

Les loups (*Canis lupus*) de l'Igue du Gral : bilan de l'analyse taphonomique et paléontologique

Myriam BOUDADI-MALIGNE¹ & Jean-Christophe CASTEL²

¹ CNRS PACEA – UMR5199, Allée G. St Hilaire B2, CS 50023, F-33615 Pessac Cedex ;
myriam.boudadi-maligne@u-bordeaux.fr

² Laboratoire d'Archéozoologie, Muséum d'histoire naturelle de Genève, C.P. 6434, CH-1211 Genève 6, Suisse ;
jean-christophe.castel@geneve.ch

Résumé

Les ossements de loups découverts dans l'aven (NR = 878 ; diverticule exclu NR = 90) ont fait l'objet depuis le début des fouilles, d'une étude visant d'une part à caractériser d'un point de vue paléontologique la population lupine identifiée et d'autre part, à discuter du comportement de cette espèce dans ce contexte particulier. Cette «population» (11 individus) revêt un intérêt majeur dans l'étude de l'évolution de la lignée des loups au cours du Pléistocène. En outre, du fait de leur ancienneté (ca 19 ka calBP), les loups de l'Igue du Gral constituent une population de comparaison de référence pour discuter de la domestication de cette espèce.

Mots-clés

Carnivores, Pléniglaciaire supérieur, biométrie, répartition spatiale, traces.

Abstract

Wolves (*Canis lupus*) from Igue du Gral: results of the taphonomic and paleontological studies.- The wolves bones discovered in the pit-fall (NR = 878 ; diverticulum excluded NR = 90) have been studied since the beginning of the excavations to characterize the cave's lupine population from a paleontological point of view and to discuss the behavior of this species in this particular context. This "population" (11 individuals) is of major interest in the study of the evolution of the wolf lineage during the Pleistocene. Moreover, because of their antiquity (ca 19 ka calBP), the wolves from the Igue du Gral constitute a reference comparison population for discussing the domestication of this species.

Keywords

Carnivores, Late Pleniglacial, biometry, spatial distribution, marks.

1. MÉTHODES ET CORPUS D'ÉTUDE

Les restes de loups font, depuis le début des opérations de terrain à l'Igue du Gral, l'objet d'une étude spécifique annuelle (voir Castel, 2001, 2005 ; Castel & Coumont, 2003 ; Castel & Boudadi-Maligne, 2007 ; Boudadi-Maligne & Castel, 2008, 2009, 2010, 2011) et ont constitué une des principales populations d'études dans le cadre du travail doctoral mené par la première auteure de ce chapitre (Boudadi-Maligne, 2010). Le matériel issu des fouilles dans les différents secteurs de l'aven a pu être isolé et étudié au fur et à mesure des campagnes de terrain grâce à l'important travail de détermination effectué chaque année par les deux auteurs ainsi que par M.-P. Coumont et J.-B. Mallye. Par ailleurs, tout au long de la dernière campagne triennale, un tri systématique des

refus de tamis a été effectué en collaboration avec J.-B. Mallye. Ce travail nous a permis de quasiment doubler le nombre de restes de loup, passant de 460 restes déterminés en 2007 à 878 aujourd'hui (diverticule exclu, NR = 90).

Ces restes ont fait l'objet de plusieurs types d'analyses visant à caractériser d'un point de vue paléontologique les individus en présence (détermination de l'âge et du sexe, analyses morphométriques en uni-, bi- et multivariées).

Il apparaissait par ailleurs indispensable de se questionner sur la place des loups dans l'aven. En effet, si la majeure partie des pièces se rapportant au loup (82,4%) provient du secteur arrière de la salle principale (Fig. 1), cela ne semble pas être le cas pour les autres vestiges. Cette répartition préférentielle dans le secteur du fond n'est en effet pas équivalente à celle de l'ensemble du

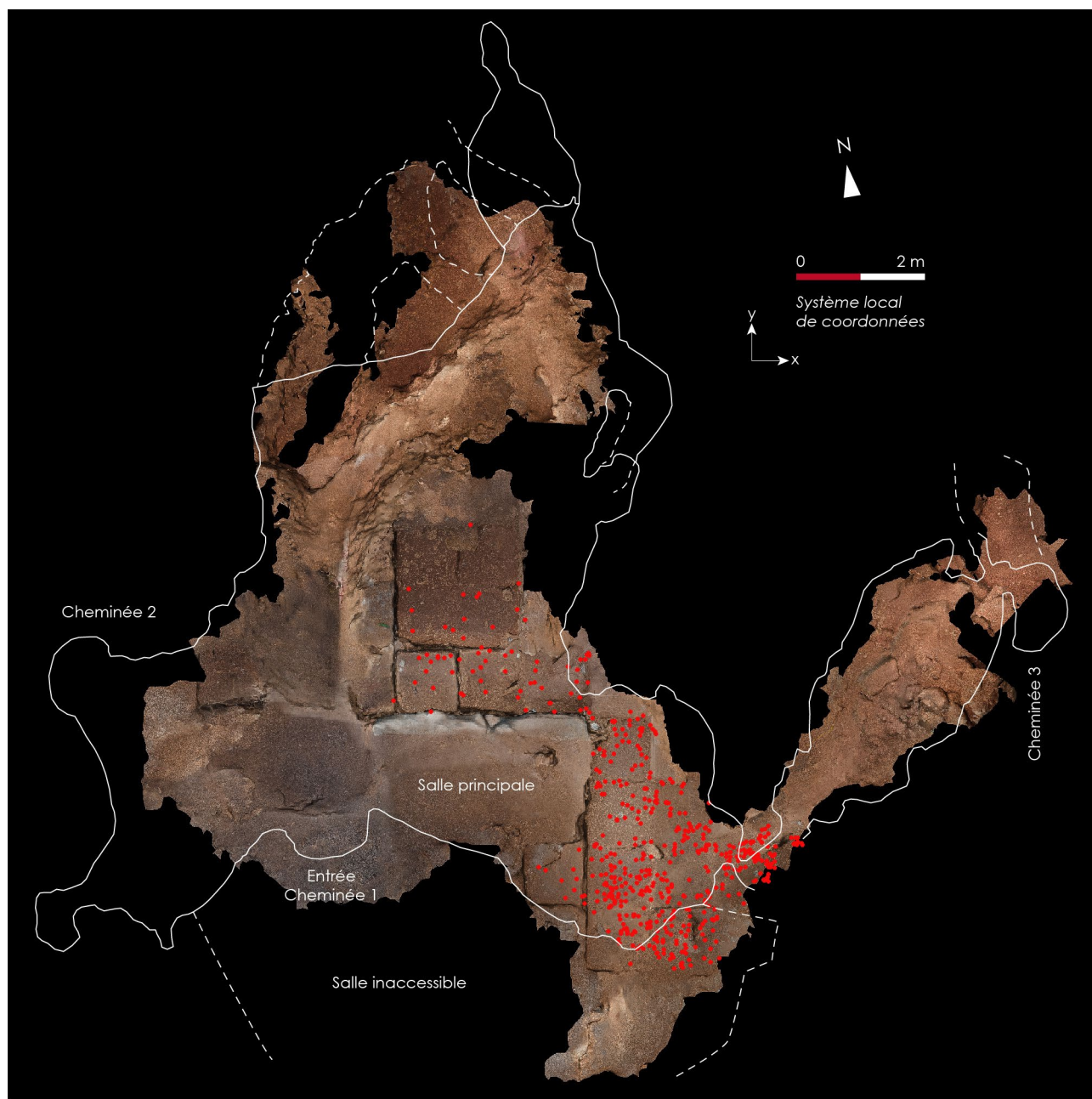


Fig. 1 : Projection nadirale des restes de loups (*Canis lupus*) coordonnés dans l'aven. Orthophoto © GetInSitu

matériel récolté ni à celle des autres taxons majoritaires représentés dans l'aven. Pour le renne, le cheval, le bison ou le lièvre, la répartition des restes entre les deux secteurs de l'aven est beaucoup plus équilibrée et proportionnelle au nombre de pièces total recueillies dans ces deux zones. Ainsi, 40 % du matériel de l'Igue du Gral provient du secteur arrière de l'aven. Cette proportion est de 37 % pour le renne, 43,8 % pour le cheval, 37,9 % pour le bison et 39,1 % pour le lièvre. La surreprésentation du loup dans le secteur du fond résulte donc probablement de modalités d'accumulation différentes de celles des autres espèces. Pour tenter de répondre à cette

problématique, une série d'analyses spatiales de la répartition des restes de loups, des raccords effectués sur ces derniers et des traces de manducation observables sur les loups eux-mêmes ainsi que sur les ongulés, ont été menées.

2. LES RESTES DE LOUPS

Sur la base des 878 restes se rapportant au loup, la présence d'au moins 11 individus (tous ensembles et secteurs confondus) peut être mise en évidence. Ces derniers

ont été identifiés sur la base des troisièmes incisives supérieures droites combinées à la présence de dents déciduales dans les couches inférieures du secteur avant (Fig. 2). Parmi les onze individus dénombrés, toutes les classes d'âge sont représentées. Outre le très jeune individu représenté par ses dents de laits, un jeune adulte est représenté par des dents définitives à la cavité pulpaire ouverte et plusieurs ossements du squelette post-crânien non épiphysés. Cinq adultes, trois adultes matures et un très vieil individu sont également présents.

Le tableau des décomptes obtenu à partir de l'ensemble de ces éléments (Tabl. 1) montre un pourcentage de survie élevé de différentes parties anatomiques, notamment pour les restes dentaires et les deux premières vertèbres cervicales, attestant d'une bonne conservation générale du matériel. Même s'il n'est pas étonnant d'obtenir de tels pourcentages en contexte d'aven (Coumont, 2006), ceci démontre que l'on a, à l'Igue du Gral, une bonne préservation générale du matériel. Les pourcentages les plus faibles (inférieurs à 15 %) sont observés pour les parties les plus fragiles, les moins bien déterminables au niveau spécifique (cas des fragments de côtes) ou celles de petites dimensions (vertèbres caudales, petits os du carpe et du tarse, sésamoïdes). A l'image des autres taxons, les crânes de loup sont mal conservés. Il est fort probable que dans ce contexte, la pression des sédiments ait conduit à l'écrasement de ces parties au demeurant fragiles ou que soumis aux altérations de surface, ils aient été en majorité dégradés. Au cours de la campagne 2010, plusieurs fragments crâniens découverts dans le secteur arrière, dans le carré M49 témoignent de cette dégradation. (Fig. 3). En effet, malgré le fait qu'il ne soit pas possible de remonter ces six éléments ensemble, leur forte proximité (au maximum 27 cm entre les plus éloignés)

ainsi que les dimensions et stade d'usure des dents, laissent à penser que ces fragments appartiennent à un seul et même individu. Il s'agirait alors du crâne le plus complet dont nous disposons pour le gisement.

3. UNE OU PLUSIEURS POPULATION(S) DE LOUPS DANS L'AVEN ?

La question de l'appartenance des 11 individus à un même groupe biologique, ou population, est centrale. Elle est d'autant plus inévitable dans le contexte du Gral où nous sommes face à des dépôts accumulés sur plus de 20 000 ans qui illustrent potentiellement l'évolution d'une même espèce sur cette longue période. Nous avons donc fait le choix, en amont de l'étude paléontologique classique, de mener une analyse de la répartition altitudinale des restes de loup dans l'aven en fonction des raccords effectués et du gabarit estimé des différents individus.

3.1. Les loups du diverticule

Fouillé en 2009 et 2010, le diverticule qui se développe en prolongation à l'est de la cavité a livré plusieurs centaines de restes osseux et dentaires. Parmi ces éléments, de nombreux restes de *Canis* (NR = 90) ont été identifiés. Nous n'avons, jusqu'à présent, pas développé d'analyse proprement dite autour de ce matériel, car ce secteur de fouille n'est pas relié au reste de la zone de fouille dont il est distant d'au moins 6 mètres et nous disposons donc de trop peu d'informations chronologiques ou taphonomiques concernant cette accumulation.

Malgré plusieurs échecs lors des premières tentatives de datation de la faune découverte dans le diverticule, nous

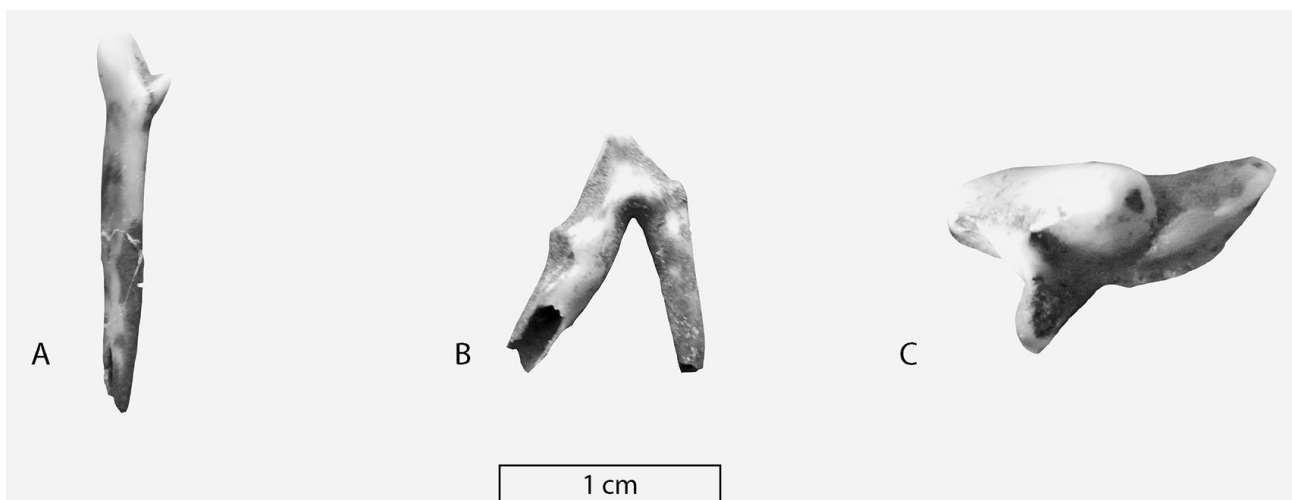


Fig. 2 : Dents déciduales de louveteau retrouvées au tamisage en 2010 et 2011 dans le secteur avant de l'aven. A : troisième incisive inférieure lactéale droite (Ldi3) R46-1385, z moy : 300 cm ; B : seconde déciduale inférieure (Ld2) R46-1222, z moy : 290 cm ; C : troisième déciduale supérieure gauche (Ud3) R47-1759, z moy : 300 cm.

