, un petit mammifère de la taille d'un rat (Fig. 1), qui vivait parmi les derniers dinosaures (Ji *et al.*, 2002). Il est le plus ancien représentant de la lignée *Eutheria*, qui donna naissance à tous les mammifères placentaires modernes. La souris est donc « assez » proche pour mimer la biologie humaine.

Figure 1 : *Eomaia scansoria* (Zhe-Xi Luo). Graphisme par Mark A. Klinger/CMNH

2. L'homme et la souris possèdent chacun environ 30 000 gènes, qu'il partagent à 99 % (Boguski, 2002). Comparées aux hommes, les souris détiennent davantage de gènes impliqués dans la sexualité, l'odorat et l'immunité contre les pathogènes. Le plus important pour la recherche médicale tient surtout en ce que 90 % des gènes associés aux maladies sont identiques chez l'homme et la souris. Celle-ci peut donc ainsi être utilisées comme modèle de l'être humain pour expérimenter l'évolution des maladies et des traitements (Boguski, 2002).
3. L'accident génétique (mutation) à l'origine des souris de robe albinos, tachetée ou satin a suscité la curiosité et l'observation des hommes depuis millénaires (Festing et Lovell, 1981). Le phénomène génétique des souris « mutantes » et son observation par l'homme seraient le point de départ de la domestication de la souris.

1.1.3. La petite histoire de la domestication de la souris

La souris semble avoir suscité la curiosité de l'homme dés le Néolithique. En effet, deux figurines zoomorphes du Néolithique précéramique (8ème millénaire av. J.-C.) semblent représenter ce petit rongeur. La première (Fig. 2A) est une pendeloque en pierre sculptée dans une roche tendre de couleur blanche a été découverte, dans un niveau du PPNB (pre pottery Neolithic B) récent (7 500-7 000 av. J.-C.) du site d'El Kowm (Syrie) (Stordeur, 2000a). La sculpture est perforée à sa base afin d'y laisser passer un lien. La qualité de la représentation de la morphologie de

A

B

Figure 2 : A - Pendeloque en pierre scultptée à tête de rongeur d'El Kowm 2 (cliché B. Bireaud). B - Figurine en picrolite de la phase moyenne de Shillourokombos représentant une "souris" en vue latérale (cliché P. Gérard).

.

l'animal, nous permet même de dire que l'artiste qui a sculpté cette tête a souhaité, selon nous, représenter un rongeur de la sous-famille des murinés (rat, souris) plutôt qu'un rongeur en général. L'autre exemple de représentation zoomorphe a été découvert sur le site de Shillourokombos (Chypre), dans sa phase moyenne (7500-7300 av. J.-C.) (Guilaine, 2003 ; Guilaine et Vigne, 2004). Il s'agit d'une figurine de 4 cm en picrolite incisée, représentant le corps et la tête d'une « souris » en position d'arrêt (Fig. 2B). Nous ne savons pas si ces thèmes artistiques figurent, dans l'univers mental des artistes de cette période, un animal nuisible, que l'on représente afin de s'en protéger, ou simplement une curiosité esthétique.

1.1.3.1. Un regard contrasté durant l'Antiquité

Il existe de nombreux exemples à travers l'Antiquité pour illustrer l'antipathie ou le dédain de l'hommes vis-à-vis de la souris (Keeler, 1931). La relation peu amicale qu'ils entretiennent s'exprime déjà dans le nom qui la désigne en latin (*Mus*), car celui-ci vient du grec *? ??*[1], qui lui-même dérive du Sanskrit ancien *mush*, qui signifie « dérober, voler » (Silver, 1995). Il faut toutefois signaler que, pendant l'Antiquité et le Moyen Âge, il n'existe pas encore de distinction entre la souris et le rat, et il est fort possible que les deux espèces ait été désignées sous le nom *Mus*. En effet, le latin ne connaît que *mus* et *sorex* ; le nom *rattus*, d'origine obscure, est beaucoup plus tardif (Bianciotto, 1997). Ce qui signifie que derrière l'emploi de *Mus* ne se cache pas forcément la petite souris craintive et discrète de notre bestiaire occidentale moderne mais peut être aussi le gros rat, qui peut souvent se montrer agressif et inspirer de la crainte aux hommes.

C'est surtout le taux de reproduction de la souris qui peut être effrayant et représenter un fléau lors de ses pullulations. La déification du chat dans l'Égypte ancienne tient sans doute en ce qu'il est le seul capable de contenir les populations de souris, qui sont autant de démons voués à la destruction des réserves de grains (Festing et Lovell, 1981). Aristote (*Histoire des animaux*, livre VI, chap. 37), après s'être étonné de la prolificité des souris, reste sans voix quant à leur capacité de destruction dans les campagnes.

> Et ils pullulent si rapidement que certains cultivateurs qui n'ont pas de grandes exploitations, voyant un jour que c'est le moment de moissonner, quand ils amènent le lendemain matin les moissonneurs, trouvent tout dévoré.

---

1 *Pour les Belles Lettres, M??* désigne la souris et les petits rongeurs de même taille (Aristote, *Histoire des Animaux*, Livre 6, chap. 36, p. 130).

Elle est aussi associée à la peste et aux maladies. Parmi les afflictions qui s'abattirent sur les Philistins, la bible mentionne la peste des souris ou des rats (La septante, Premier livre des Rois, chapitre 6). Dans la culture hébraïque de Palestine, elle peut être également considérée comme impure si l'on se réfère au livre du Lévitique 3/6 chapitre 11 :

> Vous regarderez comme impurs tous ceux des animaux à quatre pieds qui marchent sur leurs pattes : quiconque touchera leur corps morts sera impur jusqu'au soir…
>
> …Voici, parmi les animaux qui rampent sur la terre, ceux que vous regarderez comme impurs : la taupe, la souris et le lézard, selon leurs espèces.

Dans l'Europe Chrétienne, elle se verra associée à la sorcellerie et à la luxure (Festing et Lovell, 1981).

D'autres exemples issus de l'Antiquité présentent la souris sous des jours beaucoup plus positifs, à travers les mythes et les cultes anciens. En Égypte, la souris est associée au dieu lunaire Thoth, qui rendit la vue à Horus après qu'il fut piqué par un scorpion. La souris est tapie au pied de son bâton de destinée avec lequel il mesure la vie des hommes. Mais c'est durant la Grèce archaïque que son association aux divinités est la plus forte. Dans le poème épique de l'Iliade attribué à Homère, Apollon est désigné sous l'épithète Apollon *Smintheus* ou « Apollon dieu souris ». Le nom *smintheus* signifie le dieu qui envoie, mais aussi qui protège de la peste des souris (*smintheus* est un mot crétois ancien qui signifie « souris »). Les grecs associaient Apollon aux souris et le priaient sous ce nom car ils pensaient que les rongeurs étaient vecteurs de maladie. Ils n'avaient pas réalisé que c'était les bactéries portées par leurs ectoparasites et non les rongeurs eux-mêmes qui transmettaient la peste. Ils avaient observé la corrélation entre la diffusion de la peste et l'infestation des rongeurs, c'est pourquoi ils priaient Apollon *Smintheus* pour qu'il décoche ses flèches de pestilence et de maladie sur leurs ennemis.

Il est difficile de savoir qui, de la souris ou du rat, est réellement impliqué dans ce mythe. On sait que le bacille de la peste, *Yersina pestis,* est porté par la puce du rat *(Xenopsilla cheopis)* et que ce dernier est à l'origine des grandes pandémies de l'Histoire humaine, dont la plus ancienne remonte au IIIe siècle av. J.-C. et se situerait sur les rives africaines et asiatiques de la Méditerranée (Audoin-Rouzeau, 2003). La puce de la souris, bien qu'elle puisse être pestifère, ne transmet pas la peste à l'homme. S'il s'agit du rat, cela signifie qu'il était présent en Grèce à l'époque archaïque, mais nous n'en avons aucune preuve archéozoologique. Depuis son foyer méditerranéen, compris entre le delta du Nil et la côte syrienne, il aurait conquit le reste du bassin méditerranéen à la faveur des mouvements

commerciaux à l'époque romaine (Audoin-Rouzeau, 2003 ; Audoin-Rouzeau et Vigne, 1994). D'après ces données, il n'y aurait pas de rat noir en Grèce à l'époque archaïque. En revanche, la souris est présente en Grèce avant l'époque archaïque, mais elle ne transmet pas la peste. Dans ce cas, quel est donc le rongeur qu'Apollon est censé commander pour que la peste se répande ? Si on considère, d'une part, la solidité des recherches épidémiologiques concernant l'absence de transmission de la peste par la souris (Audoin-Rouzeau, 2003) et d'autre part la forte probabilité que l'absence de preuves archéozoologiques de rat noir en Grèce à l'époque archaïque soit due à l'absence de collecte de microvertébrés sur les sites archéologiques de cette région, la réponse la plus vraisemblable à cette question est qu'Apollon est le « dieu rat » et non pas le « dieu souris », la confusion reposant sur la traduction du nom latin *Mus* qui, comme nous l'avons déjà dit, ne distingue pas le rat de la souris.

Toujours selon la légende Homérique de la guerre de Troie, un temple d'Apollon *Smintheus* fut construit par les crétois en Asie Mineure (côtes ioniennes) sur l'avis d'un oracle qui les somma de choisir, comme lieu d'élévation, l'endroit où leur victoire sur les Pontins fut décisive grâce aux fils du sol (les souris). En effet, selon la légende, à Hamaxitus, des nuées de souris s'abattirent sur l'armée des Grecs de Troade et sectionnèrent leur carquois et les liens de cuir de leurs armures, les laissant sans défense face aux Crétois. Cette légende fut reprise dans l'œuvre d'Hérodote (*Histoires* Livre II **CXLI.**) quand il décrit la victoire du prêtre Héphaïstos, nommé Sethon (712-664 BC), sur les armées arabes et assyriennes alors que son armée l'a abandonné. Cette fois ce fut une multitude de souris des champs qui intervint sur un commandement divin pour ronger les carquois, les arcs et les courroies des boucliers comme elles le firent contre les armées d'Asie mineure. Cependant, une fois n'est pas coutume, les rongeurs de ces légendes sont soit des souris, soit des rats, suivant les traductions anglaises ou françaises du texte latin ou grec.

> Ces troupes étant arrivées à Péluse, une multitude prodigieuse de rats de campagne se répandit la nuit dans le camp ennemi, et rongea les carquois, les arcs et les courroies qui servaient à manier les boucliers ; de sorte que, le lendemain, les Arabes étant sans armes, la plupart périrent dans la fuite. On voit encore aujourd'hui dans le temple de Vulcain une statue de pierre qui représente ce roi ayant un rat sur la main, avec cette inscription : QUI QUE TU SOIS, APPRENDS, EN ME VOYANT, À RESPECTER LES DIEUX.

Les souris peuvent être directement associées au culte. D'après Strabon *(Géographie)*, les souris *(Mus)* étaient sacrées et consommées pendant des banquets, dans le culte d'Apollon, à l'intérieur des temples qui lui étaient dédiés à Rhodes, Gela, Lesbos et en Crète. Héraclides du Pont précise que ces « *Mus* » sacrées sont très nombreuses dans ces sanctuaires. Pline

mentionne également, dans les *Histoires Naturelles*, l'utilisation de souris et de leurs entrailles pour les augures. À Chryse, dans l'un des temples d'Apollon *Smintheus*, Strabon (XIII.1.48 C 604) nous dit qu'une statue en bois symbolise le dieux avec, à ses pieds, une souris ou un rat.

Cette entrée en matière un peu longue concernant le regard porté sur la souris durant l'Antiquité permet d'illustrer l'ambivalence de la relation entre l'homme et la souris. Cependant, elle a surtout soulevé le problème de la traduction du terme *Mus*, qui sème un grand doute sur le fait qu'il s'agisse réellement de souris et non pas de rat, que ce soit dans les légendes d'Homère ou dans les observations des auteurs concernant le culte d'Apollon *Smintheus*. Une reprise complète des occurrences du terme dans les ouvrages latins et grecs en regard des données historiques, archéozoologiques et écologiques devrait être menée, en dehors de cette thèse, pour tenter de clarifier cette situation.

1.1.3.2. De l'agrément au laboratoire

Nous avons déjà dit qu'à l'origine de la domestication de la souris se trouvent les mutations génétiques qui donnent aux souris des robes albinos, bicolore, satin, etc. Et que ces curiosités de la nature ont intrigué l'homme depuis des millénaires. La plus ancienne référence de souris mutante remonte à 1100 av. J.-C. : dans le plus ancien lexique chinois (EhYah), il est question de souris « à pois » (Festing et Lovell, 1981). La mention suivante de souris mutante est une référence aux souris qui « valsaient » dans les albums de la dynastie Han. Ces souris étaient décrites comme « jaune ». Cet enregistrement date de 80 av. J.-C. Entre 307 et 1641 de notre ère, la Chine a considérablement accru son intérêt pour ces souris colorées. Pendant cette période, plus de trente cas de souris albinos ont été observés dans la nature et enregistrés (Festing et Lovell, 1981). C'est à partir de 1700 que les souris d'agrément commencèrent vraiment à exister car elles obtinrent à cette période une popularité croissante, non seulement comme animaux de compagnie mais aussi comme animaux d'élevage. En 1787, un livret appelé The breeding of Curious Varieties of the Mouse de Chobei Zenya, mentionne de nombreuses variétés de couleur : albino, noir, blanc, champagne, chocolat, etc. (Kondo, 1973). À partir des années 1800, ces souris d'agrément furent importées en Europe par des commerçants britanniques. Par la suite, de nombreuses générations de souris d'agrément furent élevées de part le monde durant le XIXème siècle par des amateurs qui élevaient et sélectionnaient ces souris mutantes pour leur couleur. Le plus connu d'entre eux est Miss Abbie Lathrop, une institutrice à la retraite qui, en 1900, occupait son temps libre à élever ces souris d'agrément pour les vendre, depuis sa ferme de Grandy dans le Massachusetts. La souris de laboratoire remplaça la souris d'agrément quand, en 1902,

William Ernest Castle achèta les souris de Miss Lathrop pour tester les lois de Mendel sur l'hérédité à partir de la couleur de la robe des souris (Anonyme, 2002).

1.2. Histoire évolutive des souris

1.2.1. Le complexe taxinomique *Mus* décodé par la génétique

Le genre *Mus* actuel est la conséquence d'une histoire évolutive complexe. Il appartient à la famille des *Murinae* et regroupe une douzaine d'espèces. Avant que les généticiens ne s'intéressent à la diversité des souris, les zoologues avaient renoncé à classer et distinguer les souris d'Europe sur la base de leur différence morphologique, souvent considérée comme conservatrice, si bien qu'elles se virent toutes classées au sein d'une seule espèce, *Mus musculus* (Schwarz et Schwarz, 1943). Après quarante ans de dédain envers cet animal qui ne semblait pas représenter un cas naturel à cause de son lien avec l'homme, un engouement international des biologistes pour les souris eut lieu au milieu des années 70 (Berry, 1981 ; Bonhomme et Thaler, 1988). À cette période, le développement des méthodes de la biochimie permit la résolution fine de la variabilité génétique. C'est à cette ferveur pour leur diversité génétique, menée en grande partie par l'équipe de l'Institut des Sciences de l'Évolution de l'université de Montpellier, que l'on doit une nomenclature précise du complexe des espèces du genre *Mus* en Europe (Auffray *et al.*, 1990a ; Bonhomme *et al.*, 1984 ; Thaler *et al.*, 1981). À partir du « tri » génétique dans l'ensemble des souris de ce continent permettant de démontrer qu'il n'existait pas une mais plusieurs espèces de souris, des critères de distinction morphologiques purent être validés et appliqués sur le terrain. Ils permirent de cartographier les aires de répartition géographique de ces différentes espèces et de mieux cerner leur exigences écologiques (Orsini *et al.*, 1983) (Fig. 3A). L'aire de distribution des deux sous-espèces européennes *Mus musculus domesticus* et *Mus musculus musculus* se superposent à celle des souris sauvages d'Europe (hachures) car elles sont sympatriques, c'est-à-dire qu'elles occupent le même territoire sans se rencontrer, à la faveur de niches écologiques différentes. La divergence génétique entre toutes ces sous-espèces est très importante, ce qui implique une histoire évolutive complexe.

L'histoire évolutive de la souris domestique *Mus musculus* sp. fut par la suite l'objet de toute l'attention des chercheurs. La résolution systématique du genre et les approches paléogéographiques à partir des archives fossiles étant affaibli par leur absence de spécialisation dentaire, ce sont principalement des approches moléculaires variées qui, au

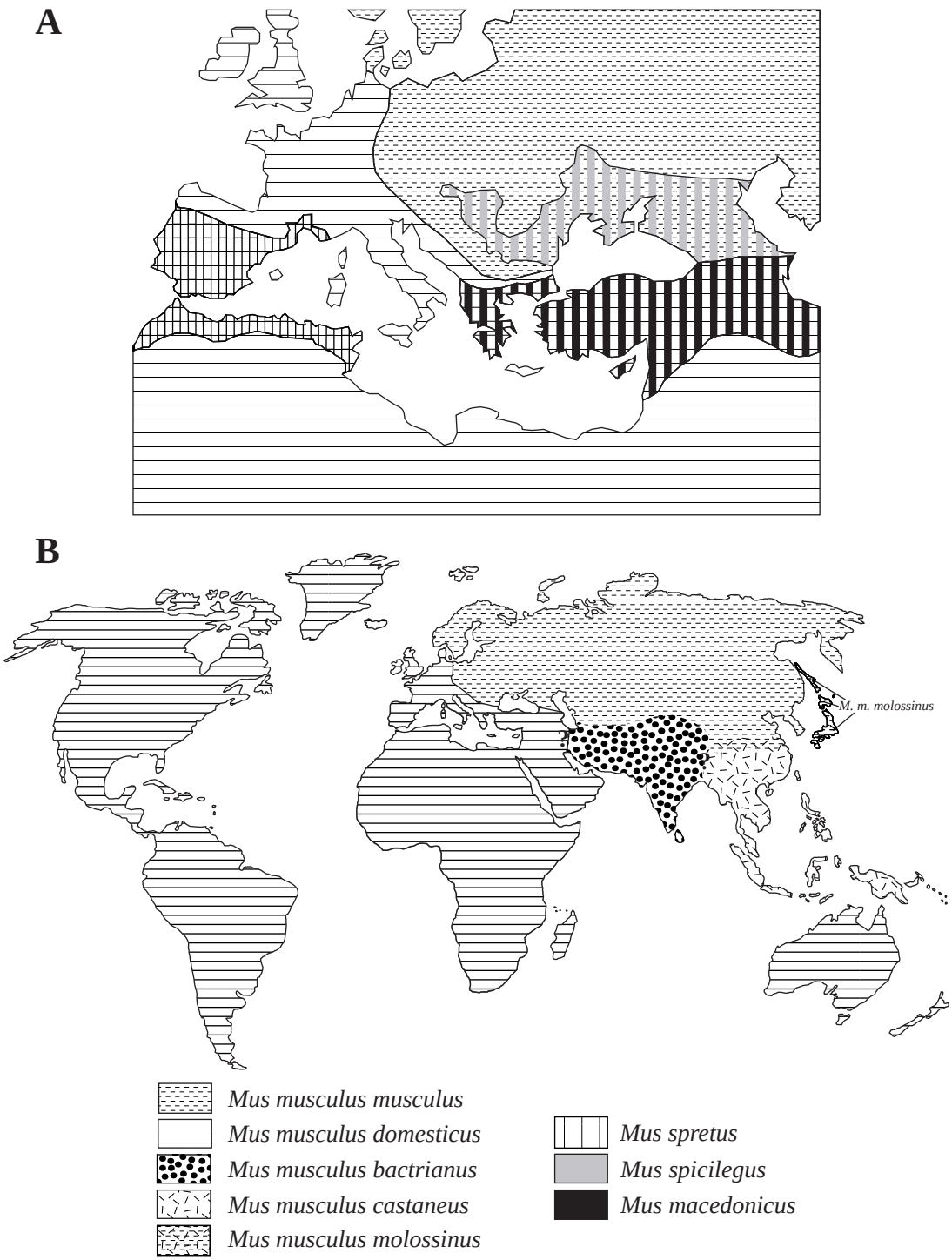


Figure 3: A - Répartition géographique des cinq taxons européens d'après Auffray *et al.* (1990). Les zones hachurées représentent la sympatrie entre les espèces sauvages et les sous-espèces commensales. B - Distribution géographique des sous-espèces commensales d'après Boursot *et al.* (1993)

cours de ces vingt dernières années, ont systématisé le complexe d'espèce *Mus musculus* et reconstitué son histoire haturelle (Boursot *et al.*, 1993 ; Boursot *et al.*, 1996). Ces études ont tout d'abord démontré que la souris commensale était une espèce polytypique, c'est à dire formée de plusieurs sous-espèces, dont la répartition allopatrique cumulée couvre tous les continents. Celles-ci, au nombre de cinq, se partagent l'Eurasie en blocs inégaux (Fig. 3B).

1.2.2. Phylogéographie génétique de la souris commensale

L'origine et la radiation de la souris commensale ont fait l'objet d'une intense recherche. Malgré les nombreuses occurrences fossiles du genre *Mus* (Auffray *et al.*, 1990c), l'absence de spécialisation dentaire ne permet pas de préciser leur statut spécifique, ce qui les rend inutilisables pour décrire les étapes qui ont abouti à la répartition que l'on observe actuellement. Par conséquent, c'est le développement de la phylogéographie qui fut le recours principal pour reconstituer l'histoire du peuplement de la souris. La phylogéographie consiste à donner un sens historique et environnemental à la partition de la variabilité génétique des espèces en interprétant la généalogie des allèles en relation avec leur distribution géographique. Cette démarche a été principalement appliquée à la souris par l'entremise du marqueur génétique qu'est l'ADN mitochondrial (Avise, 2000 ; Avise *et al.*, 1987).

D'après les archives paléontologiques (Jacobs, 1978 ; Jacobs et Pilbeam, 1980) et les données moléculaires (Boursot *et al.*, 1993 ; Boursot *et al.*, 1996 ; Din *et al.*, 1996), l'origine de la souris se situerait dans la région indo-pakistanaise. Son plus ancien représentant est *Mus auctor*, du Miocène terminal (environ 5,5 Ma), découvert dans des Siwaldiks du Pakistan (Jacobs, 1978). Un crâne de souris daté d'environ 2 Ma découvert à l'Est de Chandigarh, en Inde, tend à confirmer que cette région est le berceau du genre (Patnaik *et al.*, 1996). Par la suite, les migrations, suivies de fondations de colonies à la faveur des fluctuations climatiques des stades glaciaires et interglaciaires, ont amené la souris à envahir les différents continents. Ce faisant, certaines espèces ont peu à peu profondément divergé de leur ancêtre commun, selon le modèle classique de la différenciation géographique où la divergence par allopatrie (vicariance) est considérée comme la principale cause de la formation de sous-espèces qui pourrait conduire à une isolement reproductif partiel lors de contacts secondaires.

L'origine de la souris commensale et les modalités de différenciations des sous-espèces sont restées longtemps spéculatives. Une origine asiatique était généralement proposée (Bonhomme, 1992 ; Schwarz et Schwarz, 1943), ainsi qu'un modèle centrifuge de radiation faisant de *Mus musculus* une espèce en anneaux (espèce dont la répartition géographique se

fait en cercle ou en anneaux, dont les formes les plus excentrées ne se croisent plus entre elles) (Bonhomme *et al.*, 1994). Ce que corroboraient les données de l'ADN nucléaire (Din *et al.*, 1996) et mitochondrial (Boursot *et al.*, 1996) puisqu'elles démontraient l'existence d'une continuité génétique chez les sous-espèces commensales, entre populations centrales de *Mus bactrianus* (Inde, Pakistan, Iran) et périphériques (*M. m. domesticus*, *M.m. musculus*, *M. m. castaneus*), accompagnée d'une diminution centrifuge de la diversité génétique, les premières ayant conservé leur polymorphisme ancestral. Ces résultats renforçaient à la fois la théorie du berceau indo-pakistanais de la radiation ainsi que le modèle centrifuge.

Ces études ont par ailleurs démontré que la divergence des sous-espèces commensales n'a pas eu lieu au même moment. En effet, *M. m. musculus* et *M. m. castaneus*, malgré une très large distribution, ne détiennent qu'une très faible diversité nucléotidique, ce qui signifie que ces deux lignées n'ont colonisé leur territoire que récemment. En revanche, *M. m. domesticus* est plus diversifiée et plus distante. Elle aurait donc existé comme une grande population depuis plus longtemps (Boursot *et al.*, 1996). Sa divergence serait donc plus ancienne que les deux autres. Les structures des zones de contact secondaires témoignent d'ailleurs en faveur de ce décalage chronologique des divergences, car la zone d'hybridation entre *M. m. domesticus* et *M. m. musculus* est très étroite, attestant une incompatibilité génomique nette, alors qu'entre *M. m. musculus* et *M. m. castaneus* l'introgression est beaucoup plus graduelle, a tel point qu'elle a permis l'existence d'une sous-espèce au Japon : *Mus musculus molossinus* (fig. 3B).

Un modèle linéaire, ou séquentiel, a été proposé par Praeger *et al.* (1998) en alternative au modèle centrifuge, à partir du séquençage des régions de controle de l'ADNmt du groupe *Mus musculus* à travers toute l'Asie. Il montre en effet que le groupe *Mus musculus* augmente d'une quatrième lignée, découverte au Yémen (*M. m. gentilulus*). L'arbre phylogénétique du groupe commensal suggère que *M. m. domesticus* est un clade frère des trois autres et que le lignage yéménite est le second plus ancien lignage (Fig. 4). À partir de cet arbre et selon l'approche phylogéographique, *domesticus* aurait son berceau quelque part dans la vallée du Tigre et de l'Euphrate ou dans la vallée du Nil. Au Pléistocène (sans plus de précision), elle aurait migré au sud de la péninsule arabique quand celle ci était plus hospitalière. Cette première migration serait à l'origine de la différenciation périphérique du groupe *gentilulus*. Le modèle propose en outre une progression depuis la péninsule arabique vers le sous-continent indien, probablement à travers le détroit d'Hormuz puis vers le Nord pour établir les ancêtres *M. m. castaneus* et *M. m. musculus*. Une progression vers l'Europe interviendrait finalement.

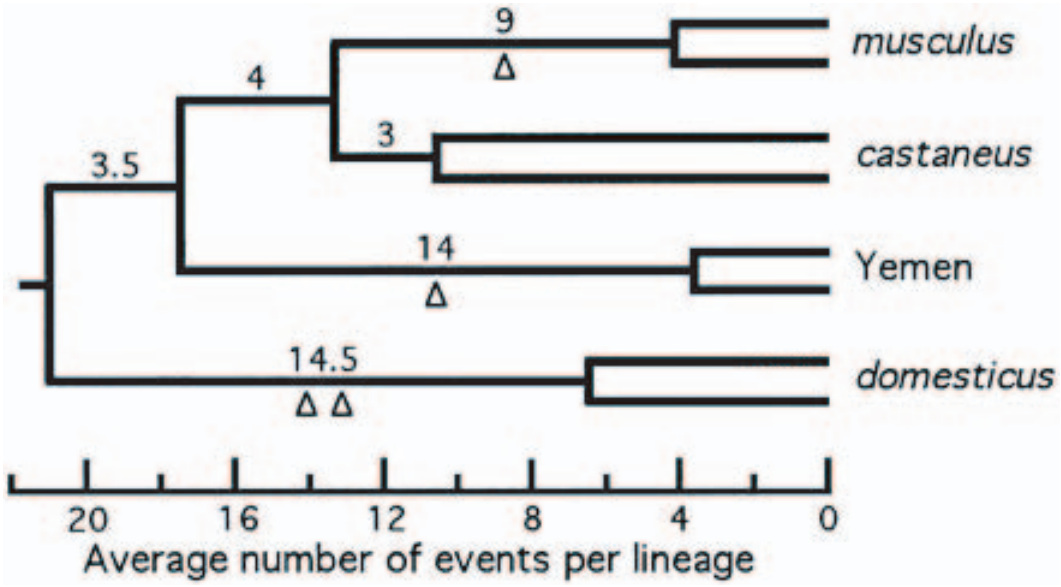


Figure 4 : Arbre de parcimonie de l'ADNmt des souris commensales extrait de Praeger *et al.* 1998

La question du rythme de la diffusion en Eurasie est mal éclairée par la phylogéographie génétique. Seuls les jalons fossiles peuvent nous renseigner. Auffray *et al.*(1991 ; 1990c), d'après une recension des occurrences de fossiles de souris d'Eurasie, montrent que la majorité des fossiles du Pléistocène se situent dans la région méditerranéenne et, principalement en Afrique du Nord ainsi que dans le bassin orientale de la Méditerranée. Le statut de ces fossiles n'a pas été établi faute de méthodes adaptées à ce matériel. D'après les hypothèses concernant le peuplement du genre *Mus* en Eurasie au Pléistocène émises par J.-C. Auffray et ses collaborateurs, il y eut plusieurs vagues d'immigrations du genre *Mus* durant la période Plio-Pléistocène à l'origine du peuplement actuel des espèces sauvages (*Mus spretus*, *Mus macedo*nicus, *Mus spicilegus*). La progression de la souris commensale en Eurasie serait un phénomène beaucoup plus récent, qui interviendrait à l'extrême fin du Pléistocène.

À travers les grands traits que nous venons de tracer au sujet de la progression et de la mise en place du peuplement de la souris à partir des données moléculaires et fossiles, nous percevons clairement que ces questions sont mal renseignées faute d'une bonne interaction entre les résultats de la génétique et l'analyse des restes de souris fossiles.

1.2.3. La progression Tardiglaciaire/Holocène de la souris commensale en Europe : approche archéozoologique et génétique

Selon le modèle centrifuge, l'origine de *domesticus* se situe donc dans le « Croissant fertile » jusqu'à l'ouest du Zagros (Boursot *et al.*, 1996). L'examen de la nature des souris fossiles des plusieurs gisements israéliens, couvrant tout le Pléistocène supérieur jusqu'au début de l'Holocène, a permis de mettre en évidence de façon assurée que *M. m. domesticus* n'est arrivée sur le pourtour méditerranéen qu'au début de la période natoufienne (12 000 BC cal.), alors que certains groupes humains s'étaient sédentarisés et mettaient en réserve leurs denrées. La lignée de l'espèce sauvage israélienne *Mus macedonicus spretoïdes* remonterait quant à elle au moins jusqu'à 120 000 BC (Auffray *et al.*, 1988).

La date et les modalités de spéciation de *M. m. domesticus* sont encore très spéculatives. Tchernov (1984, 1991) considérait que la lignée de *Mus* en Israël aurait résulté d'une spéciation *in situ*. En effet, la sédentarisation humaine au Natoufien créa une nouvelle niche écologique où quelques individus présentant une pré-adaptation au commensalisme (Sage, 1981) aurait trouvé dans cet environnement anthropisé de nombreux avantages. La niche commensale fournit un « tampon » vis-à-vis des facteurs climatiques mais aussi des

ressources concentrées et pérennes, une diminution de la compétition intra et inter-spécifique et enfin une réduction de la prédation. Les individus capables de pénétrer la sphère anthropique auraient peu à peu profondément divergé du pool ancestral « d'extérieur » par rupture du flux génique avec ce dernier. En opposition à cette hypothèse, les techniques de l'hybridation de l'ADN ont démontré que la divergence entre le groupe *Mus musculus* et les espèces sauvages aurait eu lieu entre 350 000 et 50 000 BC (Boursot *et al.*, 1996). Cependant, les dates de divergence calculées sont discutables car beaucoup de travaux récents sont très critiques au sujet de la fiabilité de l'horloge moléculaire. Nous retiendrons l'hypothèse parcimonieuse d'Auffray et al. (1988) selon laquelle cette apparition récente serait liée à une immigration résultant de deux facteurs cumulés : i) un réchauffement climatique post-glaciaire favorisant son extension depuis son aire d'origine, située plus à l'est et ii) l'anthropisation du milieu qui lui aurait servi de refuge et l'aurait affranchi de la compétition avec la souris autochtone dans la zone de sympatrie.

Quoiqu'il en soit, les fossiles des gisements israéliens natoufiens constituent actuellement la plus ancienne occurrence de la souris commensale dans l'ère circum-méditerranéenne, ainsi qu'un argument en faveur d'une origine de *domesticus* dans le Croissant fertile. *Mus musculus domesticus* fit donc son apparition en tant que sous-espèce distincte entre 12 000 et 10 000 ans av. J.-C. Malgré tout on considère encore aujourd'hui que la sous-espèce apparaît il a y 8000 ans (Anonyme, 2002), suite à la mention de souris dans le site anatolien de Çatal Höyük (Brothwell, 1981).

La reconstitution de la progression de cette espèce à travers l'Europe d'après les mentions de souris grises dans les collections archéozoologiques issues de la littérature scientifique, ne suggère pas une date antérieure à l'Âge du Bronze (Auffray *et al.*, 1990c ; Mistrot et Vigne, 1997 ; Vigne, 1999). Parallèlement, l'interprétation des différenciations allozymiques des populations de souris domestiques méditerranéennes et européennes montre un schéma de progression en deux étapes : i) une progression lente depuis le Moyen-Orient vers l'Europe méditerranéenne orientale et ii) une colonisation rapide et récente de l'Europe méditerranéenne occidentale (Britton-Davidian, 1990). La même année et dans la même revue, Sage, *et al.* (1990), considéraient d'après l'ADNmt que cette souris aurait migré en Europe à une période bien plus ancienne, puisqu'il estimait qu'elle était arrivée en même temps que les premiers hommes modernes (*Homo sapiens sapiens*) entre 40 000 et 30 000 BP.

Il apparaît clairement que la question de la diffusion de la souris commensale en Eurasie ne peut progresser sans l'augmentation des collections fossiles et leur interprétation

en analogie avec l'actuel pour en déterminer la nature (Auffray et Britton-Davidian, 1992). Remplir ces conditions est l'un des objectifs majeurs que je souhaite atteindre pour cette thèse.

1.3. Le modèle insulaire

Les milieux clos ou isolés sont, au même titre que les organismes modèles en biologie, très utiles pour mieux comprendre les phénomènes qui ont cours à plus grande échelle. Ils ont évidemment servi de modèle heuristique pour l'évolution biologique, en commençant par les travaux de Charles Darwin (1859), pour devenir l'un des thèmes de recherche les plus étudiés en biologie et en paléobiologie à partir des années 60 (MacArthur et Wilson, 1963). L'archéologie s'est également appuyée sur les îles comme autant de laboratoires pour mieux cerner les processus de l'évolution culturelle (Broodbank, 2000 ; Evans, 1973, 1977 ; Guilaine, 1994, 2000, 2003 ; Perlès, 2002) ainsi que les modalités de colonisation et d'anthropisation à travers l'impact de l'homme sur les peuplements animaux insulaires en Méditerranée (Blondel et Vigne, 1993 ; Cherry, 1981, 1990 ; Cheylan, 1991 ; Malone, 1998 ; Masseti, 1998 ; Simmons, 1999 ; Vigne, 1999 ; Vigne et Alcover, 1985). Nous développerons ici les principes généraux concernant la biogéographie insulaire et l'anthropisation des peuplements animaux des îles méditerranéennes, qui nous serviront de fondements par la suite.

1.3.1. Généralités sur l'évolution des faunes insulaires

Après la théorie de l'évolution de Darwin basée sur un cas extrême d'isolement, la théorie des « équilibres dynamiques » (MacArthur et Wilson, 1963) peut être considérée comme un point de départ essentiel pour appréhender la biogéographie insulaire, car elle a profondément stimulé la recherche sur l'insularité. Ce modèle considère qu'une île n'est pas un vase clos où les espèces qui l'occupent ne subissent aucune influence extérieure. Au contraire, la richesse spécifique des îles est le résultat d'un apport permanent de propagules provenant des sources émettrices les plus proches, qui provoquent des bouleversements continuels dans sa composition spécifique ; c'est pourquoi le modèle est appelé dynamique. Le modèle est à l'équilibre puisque le nombre d'espèces ne change pas malgré cet apport constant, selon la relation espèce/surface établie pour les « îles vraies » (séparées du continent durant les régressions marines des phases glaciaires du Pléistocène) (Vigne, 1999).

Cet équilibre de la richesse spécifique insulaire a été modélisé sous forme d'un graphique bien connu, où celle-ci se situe à l'intersection entre la courbe de l'immigration et celle des extinctions des espèces autochtones (Blondel, 1986). Le flux d'immigration et le taux d'extinction dépendent à la fois de la distance entre l'île et le continent et de la taille de l'île. Le premier décroît alors que la distance augmente et que la surface diminue et le second augmente alors que la taille de l'île diminue. En schématisant à outrance, la richesse spécifique d'une île sera d'autant plus faible qu'elle sera éloignée du continent et de petite taille.

Ce modèle a entraîné dans son sillage de nombreuses études, menées à la fois sur plusieurs groupes d'animaux et de végétaux mais également à partir d'isolats biologiques en milieu continental. Elles ont fourni une masse considérable d'information qui permirent d'affiner et finalement de critiquer le modèle des équilibres dynamiques (Blondel, 1979 ; Simberloff, 1974, 1976).

Les assemblages d'espèces des îles ne sont pas le fruit d'un échantillonnage aléatoire du pool d'espèces de la souche continentale mais résultent d'un tri d'espèces généralistes ou anthropophiles (Vigne, 1992) présentes en abondance sur le continent.

Il y a trois étapes principales à la mise en place d'un peuplement insulaire (Granjon *in* Vigne (Ed.) (1997a):

1) l'immigration, qui dépendra des aptitudes de dispersion des candidats à l'émigration et des facteurs biotique et abiotique des îles à coloniser ;
2) la colonisation, qui dépendra de leurs aptitudes compétitrices et démographiques ;
3) l'adaptation au nouvel environnement, qui dépendra du pool génétique colonisant et de leur plasticité phénotypique.

Les candidats à la colonisation des îles devront, pour s'implanter durablement, posséder des qualités particulières et/ou réussir quelques ajustements écologiques et adaptatifs. Les espèces qui parviennent à édifier des populations abondantes et stables, réparties sur des milieux écologiques différents, ont un avantage adaptatif important et sont donc mieux protégées face aux risques d'extinction. C'est pourquoi les populations insulaires sont beaucoup plus sédentaires que les continentales. Cette sédentarisation peut mener chez certaines espèces à la diminution voire à la perte des outils locomoteurs de dispersion (i.e. aptérisme des oiseaux et des insectes).

Ces ajustements écologiques qui ont permis à certaines espèces d'immigrer et de s'adapter aux environnements insulaires, s'exprimeront par l'acquisition de nouvelles formes

et fonctions si les processus stochastiques et adaptatifs ont eu le temps d'agir sur le génome. Les modifications évolutives liées à l'insularité sont donc indissociables des processus écologiques (Blondel, 1986). Des tendances évolutives ont été avancées, telles que les modifications morphologiques des outils de préhension de la nourriture dans le sens d'un élargissement des capacités de l'organisme à exploiter des proies reliées, soit à la taille d'une ressource précise de l'île, soit à l'élargissement de la niche, elle même liée à la diminution de la compétition intra et inter-spécifique. Un exemple bien connu d'une telle évolution est celui de la variation de la taille du bec de *Geospiza* des Galapagos corrélée à la taille des graines qu'il consomme sur ces îles (Abbott *et al.*, 1977). Une autre tendance évolutive fut développée à partir de la découverte de mammifères nains (éléphants, hippopotames) et de rongeurs géants dans les faunes fossiles des îles méditerranéennes (Thaler, 1973). Chez les mammifères, cette théorie veut que l'évolution de la taille mène au gigantisme chez les rongeurs et au nanisme chez les carnivores, lagomorphes et artiodactyles (Foster, 1964). Plus généralement il s'opère, sur les îles, une uniformisation des tailles avec une augmentation chez les petites espèces et une diminution chez les grandes (Blondel, 1986). Ce phénomène est généralement considéré comme la conséquence de changements dans les interactions biologiques comme la prédation et la compétition. La règle du nanisme et du gigantisme n'est pas universelle et supporte de nombreuses exceptions (Blondel, 1985).

1.3.2. Anthropisation Holocène des faunes insulaires mammaliennes de Méditerranée

Les grandes îles de Méditerranée (Majorque, Corse, Sardaigne, Crète et Chypre) n'étaient pas reliées au continent lors des régressions marines du Würm (Van Andel, 1989, 1990). Par conséquent, pour les vertébrés non volants du Pléistocène supérieur, les seuls moyens d'atteindre ces îles consistaient à nager ou à mettre à profit des radeaux naturels (troncs flottants, etc.). Cet isolement prolongé est à l'origine d'un peuplement mammalien très peu diversifié et endémique à chacune de ces îles au Pléistocène supérieur, à savoir des cervidés, des hippopotames et des éléphants devenus nains, quelques rongeurs devenus géants et de rares carnivores.

Ainsi, les communautés animales terrestres qui peuplent ces îles « vraies » à la fin du Pléistocène supérieur sont constituées d'espèces parfaitement adaptées à leur milieu mais d'autant plus fragiles à tout bouleversement extérieur. Les conséquences de l'arrivée de l'homme sur ces biotopes fragiles se détectent d'autant plus facilement qu'ils sont isolés des

processus de peuplement naturel qui ont cours sur le continent (Elton, 1958). L'observation de l'évolution Tardiglaciaire/Holocène des faunes insulaires terrestres à la lumière des composantes de l'impact de l'anthropisation bien décrites pour le bassin méditerranéen (Blondel et Vigne, 1993 ; Masseti, 1998 ; Vigne, 1999), est donc d'une très grande utilité pour la modélisation biogéographique des faunes continentales actuelles, pour lesquelles les facteurs anthropiques se distinguent difficilement des facteurs naturels. C'est pourquoi elles ont été choisies comme laboratoires des processus continentaux de l'anthropisation (Vigne, 1997b, 1999)

Le modèle biogéographique insulaire qui en résulte a été construit à partir des travaux menés durant les années 80 à l'échelle de chacune des îles citées. La Corse et le Sardaigne ont été les plus étudiées à ce sujet (Vigne, 1988, 1990, 1992 ; Vigne et Alcover, 1985 ; Vigne *et al.*, 1997), mais de nombreuses synthèses ont été menées à partir de compilations des données paléontologiques et archéozoologiques disponibles, que nous avons citées plus haut. Nous nous appuierons principalement sur la synthèse critique de Vigne (1999) qui définit le renouvellement des faunes insulaires de Méditerranée selon six composantes principales :

1) Une extinction des grands mammifères endémiques au Tardiglaciaire ou au tout début de l'Holocène. Faute de preuves archéozoologiques flagrantes, une extinction directe provoquée par les chasseurs-cueilleurs du Tardiglaciaire n'a pas été encore réellement démontrée (Vigne, 2000a) ;
2) Une extinction différée et indirecte, induite par l'homme, des petits mammifères endémiques (Vigne et Valladas, 1996) ;
3) Une introduction volontaire d'espèces domestiques dés le début du Néolithiques (mouton, chèvre, vache, cochon…) ;
4) Le marronnage de taxons domestiques qui ont donné naissance aux faunes d'ongulés sauvages que l'on observe actuellement sur ces îles (mouflon, bouquetin, sanglier…) ;
5) L'introduction volontaire d'espèces sauvages à des fins cynégétiques (daims, cerf, renard, lièvre, lapin) ;
6) L'immigration facilitée de petits mammifères commensaux ou anthropophiles (rat, souris, mulot, musaraigne, lérot…).

1.4. Néolithisation et histoire de la navigation

1.4.1. La néolithisation de la Méditerranée

La Néolithisation est le passage d'une économie de prédation (chasse, cueillette, pêche) à une économie de production. En plusieurs points du globe (Proche-Orient, Nord de la Chine, Mexique et les Andes) certaines sociétés ont inventé la maîtrise de la reproduction d'espèces végétales et animales, c'est à dire la domestication. C'est au Proche-Orient que ce phénomène est le plus net car cette région fait l'objet d'une recherche archéologique intense. Au tournant des 9ème et 10ème millénaires, l'agriculture est inventée (Willcox, 1991, 2000) suivie de près par les premiers indices de l'élevage (Vigne, 2000b ; Vigne et Buitenhuis, 1999). Ce nouveau rapport à la nature marque un grand pas dans l'anthropisation puisque l'homme va façonner la nature et contraindre à ses besoins. La domestication des espèces végétales et animales est la composante majeure, mais le Néolithique marque également l'émergence du processus d'urbanisation ainsi que l'accroissement des échanges entre les groupes humains. Cette mutation va se transmettre à travers le monde et totalement remanier l'environnement pour « l'anthropiser ».

Depuis son foyer proche oriental, la néolithisation de l'Europe a suivit deux voies principales : la Méditerranée et l'Europe centrale selon un mode de diffusion progressif et arythmique (Guilaine, 2000). La néolithisation est un transfert culturel, technologique et écologique qui a du composer avec les facteurs écologiques et humains des régions qu'elle a penétrées (Guilaine, 2000, 2003). L'adaptation culturelle aux nouveaux environnements, lors du transfert, depuis la zone de maturation proche orientale, explique les ajustements culturels qui définissents les différentes aires culturelles du Néolithique de la figure 5. La vague de diffusion néolithique d'Europe septentrionale est appelée « danubienne » car le fleuve Danube aurait servi d'axe de pénétration pour la culture et les peuples néolithiques, depuis les Balkans jusqu'en Allemagne. En Méditerranée, la navigation fut le moteur de l'expansion néolithique.

1.4.2. La navigation néolithique en Méditerranée

L'existence d'embarcations viables et d'une navigation de pleine mer est manifeste depuis la Paléolithique supérieur, dans plusieurs parties du monde. D'après les plus anciens témoins archéologiques, la présence humaine en Indonésie et en Australie remonte a près de 40 000 ans (Johnstone, 1988 ; Vinton Kirch, 1997). Les chasseurs-pêcheurs-cueilleurs de

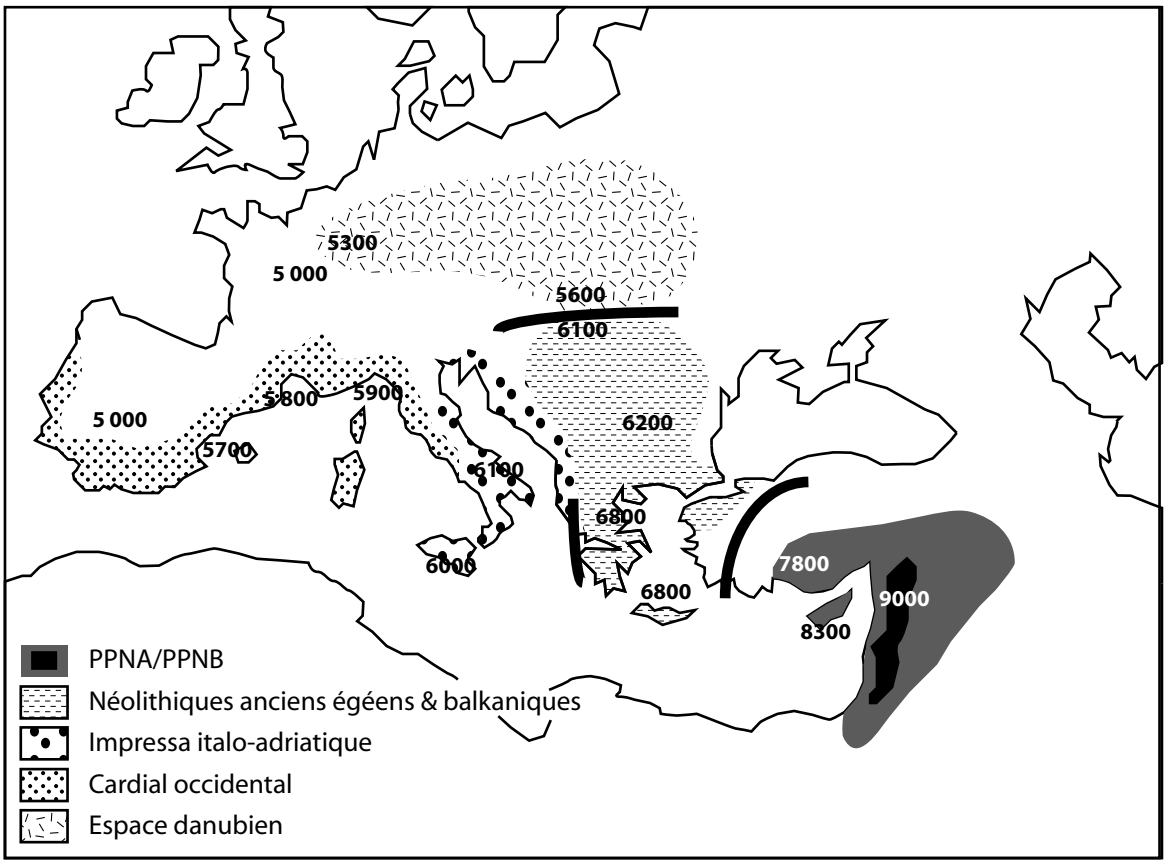


Figure 5 : Diffusion chronologique du Néolithique en Europe avec les aires culturelles majeures. Les barres noires indiquent les barrières qui ont fonctionné comme aires de "refonte" des systèmes culturels. D'après Guilaine (2000, 2003)

Méditerranée ont présenté une aptitude beaucoup plus tardive pour la navigation maritime. Les recherches récentes sur le peuplement prénéolithiques des grandes îles de Méditerranée ont démontré que ces dernières n'ont été explorées, pour la plupart, que vers le 9ème millénaire av. J.-C.(Vigne, 2000a). La plus ancienne présence humaine prénéolithique est fournit par le site d'Akrotiri à Chypre et se situerait vers la fin du 10ème millénaire av. J.-C (Simmons, 1991, 1999). Elle est suivie par celle de la Corse et de la Sardaigne, toute deux explorées à peu près au même moment, vers le 8ème millénaire av. J.-C. (Tozzi, 1996 ; Vigne *et al.*, 1996 ; Vigne et Desse-Berset, 1995). Enfin, l'argument indirect le plus connu pour illustrer l'aptitude des épipaléolithiques de Méditerranée à effectuer des traversées maritimes sur longue distance a été livré par la grotte de Franchti, au sud de l'Argolide (Grèce). En effet, la présence d'obsidienne originaire de Melos (île des cyclades) et d'os de thon en abondance (poisson pélagique de haute mer) dans les niveaux du paléolithique supérieure et du mésolithique de la grotte, sont des arguments forts indiquant l'utilisation d'embarcations capables d'effectuer des traversées sur longue distance et ce de façon régulière (Perlès, 1979).

Néanmoins, on fait remonter les premières grandes navigations méditerranéennes au Néolithique car c'est à cette période que les îles méditerranéennes sont réellement colonisées et peuplées (Camps, 1986, 1998 ; Camps et D'anna, 1980). Les arguments indirects étayant l'existence d'une réelle navigation, tels que le transfert de matières premières exogènes et de traits culturels et technologiques continentaux (Perlès, 2002) ou encore l'implantation durable d'animaux domestiques, anthropophiles, commensaux ou à vocation cynégétique (Vigne, 1998a) sont nombreux, mais ils contrastent de façon frappante avec le manque de preuves concrètes sur les moyens utilisés par les sociétés néolithiques pour naviguer en Méditerranée (Guilaine, 1994 ; Vigié, 1979).

L'archéologie sous-marine n'a pas encore découvert d'embarcation néolithique. La plus ancienne à ce jour est l'épave de Dokos (golfe de Saronique), datée de l'Helladique ancien (2 500 BC) (Papathanassopoulos, 1977). Pour le Néolithique, l'embarcation monoxyle de Bercy (5ème millénaire BC), les deux modèles réduits en terre cuite et la pirogue monoxyle du lac de Bracciano près de Rome (Fugazzola Delpino et Mineo, 1995) sont les seuls témoins concrets sur les embarcations du Néolithique. Cependant, malgré leur utilité précieuse pour appréhender la navigation fluviale ou lacustre ainsi que les possibilités d'échanges dans ces contextes, ces vestiges ne rendent pas forcément compte des techniques de construction navale au Néolithique.

L'évolution de l'architecture des embarcations préhistoriques est déduite de façon indirecte à partir de l'évolution socio-économique des sociétés humaines puis étayée par des

exemples ethnographiques. Le passage à une économie de production et la colonisation des milieux insulaires au Néolithique pourrait être relié à un changement radical dans la technologie navale. La colonisation néolithique d'une île comme la Crète aurait nécessité un évènement fondateur d'un groupe important (une quarantaine d'individus) et d'une cargaison de plusieurs tonnes (animaux, stocks de grains, eau potable) (Broodbank et Strasser, 1991). De tels phénomènes migratoires impliquent un changement dans les techniques de construction des bateaux. Les embarcations des sociétés de chasseurs-cueilleurs du Paléolithique supérieure, étaient conçues pour être légères, mobiles et facilement transportables (Johnstone, 1988), mais au Néolithique, la colonisation des milieux insulaires impliquait le transport d'une importante cargaison en hommes et en vivres. Les bateaux des colons néolithiques devaient être plus larges et plus étanches. L'évolution de l'architecture fut également déduite de l'accroissement du transport passif des petits mammifères anthropophiles et commensaux dans les grandes îles de Méditerranée. Cette augmentation située vers le 4ème millénaire av. J.-C., a été corrélée avec le développement d'une navigation pontée, dont les superstructures auraient augmenté les chances d'émigration des petits mammifères clandestins (Vigne, 1998a, 1999).

Comme nous pouvons le constater, la colonisation néolithique des îles « vraies » de Méditerranée (Vigne, 1999), c'est-à-dire celles séparées du continent lors du dernier grand maximum glaciaire Pléistocène, est le support privilégié de la réflexion sur la navigation néolithique. Ces îles « vraies » assurent que les déplacements maritimes ont présenté une réelle difficulté et plusieurs jours de traversée. Au Néolithique, la distance à parcourir pour atteindre ces îles « vraies » était peu différente de l'actuelle (Van Andel, 1989, 1990). Le transfert anthropogène d'animaux sur ces îles constitue l'une des contributions majeures pour considérer l'existence d'une navigation néolithique de haute mer. Il fournit également des arguments pour considérer l'intensification du trafic au Néolithique car l'implantation réussie de population allochtones sur de nouveaux territoires suppose de nombreux échecs à cause des barrières écologiques et génétiques (Vigne, 1997a).

1.5. Objectifs et démarches

L'objectif de notre recherche est de s'appuyer sur une analyse approfondie et critique des données paléontologiques et archéologiques pour (1) documenter les modalités holocènes du processus de commensalisation et d'invasion biologique de la souris domestique, (2) analyser les effets des activités humaines sur sa diffusion en Méditerranée et (3) en déduire,

en retour, des informations concernant les activités humaines pré et protohistoriques. Pour ce dernier point, la souris domestique est utilisée comme traceur de premières colonisations humaines néolithiques, en domaine insulaire méditerranéen. L'histoire de ces migrations est en outre susceptible d'apporter d'importantes informations indirectes sur l'histoire ancienne de la navigation et des échanges en Méditerranée (non documentée par l'archéologie sub-aquatique) et sur celle des transports de denrées alimentaires dans lesquelles se cachent les souris en « passagers clandestins » (Vigne 1999) et sur les pratiques agraires.

Ce travail s'inscrit donc dans le cadre des recherches sur le processus Tardiglaciaire et Holocène de mise en place des faunes actuelles d'Europe, plus particulièrement dans le domaine des modèles insulaires et des mécanismes du commensalisme. Si la répartition actuelle du peuplement des espèces du genre *Mus* est bien connue et si la sous-espèce commensale est devenue l'un des principaux emblèmes de la biologie évolutive, il convient de redonner à cette espèce une dimension spatio-temporelle grâce à l'information historique que contiennent les témoins zoologiques et anthropologiques de la Préhistoire récente et des périodes historiques. Ce faisant, nous pourrons cerner les effets de l'anthropisation sur les mécanismes d'émergence et de dispersion de ce taxon et contribuer à la réflexion collective sur les facteurs qui ont modelé les communautés animales durant ces derniers millénaires.

De plus, l'analyse des rythmes de l'émergence, de la diffusion et de l'adaptation d'une espèce commensale de l'homme dans les environnements insulaires méditerranéens à l'Holocène devrait nous permettre d'appréhender les modalités de son adaptation à sa nouvelle aire de répartition et son impacte sur la succession des taxons micro-mammaliens insulaires, selon une échelle de temps longue. En effet, la recherche portant sur les invasions biologiques a démontré que la pérennisation d'une population et ses perturbations sur les écosystèmes d'accueil, lors de l'agrandissement de son aire de répartition, ne pouvaient être perceptibles que dans un laps de temps substantiel (Pascal *et al.*, 2003 ; Vigne et Valladas, 1996). Par conséquent, le produit de ce travail devrait contribuer à mieux cerner la nature et l'importance du phénomène invasif de la souris domestique durant l'Holocène à travers l'aire circum-méditerranéenne.

2. Choix d'une méthode de discrimination morphologique entre espèces du genre *Mus* dans les assemblages paléontologiques et archéologiques : application des transformées de Fourier elliptiques

2.1. Introduction

La quantification des variations ou des différences entre des caractères morphologiques est une nécessité pour les disciplines qui doivent décrire les organismes qui font la biodiversité passée et présente, que ce soit du point de vue de la taxonomie, de l'ontogénie ou de l'évolution. Il y a plus de dix ans, Temple (1992) clamait que si la paléontologie voulait demeurer une branche de la science, elle devait se transformer en une discipline quantitative. Vigne (1998b) affirme que l'objet de l'archéozoologie a besoin de tout autant de radicalité et doit profiter de cet élan pour améliorer ses techniques de détermination ostéologique, quand cela est nécessaire, afin d'asseoir son discours sur des données comparables et acceptées de tous.

Notre étude illustre cette nécessité, car replacer dans le temps l'apparition et la dispersion de la souris commensale implique une détermination des restes au niveau de l'espèce, au sein d'un genre constitué d'espèces « jumelles » et à partir d'organismes fossiles dont l'intégrité n'a pas été respectée depuis leur dépôt jusqu'à leur collecte. Les outils d'analyse doivent donc être d'autant plus puissants et fiables que les vestiges sont ténus. Nous verrons tout d'abord comment la quantification de la variabilité morphologique a progressé pour décider ensuite de la méthode la plus adaptée aux besoins de notre objectif, tout comme Louis Thaler (1986) souhaitait relier la biosystématique génétique à la paléontologie de la souris grâce aux dernière avancées de la biométrie.

2.2. Quantifier la variabilité morphologique : histoire de la morphométrie

À partir de la deuxième moitié du XXème siècle, la description quantitative des caractères morphologiques, élément central de la biologie depuis des siècles, s'est s'appuyé sur le développement de méthodes d'analyses statistiques (coefficient de corrélation, analyse de variance…) pour appréhender avec beaucoup plus de rigueur les patrons de variation de forme entre et au sein des groupes. La volonté de quantifier des formes mêmes complexes et de représenter les grilles de déformation de d'Arcy Thompson (1961) donna naissance à la morphométrie (Bookstein, 1998).

La morphométrie a pour objet la description des changements de forme d'un organisme au cours de sa croissance, de son évolution, etc. Le recours à ces méthodes est requis dès lors que l'on souhaite décrire ou comparer la forme complète, partielle ou particulière d'une structure d'organismes vivants ou fossiles à partir d'échantillons. Ceux-ci peuvent être des populations, définies sur la base des localités géographiques, des stades de développement, des effets génétiques ou environnementaux, des couches sédimentaires ou des niveaux archéologiques.

La notion de taille et de forme intervient dans toutes les études morphométriques mais elle est rarement définie de façon explicite (Bookstein, 1989 ; Yoccoz, 1993). Baylac (1996) explique que si la distinction est simple pour les Anglo-Saxons, c'est parce qu'il existe une équation claire dans leur langue : « form = size + shape ». L'équivalence en français : « forme = taille + conformation », permet de mieux saisir cette distinction. Comme le terme de conformation n'est pas d'un emploi courant, une définition de la taille et de la forme telle que nous l'utiliserons ultérieurement est nécessaire.

- La taille est une mesure d'échelle ou de dimension d'un objet.
- La forme représente toutes les caractéristiques de configuration qui font qu'un objet est reconnaissable d'un autre quelle que soit l'échelle à laquelle il est représenté.

Prenons l'exemple classique d'une photographie de la tour Eiffel : toutes les personnes qui connaissent la forme de cette structure métallique seront capables de la reconnaître sur la photo, malgré l'échelle réduite de la représentation photographique (taille).

A partir des années 60-70, l'approche des variations morphologiques se fait à l'aide d'un arsenal étendu d'analyses statistiques multivariées. Cette morphométrie dite traditionnelle (Marcus, 1990) traite des variables ou des descripteurs de forme classiques (distances, angles, indices), mais, grâce à la puissance des nouveaux outils statistiques (MANOVA, ACP, etc.) et au développement de l'informatique, elle peut quantifier les covariations dans les mesures morphologiques ainsi que les variations intra- et inter-groupe que ne permettaient pas les études fondées sur des analyses statistiques univariées, car elles ignoraient les corrélations entre les caractères et pouvaient entraîner des interprétations erronées (Willing *et al.*, 1986). Beaucoup de ces études ont porté sur l'allométrie, c'est-à-dire les changements de forme corrélés aux changements de taille. Un effort très important de la morphométrie traditionnelle a également porté sur le développement de la correction de la taille dans les études morphologiques, car les variables utilisées sont toutes corrélées à la taille (Bookstein *et al.*, 1985). L'objectif étant d'extraire la taille pour n'avoir à traiter que des variables morphologiques exemptes d'un effet de taille et saisir les patrons de variations qui

relèvent uniquement de la forme *stricto sensu*. Malgré le bond en avant suscité par la morphométrie multivariée dans la quantification morphologique, elle ignore une grande partie de l'information morphologique et s'avère rapidement limitée dans la description des formes complexes. Adams *et al*. (2003) ont listé ces principaux inconvénients :

1. Parmi les méthodes d'extraction de la taille proposées, aucune ne fait l'objet d'une utilisation unanime, car différentes corrections engendrent des résultats légèrement différents.
2. La mesure de distances linéaires (longueur, largeur…) qui n'est pas effectuée à partir de points remarquables sans ambiguïté sur l'organisme (points homologues (points repères identiques d'un organisme à l'autre ou *landmarks*) entraîne nécessairement un problème d'homologie dans la prise des mesures. Par exemple, la valeur de la largeur ou de la longueur d'une molaire de souris variera suivant l'appréciation de l'opérateur alors que la distance mesurée entre deux points du crâne à la jonction d'au moins trois os sera homologue d'un individu à l'autre et ne variera pas suivant l'opérateur.
3. Deux formes différentes peuvent générer les mêmes distances. L'exemple le plus simple utilisé pour étayer ce fait est celui de l'ellipse et de la goutte d'eau qui, malgré une forme générale très différente, peuvent avoir la même longueur et la même largeur.
4. Enfin, la représentation graphique d'une forme ne peut se faire à partir des distances car les relations géométriques entre les variables ne sont pas conservées dans les analyses. Les différences de formes entre les organismes ou leur évolution au cours du temps ne peuvent donc pas être visualisées car les distances linéaires ne décrivent pas suffisamment la géométrie de l'objet étudié.

C'est parce que la morphométrie géométrique permet de capter la géométrie des structures morphologiques que son développement, dans les années 80, fut considéré comme une « révolution » en biométrie (Rohlf et Marcus, 1993). Cette nouvelle approche consiste cette fois à saisir la structure géométrique globale d'un organisme avec non plus des distances mais des coordonnées de points homologues en deux ou trois dimensions. Voici les avantages majeurs de la morphométrie géométrique par rapport à la morphométrie traditionnelle :

1. Grâce aux données *x*, *y* collectées sur l'organisme, il est possible de visualiser graphiquement l'adéquation entre le choix des points homologues et la géométrie de la structure que l'on souhaite étudier. On peut donc décrire des variations relatives entre les différents éléments qui composent un organisme. Si celui que l'on veut étudier ne

possède pas de points homologues au sens strict du terme ou des *landmarks* de type 1 (Bookstein, 1991), il est possible d'avoir recours à des pseudo points-repères comme des points de courbure extrême sur le contour d'une structure ou des points arbitraires le long d'un contour (Bookstein, 1997).

2. Les variables utilisées dans les analyses multivariées ne sont pas les données brutes collectées sur les objets, comme c'était le cas avec la morphométrie traditionnelle. La relation géométrique entre les points homologues est calculée en appliquant la fonction mathématique la plus appropriée aux coordonnées en 2D ou 3D. Ce sont les paramètres de ces fonctions qui sont les variables des analyses statistiques ultérieures.
3. La taille est estimée par la prise en compte de la variation de taille dans toutes les directions et n'est pas une mesure externe prise selon une seule direction. C'est la taille centroïde (taille isométrique) : racine carrée des distances au carré de toutes les points repères par rapport au centroïde. Cette taille peut être extraite avant les analyses en tant que composante séparée de la variation morphologique. Elle peut donc être standardisée et corrélée avec les patrons de variations de forme afin de connaître son rôle dans les variations au sein et entre les groupes. Grâce à cette propriété, on peut donc analyser les variations de forme *stricto sensu*, c'est-à-dire toutes les caractéristiques géométriques de configuration des points repères, taille exceptée.
4. La présentation des résultats de l'analyse est nettement améliorée car les différences ou les changements de forme des organismes étudiés peuvent être exprimés graphiquement. Il est donc beaucoup plus facile de visualiser et d'interpréter des variations de formes.

Depuis les années 90, période à laquelle les avantages de la morphométrie géométrique furent largement diffusés et reconnus, les méthodes des points homologues et des contours ont connu de nombreuses applications en biologie et en paléontologie. L'archéozoologie devait donc, en tant qu'utilisateur de méthodes d'analyses biométriques, se pencher sur ces applications. Une thèse sur la diversité des équidés du Tardiglaciaire en Europe occidentale traitée en morphométrie géométrique a récemment été soutenue (Bignon, 2003) et a fait l'objet d'une publication (acceptée au *Journal of Archaeological Science)*.

2.3. Détermination des fossiles du genre *Mus*

2.3.1. Les caractères morphologiques et biométriques connus

Étudier le complexe du genre *Mus* implique la comparaison et la reconnaissance d'espèces qui ne diffèrent entre elles que selon des variations morphologiques très légères. Grâce à la biochimie génétique, la systématique de la souris fut clarifiée (Bonhomme *et al.*, 1978 ; Bonhomme *et al.*, 1983 ; Thaler *et al.*, 1981) (*cf.* partie 1). Le typage génétique des spécimens a permis de développer des critères sur la morphologie externe (rapport longueur tête+corps/longueur queue) et sur le squelette crânien (morphologie crânienne et dentaire) afin d'accéder à la détermination des espèces et sous-espèces d'Europe *(M. m. domesticus, M. m. musculus, M. spretus, M. macedonicus* sp., *M. spicilegus)* (*cf.* partie 1). Brièvement, la reconnaissance ostéologique des espèces repose essentiellement sur deux critères issus de la méthode d'Orsini et al. (1983) :

1. Le coefficient zygomatique (CZ) : rapport de l'épaisseur de la racine supérieur de l'os zygomatique (A) sur la largeur de la partie antérieure du processus malaire (B) (Fig. 6A) ;
2. La longueur de la rangée dentaire (RDI) (Fig. 6B).

Ces critères sont communément utilisés pour l'identification des restes issus de pelotes de réjection (Chaline *et al.*, 1974). Cependant, bien que ces critères permettent la distinction entre la sous-espèce commensale et les espèces sauvages, ils ne sont pas opérants pour distinguer *Mus spicilegus* de *Mus macedonicus* et encore moins les deux sous-espèces commensales (*musculus* et *domesticus*) l'une de l'autre.

Afin d'augmenter le nombre de caractères crâniens discriminants, Gerasimov *et al*. (1990), toujours sur la base d'individus identifiés au préalable par la biochimie génétique, ont mené des analyses morphométriques multivariées toujours sur les cinq taxons d'Europe à partir de 60 mesures crâniennes et mandibulaires. Ce travail a permis de démontrer qu'il était possible de distinguer la plupart des espèces européennes si le corpus de mesures est suffisamment important. Il a également mis en évidence le fait que les meilleures discriminations s'obtiennent à partir des mesures (longueur, largeur) réalisées sur les molaires supérieures et inférieures. En revanche, les méthodes employées n'ont pas permis de différencier *domesticus* de *musculus*. Les distances entre les points-repères de la mandibule ont été également utilisées pour tenter de discriminer *Mus musculus* de *Mus spicilegus*, mais la méthode s'est révélée peu puissante (Demeter *et al.*, 1996), alors qu'une analyse de la

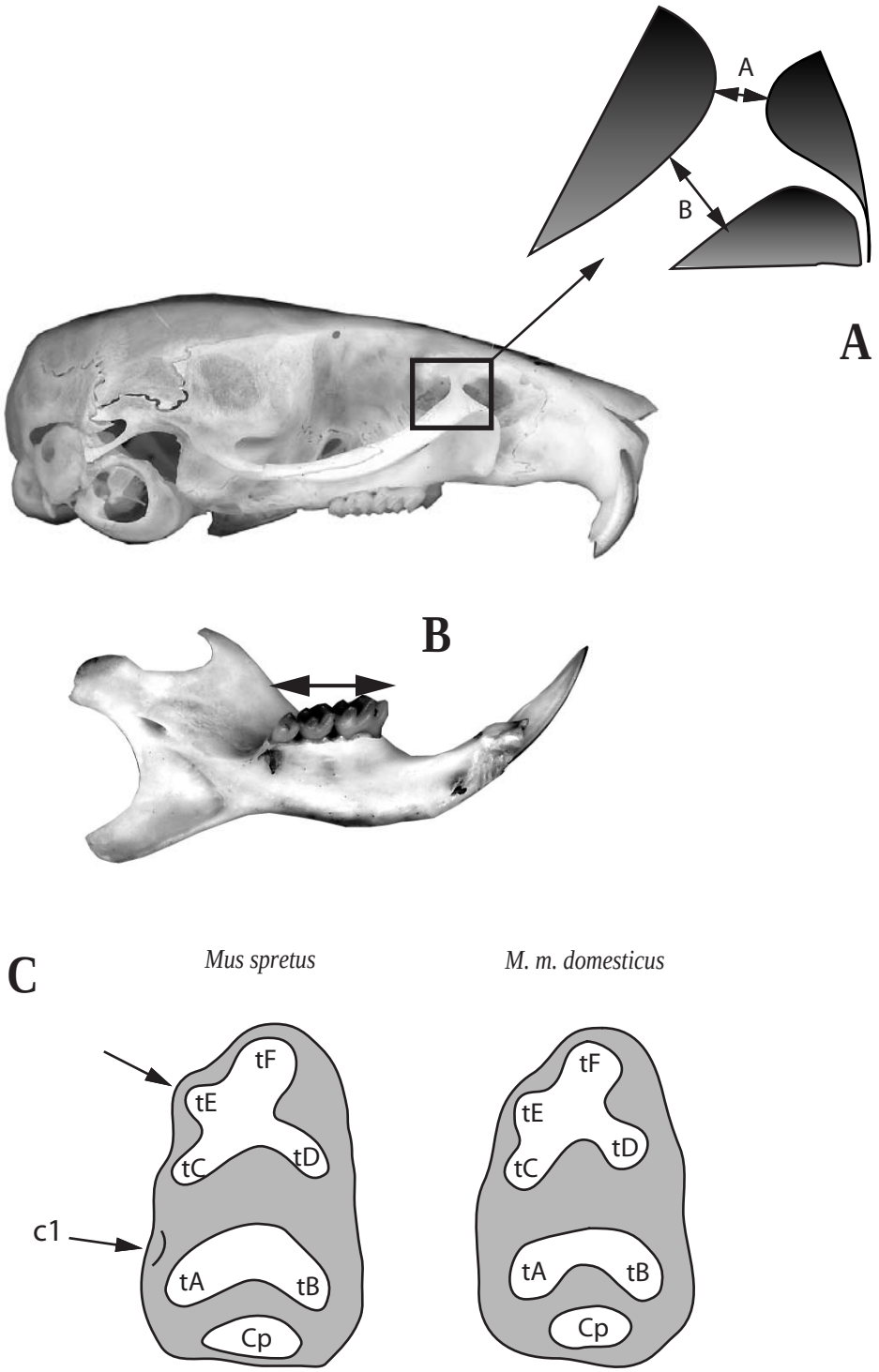


Figure 6 : Critères morphométriques et morphoscopiques de discrimination interspécifique du genre *Mus* d'après Orsini *et al.* 1983 et Darviche et Orsini 1982. A - Coefficient zygomatique (CZ=A/B), B - Longueur de la rangée dentaire inférieure (RDI). C - Morphologie de la M_1 de *M. m. domesticus* (droite) et de *Mus spretus* (gauche) et localisation du tubercule E (tE) et du cuspide vestigiel 1 (c1) d'après nomencalture de Michaux (1971).

mandibule en morphométrie multivariée avait permis la distinction de populations de *domesticus* robertsoniennes et non-robertsoniennes (Thorpe *et al.*, 1982), démontrant la congruence entre la différenciation morphologique et chromosomique.

D'autres analyses multivariées, toujours à partir des taxons européens et sur la base de spécimens génétiquement identifiés, ont mis l'accent sur le biais lié à la taille isométrique. Bien que les mesures de la taille « absolue » puissent fournir des informations sur la ressemblance ou la différence entre les taxons est héritée, la variation de taille de l'organisme dont on ne connaît pas le stade de croissance peut constituer un biais considérable dans la description des relations entre les groupes, surtout chez les rongeurs pour qui la croissance est prolongée au cours de la vie. Macholan (1996a) a tout d'abord utilisé des ratios et la standardisation en logarithme, puis la méthode de la MGPCA (Multiple Group Principal Component Analysis) (Macholan, 1996b) afin d'évaluer la contribution relative de la taille et de la forme dans la variation inter-groupes puis d'extraire la composante « taille ». Cette dernière méthode, menée sur 9 distances crâniennes et 9 distances dentaires (Fig. 7), a permis de discriminer clairement tous les taxons européens à partir d'un corpus de mesures beaucoup plus réduit, notamment les deux sous-espèces commensales *musculus* et *domesticus*.

La discrimination interspécifique du genre *Mus* en Europe est donc possible à partir du matériel ostéologique crânien sur la base d'une étude morphométrique multivariée traditionnelle, comprenant un grand corpus de distances crâniennes et mandibulaires.

2.3.2. Une méthode pour le matériel archéozoologique

Le matériel archéozoologique est le résultat d'une succession de biais (Davis, 1987) particulièrement destructeurs pour le squelette des souris (**Fig.** 8A). Les critères de distinction morphologiques ou biométriques que nous venons de décrire impliquent des éléments crâniens qui ne sont généralement pas conservés dans le matériel archéozoologique (Fig. 8B). Les critères morphométriques, CZ et RDI, ont pu être utilisés avec succès sur du matériel fossile (Auffray, 1988), mais il s'agissait d'une exception car les apophyses zygomatiques des maxillaires sont rarement préservées et les rangées dentaires exceptionnellement complètes (Fig. 8B). Le seul matériel archéozoologique de rongeur qui présente le double avantage d'avoir une bonne résistance mécanique et une forte pertinence systématique est constitué des premières molaires inférieures ou supérieures, généralement isolées. Un tamisage à l'eau sur une maille de 1 ou 2 mm permet de le collecter.

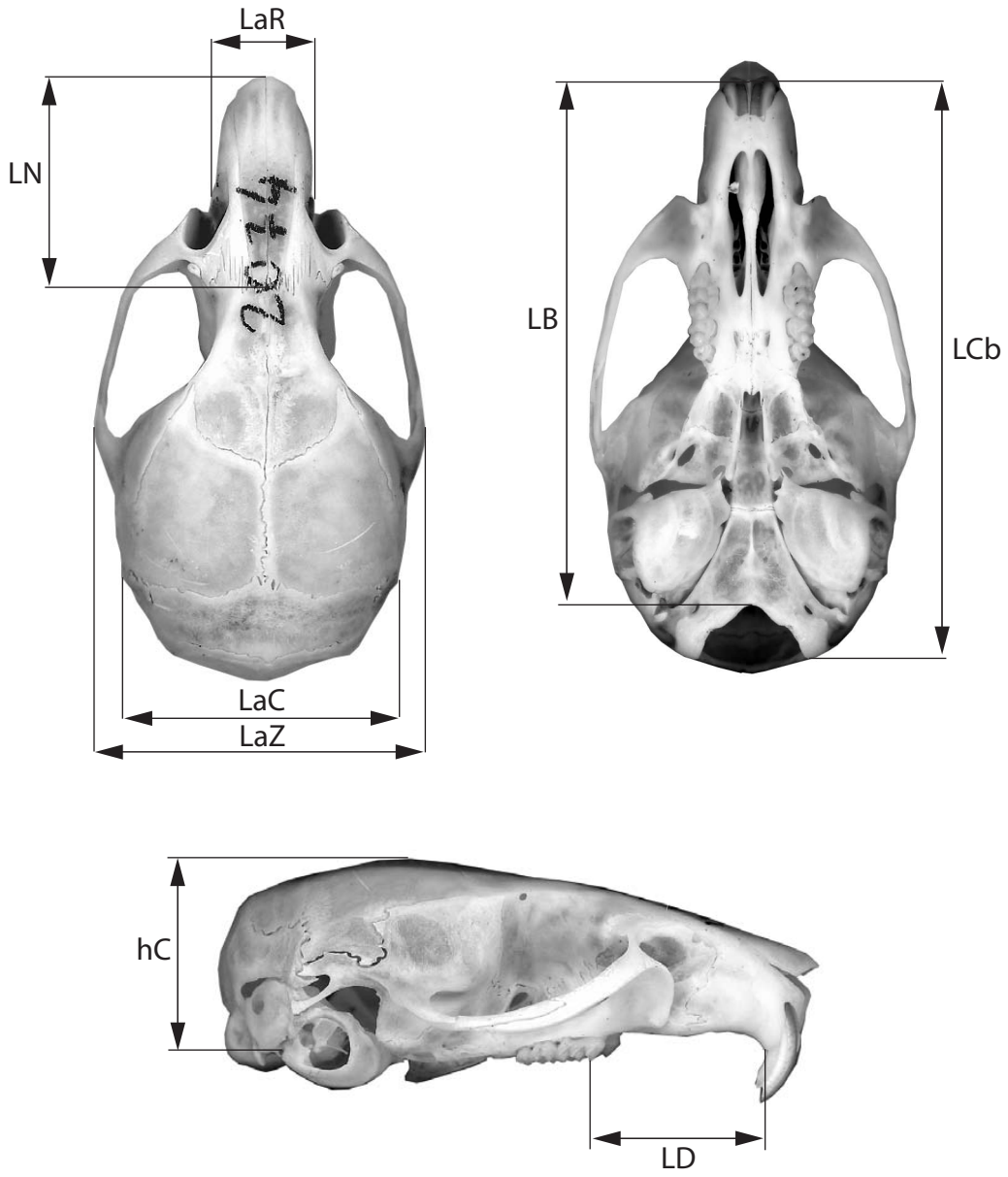


Figure 7 : Principales mesures crâniennes discriminant les cinq taxons de *Mus* d'Europe en traitement multivarié d'après Macholan (1996a) : LCb-Longueur condylobasale, LB-Longueur basale, LN-Longueur de l'os nasal, LaR-Largeur du rostre, LaC-Largeur du crâne selon les bulles tympaniques, LaZ-Largeur zygomatique, hC-hauteur de la boîte cânienne, LD-Longueur du diastème.

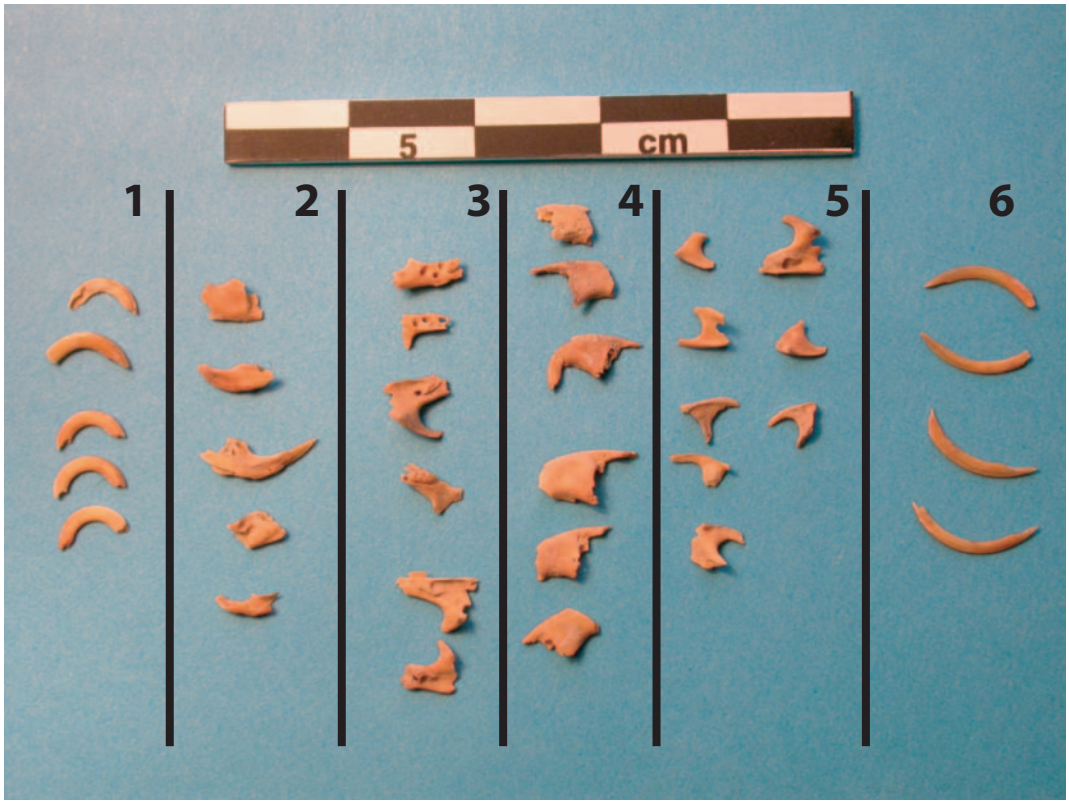


Figure 8 : A : assemblage archéologique (PPNB) de murinés (triés) comprenant des restes du squelette crânien et appendiculaire. B : pièces extraites de A afin de visualiser l'état de fragmentation des éléments du crâne avec : 1 : incisives supérieures, 2 : mandibules, 3 : maxilaires, 4 : os incisifs, 5 : arcades zygomatiques et 6 : incisives inférieures.

Parmi les critères morphologiques développés sur la base d'individus génétiquement identifiés, la morphologie des dents jugales (Darviche et Orsini, 1982) fut étudiée pour la première fois afin de distinguer les deux espèces sympatriques du Sud de la France : *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus.* Ils se sont heurtés à la variabilité « *des positions relatives des tubercules et de leur volume* » (p. 211), d'un individu à l'autre. Selon eux, les meilleurs critères se situent sur la première molaire inférieure (Fig. 6 C). Ils ont retenu deux caractères morphologiques discriminants sur cette dernière, la terminologie dentaire utilisée étant celle de Michaux (1971) :

1. un tubercule tE mieux individualisé chez *spretus*, ce qui donne un aspect tétralobé à la surface d'usure constituée par l'usure des deux séries de tubercules antérieurs. *Mus m. domesticus* a une surface d'usure trilobée ;
2. un tubercule accessoire c1 sur la marge externe de la face labiale « *est très souvent présent et bien développé chez* Mus spretus *alors qu'il fait défaut ou est très réduit chez* Mus musculus » (p. 211).

Ces caractères morphologiques ont ensuite été étendus à l'ensemble des taxons d'Europe (Orsini *et al.*, 1983). Ces variables morphologiques ne sont pas quantifiables avec les outils de la morphométrie traditionnelle. Néanmoins, elles peuvent être comptabilisées en présence/absence (Auffray et Darviche, non publié). Cependant, comme l'ont fait remarquer les auteurs, ces critères ont une validité fluctuante qui rend leur emploi délicat. Le premier critère dépend du degré d'usure de la molaire, rendant un individu trop vieux non déterminable au niveau de l'espèce. Le second est souvent difficile à observer. Cette opposition entre des molaires avec un tE plus développé et une cuspide accessoire C1, et des molaires trilobées à cuspides accessoires réduits ou absents, induit vraisemblablement des différences de forme générale qui subsisteront quel que soit le degré d'usure. Une bonne discrimination de fossiles du genre *Mus* repose donc sur la quantification des variations relatives de ces deux caractères. Celle-ci ne peut se faire que si l'on prend en compte la géométrie de la molaire, car la position et le développement des tubercules jouent sur l'ensemble de sa structure.

Les premiers traitements en morphométrie géométrique de première molaires de muridés fossiles ont démontré que la méthode des points homologues n'était pas adaptée à ce matériel car la majorité des points repères se situaient sur le contour (Renaud *et al.*, 1996 ; Van Dam, 1996) et que ce dernier décrivait efficacement la localisation des tubercules caractéristiques de la morphologie de la molaire (Renaud *et al.*, 1999). Par conséquent, les

analyses de forme des contours dentaires semblaient tout indiquées pour répondre à notre problème de distinction des espèces de souris à partir des premières molaires inférieures.

2.4. Principes et applications de l'analyse du contour de la première molaire inférieure

Un contour est une courbe qui suit les limites physiques d'un objet en deux dimensions. Les méthodes d'analyse de contour, bien qu'elles furent les premières méthodes de morphométrie géométrique à avoir été appliquées (Kaesler et Waters, 1972), doivent en partie leur développement aux nombreux cas d'organismes biologiques qui ne possèdent pas un nombre suffisant de points-repères pour être traités par la méthode des *landmarks* mais aussi parce que des différences de forme peuvent se situer entre des points homologues (Bookstein, 1997).

Plusieurs méthodes d'analyse de contour ont été utilisées en Paléontologie. Les plus largement discutées sont les *eigenshape analysis* (Lohmann, 1984 ; Lohmann et Schweitzer, 1990) et les analyses de Fourier (Rohlf et Archie, 1984), mais d'autres méthodes existent (*Median or symetrical Axis method*, *Landmark-based Methods*, *Freeman Chain encoding*, *Beziers curves*, Fractales…). Actuellement les contours sont majoritairement traités à l'aide des transformées de Fourier, dont les différentes méthodes ont été largement décrites (Lestrel, 1997 ; Renaud, 1997 ; Rohlf, 1990). Parmi elles, les transformées de Fourier elliptiques (Kuhl et Giardina, 1982) ont démontré leur puissance en tant que descripteur taxonomique (Ferson *et al.*, 1985 ; Rohlf et Archie, 1984) et présentent beaucoup d'avantages sur les autres méthodes (Crampton, 1995). Ses applications en biologie ou en paléontologie ne se comptent plus et son efficacité dans la différenciation de rongeurs à la morphologie dentaire très similaire n'est plus à démontrer (Renaud *et al.*, 1996). Pour ces raisons, nous avons bénéficié de la voie ouverte par Sabrina Renaud et analyserons le contour de nos premières molaires inférieures de souris par les transformées de Fourier elliptiques.

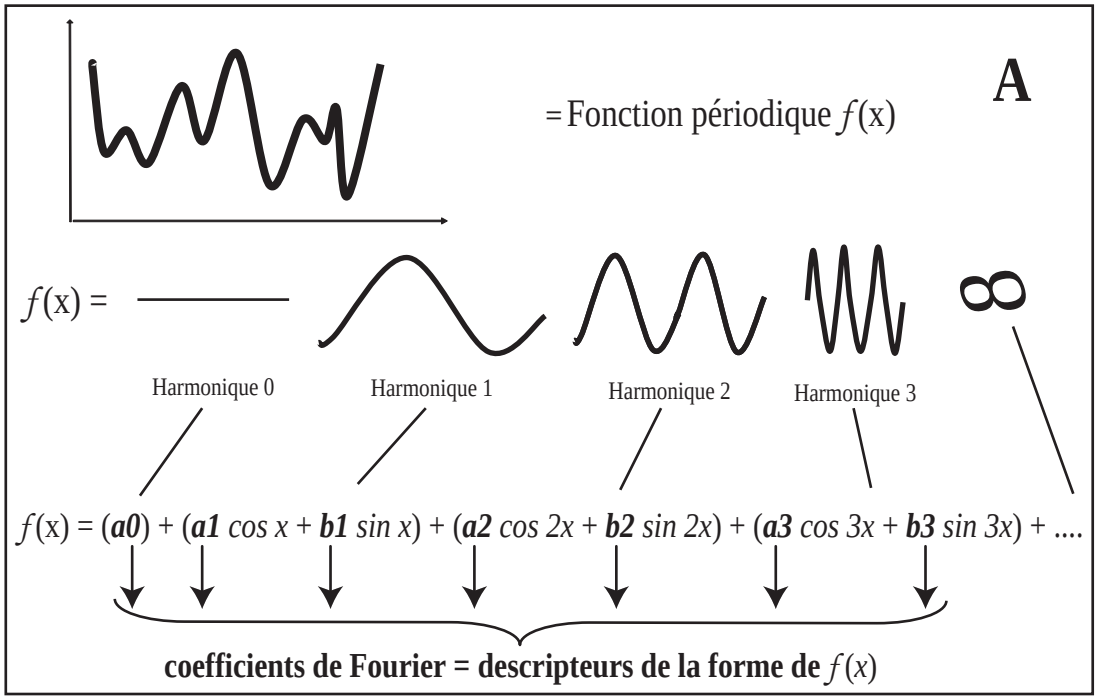
2.4.1. Principe de l'analyse d'un contour en transformée de Fourier elliptique (TFE par la suite)

Le contour d'une molaire correspond à la projection orthogonale de sa vue occlusale sur un plan en deux dimensions. Son traitement en TFE suit un principe mathématique complexe dont l'application a été détaille par Renaud (1997). Nous tenterons ici de la décrire de façon très simplifiée.

Rappelons tout d'abord que les transformées de Fourier (Fig. 9A) permettent de décrire une fonction périodique en la décomposant en une série infinie de fonctions trigonométriques de longueur d'onde décroissante (les harmoniques), défini par des termes *sinus* et *cosinus*, eux-mêmes pondérés par des coefficients a_n et b_n (les coefficients de Fourier). Plus la longueur d'onde décroît, plus l'harmonique décrit un détail de cette fonction. Ainsi, plus on cumule les harmoniques, plus on obtient une déscritpion précise de la fonction d'origine. Plusieurs fonctions ainsi décomposées peuvent donc être comparées. Les coefficients de Fourier sont les descripteurs de la forme de la fonction périodique décomposée.

La TFE d'un contour fermé en deux dimensions effectue tout d'abord une « paramétrisation », qui consiste à décomposer ce contour dans ses projections selon x et y (Fig. 9B). La variation de l'abscisse curviligne (S) (distance parcourue par un point le long du contour) selon x et y permet d'obtenir deux fonctions périodiques une fois S revenue à son point de départ. Ces deux fonctions peuvent être alors décomposées en série de Fourier avec a_n et b_n, les coefficients des harmoniques du contour selon x et c_n et b_n, les coefficients des harmoniques du contour selon y. Renaud (1997) explique, d'après Kuhl et Giardina (1982), que « *la contribution de chaque harmonique, en prenant en compte à la fois la contribution selon x et selon y est une ellipse. Pour chaque harmonique, les quatre coefficients de Fourier* a_n, b_n, c_n, *et* b_n *contiennent donc l'information géométrique correspondant à cette ellipse (excepté l'harmonique 0 qui ne contient que deux coefficients)*» (p. 20). La position de chaque point sur le contour est approximée par le déplacement d'un point parcourant des ellipses emboîtées dont la taille diminue à mesure que leur vitesse de rotation angulaire augmente (Crampton, 1995). Les coefficients de Fourier sont les descripteurs de la forme du contour et donc les variables de l'analyse morphométrique.

L'un des principaux avantages des transformées de Fourier, quelque soit la méthode employée, provient de la possibilité d'inverser la transformation de Fourier, c'est-à-dire de partir d'une série de coefficients et obtenir les coordonnées du contour correspondant. Cette propriété permet, grâce à la moyenne des coefficients de Fourier d'une grande quantité de contours, de générer une forme moyenne ou consensus pour un groupe donné et de visualiser les différences de forme qui le distinguent d'un second.



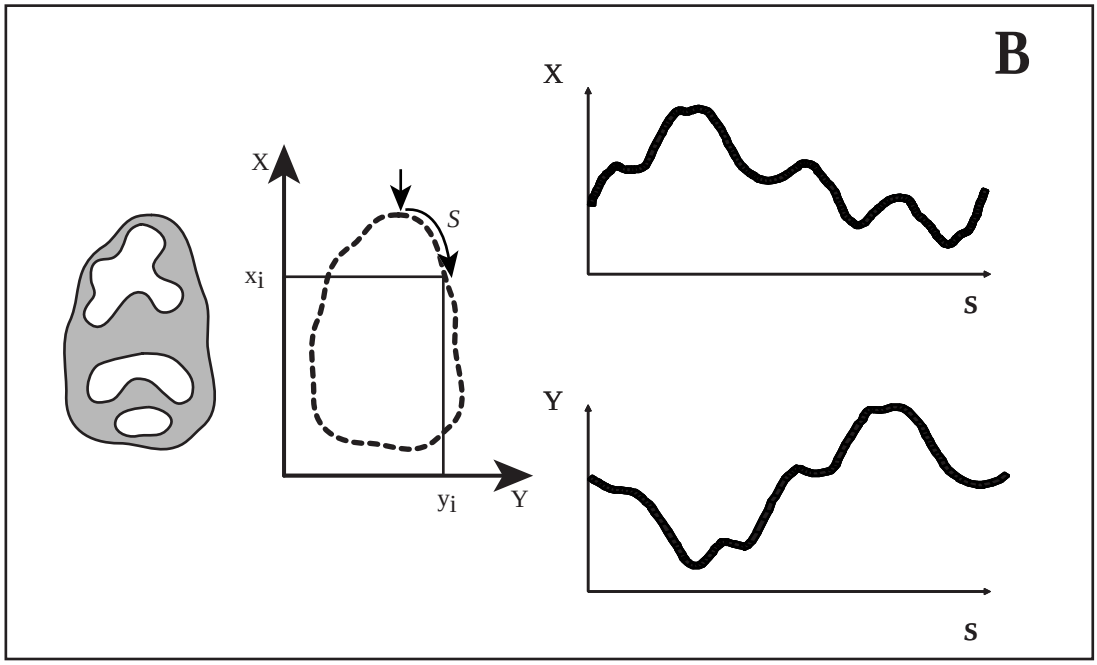


Figure 9 : A - Principe des transformées de Fourier. B - Paramétrisation d'un contour de M_1 en 2 dimensions. *S* = abscisse curviligne (d'après Renaud 1997 et Debat 2000).

2.4.2. Acquisition des données

2.4.2.1. Prise de mesures

La morphologie dentaire du genre *Mus* ne présente pas de dimorphisme sexuel. Nous avons donc pris de façon aléatoire des individus mâles et femelles parmi le matériel actuel des collections.

Les images de chaque molaire ont été acquises sous forme numérique à partir d'une caméra vidéo couplée à un stéréomicroscope.

Le contour des molaires a été extrait semi-automatiquement à l'aide du logiciel Optimas 6.5 selon le protocole suivant :

1. La molaire n'étant pas un objet plan, il est impossible d'en extraire automatiquement le contour à partir de l'image en utilisant les locus de pixels, dont la clarté passe de 0 à 1 ou de 1 à 0 selon un transect vertical et horizontal de la silhouette. Un dessin préalable à la chambre claire du contour externe de la molaire peut être numérisé pour l'extraire automatiquement. Nous avons privilégié un tracé manuel du contour directement sur l'image car l'optimisation de celle-ci et le confort d'acquisition nous ont semblé plus performants avec l'aide de l'analyseur d'image (Optimas 6.5).
2. La molaire est orientée en position anatomique (vue occlusale antéro-postérieur) afin que la surface occlusale soit la plus plane possible. Le point de départ du contour se situe au maximum de courbure du lobe antérieur de la M_1, ce qui correspond à un point-repère de type 2 selon Bookstein (1991). L'absence d'asymétrie directionnelle sur les dents (Alibert *et al.*, 1994), permet la comparaison de molaires droites et gauches. Cependant, les contours d'une molaire droite et d'une molaire gauche ne peuvent être comparés directement, car le parcours du point sur les ellipses qui l'approximent s'effectue toujours selon la même direction. Pour comparer les M_1 droites et gauches, nous avons obtenu une image miroir des M_1 droites en effectuant un retournement horizontal de l'image. Cette transformation d'une image de molaire droite en molaire gauche permet de conserver toujours le même sens pour le tracé manuel du contour. Cette manipulation est très facile et rapide sous Optimas ou Photoshop et permet à l'opérateur de ne pas perturber son « tour de main », ce qui devrait diminuer les erreurs de mesure (non testé).
3. Il arrive que la M_2 soit présente dans la rangée dentaire de la mandibule, surtout pour du matériel actuel, et que sa face mésiale se décale et recouvre la face distale de la M_1 en vue occlusale. Des tests (MANOVA sur les scores des six premières composantes

principales) ont démontré que l'empiètement de la M_2 sur la M_1 n'a pas de conséquences significatives sur la forme du contour de cette dernière (Cucchi, 2001). Dans des cas de recouvrement, il est donc possible de suivre le contour de la M_2 sur la zone d'empiètement.

4. Une calibration (mm) a été effectuée en vue du traitement ultérieur de la taille.
5. Par défaut, Optimas 6.5 extrait les coordonnées de 64 points équidistants sur le contour. Les TFE ne nécessitent pas une équidistance des points sur le contour, ce qui permet d'augmenter le nombre de points sur les régions à forte courbure ou qui portent le plus d'informations biologiques. Cependant, considérant la performance des différenciations taxonomiques obtenues pas Renaud, nous n'avons pas jugé utile de changer ni la position, ni le nombre des points sur le contour. Nous avons donc obtenu, pour chaque contour une série de 64 coordonnées *x*, *y* de points équidistants.

2.4.2.2. Standardisation et coefficients de Fourier

La TFE à partir des coordonnées *x*, *y* a été réalisée à l'aide du logiciel EFAwin (Isaev, 1992). Les coefficients des harmoniques des EFA sont indépendants de la position du contour sur la grille à digitaliser, car cette information est contenue dans les deux coefficients (a_0 et b_0) de l'harmonique 0. En revanche, les décompositions en série de Fourier elliptique sont sensibles à la rotation, au point de départ du contour de l'objet et à sa taille (Ferson *et al.*, 1985). Des standardisations sont donc nécessaires. Si l'objet le permet, il est préférable d'effectuer des transformations sur des données déjà standardisées grâce à des normalisations lors de la digitalisation. Si cela n'est pas possible, le logiciel de transformation employé permet d'effectuer des standardisations pendant le calcul. Le cas du contour de la première molaire inférieure est extrême par rapport à des organismes comme un bivalve ou une aile de moustique, qui possèdent soit un axe de symétrie, soit des points-repères situés sur leur contour externe. Le contour d'une molaire de souris ne possédant ni l'un ni l'autre, il nécessite des standardisations après la digitalisation :

1. Bien que nous ayons défini au préalable un point de départ, nous avons choisi de standardiser ce point, car la maximum de courbure est défini « à vue ». Une ACP (Analyses des Composantes Principales) a été menée simultanément sur les coefficients de contours standardisés et non standardisés selon le point de départ. Elle a montré que les deux premières composantes principales décrivaient davantage de variance pour les contours standardisés (54 %) que pour les contours non standardisés (46 %). C'est pourquoi nous avons choisi de standardiser également le point de départ.

