UNIVERSITÉ LILLE 1 SCIENCES ET TECHNOLOGIES

ECOLE DOCTORALE 104 - SCIENCES DE LA MATIÈRE, DU RAYONNEMENT ET DE L'ENVIRONNEMENT

Filière Géosciences, Biodiversité, Paléontologie, Océanologie Biologique FRE CNRS 3298 - « Géosystèmes » Université Lille 1

THÈSE DE DOCTORAT EN SCIENCES DE LA TERRE Discipline : Paléontologie

par Hélène GOUBEL

Analyse de contour dentaire des ursidés pléistocènes et actuels : caractérisation et étude des causes de la variabilité morphologique des dents jugales

TOME I - TEXTE

Directeur de thèse : Catherine CRÔNIER Co-Encadrant : Patrick AUGUSTE

Soutenue publiquement le 29 Novembre 2011

PATOU-MATHIS M.	Directeur de Recherche CNRS, Paris	Rapporteur
NEIGE P.	Professeur, Université de Bourgogne	Rapporteur
CRÔNIER C.	Maître de Conférence, Université Lille 1	Directeur
AUGUSTE P.	Chargé de Recherche CNRS, Lille	Co-Encadrant
ARGANT A.	Docteur, MMSH, Aix-en-Provence	Membre
BLIECK A.	Directeur de Recherche CNRS, Lille	Membre
CUCCHI T.	Chargé de Recherche CNRS, Paris	Membre
PEIGNÉ S.	Chargé de Recherche CNRS, Paris	Membre

JURY

RESUME

Les ursidés (Mammalia, Carnivora, Ursidae) représentent une part importante du registre fossile au Pléistocène moyen et supérieur. Pour l'ours des cavernes (*Ursus deningeri – Ursus spelaeus*), de nombreux débats s'articulent autour de son régime alimentaire. Des caractères dentaires, tels que les dimensions et le relief occlusal, suggèrent une alimentation végétarienne exclusive, mais de récents travaux argumentent en faveur d'un spectre alimentaire plus omnivore. Les dents d'ours des cavernes et brun (*Ursus arctos*) montrent aussi une importante variabilité morphologique difficile à quantifier et à interpréter par la morphométrie traditionnelle. Une analyse des contours *via* la transformée de Fourier elliptique a été appliquée sur les dents jugales d'ursidés fossiles et actuels afin d'étudier la variabilité de forme, en complément d'une analyse traditionnelle. Un test préliminaire a d'abord été effectué sur une population d'*U. spelaeus* (grottes de Montaigle, Belgique). Puis, les séquences de Sous-Scladina et Scladina (Sclayn, Belgique) ont été analysées afin d'observer les variabilités de taille et de forme au cours du temps. Certains ursidés actuels, tels le panda géant *Ailuropoda melanoleuca* et l'ours blanc *Ursus maritimus*, sont spécialisés, tandis que d'autres sont plus généralistes (*i. e.* l'ours brun). Après avoir appliqué la méthode sur les ursidés actuels, une approche actualiste a été testée en intégrant des ursidés fossiles provenant de plusieurs localités. Certains caractères indiqueraient une alimentation plus végétarienne pour l'ours brun archaïque et plus variée pour l'ours des cavernes.

Mots-clés : Ursidae, dents jugales, Pléistocène moyen/supérieur, Europe du Nord-Ouest, morphométrie géométrique, analyse des contours, paléoécologie, régime alimentaire.

ABSTRACT

Ursid (Mammalia, Carnivora, Ursidae) remains are often found in abundance in the fossil records of Middle and Upper Pleistocene. For the extinct cave bear (*Ursus deningeri – Ursus spelaeus*), many debates currently focus on its diet. Dental features such as the dimensions and the occlusal relief suggest an exclusively vegetarian diet, but recent studies indicate a more omnivorous range food. Cave and brown bear (*Ursus arctos*) teeth also show a strong morphological variability, difficult to quantify and to interpret using traditional morphometrics. To complete these traditional analyses, an outline analysis *via* the elliptic Fourier transform has been performed on fossil and extant bear cheek teeth to assess the shape variability. Firstly, a population of *U. spelaeus* (Montaigle Caves, Belgium) has been tested. Then, the sequences of Sous-Scladina and Scladina Caves (Sclayn, Belgium) have been considered to assess size and shape modifications through time. Some extant bears, such as the giant panda *Ailuropoda melanoleuca* or the polar bear *Ursus maritimus* show a high diet specialization, whereas some extant ursids are generalist (*i. e.* the brown bear). After applying the method on the main extant taxa to establish an actual framework, an actualist approach has been finally tested by adding fossil bears from several localities. Few dental features suggest a more vegetarian archaic brown bear, whereas the cave bear diet would be more diversified than presumed.