Tableau 1 : Décomptes obtenus sur les restes de loup. Nombre de restes (NR), Nombre minimum d'individus de combinaison (NMic), quantité spécifique (Qsp), nombre minimum d'éléments (MAU) et pourcentage de survie.

Parties anatomiques	NRD	NMI c	NME	Qsp	MAU	% survie
Maxillaires et dents supérieures isolées	81	11	16	2	8,0	72,7
Mandibules et dents inférieures isolées	80	8	16	2	8,0	72,7
Os hyoïde	8	3	3	1	3,0	27,3
Crânes	16	4	4	1	4,0	36,4
Atlas	7	7	7	1	7,0	63,6
Axis	7	7	7	1	7,0	63,6
Cervicales (autre que C1 et C2)	17	3	17	5	3,4	30,9
Thoraciques	25	3	23	13	1,8	16,1
Lombaires	17	3	17	7	2,4	22,1
Sacrum	3	2	2	1	2,0	18,2
Caudales	26	2	26	17	1,5	13,9
Côtes	38	2	36	26	1,4	12,6
Sternèbres	7	2	7	7	1,0	9,1
Scapula	9	4	8	2	4,0	36,4
Humérus	20	6	11	2	5,5	50,0
Radius	19	5	9	2	4,5	40,9
Ulna	24	6	10	2	5,0	45,5
Capitulum	9	7	9	2	4,5	40,9
Scapholunatum	4	2	4	2	2,0	18,2
Pisiforme	8	4	8	2	4,0	36,4
Hamatum	4	3	4	2	2,0	18,2
Triquetrum	5	3	5	2	2,5	22,7
Trapézoïde	2	2	2	2	1,0	9,1
Métacarpiens	44	5	40	10	4,0	36,4
Coxal	13	5	8	2	4,0	36,4
Fémur	15	4	8	2	4,0	36,4
Sésamoïdes supra condylaires	2	1	2	4	0,5	4,5
Patella	6	4	6	2	3,0	27,3
Tibia	18	5	7	2	3,5	31,8
Fibula	8	3	5	2	2,5	22,7
Calcaneus	12	6	11	2	5,5	50,0
Talus	6	3	6	2	3,0	27,3
Cuboïde	4	3	4	2	2,0	18,2
Naviculaire	9	5	9	2	4,5	40,9
Cunéiforme 1	2	2	2	2	1,0	9,1
Cunéiforme 2	1	1	1	2	0,5	4,5
Cunéiforme 3	9	6	9	2	4,5	40,9
Métatarsiens	35	7	32	8	4,0	36,4
Phalanges 1	66	4	66	16	4,1	37,5
Phalanges 2	55	3	55	20	2,8	25,0
Phalanges 3	45	3	45	20	2,3	20,5
Métapodes indéterminés	27	2	-	-	-	-
Baculum	1	1	-	-	-	-
Fragments dents	5	1	-	-	-	-
Cartilage	3	1	-	-	-	-
Sésamoïdes	56	2	-	-	-	-
TOTAL	878				MAU = 8	NMI = 11

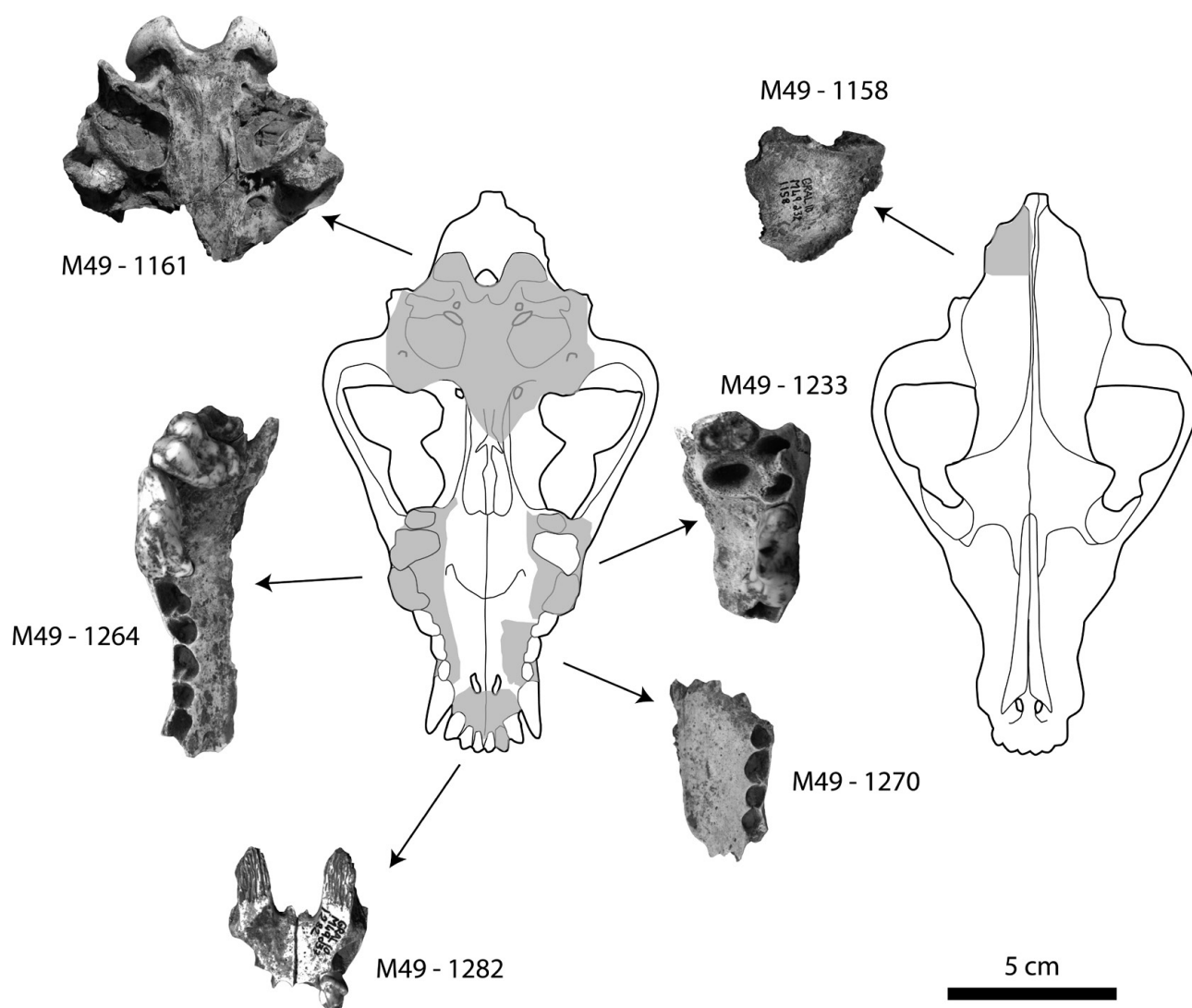


Fig. 3: Igue du Gral: Restes crâniens de loup (*Canis lupus*) découverts en 2010 dans le carré M49. Sur les schémas, apparaissent en grisé les parties retrouvées. L'échelle indiquée s'applique à l'ensemble des éléments photographiés.

avons pu obtenir une date directe sur le fragment mésial de l'hémi-mandibule gauche attribuée à un jeune adulte (Fig. 4C). Le résultat : $15\,850 \pm 80$ BP (soit 19368-18901 calBP IntCal13) est extrêmement proche des deux datations obtenues sur les loups des secteurs avant et arrière de l'aven ($16\,260 \pm 70$ BP, soit 19897-19432 calBP IntCal13 et $15\,840 \pm 100$ BP, soit 19205-18965 calBP IntCal13).

Il semble donc, en l'état actuel de nos investigations dans ce secteur de l'aven et sur la base de nos données biométriques et radiométriques, que les restes de loups provenant des dépôts du diverticule puissent être considérés comme sub-contemporains de ceux retrouvés dans les secteurs avant et arrière de l'aven.

Pour participer à la caractérisation du diverticule et tenter d'établir un lien avec les secteurs de la salle principale,

des remontages systématiques ont été testés sur les restes de loup. Aucun remontage (raccords, appariements ou restitutions articulaires) n'a pu être effectué. Les restes des deux loups décomptés dans ce secteur appartiennent à un jeune adulte (épiphyse distale d'ulna et dents définitives tout juste en place, Fig. 4C) et à un adulte présentant une pathologie osseuse importante au niveau du membre antérieur droit (Fig. 4A, B).

Sur cette base de remontages, nous disposons donc de trop peu d'arguments pour soutenir la possibilité d'un lien entre la faune du diverticule et celle de la salle principale. L'analyse des données biométriques peut constituer une piste permettant de discuter de l'homogénéité de l'ensemble des restes de loup découverts dans le gisement. Nous ne disposons toutefois que de très peu de données biométriques sur le matériel du diverticule. Les

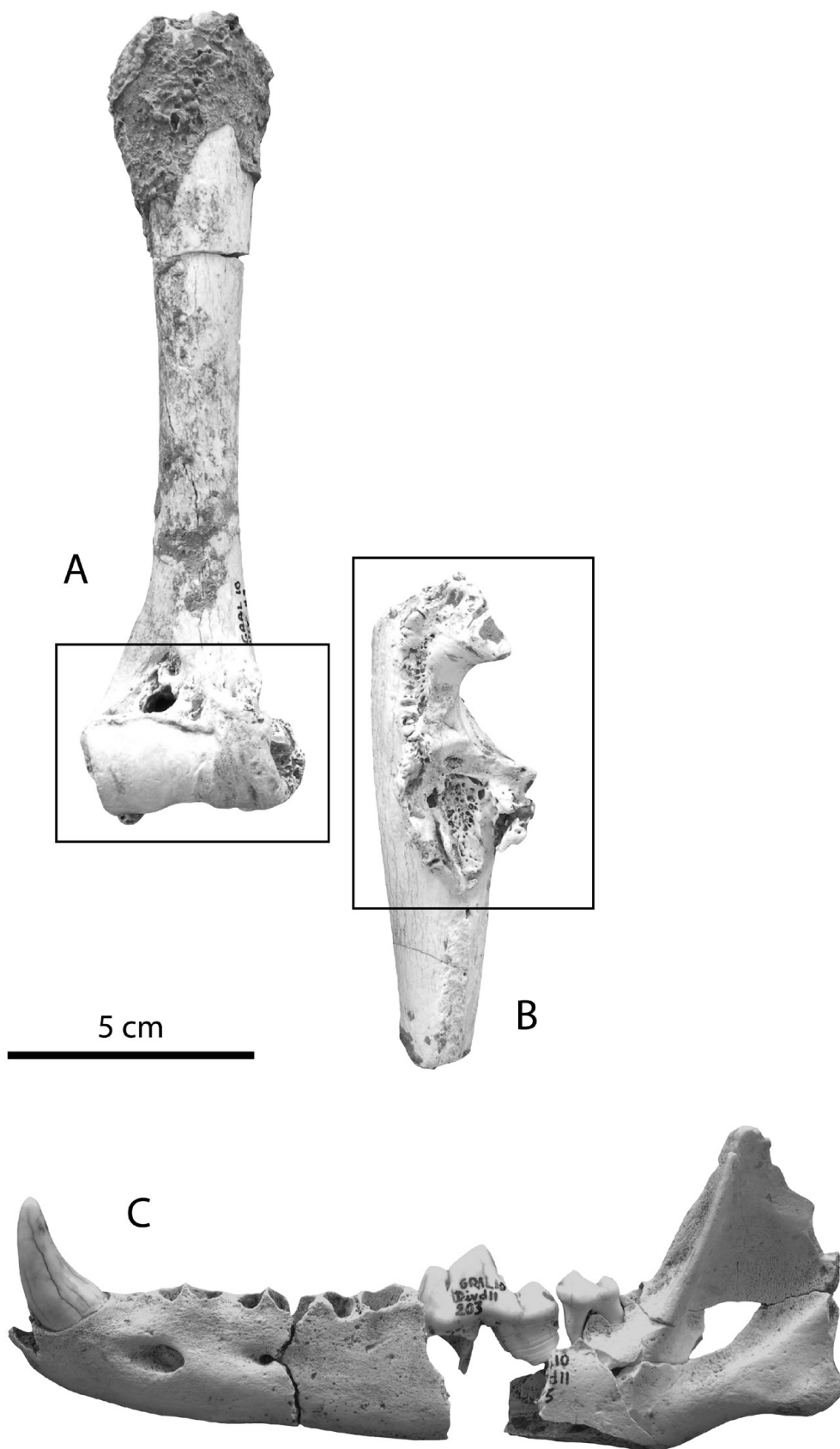


Fig. 4: Restes de loups (*Canis lupus*) provenant du diverticule. A: Humérus droit présentant une pathologie au niveau de l'articulation distale (encadré); B: Ulna droite présentant une pathologie au niveau de l'articulation proximale (encadré); C: Hémimandibule gauche de jeune adulte.

dimensions de la carnassière inférieure et des métapodes retrouvés dans le diverticule entrent dans la variabilité des éléments retrouvés dans les autres secteurs.