2. La M_1 ne possède pas deux points homologues susceptibles de fournir un axe d'orientation sur lequel positionner toutes les molaires, comme le suggère Rohlf (1990). Une orientation commune à toutes les dents n'est pas possible, Il faut donc standardiser sa rotation.

L'invariance du point de départ et de la rotation avec EFAwin est obtenue selon une procédure arbitraire :

a) Le contour subit une rotation afin que l'axe majeur de l'ellipse, défini par les coefficients de l'harmonique 1, soit parallèle à l'axe des abscisses.
b) Le contour est repris à partir du point le plus extrême sur l'ellipse de l'harmonique 1 en direction du pôle positif sur l'axe des abscisses.

3. Comme nous l'avons précisé, les méthodes géométriques permettent de distinguer la taille isométrique de la forme (conformation). Pour n'obtenir que des coefficients de Fourier dépendant de la forme, il faut effectuer une standardisation de la taille. Dans le cas présent d'un contour en deux dimensions, la taille isométrique est définie par l'aire de l'ellipse ajustée au mieux au contour original. Cette ellipse est définie par les coefficients de l'harmonique 1. Pour que les coefficients de Fourier soient indépendants de la taille du contour, ils sont divisés par la racine carrée de cette aire. L'aire de harmonique 1 sera réintégrée à un stade ultérieur de l'analyse en tant que variable représentant la taille isométrique de la M_1.

2.4.2.3. Combien d'harmoniques ?

Nous avons vu que plus le rang de l'harmonique est élevé, plus leur cumul décrit les détails du contour. À partir d'un certain rang, les erreurs de mesure deviennent prépondérantes sur les informations morphologiques. Il faut donc filtrer les harmoniques qui contiennent surtout du bruit de fond (Renaud *et al.*, 1996). Il est possible de supprimer des harmoniques car elles sont indépendantes. L'objectif est de choisir un seuil de troncature qui présente le meilleur compromis entre l'information biologique de la forme originale et le bruit induit par l'erreur de mesure. Un mauvais choix méthodologique serait de se contenter de choisir le nombre d'harmonique, uniquement en fonction du rang à partir duquel le contour reconstitué est le plus proche de la forme originale, par ajout successif d'harmoniques selon la transformée inverse.

Les études précédentes sur d'autres rongeurs ont démontré qu'il existait une congruence des résultats de deux méthodes destinées à choisir le seuil de troncature au-delà duquel les harmoniques pouvaient être exclues de l'analyse de la forme du contour (Renaud et Millien, 2001).

La première méthode, développée par Renaud *et al.* (1996) consiste à estimer l'erreur de mesure à l'aide de répliquas. Elle est exprimée par la moyenne des coefficients de variation (écart-type/moyenne) de l'amplitude des harmoniques (= $\sqrt{(a_n^2+b_n^2+c_n^2+d_n^2)}$). Le seconde est celle développée par Crampton (1995), qui estime le nombre d'harmonique à partir du « spectre de puissance de Fourier». Le spectre de puissance des harmoniques permet de mesurer la quantité d'information de forme contenue dans chaque harmonique. Pour un nombre *n* d'harmonique, le « spectre de puissance » se calcule de la façon suivante : $(a_n^2+b_n^2+c_n^2+d_n^2)/2$.

Nous avons appliqué ces deux méthodes sur dix mesures répétées pour un individu choisi de façon arbitraire. Le résultat montre que l'erreur de mesure exprimé par le coefficient de variation de l'amplitude de l'harmonique augmente à partir du rang 8 (Fig. 10A). L'information de la forme du contour obtenue par l'ajout successif d'harmoniques et exprimée par leur puissance cumulée montre que 99% de la puissance totale est atteinte avec l'harmonique 7 (Fig. 10B). Ceci est confirmé par la visualisation de cette accumulation d'informations obtenues grâce aux transformées inverses (Fig. 10C). À partir de ces résultats, qui confirment la congruence des deux méthodes, nous pouvons décider de ne pas retenir les harmoniques au-delà du 7ème rang pour les traitements ultérieurs.

Les standardisations décrites précédemment utilisent les paramètres de l'harmonique 1 ; les coefficients de cette harmonique $(a_1\text{-}c_1)$ deviennent par conséquent résiduels. De plus, il a été démontré que cette harmonique rend compte de la quasi-totalité de la variance, puisqu'elle représente l'ellipse la plus ajustée à la forme originale. Elle tend donc à dominer toutes les analyses statistiques (Crampton, 1996) sans contenir de variation majeure dans la forme du contour. Selon les conseils de Crampton (1995), l'harmonique 1 doit être éliminée des analyses statistiques. Par ailleurs, rappelons que l'harmonique 0 contient l'information de la position du contour sur la table à digitaliser. En conséquence, les harmoniques 0 et 1 sont exclues des traitements ultérieurs. Nous ne retenons donc que six harmoniques (Ha2-Ha7), contenant chacune quatre coefficients de Fourier $(a_n\text{-}d_n)$. Nous obtenons donc 24 variables par contour.

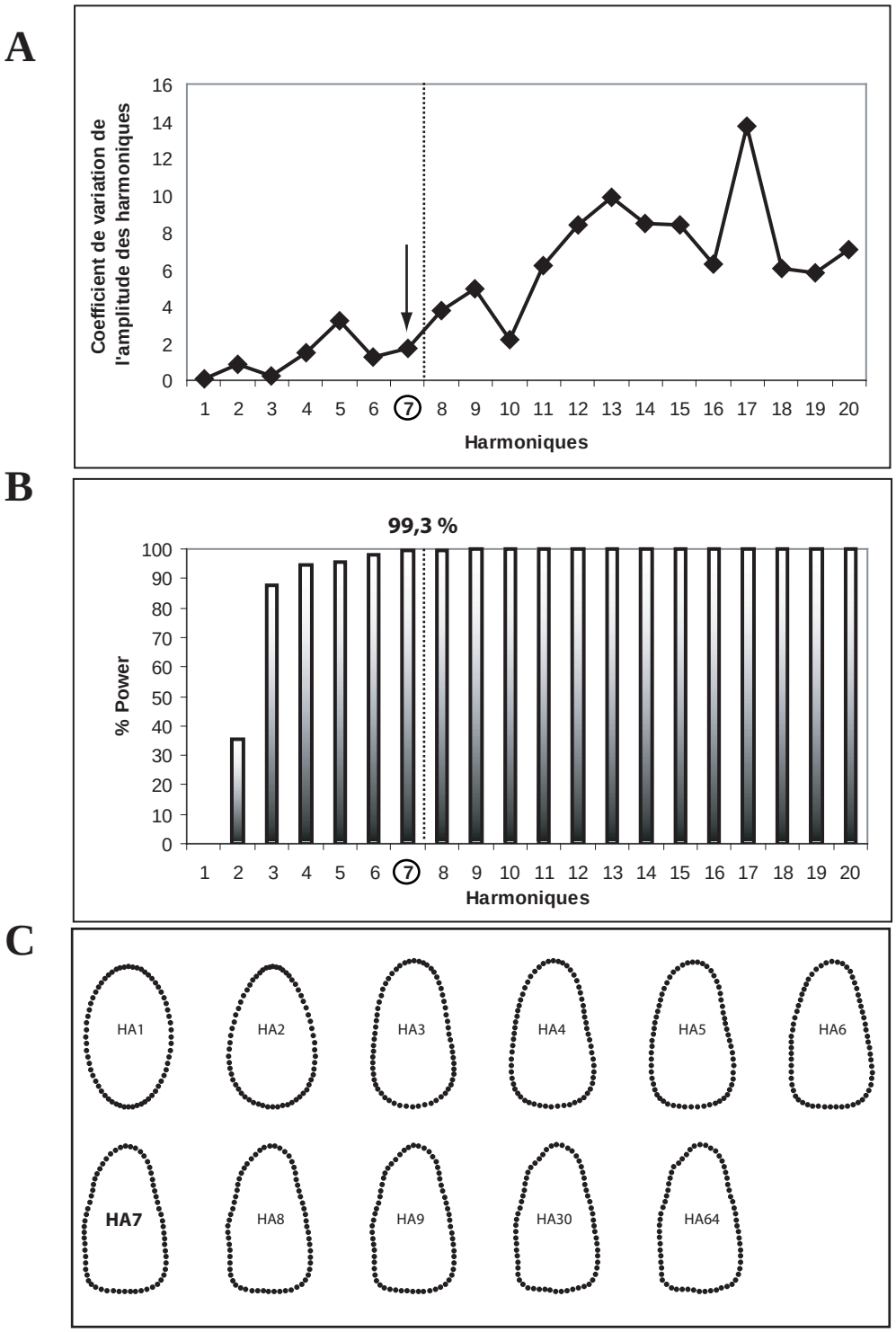


Figure 10 : A - Quantification de l'erreur de mesure en fonction du rang de l'harmonique. B - Information cumulée (Power) en fonction du rang de l'harmonique. C - Reconstitution d'un contour par ajout successif d'harmoniques. Ha*n* = rang de l'harmonique correspondant.

2.4.3. Traitement statistique des données

2.4.3.1. Analyse de la taille isométrique

La taille isométrique des M_1 est estimée par l'aire de l'ellipse correspondant à l'harmonique 1, comme nous l'avons indiqué précédemment. Les différences de taille entre les espèces, les populations ou les groupes sont testées par des Analyses de Variance (ANOVA). L'ANOVA (Test *F)* est utilisée pour tester des différences significatives entre des moyennes.

Si une différence globale significative entre les groupes est démontrée par l'ANOVA, un test *post-hoc* de Bonferroni est utilisé afin d'identifier les différences par paires d'échantillons. L'ajustement de Bonferroni permet de tester si, parmi la multitude des tests *t* par paire, des probabilités significatives n'ont pas été engendrées de manière artificielle. Les tests sont effectués sous Systat 10.2.

2.4.3.2. Analyse de la forme

1. Des analyses en composante principale (ACP) sont utilisées de façon préliminaire afin d'observer la variabilité globale des contours. Elles ont été menées sur des matrices non normées afin de ne pas standardiser les coefficients, selon les recommandation de Rohlf et Archie (1984). Le fait d'utiliser les matrices de variance-covariance pour l'ACP signifie que nous ne souhaitons pas donner le même poids à tous les coefficients.
2. L'analyse factorielle discriminante (AFD) est utilisée afin d'examiner la relation et surtout la différence entre les groupes (espèces, localités, niveaux archéologiques, etc.). Elle sera également employée dans une procédure de classement ou d'assignation de nouveaux cas.

   Fisher (1936) et Mahalanobis (1936) sont à l'origine de cette méthode qui permet de choisir, entre les combinaisons linéaires des variables, celle qui maximise l'homogénéité de chaque groupe afin de les discriminer au mieux. L'idée est de maximiser non pas la variance entre les classes (groupes) mais plutôt le rapport variance inter-classes sur variance intra-classes, ce que fait une analyse discriminante linéaire (Yoccoz, 1993). Autrement dit, elle cherche de nouveaux axes, sur lesquels la projection des k groupes d'observation maximise la séparation des différents groupes, tout en minimisant la dispersion du nuage de points de chaque groupe. Elle se révèle

beaucoup plus performante que l'ACP car cette dernière ne prend en compte que la variance totale (inter et intra). L'AFD permet en outre de tester la significativité statistique de cette séparation grâce aux MANOVAs (analyse de variance multivariée), qui évaluent l'importance de la variance inter-groupe par rapport à la variance intra-groupe. Les MANOVA sont des ANOVA multivariées. Elles fournissent des tests statistiques afin de décrire les différences inter-groupes, dont le plus utilisé est le *Wilk's Lambda*. A la différence de l'ANOVA, il n'existe pas de test *post-hoc* pour effectuer des comparaisons par paire. Afin de comparer deux groupes entre eux, il faut réaliser des MANOVA consécutives. L'AFD a été réalisée sous Systat 10.2.

3. Les résultats de l'AFP et de l'ACP sont visualisés graphiquement en 2D. Afin de concrétiser les différences morphologiques entre les contours, les formes consensus des M_1 sont calculées sur la moyenne des coefficients de Fourier de chaque groupe à l'aide des transformées inverses.
4. L'analyse agglomérative *(cluster analysis)* sera utilisée en complément des ACP et AFD pour observer la structure des données et comparer les patrons de différenciation entre les méthodes de classification pour juger de leur fiabilité respective. La technique de regroupement hiérarchique employée est agglomérative : UPGMA *(Uunweighted pair group method with arithmetic mean)*. Elle permet de construire un arbre à partir d'une matrice de distance. C'est un algorithme itératif de regroupement : à chaque étape, on crée un nouveau *cluster* regroupant deux *clusters* proches et on ajoute un nœud à l'arbre. Pour cet algorithme, les groupes sont joints à leur base selon la distance moyenne entre tous les membres des deux groupes. Les matrices de distances sont construites sur les distances euclidiennes entre les moyennes des coefficients de Fourier des groupes. L'arbre phénétique construit reflètera les similarités de forme entre les groupes. La conversion des coefficients de Fourier en matrices de distances euclidiennes et leur traitement en UPGMA a été réalisé sous NTSYSpc version 2.02j.

2.4.3.3. Assignation des individus fossiles

Afin de classer les individus fossiles, nous nous appuierons sur le modèle de discrimination des groupes actuels, définit par l'AFD. La technique d'assignation est probabiliste puisque nous nous demanderons, par exemple, d'après Dunn et Everitt (1982) ; p. 112), quelle espèce de souris est la plus à même de produire la forme du contour de l'individu qui requiert une identification.

Pour répondre au problème de cette assignation, nous avons employé les distances de Mahalanobis. Celles-ci sont calculées dans un espace multidimensionnel à partir des matrices de covariance entre les cas (i.e. individus fossiles) que l'on souhaite assigner et le centre de gravité de chaque groupe (espèce, localités etc…) du modèle définit par l'AFD. Plus l'individu à assigner est près du centre d'un groupe (relativement à sa distance des autres groupes), plus il y a de chance qu'il appartienne à ce groupe. Des probabilités, associées à la distance de Mahalanobis entre les cas à classer et chaque centroïde du modèle, nous seront utiles pour trancher l'assignation.

3. Diversité phénotypique actuelle et sub-actuelle du genre *Mus* dans l'aire circum-méditerranéenne : analyse des contours dentaires en transformées de Fourier elliptique

3.1. Introduction

Ce chapitre est une approche spatiale à grande échelle de la diversité morphologique (taille et forme) actuelle des espèces du genre *Mus* de la région circum-méditerranéenne, à partir des premières molaires inférieures, en prenant en compte des populations continentales et insulaires. L'objectif est d'observer le degré de polymorphisme et la structuration de cette variabilité phénotypique et de cerner les facteurs susceptibles de l'influencer. Les interprétations concernant la diversité actuelle serviront de références pour les analyses du matériel fossile pléistocènes et holocènes.

L'analyse sera menée à différentes échelles taxinomiques et géographiques pour comprendre :

1. comment s'organise la disparité morphologique du genre *Mus* à l'échelle des différentes espèces qui peuplent le bassin méditerranéen.
2. comment s'organise la disparité morphologique au niveau infraspécifique pour chacune de ces espèces, commensales et sauvages, du continent?
3. comment la morphologie d'une population (métapopulation) est-elle contrainte à l'échelle d'une île ?
    a. Une approche globale de l'impact de l'isolement et de la taille de l'île sur la forme sera effectuée en confrontant population insulaires et continentale d'une même espèce.
    b. Une approche ciblée de deux contextes insulaires du bassin méditerranéen :
        i. la Corse : quel syndrome d'insularité au cours du temps et quelle vitesse d'évolution morphologique en contexte isolé ?
        ii. Chypre : une île très isolée avec sympatrie de deux espèces de souris.

Nous évaluerons ainsi les potentialités de notre outil d'analyse et le degré de résolution de l'analyse de la forme des molaires.

3.2. Matériel et méthode

3.2.1. Matériel

Le matériel comprend (Tab. 1) :

- 312 individus, dont l'appartenance taxinomique a été préalablement déterminée par typage génétique (protéines, ADN mitochondrial ou ADN chromosomique). Ce

matériel provient de la collection ostéologique de souris de l'Institut des Sciences de l'Evolution de l'Université de Montpellier 2 (ISE M2) constituée par J.-C. Auffray et F. Bonhomme. Un groupe d'individus appartenant à la sous-espèce commensale *Mus musculus musculus* provenant du Danemark (N=19) a été intégré au matériel, bien que hors contexte méditerranéen, afin d'être utilisé comme référence externe pour tenter une discrimination entre les deux sous-espèces commensales européennes.

Malheureusement, les spécimens typés n'offrent pas une couverture géographique suffisante de l'ère de répartition des trois espèces circum-méditerranéennes *(Mus musculus* sp., *Mus spretus* et *Mus macedonicus)*. Le matériel de référence a dû être complété par :

- 13 individus provenant des collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de de Paris (MNHN). Ils ont été déterminés « à vue » sur des critères de morphologie externe (taille de la queue) et crânienne (Coefficient zygomatique) par J.-C. Auffray. Une AFD sur les coefficients de Fourier, qui n'est pas présentée ici, a été réalisée sur ce matériel afin de confirmer cette attribution empirique.
- 71 individus issus de pelotes de réjection de chouette effraie *(Tyto alba)* ; (Turquie, Syrie, Espagne, Grèce). Les individus ont été déterminés par AFD. L'analyse n'est pas présentée ici.
- 285 individus issus de pelotes de réjection de chouette effraie de Chypre. Le décompte précis n'est pas présenté dans le tableau 1 car ce matériel a fait l'objet d'une étude spécifique qui sera présenté en détail dans la partie 3.4.2.

Au total, l'analyse de la diversité morphologique actuelle du genre *Mus* a été menée sur 681 (312+13+71+285) individus. Les groupes correspondent aux espèces par pays ou région (*cf.* Tab. 1 et Fig. 11 pour détail). Malheureusement, nous n'avons pas pu obtenir d'échantillon de souris commensales de Turquie, d'Égypte et de Libye.

Tableau 1 : Espèces, localités et effectifs des groupes de référence actuels de souris utilisés pour l'étude avec leur provenance géographique. ISE M2=Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier 2, MNHN=Muséum National d'Histoire Naturelle.

Matériel génétiquement déterminé			
Mus musculus domesticus	**Code**	**Localisation**	Effectif
Grèce	DOMGRE	ISE M2	22
Israël	DOMISRL	ISE M2	23
Algérie	DOMALG	ISE M2	14
France	DOMFR	ISE M2	20
Corse	DOMCOR	ISE M2	37
Italie	DOMIT	ISE M2	26
Sardaigne	DOMSAR	ISE M2	11
Tunisie	DOMTUN	ISE M2	20
Syrie	DOMSYR	ISE M2	9
		TOTAL	**182**
Mus musculus musculus			
Danemark	MusDAN	ISE M2	**19**
Mus macedonicus macedonicus			
Géorgie	MACGEO	ISE M2	18
Bulgarie	MACBUL	ISE M2	5
Grèce	MACGRE	ISE M2	5
		TOTAL	**28**
Mus macedonicus spretoides			
Israël	MACISRL	ISE M2	**10**
Mus spretus			
France	spretusFR	ISE M2	17
Espagne	spretusES	ISE M2	18
Maroc	spretusMAR	ISE M2	26
		TOTAL	**61**
***Mus musculus* sp.**			
Téhéran	MUSIRAN	ISE M2	2
Machad	MUSIRAN	ISE M2	3
Kakhk	MUSIRAN	ISE M2	4
Birjand	MUSIRAN	ISE M2	3
		TOTAL	**12**
Matériel du MNHN déterminé par AFD sur Coefficients de Fourier			
***Mus musculus* sp.**	**Code**		
IRAN	MUSIRAN	MNHN	**3**
***Mus macedonicus* sp.**			
IRAN	MACIRAN	MNHN	2
IRAK (Kurdistan)	MACIRAK	MNHN	8
		TOTAL	**10**
Matériel issu de pelotes d'effraies déterminé par AFD sur Coefficients de Fourier			
***Mus macedonicus* sp.**	**Code**		
Turquie	MACTUR	J.-C. Auffray (TC)	10
Syrie	MACSYR	H. Haydar (TC)	6
		TOTAL	**16**
Mus spretus			
Espagne (Majorque)	spretusMAJ	ISEM	**23**
Mus musculus domesticus			
fCrète	DOMCRE	P. Lymberakis (TC)	19
Syrie	DOMSYR	H. Haydar (TC)	13
		TOTAL	**32**
		TOTAL GENERAL	**396**

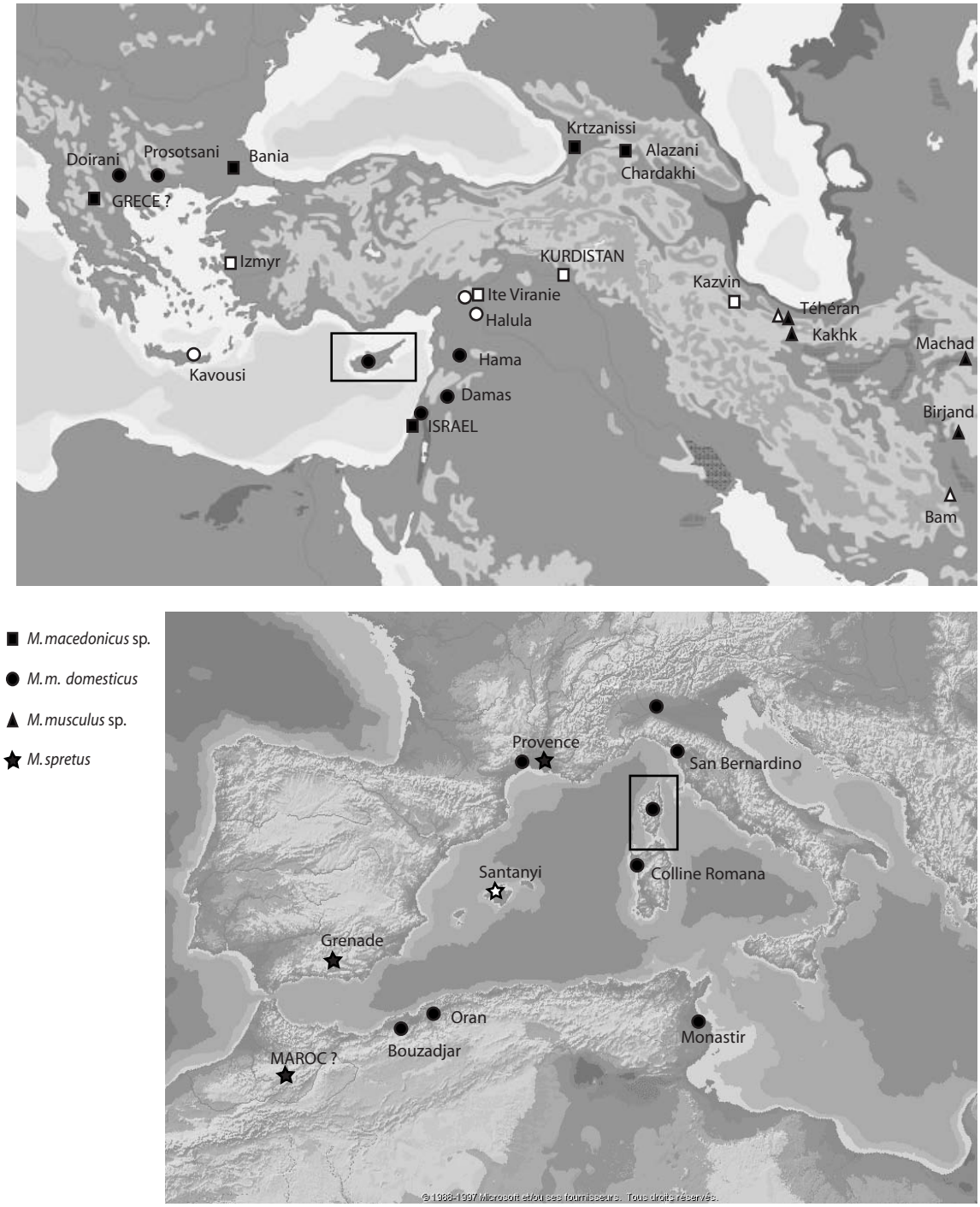


Figure 11 : Localisation des échantillons de M_1 étudiés dans ce chapitre. Les symboles à fond blanc correspondent aux matériels issus des collections du MNHN ou de pelotes de réjection de chouette effraie qui n'ont pas été génétiquement déterminés (voir tableau 1 pour les détails). La Corse et Chypre sont encadrées car la provenance détaillée de leur materiel sera précisée dans le § 3.4.

3.2.2. Méthodes d'analyse

Pour cette étude, les transformées de Fourier elliptiques (TFE), ont été appliquées sur le contour des premières molaires inférieures selon le protocole décrit dans la partie 2. Les variables considérées sont la taille et la forme. La taille a été estimée par l'aire de l'harmonique 1. Les variables de forme sont les 24 coefficients de Fourier retenus pour l'analyse. Pour visualiser et interpréter les variations morphologiques, la forme moyenne des groupes a été dessinée à l'aide des coordonnées obtenus par les transformées inverses calculés sur la moyenne des coefficients de Fourier des groupes.

La variable de taille (aire Ha1) a été traitée par ANOVA et complétée dans les cas de différence significative du test *F* par un ajustement de Bonferroni (partie 2).

Des Analyses de Variance Multivariées (MANOVA) ont été réalisées sur les coefficients de Fourier. Des tests de significativité de différence inter-groupe (Wilk's Lambda) ont été fournis. Associé aux MANOVAs, l'analyse factorielle discriminante (AFD) ont permis de synthétiser l'information morphologique sur les premiers axes, qui rendent compte des différences majeures entre les groupes (Marcus, 1993). Cette méthode a permis de limiter les effets d'un déséquilibre de la taille des échantillons et l'influence d'une forte variation morphologique très localisée (partie 2). L'espace morphologique pourra être visualisé graphiquement avec les premiers axes canoniques sur lesquels seront projetés les individus. Pour plus de clarté nous avons figuré les projections des moyennes des scores de chaque groupe sur les axes canoniques lorsque c'était nécessaire.

Une analyse agglomérative (*cluster analysis*) a été réalisée sur les coefficients de Fourier retenus afin d'estimer la cohérence des différences morphologiques obtenues sur les axes canoniques en comparant les groupes générés par les deux méthodes. Les distances euclidiennes ont été calculées à partir de la moyenne des 24 coefficients de Fourier de chaque groupe pour obtenir des matrices de distances, auxquelles ont été ensuite appliquées l'algorithme UPGMA *(unweighted pair group method with arithmetic mean)* (partie 2).

Les allométries de taille, c'est-à-dire toute variation de forme susceptible d'être générée par des variations de taille, seront testés entre la variable de forme (premier axe canonique de l'AFD) et la variable de taille (aire de l'harmonique 1) par le test de corrélation de Pearson *(r)* pour les effectifs supérieurs à 30 et par la corrélation des rangs de Spearman *(r')* pour les effectifs inférieurs à 30. Nous fournirons les valeur des deux tests ainsi que la probabilité associée (*P*), rejetant l'hypothèse nulle selon laquelle la taille (Aire Ha1) et la forme (CA1) ne

sont pas corrélées, au premier seuil de 5 %. Les tests sont effectués avec le logiciel PAST 1.29.

3.3. Diversité morphologique à différentes échelles taxinomiques

3.3.1. Variations inter-spécifiques de la taille isométrique des M_1

Les statistiques descriptives sur la taille isométrique des M_1 (Tab. 2), ne font pas apparaître de différences majeures entre les différentes espèces du bassin méditerranéen. Sur la figure 12, où ne sont représentés ni le Danemark ni l'Iran, afin de rester dans les limites du bassin méditerranéen, on observe que les patrons de variation de taille intra- et inter-spécifique se recouvrent et ne sont pas corrélés aux origines géographiques. Des trois espèces, *Mus spretus* est, dans l'ensemble, plus grande et montre une gamme de variation plus faible (gamme=0,14 ; moyenne=0,74, s =0,028). *M. m. domesticus* (gamme=0,18, moyenne=0,72, s =0.001) est plus petite dans l'ensemble mais présente la une variation plus étendue, notamment à cause des populations de Corse, dont la taille maximale surpasse celle de toutes les autres populations de souris.

	N	moyenne	écart-type	CV	Min	Max
M.musculus sp. (*M. m.d.*, *M.m.m.*, Iran)	247	0.72	0.033	0.046	0.65	0.83
M. m. domesticus	213	0.72	0.032	0.044	0.65	0.83
M. macedonicus sp.	64	0.72	0.032	0.044	0.65	0.79
M. spretus	84	0.74	0.028	0.038	0.65	0.79

Tableau 2 : statistiques descriptives de la taille isométrique des M_1 (aire de l'harmonique 1) des différentes espèces de souris du bassin méditerranéen. CV=Coefficient de Variation, Min=Minima, Max=Maxima.

Cependant, l'ANOVA démontre qu'il existe une différence hautement significative de la taille des M_1, que ce soit entre les espèces (F=17.7, ddl=4, P<0,0001) ou sur l'ensemble des groupes (F=13.3, ddl=23, P<0,0001). L'ajustement de Bonferroni des tests de comparaison sur la taille des espèces indique que la taille moyenne de la M_1 de la sous-espèce commensale *M. m. domesticus* est significativement plus petite que toutes les autres espèces, *Mus macedonicus* exceptée (Tab. 3). Notons que la taille moyenne de la M_1 de *M. m. domesticus* est significativement plus petite que celles de deux autres sous-espèces commensale (*M. m. musculus* et *Mus musculus* sp. d'Iran) et que la population de Corse présente une macrodontie très nette, avec une M_1 significativement plus grande que toutes les

autres populations de *domesticus* (Tab. 4), ce qui avait déjà été démontré par ailleurs (Orsini et Cheylan, 1988 ; Vigne *et al.*, 1993a).

	M. m. dom	*M. m. musc*	*M. macedo*	*M. spretus*	*M. Musculus* sp.
M. m. domesticus	1.000				
M. m. musculus	0.009	1.000			
M. macedonicus	1.000	0.075	1.000		
M. spretus	0.000	1.000	0.000	1.000	
M. Musculus sp.	0.000	1.000	0.005	1.000	1.000

Tableau 3 : probabilités associées aux matrices de comparaison multiples de la taille (aire de l'harmonique 1) des différentes espèces de souris du bassin méditerranéen (ajustement de Bonferroni).

Source	Sum-of-Squares	ddl	Mean-Square	*F*	*P*
Groupe	0.093	11	0.008	14.949	0.000
Erreur	0.129	229	0.001		

Ajustement de Bonferroni :

	DOMALG	DOMCOR	DOMCRT	DOMFR	DOMGRE
DOMALG	1.000				
DOMCOR	0.000	1.000			
DOMCRT	1.000	0.000	1.000		
DOMFR	0.259	0.000	1.000	1.000	
DOMGRE	1.000	0.000	1.000	0.757	1.000
DOMISRL	0.070	0.000	1.000	1.000	0.194
DOMIT	1.000	0.000	1.000	1.000	1.000
DOMSAR	1.000	0.000	1.000	1.000	1.000
DOMSYR	0.591	0.000	1.000	1.000	1.000
DOMTUN	0.518	0.000	1.000	1.000	1.000
MUSIRAN	0.000	1.000	0.000	0.009	0.000
MusDAN	0.000	1.000	0.001	0.208	0.000

	DOMISRL	DOMIT	DOMSAR	DOMSYR	DOMTUN
DOMISRL	1.000				
DOMIT	1.000	1.000			
DOMSAR	1.000	1.000	1.000		
DOMSYR	1.000	1.000	1.000	1.000	
DOMTUN	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000
MUSIRAN	0.020	0.000	0.027	0.002	0.004
MusDAN	0.447	0.000	0.391	0.062	0.092

	MUSIRAN	MusDAN
MUSIRAN	1.000	
MusDAN	1.000	1.000

Tableau 4 : ANOVA sur la taille isométrique des M_1 et probabilité des matrices de comparaison multiples (ajustement de Bonferroni) pour les échantillons des espèces commensales de souris du bassin méditerranéen. *cf.* table 1 pour les codes de groupe.

Au sein de l'espèce *M. macedonicus*, la variation géographique de la taille de la M_1 est plus marquée (Fig. 12), avec des échantillons irakien et turc, significativement plus grands

que ceux d'Israël, Syrie, Grèce, Bulgarie et Géorgie (Tab. 5). En revanche, les populations de *M. spretus* ne présentent pas de variation significative de la taille de la M_1 (*F*=1.79, *ddl*=3, *P*=0,154). Les populations de Corse sont apparemment les seules à présenter une tendance au gigantisme insulaire chez *M. m. domesticus*. Néanmoins, mises à part les populations corses dont on sait qu'il s'agit dans leur cas de macrodontie (Orsini et Cheylan, 1988 ; Vigne *et al.*, 1993a), les populations de *M. m. domesticus* des autres îles peuvent avoir des dents de la même taille que les populations continentales mais une taille corporelle supérieure. De tels phénomènes de d'allométrie ont été observés chez *Apodemus* (S. Renaud comm. pers.).

Source	Sum-of-Squares	ddl	Mean-Square	*F*	*P*
Groupe	0.042	7	0.006	14.736	0.000

Ajustement de Bonferroni :

	MACBUL	MACGEO	MACGRE	MACIRAK	MACIRAN
MACBUL	1.000				
MACGEO	1.000	1.000			
MACGRE	1.000	1.000	1.000		
MACIRAK	0.109	0.000	0.000	1.000	
MACIRAN	1.000	0.394	0.699	1.000	1.000
MACISRL	0.173	1.000	1.000	0.000	0.067
MACSYR	1.000	1.000	1.000	0.002	1.000
MACTUR	0.068	0.000	0.000	1.000	1.000

	MACISRL	MACSYR	MACTUR
MACISRL	1.000		
MACSYR	1.000	1.000	
MACTUR	0.000	0.001	1.000

Tableau 5 : ANOVA sur la taille isométrique des M_1 et probabilité des matrices de comparaison multiple (ajustement de Bonferroni) pour les échantillons de *Mus macedonicus* sp. (MAC) de Bulgarie (BUL), Géorgie (GEO), Grèce, (GRE), Turquie (TUR), Syrie (SYR), Israël (ISRL), Irak et Iran. *Cf.* table 1 pour les codes de groupe.

3.3.2. Différenciation de forme à l'échelle du genre

La MANOVA sur les coefficients de Fourier (harmoniques de rang 2 à 7) de l'ensemble des espèces du bassin méditerranéen indique qu'une différenciation des patrons de forme hautement significative existe entre les espèces du genre *Mus* sur les contours des premières molaires inférieures (Wilk's Lambda =0.0023, *ddl1*=23, *ddl2*=365, *P* <0.0001).

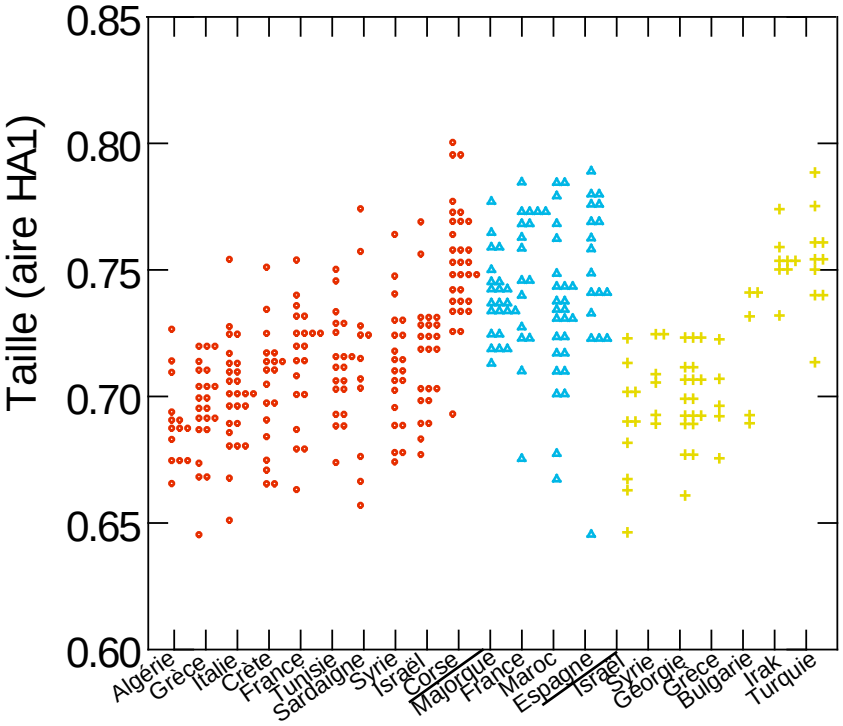


Figure 12 : Distribution de la taille de la M_1 de *M. m. domesticus* (○) , *Mus spretus* (△) et *Mus macedonicus* sp. (+). En abscisse, les échantillons géographiques de chaque espèce sont rangés par ordre croissant de taille.

Pour plus de clarté, nous avons projeté les moyennes des scores des groupes taxinomiques et géographiques sur les axes canoniques (Fig. 13 A, B et C). Le premier axe canonique (30 % de la variance inter-groupe) sépare *M. m. domesticus* de *M. macedonicus* sp. Les souris commensales du Danemark *(M. m. musculus)* et d'Iran se projettent en position intermédiaire. Les premières sont proches de *M. m. domesticus*, alors que les secondes sont proches des souris sauvages d'Israël *(Mus macedonicus spretoides)*, elles mêmes divergentes du *pool* morphologique de leur espèce. Le deuxième axe (18,3 %) sépare *Mus spretus* des autres espèces, excepté l'échantillon marocain qui se projette sur CA2, près des souris d'Italie et de Tunisie. Plutôt qu'une tendance globale, le troisième axe (11.6%) présente une différenciation locale, en l'occurrence, celle de la population française de *M. spretus*. Le quatrième axe (9,7 %) confirme la position marginale des souris commensales du Danemark et d'Iran, de l'espèce sauvage d'Israël et de la population marocaine de *Mus spretus*, par rapport au pool morphologique de leur espèce respective.

3.3.3. Différenciation de forme des espèces commensales (*Mus musculus* sp.)

Une nouvelle MANOVA portant sur les 24 coefficients de Fourier des espèces commensales montre une différence morphologique hautement significative au sein du groupe *M. musculus* sp. (Wilk's Lambda=0.0298, *ddl1*=11, *ddl2*=229, *P*<0.0001). Comme nous avons déjà pu l'observer sur le patron général, cette variation est fondée sur une distance morphologique importante séparant les commensales d'Iran et du Danemark de la sous-espèce *M. m. domesticus*, exprimée sur le premier axe canonique (37 % ; Fig. 14 A, B). Le deuxième axe (19,6 %) sépare les *M.m. domesticus* du bassin oriental (Syrie, Israël, Grèce et Crète) de celles du bassin occidental (Italie, Tunisie, Algérie, France, Corse et Sardaigne). La variation le long de l'axe 3 (12,1 %) montre la différenciation morphologique du groupe iranien par rapport aux commensales européennes y compris celles du Danemark.

Les deux sous-espèces *M. m. musculus* et *M. m. domesticus* affichent une distinction morphologique hautement significative sur la base de leur contour dentaire (testé sur deux populations de *M.m. domesticus* d'Italie et de France et sur la population de *M. m. musculus* du Danemark ; Fig. 15) (Wilk's Lambda=0,0680, *ddl1*=2, *ddl2*=62, *P*<0,0001). Des contours moyens, reconstitués à l'aide des transformées inverses sur la moyenne des coefficients pour chaque groupe, permettent de visualiser cette différence de forme. Elle consiste principalement en une symétrie plus marquée selon l'axe antéro-postérieur chez *domesticus* (tE plus proéminant chez *M. m. musculus*) et secondairement en des tubercules (tD et tC) plus saillants sur les faces labiales et linguales (Fig. 15).

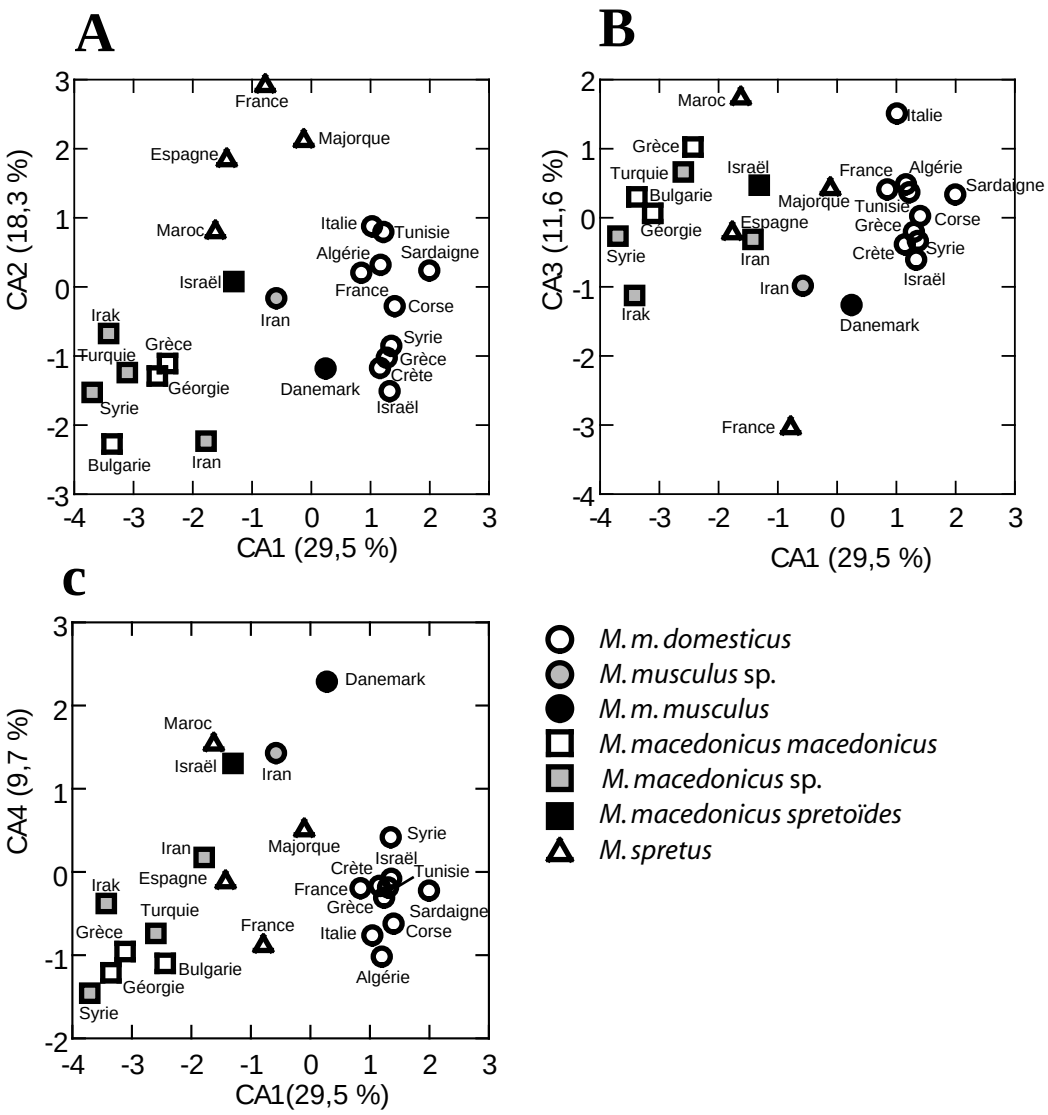


Figure 13 : Variation de la forme du contour de la M_1 des espèces du genre *Mus* dans le Bassin Méditerranéen selon les 3 premiers axes canoniques de l'AFD faite sur les coefficients de Fourier. Les symboles correspondent aux moyennes des groupes géographiques. **A** - Premier plan canonique (CA1/CA2), **B** - Deuxième plan canonique et **C** - Troisième plan canonique (CA1/CA3).

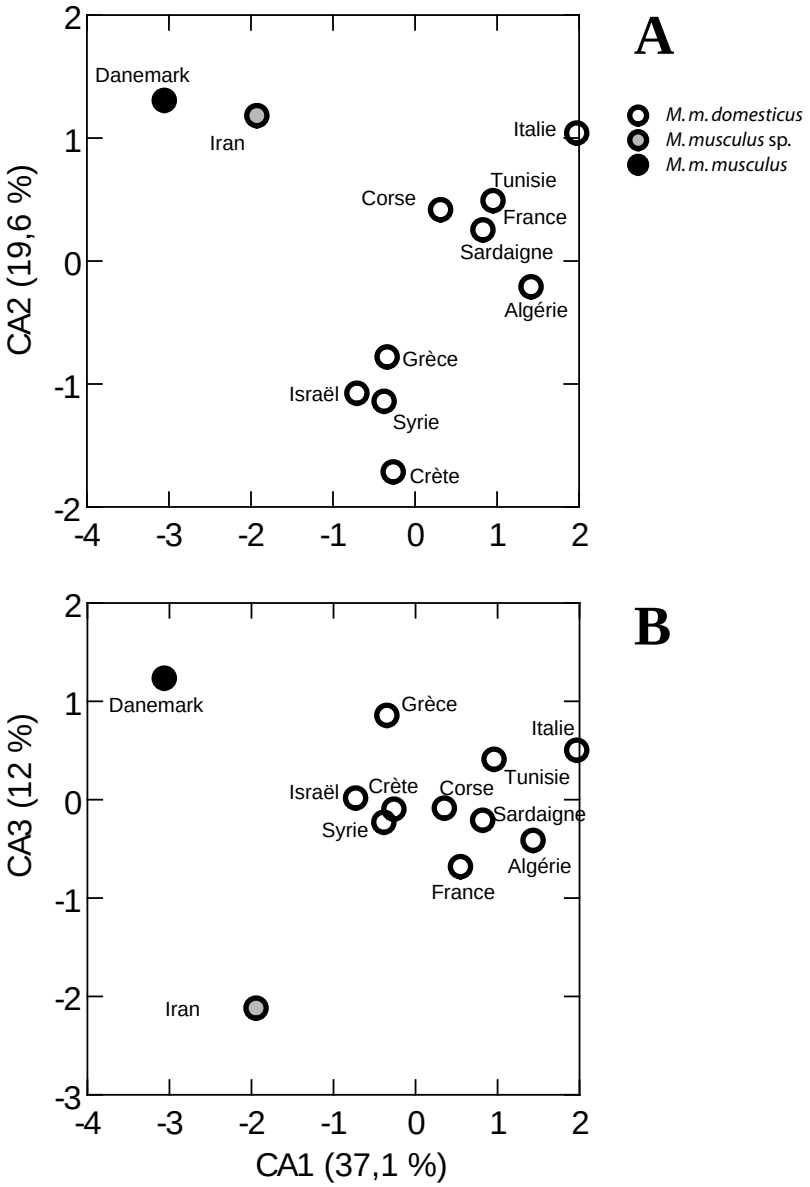


Figure 14 : Variation de la forme du contour de la M_1 des populations commensales du Bassin Méditerranéen, du Danemark et d'Iran sur les axes canoniques de l'AFD. Les symboles correspondent aux moyennes des groupes géographiques. **A** - Premier plan canonique, **B** - Deuxième plan canonique.

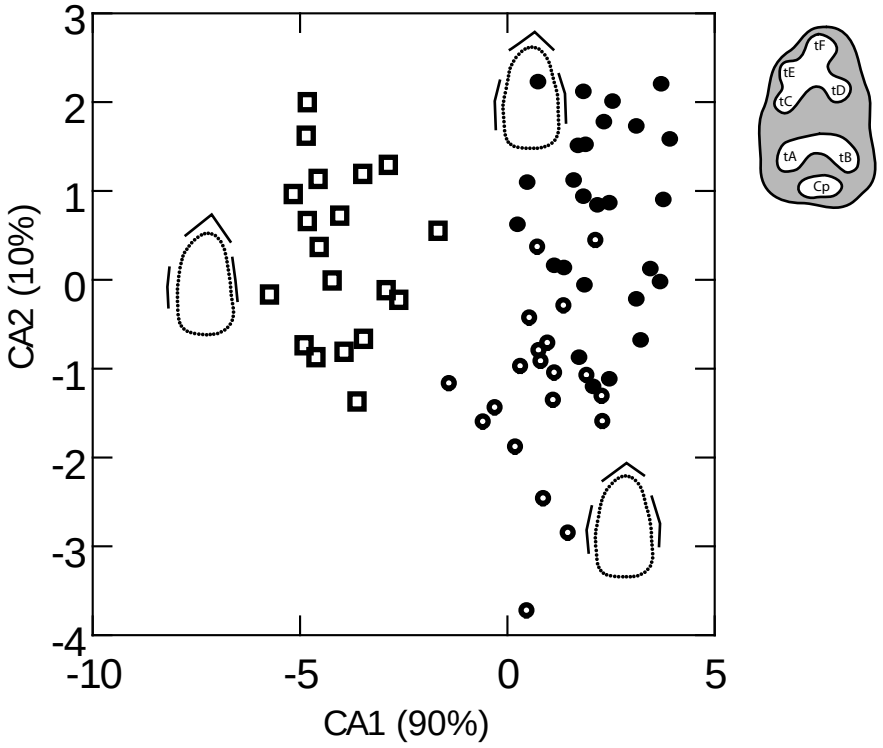


Figure 15 : Différenciation du contour de la M_1 entre *M. m. domesticus* (France ○ et Italie ●) et *M. m. musculus* (Danemark □) par AFD. Représentation des contours moyens représentant chaque localité. En périphérie de chaque contour sont soulignées les principales tendances de la différenciation de forme décrites dans le texte.

3.3.3.1. La diversité iranienne

3.3.3.1.1. Diversité des commensales iraniennes

Les données de l'ADN nucléaire et mitochondrial ont montré que la diversité génétique des souris commensales iraniennes présentait la plus grande diversité génétique parmi toutes les espèces commensales (Boursot *et al.*, 1996). De plus, l'organisation de cette diversité est structurée de façon conforme à la théorie des espèces en anneaux (Bonhomme *et al.*, 1994) (*cf.* partie 1). Selon les analyses factorielles des correspondances sur la diversité nucléotidique, la population de Téhéran semble néanmoins avoir une plus forte proximité avec *domesticus* (A. Orth comm. Pers). Les populations de Mashad et de Kahk auraient une variabilité plus proche de *M. m. musculus* et Birjand se rapprochent de celle de *M. m. bactrianus*.

La MANOVA effectuée sur les coefficients de Fourier des souris commensales d'Iran (N=12) groupées par localité ne relève aucune différence significative entre les coefficients de forme (Wilk's Lambda=0.0011, *ddl1*=5, *ddl2*=9, *P*=0.8921). Du point de vue de la conformation dentaire (Fig. 16), la majorité de la différenciation morphologique se fait sur l'axe 1 (86 %) en opposant les individus de Bam et Machad au reste des individus iraniens. L'individu 1242 de Kahk est morphologiquement très proche des individus de Machad. Il s'agit là peut-être d'une erreur d'inventaire. Le deuxième axe (12 %) présente un gradient morphologique Kakh, Birjand, Téhéran que nous ne sommes pas capables d'interpréter. Le troisième axe (11%, non représenté sur la figure 16) rend compte de la divergence de l'individu de Bam. À partir des formes consensus, on observe effectivement que les conformations sont très proches, mais le consensus de Machad présente néanmoins un tubercule antéro-postérieur beaucoup plus prononcé, mais l'effectif (2 individus) ne nous permet cependant pas de considérer cette représentation comme représentative.

3.3.3.1.2. Comparaison des souris commensales d'Iran avec les autres

Comme nous avons déjà pu le constater précédemment sur l'analyse inter-spécifique à l'échelle de la Méditerranée, la sous-espèce *musculus* est morphologiquement plus proche des souris iraniennes. Nous avons réalisé des MANOVAs pour comparer les coefficients de Fourier des commensales d'Iran avec ceux des *M. m. domesticus* dans un premier temps et des *M. m. musculus* dans un second. Les résultats montrent que la différence est significative

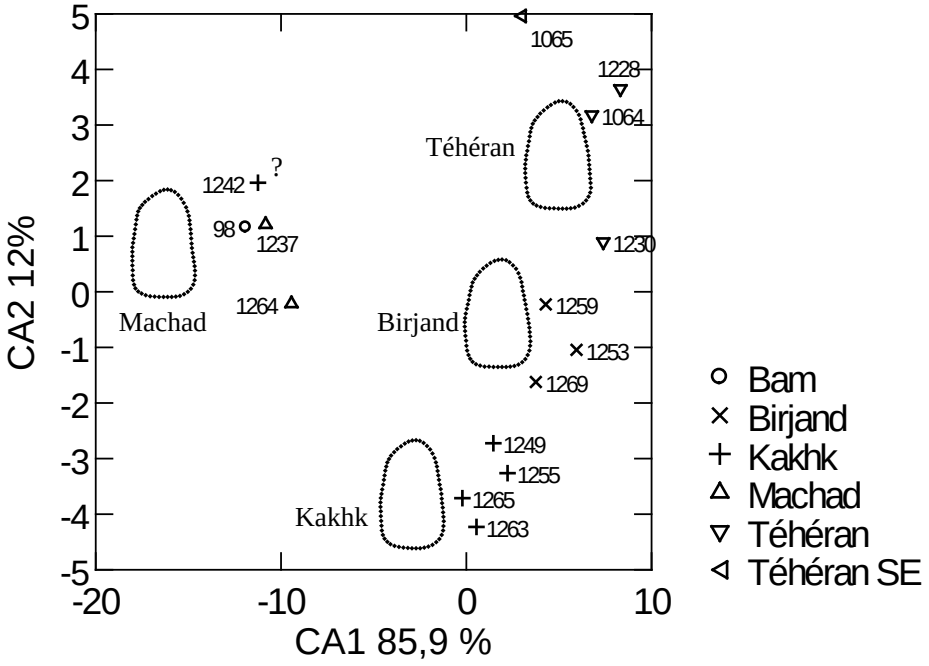


Figure 16 : Différenciation de forme des contours de la M_1 des souris commensales d'Iran. Les n° associés aux individus sont les n° d'inventaire pour l'ADMmt. Les contours moyens sont projetés par localité.

entre les *M. m. domesticus* d'Israël et les souris d'Iran (Wilk's Lambda=0.1458, *ddl1*=24, *ddl2*=13, P=0.017) et non significative entre les *M. m. musculus* du Danemark et les souris d'Iran (Wilk's Lambda=0.1463, *ddl1*=24, *ddl2*=9, *P*=0.113).

D'après leur conformation dentaire, les souris iraniennes sont divergentes de la sous-espèce *domesticus* mais proches de *musculus*. Leur M_1 présente une conformation quadrangulaire, avec des cuspides vestigiels et un tubercule antéro-postérieur très marqués, notamment pour la population de Machad. *M. m. domesticus* a, quant à elle, une morphologie dentaire beaucoup plus simplifiée. Il y aurait, d'après ces résultats, une convergence entre la diversité génétique, supérieures chez les souris commensales d'Iran et la forme des M_1, quadrangulaire et massive chez les souris commensales d'Iran.

3.3.3.2. Diversité de M. m. domesticus.

Malgré une différence morphologique globale hautement significative des M_1 des *M. m. domesticus* (Wilks' lambda=0.0643, *ddl1*=9, *ddl2*=197, *P*<0.0001), la projection des individus sur les deux premiers axes canoniques (58,3 %) ne présente pas de structuration morphologique nette. Le *pool* morphologique de *domesticus* est donc assez peu structuré sur l'ensemble de la Méditerranée.

Néanmoins, un schéma de différenciation est visible si on projette la moyenne des scores par groupe géographique (Fig. 17). Sur l'axe 1 (38,7 %), on distingue la séparation entre les bassins oriental et occidental méditerranéens déjà observée dans l'analyse générale du groupe commensal. Cette séparation n'est pas liée à une allométrie de taille car la forme (CA1) et la taille (Ha1) ne sont pas corrélées (*r* =-0,07, *P*=0,329 ; Fig. 17C). L'axe 2 (19,6 %) contient l'information d'une différenciation liée à l'insularité dans le groupe occidental, puisque les populations corses et sardes se distinguent du pool continental. Sur cet axe, les souris israéliennes se distinguent, quant à elles, du *pool* du bassin oriental. L'axe 3 (12,2 %) exprime, dans le groupe oriental, une légère différenciation morphologique des populations de Crète, que l'on pourrait interpréter comme une manifestation de leur isolement insulaire.

En conclusion, la diversité morphologique des populations de la sous-espèce *domesticus* est faible. Cependant, on distingue une différence de forme organisé en gradient non allométrique d'est en ouest dans le bassin méditerranéen et, secondairement, des syndromes d'isolement en Sardaigne et surtout en Corse.

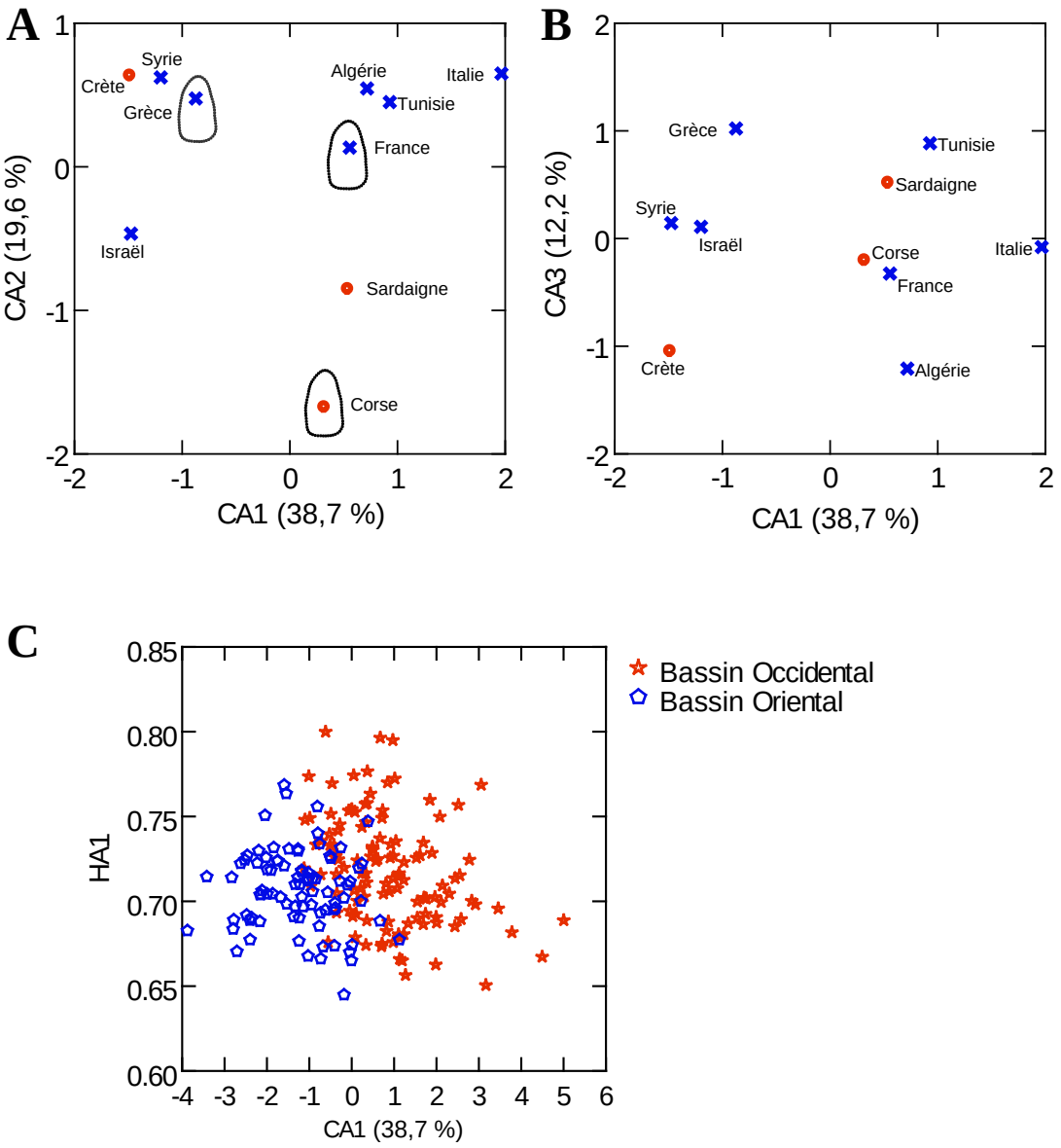


Figure 17 : **A**, **B** - Différenciation des contours dentaires chez *M. m. domesticus* dans le Bassin Méditerranéen d'après l'AFD. Les moyennes des groupes sont représentées :
⊙ = pop. insulaires et ✖ = pop. continentales.
C - Projection bivariée des variables de taille (aire de Ha1) et de forme (CA1) des M_1 de *M. m. domesticus* (insulaires et continentaux) du Bassin Méditerranéen.

3.3.4. La différenciation de forme des espèces sauvages

3.3.4.1. Diversité de Mus macedonicus *sp.*

Récemment, les données de l'ADN mitochondrial ont démontré que l'espèce *Mus macedonicus* était polytypique, tout comme *Mus musculus* (Orth *et al.*, 2002). En effet, l'étude menée sur un échantillon d'individus de l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce a mis en évidence l'existence de deux clades divergents. Un clade nord (A), *Mus macedonicus macedonicus*, comprenant les échantillons de Géorgie, de Turquie (Anatolie et côte septentrionale), de Bulgarie, d'Iran et de Grèce. Un clade sud (B), *Mus macedonicus spretoides*, uniquement composé des individus provenant d'Israël. Cette divergence a été interprétée comme la conséquence de mouvements migratoires durant la période glaciaireà partir de deux zones refuges au sud du Caucase.

Les analyses morphométriques en superpositions procrustes (GLS) sur le crâne n'ont pas permis de mettre en évidence des critères de distinction visuels, malgré une différence morphologique significative entre deux échantillons des clades A (Géorgie et Bulgarie) et B (Israël). La différence est davantage marquée du point de vue de la taille allométrique avec des individus israéliens plus petits que ceux du clade nord selon la loi de Bergman (Orth *et al.*, 2002).

Nous voulions vérifier si cette information phylogéographique pouvait être décelée à l'aide des contours dentaires et, le cas échéant, la préciser. Pour ce faire, nous avons tout d'abord voulu observer, à partir d'individus génétiquement typés des clades A (Grèce, Bulgarie et Géorgie) et B (Israël), si une différence de forme était significative. Ensuite, à partir des différences que nous aurions pu définir sur les individus typés nous voulions compléter le référentiel de la zone non échantillonnée lors de l'analyse de l'ADNmt à l'aide d'individus non typés provenant du Nord de la Syrie (H. Haydar), du Kurdistan irakien (MNHN), de l'ouest irakien (MNHN) mais également de la côte ionienne de la Turquie (J.-C. Auffray) (*cf.* Fig. 11, Tab. 1). L'objectif de cette seconde phase de l'analyse était destiné à vérifier si la répartition géographique du clade B s'étendait au-delà du Levant Sud.

a) Différenciation des clades A et B par TFE sur la M_1

La différence morphologique entre ces individus génétiquement typés (N=38) des clades A et B est significative (Wilk's Lambda=0.0027, *ddl1*=3, *ddl2*=33, *P*=0.0025). Le

premier axe (58,6 %) différencie très clairement les deux clades (Fig. 18). Les représentations des contours moyens montrent que la différence réside dans une opposition entre des M_1 dont la partie postérieure est plus large que l'antérieure et qui sont pourvus d'une échancrure plus prononcée sur la face labiale pour le clade A, et des M_1 de forme plus quadrangulaire pour le clade B. Le second axe (35,5 %) différencie l'échantillon grec du clade A. Les souris d'Israël sont significativement plus petites que toutes les autres populations de *macedonicus*, comme nous avons pu le constater à partir de l'aire des M_1 et il existe une corrélation significative entre la taille et la forme des M_1 de *macedonicus* (r = -0,34, P= 0,04). Cette différenciation entre les deux clades pourrait être liée à une allométrie de taille des contours des molaires.

Dans la distinction des clades, la plus grande efficacité de l'approche par l'analyse du contour dentaire par rapport à l'analyse Procrustéenne sur le crâne, pourrait trouver une explication dans le fait que les dents émergent à leur taille « définitive » et ne sont plus ensuite modifiées que par l'usure. Ainsi, la variabilité de la taille liée à l'âge ne vient pas brouiller les résultats obtenus pour les molaires, comme c'est le cas pour le crâne (J.-C. Auffray comm. pers.).

b) Quelle structuration sur l'ensemble de l'aire de répartition ?

D'après la MANOVA réalisée sur les coefficients de Fourier des *M. macedonicus* (typés ou non) groupées par localité, il existe une différenciation morphologique globale très significative des formes des M_1, quel que soit leur clade d'appartenance (Wilk's Lambda=0.0026, *ddl1*=7, *ddl2*=57, P<0.0001). Le schéma de différenciation (Fig. 19) s'organise sur l'axe 1 (45,9 %) selon une divergence entre un groupe morphologiquement homogène (Géorgie, Bulgarie, Irak-Kurdistan, Syrie du Nord) et des échantillons situés en marge « méridionale » de l'aire de répartition (Israël, Grèce, Turquie). L'axe 2 (12,5 %) correspond aux directions de la variabilité morphologique suivie par les groupes divergents périphériques, vers le pôle positif pour les échantillons d'Israël et de Grèce et vers le pôle négatif pour l'échantillon turc. L'axe 3 (12,5 %), non représenté, décrit la différenciation de l'échantillon grec, que nous avions déjà pu déceler lors de la distinction des clades. Cette différenciation centre-périphérie est peut-être à mettre en relation avec une allométrie de taille puisque l'absence de corrélation entre la taille et la forme n'est pas significative (r =-0,13, P = 0,324).

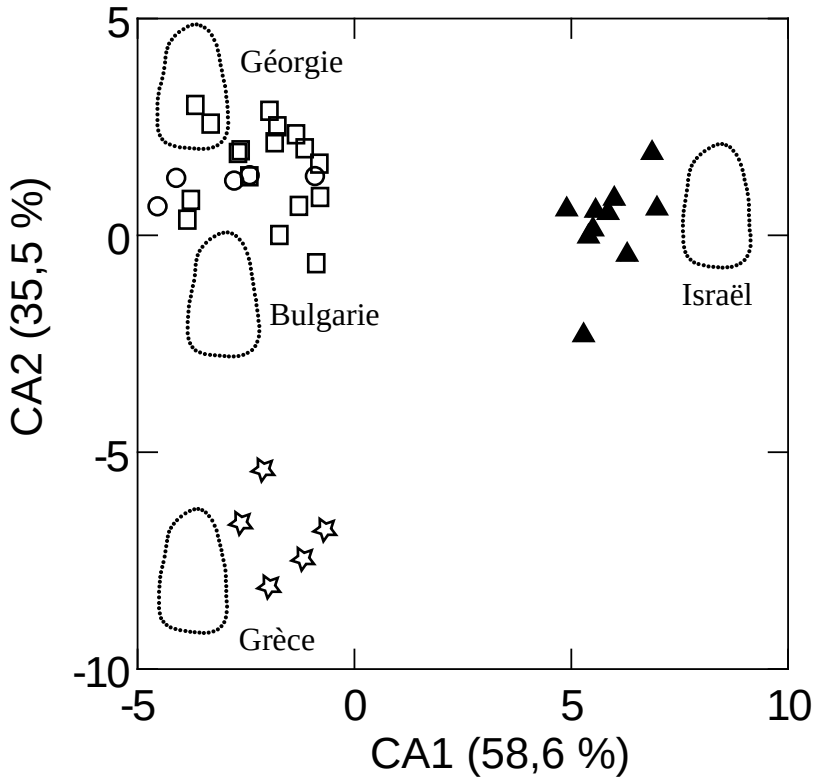
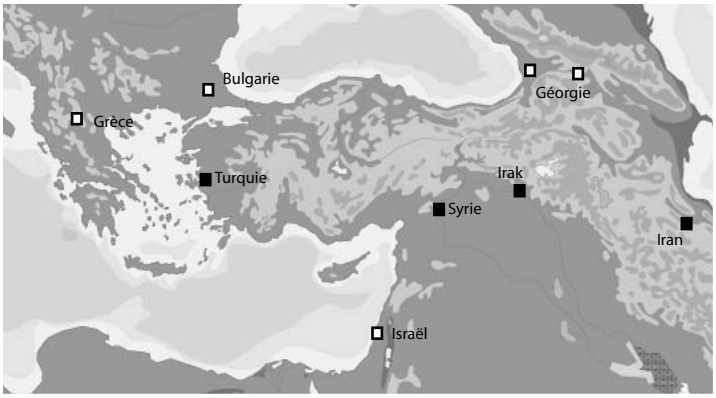
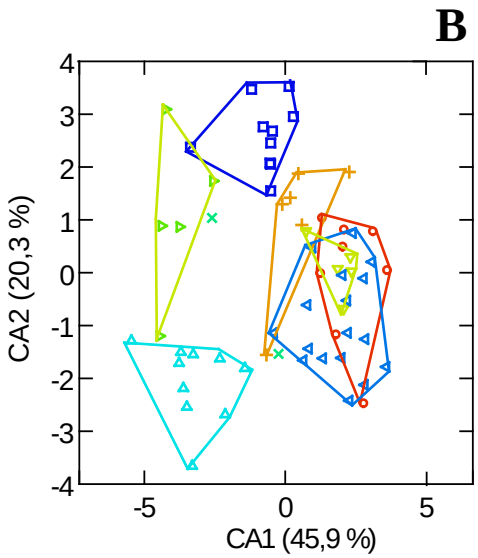


Figure 18 : Différenciation des contours de M_1 chez *Mus macedonicus* sp. entre les individus génétiquement typés des populations du clade A (Bulgarie ○, Géorgie □ et Grèce ☆) et celle du clade B (Israël ▲).





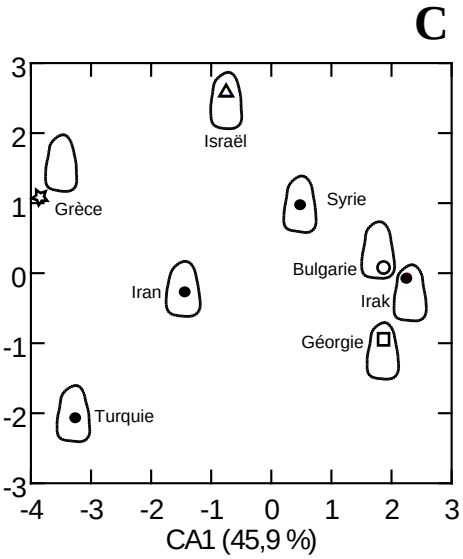


Figure 19 : **A** - Localisation des échantillons analysés. **B** - Différenciation de la forme du contour des M_1 de *Mus macedonicus* dans son aire de répartition géographique. **C** - Projection de la moyenne des scores par localité. Fonds blancs : individus typés génétiquement (*Mus macedonicus macedonicus*= ○□☆ et *Mus macedonicus spretoides* =△). Fonds noirs : individus non typés.

L'analyse de la structuration morphologique des M_1 à l'échelle de l'aire de répartition de *Mus macedonicus* nous a donc permis d'observer que :

a) Dans de la zone intermédiaire non échantillonnée par l'analyse de l'ADNmt nous avons pu constater que les individus syriens et irakiens avaient une conformation de type clade A (*M. macedonicus macedonicus*), suggérant que la barrière géographique du Taurus et du Zagros n'a pas fonctionné comme un obstacle entraînant la vicariance des deux clades. Il faut donc peut-être rechercher cette barrière au niveau des zones arides entourant la Damascène et le désert Syrien.
b) Les échantillons grecs et turcs de la façade méditerranéenne étaient morphologiquement divergents du clade A, selon des directions opposées. Une différenciation au sein du clade A apparaîtrait en périphérie de l'aire de répartition de l'espèce.

3.3.4.2. Diversité de Mus spretus *(N=84)*

La variation morphologique des M_1 de *Mus spretus* (génétiquement typés ou non) présente une structuration hautement significative (Wilk's Lambda=0.0231, *ddl1*=3, *ddl2*=75 *P*<0.0001). Sur les axes 1 et 2 (88 %) de l'analyse canonique, la structuration morphologique semble correspondre à la répartition géographique (Fig. 20). Sur l'axe 1 (53 %), les *spretus* du Maroc sont très divergentes des populations françaises et espagnoles, avec une morphologie plus massive résultant de tubercules tE et tC plus prononcés. L'axe 2 décrit la divergence de la population française par rapport aux populations d'Espagne et de Majorque, morphologiquement très proches l'une de l'autre. L'axe 3 (12 %) démontre qu'il existe néanmoins une différence entre les deux dernières. Aucune divergence morphologique majeure liée à un syndrome insulaire n'est observable pour la population de Majorque.

Ce gradient sud-nord de différenciation sur l'axe 1 est peut-être lié à la taille, car on obtient une corrélation significative entre taille et forme des M_1 (r = 0,28, P = 0,006).

3.3.5. Arbres phénétiques et validation des patrons de différenciation

Les arbres phénétiques ou dendrogrammes, construit à partir des matrices de distance euclidiennes traitées en UPGMA *(unweighted pair group method with arithmetic mean),* mettent en perspective les schémas de différenciation morphologique obtenus à partir des analyses canoniques. Le dendrogramme présente la relation phénétique hiérarchique pour toutes les espèces du genre *Mus* de l'ensemble du bassin méditerranéen.

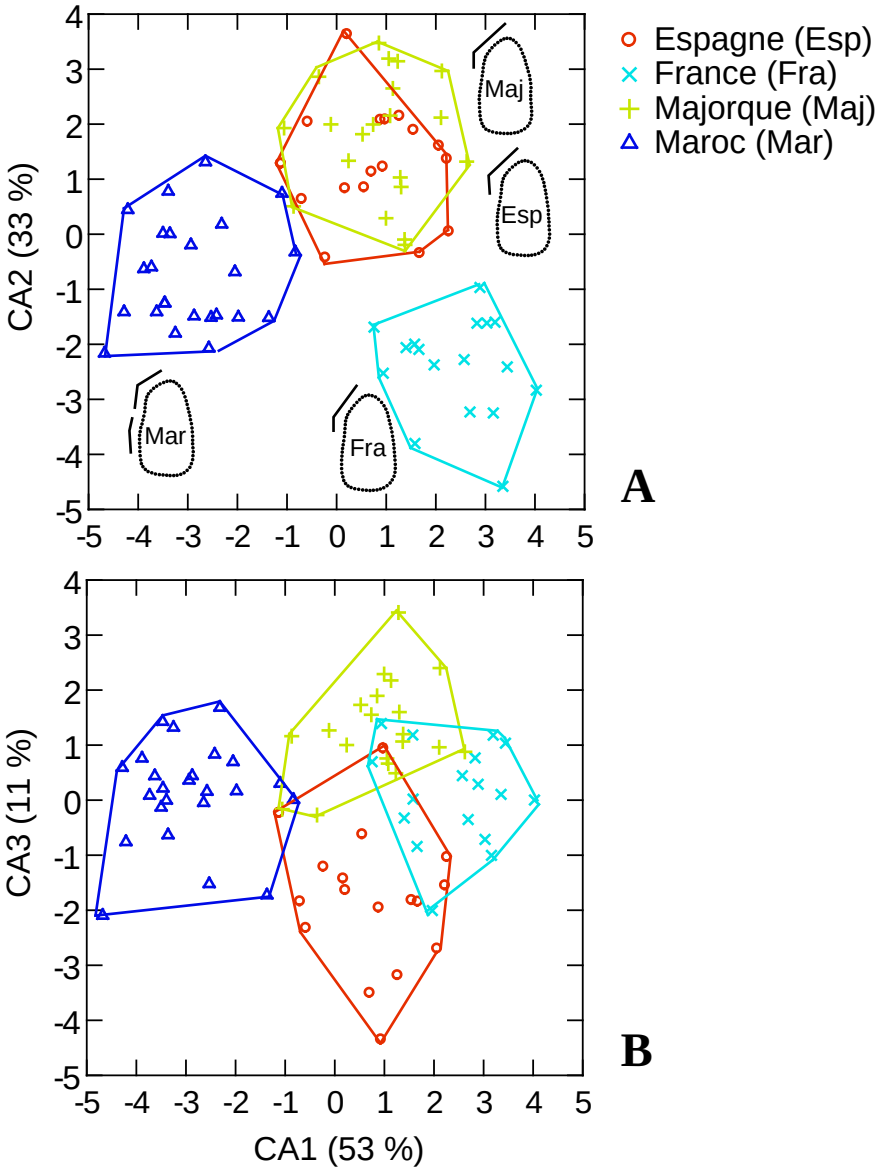


Figure 20 : Différenciation de la forme du contour des M de *Mus spretus* dans son aire de répartition géographique. **A** - Sur le plan factoriel CA1/CA2 sont projetés les contours moyens des localités avec, pour chaque consensus, la mise en évidence des caractères distinctifs détaillés dans le texte. **B** - Plan factoriel CA1/CA3

Sept groupes ont été identifiés, dont la hiérarchie de divergence peut s'exprimer ainsi (Fig. 21) :

1. Deux branches divergentes majeures deux groupes :
   - groupe 1 : *Mus macedonicus* sp.
   - groupe 2 : Les sous-espèces commensales et *Mus spretus* sp.
2. Dans le groupe 1 (clade A) de *Mus macedonicus* sp., deux branches divergent :
   - clade A1 (Géorgie, Bulgarie et Irak)
   - clade A2 (Grèce, Syrie et Turquie)
3. Dans le groupe 2, deux branches divergent :
   - 2.1 : *Mus spretus* et *Mus macedonicus* clade B (avec *spretus* du Maroc)
   - 2.2 : les sous-espèces commensales
4. Dans le groupe des sous-espèces commensales :
   - *M.m. musculus* du Danemark et *Mus musculus* sp. d'Iran
   - *M.m. domesticus*
5. Dans le groupe *M.m. domesticus :*
   - populations du bassin occidental
   - populations du bassin oriental

Cette structuration morphologique est globalement congruente avec la systématique du genre au rang de l'espèce, de la sous-espèce, des clades connus mais également au niveau des clades qui n'ont pas encore été décrits par la génétique, comme la divergence chez *domesticus* entre le bassin occidentale et le bassin oriental. La seule faiblesse repose sur le fait que l'analyse ne discrimine pas *Mus spretus* de *Mus macedonicus spretoides* (clade B), ce qui souligne une convergence morphologique entre ces deux espèces. Ces grandes tendances confirment nos observations sur les patrons de différenciation décrits par les axes canoniques.

3.4. Le syndrome d'insularité et la morphologie la M_1 chez la souris

3.4.1. État de la question et démarche

Les tendances évolutives morphologiques liées à l'insularité des rongeurs sont bien connues. Elles s'expriment principalement par un accroissement de la taille. Cette tendance au « gigantisme » des petits vertébrés insulaires fait partie du syndrome insulaire comprenant des

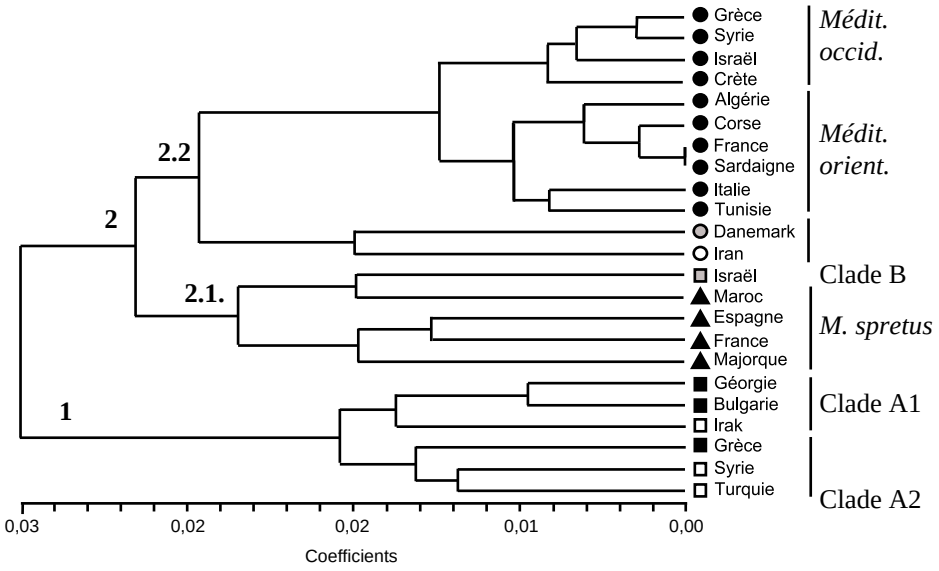


Figure 21 : Dendrogramme construit à partir des distances euclidiennes calculées sur la moyenne des coefficients de Fourier par groupes géo--graphiques. La méthode d'agglomération est effectuée selon l'algorithme UPGMA. ● *Mus musculus domesticus*, ◉ *Mus musculus musculus*, ○ *Mus musculus* sp., ▣ *Mus macedonicus spretoides*, ■ *Mus macedonicus macedonicus*, □ *Mus macedonicus* sp., ▲ *Mus spretus*

changements démographiques, comportementaux et reproductifs (Adler et Levins, 1994). Ces changements morphologiques auraient des causes multiples dépendantes de la taille de l'île, de la diminution et de la pression de prédation de la compétition inter-spécifique ainsi que de l'augmentation de la pression intra-spécifique (Lomolino, 1985 ; Yom-Tov *et al.*, 1999).

Le cas de l'insularité chez la souris a été peu étudié en comparaison d'autres espèces, comme le mulot *Apodemus sylvaticus*, le campagnol *Microtus* sp. ou le rat noir *Rattus rattus*. Berry (1964) fut l'un des premiers à s'intéresser à l'évolution morphologique des populations insulaires de souris commensales. Il avait observé que les souris des îles anglo-saxonnes présentent des caractères ostéologiques et une taille générale très distincts de ceux du continent proche et concluait que ces traits particuliers avaient été sélectionnés préférentiellement chez les populations fondatrices. Mais d'autres phénomènes peuvent expliquer l'apparition de ces traits particuliers, comme la sélection effectuée sur un *pool* restreint *(bottleneck)*, la dérive génétique après la colonisation ou encore un biais dans la population initiale.

Plus tard, les analyses métriques crâniennes et dentaires ont été réalisées sur les murinés corses, démontrant cette fois une modification allométrique de la taille des espèces insulaires se traduisant par l'accroissement de l'appareil manducateur. Ce phénomène est particulièrement flagrant chez la souris grise chez laquelle il est lié à l'élargissement de la niche écologique (Orsini et Cheylan, 1988 ; Vigne *et al.*, 1993a).

Récemment, une analyse multivariée sur des caractères morphologiques (squelette, crâne, morphologie externe) réalisée sur des populations de rongeurs (souris, rat) provenant de différents contextes insulaires (Féroé, Galápagos) a démontré l'importance des phénomènes de microévolution (Pergams et Ashley, 2001).

À ce jour, les relations entre caractères de forme *stricto sensu* et insularité n'ont été que très peu étudiés. Les travaux majeurs à ce sujet ont été menés sur la variation du contour des mandibules de mulot (Renaud et Michaux, 2003 ; Renaud et Millien, 2001) et l'évolution phénotypique en relation avec la spéciation chromosomique des souris commensales en contexte d'isolement continental (Corti et Rohlf, 2001). Les études sur le mulot ont démontré l'importance de l'isolement et du gradient biogéographique de latitude sur la structuration morphologique. Celles qui ont porté sur les souris ont démontré que les fusions chromosomiques ont eu des conséquences rapides sur la forme des crânes, permettant de distinguer les races chromosomiques à partir des ces critères morphologiques.

À l'échelle du bassin méditerranéen, l'analyse de la diversité phénétique des M_1 de *M. m. domesticus* a montré que l'isolement pouvait entraîner des divergences de forme nettes.

Elles interviennent néanmoins de façon secondaire par rapport à une structuration générale de la forme, principalement fondée sur un clivage entre la Méditerranée occidentale et orientale (Fig. 17 A et B). Un changement d'échelle s'impose à nouveau pour mieux saisir l'impact de l'isolement sur la forme des M_1. Pour ce faire, deux analyses complémentaires seront menées séparément :

1. Une approche spatio-temporelle de l'évolution de la forme des M_1 des populations à partir d'individus continentaux (France et Italie) et insulaires (Corse, Piana, et Sardaigne) génétiquement typés (N=94) et d'accumulations stratigraphiques sub-fossile d'îles Tyrrhéniennes (Corse (N=106) et de l'archipel des Lavezzi (N=25).
2. Une approche du syndrome d'insularité chez les deux espèces de souris qui vivent en sympatrie à Chypre (seul cas actuel avec les Baléares) (*cf.* partie 1). L'exemple de Chypre est utilisé pour une approche du syndrome en contexte de fort isolement géographique.

3.4.2. L'exemple des îles de la Corse

3.4.2.1. Localisation

Pour cette analyse, nous avons pris en considération trois îles de tailles différentes (Fig. 22). La Corse (8569 km^2), et deux de ses îles satellites ; Lavezzi (66 ha) et Piana (6 ha).

En ligne droite, la Toscane est actuellement à 85 Km de la Corse, mais si l'on profite des relais que constituent les îlots (Capraia, Pianosa, Monte-Cristo et Elbe) de l'archipel toscan (Fig. 22, n° 1), il n'y a pas plus de 30 km de mer à traverser d'un relais à l'autre pour gagner la Corse depuis la péninsule italienne (Vigne, 1994b). Piana n'est qu'à 240 m de la côte corse alors que 3,5km sépare Lavezzi de la Corse.

Le bloc corso-sarde s'est séparé du continent il y a 15 Ma. La Corse et la Sardaigne sont restées reliées l'une à l'autre, à chaque régression marine glaciaire. D'après les données bathymétriques, il est peu probable qu'il y ait eu un passage à pied sec entre la Corse et les îles toscanes après le Pléistocène moyen (Van Andel, 1989 ; Vigne, 1988). Tout au long du Plio-Pléistocène, plusieurs vagues de peuplement sont venues s'isoler sur le massif corso-sarde et donner naissance à la faune endémique que l'on a décrite, depuis la fin du Würm (Bonifay et Salotti, 2001 ; Vigne, 1988).

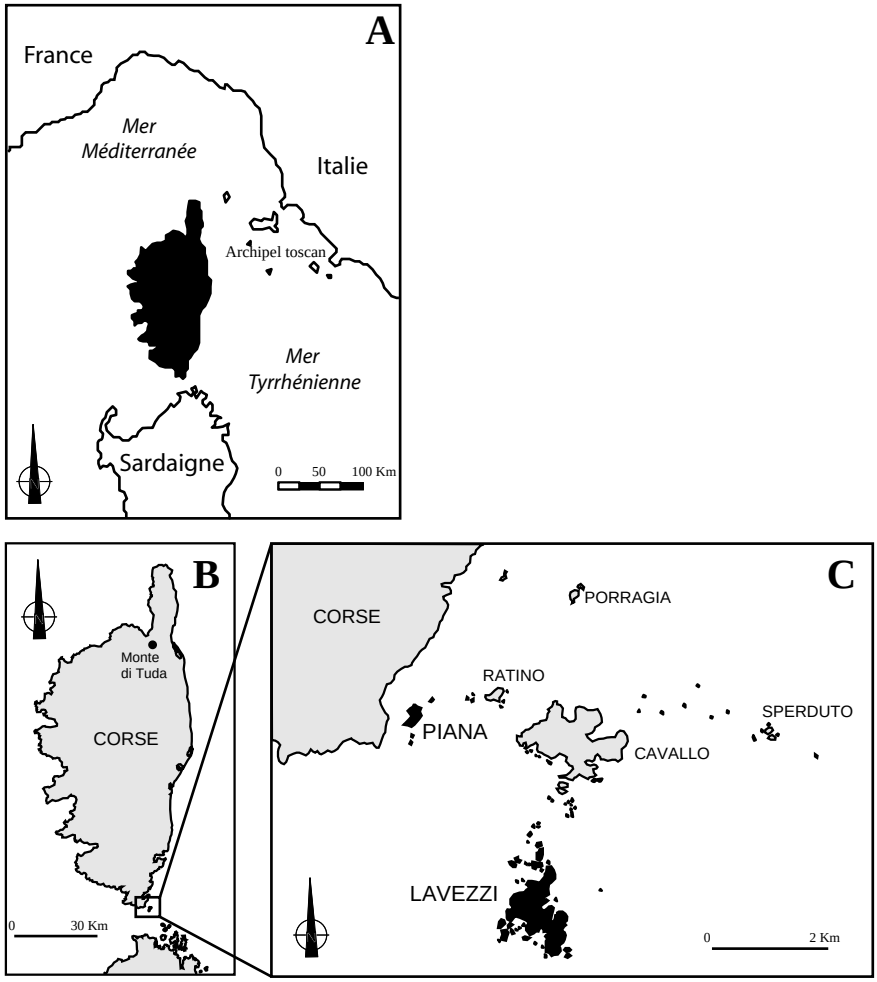


Figure 22 : **A** - La Corse dans le contexte tyrrhénien. **B -** Localisation du gisement du Monte di Tuda (Olmetta-di-Tuda). **C -** Localisation de l'archipel des Lavezzi et de Piana (Bonifacio).

3.4.2.2. Matériel actuel et sub-fossile de Corse

Le matériel actuel est constitué d'échantillons continentaux (France (N=20) et Italie (N=26)) et insulaires (Corse (N=31) et Sardaigne (N=11)) déjà présentés précédemment (Tab. 1). Nous y avons adjoint six individus de *Mus musculus domesticus* de Piana, typés génétiquement et issus des collections de l'ISEM.

Le matériel fossile provient de deux gisements archéologiques (Fig. 22, tab. 6) :

Monte di Tuda			
Echantillon	Couche	ND	NMI
1	1A	30	30
2	1B	20	17
3	1C	16	11
4	1D	4	4
5	1E	26	19
6	2AB	7	6
7	4E	3	2
	Total	**106**	**89**
SM Lavezzi			
Couche	ND	NMI	
C2-3	3	2	
C4	22	13	
Total	**25**	**15**	

Tableau 6 : Effectifs des M_1 de *Mus musculus domesticus*, en Nombre de dents (ND) et Nombre Minimum d'individus (NMI), des gisements archéologiques de Monte di Tuda et Santa Maria Lavezzi.

1. **Monte di Tuda** (Vigne *et al.*, 1997 ; Vigne *et al.*, 2002 ; Vigne et Valladas, 1996) : Grotte située dans la plaine du Nebbio, au Nord de l'île. Cette petite cavité s'ouvre sur une falaise calcaire orientée vers le sud, à 210 m d'altitude. La séquence est constituée d'un dépôt stratifié de 2 m d'épaisseur. Elle comporte une partie profonde quasiment stérile, alors que le reste du remplissage résulte, d'après l'analyse taphonomique (Sanchez *et al.*, 1997), d'une accumulation coprocénotique très abondante de petits vertébrés. La collecte de ce matériel a été effectuée de façon exhaustive (tamisage à l'eau sur mailles calibrées de 1 et 2 mm) et avec un maximum de précautions pour éviter la contamination (coque de plâtre armé, isolant les abords de la surface de prélèvement et les coupes). Cinq dates radiométriques sur os ont permis de caler la séquence entre les VI/Ve siècles av. J.-C. et le présent. L'accumulation sédimentaire a été rapide mais une

lacune sédimentaire a été décelée entre les III/IVe s. av. J.-C. et les XI/XIIe s. AD. Cette lacune a été interprétée comme résultant d'une remise en eau du réseau karstique lors d'une phase de déboisement intensif d'origine anthropique de la colline de Monte di Tuda. Cette accumulation couvre près de 2500 ans (la lacune sédimentaire exceptée), soit la totalité du Subatlantique. L'analyse biostratigraphique des microvertébrés du Monte di Tuda a permis de restituer différents évènements anthropiques, biogéographiques et climatiques (espèces hygrophiles) en Corse. Le diagramme faunique des micromammifères a fait apparaître trois biozones.

1) Biozone 3 (à partir du 4e s. BC) : Présence de toutes les espèces endémiques (*Rhagamys*, *Tyrrhenicola*, *Prolagus*, *Episoriculus*) et de tous les taxons modernes, *Rattus* sp. excepté. *Apodemus* suivit de *Rhagamys* dominent le spectre définissant un paysage majoritairement boisé. La souris (*Mus* sp.) est présente et sa fréquence varie entre 4 et 11 %.
2) Biozone 2 (entre le 4e s. BC et le 13e s. AD) : Apparition de *Rattus rattus*. La part relative des espèces endémique diminue significativement. *Apodemus* domine toujours le spectre mais, derrière lui, *Mus* a remplacé *Rhagamys*. Cela indique un accroissement graduel de l'impact de l'homme sur le paysage avec une ouverture de la végétation.
3) Biozone 1 (après le 13e s. AD) : L'extinction des espèces endémiques, la prédominance de *Mus* sur *Apodemus* et l'accroissement du taux de soricidés (hygrophiles et anthropophiles), sont des arguments pour une ouverture et une anthropisation du paysage accrus par rapport à la biozone 2 avec une mise en culture de la vigne et de l'olivier confirmée par les textes.

2. **Santa Maria de Lavezzi** (Vigne, 1994b ; Vigne *et al.*, 1993b) : Chapelle du XIVe siècle sur l'île Lavezzi. Le dépôt est un remplissage sédimentaire stratifié sur 40 cm, scellé par une couche d'effondrement. D'après l'analyse taphonomique, le dépôt contient une accumulation coprocénotique de petits vertébrés., *Mus* et *Rattus* sont originaires de l'île, mais *Crocidura*, *Eliomys*, *Apodemus*, trouvés en très petites quantités résultent d'individus de Corse ou de Sardaigne, chassés et consommés par la chouette effraie, puis rejetés sur Lavezzi. Les couches C4 et C2-3 sont datées par la céramique du XIVe siècle et du XVIIe siècle respectivement. Une ACP sur les coefficients de Fourier ne montre pas de différenciation entre les couches C2 (XIVe s. AD) et C4 (XVIIe s. AD).

L'absence de différence significative est confirmée par une MANOVA sur les 6 premiers composantes principale (Wilks' lambda=0.5518, *ddl1*=6, *ddl2*=18 *P*=0.07). Les individus des deux couches de SM Lavezzi seront donc traités dans leur globalité.

Nous analyserons dans un premier temps le matériel actuel (insulaire et continental) et sub-fossile (Monte di Tuda et Lavezzi) simultanément afin d'observer la structuration spatio-temporelle des formes et la nature des divergences entre les îles et le continent durant les deux milles dernières années. Ensuite nous observerons l'évolution morphologique d'une population de souris commensales dans le temps avec le site de Monte di Tuda.

3.4.2.3. Insularité actuelle et passée en Corse (taille isométrique et forme de la M_1)

L'analyse canonique générale (Fig. 23), portant sur les coefficients de Fourier de la M_1 (Wilks' lambda=0.073, *ddl1*=12, *ddl2*=212, *P*<0.001) différencie nettement sur l'axe 1 (31,5 %) les individus fossiles des actuels, qu'ils soient continentaux ou insulaires. L'axe 2 (21,4 %) correspond principalement à une différenciation des populations actuelles continentales (CA2 positif) et insulaires (CA2 négatif) et secondairement à une légère divergence, au sein des fossiles, des échantillons les plus récents, représentées par les souris de Lavezzi et les couches supérieures sub-actuelles de Tuda (1A et 1B). L'axe 3 (14,6 %) exprime également une structuration claire. A son pôle positif, se trouvent les souris de l'archipel Lavezzi (Piana actuelles et Lavezzi sub-fossiles). Le pôle négatif montre, quant à lui, la divergence de la couche la plus profonde (4E) du site de Monte di Tuda.

La dichotomie entre sub-fossile et actuel pourrait être le fait d'une allométrie de taille (*r*= 0.35, *P*< 0,0001) comme le démontre la corrélation sur le diagramme bivarié entre taille et le premier axe de forme (Fig. 24). Deux groupes significativement différents (Tab. 7) s'étagent selon un gradient taille/forme : les populations actuelles continentale et insulaire (petites) et les populations fossiles (grandes). Piana, de taille identique à celle de Tuda 1D, s'éloigne de cette relation taille/forme. Cette allométrie de taille qui distingue les populations de *M. m. domesticus* des îles corses au cours du temps se renforce encore, une fois Piana exclue de la régression (*r*= -0.8, *P*= 0,003).

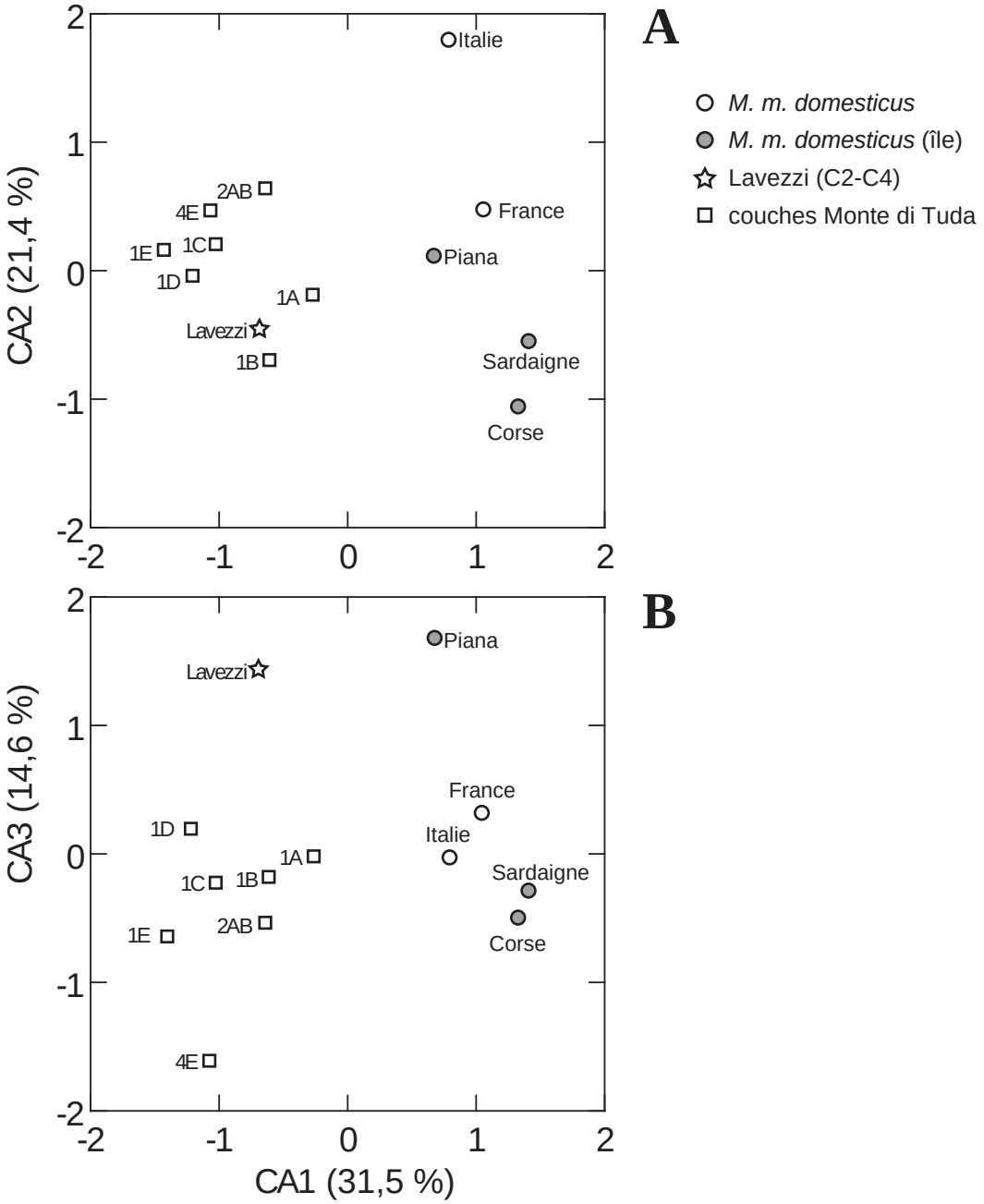


Figure 23 : Variation de la forme du contour de la M_1 des populations actuelles et sub-fossiles de *M. m. domesticus* dans le bassin occidental de la Méditerranée sur les axes canoniques de l'AFD. Les symboles correspondent aux moyennes des groupes. A - Plan factoriel CA1/CA2. B - Plan factoriel CA1/CA3.