Keywords: Ursidae, cheek teeth, middle/upper Pleistocene, Northwest Europe, geometric morphometrics, outline analysis, palaeoecology, diet.

Difficile de coucher toute ma reconnaissance sur le papier ...

Une tranche de vie remplie de rencontres scientifiques, évidemment, Mais aussi de belles rencontres humaines, que je tiens à saluer...

Merci

A Patrick et Catherine, pour leur foi en moi,

Aux rapporteurs et membres du jury, pour le temps, Ô combien précieux, qu'ils ont accepté de m'accorder

Marylène Patou-Mathis, Pascal Neige, Alain Argant, Stéphane Peigné, Alain Blieck et Thomas Cucchi,

A toutes ces personnes que j'ai eu l'opportunité de connaître par monts et par vaux, Au personnel du Service départemental d'Archéologie du Pas-de-Calais pour leur efficacité, Au personnel de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique pour leur disponibilité et leur gentillesse, A l'équipe de Scladina, pour leur accueil, leur enthousiasme et leur sympathie,

Au personnel de Géosystèmes, avec qui une amitié a souvent pu éclore et s'épanouir,

A tous les doctorants qui ont compté, c'est sûr, nos chemins se recroiseront...

A Bibie qui a ramé à mes côtés, au soleil comme au plus fort de la tempête,

A mon amie, que la Force soit avec toi jeune Padawane,

Et à mes deux familles, mon Sang et mon Cœur Grenadine.

TABLE DES MATIERES

<u>CHAPITRE 1 – CADRE INTRODUCTIF ET PROBLEMATIQUE</u>
CHAPITRE 2 – CADRES DE L'ETUDE
2.1 – Cadre chronologique15
Le Quaternaire, définition15
Méthodes biostratigraphiques15
2.2 – Cadre paléoenvironnemental17
Méthodes de reconstitutions paléoenvironnementales17
Concept de la « Steppe à Mammouth »17
Origine de la « Steppe à Mammouth »19
2.3 – Cadre climatique21
Cycles glaciaires du Pléistocène21
Conséquences des glaciations sur le paysage
2.4 – Impacts sur les peuplements mammaliens et spécificités du contexte Nord-Ouest européen23
Adaptation et spéciation23
Dynamique générale des populations23
Disparition de la « Steppe à Mammouth »24
Spécificités du contexte Nord-Ouest européen24
CHAPITRE 3 – MATERIEL
3.1 – Les éléments dentaires : généralités29
Anatomie dentaire
La dentine
L'émail
Le cément
Orientation de la denture31
Dentitions et denture
Hétérodontie
Hauteur de la couronne et modes de croissance dentaire32

Principaux patrons dentaires	
Théorie trituberculaire et terminologie	
Articulation temporo-mandibulaire et mécanismes de mastication	35
Importance des dents dans le registre fossile	36
3.2 – Les ursidés	38
Le panda géant Ailuropoda melanoleuca	
L'ours à lunettes Tremarctos ornatus	42
Le groupe des Ursinae ou « ours vrais »	43
L'ours lippu <i>Melursus ursinus</i>	43
L'ours malais Helarctos malayanus	45
Le genre Ursus	46
Le groupe des ours noirs	46
L'ours noir asiatique Ursus thibetanus	46
L'ours noir américain Ursus americanus	47
L'ours brun Ursus arctos	
L'ours blanc Ursus maritimus	50
Groupe fossile des ours des cavernes	52
L'ours des cavernes primitif Ursus deningeri	54
L'ours des cavernes évolué Ursus spelaeus	54
3.3 – Les collections	
Le Trou du Sureau, grottes de Montaigle	
Le gisement de Loverval	
Les grottes Scladina et Sous-Scladina	61
La séquence de Scladina	62
La séquence de Sous-Scladina	66
Le gisement de Biache-Saint-Vaast	67
La caverne d'Hastière	70
Le gisement de Borosteni – grotte Cioarei	72
Les ursidés actuels, collection du MNHN	73
CHAPITRE 4 – METHODES	75
4.1 – Acquisition des données	77
Morphométrie traditionnelle	77
Morphométrie géométrique	78