Eu égard à la déconnexion de ce sondage avec le reste du site, et pour rester cohérents avec les études menées sur les autres taxons, nous avons pour le moment choisi de garder le matériel provenant de ce secteur à part. Les 90 restes identifiés ne seront donc pas considérés pour la suite de ce travail.

3.2. Apport de l'analyse spatiale

L'analyse spatiale de la répartition du loup dans les dépôts tendait, jusqu'en 2010, à démontrer qu'il devenait de plus en plus discret, jusqu'à totalement disparaître au fur et à mesure que la fouille progressait à travers les dépôts du secteur avant de l'aven (voir Fig. 5 et Boudadi-Maligne, 2010). Cette distribution altitudinale des restes de *Canis* sur l'ensemble des secteurs fouillés ne permettait cependant pas de mettre en évidence plusieurs concentrations ou nappes de vestiges relevant d'accumulations nettement séparées dans le temps (Fig. 5). Les datations obtenues sur deux restes de loup provenant des secteurs avant

et arrière tendaient par ailleurs à indiquer que l'accumulation de l'ensemble des restes se rapportant au loup a pu se faire dans un temps relativement court à l'échelle du Pléniglaciaire supérieur (*i.e.* entre 18 850 et 19 900 calBP, Fig. 5). En terme de spectre faunique, les restes de loup sont associés aux quelques restes de saïga identifiés et à un fond constitué de renne + cheval + bison + chocard + lièvre. Cette association, inédite dans la stratigraphie du Gral à été utilisée pour définir les limites de l'ensemble biostratigraphique 3 (noté Ens. 3). 94,8 % des restes de loups sont répartis dans cet ensemble. Au sein même de cette concentration et eu égard aux premières observations biométriques soulevant la question de la présence potentielle de deux groupes de gabarits distincts (Castel, 2005), une étude de la projection des individus en stratigraphie et en fonction de leur gabarit a été réalisée (Fig. 6). Bien que de manière générale, les plus grands individus semblent se distribuer un peu en dessous des plus petits individus, ce n'est pas le cas dans le secteur arrière et notamment dans le carré N49. Il semble donc relativement aléatoire de tenter d'isoler deux groupes sur la base de leur distribution altitudinale.

Sur l'ensemble du matériel analysé nous avons testé les différents types de remontages qui pouvaient être réalisés sur les restes osseux et dentaires. Au total 32 raccords,

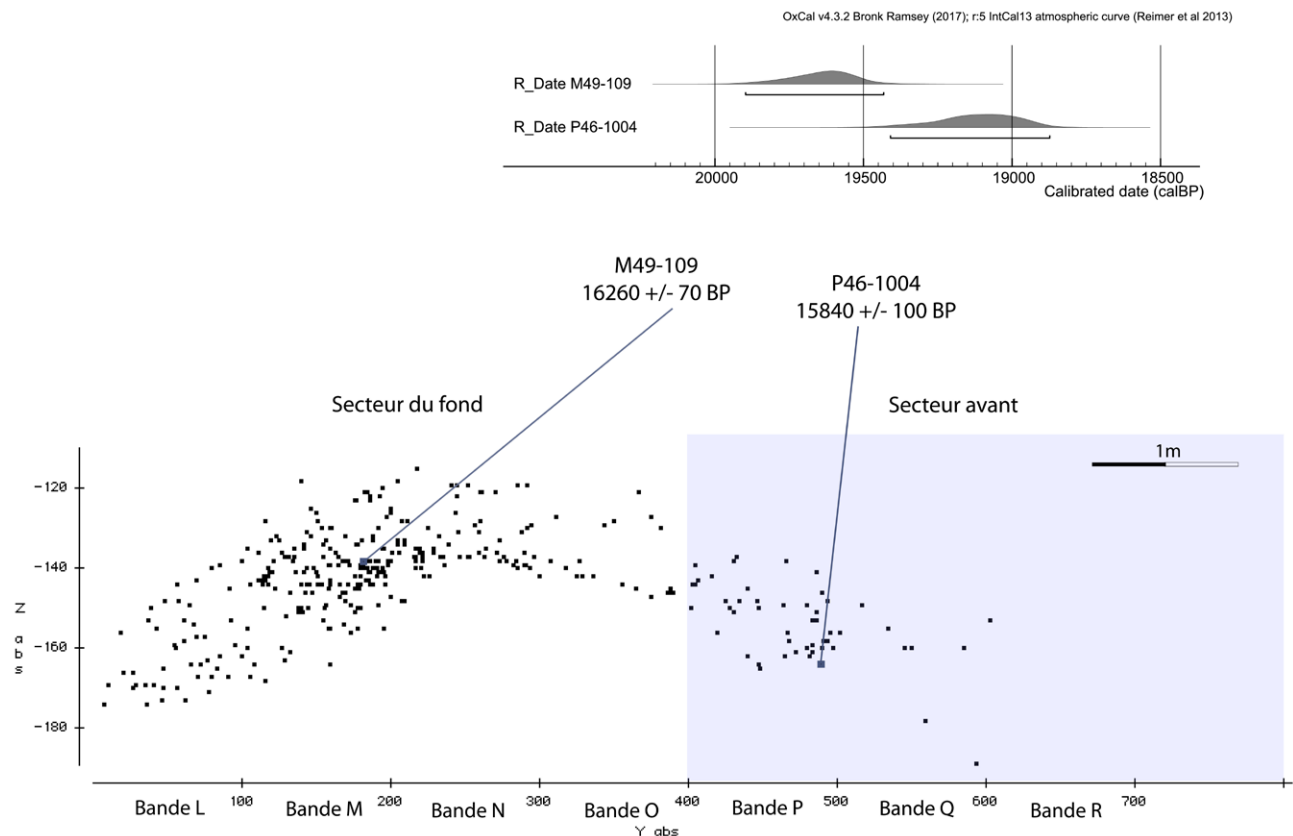


Fig. 5: Projection dans l'axe sud-nord des restes de loup (*Canis lupus*) découverts avant 2010 dans l'aven et cadre chronologique. L'échelle des altitudes (z abs) a été multipliée par deux pour une meilleure lisibilité.

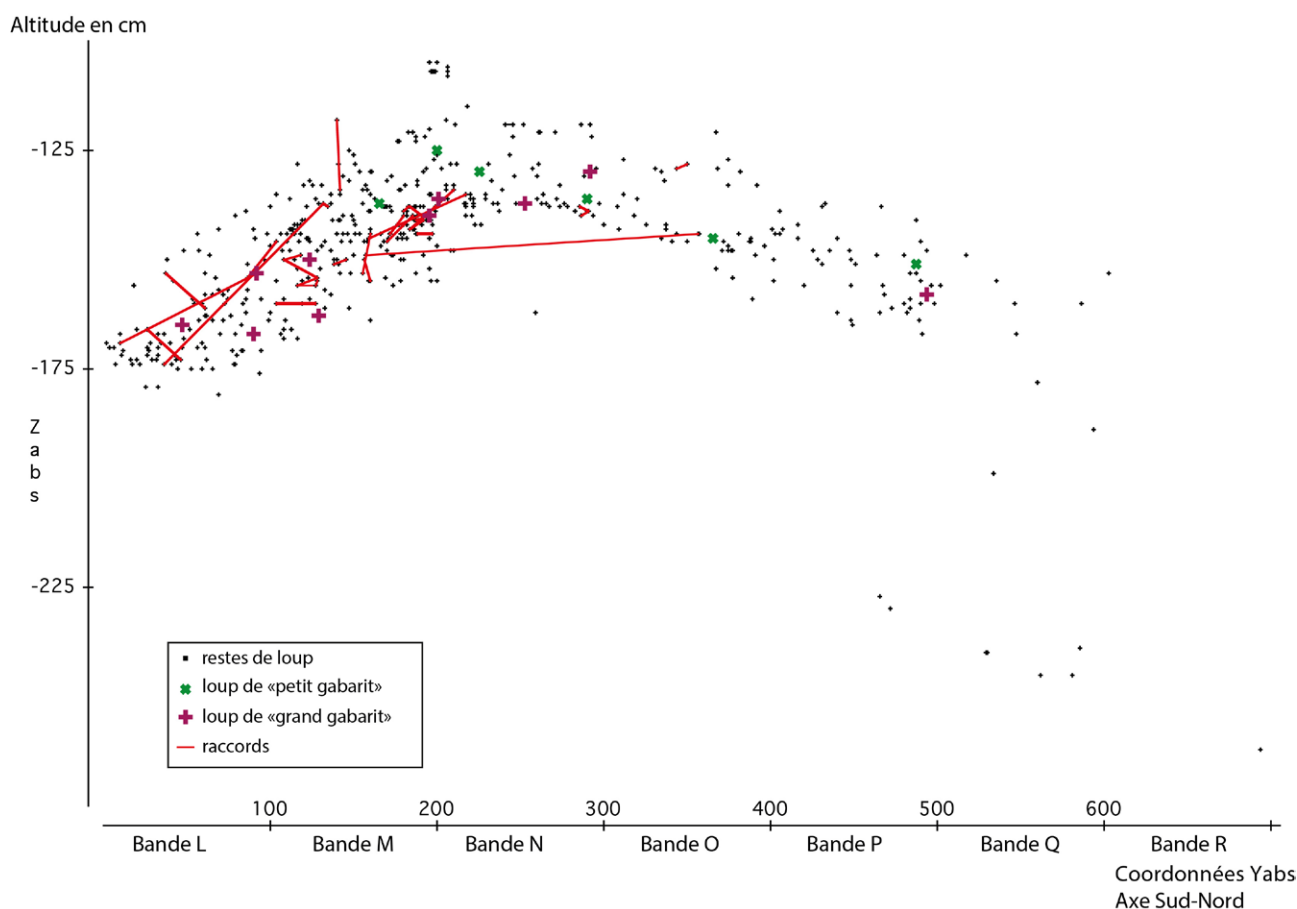


Fig. 6 : Projection dans l'axe sud-nord du gabarit estimé des individus (Petits vs grands) et des raccords effectués sur les restes de loups coordonnés dans l'Igue du Gral.

9 appariements et 7 restitutions articulaires ont pu être effectués (Fig. 7). La majorité des remontages ont été effectués à partir de restes osseux et dentaires provenant du secteur du fond; ils sont orientés selon un axe nord-ouest / sud-est (Boudadi-Maligne, 2010). La projection des raccords effectués sur les restes de loup montre, au sein de l'Ens. 3, l'impossibilité d'identifier plusieurs nappes de vestiges du fait de l'existence de liens anatomiques sur plusieurs centimètres en altitude (Fig. 6). Eu égard aux analyses spatiales réalisées, il semble cohérent de considérer l'ensemble des restes de loup de l'Ens. 3 comme appartenant à une même « population ».

La progression des fouilles dans le secteur avant de l'aven permet aujourd'hui d'identifier un second ensemble dans lequel quelques restes de loup sont également présents (Fig. 8). Les restes de loup retrouvés dans ce niveau profond ($z > 250$) semblent répartis dans une nappe de vestiges correspondant à l'Ensemble 5. Ils sont cependant pour le moment attribués à l'Ensemble 5+6 daté entre 22 et 30 ka BP, en raison des difficultés à individualiser ces deux ensembles sur la petite fenêtre de fouille ayant permis d'atteindre ces niveaux (*ie* 2m²). Le nombre de restes attribués à cet ensemble (NR = 19; NMic = 2 : 1 juvénile et un adulte) est assez marginal par rapport au

nombre total de restes de loup identifiés dans l'aven et ils n'autorisent donc pas de comparaison biométrique suffisamment robuste. Aussi, nous avons choisi de les écarter de notre corpus pour l'étude paléontologique à proprement dit.

4. ÉTUDE DE LA POPULATION DE LOUPS DE L'IGUE DU GRAL

L'ensemble des restes osseux et dentaires attribués au loup a fait l'objet de prise de mesures en vue d'obtenir des données sur la variabilité naturelle et de comparer cette population à d'autres populations lupines pléistocènes. L'ensemble des mesures est disponible en annexe.