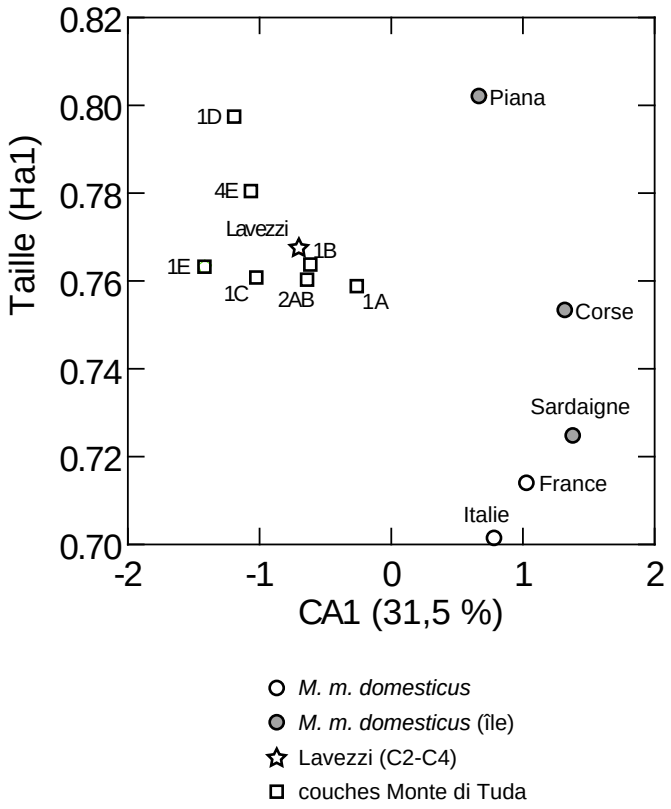


Figure 24 : Diagramme bivarié entre la forme (CA1) et la taille (Ha1) du contour de la M_1 des populations actuelles et sub-fossiles de *M.m. domesticus* dans le bassin occidental de la Méditerranée. Les symboles correspondent aux moyennes des groupes.

Source	Sum-of-Squares	ddl	Mean-Square	*F*	*P*
Groupe	0.154	13	0.012	22.070	0.000
Erreur	0.113	211	0.001		

Ajustement de Bonferroni

	LAV C2	LAV C4	MDCOR	MDCORpiana	MDFR
LAV C2	1.000				
LAV C4	1.000	1.000			
MDCOR	1.000	0.805	1.000		
MDCORpiana	0.048	0.291	0.000	1.000	
MDFR	1.000	0.000	0.000	0.000	1.000
MDIT	0.217	0.000	0.000	0.000	1.000
MDSAR	1.000	0.000	0.000	0.000	1.000
Tuda1A	1.000	1.000	1.000	0.003	0.000
Tuda1B	1.000	1.000	1.000	0.036	0.000
Tuda1C	1.000	1.000	1.000	0.021	0.000
Tuda1D	0.309	1.000	0.043	1.000	0.000
Tuda1E	1.000	1.000	1.000	0.023	0.000
Tuda2AB	1.000	1.000	1.000	0.125	0.001
Tuda4E	1.000	1.000	1.000	1.000	0.001

	MDIT	MDSAR	Tuda1A	Tuda1B	Tuda1C
MDIT	1.000				
MDSAR	1.000	1.000			
Tuda1A	0.000	0.000	1.000		
Tuda1B	0.000	0.000	1.000	1.000	
Tuda1C	0.000	0.000	1.000	1.000	1.000
Tuda1D	0.000	0.000	0.182	0.793	0.490
Tuda1E	0.000	0.000	1.000	1.000	1.000
Tuda2AB	0.000	0.002	1.000	1.000	1.000
Tuda4E	0.000	0.001	1.000	1.000	1.000

	Tuda1D	Tuda1E	Tuda2AB	Tuda4E
Tuda1D	1.000			
Tuda1E	0.649	1.000		
Tuda2AB	1.000	1.000	1.000	
Tuda4E	1.000	1.000	1.000	1.000

Tableau 7 : ANOVA sur la taille isométrique des M_1 de *M.m.domesticus* et probabilité des matrices de comparaison multiples (ajustement de Bonferroni) entre les échantillons actuels (France, Italie, Sardaigne, Corse, Piana) et sub-fossiles (Lavezzi (LAV C2 C4) et Monte di Tuda par couche (Tuda 1A, 1B, 1C…)

Pour résumer, nous avons montré que tous les échantillons de Corse, qu'ils soient sub-fossiles, actuels, macro ou micro insulaires, ont une M_1 de grande taille et de forme particulière. Mais surtout que le principal facteur de variation n'est pas l'insularité, comme on aurait pu le penser, mais le temps, entre le passé et le présent.

3.4.2.4. Evolution de la taille et de la forme des souris de Monte di Tuda.

Nous avons comparé l'évolution de la taille et de la forme des souris de Monte di Tuda en considérant séparément la variable de forme (moyenne des scores de l'AFD des coefficients de Fourier de MT pour chaque couche) et de taille isométrique en fonction de la séquence stratigraphique de Monte di Tuda tout en respectant la puissance de sédimentation de chaque couche afin d'obtenir un axe stratigraphique en ordonnée. Cependant, i) les dates absolues manquent de précision, en raison de l'existence, à ces périodes, de plateaux sur la courbe de calibration du radiocarbone et ii) le taux de sédimentation n'est pas constant sur toute la séquence (Vigne et Valladas, 1996). Pour ces deux raisons, il était donc impossible de caler de façon satisfaisante la profondeur des couches avec un temps absolu et d'obtenir un axe de temps réel.

La MANOVA sur les coefficients de Fourier (harmonique 2 à 7) ne décèle pas de différence de forme significative sur l'ensemble des couches (Wilks' Lambda= 0.1759, *ddl1*=6, *ddl2*=99, *P*=0,26). La projection des scores moyens sur le premier axe (31,5 %) pour chaque couche le long de la séquence stratigraphique décrit des fluctuations alternées (Fig. 25) mais ce signal alterné est probablement du à l'absence de différenciation significative.

L'évolution de la taille ne présente pas le même patron que celle de la forme (Fig. 26) et ici, la différence de taille des M_1 entre les couches est significative (*F*=2,25, *P*=0,045). On observe en effet une tendance vers une légère réduction de taille entre les couches inférieure et supérieure, avec un pic d'accroissement de taille brutal à la couche 1d uniquement significatif par rapport à la couche 1a (Tab. 8).

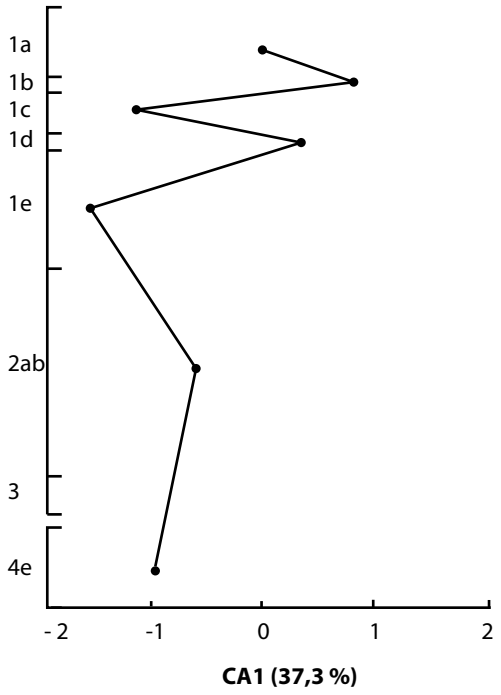


Figure 25 : Fluctuation de la forme de la M_1 selon les moyennes des scores sur l'axe 1 par couche.

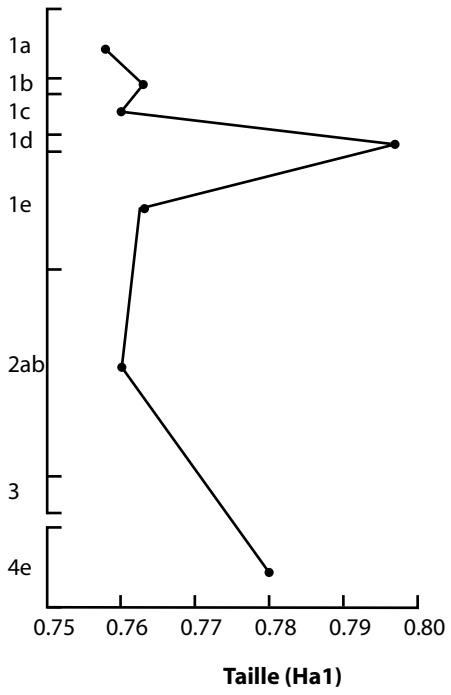


Figure 26 : Fluctuation de la taille de la M_1 selon les moyennes de l'aire de l'harmonique 1 par couche

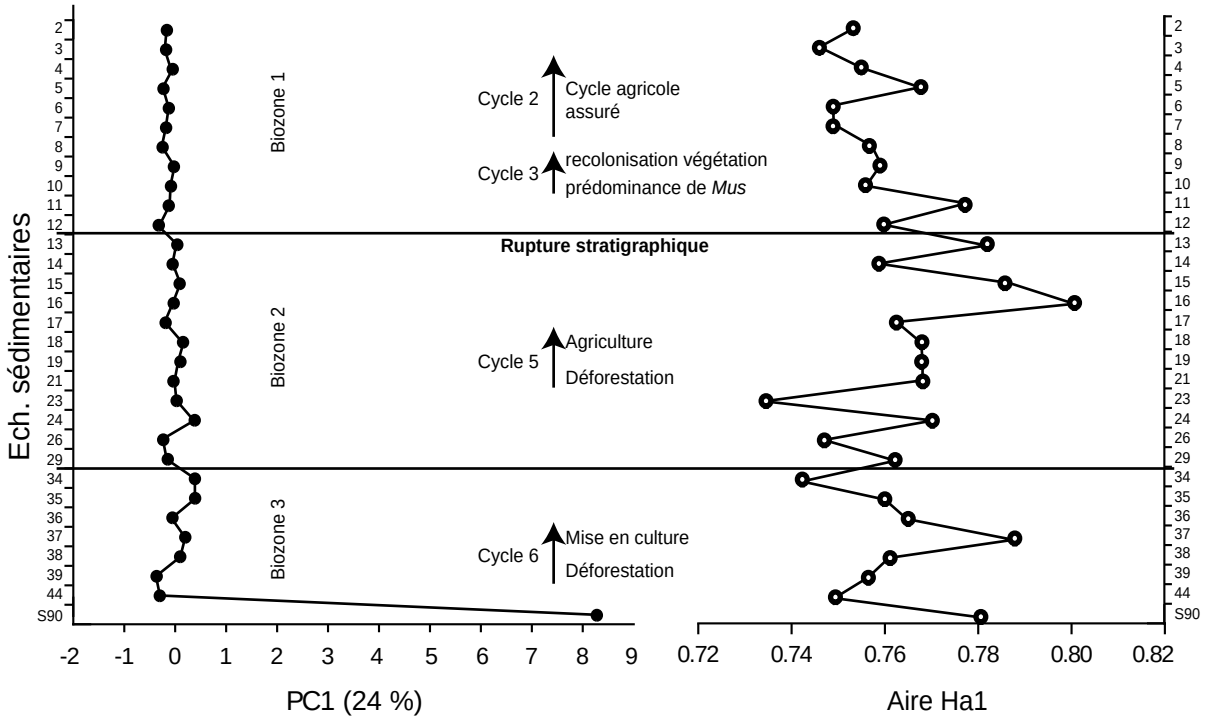


Figure 27: Fluctuation de la forme (PC1) et de la taille (Ha1) de la M_1 par échantillon sédi--mentaire le long de la séquence stratigraphique de Monte di Tuda. Pour chaque échantillon nous avons projeté la moyenne des scores de l'ACP. Les phases de mise en culture des cycles agraires définis par Vigne et Valladas (1996) sont projetées.

Source	Sum-of-Squares	ddl	Mean-Square	F-ratio	*P*
Groupe	0.006	6	0.001	2.250	0.045
Erreur	0.047	99	0.000		

Ajustement de Bonferroni :

	Tuda1A	Tuda1B	Tuda1C	Tuda1D	Tuda1E
Tuda1A	1.000				
Tuda1B	1.000	1.000			
Tuda1C	1.000	1.000	1.000		
Tuda1D	0.024	0.118	0.070	1.000	
Tuda1E	1.000	1.000	1.000	0.095	1.000
Tuda2AB	1.000	1.000	1.000	0.174	1.000
Tuda4E	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000

	Tuda2AB	Tuda4E
Tuda2AB	1.000	
Tuda4E	1.000	1.000

Tableau 8 : ANOVA sur la taille isométrique des M_1 de *M.m.domesticus* de Monte di Tuda et probabilité associée aux matrices de comparaison multiple (ajustement de Bonferroni) entre les couches sédimentaires (1A, 1B, 1C, 1D, 2AB et 4E).

Dans l'ensemble, les souris de Tuda ont davantage changé de taille que de forme depuis leur arrivée sur l'île, avec une diminution de la taille des M_1 malgré un épisode brutal d'augmentation pendant la biozone 2. Soit cette grande taille de caractère a été sélectionnée préférentiellement chez les fondatrices, soit la population source était plus grande qu'actuellement, ou enfin, les premières souris sont arrivée plus tôt sur l'île et les souris du début de la séquence de Tuda sont des souris qui ont déjà évolué vers la macrodontie. Ces résultats vont dans le sens de l'hypothèse de Sondaar (2000) sur l'évolution insulaire des vertébrés selon laquelle après une évolution initiale, le contexte insulaire favorise la stase morphologique.

3.4.2.5. L'évolution morphologique de la M_1 et l'anthropisation du paysage à Monte di Tuda

Vigne et Valladas (1996) ont démontré que l'évolution du paysage du Monte di Tuda ne s'est pas fait de manière régulière, comme pourrait le laisser croire l'évolution du spectre des micromammifères en trois biozones, mais selon des phases successives et alternées d'emprise/déprise. Les indices de végétation et d'anthropisation (coordonnées des couches selon, respectivement, les axes F1 et F2 de l'analyse factorielle des correspondances sur les

variations relatives des fréquences des espèces du spectre faunique) ont fait apparaître des variations écologiques à petite échelle, significatives de sept cycles agraires (déforestation/mise en culture/recolonisation) le long de la séquence. Notre regroupement par couche ne permet pas d'observer ces fluctuations car chacune d'elle réunit plusieurs de ces phases.

Afin de déceler d'éventuelles conséquences de ces fluctuations écologiques à petites échelles sur la taille et la forme de la M_1, nous avons groupé les individus non plus par couche sédimentaire mais par échantillons sédimentaires prélevés tous les 2/3cm, le long de la séquence stratigraphique de la grotte (Tab. 9). Les effectifs étant trop faibles pour une AFD à partir de S 10, nous avons traités les coefficients de Fourier des individus groupés par échantillons à l'aide d'une ACP.

Echantillons	Effectifs M_1 traitées	Couches sédimentaire MT	Biozones	Cadre chronologique (d'après datation ^{14}C)
S2	27	1a	Bio 1	13e s. AD/Actuel
S3	25	1a	Bio 1	13e s. AD/Actuel
S4	20	1a	Bio 1	13e s. AD/Actuel
S5	20	1a	Bio 1	13e s. AD/Actuel
S6	19	1a	Bio 1	13e s. AD/Actuel
S7	19	1a	Bio 1	13e s. AD/Actuel
S8	20	1a	Bio 1	13e s. AD/Actuel
S9	12	1a	Bio 1	13e s. AD/Actuel
S10	5	1b	Bio 1	13^e s. AD/Actuel
S11	7	1b	Bio 1	13^e s. AD/Actuel
S12	5	1c	Bio 1	13^e s. AD/Actuel
S13	1	1c	Bio 2	4^e s. BC/13^e s. AD
S14	10	1c	Bio 2	4^e s. BC/13^e s. AD
S15	1	1d	Bio 2	4^e s. BC/13^e s. AD
S16	3	1d	Bio 2	4^e s. BC/13^e s. AD
S17	3	1e	Bio 2	4e s. BC/13e s. AD
S18	5	1e	Bio 2	4e s. BC/13e s. AD
S19	6	1e	Bio 2	4e s. BC/13e s. AD
S21	5	1e	Bio 2	4e s. BC/13e s. AD
S23	2	1e	Bio 2	4e s. BC/13e s. AD
S24	2	1e	Bio 2	4e s. BC/13e s. AD
S26	2	1e	Bio 2	4e s. BC/13e s. AD
S29	1	1e	Bio 2	4e s. BC/13e s. AD
S34	1	2ab	Bio 3	Antérieur au 4e s. BC
S35	1	2ab	Bio 3	Antérieur au 4e s. BC
S36	1	2ab	Bio 3	Antérieur au 4e s. BC
S37	1	2ab	Bio 3	Antérieur au 4e s. BC
S38	1	2ab	Bio 3	Antérieur au 4e s. BC
S39	1	2ab	Bio 3	Antérieur au 4e s. BC
S44	1	2ab	Bio 3	Antérieur au 4e s. BC
S90	3	4e	Bio 3	Antérieur au 4e s. BC
Total	**230**			

Tableau 9 : Effectifs en ND (Nombre de Dents) des individus par échantillons sédimentaires (S) effectués tout les 2/3 cm le long de la séquence stratigraphique du Monte di Tuda (MT) (Vigne et Valladas (1996)).

L'évolution morphologique des dents de souris au Monte di Tuda (Fig. 27) pour laquelle nous avons fait figurer les cycles agraires, indique un divergence très forte de la

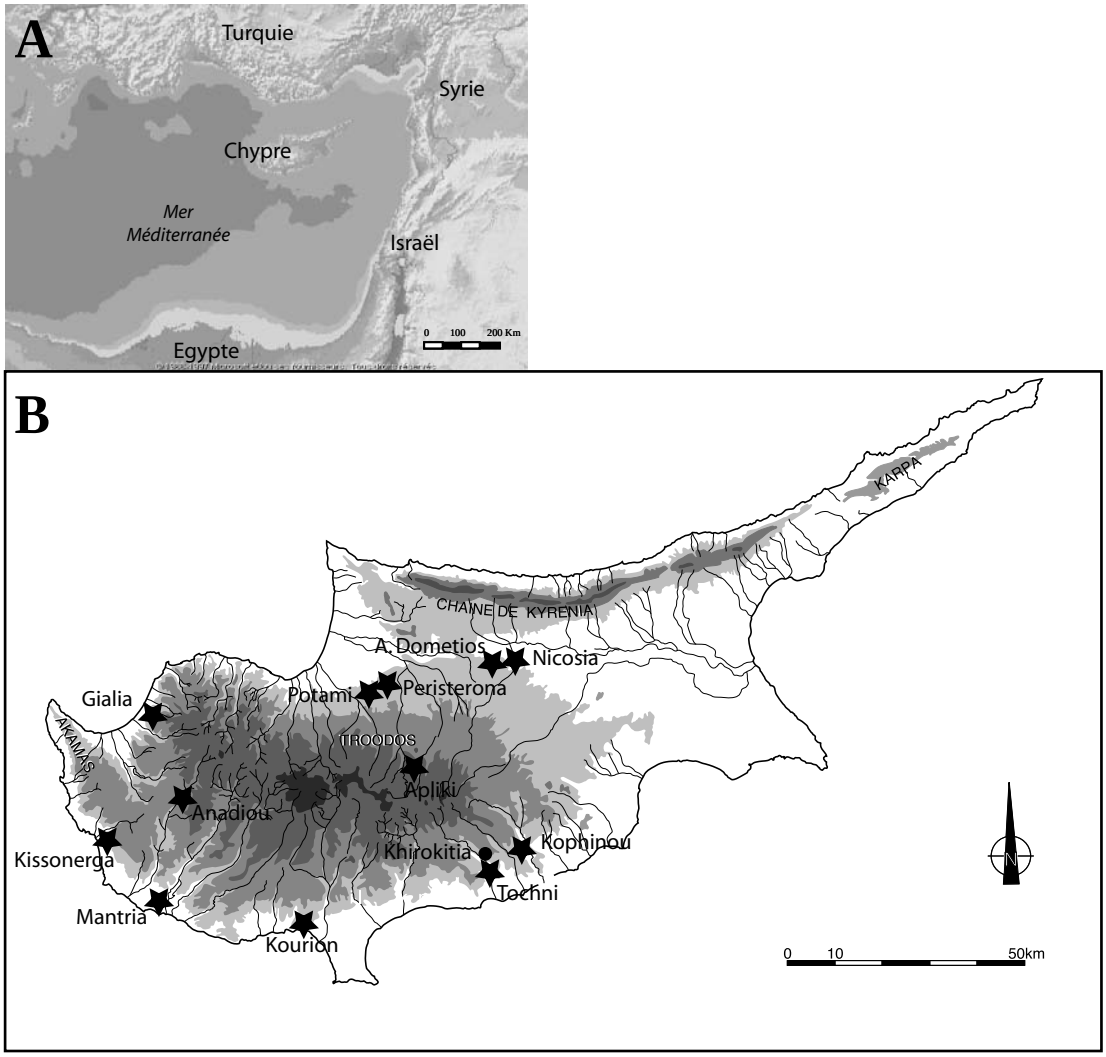


Figure 28 : A - Chypre dans la Méditerranée orientale. B - Localisation des sites à pelotes de chouettes effraies (✦) et de piégeage (●) à Chypre.

forme (PC1) de la M_1 entre les individus du niveau le plus profond (non daté) de la séquence (couche 4e) et le tout début de la couche 3e. Nous ne connaissons pas la distance chronologique qui sépare ces deux couches. Ce changement important pourrait être le résultat d'un long processus. Il est suivi d'une stase de la forme avec de légère variation non corrélées avec les changements de la végétation ou l'augmentation de l'anthropisation du paysage. La forme fluctue légèrement entre la biozone 3 et le début de la biozone 2 mais se stabilise ensuite jusqu'à une stase à la biozone 1. Cette diminution progressive de la variation intervient alors que le paysage autour du site est instable avec des phases d'emprise et déprise agricole de plus en plus marquées.

En revanche, les fluctuations de le taille semblent liées en partie aux cycles agraires d'ouverture du paysage et de mise en culture, notamment au niveau des cycles 6, 5 et 2. Mais il semble que d'autres phénomènes, que nous ne pouvons expliquer, provoquent également des variations. Le cycle agraire 2 de la biozone 1 est le plus évident avec la prédominance de *Mus* et l'accroissement simultané du rat noir et des soricidés indiquant un milieu ouvert et la pratique probable de l'arboriculture (Vigne et Valladas, 1996).

L'histoire du paysage Monte di Tuda décrit un environnement instable avec des fluctuations d'emprises et de déprises agraires, qui s'accentuent fortement à partir de la période romaine (biozone 2). C'est aussi à cette période qu'apparaît le rat noir à Monte di Tuda. Dans ce contexte d'anthropisation fluctuante mais qui augmente en intensité, la forme et la taille des molaires de souris réagissent différemment. La forme de la M_1 entre en stase durant la biozone 2, alors que le paysage fluctue mais lui devient de plus en plus favorable (ouverture et agriculture). La taille de la molaire réagit beaucoup plus à l'instabilité du paysage. Elle semble augmenter brusquement de taille au début des cycles agraire, notamment les cycles 6, 5 et 2.

3.4.2.6. Le syndrome d'insularité de M. m. domesticus en Corse

La tendance à la macrodontie des souris de Corse est confirmée par notre analyse. Cette tendance semble en partie liée à la taille de l'île comme en témoigne les maxima atteintes par les souris de l'îlot de Piana. Ce gigantisme des souris de Corse a été abondamment traité et résulte de facteurs multiples tels que la taille de l'île ainsi que la réduction de la prédation, de la compétition inter et intra spécifique (Orsini et Cheylan, 1988 ; Vigne *et al.*, 1993a).

L'effet de l'insularité sur la forme dentaire de *domesticus* est plus difficile à interpréter. Nous avons mis en évidence que la forme de la M_1 des *domesticus* présentait des divergences aléatoires dans le temps (entre les populations fossiles et les populations actuelles continentales

et insulaires dans un premier temps mais aussi entre les populations fossiles au cours du temps dans un second) et dans l'espace (entre les populations continentale, macro et micro-insulaires).

La taille des molaires varie en fonction des conditions biotiques et abiotiques actuels propres à chaque île, mais nous avons montré que le temps est le facteur dominant de variation puisque les fossiles corses divergent en taille et en forme des populations actuelles. Même pour les échantillons qui appartiennent à une période très récente comme les souris de Lavezzi (XIV-XVIIe siècle av. J.-C.) ou de la couche 1A du Monte di Tuda (XIXe siècle av. J.-C.) la taille et la forme de leur molaire, même si elle a amorcé une direction évolutive vers celles des populations actuelles (Fig. 24), est néamoins toujours très différentes. Quels sont les facteurs naturels ou culturels qui ont bien pu intervenir après le XIXe siècle pour provoquer ce changement morphologique ? L'évolution morphologique des souris de Tuda peut peut-être nous apporter des éléments de réflections.

Chez les populations insulaires de rats noirs (*Rattus rattus*), l'accroissement de la taille efficace via celle de la densité et de la panmixie, favorisées par l'élargissement de la niche écologique et la réduction de l'agressivité interindividuelle permet de réduire les risques d'extinction et de maintenir la diversité génétique (Granjon et Cheylan, 1990). Ce modèle pourrait s'être mis en place à l'extrême fin la biozone 1 de Monte di Tuda. Le flux de gènes ainsi que l'anthropisation du milieu, plus conséquent à partir de la période romaine, ont favorisé la panmixie, et stabiliser l'évolution morphologique en homogénéisant la forme dentaire. L'intensification et la diversification des flux migratoires ainsi que l'augmentation de l'emprise humaine au XXe siècle ont peut-être accentué brutalement ce processus.

3.4.3. Syndrome d'insularité des souris à Chypre

3.4.3.1. État de la question

La situation de Chypre (9 250 km^{2}) (Fig. 28, n°1) est très différente de la Corse car c'est une des îles méditerranéennes les plus isolées dans l'espace et dans le temps. D'une part Chypre est une île océanique surgit du fait de la subduction de la plaque africaine sous la plaque eurasienne (Gass, 1968). Elle n'est donc pas issue d'un bloc continental comme la Corse et la Sardaigne. D'autre part, la côte la plus proche est à 70 Km (Sud de la Turquie) et, à la différence de la Corse, aucun îlot ne peut servir de relais. De plus, les fosses marines entre Chypre et les côtes anatoliennes et syro-palestiniennes ont une profondeur variant de 500 à 1500 m, qui s'accroît à la faveur de la tectonique locale (Knapp *et al.*, 1994). D'après les

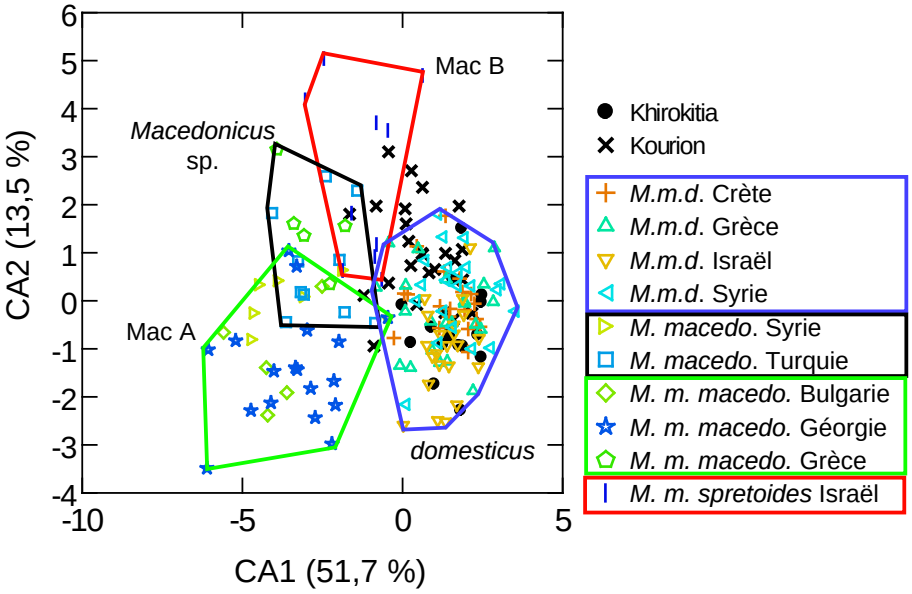


Figure 29 : Variation de la forme de la M_1 des souris actuelles du bassin oriental de la Méditerranée (*M. m. domesticus*, *M. macedonicus* sp., *M. macedonicus macedonicus* (Mac A) et *M. macedonicus spretoides* (Mac B)) et des individus de Chypre issus de piégeage (Khirokitia) et de pelotes de réjection (Kourion).

données géologiques et paléontologiques, il n'a pas eu de pont continental post-Miocène entre Chypre et le continent asiatique (Constantinou, 1982 ; Gass, 1968 ; Held, 1989). L'absence complète de vertébrés fossiles sur l'île datant du Miocène suggère qu'elle n'était plus accessible aux faunes tertiaires du continent et qu'elle resta isolée même durant la crise de salinité messinienne (6 Ma) (Knapp *et al.*, 1994).

L'autre intérêt de Chypre par rapport à la Corse dans notre approche de l'insularité est que deux espèces de souris y vivent en sympatrie. C'est le seul exemple dans les îles méditerranéennes avec les Baléares (Orsini, 1982) où *M.m. domesticus* et *Mus spretus* coexistent. La première étude des rongeurs et insectivores de Chypre ne mentionne pas de sympatrie car une seule espèce est décrite : *Mus musculus praetextus* (Spitzenberger, 1978). Orsini et al. (1983) ont mentionné les premiers la présence de deux espèces sympatrique à Chypre : *M.m. domesticus* et « *Mus spicilegus* sud ». Cette dernière fut re-attribuée à *Mus macedonicus*, lors du changement de la nomenclature des souris européennes (Auffray *et al.*, 1990a). La variabilité morphologique de cette souris d'extérieur a été étudiée par Orsini *et al.* (1983), puisque ces auteurs considèrent qu'elle est « abondante à Chypre » (p. 90), mais ces données ne sont pas publiées.

Aucun spécimen génétiquement déterminé n'était disponible dans les collections du MNHN ou de l'ISEM. Il fallait donc mettre en place un référentiel. En outre, notre approche d'un éventuel syndrome insulaire des souris de Chypre se devait d'avoir recours à une analyse de la disparité morphologique du genre *Mus* à Chypre pour vérifier s'il y avait bien deux espèces sympatriques à Chypre.

3.4.3.2. Matériel et méthodes

L'analyse de la diversité du genre *Mus* à Chypre a été réalisée sur les individus piégés par S.J.M. Davis dans la vallée de Khirokitia (N=16) et les individus issus de pelotes de réjection collectées par J.-D. Vigne dans les falaises du site antique de Kourion (N=25) (Fig. 28 et Tab. 10).

Nous nous sommes appuyé sur les patrons de différenciation morphologique entre souris sauvages et commensales, obtenus pour le continent proche pour différencier les souris de Chypre. Il s'agit pour l'espèce *M. m. domesticus* des échantillons de Grèce, d'Israël et de Syrie auxquels nous avons ajouté l'échantillon insulaire de Crète pour tester une éventuelle convergence morphologique liée à l'insularité. Pour la forme sauvage, *Mus macedonicus*, nous avons retenu les échantillons du pool morphologique Nord (Géorgie, Bulgarie, Syrie) et méridional (Israël, Turquie et Grèce) (Voir Tab. 1). Une analyse de l'ADN mitochondrial était prévue en cas d'attribution ambiguë, en collaboration avec le laboratoire « Génome, Populations, Interactions, Adaptation » de l'Université de Montpellier 2.

Localités	NMI
Nicosia	29
A. Dometios	22
Apliki	25
Gialia	26
Kissonerga	28
Kophinou	19
Kourion	25
Mantria	26
Peristerona	27
Potami	25
Tohni	17
Khirokitia	16
TOTAL	**285**

Tableau 10 : Nombre Minimum d'Individus (NMI) par localité ayant livré des pelotes de réjection de chouette effraies et de piégeage (Khirokitia) (*cf.* fig. 28 pour localisation)

3.4.3.3. Première approche de la diversité du genre Mus à Chypre

Sur les deux premiers axes de l'AFD (65,2 % ; Fig. 29), on retrouve le patron de différenciation de forme des espèces actuelles continentales observé précédemment, avec, d'une part, les souris commensales très homogènes dans leur conformation, et d'autre part un espace morphologique plus étendu pour *M. macedonicus*, organisé en trois groupes distincts selon un gradient : le pool Nord (Bulgarie, Géorgie, Syrie), le pool méridional (Grèce, Turquie) et le clade B (Israël).

Au sein de cet espace morphologique les souris piégées à Khirokitia se situent clairement dans le groupe des commensales. En revanche, les individus des pelotes de Kourion ont une variabilité plus large qui s'étend sur les nuages de variation des commensales et des *M. macedonicus* d'Israël, selon le pôle positif de l'axe 2 (13,5 %).

La variation morphologique des individus piégés à Khirokitia se situant parfaitement dans le pool morphologique des populations commensales du bassin oriental de la Méditerranée, cet échantillon peut être attribué à la sous-espèce commensale *Mus musculus domesticus*. La taille de sa M_1 n'est pas significativement différente de celles des autres populations de *domesticus* du bassin Méditerranée (Fig. 30) car seule celle de Grèce est significativement plus petite que celle d'Israël (ajustement de Bonferroni P=0,014).

L'échantillon de Khirokitia nous servira de référentiel pour la forme commensale de Chypre. En revanche, les individus des pelotes de Kourion ne peuvent être classés car la

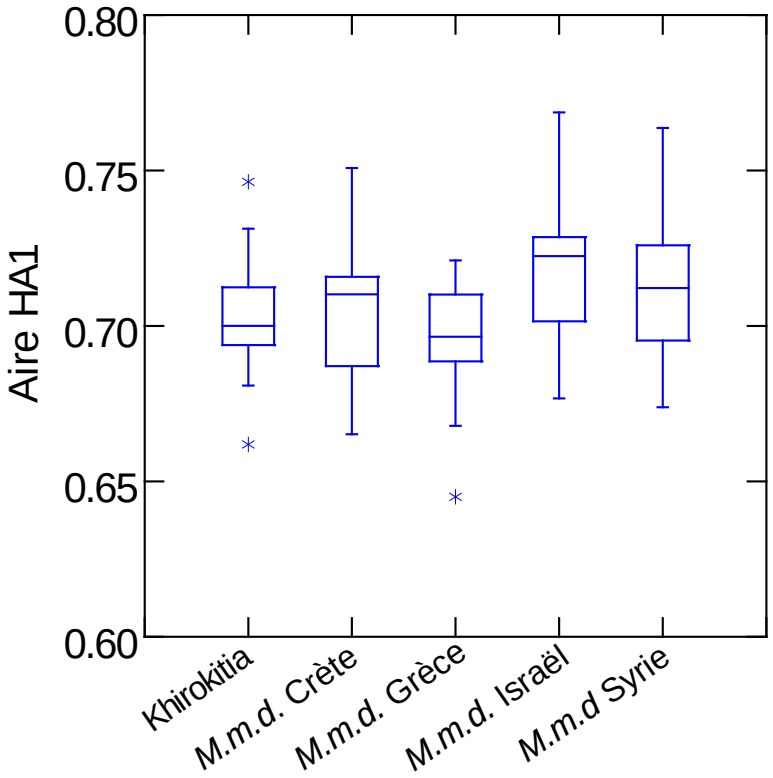


Figure 30 : Variation de la taille des M_1 de *M. m. domesticus* actuelle du bassin orientale de la Méditerranée comparée à celle de Khirokitia (Chypre).

structuration de leur variation morphologique ne s'intègre pas à celle de la diversité que nous avons échantillonnée dans le bassin oriental de la Méditerranée.

La phase exploratoire s'est donc révélée inefficace pour réaliser une discrimination des espèces sympatriques de Chypre à partir des contours dentaires. Si nous pouvons considérer que la variabilité morphologique des souris commensales de Chypre ne diverge pas de celle du continent à l'échelle d'une analyse prenant en compte les deux espèces, la variabilité morphologique de l'espèce sauvage échappe aux catégories mises en évidence jusqu'à présent sur notre matériel actuel. À la lumière de ces résultats, la variation morphologique d'un grand nombre d'individus de Kourion, en dehors des patrons de différenciation des deux espèces sympatriques sur le continent proche, peut s'expliquer selon au moins trois hypothèses.

1. Nous n'avons pas échantilloné l'ensemble de la variabilité morphologique de *macedonicus* sur son aire de répartition. La population fondatrice de *M. m. macedonicus* à Chypre aurait une origine géographique dont la conformation dentaire n'a pas été échantillonnée.
2. Une population fondatrice réduite immigrée fortuitement à l'Holocène aurait subi une dérive morphologique liée à l'isolement et à ses effets stochastiques.
3. La souris sauvage de Chypre est une relique d'une forme endémique pléistocène, ce que pourrait corroborer la présence de fossiles du genre *Mus* dans les gisements Pléistocènes de Chypre (Boeschoten et Sondaar, 1972).

3.4.2.4. Elargissement de l'échantillon d'étude

Afin d'obtenir des informations moléculaires complémentaires sur le degré d'endémisme de la souris sauvage de Chypre nous avons réalisé une mission de terrain sur l'île. La mission effectuée en mai 2002 avait pour principal objectif de constituer un échantillon de la population murine de Chypre afin de mettre en place une collection de comparaison et observer la variabilité intra- et inter-spécifique des souris chypriotes. Cette collection de référence pouvait être mise en place selon deux modalités :

1. la collecte des pelotes de réjection des rapaces nocturnes. Les sucs gastriques de certaines espèces pouvant être plus corrosifs et attaquer les surfaces osseuses, les pelotes de la chouette effraie (*Tyto alba*) et du hibou Moyen duc (*Asio otus*) sont à privilégier. Une bonne connaissance des perchoirs (falaises, clochers, granges abandonnées et maisons en construction) permet de collecter une grande quantité de microvertébrés avec une couverture large du territoire fournissant par la même occasion un excellent moyen d'estimer le

peuplement de souris à Chypre. Le hibou Moyen duc ne nichant pas à Chypre, seules les pelotes d'effraies sont ramassées.

2. le piégeage des souris, conservées dans l'alcool. L'avantage principal de cette méthode est de permettre la réalisation d'un référentiel génétiquement déterminé puisque chaque individu piégé subi un prélèvement d'organes (oreille, rate) destinés à une analyse d'ADN. Cependant, il existe un inconvénient majeur : la mise en place d'une collection contenant une quantité représentative d'individus en diversifiant les localités de piégeage demande une investissement en temps très important. C'est pourquoi, pour cette campagne, un objectif plus restreint avait été retenu. Il s'agissait de piéger quelques individus en contexte strictement sauvage afin de tester leur appartenance phylogénique par une analyse de leur ADN mitochondrial.

Le piégeage n'a pas été une entreprise fructueuse. Il s'est effectué sur 17 nuitées avec un assortiment de pièges (5 pièges Sherman, 5 pièges Chauvanssys et 5 pièges « chypriotes »). Les sites de piégeage ont été réparti selon la distribution écologique de l'espèce sauvage *Mus macedonicus* répertoriée en Israël (Auffray *et al.* 1990) : espaces ouverts de type prairies et champs pour les zones anthropisées, garrigue basse à pistachiers lentisques et zones de landes sableuses pour les zones plus sauvages.

Seulement deux individus ont été capturés ce qui fait un taux de réussite inférieur au seuil de rentabilité placé à 5% (Tab. 11).

Le premier individu a été piégé dans la plaine côtière au Nord de Limassol à plus de 200 m d'altitude. C'est une zone de collines en piémonts du Troodos, avec une végétation de garrigue très basse à céréales sauvages (orge et avoine) et buissons de pistachiers lentisques (Fig. 31). Le piégeage s'est effectué loin des occupations humaines.

Figure 31 : Vue de la localité du piégeage n°1 (photo T. Cucchi)

En revanche, la seconde a été piégée dans une zone habitée. Les pièges ont été placés dans une arrière cours non entretenue.

N° ordre	**Souris 1**	**Souris 2**
Date	21.5.2002	30.5.2002
Pays	Chypre	Chypre
Lieu	Ayios Tychonas-Thrombovounos	Kissonerga-Lemba Archaeological Project
Habitat	Garrigue à Pistachier lentisque	Arrière-cour en friche maison
Piège	Sherman	Sherman
Appât	pomme	datte confite
sexe	M	M
L tête + queue	142	141
L corps	68	65
L pied	18,8	13
L métatarse	13,5	10
L oreilles	14,2	9
Poil	Agouti fauve clair	Agouti

Tableau 11 : Description des deux individus piégés

La collecte d'individus issus de pelotes de réjection a été beaucoup plus fructueuse grâce à la collaboration que nous avons pu établir avec M. Eleftherios Hadjisterkotis, directeur du « Game and Fauna Service » du Ministère de l'Intérieur Chypriote. Ce dernier a mis à notre disposition une collection de pelotes de réjection de chouette effraie, provenant d'une dizaine de localités réparties sur l'ensemble du territoire réunie au fil des années dans l'intention de déterminer la nature exacte des proies consommées par le rapace (Fig. 28). Tous les crânes et mandibules appartenant aux petits muridés (*Mus*, *Apodemus*, *Acomys*) ont été extraits de ces collections rapatriées au MNHN de Paris pour analyse, puis rendues à E. Hadjisterkotis.

3.4.3.4. Mise en évidence d'une nouvelle espèce

La publication qui suit consigne les résultats de l'analyse de l'ADNmt menée sur les prélèvements de tissus (rate, oreille) des individus piégés (Thrombovounos et Lemba - Kissonerga) et des mandibules sélectionnés provenant des pelotes de réjection de Kissonerga, Kophinou, Mantria et Ayios Dometios (Fig. 28). Nous avons sélectionné les mandibules dont la M_1 avait une morphologie « sauvage », selon les critères d'Orsini *et al*. (1983).

-PUBLICATION 1-

Découverte d'une nouvelle espèce de souris sur l'île de Chypre

Bonhomme, F., A. Orth, T. Cucchi,

E. Hadjisterkotis, J.-D. Vigne, et J.-C. Auffray.

Comptes Rendus Biologies (2004) **327** : 501-507.

Available online at www.sciencedirect.com
SCIENCE DIRECT®
C. R. Biologies 327 (2004) 501–507
COMPTES RENDUS BIOLOGIES

Évolution / Evolution

Découverte d'une nouvelle espèce de souris sur l'île de Chypre

François Bonhomme [a,*], Annie Orth [a], Thomas Cucchi [b], Eleftherios Hadjisterkotis [c], Jean-Denis Vigne [b], Jean-Christophe Auffray [d]

[a] *« Génome, Populations, Interactions, Adaptation », UMR 5171 CNRS–Ifremer–UM2, CC 063, université Montpellier-2, 34095 Montpellier cedex 05, France*

[b] *« Archéozoologie et histoire des sociétés », laboratoire d'anatomie comparée, ESA 8045, CNRS, Muséum national d'histoire naturelle, 55, rue Buffon, 75005 Paris, France*

[c] *Ministry of the Interior, 1453 Nicosia, Chypre*

[d] *Institut des sciences de l'Évolution, UMR 5554 CNRS–UM2, CC 064, université Montpellier-2, 34095 Montpellier cedex, France*

Reçu le 4 janvier 2004 ; accepté après révision le 9 mars 2004

Disponible sur Internet le 13 mai 2004

Présenté par Claude Combes

Résumé

Une analyse de divergence mitochondriale et nucléaire nous a permis de préciser la position taxinomique des deux espèces de souris qui coexistent à Chypre. L'une est la souris domestique *M. m. domesticus*, l'autre s'est avérée être un nouveau taxon à peu près équidistant des deux espèces non inféodées à l'homme, *M. spicilegus* et *M. macedonicus*. Son origine, datée d'environ 0,5–1 Ma, résulte, soit d'une colonisation ancienne de l'île, soit d'un transport accidentel par les premiers arrivants épipaléolithiques. Dans ce dernier cas, la nouvelle espèce devrait aussi exister quelque part en Asie Mineure. ***Pour citer cet article : F. Bonhomme et al., C. R. Biologies 327 (2004).***
© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

A new species of wild mice on the Island of Cyprus. A mitochondrial and nuclear gene analysis allowed us to precise the taxonomical position of the two sympatric species of mice known to be present on Cyprus. One of them is the commensal house mouse *M. m. domesticus*, and the other revealed to be a new taxon that is a sister species of *M. spicilegus* and *M. macedonicus*. The new species is equidistant from each of these, the divergence dating around 0.5–1 Myr. Its origin either results from an ancient accidental colonisation of the island or from a recent transportation by the first epipalaeolithic settlers. In this last eventuality, the new species would also exist somewhere else in Asia Minor. ***To cite this article: F. Bonhomme et al., C. R. Biologies 327 (2004).***
© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots-clés : Mus ; Chypre ; refuges Pléistocène ; phylogéographie ; ADNmt ; gène *Abpa*

Keywords: Mus; Cyprus; Pleistocene refugia; phylogeography; mtDNA; *Abpa* gene

* Auteur correspondant.
Adresse e-mail : bonhomme@univ-montp2.fr (F. Bonhomme).

1631-0691/$ – see front matter © 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.
doi:10.1016/j.crvi.2004.03.001

Abridged English version

Pleistocene climatic oscillations are known to be an important motor in European terrestrial fauna and flora. During cold episodes, several refuges have functioned in the southern peninsulas (Iberian and Italian peninsulas, Balkans), but also further east on the foothills of Caucasus. Recently, such refuges have been shown to produce two different subspecies in the eastern Mediterranean short-tailed mouse, yielding the two subspecies *M. macedonicus macedonicus* and *M. m. spretoides*. In the Mediterranean island of Cyprus, it was known that two species of mice coexisted, the House mouse *M. musculus domesticus* and another form until now referred to as *M. macedonicus* from superficial morphological inspection. Recently, a morphological analysis of recent and subfossil specimens showed that the animals referable to this second taxon were indeed clearly distinguishable from *M. macedonicus*. Here, we characterise genetically seven mouse specimens from Cyprus using 310 pb of mitochondrial 16s-rDNA, 230 pb of the variable part of the mitochondrial D-loop, and 761 pb of the *Abpa* nuclear gene 2nd intron. We compare the sequences obtained with that of the mound builder mouse *M. spicilegus*, the close relative species of *M. macedonicus*. The molecular divergence obtained and the phylogenetic trees resulting from this comparison clearly show that five Cyprus animals are almost equidistant from *M. macedonicus* than it is from *M. spicilegus*, both for mitochondrial and nuclear genes (the levels of mitochondrial nucleotidic divergence observed – about 8% for the D-Loop and 5% for the 16S rRNA – correspond to at least several hundred thousand years). The divergences observed at the Abpa 2nd intron were ten times smaller (0.6%).

Altogether, these results clearly indicate that these individuals belong to a new taxon, differentiated from the other two short-tailed species.

This new species, designated here provisionally as *M. sp. nova*, deserves further description of type specimens before it is assigned a name, which possibly could be *M. cypriacus*. Indeed, two hypotheses can be formulated as to its origin.

(*i*) It is a true endemic having reached Cyprus long before the last glacial episode. This could be in keeping with the observation of fossil mice in mid-Pleistocene deposits and would imply a colonisation of the island by some rare accidental rafting event. Indeed, the island is separated from the mainland by a deep channel that was never emerged, even during the glacial-period drop-off.

(*ii*) It is a quite recent invader that colonised the island with its first human settlers along with the commensal *M. m. domesticus*. In this case, its origin would have to be found in the nearby mainland, where a localised refuge different from the two others, responsible for the existence of the two subspecies of *Mus macedonicus*, could have functioned on the southern coast of Asia Minor.

Our results point out toward the complex functioning of the faunistic refuges having existed in the Near East, a point also underlined by recent phylogeographic data on other terrestrial species such as the European hedgehog.

1. Introduction

Les oscillations climatiques liées aux périodes glaciaires ont engendré des mouvements concomitants des faunes terrestres très importants. Dans le domaine paléarctique continental européen, notamment, ces mouvements se sont traduits par le fonctionnement de nombreux refuges dans les péninsules du Sud de l'Europe (Ibérique, Italique, Balkanique) [1], mais il a été également montré que de tels refuges avaient fonctionné plus à l'est, en Asie Mineure [2–4]. Un des apports majeurs de la phylogéographie moléculaire a été de pouvoir étudier les conséquences génétiques de ces alternances de phases d'isolement et d'expansion, et de mettre clairement en évidence leur rôle dans la création d'espèces vicariantes, puis sympatriques. Chez les souris du genre *Mus*, il a été récemment proposé [3] que le fonctionnement de refuges distincts situés au sud du Caucase et autour de la mer Noire était responsable de la différentiation génétique des espèces *Mus spicilegus* et *Mus macedonicus*, ainsi que de l'existence de deux sous-espèces *Mus macedonicus macedonicus* et *Mus macedonicus spretoides*, occupant respectivement le Nord et le Sud de l'aire de répartition de ce taxon.

D'après la littérature, Chypre, grande île océanique de Méditerranée, se situe théoriquement dans l'aire de

répartition de *Mus macedonicus* [5,6] où celle-ci vivrait en sympatrie avec la sous-espèce commensale *Mus musculus domesticus*. Une analyse morphométrique récente, portant sur la distinction interspécifique d'un assemblage de muridés issu d'un site Néolithique précéramique (fin du 9e millénaire av. J.-C.), a en effet démontré que deux espèces sympatriques occupaient déjà l'île à cette période [7]. La première appartient clairement à la sous-espèce commensale. La seconde présente une distance morphologique significative avec les souris sauvages actuelles d'Israël (*Mus macedonicus spretoides*), qui avaient servi de référence pour le Proche-Orient [7]. Ceci fut interprété selon trois hypothèses :

(*i*) la survivance d'une des deux formes du genre *Mus* décrites par Bate [8] et Boeschoten et Sondaar [9] parmi la faune Pléistocène découverte dans cinq grottes ossifères dans la région de Cape Pyla ;
(*ii*) une origine géographique différente de celle des *macedonicus* d'Israël, seule sous-espèce avec laquelle la forme chypriote avait été comparée ;
(*iii*) la conséquence d'une dérive morphologique holocène liée aux effets stochastiques d'une fondation à partir de quelques individus fortuitement immigrés.

Il était donc intéressant de comprendre les relations de parentés entre ces différents taxons et d'aborder la question de l'origine du peuplement de l'espèce non commensale à Chypre. Dans la présente étude, nous analysons génétiquement six individus actuels en provenance de cette île et montrons que cinq d'entre eux appartiennent à une espèce encore jamais décrite. Nous discutons ces résultats à la lumière du fonctionnement possible des refuges glaciaires ayant existé en Asie Mineure.

2. Matériel et méthodes

Onze individus, dont six en provenance de Chypre, ont été analysés (Tableau 1).

L'ADN a été extrait à partir de mandibules récoltées dans les pelotes de réjection de chouette effraie (*Tyto alba*) ou à partir d'un fragment de rate avec le kit DNeasy Tissue QIAGEN. Onze échantillons ont été typés pour l'ADN mitochondrial, et sept pour l'ADN nucléaire.

2.1. ADN mitochondrial

270 pb du gène codant pour l'ARNr 16S ont été amplifiées dans la région la plus variable à partir des

Tableau 1
Origine géographique des échantillons analysés

Nom des taxons sur la Fig. 1A	Pays	Localités	Espèces
Chypre 1	Chypre	Kissonerga	*Mus sp. nova*
Chypre 2	Chypre	Mandria	*Mus sp. nova*
Chypre 3	Chypre	Trombovounos	*Mus sp. nova*
Chypre 4	Chypre	Ayios Dometios	*Mus sp. nova*
Chypre 5	Chypre	Kophinou	*Mus sp. nova*
dom-Chypre 6	Chypre	Kissonerga	*Mus musculus domesticus*
dom-France	France	Les Embiez	*Mus musculus domesticus*
musculus	Bulgarie	Sokolovo	*Mus musculus musculus*
macedonicus	Bulgarie	Jaboltchevo	*Mus macedonicus macedonicus*
spretoïdes	Israël	Mont Carmel	*Mus macedonicus spretoides*
spicilegus	Serbie	Pančevo	*Mus spicilegus*
Nom des taxons sur la Fig. 1B	**Pays**	**Localités**	**Espèces**
Chypre 3	Chypre	Trombovounos	*Mus sp. nova*
dom-Chypre 6	Chypre	Kissonerga	*Mus musculus domesticus*
dom-France	France	Les Embiez	*Mus musculus domesticus*
musculus	Pologne	Bialowieza	*Mus musculus musculus*
macedonicus	Bulgarie	Slantchev Briag	*Mus macedonicus macedonicus*
spretoïdes	Israël	Mont Carmel	*Mus macedonicus spretoides*
spicilegus	Serbie	Pančevo	*Mus spicilegus*

amorces précédemment définies [10] entre les positions 1057 et 1329 de la séquence référence de *Mus domesticus* [11], ainsi que 310 pb de la région hypervariable de la D-loop avec ce couple d'amorces : MTL3L (5′-CACCACCAGCACCCAAAGCT-3′) et MTL4R (5′-TTGGTTTCACGGAGGATGGT-3′). Les produits de PCR ont été séquencés sur séquenceur automatique ALF AP Biotech. Les séquences correspondantes ont été concaténées et les analyses effectuées sur un total de 494 sites (numéros d'accession dans GenBank AY562503 à AY562513 pour la D-loop et AY562521 à AY562531 pour l'ARNr 16S).

2.2. Gène nucléaire

Un fragment de 1235 pb du gène *Abpa* a été amplifié avec les amorces ABPA1L (5′-AGCTCACTGGTGCTCTCTTGC-3′) et ABPA1R (5′-CTTAGACACCTGGGGAGAAGG-3′). L'exon 2 (188 pb) ainsi que l'intron 2 (761 pb) ont été séquencés [12]. Les numéros d'accession dans GenBank sont AY562514 à AY562520.

La phylogénie de ces haplotypes a été réalisée par la méthode du *neighbour-joining* [13] appliquée à une matrice de divergence nucléotidique corrigée (Kimura 2-paramètres) grâce au logiciel Phylo-Win [14]. La robustesse des arbres a été évaluée par bootstrap (1000 réplications).

3. Résultats

Nous présentons sur la Fig. 1A l'arbre phylogénétique représentant la différenciation mitochondriale des échantillons chypriotes comparée à celles de plusieurs autres taxons proches. Il apparaît clairement que le groupe des individus chypriotes de la forme non commensale se situe à l'intérieur du groupe *spicilegus/macedonicus*, tout en étant à peu près aussi divergent de l'un et l'autre taxon (les valeurs de divergence nucléotidique moyennes pour le fragment de D-loop s'établissent à 0,073, 0,083 et 0,097 pour *spicilegus/macedonicus*, *macedonicus*/Chypre, et *spicilegus*/Chypre respectivement). Pour le fragment d'ADNr-16S, nous obtenons 0,052, 0,047 et 0,039.

Dans la Fig. 1B, nous montrons l'arbre obtenu pour les 661 pb de l'intron 2 du gène nucléaire *Abpa*. Bien que les divergences nucléotidiques soient modérées (les valeurs de divergence nucléotidique moyenne s'établissent à 0,007, 0,007 et 0,005 pour *spicilegus/macedonicus*, *macedonicus*/Chypre, et *spicilegus*/Chypre respectivement), elles montrent clairement que chaque taxon possède une séquence différente, et l'arbre produit a exactement la même topologie que celui de la Fig. 1A.

L'ensemble de ces résultats montre que deux espèces distinctes sont bien présentes en sympatrie sur l'île : la souris domestique *M. musculus domesticus* d'une part, et d'autre part un nouveau taxon clairement apparenté à *M. spicilegus* et *M. macedonicus*, mais aussi différencié de ces deux derniers qu'ils le sont l'un de l'autre. Ces résultats suggèrent donc fortement que ce taxon est une espèce à part entière, qui ne correspond ni à *M. spicilegus* ni à *M. macedonicus*. La question de l'origine, insulaire ou non, de cette espèce reste posée.

4. Discussion

4.1. Divergence moléculaire

Les calibrations temporelles disponibles dans la littérature pour les régions étudiées de l'ADN mitochondrial ne nous permettent pas de faire une estimation précise des temps de divergence séparant les trois taxons *spicilegus/macedonicus/sp. nova*. Néanmoins, si l'on considère que la nouvelle espèce se situe à équidistance des deux autres, on peut se référer au chiffre d'environ 1,1 Ma proposé par She et al. [15] sur la base d'une étude d'hybridation ADN/ADN, calibrée par une divergence *Mus/Rattus* située aux alentours de 10 Ma. Quelle que soit la vraie valeur de ce chiffre, elle est synonyme en tout cas d'une séparation des taxons largement antérieure à la dernière glaciation (50 000 15 000 AC).

Pour l'intron 2 du gène de la protéine ABP, les divergences moléculaires sont très faibles, mais du même ordre entre les trois taxons (div. moyenne de 0,8 %, ce qui est dix fois plus faible que les valeurs observées pour la DLoop). Notons que la partie exonique que nous avons séquencée (188 pb de l'exon 2, non montré) ne présentait aucune divergence entre les trois espèces, contrairement à ce qui a été observé chez *M. spretus* et *M. musculus* [12].

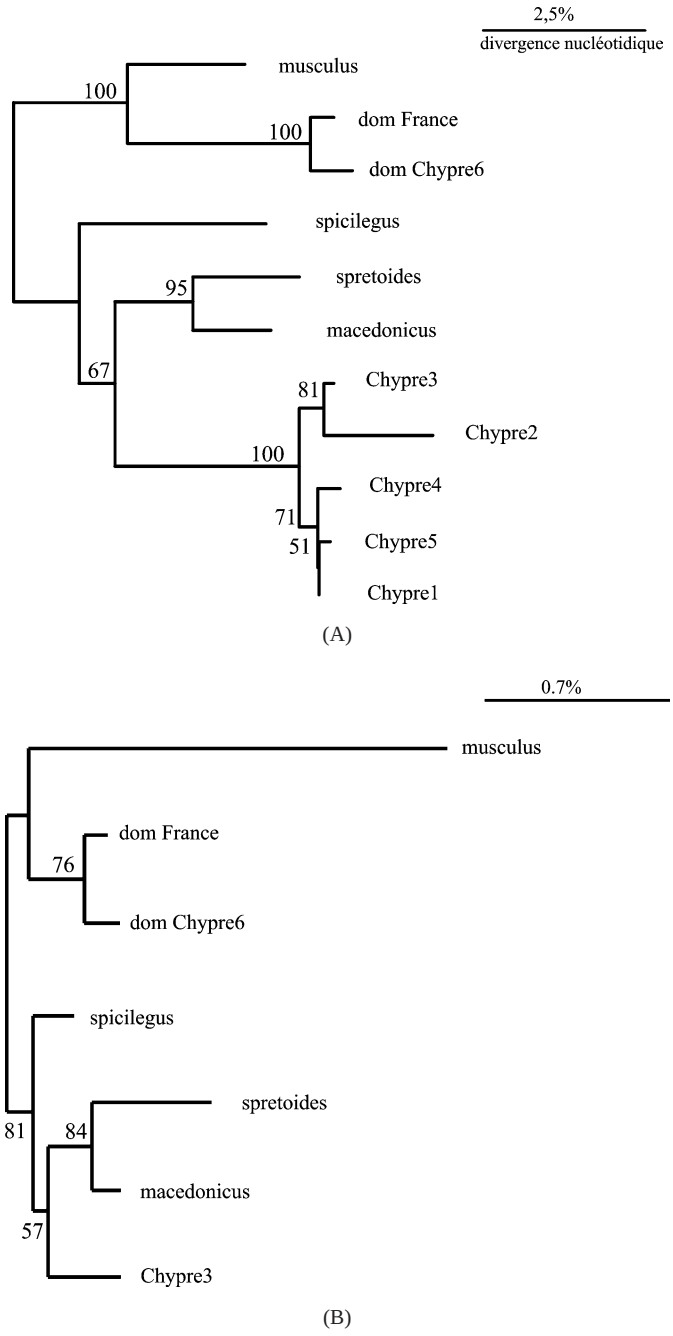


Fig. 1. (**A**) Phylogénie mitochondriale (ADNr16S & D-Loop) des six échantillons de Chypre et des autres taxons proches. (**B**) Phylogénie générée à partir des 661 pb de l'intron n° 2 du gène nucléaire *Abpa*. La phylogénie de ces haplotypes a été réalisée par la méthode du *neighbour-joining* appliquée à une matrice de divergence nucléotidique corrigée (Kimura 2-paramètres). La robustesse des nœuds a été évaluée par bootstrap (1000 réplications).

4.2. Origine du taxon chypriote

Nos données montrent donc clairement l'existence d'un troisième taxon grosso modo équidivergent de l'une et l'autre espèces jumelles *M. macedonicus* et *M. spicilegus*. A priori, plusieurs scénarios sont possibles pour son origine :

(*i*) Il s'agit d'une espèce véritablement endémique depuis longtemps à Chypre et qui aurait survécu jusqu'à nos jours. Elle serait donc, avec *Crocidura zimmermanni* (Crète, [16]), la seule espèce mammalienne endémique pléistocène des îles méditerranéennes à avoir subsisté. Elle aurait colonisé l'île à la faveur d'un événement rare de transport par radeau au cours du Quaternaire. D'après les données géologiques et paléontologiques, il n'a jamais existé de connexion terrestre entre l'île et le continent depuis le Miocène [17], et l'absence de fossiles du Tertiaire suggère que l'île était déjà séparée du continent lors de l'assèchement messinien (–6 Ma) [18,19]. Bien que la recherche portant sur les fluctuations fines des niveaux marins du Pléistocène n'en soit qu'à ses débuts, il ne fait pas de doute que Chypre était séparée par de larges chenaux d'eau profonde lors des régressions marines associées au dernier maximum glaciaire, comme elle l'est encore aujourd'hui [20]. L'endémisme de cette espèce pourrait être corroboré par l'existence des formes du genre *Mus* décrites parmi la faune des gisements pléistocènes de Chypre [9] ainsi que par la mention d'une forme sauvage dans un niveau d'occupation épipaléolithique (10 500 BC) de l'abri sous roche d'Akrotiri-*Aetokremnos* [21]. L'analyse morphologique de ces fossiles est en cours (Cucchi, obs.pers).

(*ii*) L'espèce trouve son origine ailleurs sur le proche continent, où aurait fonctionné un refuge l'isolant de *M. macedonicus*. Elle aurait alors colonisé l'île à la faveur des premiers mouvements humains, en même temps ou peu avant *M. m. domesticus*. Cette occurrence poserait alors la question de la possibilité d'un transport passif et occasionnel d'espèces non strictement commensales lors des déplacements exploratoires de petits groupes humains épipaléolithiques. Chypre et les autres îles méditerannennes ont été définitivement colonisées au Néolithique.

Les données disponibles ne permettent pas de trancher pour le moment entre les deux scénarios. L'analyse morphologique des fossiles pléistocènes de Chypre ainsi que l'exploration des isolats géographiques d'Asie Mineure devraient permettre de lever le voile. Cette nouvelle espèce, qui doit faire l'objet d'une description morphologique détaillée de spécimens types, pourrait alors être nommée *Mus cypriacus*.

Références

[1] G.M. Hewitt, Post-glacial re-colonization of European biota, Biol. J. Linn. Soc. 68 (1999) 87–112.

[2] G.M. Hewitt, The genetic legacy of the Quaternary ice ages, Nature 405 (2000) 907–913.

[3] A. Orth, J.-C. Auffray, F. Bonhomme, Two deeply divergent mitochondrial clades in the wild mouse *Mus macedonicus* reveal multiple glacial refuges south of Caucasus, Heredity 89 (5) (2002) 353–357.

[4] J.M. Seddon, F. Santucci, N.J. Reeve, G.M. Hewitt, Caucasus Mountains divide postulated postglacial colonization routes in the white-breasted hedgehog, Erinaceus concolor, J. Evol. Biol. 15 (2002) 463–467.

[5] J.-C. Auffray, J.T. Marshall, L. Thaler, F. Bonhomme, Focus on the nomenclature of European species of *Mus*, Mouse Genome 88 (1990) 7–8.

[6] P. Orsini, F. Bonhomme, J. Britton-Davidian, H. Croset, S. Gerasimov, L. Haler, Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe centrale et orientale. II : Critères d'identification répartition et caractéristiques écologiques, Z. Saugetierkd. 48 (1983) 86–95.

[7] T. Cucchi, J.-D. Vigne, J.-C. Auffray, P. Croft, E. Peltenburg, Introduction involontaire de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) à Chypre dès le Néolithique précéramique ancien (fin IXe et VIIIe millénaire av. J.-C.), C. R. Palevol 1 (2002) 235–241.

[8] D. Bate, The mammals of Cyprus, Proc. Zool. Soc. Lond. 2 (1903) 341–348.

[9] G.J. Boeschoten, P.Y. Sondaar, On the fossil mammalia of Cyprus, Proc. K. Ned. Akad. Wet. Ser. B 75 (1972) 306–308.

[10] J.-C. Auffray, A. Orth, J. Catalan, J. Gonzalez, E. Desmarais, F. Bonhomme, Phylogenetic position and description of a new species of subgenus *Mus* (Rodentia, Mammalia) from Thailand, Zool. Sci. 32 (2) (2003) 119–127.

[11] M.J. Bibb, R.A. Van Etten, C.T. Wright, M.W. Walberg, D.A. Clayton, Sequence and Gene Organisation of mouse Mitochondrial DNA, Cell 26 (1981) 167–180.

[12] R.C. Karn, A. Orth, F. Bonhomme, P. Boursot, The complex history of a gene proposed to participate in a sexual isolation

mechanism in house mice, Mol. Biol. Evol. 19 (4) (2002) 462–471.

[13] N. Saitou, M. Nei, The neighbour-joining method: a new method for reconstructing phylogenetic trees, Mol. Biol. Evol. 4 (4) (1987) 406–425.

[14] N. Galtier, M. Gouy, C. Gautier, SEAVIEW and PHYLO_Win: two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny, Cabios 12 (6) (1996) 543–548.

[15] J.X. She, F. Bonhomme, P. Boursot, L. Thaler, F. Catzeflis, Molecular phylogenies in the genus *Mus*: comparative analysis of electrophoretic scnDNA hybridisation and mtDNA RFLP data, Biol. J. Linn. Soc. 41 (1990) 83–103.

[16] J.W.F. Reumer, Notes on the Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Crete. I. The Pleistocene species Crocidura zoimmermanni, Bonn. Zool. Beitr. 37 (3) (1986) 161–171.

[17] E. Hadjisterkotis, B. Masala, D. Reese, The origin and extinction of the large Pleistocene Mammals of Cyprus, Biogeographia XXI (2000) 593–606.

[18] G. Constantinou, Geological features and ancient exploitation of the cupriferous sulphide orebodies of Cyprus, in: J.E.A. Muhly (Ed.), Early Metallurgy in Cyprus, 4000–500 BC, Periedes Foundation, Larnaca, 1982, pp. 13–24.

[19] I.G. Gass, Is the Troodos Massif of Cyprus a fragment of Mesozoic Ocean Floor?, Nature 220 (1968) 39–42.

[20] A. Knapp, S. Held, S. Manning, The prehistory of Cyprus: problems and prospects, J. World Prehist. 377 (1994) 377–453.

[21] A.H. Simmons, Faunal Extinction in an Island Society. Pygmy Hippopotamus Hunters of Cyprus, Kluwer Academic/Plenum Press, New York, 1999, p. 381.

3.4.3.5. Conclusion sur le syndrome d'insularité actuel du genre Mus *à Chypre*

Actuellement, à Chypre, malgré l'isolement géographique de l'île, *M. m. domesticus* ne présente, du point de vue dentaire, ni gigantisme, ni divergence de forme. Ce qui semble étonnant par rapport à ce que l'on a pu observer pour les populations de Corse qui subissent un isolement géographique moins fort.

La présence à Chypre d'une autre espèce sympatrique de *Mus* en plus de celle d'autres rongeurs compétiteurs de la souris (rat, mulot, etc..) pourraient maintenir la compétition inter-spécifique au même niveau d'intensité que sur le continent. De plus, l'île contient la plupart des prédateurs de la souris (rapaces, petits carnivores, serpents), ce qui maintient également la pression de la prédation (Michaux *et al.*, 2002). A Chypre, il n'y a donc vraisemblablement pas plus de possibilité que sur le continent pour que la souris commensale puisse élargir sa niche écologique. Enfin, un taux relativement élevé de migration/recolonisation peut conduire à un flot intermittent de gènes parmi les populations habitants des îles géographiquement isolées et contribuer à empêcher la perte de la variabilité et réduire la différenciation (Gaggiotti, 1996). Le facteur de l'isolement géographique de Chypre serait vraisemblablement contrebalancé par le maintien de la pression de prédation et de compétition interspécifique mais aussi par un flux migratoire intense qui maintiendrait les populations commensales de Chypre dans le pool morphologique du continent.

En revanche, en ce qui concerne la souris autochtone *Mus cypriacus*, l'isolement de Chypre serait à peut-être à l'origine de la spéciation que l'on observe actuellement.

Nous avons participé à une nouvelle campagne de piégeage à Chypre au printemps 2004, en collaboration cette fois avec les équipes de « Génome et population» et « Génétique et environnement » de l'université de Montpellier 2, afin de réaliser un élevage de la population sauvage de Chypre. Les souris vivantes qui ont été rapatriées en France sont en cours de typage (protéine, caryotypes, ADNmt, ADN nucléaire). Une fois typés, les représentants de cette population seront maintenus en élevage au laboratoire de Montpellier sous forme de lignée pure afin d'analyser les filiations et les mécanismes de leur évolution. Nous sommes chargés de décrire la morphologie du type.

Pour l'heure, cette nouvelle espèce de souris endémique de Chypre, soulève la question de l'origine de son peuplement, selon plusieurs pistes.

- Est-elle une espèce endémique relique du Pléistocène ?

- A-t-elle colonisé Chypre depuis une aire géographique refuge de *Mus macedonicus* encore non répertoriée qui pourrait se situer dans la région méridionale de l'Anatolie et dont nous n'avons pas décrit la diversité faute d'échantillons dans cette région ?
- S'agit-il d'une introduction anthropogène involontaire d'une population fondatrice de *Mus macedonicus*, suivi d'un isolement, qui aurait provoqué une dérive génétique et morphologique ?

La calibration chronologique de la divergence évoquée dans l'article, estime la divergence de *Mus cypriacus* vis-à-vis de *Mus macedonicus* et de *Mus spicilegus*, comme antérieure à la glaciation du Würm (80 000-20 000 BC). Cette estimation excluerait donc l'hypothèse d'une introduction anthropogène de cette espèce, puisque la plus ancienne trace humaine comme sur Chypre n'apparaît pas avant le début de l'Holocène, avec le site épipaléolithique d'Akrotiri-Aetokremnos (Simmons, 1988). Cependant, la spéciation a pu avoir eu lieu depuis une zone refuge continentale (Anatolie) avant la dernière glaciation pléistocène et introduite accidentellement par l'homme très récemment lors d'une phase exploratoire de l'île par des épipaléolithiques. La meilleure façon répondre était de reprendre les archives fossiles paléontologiques et archéozoologiques de Chypre, à la lumière de notre référentiel morphologique actuel, construit à partir des individus typés.

3.5. Signification micro-écologique du peuplement murin à Chypre

3.5.1. Matériel et méthode de l'étude micro-écologique

La chouette effraie (*Tyto alba)* est un rapace nocturne dont le régime alimentaire est très éclectique. Ses proies, les rongeurs comme les insectivores, sont étroitement inféodés aux facteurs climatiques, à leur biotope, et aux changements de végétation. Le territoire de chasse de *Tyto alba* varie selon un rayon compris entre 1,5 et 3,7 Km (Vigne *et al.*, 2002). Le contenu de ses pelotes de réjection regroupe donc des biotopes représentatifs d'une microrégion.

L'étude menée selon une analyse des correspondances de la proportion des deux espèces de souris sympatriques (*M. m. domesticus* et *M. macedonicus*) dans les pelotes de réjection de chouette effraies d'Israël a démontré qu'une partition micro-écologique par exclusion compétitive se faisait entre les deux espèces : *M. macedonicus* est exclue des

installations humaines et *M. m. domesticus* des environnements naturels (Auffray *et al.*, 1990b)

La répartition géographique de notre collection de pelotes de réjection de chouette effraie couvre la majorité des milieux de Chypre (Fig. 28). Cet échantillonnage était destiné à servir à appréhender la signification écologique de la part relative entre souris commensale et sauvage dans les pelotes et à construire un modèle théorique actualiste sur le degré d'anthropisation du milieu par rapport à la distribution de deux souris sympatriques à Chypre au sein des collections fossiles. Cette étude sera réalisée en deux temps :

1. Pour séparer les deux espèces dans les collections de pelotes de Chypre, nous effectuerons une AFD avec un référentiel comprenant seize *M. m. domesticus* de Khirokitia et douze *Mus cypriacus.* Les distances de Mahalanobis nous permettront ensuite de classer les individus des localités. Ces classifications feront l'objet d'une confirmation visuelle sur les images à partir des critères morphoscopiques sur la M_1 définit par Orsini *et al.* (1983). Nous calculerons ensuite la part relative entre *M. m. domesticus* et *Mus cypriacus* pour chaque localité.

2. La corrélation entre la proportion et les caractéristiques écologiques de l'aire de chasse de la chouette effraie pour chaque localité sera appréhendée à partir d'une analyse factorielle des correspondances (AFC) multiples avec les localités comme individus et deux variables à plusieurs modalités. La première variable multiple correspond aux catégories de proportion spécifique des deux souris dans les pelotes définies par Auffray *et al* (1990b) (Tab. 12). La seconde correspond aux grandes tendances écologiques des aires de chasse des chouettes effraies pour chaque localité. Celles-ci ont été définies selon quatre catégories définissant un gradient d'anthropisation allant du milieu non exploité (naturel) aux zones densément urbanisées (habitations), en passant par des milieux ou l'agriculture domine le paysage (agriculture) et des milieux mixtes (agriculture/naturel). Nous en déduirons un modèle pour appréhender la pression anthropique sur l'environnement à partir des fréquences relatives entre *M. m. domesticus* et *Mus cypriacus* dans les collections fossiles à caractère coprocénotique applicable à l'archéologie chypriote.

M.m.domesticus	*Mus cypriacus*	Catégories spécifiques
0-20 %	80-100 %	V1
20-40 %	60-80 %	V2
40-60 %	40-60 %	V3
60-80 %	20-40 %	V4
80-100 %	0-20 %	V5

Tableau 12 : Définition des catégories spécifiques d'après Auffray *et al*. (1990)

3.5.1.1. Définition de l'espace morphologique et des catégories spécifiques de chaque localité de pelotes

La comparaison entre le morphotype sauvage de Chypre et les morphotypes continentaux (*M. spretus* et *M. macedonicus*) (Fig. 32) nous montre que *Mus cypriacus* est très proche du morphotype marocain de *spretus* (massive avec les tubercules tE et tC marqués).

Les contours occlusaux de la M_1 des deux espèces sympatriques de Chypre, se différencient de façon significative l'une de l'autre (Wilks' lambda=0.0372, *ddl1*=1, *ddl2*=21, *P*=0.0035). *Mus cypriacus* est plus grande que la souris commensale (*F*=18,073, *P*<0,0001).

Notre standard de comparaison pour les AFD décisionnelles est donc constitué par 11 *Mus musculus domesticus* piégées à Khirokitia et 12 *Mus cypriacus* génétiquement séquencées (ADNmt) provenant d'individus de localité différentes. Les individus des deux espèces se classent a 100 % et à 76 % en validation croisée (Jackknife) (Tab. 13). Le modèle de référence est donc suffisamment robuste pour classer les individus des pelotes.

A	*M.m.d* Chypre	*Mus cypriacus*	% correct
M.m.d Chypre	17	0	100
Mus cypriacus	0	12	100
Total	17	12	100

B	*M.m.d* Chypre	*Mus cypriacus*	% correct
M.m.d Chypre	14	3	82
Mus cypriacus	4	8	67
Total	18	11	76

Tableau 13 : A : Matrice de classification entre les souris commensales (*M. m. domesticus*) et sauvages (*M. cypriacus*) actuelles, avec leur pourcentage de classement correct. B : matrice de classification par validation croisée (Jackknife)

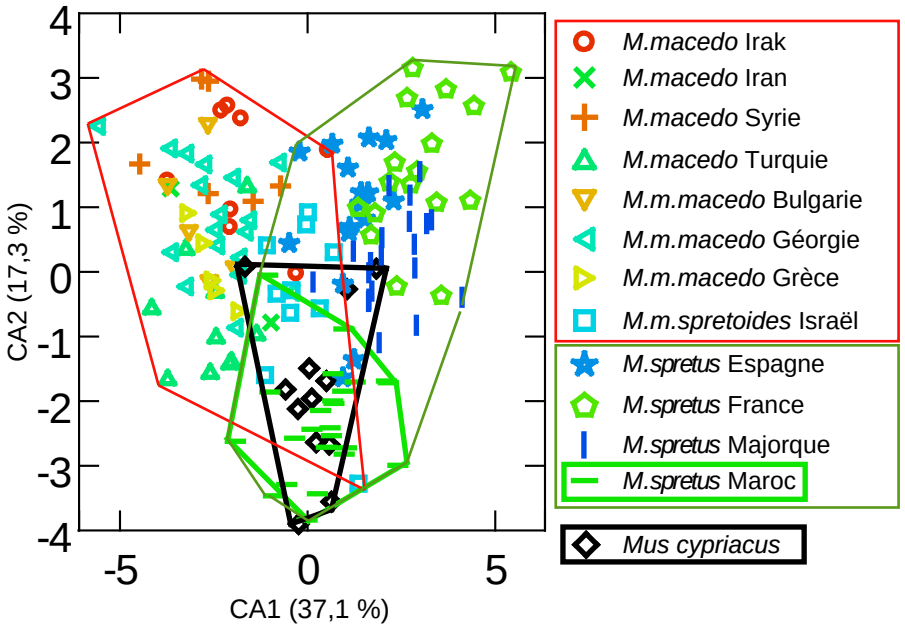


Figure 32 : Variation de la forme des M_1 des souris sauvages actuelles et de *Mus cypriacus*

La classification selon les probabilités associées aux distances de Mahalanobis (Annexe 1) nous a permis de définir pour chacune des localités la part relative des deux espèces et leur catégorie de proportion spécifique (Tab. 14). La majorité des localités de Chypre (8 sur 11) sont dominées par les souris sauvages.

	Nicosia	**A. Dometios**	**Arliki**	**Gialia**	**Kissonerga**	**Kophinou**
M.m.domesticus.	13	20	8	10	11	6
Mus cypriacus	16	2	17	16	17	13
TOTAL	29	22	25	26	28	19
	Nicosia	**A. Dometios**	**Arliki**	**Gialia**	**Kissonerga**	**Kophinou**
% *M.m.domesticus*	45	91	32	38	39	32
% *Mus cypriacus*	55	9	68	62	61	68
Cat. Spécifique	**V3**	**V5**	**V2**	**V2**	**V2**	**V2**
	Kourion	**Mantria**	**Peristerona**	**Potami**	**Tohni**	
M.m.domesticus	13	12	10	8	12	
Mus cypriacus	12	14	17	17	5	
TOTAL	25	26	27	25	17	
	Kourion	**Mantria**	**Peristerona**	**Potami**	**Tohni**	
% *M.m.domesticus*	52	46	37	32	71	
% *Mus cypriacus*	48	54	63	68	29	
Cat. Spécifique	**V3**	**V3**	**V2**	**V2**	**V4**	

Tableau 14 : Effectifs et fréquences relatives (%) entre *M.m.d*omesticus et *Mus cypriacus* par localité avec les catégories spécifique afférentes (*cf.* Tabl. 9).

3.5.1.2. Résultats et interprétations de l'AFC

L'analyse factorielle des correspondances multiples (Fig. 33 ; tableau de sortie de l'AFC en Annexe 2) met en opposition, sur l'axe 1 (29,6 %), le milieu urbanisé et un taux de souris supérieure à 80 % (V5) avec le reste des localités. L'axe 2 (19,9 %) décrit l'opposition de la catégorie V4 (*M. m. domesticus* entre 60 et 80 %) et la catégorie V2 (20-40 %). Le plan F1* F3 est plus informatif encore avec un effet Guttman illustrant un gradient clair ville/culture/campagne non cultivée et les trois catégories de fréquence relative des deux souris. On peut observer notamment que la catégorie V3 (*M. m. domesticus* entre 40 et 60 %) se situe dans un environnement à forte dominante agricole. Nous avons donc une association très forte entre la nature du terrain de chasse de l'effraie et les catégories spécifiques de souris.

La répartition des deux espèces de souris à Chypre est très simplifiée ou stéréotypée par rapport à ce qui avait été mis en évidence par Auffray *et al*. (1990) en Israël. La signification

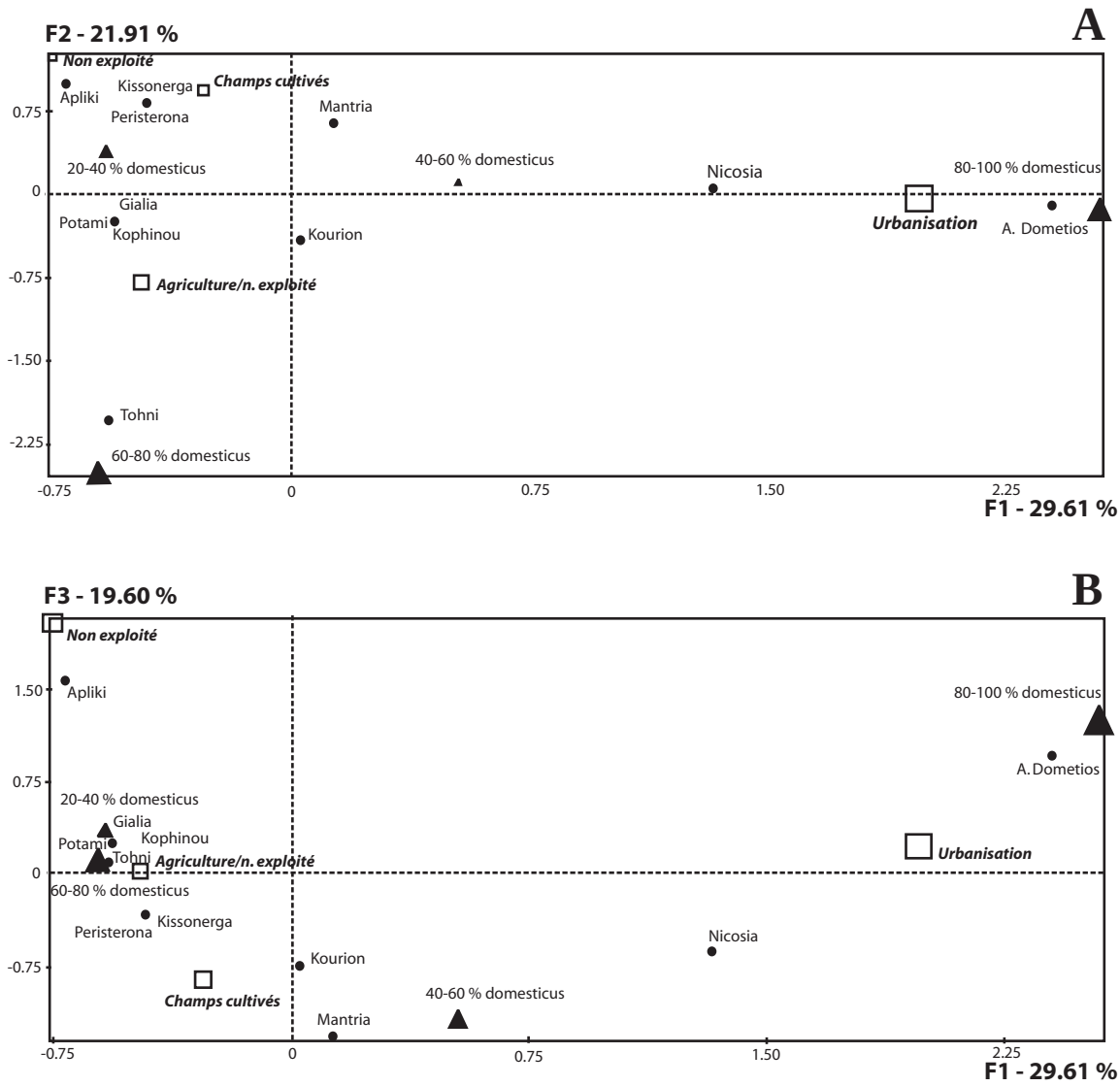


Figure 33 : AFC entre la proportion de *M. m. domesticus* et de *M. cypriacus* et les caractéristiques écologiques de l'aire de chasse de la chouette effraie pour chaque localité (Cf. fig. 28). Projection des individus (● localités à pelotes) et des contributions des variables (▲ = catégorie spécifique, □ = écologie du terrain de chasse de la chouette effraie) sur les axes : A - F1*F2 de l'AFC. B - F2*F3.

micro-écologique de la proportion des deux espèces sympatriques de Chypre consiste principalement en deux tendances :

1. la catégorie V5, 80-100 % de souris commensales est associée à un fort degré d'anthropisation et aux environnements très urbanisés comme à Agios Dometios et Nicosia, et secondairement aux milieux à dominante agricole.
2. Une majorité de localités représentées par une proportion forte de souris sauvage (entre 60 et 80 %) associée à des milieux mixtes entre dominante agricole et environnement naturel.

Cette catégorisation permettra d'utiliser la proportion entre les deux espèces des assemblages archéologiques comme un outil paléoenvironnemental.

Bien que des populations sauvages secondaires de *Mus musculus domesticus* soient présentes à Chypre, cette dernière subit une forte pression de compétition de la part de l'espèce sauvage de l'île qui la cantonne principalement dans les milieux fortement anthropisés, s'octroyant une place prépondérante dans la majorité des biotopes de l'île.

3.6. Discussion : l'analyse des contours dentaires par les transformées de Fourier, un outil à haute résolution.

3.6.1. La taille isométrique : un paramètre à faible résolution

La variabilité de la taille de la M_1 des souris de l'aire circum-méditerranéenne ne fournit que des patrons de différenciation généraux distinguant des espèces sauvages, notamment *Mus spretus*, légèrement plus grandes que les espèces commensales, avec un fort recouvrement des gammes de variation. Au sein de l'espèce commensale, les populations de l'Europe occidentale et méridionale de *M. m. domesticus* sont globalement plus petites que les spécimens de la même espèce d'Iran et du Danemark.

Seules les souris de Corse présentent une macrodontie lié à l'insularité, encore accentuée sur une île satellite de petite taille (Piana). Voici résumées les informations contenues dans la taille de la M_1. Cela tranche sur la faible macrodontie des autres îles de la Méditerranée comme la Sardaigne, la Crète ou Chypre. Quels sont les facteurs existant en Corse et non sur les autres îles susceptibles d'expliquer une telle augmentation de la taille des M_1 ? L'analyse du syndrome d'insularité de *M. m. domesticus* à Chypre et en Corse nous a fourni un élément de réponse. Les deux îles se différencient principalement par leur isolement, beaucoup plus important pour Chypre, et par la sympatrie des deux espèces de

souris. Etant donné que la superficie et la pression de prédation sont semblables sur les deux îles, il faut sans doute chercher une explication dans la compétition. Nous pensons qu'un des facteurs pouvant expliquer la macrodontie de *M.m.domesticus* en Corse tient à la faible pression de la compétition inter-spécifique dans l'île (Granjon et Cheylan, 1988). Cette réduction de la compétition inter-spécifique lui a permis d'augmenter sa niche écologique et par conséquent la taille de ses dents. À Chypre, il en va tout autrement car nous avons vu que la souris commensale subit une forte pression de compétition face à *Mus cypriacus*, dont le peuplement domine largement la souris commensale, l'excluant des tous les biotopes de l'île, mis à part les milieux fortement anthropisés. A Chypre *M.m.domesticus* ne peut semble-t-il pas élargir sa niche écologique face à la pression de *Mus cypriacus*. Cela dit, cet argument n'est pas opérant dans le cas des îles sans sympatrie qui ne présentent pas de macrodontie comme la Sardaigne ou la Crète. Il pourrait s'agir d'un effet de fondation qui est intervenu plus intensément dans l'histoire du peuplement de la Corse par la souris. Les souris sub-fossiles de Lavezzi et de Tuda présentent un gigantisme encore plus marqué que les populations actuelles, à l'exception de celles de Piana (Fig. 22), ce qui pourrait constituer un bon argument en faveur de l'effet de fondation.

3.6.2. Analyse de forme et systématique du genre *Mus* en Archéozoologie

L'analyse de la diversité des formes dentaires s'est révélée beaucoup plus informative que celle de la taille, quelque soit l'échelle d'analyse utilisée.

Les analyses de la forme des contours de M_1 permettent une discrimination très concluante de toutes les espèces du genre *Mus* en Eurasie. La discrimination s'est également révélée très concluante au niveau infra-spécifique puisqu'une différenciation nette a pu être mise en évidence entre les deux sous-espèces commensales eurasiennes : *Mus musculus musculus* et *Mus musculus domesticus* et les deux sous-espèces récemment mises en évidence au sein de l'espèce sauvage du bassin orientale : *Mus macedonicus macedonicus* (clade A) et *Mus macedonicus spretoides* (clade B). Nous avons pu également distinguer deux clades de *Mus musculus domesticus*, entre Méditerranée orientale et Méditerranée occidentale.

Ces résultats confirment un fois de plus que la méthode de l'analyse en transformées de Fourier elliptique est un descripteur taxinomique extrêmement puissant mais surtout, ils démontrent que le choix de la première molaire inférieure comme support de la discrimination inter-spécifique du genre *Mus* était bon. Autant nous ne doutions pas des performances de

l'outil, autant l'objet pouvait se révéler peu informatif. Comme nous l'avons précisé dans la deuxième partie, la discrimination inter-spécifique du genre *Mus* est possible depuis longtemps, que ce soit à l'aide des méthodes génétiques ou de la biométrie du squelette crânien. L'application de ces méthodes sur le matériel paléontologique ou archéologique était en revanche extrêmement difficile : l'ADN fossile est rarement conservé, très difficile à extraire et amplifier sans contamination et les crânes sont la plupart du temps fragmentés. Nous avons déjà dit que les molaires isolées représentent le matériel principal des paléontologues et des archéozoologues. Avec l'analyse en transformées elliptiques de la forme du contour en deux dimensions des premières molaires inférieures, il n'y donc plus de limite à la détermination spécifique des fossiles du genre *Mus*, ce qui ouvre de larges perspectives paléontologiques et archéologiques.

A partir des références actuelles que nous avons développées, nous avons renforcé le lien entre la bio-systématique génétique et les disciplines (paléontologie et archéozoologie) qui travaillent sur les vestiges osseux, comme le souhaitait Louis Thaler (1986). Il est désormais possible de dater l'émergence de la lignée de *Mus musculus* sp. et de connaître sa progression depuis son aire d'origine à partir des vestiges fossiles, de localiser les centres de différenciation des populations actuelles, de dater les vagues de diffusion à l'origine de la répartition des espèces sauvages actuelles. Ces nouvelles données pourront donc être confrontées aux modèles phylogéographiques mis en place à partir des patrons de différenciation génétique et de recalculer les temps et les taux de divergence entre les différentes lignées.

Plus proche de nos préoccupations, nous avons pu démontrer que l'outil d'analyse que nous avons mis en place est justifié et suffisamment puissant pour aider à traiter la question de la progression de la souris grise en Méditerranée à partir des collections de micromammifères issues des contextes archéologiques.

3.6.3. Analyse de forme et reconstitution phylogéographique

Nous venons de voir que les patrons de différenciation morphologique intra-spécifique obtenus à partir des contours dentaires sont corrélés à la systématique. Mais les exemples tirés de nos résultats visent à démontrer que la forme des dents contient également des informations à caractère phylogéographique.

1. Nous avons pu observer un conservatisme morphologique de la souris commensale *M. m. domesticus* à l'échelle de la méditerranée, cependant, une dichotomie entre les

bassins oriental et occidental émerge. Les données sur la différenciation génétique des populations de souris commensales eurasiennes ont démontré qu'au sein des populations de souris commensales méditerranéennes, les populations proche-orientales étaient génétiquement plus variables que celles de Méditerranée occidentale, que ce soit au niveau des allozymes nucléaires (Britton-Davidian, 1990) ou de l'ADN mitochondrial (Sage *et al.*, 1990). Cette réduction de la variabilité génétique avait été interprétée comme résultant d'un processus de colonisation en deux temps du bassin méditerranée : une première lente et sporadique dans le bassin oriental, favorisant l'établissement d'une grande diversité génétique et une seconde plus intensive et rapide, avec l'installation de métapopulations sur longue distance à la faveur du développement de la navigation en Méditerranée (Britton-Davidian, 1990). Un sous-échantillonage de la zone source (Proche-Orient) aurait entraîné cette réduction de la diversité génétique.

2. Comme nous l'avons dit précédemment, le polytypisme de l'espèce *Mus macedonicus* sp. a pu être mis en évidence sur des critères morphologiques à partir de l'analyse des contours dentaires. Nous avons également complété les données biogéographiques concernant les deux clades en élargissant l'aire de répartition de *Mus macedonicus macedonicus* (clade A) au sud du Taurus : en Syrie et au Kurdistan irakien. Ces résultats excluent *de facto* la barrière géographique constituée par la chaîne du Taurus et du Zagros comme la cause de la vicariance. Cet espèce étant inféodée au climat méditerranéen et à un certain niveau d'humidité (Auffray *et al.*, 1990b), on pourrait envisager que les fluctuations climatiques du Pléistocène et l'aridification subséquente lors des phases glaciaires des zones de plaine aient joué le rôle de barrière isolant un refuge « méditerranéen » au sud qui aurait eu le temps d'évoluer et de diverger suffisamment pour entraîner la distance génétique et morphologique que l'on observe actuellement chez *Mus musculus spretoides.* Ici encore, on pourra tester cette hypothèse à l'aide des analyses de contour dentaire des souris du Pléistocène supérieur et du début de l'Holocène. Il est intéressant de noter la divergence morphologique des populations méridionales et occidentales de Grèce et Turquie qui, bien qu'ayant été attribuées par l'ADNmt au clade A, n'en présentent pas moins une différence morphologique prononcée que nous serions tenté d'interpréter par un processus d'isolement par rapport à la source plus septentrionale ; mais un isolement beaucoup moins prolongé que pour Israël et non décelable avec les marqueurs génétiques.

3. Le patron de différenciation de forme des populations de *Mus spretus* en Méditerranée occidentale (Maghreb, péninsule ibérique et sud de la France) décrit une divergence très forte entre le Maroc et les populations de la partie septentrionale de l'aire de répartition de l'espèce (Espagne et France). Une divergence entre la péninsule ibérique et le sud de la France apparaît nettement mais de façon moins accentuée. Ce patron morphologique correspond au cline de la variabilité génique de cette espèce. Le taux de polymorphisme décroît de l'Afrique du Nord en passant par l'Espagne jusqu'à la France (Jacquart, 1986). La variabilité extensive de l'ADNmt prévaut en Afrique du Nord alors qu'il n'y a pas de variation observable en Europe. Cette réduction du polymorphisme du Sud au Nord a été interprétée selon la théorie de l'effet de fondation, c'est-à-dire l'établissement de populations nouvelles constituées d'un nombre restreint d'individus à partir d'une population souche entraînant la perte de la diversité allélique suivie d'une réduction du polymorphisme. Le scénario phylogéographique qui en découle considère que *Mus spretus* a diffusé à partir de l'Afrique du Nord, à travers la péninsule ibérique puis vers la France, franchissant successivement Gibraltar et la chaîne des Pyrénées avec des effets de fondations successifs entraînant un déclin de la variabilité génique à chaque étape. La divergence morphologique des *spretus* du Maroc par rapport aux autres populations de *spretus*, s'explique par une structure globale de la molaire plus massive et quadrangulaire avec plus particulièrement un tubercule E beaucoup plus fort et des cuspides vestigiels plus développés que chez les populations françaises et espagnoles (*cf.* Fig. 20 A). Notre échantillonage de la variabilité morpho-dentaire de *Mus spretus* sur son aire de répartition n'étant pas suffisant pour nous permettre de considérer que la structuration morphologique intraspecifique que l'on observe pour les trois populations est directement liée à une diminution de la variabilité génétique. Néanmoins, cette étude suggère que morphologie pourrait se comporter comme un marqueur neutre répondant à des phénomènes de dérive stochastique.