4.2 – Traitement des données et statistiques associées	82
4.3 – Erreurs de mesure	83

HAPITRE 5 – RESULTATS85
5.1 – Variabilité intra-spécifique chez l'ours des cavernes : collection de Montaigle87
Article GOUBEL et al. (sous presse), Geodiversitas
Discussion et conclusions de la partie 5.1113
5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina115
Discussion et conclusions de la partie 5.2128
5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels : collection du Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris137
Discussion et conclusions de la partie 5.3147
5.4 – Variabilité chez les ursidés actuels et fossiles : approche actualiste par la M/1151
Discussion et conclusions de la partie 5.4159
HAPITRE 6 – CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES165

BIBLIOGRAPHIE......177

CHAPITRE 1

<u>CHAPITRE 1 – CADRE INTRODUCTIF ET PROBLEMATIQUE</u>

Les ursidés (Mammalia, Carnivora, Ursidae FISCHER, 1817) représentent une part importante du registre fossile dans les gisements du Pléistocène moyen et supérieur en Europe. Dominant souvent les associations fauniques des gisements en grotte, les vestiges d'ours des cavernes (*Ursus deningeri* VON REICHENAU, 1904 du Pléistocène moyen – *Ursus spelaeus* ROSENMÜLLER & HEINROTH, 1794 du Pléistocène supérieur) constituent parfois des accumulations osseuses si volumineuses que des exploitations minières se spécialisèrent durant les deux guerres mondiales dans l'extraction du phosphate osseux pour la production de fertilisants (NEUGEBAUER-MARESCH 1999). Ses relations avec l'Homme (culte de l'ours ? chasse à l'ours des cavernes ? PATOU-MATHIS 2006), les causes de son extinction et son éthologie constituent autant de sujets passionnant les scientifiques depuis des décennies.

Au cœur de ces nombreux débats, les idées sur le spectre alimentaire de l'ours des cavernes n'ont cessé d'évoluer au gré des découvertes et des avancées technologiques. L'anatomie osseuse et dentaire est interprétée depuis longtemps comme une adaptation évolutive à une augmentation de la part végétale dans son alimentation, jusqu'à atteindre une spécialisation végétarienne exclusive avec les formes les plus évoluées à la fin du Pléistocène supérieur. Parmi ces caractères morphologiques, on peut évoquer entre autres le bombement glabellaire fronto-nasal, la massivité des arcades zygomatiques, ou encore la perte des prémolaires antérieures (création d'un diastème), les dimensions importantes et la conformation des dents jugales etc. (KURTÉN 1976). Des études récentes, basées sur de nouveaux outils tels que la géochimie isotopique (RICHARDS *et al.* 2008) ou la micro-usure dentaire (PINTO LLONA 2006 ; PEIGNÉ *et al.* 2009) semèrent le trouble en proposant un régime alimentaire avec un apport de nourriture carnée plus important que ce qui était traditionnellement présumé.

En contact direct avec les aliments et *a priori* adaptés à un type de nutrition, les éléments dentaires sont à l'image de la nourriture ingurgitée. Les dents jugales de l'ours des cavernes typique sont de dimensions importantes en comparaison avec l'ours brun actuel. La surface occlusale dentaire est à première vue particulièrement complexe. Par la rotondité des cuspides principales, la multiplication des cuspides secondaires et des rides d'émail (RABEDER 1999), la surface occlusale semble fortement s'éloigner du patron dentaire typiquement rencontré chez les carnivores (KURTÉN 1976). Mais ces éléments dentaires se caractérisent également par une très importante variabilité morphologique intra-spécifique que

la morphométrie traditionnelle ne permet pas de quantifier précisément et surtout d'interpréter. Ainsi, au sein d'une même population d'*U. spelaeus*, on observe des différences de forme modifiant profondément le contour des dents (Figs. 1.1 et 1.2)