En terme de stature, la masse corporelle des loups de l'Igue du Gral est estimée à environ 36 kg (Tabl. 2). Cette masse corporelle moyenne est obtenue à partir des données biométriques recueillies sur la mandibule et la carnassière inférieure (Boudadi-Maligne, 2010) de 7 individus (les hémimandibules gauche et droite L50-17 et M51-261 appartenant au même individu). Cette masse

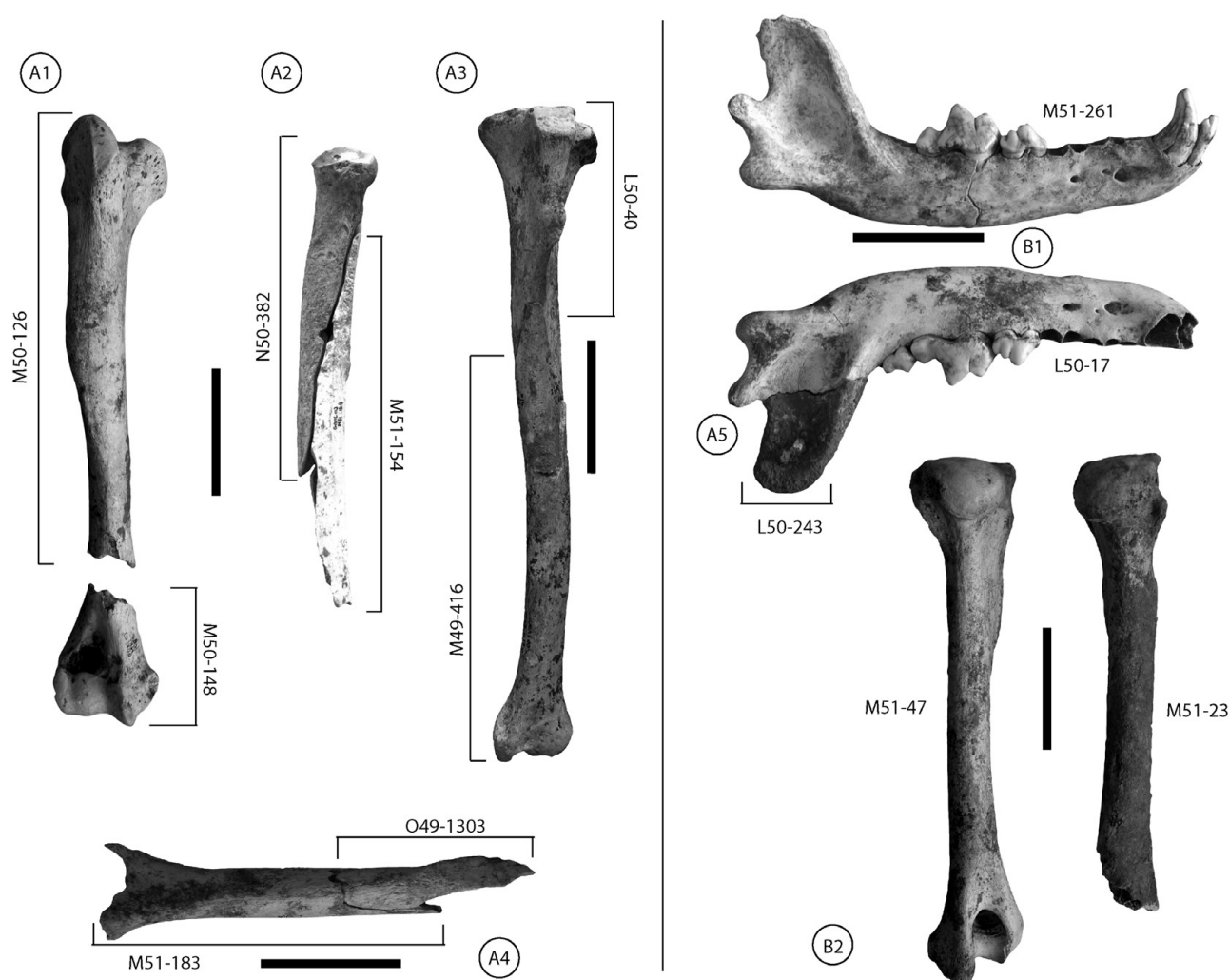


Fig. 7: Exemples de raccords et appariements effectués sur les restes de loup (*Canis lupus*) de l'Igüe du Gral. Les cinq raccords ici présentés (A1 à A5) ont été effectués sur des humérus (A1 et A4), un radius (A2), un tibia gauche (A3) et une hémimandibule gauche (A5). Les appariements ont été réalisés sur deux hémimandibules (B1) ainsi que sur deux humérus (B2). Les échelles mesurent 5 cm.

est comparable à celle estimée pour les populations de la grotte de Jaurens ($t_0 = 0,8421$) et de la grotte Maldidier ($t_0 = 0,1299$) datant de la fin du stade isotopique 3 (*i.e.* entre 34 et 27 ka calBP).

L'étude du dimorphisme sexuel, effectuée à partir des dimensions des canines supérieures (voir Boudadi-Maligne, 2010), met en évidence la présence de mâles et de femelles dans l'aven. En se basant sur la distribution des mesures ainsi que sur la latéralisation des canines, l'âge des individus et les appariements gauche-droite effectués, 2 femelles et 4 mâles peuvent être identifiés (Fig. 9). S'il n'est ici qu'informatif, car l'effectif considéré reste faible, l'indice dimorphique (noté SSD) obtenu à partir des canines supérieures est de 1,16. A titre de comparaison, il est compris entre 1,01 et 1,24 pour des populations actuelles de références (Boudadi-Maligne, 2010). La carnassière inférieure est également une dent

considérée comme dimorphique (Van Valkenburgh & Sacco, 2002). Sur la base des mesures obtenues sur cette dent, des stades d'usure et de leur latéralisation, 4 femelles et 5 mâles peuvent être isolés. L'indice dimorphique obtenu est ici de 1,08; il est compris entre 1,01 et 1,12 chez les populations actuelles (Boudadi-Maligne, 2010). Cet indice est donc tout à fait cohérent avec notre hypothèse de la présence d'une seule population de loups dans l'Igüe du Gral.

4.1. Parties crâniennes et dentaires

Les restes crâniens sont malheureusement peu nombreux et fragmentés. Ils ne permettent pas une analyse quantifiée des différences avec d'autres populations du Pléistocène supérieur.

Sur les maxillaires et dents supérieures isolées, les

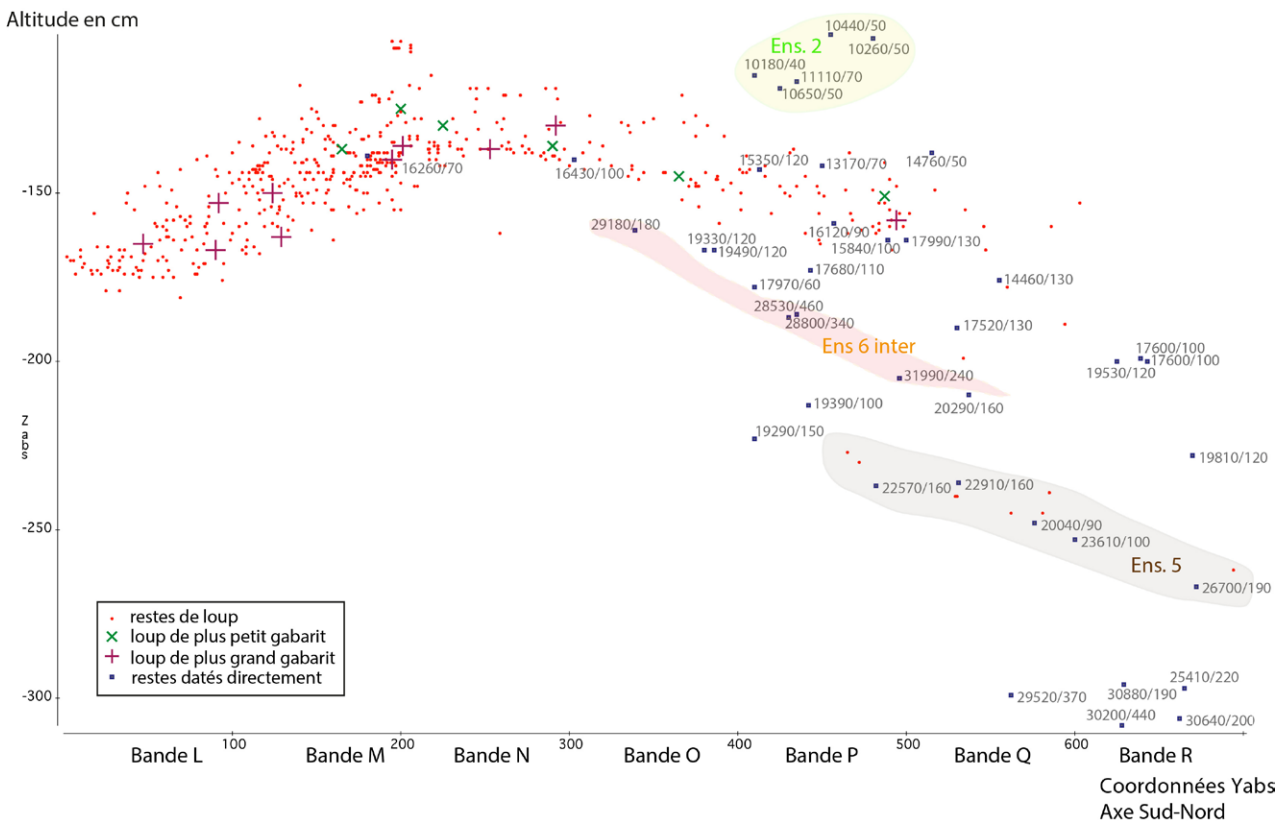


Fig. 8 : Projection dans l'axe sud-nord des restes de loup (*Canis lupus*) en fonction des ensembles biostratigraphiques définis. L'échelle des altitudes (z abs) a été multipliée par deux pour une meilleure lisibilité.

Tableau 2 : Estimation (en kg) de la masse corporelle moyenne des individus de l'Igue du Gral.

Numéro	H br montante $y=2,8108x - 3,8008$	H mand (LP3/4) $y=1,8683x - 1,1519$	Surface LM1 $y=1,0701x - 1,1596$	L part. sécante $y=2,7412x - 3,5195$	L max mand $y=2,8816x - 4,9853$	Poids moyen estimé
P46-518		26,71	32,23	30,63		29,86
GRALSURF-709		35,16	40,81	34,81		36,93
L49-85		41,29	35,20	36,60		37,70
M52-261		30,80	39,76	40,52		37,03
L50-17		29,92	39,42	39,77		36,37
M50-588		40,53	42,16	42,65		41,78
N49-840		38,54	38,40	35,63		37,52
O49-1256	27,01	34,45	32,68	37,31	32,78	32,85
poids moyen global de la population						36,25

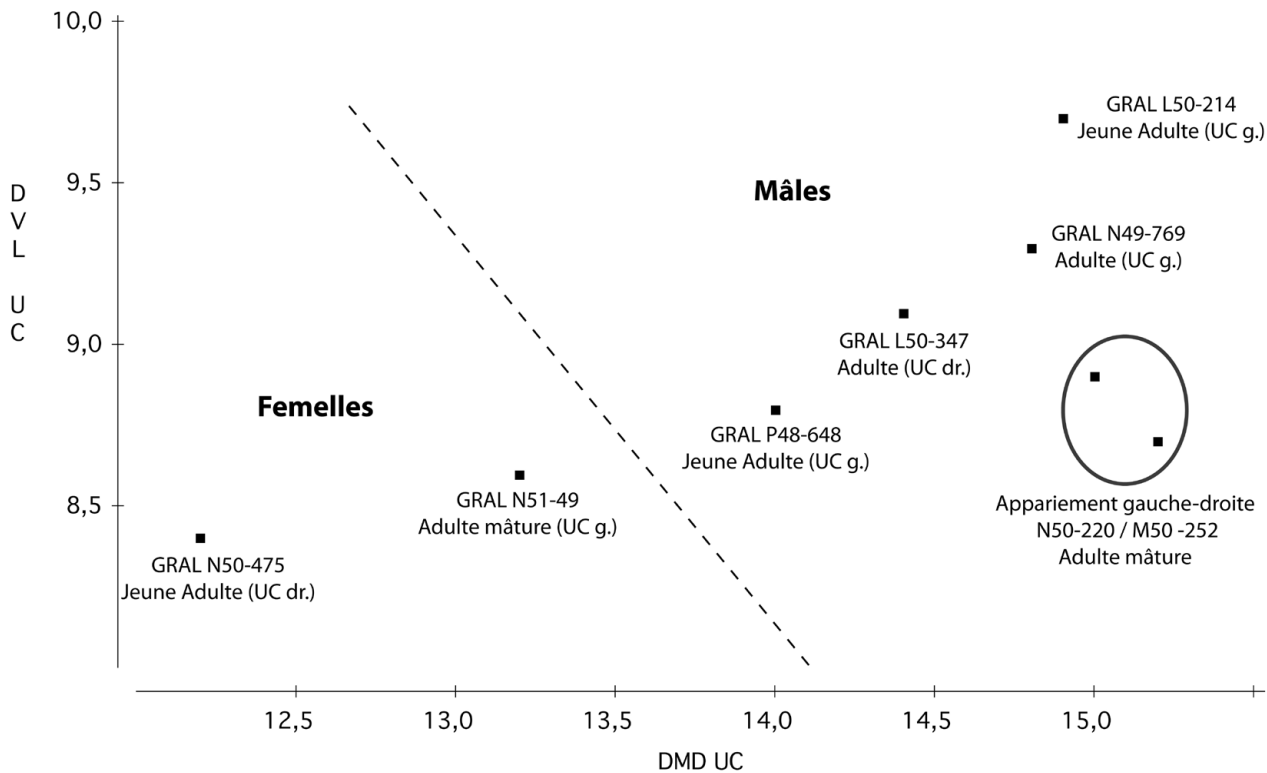


Fig. 9: Diagramme de dispersion des diamètres vestibulo-lingual et mésio-distal (en mm) des canines supérieures de *Canis* de l'Igue du Gral.

données sont *a contrario* abondantes. La comparaison de ces données avec celles des individus de Jaurens (Nespouls, Corrèze, *ca* 34 ka calBP) et de Mالدید (La Roque-Gageac, Dordogne, *ca* 27 ka calBP) démontre que les trois populations ne sont, statistiquement, pas différentes. Les analyses réalisées sous SIST (Escarguel, 2008 ; Boudadi-Maligne, 2010) montrent qu'aucune différence d'ordre isométrique ou allométrique ne peut être mise en évidence (Igue du Gral – Jaurens : Welch's $t = 0,32$ et $p = 0,7498$; Igue du Gral – Mالدید : Welch's $t = 0,62$ et $p = 0,54$). L'analyse en composante principale réalisée à partir des mesures de la première molaire supérieure (Fig. 10) illustre le rapprochement biométrique qui peut être établi entre les loups du Gral et la sous-espèce *Canis lupus maximus* définie à partir des loups de la grotte de Jaurens (Boudadi-Maligne, 2012).