3.6.4. Forme et évolution insulaire de la souris

Le syndrome d'insularité sur la différenciation de la forme de M_1 ne se décèle pas de façon aussi évidente que les facteurs d'ordre phylogéographique que nous venons de décrire. Dans le cas des populations actuelles de *Mus musculus domesticus* en Méditerranée, la tendance est à la similarité des formes entre îles et continent. Cependant, une différenciation

peut apparaître sur les axes secondaires dans certaines grandes (Corse et Sardaigne) et petites (Piana et Lavezzi) îles. Les populations commensales des îles comme Chypre et Majorque sont en revanche à l'image de celles du continent. L'étude de la variabilité morphologique (taille et forme) de la mandibule d'*Apodemus* en Europe à partir de population continentales et insulaires (Corse, Sardaigne, Sicile) a fourni des résultats similaires. La forme de la mandibule suis un fort gradient latitudinal (axe 1) dans lequel s'intègrent les populations insulaires, la différenciation morphologique de ces dernières n'étant identifiable que sur les axes secondaires (Renaud et Michaux, 2003). C'est également ce qu'a démontré Callou (2003) avec la morphologie crânienne des lapins sauvages d'Europe occidentale, puisque la variation s'effectue selon un gradient latitudinal dans lequel s'insère les populations de Zembra (île tunisienne).

Pour les populations corses, le syndrome d'insularité n'a pas eu les mêmes conséquences sur la forme des M_1 au cours du temps. C'est ce que nous suggère la comparaison entre les populations actuelles et sub-fossiles de Corse. En effet la conformation dentaire des fossiles diverge par rapport au continent selon une direction différente et beaucoup plus marquée que les populations actuelles. Les analyses des structures génétique des souris des îles de Méditerranée occidentale démontrent qu'il n'existe pas de chute de la variabilité génétique mais une différenciation par rapport au continent selon un processus aléatoire consécutif des multiples évènements de fondation et d'isolements géographiques (Britton-Davidian, 1990 ; Navajas y Navarro et Britton-Davidian, 1989). Les phases d'isolement géographique ayant fluctuées à la faveur des flux anthropogènes entre la Corse et le continent, il est vraisemblable que, par le passé, l'isolement ait été plus important et les événements de fondation moins nombreux. D'après Hampton (1992), un goulet d'étranglement *(bottleneck)* peut libérer de la variabilité génétique dans les nouvelles populations en rompant d'anciens complexes adaptatifs et, à partir de cette nouvelle variabilité, de nouveaux phénotypes peuvent émerger et être fixés par la sélection naturelle. En revanche, l'introgression continuelle de gènes continentaux prévient la dérive morphologique, en homogénéisant toute différenciation significative. Ces phénomènes évolutifs, pourraient expliquer pourquoi le morphotype actuel de Corse soit beaucoup plus proche de ceux du continent que de ceux du Monte di Tuda et de Lavezzi.

L'exemple de la nouvelle espèce de souris découverte dans l'île de Chypre pourrait illustrer quant à lui le cas d'une évolution dans un contexte isolé « vrai », c'est-à-dire sans introgression. L'introduction fortuite d'une petite population fondatrice suivie d'un isolement suffisamment long aurait permis à la population de se différencier génétiquement et

morphologiquement. Cette différenciation liée soit à une dérive génétique, soit à une adaptation, aurait alors empêché des introgressions trop tardives, par incompatibilité pré ou post-zygotique, conduisant à la spéciation de *Mus cypriacus*. Quand et comment a eu lieu son immigration, quel est le degré d'endémisme de cette nouvelle espèce ? C'est ce que nous verrons dans la quatrième partie.

3.7. Conclusion

L'analyse des contours dentaires en transformées de Fourier elliptiques a démontré sa puissance dans la discrimination inter- et intra-spécifique du genre *Mus*. Elle est applicable à toutes les collections fossiles et devient donc l'outil qu'il manquait à la paléontologie et à l'archéologie pour interroger ses archives fossiles quantitativement.

La diversité phénétique de la première molaire inférieure de la souris décrit des patrons de flux de gène entre les populations en fonction d'isolements géographique à grande échelle ou à l'échelle d'une île. Par conséquent, la différenciation des formes des molaires peut atteindre une résolution suffisamment fine et renseigner la dynamique historique des populations de souris.

Pour ces deux raisons cette méthode est donc toute indiquée pour aborder la problématique de la phylogéographie de la souris grise en Méditerranée à partir du matériel fossile en s'appuyant sur le modèle insulaire.

4. Émergence du commensalisme de la souris grise

4.1. Introduction

L'émergence du commensalisme de la souris a parti lié avec la sédentarisation des sociétés humaines (Auffray, 1988 ; Auffray *et al.*, 1988 ; Tchernov, 1984). La pression humaine accrue dans et autour des villages pérennes aurait favorisé le développement d'une nouvelle niche écologique. Cette dernière aurait protégé les espèces pré-adaptées à la proximité humaine en créant un effet tampon face aux facteurs climatiques, une diminution de la compétition interspécifique, la réduction de la prédation et enfin l'utilisation de ressources diverses (nourriture, abri) à la fois concentrées, renouvelées et pérennes. La présence et la fréquence des espèces commensales (souris, rat, moineaux…) à l'intérieur des habitations devint alors un argument prégnant pour démontrer la pérennité de l'occupation (Hesse, 1979 ; Tchernov, 1991a, 1993) en s'appuyant sur une étude écologique actuelle des effets de la quantité de détritus sur les populations des petits mammifères (Courtney et Fenton, 1977). Cette corrélation entre commensalisme et sédentarité fut contestée par Tangri et Wyncoll (1989), pour qui le commensalisme était plus une cause de mobilité des communautés humaines que la preuve d'une occupation sur le long terme. En effet, les données ethnographiques ont révélé que l'infestation des rongeurs pendant l'hiver obligeait les hommes à quitter leur campement pendant l'été afin que s'éteignent les populations commensales avant le retour au campement (Bock, 1881 ; Lloyd, 1980 ; Smole, 1976). Les preuves archéozoologiques irréfutables de la présence de la souris commensale à partir des niveaux natoufiens du site d'Hayonim (Auffray, 1988) et la densité croissante des commensaux dans les sites d'occupation pérenne du Levant sont néanmoins des phénomènes biologiques qui sont synchrones d'une mutation des comportements humains (Tchernov, 1991b).

Notre propos n'est pas de contribuer à la question de la corrélation entre la sédentarité et le commensalisme ni de remettre en cause la théorie d'Auffray *et al*. (1988) sur l'origine du commensalisme de la souris, mais plutôt de comprendre quels ont été les facteurs naturels et culturels qui ont permis à la souris commensale de s'adapter pleinement à cette nouvelle niche écologique.

Pour ce faire nous étudierons la nature des muridés fossiles des gisements Pléistocènes de Méditerranée orientale afin de vérifier s'il n'a pas existé d'éventuelles migrations de la lignée *musculus* à cette période. Ensuite, nous étudierons le matériel disponible de sites archéologiques proche-orientaux dans la période de transition entre l'économie de prédation et l'économie de production soit entre le Natoufien et le PPNB récent, sur le continent ainsi

qu'à Chypre, afin de suivre la mise en place du peuplement de la souris en regard des évolutions climatiques et socio-économiques.

A partir de l'évolution de la guilde murine à l'intérieur de l'occupation humaine, intégrée aux données climatiques et à celles de l'évolution culturelle et technique des sociétés, nous établirons le processus de commensalisation de cette espèce au Proche Orient au début de l'Holocène.

4.2. Matériel et méthode

Le matériel étudié est composé de 83 M_1 du genre *Mus*, issues de gisements pléistocènes et 236 M_1 issues de sites archéologiques continentaux et insulaires du Tardiglaciaire/Holocène, répartis dans le bassin oriental de la Méditerranée (Fig. 34, Tab. 15).

Gisement/Site	Code	ND	NMI
Choremi 4	CH 4	5	3
Thoknia	TH	2	2
Kythrea	Kyth	2	1
Pyla	Pyla	29	18
Liko B	Liko	25	15
Gerani 2	Ger 2	20	16
El Wad terrace	EWT	40	24
Aetokremnos-Akrotiri	AE	1	1
Mureybet	Mur	2	1
Jerf el Ahmar	JA	1	1
Djadé	Dja	6	4
Çafer Höyük	CH	68	35
Kmyl F116	Kmyl 1	27	14
Kmyl F133	Kmyl 2	11	7
Kmyl F2030	Kmyl 4	59	35
Khirokitia	KH	11	6
Cap Andreas Kastros	CAK	10	6
	Total	**319**	**189**

Tableau 15 : inventaire des M_1 par sites en nombre de dents (ND) et en nombre minimum d'individus (NMI).

Nous détaillerons succinctement les contextes de chacun des gisements en ne mentionnant que les informations principales. L'âge de ces gisements est détaillé sur la figure 35.

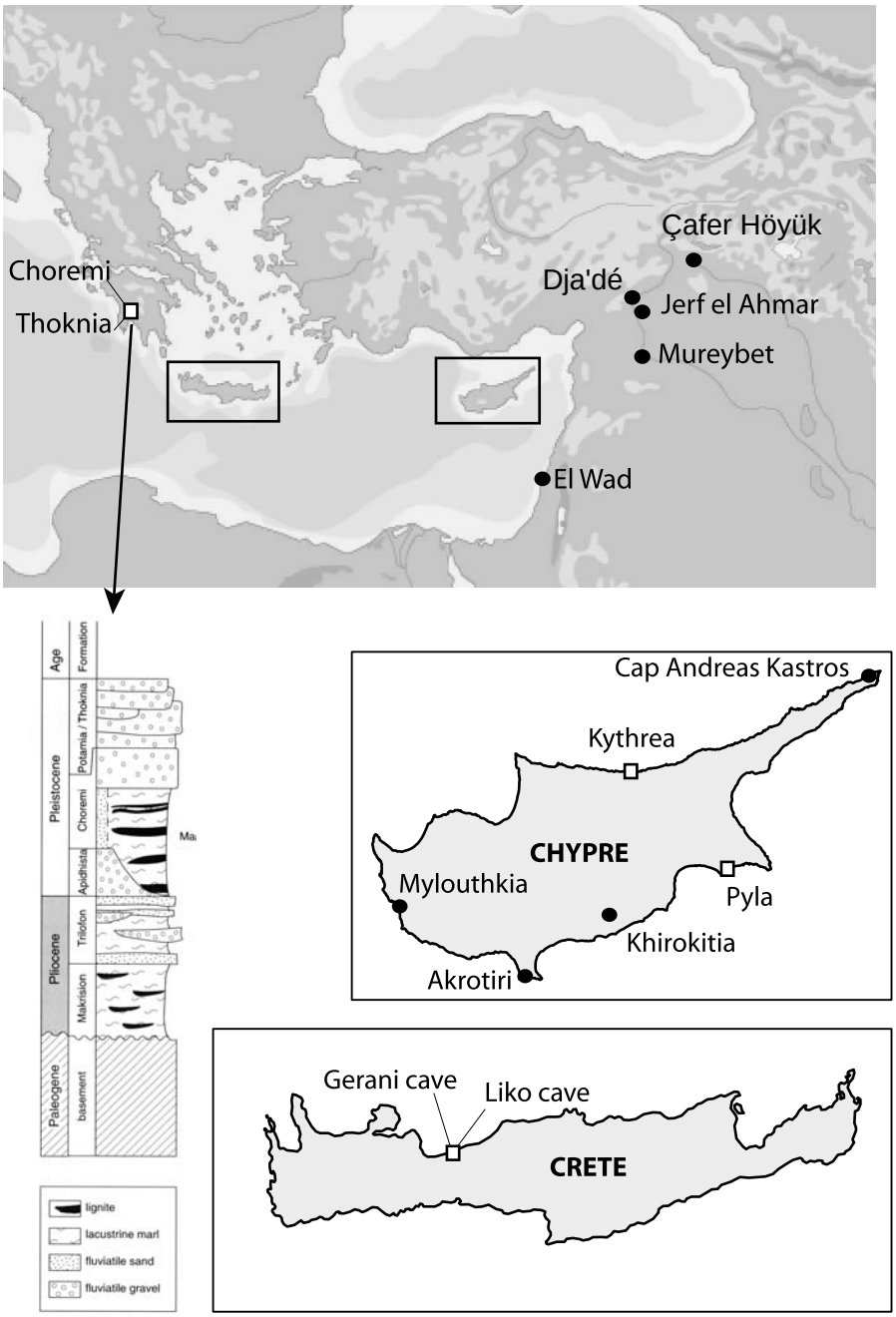


Figure 34 : Localisation des sites archéologiques (●) et paléontologiques (□) étudiés. La stratigraphie du bassin sédimentaire de Megalopolis en bas à gauche est extraite de Van Vugt (2000).

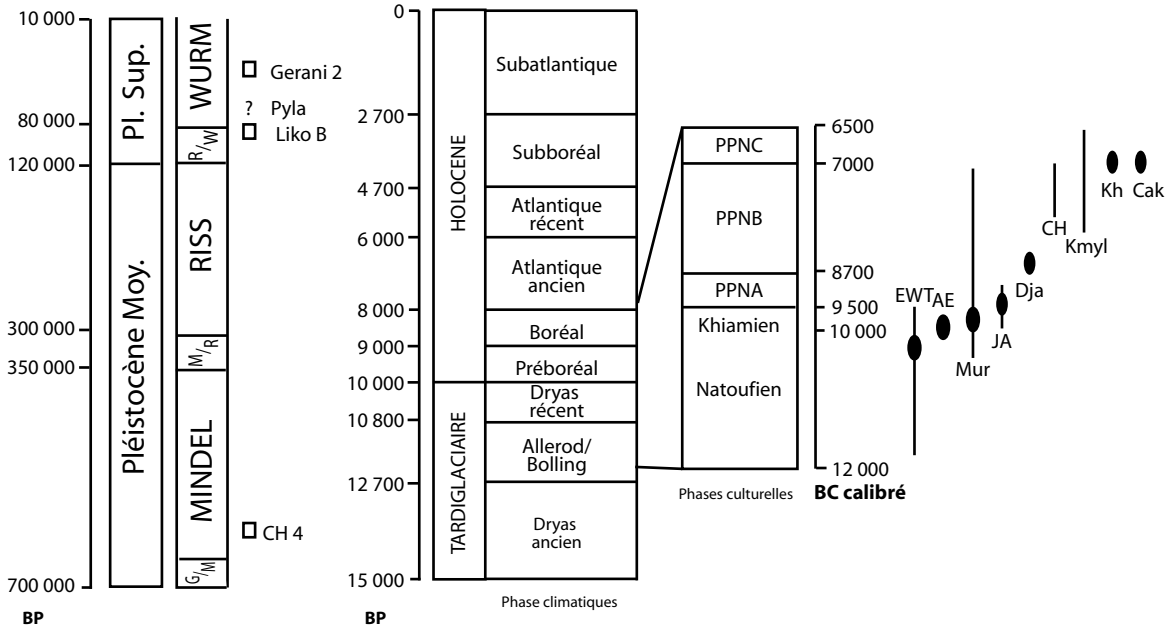


Figure 35 : Projection des collections archéologiques (●) et paléontologiques (□) de muridés sur une chronologie climatique et culturelle (d'après Aurenche *et al.* 1981).
Cf. Tab. 1 pour les abréviations des sites. PPNA= Pre Pottery Neolithic A, PPNB=Pre Pottery Neolithic B, PPNC=Pre Pottery Neolithic of Cyprus, BP=Before Present, BC=Before Christ.

4.2.1. Les gisements Pléistocènes (localisation du matériel : Faculteit Aardwetenschappen, Universiteit Utrecht (FAUU))

4.2.1.1. Chypre

- **Pyla** et **Kythrea** (Bate, 1903 ; Boekschoten et Sondaar, 1972) : les grottes de Cap Pyla et Kythrea sont à quelques mètres au dessus du niveau de la mer. Elles ont été formées dans les calcaires Miocène et élargies par les vagues. Les fouilles ont été menées par la FAUU. Elles ont livré des assemblages de mammifères fossiles. Les restes de rongeurs ont été trouvés dans le remplissage sédimentaire des fissures des grottes, en association avec les grands mammifères endémiques : l'hippopotame (*Phanourios minutus*) et éléphants (*Elephas cypriotes*) du Pléistocène. Aucune datation absolue n'a été effectuée sur le matériel. Les rongeurs étant associés à la faune endémique pléistocène, ils sont donc attribués à cette période sans plus de précision. La seule indication chronologique que l'on puisse mentionner est déduite des phénomènes d'érosion maritimes considérant que les hippopotames fossiles ont vécu avant que les terrasses du Monastirien ne soient creusées par l'érosion des vagues. Ceci signifie que les accumulations de fossiles ont eu lieu avant le Versilien, c'est-à-dire avant 50 000 BP (Boekschoten et Sondaar, 1972). Boeschoten et Sondaar (1972) décrivent, page 332, les souris fossiles de Pyla comme suit : "*One species has the size of Mus musculus (Mus 1), the other (Mus 2) is somewhat larger…the larger species was moreover, found in the Kythrea basin deposit*." 29 M_1 ont pu être traitées pour Pyla et 2 pour Kythrea.

4.2.1.2. La Crète

L'histoire évolutive des muridés pléistocène de Crète est certainement la mieux documentée bien que comme pour la plupart des faunes pléistocènes insulaires, les datations absolues manquent pour la caler chronologiquement (Bate, 1913, 1942 ; Mayhew, 1977, 1996). On peut en résumer la tendance de la façon suivante. Deux évènements de colonisation sont à l'origine du peuplement murin de Crète au Pléistocène. Le genre *Kritimys*, descendant d'une espèce de muridé de grande taille comme *Praomys*, serait arrivé sur l'île au début du Pléistocène. Les données métriques montrent que *Kritimys* aurait fortement augmenté de taille avant de s'éteindre probablement vers le Pléistocène moyen. C'est à peu près à cette période que le genre *Mus* s'est implanté sur l'île et a formé une lignée anagénétique à deux espèces. La plus ancienne forme endémique du genre, *Mus bateae*, a été décrite pour le gisement de

Stavros-Micro. D'après Mayhew (1977), *Mus bateae* est la forme ancestrale de *Mus minotaurus* dont la présence est attestée dans toutes les localités du Pléistocène supérieur de Crète (Lax, 1996) et qui pourrait avoir survécu jusqu'aux périodes historiques (Kuss, 1973). *Mus batae* est *"…intermediate in size and morphology between M. minotaurus and the modern Mus musculus…"* (Mayhew, 1996). Parmi les gisements Pléistocènes de Crète à notre disposition, deux ont été retenus pour leur bon niveau de fiabilité :

- **Liko cave** (Dermitzakis, 1977 ; Lax, 1996 ; Mayhew, 1977) : Grotte produite par l'érosion marine de colluvions cimentés et située juste au dessus du niveau de la mer. Sa fouille a été menée par FAUU et GIA (Department of Geology and Paleontology, University of Athens). La faune mise au jour est composée de grands mammifères, de carnivores, de petits mammifères, d'oiseaux, d'amphibiens et de reptiles. Une datation absolue AAR (amino acid racemization) est disponible pour le niveau B : 105 000 +/- 20 % BP. L'accumulation des micro-mammifères a été interprétée comme résultant d'une accumulation de pelote de rejection d'après un faisceau d'arguments comme la fréquence des parties squelettiques en proportion normale, la disposition anatomique des vestiges, l'âge des individus (« young unexperienced animals ») ; (Mayhew, 1996). Hypothèse soutenue par la détermination d'une chouette endémique à la Crète (*A. cretensis*) dans les niveaux contemporains (Wessie, 1982). 25 M_1 de *Mus minotaurus* ont été traitées.
- **Gerani cave 2** (Dermitzakis, 1977 ; Lax, 1996 ; Mayhew, 1977) : La géologie générale ainsi que la composition de l'accumulation faunique sont semblables à celles de Liko cave. Les conditions de préservation semblent bonnes avec peu de perturbations post-dépositionnelles, excepté durant les périodes d'hiver où les phénomènes d'érosion s'accentuent. Ce gisement est plus récent que Liko. La date absolue AAR disponible est de 47 000 +/- 20%. Cette grotte est l'un des gisements crétois qui bénéficie du meilleur contrôle stratigraphique pour les fossiles pléistocène. Il a été interprété comme étant une accumulation coprocénotique (Mayhew, 1996). 20 M_1 de *Mus minotaurus* ont été traitées.

4.2.1.3. Le Péloponnèse

- **Choremi** (Van Vugt, 2000 ; Van Vugt *et al.*, 2000) : Le gisement de Choremi est localisé dans le bassin sédimentaire lacustre de Megalopolis en plein cœur du Péloponnèse (Fig. 34). La stratigraphie générale du Bassin de Megalopolis est composée d'unités sédimentaires lacustre et fluviale du Pliocène suivies par un

conglomérat fluviatile du Pléistocène. Au sein de l'unité Pléistocène, la formation de Choremi est constituée d'argile lacustre, de limon et de lignite (Fig. 34). Les veines de lignite ont été divisées en 4 niveaux du plus ancien au plus récent. La section de Choremi à travers ces 4 niveaux de lignite a été échantillonnée pour en extraire les restes de vertébrés par tamisage à l'eau (taille de la mèche non précisée mais suffisamment petite pour récupérer les molaires isolées de rongeurs). La liste faunique comprend des amphibiens, des reptiles et des micro-mammifères. Les restes de *Mus* sp. sont mentionnés à partir du troisième niveau de lignite (= Choremi 4). Choremi 4 a été daté autour de 600 000 ans BP en croisant les données de la polarité, de la cyclostratigraphie et de la lithologie. Ce gisement correspond donc au début du Pléistocène moyen. C'est notre plus ancienne collection. L'analyse des murinés a été menée par le Professeur N. de Bruijn (Van Vugt *et al.*, 2000). Il attribue ces fossiles à l'espèce sauvage actuelle *Mus spretus*, d'après la morphologie des molaires inférieures et supérieures. Nous avons traité 5 M_1. Nous avons ajouté à ce matériel 2 M_1 provenant du Gisement de Thoknia. Ce gisement est situé également dans le bassin de Mégalopolis. Il appartient à l'unité Pléistocène mais sa formation est postérieure à celle de Choremi. Nous n'avons pas de datation absolue pour ce gisement.

4.2.2. Les sites archéologiques Tardiglaciaire/Holocènes

Les informations sur les sites archéologiques sont limitées aux éléments utiles pour la discussion.

4.2.2.1. Les sites continentaux

- **El Wad (Israël)** (Bar-Oz *et al.*, 2004) : sur la terrasse de cette grotte, l'occupation la plus ancienne et la plus abondante est attribuée à la culture natoufienne. Cette culture du Levant, s'étend sur 2000 ans, entre 12 000 BC cal. et 10 000 BC cal. et se place à la transition entre l'économie de prédation et l'économie de production (agriculture, élevage). Elle est représentée par des communautés de chasseurs-pêcheurs-cueilleurs semi-sédentaires. Les installations natoufiennes d'El Wad sont des campements multi-saisonniers selon un habitat permanent construit en dur et composé de maisons rondes. Le système économique des communautés d'El Wad est basé sur une stratégie d'acquisition de ressources à large spectre. D'après la typo-technologie lithique, la subdivision stratigraphique du dépôt natoufien d'El Wad comprend une phase

ancienne (B2) et une phase récente (B1), cette dernière étant sud-divisible en en un Natoufien récent et final (Valla *et al.*, 1986). Trois dates ^{14}C sur charbons ont permis de situer l'occupation natoufienne entre 12 950/13 000 et 10 650 BP (datations non calibrées) (Weinstein-Evron, 1991). Ce qui signifie que l'occupation natoufienne d'El Wad couvre pratiquement toute la durée de cette culture au Levant. L'échantillonnage des micro-mammifères que nous étudierons a été réalisé par un prélèvement de 0,1 m^3 de sédiment dans la phase récente du Natoufien (couche B1) que l'on pourrait placer, faute d'un calage plus précis de cette couche B1, dans une fourchette comprise entre 10 600 et 11 200 BP. Le prélèvement des vertébrés a été effectué par les archéozoologues selon un tamisage à l'eau sur une colonne de 5 et 1 mm de maille. L'analyse taphonomique du matériel micro-mammalien (Weissbrod *et al.*, sous presse) a démontré que l'assemblage était le résultat d'un processus complexe. Une accumulation primaire de pelotes de réjection de rapaces nocturnes a été suivie d'un transport subséquent dans le site. De plus, on relève une accumulation *in situ* des rongeurs commensaux (rats et souris). Plusieurs arguments permettent de considérer que les souris et les rats vivaient dans le site et n'ont pas été accumulés par un rapace qui les aurait chassés *in natura* et déposés dans la grotte pendant une phase d'abandon (Ervynck, 2002) :

i. les restes de rats présentent des traces de carbonisation importantes ;
ii. les souris d'El Wad sont uniquement représentées par des individus adultes, ce qui ne correspond pas à la structure des âges que l'on retrouve au sein des pelotes d'effraies ;
iii. les nombreuses traces de rognage sur le matériel osseux de grande faune par les rongeurs ont été mises en évidence.

Le commensalisme des souris et des rats d'El-Wad serait donc la cause de leur accumulation à l'intérieur de l'habitat. 40 M_1 ont été traitées.

- **Mureybet (Syrie)** (Cauvin, 1977) site de la moyenne vallée de l'Euphrate ; occupé du 9e au 8e millénaire avant J.-C. Sa très longue séquence stratigraphique a permis à Jacques Cauvin d'en faire un des sites de référence pour la néolithisation du Proche Orient. En effet, l'occupation couvre le Natoufien récent/final, le Khiamien (évolution culturelle du Natoufien marquée principalement par le développement de la technologie de l'outillage lithique (débitage bipolaire, premières pointes de flèches) et osseux), le PPNA et le PPNB. Il donne son nom à l'une des trois cultures du PPNA qui s'illustrent, dans la vallée du Jourdain (Aswadien), l'oasis de Damas (Sultanien) et

la vallée de l'Euphrate (Mureybetien), pour avoir franchi le pas vers l'agriculture, chacune de façon indépendante, avec les premières expériences agricoles (agriculture prédomestique) (Willcox, 2000). Le PPNA, situé entre 9500 et 8700 av. J.-C., résulte de l'évolution d'un fond natoufien mais avec des changements fondamentaux dans l'architecture (passage des maisons circulaires aux maisons rectangulaires grâce aux innovations technologiques), les techniques de débitage (diversification des types de pointe de flèche) et l'art (principalement à Mureybet). Les réseaux de circulation et d'échange sur longue distance que l'on avait pu observer au Natoufien dans la recherche de matière première est un phénomène qui s'intensifie et se complexifie au PPNA (Stordeur, 2000b). Le matériel micro-mammalien a été prélevé à l'intérieur des maisons par tamisage à sec d'un échantillon sédimentaire par D. Helmer et A. Haydar. Nous n'avons pas d'informations quant à la taille de la maille utilisée pour le tamisage. Le materiel micro-mammalien est étudié par A. Haydar (2004). Deux molaires du genre *Mus* ont été traitées. La première a été prélevée dans le niveau Natoufien 1A en association avec un foyer (10 400-10 000 av. J.-C.), la seconde dans le niveau Khiamien (10 000-9 500 av. J.-C.).

- **Jerf el Ahmar (Syrie)** (Mottram, 1991 ; Stordeur, 2000b ; Stordeur *et al.*, 1997) : Jerf el Ahmar se situe dans une phase de transition entre le PPNA et le PPNB ancien. La communauté vivait en village avec des maisons groupées autour de bâtiments communautaires. Ces derniers ont soit des fonctions multiples car ils peuvent servir à la fois de lieu de stockage et d'activités communes soit beaucoup plus spécialisées comme lieux de réunions à caractère social et symbolique, sans plus de précision. Le matériel micro-mammalien a été prélevé à l'intérieur des maisons par tamisage à sec d'un échantillon sédimentaire par D. Helmer et A. Haydar. Nous n'avons pas d'informations quant à la taille de la maille utilisée pour le tamisage. Le matériel micro-mammalien est étudié par A. Haydar (2004). 7 individus (NMI) du genre *Mus* ont été identifiés, mais une seule M_1 a pu être analysée.
- **Dja'dé (Syrie)** (Coquegniot, 1998a, b, 2000) : un des principaux sites du PPNB ancien (8 700-8 200 av. J.-C.) situé dans le moyen Euphrate. Cette phase culturelle se place dans le droit fil du PPNA. Elle est encore mal connue et n'est représentée que dans le Levant Nord et en Anatolie méridionale. À cette phase, les maisons rondes sont abandonnées au profit des plans rectangulaires. La domestication des céréales *stricto sensu* n'est toujours pas avérée car les céréales (orge et blé) ont toujours une morphologie sauvage, mais l'existence d'espaces cultivés à proximité du site se

confirme grâce à la présence de plantes adventices (commensales des céréales) (Willcox, 1996) comme ce qui a déjà été observé pour le PPNA. C'est au PPNB ancien que l'on a les premières preuves archéozoologiques de la domestication du bœuf, du mouton, de la chèvre et du porc (Helmer *et al.*, sous presse ; Vigne, 2000b) Le matériel micro-mammalien a été prélevé à l'intérieur des maisons par tamisage à sec d'un échantillon sédimentaire par D. Helmer et A. Haydar. Nous n'avons pas d'informations quant à la taille de la maille utilisée pour le tamisage. Le matériel micro-mammalien est étudié par A. Haydar (2004). 14 individus (NMI) du genre *Mus* ont été identifiés. Nous avons analysé 6 M_1.

- **Çafer Höyük (Turquie)** (Cauvin, 1985 ; Cauvin et Aurenche, 1982 ; Helmer, 1991) : Le village est situé à 750 m d'altitude dans la haute vallée de l'Euphrate. Immergé depuis 1987 sous les eaux du barrage de Karakaya, ce site a fait l'objet de six campagnes de sauvetage dans le cadre d'une mission, sous la direction de J. Cauvin et O. Aurenche. Couvrant une superficie de 4 200 m^2, il a pu être fouillé sur 300 m^2. Avec Boytepe dans la vallée de l'Euphrate, et Nevali Çori à la limite des collines de la Jezireh syro-turque, ce site a permis de définir une culture régionale du néolithique pré-céramique : le « PPNB du Taurus ». Cette culture allie des traits dominants de la culture PPNB de la vallée de l'Euphrate syrien et des caractères originaux proprement anatoliens. Les datations ^{14}C ont montré que le village avait été occupé du PPNB ancien au PPNB moyen, entre 8 500 et 7 200 av. J.-C. L'agriculture des céréales et des légumineuses est pratiquée dès l'installation du site. En revanche, aucune pratique de l'élevage n'y est attestée, mais des données biométriques récentes pour les caprinés et les suinés tendraient à infirmer cette hypothèse (Helmer comm. pers.). Les villageois chassent un gibier (bouquetin, mouflon) qu'ils prélèvent dans les montagnes voisines et la plaine. Le matériel micromammalien a été prélevé à l'intérieur de l'habitat, dans le niveau du PPNB moyen (D. Helmer, comm. pers.), par le tamisage à l'eau (maille inconnue) de prélèvement sédimentaire. Le genre *Mus* est très abondant. 68 M_1 ont été traitées.

4.2.2.2. Les sites de Chypre

- **Akrotiri-Aetokremnos** (Simmons, 1988, 1991, 1999) : Akrotiri-Aetokremnos est un abri sous roche du littoral sud de Chypre. Le remplissage est constitué de 4 unités stratigraphiques (*stratum*). Une unité inférieure (*stratum* 4) divisée en 3 niveaux (A, B et C) contient une forte concentration d'ossements d'éléphants et d'hippopotames

nains (*stratum* 4B). La *Stratum* 3 est une zone stérile qui sépare le niveau à ossement de la *stratum* 2. L'unité stratigraphique 2 (*stratum* 2) résulte d'une occupation fugace d'un petit groupe de chasseurs-cueilleurs-pêcheurs épipaléolithiques. Elle se divise en 2 sous-unités (*stratum* 2A supérieure et *stratum* 2B inférieure). La quatrième et dernière couche est l'unité stratigraphique supérieure composée de colluvions et d'effondrements de voûte culturellement stérile. Les dates ^{14}C sur charbons du niveau d'occupation 2 sont centrées autour de 9 825 BC cal. (9702-10 005 de déviation standard) (Simmons, 1999). L'association des artefacts et ces datations ^{14}C pour la couche d'occupation indique clairement que le site d'Akrotiri documente une présence humaine à Chypre antérieure aux premières occupations néolithiques. Cette date d'occupation correspond à la phase culturelle du Khiamien au Levant. Simmons (1999) a émis l'hypothèse que l'accumulation d'hippopotames nains de la couche 4 est la conséquence d'un transport sur le site par les épipaléolithiques afin de les préparer et de les consommer. Cette stratégie de subsistance des chasseurs-cueilleurs d'Akrotiri serait à l'origine de l'extinction des grands mammifères endémiques (hippopotames et éléphants nains) de l'île. Cependant, plusieurs éléments viennent contredire lourdement cette hypothèse. Pour Bunimovitz et Barkai (1996), la présence d'ossements d'hippopotames nains associée au niveau 2 d'occupation épipaléolithique est le résultat d'un pollution du niveau 2 par le niveau 4, suite à des mouvements stratigraphiques verticaux occasionnés par des creusements modernes. De plus les analyses taphonomiques ont montré qu'aucun des ossements d'hippopotames ne présentait de trace de préparation ou de consommation (Olsen, 1999). La preuve archéologique du rôle de l'homme dans l'extinction de la grande faune mammalienne endémique de Méditerranée est donc actuellement toujours débattue (Vigne, 2000a). Tous les restes du genre *Mus* ont été retrouvés après tamisage à l'eau des sédiments d'un foyer (« Feature 10 ») dans le niveau d'occupation épipaléolithique *(stratum* 2A). Nous n'avons pas les informations concernant la maille de tamisage. Certains de ces restes présentent des traces de brûlures. Ces informations indiquent que ces restes sont bien associés à la couche d'occupation et que leur présence dans cette couche ne résulte pas d'une pollution actuelle ou chrono-stratigraphique. J.-C. Auffray a identifié ces restes : « *The shape of the anterior part of the* M^1 *suggests that this mouse could be more closely related to* Mus macedonicus *Petrov and Ruzic, 1983, the (Macedonian) mouse/East Mediterranean mouse than* Mus musculus domesticus

Schwarz and Schwarz, 1943" (*in* Simmons 1999, p. 169). Une seule M_1 a pu être traitée.

- **Kissonerga-Mylouthkia** (Christou, 1996 ; Peltenburg *et al.*, 2000 ; Peltenburg *et al.*, 2001) : Avec Shillourokombos (Guilaine *et al.*, 2000), le site de Mylouthkia a fait reculer la colonisation de Chypre par les communautés néolithiques d'un millénaire et a réintroduit Chypre dans la sphère culturelle du PPNB. Les structures du PPNB de Mylouthkia sont des puits à eau creusés dans le sédiment calcaire (*havara*) jusqu'à 20 m de profondeur pour les puits les plus éloignés du littoral (P. Croft comm. pers). Une fois taris, le remplissage a été rapide car les puits ont servi de dépotoir. Aucun village n'a été malheureusement mis au jour. Les seules structures susceptibles d'en suggérer l'existence sont un fond de maison et une fosse. Parmi les sept puits qui ont été fouillés, trois puits chronologiquement séparés ont été tamisés à l'eau selon une maille de 1 mm par P. Croft. Les dates ^{14}C sont disponibles pour les deux premiers avec un remplissage entre la fin du 9e et le début du 8e millénaire av. J.-C. pour le puits 116 et entre le 8e et 7e millénaire av. J.-C. pour le puits 133. Le troisième puits n'a pas encore bénéficié d'une datation absolue mais d'après les éléments archéographiques, le puits 2030 appartiendrait à une phase finale (chalcolithique) du Néolithique de l'île (P. Croft comm. pers.). L'analyse taphonomique, réalisée sur les microvertébrés (rongeurs et amphibiens/reptiles) des puits 116 et 133 met en évidence une accumulation par piégeage naturel avec une très faible contribution coprocénotique (Cucchi, 2001). 97 M_1 du genre *Mus* ont été traitées pour Mylouthkia : 27 pour le puit 116, 11 pour le puits 133 et 59 pour le puits 2030.
- **Khirokitia** (Dikaios, 1953 ; Le Brun, 1989, 1994) : village imposant du 7e millénaire av. J.-C. qui représente un stade évolué de la colonisation néolithique amorcée un millénaire plus tôt avec Shillourokombos (Guilaine *et al.*, 2000) et Mylouthkia. Khirokita est le site éponyme de la culture néolithique acéramique originale qui s'est développée sur l'île à partir d'une fondation culturelle continentale d'affiliation PPNB. On sait aujourd'hui que cette culture se situe dans la continuité plutôt qu'au commencement de la néolithisation de l'île depuis la découverte de Shillourokombos, mais on ignore le processus évolutif expliquant pourquoi les sites précéramiques d'affiliation khirokitienne présentent des traits culturels en décalage par rapport aux innovations technologiques continentales. L'architecture des maisons conserve un plan circulaire alors que le plan rectangulaire est de mise sur le continent depuis le PPNA/PPNB ancien. Les bovins sont absents de l'élevage bien que leur domestication

soit attestée sur le continent dès le 9e millénaire av. J.-C. (Vigne et Buitenhuis, 1999 ; Vigne *et al.*, 2000). Les pratiques funéraires de Khirokitia constituent, elles aussi, un modèle particulier. Le débitage bipolaire sur nucléus naviforme disparaît de Chypre et les techniques de débitage du 7e millénaire ne présentent que des techniques sur éclat. Autre originalité : l'absence de céramique et l'emploi intensif de contenants en pierre sculptées dans du calcaire puis dans des diabases. Dérive culturelle liée à l'isolement insulaire et/ou enracinement d'un vieux lègue externe qui aurait trouvé à Chypre un épanouissement favorisé par le contexte insulaire ?

Le tamisage à l'eau du sédiment des fosses et des foyers à l'intérieur des maisons a permis de collecter des restes de micromammifères. Ils ont été étudiés par S.J.M.. Davis qui a pu déterminer la présence de la musaraigne (*cf. Crocidura*) et d'une espèce de souris. « The range of variation of their measurements suggests that only one species is represented » (Davis, 1989). L'examen morphologique des souris issues de piégeage et de pelotes de chouette effraies, comparées aux souris fossiles « failed to reveal any morphological differences of note between the two groups : fossil and modern » (Davis, 1989). 247 restes du genre *Mus* ont été collectés. Nous avons traité 11 M_1.

- **Cap Andreas Kastros** (Le Brun, 1981) : Cap Andreas Kastros est un village néolithique du 7e millénaire av. J.-C. dans la mouvance culturelle de Khirokitia. Il est situé à la pointe Nord-Est de l'île et implanté sur une hauteur comme Khirokitia. La séquence d'occupation est beaucoup plus simple qu'à Khirokitia car seul le Néolithique précéramique récent y est représenté (Le Brun et Brun, 2003). Cap Andreas Kastros diffère de Khirokitia par l'absence de bâtiments collectifs mais aussi par son économie alimentaire beaucoup plus tournée vers les activités de pêche et de collecte de coquillages que Khirokitia (Desse et Desse-Berset, 2003). La microfaune du site a été prélevée (D. Helmer) grâce au tamisage à l'eau (taille de la maille inconnue) d'échantillons sédimentaires de sols, foyers et fosses à l'intérieur de l'habitat dans les niveaux IV et VI. Helmer (1981) a mené une analyse biométrique (longueur, largeur) sur les M_1 et M_2 fossiles du genre *Mus* comparées aux mêmes mesures prises sur *Mus musculus domesticus* de Corse. « Les mesures sont fortes et rentrent dans l'écart de variation des souris corses, cette grande taille n'étant pas exceptionnelle dans les faunes insulaires. Du point de vue morphologie dentaire, les M_1 ont un tE de taille toujours inférieur au tF, ce qui donne un aspect trilobé au lobe antérieur. » (p. 92). Il détermine prudemment les souris de Cap Andreas Kastros sous

la dénomination *Mus* sp. en « rappelant leur affiliation avec *Mus musculus* L. » (p. 92). 53 restes du genre *Mus* ont été collectés. Nous avons traité 10 M_1.

4.2.3. Méthodes d'analyse

Afin que la prise du contour de toutes les molaires soit toujours effectuée selon un sens anti-trigonométrique, toutes les images de M_1 droite ont été retournées horizontalement, afin que les M_1 droite, soient comparables aux gauches mais aussi en vue de réduire les erreurs lors de la prise de mesure (*cf.* partie 2).

La méthode d'analyse est décrite dans la seconde partie. Afin de ne pas risquer de déséquilibrer le calcul en introduisant des groupes sous-échantillonnés, seuls les groupes de plus de cinq molaires ont été considérés.

4.3. Résultats

4.3.1. Les souris du Pléistocène

Le matériel crétois traité ne prend en compte que *Mus minotaurus* car comme nous l'avons signalé, nous n'avons pas les échantillons de *Mus bateae*. Par conséquent nous n'analyserons pas toute la diversité de la lignée du genre *Mus* de Crète au Pléistocène. Nous ne pourrons donc pas comparer la forme ancestrale (*Mus bateae*) avec les autres formes pléistocènes de Grèce et de Chypre. Néanmoins, nous pourrons considérer la diversité phénotypique des souris insulaires et continentales sur une période longue du début du Pléistocène Moyen au Pléistocène supérieur.

Nous poserons tout d'abord la question de l'occurrence de la lignée *musculus* au Pléistocène dans le bassin oriental de la Méditerranée en comparant les formes fossiles pléistocènes à un échantillon de populations sauvages et commensales actuelles du bassin oriental. Pour cette première étape, le gisement grec de Thoknia n'est pas inséré dans l'analyse car son effectif est inférieur à cinq. Nous analyserons ensuite la disparité morphologique des fossiles du genre *Mus* pléistocènes, en posant successivement des questions relatives à chacun des contextes :

- Les fossiles du Péloponnèse ont-ils une proximité morphologique avec les formes actuelles ?
- Quelle est la diversité phénotypique de *Mus minotaurus* ?

- Existe-t-il plusieurs morphotypes à Pyla (*Mus* 1 et 2 (Boekschoten et Sondaar, 1972)). L'espèce sauvage actuelle de Chypre est-elle une survivance d'une forme pléistocène de Pyla ?

4.3.1.1. Présence de la lignée musculus *au Pléistocène ?*

En se fondant sur la taille de la M_1 estimée par l'aire de la première harmonique de la TFE, seules les M_1 des fossiles de Crète ont une taille significativement supérieure à celle des dents des souris actuelles, alors que les fossiles de Chypre et de Grèce entrent dans l'intervalle de variation des populations actuelles (Fig. 36, Tab. 16). Le patron de différenciation morphologique (Wilks' lambda=0.017, *ddl1*=11, *ddl2*=196, *P*< 0.0001) montre également que *Mus minotaurus* est très divergente puisqu'elle se différencie selon l'axe 1 portant 41 % de la variance, alors que les formes pléistocènes de Chypre et de Grèce ont, quant à elles, une proximité morphologique à équidistance entre *Mus musculus* et *Mus macedonicus spretoides* sur l'axe 2 (Fig. 37A). L'axe canonique 3 (10,7 %) décrit la forte divergence secondaire entre les individus de Choremi (CH4) et ceux de Pyla, et la divergence des derniers avec les formes actuelles sauvages et commensales (Fig. 37).

Source	Sum-of-Squares	*ddl*	Mean-Square	*F*	*P*
groupes	2.710	5	0.542	556.626	0.000

Ajustement de Bonferroni

	CH4	Ger 2	Liko	MDGRE	MMmacGEO
CH4	1.000				
Ger 2	0.000	1.000			
Liko	0.000	0.042	1.000		
MDGRE	0.024	0.000	0.000	1.000	
MMmacGEO	0.064	0.000	0.000	1.000	1.000
Pyla	1.000	0.000	0.000	0.000	0.000

Tableau 16 : ANOVA sur la taille isométrique des M_1 actuelles (MDGRE=*M.m.domesticus* Grèce, MMmacGEO=*M.m.macedonicus* de Géorgie) et Pléistocènes avec les probabilités des matrices de comparaisons multiples (ajustement de Bonferroni).

La forme continentale du Pléistocène moyen (CH 4) a une conformation proche des actuelles. Si on la compare isolément à la disparité morphologique actuelle représentée par un échantillon de chaque espèce présente sur le pourtour méditerranéen *(M.m. domesticus, M. macedonicus* sp. et *M. spretus*) on constate que la forme fossile de Choremi et Thoknia est distante de toutes les formes actuelles (Fig. 38). La différence morphologique entre *Mus*

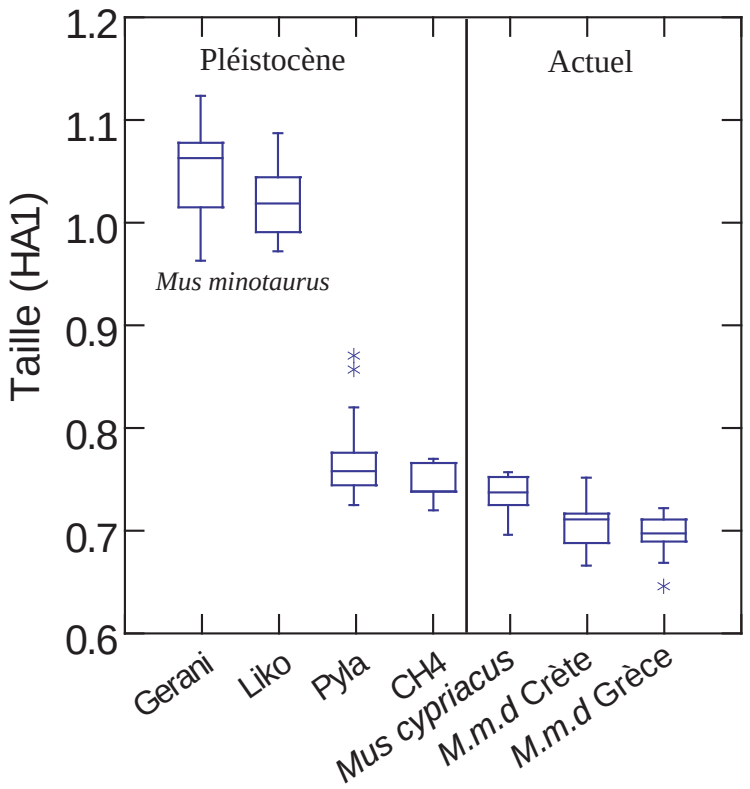


Figure 36 : Variation de la taille des M_1 des fossiles de Crète (Gerani et Liko), de Chypre (Pyla) et de Grèce (CH4) comparée à celle des espèces actuelles de la même origine géographique.

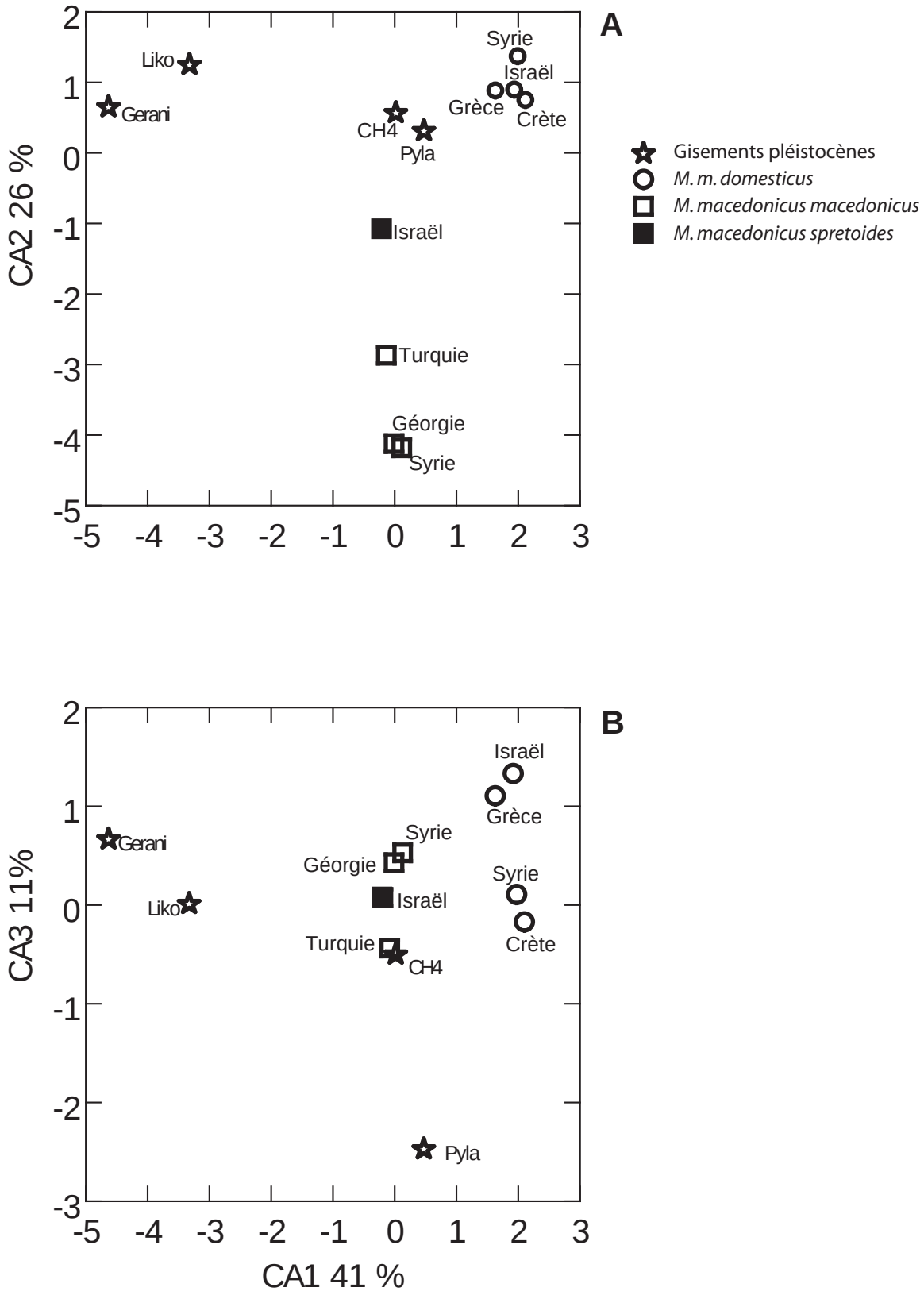


Figure 37 : Différenciation de la forme des M_1 entre les fossiles Pléistocènes et les espèces actuelles d'après l'AFD sur les coefficients de Fourier.
A - Plan factoriel F1*F2. **B** - Plan factoriel F1*F3.

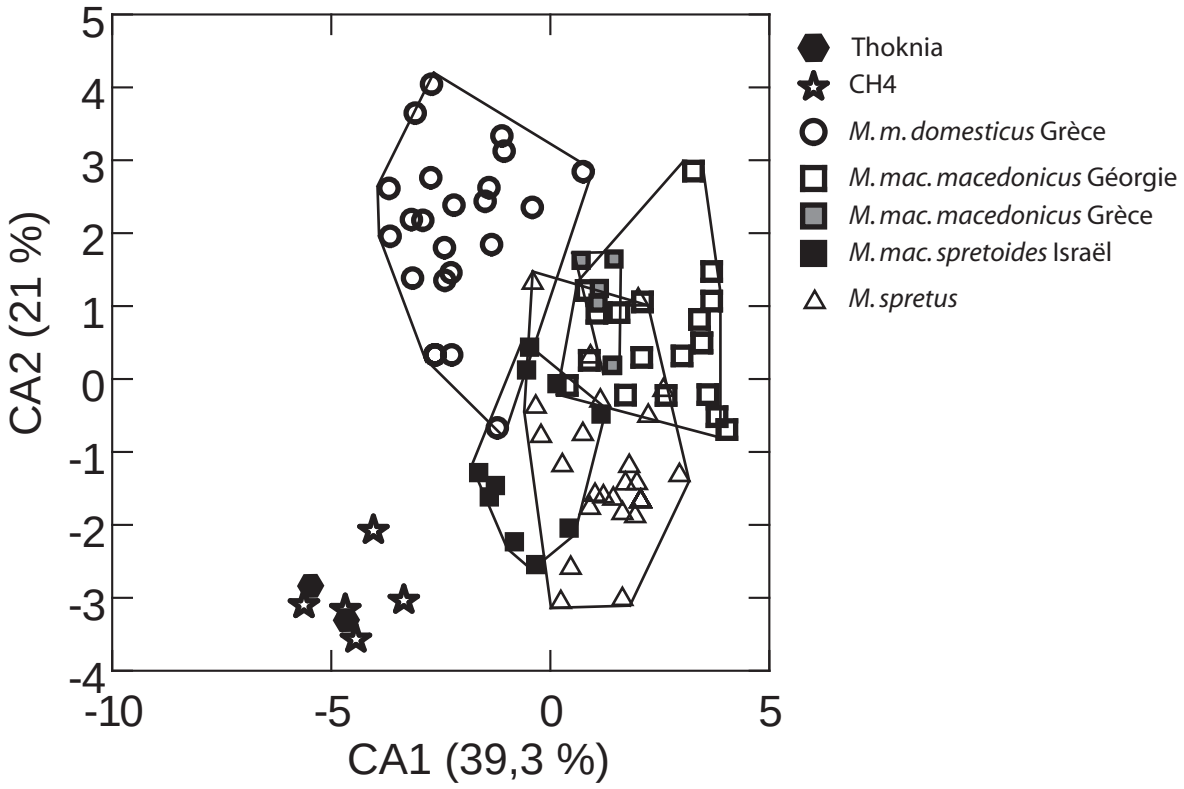


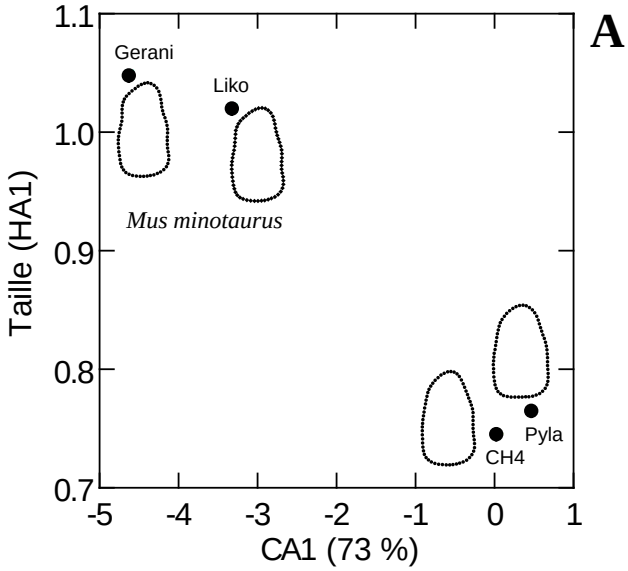
Figure 38 : Différenciation de la forme des M_1 entre les individus des gisements Pléistocènes du Péloponnèse (Choremi (CH4) et Thoknia (TH4)) et les espèces actuelles selon les deux premiers axes de l'AFD sur les coefficients de Fourier. Chaque point représente un individu.

spretus du Maroc et les fossiles de Grèce (CH4 et TH4) est hautement significative (Wilk's Lambda= 0,0023, *ddl1*=6, *ddl2*=81, *P*<0,0001). Ces résultats infirment l'hypothèse émise par De Bruijn qui avait considéré que la proximité morphologique et métrique de la souris de Choremi avec *Mus spretus* en faisait la preuve de l'immigration de cette espèce en Grèce au tout début du Pléistocène moyen (Van Vugt *et al.*, 2000).

D'après ces résultats, on peut considérer que *Mus musculus* n'était pas présente dans le Bassin oriental de la Méditerranée au Pléistocène. La forme de la M_1 des souris pléistocènes de Grèce et de Chypre, bien que significativement différente, diverge assez peu des actuelles selon une conformation intermédiaire entre les formes sauvages et commensales. En revanche, la M_1 de *Mus minotaurus* est très divergente. Pourquoi l'évolution des caractères morphologiques de la M_1 a-t-elle été plus forte en Crète qu'à Chypre ?

4.3.1.2. La différenciation morphologique des souris pléistocènes

Les souris pléistocènes de Méditerranée orientale sont différentes les unes des autres de façon hautement significative (Wilks' lambda=0.019, *ddl1*=3, *ddl2*=75, *P*< 0.0001). Le premier axe décrit 73 % de la variance. Cela s'explique par la forte divergence des M_1 de *Mus minotaurus* par rapport aux autres fossiles pléistocènes du point de vue de leur forme (Fig. 39A). *Mus minotaurus* a des M_1 plus grandes, un contour de M_1 beaucoup moins symétrique ainsi que des tubercules beaucoup plus massifs et prononcés. Malgré la proximité morphologique des fossiles de Choremi (CH4) et de Pyla, en regard de leur forte différence avec *Mus minotaurus*, ils sont significativement différents (Wilk's Lambda=0,087, *ddl1*=1, *ddl2*=32, *P*=0.019). Cette divergence était flagrante sur le troisième axe de la première analyse (Fig. 37). Une différence plus importante encore sépare l'un de l'autre les deux gisements de Crète (Wilk's Lambda=0,219, *ddl1*=1, *ddl2*=43, *P*=0,008). En résumé, *Mus minotaurus* de Crète est plus divergent de la forme continentale contemporaine représentée par CH4 que les *Mus* de Pyla. Les *Mus* de CH4 ont une forme proche des souris sauvages actuelles bien que significativement différente (Fig. 37). Il aurait été utile de traiter les individus attribués à *Mus bataea* de Stavros Micro afin de quantifier et comparer la forme dentaire des premières souris à avoir colonisé la Crète au Pléistocène moyen, avec les représentant continentaux de cette période à Choremi. Une bonne photographie d'une M_1 gauche en vue occlusale de *Mus bateae* grossie 15 fois est disponible dans Mayhew (1977). Il est intéressant de constater que d'un point de vue morphoscopique, *Mus bataea* est proche des fossiles de Choremi (Fig. 40). Il nous est difficile de comparer leur taille mais d'après les indications de Mayhew, elle se situerait dans l'amplitude de variation des formes sauvages



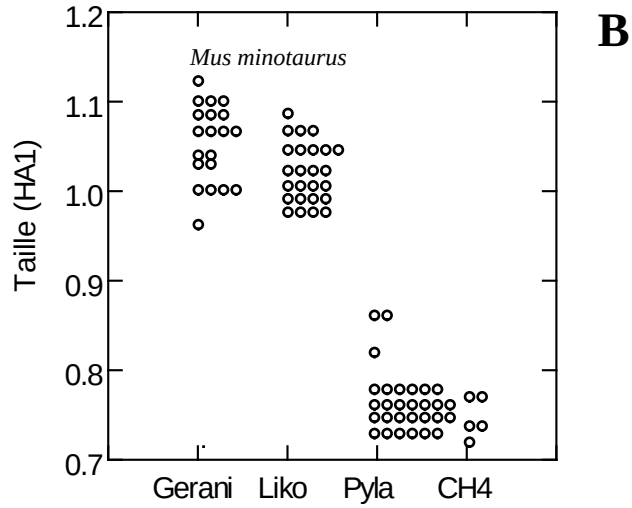


Figure 39 : **A** - Projection bivariée de la taille (Ha1) et de la forme (CA1) de la moyenne des individus par gisements pléistocènes de Chypre (Pyla) de Grèce continentale (CH4) et de Crète (Gérani et Liko). Pour chaque groupe moyen, le contour consensus correspondant est représenté.
B - Diagramme de dispersion de la taille des M_1 dans les gisements pléistocènes.

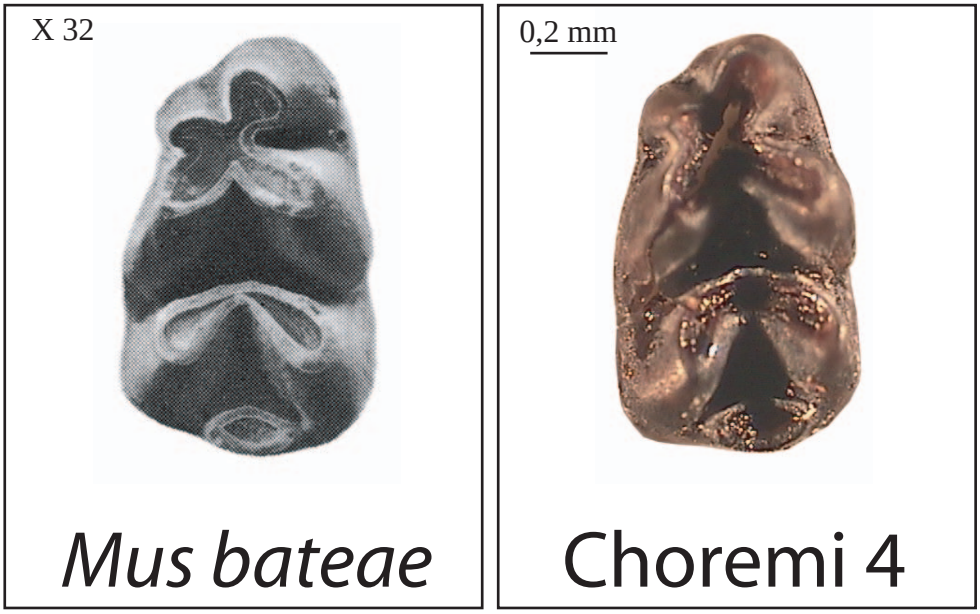


Figure 40 : Comparaison visuelle de la forme de la M_1 de *Mus bateae* (in Mahew 1977, pl.1, fig.10) et d'un individu du gisement de Choremi 4. Nous n'avons pas d'échelle pour *Mus bateae* mais une indication de grossissement (X 15). D'après cette indication nous donnons une échelle approximative.

actuelles, tout comme les fossiles de Choremi. De façon qualitative, *Mus bataea* aurait une forme et une taille proches de celles de la forme continentale contemporaine de Grèce. Nous proposons donc l'hypothèse suivante afin de tenter d'expliquer une telle divergence morphologique de *Mus minotaurus.* D'après Sondaar *et al.* (1996), l'évolution géologique de la Crète dans l'arc égéen se divise en 3 grandes périodes tectoniques. Au Miocène inférieur (à partir de 17 Ma), la Crète se sépare de la masse continentale égéenne mais reste reliée à l'Asie mineure. Pendant le Miocène supérieure (11-5 Ma), et jusqu'au tout début du Pliocène (4,5 Ma), la Crète se fragmente en plusieurs petites îles d'après une structure tectonique en *graben*. Cela signifie que la Crète est alors compartimentée par des failles de direction Nord-sud qui limitent des compartiments (îles) de plus en plus abaissés en allant vers le milieu de la structure générale. La troisième période commencerait au Pliocène moyen (3,4 Ma) et amorce l'évolution de la Crète vers sa forme actuelle qu'elle aurait atteinte au cours du Pléistocène. D'après Mayhew (1977), *Mus bateae* s'implante sur l'île au Pléistocène moyen, à une période où la Crète est sensée être formée et éloignée du continent par de grandes masses d'eau, en même temps que les éléphants, les hippopotames et les cervidés (tous bons nageurs), qui évolueront pour donner les espèces endémiques dont nous avons parlé plus haut. L'immigration de *Mus bateae* serait donc le résultat d'un transport fortuit par radeau naturel qui n'a pas dû se renouveler, à la différence peut-être de l'immigration des grands mammifères. Deux scenarii non exclusifs sont alors envisageables pour expliquer l'évolution anagénétique vers *Mus minotaurus,* qui se manifeste par une forte divergence morphologique (taille et forme) que l'on observe sur la M_1. L'effet de fondation, à partir d'un sous-échantillonnage très réduit, suivi d'un isolement total, a provoqué deux phénomènes non exclusifs :

1. une dérive génétique et morphologique très forte ;

2. une adaptation (favorisée par le fort isolement) aux pressions de sélection et aux facteurs biotiques et abiotiques liée à la colonisation d'un nouvel environnement.

4.3.1.3. Les muridés de Chypre : un endémisme ancien ?

4.3.1.3.1. Les souris de Pyla

Boeckschoten et Sondaar (1972) avaient considéré que deux morphotypes (Mus *1* et Mus *2*) de souris avait été accumulés à Pyla : « une petite et une grande souris». Du point de vue de la taille des M_1, nous observons également que trois individus se démarquent par une taille plus élevée (Fig. 39B). Le reste des individus a une taille située dans l'intervalle de variation des souris sauvages actuelles.

Une ACP sur les coefficients de Fourier de Pyla montre qu'une importante variabilité morphologique existe à Pyla avec des individus qui divergent dans toutes les directions autour d'un groupe central plus homogène. C'est d'autant plus clair quand on projette le premier axe de l'analyse en composante principale (30 % de variance) avec la variable de taille en Log (Fig. 41). Il y a une corrélation significative entre ces deux variables (*r* de Spearman= 0,23, *P* =0.23) et on observe, des valeurs inférieures aux valeurs supérieures de PC1, trois ensembles bien dissociés. Si on ne peut pas confirmer l'idée que deux formes de souris ont existé au Pléistocène à Chypre (nous pourrions en rajouter une troisième ou même une quatrième), il faut néanmoins mentionner le fait qu'une importante variabilité morphologique existe pour ce peuplement, peut-être liée à un phénomène d'allométrie généré par d'importantes variations de taille au cours du temps, que l'on ne peut mesurer faute d'informations chrono-stratigraphiques.

4.3.1.3.2. Les souris pléistocènes de Pyla sont-elles les ancêtres de Mus cypriacus *?*

Afin de renseigner la question de l'origine du peuplement de la nouvelle espèce de souris découverte à Chypre (*cf.* **publication 1**), les fossiles de Pyla ont été analysés par AFD avec un référentiel comprenant *M. m. domesticus* (Israël, Syrie), *Mus macedonicus* sp. (Clade A et B, Syrie, Turquie, Grèce, Iran et Irak), *Mus spretus* (Maroc) et l'espèce sauvage actuelle de Chypre : *Mus cypriacus*. La figure 42A montre que sur les deux premiers axes (60 % de variance), les fossiles de Pyla sont morphologiquement associés aux formes actuelles sauvages de Chypre *(Mus cypriacus)* et du Maroc *(Mus spretus)*. Sur le troisième axe (13 %), *Mus spretus* du Maroc diverge, laissant les souris de Pyla et la nouvelle espèce de Chypre toujours très proches (Fig. 42B). Les souris de Pyla sont donc beaucoup plus proches de *Mus cypriacus* que de toutes les autres espèces actuelles. Cette proximité est confirmée par la

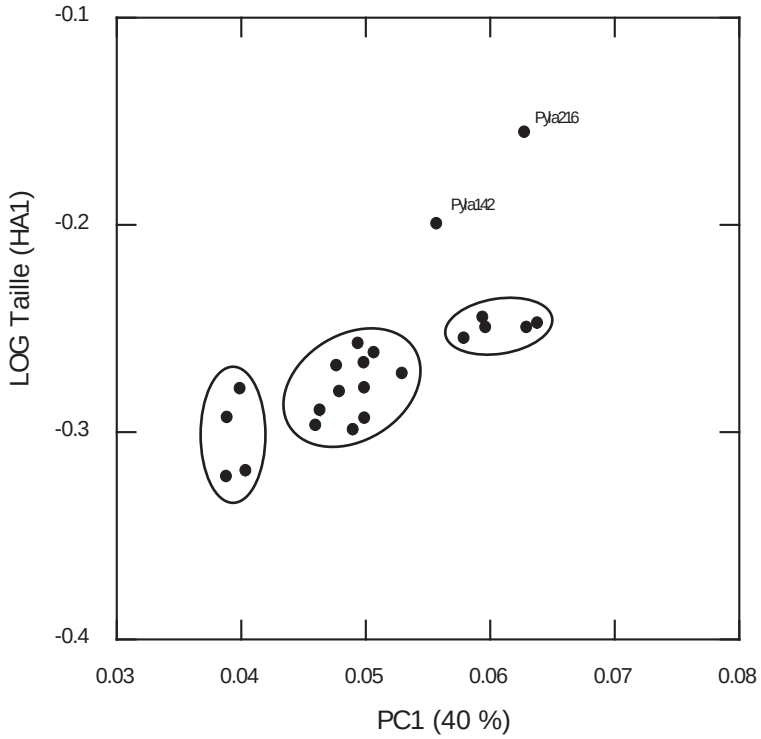
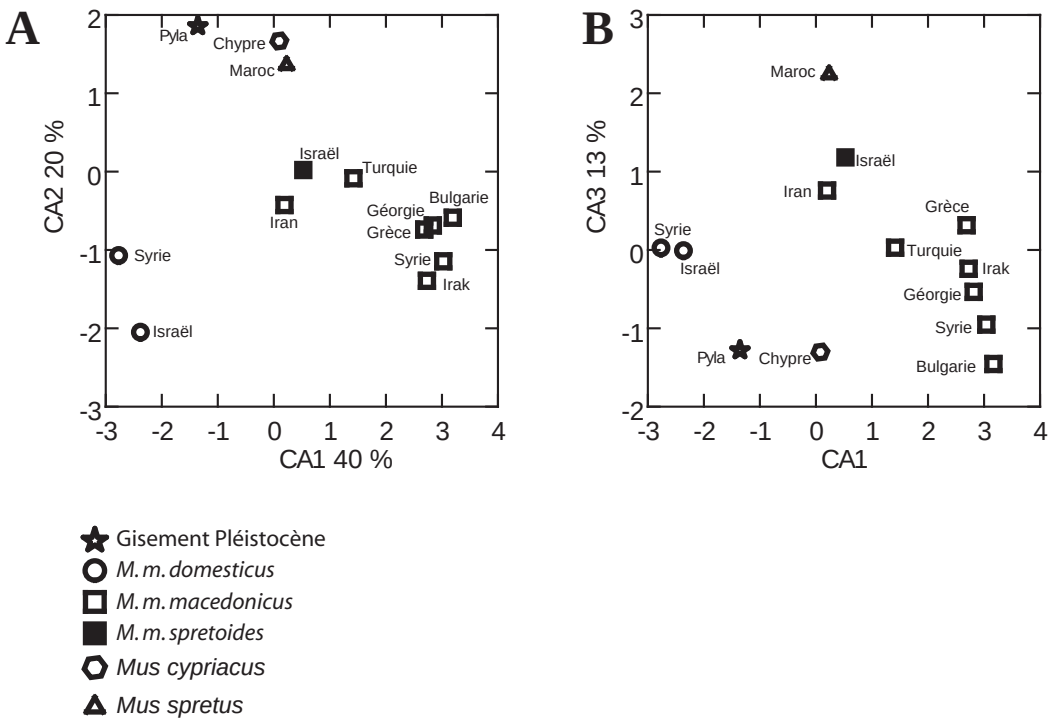


Figure 41 : Projection bivariée de la variable de forme (axe 1 de l'ACP sur les coefficients de Fourier non-normés) et de taille (log de l'aire de Ha1) des M_1 de Pyla 4 (Chypre).



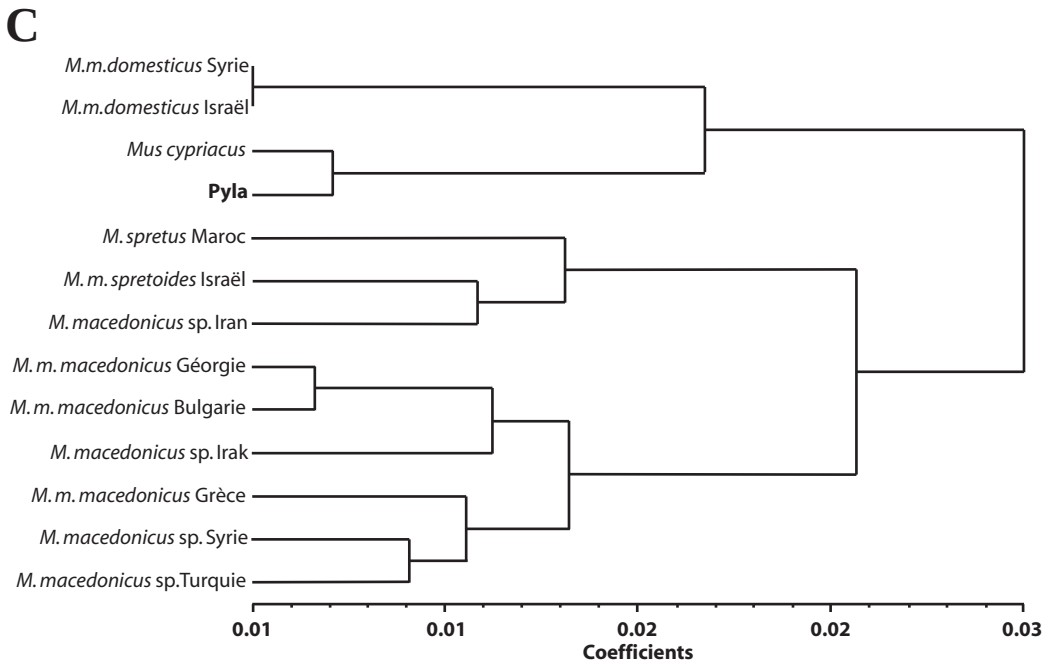


Figure 42 : Différenciation de la forme des M_1 de Méditerranée orientale et des fossiles de Pyla. **A** - Plan factoriel F1*F2 de l'AFD. **B** - Plan factoriel F1*F3 de l'AFD. **C** - Dendrogramme construit sur les distances euclidiennes selon l'algorithme UPGMA.

classification de l'UPGMA menée sur les distances euclidiennes qui ont été calculées à partir des mêmes individus que ceux de l'AFD (Fig. 42C).

Ces résultats sont des éléments concluants pour considérer que l'endémisme de *Mus cypriacus* est ancien et qu'il résulte probablement d'un événement de colonisation qui a eu lieu au cours du Pléistocène, peut-être à partir d'une souche ancestrale de *spretus* ou de *macedonicus*.

4.3.2. La terrasse d'El Wad : quel candidat pour la niche commensale ?

Pour déterminer la nature des souris natoufiennes d'El Wad qui, comme nous l'avons signalé lors de la présentation du matériel, sont mortes dans l'enceinte de l'habitat, nous avons utilisé les distances de Mahalanobis (*cf.* § 2.3.3.3.). Les groupes de référence pour la classification de chaque individu d'El Wad sont :

- DOM (*M. m. domesticus* d'Israël et de Syrie)
- MAC A (*Mus macedonicus macedonicus* de Géorgie, Bulgarie et Grèce)
- MAC B (*Mus macedonicus spretoides* d'Israël)

D'après l'AFD, ces trois groupes ont une M_1 dont la forme les distingue les uns des autres de façon hautement significative (Wilk's Lambda=0,08, *ddl1*=3, *ddl2*=155, *P*<0,0001). Si on prend en compte les matrices de classification des trois groupes, 98 % des individus sont correctement classés contre 90 % pour la matrice de classification réalisée par validation croisée (Jackknife) (Tab. 17).

A	***M.m.d***	**MAC A**	**MAC B**	**%correct**
M.m.d. (Syrie, Israël)	44	0	0	100
MAC A (Géorgie, Bulgarie, Grèce)	0	26	2	93
MAC B (Israël)	0	0	10	100
Total	44	26	12	**98**

B	***M.m.d***	**MAC A**	**MAC B**	**%correct**
M.m.d (Syrie, Israël)	43	0	1	98
MAC A (Géorgie, Bulgarie, Grèce)	0	24	4	86
MAC B (Israël)	1	2	7	70
Total	44	26	12	**90**

Tableau 17 : A : Matrice de classification des individus au sein des groupes qui serviront de modèle pour l'assignation des individus fossiles d'El Wad, avec le pourcentage de classement correct. B : matrice de classification par validation croisée (Jackknife).

Les groupes de référence constituent donc un référentiel suffisamment solide pour être utilisé à des fins de classement. En Annexe 3, nous présentons, pour chaque individu d'El Wad, sa distance de Mahalanobis par rapport au centre de chaque groupe de référence, suivie de la probabilité pour cet individu d'appartenir à ce groupe. D'après cette classification seulement deux individus sur 40 ont été classés comme proches de *M.m. domesticus*. Donc 95 % des individus d'El Wad sont attribués à l'espèce *Mus macedonicus sp*. Ces derniers sont assignés à 90 % à *Mus macedonicus spretoides.* Après un retour sur les images des molaires des deux individus classés comme *M.m. domesticus*, nous confirmons l'attribution de l'individu N7d 29 3 D, mais nous refusons la classification de l'individu N7d 29 4 D et considérons cet individu comme devant être assigné à l'espèce *Mus macedonicus spretoides*, en se basant sur sa forme quadrangulaire globale et sur la position du tE qui donne au lobe antérieur un forme plus carrée que chez *M. m. domesticus* (Fig. 43). Cette réassignation est confirmée par la projection sur les deux premiers axes de l'analyse canonique (84 %), avec l'individu N7d 29 3 D situé dans la gamme de variation de forme de *M. m. domesticus* (Fig. 44). Cette projection confirme également la proximité morphologique entre les fossiles d'El Wad et l'espèce sauvage actuelle d'Israël *Mus macedonicus spretoides.* Néanmoins une différence significative existe entre les deux formes (Wilk's Lambda=0,2536, *ddl1*=1, *ddl2*=84, *P*=0,005).

Donc, contrairement à toute attente et bien que présentes dans la niche commensale crée par le campement pérenne de la communauté natoufienne d'El Wad, les souris d'El Wad appartiennent vraisemblablement à l'espèce sauvage d'Israël *Mus macedonicus spretoides.* Ces résultats nous démontrent que l'adaptation à la niche commensale n'est pas l'apanage du groupe *musculus.* Il faut néanmoins mentionner la présence d'une souris qui appartient probablement à *M. m. domesticus.* Sa présence pourrait signifier qu'il existe une syntopie (même habitat) entre *M. m. spretoides* et *M. m. domesticus*, largement dominée par la première, à l'intérieur de l'habitat du Natoufien final. Il ne faut pas négliger néanmoins la possibilité d'une pollution de la couche du Natoufien récent soit par des ossements provenant de couches supérieures (bioturbation) soit par des ossements actuels.

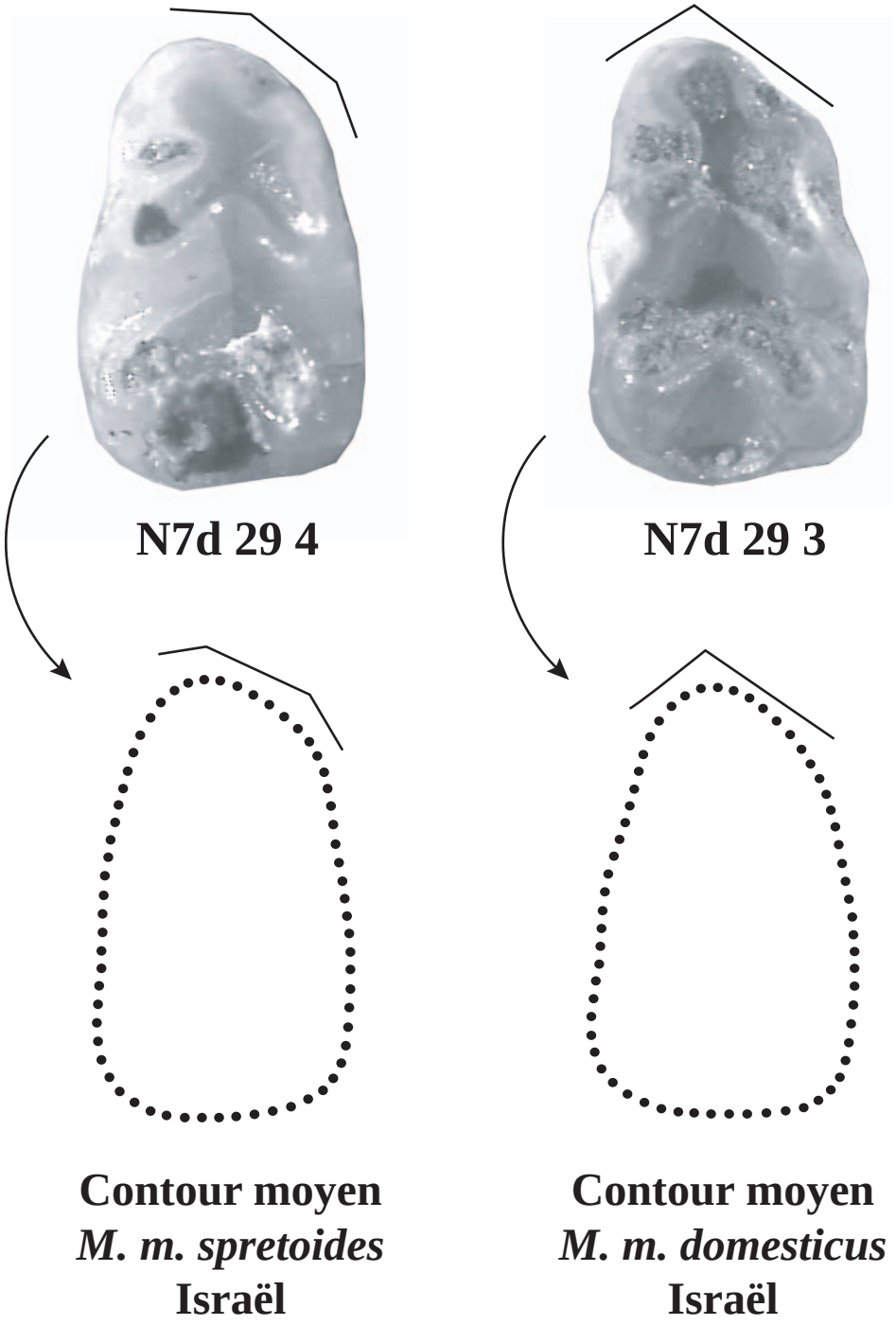


Figure 43 : Visualisation des formes dentaires. En haut : les M_1 droites des deux individus d'El Wad (N7d 29 4 et N7d 29 3) classés comme *M.m.domesticus* par les distances de Mahalanobis.
En bas : nous présentons les contours moyens des espèces actuelles du référentiel auquel nous avons estimé que les individus devait être réassignés, d'après la forme de la partie antérieure de la M_1.

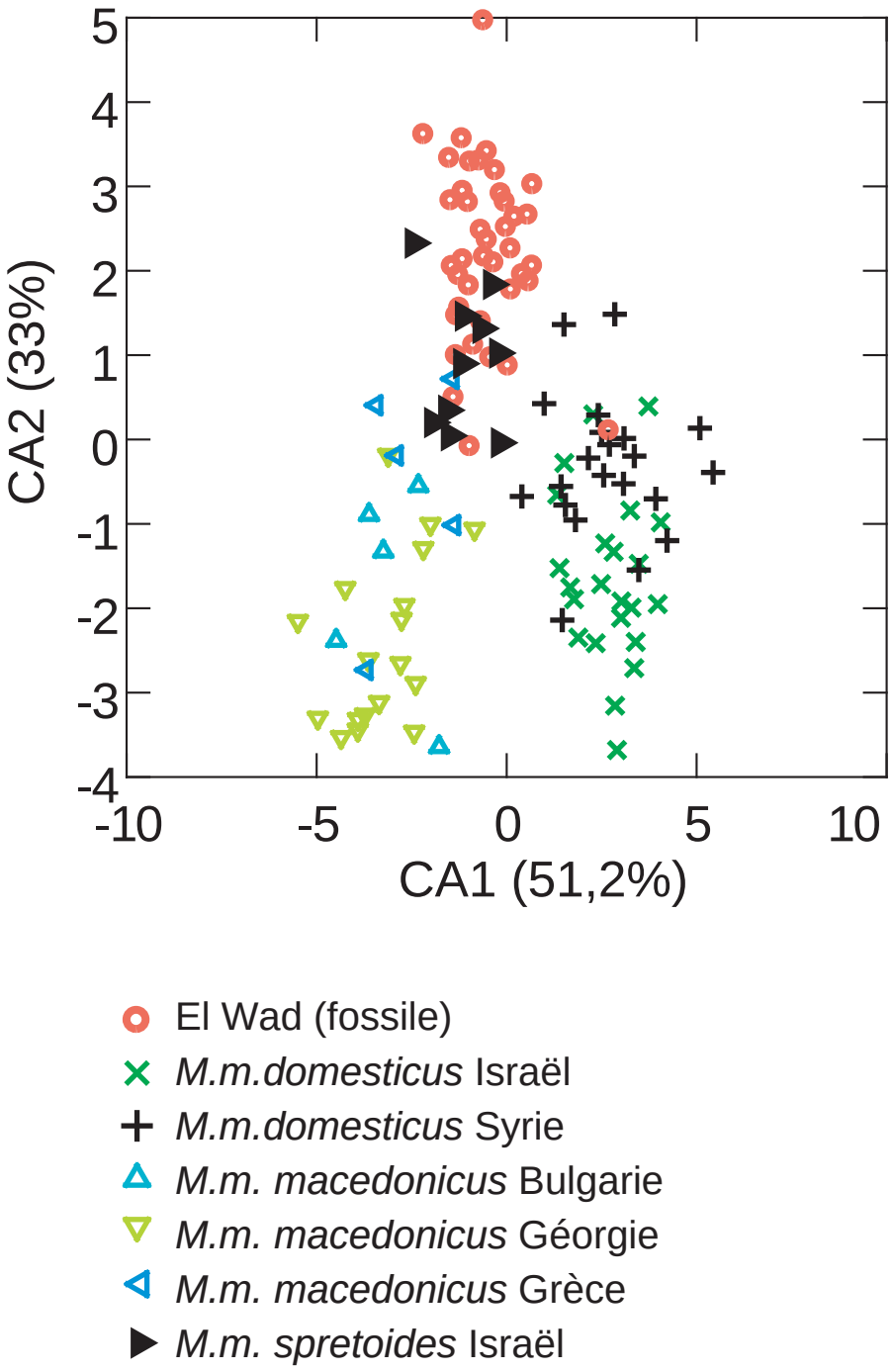


Figure 44 : Variation de la forme de la M_1 des individus d'El Wad et des souris actuelles de la partie orientale de l'aire circum-méditerranéenne d'après l'AFD sur les coefficients de Fourier.

4.3.3. Les souris des villages de plein air du Natoufien au PPNB

4.3.3.1. Du foyer continental….

Le classement des fossiles PPNA/PPNB continentaux selon les distances de Mahalanobis (Annexe 4) selon le référentiel décrit précédemment, indique que les rares individus issus des sites de Mureybet (N = 2), Jerf el Ahmar (N = 1) et Dja'dé (N = 6) ont tous été classés dans le groupe *Mus m. domesticus*. Le site plus récent de Çafer Höyük (N=68), contient 85 % de *Mus m. domesticus* contre 15 % de souris classées dans la forme sauvage (*M. macedonicus* sp.) avec 9 cas sur 10 attribués au morphotype du clade B *M. macedonicus spretoides*, actuellement limité à la région d'Israël.

D'après ces résultats, *Mus m. domesticus* est présente dans les villages de plein air de la vallée de l'Euphrate dès le Natoufien récent. Au PPNB moyen, à Çafer Höyük, elle est présente en abondance dans les hautes vallées. A la différence d'El Wad, où sa présence est anecdotique par rapport à *Mus macedonicus spretoides*, elle domine désormais complètement la niche commensale. Cette fois *Mus macedonicus spretoides* est réduite à la portion congrue. Il est intéressant de constater un phénomène de syntopie (=même habitat) entre ces deux espèces au sein de l'habitat alors que cette zone de contact se situe actuellement au niveau des champs cultivées (Auffray *et al.*, 1990b). L'accumulation des microvertébrés dans l'habitat de Çafer provient d'une même couche, il ne peut donc vraisemblablement pas s'agir d'un cumul de plusieurs niveaux correspondant à des évènements différents (occupation/abandon). A Çafer Höyük, nous serions au début du processus d'exclusion de *Mus macedonicus spretoides* de la sphère anthropique qui mènera à son refoulement aux marges extrêmes de cet espace, à savoir les zones cultivées, que l'on observe actuellement en Israël (Auffray *et al.*, 1990b).

A la lumière de ces quelques échantillons chronologiquement situés à la charnière entre la sédentarisation de sociétés de chasseurs-cueilleurs et des sociétés pleinement néolithiques, on peut considérer que la zone nucléaire du processus de néolithisation est colonisée par la souris grise sans retard par rapport au processus de diffusion culturelle. Si la souris s'inscrit dans l'environnement proche de l'homme sédentaire et agriculteur dans le foyer Proche Oriental, fait-elle partie du voyage qui mène les sociétés néolithiques à la conquête des milieux insulaires ?

4.3.3.2. …vers les îles….

4.3.3.2.1. L'incursion humaine tardiglaciaire à Chypre : Akrotiri

Les plus anciens fossiles de souris associés à un contexte anthropique chasseur-cueilleur pêcheur sur l'île de Chypre proviennent d'Aetokremnos-Akrotiri. La seule M_1 disponible a été classée selon les distances de Mahalanobis. Cette fois, les groupes de référence sont :

- DOM (*Mus m. domesticus* d'Israël, Syrie et Chypre)
- MAC A (*Mus macedonicus macedonicus* de Géorgie, Bulgarie et Grèce)
- MAC B (*Mus macedonicus spretoides* d'Israël)
- *Mus cypriacus*

Dans ce corpus de référence, 97 % des individus sont correctement classés selon la matrice de classification contre 86 % pour la matrice de classification réalisée en Jackknife (Tab. 18). Selon le classement de Mahalanobis, la probabilité la plus forte est associée au groupe *Mus cypriacus* (*P*=0.57). La souris présente à Akrotiri-Aetokremnos s'apparente significativement à la forme sauvage qui vit actuellement à Chypre (*Mus cypriacus*). Il n'y aurait apparement pas encore de souris grise à Chypre à cette époque, mais il ne s'agit que d'un individu pour un seul site. Il faut donc rester prudent et considérer qu'il s'agit d'une possibilité.

A	*M.m.d*	*M. cypriacus*	MAC A	MAC B	%correct
M.m.d (Syrie, Israël)	60	1	0	0	98
M. cypriacus	0	12	0	0	100
MAC A (Géorgie, Bulgarie, Grèce)	0	1	26	1	93
MAC B (Israël)	0	0	0	10	100
Total	60	14	26	11	**97**

B	*M.m.d*	*M. cypriacus*	MAC A	MAC B	%correct
M.m.d (Syrie, Israël)	56	2	2	1	92
M. cypriacus	1	9	1	1	75
MAC A (Géorgie, Bulgarie, Grèce)	1	3	23	1	82
MAC B (Israël)	1	1	1	7	70
Total	59	15	27	10	**86**

Tableau 18 : Matrice de classification avec pourcentage de classement correct (A). Matrice de classification par validation croisée (Jackknife) (B).

Si on complète le référentiel avec les souris pléistocènes de Pyla, la projection des deux premiers axes de l'AFD (73 %, Fig. 45) nous montre que les fossiles de Pyla, d'Akrotiri et les souris autochtones sauvages de Chypre sont morphologiquement très proches entre elles,

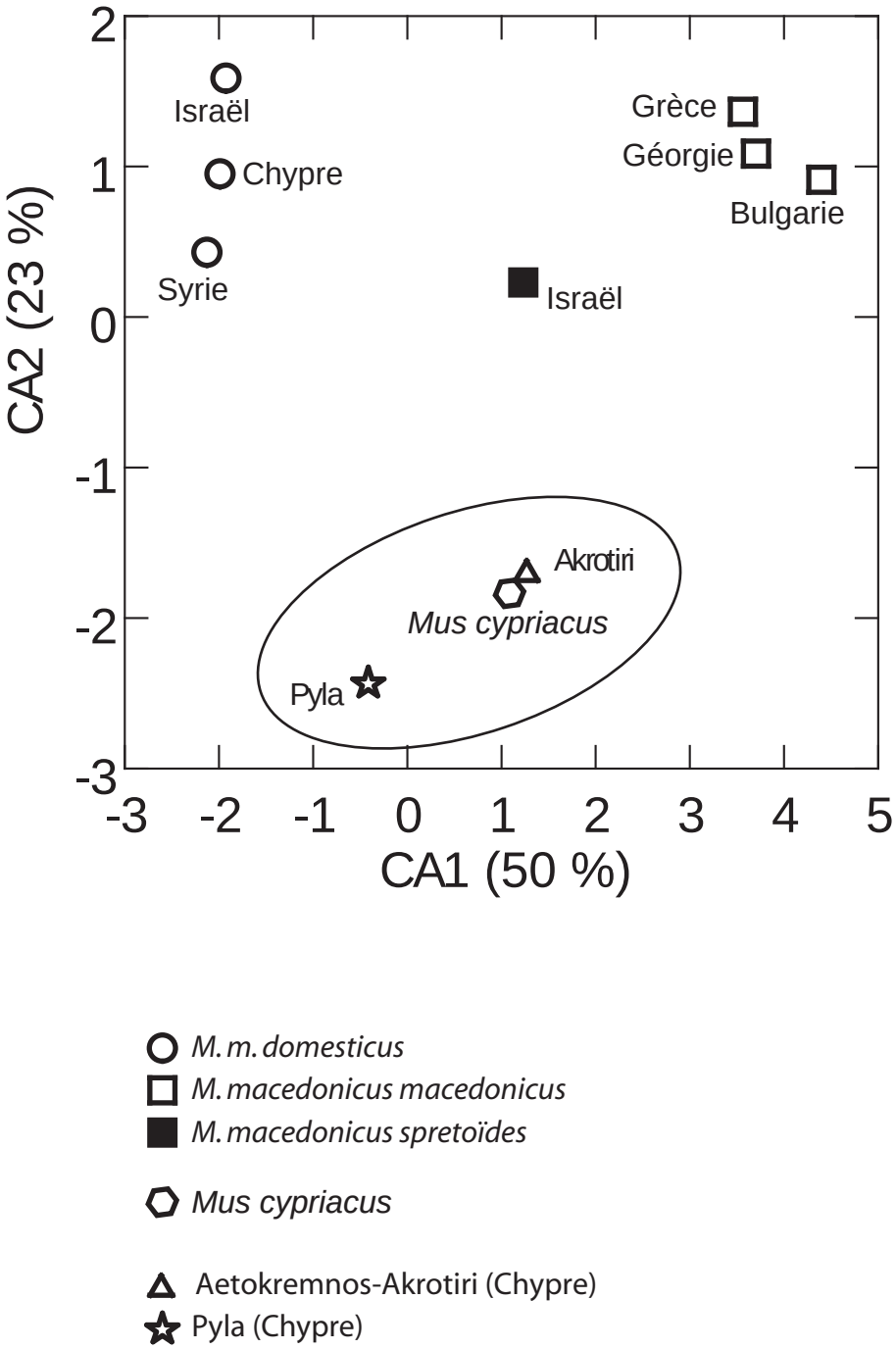


Figure 45 : Variation de la forme de la M_1 sur les deux premiers axes canoniques de l'AFD des souris sauvages actuelles du continent (*M. m. domesticus* et *Mus macedonicus*) et de Chypre (*Mus cypriacus*) et des souris fossiles des gisements paléontologique (Pyla) et archéologique (Akrotiri).

malgré une légère divergence des souris pléistocènes (Fig. 41). Il n'y a donc pas de souris grise à Aetokremnos comme l'avait signalé J.-C. Auffray (Simmons, 1999), mais il s'agirait non pas de *Mus macedonicus* mais de l'espèce endémique *Mus cypriacus*, présente sur l'île depuis le Pléistocène. La souris commensale n'aurait donc pas été introduite sur Chypre lors de visite de l'île par des groupes de chasseurs-cueilleurs mais il faut néanmoins rester prudent à ce sujet car nous n'avons qu'un seul site épipaléolithique.

4.3.3.2.2. La translocation de la souris à Chypre au Néolithique

-PUBLICATION 2-

Introduction involontaire de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) à Chypre dès le Néolithique précéramique ancien (fin IXe et VIIIe millénaire av. J.-C.).

Cucchi, T., J.-D. Vigne, J.-C. Auffray,

P. Croft, et E. Peltenburg.

Comptes Rendus Palevol (2002) **1** : 235-241.

C. R. Palevol 1 (2002) 235–241
© 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS. Tous droits réservés
S1631068302000337/FLA

Paléontologie humaine et préhistoire / Human Palaeontology and Prehistory

Introduction involontaire de la souris domestique *(Mus musculus domesticus)* à Chypre dès le Néolithique précéramique ancien (fin IXe et VIIIe millénaires av. J.-C.)

Thomas Cucchi[a]*, Jean-Denis Vigne[a], Jean-Christophe Auffray[b], Paul Croft[c], Edgar Peltenburg[c,d]

[a] *« Archéozoologie et histoire des sociétés », laboratoire d'anatomie comparée, ESA 8045, CNRS, Muséum national d'histoire naturelle, 55, rue Buffon, 75005 Paris, France*

[b] *Institut des sciences de l'Évolution (Isem), UMR 5554, CNRS, université Montpellier-2, place Eugène-Bataillon, 34000 Montpellier, France*

[c] *Lemba Archaeological Research Centre, Chypre*

[d] *Department of archaeology, Lemba archaeological research centre, The university of Edinburgh, Old high school, Edinburgh EH1 1LT, Scotland, Royaume-Uni*

Reçu le 18 mars 2002 ; accepté le 5 août 2002

Présenté par Yves Coppens

Abstract – Passive transport of the house mouse *(Mus musculus domesticus)* to Cyprus at the Early Preceramic Neolithic (late 9th and 8th millennia cal. BC). Sample scarcity and the need of a methodology well-suited to determination of archaeological specimens are responsible for the lack of information on the mechanism and on the ecological and anthropological conditions of the spread of the house mouse in Europe. We applied Fourier outline analysis to the lower first molars of mice from assemblages trapped in water wells from Early and Middle PPNB in Cyprus (Kissonerga–Mylouthkia). Results suggest that the house mouse was a part of the Neolithic ecological and cultural package introduced into the island by the very first agro-pastoral societies coming from the mainland. ***To cite this article: T. Cucchi et al., C. R. Palevol 1 (2002) 235–241.*** © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

house mouse / Preceramic Neolithic / Cyprus / commensalisms / Fourier analysis

Résumé – Les lacunes de connaissance concernant la diffusion de la souris commensale ainsi que les conditions écologiques et anthropologiques dans lesquelles elle s'est déroulée résultent du manque d'échantillons et surtout de l'absence d'une méthode de détermination adaptée aux assemblages archéologiques. À partir d'un assemblage de restes de souris piégées dans des puits à eau du PPNB ancien et moyen de Chypre (Kissonerga–Mylouthkia), nous avons traité les premières molaires inférieures en analyse de contour par transformées de Fourier. Les résultats montrent que la souris domestique faisait pleinement partie du bagage écologique et culturel néolithique transplanté sur l'île, par les toutes premières sociétés agro-pastorales venues du continent. ***Pour citer cet article : T. Cucchi et al., C. R. Palevol 1 (2002) 235–241.*** © 2002 Académie des sciences / Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

souris domestique / Néolithique précéramique / Chypre / commensalisme / analyse de Fourier

Abridged version

Although the house mouse (*Mus musculus*) is an emblematic model for evolutionary biologists, many aspects of the historical and ecological backgrounds of its phylogeography remain unknown [3]. Archaeozoological investigations of Israeli sites suggested that early epipalaeolithic settlements constituted a newly opened niche, which allowed this species

**Correspondance et tirés à part.*
Adresses e-mail : cucchi@mnhn.fr (T. Cucchi) ; vigne@mnhn.fr (J.D. Vigne) ; auffray@isem.univ-montp2.fr (J.C. Auffray) ; paulcroft@cytanet.com.cy (P. Croft) ; epeltenburg@ ed.ac.uk (E. Peltenburg).

to colonise the Near East, despite the competition with the resident wild-range mouse (*Mus macedonicus*) [2, 16]. Yet, from that period until the recent colonisation of western Europe at the Bronze Age, the steps of the house mouse colonisation of the Mediterranean area has remained poorly documented. This is due to the scarcity of recovered material and, the morphology of the numerous *Mus* species being conservative, to the difficulty for zooarchaeologists to identify sub-fossils mouse remains at species level.

Since the 1990's, excavations at Parekklisha–Shillourokambos [6] and Kissonerga–Mylouthkia [12] (Fig. 1) provided good evidence for Neolithic Cypriot occupations during the 9th and 8th millennia cal. BC, one millennium earlier than the previously earliest known Neolithic phase on Cyprus, i.e. the Khirokitia phase. The cultural traits of these early farmers clearly originated in the mainland PPNB Neolithic cultures. They testify very early dispersal of agro-pastoral life from the Levant.

Fills of two deep wells at Kissonerga–Mylouthkia yielded the first large and earliest sample of mouse remains to be collected on Cyprus. The wells are radiocarbon dated to the late 9th and to the 8th millennia BC. These assemblages provide the opportunity of establishing if the house mouse had already been artificially transferred from the mainland to the island together with the cultural and ecological package. To resolve these questions, the identification of mice remains must be ascertained with a powerful and objective analytical tool: the geometric morphometric.

Prior to the morphological study, taphonomic analysis [1] has demonstrated that most or even all remains come from small vertebrates naturally trapped by falling into the wells. Thus, the assemblages can be considered as representative of the natural environment in the immediate vicinity of the wells, and usable for a phylogeographic approach.

The anterior part of the first lower molar tends to be trilobic in *Mus musculus domesticus* and tetralobic in *Mus macedonicus* [10], so we tried to distinguish this species by the outline shape analysis of the M_1 in occlusal view, by elliptic Fourier transforms [13]. The Fourier coefficients datasets (shape-representative variables) provided by each outline have been treated by Principal Component Analysis (PCA). In order to display the relationships among group means relative to within-group variation, multivariate analysis of variance (MANOVA's) was performed on the three first PCs, which together represented 58% of the total variation.

The two first PCs (Fig. 3) provided a clear morphological discrimination between the outline shapes of the two extent species from Israel (the distinction between these two groups on Cyprus did not occur on these two PCs). For fossils, two different groups appeared, which clearly matched the two species from Israel: the B fossil group superimposed with the cluster of the present-day *M. m. domesticus* and the A< fossil group, though more variable, included present-day *M. macedonic*us, and presented globally the same shape (Fig. 2). The results obtained with MANOVAs were consistent with those obtained with PCA.

These results suggested the existence of two mice species trapped in Mylouthkia's wells, which lived in the margin of the site in a syntopic way. The strong morphological proximity of the B group with the modern house mouse from Israel suggests the presence of the commensal form in Cyprus from the end of 9th millennia in Mylouthkia.

Since geological and palaeontological data provide persuasive Quaternary land bridge [7], natural immigration is quite improbable. On the other hand, this period corresponds to increasing anthropogeneous immigrations of mammals in Mediterranean islands [26]. Therefore, we can regard the immigration of house mouse onto Cyprus as an unintentional introduction that accompanied the ecological and cultural package of the first Neolithic pioneers from the Continent. This implies the transport of vegetable foods from the mainland inside sizeable boats and quite intensive navigation.

Interpreting the A group is trickier. It could be either a late survival of one of the two known Pleistocene endemics species [5], or the evidence of the current Cypriot species, *Mus macedonicus*, introduced a long time after the extinction of Pleistocene natives. Slight morphological differences with Israeli *M. macedonicus* could be due either to the foundation effect or to a different geographical source, considering that the *M. macedonicus* morphological variability is still unknown. In the light of what we know about the Pre-Neolithic human occupation of Cyprus, its presence could be linked to an unintentional introduction by hunters–gatherers–fishers, just like those of Akrotiri–Aetokremnos [15]. The absence of links with continental genetic pool could explain this morphological drift. Whatever the origins of this second mouse, if it was present before the house mouse, it could have occupied the vacant commensal niche prior to its competition with the latter.

1. Introduction

Bien que la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) soit un modèle privilégié pour les études biomédicales et évolutives, l'arrière-plan historique et écologique de sa phylogéographie demeure mal connu [3]. Les études archéozoologiques menées sur le site natoufien d'Hayonim (Israël) suggèrent que les villages sédentaires des sociétés épipaléolothiques, avec leur mise en réserve des denrées, aient constitué une nouvelle niche, qui permit à cette espèce de coloniser tout le Proche-Orient, malgré sa compétition avec l'espèce sauvage autochtone (*Mus macedonicus*) [2, 16]. À partir de cet instant et jusqu'à la colonisation de toute l'Europe à l'âge du bronze, les étapes de la colonisation de l'aire méditerranéenne par la souris domestique sont très mal documentées.

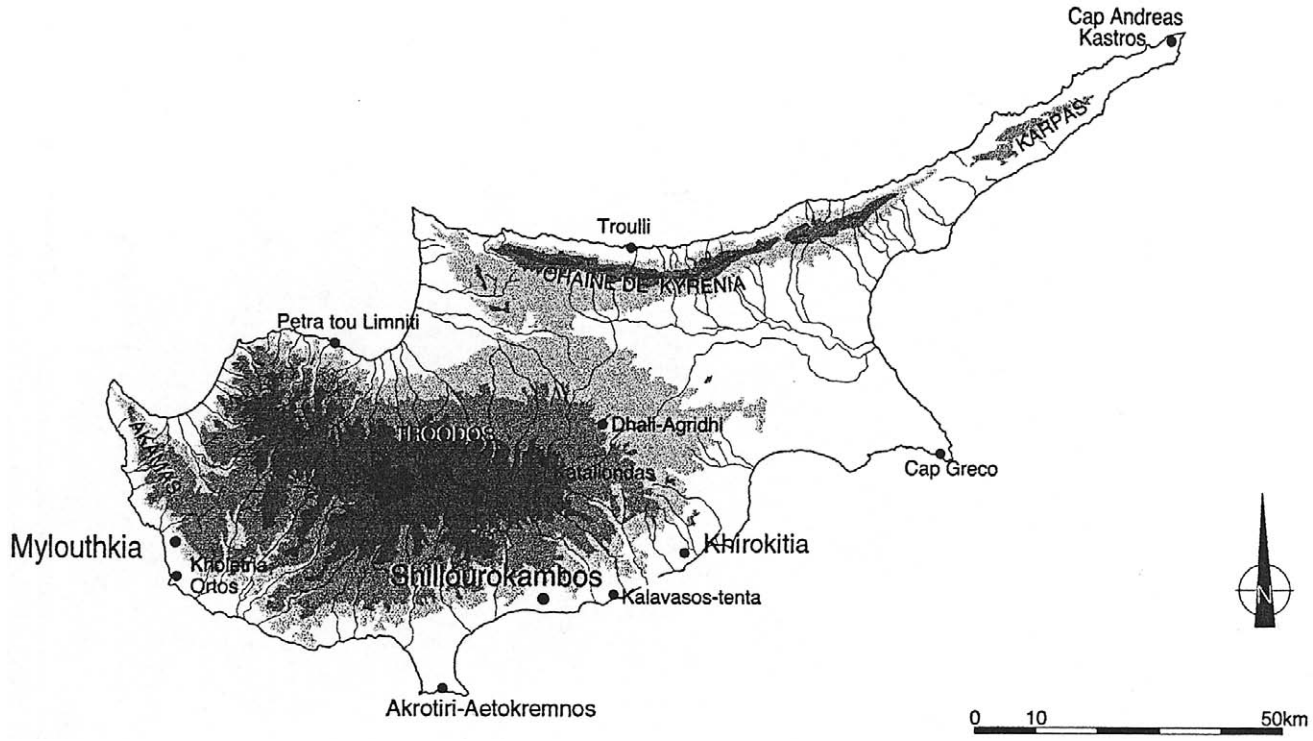


Fig. 1. Localisation du site de Mylouthkia et des principaux sites du Néolithique précéramique chypriote.

Fig. 1. Location of Mylouthkia's site and of the main Preceramic Neolithic sites of Cyprus.

Les données biogéographiques, génétiques et archéozoologiques suggèrent une corrélation entre la répartition actuelle des deux sous-espèces commensales de souris et les deux courants européens de diffusion au Néolithique des plantes et animaux domestiques depuis le Proche-Orient. Cependant, dans le registre faunique des grandes îles méditerranéennes, la souris domestique n'a jamais été signalée avant l'âge du fer [19]. Plutôt que l'absence effective de l'espèce lors des phases anciennes de colonisations néolithiques des milieux insulaires, ce constat résulte davantage de la rareté des opérations de collecte des microrestes archéologiques selon des méthodes appropriées et de l'incapacité des méthodes morphologiques traditionnelles à préciser le statut spécifique des fossiles, en raison de la grande homogénéité morphologique des différentes espèces de souris [11].

Depuis le début des années 1990, les fouilles à Parekklisha–Shillourokambos [6] et Kissonerga–Mylouthkia [12] (Fig. 1) ont révélé l'existence d'une occupation néolithique à Chypre entre le IXe et le VIIIe millénaire av. J.-C., devançant d'un millénaire la phase précéramique bien connue de Khirokitia [9]. En livrant un important assemblage de muridés, Mylouthkia offrit l'opportunité de tester une progression conjointe de la souris domestique et du Néolithique.

2. Le site de Kissonerga–Mylouthkia

Les fouilles des années 90, menées sur la côte ouest de l'île, sous la direction du Lemba's Archaeological Project de l'université d'Édimbourg (Royaume-Uni), ont mis en évidence neuf structures appartenant au Néolithique précéramique : cinq puits, dont trois ont été fouillés, une structure semi-souterraine curviligne et trois fosses. Avec l'ensemble des données archéologiques, ces structures ont été interprétées comme appartenant à la zone d'activité périphérique d'un village qui n'a pas été retrouvé et suggère un espace autour des puits lié à des activités restreintes, tournées vers la préparation et la consommation de ressources marines [12].

Les structures marquantes de ce site sont les deux puits à eau cylindriques (116 et 133) creusés sur 8 m pour le plus profond. Les datations radiométriques sur graines carbonisées les séparent d'un millénaire : le puits 116 appartenant à la fin du IXe millénaire av. J.-C. (9315 + 60, 9235 + 70, 9110 + 70 BC) et le puits 133 à la fin du VIIIe millénaire (8185 + 55, 8025 + 65 BC).

L'analyse taphonomique de notre assemblage [1] indique une accumulation par piégeage naturel des microvertébrés tombés dans les puits, alors que ces derniers étaient encore utilisés comme source d'eau. Le

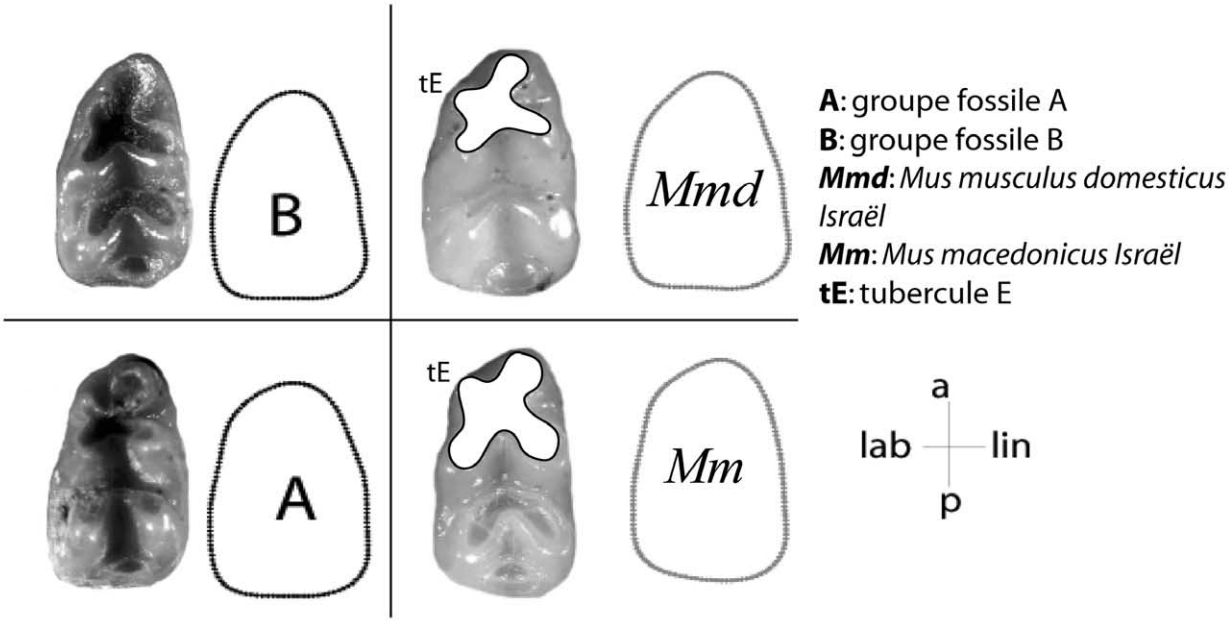


Fig. 2. Visualisation des formes consensus à l'aide des contours moyens, obtenus par transformées inverses de Fourier, avec, en regard, les individus les plus représentatifs de chaque groupe. La distinction des formes tri- et tétralobées de la table d'usure antérieure des M_1 a été soulignée sur les souris actuelles d'Israël. **a** = antérieur, **p** = postérieur, **lab** = labial, **lin** = lingual.

Fig. 2. Display of reconstructed outlines obtained from inverse Fourier transforms opposite to the most representative individuals from each group. On the M_1 anterior tooth wear, the distinction of the tri- and tetralobe shape has been underlined on current Israeli mice. **a** = anterior, **p** = posterior, **lab** = labial, **lin** = lingual.

piégeage naturel sélectionnant de manière aléatoire les espèces vivant à proximité des puits, l'assemblage de muridés de Mylouthkia peut donc être considéré comme représentatif de leur environnement immédiat, c'est-à-dire d'une périphérie d'habitat humain.

3. Matériel et méthodes

Quarante et une premières molaires inférieures (M_1) fossiles de Mylouthkia ont été analysées (puits 116 : $N = 29$; puits 133 : $N = 12$).

Le référentiel insulaire a été constitué à partir du contenu de pelotes de réjection de chouettes effraies (région du Kourion).

Le référentiel continental comporte 19 individus piégés en Israël et conservés à l'Institut des sciences de l'évolution de l'université Montpellier-2. Leur appartenance à *M. m. domesticus* (11 individus) ou *M. macedonicus* (huit individus) fut établie par analyse électrophorétique des protéines sanguines et par caractérisation de l'ADN mitochondrial (*D-loop*) (A. Orth, J.-C. Auffray, F. Bonhomme, en préparation).

Le coefficient zygomatique [11], paramètre ostéologique classiquement employé dans la discrimination inter-spécifique des souris, n'est pas adaptable au matériel fossile, dans lequel cette partie anatomique est rarement conservée. En revanche, la première molaire inférieure se conserve bien en contexte archéologique et permet de distinguer *M. m. domesticus* de *M. macedonicus* par la forme respectivement tri- et tétralobée de sa table d'usure [10], due au faible développement du tubercule tE chez *domesticus* (Fig. 2). La variation du stade d'usure rendant la distinction visuelle très délicate, nous avons cherché à saisir cette subtile différence par l'analyse de la conformation du contour externe de la couronne de la dent en vue occlusale, projeté en deux dimensions.

La méthode morphométrique utilisant les transformées de Fourier [8, 14] a démontré depuis longtemps son aptitude à décrire des contours particulièrement complexes, notamment dans le domaine de la paléontologie des muridés [13]. Nous l'avons appliquée ici pour la première fois à du matériel archéozoologique selon la procédure décrite en détail par Renaud et al. [13]. Pour résumer, les contours des dents sont digitalisés à l'aide d'une caméra numérique et décomposés en matrices de coordonnées bidimensionnelles de 64 points équidistants (OPTIMAS v.5.0). Les transformées de Fourier sont une somme de fonctions, les harmoniques, qui, au fur et à mesure que leur rang augmente, décrivent avec une précision croissante les détails de la

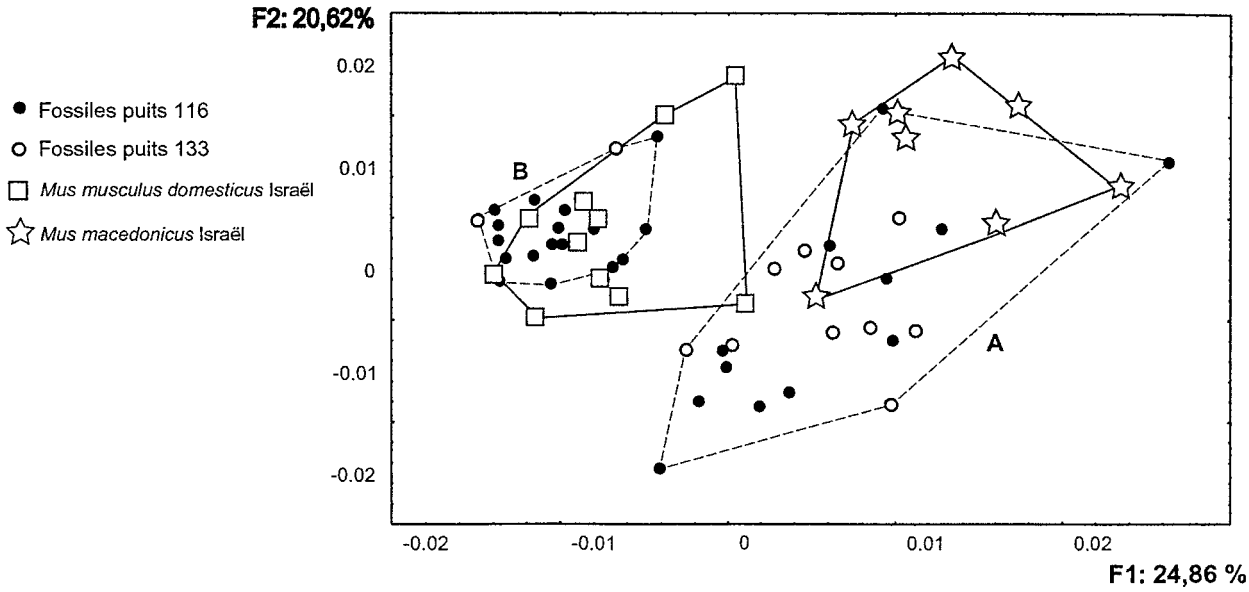


Fig. 3. Plan de projection F1 × F2 de l'analyse en composante principale réalisée à partir des matrices de variance–covariance des coefficients de Fourier (harmoniques 2 à 7) des souris actuelles d'Israël et des souris néolithiques précéramiques de Mylouthkia.

Fig. 3. First two factorials axes of Principal Component Analysis obtained from the variance–covariance matrix of Fourier coefficient (harmonics 2 to 7) for current house mouse of Israel and fossil ones from Mylouthkia.

forme de ces contours. Chaque harmonique est elle-même définie par quatre coefficients, qui ont été extraits à l'aide du programme NTSYS-pc v.2. Selon les recommandations de [13], les harmoniques zéro et un sont exclues de l'analyse, car peu informatives ou peu fiables, et le calcul du coefficient de variation de l'amplitude des 30 premières harmoniques pour deux individus a permis de déterminer que seules les six harmoniques suivantes devaient être conservées pour l'analyse. Le traitement multivarié des coefficients de Fourier a été réalisé par l'analyse en composantes principales (ACP) des matrices de variance–covariance des 24 coefficients. Des modèles de MANOVAs (analyses des variances multivariées) ont été utilisés afin de tester simultanément, sur les trois premières composantes principales représentant 58% de variabilité globale, la différence entre les espèces (*M. m. domesticus* contre *M. macedonicus*), leurs origines géographiques (Chypre contre Israël) ou leurs époques (Actuel contre Néolithique). Les contours moyens représentant chaque espèce actuelle ou groupe morphologique fossile ont été réalisés à l'aide des transformées de Fourier inverses.

4. Résultats

La Fig. 3 présente le plan de projection FI × F2 (45% de la variance) de l'ACP. On observe que les contours des dents des souris actuelles d'Israël se projettent en deux nuages disjoints selon F1, exprimant une différence morphologique entre *M. m. domesti*cus (valeurs négatives) et *M. macedonic*us (valeurs positives). Les projections des dents fossiles sont également scindées en deux nuages structurés selon F1, ce qui signifie qu'il existe aussi, pour les souris de Mylouthkia, une hétérogénéité dans la conformation de leur première molaire. L'un de ces deux groupes (B) se superpose à celui de la souris domestique d'Israël. Le deuxième nuage (A) englobe presque totalement celui des *M. macedonicus* d'Israël, mais en déborde largement vers le pôle négatif de l'axe 2. Les dents des puits 116 et 113 se partagent équitablement entre les groupes fossiles A et B. En revanche, il n'y a pas de structuration évidente, sur ces axes, pour le référentiel chypriote. La différence morphologique des M_1 entre les souris actuelles de Chypre ne se structure pas selon les mêmes variations que pour celles d'Israël ou de Mylouthkia. Une évolution insulaire pourrait en être la cause, car, analysées séparément (résultats non présentés ici), les données du référentiel chypriote se structurent davantage. C'est pourquoi, pour plus de clarté, nous n'avons pas représenté le référentiel chypriote actuel sur le plan factoriel FI × F2.

Ces résultats sont corroborés par les MANOVAs, qui montrent, d'une part, que les morphologies dentaires de *domesticus* et *macedonicus* actuelles d'Israël sont significativement différentes (Wilk's Lambda = 0,19 ; ddl (3,15) ; $p < 0{,}001$) et, d'autre part, que le référentiel chypriote diffère significativement du référentiel d'Israël

(Wilk's Lambda = 0,77 ; ddl (3,35) ; $p = 0{,}003$) et également du lot de dents fossiles (Wilk's Lambda = 0,86 ; ddl (3,86) ; $p < 0{,}004$).

La Fig. 2 permet de visualiser les variations morphologiques du contour, signifiées par les coefficients de Fourier dont le taux de corrélation avec les deux premières composantes principales est le plus fort. Schématiquement, nous observons une opposition entre des dents à forte concavité antéro-labiale, caractéristiques du groupe *M. m. domesticus*, et des dents plus rectangulaires et massives, avec un contour antéro-labial fortement dévié par le tubercule tE, caractéristiques du groupe *M. macedonicus*.

La proximité morphologique des contours du groupe fossile B et de la souris domestique d'Israël a donc permis de mettre en évidence la présence de la souris commensale à Mylouthkia dés la fin du IXe millénaire av. J.-C. Cependant, la nature de son immigration se discute.

5. Discussion

Tout d'abord, les données géologiques et paléontologiques excluent l'existence d'un pont continental entre Chypre et le continent, même durant les plus fortes régressions glaciaires du Pléistocène [7]. En outre, le taux d'immigration naturel pour les îles « vraies » de la Méditerranée a été estimé à moins de 1% pour le plus fort [19]. Enfin, d'un point de vue écologique, lors de l'augmentation anthropogène des flux immigrants de mammifères sur les îles méditerranéennes de l'Holocène (taux de 20 à 30 fois supérieur), la composition taxinomique des micromammifères introduits n'inclut que des espèces commensales ou anthropophiles [17]. Par conséquent, la souris domestique précéramique de Mylouthkia résulte très probablement d'une introduction involontaire lors de la colonisation de l'île par les pionniers néolithiques. Celle-ci a vraisemblablement été embarquée dans les navires en partance pour Chypre en même temps que les stocks de grains et de légumineuses, comme un élément du bagage écologique et culturel introduit à Chypre par les Néolithiques du PPNB ancien/moyen [20, 21]. Sa proximité morphologique avec la population continentale peut induire également que les échanges île/continent connaissaient une intensité suffisante pour contenir les modifications phénotypiques très rapides en contexte insulaire.

La présence d'une seconde espèce (groupe fossile A), proche de *M. macedonicus*, est plus difficile à interpréter. On ne peut pas écarter l'éventualité qu'il s'agisse de la persistance, à l'Holocène, de l'une des deux formes endémiques connues du Pléistocène supérieur de Chypre [5]. Cependant, comme pour *M. m. domesti*cus, la présence du groupe fossile A dans les dépôts précéramiques de Mylouthkia pourrait tout aussi bien résulter d'une introduction récente de *M. macedonic*us à partir du continent, après l'extinction des formes fossiles. Il est en effet envisageable que *M. macedonicus*, à l'instar de *M. spretus*, présente un commensalisme sporadique et transitoire, qui aurait pu l'amener à coloniser Chypre par transport passif, comme *M. spretus* l'a vraisemblablement fait pour la colonisation des Baléares. La légère différence entre la morphologie continentale de *M. macedonic*us et celle du groupe fossile A pourrait résulter d'un effet de fondation, ou bien d'une origine géographique sensiblement différente, la variabilité morphologique des *M. macedonic*us néolithiques du Proche-Orient et d'Anatolie étant totalement inconnue. Elle pourrait aussi résulter d'une introduction holocène fortuite, peut-être liée à la fréquentation de l'île par des chasseurs-cueilleurs, tels ceux mis en évidence à Akrotiri–Aetokremnos au Xe millénaire av. J.-C. [15]. L'ancienneté de ces populations de souris insulaires et l'absence de lien avec le *pool* génique continental durant plusieurs siècles avant l'implantation néolithique pourraient expliquer leur forte dérive morphologique par rapport aux populations continentales.

Quelle que soit leur origine, si elles ont préexisté à *M. m. domesti*cus, ces souris chypriotes du groupe fossile A peuvent avoir occupé la niche commensale dès les phases initiales du Néolithique chypriote, ce qui signifie que *M. macedonicus* serait une espèce potentiellement commensale, comme peut l'être le mulot en l'absence de la souris domestique [18]. Après l'introduction de cette dernière, en revanche, on peut envisager un partage du territoire comparable à celui qu'on observe aujourd'hui en climat méditerranéen [4] : *M. m. domesti*cus vit à forte proximité des occupations humaines et dans les champs, alors que *M. macedonic*us se rencontre en dehors de toute occupation humaine. La seule zone syntopique possible se situe donc au niveau des aires cultivées. La coexistence de ces deux taxons dans les puits de Mylouthkia viendrait donc confirmer l'hypothèse archéologique d'une zone périphérique de l'habitat.

Remerciements. Nous témoignons notre reconnaissance à C. Denys et à M. Baylac (PPF, MNHN) ainsi qu'à P. Gérard (Collège de France) et S. Bailon.

Références

[1] P. Andrews, Owls, Caves and Fossils, British Museum (Nat. Hist.), London, 1990, pp. 231.

[2] J.-C. Auffray, E. Tchernov, E. Nevo, Origine du commensalisme de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) vis-à-vis de l'homme, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II 307 (1988) 517–522.

[3] J.-C. Auffray, F. Vanlerberghe, J. Britton-Davidian, The House Mouse Progression in Eurasia: a paleontological and archaeozoological approach, Biol. J. Linn. Soc. 41 (1990) 13–25.

[4] J.-C. Auffray, E. Tchernov, F. Bonhomme, G. Heth, S. Simson, E. Nevo, Presence and ecological distribution of *Mus musculus domesticus* and *Mus spretoïdes* in Israel. Circum-mediterranean vicariance in the genus *Mus*., Z. Saügetierkunde 55 (1990) 1–10.

[5] G.J. Boekschoten, P.Y. Sondaar, On the fossil mammalia of Cyprus, Proc. Kononklijke Nederlandse Akad. van Wetenschappen, Amsterdam, Ser. B 75 (1972) 306–308.

[6] J. Guilaine, F. Briois, J.-D. Vigne, I. Carrère, Découverte d'un Néolithique précéramique ancien chypriote (fin IXe, début VIIIe millénaires cal. BC), apparenté au PPNB ancien/moyen du Levant nord, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIa 330 (2000) 75–82.

[7] A. Knapp, S. Held, S. Manning, The prehistory of Cyprus: problems and prospects, J. World Prehistory 377 (1994) 377–453.

[8] F.P. Kuhl, C.R. Giardina, Elliptic Fourier features of a closed contour, Comput. Graph. Image Process. 18 (1982) 259–278.

[9] A. Le Brun, Fouilles récentes à Khirokitia (Chypre). 1983–1986, Éditions « Recherche sur les grandes civilisations », Mémoires 41, ADPF, Paris, 1989.

[10] P. Orsini, Facteurs régissant la répartition des souris en Europe : intérêt du modèle souris pour une approche des processus évolutifs, thèse, université Montpellier-2, 1982.

[11] P. Orsini, F. Bonhomme, J. Britton-Davidian, H. Croset, S. Gerasimov, L. Thaler, Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe centrale et orientale. II : Critères d'identifications, répartitions et caractéristiques écologiques, Z. Saügetierkunde 48 (1983) 86–95.

[12] E. Peltenburg, P. Croft, A. Jackson, C. McCartney, M.A. Murray, Well-established colonists: Mylouthkia 1 and the Cypro-pre-Pottery-Neolithic B, in: S. Swiny (Ed.), The earliest Prehistory of Cyprus. From colonization to exploitation, American School of Oriental Research Institute, 2001, pp. 61–94.

[13] S. Renaud, J. Michaux, J.-J. Jaeger, J.C. Auffray, Fourier analysis applied to Stephanomys (Rodentia, Muridae) molars: non progressive evolutionary pattern in gradual lineage, Paleobiology 22 (2) (1996) 255–265.

[14] F.J. Rohlf, J.W. Archie, A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera: Culcidae), Syst. Zool. 33 (3) (1984) 302–317.

[15] A.H. Simmons, Faunal extinction in an island society, Kluwer Academic/Plenum Publishers, New York, Boston, Dordrecht, Londres, Moscou, 1999.

[16] E. Tchernov, Biological evidence for human sedentism in southwest Asia during the Natufian, in: O.B.-Y.F.R. Valla (Ed.), The Natufian Culture in the Levant, Archaeological Series 1, International Monographs in Prehistory, 1991, pp. 315–340.

[17] J.-D. Vigne, Les transferts anciens de mammifères en Europe occidentale : histoires, mécanismes et implications dans les sciences de l'homme et les sciences de la vie, in: L. Bodson (Ed.), Colloque d'histoire des connaissances zoologiques, université de Liège, 1994.

[18] J.-D. Vigne, Les micromammifères au Néolithique final à Clairvaux-MM et à Chalain 3 : contribution à l'histoire du commensalisme, in: P. Pétrequin (Ed.), Les sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-Lacs et de Chalain (Jura), 3, Chalain station 3, 3200–2900 av. J.-C., Maison des Sciences de l'Homme, Paris, 1997, pp. 717–722.

[19] J.-D. Vigne, The large 'true' Mediterranean as a model for the Holocene human impact on the European vertebrate fauna? Recent data and new reflections, in: N. Benecke (Ed.), The Holocene history of the European vertebrate fauna. Modern aspects of research (Workshop, 6–9 April 1998, Berlin), Deutsches Archäologisches Institut, Eurasian-Abteilung, Berlin, 1999, pp. 295–322.

[20] J.-D. Vigne, I. Carrère, J.-F. Saliège, A. Person, H. Bocherens, J. Guilaine, F. Briois, Predomestic cattle, sheep, goat and pig during the late 9th and the 8th millennium cal. BC on Cyprus: preliminary results of Shillourokombos (Parekklisha, Limassol), in: A.M.C.M. Mashkour, H. Buitenhuis, F. Poplin (Eds.), Archaeozoology of the Near East IV, 4th Int. Symp. Archaeozology of southwestern Asia and Adjacent areas, ASWA, Paris, juin 1998, Archaeological Research and Consultancy (Publicaties 32), Groningen, 2000, pp. 52–75.

[21] G. Willcox, Présence des céréales dans le Néolithique précéramique de Shillourokambos à Chypre : résultats de campagne, Paléorient 26 (1) (2001) 129–135.

Discussion de l'article.

Cet article, paru il y a plus de deux ans, nécessite de ce point de vue un commentaire critique. Malgré son ancienneté, nous avons décidé de l'intégrer dans le corps de cette thèse car il répondait à l'une des questions que nous nous étions posée : la colonisation néolithique des milieux insulaires « vrais » permet-elle l'immigration et l'implantation d'une population viable de souris commensale dès le début de son processus ? A cette question, l'article répond par l'affirmative avec des arguments fiables sur le fait qu'il s'agisse sans ambiguïté de la sous-espèce commensale mais aussi que l'homme a fourni le vecteur de cette immigration. Cependant, le choix du terme «introduction involontaire » pour décrire cette immigration artificielle n'est pas adapté. La typologie des activités humaines à l'origine des invasions biologiques récemment établie (Pascal *et al.*, sous presse) nous invite à bannir cette expression. Dans le cas de Chypre, où l'homme fournit le vecteur (support physique mobile) de l'immigration de l'espèce invasive, ici la souris grise, il ne s'agit pas d'une introduction mais d'une « translocation », c'est-à-dire d'un « transport des fondateurs des futures population allochtones (exotique, exogène, étrangère) hors de l'aire de répartition initiale de l'espèce ». Nous avons ensuite qualifié cette translocation d' « involontaire ». Toujours selon Pascal *et al*. (sous presse), la dichotomie des translocations d'origine humaine se pose non pas en volontaire/involontaire mais selon leur caractère intentionnel ou accidentel. Comme nous n'avons pas pu identifier les motivations des premières sociétés néolithiques susceptibles d'expliquer la translocation de la souris commensale à Chypre, il s'agirait d'un phénomène aléatoire. Cependant, nous ne pouvons exclure un transfert délibéré de souris de compagnie prélevées par l'homme dans la nature et maintenues en captivité puis relâchées à Chypre. Néanmoins, nous privilégierons le premier cas car il nous semble plus vraisemblable en attendant de nouveaux éléments. Donc, s'il fallait redonner un titre à cette publication nous l'intitulerions cette fois « Translocation accidentelle de la souris commensale (*Mus musculus domesticus*) à Chypre dès le Néolithique précéramique ancien ».

Un deuxième point critiquable de cette publication, toujours à mettre au compte de son ancienneté, concerne la deuxième espèce de souris fossile sympatrique de *domesticus* à Mylouthkia : le groupe A. La discussion est en décalage avec nos résultats concernant la diversité actuelle des souris de Chypre puisque nous considérions, à l'époque où nous avons publié ces données, que *Mus macedonicus* vivait sur l'île en sympatrie avec la forme commensale. Or nous savons maintenant que c'est *Mus cypriacus*, une nouvelle espèce autochtone de souris, qui vit actuellement en sympatrie avec *domesticus*, qui l'exclut, par

compétition, des biotopes en dehors des installations humaines et qui est présente sur l'île depuis le Pléistocène.

Nous terminerons le commentaire critique de cette publication en mentionnant les *errata* :

- p. 237, col. 2, ligne 20-21 : lire « BP » à la place de « BC »
- p. 240, col. 1, ligne 9 : « convexité » au lieu de « concavité »
- p. 240, col. 1, ligne 27 : lire « 1 pour 1000 ans » au lieu de « 1% »

4.3.3.2.3. Evolution des populations commensales à Chypre

A Mylouthkia, nous avons trois accumulations en périphérie des habitations (qui n'ont pas été mises au jour) datant de trois périodes différentes, la fin du 9ème millénaire av. J.-C. pour le puits 116, la fin du 8ème millénaire av. J.-C. pour le puits 133 et le 3ème millénaire av. J.-C. pour le puits 2030. L'accumulation dans ces puits est due à un piégeage naturel, elle présente ainsi une représentativité biogéographique (Cucchi, 2001). A Khirokitia et Cap Andreas Kastros, l'accumulation *in situ* d'animaux vivant dans l'enceinte de l'habitat se situe dans le courant du 7ème millénaire av. J.-C. L'objectif de la classification des fossiles par les distances de Mahalanobis pour chacun des gisements est de fournir des informations sur l'évolution de l'emprise des populations commensales en association avec le milieu anthropique et d'en déduire en retour la fluctuation de l'emprise de l'homme sur son milieu.

Les groupes de référence de l'analyse factorielle discriminante sont les mêmes que pour Akrotiri.

Le classement des individus de Mylouthkia (Annexe 5) montre que la densité de *M. m. domesticus* n'est pas constante au cours du temps. La souris commensale est majoritaire dans les phases anciennes (puits 116) : 56 %, puis décroît fortement dans le puits 133 (1 dent sur 11) et ré-augmente dans le puits 2030 mais reste très minoritaire (15 %). A Khirokitia, 10 dents sur 11 appartiennent à *M. m. domesticus* et à Cap Andreas Kastros 9 dents sur 10. Il est également intéressant de noter à partir des résultats de la classification que dans 67 % des cas, les individus fossiles sauvages sont classés dans le groupe *Mus cypriacus* et dans 32 % des cas dans le groupe *M. macedonicus* clade B. Cette part importante du clade B ne doit pas être considérée comme la preuve de l'existence de *Mus macedonicus spretoides* sur l'île mais plutôt comme une erreur de classement liée à la proximité morphologique importante qu'il existe entre *Mus cypriacus* et *Mus macedonicus spretoides*, proximité que nous avions déjà signalée précédemment.

Si l'on compare tous les individus attribués à *M. m. domesticus* des sites continentaux avec ceux de la couche basale du puits 116 qui correspond au début de l'installation de la communauté Néolithique à Mylouthkia, les MANOVA indiquent qu'il n'y a pas de différence significative (Wilks' Lambda=0.153, *ddl1*=4, *ddl2*= 73, *P*=0.085).

Nous avons déjà mentionné le fait que le village néolithique précéramique de Mylouthkia n'a pas été mis au jour et que les seules structures du site sont les puits à eau, un fond de cabane et quelques fosses (Peltenburg *et al.*, 2001). Les puits de Mylouthkia ont servi de dépotoir une fois taris. L'absence dans leur remplissage d'une quantité significative d'outils et d'éclats de silex ainsi que des restes de faune issus de la consommation par les habitants du village, laisse à penser qu'il ne s'agit pas d'une série complète de déchets que l'on serait susceptible d'observer si les puits étaient situés à l'intérieur du village. Cette considération avait incité les archéologues à conclure provisoirement que les puits se situaient à l'extérieur d'un établissement proche non encore découvert ou détruit. La zone en marge qu'occupaient les puits aurait été l'espace d'activités restreintes (Christou, 1996). Les activités qui ont pu être décrites grâce à la faune sont celles de la préparation et de la consommation de ressources marines. La présence d'un hameçon confectionné à partir d'un éclat de défense de porc fournit un autre témoignage d'activité de pêche dans les environs des puits. D'autres activités, celles-ci liées à l'agriculture, pourraient expliquer la présence dans le remplissage des puits de céréales domestiques (Peltenburg, 2003). La présence concomitante du grain et de la balle peut nous permettre d'envisager que des activités telles que le battage ou le stockage pouvaient s'effectuer non loin des puits.

Le caractère marginal de ces puits par rapport au village s'est vu encore confirmé par la présence à la fois de *M. m. domesticus* et de *M. cypriacus* dans le remplissage des puits. La signification micro-écologique de la part relative entre *Mus musculus domesticus* et *Mus cypriacus* dans les pelotes de rejection de chouette effraie à Chypre (partie 3, § 3.5.2.) a montré que *domesticus* n'était fortement représentée que dans les biotopes à très forte emprise humaine (urbanisation). Transposons les catégories spécifiques établies pour les proportions des souris des pelotes de chouette effraie à celles des puits de Mylouthkia (représentativité biogéographique de l'accumulation dans les puits tout comme les pelotes de réjection d'effraie car sont issues d'un piégeage naturel non sélectif). Le puits 116 présente une catégorie spécifique V3 et les puits 133 et 2030 ont une catégorie spécifique V1. D'après notre modèle actualiste défini par l'AFC (*cf.* Partie 3, Fig. 32), ces catégories spécifiques pourraient être interprétées de la manière suivante : le puits 116 se situerait dans un biotope à dominante agricole (champs cultivés) alors que les puits 133 et 2030 se situeraient plutôt dans

une environnement naturel non exploité par l'homme. Si les puits avaient été inclus dans ou à proximité de l'installation villageoise, la catégorie spécifique des proportions de *M. m. domesticus* et *M. cypriacus* de leur remplissage devrait se situer entre V4 et V5 comme c'est le cas dans les villages de Khirokitia et Cap Andreas Kastros. Etant donné que les trois puits que nous avons traités ne sont pas très éloignés les uns des autres, nous interprétons le passage d'un catégorie V3 (40-60 % de *M. m. domesticus)* pour le puits 116 à une catégorie V1 (0-20 % de *M.m. domesticus)* pour les deux autres, comme une réduction de l'emprise agricole dans les environs des puits sans trancher entre une diminution réelle ou d'un déplacement des pratiques agraires des villageois de Mylouthkia.

Plusieurs informations peuvent être déduites de ces résultats :

- La souris grise est présente dans tous les contextes archéologiques de Chypre dès le début de la colonisation néolithique de l'île, à la fin du 9ème millénaire av. J.-C.
- Elle domine l'espèce sauvage en marge de l'occupation humaine dans la phase ancienne mais perd l'avantage dès la phase suivante. S'agit-t-il d'une forte progression démographique au moment de la colonisation qui aurait été suivie d'un recul face à la pression de compétition avec l'espèce autochtone *(Mus cypriacus)* bien implantée et potentiellement anthropophile ou bien s'agit-il d'une déprise régulière de l'occupation humaine et de ses pratiques agraires ?
- La souris grise occupe massivement les gros villages du PPNB récent de Chypre.

4.4. Discussion

4.4.1. Le peuplement murin du Pléistocène

Dans le bassin méditerranéen, les fossiles du genre *Mus* deviennent communs à partir du Pléistocène moyen (Auffray *et al.*, 1990c). Leur présence est signalée en Afrique du Nord (Auffray et Darviche, non publié ; Jaeger, 1975 ; Thaler, 1986), en Grèce continentale et insulaire (Mayhew, 1977, 1996 ; Storch, 1975 ; Van de Weerd, 1973 ; Van Vugt, 2000) et à Chypre (Boekschoten et Sondaar, 1972). Ils deviendront plus abondants à partir du Pléistocène supérieur dans les gisements d'Israël (Tchernov, 1984, 1986).

4.4.1.1. La Grèce et la Crète.

Aucune attribution spécifique des fossiles de Grèce (Choremi 4) n'a pu être réalisée car une distance morphologique significative les sépare des individus actuels. Le morphotype de Choremi 4 est peut-être à l'origine du peuplement de la Crète. En effet, nous avons constaté une proximité morphoscopique entre les fossiles de Choremi 4 et *Mus bateae*, première espèce de la lignée du genre *Mus* en Crète. Une très forte dérive morphologique de cette espèce, probablement liée à l'effet de fondation, suivi d'un isolement prolongé, serait à l'origine du fort endémisme de *Mus minotaurus* que l'on peut observer à travers sa conformation dentaire unique et son gigantisme (*Mus minotaurus* est presque deux fois plus grande que les souris de Pyla et de Choremi 4).

4.4.1.2. Mus cypriacus *: une souris insulaire pléistocène de Chypre qui a résisté à l'envahisseur*

Les extinctions liées à la prédation, l'introduction volontaire ou non d'espèces continentales (compétiteurs et prédateurs) ou encore la modification de l'habitat occasionnée par une occupation et une exploitation humaine croissantes, ont entraîné un profond renouvellement des faunes insulaires méditerranéennes holocènes (Blondel et Vigne, 1993 ; Cheylan, 1991 ; Masseti, 1998 ; Sondaar, 2000 ; Vigne, 1992, 1999 ; Vigne et Alcover, 1985). A ce jour, de tous les mammifères endémiques occupant les îles méditerranéennes au Pléistocène, seule la musaraigne de Crète, *Crocidura zimmermanni* (Reumer, 1986 ; Reumer et Payne, 1986), a survécu aux bouleversements écologiques occasionnés par l'arrivée de l'homme. Il existe des exemples de rongeurs qui ont survécu jusqu'aux périodes historiques comme *Prolagus sardus*, *Mus minotaurus*, *Mesocricetus rathgeberi* mais aucun n'a résisté à l'anthropisation qui s'est accrue avec la période romaine (Vigne et Valladas, 1996).

Il existe désormais une exception à l'extinction systématique de tous les rongeurs natifs puisque nous avons démontré que la souris sauvage de Chypre, qui vit actuellement en sympatrie avec la souris commensale (translocation accidentelle lors de la colonisation néolithique), est une relique du Pléistocène moyen ou supérieur du genre *Mus* en Méditerranée orientale. Ce serait donc à ce jour le seul exemple de rongeur relique à avoir survécu jusqu'à nos jours. Son association avec le niveau d'occupation du site épipaléolithique d'Aetokremnos-Akrotitri (présence dans un foyer et traces de brûlures sur le squelette) semble fiable, ce qui nous amène à supposer que cette espèce autochtone a pu être anthropophile.

Elle semble régresser lors de l'arrivée de la souris grise sur l'île, puisqu'elle est largement minoritaire face à cette dernière dans le spectre des couches du début de l'implantation néolithique. Ceci tend à prouver que son anthropophilie était faible. Bien qu'exclue des installations villageoises de Khirokitia et de Cap Andreas Kastros au 7ème millénaire av. J.-C., fermement colonisées pas la souris grise, elle semble, à Mylouthkia, reprendre très rapidement possession des marges de cette occupation puisqu'elle est majoritaire hors habitation dès la fin du 8ème millénaire av. J.-C. Nous avions démontré, lors de l'étude de l'écologie des souris actuelles de Chypre, que *Mus cypriacus* occupe de façon hégémonique tous les milieux mixtes (anthropiques et naturels), ne laissant à la souris grise que les contextes fortement anthropisés (*cf.* partie 3). A la lumière de ces éléments écologiques, il semblerait que la souris autochtone endémique ait maintenu la souris commensale cantonnée aux installations humaines, du néolithique précéramique jusqu'à nos jours, l'empêchant de développer d'importantes populations sauvages, comme ce fut le cas en Corse (Vigne et Valladas, 1996).

La survivance d'une souris relique à Chypre ne remet pas en cause la tendance générale qui veut que les petits mammifères endémiques des îles méditerranéennes soient remplacés par une faune anthropogène, mais elle nous oblige à considérer avec plus de circonspection l'aptitude adaptative et la résistance des faunes micro-mammaliennes endémiques face aux invasions biologiques. Elle constitue également un nouvel élément contradictoire dans le modèle biogéographique de MacArthur et Wilson (1963) car selon ce modèle toutes les espèces ont les mêmes probabilités d'extinction « mais à l'échelle des durées impliquées dans les processus biogéographiques, l'existence d'endémique contredit ce présupposé » (Blondel, 1986).

4.4.1.3. Pas de Mus musculus sp. *en Méditerranée orientale au Pléistocène*

La présence de *M. musculus* n'est attestée dans l'aire circum-méditerranéenne qu'à l'extrême fin du Pléistocène dans le niveau natoufien du site d'Hayonim en Israël (Auffray *et al.*, 1988). Les résultats de nos déterminations à partir de critères validés sur un référentiel actuel ont montré que l'espèce *Mus musculus* n'était présente dans aucun des gisements pléistocènes que nous avons traités, qu'ils soient continentaux ou insulaires. Ils confirment donc l'hypothèse selon laquelle il n'y a pas eu de vague de migration de la lignée *musculus* dans l'aire méditerranéenne durant le Pléistocène.

4.4.2. Anthropisation et commensalisme de la souris grise

4.4.2.1. Le cas de El Wad

Avant les activités agricoles véritables, ce sont les constructions d'habitations pérennes, l'accumulation concomitante de déchets et le stockage de denrées qui auraient constitué les facteurs principaux de l'invasion de la souris au Moyen-Orient. On s'accorde donc à considérer l'apparition de la souris grise comme un phénomène biologique résultant d'une évolution socio-économique (Tchernov, 1991b).

La fiabilité et la représentativité du matériel archéozoologique d'El Wad en faisaient un gisement fort utile pour tester cette hypothèse. Or nos résultats montrent que, contre toute attente, c'est *Mus macedonicus spretoides* qui occupe l'espace des habitations, démontrant ainsi son aptitude au commensalisme. La présence anecdotique (1 individu sur 24) ou artificielle (pollution chrono-stratigraphique) de *Mus m. domesticus* nous amène à reconsidérer l'importance de la pérennité des habitations dans le processus du commensalisme de la souris grise. Ce questionnement ne peut se faire sans aborder le cadre paléoclimatique dans lequel s'insère le cadre chronologique de notre résultat : le Natoufien récent/final à El Wad (11 200-10 600 BP).

Le cadre climatique général est celui du Tardiglaciaire (15 000-10 000 BP). Cette phase suit le dernier maximum glaciaire (20 000 BP-14 500 BP) et correspond à une amélioration climatique (chaude et humide) générale. Cependant, elle a été affectée par des péjorations (froides et sèches) courtes mais brutales. La plus importante de ces péjorations est le Dryas récent (D. III) à la fin du Tardiglaciaire. Le cadre chronologique du Natoufien récent/final d'El Wad coïnciderait avec le fort dessèchement et le retour du froid (extension des déserts) qui ont marqué le Dryas Récent (Sanlaville, 2000). Les séries palynologiques tardiglaciaires des carottes marines et lacustres, calées sur une chronologie radiométrique (Rossignol-Strick, 1998) ainsi que la reconstitution paléoclimatique du Moyen Orient à partir de données pluviométriques actuelles et de données paléoenvironnementales (Blanchet *et al.*, 1998) montrent qu'entre 11 000 et 10 000 BP, la détérioration du Dryas récent est brutale et s'observe partout aux Proche et Moyen Orient. Mais ce phénomène global a-t-il présenté des variations régionales dans le Proche Orient ? Si la question se pose c'est que suivant les marqueurs utilisés, l'ampleur de cette détérioration climatique diffère d'une région à l'autre. Les auteurs s'accordent sur l'amélioration climatique du début du Tardiglaciaire (interstade Bølling/Allerød) au Levant mais l'apparition et les conséquences paléoenvironnementales de

l'épisode froid et aride du Dryas III sont beaucoup plus difficiles à saisir au point de vue régional (Sanlaville, 1998).

Les interprétations issues des données archéozoologiques et archéobotaniques du Levant Nord indiquent que le dessèchement du Dryas récent est de faible amplitude et peu traumatisant pour les sociétés humaines et ne se fait sentir que vers 10 600 BP (Cauvin *et al.*, 1998 ; Helmer *et al.*, 1998). Cependant, les auteurs observent une dégradation générale de la végétation et un changement dans le comportement alimentaire. A Habu Hureyra (Natoufien final), D. III est marqué par un déclin drastique des céréales sauvages et des asphodèles, compensé par le recours accru à un approvisionnement de fortune (légumineuses à petites graines adaptées à l'aridité) (Cauvin *et al*. 1998). A Mureybet (Natoufien final/Khiamien) le D. III est marqué par l'abondance des chénopodiacées (aridité) et par la présence (« traces ») infime de céréales sauvages (Cauvin *et al.*, 1998). Donc le Dryas récent a un impact un peu décalé dans le Levant Nord par rapport au modèle global, mais la péjoration est nette est les conséquences sur le régime alimentaire des communautés natoufiennes et khiamiennes de cette région ont été importantes.

Qu'en est-il au Levant sud ? D'après des données uniquement archéozoologiques, Tchernov (1998) nie tout signe d'aridité durant le Dryas III. Les données palynologiques calées par datations radiocarbones de Bottema (1995) indiquent en revanche que les conditions optimales pour la forêt de chêne caduc à Hula (Israël) se situent environ entre 14 000 et 11 500 BP et qu'elles sont suivie brutalement par une aridification qui continue encore actuellement. Il faut noter cependant que le diagramme de Hula (Israël) présente clairement un déclin des pollens d'arbres (AP) à 11 500 BP mais les marqueurs de l'aridité et du froid (Chénopodiacées et armoises) restent stables. Cependant, Sanlaville (1998) nous indique que des analyses palynologiques de sites à proximité d'El Wad dans la vallée du Jourdain et de Galilée (Salibiya I et IX, Fazaël IV, Mallaha, Hayonim B et C, el Khiam 5) mettent en évidence, vers 11 000 BP, le très fort recul voire la disparition des pollens d'arbre et un taux de chénopodiacées pouvant atteindre 90 % à Salibiya IX (Darmon, 1986, 1987). D'après les marqueurs palynologiques hors et intra sites, le Levant sud aurait donc bien subi un refroidissement et une aridification brutale, apparemment sans décalage chronologique par rapport au modèle global. Par conséquent, le Natoufien récent/final d'El Wad se situerait dans une phase de refroidissement et d'aridification que l'on observe à l'échelle du Moyen et Proche Orient.

Nous savons que les communautés natoufiennes ont été ébranlées par cette forte péjoration climatique (Bar-Yosef, 1998). Les communautés ont répondu en redevenant plus

mobile et recourant à nouveau à une recherche de ressources plus flexibles et selon un spectre beaucoup plus large (Bar-Yosef, 1998 ; Munro, 2003). Cependant à El Wad, le site est occupé en continu jusqu'au Natoufien final et les témoins archéologiques démontrent que les occupants du site à cette période vivent dans des campements multi-saisonniers dans des structures d'habitation permanentes. Les habitants d'El Wad seraient restés sédentaires même pendant la péjoration du Dryas récent.

En cas de désastre naturel, les rats et les souris endurent les mêmes difficultés que les hommes. Dans le cas de la souris, sa fertilité n'est pas nécessairement affectée par les faibles températures, tant que la nourriture et les matériaux nécessaires à la nidification sont disponibles comme le démontre la prolifération de souris dans les chambres froides (- 10°C) où l'on stocke la viande de gros (Laurie, 1946). De plus, la souris ne requiert que très peu d'eau si elle l'obtient de sa nourriture et l'on considère que cette espèce est adaptée physiologiquement à la réduction de cette ressource mais son besoin augmente si sa nourriture est trop sèche notamment dans des environnements désertiques. Cette déficience diminue alors ses capacités reproductives (Southern, 1954). C'est donc d'eau et surtout de nourriture dont aurait eu besoin la souris commensale au sein de l'occupation d'El wad pour survivre à la péjoration du Dryas récent. Or nous avons vu pour le Levant Nord que même atténué, cette péjoration entraîne la disparition des céréales sauvage et le recours à d'autres ressources.

Nous ne pouvons pas exclure que les niveaux d'occupation du Natoufien ancien de l'occupation d'El Wad, pendant l'Alleröd, aient été occupés par la souris grise. Mais suite à ce refroidissement brutal, à l'aridification et à la réduction des ressources vivrières disponibles qui l'accompagnent (céréales, fruits, gibier), il est possible que l'intensité de l'occupation humaine ce soit restreinte, réduisant nettement les capacités protectrices du site pour la souris grise notamment au niveau des ressources trophiques. Ainsi fragilisée, la population de *Mus m. domesticus* aurait pu être alors remplacée par *Mus macedonicus spretoides*, moins exigeante quant à la « carrying capacity » de la niche commensale d'El Wad au Natoufien récent/final. Cette dernière aurait alors fait obstacle à la souris grise. La refondation d'une nouvelle colonie et la reproduction ne recommencera que lorsque leur écosystème se sera à nouveau stabilisé. Cette hypothèse nécessite une confrontation aux données archéologiques et paléoenvironementales d'El Wad, afin de confirmer cette crise dans l'occupation du site.

Le tour des possibilités ne serait pas complet si nous n'évoquions pas l'éventualité d'une présence effective de *Mus musculus domesticus* à El Wad que nous n'aurions pas décelée. Le caractère morphologique que nous considérons comme diagnostique de cette

espèce, à savoir la réduction du tubercule E sur la première molaire inférieure, n'aurait pas encore été acquis. La réduction du tubercule et donc de la surface active de la molaire pourrait être une adaptation mécanique à l'alimentation disponible dans la niche commensale nécessitant des molaires moins robustes que pour celle accessible dans le milieu naturel.

4.4.2.2. Néolithisation et succession des rongeurs commensaux.

4.4.2.2.1. Naissance de l'agriculture au Proche Orient

Nos témoins fossiles suivants appartiennent à une phase de transition entre un mode de vie de chasseur-pêcheur-cueilleur et celui basé sur l'économie de production. Le processus s'amorce au Khiamien (10 000-9 500 BC), plus d'un point de vue symbolique qu'économique, mais c'est surtout à partir du PPNA et du PPNB ancien (9 500-8 200 av. J.-C.) que s'enracine le processus de néolithisation. Cette période correspond à la fin du Dryas récent et au Préboréal, caractérisé par le réchauffement et l'humidification. La part des chénopodiacées diminue rapidement alors que les graminées, dont les céréales (*T. beoticum*, *T. dicoccoïdes*…), augmentent de nouveau (Sanlaville, 1998). A cette phase de transition entre la culture natoufienne et néolithique, des données récentes montrent qu'il existe des évènements de proto-domestication des plantes (Hillman, 1996 ; Willcox, 2000) et des animaux (Vigne, 2000b) qui ont été contemporains entre régions. L'expérience de la domestication a été tentée probablement dans plusieurs foyers mais il semble que le Moyen et Haut Euphrate y tenait une place importante, puisque l'évolution y est continue et graduelle, alors qu'ailleurs des phénomènes d'introduction culturelle allochtone semblent être de mise (Cauvin, 1997 ; Guilaine, 2000). Sur la base d'arguments botaniques, génétiques et archéologiques, le berceau de la domestication des céréales (blé engrain, blé amidonnier et orge) se situerait dans une zone plus limitée encore et localisée autour de l'amont du Tigre et de l'Euphrate dans les piémont du Taurus oriental (Syrie/Turquie), parce que les ancêtres sauvages des céréales domestiques serait originaires de cette zone (Heun *et al.*, 1997 ; Lev-Yadun *et al.*, 2000).

À Mureybet (PPNA), Jerf el Ahmar (PPNA/PPNB ancien), Dja'dé (PPNB ancien), Çafer Höyük (PPNB ancien/moyen), parmi d'autres sites du Levant Nord (Nevali Çori, Çayönu) et du Levant Sud (Aswad, Netiv Hagdud), on observe une augmentation très nette de la quantité de grains de céréales sauvages (engrains, orge et seigle) dans les échantillons de grains carbonisés, par rapport au périodes précédentes (Natoufien, Khiamien) (Willcox, 1996, 1999a, 2000). Ces céréales ont des exigences écologiques distinctes et poussent spontanément

au Proche Orient, en fonction de conditions climatiques et édaphiques. Leur proportion relative dans le cortège des sites du Levant Nord et Sud à cette période correspond à l'image d'un prélèvement de populations locales. Sur la base de ces données et sur celui du contexte socio-économique de ces trois sites, Jacques Cauvin (1997) avait proposé, dés cette période, une mise en culture importante de ces céréales qui conservaient néanmoins une morphologie sauvage ou en cours de domestication. Il avait relié cette pratique à la notion « d'agriculture prédomestique » (Hillman, 1996). Cette notion de mise en culture dès le PPNA avait été relayée par la présence d'adventices dans le cortège de plantes des sites archéologiques (Willcox, 1991, 1999a). Ces « mauvaises herbes », commensales des cultures, prolifèrent dans les terres cultivées et envahissent les champs céréaliers. Leur association avec les céréales dès le PPNA indique le travail de la terre et suggère que l'agriculture précède l'apparition des types domestiques caractérisés par des rachis non déhiscents (Willcox, 1996).

Le décalage entre la mise en culture des céréales et l'apparition des premiers types domestiques fut expliquée grâce aux expérimentations (Willcox, 1999a). Ces dernières ont démontré que la pression sélective était fortement atténuée par la perte d'une partie de la récolte à cause des déhiscences spontanées. Même si le champ était cultivé, ce phénomène ne pouvait être contrôlé par l'agriculteur. Les grains tombés au sol, entretenaient la forte proportion d'individus non sectionnés et le flux de gènes, ce qui ralentissait le processus de domestication. Récemment, d'après une l'analyse morphologique (largeur/épaisseur), la taille des grains d'orge et d'engrain de Jerf el Ahmar et de Dja'dé présentent un accroissement qui tend vers celle des grains domestiques du Calcolithique, pour une même zone édaphique, ce qui signifierait que ces grains manifestent morphologiquement le processus de leur domestication (Willcox, 2004). Ces résultats feraient donc reculer l'apparition des premiers types domestiques au PPNA/PPNB ancien.

Cependant, c'est au PPNB moyen que la domestication des céréales et des légumineuses est attestée pour tous les sites du Levant ainsi que l'élevage des caprinés, des bovins et des suidés (Vigne et Buitenhuis, 1999). C'est à cette période que la diffusion des céréales s'établit clairement puisque l'on constate l'introduction de blés en dehors de leur aire de distribution naturelle, dans des villages bien implantés tels que Halula, Asikli, Abu Hureyra, Aïn Gazal (Willcox, 1996, 1999a, b). Après le passage des maisons rondes aux maisons rectangulaires sur l'Euphrate au PPNA, l'architecture rectangulaire est définitivement adoptée partout sur le continent à partir du PPNB moyen. Le PPNB moyen marque donc l'expansion d'une économie de production bien établie qui a pour corollaire un fort accroissement de la taille de l'occupation mais également de la population. La carte de répartition des sites archéologiques

à cette période illustre parfaitement cette forte poussée démographique, avec un tissu d'occupation beaucoup plus dense sur tout le Levant que lors des phases précédentes (Aurenche et Kozlowski, 1999).

4.4.2.2.2. Le stockage des grains à grande échelle : une pratique agricole.

Selon Testard (1981), l'économie des chasseurs cueilleurs épipaléolithiques repose sur une stockage à grande échelle des produits végétaux. A partir du postulat de la sédentarité des Natoufiens, de la taille et de l'intensité des occupations des sites comme ceux de Mureybet et de Mallaha, du caractère inégalitaire de ces sociétés, des preuves incontestables de l'exploitation des céréales et des fosses de Mallaha (Perrot, 1966), il déduit que les Natoufiens pratiquaient le stockage à grande échelle des céréales comme peuvent le faire des sociétés actuelles de chasseurs cueilleurs d'Amérique du Nord ou d'Australie. Selon Valla (2000), ces fosses ont davantage servi de sépultures ou de dépotoirs que de lieu de stockage des denrées. Actuellement, les preuves matérielles d'installations de stockage du Natoufien et du Khiamien sont rares. L'archéologie n'a révélé qu'une seule fosse tapissée de dallage sur la terrasse d'Hayonim (Valla *et al.*, 1989) et quelques fosses enduites d'Ain Mallaha pouvant suggérer des infrastructures de stockage souterraines. Toujours selon Valla (2000), ces premières sociétés sédentaires ont certes exploité de façon maximale les ressources spontanées de leur environnement proche, comme en témoignent l'investissement technologique dans les outils de collecte des céréales sauvages (faucille) et de leur transformation (meule, mortier) ainsi que la surexploitation de la gazelle (Bar-Yosef, 1998 ; Helmer *et al.*, 1998), mais rien ne prouve de façon formelle qu'ils aient thésaurisé leurs denrées.

Ce n'est qu'à partir du PPNA et du PPNB ancien que l'on obtient les premières preuves de stockage de grains à grande échelle. Au Levant Nord, des éléments matériels incontestables illustrent ce fait. A Jerf el Ahmar, au sein des bâtiments communautaires, il existe des cellules dont la taille est trop réduite pour avoir servi d'habitation mais dont les délimitations (murets fins et hauts), le mode d'accès (petit escalier) et les aménagements (hublot à la base de la cellule) renvoient aux silos de stockage des grains qui existent actuellement en Syrie (Stordeur, 2000b). L'auteur précise que le cumul des cellules dans les bâtiments communautaires implique un volume de grains à caractère collectif (Stordeur, 2000b). Jerf el Ahmar fournit à ce jour la preuve la plus ancienne du stockage des grains dans de grands greniers collectifs. Le deuxième exemple est également daté du PPNA mais se situe au Levant Sud puisqu'il provient du site de Jéricho. Au pied de la tour de Jéricho, des enclos semi-circulaires en pierre et recouverts de torchis ont été reconstitués comme étant des

structures couvertes dans lesquelles on accédait par une ouverture située sur le toit. Ces structures n'auraient bénéficié que d'une petite fenêtre ou hublot situé en hauteur. Parmi les suggestions concernant la fonction de ces structures, celle du grenier à grains collectifs a été privilégiée (Moore, 1978). Ces contenants fixes sont également bien attestés dans l'architecture à Tell Aswad (PPNB ancien). La fonction exacte d'un ensemble de casiers rectangulaires a été directement démontrée par la présence d'amas de grains carbonisés. Il s'agit d'un silo dont l'un des casiers contenait une récolte pure d'orge, l'autre une récolte pure de blé amidonnier (Stordeur *et al.*, sous-presse). Tell Aswad a également livré les preuves archéologiques de la vannerie et du tissage (empreintes sur argiles) qui ont vraisemblablement permis de confectionner des paniers ou des nasses pour stocker les grains au Néolithique précéramique (Stordeur, 1988 ; Stordeur *et al.*, sous-presse). En Anatolie, l'architecture des villages et des maisons du Néolithique précéramique incluait des aires de stockage sous forme de cellules ou de petites chambres à l'intérieur de l'habitat à Nevali Cori (Hauptmann, 1988). Tous ces exemples sont donc des arguments tangibles pour considérer que le stockage des grains à grande échelle n'est pas antérieur au PPNA et qu'il relève des pratiques agricoles.

4.4.2.2.3. Succession des taxons au Proche Orient

Les quelques dents de souris issues de Mureybet (N=2), Jerf el Ahmar (N=1) et Djadé (N=6) que nous avons pu traiter sont toutes clairement attribuées à la souris commensale. *M. m. domesticus* est donc présente dans les sites du Moyen Euphrate au Natoufien final, comme en témoignent les deux individus retrouvés dans les niveaux Natoufien 1A et Khiamien de Mureybet. Ce résultat complète les données sur la présence de la souris grise au Natoufien pour le Levant Nord car elle n'avait été jusqu'à présent mentionnée qu'en Israël (Tchernov, 1991a). Leur part relative au sein des spectres micro-mammaliens de ces sites (Fig. 46) est minoritaire face à d'autre commensaux tels que *Nesokia* et *Tatera* qui représentent à eux deux entre 50 et 70 % du spectre, mais la présence de ces derniers dans les couches archéologiques pourrait être la conséquence de leur consommation (traces de combustion distales, D. Helmer comm. pers.) plutôt que celle d'une mort naturelle *in situ*. Par conséquent, bien que la souris grise soit présente dans les occupations de plein air du Natoufien récent, du PPNA et PPNB ancien de la vallée de l'Euphrate, elle ne semble pas avoir développé une population très étendue, suggérant à ce moment une diffusion encore discrète. Sa part relative augmente à Jerf el Ahmar tout en restant néanmoins sous représentée par rapport aux gerbilles (*Meriones tristrami*, *Tatera indica*) et au rat à queue courte (*Nesokia indika)*, mais à Dja'dé, elle atteint 22 % et domine le spectre derrière *Tatera indica.*

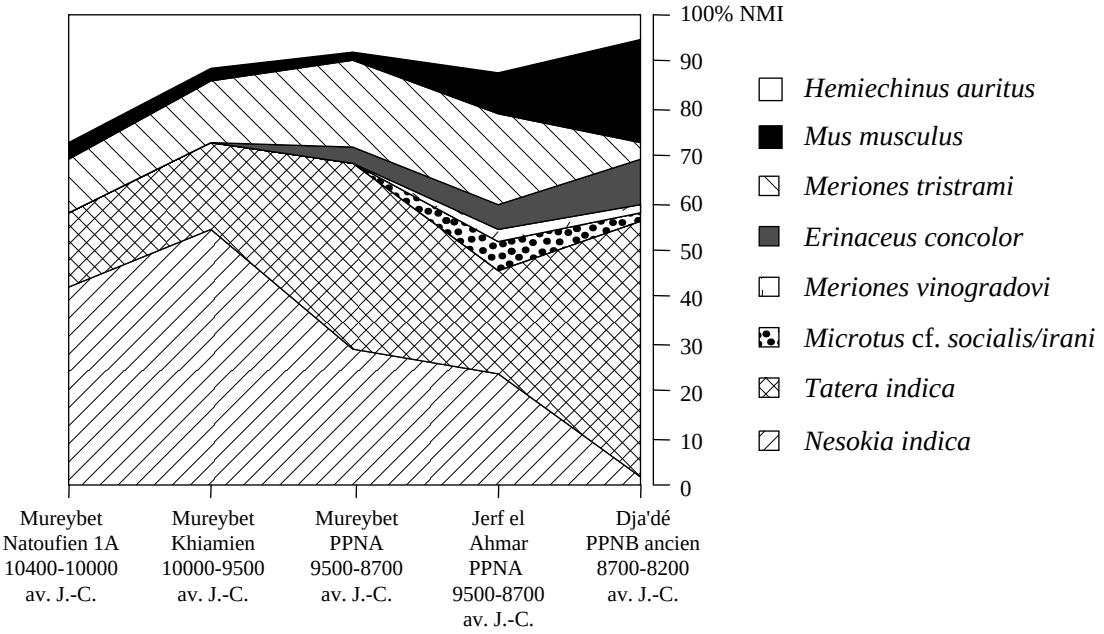


Figure 46 : Spectre micromammalien simplifié (retrait des espèces dont le NMI est inférieur à 2) des sites du Néolithique précéramique de Syrie, d'après Haydar (2004). Pour le spectre complet, cf. Haydar (2004).
Les effectifs en NMI des sites en abscisse sont les suivants :
Mureybet (Natoufien 1A) = 33, Mureybet (Khiamien) = 140, Mureybet (PPNA) = 76, Jerf el Ahmar = 75, Dja'dé = 62.

A partir du PPNB moyen on observe une intensification de la présence de la souris avec le site de Çafer Höyük, situé en marge septentrionale de la diffusion culturelle du PPNB. *M. m. domesticus*, cette fois, domine largement le spectre des micromammifères (*Tatera indica* (NMI=1), *Mus musculus domesticus* (NMI=30), *Mus macedonicus spreto*ides (NMI=5) ; analyse en cours par TC). Elle occupe la niche commensale en syntopie avec l'espèce autochtone *Mus macedonicus spretoides* mais cette dernière est largement dominée. Ce qui incite à croire qu'au PPNB moyen, à travers l'exemple unique de Çafer, la souris a trouvé les conditions qui lui permettent d'établir une population forte afin d'occuper massivement la niche écologique commensale excluant progressivement *Mus macedonicus spretoides* de la sphère anthropique.

Il faut noter que la présence de *Mus macedonicus spretoides* à Çafer indique que la répartition du clade B était beaucoup plus septentrionale (piémonts du Taurus oriental) que sa répartition actuelle limitée au Levant sud (Auffray *et al.*, 1990b). Cela alimente l'hypothèse que nous évoquions (§ 3.3.4.1.) selon laquelle une phase d'aridification récente pourrait donc avoir été à l'origine de la vicariance entre les deux clades de l'espèce *Mus macedonicus*. Cette aridification aurait entraîné le repli vers des refuges dans les zones plus humides et la fragmentation de la population. Cette isolement aurait été suffisamment important pour engendrer le polytypisme que l'on observe actuellement.

La sédentarisation au Natoufien puis l'émergence de l'agriculture au Proche Orient, sont à l'origine d'une succession des taxons de muridés dans l'enceinte de l'habitat humain.

1. En premier lieu, le réchauffement climatique (Bølling/Allerød) et la pérennisation des installations humaines ont sans doute favorisé l'arrivée de la souris grise sur les rives de la Méditerranée. Néanmoins, le refroidissement brutal du Dryas récent serait à l'origine d'une forte diminution voire de la disparition de cette espèce thermophile dans les contextes où l'occupation humaine était encore trop ténue et ne lui aurait pas encore fournit une protection suffisante. L'espèce invasive à dû se restreindre aux pôles d'occupation humaine les plus denses, ce qui expliquerait son absence au Natoufien récent/final à El Wad et sa présence dans les niveaux du Natoufien récent/final de Mureybet.
2. Une nouvelle amélioration climatique, cumulée aux premières manipulations des plantes et les premiers témoignages de mise en culture au PPNA et au PPNB ancien, voit le retour de *Mus m. domesticus* dans la niche commensale. A cette période, les populations de *M. m. domesticus* sont encore faibles et en compétition avec d'autres espèces autochtones anthropophiles comme les muridés du genre *Tatera* et *Nesokia*.

3. Au PPNB moyen la souris grise a colonisé massivement la niche commensale, comme en témoigne son fort effectif dans les hautes vallées de l'Euphrate à 750 mètre d'altitude (Çafer Höyük),en marge de la diffusion du PPNB. Elle prit alors possession de la niche commensale et évinça les rongeurs anthropophiles autochtones, notemment son principale compétiteur : *Mus macedonicus spretoides.* Cette dernière est encore commensale puisqu'elle occupe, en syntopie avec la souris grise, l'intérieur des habitations, mais selon une fréquence très inférieure. A Çafer Höyük, nous observons peut-être l'étape intermédiaire du processus d'éviction *M. m. spretoides* de la niche commensale entre son entrée dans la niche commensale au Paléolithique supérieur probablement avant celle de la souris grise et une présence dans le sphère anthropisée qui se limite à ces marges (champs cultivés) et que l'on observe actuellement en Israël (Auffray *et al.*, 1990b).

4.4.2.2.4. Colonisation néolithique et succession murine à Chypre

Chypre est visible depuis les côtes syriennes par beau temps (Guilaine, 1994). Ajouté à cela, il est possible que l'exploration et des visites fréquentes à la fin de l'épipaléolithique (Natoufien final/Khiamien) ou au début du Néolithique (PPNA), aient permis l'accumulation des connaissances sur le potentiel des ressources de l'île. L'observation archéologique de ces occupations fugaces est difficile (Costa, 2004 ; Guerrero Ayuso, 2001), ce qui explique peut-être pourquoi il n'existe à l'heure actuelle qu'un seul site épipaléolithique découvert à Chypre (Akrotiri). Les connaissances accumulées par une ou plusieurs explorations se seraient transmises jusqu'au PPNB et auraient pu motiver la colonisation de grande ampleur que l'on peut observer à travers l'installation stable de Shillourokombos, typique d'une colonisation réussie. Nous avons vu qu'à Akrotiri, la souris retrouvée dans le niveau d'occupation fugace d'une communauté épipaléolithique, de type Natoufien final/Khiamien, est la souris indigène de l'île. Ce ne serait donc pas à ce moment, au cours d'une phase exploratoire de l'île, que la souris commensale a été introduite. L'implantation de la souris grise à Chypre coïnciderait, dans l'état actuel des données, avec la conquête néolithique de Chypre (fin du 9ème millénaire av. J.-C.) alors que le processus de diffusion des céréales est en phase de consolidation, juste avant l'explosion du PPNB moyen. La colonisation de Chypre se place donc dans le cadre général d'une diffusion de la culture PPNB depuis son aire d'émergence syro-anatolienne qui s'amorce au PPNB ancien. Cette colonisation planifiée implique le transfert écologique de l'économie agricole, embarquée sous forme de cargaison contenant hommes et bêtes mais également les cultivars stockés. Une modélisation a permis d'estimer le poids d'une cargaison

pour une colonie de 40 personnes à 250 kg de grains par personnes (Broodbank et Strasser, 1991). Une telle cargaison pourrait illustrer le caractère planifié et de grande ampleur de la colonisation des milieux insulaires au début du Néolithique.

La diffusion du Néolithique et la conquête des milieux insulaires ont donc vraisemblablement été les moteurs de la diffusion de la souris à Chypre avec, comme support, l'importation de céréales dans l'intention de transplanter non seulement des connaissances culturelles de l'agriculture mais également les cultivars sur l'île (Willcox, 2003). Cela représente un argument supplémentaire en faveur de l'introduction de l'orge lors de la phase ancienne du Néolithique de l'île, malgré une morphologie encore sauvage.

Nous pensons donc que c'est une colonisation néolithique planifiée et à grande échelle, succédant vraisemblablement à des phases exploratoires, qui facilita l'immigration et l'implantation de la souris grise à Chypre. L'implantation d'une population de souris suppose un flux d'immigration important pour assurer sa viabilité. La présence de la souris en abondance dans les niveaux précéramique de Chypre implique donc que le transport était intense et continu mais nous reviendrons sur ce point dans le chapitre suivant en abordant la question de la navigation maritime au Néolithique.

D'après ce que l'on a pu observer à travers les quelques fenêtres ouvertes sur trois millénaires d'occupation néolithique précéramique à Chypre, il semble qu'une tendance générale de l'histoire du peuplement de la souris peut être dégagée. Il faut néanmoins la considérer avec prudence car les jalons chronologiques sont encore peu nombreux, héterogènes et dispersés dans le temps. La succession des taxons murins à Chypre au cours du temps est sensiblement différente de celle que nous avons décrite pour le continent. Avant l'arrivée des premiers agriculteurs, l'île était peuplée par *Mus cypriacus*, espèce endémique qui a colonisé l'île vers le Pléistocène moyen. La colonisation à grande échelle que l'on observe à la fin du 9ème millénaire av. J.-C., impliquant le transport d'une importante cargaison de grains, aurait permis la translocation accidentelle de la souris grise. Le dynamisme de cette colonisation, avec probablement des transports répétés et intenses qui favorisent l'implantation et l'entretien de populations fortes, permet à l'espèce invasive de surpasser la souris autochtone dans l'environnement nouvellement anthropisé, d'après ce que nous démontre sa forte présence dans le puits 116. Un millénaire plus tard, dans le puits 133, contemporain du PPNB moyen, la souris autochtone semble réinvestir les marges de l'habitat d'où elle exclut la souris commensale. Au 7ème millénaire av. J.-C., la souris grise est bien implantée dans l'enceinte des installations villageoises précéramiques de Khirokitia et de Cap

Andreas Kastros, puisqu'elle y occupe seule cette niche. Nous avons pu observer qu'actuellement, la souris autochtones *Mus cypriacus* impose à la souris grise une forte pression compétitrice dans tous les biotopes mixtes de l'île, l'empêchant de développer des populations sauvages comme c'est le cas pour d'autres grandes îles de Méditerranée (Corse, Crète, Sardaigne) et la restreignant principalement vers la niche commensale délimitée par une forte anthropisation du milieu (urbanisation) (*cf.* § 3.5.2.). D'après les bribes de l'histoire du peuplement murin que nous avons pu réunir, il semble que la distribution écologique actuelle aurait pu être atteinte au cours du 7ème millénaire.

4.4.3. Synthèse sur l'émergence et le processus du commensalisme de la souris

La sédentarisation humaine à l'extrême fin du Pléistocène et le réchauffement climatique ((Bølling/Allerød) sont des évènements qui ont certainement favorisé la diffusion de la lignée *musculus* jusque sur le pourtour méditerranéen depuis son aire d'origine centro-asiatique. La niche écologique constituée par l'occupation humaine pérenne a sans doute permis l'apparition très localisée de populations de *M. m. domesticus* dans les contextes où l'occupation était suffisamment dense pour constituer une niche attractive et favorable à la souris grise. Son absence systématique de tous les gisements pléistocènes non anthropiques de Méditerranée orientale, confirme qu'aucune vague de colonisation de *musculus* n'a eu lieu au cours du Pléistocène et que l'histoire de sa diffusion a commencée au moment où une mutation culturelle et socio-économique s'est amorcée dans les sociétés humaines du Proche Orient.

La pérennité de l'habitat, l'accumulation des déchets et peut-être le stockage d'une partie des denrées, sont des éléments nécessaires pour qu'émerge le commensalisme de la souris mais ils ne sont pas suffisants pour expliquer son ubiquité actuelle. D'autant que la pérennité de l'occupation natoufienne et la question du stockage des denrées sont encore à la recherche de démonstrations fiables. Nos données ont montré que la souris s'implante solidement au Proche Orient avec l'essor de l'agriculture, au moment où le stockage des grains est clairement attesté. Elles confortent donc l'idée que le stockage des produits végétaux, s'il a pu exister durant l'épipaléolithique, était beaucoup trop limité pour permettre à la souris de s'adapter totalement à la niche commensale créée par la sédentarité des sociétés natoufiennes.

L'exemple d'El Wad nous a permis d'observer que lors de la péjoration climatique brutale du Dryas récent, la population de souris grise aurait été réduite drastiquement ou se serait éteinte au profit de la souris autochtone et ce malgré la pérennité de l'occupation natoufienne pendant cette période. L'absence d'un stockage de denrées suffisant et peut-être la chute de la densité de l'occupation auraient réduit la capacité protectrice de la niche commensale face à la rigueur du climat et à la compétition pour la niche, fragilisant la population de *musculus* jusqu'à son extinction ; la niche vacante étant recolonisée par *Mus macedonicus spretoides*.

D'après nos observations, l'émergence de l'économie de production doit être réintégrée comme facteur primordial dans le processus du commensalisme de la souris grise car la réapparition de cette espèce, puis la croissance de sa population et l'évolution de son peuplement sont calés sur les rythmes de cette évolution socio-économique globale. Les moteurs de cette « révolution néolithique », qui ont pu contribuer conjointement au développement du commensalisme de la souris grise, peuvent être regroupés en deux ensembles, dont les conséquences sur le phénomène commensal de la souris sont complémentaires au cours de l'amélioration climatique qui suit le Dryas récent.

1. Le premier ensemble de facteurs, comprend le développement de l'agriculture et du stockage à grande échelle de grains, dont l'émergence est désormais bien attestée archéologiquement à partir du PPNA. Cette émergence de l'agriculture est suivie par une croissance démographique et l'intensification de l'occupation humaine dans des villages de plein air de grande taille et désormais fermement implantés. Ce faisceau d'éléments a permis conjointement le renforcement de la niche écologique commensale, c'est-à-dire l'augmentation de sa capacité protectrice face aux intempéries, aux famines, à la compétition intra et inter-spécifique et à la prédation.
2. Un deuxième ensemble de facteurs comprend l'intensification des échanges entre les communautés humaines, comme en témoignent la diffusion du PPNB et son homogénéité culturelle (Caneva, 2001), la diffusion anthropogène des céréales domestiques sur l'ensemble du Proche Orient et la colonisation des milieux insulaires avec un transfert écologique de l'économie agricole dont les cultivars. Ce deuxième groupe de facteurs a favorisé le transport passif de la souris grise en masse qui a permis des fondations à fort effectif, suivies d'un flux migratoire qui a renforcé le peuplement de la souris grise. Le résultat de ces facteurs étant que la souris à colonisé l'ensemble de l'aire culturelle du PPNB, même dans ses marges continentales ou insulaires, au même rythme que la diffusion culturelle, tout en assurant le conservatisme morphologique que l'on a observé entre les différents échantillons des sites archéologiques.

5. L’invasion de la souris grise et les premières sociétés méditerranéennes

5.1. Introduction

Dans le chapitre précédent, nous avons identifié l'agriculture comme le déclencheur du commensalisme, plutôt que la sédentarité. Nous nous concentrerons maintenant sur la diffusion de la souris grise dans le bassin méditerranéen pour mieux cerner, depuis l'Épipaléolithique jusqu'aux l'Âges des Métaux, les activités humaines à l'origine de l'invasion et de l'ubiquité actuelle de la souris grise.

Pour comprendre le phénomène invasif de la souris en Méditerranée, il faut observer les interactions entre les sociétés humaines et leur environnement dans un laps de temps très grand et définir le degré d'évolution socio-économique le plus prégnant dans le processus invasif (Pascal *et al.*, sous presse).

Dans ce chapitre, nous tenterons d'abord de faire ressortir l'utilité conjointe du modèle souris et du modèle insulaire pour contribuer à la connaissance de la navigation ancienne et des échanges en Méditerranée. Ce qui permettra, par la même occasion, d'éclairer concrètement le moteur principal de la diffusion de la souris grise dans cette région. Ensuite, nous définirons le rythme de cette diffusion grâce aux archives archéozoologiques afin de déterminer les facteurs-clés de l'anthroposystème dans l'invasion de la souris.

5.2. Transport passif et navigation ancienne en Méditerranée

5.2.1. Nouvelles données sur la navigation néolithique en Méditerranée : exemple de la microévolution des souris invasives de Chypre

5.2.1.1. Introduction

Comme nous l'avons déjà signalé dans la partie introductive (§ 1.4), les îles « vraies » de Méditerranée (Vigne, 1999), c'est-à-dire celles séparées du continent tout au long du dernier grand maximum glaciaire du pléistocène, et leur colonisation par les premiers paysans néolithiques sont le support privilégié de la réflexion sur la navigation de cette époque. Atteindre ces îles « vraies » représentait des déplacements maritimes d'une réelle difficulté technique et plusieurs jours de traversée. Au Néolithique, la distance à parcourir pour les atteindre était peu différente de l'actuelle (Van Andel, 1989, 1990). En l'absence de témoins matériels de l'activité maritime néolithique, le transfert anthropogène d'animaux sur ces îles (*cf.* § 1.3.) constitue l'une des contributions majeures pour considérer l'existence d'une

navigation néolithique de haute mer. Il fournit également une estimation de l'intensité du trafic au Néolithique, car l'implantation réussie de populations animales allochtones sur de nouveaux territoires suppose de nombreux échecs dus aux barrières écologiques et génétiques (Vigne, 1997a), et, par conséquent, un flux migratoire suffisamment intense pour que l'implantation soit viable (Vigne, 1998a).

Nous voudrions contribuer à mettre en évidence la précocité et de l'intensité du trafic maritime dès le Néolithique en étudiant la translocation des petits mammifères commensaux, comme la souris, sur les îles « vraies ». L'isolement d'une population fondatrice de petits mammifères génère des ajustements démographiques, comportementaux et morphologiques contraintes par les forces sélectives des milieux insulaires (Adler et Levins, 1994). Ces ajustements constituent le « syndrome d'insularité » (*cf.* partie 1).

En raison de leur grande taille qui leur confère une diversité écologique équivalente à celle d'une région continentale, les grandes îles de Méditerranée imposent probablement les mêmes forces sélectives aux rongeurs que le continent (Blondel, 1986). C'est, dans ce cas, surtout la rupture du flux génique entre l'île et le continent qui est à l'origine du syndrome insulaire. L'évolution morphologique est la conséquence non exclusive d'une dérive génétique ou d'une sélection adaptative, toutes deux favorisées par l'isolement de l'échantillon insulaire par rapport à la source continentale (effet de fondation). Un flux migratoire continu et intensif de nouveaux migrants sur l'île permet l'introgression de gènes venus du continent, qui réduit ou empêche totalement la dérive génétique et morphologique face au nouvel environnement (Renaud et Millien, 2001).

Les rongeurs à fort renouvellement démographique, tels que la souris, évoluent beaucoup plus rapidement et sont beaucoup plus sensibles aux changements de leur biotope que les grands mammifères, ce qui présente un net avantage dans l'observation de leur évolution morphologique à un pas de temps court. L'évolution morphologique des populations de souris commensales transférées sur les îles vraies de Méditerranée au Néolithique nous renseignerons sur l'intensité des flux migratoires et, par conséquent, sur l'intensité des échanges maritimes entre les îles et le continent à l'échelle de cette période.

Pour traiter cette question, nous nous appuierons sur l'exemple de Chypre et ce, pour plusieurs raisons. Tout d'abord, c'est une île océanique (surgit du fond des océans) donc une île « vraie », géographiquement éloignée du continent. On estime que les hommes du Néolithique devaient parcourir 80 km pour l'atteindre (Held, 1989). Ensuite, des échantillons de populations de souris du Néolithique précéramique sont disponibles et répartis sur cinq millénaires, depuis leur translocation initiale à la fin du XIXème millénaire av. J.-C. Enfin,

Chypre détient le seul exemple de souris relique pléistocène (*cf.* § 4.4.1.2.), exemple extrême des conséquences de l'isolement sur une population de souris.

5.2.1.2. État des acquis et des questions sur l'évolution morphologique de Mus musculus *sp.en milieu insulaire*

Nous avons décrit dans le paragraphe 3.4.1. les ajustements morphologiques que peuvent développer les populations insulaires de souris grises, dont le plus flagrant est l'allométrie de taille de l'appareil manducateur (macrodontie), liée à un élargissement de sa niche écologique et au relâchement de la compétition inter-spécifique (Vigne *et al.*, 1993a). Les éléments qui suivent illustrent la rapidité avec laquelle certains ajustements peuvent intervenir.

L'analyse de la structure génétique des populations de *M. m. domesticus* en Méditerranée occidentale a démontré qu'elles n'avaient pas subi une réduction de leur diversité génétique mais un accroissement rapide de leur différenciation génétique (Navajas y Navarro et Britton-Davidian, 1989). Cette différenciation génétique serait la conséquence de flux migratoires multiples en provenance de toute la Méditerranée, à la faveur des immigrations et des échanges qui ont jalonné son histoire. Les multiples événements de fondation et le cumul de plusieurs nouveaux allèles auraient maintenu la diversité génétique tout en changeant la fréquence allélique dans la structure génétique.

L'évolution chromosomique est également rapide chez les populations insulaires de *M. m. domesticus*, comme en témoigne l'étude réalisée sur l'île de Madère (Britton-Davidian *et al.*, 2000). Cette dernière est constituée de montagnes abruptes séparant d'étroites vallées. Ces espaces confinés sont les seuls que l'homme a pu conquérir sur la nature et où il a pu s'installer. Les analyses effectuées sur les populations de *M. m. domesticus* de l'île ont mis en évidence la différence de caryotype des populations d'une vallée à l'autre. Les isolats géographiques constitués par ces vallées encaissées auraient favorisé les fusions chromosomiques puis l'isolement reproductif post-zygotique. Considérant que les populations de souris ont été introduites lors de la colonisation portugaise (XVème siècle), cette différenciation chromosomique se serait réalisée en seulement cinq siècles.

Les conséquences de l'isolement sur l'évolution de la souris grise ont été également abordées à travers des isolats continentaux constitués par les vallées alpines du Nord de l'Italie. La spéciation chromosomique y est très rapide. Des crânes et des mandibules d'individus de ces populations mutantes ont été traités par la morphométrie géométrique selon la méthode des *landmarks*. Les résultats ont montré que les changements phénotypiques

suivent la spéciation chromosomique, démontrant ainsi la rapidité de l'évolution de la forme (Corti et Rohlf, 2001).

Les structures génétique, caryologique et morphologique de la souris grise réagissent donc très rapidement en cas d'isolement, quel que soit le processus évolutif en cause (dérive, adaptation, sélection).

Les forces sélectives qui ont cours dans les environnements insulaires sont à l'origine d'ajustements rapides (une centaine d'année) sur le squelette des souris (Pergams et Ashley, 2001). Ce qui prouve l'existence de phénomènes de microévolution des populations de souris grise sur les îles.

5.2.1.3. Contours dentaires et dérive génétique insulaire

Notre analyse du syndrome insulaire des souris à partir du traitement des premières molaires inférieures en transformées de Fourier elliptiques a permis de dégager quelques tendances, qui diffèrent suivant le contexte insulaire et l'espèce considérés (*cf.* § 3.4.) :

- En Corse, nous avons observé une variation de la forme de la M_1 en fonction de la taille de l'île, corrélée à l'emprise et à la déprise agraire microrégionale. Cette variabilité de la forme semblerait résulter de l'allométrie de taille. Nous avons constaté un rapprochement du patron dentaire vers celui du continent lors de l'augmentation de l'anthropisation à l'époque romaine. À cette période, l'accroissement d'un biotope favorable à la souris grise (ouverture du paysage et accroissement de la céréaliculture (Vigne et Valladas, 1996)) et l'augmentation des flux migratoires (flux de gènes du continent) auraient provoqué la réduction de la variabilité. Cependant, l'effet de fondation initial et la stase morphologique insulaire pourraient expliquer la divergence morphologique que l'on observe toujours actuellement chez les populations de Corse.
- À Chypre, nous n'avons remarqué aucun ajustement morphologique des populations, à proximité ou dans la niche commensale, de *M. m. domesticus*. Nous expliquons l'absence de macrodontie par la présence de *Mus cypriacus*, qui maintient une forte pression inter-spécifique, empêchant ainsi *M. m. domesticus* d'élargir sa niche écologique. Chez cette dernière, l'absence de divergence de forme par rapport au continent est sans doute la conséquence d'une introgression continuelle de gènes provenant de l'ensemble du bassin méditerranéen oriental, maintenant ainsi les populations de Chypre dans le *pool* génétique et morphologique de la Méditerranée orientale.

- À l'inverse, la découverte de la nouvelle espèce endémique de souris à Chypre est la conséquence d'un syndrome d'insularité favorisé par l'isolement géographique et à l'origine d'une forte divergence de forme par rapport aux souris actuelles de Méditerranée orientale. En effet, nous pensons que le peuplement de *Mus cypriacus* est issu d'un événement de fondation lors du Pléistocène moyen (*cf.* 4.4.1.2.). Une longue période d'isolement, en absence de compétition inter-spécifique, a suivi, engendrant la sélection d'allèles habituellement rares (Ridley, 1996), l'isolement reproductif post-zygotique et la spéciation que nous avons pu mettre en évidence avec le laboratoire « Génome, Populations, Interactions, Adaptation » de l'université de Montpellier 2 (*cf.* Publication 1).

La forme de la molaire des populations insulaires de souris subit donc un ajustement rapide et plus ou moins fort suivant le degré d'isolement génétique. L'évolution morphologique des M_1 des populations commensales de Chypre depuis leur translocation accidentelle sur l'île peut donc nous aider à appréhender l'intensité de la navigation néolithique et des flux migratoires qu'elle induit.

5.2.1.4. Matériel et méthodes

5.2.1.4.1. Le choix du matériel actuel et fossile

Nous avons utilisé 29 spécimens actuels de Chypre :

- 17 *Mus musculus domesticus* de la région de Khirokitia ; nous avons montré qu'ils étaient à l'image du *pool* morphologique continental, ce qui nous autorise ici à ne pas prendre en considération des échantillons de *M. m. domesticus* du continent ;
- 12 *Mus cypriacus*, génétiquement typés par le laboratoire « Génome, Populations, Interactions, Adaptation » de l'université de Montpellier 2.

Le matériel fossile est composé de 136 M_1 gauches ou droites de Chypre et du Proche Orient, dont la localisation et la datation sont détaillées dans la figure 47. Les fossiles des sites du Néolithique précéramique ont été attribués à *M. m. domesticus* en se fondant sur les distances de Mahalanobis après les analyses de forme de la M_1 (*cf.* § 4.3.3., Annexes 2 et 3). Les sites continentaux du PPNB ancien (Dja'dé) et moyen (Çafer Höyük) nous ont servi de référence continentale contemporaine pour le premier millénaire de l'implantation de la

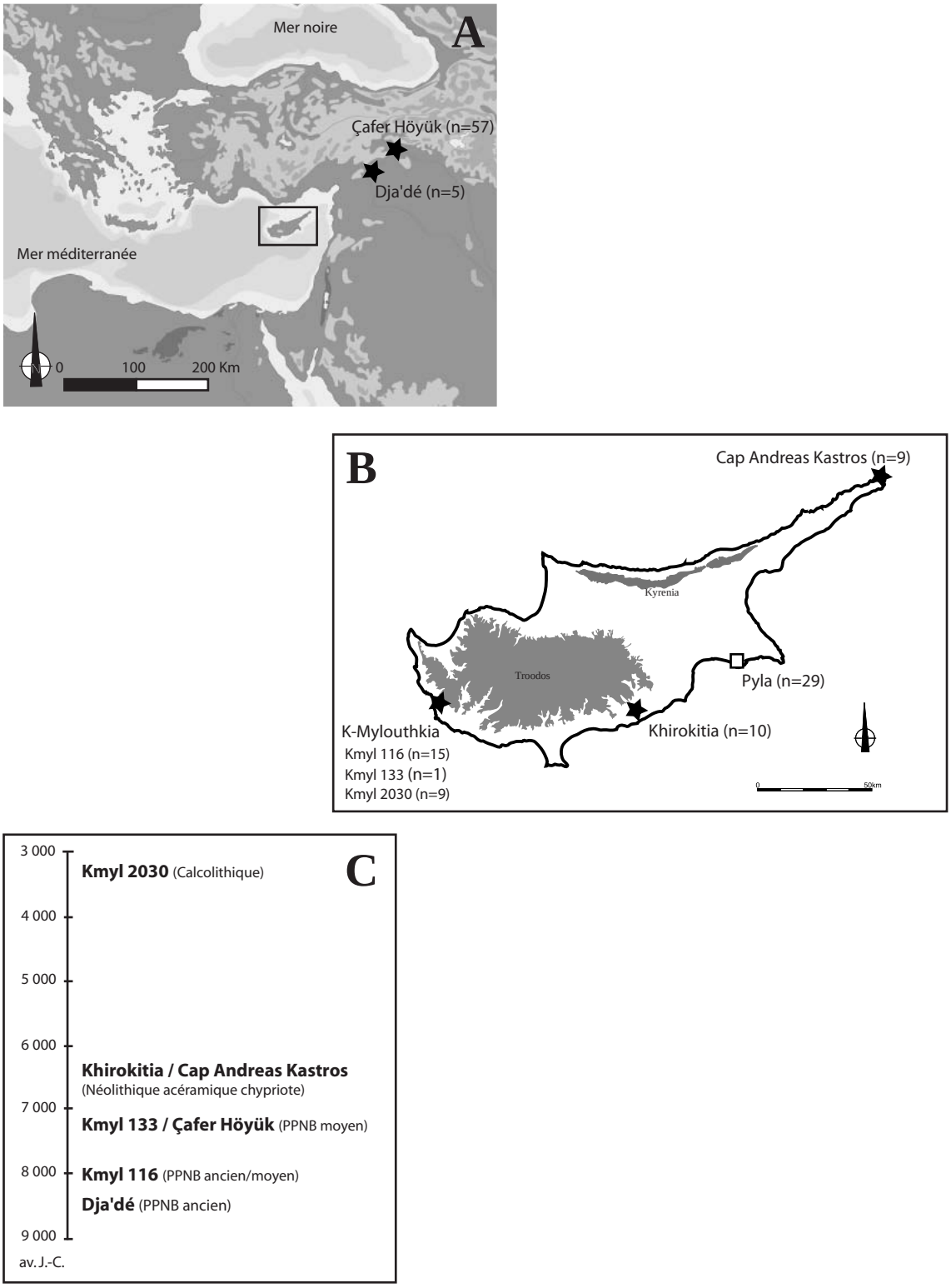


Figure 47 : A - Localisation des sites archéologiques du Proche Orient utilisés comme référence continentale pour le premier millénaire de l'implantation de la souris à Chypre. B - Localisation des sites de Chypre (✦= Holocène, □ = Pléistocène moyen). C - Position chronologique des sites holocènes traités. Kmyl = Kissonerga Mylouthkia.

population de souris commensale à Chypre. Nous avons choisi de ne pas inclure dans l'analyse les sites continentaux de moins de cinq individus, comme Jerf el Ahmar et Mureybet. Le site de Pyla (Chypre) a été inclus en complément de *Mus cypriacus* en tant que pendant divergent de l'évolution morphologique de *domesticus*.

5.2.1.4.2. Analyse du contour dentaire en TFE et traitement statistique

Pour cette étude, les transformées de Fourier elliptiques ont été appliquées sur le contour des premières molaires inférieures selon le protocole décrit dans la partie 2.