Sur les dents inférieures, les résultats issus de l'analyse des données biométriques sont comparables à ceux obtenus sur le maxillaire. Aucune différence de taille ou de forme n'est relevée entre la population de loups de l'Igue du Gral et les deux populations de Jaurens et de Mالدید (Igue du Gral – Jaurens : Welch's $t = 0,86$ et $p = 0,3958$; Igue du Gral – Mالدید : Welch's $t = 1,42$ et $p = 0,1642$).

Les dimensions des carnassières inférieures des loups de l'aven, très proches de celles des individus de Jaurens et de Mالدید, renforcent l'idée de rapprochement de ces

trois populations (Tabl. 3). Les dimensions des carnassières de Mالدید peuvent ici apparaître quelque peu plus importantes, mais elles correspondent à un faible effectif (NMI = 2) représenté uniquement par des mâles.

4.2. Éléments du squelette post-crânien

Au niveau du membre antérieur, les différences entre les loups de l'Igue du Gral et ceux de Jaurens ou de Mالدید apparaissent marginales (respectivement $p = 0,0679$ et $p = 0,0594$). Elles sont principalement liées à la taille, quelque peu plus réduite des loups de l'Igue du Gral.

Concernant le membre postérieur, les données sont peu nombreuses et se rapportent à des ossements majoritairement incomplets. De fait, les comparaisons avec les loups de Jaurens et Mالدید sont plus limitées. La comparaison entre l'Igue du Gral et Jaurens, basée principalement sur des diamètres transversaux et antéro-postérieurs, met en évidence quelques différences. Ces dernières, strictement isométriques, sont à mettre en relation avec la stature des individus, légèrement plus petite pour les individus de l'Igue du Gral que celle des loups de Jaurens.

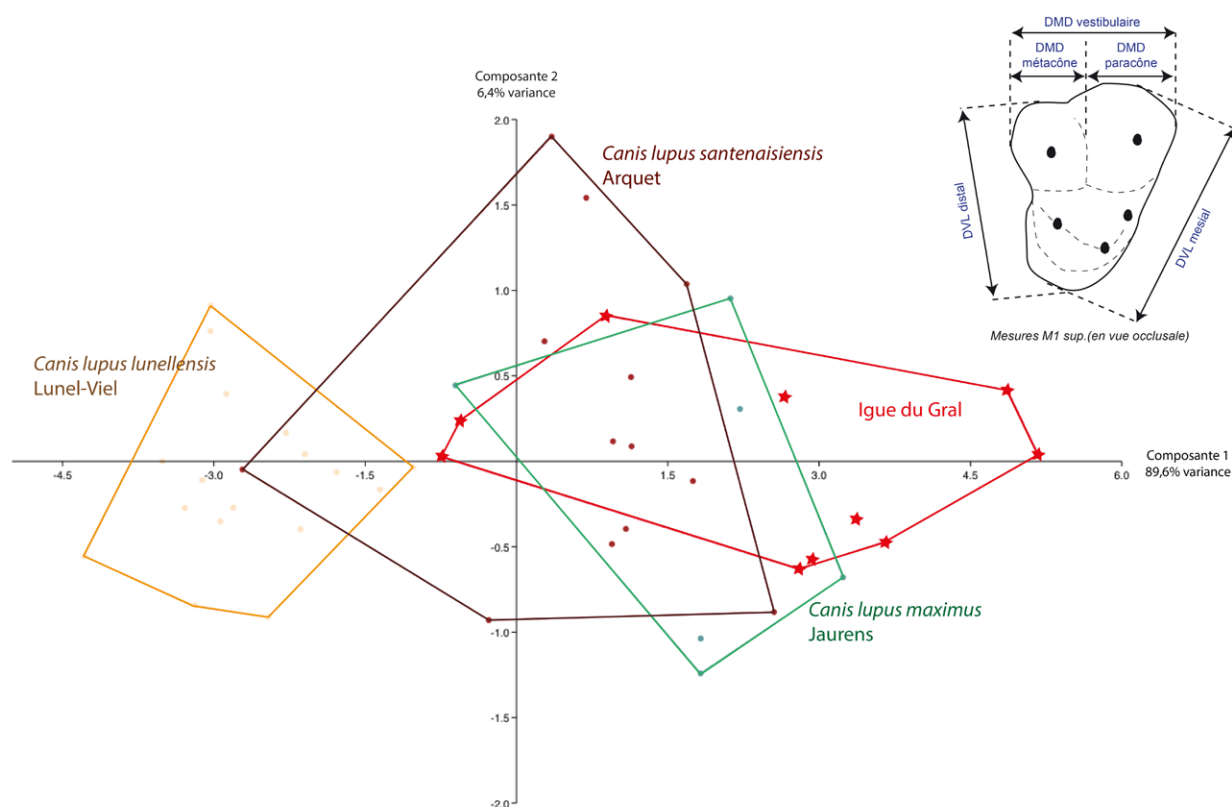


Fig. 10 : Analyse en composante principale à partir de cinq mesures de la première molaire supérieure (DMD, DVL, DMD du paracône, DVL du paracône et DVL du métacône) des *Canis* de Lunel-Viel, l'aven de l'Arquet, Jaurens et l'Igue du Gral.

Tableau 3 : Dimensions en mm des carnassières inférieures (DMD : Diamètre mésio-distal ; DVL : diamètre vestibulo-lingual des loups de la grotte Jaurens, de la grotte Maldidier et de l'Igue du Gral. Sont figurés pour chaque population les effectifs (N), le nombre minimum d'individus (NMI), les mesures minimales et maximales, la moyenne et l'écart-type.

Provenance	N (NMI)	DMD LM1			DVL LM1		
		min - max	moy	écart-type	min - max	moy	écart-type
Jaurens	19 (11)	26,5 - 30,8	29,6	1,6317	11,1 - 13,2	12,0	0,5757
Maldidier	3 (2)	30,2 - 30,4	30,3	0,1000	12,2 - 12,5	12,4	0,1528
Igue du Gral	13 (7)	27,3 - 32,0	29,4	1,4134	10,8 - 12,7	12,0	0,5774

5. RÔLE ET ORIGINE DES LOUPS DANS L'AVEN

Le loup représente 4,5 % des restes déterminés spécifiquement depuis 2001. Il occupe donc une place importante dans le corpus faunique du site. Par ailleurs, la présence de pièces portant des stigmates de modifications attribuables au loup semble indiquer une activité « d'individus vivants » au sein de l'aven. L'ensemble de ces restes offre donc la possibilité de discuter du comportement de cette espèce dans ce contexte particulier (voir Castel *et al.*, 2010). En effet, contrairement à d'autres grands carnivores telle que l'hyène, le loup n'est pas connu pour accumuler les reliefs de ses repas en abri (Prucca, 2011). Les lieux de consommation de carcasses ou sites « de

rendez-vous » en plein air ont donc peu de probabilité de se conserver dans le registre fossile et limite de fait notre connaissance du comportement alimentaire passé de cette espèce. Dans le contexte du Gral, la présence d'os d'ongulés consommés et de loups eux-mêmes partiellement consommés (Fig. 11) révèle un comportement de cannibalisme au sein de cette espèce qui peut s'expliquer de différentes manières.

- Si les loups sont effectivement descendus dans un aven dont les conditions d'accès n'étaient pas évidentes, ce cannibalisme peut résulter du stress lié au piégeage ou d'une compétition entre individus de différents groupes sur le lieu de charognage.
- Si comme pour les autres espèces, les loups ont chuté

dans l'aven, les survivants peuvent s'être nourris des carcasses encore consommables avant de mourir dans la cavité.

Pour tenter d'avancer dans ce questionnement nous avons, en collaboration avec Jean-Baptiste Mallye, procédé à un examen complet des restes de renne (*Rangifer tarandus*) de l'aven afin d'identifier les traces liées à l'activité des carnivores (traces de manducation, traces de digestion) sur les ossements. Si dans un premier temps, notre analyse concernait les restes de renne, de bison et de cheval du carré O49, il est rapidement apparu que ce matériel avait subi une histoire taphonomique plus complexe que prévu, entraînant sur les espèces de plus grande taille (ici le bison et le cheval) une altération des surfaces assez marquée rendant la lecture des pièces délicate. Sur ces deux espèces, certaines altérations ne peuvent pas être clairement identifiées comme relevant de l'action d'un carnivore. Ainsi pour le carré O49, seuls 4 restes de bisons et 5 restes de chevaux présentent des

traces indubitablement liées à l'activité de carnivores. Les restes de rennes dont les surfaces osseuses apparaissent moins altérées sont nettement plus touchés par l'action des carnivores. Nous avons donc pris le parti de concentrer la suite de notre analyse uniquement sur les restes de cet ongulé.

L'intégralité des restes de renne (soit 3848 pièces) a bénéficié d'un tri par partie anatomique en conservant une séparation entre le secteur dit « avant » (bandes Q, P, R et S) et le secteur dit « arrière » (bandes O, N, M et L). Sur les restes provenant du secteur arrière, une observation sous loupe monoculaire a été réalisée afin d'identifier les différents types de traces liées à l'action d'un carnivore. Ces traces sont de plusieurs types :

- traces de digestion
- traces de manducation
 - pits
 - punctures
 - groove
 - bords crénelés.

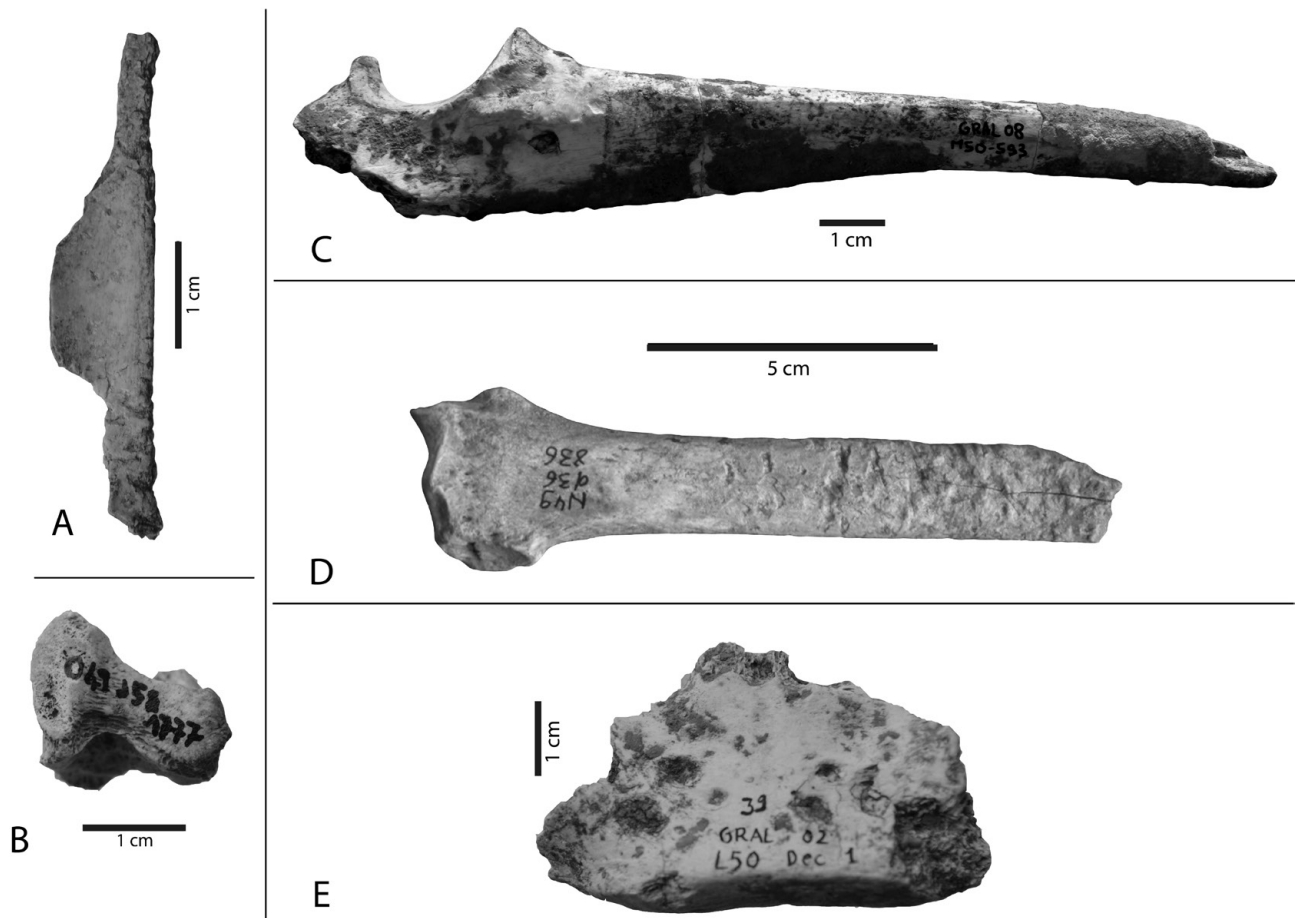


Fig. 11 : Ossements présentant des traces de consommation par un carnivore. A : fragment de diaphyse de radius d'un ongulé de taille moyenne présentant de nombreux pits ; B : lunatum de renne digéré ; C : Ulna gauche de loup présentant un enlèvement de matière sur la partie proximale (scooping out), un enfoncement (puncture) et des traces de scoring sur la diaphyse ; D : Partie distale de radius droit présentant de nombreuses traces de morsure sur la face postérieure ; E : Fragment de sacrum de renne présentant des pits et punctures.