5.2.1.4.3. Estimation de l'évolution morphologique de *domesticus*

Afin d'observer l'évolution morphologique de *M. m. domesticus* et d'identifier d'éventuelles phases d'isolement depuis le début de son implantation, nous avons projeté la forme et la taille des M_1 en fonction de la position chronologique des localités fossiles. La variable de forme est représentée par la première composante de l'analyse des composantes principales (ACP) réalisée sur les matrices de variance-covariance des coefficients de Fourier.

5.2.1.5. Résultats

5.2.1.5.1. Différenciation des formes fossiles et actuelles en Méditerranée orientale

La différenciation de forme globale des M_1 fossiles, actuelles, continentales et insulaires est hautement significative (Wilk's lambda =0,0166 ; *ddl1*=9 ; *ddl2*=155 ; *P*<0,0001). Le premier axe canonique décrit la majorité de la différenciation entre les groupes (47 %). Sur le premier plan factoriel (CA1/CA2 ; Fig. 48), l'axe 1 sépare tous les groupes de *M. m. domesticus* (actuels, fossiles, insulaires, continentaux) des *Mus cypriacus* et des souris de

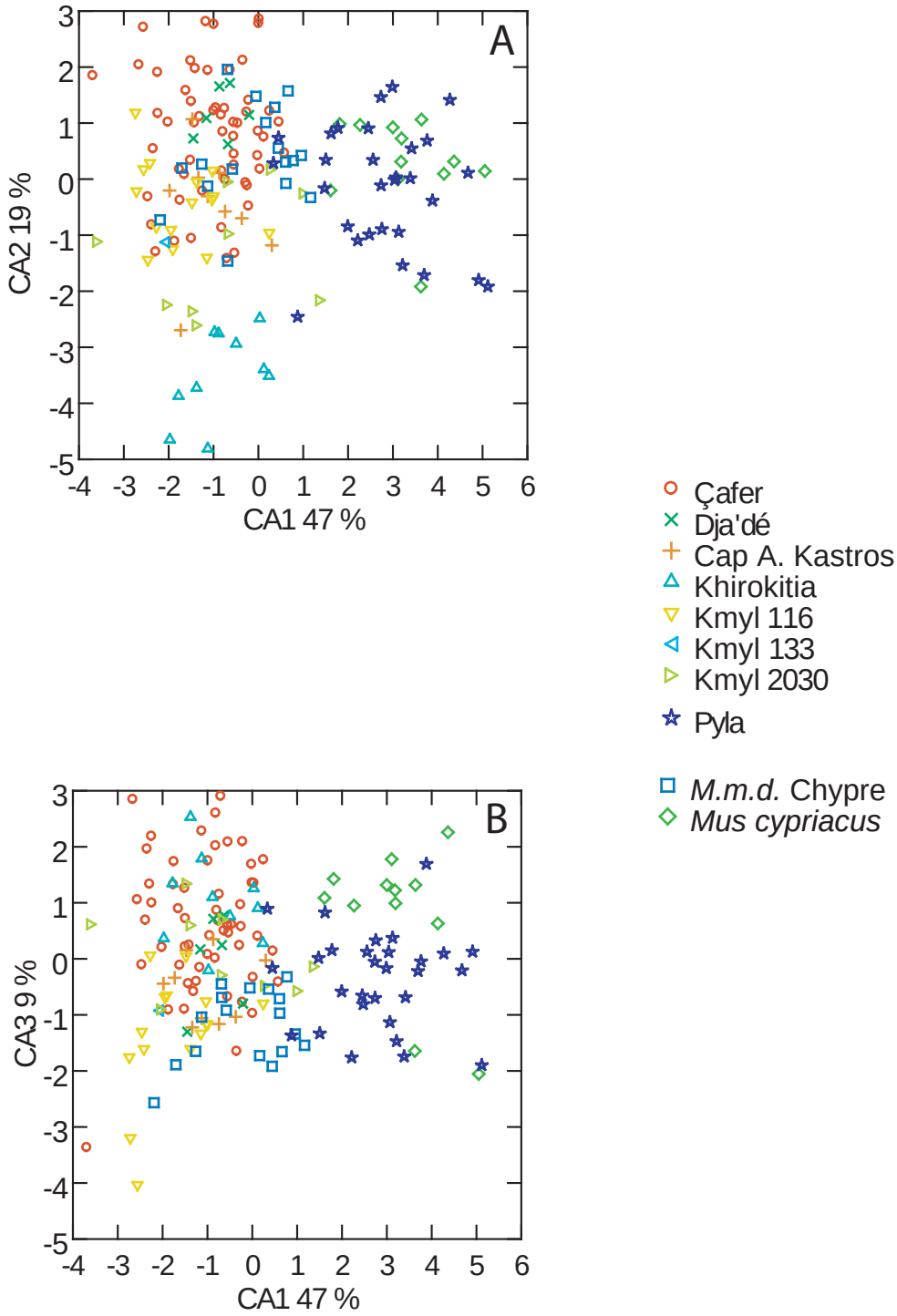


Figure 48 : Différenciation des formes du contour dentaire des M1 selon l'AFD sur les coefficients de Fourier elliptique des individus fossiles (Cf. fig. 1) et des deux espèces actuelles de souris à Chypre. A - Plan factoriel CA1/CA2. B - Plan factoriel CA1/CA3.

Pyla, confirmant une fois encore l'hypothèse que ces deux derniers groupes appartiennent à la même lignée. L'axe 2 (19 %) exprime la légère déviation des fossiles de Khirokitia vis-à-vis du *pool M. m. domesticus,* qui présente cependant une forte homogénéité dans le temps et dans l'espace. Les échantillons fossiles ne se distinguent pas des actuels et les fossiles du Néolithique précéramique de Chypre ne divergent pas de ceux du précéramique du Levant Nord. Ce résultat confirme le conservatisme de la forme dentaire de *domesticus* au début de sa diffusion en Méditerranée orientale. Phénomène que nous avions déjà pressenti en ne constatant aucune différence entre la forme dentaire des individus de la couche basale du puits 116 de Mylouthkia et celles des souris du PPNA et PPNB ancien du continent (§ 4.3.3.2.3.).

5.2.1.5.2. Évolution de la taille et de la forme de M. m. domesticus *en Méditerranée orientale*

La projection de la taille (Ha1) et de la forme (CA1) de la « lignée » de *M. m. domesticus* et de celle de *Mus cypriacus* sur un axe de temps (Fig. 49) permet d'observer un patron de différenciation qui ne semble pas relever du même processus. Globalement, et en ne tenant compte que des *M. m. domesticus,* nous pouvons décrire le patron de différenciation morphologique de la façon suivante :

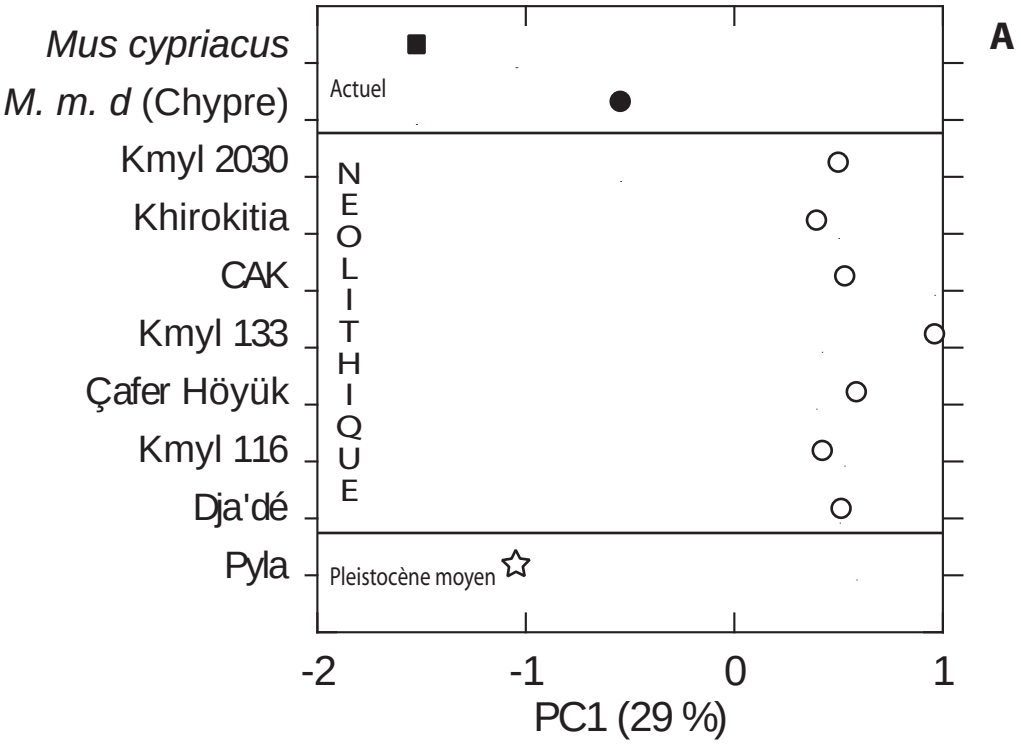
1. La forme des M_1 de la population actuelle de Chypre diverge de celle de la forme fossile.
2. Les populations fossiles ont des M_1 plus grandes que la population actuelle.

En se concentrant sur la succession diachronique de la forme et de la taille des fossiles de *domesticus,* nous nous apercevons que :

1. La forme des M_1 des fossiles, qu'ils soient de Chypre ou du Levant Nord (excepté pour l'unique individu du puits 133), est en stase.
2. La taille des M_1 des fossiles est en stase à Chypre et au Levant Nord jusqu'au VIIIème millénaire avant J.-C. Au VIIème millénaire av. J.-C., elle augmente significativement (F=5,6 ; ddl=6 ; P<0,0001), avec un maximum atteint à Khirokitia. Elle diminue trois millénaires plus tard mais reste supérieure à celle de la période qui précède le VIIème millénaire av. J.-C.

La taille et la forme de la M_1 des populations de souris grises sont donc restées très homogènes à Chypre et au Levant Nord, du XIXème millénaire jusqu'à la fin du VIIIème millénaire av J.-C. Les populations de Chypre ont subi une augmentation de la taille de leur M_1 au VIIème millénaire av. J.-C. puis une probable réduction durant les millénaires suivants, alors que leur forme restait inchangée.

La divergence de la taille et de la forme de la M_1 des populations de *M. m. domesticus* actuelles de Chypre, par rapport à la morphologie fossile, serait la conséquence d'un processus qui ne semble pas avoir fonctionné durant les cinq millénaires que couvrent partiellement nos échantillons fossiles.



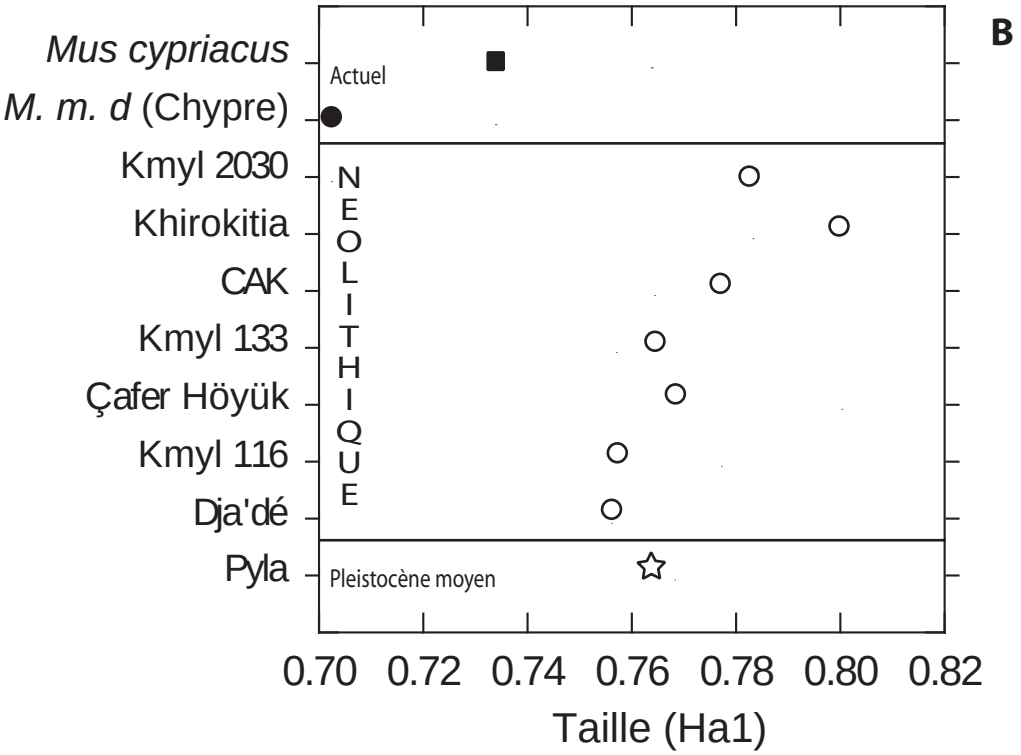


Figure 49 : Représentation sur un axe de temps des variables de forme (PC1) et de taille (Ha1) des contours dentaires des souris actuelles (Chypre) et fossiles du Proche Orient. Les sites archéologiques et paléontologiques (fonds blancs) sont organisés de bas en haut, en du plus ancien au plus récent. **A** - Evolution de la forme (PC1). **B** - Evolution de la taille (Ha1).

5.2.1.6. Discussion

5.2.1.6.1. Stase morphologique et trafic maritime intensif dans la Méditerranée orientale précéramique

Étant donnés l'isolement géographique de Chypre au Néolithique et la rapidité des changements génétiques, et morphologiques chez la souris en cas de rupture du flux génique, une translocation fortuite d'une population fondatrice de souris grise lors de la colonisation de l'île a sans doute été suivie d'ajustements la faisant diverger rapidement (en moins d'un millénaire) de la source continentale dont elle était issue. Or, nous avons observé une stase morphologique (taille et forme) sur trois millénaires, à partir de son arrivée sur l'île, sans écart vis-à-vis des populations continentales contemporaines de Dja'dé et de Çafer Höyük. Cette absence de dérive adaptative ne peut pas être reliée à l'absence de levée de compétition/prédation par rapport au continent car nous avons vu que les pressions de la prédation et surtout de la compétition inter-spécifique (présence de *Mus cypriacus*) sont identiques à Chypre. C'est donc que le flux de gènes de *M. m. domesticus* a été suffisamment intensif dès le début de son implantation sur l'île pour empêcher toute adaptation locale, qui aurait mené les fondatrices à diverger du *pool* continental.

Ce flux migratoire a dû être d'autant plus fort que le flux de gènes ne signifie pas systématiquement leur introgression dans la population insulaire. En effet, les populations insulaires de rongeurs en général (Adler et Levins, 1994) et de rats noirs (Cheylan *et al.*, 1998) ou de souris (Gray et Hurst, 1998) en particulier présentent des modifications sociales qui augmentent leur tolérance inter-individuelle. En revanche, comme cela a été observé pour le rat noir à Piana (Granjon et Cheylan, 1990), malgré cette bonne relation entre les individus « autochtones », l'agressivité est de mise pour tout nouveau migrant, ce qui réduit les chances d'introgression.

La navigation des premiers paysans du Proche-Orient a donc entretenu la cohésion morphologique entre Chypre et le continent grâce à des échanges réguliers et rapprochés dans le temps, transférant de nombreuses souris embarquées accidentellement sur les bateaux en partance des côtes syro-anatoliennes. L'implantation et l'entretien à longue distance de métapopulations de souris à Chypre s'inscrit dans le cadre de la diffusion culturelle démographique et écologique du PPNB. Elle a été vraisemblablement soutenue par la diffusion à grande échelle des semences qui s'amorce au PPNA, comme en témoigne l'implantation de céréales dans des régions où les conditions édaphiques ne leur permettent pas de pousser spontanément (Willcox, 2000). Nous reviendrons plus en détails sur ce point

dans les paragraphes suivants. Le transport des cargaisons de grains de céréales (Willcox, 2003), aliments favoris des souris (Robards et Saunders, 1998), a été la cause de la translocation de souris sur l'île. La fréquence et l'intensité des échanges maritimes entre l'île et le Levant Nord ont alimenté le flux migratoire qui a contenu la dérive génétique des populations de souris grises de Chypre par rapport à celles du Levant Nord.

5.2.1.6.2. Augmentation de la taille des souris de Khirokitia : conséquence d'un fait culturel ou écologique ?

Au VIIème millénaire av. J.-C., l'augmentation de la taille de la M_1 observée notamment à Khirokitia, est difficile à interpréter, car les causes peuvent être multiples. S'agit-il d'une réponse morphologique locale des souris à la différence écologique qu'elles rencontrent dans les sites de cette période (gros villages néolithiques) ou de la conséquence, à l'échelle de toute l'île, d'une rupture du flux migratoire ?

Les souris mortes dans les villages de Khirokitia et de Cap Andreas Kastros vivaient dans des conditions commensales strictes et occupaient seules la niche écologique commensale. Pour les autres localités de Chypre (K-Mylouthkia 116, 133, 2030), les souris grises proviennent d'un environnement plus « naturel », en marge du village où elles vivaient en syntopie avec *Mus cypriacus*. Il est possible que la taille plus grande que l'on observe au VIIème millénaire soit la réponse morphologique d'un relâchement local de la compétition inter-spécifique à l'intérieur des villages néolithiques de l'île, d'où *Mus cypriacus* semble exclue.

Il paraît plus difficile d'interpréter ce signal de taille comme une conséquence de l'isolement culturel croissant au VIIème millénaire. Il faut songer qu'à cette période, la néolithisation de l'aire égéenne et des Balkans était achevée, et que la céramique y était largement adoptée (Guilaine, 2000, 2003 ; Perlès, 2002). Si on impute cette dérive à une rupture du lien entre Chypre et le continent, cela suppose que les échanges entre eux se sont ralentis, voire arrêtés. Ce qui aurait provoqué, par la même occasion, l'arrêt du flux migratoire et donc l'isolement génétique des métapopulations chypriotes, s'exprimant par une augmentation de la taille des molaires. Cependant, nous avons déjà démontré que la forme signait une information génétique alors que la taille contenait plutôt une information écologique (*cf.* § 3.6.). Or, nous observons que la forme de la molaire reste en stase jusqu'au IVème millénaire av. J.-C. La forme de la molaire ne semble donc pas révéler un isolement génétique.

L'évolution culturelle en milieu insulaire ne fonctionne pas selon les mêmes processus que l'évolution biologique, ce qui pourrait constituer un autre argument à l'encontre d'une rupture des flux migratoires à Chypre au VIIème millénaire. En effet, l'émergence d'une originalité culturelle dans les îles est plus la conséquence d'une adaptation au cadre naturel ou d'une dynamique sociale propres aux milieux insulaires qu'une dérive culturelle par rapport au continent. Bonniol (1997) explique qu'une île produit de la diversité culturelle par une différenciation à partir d'un fond commun (le Japon est un exemple d'une spécialisation de la culture chinoise). Cette diversité peut aussi s'exprimer par le conservatisme de traits culturels originaux qui sont systématiquement balayés lors de l'évolution culturelle sur le continent (conservation de la religion hindouiste à Bali par exemple).

L'accroissement de la taille de la M_1 au 7ème millénaire à Chypre nous semble donc être la conséquence locale d'un relâchement de la compétition interspécifique à l'intérieur des installations villageoises, c'est-à-dire en milieu commensal strict, et non celle d'une rupture des flux migratoires entre le continent et Chypre à cette période. Cela suggère que la dérive culturelle qu'a connue Chypre entre le 8ème et le 7ème millénaire s'est faite, alors même que les échanges maritimes entre l'île et le continent persistaient au même niveau d'intensité.

5.2.1.6.3. Différenciation récente des populations de souris grises

Malgré le conservatisme global de *domesticus,* nous avons constaté une divergence de la forme et une réduction de la taille des molaires des populations actuelles par rapport aux populations continentales et insulaires fossiles. Nous pensons que cette divergence est intervenue (plus) récemment, lors d'une diversification des sources à partir desquelles ont été introduites les souris sur l'île. À partir du IIIème millénaire av. J.-C., lors de l'émergence des grandes civilisations de Méditerranée orientale, Chypre a été au centre d'un réseau d'échanges maritimes. Les flux migratoires ne provenaient plus uniquement des côtes anatoliennes, syriennes et palestiniennes, comme c'était le cas au Néolithique précéramique, mais de tous les pôles commerciaux du bassin oriental de la Méditerranée, puis ensuite de toute la Méditerranée. Cette évolution des flux migratoires a été enregistrée dans la structure génétique des populations de souris grises méditerranéennes (Britton-Davidian, 1990), mais aussi dans la forme de leurs premières molaires inférieures (*cf.* § 3.3.3.). Nous avons décrit le même patron de divergence entre la morphologie actuelle et la morphologie passée des populations de Corse (*cf.* § 3.4.1.2.). Ceci voudrait dire que le temps est également un facteur de variation primordial à prendre en compte pour comprendre la variation des populations de souris.

5.2.1.7. Conclusion

En sachant que l'isolement des flux géniques peut entraîner chez les souris des ajustements morphologiques rapides face aux forces sélectives des îles, l'évolution de la morphologie dentaire (taille et forme) de l'espèce invasive sur cinq millénaires, depuis son arrivée sur une île « vraie », a été utilisée pour traiter la question des flux migratoires et de l'intensité des échanges maritimes au Néolithique précéramique. Elle nous a permis de dégager trois points :

1. Une stase morphologique entre le IXème et le VIIIème millénaire av. J.-C. a été mise en relation avec un flux migratoire intense entre le Levant Nord et Chypre, dans le cadre d'une diffusion culturelle, démographique et écologique du PPNB.
2. Un agrandissement de la taille des dents au VIIème millénaire dans les villages précéramiques (Cap Andreas Kastros et Khirokitia) isolés des processus culturels continentaux a été observé. La stabilité de la forme à cette période nous a amenés à considérer qu'il pouvait être dû au relâchement de la pression inter-spécifique en milieu commensal strict.
3. En ce qui concerne la divergence de la forme et de la taille des molaires de souris grises actuelles de Chypre par rapport au processus d'homogénéisation du Néolithique, nous avons privilégié l'hypothèse d'une différenciation récente liée à l'introgression de gènes échantillonnés sur une aire de répartition de la population source qui n'a cessé de s'étendre. La forme actuelle des souris grises de l'île diverge de sa forme fossile néolithique car le flux migratoire vers Chypre a changé au cours de l'histoire de la Méditerranée et la répartition de la souris avec lui.

Ces résultats montrent que l'analyse des contours dentaires en transformées de Fourier elliptiques des souris invasives en milieu insulaire « vrai » peut être utilisée pour aborder la question de l'intensité du trafic maritime, pour les périodes où cette dernière n'est pas renseignée par l'archéologie sous-marine. Ils fournissent une nouvelle preuve indirecte de l'échange maritime intensif qui a existé en Méditerranée orientale bien avant les thalassocraties du IIIème millénaire av. J.-C. La Méditerranée n'a pas représenté une barrière à l'expansion ni aux échanges des premiers paysans du Proche-Orient, marins confirmés, mais plutôt un lien, comme le suggérait Fernand Braudel (1990) pour les périodes plus récentes.

5.2.2. La plus ancienne preuve archéologique du transport de commensaux dans l'épave d'Uluburun (1300 ans av. J.-C.)

Article en préparation pour la monographie du site : *cf.* annexe 6

Résumé :

L'épave d'Uluburun a été découverte en 1984 au large de la Turquie. Sa cargaison, composée de lingots de cuivre et d'objets prestigieux, est une image de la richesse et de la diversité des échanges en Méditerranée orientale à la fin de l'Âge du Bronze (1 300 av. J.-C.). Une mandibule de souris a aussi été collectée, au tamisage. Son étude a visé à renseigner les modalités anciennes de progression des espèces commensales ainsi que la nature des échanges en Méditerranée orientale à l'Âge du Bronze. L'analyse de la forme du contour de la première molaire de cette mandibule nous a permis d'identifier qu'il s'agissait de *Mus musculus domesticus,* l'espèce commensale de l'homme. C'est, à ce jour, la plus ancienne preuve archéologique du transport passif de commensaux par bateaux. Nous avons relié sa présence au transport d'une importante cargaison de céréales. Une telle éventualité n'avait jamais été soulevée jusqu'alors car les grains ne se conservent pas, sauf s'ils sont carbonisés. À l'aide d'un rapprochement morphologique multidimensionnel, nous avons déterminé, parmi les différentes régions possibles de Méditerranée orientale, le littoral syrien comme l'origine la plus probable de cette souris grise, accidentellement embarquée. Nos données convergent avec celles de l'archéologie de l'histoire qui considèrent que le trafic commercial maritime de la Méditerranée orientale s'appuyait principalement sur des entrepreneurs d'origine cananéenne (Levant), et que le port d'Ougarit (Syrie) exportait des céréales dans toute cette région. Cette mandibule de souris a donc contribué à en savoir un peu plus sur la cargaison du navire et la route qu'il emprunta avant de s'échouer au large de la Turquie.

Discussion de l'article

Bien que concernant la plus ancienne épave méditerranéenne connue et fouillée avec tamisage, cette découverte est anecdotique. C'est pourquoi nous avons décidé de l'intégrer sous une forme résumée dans le corps de cette thèse. Elle nous semble néanmoins utile car elle constitue la preuve tangible que la navigation ancienne permet le transport de commensaux. Restitué dans la longue durée, cet exemple isolé renforce notre propos sur le flux migratoire intensif de souris vers Chypre dès le Néolithique en l'illustrant

matériellement, car ce que l'on observe pour l'Âge du Bronze a très bien pu avoir lieu au Néolithique. Certes, la structure des embarcations et les motivations socio-économiques ont certainement changé entre le Néolithique précéramique et le Bronze final, mais la capacité de transport des rongeurs anthropophiles ou commensaux clandestins a vraisemblablement été identique.

5.2.3. Conclusion sur la navigation ancienne en Méditerranée

La navigation a été l'un des vecteurs principaux de l'immigration artificielle de la souris commensale dans le bassin méditerranéen. Si nous en doutions encore, nous en avons la preuve archéologique grâce à l'épave d'Uluburun. Au Néolithique, la colonisation des milieux insulaires et l'importation des semences domestiques ou en voie de domestication ont été les moteurs de cette navigation et donc les responsables de la translocation accidentelle de la souris. Au Bronze final, le moteur a aussi été le transport à grande échelle de cargaison de grains, mais cette fois les objectifs étaient commerciaux puisqu'ils s'intégraient dans les grands échanges maritimes réguliers reliant les pôles commerciaux de la Méditerranée orientale à partir du IIIème millénaire av. J.-C.

La navigation au Néolithique a permis la translocation et l'entretien, à de grandes distances de leur source, de populations stables de souris commensales. Ces phénomènes se sont réalisés grâce à un trafic maritime suffisamment intense pour assurer l'homogénéité et endiguer d'éventuelles dérives morphologiques chez les souris commensales de Chypre. Un argument de plus qui démontre que les premiers Néolithiques étaient des marins suffisamment accomplis pour maîtriser les vents, les courants, les écueils de la Méditerranée et réaliser des allers-retours sur de longues distances, de façon planifiée et régulière.

5.3. Diffusion de *Mus musculus domesticus* en Méditerranée et anthropisation

5.3.1. Introduction

Nos résultats sur l'émergence du commensalisme de la souris grise ont démontré que des populations stables de souris grises coïncidaient, dans le cadre d'un réchauffement climatique, avec le passage à l'économie de production au Proche-Orient, c'est-à-dire avec l'agriculture, le stockage des grains à grande échelle ainsi que l'accroissement du nombre et de la démographie des villages de plein air.

Nous avons également montré que la souris a colonisé le Proche-Orient au même rythme que la diffusion culturelle du Néolithique jusque dans ses marges, puisqu'elle était présente en abondance à plus de 700 m d'altitude dans les hautes vallée de l'Euphrate (Çafer Höyük) et à Chypre (Kissonerga-Mylouthkia), à plus de 80 km des côtes, dès la fin du PPNB ancien.

La stase morphologique des populations de souris commensale de Chypre, observée depuis leur translocation indique que la navigation au Néolithique précéramique était suffisamment maîtrisée et régulière pour constituer un vecteur d'immigration artificielle fort.

Cependant, à l'échelle du bassin méditerranéen, les données moléculaires et archéo-zoologiques (Auffray et Britton-Davidian, 1992 ; Auffray *et al.*, 1990c ; Mistrot et Vigne, 1997 ; Vigne, 1994a, 1999) s'accordent sur une progression lente de la souris grise selon laquelle elle se serait diffusée en Méditerranée vers l'Âge du Bronze (III-IIème millénaires av. J.-C.) et n'aurait pas atteint l'Europe occidentale avant l'Âge du Fer (dernier millénaire av. J-C.).

Connaissant la maîtrise de la navigation et la diffusion démographique, culturelle et écologique au Néolithique, nous devions nous interroger sur les raisons du décalage dans le temps et à travers le bassin méditerranéen entre la néolithisation et la progression de la souris.

Notre nouvel objectif était de déterminer, sur l'ensemble de cette région, l'évolution des facteurs naturels ou culturels qui ont agi conjointement pour expliquer ce décalage. Nous avons suivi les préconisations de Pascal *et al.* (sous presse), qui expliquent que, pour appréhender les phénomènes d'invasions biologiques, il faut se placer dans un *« méta-système réunissant, dans un espace géographique donné évoluant avec le temps sous l'effet de facteurs externes ou internes, un ou plusieurs écosystèmes naturels ou artificiels, une société humaine et ses caractéristiques culturelles et les interactions entre ces composantes naturelles et culturelles »*. Mais il faut également et surtout avoir des données archéozoologiques fiables, c'est-à-dire bien validées sur les plans chronologique et taxinomique.

5.3.2. Première occurrence de la souris grise en Méditerranée occidentale : révision archéozoologique des données fossiles

-PUBLICATION 3-

First occurrence of the house mouse *(Mus musculus domesticus* SCHWARTZ & SCHWARTZ, 1943) in Western Mediterranean: a zooarchaeological revision of sub-fossil house mouse occurrences

Thomas CUCCHI, Jean-Denis VIGNE et Jean-Christophe AUFFRAY.

Biological Journal of the Linnaean Society (2005), **84:** 429-445.

The genus *Mus* as a model for evolutionary studies

Proceedings of a symposium at the 4th European Congress of Mammalogy

Brno, Czech Republic, July 2003

Éditeurs : J. Britton-Davidian & J.B. Searle

Biological Journal of the Linnean Society, 2005, **84**, 429–445. With 2 figures

The genus Mus as a model for evolutionary studies
Edited by J. Britton-Davidian and J. B. Searle

First occurrence of the house mouse (*Mus musculus domesticus* Schwarz & Schwarz, 1943) in the Western Mediterranean: a zooarchaeological revision of subfossil occurrences

THOMAS CUCCHI[1]*, JEAN-DENIS VIGNE[1] and JEAN-CHRISTOPHE AUFFRAY[2]

[1]*CNRS- Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Ecologie et Gestion de la Biodiversité, UMR 5197 «Archéoozoologie, histoire des sociétés humaines et de peuplements animaux», Bât. d'anatomie comparée,55 rue Buffon, France*
[2]*CNRS, Université Montpellier II, UMR 5554, Institut des Sciences de l'Evolution (ISEM), France*

Received 31 October 2003; accepted for publication 7 October 2004

This paper provides a critical analysis of archaeological small mammal collections in the Mediterranean area, from the Late Glacial to the first centuries AD, to validate the presence/absence of the house mouse through zooarchaeological criteria. The results have been synthesized through a diachronic map, whose chronological phases are related to socio-economic and cultural human evolution. The house mouse (*Mus musculus domesticus*) progression in the Mediterranean begins with a quick but limited diffusion in the Eastern Mediterranean Basin achieved around the 8th millennium BC. Until the 1st millennium BC, the invasive process seems to have stopped or drastically slowed, despite the increasing opportunities of passive transport during the Bronze Age. During the 1st millennium BC, there was mass colonization by the house mouse of the entire Western Mediterranean Basin and Northern Europe. We propose to explain this chronological gap in the colonization of the Eastern and Western Mediterranean using source-sink theory considering that the western environments acted like sinks until the first millennium BC. At that time the Western Mediterranean was fully opened to Eastern influences and migrations, and the human pressures on the environment drastically increased. This may have favoured definitively the adaptation of the house mouse to the Western commensal niches. © 2005 The Linnean Society of London, *Biological Journal of the Linnean Society*, 2005, **84**, 429–445.

ADDITIONAL KEYWORDS: anthropization – coevolution – invasive species – phylogeography – source-sink – subfossils.

The genus *Mus* has been present in the Mediterranean area from the Middle Pleistocene, but the house mouse (*Mus musculus* sp.) diffusion from South-East Asia through Eurasia belongs to the last wave of colonization, during the Holocene. Analysing series of fossils from stratified cave fillings from 120 000 to 12 000 BC in Israel, Auffray, Tchernov & Nevo (1988) highlighted the presence of the house mouse on the shores of the Eastern Mediterranean starting from 12 000 BC only. This successful settlement must be considered to be a consequence of the development of human sedentism (small villages) and of systematic cereal harvesting and storage, more than as the result of global climate change (Tchernov 1984, 1991, 1993, 1994). The westward progression from this point, following human migrations, is presumed to have developed following two different routes, the continental one ('Danubian route'), which brought the *M. m. musculus* subspecies into Eastern, Central and

*Corresponding author. E-mail: cucchi@mnhn.fr

Scandinavian Europe, and the Mediterranean route, which led the other subspecies, *M. m. domesticus*, to colonize the Mediterranean, North African and Western Europe areas (Thaler, Bonhomme & Britton-Davidian, 1981; Auffray, Vanlerberghe & Britton-Davidian, 1990).

This spread of the house mouse into Europe is, however, still poorly documented. This is mainly due to the poor sampling strategy (lack of sieving) for small mammals in archaeological sites. It may also be related to species identification problems relating to poor preservation of osteological material.

This paper aims to provide a critical review of the distribution of the house mouse in archaeological sites of the Mediterranean area. We will focus on the phylogeography of *Mus musculus domesticus* (Schwarz & Schwarz, 1943). This work is a continuation from the paper of Auffray *et al*. (1990) regarding the house mouse progression in Eurasia. Our addition to the Eurasian house mouse phylogeography consists of an improvement of the validation of the archaeological sources, using a zooarchaeological critical grid, in order to check the house mouse records in the faunal spectra from both a taxonomical and a chronological point of view. Finally, the aim is to draw up a more reliable diachronic mapping of the house mouse diffusion and discuss it in the light of human cultural evolution.

MATERIAL AND METHODS

First, a database of the archaeological occurrences of the house mouse was created (see Appendix). This database records the archaeological contexts from which small mammals have been sampled and studied. A context is a site or part of a site, which is homogeneous from the chronological and stratigraphic points of view; so, in the database nine sites with a long and complex stratigraphy have been split into several chronological contexts. Contexts are ordered according to their chronological position from the oldest to the youngest. The full collection of sites (Fig. 1A) represents 53 localities spread over the Mediterranean area.

The Central Mediterranean area as well as Northern Africa are poorly documented or not documented at all. For the first area this scarcity is due to a non-systematic collection of small mammals and, for the second, it is due to poor archaeological survey. Figure 1B shows that the archaeological contexts are spread in time from the end of the Late Glacial until the first centuries AD. The last five millennia BC include a large percentage of archaeological sites (44%).

The columns of the database in the Appendix record the presence/absence of the different murid species from the small mammal spectra with their relative frequency. Secondly, they record the different criteria that will be used globally to validate the presence/absence of the house mice in the different contexts. These criteria are based on statistical, biological and archaeological considerations.

From the statistical point of view, we have first considered the size of the subfossil small mammal collection in order to determine if the sample can be regarded as representative in terms of relative frequency of species. Samples with fewer than 30 for the minimal numbers of individuals (MNI) have been considered as unrepresentative; the absence of one species in the spectra could be due to the random effect of the small size of the sample.

From the biological point of view, we focused on the method that has been used for the interspecific distinction of the fossil remains of murids, particularly between the *Mus* species. There are no criteria for the distinction between *Apodemus* and *Mus* on the basis of postcranial bones, but both skull and tooth morphology allow a good distinction between the two genera (Chaline, 1972). The interspecific discrimination of *Mus* species, very close morphologically, is mainly based on the method of Orsini *et al*. (1983). The best discriminatory parameter among those given in this method is the zygomatic index on the skull (ZI: width of malar process anterior part/width of zygomatic arch upper part), but the distribution of the frequencies sometimes widely overlaps. The best overall criterion is the general shape of the first lower molar in occlusal view treated in Elliptic Fourier analysis (Cucchi *et al*., 2002), but because this method is very recent it has been used only for a very small number of samples. Consequently, the distinction between *Mus* species is very rarely reliable in the literature.

From an archaeological point of view, three points have been scrutinized, according to Audoin-Rouzeau & Vigne (1994), Vigne & Valladas (1996) and Vigne *et al*. (2002).

1. What is the context of the small mammal deposit? The main suspicion relating to small mammal collections from archaeological sites is the severe risk of stratigraphic disturbance, largely caused by the burrows of carnivores and rodents, but also by human activities. These have led to vertical migrations of archaeological items through different layers. The fillings of stratified caves or rock shelters are also subject to vertical migrations as a result of bioturbation. Consequently, the choice of samples for small mammal collections should include both well-sealed stratigraphies and the bottom layers of deep features such as pits, wells and silos.

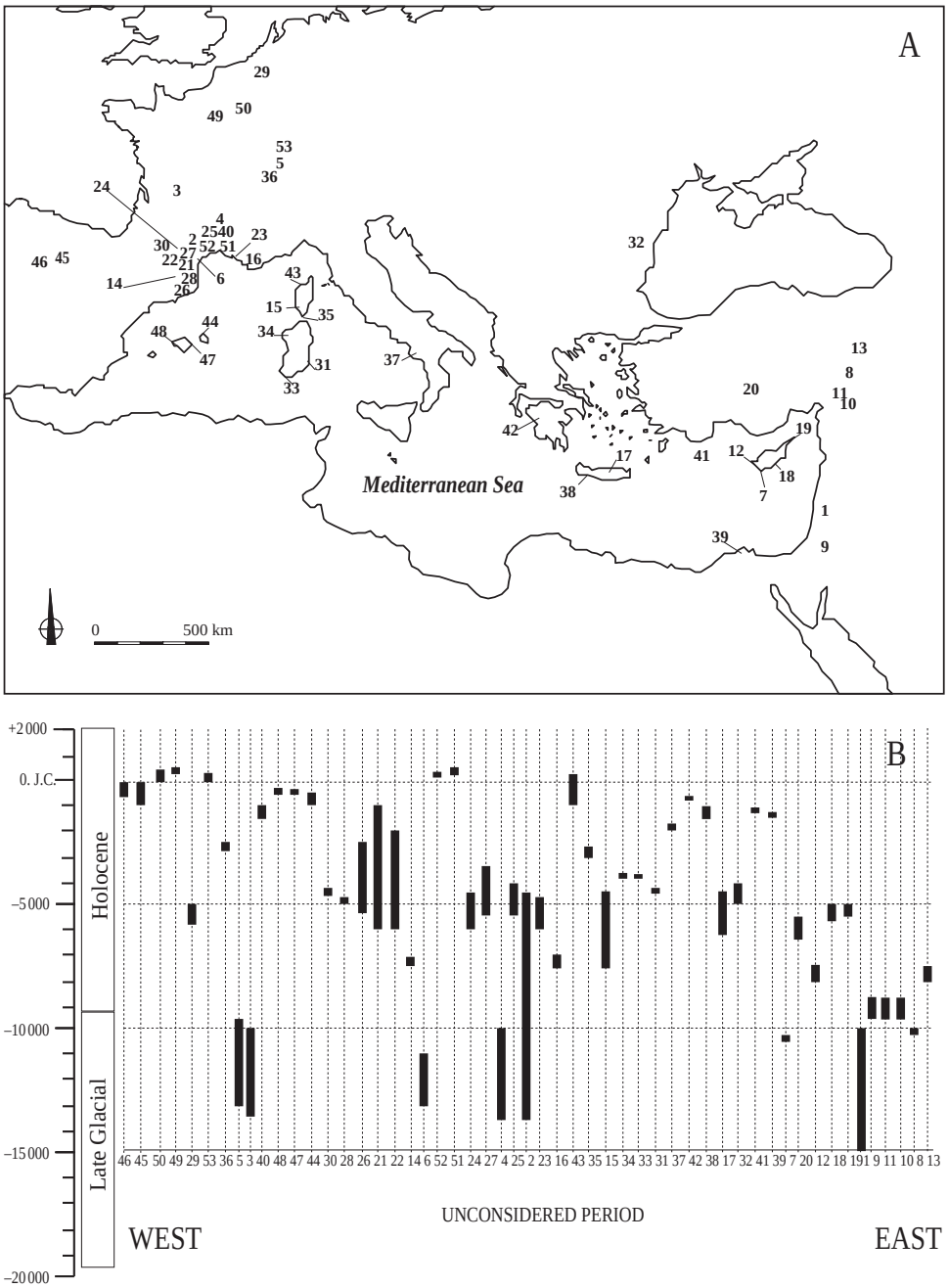


Figure 1. A, location of the 53 archaeological sites involved in the revision of subfossil house mouse occurrences. B, projection of their chronological sequences from Western to Eastern Mediterranean area. 1: Hayonim B/C, 2: L'Abeurador, 3: Bois-Ragot, 4: Rond du Barry, 5: Rochedane, 6: Espéluges, 7: Akrotiri-Aetokremnos, 8: Mureybet, 9: Netiv Hagdud, 10: Jerf el Ahmar, 11: Dja'dé, 12: Mylouthkia-Kissonerga, 13: Cafer Hüyük, 14: Cingle Vernell, 15: Monte Leone, 16: FontBregua, 17: Knossos, 18: Khirokitia, 19: Cap Andreas Kastros, 20: Catal Hüyük, 21: Cova 120, 22: Ermittons, 23: Châteauneuf-les-Martigues, 24: L'abri Jean Cros, 25: Baume d'Oullen, 26: Grotte du Frare, 27: Font-Juvenal, 28: Pasteral, 29: Place St-Lambert, 30: Villeneuve-Tolosane, 31: Corbeddu, 32: Harsova tell, 33: Grotta Rifugio, 34: Su Guanu, 35: Araguinna-Sennola, 36: Clairvaux la Motte aux Magnins, 37: Nola, 38: Kommos 1, 39: Buhen, 40: Mourre de la Barque, 41: Uluburun, 42: Nichoria, 43: Monte di Tuda, 44: Torralba d'en Salort, 45: El Soto de Medinilla, 46: La Mota, 47: Torre den Gaumès, 48: S'illot, 49: Gaillon-le-Bas, 50: Acy-Romance, 51: Lattes, 52: Canet-en-Roussillon, 53: Sierentz-Landstrasse.

2. What is the method of dating the presence of the house mouse in the archaeological site? A direct radiometric date (^{14}C) on mouse bones themselves is the best way to ensure their contemporaneity with the archaeological level in which they lay. However, this has never been done for mice bones until now, the presence of mouse remains being generally dated by the radiometric (or only cultural) dating of the layers from which they have been excavated. In addition, the reliability of ^{14}C dating depends mostly on the material on which the ^{14}C dating has been performed, as well as on the field strategy to sample this material. Indeed, wood, charcoal, bone and shell, which are the main materials for ^{14}C dating in archaeology, do not represent the same ^{14}C events, the same patterns of carbonate contamination, the same requirements for a conventional ^{14}C age and the same association with human events (for details see Strydonck *et al.*, 1999). In those cases for which the dating method is mentioned, we scrutinize its reliability.
3. The last archaeological question concerns the size of the mesh used to sieve the sediment and collect the small vertebrates: more than 2 mm risks missing species of small size such as mice, even if they were present in the sediment. In addition, the quality of the sorting of the sieving refuse should also be taken into consideration (Vigne & Valladas, 1996; Vigne *et al.*, 2002), but this is rarely known, and generally not very good because archaeologists extract bones directly from the sieve, without care to be exhaustive.

Once this critical examination was completed, we estimated the general reliability of the presence or absence of the house mouse for each archaeological context, according to three different levels: highly probable, probable and doubtful.

The chronology of the database has been divided into five phases according to the main changes in human history determined by technical, economical and cultural evolution. For each of these five phases a mapping of the presence and absence of mouse bones has been deduced from the database: each archaeological context has been plotted with an icon and an identification number. The icons provide two pieces of information. First is the degree of reliability in terms of sample size (fewer than 30 individuals: small circle; more than 30 individuals: large circle). The second piece of information is the level of validity of the house mouse occurrence in the sample: white for probable and highly probable absence, black for probable and highly probable presence and grey for doubtful presence.

RESULTS: DIACHRONIC MAPPING BY PHASE

PHASE 1: 12 000–8500 BC – UPPER PALAEOLITHIC, EPIPALAEOLITHIC AND MESOLITHIC PERIODS

General historical framework

In Europe, this phase is marked by wide climatic oscillations, which end *c.* 9200 BC with the abrupt Holocene warming (Magny, 1995, 2004), but these climatic changes were much less marked in the Near East (Sanlaville, 1997). During this period, human communities were still hunter-gatherers. In Europe, Magdalenian, Epigravettian, Epipalaeolithic and Mesolithic communities remained mobile over large areas (Djindjian, Koslowski & Otte, 1999). In the Near East, between 12 000 and 10 300 BC, cultural evolution is obvious in the subsistence strategies of the foragers, which generally ranged from semisedentary groups to small mobile bands. Sedentary Natufian hamlets were established and then larger open-field sites of Pre-Pottery Neolithic A (PPNA) in the Levantine corridor (Bar-Yosef & Meadows, 1995; Aurenche & Kozlowski, 1999).

Mapping the presence/absence of the house mouse (Fig. 2A)

The projection of the probable and highly probable occurrences of the house mouse for phase 1 coincides with the limits of the sites that belong to the Natufian heritage. In those sites the house mouse has adapted to the new ecological niche created by long-term human settlements. The commensal niche seems to be fully colonized by *Mus musculus domesticus* in the Levantine corridor because this species is found in caves and rock shelters as well as from open-field PPNA sites such as Jerf el Ahmar, Mureybet and Dja'dé. Although it can be argued that the presence of the house mouse in cave deposits does not represent clear evidence of synchronous occupation by humans and mice, because of possible accumulations of raptor pellets following human abandonment of the sites (Ervynck, 2002), the presence of house mice in the occupation layers of houses is clear evidence of a commensal way of life.

In Cyprus, the house mouse is absent from the Epipalaeolithic site of Akrotiri-Aetokremnos (Simmons, 1999: 69) but the sample size is too small to be representative. By contrast, three French Epipalaeolithic sites with a significant sample size and which were carefully studied do not contain any house mouse remains; the only documented (and sometimes abundant) small murid was the wood mouse (*Apodemus* sp.). Based on these reliable data, the presence of very few remains of *Mus musculus* sp. in Rochedanes (MNI = 2) and in the cave of Rond du Barry (MNI = 1), within significant samples (respectively 539 and 511

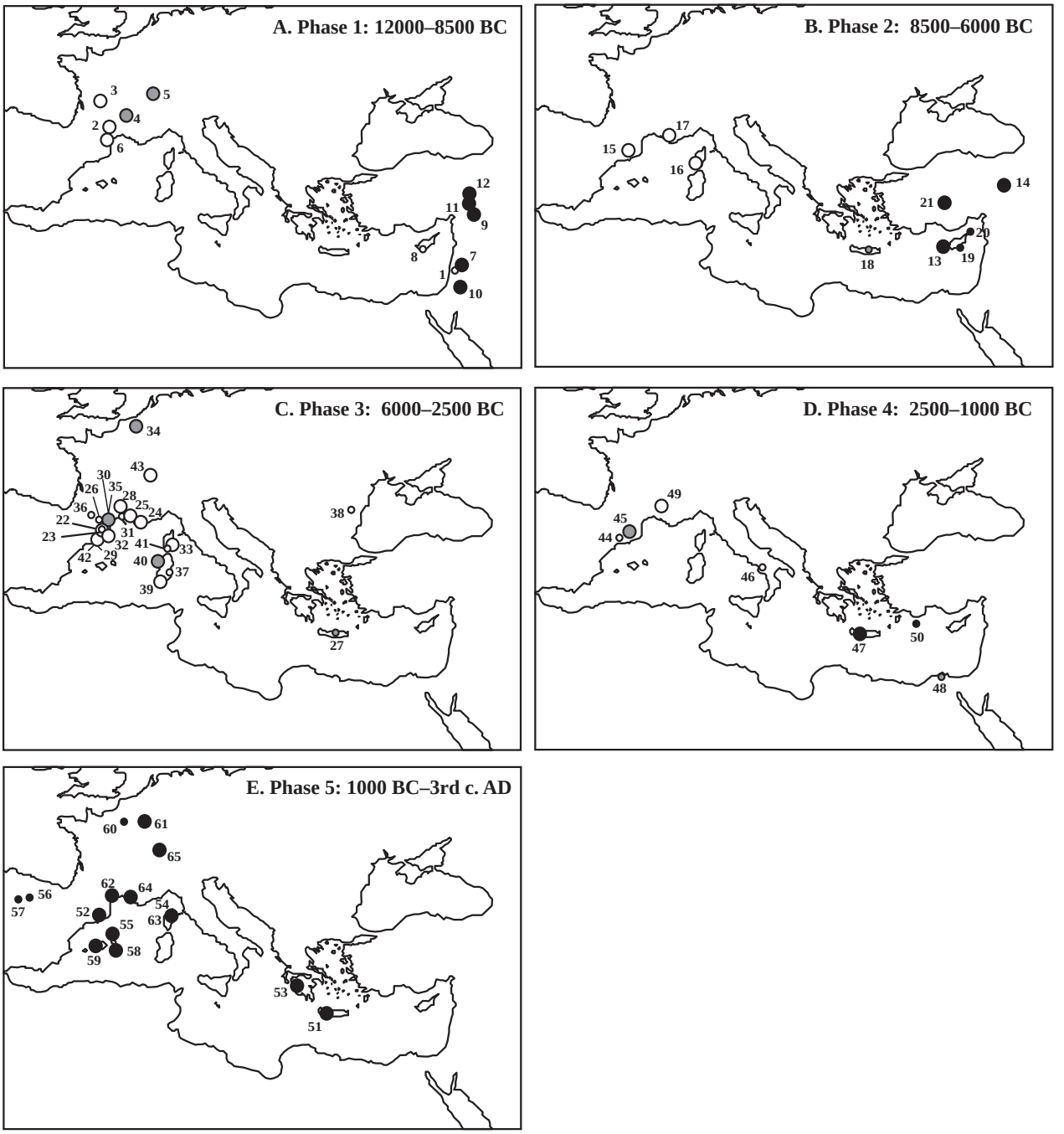


Figure 2. A–E, diachronic mapping of the subfossil house mouse occurrences in the Mediterranean area, according to five chronological phases. The numbers used for each map refer to the inventory numbers of the database in the Appendix. The size of the dots corresponds to the size of the fossil collections: a small circle represents fewer than 30 MNI and a large circle 30 MNI or more. A black dot represents a validated presence of house mouse, a grey circle a doubtful presence and a white circle a validated absence.

individuals), appears doubtful. The fossil remains have not yet been revisited from a taxonomic point of view nor directly radiocarbon dated. However, it would be surprising that a population of house mice could have survived both the cold climate of these latitudes at that time, given the competition with the wood mouse (which is highly dominant in the faunal spectrum), and out of the protection of the commensal niche (people were still nomadic foragers). We propose that this documentation of house mouse should either

be referred to as *Mus* sp., assuming the presence of *Mus spretus* (Lataste, 1983) in the area, at least for Rochedanes, or considered as modern pollution of current house mouse in archaeological layers due to vertical migration and inappropriate selection in small fauna sampling.

Phase 2: 8500–6000 BC – Neolithic emergence and spread

General historical framework

The Neolithic phenomenon is a series of mechanisms that made humans change from an economy of predation to an economy of production and that occurred in different places of the world. For our purpose, we are interested in the Neolithic that emerged from the Near East (the 'Fertile Crescent') and diffused all around Eurasia, thereby determining its cultural and biological diversity. The whole period is situated at the Holocene optimum climate (warm and moist), which reached its highest point at the end of this period. This period provides the first clear evidence of domesticated plants and animals from archaeological remains. Domestication was not yet completed when the farming culture spread out from its origin, as we can see in Cyprus, which was colonized from 8200 BC (Guilaine *et al.*, 2000).

The diffusion of the Neolithic which emerged from the maturation area of the Levantine corridor (Pre-Pottery Neolithic B, PPNB) did not seem to go further than Central Anatolia. The western diffusion to the Aegean seems to have been one millennium later and corresponds to the emergence of a new Neolithic culture. By the end of the 7th millennium BC, the Aegean, Balkan and Italian–Adriatic areas had been colonized by the Neolithic diffusion.

The societies that achieved the technical skills that allowed animal and plant domestication took their knowledge in their westward progression as well as their livestock. This involved the first large ecological human impact. This transfer is particularly well highlighted by the Neolithic colonization of the Mediterranean islands (Cherry, 1981, 1990; Vigne & Alcover, 1985; Blondel & Vigne, 1993; Vigne, 1999). In these islands, the endemic fauna, in which there was no wild ancestor of domestic animals, was replaced by an invasive fauna comprising farm animals and feral populations derived from escapees from the transferred livestock. In this ecological package the passive transport of the house mouse could have been expected, given that humans transferred other anthrophilous small mammals early to the Mediterranean islands (Vigne, 1994a). The question is whether the house mouse followed this progression, which should have brought it out of its primary area of diffusion in Central Anatolia and Cyprus.

Mapping the presence/absence of the house mouse (Fig. 2B)

The only positive answer to the question above comes from some murid remains recorded from the Early Neolithic layers of Knossos, in Crete (Appendix, no. 18). Although we have not yet observed these remains, we know that they are only postcranial bones (V. Isaakidou, pers. comm.). Given that interspecific discrimination between murid species on postcranial bones is extremely difficult, the taxonomic attribution to *Mus*, for this site, should probably much more cautiously be changed into a general attribution such as 'small murid', i.e. either *Apodemus*, which is present in Crete, or *Mus minotaurus* (Bate, 1942) and *Mus batae* (Mayew, 1977), the Pleistocene forms, which could have survived the human colonization, or a putative invasive *Mus musculus domesticus*. We therefore consider that this occurrence is doubtful. For the Central Mediterranean area, there are no other reports of house mouse for this phase. Water sieving of large samples in the Early Neolithic site at Trasano (Matera) gave very few small vertebrate bones but no mice (J.-D. Vigne, unpubl. data). We have already mentioned the scarcity of archaeological small mammal collections from these regions. The question remains: did the house mouse fail to follow the Neolithic diffusion up to the Italian shores or does the absence of mice reflect sampling bias? Phase 3 probably helps to find a solution.

Phase 3: 6000–2500 BC – Neolithic diffusion in Europe

General historical framework

The Neolithic diffusion in the Western Mediterranean and in Central Europe, according to the two separated axes of human and cultural transfer, followed a pattern of rapid progression. The further diffusion of the Neolithic was arrhythmic, with alternations of quick and slow phases linked to the adaptation and renewal of the cultural traits facing the biotic and abiotic factors of the colonized environments (Guilaine, 2000a). The colonization of the western Mediterranean shores from Italy to Spain and then to Portugal, supposedly realized by coastal navigation, was completed in 800 years. For the Occidental culture of Central Europe, after a long period of adaptation from the Mediterranean Neolithic of the Aegean and the Balkans to the ecology of Temperate Europe, the diffusion up to the Parisian Basin was rapid.

Mapping the presence/absence of the house mouse (Fig. 2C)

For this phase, we found no data from the Eastern and Central Mediterranean area, except for Knossos (with the same questions as above) and a small sample with

poor reliability from the Romanian site of Harsova tell.

In Western Europe, ten sites gave reliable small mammal samples with no evidence of the house mouse. Five less reliable sites gave the same result (nos. 23, 26, 31, 41, 43). This sheds doubt on the three other sites (nos. 30–35, 34, 40) in which the house mouse was recorded. These doubts are confirmed by analysis of each of these data:

1. The mention of house mice in the 'Place St Lambert' excavations, in Liège (Belgium; no. 34) is doubtful because: (i) half of the small mammal species of the spectrum are composed of forest species (wood mouse, red squirrel and bank vole) and there was only one house mouse in a total of 48 individual small mammals examined; and (ii) we have no absolute dating for this context. The collection method seems to have been appropriate but we do not know if the sample originates from the upper or from the lower layers of the pits; so in the absence of any taphonomic analysis, we cannot exclude the possibility that these house mouse bones result from a stratigraphic intrusion. This possibility is even probable given the abundance in the spectrum of three genera of burrowing rodents. Indeed, *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758) (Meylan, 1977), *Microtus arvalis* (Pallas, 1758) (Niethammer & Krapp, 1982) and *Apodemus sylvaticus* (Linnaeus, 1758) (Niethammer, 1978) have many burrows 20–25 cm deep and some even 25–70 cm deep. So if the small mammals samples were not deposited in deep and rapidly filled structures, the few house mouse remains in Neolithic layers could be the result of modern bones taken down by these rodents. As we cannot exclude that this insubstantial occurrence of house mouse results from pollution by vertical migration of recent remains, it cannot be considered as evidence of the presence of the house mouse in Belgium during the Neolithic.
2. Sample nos. 30 and 35 represent two phases of the Font-Juvénal shelter (Aude, France). For this site, the study of which dates to the early 1980s, the biochemical revision of the *Mus* species was not available. At that time and according to Le Louarn & St-Girons (1977: 154), all mice from Western Europe were considered as subspecies of *Mus musculus*, including the outdoor species *Mus spretus*. The claims should be revised to *Mus* sp. (J.-C. Marquet, pers. comm.). Taking into account the low percentage of *Mus* in both small mammal assemblages at Font-Juvénal (no. 30: 2%; no. 35: 2.6%), *M. spretus* is much more probable than *M. musculus*.
3. No. 40 is a Sardinian cave, but which is poorly dated and has an unreliable stratigraphy. For example, in the Neolithic layer, together with the mouse remains is the presence of the black rat (*Rattus rattus* Linnaeus, 1758), which is known to have been absent from this area before the second half of the 1st millennium BC (Vigne & Valladas, 1996). This documentation of house mouse must be considered to be the consequence of modern contamination due to stratigraphic disturbance.

Consequently, even during this phase 3, which covers the strong demographic, cultural and ecological spread of the Neolithic farmers *mode de vie* over the whole Mediterranean basin, the house mouse did not take advantage of the opportunities to colonize westward.

Phase 4: 2500–1000 BC – Bronze Age and intensification of the exchanges in the Mediterranean Sea

General historical framework

This phase belongs to the Subboreal chronozone. It is a phase of both climate deterioration and increase of human impact on the vegetation. In the Near East, from the 16th to the 11th centuries BC, several empires and cities emerged, such as the Theban Empire, the Hittite and the Assyrian kingdoms, Babylon, etc. In Europe, the civilizations of the Bronze Age were also organized into a hierarchy, but if exchanges existed they did not reach the level of economic interactions between the Near East empires. All these hierarchical societies comprised an elite of warriors and merchants, but were still based on herders and farmers. During this period, long-distance exchanges of material and knowledge between human communities drastically increased. This was due first to the development of new hierarchical organization of the societies, but also to improvements in ship manufacture and in sea-faring techniques, mainly known from civilizations around the Aegean islands. This might have favoured the colonization of the entire Eastern Mediterranean basin by the house mouse.

Mapping the presence/absence of the house mouse (Fig. 2D)

Despite the small number of sites, the house mouse is clearly recorded at Kommos 1, in Crete (no. 47). Only four sites are available in the Western Europe area. Three of these sites, one of which is fully reliable (Mourre de la Barque, no. 49), gave no evidence for the house mouse. The fourth (Cova 120, Catalonia, no. 45) gave a more convincing mention of the house mouse, but the poor chronology as well as problems with species diagnosis have also led us to reject this occurrence. The Italian site of Nola (excavated by C. Albore) provides a suitable archaeological context because the

farmer–herder hamlet was destroyed and petrified by a volcanic eruption of Mount Vesuvius, similar to that which affected Pompeii several centuries later. Remains of small mammals with no mice have been found inside an enclosure. Thus, this context, despite the small size of the sample, is nevertheless the most convincing for the absence of the house mouse in Western Europe during the Bronze Age. However, this conclusion is based on only a few sites.

Phase 5: 1000 BC – 3rd century AD – Iron Age

General historical framework

Iron metallurgy existed from the 11th century BC and also spread from East to West. This period marked the increase of the socio-economic traits that had emerged during the previous phase. Indeed, in the Western Mediterranean commercial traffic became more organized and North–South axes of exchange emerged together with intensive human urbanization. Social hierarchy also increased with a stronger expression of power through demonstrations of status. Eastern influence is strong in the Western Mediterranean and archaeological remains have demonstrated how trade through the Mediterranean Sea became more regular, diversified and intensive.

Mapping the presence/absence of the house mouse (Fig. 2E)

Both sites of the Central Mediterranean area and the 13 sites of Western Europe dating to phase 5 yielded remains of the house mouse. In general, for these samples, dating and determinations are very reliable. In addition, the house mouse dominates in frequency in all the samples. This massive presence strengthens the interpretation that we gave to the low rates of occurrence of house mouse during the previous phases. The earliest sites in this phase are known from Western Mediterranean islands such as Corsica and the Balearic Islands and date to the first half of the 1st millennium BC. Documentation on mainland Europe is only slightly later, dating from the 6–4th centuries in Spain and in both the South and the North of France. This phase clearly represents the invasion of Western Europe by the house mouse.

DISCUSSION

General features of the house mouse diffusion

Given that fossil data from Northern Africa are missing, we are only able to consider the house mouse progression on the northern shore of the Mediterranean Sea. According to our data, the house mouse pattern of diffusion seems to have proceeded in three steps:

1. First was a rapid but limited diffusion in the Eastern Mediterranean Basin, following the primary diffusion of the PPNB out of its maturation area (the Levantine corridor). The house mouse perhaps reached Crete by the beginning of the 7th millennium BC in the same wave, but this is far from certain; the colonization of Crete is authentically documented only at the time of the Minoan period, during the 3rd millennium BC. At the present state of knowledge, this first expansion wave of the house mouse seems to have been over a rather short geographical extension and achieved around 7800 BC.
2. Between the end of the 8th millennium and the 1st millennium BC there is no reliable documentation of the house mouse in Central and Western Europe, and the invasive process seems to have stopped or drastically slowed. The record in the Minoan period in Crete, however, suggests a slowing down rather than a complete cessation. Regardless, even the increase in the opportunities for passive transportation of commensal small vertebrates of the Bronze Age did not seem to have been decisive in the Mediterranean invasion by the house mouse. This is the main change with reference to the conclusions of Auffray *et al*. (1990), who claimed a successful colonization of Western Europe at least during the Early Bronze Age (2500 BC).
3. From the end of the first half of the last millennium BC, the house mouse showed mass colonization over a short time span and covering the entire Western Mediterranean Basin and north-west Europe.

It should be noted that the house mouse colonized Western Europe only slightly earlier than the black rat (*c*. 2nd century BC; Vigne & Valladas, 1996; Ervynck, 2002).

House mouse and humans: a pattern of coevolution?

Why did colonization by house mice in the Western Mediterranean not occur until the Iron Age, when it would have been expected that the species would have benefited from ecological transfer and passive transportation during Neolithic migrations and, later, during Bronze Age maritime exchanges in the Eastern and Central Mediterranean sea? What prevented westward diffusion of the house mouse at those times?

Given that the Bronze Age, which was characterized by an increase in sea faring, is now under challenge as the earliest date for the western diffusion, it is no longer possible to put forward passive transportation via human boats as the only factor for successful colonization by house mice. According to the biological definition of commensalism, the house mouse relationship with humans should depend only on food supply

and possible protection against climatic variations and predation, without either harm or benefit from the latter. In fact, the interaction between house mice and humans is more complex than a simple one-way relationship. House mice can become a pest for harvests when their population is uncontrolled and forms plagues (Newsome & Crowcroft, 1971; Singleton *et al.*, 2005, this issue), as well as for food storage by wasting and soiling with urine. Today, mice are not as dangerous as rats for the spread of epidemic diseases but remain a source of pathogenic agents. During the Neolithic, the epidemiological impact of house mice on humans and on domestic ungulates is unknown. Under the prevailing conditions, the house mouse may have not just been an opportunistic pest in its relationships with humans, but also a real parasite against which human societies had to adapt in order to protect their sources of subsistence. On the other hand, house mouse populations benefited from human cultural and economic evolution to colonize new environments and increase their range and population size. Consequently, commensalism of the house mouse may have evolved into parasitism of humans in unbalanced situations, such as those that generate mouse plagues. Therefore, this relationship between house mice and humans should be regarded as a potential coevolutionary pattern.

Successful colonization in the house mouse reflects human cultural evolution because it depends on two main factors:

1. migrant flow related to qualitative and quantitative evolution in maritime traffic and exchanges;
2. the presence and the vacuity of commensal niches, which are closely linked to the level of anthropization of new environments and to the presence of possible commensal competitors. Tchernov (1984, 1991) has demonstrated, through the first sedentary settlements in the Natufian period, that commensalism is a consequence of both intensive human pressure on natural habitats and increases in plant usage leading to the creation of a new ecological niche available for anthropophilous species. This anthropization of the environment should have provided a decrease of predation and of interspecific competition. It should also have increased the food availability for mice and provided protection against meteorological variation and climatic change.

However, the fact that the house mouse did not follow the human Neolithic wave indicates that disconnections are possible between farmer societies and the house mouse, and suggests that the relationship also depends on other and more complicated factors. One of these may result from the progressive adaptation to the commensal niche. Indeed, it is possible that the Western Europe commensal niche, in wetter climatic environments, required adaptation slightly different from that which had allowed mice to become commensal in the more arid regions of the Near East (see Berry & Scriven, 2005, this issue). Even if it should have been favoured by the probable founding, on the colonization front, of numerous small pioneer populations subjected to rapid evolution, the adaptation to this new kind of commensal niche might have taken a few centuries or millennia. However, this evolutionary explanation must be first confronted by at least three other hypotheses: (i) a level of immigration flow, i.e. of sea traffic, that was too low; (ii) too little anthropization in Western areas that was too low compared with the large villages or towns of the Eastern Mediterranean; and (iii) competition with another anthropophilous species such as the wood mouse, which was also a good candidate for the commensal niche during the Neolithic.

House mouse migrant flow and sea traffic in the Mediterranean Sea

We have very little data regarding boats and sea traffic in the Mediterranean Basin before the Bronze Age. No Neolithic wrecks have ever been found. Boats in the Eastern Mediterranean are only known starting from the late Neolithic, as a result of Egyptian steles and Aegean frescoes. They were rather large boats with decks (Vigié, 1979; Pomey, 1997). In the Western Mediterranean, the only known Neolithic boats were wooden launches with a monoxyle keel (Italy, Fugazzola-Delpino, D'Eugenio & Pessina, 1993).

Finally, we only have indirect evidence of successful boat journeys during the Neolithic, through human and animal colonizations of the Mediterranean islands. All were reached by humans relatively easily as early as the beginning of the Holocene: Cyprus was visited by hunter-fisher-gatherers during the 10th millennium BC (Simmons, 1999), then colonized by Neolithic people at the end of the 9th millennium, and Corsica was settled by Mesolithic groups during the 9–8th millennia (Vigne, 1999).

The transfer of small mammals to the large Mediterranean islands provides more precise information. Plotting the dates for immigration of small mammals to the five large 'true' Mediterranean islands during the last five millennia BC, Vigne (1999) observed that immigration took place on all five islands mainly during the 5th and 4th millennia BC. This may be interpreted as the consequence of both the increase of sea faring during the last part of the Neolithic period and, at the same time, the appearance of boats with decks, in the shelter of which small mammals could hide more easily, significantly increasing their immigration flow. By contrast, our geometric morphometric analysis of molar shape in fossils from Cyprus compared

with modern house mice has demonstrated that, in a period of two millennia following the arrival of the latter on the island at the end of the 9th millennium BC (Cucchi *et al*., 2002), the shape remained unchanged. This shape conservation has been interpreted in terms of intensive migrant flow by boats, preventing genetic and morphological drift (Cucchi, in press). These observations show, first, that sea faring existed for a long time before the Bronze Age and, second, that intensive interaction by sea faring occurred from 8200 BC between Cyprus and the close mainland.

For the 3rd and 2nd millennia BC, archaeological and historical sources indicate that the increase of exchanges and sea traffic was still mainly focused in the Eastern Mediterranean Basin (Rougé, 1975; Anon, 1979; Pomey, 1997). From the 3rd millennium, the Eastern basin is dominated by Aegean thalassocraty first centred on Cyclad archipelagos and then on Crete with the succession of Minoan and Mycenaean civilizations. During the 2nd millennium BC the Canaanite people living on the Syro-Palestinian coast (their most famous cities were Ugarit and Byblos) controlled trade routes connecting Egypt, Mesopotamia, the Hittite Empire, Cyprus, Crete and the lands beyond. Although archaeology has demonstrated that there were contacts between the Mycenaean world and the Tyrrhenian Sea, particularly with the discovery of Achaean artefacts in the Lipari Islands, maritime trade was mainly monopolized by exchanges between the Eastern Mediterranean civilizations. It was not until the first Phoenician (9–6th century BC) and then Greek (8–6th century BC) colonizations of Central and Western areas that the Mediterranean Sea became widely opened to trade in both directions.

Anthropization and urbanism: the gap between the Eastern and Western Mediterranean Basin

We have discussed above the antiquity of a sedentary way of life (10th millennium BC) and agriculture (9th millennium BC) in the Near East. However, the intensification of housing is the most important condition for the existence of the commensal niche. In the Near East, villages became rapidly larger from the 10th to the 8th millennium (see references in Guilaine, 2000b). Small villages are known as early as the 10th millennium Natufian. Large villages with more than 10–15 mud brick and stone houses and with collective buildings for cereal storage are documented as early as the 9th millennium PPNA Neolithic. Large villages of more than one hectare and with numerous houses, all built on the same plan, are known all through the 8th millennium BC. The first real cities are recorded from the 6th millennium BC in the Near East and not before the 3rd millennium BC in the Aegean area.

By contrast, in Western Europe, true villages did not appear before the middle of the 6th millennium BC at the earliest, and they were composed of fewer than ten wooden or stone dwellings. Large Neolithic villages did not exist in Western Europe, except in a few areas such as the south-east Italy (Pugglia). This situation did not change fundamentally during the Bronze Age. In the Western Mediterranean, urban development did not occur before the end of the last millennium BC, the first large conglomerations being the Etruscan small cities and the Celtic *oppida*.

The wood mouse (Apodemus sp.): a competitor for the commensal niche in Western Europe?

The last element we should take into account in understanding the chronological delay in the westward diffusion of house mice is the presence of potential autochthonous competitors in the commensal niche of Western Mediterranean areas. The most probable competitor is the wood mouse, comprising two species, *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis*, the fossil teeth of which are indistinguishable using classical morphological methods. Currently, the genus *Apodemus* is found throughout Europe, except in northern Scandinavia and Finland, east to the Altai and in the Himalayan mountains. It is also found in parts of central and south-western Asia, the Himalayas, north-western Africa, the British Isles and nearby islands (Nowak, 1991). It has been present in Western Europe since the Pliocene (Chaline, 1972). During the Quaternary glacial phases, the European Mediterranean peninsulas played a role as refugia (Michaux *et al*., 2003). The earliest mention of fossils in northern Europe are dated to the Boreal period, so it is probable that the wood mouse colonized northern parts of Europe only at the beginning of the Holocene (Pascal *et al*., 2003: 313). In all the archaeological sites from the Central and Western Mediterranean, the wood mouse is dominant among the rodents before the invasion of the house mouse. Its presence is clearly documented in deposits from houses in Neolithic settlements in France (Vigne, 1997). It was one of the first anthropophilous wild species to be transferred to Corsica by boat during the Neolithic, long before house mice (Vigne, 1994a). This is evidence of commensalism of this species, confirmed by current observations (J.-C. Auffray, unpubl. data). Following Vigne (1997), we can say that the wood mouse might have occupied the commensal niche in Europe as soon as it was available, i.e. before the arrival of the house mouse.

In an environment poorly anthropized such as the Western Mediterranean Basin before the late Bronze Age, the house mouse would have been out-competed by the wood mouse (Berry, Cuthbert & Peters, 1982), the commensal populations of which could be regularly reinforced by native wild populations. In addition, house mice had no chance to compete with the

autochthonous small mammals in the wild, away from the mild influence of the Mediterranean climate.

House mouse fossils from the Canary Islands

The Canary Islands are outside of the area considered in this paper but they are integral to the question of the spread of the house mouse westward. Indeed, subfossils of *Mus musculus* sp. have been described in small mammal collections from two volcanic tube in-fills in Fuerteventura. The first sample of house mouse remains comes from Cueva Villaverde and was located in a level underlying a horizon dated to 1730 ± 50 years BP (Carrascosa & Lopez-Martinez, 1988). Calibration of this ^{14}C date using CALIB REV4.4.2 (Stuiver & Reimer, 1993) provides the following range: AD 140–423 (2σ), which suggests an arrival of the house mouse on the island between the 2nd and the 5th centuries AD, i.e. during Roman times. This date is coherent with the rhythm of house mouse dispersal previously described for the Western Mediterranean.

More recently, in Cueva del Llano, mice remains determined as *Mus musculus* sp. from a level dated to 7000 years BP suggest that house mouse immigration might have taken place before the first human settlements (Castillo, Martin-Gonzalez & Coello, 2001). The calibration provides an immigration date between 6400 and 5300 BC. This very early occurrence, however, raises a number of questions.

If these prehistoric house mice from the Canary Islands really were derived from the mainland *Mus musculus* pool, it would mean that the house mouse dispersal followed an 'African route' in parallel to the Mediterranean one, and that the diffusion was faster in the former than in the latter, bringing the house mouse to eastern parts of Northern Africa around the 7th millennium BC at the latest. In contrast to the northern Mediterranean coastline, in this area, the house mouse would have followed the Neolithic progression. Unfortunately, this area is archaeologically poorly documented, but the few radiometric dates available allow us to at least consider the possibility of a 'neolithization' of North Africa at this early date. Fuerteventura is a volcanic island, which today lies more than 100 km from the mainland, and the earliest evidence for human arrival in the Canaries, from adjacent parts of Africa, has been dated to around 6th/5th centuries BC (Martín de Guzman, 1978; Onrubia Pintado, 1987). Given the geographical distance (which may not now be very different from that which existed around the 7th millennium BC) and the likely absence of any human passive transport (the house mouse appears to have always been dependant upon passive transport to colonize less distant islands such as Corsica or Cyprus), it seems most unlikely for the house mouse to have reached and settled Fuerteventura. Nevertheless, we can envisage that the exploration of the Canary Islands by Neolithic people, without real colonization, would have allowed the importation of house mice without leaving any material trace. House mice would then be the only evidence of their visit.

Consequently, there is much uncertainty regarding the nature of mice remains from level 9 in Cueva del Llano. Moreover, the method of interspecific determination is not described for this site. The only description of this subfossil house mouse is available for Cueva Villaverde. Carrascosa & Lopez-Martinez (1988) provided a complete morphological analysis of the taxa. Although this shares several characters with reference specimens of *Mus musculus* sp. (only two specimens from Gran Canaria) – mainly the trilobed anterior part of the lower molar – it also shares accessory cusps in the labial part with current *Mus spretus*. These accessory cusps have never been described for house mouse. Finally, numerous characters are peculiar, such as the zygomatic coefficient, which is, with the trilobed anterior part of the M_1, one of the most discriminatory parameters used to distinguish house mouse from outdoor species (Orsini *et al*., 1983). A survey of the current genetic and morphological diversity of mice in Fuerteventura should be carried out and then compared with subfossil material in order to establish the precise nature of mice from Fuerteventura. For the moment, the possibility that this mouse is actually an endemic species such as *Malpaisomys insularis* cannot be ruled out. The current house mouse, *Mus musculus domesticus*, would have been introduced later.

SYNTHESIS AND CONCLUSIONS

Zooarchaeological data show that the house mouse diffusion from the East to the West of the Mediterranean Basin took several millennia and thus followed complex dynamics. Because the house mouse cannot live on its own, especially under non-Mediterranean climates, but requires human commensalism, these dynamics must reflect cultural evolution of human societies. The development of a sedentary way of life and then farming, economic and cultural change allowed the house mouse to spread and colonize the Eastern Mediterranean basin. Contrary to what we could have expected, neither the western Neolithic diffusion nor the technical evolution of sea faring during the Bronze Age promoted the colonization of the Western Mediterranean before the Iron Age.

We propose to integrate historical and biological traits, using the source-sink concept (Dias, 1996), to explain this two-step diffusion separated by a gap of 5000 years. We suggest that a hierarchical diffusion (Hengeveld, 1989) to the West by means of jumps of a

few individuals from Eastern population sources must have occurred as a result of human migrations through the Mediterranean Sea during the Neolithic dispersal and Aegean explorations. These new environments to which house mouse migrants had been transferred may have played the role of dispersal-sink for the more western dispersal process.

However, there was no more westerly colonization for several reasons, and these probably acted together. First, maritime exchanges were very limited between the Eastern and Western Mediterranean Basin until the beginning of the 1st millennium BC. Consequently, the migratory flow to the Western Basin should have been too weak to maintain stable pioneer populations for a long time. Secondly, among the different biotic and abiotic factors the migrants had to face during their spread, the problem of the ecological niches available is very important. There are striking differences between East and West in the size and activity of Neolithic villages, and also then of the protohistorical cities. Whereas the commensal niche was well represented and established over several millennia in the Levant, the niche was very poorly represented and less stable in Western Europe until the first large pre-Roman cities and Celtic *oppida* of the 1st millennium BC. Third, in Western Europe, the commensal niche was probably occupied by the wood mouse long before the house mouse arrived, and competition between the two species must have favoured the wood mouse until larger and more stable commensal environments developed, especially outside of the Mediterranean area.

Consequently, it is not necessary to put forward a long and progressive biological adaptation to the commensal niche by the house mouse, which was probably achieved as early as the late Natufian or early PPN in the Near East. A low immigration rate as well as a weakly settled and non-vacant commensal niche could explain the delay for the westward house mouse colonization.

During the last millennium BC, the increase of migrant flow as a result of more intensive trading in both East and West directions, as well as increasing human pressure on the environment, may have definitively favoured the house mouse adaptation to the western commensal niches. The house mouse could then overwhelm the wood mouse and succeed in colonizing Europe in its entirety.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are most grateful to J. A. Alcover, A. Balasescu, P. Croft, S. M. J. Davis, A. Haydar, D. Helmer and C. Pulak for providing the subfossil material. Many thanks to G. Alcalde Gurt and L. Weissbrod for numerous important references that improved our database. Finally, we would like to thank J. Michaux and one anonymous reviewer for their advice and corrections to the manuscript. This work was financially supported by GDR 2474 CNRS, 'Morphométrie et évolution des formes'.

REFERENCES

Agosti F. 1980. La Grotta Rifugio di Oliena – I resti faunistici. *Rivista di Scienze Preistoriche* **35:** 111–114.

Alcade Gurt G. 1986. Les faunes des rongeurs du Pléistocène supérieur et de l'Holocène de Catalogne Espagne et leurs significations et paléoclimatiques. Thesis, Ecole pratique des Hautes études-Sciences de la Vie et de la Terre IIIème section.

Anon. 1979. *Acts of the International Archaeological Symposium 'the relations between Cyprus and Crete, ca. 2000–500 BC'.* Nicosia: Department of Antiquities.

Audoin-Rouzeau F, Vigne J-D. 1994. La colonisation de l'Europe par le rat noir *Rattus rattus*. *Revue de Paléobiologie* **13:** 125–145.

Auffray J-C, Tchernov E, Nevo E. 1988. Origine du commensalisme de la souris domestique *Mus musculus domesticus* vis-à-vis de l'homme. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **307:** 517–522.

Auffray J-C, Vanlerberghe F, Britton-Davidian J. 1990. The house mouse progression in Eurasia: a palaeontological and archaeozoological approach. *Biological Journal of the Linnean Society* **41:** 13–25.

Aurenche O, Kozlowski SK. 1999. *La naissance du Néolithique au Proche-Orient*. Paris: Errance.

Bar-Yosef O, Meadows R. 1995. The origins of agriculture in the Near East. In: Douglas Price T, Gabauer A, eds. *Last hunters, first farmers: new perspectives on the prehistoric transition to agriculture*. Sante Fe: School of American Research Press, 39–94.

Bate DMA. 1942. New Pleistocene Murinae from Crete. *Annals and Magazine of Natural History* **11:** 41–49.

Bayle P. 1993. Apport de l'écologie à l'Archéozoologie. Recherche de l'origine des micromammifères dans les gisements préhistoriques post-glaciaires par une méthode statistique multivariée. Applications à trois sites du Midi de la France. Thesis, Ecole pratique des Hautes études-Sciences de la Vie et de la Terre IIIème section.

Berry RJ, Cuthbert A, Peters J. 1982. Colonization by house mice: an experiment. *Journal of Zoology* **198:** 329–336.

Berry RJ, Scriven PN. 2005. The house mouse: a model and motor for evolutionary understanding. *Biological Journal of the Linnean Society* **84:** 335–347.

Blondel J, Vigne J-D. 1993. Space, time and man as determinants of diversity of birds and mammals in the Mediterranean region. In: Ricklefs RE, Schluter D, eds. *Species diversity in ecological communities ecological and geographical perspectives*. Chicago: Chicago University Press, 135–146.

Brothwell D. 1981. The Pleistocene and Holocene archaeology of the house mouse and related species. In: Berry RJ, ed. *Biology of the house mouse*. London: Academic Press, 1–13.

Carrascosa MC, Lopez-Martinez N. 1988. The house mouse from a prehistoric site in Fuerteventura (Canary Islands, Spain). *Bonner Zoologische Beiträge* **39:** 237–256.

Castillo C, Martin-Gonzalez E, Coello JJ. 2001. Small vertebrate taphonomy of La Cueva del Llano, a volcanic cave on Fuerteventura (Canary Islands, Spain). Palaeoloecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **166:** 277–291.

Chaline J. 1972. Les rongeurs du Pléistocène moyen et supérieur de France Systématique, Biostratigraphie, Paléoclimatologie. In: *Cahiers de Paléontologie*. CNRS ed., 410.

Cherry JF. 1981. Pattern and process in the earliest colonization of the Mediterranean islands. *Proceedings of the Prehistoric Society* **47:** 41–68.

Cherry JF. 1990. The first colonization of the Mediterranean islands: a review of recent research. *Journal of Mediterranean Archaeology* **3:** 145–221.

Cordy J-M, Stassart M. 1982. La faune omalienne de la place Saint-Lambert Liège. *Notae Praehistoricae* **2:** 105–110.

Cucchi T. 2001. *Première diffusion de la souris domestique vers Chypre au 9e millénaire av. J.-C.: détermination morphométrique des rongeurs de Mylouthkia à l'aide des transformées elliptiques de Fourier.* Paris: DEA Paris I Panthéon-Sorbonnes.

Cucchi T. in press. The passive transportation of the house mouse *Mus musculus domesticus* to Cyprus: a new indirect evidence of intensive Neolithic navigation in Eastern Mediterranean. In: *Proceedings of the 6th international symposium on archaeozoology of Southwestern Asia and adjacent areas.* London.

Cucchi T, Vigne J-D, Auffray J-C, Croft P, Peltenburg E. 2002. Introduction involontaire de la souris domestique *Mus musculus domesticus* à Chypre dès le Néolithique précéramique ancien fin IXe et VIIIe millénaire av. J.-C. English abridged version. *Comptes Rendus Palevol* **1:** 235–241.

Davis SMJ. 1989. Some more animal remains from the aceramic Neolithic of Cyprus. In: Le Brun A, ed. *Fouilles récentes à Khirokitia Chypre 1983–1986*, **81.** Paris: A.D.P.F., 189–222.

Dias PC. 1996. Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* **11:** 326–330.

Djindjian F, Koslowski J, Otte M. 1999. *Le paléolithique supérieur en Europe*. Paris: Armand Colin.

Ervynck A. 2002. Sedentism or urbanism? On the origin of the commensal black rat *Rattus rattus*. In: Dobney K, O'Connor T, eds. *Bones and the man. Studies in honour of Don Brothwell*. London: Oxbow Books, 95–109.

Fugazzola-Delpino MA, D'Eugenio G, Pessina A. 1993. 'La Marmotta' Anguillara Sabazia, RM, Scavi 1989. Un abitato perilacustre di età neolitica. *Bullettino di Paletnologia Italiana* **84:** 181–304.

Guilaine J. 2000a. De l'Orient à l'Occident: la néolithisation de la Méditerranée -questions ouvertes. In: *La Neolitizzazione tra Oriente e Occidente Convegno di Studi*. Udine: Museo Friulano di Storia Naturale, 11–21.

Guilaine J. 2000b. *Premiers paysans du monde*. Paris: Errance.

Guilaine J, Briois F, Vigne J-D, Carrère I. 2000. Découverte d'un Néolithique précéramique ancien chyriote fin 9e, début 8e millénaires cal. BC, apparenté au PPNB ancien/moyen du Levant Nord. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris-Earth and Planetary Science* **300:** 75–82.

Helmer D. 1981. Les rongeurs du Cap-Andreas-Kastros. In: Le Brun A, ed. *Un site néolithique précéramique en Chypre: Cap Andreas-Kastros*, Vol. Mémoire no. 5. *Recherche sur les grandes civilisations*. Paris, 91–92.

Hengeveld R. 1989. *Dynamics of biological invasions*. New York: Chapman & Hall.

Jarman MR. 1996. Human influence in the development of the Cretan mammalian fauna. In: Reese DS, ed. *Pleistocene and Holocene fauna of Crete and its first settlers*. London: Prehistory Press, 211–229.

Lesur J. 1999. *Origines des assemblages des microvertébrés des silos gaulois d'Acy-Romance Ardennes et leur rapport à la reconstitution des paysages historiques*. Paris: Mémoire de Maîtrise, Université Paris I Panthéon Sorbonne.

Louarn HL, Saint-Girons M-C. 1977. *Les rongeurs de France. Faunistique et biologie.* Paris: INRA.

Magny M. 1995. *Une histoire du climat. Des derniers mammouths au siècle de l'automobile*. Paris: Errance.

Magny M. 2004. Holocene climate variability as reflected by mid-European lake-level fluctuations and its probable impact on prehistoric human settlements. *Quaternary International* **113:** 65–79.

Marquet J-C. 1987. Les modifications de l'environnement Postglaciaire en France méditerranéenne d'après les rongeurs de l'Abeurador et de Font-Juvenal. In: Courtin J-C, Roudil J-L, Vernet J-L, eds. *Premières communautés paysannes en méditerranée occidentale.* Paris: Comite National de la Recherche Scientifique, 155–163.

Marquet J-C. 1993. Paléoenvironnement et chronologie des sites du domaine atlantique français d'âge Pléistocène moyen et supérieur d'après l'étude des rongeurs. *Les Cahiers de la Claise Supplément* **2:** 1–346.

Martín de Guzmán C. 1978. *Dataciones ^{14}C para la prehistoria de las Islas Canarias*. Madrid: Fondación J. March: Serie Universitaria, 77.

Mayhew DF. 1977. The endemic Pleistocene murids of Crete. In: *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* **80:** 182–214.

Meylan A. 1977. Le campagnol terrestre *Arvicola terrestris* L. Biologie de la forme fouisseuse et méthode de lutte. *Revue Suisse d'Agriculture* **9:** 178–187.

Michaux JR, Magnanou E, Paradis E, Nieberding C, Libois R. 2003. Mitochondrial phylogeography of the wood mouse *Apodemus sylvaticus* in the Western Palearctic region. *Molecular Ecology* **12:** 685–697.

Mistrot V. 2001. Contribution des micrommamifères de la Bama de l'Abeurador à la connaissance de l'évolution des paysages tardiglaciaires et holocènes en Languedoc-Roussillon. Thesis, Université Paris 1 Panthéon-Sorbonne.

Muniz AM, Pecharroman MAC, Carrasquilla FH, Lettow-Vorbeck CLV. 1995. Of mice and sparrows: commensal faunas from the Iberian Iron Age in the Duero Valley (Central

Spain). *International Journal of Osteoarchaeology* **5:** 127–138.

Newsome AE, Crowcroft P. 1971. Outbreaks of house-mice in south Australia in 1965. *CSIRO Wildlife Research* **16:** 41–47.

Niethammer J. 1978. *Apodemus sylvaticus*. In: Niethammer J, Krapp F, eds. *Handbuch der Säugertiere Europa* **1:** 337–358.

Niethammer J, Krapp F. 1982. *Microtus arvalis* Feldmaus. In: Niethammer J, Krapp F, eds. *Handbuch der Säugertiere Europa* **2:** 361–383.

Nowak RM. 1991. *Walker's mammals of the world*, 5th edn. Baltimore: John Hopkins University Press.

Omnès J, Clot A, Jeannet M, Marsan G, Mourer-Chauviré C. 1980. *Le gisement préhistorique des Espéluges a Lourdes Htes-Pyrénées essai d'inventaire des fouilles anciennes*. Centre Auturien de recherche sous terre.

Onrubia Pintado J. 1987. Les cultures préhistoriques des Canaries: état de la question. *L'anthropologie* **91:** 653–678.

Orsini P, Bonhomme F, Britton-Davidian J, Croset H, Gerasimov S, Thaler L. 1983. Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe centrale et orientale. II: Critère d'identifications, répartitions et caractéristiques écologiques. *Zeitschrift für Säugetierkunde* **48:** 86–95.

Pascal M, Lorvelec O, Vigne J-D, Keith P, Clergeau P. 2003. *Evolution Holocène de la faune de vertébrés de France: invasions et extinctions*. Paris: Institut National de Recherche Agronomique, Centre National de Recherche Scientifique, Muséum National d'Histoire Naturelle. Rapport au Ministère de l'Ecologie et du Développement durable Direction de la Nature et des Paysages.

Payne S. 1995. The small mammals. In: Shaw JW, Shaw MC, eds. *Kommos I – the Kommos region and houses of the Minoan Town*, Vol. 1. Princeton, NJ: Princeton University Press, 278–291.

Poitevin F. 1984. Biogéographie et écologie des Crocidures méditerranéennes Insectivores, Soricidés *Crocidura russula* Hermann, 1780 et *Crocidura suaveolens* Pallas, 1811. Thesis, EPHE.

Poitevin F, Bayle P, Courtin J. 1990. Mise en place des faunes de micromammifères rongeurs, insectivores dans la region méditerranéenne française au post-glaciaire. *Vie Milieu* **40:** 144–149.

Poitevin F, Sénégas F. 1999. Les micromammifères du site de Lattara. In: Py M, ed. *LATTARA 12 Recherche sur le quatrième siècle avant notre ère à Lattes. Mélanges d'histoire et d'archéologie de Lattes.* Paris: CNRS, Lattes, 635–638.

Pomes Y. 2002. Analyse de contour des 1ères molaires inférieures et supérieures de deux éspèces de souris sympatriques *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus*: application à une population fossile. Maîtrise: Université de Montpellier II Sciences et Techniques du Lanhuedoc.

Pomey P. 1997. *La navigation dans l'antiquité.* Aix-en-Provence: Edisud.

Poulain T. 1979. Etude de la faune de l'abri Jean Cros. In: Guilaine J, Gasco J, Vaquer J, Barbaza M, eds. *L'abri Jean Cros, essai d'approche d'un groupe humain du Néolithique ancien dans son environnement*. Toulouse: CNRS, 291–306.

Reese D. 1999. Mouse. In: Simmons AH, ed. *Faunal extinction in an island society: pygmy hippopotamus hunters of Cyprus*. New York: Kluwer Academic/Plenum, 169–170.

Renault S, Bourhis JR, Forest V, Magnin F, Margarit X, Mistrot V, Thiébault S, Vigne J-D, Weydert N. 1997. Les niveaux de l'Age du Bronze du Mourre de la Barque Bouches-du-Rhône. Première analyse du mobilier et reconstitution paléoenvironnementale. *Documents d'Archéologie Méridionale* **19–20:** 33–56.

Rougé J. 1975. *La marine dans l'antiquité*. Paris: Presse Universitaire de France.

Sanders EAC, Reumer JWF. 1984. The influence of Prehistoric and Roman migrations on the vertebrate fauna of Menorca. In: Waldren WH, Chapman R, Lewthaite J, Kenard RC, eds. *The Deya conference on prehistory: early settlement in western Mediterranean islands and the peripheral areas*. London: British Archaeological Reports, International Series **229:** 119–144.

Sanges M, Alcover JA. 1980. Noticia sobre la microfauna vertebrada holocenica de la grotta Su Guanu Gonagosula Oliena, Sardenya. *Endins* **7:** 57–62.

Sanlaville P. 1997. Les changements dans l'environnement au Moyen Orient de 20 000 BP à 6 000 BP. *Paléorient* **23:** 249–262.

Simmons AH. ed. 1999. *Faunal extinction in an island society: pygmy hippopotamus hunters of Cyprus*. New York: Kluwer Academic/Plenum.

Singleton GR, Brown PR, Pech RP, Jacob J, Mutze GJ, Krebs CJ. 2005. One hundred years of eruptions of house mice in Australia – a natural biological curio. *Biological Journal of the Linnean Society* **84:** 617–627.

Sloan RE, Duncan MA. 1978. Zooarchaeology of Nichoria. In: Rapp G, Aschenbrenner SE, eds. *Excavations at Nichoria in Southwest Greece, 1-Site, environs and techniques*. Minneapolis: University of Minnesota Press, 60–77.

Sondaar PY, Sanges M, Kotsakis T, Esu D. 1984. First report on a paleolithic culture in Sardinia. In: Waldren H, Chapman R, Lewthwaite J, Kennard RC, eds. *The Deya conference of prehistory: early settlement in western Mediterranean islands and the peripheral areas*. London: British Archaeological Reports, International Series **229:** 29–59.

Strydonck MV, Nelson DE, Crombé P, Ramsey CB, Scott EM, Van der Plicht J, Hedges REM. 1999. What's in a ^{14}C date? In: Evin J, Oberlin C, Daugas JP, Salles JF, eds. *^{14}C and archaeology. 3rd international symposium*, Mémoires de le Société Préhistorique Française, 26, Lyon, 433–448.

Stuiver M, Reimer PJ. 1993. Extended ^{14}C data base and revised calib 3.0 ^{14}C age calibration program. *Radiocarbon* **35:** 215–230.

Tchernov E. 1984. Commensal animals and human sedentism in the Middle East. In: Clutton-Brock J, Grigson G, eds. *Animals and archaeology: 3. Early herders and their flocks*. Oxford: British Archaeological Reports, International Series **202**, 91–115.

Tchernov E. 1991. Biological evidence for human sedentism in Southwest Asia during the Natufian. In: Bar-Yosef O, Valla FR, eds. *The Natufian culture in the Levant*. Archaeo-

logical Series 1, Ann Arbor: International Monographs in Prehistory, 315–340.

Tchernov E. 1993. The effect of sedentism on the exploitation of the environment in Southern Levant. In: Desse J, Audoin-Rouzeau F, eds. *Exploitation des animaux sauvages à travers le temps*. Juan-les-Pins, Editions APDCA, 137–159.

Tchernov E. 1994. *An early Neolithic village in the Jordan Valley Part II: the fauna of Netiv Hagdud*. Cambridge, MA: Peabody Museum of Archaeology and Ethnology, Harvard University.

Thaler L, Bonhomme F, Britton-Davidian J. 1981. Process of speciation and semi-speciation in the house mouse. *Symposium of the Zoological Society of London* **47:** 27–41.

Uerpmann HP. 1971. *Die Tierknochenfunde aus der Talayot-Siedlung von S'Illot San Lorenzo/Mallorca*. Studien über frühe Tierknochenfonde von der Iberischen Halbunsel, München.

Vigié B. 1979. Les représentations de bateaux dans le bassin méditerranéen aux temps protohistoriques. In: CNRS, ed. *Navigation et gens de mer en Méditerranée de la Préhistoire à nos jours*. Paris: Maison de la Méditerranée, 17–32.

Vigne JD. 1988. *Les mammifères post-glaciaires de Corse: Etude archéozoologique*. Paris: CNRS edition.

Vigne J-D. 1992. Les restes de micromammifères. In: Lambot B, Meniel P, eds. *Le site protohistorique d'Acy-Romance Ardennes-1 L'habitat gaulois 1988–1990. Dossiers de protohistoire* **4:** 45–47.

Vigne J-D. 1994a. Les transferts anciens de mammifères en Europe occidentale: histoires, mécanismes et implications dans les sciences de l'homme et les sciences de la vie. In: Bodson L, Libois R, eds. *Les animaux introduits par l'homme dans la faune de l'Europe. Journées d'études univ. Liège, mars 1993. Colloques d'Histoire des Connaissances Zoologiques* **5:** 15–38.

Vigne J-D. 1994b. Les rongeurs commensaux sur le site de 'Gaillon-le-Bas'. *Le passé à la loupe. Enquête sur 50 siècles d'habitat à Herblay, en bord de Seine*. Herblay: Musée Archéologique Départemental du Val-d'Oise, 127–129.

Vigne J-D. 1997. Les micromammifères au Néolithique final à Clairvaux-MM et à Chalain 3: contribution à l'histoire du commensalisme. In: Pétrequin P, ed. *Les sites littoraux néolithiques de Clairvaux-les-Lacs et de Chalain Jura, 3, 3200–2900 av. J.-C*. Paris: Maison des Sciences de l'Homme, 717–722.

Vigne J-D. 1999. The large 'true' Mediterranean islands as a model for the Holocene human impact on the European vertebrate fauna? Recent data and new reflections. In: Benecke N, ed. *The Holocene history of the European vertebrate fauna. Modern aspects of research workshop, 6th–9th April 1998.* Berlin: Deutsches Archaologisches Institut, Eurasian-Abteilung, 295–322.

Vigne J-D, Alcover JA. 1985. Incidence des relations historiques entre l'Homme et l'Animal dans la composition actuelle du peuplement amphibien, reptilien et mammalien des îles de Méditerranée occidentale. In: *Actes du 110e Congrès National des Sociétés Savantes*, Section Sciences **2**. Montpellier, Comités Des Travaux Historiques et Scientifiques, 79–91.

Vigne J-D, Bailon S, Cuisin J. 1997. Biostratigraphy of amphibians and mammals in Corsica and the role of man in the Holocene faunal turnover. *Anthropozoologica* **25/26:** 587–603.

Vigne J-D, Bailon S, Cuisin J, Desse-Berset N. 2002. Sensibilité des microvertébrés aux fluctuations hygrométriques tardiglaiaires et holocènes: deux séquences en zone méditerranéenne humide Gritulu et Monte di Tuda, Haute-Corse. In: Bravard J-P, Magny M, eds. *Histoire des rivières et des lacs de Lascaux à nos jours.* Paris: Errance, 269–277.