Elles ont été enregistrées dans la base de données générale et, dans la mesure du possible, mesurées afin d'effectuer une comparaison avec différents référentiels taphonomiques constitués sur les canidés et hyénidés.

Sur l'ensemble du matériel analysé, seules 45 pièces portent des traces de consommation. Il s'agit le plus souvent de traces de manducation (Fig. 11A, C), mais quelques pièces ont été digérées (ex. : Fig. 11B)

L'analyse de la répartition de ces restes apporte des éléments interprétatifs importants. En confrontant la répartition des pièces consommées et la répartition des restes de loups (Fig. 12), on constate une forte superposition des deux types de vestiges, ce qui tend à confirmer l'hypothèse selon laquelle ce sont, dans l'Igue du Gral, les loups qui sont responsables des modifications observées. Par ailleurs, les dimensions des pits [$N=55$; largeur moyenne = 1,89 (min = 0,63; max = 4,68); longueur moyenne = 2,55 (min = 0,74; max = 7,39)], bien que peu diagnostiques pour l'identification du carnivore, correspondent à la variabilité des atteintes produites par un carnivore de taille moyenne à grande (e.g. Andrés *et al.*, 2012).

6. CONCLUSIONS

Les résultats obtenus sur les loups de l'Igue du Gral sont de différents ordres (morphométrique et taphonomique principalement). Ils ne sont cependant qu'une première étape dans la caractérisation de cette population, tant les perspectives sont nombreuses.

La descente de loups dans l'aven, qu'elle soit volontaire ou involontaire, nous permet de disposer d'informations d'ordre taphonomique relativement inédites dans le corpus fossile. Les os du Gral présentant des traces de consommation sont en tous points comparables à ceux décrits dans les référentiels actuels sur le loup. Le comportement opportuniste de ce carnivore apparaît de fait hérité d'une longue histoire évolutive.

Les 11 individus identifiés au sein de l'aven constituent par ailleurs une population de référence pour la connaissance des populations lupines du stade isotopique 2. Bien que de légères différences de taille soient perceptibles entre les loups identifiés, elles relèvent vraisemblablement de la variabilité naturelle et sont en majeure partie liées au dimorphisme sexuel. Si l'on considère l'évolution de l'espèce au cours du Pléistocène supérieur, la population de l'Igue du Gral est morphométriquement comparable à celles des grottes de Jaurens et de Maldidier. Elle

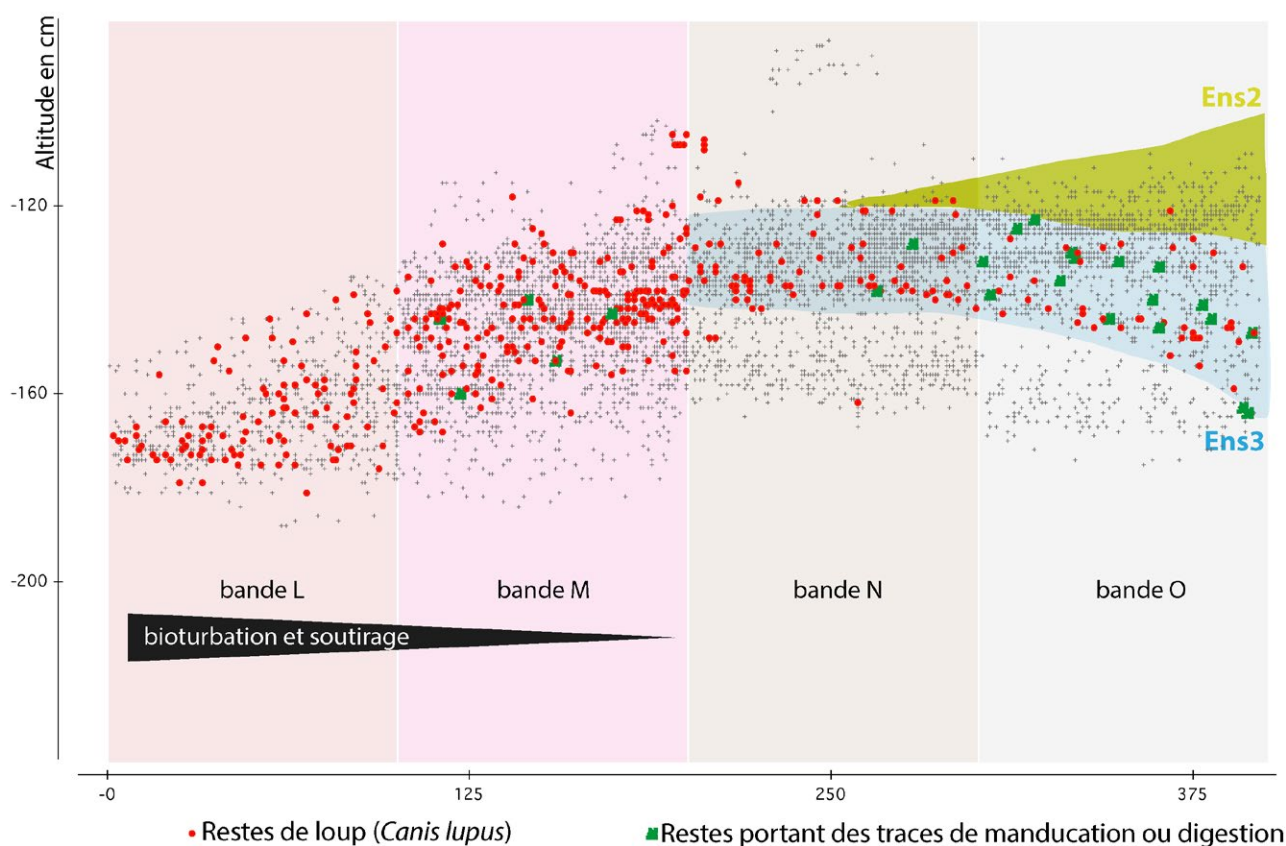


Fig. 12: Projection dans l'axe sud-nord des restes de loup (en rouge) et des ossements présentant des traces de carnivores (en vert) dans le secteur du fond de l'aven (bandes L à O). En raison de l'impact de la bioturbation et du sous-tirage, les limites entre les différents ensembles biostratigraphiques ne sont pas figurées pour les bandes M et L.

autorise une meilleure perception de la dispersion de la sous-espèce *Canis lupus maximus* (Boudadi-Maligne, 2012). Ces populations permettent d'appréhender l'évolution du taxon au sein d'un très petit périmètre du nord du Bassin aquitain, sur une période relativement courte (fin de l'OIS 3 et début de l'OIS 2). Les analyses conduites sur les différentes parties du squelette des individus du Gral laissent toutefois percevoir une tendance à la diminution de la stature. Les loups actuels étant de stature encore plus réduite, cette tendance pourrait être interprétée comme le point de départ d'une décroissance de la stature de l'espèce en Europe occidentale.

Enfin, la découverte de restes de loups datés de la fin du Tardiglaciaire constitue, en outre, une source documentaire essentielle pour caractériser un autre phénomène important dans l'évolution de cette espèce : la domestication. En effet, les dépôts de l'Igue du Gral, péné-contemporains des premières preuves attestées de la domestication des loups en Europe occidentale (e.g. Vigne, 2005 ; Boudadi-Maligne *et al.*, 2012), nous offrent l'opportunité de caractériser une population sauvage subsynchrone de cet événement majeur (Boudadi-Maligne & Escarguel, 2014). A ce titre, des analyses paléogénomiques ont récemment été entreprises sur cette population (en collaboration avec J.-M. Elalouf dans le cadre du projet Labex TeHoTeCa, Mallye & Boudadi-Maligne dir., puis avec M.-F. Deguilloux et M. Pruvost dans le cadre du projet Fyssen DOGMATIQ, Boudadi-Maligne dir.). Si nous arrivons à séquencer un ou plusieurs des loups de l'Igue du Gral, nous disposerons de l'identité génétique d'individus qui ont pu participer au pool source des premières expériences de domestication.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier vivement Jean-Baptiste Mallye pour son travail de tri et de détermination du matériel du Gral, pour son aide précieuse lors du nettoyage et de l'homogénéisation de la base de données ainsi que pour sa participation sans faille aux différentes missions d'étude. Nous remercions également Jean-Marie Zumstein du Muséum de Genève qui a procédé au remontage de certains vestiges relativement abimés ainsi que tous les collaborateurs du projet qui ont assuré les premières déterminations spécifiques du matériel de l'Igue du Gral, notamment Marie-Pierre Coumont et Delphine Kuntz. Nous remercions également Stéphane Madeleine pour ses commentaires sur le texte. Enfin, il est indispensable de remercier le SRA Midi-Pyrénées, l'association *archéologies*, le Muséum de Genève ainsi que le Labex TeHoTeCa (projet ANR-10-LABX-52) et la Fondation Fyssen pour leur confiance et pour le financement de ce projet.

BIBLIOGRAPHIE

- Andrés M., Gidna A. O., Yravedra J. & Domínguez-Rodrigo M. 2012. A study of dimensional differences of tooth marks (pits and scores) on bones modified by small and large carnivores. *Archaeological and Anthropological Sciences*, 4(3) : 209-219.
- Boudadi-Maligne M. 2010. *Les Canis pléistocènes du Sud de la France : approche biosystématique, évolutive et biochronologique*. Thèse de Doctorat, Université Bordeaux 1.
- Boudadi-Maligne M. 2012. Une nouvelle sous-espèce de loup dans le Pléistocène supérieur d'Europe occidentale *Canis lupus maximus* nov. subsp. *Comptes Rendus Palevol*, 11 : 475-484.
- Boudadi-Maligne M. & Castel J.-C. 2008. Les loups de l'Igue du Gral. In : Castel J.-C. & Coumont M.-P. (dir.). *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé (Lot, 46). Rapport triennal de fouille programmée*, pp. 140-159.
- Boudadi-Maligne M. & Castel J.-C. 2009. Les loups de l'Igue du Gral. In : Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. (dir.). *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé (Lot, France). Rapport de fouille programmée 2009, 1ère année d'opération pluriannuelle*, pp. 121-132.
- Boudadi-Maligne M. & Castel J.-C. 2010. Quand on parle du loup... In : Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. (dir.). *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé (Lot, France). Rapport de fouille programmée 2010, 2ème année d'opération pluriannuelle*, pp. 121-124.
- Boudadi-Maligne M. & Castel J.-C. 2011. Le loup (*Canis lupus*) de l'Igue du Gral : bilan de l'analyse taphonomique et paléontologique. In : Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. (dir.). *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé (Lot, France). Rapport final d'opération pluriannuelle 2011*, pp. 145-158.
- Boudadi-Maligne M. & Escarguel G. 2014. A biometric re-evaluation of recent claims for Early Upper Palaeolithic wolf domestication in Eurasia. *Journal of Archaeological Science*, 45 : 80-89.
- Boudadi-Maligne M., Mallye J.-B., Langlais M. & Barshay-Szmidt C. 2012. Des restes de chiens magdaléniens à l'abri du Morin (Gironde, France). Implications socio-économiques d'une innovation zootechnique. *PALEO*, 23 : 39-53.
- Castel J.-C. 2001. Le Loup. In : Castel J.-C. & Coumont M.-P. *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé, Lot (46). Rapport de fouille programmée, été 2001*, p. 34.
- Castel J.-C. 2005. Les loups de l'Igue du Gral. In : Castel J.-C. (dir.). *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé, Lot (46). Rapport triennal de fouille programmée*. SRA Midi-Pyrénées, pp. 153-162.
- Castel J.-C. & Boudadi-Maligne M. 2007. Les loups de l'Igue du Gral. In : Castel J.-C. & Coumont M.-P. (dir.). *Igue du Gral, Sauliac-sur-Célé, Lot (46). Rapport de fouille programmée, 2ème année d'opération pluriannuelle*, pp. 73-76.
- Castel J.-C. & Coumont M.-P. 2003. *Igue du Gral Sauliac-sur-Célé, Lot (46)*, 22 pp.
- Castel J.-C., Coumont M.-P., Boudadi-Maligne M. & Prucca A. 2010. Rôle et origine des grands carnivores dans les accumulations naturelles. Le cas des loups (*Canis lupus*) de l'Igue du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot, France). *Revue de Paléobiologie*, 29 : 409-423.
- Coumont M.-P. 2006. *Taphonomie préhistorique : Mammifères fossiles en contexte naturel, les avens-pièges, apport pour*

- l'étude des archéofaunes*. Thèse de Doctorat, Université Aix-Marseille I, Université de Provence.
- Escarguel G. 2008. *Macroécologie en temps profond: motifs, rythmes et modalités des changements de biodiversité à l'échelle des temps géologiques*. Habilitation à diriger des recherches, Université Claude Bernard Lyon 1.
- Prucca A. 2011. Tanières et sites de rendez-vous: exploitation temporaire de sites d'habitat par *Canis lupus*. In: Brugal J.P., Gardeisen A. & Zucker A. (eds), *Prédateurs dans tous leurs états. Evolution, Biodiversité, Interactions, Mythes, Symboles*. XXXI^e rencontres internationales d'archéologie et d'histoire d'Antibes, Antibes : pp. 97-112.
- Van Valkenburgh B. & Sacco T. 2002. Sexual dimorphism, social behavior, and intrasexual competition in large pleistocene carnivorans. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 22: 164-169.
- Vigne J.-D. 2005. L'humérus de chien magdalénien de Erralla (Gipuzkoa, Espagne) et la domestication tardiglaciare du loup en Europe. *MUNIBE (Anthropologia-Arkeologia) Homenaje a Jesus Altuna*, 57: 279-287.

Annexes Mesures Loup Igüe du Gral

Tableau 1 : Igüe du Gral : Mesures (en mm) des atlas et axis de *Canis lupus*.

Numéro	Description	Atlas				Axis				
		DT face arti caudale	L cra-cau arc dorsal	DT face arti craniale	L cra-cau max	L arc dorsal	DT tête	DAP tête	DT mini corps	DT max ailes2
GRALQ47-211	atlas	36,6	15,4	46,7						
GRALM48-116	axis					58,8	38,5	18,1	27,8	
GRALM51-430	axis					58,7		17,0		
GRALM51-217	axis						34,0	17,7	23,4	
GRALL50-393	axis					59,2	35,0	16,5	26,2	
GRALM49-157	atlas	40,0		50,1						
GRALM49-50	atlas	37,1	18,9	47,0						
GRALM49-1050	atlas		19,9	48,3	47,2					

Tableau 2 : Igüe du Gral : Mesures (en mm) des maxillaires, incisives et canines supérieurs de *Canis lupus*.

Numéro	Carré	Description	Latéralisation	L med palais	L sta-palat	DMD des incisives sup	UI1		UI2		UI3		UC	
							DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVL
GRAL220	N50	Hmxlr	G	118,7	39,3	21,8	5,4	7,6	8,5	8,8	9,1	11,0	15,0	8,9
GRAL252-253-257	M50	Hmxlr	D				5,1	7,4	8,3	8,7			15,2	8,7
GRAL653	N50	Hmxlr	D						7,4	7,6	8,3	9,4		
GRAL49	N50	UI3	D								8,6	10,3		
GRAL945	P46	UI3	G								9,6	11,2		
GRAL377	M50	UI3	D								9,6	11,3		
GRAL234	M51	UI3	D								9,0	10,5		
GRAL594	Q47	UI1	D				6,0	7,6						
GRAL224	N50	UI1	G				5,8	7,0						
GRAL8	M50	UI1	G				6,4	7,5						
GRAL179	M50	UI2	G						7,7	9,0				
GRAL475	N50	UC	D										12,2	8,4
GRAL321	L50	UI3	G								8,7	10,7		
GRAL49	N51	UC	G										13,2	8,6
GRAL214	L50	UC	G										14,9	9,7
GRAL769	N49	UC	G										14,8	9,3
GRAL648	P48	UC	G										14,0	8,8
GRAL479	N49	UI1	D				6,4	7,2						
GRAL616	P48	UI3	D								8,7	10,2		
GRAL249	N49	UI3	D								9,0	10,9		
GRAL567	M50	UI3	D								8,0	9,9		
GRAL562	M50	UI3	D								9,1	10,1		
GRAL225	L49	Premax	G			20,9	6,2	7,0	6,9	7,7	8,9	9,3		
GRAL225	L49	Premax	D			22,0	6,4	7,0	7,2	7,9	9,0	9,1		
GRAL1282	M49	Premax	D						8,4	9,4				
GRAL347	L50	UC	D										14,4	9,1
moyenne écart type				118,70	39,30	21,57 0,5859	5,96 0,4955	7,29 0,2696	7,77 0,6369	8,44 0,7044	8,89 0,4499	10,30 0,7257	14,21 1,0398	8,94 0,4173

Tableau 3 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des prémolaires supérieures de *Canis lupus*.

Numéro	Carré	Partie	Latéralisation	UP1		L min pal - max pal	UP2		UP3		UP4			
				DMD	DVL		DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DMD diag	DVL max	DVL min
GRAL220	N50	Hmxlr	G			59,0	15,3	6,9	16,8	7,0	26,7	29,0	13,5	10,1
GRAL252-253-257	M50	Hmxlr	D			58,5			16,8	7,0	27,0	28,7	14,4	10,7
GRAL645	N50	Hmxlr	D			56,3			16,1	6,5	24,6	25,0	13,5	10,2
GRAL221	N51	Hmxlr	D								28,0	28,2	15,3	10,4
GRAL1	M51	Hmxlr	G	8,5	5,6		15,2	6,4						
GRAL930	P47	UP3	D						19,0	8,7				
GRAL508	M51	UP2	G				14,5	6,6						
GRAL461	M51	UP2	G				14,9	6,5						
GRAL346	P48	UP3	D						16,6	8,5				
GRAL423	P46	UP4	D								24,3	25,2	14,0	10,8
GRAL61	L50	UP3	D						16,7	8,1				
GRAL170	P48	UP2	D				15,4	6,6						
GRAL214	N50	UP3	G						16,0	6,6				
GRAL29	L49	UP4	G						16,4	8,0				
GRAL74	Q47	UP3	D						16,4	7,1				
GRAL188	N50	UP1	D	8,9	6,1									
GRAL53	L49	UP2	G	8,8	6,4									
GRAL604-625	O49	Hmxlr	G						16,7	8,5	25,3	26,2	14,2	10,6
GRAL825	Q47	UP2	D				13,8	5,8						
GRAL484	P48	UP2	G				14,2	7,1						
GRAL559	P48	UP3	G						18,1	7,8				
GRAL360	L50	UP3	G						18,5	9,1				
GRAL934	N49	UP4	G								24,1	24,7	12,5	10,1
GRAL629	P48	UP3	D						17,7	7,4				
GRAL833	N49	Hmxlr	D								23,7	23,9	13,5	9,8
GRAL1029-1012-956	N49	Hmxlr	G								23,4	23,5	13,4	9,5
GRAL850	N49	UP3	D						14,0	7,1				
GRAL457	L50	UP1	G	7,8	5,6									
GRAL1148	M49	UP1	D	9,3	6,4									
GRAL928	O49	UP1	D	7,8	5,1									
GRAL1802	O49	UP1	D	8,7	5,9									
GRAL970	L50	UP1	D	9,9	6,8									
GRAL320	L50	UP3	G						16,2	7,8				
GRAL4049	M49	UP3	D						15,9	7,4				
GRAL1122	O49	UP3	D						14,9	6,6				
GRAL876	L50	Hmxlr	G						16,0	8,6				
GRAL197	L50	Hmxlr	G			61,8					27,6	28,3	14,3	11,4
GRAL1233	M49	Hmxlr	D								28,9	28,4	14,9	11,2
GRAL1264	M49	Hmxlr	G								27,8	28,1	14,4	11,4
GRAL1043	M49	UP2	G				11,8	6,3						
GRAL22	M51	UP2	D				11,7	5,5						
moyenne				8,71	5,99	58,90	14,38	6,43	16,41	7,73	25,66	26,05	14,01	10,48
écart type				0,7080	0,5489	2,2613	1,2186	0,5339	1,5788	0,8049	2,1745	2,0319	0,8855	0,6606

Tableau 4 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des molaires et rangées dentaires supérieures de *Canis lupus*.

Numéro	Carré	Partie	Latéralisation	UM1						UM2		L rangée P	L rangée M	L dents jugales
				DMD vesti	DVL mes	DVL dist	DMD para	DVL para	DVL méta	DMD	DVL			
GRAL220	N50	Hmxlr	G	16,7	23,2	20,8	9,4	12,3	9,7	9,5	14,6	67,7	26,3	86,5
GRAL252-253-257	M50	Hmxlr	D	17,3	23,0	20,1	9,2	12,5	9,5	9,4	14,9	68,7	26,4	86,4
GRAL645	N50	Hmxlr	D	16,6	22,3	19,1	9,6	11,4	9,0					
GRAL221	N51	Hmxlr	D	18,4	24,0	21,6	10,3	12,1	9,7	9,8	14,7		28,0	
GRAL550	P47	Hmxlr	D	17,0	24,1	20,5	9,0	12,6	9,1	9,3	14,0		25,8	
GRAL222	N50	Hmxlr	G	17,0	22,7	21,3	9,1	12,5	9,8	10,0	15,8		26,4	
GRAL105	M48	UM2	D							9,9	15,7			
GRAL1133	P47	UM1	D	17,3	23,0	21,0	9,3	11,7	9,0					
GRAL274	P48	Hmxlr	D	15,9	21,4	19,3	9,0	12,3	9,2					
GRAL604-625	O49	Hmxlr	G	17,0	21,2	19,3	9,3	11,7	9,1	8,8	13,3		25,5	
GRAL646	P47	UM2	G							9,3	13,8			
GRAL833	N49	Hmxlr	D	15,8	21,0	18,4	8,3	11,4	8,4	8,9	12,6			
GRAL1029-1012-956	N49	Hmxlr	G	15,6	20,8	18,5	8,4	11,3	8,2	8,4	12,6			
GRAL197	L50	Hmxlr	G	17,2	23,7	21,2	9,6	12,5	8,8	9,6	13,7		26,8	
GRAL1264														
GRAL822														
moyenne				16,82	22,53	20,09	9,21	12,03	9,13	9,35	14,15	68,20	26,46	86,45
écart type				0,7767	1,1812	1,1317	0,5334	0,4938	0,5029	0,4927	1,0985	0,7071	0,8039	0,0707

Tableau 5 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des héli-mandibules, incisives et canines inférieures de *Canis lupus*.

Numéro	Carré	Partie	Latéralisation	L max mandibule	H branche montante	DMD LI	H mand (LP3-LP4)	I mand (LP3-LP4)	LI1		LI2		LI3		LC	
									DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVL
GRAL518	P46	Hmdble	D				24,0	10,9							13,1	8,3
GRAL85	L49	Hmdble	G				30,3	13,1								
GRAL46	M51	Hmdble	G					14,6								
GRAL261	M52	Hmdble	D				25,9	12,4					7,8	8,7	14,8	9,4
GRAL17	L50	Hmdble	G				25,5	12,6								
GRAL48	M51	Hmdble	D												13,5	8,9
GRAL158	M48	Hmdble	D				30,7	12,9								
GRAL588	M50	Hmdble	D			17,0	30,0	13,8								
GRAL 86	O49	LC	D												14,0	10,2
GRAL438	M51	LC	G												12,8	8,8
GRAL308	M51	LC	G												15,1	10,3
GRAL686	N50	LC	G												12,4	8,8
GRAL41	N50	LP4	G													
GRAL242	M51	LI1	D						4,0	6,2						
GRAL517	M51	LI2	G								5,8	7,9				
GRAL979	P47	LI2	D								5,7	7,5				
GRAL407	M51	LI2	D								5,7	7,1				
GRAL491	M50	LI2	D								5,8	7,0				
GRAL141	M51	LI2	G								5,8	6,9				
GRAL64	L50	LI2	G								5,5	7,1				
GRAL963	P46	LI3	G										7,5	7,9		
GRAL260	M51	LI3	D										7,4	8,4		
GRAL312	N49	LC	G												12,2	8,5
GRAL672	N49	LI2	D													
GRAL190	M48	LI1	G						4,1	5,8	5,3	7,3				

Numéro	Carré	Partie	Latéralisation	L max mandibule	H branche montante	DMD L1	H mand (LP3-LP4)	I mand (LP3-LP4)	LI1		LI2		LI3		LC	
									DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVL
GRAL840	N49	Hmdble	D				29,2	14,7								
GRAL443	L50	LI1	D						3,9	5,9					12,7	9,1
GRAL379	L50	LC	D													
GRAL112	N51	LI1	G						3,9	5,4						
GRAL23	M51	LI3	G										7,2	7,5		
GRAL32	M51	LI2	D								6,1	7,0				
GRAL1073	P48	LI1	D						4,1	6,1						
GRAL1072	P48	LI3	D										7,6	7,9		
GRAL1256	O49	Hmdble	G	180,3	72,7		27,5	11,8							13,5	9,2
moyenne écart type				180,30	72,70	17,00	27,89 2,5306	12,98 1,2488	4,00 0,1000	5,88 0,3114	5,71 0,2357	7,23 0,3327	7,50 0,2236	8,08 0,4712	13,41 0,9780	9,15 0,6621

Tableau 6 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des prémolaires inférieures de *Canis lupus*.