Vigne J-D, Bailon S, Vallet C. 1994. Les microvertébrés terrestres de Sierentz-Landstrasse Haut-Rhin La Tène finale au IIIème s. ap. J.-C. In: APRAA, ed. *Cahiers de l'association pour la promotion de la recherche archéologique en Alsace*, 68–96.

Vigne J-D, Valladas H. 1996. Small mammal fossil assemblages as indicators of environmental change in northern Corsica during the last 2500 years. *Journal of Archaeological Science* **23:** 199–215.

APPENDIX

Database of murids from circum-Mediterranean archaeological collections with house mouse presence/absence reliability after zooarchaeological evaluation of the data

Archaeological site	Country	Chronological period	Description	Dating	Small mammals collection	Sample size	*Apodemus*. sp.	Feral mouse	*Mus* sp.	*M. musculus* sp.	Taxonomic method	References	Reviewed by	House mouse presence/absence
1 Hayonim B/C	Israel	15000–12000 BC	cave	^{14}C mat. un.	WS?	?		X			Morphometric	Auffray *et al.* (1988)		Cons. as probable
2 L'Abeurador	France	13500–10000 BC	cave	^{14}C mat. un.	WS?	MNI = 1612	(mni = 74)				Morphometric	Mistrot (2001)		Cons. as certain
3 La grotte du Bois-Ragot	France	13500–10000 BC	cave	^{14}C mat. un.	WS?	MNI = 279	(mni = 16)				Morphometric	Marquet (1993)		Cons. as certain
4 La grotte du Rond du Barry	France	13500–10000 BC	cave	^{14}C mat. un.	WS?	MNI = 511	(mni = 26)			(mni = 1)	Morphometric	Marquet (1993)		Cons. as doubtful
5 Rochedane	France	13000–9500 BC	rock shelter	^{14}C mat. un.	?	MNI = 539	(mni = 35)			(mni = 2)	Morphometric	Chaline (1972)	Marquet (1993)	Cons. as doubtful
6 Espéluges	France	13000–11000 BC	rock shelter	Charcoal ^{14}C	WS < 2 mm	MNI = 153	(mni = 3)				?	Omnès *et al.* (1980)		Cons. as probable
7 Hayonim B	Israel	12000–10000 BC	cave	^{14}C mat. un.	?	MNI = 33		X		X	Morphometric	Auffray *et al.* (1988)		Cons. as certain
8 Akrotiri-Aetokremnos	Cyprus	10500 BC	rock shelter	Shell ^{14}C	WS?	'several'		X			Morphometric	Reese (1999)		Cons. as probable
9 Mureybet	Syria	10200–10000 BC	habitat's layer	^{14}C mat. un.	WS?	MNI = 256				(mni = 2)	Fourier analysis	A. Haydar, unpubl. data	T. Cucchi, unpubl. data	Cons. as certain
10 Netiv Hagdud	Israel	9500–8500 BC	habitat's layer	^{14}C mat. un.	?	NR = 301				(nr = 61)	Morphometric	Tchernov (1994)		Cons. as probable
11 Jerf el Ahmar	Syria	9500–8500 BC	habitat's layer	^{14}C mat. un.	WS?	MNI = 78				(mni = 1)	Fourier analysis	A. Haydar, unpubl. data	T. Cucchi, unpubl. data	Cons. as certain
12 Dja'de	Syria	9500–8500 BC	habitat's layer	^{14}C mat. un.	WS?	MNI = 63				(mni = 6)	Fourier analysis	A. Haydar, unpubl. data	T. Cucchi, unpubl. data	Cons. as certain
13 Mylouthkia	Cyprus	8200/7000 BC	well	Charcoal ^{14}C	WS < 2 mm	MNI = 35		(mni = 19)		(mni = 16)	Fourier analysis	Cucchi (2001), Cucchi *et al.* (2002)		Cons. as certain
14 Cafer Hüyük	Turkey	8000–7500 BC	habitat's layer	^{14}C mat. un.	DS	MNI = 38		(mni = 4)		(mni = 34)	Fourier analysis	T. Cucchi, unpubl. data		Cons. as certain
15 Cingle Vernell	Spain	7500 BC	Rock shelter	^{14}C mat. un.	WS < 2 mm	MNI = 54	(mni = 37)				Morphometric	Alcade Gurt (1986)		Cons. as probable
16 Monte Leone	France	7500–7000 BC	Rock shelter	^{14}C mat. un.	WS < 2 mm	MNI = 124					Morphometric	Vigne, Bailon & Cuisin (1997)		Cons. as certain
17 FontBregoua	France	7500–7000 BC	cave	^{14}C mat. un.	WS?	MNI = 2017	(mni = 1342)				Morphometric	Poitevin (1984), Poitevin, Bayle & Courtin (1990)	Bayle (1993)	Cons. as certain
18 Knossos	Greece	6600–5800 BC	?	Shell ^{14}C	DS	?			X		?	Jarman (1996)		Cons. as doubtful
19 Khirokitia	Cyprus	7th mill. BC	habitat's layer	Charcoal ^{14}C	WS?	MNI = 8				(mni = 8)	Fourier analysis	Davis (1989)	Cucchi (in press)	Cons. as certain
20 Cap Andreas Kastros	Cyprus	7th mill. BC	habitat's layer	no ^{14}C	WS?	MNI = 5				(mni = 5)	Fourier analysis	Helmer (1981)	Cucchi (in press)	Cons. as certain
21 Catal Hüyük	Turkey	6500–5500 BC	grave	^{14}C mat. un.	'good'	NRT = 837				X	Morphometric	Brothwell (1981)		Cons. as certain
22 Cova 120	Spain	6000–3000 BC	habitat (silo)	no ^{14}C	WS < 2 mm	MNI = 55	(mni = 49)				Morphometric	Alcade Gurt (1986)		Cons. as certain
23 Ermitons	Spain	6000–2000 BC	karst (layer)	no ^{14}C	WS < 2 mm	MNI = 11	(mni = 4)				Morphometric	Alcade Gurt (1986)		Cons. as probable
24 FontBregoua	France	6000–4700 BC	cave	^{14}C mat. un.	WS?	MNI = 569	(mni = 292)				Morphoscopic	Poitevin (1984), Poitevin *et al.* (1990)	Bayle (1993)	Cons. as certain
25 Château-neuf-les Martigues	France	6000–4700 BC	rock shelter	^{14}C	WS?	MNI = 202	(mni = 17)				Morphoscopic	Poitevin (1984), Poitevin *et al.* (1990)	Bayle (1993)	Cons. as certain
26 L'abri Jean-Cros	France	6000–4700 BC	rock shelter	no ^{14}C	?	MNI?	(mni = 1)				Morphoscopic	Poulain (1979)		Cons. as probable
27 Knossos	Greece	5700–4700 BC	?	Shell ^{14}C	DS	?			X		?	Jarman (1996)		Cons. as probable
28 Baume d'Oullen	France	5500–4000 BC	?	?	WS < 2 mm	MNI = 60	(mni = 20)				Morphometric	D. Helmer & J.-D. Vigne, unpubl. data		Cons. as certain
29 Grotte du Frare	Spain	5500–5000 BC	cave	^{14}C mat. un.	WS < 2 mm	MNI = 99	(mni = 37)				Morphometric	Alcade Gurt (1986)		Cons. as certain
30 Font-Juvenal	France	5500–5000 BC	rock shelter	^{14}C mat. un.	WS?	MNI = 531	(mni = 216)			(mni = 9)	Morphoscopic	Marquet (1987, 1993)	Bayle (1993)	Cons. as doubtful

33	Monte Leone	France	5000–4500 BC	rock shelter	Charcoal ^{14}C	WS < 2 mm	MNI = 90				Morphometric	Vigne *et al.* (1997)		Cons. as certain
34	Place St-Lambert	Belgium	5th mill. BC	pit	no ^{14}C	WS?	*N* = 48	(nr = 9)		(nr = 1)	?	Cordy & Stassart (1982)		Cons. as doubtful
35	Font-Juvenal	France	4700–3200 BC	rock shelter	^{14}C mat. un.	WS?	MNI = 234	(mni = 112)		(mni = 6)	Morphoscopic	Marquet (1987); 1993	Bayle (1993)	Cons. as doubtful
36	Villeneuve-Tolosane	France	4500 BC	?	?	WS?	NR = 101				Morphometric	A. Tresset, unpubl. data		Cons. as probable
37	Corbeddu-cave	Italy	4300 BC	cave	Charcoal ^{14}C	?	?	('very rare')			?	Sondaar *et al.* (1984)		Cons. as probable
38	Harsova Tell	Romania	5/4th mill. BC	?	?	?	?				Morphoscopic	T. Cucchi, unpubl. data		Cons. as doubtful
39	Grotta rifugio	Italy	3500 BC	cave	?	?	MNI = 192	(mni = 7)			?	Agosti (1980)		Cons. as probable
40	Su Guanu	Italy	3500 BC	cave	^{14}C mat. un.	WS?	NR = 1429	(nr = 954)		(*n* = 92)	?	Sanges & Alcover (1980)		Cons. as doubtful
41	Araguinna-Sennola	France	3000 BC	rock shelter	^{14}C mat. un.	DS		X			Morphometric	Vigne (1988)		Cons. as probable
42	Grotte du Frare	Spain	3000–2500 BC	cave	^{14}C mat. un.	WS < 2 mm	MNI = 58	(mni = 19)			Morphometric	Alcade Gurt (1986)		Cons. as certain
43	Clairvaux la Motte	France	2800–2700 BC	habitat	Charcoal ^{14}C	WS < 2 mm	MNI = 8	(nr = 14)			Morphometric	Vigne (1997)		Cons. as probable
44	Grotte du Frare aux Magnins	Spain	2500–2400 BC	cave	^{14}C mat. un.	WS < 2 mm	MNI = 17	(mni = 8)			Morphometric	Alcade Gurt (1986)		Cons. as certain
45	Cova 120	Spain	2500–2000 BC	grave	no ^{14}C	WS < 2 mm	MNI = 114	(mni = 70)		(mni = 2)	Morphometric	Alcade Gurt (1986)		Cons. as doubtful
46	Nola	Italy	1800 BC	enclosure	^{14}C mat. un.	?	MNI = 13	(mni = 3)			Morphoscopic	T. Cucchi, unpubl. data		Cons. as probable
47	Kommos 1	Greece	1700–1400 BC	town (all layers)	no ^{14}C	WS < 2 mm	'big'	X		'most abundant'	Morphometric	Payne (1995)		Cons. as certain
48	Buhen	Egypt	1700 BC	?	?	?	'not saved'			X	?	Brothwell (1981)		Cons. as doubtful
49	Mourre de la Barque	France	1400–1000 BC	cave	Shell ^{14}C	WS < 2 mm	?	X			Morphometric	Renault *et al.* (1997)		Cons. as probable
50	Uluburun	Turkey	1300 BC	shipwreck	no ^{14}C	?	?			(mni = 1)	Morphoscopic	T. Cucchi, unpubl. data		Cons. as certain
51	Kommos 1	Greece	1000 BC	town (all layers)	no ^{14}C	WS < 2 mm	'big'			'most abundant'	Morphometric	Payne (1995)		Cons. as certain
52	Cova 120	Spain	1000 BC	grave	^{14}C mat. un.	WS < 2 mm	MNI = 31	(mni = 18)		(mni = 6)	Morphometric	Alcade Gurt (1986)		Cons. as probable
53	Nichoria	Greece	850–750 BC	Pithos	Shell ^{14}C	WS?	MNI = 167	(mni = 100)		(mni = 20)	Morphoscopic	Sloan & Duncan (1978)		Cons. as probable
54	Monte di Tuda	France	9–5th c. BC	cave porch	Bone ^{14}C	WS < 2 mm	MNI = 1633	X		X	Morphometric	Vigne & Valladas (1996)		Cons. as certain
55	Torralba d'en Salort	Spain	9–4th c. BC	habitat	Charcoal ^{14}C	?	MNI = 2124	(mni = 454)		(mni = 1106)	?	Sanders & Reumer (1984)		Cons. as probable
56	El Soto de Medinilla	Spain	6–3rd c. BC	habitat	?	WS?	MNI = ?			(mni = 1)	Morphometric	Muniz *et al.* (1995)		Cons. as probable
57	La Mota	Spain	6–3rd c. BC	habitat	?	WS?	MNI = ?			(mni = 6)	Morphometric	Muniz *et al.* (1995)		Cons. as probable
58	Torre den Gaumés	Spain	5th c. BC	?	?	DS	?		X	X	Morphoscopic	T. Cucchi, unpubl. data		Cons. as doubtful
59	S'illot	Spain	400–150 c. BC	?	?	?	?	X		X	?	Uerpmann (1971)		Cons. as probable
60	Gaillon-le-bas	France	5–4th c. BC	pit	?	WS < 2 mm	NR = 24	X		X	Morphoscopic	Vigne (1994b)		Cons. as probable
61	Acy-Romance	France	400–100 c. BC	habitat (silo)	^{14}C mat. un.	WS > 2 mm	MNI = 109	(mni = 15)		(mni = 13)	Morphometric	Vigne (1992)	Lesur (1999)	Cons. as certain
62	Lattes	France	4/3rd c. BC	habitat	^{14}C mat. un.	DS	MNI = 119	(nr = 3)		(nr = 72)	Morphoscopic	Poitevin & Senegas (1999)	Pomes (2002)	Cons. as certain
63	Monte di Tuda	France	4/3rd c. BC	cave porch	Bone ^{14}C	WS < 2 mm	MNI = 883	X		X	Morphometric	Vigne & Valladas (1996)		Cons. as certain
64	Canet-en-Rousillon	France	50–60 AD	habitat (silo)	^{14}C mat. un.	WS?	MNI = 58			(mni = 20)	Morphometric	C. Callou & J.-D. Vigne, unpubl. data		Cons. as certain
65	Sierentz-Land strasse	France	1–3rd c. AD	pits	?	WS < 2 mm	MNI = 56	(mni = 1)		(mni = 6)	Morphometric	Vigne, Bailon & Vallet (1994)		Cons. as certain

Refer to Figure 1A, B for site locations. ^{14}C mat.un., ^{14}C dating with material unrecorded; DS, dry sieving; WS?, wet sieving with mesh size unknown, WS > 2 mm, wet sieving with mesh size larger than 2 mm; WS < 2 mm, wet sieving with mesh size smaller than 2 mm; MNI, minimal number of individuals; NR, number of remains; NRT, number of remains in total, Cons., considered.

5.3.3. Discussion de l'article

Les éléments apportés dans cette publication permettent de comprendre ce qui a été décisif dans l'évolution des activités humaines pour enfin donner une explication au retard de la progression de la souris commensale par rapport à la néolithisation de la Méditerranée occidentale. Il faut y ajouter la découverte de la souris dans l'épave d'Uluburun, qui nous permet de préciser davantage les raisons de ce décalage entre le bassin oriental et le bassin occidental. Elle fait ressortir le fait que le transport de céréales a été, au sein de l'essor des échanges maritimes de la Méditerranée orientale de l'Âge du Bronze, le vecteur de souris qui a le plus favorisé l'implantation et l'entretien de métapopulations dans cette région.

Il faut néanmoins émettre quelques réserves. Tout d'abord, nous n'avons pas réalisé une recension exhaustive de la littérature scientifique concernant des gisements archéologiques à micromammifères depuis le Tardiglaciaire. Ensuite, il faudrait intégrer davantage de données climatiques et historiques. Enfin, et c'est le plus important, il serait nécessaire d'obtenir de nouvelles collections de micromammifères, notamment dans la zone de la Méditerranée centrale (Italie et Grèce), qui est trop sous-échantillonée dans cette étude, mais aussi en Afrique du Nord, où l'absence de données fait particulièrement défaut, ce qui conditionne la validité de certaines interprétations. Des missions de terrain en Afrique du Nord seraient utiles pour créer de nouvelles collections, mais surtout une collaboration avec les archéologues qui travaillent dans ces régions (et toutes les autres d'ailleurs) afin de les sensibiliser à la nécessité d'une collecte systématique et exhaustive des microvertébrés, à réaliser selon des méthodes adaptées (Audoin-Rouzeau et Vigne, 1994 ; Vigne et Audoin-Rouzeau, 1992 ; Vigne et Valladas, 1996).

5.4. Synthèse sur la diffusion de la souris grise en Méditerranée

Nous pensions *a priori* que la diffusion de la souris grise au rythme de la néolithisation n'avait pas été mise en évidence faute de matériel fossile suffisant et d'une méthode adaptée à son identification en contexte archéologique.

Nous nous sommes assurés que le trafic maritime néolithique était bien un vecteur d'immigration artificielle efficace pour implanter des métapopulations stables sur de longues distances grâce à son intensité. Notre *a priori* semblait alors se confirmer. Cependant, la révision critique de toutes les occurrences fossiles disponibles à travers l'aire circum-

méditerranéenne, depuis le Tardiglaciaire jusqu'à l'Âge du Fer, a confirmé les données moléculaires et archéologiques selon lesquelles l'invasion de la souris fut lente et décalée entre les bassins oriental et occidental de la Méditerranée. Son absence en Méditerranée occidentale avant le premier millénaire av. J.-C. est indéniable. Nous avons néanmoins contribué à affiner la connaissance du processus invasif de la souris grise sur tout le bassin.

La souris grise a suivi le courant néolithique de la diffusion du PPNB sans délai. Elle était donc vraisemblablement présente sur les côtes anatoliennes, syriennes et palestiniennes au VIIIème millénaire av. J.-C. Sa diffusion vers le reste de la Méditerranée orientale a du être plus lente. Nous pensons qu'elle a dû se déroulée à partir du IIIème millénaire av. J.-C, à la faveur de l'élargissement des Empires jusque dans l'aire égéenne. Elle n'a pas dépassé la Méditerranée orientale avant le Ier millénaire. À partir de cette période, la souris grise a diffusé très rapidement et colonisa tout le bassin méditerranéen sans éviter les îles, telles que la Corse et la Sardaigne, comme relais.

Nous avons expliqué cette diffusion arythmique et ce décalage entre les deux bassins de la Méditerranée selon le modèle biologique « sources-puits ». Nous pensons qu'un flux migratoire de souris à travers toute la Méditerranée a dû exister avec l'expansion du Néolithique. Cependant, en dehors de la source constituée par le peuplement de la Méditerranée orientale, ce flux n'a pas été suivi d'implantations réussies vers l'Ouest. La Méditerranée occidentale aurait joué le rôle d'un puits dans lequel le flux migratoire venu de l'Est se serait perdu. Dans le cadre de la Méditerranée depuis l'Épipaléolithique jusqu'aux premiers siècles de notre ère, nous avons décelé trois facteurs culturels ou naturels pouvant expliquer cet échec de la diffusion vers l'Ouest :

1. Le flux migratoire, support de l'immigration des populations invasives, n'a pas été suffisant vers l'Ouest. L'intensité des échanges maritimes amorcés au Néolithique précéramique est restée majoritairement concentrée en Méditerranée orientale jusqu'au Ier millénaire av. J.-C., malgré une intensification des échanges à caractère commercial à partir du IIIème millénaire av. J.-C. Le transport de céréales à travers la Méditerranée orientale, du Néolithique précéramique au Bronze final fut certainement le moteur principal de la translocation de populations, comme semblent l'indiquer l'introduction de la souris grise en même temps que celle de semences domestiques à Chypre, et la présence d'une souris grise dans l'épave du Bronze final d'Uluburun.
2. L'évolution des installations humaines, qui fournissent aux populations commensales protection et abri face à la prédation et aux variations climatiques, fut également très décalée entre les deux bassins de la Méditerranée en faveur, une fois encore, de la

Méditerranée orientale. Depuis les premiers villages natoufiens (XIIème millénaire av. J.-C.) les sociétés humaines de cette région, et en particulier du Proche-Orient, ont connu une évolution très rapide. Les gros villages néolithiques apparaissent vers le Xème millénaire avant notre ère au Levant Nord et s'agrandissent encore au début du VIIIème puis au VIème millénaire (Çatal Höyük, en Anatolie, en est le meilleur exemple). L'urbanisation commence en Mésopotamie au VIème millénaire et les cités-états territoriales gagnent la Méditerranée orientale au IIIème millénaire av. J.-C. La Méditerranéen occidentale ne connaît pas un tel essor avant le dernier millénaire avant J.-C.

3. Le dernier facteur est naturel. À partir des données archéologiques et écologiques, nous savons que le mulot sylvestre *(Apodemus sylvaticus)*, dont la répartition actuelle couvre tout l'Eurasie, est une espèce anthropophile qui a occupé la niche commensale de l'Ouest avant l'arrivée de la souris. Nous savons également que le mulot, en l'absence d'une forte anthropisation, est un compétiteur de la souris pour cette niche. Nous en avons conclu que l'implantation de la souris en Méditerranée occidentale se serait heurtée à la présence du mulot, qui avait déjà colonisé cette niche antérieurement, dés le début du Néolithique dans ces régions soit durant les VII-VIèmes millénaires av. J.-C.

Dès le Ier millénaire av. J.-C., l'ouverture des échanges à l'ensemble de la Méditerranée, avec l'expansion commerciale des Phéniciens, qui les mena du Liban à la Sicile, la Sardaigne, la Corse, Carthage et même par-delà le détroit de Gibraltar, puis celle des Grecs vers la « Grande Grèce », a alimenté un flux migratoire bien plus important vers la Méditerranée occidentale. Cette intensification et l'établissement de comptoirs dans le bassin occidental à partir du Ier millénaire av. J.-C. y ont permis l'implantation et le maintien de métapopulations de souris grises. À la période romaine, l'urbanisation et l'accroissement des échanges ont achevé le processus d'invasion de cette souris dans tout le bassin occidental, puis le reste de l'Europe occidentale.

6. Synthèse et perspectives

6.1. Bio-systématique et génétique

Nous avons montré que l'analyse de la forme du contour dentaire en transformées de Fourier elliptiques (TFE) permettait, au sein d'un complexe d'espèces jumelles, la distinction de toutes les espèces et sous-espèces reconnues par la génétique. Nous avons également mis en évidence une différenciation de la forme des populations de *Mus musculus domesticus*, entre le bassin oriental et le bassin occidental de la Méditerranée. Ici encore, cette différenciation avait déjà été décrite d'après les distances génétiques, et interprétée comme la conséquence d'évènements de colonisation, et donc de flux géniques, différents entre les deux régions de la Méditerranée (Britton-Davidian, 1990).

L'évolution du syndrome d'insularité dans le temps et dans l'espace, chez les métapopulations commensales actuelles et sub-fossiles de Corse, a montré que le facteur temps jouait un rôle plus important que l'insularité, dans les patrons de différenciation morphologique, car les ajustements face aux pressions sélectives de cette île, n'ont pas été les mêmes entre le passé et le présent. Nous avons mis en cause un changement récent de l'anthropisation sur cette île. Il aurait consisté en une intensification exponentielle conjointe, de flux migratoires multiples et de l'emprise humaine (mise en culture et urbanisation) sur les milieux insulaires méditerranéens. L'accroissement de la panmixie qui en a découlé, aurait homogénéisé les populations commensales, celles des îles y compris. Ce qui expliquerait pourquoi les populations insulaires actuelles sont beaucoup plus proches du pool continental que les populations insulaires passées, y compris celles du passé très récent des Temps Modernes. Ce qui expliquerait également pourquoi le syndrome insulaire de la forme actuelle soit si faible par rapport au signal phylogéographique global.

L'exemple de Chypre a même montré que des phénomènes de macroévolution chez les souris pouvaient apparaître à l'échelle du Quaternaire. En effet, l'espèce sauvage de Chypre, qui avait été décrite jusqu'alors comme une métapopulation de *Mus macedonicus*, s'est révélée, à la lumière du contour des M_1, une espèce encore jamais décrite, que nous avons nommée *Mus cypriacus*. L'ADNmt indique qu'elle se situe génétiquement à équidistance entre *Mus macedonicus* et *Mus spicilegus*. De plus, l'analyse morphologique des M_1 des fossiles du Pléistocène moyen de l'île que l'on dénommait *Mus* 1 et *Mus* 2, a montré que l'espèce était déjà présente à cette période. Un fort effet de fondation, suivi d'un isolement génétique total, serait la cause de cette spéciation. Nous aurions donc ici un des rares, voire le seul exemple de souris endémique relique du Pléistocène à avoir survécu à l'invasion de la souris grise. L'analyse du peuplement des souris à Chypre a même montré qu'elle est le taxon

dominant dans l'ensemble des biotopes peu anthropisé de l'île, en y maintenant une forte compétition envers la souris commensale allochtone. Cette dernière ne prolifére que dans les milieux fortement anthropisés.

6.2. Processus du commensalisme et invasion de *Mus musculus domesticus*

Grâce à cette méthode d'analyse et sur la base des connaissances que nous avions acquises sur le peuplement actuel des souris de Méditerranée, nous avons pu traiter les archives paléontologiques et archéozoologiques du bassin méditerranéen. Cette étude a permis de dégager les grandes tendances de l'émergence du commensalisme et du processus invasif de la souris grise.

6.2.1. Emergence du commensalisme

Nous avons tout d'abord confirmé qu'il n'y a pas eu de vague migratoire de *Mus musculus* sp. en Méditerranée, avant sa première attestation à 12 000 BC dans les niveaux natoufiens du Levant Sud. Le réchauffement climatique du début du Tardiglaciaire ainsi que la sédentarisation humaine ont sans doute permis à la souris grise de quitter son aire d'origine centro-asiatique et d'occuper, sous la forme de métapopulations, les rares villages vraiment sédentaires du Natoufiens, comme Mureybet, Mallaha ou Hayonim. Elle y a trouvé une protection face à la compétition et à la prédation, ainsi qu'un apport trophique constant, grâce à la conservation probable, mais en petite quantité, de produits végétaux, et à l'accumulation des déchets autour de ces sites sédentaires. Néanmoins, d'après l'exemple d'El Wad, en Israël au moins et dans le autres régions où la péjoration climatique du Dryas récent a été sensible, bon nombre de ces métapopulations se sont éteintes, faute d'un apport suffisant en nourriture, laissant vacante la niche commensale, recolonisée par l'espèce autochtone *Mus macedonicus spretoides*.

L'amélioration climatique du Préboréal et l'avènement d'une économie de production agricole dans l'aire syro-anatolienne, au milieu du 10ème millénaire av. J.-C., coïncident avec une recolonisation durable et définitive de la niche écologique par la souris grise. Le passage à l'agriculture est le facteur majeur de sa recolonisation. L'abondance des réserves de grains dans des grands greniers, clairement attestés par l'archéologie dés le PPNA, et les champs de céréales cultivés autour des installations villageoises, lui fournirent toutes les ressources

trophiques dont elle avait besoin pour se reproduire et développer des populations viables. La croissance démographique et l'intensification de l'occupation humaine dans des villages de plein air de grande taille l'on affranchi progressivement de la compétition inter-spécifique des autres rongeurs commensaux ainsi que de la prédation, du moins jusqu'à ce que l'homme apprivoise le chat, probablement dès le PPNB ancien (Guilaine et Vigne, 2004 ; Vigne *et al.*, 2004).

6.2.2. Diffusion du commensalisme au Proche-Orient et en Méditerranée

La souris semble ensuite avoir suivi la diffusion du PPNB vers le Levant sud et Chypre dans la deuxième moitié du 9ème millénaire av. J.-C., puis sur l'ensemble du Proche-Orient au 8ème millénaire. En effet, on la trouve à Chypre dès la fin du 9ème millénaire et à Çafer Höyük, dans la haute vallée de l'Euphrate, à plus de 700 m d'altitude, au 8ème millénaire av. J.-C. Cette fois, l'intensification des échanges entre les communautés humaines, la diffusion anthropogène des céréales domestiques, illustré archéologiquement des millénaires plus tard par la découverte d'une mandibule de souris grise dans l'épave d'Uluburun, et la colonisation des milieux insulaires, accompagnée d'un transfert écologique de l'économie agricole, furent les vecteurs de sa diffusion.

Nous avons également précisé les facteurs naturels et culturels impliqués dans le processus invasif holocène de la souris dans le bassin Méditerranée.

Nous avons confirmé que la navigation néolithique était, dès le PPNB ancien et probablement avant, un vecteur opérant d'immigration artificielle. Bien que la navigation néolithique ait pu entretenir des populations de souris à longues distances, la néolithisation de la Méditerranée n'a pas été le moteur de la diffusion de la souris, au-delà du bassin méditerranéen, ni même probablement au-delà de l'aire culturelle du PPNB au sens large.

L'arythmie de sa diffusion à travers la Méditerranée, en regard de l'évolution socio-économique des sociétés méditerranéennes, montre que l'invasion s'est accomplie à un stade ultérieur de la néolithisation de l'Occident. Il a fallut une intensification conjointe des échanges et de l'urbanisation en Méditerranée occidentale, pour que la souris grise surmonte l'influence du mulot, probable commensale de la première partie du Néolithique, et colonise la niche commensale située en dehors de son aire de maturation précéramique.

6.3. Les questions en suspens concernant l'espèce commensale

1. Quand la souris a-t-elle quitté son aire d'origine et comment est-elle parvenue jusqu'aux côtes levantines pour coloniser les sites natoufiens au début du Tardiglaciaire ? Auffray (1988) suggère que l'aire de répartition des sociétés épipaléolithiques sédentaires, dont on a trouvé les traces jusqu'en Iran, aurait été contiguë à l'aire originelle supposée de la souris. Cela signifie qu'elle aurait colonisé la niche commensale à l'Est de l'Iran, dans le Zagros central, avant 12 000 BC, et que des métapopulations commensales auraient été réparties sur l'ensemble du Croissant fertile au tout début du Natoufien. Une telle éventualité pourrait être vérifiée en effectuant des prélèvements dans les sites zarziens (culture épipaléolithique sédentaire du Zagros) fouillés actuellement. Le centre de l'Iran étant occupé par de grands déserts, la zone de passage « obligé » de la diffusion de la souris vers le bassin méditerranéen depuis son aire d'origine se situant vraisemblablement au sud du Zagros, la prospection de gisements Tardiglaciaire micromammaliens de type coprocéonotique, serait également très utile. Nous sommes actuellement en relation avec Djamchid Darviche (Université de Machad) qui travaille depuis de nombreuses années sur la diversité des rongeurs actuels d'Iran.
2. La péjoration climatique du Dryas récent, dont on sait qu'elle ne s'est pas exprimée partout de la même façon au Proche et Moyen Orient (Bottema, 1995), a-t-elle été la cause d'une extinction globale des métapopulations de souris grises dans les contextes natoufiens ? L'analyse en TFE des fossiles du genre *Mus* dans les accumulations stratifiées naturelles et anthropiques du Tardiglaciaire au Levant sud, nous permettrait de faire progresser cette question. Si une telle extinction était observée sur l'ensemble de la région, il faudrait préciser ce qui, dans les pratiques de ces sociétés de chasseurs-cueilleurs, pourrait expliquer sa disparition. Nous avions suggéré que l'usage très limitée du stockage des grains, corroborée par les témoins matériels archéologiques (Valla, 2000), aurait été la cause principale de cette extinction. Il faudrait également s'intéresser à l'évolution des installations humaines à la fin du Natoufien et envisager la possibilité d'occupations plus saisonnières lors du Dryas récent. Nous sommes actuellement en collaboration avec Mina Weinstein-Evron (Zinman Institute of Archaeology, University of Haifa) pour cette question.
3. La diffusion de la souris grise dans l'aire circum-méditerranéenne a-t-elle suivi une route africaine, parallèle et plus rapide que celle que nous avons décrite ? Cette

éventualité a été envisagée dans la publication 3 *(§. Discussion around house mouse fossils from Canary Islands)* puisque *Mus musculus* sp. est mentionnée à Cueva del Llano (Canaries) (Castillo *et al.*, 2001), dans un niveau daté entre 6400 et 5300 BC cal. Une nouvelle étude en TFE de ce matériel, devrait permettre de tester cette hypothèse. Cette question de la route africaine se pose également pour la transmission du Néolithique, puisque l'Afrique du Nord est encore mal documentée à ce sujet, faute de fouilles. Une fois encore, la découverte de nouveaux sites dans cette région devrait être accompagnée de prélèvements, afin d'y échantillonner, entre autres, les micro-vertébrés.

4. Le peuplement de l'Europe septentrionale par *Mus musculus musculus* a-t-il suivi le courant danubien de transmission néolithique ? Pour répondre à cette question, il faudrait recenser tous les sites archéologiques mentionnant des micro-mammifères dans les spectres fauniques d'Europe septentrionale, afin de localiser les assemblages mentionnant des murinés. Une fois localisées, ces occurrences devraint être validées selon une grille critique répondant aux exigences préliminaires d'une analyse archéozoologique (datation, taphonomie, validité stratigraphique, mode de collecte, etc.). Les collections validées pourraient alors faire l'objet d'une analyse en TFE. Enfin, des missions de prélèvements sédimentaires sur des sites archéologiques en cours de fouille, devraient être menées en collaboration avec les archéologues, afin d'échantillonner les zones d'accumulation de rongeur (fosses, silos, puits) dans les sites. La comparaison des rythmes de diffusion des deux sous-espèces, nous permettrait de déduire, éventuellement, de nouveaux traits historiques de l'invasion de la souris en milieu continental.

6.4. Les perspectives paléoenvironnementales

Les résultats que nous avons obtenus grâce à l'analyse des contours dentaires en morphométrie géométrique sont prometteurs pour de futures applications paléoenvironnementales :

1. La puissance taxinomique de la méthode, à partir de formes simples, en fait un outil tout désigné pour d'autres applications sur des taxons, dont la détermination jusqu'à l'espèce était impossible à partir des outils classiques de l'archéozoologie. L'examen des archives fossiles et la construction d'atlas diachroniques sur de grandes aires

géographiques, permettront à l'archéozoologie de contribuer plus efficacement encore à la connaissance de la diversité biologique.

2. La microévolution de la morphologie dentaire des souris le long de la séquence stratigraphique du Monte di Tuda, a permis d'observer des corrélations (non testées) entre l'anthropisation du paysage et ces variables. Couplée aux indices d'anthropisation et de végétations obtenus à partir des associations spécifiques au sein des cortèges micromammaliens, la microévolution dentaire pourraient contribuer à appréhender plus finement les changements environnementaux liés aux activités humaines, comme l'agriculture.
3. La mise en évidence des pressions sélectives (domestication) sur les animaux et les plantes, reposent sur des données biométriques et moléculaires actuelles, et plus récemment fossiles. Nous avons montré que les analyses de la forme dentaire des souris, en morphométrie géométrique, pouvaient, à partir des distances morphologiques, déceler des structurations proches de celles obtenues grâce aux distances génétiques. L'ADN fossile est rarement conservé et il est très difficile à extraire et à amplifier sans contamination. Son emploi est coûteux et donc sans résultats assurés. Nous pensons que l'utilisation de la morphométrie géométrique, sur des organismes choisis pour leur pertinence, dans ce type de questionnement, devrait permettre d'acquérir de nouvelles données. L'analyse du contour des grains de blé ou d'orge issus des grandes séries carpologiques des sites du Levant Nord (Jerf el Ahmar, Dja'dé et Mureybet) à la transition PPNA/PPNB ancien, serait une première application envisageable. Une telle approche a déjà démontré son efficacité pour éclairer l'histoire de la domestication de l'olivier (Terral *et al.*, 2004).

6.5. Perspectives anthropologiques

La relation entre l'homme et la souris est complexe. La dualité du régard porté par l'homme sur cette espèce s'observe actuellement lorsqu'on oppose l'investissement de la recherche agronomique pour le contrôle et l'éradication des populations de souris, nuisibles des stocks alimentaires, avec le bestiaire des contines pour enfants, qu'elle occupe en bonne place. Ceci s'illustre également suivant la teneur des textes médiévaux où la souris renvoit une image contrastée. Elle peut-être perçue comme l'espèce qui détruit les livres et les récoltes ; mais dans la littérature, sa valeur symbolique est beaucoup plus positive et sert souvent de métaphore à la féminité (Bianciotto, 1997). Les deux figurines du début du

Néolitque proche oriental d'El Kowm et de Shillourokombos (Fig. 2), représentant une souris, nous suggère que l'ambivalence de la relation entre l'homme et la souris est aussi vieille que l'histoire de l'agriculture. Avec le Néolithique, la souris a repris sa place dans nos maisons et nos greniers, mais elle a aussi pénètré dans notre univers symbolique.

Bibliographie (243 références)

Abbott, I., L. K. Abbott et P. R. Grant. 1977. Comparative ecology of Galapagos ground finches (*Geospiza* Gould) : evaluation of the importance of floristic and interspecific competition. *Ecological monographs* 47 : 151-184.

Adams, D. C., F. J. Rohlf et D. E. Slice. 2003. Geometric Morphometrics : Ten Years of Progress Following the "Revolution". *Italian Journal of Zoology*.

Adler, G. H. et R. Levins. 1994. The island syndrome in rodent populations. *The Quarterly Review of Biology* 64 : 473-490.

Alibert, P., S. Renaud, S. Dod, F. Bonhomme et J.-C. Auffray. 1994. Fluctuating asymmetry in the *Mus musculus* hyrid zone : a heterotic effect in disrupted co-adapted genomes. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 258 : 53-59.

Anonyme. 2002. Timeline. *Nature* 420 : 510-511.

Audoin-Rouzeau, F. 2003. *Les chemins de la peste. Le rat, la puce et l'homme*, Les PUR edition. Rennes : Presses Universitaire de Rennes.

Audoin-Rouzeau, F. et J.-D. Vigne. 1994. La colonisation de l'Europe par le rat noir (Rattus rattus). *Revue de Paléobiologie* 13 : 125-145.

Auffray, J.-C. 1988. Le commensalisme chez la souris domestique : origine, écologie et rôle dans l'évolution chromosomique de l'espèce. Thèse, Université des sciences et techniques du Languedoc.

Auffray, J.-C. et J. Britton-Davidian. 1992. When did the house mouse colonize Europe ? *Biological Journal of the Linnean Society* 45 : 185-190.

Auffray, J.-C., J. Cassaing et S. Legendre. 1991. Anthropisation et biosphère : impact de l'homme sur la guilde des souris et les communautés de mammifères en Europe au Pléistocène et Holocène. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 88/4.

Auffray, J.-C. et D. Darviche. non publié. Morphometrical determination of the specific status of *Mus* fossils. Application to the Doukkala II (Late Pleistocene, Morroco).

Auffray, J.-C., J. T. Marshall, F. Bonhomme et L. Thaler. 1990a. Focus on the nomenclature of european species of *Mus*. *Mouse Genome* 88 : 7-8.

Auffray, J.-C., E. Tchernov, F. Bonhomme, G. Heth, S. Simson et E. Nevo. 1990b. Presence and ecological distribution of *Mus musculus domesticus* and *Mus spretoïdes* in Israel. Circum-mediterranean vicariance in the genus *Mus*. *Z. Saügetierkunde* 55 : 1-10.

Auffray, J.-C., E. Tchernov et E. Nevo. 1988. Origine du commensalisme de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) vis-à-vis de l'homme. *Comptes Rendus de l'Académie des sciences de Paris* 307 : 517-522.

Auffray, J.-C., F. Vanlerberghe et J. Britton-Davidian. 1990c. The House Mouse Progression in Eurasia : a palaeontological and archaeozoological approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 41 : 13-25.

Aurenche, O. et S. K. Kozlowski. 1999. *La naissance du Néolithique au Proche-Orient*, Errance edition. Paris.

Avise, J. C. Editeur. 2000. *Phylogeography. The History and formation of species* : Harvard University Press.

Avise, J. C., J. Arnold, R. M. Ball, E. Bermingham, T. Lamb, J. E. Neigel, C. A. Reeb et N. C. Saunders. 1987. Intraspecific phylogeography : the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual review of Ecology and Systematic* 18 : 489-522.

Bar-Oz, G., T. Dayan, D. Kaufman et M. Weinstein-Evron. 2004. The Natufian economy at el-Wad Terrace with special reference to gazelle exploitation patterns. *Journal of Archaeological Science* 31 : 217-231.

Bar-Yosef, O. 1998. The Natufian Culture in the Levant, Threshold to the Origins of Agriculture. *Evolutionnary Anthropology* : 159-177.

Bate, D. M. A. 1903. The mammals of Cyprus. *Proceedings of the Zoological Society of London* 2 : 341-348.

—. 1913. "The Caves of Crete," in *Camping in Crete*. Edité par A. Trevor-Battye, pp. 239-253. London : Witherby and Co.

—. 1942. New Pleistocene Murinae from Crete. *Ann. Mag. Nat. Hist.* 11 : 41-49.

Baylac, M. 1996. Morphométrie géométrique et systématique. *Biosystema* 14 : 73-89.

Berry, R. J. 1964. The evolution of an island population of the house mouse. *Evolution* 18 : 468-483.

—. Editeur. 1981. *The Biology of the House Mouse*. London : Academic Press.

Berry, R. J., A. Cuthbert et J. Peters. 1982. Colonization by House mice : an experiment. *J. Zool. Lond.* 198 : 329-336.

Bianciotto, G. 1997. "Des souris et des hommes," in *Les animaux dans la littérature*, pp. 41-72. Tokyo.

Bignon, O. 2003. Diversité et exploitation des équidés au Tardiglaciaire en Europe. Implication pour les stratégies de subsistance et les modes de vie au Magdalénien et à l'Azilien ancien du Bassin parisien, Université Paris X.

Blanchet, G., P. Sanlaville et M. Traboulsi. 1998. Le Moyen-Orient de 20 000 ans BP à 6 000 ans BP. Essai de reconstitution paléoclimatique. *Paléorient* 23 : 187-196.

Blondel, J. 1985. Comparative breeding ecology of the Blue tit and the Coal tit in mainland and island Mediterranean habitats. *Journal of Animal Ecology* 54 : 531-556.

—. 1986. *Biogéographie évolutive*, Masson edition. *Collection d'écologie 20*.

Blondel, J. et J.-D. Vigne. 1993. "Space, Time and Man as determinants of Diversity of Birds and Mammals in the Mediterranean Region," in *Species Diversity in Ecological Communities. Ecological and Geographical perspectives*. Edité par R. E. Ricklefs et D. Schluter, pp. 135-146 : Chicago University Press.

Bock, C. K. 1881. *The Head-Hunters of Borneo*. London.

Boekschoten, G. J. et P. Y. Sondaar. 1972. "On the fossil mammalia of Cyprus." *Proceedings of the Kononklijke Nederlandse Akad. van Wetenschappen., Amsterdam, 1972*, pp. 306-308 ser. B 75.

Boguski, M. S. 2002. The mouse that roared. *Nature* 420 : 515-516.

Bonhomme, F. 1992. "Genetic diversity and evolution in the genus *Mus*," in *Technics for genetic analysis of brain and behaviour*. Edité par D. Goldowitz, D. Nahlsten et R. E. Wimer : Elsevier Science.

Bonhomme, F., R. Anand, D. Darviche, W. Din et P. Boursot. 1994. "The house mouse as a ring species?," in *Genetics in Wild Mice-Its application to Biomedical Research*, S. Karger, Basel edition. Edité par K. Moriwaki, T. Shiroishi et H. Yonekawa. Tokyo : Sci. Soc. Press.

Bonhomme, F., J. Britton-Davidian, L. Thaler et C. Triantaphyllidis. 1978. Sur l'existence en Europe de quatre groupes de souris (genre *Mus* L.) du rang espèce et semi-espèce, démontrée par la génétique biochimique. *Comptes Rendus de l'Acacémie des Sciences de Paris* 287 : 631-633.

Bonhomme, F., J. Catalan, J. Britton-Davidian, V. M. Chapman, K. Moriwaki, E. Nevo et L. Thaler. 1984. Biochemical Diversity and Evolution in the Genus *Mus*. *Biochemical Genetics* 22 : 275-303.

Bonhomme, F., J. Catalan, S. Gerasimov, P. Orsini et L. Thaler. 1983. Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe centrale et orientale. I-Génétique. *Z. Säugetierkunde* 48 : 78-85.

Bonhomme, F. et L. Thaler. 1988. L'évolution de la souris. *La Recherche* 19 : 606-616.

Bonifay, M.-F. et M. Salotti. Editeurs. 2001. *Actes du colloque sur les faunes pléistocènes de Corse : évolution et contexte environnemental (Géologie, chronologie, climatologie).*

2-3 septembre 2000, Université de Corse à Corte. Vol. 696-697 : Bulletin de la Société des Sciences Historiques et Naturelles de la Corse.

Bonniol, J. C. 1997. "Les sociétés humaines insulaires," in *îles. Vivre entre ciel et mer*, Nathan edition. Edité par J.-D. Vigne, pp. 73-87. Paris : Muséum National d'Histoire Naturelle.

Bookstein, F. L. 1989. "Size and shape" : a comment on semantics. *Systematic Zoology* 38 : 173-180.

—. 1991. *Morphometric tools for landmark data. Geometry and biology.* : Cambridge Press.

—. 1997. Landmark methods for forms without landmarks : morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis* 1 : 225-243.

—. 1998. A hundred years of morphometry. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 44 : 7-59.

Bookstein, F. L., B. Chernoff, R. L. Elder, J. E. Humphries, G. R. Smith et Strauss. 1985. *Morphometrics in evolutionnary biology*. Vol. Special publication 15. Philadelphia : Academy of Natural Sciences Press.

Bottema, S. 1995. The Younger Dryas in the Eastern Mediterranean. *Quaternary Science Reviews* 14 : 883-891.

Boursot, P., J.-C. Auffray, J. Britton-Davidian et F. Bonhomme. 1993. The evolution of House mouse. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 24 : 119-152.

Boursot, P., W. Din, R. Anand, D. Darviche, B. Dod et F. Von Deimling. 1996. Origin and radiation of the house mouse : mitochondrial DNA phylogeny. *J. Evol. Biol.* 9 : 391-415.

Braudel, F. 1990. *La Méditerranée et le monde méditerranéen à l'époque de Philippe II*. Paris : Armand Colin.

Britton-Davidian, J. 1990. Genic differenciation in *M. m. domesticus* populations from Europe, the Middle East and North Africa : geographic patterns and colonizations events. *Biological journal of the Linnean Society* 41 : 27-45.

Britton-Davidian, J., J. Catalan, M. Da Graca Ramalhino, G. Ganem, J.-C. Auffray, R. Capelar, M. Biscoito, J. B. Searle et M. Da Luz Mathias. 2000. Rapid chromosomal evolution in island mice. *Nature* 403 : 158.

Broodbank, C. 2000. *An island Archaeology of the Early Cyclades*. Cambridge : Cambridge University Press.

Broodbank, C. et T. F. Strasser. 1991. Migrant farmers and the Neolithic colonization of Crete. *Antiquity* 65 : 233-45.

Brothwell, D. 1981. "The Pleistocene and Holocene Archaeology of the House Mouse and related species," in *Biology of the House Mouse*. Edité par R. J. Berry, pp. 1-13. London.

Bunimovitz, S. et R. Barkai. 1996. Ancient Bones and Modern Myths : Ninth Millennium BC Hippopotamus Hunters at Akrotiri *Aetokremnos*, Cyprus ? *Journal of Mediterranean Archaeology* 9 : 85-96.

Callou, C. 2003. *De la garenne au clapier, étude archéozoologique du Lapin en Europe occidentale*, Publications scientifiques du Muséum edition. Vol. 189. Paris : Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle.

Camps, G. 1986. The young sheep and the sea. *Diogenes* 136 : 19-45.

—. Editeur. 1998. *L'homme préhistorique et la mer*, CTHS edition. Paris.

Camps, G. et A. D'anna. 1980. "Recherches sur les navigations préhistoriques en Méditerranée occidentale," in *Navigation et gens de mer en Méditerranée de la préhistoire à nos jours*, CNRS edition, vol. cahier n° 3, pp. 1-16. Paris : Maison de la Méditerranée.

Caneva, I. 2001. "De Çayönü à Mersin : les premiers villageois de l'Anatolie du Sud-Est," in *Communautés villageoises du Proche Orient à l'Atlantique (8000-2000 avant notre ère)*. Edité par J. Guilaine, pp. 13-32. Paris : Errance.

Castillo, C., E. Martin-Gonzalez et J. J. Coello. 2001. Small vertebrate taphonomy of La Cueva del Llano, a volcanic cave on Fuerteventura (Canary islands, Spain). Palaeoloecological implications. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 166 : 277-291.

Cauvin, J. 1977. Les fouilles de Mureybet (1971-1974) et leur signification pour les origines de la sédentarisation au Proche-Orient. *Annual of the American School of Oriental Research* 44 : 19-48.

—. 1985. Le néolithique de Cafer Höyük (Turquie), bilan provisoire après quatre campagnes (1979-1983). *Cahiers de l'Euphrate* 4 : 123-134.

—. Editeur. 1997. *Naissance des divinités Naissance de l'agriculture. La révolution des symboles au Néolithique.*, CNRS Editions edition. Paris.

Cauvin, J. et O. Aurenche. 1982. Le néolithique de Çafer Höyük (Malatya-Turquie), fouille 1979-1980. *Cahiers de l'Euphrate* 3 : 123-138.

Cauvin, J., M.-C. Cauvin, D. Helmer et G. Willcox. 1998. L'homme et son environnement au Levant nord entre 30 000 et 7 500 BP. *Paléorient* 23 : 51-69.

Chaline, J., H. Baudvin, D. Jammot et M.-C. Saint-Girons. 1974. *Les proies des rapaces (petits mammifères et leur environnement)*. Paris : Doin.

Cherry, J. F. 1981. "Pattern and Process in the Earliest Colonization of the Mediterranean Islands." *Proceeding of the Prehistoric Society, 1981*, pp. 41-68 47.

—. 1990. The first Colonization of the Mediterranean Islands : A review of Recent Research. *Journal of Mediterranean Archaeology* 3 : 145-221.

Cheylan, G. 1991. "Patterns of Pleistocene Turnover, current distribution and speciation among mediterranean mammals," in *Biogeography of Mediterranean invasions.* Edité par R. H. Groves et F. D. Castri, pp. 227-263. Cambridge : Cambridge University Press.

Cheylan, G., L. Granjon et J. Britton-Davidian. 1998. Distribution of genetic diversity within and between Western Mediterranean island populations of the black rat *Rattus rattus* (L. 1758). *Biological Journal of the Linnean Society* 63 : 393-408.

Christou, D. 1996. Chroniques des fouilles et découvertes archéologiques à Chypre 1995. *Bulletin de Correspondance Hellénique* 129 : 1051-1100.

Constantinou, G. 1982. "Geological features and ancient exploitation of the cupriferous sulphide orebodies of Cyprus."

Coquegniot, E. 1998a. Dja'de el Mughara 1997. *Chronique archéologiques en Syrie* 2 : 125-132.

—. 1998b. "Dja'dé el Mughara (Moyen-Euphrate), un village néolithique dans son environnement naturel à la veille de la domestication," in *Espace naturel, espace habité en Syrie du Nord (10e -2e millénaires av. J.-C.)*. Edité par M. Fortin et O. Aurenche, pp. 109-114. Toronto et Lyon : Canadian Society for Mesopotamian Studies (Bull. 33) et Maison de l'Orient Méditerranéen (TMO 28).

—. 2000. "Dja'dé (Syrie), un village à la veille de la domestication (seconde moitié du IXe millénaire av. J.-C.)," in *Premiers paysans du monde. Naissances des agricultures*. Edité par J. Guilaine, pp. 63-80. Paris : Collection des Hesperides.

Corti, M. et F. J. Rohlf. 2001. Chromosomal speciation and phenotypic evolution in the house mouse. *Biological Journal of the Linnean Society* 73 : 99-112.

Costa, L. J. 2004. *Corse préhistorique. Peuplement d'une île et modes de vie des sociétés insulaires (IXe-IIe millénaire av. J.-C.)*. Paris : Errance.

Courtney, P. A. et M. B. Fenton. 1977. The effects of a Small Rural Garbage Dump on Populations of *Peromyscus Leucopus* Rafinesque and other small mammals. *Journal of Applied Ecology* 13 : 413-421.

Crampton, J. S. 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves : some practical considerations. *Lethaia* 28 : 179-186.

—. 1996. *Biometric analysis, systematics and evolution of Albian Actinoceramus (Cretaceous Bivalvia, Inoceramidae* : Institute of Geological & Nuclear Sciences Limited.

Cucchi, T. 2001. Première diffusion de la souris domestique vers Chypre au 9e millénaire av. J.-C. : détermination morphométrique des rongeurs de Mylouthkia à l'aide des transformées elliptiques de Fourier. DEA "Environnement et Archéologie", Paris I Panthéon-Sorbonne.

d'Arcy Thompson, W. 1961. *On Growth and Form*, Collection Canto edition. New York : Cambridge University Press.

Darmon, F. 1986. Le cadre écologique des sites épipaléolithiques et du Néolithique ancien dans la basse-vallée du Jourdain (*analyses polliniques de la région Fazaël-Salibiya*). Thèse, Université Paris I.

—. 1987. Analyses polliniques de trois sites natoufiens (ancien, récent, final) dans la région de Salibiya-Fazaël. *Paléorient* 13 : 121-129.

Darviche, D. et P. Orsini. 1982. Critères de différenciation morphologique et biométrique de deux espèces de souris sympatriques : *Mus spretus* et *Mus musculus domesticus. Mammalia* 46 : 205-217.

Darwin, C. 1859. *On the Origins of Species*. London : John Murray.

Davis, J. M. G. 1987. *The Archaeology of Animals.* London : Routledge.

Davis, S. M. J. 1989. "Some more animal remains from the Aceramic Neolithic of Cyprus," in *Fouilles récents à Khirokitia (Chypre) 1983-1986*, Editions Recherche sur les Civilisations edition, vol. Mémoire n°81. Edité par A. Le Brun, pp. 189-222. Paris : A.D.P.F.

Demeter, A., G. Racz et G. Csorba. 1996. "Identification of house mice, *Mus musculus musculus*, and mound-building mice, *M. spicilegus*, based on distance and landmark data," in *Advances in Morphometrics*, vol. 284, *Series A : Life Sciences*. Edité par L. F. Marcus, M. Corti, A. Loy, G. J. P. Naylor et D. E. Slice, pp. 359-369. New York : Plenum Press.

Dermitzakis, M. D. 1977. The Quaternary fossil mammals in Caves and Karstic Holes of Crete Island and their significance. *Bulletin de la Société Spéléologique de Grèce* 14 : 152-190.

Desse, J. et N. Desse-Berset. 2003. "Les premiers pêcheurs de Chypre," in *Le Néolithique de Chypre*, vol. Supplément 43. Edité par J. Guilaine et A. Le Brun, pp. 279-291. Paris : Bulletin de Correspondance Hellénique.

Dikaios, P. 1953. *Khirokitia* : Oxford University Press.

Din, W., R. Anand, P. Boursot, D. Darviche, E. Jouvin-Marche, B. Dod, A. Orth, G. P. Talwar, P. A. Cazenave et F. Bonhomme. 1996. Origin and radiation of the house mouse :clues from nuclear genes. *Journal of Evolutionary biology* 9 : 519-539.

Dunn, G. et B. S. Everitt. 1982. *An introduction to mathematical taxonomy*. New-York : Cambridges Studies in Mathematical Biology.

Elton, C. S. 1958. *The Ecology of Invasion by Animals and Plants.* London : Methuen.

Ervynck, A. 2002. "Sedentism or urbanism ? On the origin of the commensal black rat (*Rattus rattus*)," in *Bones and the man. Studies in honour of Don Brothwell*. Edité par K. Dobney et T. O'Connor, pp. 95-109 : Oxbow Books.

Evans, J. D. 1973. "Islands as laboratories for the study of culture process," in *The explanation of culture change. Models in Prehistory*. Edité par C. Renfrew, pp. 517-520. Londres : Duckworth.

—. 1977. Island archaeology in the Mediterranean : problems and opportunities. *World Archaeology* 9 : 12-26.

Ferson, S., F. J. Rohlf et R. K. Koehn. 1985. Measuring shape variation of two dimensional outlines. *Systematic Zoology* 34 : 59-68.

Festing, M. F. W. et D. P. Lovell. 1981. Domestication and Development of the Mouse as a Laboratory Animal. *Symposia of the Zoological Society of London* 47 : 43-62.

Foster, J. B. 1964. Evolution of Mammals on Islands. *Nature* 202 : 234-235.

Fugazzola Delpino, M. A. et M. Mineo. 1995. La piroga neolitica del lago di Bracciano ("La Marmotta 1"). *Bullettino di Paletnologia Italiana* 86 : 197-266.

Gaggiotti, O. E. 1996. Population genetic models of source-sink metapopulations. *Theoretical population Biology* 50 : 178-208.

Gass, I. G. 1968. Is the Troodos Massif of Cyprus a fragment of Mesozoïc Ocean Floor ? *Nature* 220 : 39-42.

Gerasimov, S., H. Nikolov, V. Mihailova, J.-C. Auffray et F. Bonhomme. 1990. Morphometric stepwise discriminant analysis of the five genetically determined European taxa of the genus *Mus*. *Biological Journal of the Linnean Society* 41 : 47-64.

Granjon, L. et G. Cheylan. 1988. Mécanismes de coexistence dans une guilde de muridés insulaires (*Rattus rattus* L., *Apodemus sylvaticus* L., et *Mus musculus domesticus* Rutty) en Corse : Conséquences évolutives. *Z. Säugetierkunde* 53 : 301-316.

—. 1990. Adaptations comportementales des rats noirs *Rattus rattus* des îles ouest-méditerranéennes. *Vie milieu* 40 : 189-195.

Gray, S. J. et J. L. Hurst. 1998. Competitive behaviour in an island population of house mice, *Mus domesticus*. *Animal behaviour* 56 : 1291-1299.

Guerrero Ayuso, V. M. 2001. The Balearic Islands : Prehistoric colonization of the Furthest Mediterranean Island from the Mainland. *Journal of Mediterranean Archaeology* 14 : 136-158.

Guilaine, J. 1994. *La mer partagée. La Méditerranée avant l'écriture. 7000-2000 avant Jésus-Christ*, Hachette edition.

—. 2000. "De l'Orient à l'Occident : la néolithisation de la Méditerranée -questions ouvertes." *La Neolitizzazione tra Oriente e Occidente. Convegno di Studi, Udine, 2000*, pp. 11-21.

—. 2003. *De la vague à la tombe. La conquête néolithique de la Méditerranée*, Seuil edition. Paris.

Guilaine, J., F. Briois, J.-D. Vigne et I. Carrère. 2000. Découverte d'un Néolithique précéramique ancien chyriote (fin 9e, début 8e millénaires cal. BC), apparenté au PPNB ancien/moyen du Levant nord. *Earth and Planetary Science* 300 : 75-82.

Guilaine, J. et J.-D. Vigne. 2004. Le chat, l'homme et la souris. *La Recherche* 378 : 54-56.

Hampton, L. 1992. Genetic change after colonization. *Geojournal* 28 : 297-302.

Hauptmann, H. 1988. Nevali Cori : Arkhitektur. *Anatolica* 15 : 99-110.

Haydar, A. 2004. Evolution de l'environnement au Levant nord de l'épipaléolithique au présent à travers l'étude des microfaunes fossiles et actuelles. Thèse, Université Paris X.

Held, S. O. 1989. Colonization Cycles on Cyprus. 1 : The biogeographic and palaeontological foundation of early prehistoric settlement. *Rep. Dpt Antiquities Cyprus*.

Helmer, D. 1981. "Les rongeurs du Cap-Andreas-Kastros," in *Un site néolithique précéramique en Chypre : Cap Andreas-Kastros*, A.D.P.F. edition, vol. Mémoire n°5, *Recherche sur les grandes civilisations*. Edité par A. Le Brun, pp. 91-92. Paris.

—. 1991. Les changements de stratégie de chasse dans le néolithique précéramique de Cafer Höyük (Turquie). *Cahiers de l'Euphrate* 5/6 : 131-138.

Helmer, D., L. Gourichon, H. Monchot, J. Peters et S. Segui. sous presse. "Identifying early domestic cattle from Pre-Pottery Neolithic sites on the Middle Euphrates using sexual dimorphism," in *New methods for the study of the first step of animal domestication. Proceedings of the 9th International Council of Archaeozoology (Durham, 23rd-28th August 2002).* Edité par J.-D. Vigne, D. Helmer et Peters. Oxford : Oxbow Books.

Helmer, D., V. Roitel, M. Sana et G. Willcox. 1998. "Interprétations environnementales des données archéozoologiques et archéobotaniques en Syrie du Nord de 16000 BP à 7000 BP, et les débuts de la domestication des plantes et des animaux," in *Espace naturel, espace habité en Syrie du Nord (10e - 2e millénaires av. J.-C.)*, vol. 28. Edité par M. Fortin et O. Aurenche, pp. 9-33. Lyon : Travaux de la Maison de l'Orient.

Hesse, B. C. 1979. Rodents remains and Sedentism in the Neolithic. *Journal of Mammalogy* 60 : 856-857.

Heun, M., R. Schäfer-Pregl, D. Klawan, R. Castagna, M. Accerbi, B. Borghi et F. Salami. 1997. Site of Einkorn Wheat Domestication Identified by DNA Fingerprinting. *Science* 278 : 1312-1314.

Hillman, G. 1996. "Late Pleistocene changes in wild plant-foods available to hunter-gatherers of the Northern Fertile Crescent : possible preludes to cereal cultivation," in *The origins and spread of agriculture and pastoralism in Eurasia*. Edité par D. Harris, pp. 159-203. London : University Colledge.

Isaev, M. 1992. "EFAWin : Windows shell for elliptic Fourier."

Jacobs, L. L. 1978. Fossils rodents (Rhizomyidae & Muridae) from Neogene Siwaldik Deposits, Pakistan. *Museum of Northern Arizona* 52 : 1-103.

Jacobs, L. L. et D. Pilbeam. 1980. *Journal of Human Evolution* 9 : 551-555.

Jacquart, T. 1986. Structure génétique et phylogénie intraspécifique chez la souris sauvage *Mus spretus* Lataste : distribution spatiale du polymorphisme des gènes nucléaires de structure et de l'ADN mitochondrial. Phd, Université de Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc.

Jaeger, J. J. 1975. "The mammalian faunas and hominid fossils of the Middle Pleistocene of the Maghreb," in *After the Australopithecines*. Edité par K. W. Butzer et G. U. Isaac, pp. 399-418. The Hague : Mouton publishers.

Ji, Q., Z.-H. Luo, C.-X. Yuan, J. R. Wible, J.-P. Zhang et J. A. Georgl. 2002. The earliest eutherian mammal. *Nature* 416 : 816-822.

Johnstone, P. 1988. *The Sea-craft of Prehistory*. London & New York : Routledge.

Kaesler, R. et J. A. Waters. 1972. Fourier analysis of the ostracod margin. *Bulletin of the Geological Society of America.* 83 : 1169-1178.

Keeler, C. E. 1931. *The laboratory mouse*. Cambridge : Harvard University Press.

Knapp, A., S. Held et S. Manning. 1994. The prehistory of Cyprus : Problems and Prospects. *Journal of World Prehistory* 377 : 377-453.

Kondo, K. 1973. "Improvement and establishement of inbred mouse strains in Japan." *ICLA Asian Pacific Meeting on Laboratory Animals, 1973*, pp. 271-276 22.

Kuhl, F. P. et C. R. Giardina. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics and Image Processing* 18 : 259-278.

Kuss, S. E. 1973. Die pleistozänen Säugetierfaunen der ostmediterranen Inseln. Ihr Alter ind ihre Herkunft. *Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg im Breisgau* 63 : 49-71.

Laurie, E. M. O. 1946. The reproduction of the house mouse (*Mus musculus*) living in different environments. *Proc. R. Soc.* (B)133 : 248-281.

Lax, E. M. 1996. "A gazetteer of Cretan Paleontological Localities," in *Pleistocene and Holocene Fauna of Crete and its First Settlers*, vol. 28, *Monographs in World Archaeology*. Edité par D. S. Reese, pp. 1-32 : Prehistory Press.

Le Brun, A. 1981. *Un site néolithique précéramique en Chypre : Cap Andreas Kastros*, A.D.P.F. edition. Paris.

—. 1989. *Fouilles récentes à Khirokitia (Chypre), 1983-1986*, Editions Recherche sur les Civilisations. Paris.

—. 1994. *Fouilles récentes à Khirokitia (Chypre), 1988-1991*, Editions Recherches sur les civilisations. Paris.

Le Brun, A. et D.-Le Brun. 2003. "Deux aspects du Néolithique pré-céramique récent de Chypre : Khirokitia et Cap Andreas-Kastros," in *Le Néolithique de Chypre*, vol. Supplément 43. Edité par J. Guilaine et A. Le Brun, pp. 45-59 : Bulletin de Correspondance Hellénique.

Lestrel, P. E. Editeur. 1997. *Fourier descriptors and their applications in Biology* : Cambridge University Press.

Lev-Yadun, S., A. Gopher et S. Abbo. 2000. The Cradle of Agriculture. *Science* 288 : 1602-1603.

Lloyd, S. 1980. *Foundations in the Dust*. London : Thames and Hudson.

Lohmann, G. P. 1984. Eigenshape analysis of microfossils : a general morphometric procedure for describing changes in shape. *Mathematical Geology* 15 : 659-672.

Lohmann, G. P. et P. N. Schweitzer. 1990. "On Eigenshape Analysis," in *Proceedings of Michigan Morphometric Workshop*, vol. Special Publication number 2. Edité par F. J. Rohlf et F. L. Bookstein, pp. 147-166. Ann Arbor : The University of Michigan Museum of Zoology.

Lomolino, M. V. 1985. Body size of Mammals on islands : the island rule reexamined. *The American Naturalist* 125 : 310-316.

MacArthur, R. H. et E. O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17 : 373-387.

Macholan, M. 1996a. Morphometric analysis of European house mice. *Acta Theriologica* 41 : 255-275.

—. 1996b. Multivariate morphometric analysis of European species of the genus *Mus* (Mammalia, Muridae). *Z. Säugetierkunde* 61 : 304-319.

Malone, C. 1998. "Processes of colonisation in the central Mediterranean," in *accordia research papers*, vol. 7, pp. 37-56.

Marcus, L. F. 1990. "Traditionnal morphometrics," in *Proceedings of the Michigan morphometrics workshop*, vol. Special publication number 2. Edité par F. J. Rohlf et F. L. Bookstein, pp. 77-122.

—. 1993. "Some aspects of multivariate statistics for morphometrics," in *Contributions to morphometrics.* Edité par L. F. Marcus, E. Bello et A. Garcia-Valdecasas, pp. 95-130. Madrid : Museo Nacional de Ciencas Naturales.

Masseti, M. 1998. Holocene endemic and anthropogenous wild animals of the mediterranean islands. *Anthropozoologica* 28 : 3-20.

Mayhew, D. F. 1977. "The Endemic Pleistocene Murids of Crete." *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Amsterdam, 1977*, pp. 182-214. B 80.

—. 1996. "The Extinct Murids of Crete," in *Pleistocene and Holocene Fauna of Crete and its First settlers.* Edité par D. S. Reese, pp. 167-171 : Prehistory Press.

Michaux, J. 1971. Données nouvelles sur les Muridae (Rodentia) Néogènes d'Europe sud-occidentale. Evolution et rapports avec les formes actuelles. *Palébiologie continentale* 2 : 67.

Michaux, J. R., J. Goüy de Bellocq, M. Sarà et S. Morand. 2002. Body size increase in insular rodent populations : a roole for predators. *Global Ecology & Biogeography* 11 : 427-436.

Mistrot, V. et J.-D. Vigne. 1997. "L'apport des micromammifères," in *Les niveaux de l'Age du Bronze du Mourre de la Barque à Jouques (Bouches-du-Rhône)-Première analyse du mobilier et reconstitution paléoenvironnementale*, vol. 19-20. Edité par S. Renaud, pp. 49-51 : Documents d'Archéologie Méridionale.

Moore, A. M. T. 1978. *The Neolithic of the Levant* : Oxford University.

Mottram, M. 1991. Jerf el Ahmar. *American journal of Archaeology* 95 : 218-251.

Munro, N. D. 2003. Small game, the younger dryas, and the transition to agriculture in the southern levant. *Mitteilungen der Gesellschaft für Urgeschichte* 12 : 47-71.

Navajas y Navarro, M. et J. Britton-Davidian. 1989. Genetic structure of insular Mediterranean populations of the house mouse. *Biological Journal of the Linnean Society* 36 : 377-390.

Olsen, S. 1999. "Investigation of the Phanourios Bones for Evidence of Cultural Modification," in *Faunal Extinction in an island Society. Pygmy Hippopotamus Hunters of Cyprus*. Edité par A. H. Simmons, pp. 230-238. New York : Klumer Academic/Plenum Publishers.

Orsini, P. 1982. Facteurs régissant la répartition des souris en Europe : intérêt du modèle souris pour une approche des processus évolutifs. Thèse, Université de Montellier II.

Orsini, P., F. Bonhomme, J. Britton-Davidian, H. Croset, S. Gerasimov et L. Thaler. 1983. Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe centrale et orientale. II : Critères d'identifications, répartitions et caractéristiques écologiques. *Z. Saügetierkunde* 48 : 86-95.

Orsini, P. et G. Cheylan. 1988. Les rongeurs de Corse : modification de taille en relation avec l'isolement en milieu insulaire. *Bulletin d'Ecologie* 19 : 411-416.

Orth, A., J. C. Auffray et F. Bonhomme. 2002. Two deeply divergent mithocondrial clades in the wild mouse *Mus macedonicus* reveal multiple glacial refuges south of Caucasus. *Heredity* 88.

Papathanassopoulos, G. 1977. Early Helladic Shipwreck at Dokos. *AAA* 9 : 17-23.

Pascal, M., O. Lorvelec et J.-D. Vigne. sous presse. *Invasions biologiques et Extinctions : 11 000 ans d'histoire des Vertébrés en France*. Paris : Belin.

Pascal, M., O. Lorvelec, J.-D. Vigne, P. Keith et P. Clergeau. Editeurs. 2003. *Evolution Holocènne de la faune de vertébrés de France : invasions et extinctions. Rapport au Ministère de l'Ecologie et du Développement durable*. Paris.

Patnaik, R., J.-C. Auffray, J.-J. Jaeger et S. Sahni. 1996. House mouse ancestor from late Pleistcene Siwaldik sediments of India. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris.* 319 : 431-434.

Peltenburg. 2003. "Identifying Settlements of the Xth-IXth Millennium B.P. in Cyprus from the contents of Kissonerga-*Mylouthkia* wells," in *Le Néolithique de Chypre*, vol. Supplément 43. Edité par J. Guilaine et A. Le Brun, pp. 15-34. Paris : Bulletin de Correspondance Hellénique.

Peltenburg, E., S. Colledge, P. Croft, A. Jackson, C. McCartney et M. A. Murray. 2000. Agro-pastoralist colonization of Cyprus in the 10th millennium BP : initial assessments. *Antiquity* 74 : 844-853.

Peltenburg, E., P. Croft, A. Jackson, C. McCartney et M. A. Murray. 2001. "Well-established colonists : Mylouthkia 1 and the Cypro-pre-Pottery-Neolithic B," in *The earliest Prehistory of Cyprus. From colonization to exploitation*, vol. 2. Edité par S. Swiny, pp. 61-94 : Aerican School of Oriental Research Institute.

Pergams, O. R. W. et M. V. Ashley. 2001. Microevolution in island rodents. *Genetica* 112-113 : 245-256.

Perlès, C. 1979. Des navigateurs méditerranéens il y a 10 000 ans. *La recherche* 96 : 82-83.

—. 2002. *The Early Neolithic in Greece. The first farming communities in Europe* : Cambridge University Press.

Perrot, J. 1966. Le gisement natoufien de Mallaha (Eynan), Israël. *L'Anthropologie* 70 : 437-484.

Praeger, E. M., C. Orrego et R. D. Sage. 1998. Genetic Variation and Phylogeography of Central Asian and Other House Mice, including a Major New Mitochondrial Lineage in Yemen. *Genetics* 150 : 835-861.

Renaud, S. 1997. Modalité de l'évolution morphologique. Analyse morphométrique d'une spécialisation dentaire chez les murinés : la stéphanodontie, Thèse, Université de Montpellier II, Sciences et Techniques du Languedoc.

Renaud, S., M. Benammi et J. J. Jaeger. 1999. Morphological evolution of the murine rodent *Paraethomys* in response to climatic variations (Mio-Pleistocene of North Africa). *Paleobiology* 25 : 369-382.

Renaud, S., J. Michaux, J. J. Jaeger et J. C. Auffray. 1996. Fourier analysis applied to *Stephanomys* (Rodentia, Muridae) molars : non progressive evolutionnary pattern in a gradual lineage. *Paleobiology* 22.2 : 255-265.

Renaud, S. et J. R. Michaux. 2003. Adaptative latitudinal trends in the mandible shape of *Apodemus* wood mice. *Journal of Biogeography* 30 : 1617-1628.

Renaud, S. et V. Millien. 2001. Intra- and interspecific morphological variation in the field mouse species *Apodemus argenteus* and *A. speciosus* in the Japanese archipelago : the role of insular isolation and biogeographic gradients. *Biological Journal of the Linnean Society* 74 : 557-669.

Reumer, J. W. F. 1986. Notes on the Soricidae (Insectivora, Mammalia) from Crete. I . The Pleistocene species *Crocidura Zimmermanni*. *Bonner Zoologische Beiträge* 37 : 161-171.

Reumer, J. W. F. et S. Payne. 1986. Notes on the soricidae (Insectivora, mammalia) from Crete. II, The shrews from Minoan and classical Kommos. *Brenn. Zool. Beitr.* 37 : 173-182.

Ridley, M. 1996. *Evolution*. Oxford: Blackwell Scientific Publications Ltd.

Robards, G. E. et G. Saunders. 1998. Food preferences of house mice (*Mus domesticus*) and their implications for control strategies. *Wildlife Research* 25 : 595-601.

Rohlf, F. J. 1990. "Fitting curves to outline," in *Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop; special publication of the University of Michigan Museum of Zoology*, vol. 2. Edité par F. J. Rohlf et F. L. Bookstein, pp. 165-177.

Rohlf, F. J. et J. W. Archie. 1984. A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera : Culcidae). *Systematic Zoology* 33.3 : 302-317.

Rohlf, F. J. et L. F. Marcus. 1993. A Revolution in Morphometrics. *Trends in Ecology end Evolution* 8 : 129-132.

Rossignol-Strick, M. 1998. Paléoclimat de la Méditerranée orientale et de l'Asie du Sud-Ouest de 15 000 à 6 000 BP. *Paléorient* 23 : 175-186.

Sage, R. D. 1981. "Wild Mice," in *The Mouse in Biomedical Research*, vol. 1, pp. 40-89.

Sage, R. D., E. M. Praeger, H. Tichy et A. C. Wilson. 1990. Mitochondrial DNA variation in house mice, *Mus domesticus* (Rutty). *Biological Journal of the Linnean Society* 41 : 105-123.

Sanchez, V., C. Denys et Y. Fernandez-Jalvo. 1997. Origine et formation des accumulations de microvertébrés de la couche 1a du site du Monte di Tuda (Corse, Holocène).

Contribution à l'étude taphonomique des micromammifères. *Geodiversitas* 19 : 129-157.

Sanlaville, P. 1998. Les changements dans l'Environnement au Moyen-Orient de 20 000 BP à 6 000 BP. *Paléorient* 23 : 249-262.

—. 2000. *Le Moyen-Orient arabe. Le milieu et l'homme*. Paris : Armand Colin.

Schwarz, E. et H. K. Schwarz. 1943. The wild and commensal stocks of the house mouse, *Mus musculus* Linnaeus. *J. Mammal.* 24 : 59-72.

Silver, L. M. 1995. *Mouse Genetics. Concepts and Applications* : Oxford University Press.

Simberloff, D. F. 1974. Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual review of ecology and systematics* 5 : 161-182.

—. 1976. Species turnover and equilibrium island biogeography. *Science* 194 : 572-578.

Simmons, A. H. 1988. Extinct pygmy hyppopotamus and early man in Cyprus. *Nature* 333 : 554-557.

—. 1991. Humans, Islands, Colonization and Pleistocene Extinctions in the Mediterranean : the view from Akrotiri Aetokremnos, Cyprus. *Antiquity* 65 : 857-869.

—. Editeur. 1999. *Faunal extinction in an Island society. Pygmy Hippopotamus Hunters of Cyprus*. New-York : Klumer Academic/Plenum publishers.

Smole, W. J. 1976. *The Yanoama Indians*. Austin : University of Texas.

Sondaar, P. Y. 2000. Early Human Exploration and Exploitation of Islands. *Tropics* 10 : 203-230.

Sondaar, P. Y., M. D. Dermitzakis et J. de Vos. 1996. "The Paleaogeography and Faunal Evolution of the Land Mammals of Crete," in *Pleistocene and Holocene Fauna of Crete and its First Settlers*, vol. 28. Edité par S. R. Reese, pp. 61-68. Philadelphia : Prehistory Press.

Southern, H. N. 1954. *Control of rats and mice*. Vol. 3. Oxford : Clarendon Press.

Spitzenberger, F. 1978. Die Säugertierfauna Zyperns. Teil I : Insectivora und Rodentia. *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 81 : 401-441.

Storch, G. 1975. Eine mittelpleistozäne Nager-Fauna von der Insel Chios. *Senckenbergianna Lethaea* 56 : 165-189.

Stordeur, D. 1988. "Vannerie et tissage au P.O. néolithique : IXe-V^{e} millénaire." *Tissage, corderie, vannerie. Approches archéologiques, ethnologiques, technologiques, Juan-les Pins, APDCA., IXe rencontre internationales d'Archéologie et d'Histoire d'Antibes, 1988*.

—. 2000a. *El Kowm 2. Une île dans le désert. La fin du Néolithique précéramique dans la steppe syrienne*, CNRS edition. Paris.

—. 2000b. "Jerf el Ahmar et l'émergence du Néolithique au Proche Orient," in *Premiers paysans du monde. Naissances des agricultures*, Errance edition. Edité par J. Guilaine, pp. 33-60. Paris : Collection des Hesperides.

Stordeur, D., F. Abbes, D. Helmer, B. Jammous et G. Willcox. sous-presse. "Reprise des fouilles a Tell Aswad de Damascène. Résultats préliminaires. Colloque 3ICAANE, Paris avril 2002."

Stordeur, D., D. Helmer et G. Willcox. 1997. Jerf el Ahmar, un nouveau site sur le moyen Euphrate. *Bulletin de la Société Préhistorique Française* 93 : 1-4.

Tangri, D. et G. Wyncoll. 1989. Of Mice and Men : is the presence of commensals animals in Archaeological sites a positive correlate of sedentism ? *Paléorient* 15 : 85-94.

Tchernov, E. 1984. "Commensal animals and human sedentism in the Middle East," in *Animals and Archaeology : 3. Early Herders and their Flocks*. Edité par J. Clutton-Brock et G. Grigson, pp. 91-115. Oxford : British Archaeological Reports, International series 202.

—. 1986. Les mammifères du Pléistocène inférieur de la vallée du Jourdain à Oubeidiyeh. *Mémoires et Travaux du Centre Français de Jerusalem* 5 : 235-350.

—. 1991a. "Biological Evidence For Human Sedentism in Southwest Asia during the Natufian.," in *The Natufian Culture in the Levant, Archeological Series 1*. Edité par O. B.-Y. F. R. Valla, pp. 315-340 : International Monographs in Prehistory.

—. 1991b. Of mice and men. Biological markers for long-term sedentism; a reply. *Paléorient* 17 : 153-160.

—. 1993. "From sedentism to domestication : a preliminary review for Southern Levant," in *Skeletons in her Cupboard. Festschroift for Juliet Clutton-Brock*, vol. 34. Edité par A. T. Clason, S. Payne et H. P. Uerpmann, pp. 189-233 : Oxford Monograph.

—. 1998. Are Late Pleistocene Environmental Factors, Faunal Changes and Cultural Transformations causally connected ? The case of the Southern Levant. *Paléorient* 23 : 209-228.

Temple, J. T. 1992. The progress of Quantitative methods in Palaeontology. *Palaeontology* 35 : 475-484.

Terral, J. F., N. Alonso, R. Buxo, N. Chatti, L. Fabre, G. Fiorentino, P. Marinval, G. Perez, B. Pradat et P. Alibert. 2004. Historical Biogeography of olive domestication (Olea europaea L.) as revealed by geometrical morphometry applied to Biological and Archaeological material. *Journal of Biogeography* 31 : 63-77.

Testard, A. 1981. "La conservation des produits végétaux chez les chasseurs cueilleurs," in *Techniques de conservation à long terme*, CNRS edition, vol. 2. Edité par M. Gast et F. Sigaut, pp. 181-193. Paris : Maison des Sciences de l'Homme.

Thaler, L. 1973. Nanisme et gigantisme insulaire. *La Recherche* 37 : 741-750.

—. 1986. Origin and evolution of mice : An appraisal of fossil evidence and morphological traits. *Current topics in microbiology and immunology* 127 : 1-9.

Thaler, L., F. Bonhomme et J. Britton-Davidian. 1981. "Processes of Speciation and semi-speciation in the House mouse," in *Biology of the House Mouse*, vol. 47. Edité par R. J. Berry, pp. 27-41. London : Sym. Zool. Soc.

Thorpe, R. S., M. Corti et E. Capanna. 1982. Morphometric divergence of Robertsonian populations/species of *Mus :* a multivariate analysis of size and shape. *Experientia* 38 : 920-923.

Tozzi, C. 1996. "L'abri prénéolithique de Porto Leccio (Sardaigne septentrionale)." *Actes des 3e journées universitaires corses de Nice (19-20 mai 1995), Université de Nice, 1996*, pp. 11-16.

Valla, F. 2000. "La sédentarisation au Proche-Orient : la culture natoufienne," in *Premiers paysans du monde. Naissance des agricultures.* Edité par J. Guilaine, pp. 13-30. Paris : Errance.

Valla, F., O. Bar-Yosef, P. Smith, D. J. et E. Tchernov. 1986. Un nouveau sondage sur la terrasse d'El Ouad, Israël. *Paléorient* 12 : 21-38.

Valla, F., H. Plisson et R. Buxo i Capdevilla. 1989. Notes préliminaires sur les fouilles en cours sur la terrasse d'Hayonim. *Paléorient* 15 : 245-257.

Van Andel, T. H. 1989. Late Quaternary Sea-Level Changes and Archaeology. *Antiquity* 63 : 733-745.

—. 1990. Addendum to "Late Quaternary Sea-Level Changes and Archaeology. *Antiquity* 64 : 151-152.

Van Dam, J. 1996. "Stephanodonty in fossil murids. A landmark based morphometric approach," in *Advances in morphometrics.* Edité par L. F. Marcus, pp. 449-461. New York : Plenum Press.

Van de Weerd, A. 1973. Rodentia from two Pleistocene fissure fillings near Athens. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Amsterdam* 76.

Van Vugt, N. 2000. *Orbital forcing in late Neogene lacustrine basins from the Mediterranean. A magnetostratigraphic and cyclostratigraphic study*. Vol. 189 : Geologica Ultraiectina.

Van Vugt, N., H. de Bruijn, M. van Kolfschoten et C. G. Langereis. 2000. "Magneto- and cyclostratigraphy and mammal-fauna's of the Pleistocene lacustrine Megalopolis Basin, Peloponnesos, Greece," vol. 189. Edité par N. Van Vugt, pp. 69-92. Orbital forcing in late Neogene lacustrine basins from Mediterranean. A magnetostratigraphic and cyclostratigraphic study : Geologica Ultraiectina.

Vigié, B. 1979. "Les représentations de bateaux dans le Bassin Méditerranéen aux temps protohistoriques," in *Navigation et gens de mer en Méditerranée, de la Préhistoire à nos jours*, CNRS edition, pp. 17-32. Paris : Maison de la Méditerranée.

Vigne, J.-D. 1988. *Les mammifères post-glaciaires de Corse Etude archéozoologique*, CNRS edition. Paris.

—. 1990. "Biogeographical History of the Mammals on Corsica (and Sardinia) since the Final Pleistocene." *Biogeographical Aspects of Insularity (Int. Symp. Rome 1987), Attei dei Convegni Lincei (Acc. nat. Lincei), 1990*, pp. 370-392 85.

—. 1992. Zooarchaeological and the biogeographical history of the mammals of Corsica and Sardinia since the last Ice age. *Mammal Review* 22 : 87-86.

—. 1994a. "Les transferts anciens de mammifères en Europe occidentale : histoires, mécanismes et implications dans les sciences de l'homme et les sciences de la vie," in *Les animaux introduits par l'homme dans la faune de l'Europe (journées d'études univ. Liège, mars 1993)*, vol. 5. Edité par L. Bodson et R. Libois, pp. 15-38 : Coll. Hist. des Connaissances zool.

—. Editeur. 1994b. *L'île Lavezzi. Hommes, animaux, archéologie et marginalité (XIIIe-XXe siècles, Bonifacio, Corse)*, CNRS edition. Paris : Monographies du CRA 13.

—. Editeur. 1997a. *Iles, vivre entre ciel et mer.* Paris : Nathan - Muséum National d'Histoire Naturelle.

—. 1997b. *Processus de mise en place des faunes en Europe. Programme Environnement, Vie et Société, plaquette 1997*. Paris : CNRS.

—. 1998a. "Contribution des peuplements de vertébrés insulaires à la connaissance de la navigation préhistorique en Méditerranée," in *Pour qui la Méditerranée au 21ème siècle ? Navigation, échanges et environnement en Méditerranée. Actes du colloque scientifique, Montpellier, France, 11-12 Avril 1996*, pp. 65-76. Montpellier : Maison de l'environnement de Montpellier.

—. 1998b. "L'histoire des animaux par les ossements archéologiques," in *Si les lions pouvaient parler. Essai sur la condition animale*. Edité par B. Cyrulnik, pp. 282-295. Paris : Gallimard.

—. 1999. "The large "true" Mediterranean as a model for the Holocene human impact on the European vertebrate fauna? Recent data and new reflections.," in *The Holocene history of the european vertebrate fauna.Modern aspects of research (Workshop, 6th-9th April 1998, Berlin).* Edité par N. Benecke, pp. 295-322. Berlin : Deutsches Archaologisches Institut, Eurasian-Abteilung.

—. 2000a. Les chasseurs préhistoriques dans les îles méditerranéennes. *Pour la Science* Dossier Hors-Série, "la valse des espèces" : 132-137.

—. 2000b. "Les début néolithiques de l'élevage des ongulés au Proche Orient et en Méditerranée : acquis récents et questions," in *Premiers paysans du monde. Naissance des agricultures.* Edité par J. Guilaine, pp. 143-170. Paris : Errance.

—. 2004. *Les origines de la culture. Les débuts de l'élevage*. Paris : Le pommier/Cité des sciences et de l'industrie.

Vigne, J.-D. et J. A. Alcover. 1985. "Incidence des relations historiques entre l'Homme et l'Animal dans la composition actuelle du peuplement amphibien , reptilien et mammalien des îles de Méditerranée occidentale." *Actes du 110e Congrès National des Sociétés Savantes, Montpellier, 1985*, pp. 79-91 Section Sciences, fasc. II.

Vigne, J.-D. et F. Audoin-Rouzeau. 1992. La colonisation de l'Europe occidentale par le rat noir. Contraintes méthodologiques, appel à collaborations. *Les nouvelles de l'archéologie* 47 : 42-44.

Vigne, J.-D., S. Bailon et J. Cuisin. 1997. Biostratigraphy of amphibians and mammals in Corsica and the role of man in the Holocene faunal turnover. *Anthropozoologica* 25,26 : 587-603.

Vigne, J.-D., S. Bailon, J. Cuisin et N. Desse-Berset. 2002. "Sensibilité des microvertébrés aux fluctuations hygrométriques tardiglaciaires et holocènes : deux séquences en zone méditerranéenne humide (Gritulu et Monte di Tuda, Haute-Corse)," in *Histoire des rivières et des lacs de Lascaux à nos jours*. Edité par J. P. Bravard et M. Magny, pp. 269-277. Paris : Errance.

Vigne, J.-D., V. Bourdillat, J. André, J. E. Brochier, B. T. Mai, J. Cuisin, H. David, N. Desse-Berset, C. Heinz, F. de Lanfranchi, M.-P. Ruas, S. Thiébault et C. Tozzi. 1996. "Nouvelles données sur le Prénéolithique corse : premiers résultats de la fouille de l'abri du Monte Leone (Bonifacio, Corse-du-sud)." *Production et identité culturelle. Actualité de la recherche.Rencontre méridionales de la préhistoire récente., Antibes, 1996*, pp. 251-260.

Vigne, J.-D. et H. Buitenhuis. 1999. Les premiers pas de la domestication animale à l'Ouest de l'Euphrate : Chypre et l'Anatolie centrale. *Paléorient* 25 : 49-62.

Vigne, J.-D., I. Carrere, J. F. Saliege, A. Person, H. Bocherens, J. Guilaine et F. Briois. 2000. "Predomestic cattle, sheep, goat and pig dring the late 9th and the 8th millenium cal. BC on Cyprus : preliminary results of Shillourokombos (Parekklisha, Limassol)." in *Archaeozoology of the Near East IV? roc. 4th int. Symp. Archaeozology of southwestern Asia and Adjacent areas (ASWA. Paris juin 1998)*. Edité par M. Mashkour, A. M. Choyke, H. Buitenhuis et P. F., pp. 52-75. Groningen : Archaeological Research and Consultancy (Publicaties 32).

Vigne, J.-D., G. Cheylan, L. Granjon et J.-C. Auffray. 1993a. Evolution ostéométrique de *Rattus* et de *Mus musculus domesticus* sur de petites îles : comparaison de populations médiévales et actuelles des îles Lavezzi (Corse) et de Corse. *Mammalia* 57.1 : 85-98.

Vigne, J.-D. et N. Desse-Berset. 1995. "The exploitation of animal ressources in the Mediterranean Islands during the Pre-Neolithic : the exemple of Corsica," in *Man and sea in the Mesolithic*. Edité par A. Fischer, pp. 309-318. Oxford : Oxbow Books.

Vigne, J.-D., L. Granjon, J.-C. Auffray et G. Cheylan. 1993b. "Les micrommamifères," in *L'île Lavezzi, Homme, animaux, archéologie et marginalité (XIIIe-XXe siècles, Bonifacio, Corse)*. Edité par J.-D. Vigne, pp. 133-154. Paris : CNRS.

Vigne, J.-D. et J. Guilaine. 2004. Les premiers animaux de compagnie, 8500 ans avant notre ère ? ... ou comment j'ai mangé mon chat, mon chien et mon renard. *Anthropozoologica* 39 : 249-273.

Vigne, J.-D., J. Guilaine, K. Debue, L. Haye et P. Gérard. 2004. Early Taming of the Cat in Cyprus. *Science* 304 : 259.

Vigne, J.-D. et H. Valladas. 1996. Small Mammal Fossil Assemblages as Indicators of Environmental Change in Northern Corsica during the Last 2500 years. *Journal of Archaeological Science* 23 : 199-215.

Vinton Kirch, P. 1997. *The Lapita peoples. Ancestors of the Oceanic world. The Peoples of South-East Asia and The Pacific.* Oxford : Blackwell.

Weinstein-Evron, M. 1991. New radiocarbon dates for the Early Natufian of el-Wad Cave, Mt Carmel, Israël. *Paléorient* 17 : 95-98.

Weissbrod, L., T. Dayan, D. Kauffman et M. Weinstein-Evron. sous presse. Micromammal taphonomy of el-Wad terrace, Mont-Carmel, Israël : distinguishing cultural from natural depositionnal agents in the Late Natufian. *Journal of Archaeological Science*.

Wessie, P. D. M. 1982. A Pleistocene endemic island form within the genus Athene : *Athene cretensis* n.sp. (Aves, Strigiformes) from Crete. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen B* 85 : 323-336.

Willcox, G. 1991. "La culture inventée, la domestication inconsciente : le début de l'agriculture au Proche-Orient," in *Rites et rythmes agraires*, vol. 20. Edité par M.-C. Cauvin, pp. 9-29. Lyon- Maison de l'Orient : coll. "Travaux de la maison de l'Orient".

—. 1996. Evidence for plant exploitation and vegetation history from three Early Neolithic pre-pottery sites on the Euphrates (Syria). *Vegetation History and Archaeobotany* 5 : 143-152.

—. 1999a. "Agrarian change and the beginnings of cultivation in the Near East : Evidence from wild progenitors, experimental cultivation and archaeobotanical data," in *Prehistory of Food*. Edité par C. Gobsen et J. Hather, pp. 479-500. London : Routledge.

—. 1999b. "Geographical Variation in Major Cereal Components and Evidence for Independent Domestication Events in Western Asia," in *The Dawn of Farming in the Near East, Studies in Near Eastern Production, Subsistence and Environment*, vol. 6. Edité par R. T. J. Cappers et S. Bottema, pp. 133-140.

—. 2000. "Nouvelles données sur l'origine de la domestication des plantes au Proche Orient," in *Premiers paysans du monde. Naissances des agricultures*, Errance edition. Edité par J. Guilaine. Paris : Collection Hesperides.

—. 2003. "The origins of Cypriot Farming," in *Le néolithique de Chypre*, vol. Supplément 43. Edité par J. Guilaine et A. Le Brun, pp. 231-238. Nicosie : Bulletin de Correspondance Hellenique.

—. 2004. Measuring grain size and identifying Near Eastern cereal domestication : evidence from the Euphrates valley. *Journal of Archaeological Science* 31 : 145-150.

Willing, M. R., R. D. Owen et R. L. Colbert. 1986. Assessment of Morphometric Variation in Natural Populations : The inadequacy of the Univariate Approach. *Systematic Zoology* 35 : 195-203.

Yoccoz, N. G. 1993. "Morphométrie et analyses multidimensionnelles. Une revue des méthodes séparant taille et forme," in *Biométrie et Environnement*, MASSON edition. Edité par J.-D. Lebreton et B. Asselain. Paris.

Yom-Tov, Y., S. Yom-Tov et H. Moller. 1999. Competition, coexistence, and adaptation amongst rodent invaders to Pacific and New Zealand islands. *Journal of Biogeograhy* 26 : 947-958.

ANNEXES

Annexe 1 : Classification des individus des pelotes de Chypre pour chaque localité selon les distances de Mahalanobis (dist Mahal) et la probabilité associée (P).

	***M.m.d* Chypre**		***Mus cypriacus***	
Individus	**dist Mahal**	***P***	**dist Mahal**	***P***
Nicosia1	220.1	1	292.1	0
Nicosia3	335.2	0	314.2	1
Nicosia4	277.6	0	226.3	1
Nicosia5	266.9	0	142.7	1
Nicosia6	173.6	1	290.8	0
Nicosia7	345.3	1	449.9	0
Nicosia9	358.7	0	221.8	1
Nicosia10	291.3	0	159.8	1
Nicosia11	145.4	1	292.2	0
Nicosia12	152.4	1	245.9	0
Nicosia13	194.4	1	266.3	0
Nicosia14	507.3	0.05	501.4	0.95
Nicosia15	99.2	0.16	95.9	0.84
Nicosia16	46.1	1	92.3	0
Nicosia17	203.4	1	288.7	0
Nicosia18	106	0	95.3	1
Nicosia19	206	1	404.2	0
Nicosia20	719.8	0	560.7	1
Nicosia21	77.4	1	130.1	0
Nicosia22	793.5	0	712.1	1
Nicosia23	346.4	0	258.8	1
Nicosia24	294.1	0	137.1	1
Nicosia25	318.7	0	152.8	1
Nicosia26	259.4	1	308.1	0
Nicosia27	402.2	1	445.5	0
Nicosia28	851.9	0	515.6	1
Nicosia29	375.2	1	541.1	0
Nicosia30	788.9	0	556.5	1
Nicosia31	424.2	0	254.6	1
A.dometios1	120.3	0.99	129.2	0.01
A.dometios2	168.5	1	255.2	0
A.dometios3	95.2	1	205.4	0
A.dometios5	256.7	1	420	0
A.dometios6	67	1	175.5	0
A.dometios7	90	1	162.7	0
A.dometios8	220.6	1	429.9	0
A.dometios10	272.8	0	116.6	1
A.dometios11	146.6	0	113.7	1
A.dometios12	47.6	1	165	0
A.dometios13	699.9	1	1044.2	0
A.dometios14	96.2	1	285	0
A.dometios15	131.1	1	239.5	0
A.dometios16	171.7	1	257.9	0
A.dometios18	90.3	0.85	93.8	0.15
A.dometios18	119.6	1	202.9	0
A.dometios20	250.5	1	470	0
A.dometios21	87.7	1	133.7	0
A.dometios22	106.1	1	187.2	0
A.dometios23	330.4	1	392.9	0
A.dometios25	622.3	1	733.4	0
A.dometios26	152.7	1	203.9	0

	M.m.d Chypre		*Mus cypriacus*	
Individus	**dist Mahal**	***P***	**dist Mahal**	***P***
Apliki1	264.3	0	79.9	1
Apliki2	137.9	1	215.4	0
Apliki3	128.5	0	50	1
Apliki4	180.3	1	266.3	0
Apliki5	120	0	39.8	1
Apliki6	354.8	1	458.3	0
Apliki7	70.6	0	23.8	1
Apliki9	103.3	0	32.8	1
Apliki10	175.5	0	77.5	1
Apliki11	446	0	313.4	1
Apliki12	350.2	0	237	1
Apliki13	259.1	0	180.1	1
Apliki14	394.2	0	165.6	1
Apliki15	164.3	1	256.2	0
Apliki16	249.4	0	172.2	1
Apliki18	393.4	0	237.4	1
Apliki19	218.5	0	171.9	1
Apliki20	211.7	1	232.9	0
Apliki22	165.1	0.96	171.4	0.04
Apliki23	64.8	1	97.4	0
Apliki24	164.4	0	113.8	1
Apliki26	133	0	53.9	1
Apliki28	157.9	1	348.2	0
Apliki29	210.4	0	162.6	1
Apliki30	273.6	0	152.3	1
Gialia1	201.4	1	245.3	0
Gialia2	468.4	0	404.7	1
Gialia3	214.6	0	140.4	1
Gialia5	204.9	0	170.6	1
Gialia6	351.1	0	299.8	1
Gialia7	167.2	0	108.8	1
Gialia8	211.9	1	318.5	0
Gialia9	169.5	0	65.5	1
Gialia10	175.6	0	153.3	1
Gialia11	82.4	1	120.4	0
Gialia12	516.3	0	326.5	1
Gialia13	532.8	0	296.9	1
Gialia14	92.2	0	46.1	1
Gialia15	89.3	1	180.8	0
Gialia16	199.2	0	82	1
Gialia17	277.6	0	149	1
Gialia18	93.3	0	44.9	1
Gialia19	121.6	1	205.7	0
Gialia20	179.1	0	166.2	1
Gialia21	282.8	0	97.8	1
Gialia22	125.6	1	136.4	0
Gialia23	387.4	1	610.7	0
Gialia24	108.7	1	197.8	0
Gialia25	176.2	0	69.6	1
Gialia29	227	1	359	0
Gialia30	98.9	1	217.4	0
Kissonerga1	296.5	0	126.6	1
Kissonerga2	470.3	1	611.4	0
Kissonerga3	147.9	0	32.3	1
Kissonerga4	453	0	399	1
Kissonerga5	116.4	1	248.4	0
Kissonerga7	347.5	1	371.1	0
Kissonerga8	512.9	0	325.1	1
Kissonerga9	103.1	1	126.4	0

	M.m.d Chypre		*Mus cypriacus*	
Individus	**dist Mahal**	***P***	**dist Mahal**	***P***
Kissonerga10	389.7	0	178.1	1
Kissonerga11	193.3	0	105.4	1
Kissonerga12	1111.2	0	837.9	1
Kissonerga13	69.7	0.03	63	0.97
Kissonerga14	279.2	0	133.5	1
Kissonerga15	97.6	1	136.3	0
Kissonerga16	329.7	1	352.9	0
Kissonerga17	121	0	76.4	1
Kissonerga18	194.2	1	233.4	0
Kissonerga19	216.2	0	193.7	1
Kissonerga20	69.4	1	196.1	0
Kissonerga21	163.5	1	373.6	0
Kissonerga22	348.3	0	151.5	1
Kissonerga23	231.6	0	130	1
Kissonerga24	724.5	0	619.9	1
Kissonerga26	170.5	0.97	177.5	0.03
Kissonerga27	1067.1	0	759.5	1
Kissonerga28	204.9	1	259.9	0
Kissonerga29	415.8	0	358.2	1
Kissonerga30	99.7	0	70.1	1
Kophinou1	273.6	0	254.7	1
Kophinou2	246.4	0	192.2	1
Kophinou3	72.9	1	220.9	0
Kophinou4	103.2	1	166.9	0
Kophinou5	310.3	0	233.6	1
Kophinou6	136.3	0	118.5	1
Kophinou7	270.9	0	193.1	1
Kophinou8	82.2	0	61.6	1
Kophinou9	407	0	198	1
Kophinou10	180.7	0.76	183	0.24
Kophinou12	404.3	0	265.6	1
Kophinou13	228.3	1	272.7	0
Kophinou14	114.9	0.72	116.8	0.28
Kophinou15	109.5	0.06	103.9	0.94
Kophinou16	423.5	1	501.1	0
Kophinou17	149.9	0	32.2	1
Kophinou18	347.4	0	239	1
Kophinou19	415	0	266.2	1
Kophinou20	180.9	0	62	1
Kourion1	136.4	0	65.4	1
Kourion2	187.2	1	425.8	0
Kourion3	136.8	1	236.9	0
Kourion4	98.6	1	189.4	0
Kourion5	47.3	1	107	0
Kourion6	144.4	1	158.2	0
Kourion7	410.9	1	532.3	0
Kourion9	214.4	0	100.9	1
Kourion10	135.5	0	124.3	1
Kourion11	331.4	0	214	1
Kourion12	373.4	0	309.1	1
Kourion13	88.2	1	179.6	0
Kourion14	138.3	1	227.7	0
Kourion15	86.6	0	63.8	1
Kourion16	216.8	0	126	1
Kourion17	256.5	1	269	0
Kourion18	101.3	0	39	1
Kourion19	89.3	1	102.1	0
Kourion20	107.5	1	278.9	0
Kourion21	161.4	0	144.7	1

	M.m.d Chypre		*Mus cypriacus*	
Individus	**dist Mahal**	***P***	**dist Mahal**	***P***
Kourion22	89.2	1	119	0
Kourion23	218.5	0	127.9	1
Kourion24	191.4	0	101.8	1
Kourion25	350.4	0.13	346.7	0.87
Kourion26	75.5	1	270.1	0
Mantria1	85	1	228.1	0
Mantria2	50.3	0	39	1
Mantria3	534.1	0	384.8	1
Mantria5	315.2	0	236.5	1
Mantria6	207.4	0	164.4	1
Mantria7	290.5	0	152.9	1
Mantria8	102.4	1	185.7	0
Mantria10	178	0	102.1	1
Mantria11	233.5	1	407.1	0
Mantria12	80.6	1	168.9	0
Mantria13	178.9	1	202	0
Mantria14	80.7	1	196.4	0
Mantria15	63.9	1	197.9	0
Mantria16	144.6	1	174.3	0
Mantria17	527.8	0	359.3	1
Mantria18	688.4	0	541.5	1
Mantria19	69.1	1	84.4	0
Mantria20	171.4	0	152.8	1
Mantria21	33.7	1	144.8	0
Mantria22	249.7	0	168.9	1
Mantria23	170.7	0	142.3	1
Mantria24	293.2	0	280.4	1
Mantria25	177.1	0	111.5	1
Mantria27	37.2	1	91.4	0
Mantria28	183.3	1	290	0
Mantria30	109.3	0	70.5	1
Peristerona1	74.1	1	184.9	0
Peristerona2	455.8	0	278.6	1
Peristerona3	356.5	0	227.1	1
Peristerona4	260.6	0	235.6	1
Peristerona5	738.9	1	792.5	0
Peristerona6	329.2	0	216.7	1
Peristerona7	816.4	0	578	1
Peristerona8	523	0	297.4	1
Peristerona9	109.7	1	153.6	0
Peristerona10	198.4	1	313.1	0
Peristerona11	75.6	1	134.5	0
Peristerona12	259.2	1	304.5	0
Peristerona13	109.1	0	84	1
Peristerona14	320.4	0	194.9	1
Peristerona15	96.1	0	41.1	1
Peristerona17	221	0	117.2	1
Peristerona18	397.7	1	457.5	0
Peristerona19	240	0	193.9	1
Peristerona20	91.8	0.23	89.3	0.77
Peristerona21	535.5	0	348.3	1
Peristerona22	82.8	1	113.1	0
Peristerona23	143.6	0	90.8	1
Peristerona24	88.1	1	167.9	0
Peristerona25	130.5	0	103.8	1
Peristerona26	755.9	0	720.8	1
Peristerona28	114	1	166	0
Peristerona29	407.9	0	220.3	1
Potami2	294.9	0	130.8	1

	M.m.d Chypre		*Mus cypriacus*	
Individus	**dist Mahal**	***P***	**dist Mahal**	***P***
Potami3	197.8	0	65.6	1
Potami4	105.3	1	157.2	0
Potami6	279.9	0.03	273.1	0.97
Potami7	376.3	0	198.7	1
Potami8	406.5	0	167.9	1
Potami9	133.4	0	110.7	1
Potami10	222.4	1	356.6	0
Potami11	18.4	1	106.4	0
Potami12	130.9	0	53.8	1
Potami13	202.9	0	90.4	1
Potami14	272.8	0	243.3	1
Potami15	410.5	0	200.4	1
Potami16	134.6	0	75.7	1
Potami18	1997.8	0	1581.6	1
Potami19	308.8	0	120.5	1
Potami20	630	0	419.3	1
Potami21	318.2	0	274.7	1
Potami22	446.1	0	304.6	1
Potami23	166.2	1	342.2	0
Potami24	156.3	1	351.2	0
Potami25	718.3	0	551	1
Potami26	84.3	1	98.2	0
Potami27	100	1	220.9	0
Potami29	538	1	771.8	0
Tohni1	177.4	0	156.6	1
Tohni2	81.6	1	172.7	0
Tohni3	108.1	1	155.7	0
Tohni4	373.8	1	453.5	0
Tohni6	185.7	1	266.7	0
Tohni7	65.7	1	213.6	0
Tohni8	107.1	1	237.5	0
Tohni10	522.8	0	276	1
Tohni11	156.4	1	211.7	0
Tohni13	136.7	1	212.9	0
Tohni14	30.6	1	135.7	0
Tohni16	199.4	0	140	1
Tohni18	306.8	0	245.3	1
Tohni19	1138	1	1572.8	0
Tohni20	133.6	1	188.6	0
Tohni21	570	0	285	1
Tohni23	84.7	1	144.9	0

Annexe 2 : Tableau de sortie des résultats de l'AFC entre la proportion de *M. m. domesticus* et de *M. cypriacus* et les caractéristiques écologiques de l'aire de chasse de la chouette effraie pour chaque localité

APUREMENT DES MODALITES ACTIVES

SEUIL (PCMIN) : 2.00 % POIDS : 0.22

AVANT APUREMENT : 2 QUESTIONS ACTIVES 9 MODALITES ASSOCIEES

APRES : 2 QUESTIONS ACTIVES 8 MODALITES ASSOCIEES

POIDS TOTAL DES INDIVIDUS ACTIFS : 11.00

TRI-A-PLAT DES QUESTIONS ACTIVES

MODALITES		AVANT APUREMENT		APRES APUREMENT		
IDENT	LIBELLE	EFF.	POIDS	EFF.	POIDS	HISTOGRAMME DES POIDS RELATIFS
1 . Raptor hunting						
N	- Non exploité	1	1.00	1	1.00	******
M	- Agriculture/Naturel	5	5.00	5	5.00	**********
A	- Champs cultivés	3	3.00	3	3.00	**********
H	- Urbanisation	2	2.00	2	2.00	**********
2 . Proportion spécifique						
V1	- 0-20 % domesticus	0	0.00			
V2	- 20-40 % domesticus	6	6.00	6	6.00	**********
V3	- 40-60 % domesticus	3	3.00	3	3.00	**********
V4	- 60-80 % domesticus	1	1.00	1	1.00	******
V5	- 80-100 % domesticus	1	1.00	1	1.00	******

TABLEAU DE BURT

	N	M	A	H	V2	V3	V4	V5
N	1	0	0	0				
M	0	5	0	0				
A	0	0	3	0				
H	0	0	0	2				
V2	1	3	2	0	6	0	0	0
V3	0	1	1	1	0	3	0	0
V4	0	1	0	0	0	0	1	0
V5	0	0	0	1	0	0	0	1
	N	M	A	H	V2	V3	V4	V5

TABLEAU DE BURT (PROFILS HORIZONTAUX)

LE TRI-A-PLAT DE CHAQUE QUESTION FIGURE SUR LA DIAGONALE CORRESPONDANTE

TOUS LES NOMBRES SONT EXPRIMES EN POURCENTAGES

	N	M	A	H	V2	V3	V4	V5
N	9.1	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0
M	0.0	45.5	0.0	0.0	60.0	20.0	20.0	0.0
A	0.0	0.0	27.3	0.0	66.7	33.3	0.0	0.0
H	0.0	0.0	0.0	18.2	0.0	50.0	0.0	50.0
V2	16.7	50.0	33.3	0.0	54.5	0.0	0.0	0.0
V3	0.0	33.3	33.3	33.3	0.0	27.3	0.0	0.0
V4	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	0.0	9.1	0.0
V5	0.0	0.0	0.0	100.0	0.0	0.0	0.0	9.1
	N	M	A	H	V2	V3	V4	V5

VALEURS PROPRES

APERCU DE LA PRECISION DES CALCULS : TRACE AVANT DIAGONALISATION .. 3.0000

SOMME DES VALEURS PROPRES 3.0000

HISTOGRAMME DES 6 PREMIERES VALEURS PROPRES

NUMERO	VALEUR PROPRE	POURCENT.	POURCENT. CUMULE	
1	0.8884	29.61	29.61	**********
2	0.6573	21.91	51.52	**********
3	0.5881	19.60	71.12	**********
4	0.4119	13.73	84.86	**********
5	0.3427	11.42	96.28	**********
6	0.1116	3.72	100.00	**********

RECHERCHE DE PALIERS (DIFFERENCES TROISIEMES)

PALIER ENTRE	VALEUR DU PALIER	
1-- 2	-268.84	**********

RECHERCHE DE PALIERS ENTRE (DIFFERENCES SECONDES)

PALIER ENTRE	VALEUR DU PALIER	
1-- 2	161.92	**********

COORDONNEES, CONTRIBUTIONS ET COSINUS CARRES DES MODALITES ACTIVES

AXES 1 A 5

MODALITES			COORDONNEES					CONTRIBUTIONS					COSINUS CARRES				
IDEN - LIBELLE	P.REL	DISTO	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
1 . Raptor hunting																	
N - Non exploité	4.55	10.00	-0.76	1.23	2.04	1.71	0.89	2.9	10.4	32.1	32.1	10.4	0.06	0.15	0.42	0.29	0.08
M - Agriculture/Naturel	22.73	1.20	-0.47	-0.79	0.02	0.02	-0.57	5.8	21.5	0.0	0.0	21.5	0.19	0.52	0.00	0.00	0.27
A - Champs cultivés	13.64	2.67	-0.28	0.93	-0.86	-0.72	0.67	1.2	18.1	17.1	17.1	18.1	0.03	0.33	0.28	0.19	0.17
H - Urbanisation	9.09	4.50	1.98	-0.04	0.22	0.18	-0.03	40.1	0.0	0.7	0.7	0.0	0.87	0.00	0.01	0.01	0.00
CONTRIBUTION CUMULEE =								50.0	50.0	50.0	50.0	50.0					
2 . Proportion spécifique																	
V2 - 20-40 % domesticus	27.27	0.83	-0.59	0.39	0.36	-0.30	-0.28	10.6	6.2	6.0	6.0	6.2	0.41	0.18	0.15	0.11	0.09
V3 - 40-60 % domesticus	13.64	2.67	0.53	0.11	-1.17	0.98	-0.08	4.3	0.2	31.9	31.9	0.2	0.10	0.00	0.52	0.36	0.00
V4 - 60-80 % domesticus	4.55	10.00	-0.61	-2.51	0.11	-0.09	1.81	1.9	43.4	0.1	0.1	43.4	0.04	0.63	0.00	0.00	0.33
V5 - 80-100 % domesticus	4.55	10.00	2.55	-0.14	1.25	-1.05	0.10	33.3	0.1	12.1	12.1	0.1	0.65	0.00	0.16	0.11	0.00
CONTRIBUTION CUMULEE =								50.0	50.0	50.0	50.0	50.0					

COORDONNEES ET VALEURS-TEST DES MODALITES

AXES 1 A 5

MODALITES			VALEURS-TEST					COORDONNEES					
IDEN - LIBELLE	EFF.	P.ABS	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	DISTO.
1 . Raptor hunting													
N - Non exploité	1	1.00	-0.8	1.2	2.0	1.7	0.9	-0.76	1.23	2.04	1.71	0.89	10.00
M - Agriculture/Naturel	5	5.00	-1.4	-2.3	0.1	0.0	-1.6	-0.47	-0.79	0.02	0.02	-0.57	1.20
A - Champs cultivés	3	3.00	-0.5	1.8	-1.7	-1.4	1.3	-0.28	0.93	-0.86	-0.72	0.67	2.67
H - Urbanisation	2	2.00	3.0	-0.1	0.3	0.3	0.0	1.98	-0.04	0.22	0.18	-0.03	4.50
2 . Proportion spécifique													
V1 - 0-20 % domesticus	0	0.00	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
V2 - 20-40 % domesticus	6	6.00	-2.0	1.3	1.2	-1.0	-1.0	-0.59	0.39	0.36	-0.30	-0.28	0.83
V3 - 40-60 % domesticus	3	3.00	1.0	0.2	-2.3	1.9	-0.2	0.53	0.11	-1.17	0.98	-0.08	2.67
V4 - 60-80 % domesticus	1	1.00	-0.6	-2.5	0.1	-0.1	1.8	-0.61	-2.51	0.11	-0.09	1.81	10.00
V5 - 80-100 % domesticus	1	1.00	2.5	-0.1	1.2	-1.0	0.1	2.55	-0.14	1.25	-1.05	0.10	10.00

COORDONNEES, CONTRIBUTIONS ET COSINUS CARRES DES INDIVIDUS

AXES 1 A 5

INDIVIDUS			COORDONNEES					CONTRIBUTIONS					COSINUS CARRES				
IDENTIFICATEUR	P.REL	DISTO	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
Nicosia	9.09	3.58	1.33	0.04	-0.62	0.91	-0.09	18.1	0.0	6.0	18.2	0.2	0.49	0.00	0.11	0.23	0.00
A. Dometios	9.09	7.25	2.40	-0.11	0.96	-0.67	0.06	59.1	0.2	14.2	9.9	0.1	0.80	0.00	0.13	0.06	0.00
Arliki	9.09	5.42	-0.71	1.00	1.56	1.09	0.52	5.2	13.7	37.8	26.5	7.1	0.09	0.18	0.45	0.22	0.05
Gialia	9.09	1.02	-0.56	-0.25	0.25	-0.22	-0.72	3.2	0.9	0.9	1.1	13.9	0.31	0.06	0.06	0.05	0.52
Kissonerga	9.09	1.75	-0.46	0.81	-0.33	-0.79	0.34	2.1	9.2	1.6	13.9	3.0	0.12	0.38	0.06	0.36	0.07
Kophinou	9.09	1.02	-0.56	-0.25	0.25	-0.22	-0.72	3.2	0.9	0.9	1.1	13.9	0.31	0.06	0.06	0.05	0.52
Kourion	9.09	1.93	0.03	-0.42	-0.75	0.78	-0.55	0.0	2.4	8.7	13.3	8.1	0.00	0.09	0.29	0.31	0.16
Mantria	9.09	2.67	0.13	0.64	-1.32	0.20	0.51	0.2	5.7	27.1	0.9	6.9	0.01	0.15	0.66	0.02	0.10
Peristerona	9.09	1.75	-0.46	0.81	-0.33	-0.79	0.34	2.1	9.2	1.6	13.9	3.0	0.12	0.38	0.06	0.36	0.07
Potami	9.09	1.02	-0.56	-0.25	0.25	-0.22	-0.72	3.2	0.9	0.9	1.1	13.9	0.31	0.06	0.06	0.05	0.52
Tohni	9.09	5.60	-0.58	-2.03	0.09	-0.06	1.06	3.4	57.1	0.1	0.1	29.8	0.06	0.74	0.00	0.00	0.20

Annexe 3 : Tableau de classification des individus fossiles d'El Wad d'après les distances de Mahalanobis et la probabilité d'attribution associée.
Les fortes probabilités d'attribution sont en grisé. (M.m.d.=Mus musculus domesticus ; MAC A=Mus macedonicus macedonicus ; MAC B=Mus macedonicus spretoides)

	M.m.d		**MAC A**		**MAC B**	
Ind EWT	***Mahal dist***	***P***	***Mahal dist***	***P***	***Mahal dist***	***P***
J5a 7 3D	32.3	0	20	0.02	11.8	0.98
J5a 7 12 Ga	51.9	0	62.6	0	32.1	1
J5a 7 12 Gb	27.9	0.01	34.2	0	18.6	0.99
J5a 7 12 Gc	42.5	0	55.1	0	26.2	1
J5a 7 12 Gd	30.5	0.3	48.8	0	28.9	0.7
J5a 7 12 Ge	55	0.35	78.2	0	53.8	0.65
J5a 7 12 Gf	50.6	0	43.6	0	25.9	1
J5a 7 12 Gg	188.8	0	150.1	1	170.1	0
J5a 7 12 Gh	45.5	0	57.1	0	34.3	1
J5a 7 12 Gi	40	0.01	53.4	0	29.8	0.99
J5a 7 12 Gj	52.5	0	42.5	0	24.9	1
N5b 30 D	77.2	0	68.3	0	49.8	1
N5b 30 Db	34.2	0.1	56	0	29.7	0.9
N5b 30 Ga	34.9	0	28.9	0	13.1	1
N5b 30 Gb	38.3	0	37.2	0	23	1
N6a 26 1 D	35.4	0.01	44.3	0	26.4	0.99
N6a 26 3 G	92	0	111.4	0	75.7	1
N6a 26 4 D	79.6	0	63.4	0.01	52.9	0.99
N6a 26 4 G	35	0.02	33.7	0.03	27	0.95
N6a 26 5 G	70.5	0	78.2	0	58.1	1
N6a 33 4 D	70.9	0	44.5	0.97	51.7	0.03
N6a 33 5 G	28.5	0.03	26.4	0.08	21.4	0.9
N7a 23 1 Da	56	0	48.4	0.01	37.9	0.99
N7a 23 1 Db	52.9	0	39.5	0.96	45.8	0.04
N7a 23 1 G	46.7	0	30.2	0.03	22.9	0.97
N7a 23 2 G	58.7	0	70.8	0	42.9	1
N7a 23 3 G	52.6	0	42.9	0	21.7	1
N7d 29 1 Db	70.5	0	49.7	0	30.3	1
N7d 29 1 Da	94.6	0	99.1	0	66.7	1
N7d 29 3 D	21	0.75	25.4	0.08	24.1	0.16
N7d 29 4 D	24.1	1	70.6	0	49.9	0
N7d 29 5 G	88.5	0	78.9	0	60.1	1
N7d 29 6 D	107.6	0	100.6	0	81.2	1
N7d 29 6 G	46.9	0	46.5	0	26.2	1
N7d 29 7 G	31.6	0.02	40.3	0	23.9	0.98
N7d 31 1 D	34.6	0	27.3	0.02	19.7	0.98
N7d 31 2 G	79.3	0	67.4	0.44	67	0.55
N7d 31 5 Da	38.9	0	30.2	0.04	24	0.96
N7d 31 5 Db	31.4	0.02	24.2	0.6	25.1	0.38
N7d 34 2 G	36	0	42.1	0	21.6	1

Annexe 4 : Tableau de classification des individus fossiles PPNA/PPNB du continent d'après les distances de Mahalanobis et la probabilité d'attribution associée.

Les fortes probabilités d'attribution sont en grisé. (M.m.d.=Mus musculus domesticus ; MAC A=Mus macedonicus macedonicus ; MAC B=Mus macedonicus spretoides).

		M.m.d.		**MAC A**		**MAC B**	
Sites	**Individus**	**Dist Mahal**	***P***	**Dist Mahal**	***P***	**Dist Mahal**	***P***
Mureybet	Mur1	35.2	1	76.9	0	60.6	0
Mureybet	Mur2	33.3	0.95	48.8	0	39.1	0.05
Jerf el Ahmar	JA F9	14.6	1	66.2	0	45.6	0
Dja'dé	Dja1	20	1	68.2	0	55.1	0
Dja'dé	Dja2	28.2	1	75.9	0	48.1	0
Dja'dé	Dja3	14.4	1	41.7	0	29	0
Dja'dé	Dja4	57.1	1	98.9	0	90.1	0
Dja'dé	Dja5	18.2	0.88	40.4	0	22.2	0.12
Dja'dé	Dja6	26.1	1	94.8	0	69.3	0
Çafer Höyük	CH1.1	59.7	1	122.2	0	84.4	0
Çafer Höyük	CH2.1	37.8	1	69.8	0	49.6	0
Çafer Höyük	CH2.2	24.1	1	49.1	0	37.8	0
Çafer Höyük	CH2.3	29.9	1	82.9	0	66.1	0
Çafer Höyük	CH2.4	19.4	1	47.4	0	35.5	0
Çafer Höyük	CH2.5	79.6	1	127.9	0	100.9	0
Çafer Höyük	CH2.6	23.7	0.56	51.5	0	24.2	0.44
Çafer Höyük	CH2.7	29.6	1	88.5	0	63.2	0
Çafer Höyük	CH2.8	84.5	0.66	94.3	0	85.9	0.33
Çafer Höyük	CH2.9	33.9	1	105.8	0	82.8	0
Çafer Höyük	CH2.10	46.4	0	49.3	0	30.5	1
Çafer Höyük	CH3.1	21	1	63.3	0	55.9	0
Çafer Höyük	CH4.1	71.9	0.92	99.3	0	76.9	0.08
Çafer Höyük	CH4.2	63.5	0.19	85.5	0	60.5	0.81
Çafer Höyük	CH5.1	95.5	1	163.4	0	134.2	0
Çafer Höyük	CH5.2	42	0.93	62.9	0	47.1	0.07
Çafer Höyük	CH5.3	47.9	0.96	67.6	0	54.4	0.04
Çafer Höyük	CH5.5	50.2	1	103.3	0	71.5	0
Çafer Höyük	CH6.2	18.6	1	48.1	0	47.2	0
Çafer Höyük	CH6.3	212.3	0.94	281.8	0	217.7	0.06
Çafer Höyük	CH6.4	23.4	1	56	0	34.4	0
Çafer Höyük	CH5.1	29.3	1	93	0	55	0
Çafer Höyük	CH6.6	37.2	1	72.7	0	52.5	0
Çafer Höyük	CH6.7	61	0.99	89.6	0	70.4	0.01
Çafer Höyük	CH6.8	77.1	1	154.7	0	116.7	0
Çafer Höyük	CH6.9	31.6	1	81.9	0	66.7	0
Çafer Höyük	CH6.10	29.4	1	76.9	0	42.4	0
Çafer Höyük	CH6.11	22.2	1	35.9	0	38.2	0
Çafer Höyük	CH6.12	133.4	0	135.8	0	117.6	1
Çafer Höyük	CH6.13	25	1	50.1	0	35.7	0
Çafer Höyük	CH6.14	10.5	1	48.2	0	36	0
Çafer Höyük	CH6.15	42.5	0.23	64.1	0	40.1	0.77
Çafer Höyük	CH6.16	79.1	0.14	109.9	0	75.4	0.86
Çafer Höyük	CH6.17	31.8	1	83.1	0	56.3	0
Çafer Höyük	CH6.19	43.9	1	90.1	0	78.4	0
Çafer Höyük	CH6.26	38.6	1	100.9	0	70.8	0

		M.m.d.		MAC A		MAC B	
Sites	**Individus**	**Dist Mahal**	***P***	**Dist Mahal**	***P***	**Dist Mahal**	***P***
Çafer Höyük	CH6.29	20.1	1	85	0	59.2	0
Çafer Höyük	CH6.30	17.5	1	61.6	0	44.7	0
Çafer Höyük	CH6.31	59.4	1	102.4	0	78.2	0
Çafer Höyük	CH6.32	55.9	1	91	0	70	0
Çafer Höyük	CH6.33	72.6	0	79.8	0	57.9	1
Çafer Höyük	CH6.34	26.3	1	62.5	0	51	0
Çafer Höyük	CH6.35	20.8	0.98	51.3	0	28.6	0.02
Çafer Höyük	CH6.36	56.9	0.21	81.1	0	54.2	0.79
Çafer Höyük	CH6.37	38.8	1	76.6	0	53.4	0
Çafer Höyük	CH6.38	25.2	1	67.5	0	51.6	0
Çafer Höyük	CH6.39	24.9	1	66.7	0	46.5	0
Çafer Höyük	CH6.40	24.3	0.83	54	0	27.5	0.17
Çafer Höyük	CH6.41	19.3	1	52	0	34.2	0
Çafer Höyük	CH6.42	14.7	1	55.6	0	30.5	0
Çafer Höyük	CH6.43	39.5	0.97	64.3	0	46.8	0.03
Çafer Höyük	CH6.44	67.9	1	119.6	0	100.3	0
Çafer Höyük	CH6.45	39	0.99	63.3	0	48.5	0.01
Çafer Höyük	CH6.45	41.8	1	59.8	0	52.5	0
Çafer Höyük	CH6.47	18.9	1	49.4	0	46.9	0
Çafer Höyük	CH6.48	10	1	38.1	0	26.9	0
Çafer Höyük	CH6.49	52.7	0.18	68.4	0	49.7	0.82
Çafer Höyük	CH6.50	48.9	1	78.6	0	66.9	0
Çafer Höyük	CH6.51	23.6	1	56.1	0	44.5	0
Çafer Höyük	CH6.52	62	0.01	69.1	0	52.7	0.99
Çafer Höyük	CH8.1	23.2	0.75	38.3	0	25.4	0.25
Çafer Höyük	CH8.2	21.4	1	55.1	0	35.8	0
Çafer Höyük	CH8.3	27	0.99	40.6	0	37.1	0.01
Çafer Höyük	CH8.4	85.4	0	34.3	1	52.7	0
Çafer Höyük	CH9.1	60.7	0	37.9	0.38	36.9	0.62
Çafer Höyük	CH9.2	28.1	0.95	49.1	0	34.1	0.05
Çafer Höyük	CH10.2	32.3	0.84	55.4	0	35.6	0.16
Çafer Höyük	CH10.3	18	1	44	0	37.8	0

Annexe 5 : Tableau de classification des individus fossiles PPNB de Chypre d'après les distances de Mahalanobis et la probabilité d'attribution associée.

Les fortes probabilités d'attribution sont en grisé. (M.m.d.=*Mus musculus domesticus* ; MAC A=*Mus macedonicus macedonicus* ; MAC B=*Mus macedonicus spretoïdes*). Cf. Table 1 pour les abréviations employées pour les individus des sites archéologiques

	DOM		**MAC A**		**MAC B**		***M. cypriacus***	
	dist Mahal	***P***	***dist Mahal***	***P***	***dist Mahal***	***P***	***dist Mahal***	***P***
Cak2.810	15.1	1.00	51.8	.00	30.8	.00	46.6	.00
Cak2.853	91.3	.17	107.0	.00	88.1	.83	110.4	.00
Cak2.854	8.7	1.00	41.0	.00	24.0	.00	32.2	.00
Csa1.1	13.5	1.00	46.2	.00	34.3	.00	46.7	.00
Csa2.1	35.9	1.00	79.9	.00	51.2	.00	70.1	.00
Csa3.1	31.0	1.00	75.4	.00	55.2	.00	69.9	.00
Csa3.2	40.3	.62	62.2	.00	41.2	.38	65.9	.00
Csa4.1	49.5	1.00	90.1	.00	76.8	.00	93.7	.00
Csa5.1	17.3	1.00	52.4	.00	39.1	.00	47.5	.00
Csa6.1	17.0	1.00	58.4	.00	31.6	.00	41.7	.00
Kh2793	15.3	1.00	35.5	.00	26.0	.00	38.2	.00
Kh3025	58.8	1.00	115.3	.00	82.0	.00	101.9	.00
Kh3099	43.8	.98	52.2	.01	63.8	.00	58.8	.00
Kh3110	109.9	1.00	147.5	.00	125.7	.00	143.9	.00
Kh3124	71.1	1.00	126.9	.00	108.5	.00	98.9	.00
Kh3354	46.5	.99	69.4	.00	56.3	.01	77.6	.00
Kh3468	89.4	.99	126.8	.00	97.9	.01	125.6	.00
Kh3616	21.6	.98	31.2	.01	30.1	.01	33.5	.00
Kh3616'	16.9	1.00	39.0	.00	31.9	.00	33.5	.00
Kh3692	18.3	1.00	52.8	.00	36.9	.00	38.1	.00
Kh3701	92.0	.17	103.1	.00	88.9	.83	110.3	.00
KMyl1a1	27.1	.03	29.7	.01	22.9	.24	20.7	.72
KMyl1a2	41.6	1.00	76.3	.00	60.8	.00	59.0	.00
KMyl1b1	13.6	1.00	40.6	.00	30.4	.00	32.3	.00
KMyl1b2	62.2	.00	82.0	.00	59.5	.00	47.3	1.00
KMyl1b3	35.6	1.00	78.0	.00	67.5	.00	50.1	.00
KMyl1b4	23.5	.23	38.1	.00	32.0	.00	21.0	.77
KMyl1b5	44.6	.00	39.2	.00	46.4	.00	20.4	1.00
KMyl1b6	23.3	1.00	63.6	.00	59.2	.00	52.8	.00
KMyl1b8	64.1	.00	92.7	.00	75.8	.00	46.9	1.00
KMyl1b9	20.5	1.00	59.5	.00	48.7	.00	45.9	.00
KMyl1b10	20.7	.19	28.8	.00	17.8	.79	25.7	.02
KMyl1b12	54.4	.00	57.4	.00	58.1	.00	23.5	1.00
KMyl1b13	44.2	1.00	99.4	.00	75.7	.00	90.0	.00
KMyl1b14	29.9	.45	44.4	.00	42.5	.00	29.5	.55
KMyl1b15	10.6	1.00	47.4	.00	35.9	.00	41.4	.00
KMyl1b17	45.0	.03	47.7	.01	41.8	.13	38.1	.83
KMyl1b18	21.9	1.00	52.0	.00	43.0	.00	52.9	.00
KMyl1b19	32.3	1.00	67.3	.00	63.1	.00	71.2	.00
KMyl1b20	45.6	.00	44.4	.00	46.2	.00	24.6	1.00
KMyl1b21	266.6	1.00	325.6	.00	293.7	.00	343.1	.00
KMyl1b22	11.4	1.00	54.2	.00	36.3	.00	41.0	.00
KMyl1b23	28.4	.01	41.9	.00	36.1	.00	19.0	.99
KMyl1b24	13.6	1.00	58.4	.00	43.4	.00	41.9	.00

	DOM		MAC A		MAC B		*M. cypriacus*	
	dist Mahal	*P*	*dist Mahal*	*P*	*dist Mahal*	*P*	*dist Mahal*	*P*
KMyl1b25	48.8	.04	63.7	.00	61.4	.00	42.2	.96
KMyl1b26	57.2	1.00	105.7	.00	104.4	.00	95.1	.00
KMyl1c1	25.0	1.00	58.7	.00	42.9	.00	51.0	.00
KMyl1c2	35.2	.86	61.0	.00	52.4	.00	38.8	.14
KMyl2b1	26.9	.29	37.0	.00	29.6	.07	25.3	.64
KMyl2b2	21.2	.00	26.6	.00	29.0	.00	9.7	1.00
KMyl2b3	39.8	.00	28.2	.02	38.3	.00	20.6	.98
KMyl2b4	33.5	1.00	73.6	.00	67.1	.00	75.8	.00
KMyl2b5	31.9	.00	38.3	.00	40.4	.00	19.4	1.00
KMyl2b6	60.6	.01	71.4	.00	64.3	.00	51.4	.99
KMyl2d1	34.3	.00	13.1	.89	21.5	.01	17.6	.09
KMyl2d2	39.0	.00	39.2	.00	37.0	.00	16.5	1.00
KMyl2e1	77.8	.00	39.3	.37	54.8	.00	38.3	.63
KMyl2e2	70.0	.00	58.1	.00	72.0	.00	32.1	1.00
KMyl2e3	28.2	.03	35.5	.00	21.2	.94	27.7	.03
KMyl4a1	29.5	.07	41.5	.00	24.3	.93	37.0	.00
KMyl4a2	64.5	.00	68.2	.00	68.6	.00	41.0	1.00
KMyl4a3	31.9	.00	31.7	.00	30.1	.01	20.1	.99
KMyl4a4	22.4	.46	31.2	.01	26.6	.06	22.3	.48
KMyl4a5	43.0	.06	44.4	.03	37.9	.71	40.4	.21
KMyl4a6	43.9	.00	47.6	.00	31.6	1.00	45.5	.00
KMyl4a7	29.7	.44	53.6	.00	29.3	.54	35.4	.03
KMyl4b1	49.9	.04	63.1	.00	47.5	.14	43.9	.82
KMyl4b2	67.0	.00	68.5	.00	60.3	.00	41.2	1.00
KMyl4b3	53.0	.00	37.3	.00	40.4	.00	26.5	.99
KMyl4b4	39.6	1.00	98.9	.00	73.0	.00	90.5	.00
KMyl4b5	16.7	1.00	58.1	.00	39.2	.00	55.8	.00
KMyl4b6	50.4	.00	52.7	.00	37.5	1.00	55.8	.00
KMyl4b7	44.7	.24	57.3	.00	42.5	.75	52.1	.01
KMyl4b8	25.8	.00	19.6	.00	33.0	.00	8.8	1.00
KMyl4b9	97.9	.00	92.4	.00	98.2	.00	60.3	1.00
KMyl4b10	40.7	.00	37.6	.00	40.5	.00	17.7	1.00
KMyl4b11	27.3	.00	28.9	.00	36.9	.00	14.9	1.00
KMyl4b12	45.9	.00	43.5	.00	41.5	.00	22.6	1.00
KMyl4b13	20.4	1.00	62.6	.00	50.5	.00	48.7	.00
KMyl4b14	16.3	.96	34.4	.00	27.7	.00	23.0	.03
KMyl4b15	29.8	.27	32.2	.08	28.4	.57	32.5	.07
KMyl4b16	22.4	.01	19.3	.07	14.4	.82	18.9	.09
KMyl4b17	63.2	.00	39.7	.06	45.2	.00	34.3	.93
KMyl4b18	78.0	.00	66.4	.00	57.4	.04	51.0	.96
KMyl4b19	36.3	1.00	89.2	.00	60.0	.00	69.1	.00
KMyl4b20	22.9	.28	34.8	.00	21.0	.70	28.2	.02
KMyl4b21	38.5	.92	62.8	.00	54.1	.00	43.5	.08
KMyl4b22	59.4	.00	49.6	.00	53.7	.00	39.0	.99
KMyl4b24	94.5	.00	78.8	.00	90.4	.00	57.3	1.00
KMyl4b25	71.1	.08	81.4	.00	66.1	.92	81.4	.00
KMyl4b26	26.2	.38	40.7	.00	25.7	.49	28.2	.14
KMyl4b27	27.0	.19	41.7	.00	24.0	.81	33.2	.01
KMyl4b28	44.8	.78	72.8	.00	49.5	.07	48.1	.15
KMyl4b29	38.1	.03	38.3	.02	31.6	.72	33.8	.23
KMyl4b30	36.2	.00	31.9	.03	26.1	.54	26.6	.43

	DOM		**MAC A**		**MAC B**		***M. cypriacus***	
	dist Mahal	***P***	***dist Mahal***	***P***	***dist Mahal***	***P***	***dist Mahal***	***P***
KMyl4b31	75.3	.00	74.6	.00	56.9	.98	64.7	.02
KMyl4b32	90.6	.01	85.4	.12	84.7	.16	81.8	.71
KMyl4b34	51.7	.01	63.1	.00	42.3	.95	48.4	.05
KMyl4b36	54.4	.03	52.3	.09	60.6	.00	47.7	.88
KMyl4b37	37.3	1.00	77.2	.00	60.3	.00	64.0	.00
KMyl4b38	55.4	.01	82.6	.00	68.2	.00	46.6	.99
KMyl4b39	116.2	.00	127.5	.00	96.7	1.00	131.7	.00
KMyl4b40	62.3	.00	41.6	.01	56.0	.00	31.0	.99
KMyl4b42	88.6	.00	70.7	.38	70.9	.35	71.3	.27
KMyl4b43	30.5	.00	37.5	.00	31.6	.00	17.5	1.00
KMyl4b44	105.0	.00	87.1	.00	88.2	.00	74.1	1.00
KMyl4b45	52.7	.00	49.9	.00	42.2	.11	38.1	.89
KMyl4b46	34.9	1.00	84.9	.00	66.0	.00	73.7	.00
KMyl4b47	35.3	.00	35.4	.00	40.9	.00	18.5	1.00
KMyl4b48	39.8	.08	59.1	.00	35.0	.92	54.1	.00
KMyl4b49	57.1	.00	46.7	.00	42.8	.01	32.5	.99
KMyl4c1	53.3	.00	53.1	.00	54.8	.00	39.0	1.00
KMyl4c2	39.0	.01	56.2	.00	31.2	.69	32.9	.30
KMyl4c3	25.5	.12	30.1	.01	22.9	.42	22.8	.45
KMyl4c4	59.3	.00	52.6	.00	55.9	.00	29.1	1.00
KMyl4c6	83.3	.01	111.5	.00	81.4	.03	74.3	.96
KMyl4e1	33.9	.00	30.6	.00	33.9	.00	18.4	1.00
KMyl4e2	56.4	.00	45.9	.01	50.9	.00	35.4	.99

Annexe 6 : Une souris grise (*Mus musculus domesticus*) dans la plus ancienne épave méditerranéenne connue (Uluburun, Kas-Turquie) : transport de commensaux et échanges maritimes en Méditerranée orientale au Bronze final. Article en préparation pour la monographie de l'épave d'Uluburun

Une souris grise *(Mus musculus domesticus)* dans la plus ancienne épave méditerranéenne connue (Uluburun, Kas-Turquie) : transport de commensaux et échanges maritimes en Méditerranée orientale au Bronze final

Thomas Cucchi & Cemal Pulak

Article en préparation pour la monographie de l'épave d'Uluburun

Une souris grise *(Mus musculus domesticus)* dans la plus ancienne épave méditerranéenne connue (Uluburun, Kas-Turquie) : transport de commensaux et échanges maritimes en Méditerranée orientale au Bronze final

T. CUCCHI[1] et C. PULAK[2]

[1] CNRS-Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Écologie et Gestion de la Biodiversité, UMR 5197 « Archéoozoologie, histoire des sociétés humaines et de peuplements animaux ». Bâtiment d'anatomie comparée, 55 rue Buffon, 75005 Paris - France.

[2] Departement of Anthropology Nautical Archaeology Program
107 Anthropology building
4352 TAMU
College Station, Texas 77843-4352

Mots-clés : navigation ancienne, morphométrie géométrique, micromammifères

Introduction

Les échanges et le commerce dans la Méditerranée antique sont l'objet d'une littérature abondante (Gale, 1991 ; Swiny *et al.*, 1997). Un tel intérêt pour ces questions s'explique aisément par les implications cognitives, politiques et économiques de cette recherche (Knapp, 1997). Jamais une épave préhistorique n'a été retrouvée et les connaissances sur la navigation maritime préhistorique reposent sur les témoins indirects de matières premières, d'animaux, etc. (Guilaine, 1994 ; Vigié, 1979 ; Vigne, 1998a, 1999). Les connaissances sur les techniques de transport maritime à l'Âge du Bronze sont mieux documentées grâce aux modèles réduits de bateaux en argile, aux fresques murales cycladiques et aux reliefs pharaoniques, mais surtout grâce aux épaves qui ont pu être retrouvées. Elles demeurent néanmoins assez limitées en nombre au regard des périodes hellénistique et romaine classiques. En dehors des renseignements concernant les techniques de constructions navales et de navigation que fournit la découverte d'une épave, la description de sa cargaison est une source d'informations très précieuse sur la nature des échanges anciens ainsi que sur les points de départs et d'arrivée des routes maritimes. En retour, la nature des relations politiques et économiques qui unissent les différents empires ou cités-états, acteurs de ces échanges, peut être renseignée.

La description d'une cargaison se limite généralement aux matériaux pérennes (métaux, céramiques, ivoire, etc.), les restes organiques (grains, fruits, peaux, ossements, etc.) n'étant conservés et prélevés qu'exceptionnellement (Haldane, 1993). La découverte de l'épave d'Uluburun, datant du Bronze final, au large de l'Anatolie et sa fouille selon les méthodes planimétriques de l'archéologie terrestre ont permis de collecter une mandibule de muridé dans la cargaison. Son étude a pour but d'identifier l'espèce et d'en déduire des informations sur la nature et l'origine d'une partie de la cargaison de l'épave. Et, plus généralement, sur les modalités anciennes de progression des espèces commensales et la nature des échanges en Méditerranée orientale au Bronze Final.

Description de l'épave d'Uluburun (Bass *et al.*, 1989 ; Cleary et Meister, 1999 ; Pulak, 1997)

L'épave gît à une profondeur comprise entre 44 et 52 m, sur un versant rocheux au large du promontoire d'Uluburun, sur le littoral anatolien à proximité de la ville de Kas (Fig. 1).

Elle a été fouillée par l'Institute of Nautical Archaeology (INA ; Bodrum, Turquie) entre 1984 et 1994. La datation par dendrochronologie sur bois de chauffage ou de cuisson emporté à bord du bateau a fourni une date calibrée entre 1320 et 1295 av. J.-C. (Pulak, 1996). Cette épave du Bronze récent est la plus ancienne jamais explorée à ce jour ; elle est antérieure à l'épave de Cap Gelidonya, également échouée au large de la Turquie et datée vers 1200 av. J.-C. (Bass, 1967).

La cargaison est une image de la richesse et de la diversité des échanges dans le bassin oriental de la Méditerranéen à la fin de l'Âge du Bronze. Elle comprend essentiellement des lingots de cuivre et d'étain, mais aussi des lingots de verre, de la résine de Térébinthe et de la grenade pour la confection d'encens, ainsi que de l'huile d'olive transportée dans des jarres cananéennes. La matière première comprend également de l'ébène *(Dalbergia melanoxylon),* qui provient sans doute de Nubie, des œufs d'autruche, probablement utilisés comme conteneurs, de l'ivoire d'éléphant et des dents d'hippopotame.

La majeure partie des produits manufacturés est composée de céramique fine transportée dans des *pithoi* ou isolément. Des bijoux cananéens, des scarabées égyptiens, des perles, des sceaux cylindriques, des outils, des armes et des figurines en bronze, ainsi que des objets en os et en ivoire ont été également sortis de l'eau.

Matériel et méthode

Parmi ce qui constitue le plus important assemblage de matières premières et de marchandises de la Méditerranée à l'Âge du Bronze, une mandibule de souris a été collectée par l'un de nous (C. P.) en 2003, lors du tamisage d'un mélange de sable et de morceaux d'encroûtement prélevés dans la quatrième rangée de lingots de cuivre (Fig. 2).

C'est une mandibule droite (L=1,4 cm, l=0,5 cm) en bon état de conservation malgré des inclusions de couleur verdâtre certainement contractées au contact des lingots de cuivre oxydés. Néanmoins, la M_3 est absente et le processus coronoïde est cassé. L'individu était jeune car il ne présente pas d'usure avancée de la surface occlusale (Fig. 3). D'après une observation préliminaire morphoscopique, il s'agit d'un individu appartenant à la sous-famille des murinés (souris en général).

Plusieurs espèces de souris peuplent actuellement le bassin méditerranéen oriental :

1. Une espèce sauvage polytipique représentée par deux sous-espèces (Orth *et al.*, 2002) :
   - *Mus macedonicus macedonicus,* qui occupe la Syrie, la Turquie et la Grèce,

- *Mus macedonicus spretoïdes,* qui occupe essentiellement le Levant sud (Israël).

2. Une espèce commensale de l'homme : la souris grise *(Mus musculus domsticus).* Sur le continent, elle vit en sympatrie avec les souris sauvages citées ci-dessus (Auffray *et al.*, 1990b ; Orsini *et al.*, 1983). Elle occupe seule la Crète et l'Égypte, mais vit également en sympatrie avec une espèce endémique de Chypre (Bonhomme *et al.*, 2004).

D'après les données paléontologiques et archéozoologiques, nous pouvons imaginer que ce peuplement murin actuel n'est pas différent du peuplement murin de l'époque où le navire d'Uluburun coula au large de l'Anatolie (Auffray *et al.*, 1990c ; Cucchi *et al.*, 2005). Afin de statuer sur la nature de la souris de l'épave, nous avons échantillonné ces différentes espèces sur leur aire de répartition pour constituer un référentiel de distinction morphologique des différentes sources possibles :

1. *Mus macedonicus macedonicus*
    - Grèce (N=5)
    - Turquie (N=10)
    - Syrie (N=6)
2. *Mus macedonicus spretoïdes*
    - Israël : (N=10)
3. *Mus musculus domesticus*
    - Crète (N=19)
    - Chypre (N=16)
    - Grèce (N=22)
    - Syrie (N=13)
    - Israël (N=23)

La première étape de l'analyse consiste à effectuer la détermination spécifique du muridé de l'épave. Pour ce faire, nous utilisons l'analyse de la forme du contour dentaire de la M_1 en transformée de Fourier elliptique (TFE) selon une analyse factorielle discriminante (AFD). Cette méthode a démontré sa puissance dans la discrimination des espèces du genre *Mus* en contexte archéologique (Cucchi, 2005 ; Cucchi *et al.*, 2002). Les différences de taille centroïde (aire de la M_1) entre le référentiel actuel et l'individu d'Uluburun sont traitées par ANOVA (correction de Bonferroni sur les comparaisons multiples du test *t).*

Dans l'espace multidimensionnel des formes dentaires des souris de Méditerranée orientale, nous utilisons les distances de Mahalanobis entre l'individu d'Uluburun et le centroïde des populations actuelles de la zone, représentées par nos échantillons de référence,

afin de localiser l'aire géographique d'où pourrait provenir cette souris. Des probabilités associées à ces distances nous permettent d'en connaître la significativité. Cette tentative de localisation de la source du flux migratoire s'appuie sur l'hypothèse selon laquelle la forme de la première molaire contient l'information phylogéographique (Cucchi, 2005).

Résultats

Nature de la souris d'Uluburun ?

Le diagramme bivarié entre la taille centroïde (aire) et la forme (premier axe de l'analyse canonique qui continent la majorité de la variance) des molaires des souris actuelles et celles de la souris d'Uluburun (Fig. 4) montre clairement que cette dernière appartient sans ambiguïté à la sous-espèce *Mus musculus domesticus*. Cette molaire ne présente pas de particularité métrique car sa taille entre dans l'intervalle de variation des populations actuelles continentale et insulaire de cette espèce (Fig. 5), sans différence significative avec celles-ci (Tab. 1). Elle ne montre pas de signes de gigantisme lié à son isolement à bord, comme cela avait été déduit de la taille significativement supérieure et des proportions crâniennes allométriques du rat surmulot découvert dans l'épave du Ça Ira (XVIIIème siècle AD), en Haute-Corse (Vigne, 1995).

De quelle zone géographique provient la souris d'Uluburun ?

Afin de définir l'aire géographique d'origine de cette souris domestique, nous avons calculé les distances de Mahalanobis entre cet individu et des échantillons de *M. m. domesticus* répartis sur cinq zones géographiques :

- Le Levant Sud *(M. m. domesticus* d'Israël)
- Le Levant Nord *(M. m. domesticus* de Syrie)
- La Grèce *(M. m. domesticus* de Grèce)
- La Crète *(M. m. domesticus* de Crète)
- Chypre *(M. m. domesticus* de Chypre).

Les MANOVA montrent qu'il existe des différences de conformation hautement significative entre les différents échantillons de *M. m. domesticus* du bassin oriental (Wilk's

lambda=0,1481 ; *ddl1*=4 ; *ddl2*=114 ; *P*<0,0001). Nous pouvons donc essayer de définir à laquelle de ces régions la conformation de la M_1 d'Uluburun se rapproche le plus.

La plus forte probabilité de classification de cet individu est atteinte par l'échantillon de Syrie (*P*=0,9) (Tab. 3). Avec une certaine prudence, nous pouvons estimer que la souris domestique de l'épave d'Uluburun a embarqué depuis un port situé sur les côtes du Levant Nord.

Discussion

Analyse critique des résultats

Les pourcentages totaux de classification correcte des individus de chaque groupe constituant le modèle de référence (65 % et 43% par validation croisée, ou *Jackknife)* sont faibles (Tab. 2). Le risque est donc d'avoir un modèle de référence peu robuste, pouvant entraîner une assignation erronée de l'individu fossile.

De plus, il manque des individus *M. m. domesticus* de la région anatolienne pour que l'échantillonnage soit véritablement représentatif de la diversité de l'espèce dans le bassin oriental. Il faut donc élargir la zone d'origine hypothétique de la souris d'Uluburun au littoral syro-anatolien. Il faudrait aussi ajouter des populations actuelles d'Égypte, dont nous ne disposons pas non plus. Nous devrions ainsi améliorer la robustesse de notre méthode comparative, qui repose sur un postulat actualiste. Nous avons donc poussé cette analyse à la limite de ses possibilités.

Cependant, des données archéologiques et historiques viennent étayer ces résultats.

Passager clandestin et cargaison de l'épave

La profondeur à laquelle a été retrouvée l'épave exclut *de facto* la possibilité d'une pollution actuelle. Par ailleurs, la souris grise d'Uluburun est jeune et ne présente aucune évolution morphologique liée à l'isolement (dérive morphologique ou macrodontie). Il s'agit vraisemblablement d'un individu embarqué peu de temps avant le naufrage du navire.

Le transport passif de commensaux par bateaux a été attesté pour la première fois par la découverte d'un crâne de rat surmulot *(Rattus norvegicus)* en fond de cale d'une épave du XVIIIème siècle, au large de la Corse (Vigne, 1995). La présence de la souris domestique dans l'épave d'Uluburun en est la preuve la plus ancienne. Car elle provient de la plus vieille épave connue à avoir été fouillée selon un système d'enregistrement et de prélèvement des vestiges

identique aux fouilles archéologiques terrestres. Nous pensons que si toutes les épaves découvertes à ce jour avaient été fouillées de façon systématisée comme l'a été celle d'Uluburun, nous aurions plus que deux preuves archéologiques de transport passif de commensaux. Mais l'intérêt de cette découverte réside dans l'information indirecte qu'elle apporte pour appréhender la nature de la cargaison de cette épave.

Bien qu'omnivore, la souris grise est surtout friande de céréales (Robards et Saunders, 1998). Actuellement, le nombre d'individus embarqués clandestinement durant les échanges commerciaux est estimé à 10^{-6} souris par kg de grains (Baker, 1994). Évidemment, ce taux calculé pour des cargos actuels n'est pas directement transposable au Bronze final, mais cela nous permet néanmoins d'affirmer qu'il faut charger une grande quantité de grains à bord d'un navire pour favoriser le transport passif des souris. Par conséquent, la présence d'une souris commensale à bord de l'épave d'Uluburun suggère que le transport de denrées comestibles (telles que des céréales ou des légumineuses) devait représenter une part non négligeable de la cargaison, probablement dans un but commercial. Cette hypothèse pouvait difficilement être envisagée grâce à la découverte massive de grains car ceux-ci ne se conservent pas. Aussi, les restes carpologiques flottent-ils. S'ils ont été stockés dans des paniers ou des sacs de tissus, ils ont pu être dispersés lors du naufrage puis par les courants marins, bien plus que ne l'aurait fait le contenu des *pithoi* ou des amphores. Cependant, deux grains carbonisés de blé et d'orge ont été trouvés au tamisage (Haldane, 1990, 1993) en plus de quelques restes de fruits. Ils confirment donc au moins l'existence d'un chargement de céréales, à défaut de pouvoir en indiquer l'importance que sous-entend la présence de la souris à bord du navire.

Un port de la côte syrienne sur la route du vaisseau ?

Localiser plus précisément la région où a été embarquée la souris est loin d'être futile, car cela peut nous permettre d'obtenir quantité d'autres informations, comme la provenance de certaines marchandises de la cargaison, sa destination ou encore la route qu'elle a empruntée. Au sein de la diversité phénétique du bassin méditerranéen oriental, la plus forte probabilité de classification de la souris d'Uluburun est associée au morphotype de l'échantillon syrien. Mais la Turquie n'étant pas échantillonnée dans le modèle actuel, nous avons décidé d'élargir cette origine probable au littoral anatolien. Plusieurs arguments en faveur d'une origine syrienne de la souris clandestine peuvent cependant être avancés.

1. Les peintures des tombes de la 18ème dynastie décrivent exclusivement des navires marchands provenant de Syrie, affrétés par des syriens ou au moins transportant des marchands Syriens (Davies et Faulkner, 1947). Les peintures et les reliefs égyptiens dépeignent très fréquemment des cargaisons (cuivre, étain, résine, verre, jarres cananéennes) apportées en Égypte par des Syriens. L'épave de Cap Gelidonya, datant également du Bronze récent, possède une cargaison qui semble provenir de la région syro-palestinienne (Bass, 1991 ; Linder, 1972 ; Pulak et Rogers, 1994). D'après les sources et les données archéologiques, ce sont les marchands cananéens (des côtes syro-palestiniennes) et non les Mycéniens qui ont joué un rôle primordial dans les échanges maritimes du Bronze récent en Méditerranée orientale (Bass, 1998 ; Linder, 1970 ; Sasson, 1966). Selon les conclusions des archéologues, la majeure partie de la cargaison de l'épave d'Uluburun, excepté l'ébène de Nubie, était probablement originaire des côtes syro-palestiniennes (Bass, 1997).
2. Nous avons supposé que la présence d'une souris dans l'épave était due à une cargaison massive de denrées de type céréalières. Or, de toutes les cités continentales et insulaires de la Méditerranée orientale au Bronze final, la ville cananéenne appelée Ougarit ou Ras Shamra semblerait la plus indiquée pour avoir servi de point de départ à cette cargaison de grains (Fig. 1). Située sur la côte du Levant Nord (dans l'actuelle Syrie), cette cité de marchands a prospéré au cours du IIème millénaire av. J.-C. Elle devait en partie cette réussite commerciale à son ouverture sur la Méditerranée, car elle était située à quelques kilomètres d'un port bien abrité (Minet el Beidha), et sur l'ancien royaume mésopotamien, grâce à une vallée au Nord-Est de la ville (Huot, 2004). Cette position stratégique devait lui permettre de contrôler les routes commerciales qui connectent l'Égypte, la Mésopotamie, l'Empire Hittite, Chypre et la Crète. La cité bénéficiait en outre d'un arrière-pays aux ressources agricoles variées, avec, à proximité, de vastes plaines fertiles qui produisaient du blé et de l'orge en abondance, et, aux alentours, des piémonts pour la culture de la vigne et de l'olivier. Ces ressources agricoles ont été très exploitées par Ougarit pour les échanges de céréales et d'huile d'olive au Bronze récent (Huot, 2004). De toutes les cités susceptibles d'avoir représenté un point de départ ou des escales sur la route du navire, comme Byblos, Tyr, Alasiya (nom égyptien pour Chypre), Knossos, Kommos, Mycènes, etc., Ougarit présenterait le plus d'arguments en faveur d'une spécialisation dans l'exportation de céréales. Si les bâtiments du port de Minet el Beidha destinés au stockage des céréales avaient subi une infestation par un rongeur comme la souris,

nous pourrions envisager, à la lumière de ce que l'on observe dans les grands entrepôts de nos embarcadères actuels, que la mandibule collectée dans l'épave appartienne à une souris accidentellement embarquée à bord du vaisseau lors du chargement des stocks de grains, dans lesquels elle a l'habitude de faire son nid.

CONCLUSION

La mise en évidence de la présence d'une souris grise *(Mus musculus domesticus)* à bord du vaisseau de marchandises échoué au large de la Turquie au Bronze récent fournit la plus ancienne preuve de transport passif de micromammifère. Ce qui démontre concrètement le rôle de la navigation commerciale maritime de l'Âge du Bronze comme l'un des principaux facteurs de propagation de cette espèce en Méditerranée. En dehors de l'intérêt que représente cette preuve sans ambiguïté dans l'appréhension du phénomène invasif en relation avec l'évolution des techniques et du niveau socio-économique des sociétés humaines, elle participe également à la réflexion sur les échanges en Méditerranée au Bronze récent.

La présence de la souris domestique à bord de l'épave constitue à nos yeux la seule trace tangible, avec les deux grains de blé et d'orge, d'une cargaison de céréales en quantité non négligeable. Elle suggère que cette cargaison était composée non seulement de matières premières minérales ou organiques et de produits manufacturés mais également d'un stock important de grains destiné à l'exportation, qui pourrait avoir été chargé depuis un port de la côte syrienne. D'après les sources, cet embarcadère pourrait être le port à proximité d'Ougarit, principale cité exportatrice de denrée agricoles, et notamment de céréales, à la fin de l'Âge du Bronze. Même si la méthode d'attribution d'une origine géographique à partir du rapprochement morphologique entre un individu sub-fossile et un référentiel actuel n'a pas encore démontré toute sa fiabilité, il n'en demeure pas moins que ce résultat serait cohérent avec les données archéologiques et historiques qui considèrent que le trafic commercial maritime de la Méditerranée orientale s'est appuyé principalement sur des entrepreneurs d'origine cananéenne. L'analyse de cette mandibule de souris a été poussée aux extrémités de la validité scientifique, avec la volonté de fournir un nouvel exemple de la nécessité d'un prélèvement systématique et exhaustif (autant que faire ce peut) des restes organiques en général et des microvertébrés en particulier.

RÉFÉRENCES

Auffray, J.-C., E. Tchernov, F. Bonhomme, G. Heth, S. Simson et E. Nevo. 1990b. Presence and ecological distribution of *Mus musculus domesticus* and *Mus spretoïdes* in Israel. Circum-mediterranean vicariance in the genus *Mus*. *Z. Saügetierkunde* 55: 1-10.

Auffray, J.-C., F. Vanlerberghe et J. Britton-Davidian. 1990c. The House Mouse Progression in Eurasia: a palaeontological and archaeozoological approach. *Biological Journal of the Linnean Society* 41: 13-25.

Baker, A. E. M. 1994. "Stowaway transport rates of house mice (*Mus domesticus*) and deermice (*Peromyscus maniculatus*)." *Proceedings 16th Vertebrate Pest Conference, Santa-Clara, California, 1994*, pp. 106-112.

Bass, G. F. 1967. *Cape Gelidonya: a Bronze Age Shipwreck*. Vol. 57. Philadelphia: Amercican philosophical Society.

—. 1991. Evidence of Trade from Bronze Age Shipwrecks. *in*.: N. H. Gale. (eds), *Bronze Age Trade in the Mediterranean*, Paul Aström Forlag "Paul Aström Forlag", vol. 90, pp. 69-82: Studies in Mediterranean Archaeolgy.

—. 1997. A Prolegomena to a study of Maritime traffic in Raw Materials to the Aegean During the Fourteenth and Thirteenth Centuries B.C. *in*.: R. Laffineur et P. P. Bretancourt. (eds), *TECHNE: Craftsmen, Craftswomen and Craftsmanship in the Aegean Bronze Age. Proceedings of the 6th International Aegean Conference, Philadelphia, Temple University, 18-21 April 1996*, vol. 16, pp. 153-170: Aegaeum.

—. 1998. Sailing between the Aegean and the Orient in the Second Millennium BC. *in*.: E. H. Cline et D. Harris-Cline. (eds), *The Aegean and the Orient in the Second Millennium: Proceedings of the 50th Anniversary Symposium, Cincinnati, 18-20 April 1997*, vol. 18, pp. 185-191. Liège: Aegaeum.

Bass, G. F., C. Pulak, D. Collon et J. Weinstein. 1989. The Bronze Age shipwreck at Ulu Burun: 1986 campaign. *American journal of Archaeology* 93: 1-29.

Bonhomme, F., A. Orth, T. Cucchi, E. Hadjisterkotis, J.-D. Vigne et J.-C. Auffray. 2004. Découverte d'une nouvelle espèce de souris sur l'île de Chypre. *Comptes Rendus Biologies* 327: 501-507.

Cleary, M. et M. J. Meister. Editors. 1999. *Cargoes from Three Continents: Ancient Mediterranean Trade in Modern Archaeology*. Boston: Archaeological Institute of America.

Cucchi, T. 2005. Le commensalisme murin et les premières sociétés méditerranéennes. Thèse de 3e cycle, Muséum National d'Histoire Naturelle.

Cucchi, T., J.-D. Vigne et J.-C. Auffray. 2005. First occurrence of the house mouse (Mus musculus domesticus SCHWARTZ & SCHWARTZ, 1943) in Western Mediterranean: a zooarchaeological revision of sub-fossil house mouse occurrences. *Biological Journal of the Linnean Society* 84: 429-445.

Cucchi, T., J.-D. Vigne, J.-C. Auffray, P. Croft et E. Peltenburg. 2002. Introduction involontaire de la souris domestique (*Mus musculus domesticus*) à Chypre dès le Néolithique précéramique ancien (fin IXe et VIIIe millénaire av. J.-C.). English abridged version. *Comptes Rendus Palevol* 1: 235-241.

Davies, N. G. et R. O. Faulkner. 1947. A Syrian Trading Venture to Egypt. *Journal of Egyptian Archaeology* 33: 40-46.

Gale, N. H. Editor. 1991. *Bronze Age Trade in the Mediterranean*, Paul Astroms Forlag edition. Vol. 90: Studies in Mediterranean Archaeology.

Guilaine, J. 1994. *La mer partagée. La Méditerranée avant l'écriture. 7000-2000 avant Jésus-Christ*, Hachette edition.

Haldane, C. W. 1990. Shipwrecked Plants Remains. *Biblical Archaeologist* 53: 55-60.

—. 1993. A direct evidence for organic cargoes in the Late Bronze Age. *World Archaeology* 24: 348-360.

Huot, J.-L. 2004. *Une archéologie des peuples du Proche-Orient*. Vol. 2. *Des hommes des palais aux sujets des premiers empires (IIe-Ier millénaire av. J.-C.)*. Paris: Errance.

Knapp, A. B. 1997. Mediterranean Maritime Landscapes: Transports, Trade, and Society on Late Bronze Age Cyprus. *in*.: S. Swiny, R. L. Hohlfelder et H. W. Swiny. (eds), *Res Maritimae-Cyprus and the Eastern Mediterranean from Prehistory to Late Antiquity*, Scholar Press "Scholar Press", vol. 1, pp. 153-162. Atlanta: Cyprus American Archaeological Research Institute Monograph Series.

Linder, E. 1970. The Maritime Texts of Ugarit. Ph. D., Brandeis University.

—. 1972. A Sea-Faring Merchant-Smith from Ugarit and the Cape Gelidonya Wreck. *The International Journal of Nautical Archaeology* 1: 163-164.

Orsini, P., F. Bonhomme, J. Britton-Davidian, H. Croset, S. Gerasimov et L. Thaler. 1983. Le complexe d'espèces du genre *Mus* en Europe centrale et orientale. II: Critères d'identifications, répartitions et caractéristiques écologiques. *Z. Saügetierkunde* 48: 86-95.

Orth, A., J. C. Auffray et F. Bonhomme. 2002. Two deeply divergent mithocondrial clades in the wild mouse *Mus macedonicus* reveal multiple glacial refuges south of Caucasus. *Heredity* 89: 353-357.

Pulak, C. 1996. A Dendrochronological Dating of the Uluburun Ship. *INA Quaterly* 23: 12-13.

—. 1997. *"The site at Uluburun". Archaeology and Public Education*. Vol. 7: Society for American Archaeology.

Pulak, C. et E. Rogers. 1994. The 1993-1994 Turkish Shipwreck Surveys. *INA Quaterly* 21: 20-21.

Robards, G. E. et G. Saunders. 1998. Food preferences of house mice (*Mus domesticus*) and their implications for control strategies. *Wildlife Research* 25: 595-601.

Sasson, J. 1966. Canaanite Maritime involvement in the Second Millennium B.C. *Journal of the American Oriental Society* 86: 126-138.

Swiny, S., R. L. Hohlfelder et H. W. Swiny. Editors. 1997. *Res Maritimae. Cyprus and the Eastern Mediterranean from Prehistory to Late Antiquity. Proceedings of the Second International Symposium "Cities on the Sea" Nicosia, Cyprus, October 18-22, 1994*, Scholar Press edition. Vol. 1. Atlanta, Georgia: American Schools of Oriental Research.

Vigié, B. 1979. Les représentations de bateaux dans le Bassin Méditerranéen aux temps protohistoriques. *in*.: CNRS. (eds), *Navigation et gens de mer en Méditerranée, de la Préhistoire à nos jours*, pp. 17-32. Paris: Maison de la Méditerranée.

Vigne, J.D. 1995. Une preuve archéologique du transport d'animaux par bateau: le crâne du rat surmulot (*Rattus norvegicus*) de l'épave du "ça ira". *in*.: R. Chenorkian. (eds), *L'homme méditerranéen. Mélanges offerts à Gabriel CAMPS professeur émerite de l'Université de Provence*. Aix-en-Provence: Publications de l'Université de Provence.

—. 1998. Contribution des peuplements de vertébrés insulaires à la connaissance de la navigation préhistorique en Méditerranée. *in*.:(eds), *Pour qui la Méditerranée au 21ème siècle ? Navigation, échanges et environnement en Méditerranée. Actes du colloque scientifique, Montpellier, France, 11-12 Avril 1996*, pp. 65-76. Montpellier: Maison de l'environnement de Montpellier.

—. 1999. The large "true" Mediterranean as a model for the Holocene human impact on the European vertebrate fauna? Recent data and new reflections. *in*.: N. Benecke. (eds), *The Holocene history of the european vertebrate fauna.Modern aspects of research*

(Workshop, 6th-9th April 1998, Berlin). pp. 295-322. Berlin: Deutsches Archaologisches Institut, Eurasian-Abteilung.

Liste des figures

Figure 1 : Localisation de l'épave et principales cités-état et Empires de Méditerranée orientale dans la seconde moitié du 2ème millénaire av. J.-C.

Figure 2 : Relevé planimétrique de l'épave d'Uluburun (INA 1992) et localisation du m² O18 où fut découverte la mandibule.

Figure 3 : A - Mandibule droite d'Uluburun en vue linguale ; B - Mandibule droite d'Uluburun en vue labiale ; C - M1 droite d'Uluburun en vue occlusale

Figure 4 : Projection des M1 selon les variables de taille centroïde (Ha1) et le premier axe de Forme (CA1) des souris sauvages (*macedonicus*) et commensales (*M.m.d*) actuelles du Bassin Méditerranéen oriental et de la souris fossile de l'épave d'Uluburun.

Figure 5 : Variation de la taille de la M1 des populations de *Mus musculus domesticus* du référentiel, comparée à celle de la M1 de la mandibule d'Uluburun.

Liste des tableaux

Tableau 1 : ANOVA de la taille des M_1 des souris commensales de Méditerranée orientale et de l'individu de l'épave d'Uluburun, suivi de la correction de Bonferroni des matrices de comparaisons par pair.

Tableau 2 : Matrices de classification des individus par groupe avec le pourcentage de classement correcte associé.

Tableau 3 : Distances de Mahalanobis (D) et probabilité (*P*) associée entre la forme de la M_1 de l'individu de l'épave d'Uluburun et le centroïde des populations commensales de Méditerranée orientale

Figure 1 : Localisation de l'épave et principales cités-état et Empires de Méditerranée orientale dans la seconde moitié du 2ème millénaire av. J.-C.

Figure 2 : Relevé planimétrique de l'épave d'Uluburun (INA 1992) et localisation du m² O18 où fut découverte la mandibule.

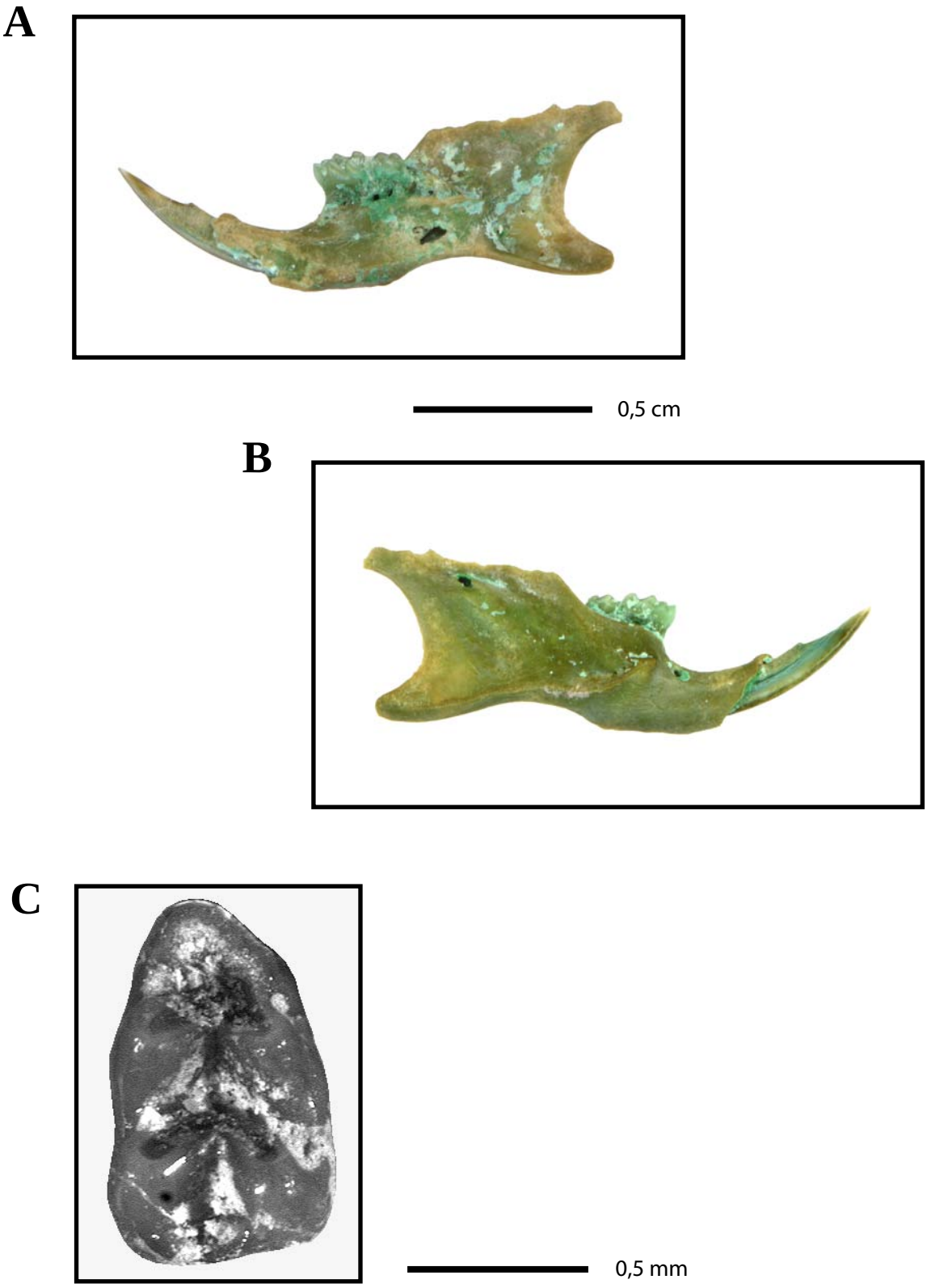


Figure 3 : **A -** Mandibule droite d'Uluburun en vue linguale ; **B -** Mandibule droite d'Uluburun en vue labiale ; **C -** M_1 droite d'Uluburun en vue occlusale

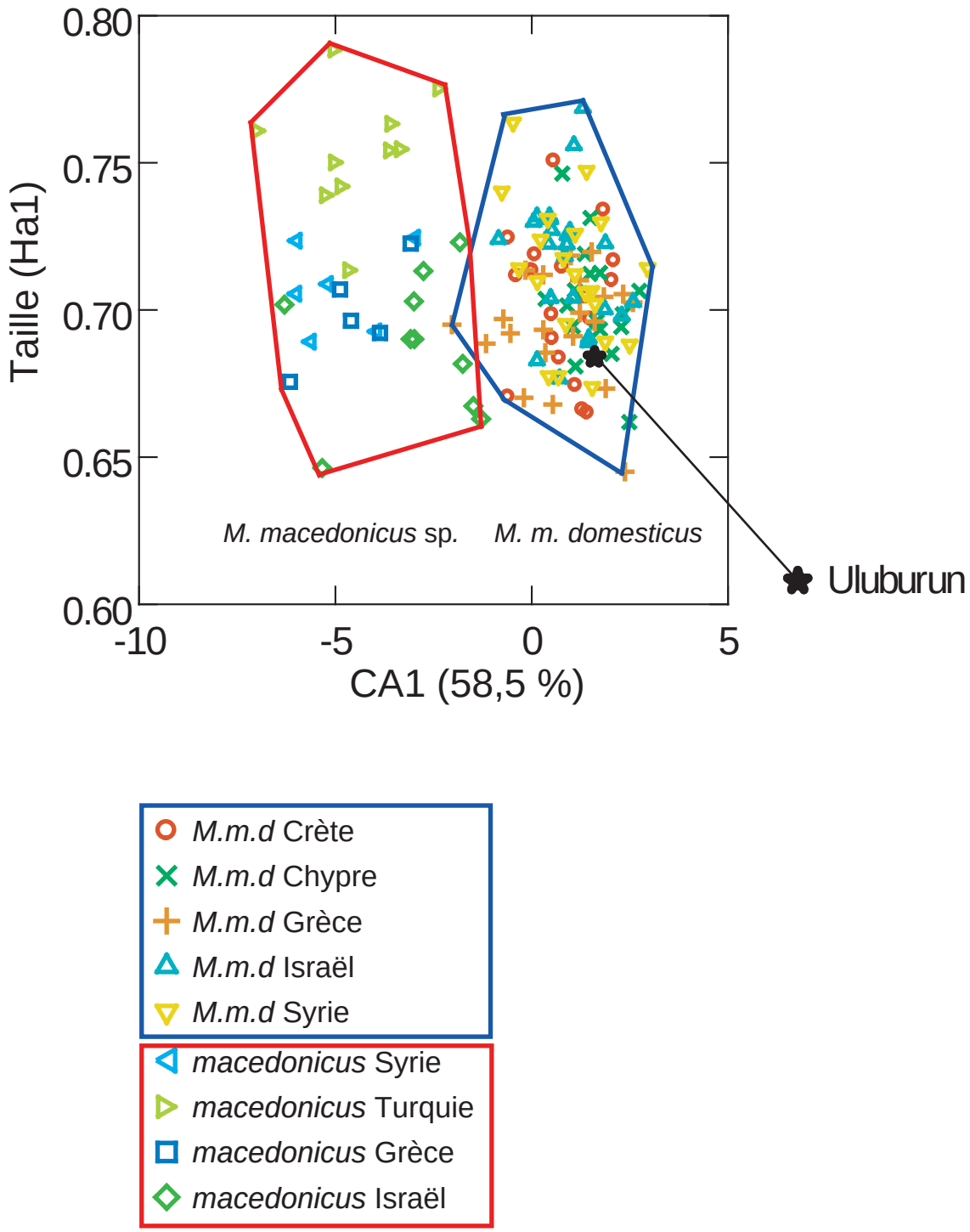


Figure 4 : Projection des M_1 selon les variables de taille centroïde (Ha1) et le premier axe de Forme (CA1) des souris sauvages (*macedonicus*) et commensales (*M.m.d*) actuelles du Bassin Méditerranéen oriental et de la souris fossile de l'épave d'Uluburun.

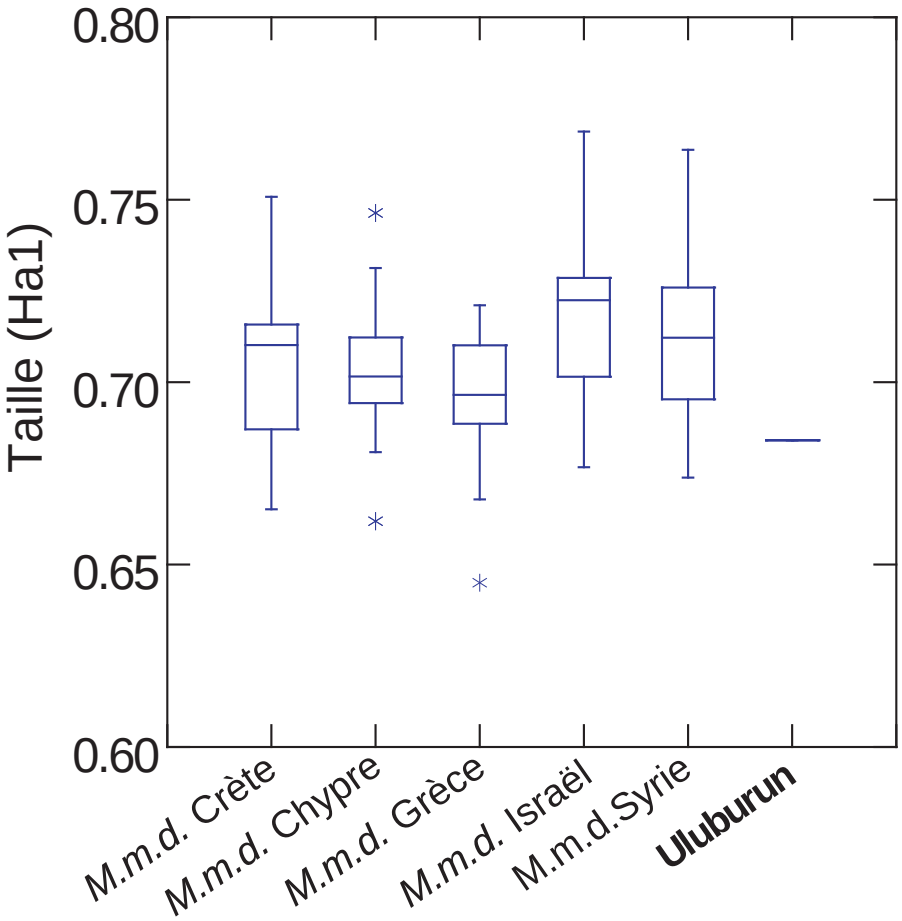


Figure 5 : Variation de la taille de la M_1 des populations de *Mus musculus domesticus* du référentiel, comparée à celle de la M_1 de la mandibule d'Uluburun.

Tableau 1 : ANOVA de la taille des M_1 des souris commensales de Méditerranée orientale et de l'individu de l'épave d'Uluburun, suivi de la correction de Bonferroni des matrices de comparaisons par pair.

Source	Sum-of-Squares	*ddl*	Mean-Square	F-ratio	*P*
Groupes	0.007	5	0.001	3.024	**0.013**

Correction de Bonferroni : Probabilité des matrices de comparaison par pair.

	M.m.d Crète	*M.m.d* Chypre	*M.m.d* Grèce	*M.m.d* Israël	*M.m.d* Syrie
M.m.d Crète	1.000				
M.m.d Chypre	1.000	1.000			
M.m.d Grèce	1.000	1.000	1.000		
M.m.d Israël	0.594	0.219	0.015	1.000	
M.m.d Syrie	1.000	1.000	0.205	1.000	1.000
Uluburun	1.000	1.000	1.000	1.000	1.000

	Uluburun
Uluburun	1.000

Tableau 2 : Matrices de classification des individus par groupe avec le pourcentage de classement correcte associé.

Matrice de classification

	M.m.d Crète	*M.m.d* Chypre	*M.m.d* Grèce	*M.m.d* Israël	*M.m.d* Syrie	% correct
M.m.d Crète	13	2	0	1	3	68
M.m.d Chypre	2	22	4	2	4	65
M.m.d Grèce	2	4	15	1	0	68
M.m.d Israël	0	2	2	14	5	61
M.m.d Syrie	2	4	0	2	13	62
Total	19	34	21	20	25	**65**

Matrice de classification par validation croisée (Jackniffe)

	M.m.d Crète	*M.m.d* Chypre	*M.m.d* Grèce	*M.m.d* Israël	*M.m.d* Syrie	% correct
M.m.d Crète	7	2	4	3	3	37
M.m.d Chypre	2	18	4	2	8	53
M.m.d Grèce	3	5	11	2	1	50
M.m.d Israël	3	3	2	8	7	35
M.m.d Syrie	5	5	0	4	7	33
Total	20	33	21	19	26	**43**

Tableau 3 : Distances de Mahalanobis (D) et probabilité (*P*) associée entre la forme de la M_1 de l'individu de l'épave d'Uluburun et le centroïde des populations commensales de Méditerranée orientale

	M.m.d Crète		*M.m.d* Chypre		*M.m.d* Grèce		*M.m.d* Israël		*M.m.d* Syrie	
	D	***P***	**D**	***P***	**D**	***P***	**D**	***P***	**D**	***P***
Uluburun	26.5	0	21.2	0.04	24.4	0.01	21.2	0.04	15.2	0.9

Liste des tableaux

Tableau 1 : Espèces, localités et effectifs des groupes de référence actuels de souris utilisés pour l'étude avec leur provenance géographique. ISE M2=Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier 2, MNHN=Muséum National d'Histoire Naturelle.

Tableau 2 : statistiques descriptives de la taille isométrique des M_1 (aire de l'harmonique 1) des différentes espèces de souris du bassin méditerranéen. CV=Coefficient de Variation, Min=Minima, Max=Maxima.

Tableau 3 : probabilités associées aux matrices de comparaison multiples de la taille (aire de l'harmonique 1) des différentes espèces de souris du bassin méditerranéen (ajustement de Bonferroni).

Tableau 4 : ANOVA sur la taille isométrique des M_1 et probabilité des matrices de comparaison multiples (ajustement de Bonferroni) pour les échantillons des espèces commensales de souris du bassin méditerranéen. *Cf.* table 1 pour les codes de groupe.

Tableau 5 : ANOVA sur la taille isométrique des M_1 et probabilité des matrices de comparaison multiple (ajustement de Bonferroni) pour les échantillons de *Mus macedonicus* sp. (MAC) de Bulgarie (BUL), Géorgie (GEO), Grèce, (GRE), Turquie (TUR), Syrie (SYR), Israël (ISRL), Irak et Iran. *Cf.* table 1 pour les codes de groupe.

Tableau 6 : Effectifs des M_1 de *Mus musculus domesticus*, en Nombre de dents (ND) et Nombre Minimum d'individus (NMI), des gisements archéologiques de Monte di Tuda et Santa Maria Lavezzi.

Tableau 7 : ANOVA sur la taille isométrique des M_1 de *M.m.domesticus* et probabilité des matrices de comparaison multiples (ajustement de Bonferroni) entre les échantillons actuels (France, Italie, Sardaigne, Corse, Piana) et sub-fossiles (Lavezzi (LAV C2 C4) et Monte di Tuda par couche (Tuda 1A, 1B, 1C…)

Tableau 8 : ANOVA sur la taille isométrique des M_1 de *M.m.domesticus* de Monte di Tuda et probabilité associée aux matrices de comparaison multiple (ajustement de Bonferroni) entre les couches sédimentaires (1A, 1B, 1C, 1D, 2AB et 4E).

Tableau 9 : Effectifs en ND (Nombre de Dents) des individus par échantillons sédimentaires (S) effectués tout les 2/3 cm le long de la séquence stratigraphique du Monte di Tuda (MT) (Vigne et Valladas (1996)).

Tableau 10 : Nombre Minimum d'Individus (NMI) par localité ayant livré des pelotes de réjection de chouette effraies et de piégeage (Khirokitia) (*cf.* fig. 18 pour localisation)

Tableau 11 : Description des deux individus piégés

Tableau 12 : Définition des catégories spécifiques d'après Auffray *et al*. (1990)

Tableau 13 : A : Matrice de classification entre les souris commensales (*M. m. domesticus*) et sauvages (*M. cypriacus*) actuelles, avec leur pourcentage de classement correct. B : matrice de classification par validation croisée (Jackknife)

Tableau 14 : Effectifs et fréquences relatives (%) entre *M.m.d*omesticus et *Mus cypriacus* par localité avec les catégories spécifique afférentes (*cf.* Tabl. 9).

Tableau 15 : inventaire des M_1 par sites en nombre de dents (ND) et en nombre minimum d'individus (NMI).

Tableau 16 : ANOVA sur la taille isométrique des M_1 actuelles (MDGRE=*M.m.domesticus* Grèce, MMmacGEO=*M.m.macedonicus* de Géorgie) et Pléistocènes avec les probabilités des matrices de comparaisons multiples (ajustement de Bonferroni). MDGRE=*M. m. domesticus* de Grèce et MMmacGEO=*M.m.macedonicus*.

Tableau 17 : A : Matrice de classification des individus au sein des groupes qui serviront de modèle pour l'assignation des individus fossiles d'El Wad, avec le pourcentage de classement correct. B : matrice de classification par validation croisée (Jackknife).

Tableau 18 : Matrice de classification avec pourcentage de classement correct (A). Matrice de classification par validation croisée (Jackknife) (B).

Liste des figures

Figure 1 : *Eomaia scansoria* (Zhe-Xi Luo).

Figure 2 : A - Pendeloque en pierre scultptée à tête de rongeur d'El Kowm 2. B - Figurine en picrolite de la phase moyenne de Shillourokombos représentant une "souris" en vue latérale.

Figure 3 : A - Répartition géographique des cinq taxons européens. B - Distribution géographique des sous-espèces commensales.

Figure 4 : Arbre de parcimonie de l'ADNmt des souris commensales.

Figure 5 : Diffusion chronologique du Néolithique en Europe avec les aires culturelles majeures.

Figure 6 : Critères morphométriques et morphoscopiques de discrimination interspécifique du genre *Mus*. A - Coefficient zygomatique (CZ=A/B), B - longueur de la rangée dentaire inférieure (RDI). C - morphologie de la M1 de *M. m. domesticus* (droite) et de *Mus spretus* (gauche) et localisation du tubercule E (tE) et du cuspide vestigiel 1 (c1).

Figure 7 : Principales mesures crâniennes discriminant les cinq taxons de *Mus* d'Europe en traitement multivarié : LCb-Longueur condylobasale, LB-Longueur basale, LN-Longueur de l'os nasal, LaR-Largeur du rostre, LaC-Largeur du crâne selon les bulles tympaniques, LaZ-Largeur zygomatique, hC-hauteur de la boîte cânienne, LD-Longueur du diastème.

Figure 8 : A - Assemblage archéologique (PPNB) de muridés (triés) comprenant des restes du squelette crânien et appendiculaire. B - pièces extraites de A afin de mesurer l'état de fragmantation des parties craniennes.

Figure 9 : A - Principe des transformées de Fourier. B - Paramétrisation d'un contour de M1 en 2 dimensions.

Figure 10 : A - Quantification de l'erreur de mesure en fonction du rang de l'harmonique. B - Information cumulée (Power) en fonction du rang de l'harmonique. C - Reconstitution d'un contour par ajout successif d'harmoniques.

Figure 11 : Localisation des échantillons de M1 étudiés dans ce chapitre.

Figure 12 : Distribution de la taille de la M1 de *M. m. domesticus*, *Mus spretus* et *Mus macedonicus* sp.

Figure 13 : Variation de la forme du contour de la M1 des espèces du genre *Mus* dans le Bassin Méditerranéen selon les 3 premiers axes canoniques de l'AFD faite sur les coefficients de Fourier. A - Premier plan canonique (CA1/CA2), B - Deuxième plan canonique et C - Troisième plan canonique (CA1/CA3).

Figure 14 : Variation de la forme du contour de la M1 des populations commensales du Bassin Méditerranéen, du Danemark et d'Iran sur les axes canoniques de l'AFD. A - Premier plan canonique, B - Deuxième plan canonique.

Figure 15 : Différenciation du contour de la M1 entre *M. m. domesticus* (France et Italie) et *M. m. musculus* (Danemark) par AFD. Représentation des contours moyens représentant chaque localité.

Figure 16 : Différenciation de forme des contours de la M1 des souris commensales d'Iran.

Figure 17 : A, B - Différenciation des contours dentaires chez *M. m. domesticus* dans le Bassin Méditerranéen d'après l'AFD. C - Projection bivariée des variables de taille (aire de Ha1) et de forme (CA1) des M1 de *M. m. domesticus* (insulaires et continentaux) du Bassin Méditerranéen.

Figure 18 : Différenciation des contours de M1 chez *Mus macedonicus* sp. entre les individus génétiquement typés des populations du clade A (Bulgarie, Géorgie et Grèce) et celle du clade B (Israël).

Figure 19 : A - Localisation des échantillons analysés. B - Différenciation de la forme du contour des M1 de *Mus macedonicus* dans son aire de répartition géographique. C - Projection de la moyenne des scores par localité.

Figure 20 : Différenciation de la forme du contour des M de *Mus spretus* dans son aire de répartition géographique. A - Sur le plan factoriel CA1/CA2 sont projetés les contours moyens des localités avec, pour chaque consensus, la mise en évidence des caractères distinctifs détaillés dans le texte. B - Plan factoriel CA1/CA3.

Figure 21 : Dendrogramme construit à partir des distances euclidiennes calculées sur la moyenne des coefficients de Fourier par groupes géographiques. La méthode d'agglomération est effectuée selon l'algorithme UPGMA. (*Mus musculus domesticus, Mus musculus musculus, Mus musculus* sp., *Mus macedonicus spretoides, Mus macedonicus macedonicus, Mus macedonicus* sp., *Mus spretus*)

Figure 22 : A - La Corse dans le contexte tyrrhénien. B - Localisation du gisement du Monte di Tuda (Olmetta-di-Tuda). C - Localisation de l'archipel des Lavezzi et de Piana (Bonifacio).

Figure 23 : Variation de la forme du contour de la M1 des populations actuelles et sub-fossiles de *M. m. domesticus* dans le bassin occidental de la Méditerranée sur les axes canoniques de l'AFD. Les symboles correspondent aux moyennes des groupes. A - Plan factoriel CA1/CA2. B - Plan factoriel CA1/CA3.

Figure 24 : Diagramme bivarié entre la forme (CA1) et la taille (Ha1) du contour de la M1 des populations actuelles et sub-fossiles de *M.m. domesticus* dans le bassin occidental de la Méditerranée.

Figure 25 : Fluctuation de la forme de la M1 selon les moyennes des scores sur l'axe 1 par couche.

Figure 26 : Fluctuation de la taille de la M1 selon les moyennes de l'aire de l'harmonique 1 par couche.

Figure 27 : Fluctuation de la forme (PC1) et de la taille (Ha1) de la M1 par échantillon sédimentaire le long de la séquence stratigraphique de Monte di Tuda.

Figure 28 : A - Chypre dans la Méditerranée orientale. B - Localisation des sites à pelotes de chouettes effraies et de piégeage à Chypre.

Figure 29 : Variation de la forme de la M1 des souris actuelles du bassin oriental de la Méditerranée (*M. m. domesticus*, *M. macedonicus* sp., *M. macedonicus macedonicus* (Mac A) et *M. macedonicus spretoides* (Mac B)) et des individus de Chypre issus de piégeage (Khirokitia) et de pelotes de réjection (Kourion).

Figure 30 : Variation de la taille des M1 de *M. m. domesticus* actuelle du bassin orientale de la Méditerranée comparée à celle de Khirokitia (Chypre).

Figure 31 : Vue de la localité du piégeage n°1.

Figure 32 : Variation de la forme des M1 des souris sauvages actuelles et de *Mus cypriacus.*

Figure 33 :AFC entre la proportion de *M. m. domesticus* et de *M. cypriacus* et les caractéristiques écologiques de l'aire de chasse de la chouette effraie pour chaque localité. Projection des individus (localités à pelotes) et des contributions des variables (catégorie spécifique, écologie du terrain de chasse de la chouette effraie) sur les axes : A - F1*F2 de l'AFC. B - F2*F3.

Figure 34 : Localisation des sites archéologiques et paléontologiques étudiés.

Figure 35 : Projection des collections archéologiques et paléontologiques de muridés sur une chronologie climatique et culturelle.

Figure 36 : Variation de la taille des M1 des fossiles de Crète (Gerani et Liko), de Chypre (Pyla) et de Grèce (CH4) comparée à celle des espèces actuelles de la même origine géographique.

Figure 37 : Différenciation de la forme des M1 entre les fossiles Pléistocènes et les espèces actuelles d'après l'AFD sur les coefficients de Fourier. A - Plan factoriel F1*F2. B - Plan factoriel F1*F3.

Figure 38 : Différenciation de la forme des M1 entre les individus des gisements Pléistocènes du Péloponnèse (Choremi (CH4) et Thoknia (TH4)) et les espèces actuelles selon les deux premiers axes de l'AFD sur les coefficients de Fourier.

Figure 39 : A - Projection bivariée de la taille (Ha1) et de la forme (CA1) de la moyenne des individus par gisements pléistocènes de Chypre (Pyla) de Grèce continentale (CH4) et de Crète (Gérani et Liko). B - Diagramme de dispersion de la taille des M1 dans les gisements pléistocènes.

Figure 40 : Comparaison visuelle de la forme de la M1 de *Mus bateae* (in Mahew 1977, pl.1, fig.10) et d'un individu du gisement de Choremi 4.

Figure 41 : Projection bivariée de la variable de forme (axe 1 de l'ACP sur les coefficients de Fourier non-normés) et de taille (log de l'aire de Ha1) des M1 de Pyla 4 (Chypre).

Figure 42 : Différenciation de la forme des M1 de Méditerranée orientale et des fossiles de Pyla. A - Plan factoriel F1*F2 de l'AFD. B - Plan factoriel F1*F3 de l'AFD. C - Dendrogramme construit sur les distances euclidiennes selon l'algorithme UPGMA.

Figure 43 : Visualisation des formes dentaires.

Figure 44 : Variation de la forme de la M1 des individus d'El Wad et des souris actuelles de la partie orientale de l'aire circum-méditerranéenne d'après l'AFD sur les coefficients de Fourier.

Figure 45 : Variation de la forme de la M1 sur les deux premiers axes canoniques de l'AFD des souris sauvages actuelles du continent (*M. m. domesticus* et *Mus macedonicus*) et de Chypre (*Mus cypriacus*) et des souris fossiles des gisements paléontologique (Pyla) et archéologique (Akrotiri).

Figure 46 : Spectre micromammalien simplifié (retrait des espèces dont le NMI est inférieur à 2) des sites du Néolithique précéramique de Syrie.

Figure 47 : A - Localisation des sites archéologiques du Proche Orient utilisés comme référence continentale pour le premier millénaire de l'implantation de la souris à Chypre. B - Localisation des sites de Chypre (Holocène, Pléistocène moyen). C - Position chronologique des sites holocènes traités. Kmyl = Kissonerga Mylouthkia.

Figure 48 : Différenciation des formes du contour dentaire des M1 selon l'AFD sur les coefficients de Fourier elliptique des individus fossiles et des deux espèces actuelles de souris à Chypre. A - Plan factoriel CA1/CA2. B - Plan factoriel CA1/CA3.

Figure 49 : Représentation sur un axe de temps des variables de forme (PC1) et de taille (Ha1) des contours dentaires des souris actuelles (Chypre) et fossiles du Proche Orient.

Résumé :

Le commensalisme de la souris et les sociétés néolithiques méditerranéennes

Nous voulions déterminer les facteurs de l'anthropisation impliqués dans le commensalisme de la souris, selon une approche phylogéographique et historique.
La quantification de la variabilité actuelle des morphologies dentaires (analyses de Fourier) du genre *Mus* en Méditerranée a montré qu'il est possible de discriminer les espèces et sous-espèces du genre à partir du matériel fossile et qu'elle pouvait être un marqueur des flux géniques.
L'application archéozoologique nous a permis d'identifier l'émergence des pratiques de l'économie agricole néolithique (stockage des grains, champs cultivés…) au Proche-Orient comme le facteur déterminant dans l'adaptation de la souris à la niche commensale.
Enfin, nous avons montré que la souris domestique colonisa la Méditerranée occidentale lors de l'intensification conjointe des échanges et de l'urbanisation du premier millénaire av. J.-C., lui permettant de surmonter les barrières écologiques et génétiques qui, auparavant, empêchaient son invasion.

Mots-clefs : *Mus musculus*, Commensalisme, Invasion biologique, Morphométrie géométrique, Systématique, Phylogéographie, Evolution insulaire, Néolithique, Navigation ancienne, Agriculture, Anthropisation.

Abstract:

The house mouse commensalism and the Neolithic societies of the Mediterranean area

We aimed to determine the factors of the anthropisation involved in the mouse commensalism, using both phylogeographical and historical approaches.
The quantification of the variability in the molar shape (Fourier analyses) of Mediterranean mice species showed that it is possible to separate species and sub-species of the genus using dental morphology and that this variability might be a marker of genes flow.
Zooarchaeological analyses allowed us to identify the emergence of Neolithic farming practices (seeds storage, cultivated fields …) in the Near East as the determining factor for the adaptation of the mouse to the commensal niche.
Finally, we showed that the house mouse colonized the western Mediterranean during the intensification of both exchanges and urbanization in the first millennium BC, allowing it to overcome the ecological and genetic barriers which, previously, prevented its invasion.

Key-words: *Mus musculus*, Commensalism, Biological invasion, Geometric Morphometric, Systematic, Phylogeography, insular evolution, Neolithic, Ancient sailing, Anthropisation

Discipline : Archéologie environnementale

Equipe d'accueil : UMR 5197 « Archéozoologie, histoire des sociétés humaines et des peuplements animaux » - Muséum national d'Histoire naturelle - USM 303 Département Ecologie et gestion de la biodiversité - 55 rue Buffon, 75005 Paris - France