Numéro	Carré	Partie	Latéralisation	Diastème C-LP1	LP1		LP2		LP3		LP4		larg max mand	H mand entre LM1-LM2
					DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVL	DMD	DVL		
GRAL218	M51	Hmdble	G										14,5	31,9
GRAL518	P46	Hmdble	D	4,7			11,3	6,4	13,4	6,7	14,5	8,0	12,5	28,3
GRAL85	L49	Hmdble	G						14,7	7,6	18,6	9,3		
GRAL46	M51	Hmdble	G				12,6	5,7	14,2	6,9	16,6	8,3		
GRAL261	M52	Hmdble	D	3,0							18,2	9,9	16,2	30,3
GRAL17	L50	Hmdble	G										16,1	30,8
GRAL48	M51	Hmdble	D	3,9			12,2	5,9						
GRAL158	M48	Hmdble	D		6,0	4,9	13,4	6,9	14,6	7,4				
GRAL588	M50	Hmdble	D	6,1			14,2	7,5	16,0	8,4	18,3	9,0	15,4	34,5
GRAL808	P47	LP4	D								15,8	8,0		
GRAL11	N49	LP2	G				12,4	5,8						
GRAL23-24	N50	LP3	G						15,0	7,3				
GRAL41	N50	LP4	G								16,4	7,9		
GRAL1071	N49	LP1	G		6,2	5,1								
GRAL681	N49	LP1	G		6,2	5,0								
GRAL840	N49	Hmdble	D		6,3	5,1	12,2	6,3	14,7	7,2	16,8	8,6	17,1	31,2
GRAL526	L50	LP1	D		5,9	5,1								
GRAL576	L50	LP3	G						13,1	7,4				
GRAL324	L51	LP4	G								15,8	8,7		
GRAL364	L51	LP4	D								14,9	7,2		
GRAL391	M49	LP4	D								18,2	9,3		
GRAL1737	Q46	LP3	D						13,8	6,6				
GRAL1256	O49	Hmdble	G	5,6	6,0	5,0	12,7	6,4	15,0	7,3	16,5	8,2	13,9	27,9
GRAL645	M49	LP2	D				12,7	6,8						
GRAL346	M48	LP2	G				12,8	6,2						
moyenne écart type				4,66 1,2542	6,10 0,1549	5,03 0,0816	12,65 0,7663	6,39 0,5547	14,45 0,8541	7,28 0,5095	16,72 1,3657	8,53 0,7512	15,10 1,5737	30,70 2,2323

Tableau 7 : Igue du Gral : Mesures (en mm) des molaires et rangées dentaires inférieures de *Canis lupus*.

Numéro	Carré	Partie	Latéralisation	LM1				LM2		LM3		L rangée prémolaires	L rangée molaires	L P + trigo LM1	L talo LM1 + LM2 + LM3
				DMD	DMD trigo	DVL	DVL talo	DMD	DVL	DMD	DVL				
GRAL218	M51	Hmdble	G	27,9	19,6	10,8	10,0								
GRAL518	P46	Hmdble	D	27,3	18,9	11,4	10,4	10,4	8,1			49,9		67,0	
GRAL85	L49	Hmdble	G	28,4	21,2	11,9	10,7	12,9	9,8			52,4		71,5	
GRAL46	M51	Hmdble	G	28,2	20,6	11,6	10,6	11,5	9,0				44,0		21,7
GRAL261	M52	Hmdble	D	30,3	21,3	12,5	11,7					54,2		74,2	
GRAL17	L50	Hmdble	G	30,3	21,5	12,4	11,8	12,9	9,8			54,3	48,3	73,7	26,1
GRAL48	M51	Hmdble	D												
GRAL158	M48	Hmdble	D												
GRAL588	M50	Hmdble	D	32,0	23,3	12,5	12,3	13,3	9,3			55,2	53,3	75,6	28,1
GRAL288	M50	LM3	D							6,4	5,6				
GRAL969	P47	LM3	G							5,0	4,6				
GRAL171	P45	LM3	G							6,3	5,6				
GRAL840	N49	Hmdble	D	30,3	22,6	12,1	11,3	12,0	9,5	6,4	6,0	50,3	48,0	70,8	24,6
GRAL642	M50	LM3	G							5,4	5,3				
GRAL527	L50	LM3	G							5,9	5,4				
GRAL21	M51	LM1	D	30,2	21,6	12,7	10,9								
GRAL1158	P48	LM3	G							6,6	6,3				
GRAL1256	O49	Hmdble	G	27,9	19,9	11,3	10,1	10,8	8,8			53,6	44,7	72,0	22,5
moyenne				29,28	21,05	11,92	10,98	11,97	9,19	6,00	5,54	52,84	47,66	72,11	24,60
écart type				1,5288	1,3460	0,6286	0,7700	1,1221	0,6094	0,5972	0,5412	2,0582	3,6909	2,8074	2,6134

Tableau 8 : Igue du Gral : Mesures des humérus de *Canis lupus* (en mm).

Numéro	Carré	Latéralisation	L max	L depuis la tête	DT prox max	DAP prox	DT mini diaphyse	DAP milieu dia	Circonférence mini diaphyse	DT distal max	DT max trochlée	DAP mini trochlée	DAP trochlée med	DAP trochlée lat	DT fosse ole
GRAL47	M51	D	202,7	197,6	38,9	49,5	16,3	22,5	57,1	40,0	27,6	17,3	33,0	25,0	13,8
GRAL226	M51	D	212,4	206,3	38,8	52,8	15,0		53,9		29,4		33,9		14,5
GRAL148	M51	D													
GRAL549	Surf	D					16,4		56,0				35,4	29,2	16,3
GRAL183	M51	D					15,1		55,1						
GRAL23	M51	G				48,9		23,0							
GRAL76	M48	G										18,5	36,5	28,5	16,1
moyenne			207,55	201,95	38,85	50,40	15,70	22,75	55,53	40,00	28,50	17,90	34,70	27,57	15,18
écart type			6,8589	6,1518	0,0707	2,1000	0,7528	0,3536	1,3574		1,2728	0,8485	1,5556	2,2502	1,2203

Tableau 9 : Igue du Gral : Mesures des radius de *Canis lupus* (en mm).

Numéro	Latéralisation	L max	L physiologique	DAP prox max	DT prox max	DAP dital max	DT distal max	DT facette arti distale	DT milieu dia	DAP milieu dia	DT mini diaphyse	Circonf mini diaphyse	
GRAL382	D	211,2	203,1	17,1	25,5	17,9	31,4	22,9	18,7	12,0	17,5	47,1	
GRAL74	D			17,3	22,8								
GRAL592	G	206,1	198,3			16,2	31,8	24,0	19,4	11,2			
GRAL368	D												
GRAL836	D												
moyenne		208,65	200,70	17,20	24,15	17,05	31,53	23,45	19,05	11,60	17,50	47,10	
écart type		3 6062	3 3941	0 1414	1 9092	1 2021	0 2309	0 7778	0 4950	0 5657			

Tableau 10 : Igue du Gral : Mesures des ulna de *Canis lupus* (en mm).

Numéro	Latéralisation	H max S arti	DT max S articulaire	DAP mini olécrâne	DT S médiale	DT S latérale	DAP olécrâne	DT proc anco	DAP proc anco
GRAL299-287	D	28,9	20,8	26,0	9,8	12,3	28,8	16,6	33,4
GRAL75	D	28,5	22,3	27,8	9,2	13,0	26,8	16,7	35,3
GRAL398-481-137	G	28,3	21,0	26,8	9,4	11,7	27,5	16,2	34,4
GRAL73	G	31,8	23,0	30,5	11,4	12,4	28,8	18,0	38,4
GRAL593	G	31,2				12,3			
moyenne		29,74	21,78	27,78	9,95	12,34	27,98	16,88	35,38
écart type		1,6349	1,0532	1,9602	0,9983	0,4615	0,9946	0,7805	2,1608

Tableau 11 : Igue du Gral : Mesures des métacarpiens de *Canis lupus* (en mm).

Numéro	Partie	Latéralisation	Longueur	DT distal max	DAP distal	DAP milieu	DT au milieu
GRAL 958	Mtc1	D	27,5	7,6	6,8		3,8
GRAL 95	Mtc1	D	28,7	7,8	7,3		4,3
GRAL 382	Mtc1	G	27,4	7,6	6,9		3,7
GRALN51-70	Mtc1	G	26,5	7,2	6,0		
GRALL50-304	Mtc1	D	26,8	7,7	7,4		
GRALM49-197	Mtc2	D	76,3	12,2	11,3	8,4	8,0
GRAL 1004	Mtc2	D	71,6	12,9	11,1		8,5
GRAL 1077	Mtc2	G	81,1	13,1	12,0		9,2
GRAL 22	Mtc2	G	75,5	13,2	11,4		8,2
GRAL 240	Mtc3	G					8,5
GRAL 58	Mtc3	G	86,6	11,6	12,8		7,9
GRALO49-1253	Mtc4	G	92,1	12,2	13,8	8,2	8,8
GRAL 36	Mtc4	D	86,7	12,5	13,1		8,7
GRAL 937	Mtc4	D	86,3	11,1	12,4		8,1
GRAL 241	Mtc4	G					7,9
GRAL 125-378	Mtc4	G	85,9	11,6	13,1		8,3
GRALM49-329	Mtc4	D	86,8	11,2	13,8	8,1	8,4
GRAL596	Mtc5	D	73,6	12,9	12,4		9,3

Tableau 12 : Igue du Gral : Mesures des fémurs de *Canis lupus* (en mm).

Numéro	Carré	Latéralisation	L phy max	DT prox max	DAP mini prox	DAP max de la tête	DT milieu SH	DAP milieu SH	DT mini diaphyse	DAP condyle ext	DT distal max	DAP condyle int	Circonférence mini diaphyse
44	L49	D	224,4	54,9		25,0			16,2	43,4	39,3 39,2	47,0	54,0
166	M51	D		47,7		24,9							
82	M51	D											
299	M50	D											
GRALL50-373	L50	G		54,9	5,9	24,7				45,0			
GRALN49-565	N49	D		49,6	5,1	23,0	15,4	15,1					
moyenne			224,40	51,78	5,50	24,40	15,40	15,10	16,20	44,20	39,25	47,00	54,00
écart type				3,6909	0,5657	0,9416				1,1314	0,0707		

Tableau 13 : Igue du Gral : Mesures des tibias de *Canis lupus* (en mm).

Numéro	Latéralisation	DT prox max	DAP prox	DT mini diaphyse	DT distal max	DAP distal max	DT milieu	Circonférence mini diaphyse
GRAL83	G	43,9	48,4					
GRAL40	G	45,7	52,6					
GRAL188 - 239	G			16,4	30,1	22,1		51,9
GRAL212	D			16,0				50,7
GRALN49-926	G			14,8	24,4	16,8	15,2	
GRALM49-416	G				30,4	23,0		
GRALN51-69	D				29,9	22,1		
GRALL50-155	G				30,2	21,5		
moyenne		44,80	50,50	15,73	29,00	21,10	15,20	51,30
écart type		1,2728	2,9698	0,8327	2,5778	2,4627		0,8485

Tableau 14 : Igue du Gral : Mesures des calcaneus et talus de *Canis lupus* (en mm).

Numéro	Description	Latéralisation	L max calca	DT milieu calca	DT max calca	DAP max calca	DAP max talus	DT de la tête talus	DT trochlée talus	DT mini col talus	H max	DAP troch med talus
GRAL 294	Calcaneus	D	59,9	11,6	24,9	26,9						
GRAL 32	Calcaneus	D	58,3	10,5	25,0	25,1						
GRAL 483	Calcaneus	D			23,1							
GRALL50-384	Calcaneus	G		11,0	23,4	25,6						
GRALN49-936	Calcaneus	G	61,1	11,0	24,2	26,2						
GRALM49-545	Calcaneus	G	52,7	8,9	20,9	21,5						
GRALM49-454	Calcaneus	G	56,2	10,3	21,5	24,0						
GRALM49-384	Calcaneus	D	56,6									
GRAL 93	Talus	G					34,3		19,4	13,2		23,1
GRAL 954	Talus	G					35,1	16,2	19,9	13,9	19,7	24,2
GRALL50-271	Talus	D					33,2	16,7	19,3	13,8	19,9	22,0
moyenne			57,47	10,55	23,29	24,88	34,20	16,45	19,53	13,63	19,80	23,10
écart type			2,9964	0,9268	1,5973	1,9281	0,9539	0,3536	0,3215	0,3786	0,1414	1,1000

Tableau 15 : Igue du Gral : Mesures des métatarsiens de *Canis lupus* (en mm)

Numéro	Partie	Latéralisation	Longueur	DT distal max	DAP distal	DAP milieu	DT au milieu
GRALO49-1031	Mtt2	D	89,7	12,2	11,5	8,6	8,4
GRALL50-641	Mtt2	G	83,9	11,9	12,3	9,0	8,3
GRALM52-12	Mtt2	G	80,7	13,0	10,2	8,8	9,0
GRAL 52	Mtt3	G	90,4	12,3	11,3		9,9
GRALL50-367	Mtt3	D	93,6	11,4		8,7	9,8
GRALO49-1228	Mtt3	D	99,6	12,3	13,8	8,1	9,6
GRALL50-816	Mtt5	G	87,7	11,6	12,4	8,4	7,4
GRALP48-471	Mtt5	G	90,9	12,8	12,3	9,1	7,0