La morphométrie géométrique fait partie d'une batterie de nouveaux outils « modernes » et est aujourd'hui largement utilisée dans des champs disciplinaires variés, notamment en biologie et en paléontologie des vertébrés et des invertébrés. L'intérêt majeur des méthodes propres à cette approche est de pouvoir quantifier la morphologie d'un objet, indépendamment de la taille. La forme seule et ses modifications peuvent alors être analysées de manière objective, puis comparées aux données métriques. L'analyse des contours est une de ces méthodes les plus couramment utilisées et permet d'extraire des jeux de données multivariées *via* l'application d'un algorithme mathématique. Un grand nombre d'algorithmes existent, mais le plus performant pour l'analyse de formes complexes est la transformée de Fourier elliptique.

Afin de quantifier la variabilité morphologique observée sur les éléments dentaires d'ours des cavernes, une analyse des contours *via* la transformée de Fourier elliptique a donc été appliquée sur les dents jugales, à savoir les quatrièmes prémolaires inférieures et supérieures (P/4 et P4/), les premières molaires inférieures et supérieures (M/1 et M1/), les secondes molaires supérieures (M2/) et les troisièmes molaires inférieures (M/3). Par leur position centrale dans les arcades dentaires et leur plus faible variabilité morphologique, seules les secondes molaires inférieures n'ont pas été intégrées dans les analyses.

Soucieux de rendre la lecture des résultats la plus confortable et la plus fonctionnelle possibles, nous avons délibérément choisi de scinder le rapport en un « Tome I – Texte » et un « Tome II – Figures et Tableaux », permettant au lecteur d'avoir un accès direct aux illustrations. Le déroulement au sein des deux tomes est identique. Dans le Tome II, l'ordre et la numérotation des illustrations suivront le sens de lecture.

Le « <u>CHAPITRE 2 – CADRES DE L'ETUDE</u> » est une synthèse bibliographique donnant accès à des informations-clés sur la période chronologique considérée, et se destine donc principalement aux lecteurs non-quaternaristes. Il fait le point sur les spécificités principales du Quaternaire : 2.1 – Cadre chronologique, 2.2 – Cadre paléoenvironnemental, 2.3 – Cadre climatique et 2.4 – Impacts sur les peuplements mammaliens et spécificités du contexte Nord-Ouest européen. Le « <u>CHAPITRE 3 – MATERIEL</u> » donne les caractéristiques du matériel utilisé : 3.1 – Les éléments dentaires : généralités, 3.2 – Les ursidés (actuels et fossiles) et 3.3 – Les collections (fossiles et actuelles).

Le « <u>CHAPITRE 4 – METHODES</u> » présente les méthodologies appliquées au cours de notre étude : *4.1 – Acquisition des données* (morphométrie traditionnelle et analyse des contours), *4.2 – Traitement des données et statistiques associées* et *4.3 – Erreurs de mesure*.

Le « <u>CHAPITRE 5 – RESULTATS</u> » rassemble les principaux résultats issus de ces trois années de recherche et présentés de la manière la plus synthétique possible. Les résultats suivent quatre axes :

5.1 – Variabilité intra-spécifique chez l'ours des cavernes : collection de Montaigle.

Définition du protocole d'étude

Nous rappellerons tout d'abord l'aspect expérimental de cette étude. En effet, il existe à notre connaissance aucun travail portant sur la variabilité dentaire chez les ursidés par le biais de cette méthode. Il est donc nécessaire d'en préciser les aspects protocolaires. Ce test préliminaire a été réalisé à partir d'une population d'*U. spelaeus* du Niveau 4 du Trou du Sureau (réseau karstique de Montaigle, Belgique).

Les erreurs de mesure pour l'analyse des contours sont-elles négligeables ?

Afin de s'assurer de la qualité de nos jeux de données, les erreurs de mesure ont été calculées à partir de cette même population.

La variabilité morphologique observée s'explique-t-elle par des paramètres individuels ?

La variabilité observée a été confrontée à quelques paramètres individuels, tels que la latéralité (position droite ou gauche sur l'arcade) et l'usure dentaire, directement lié à l'âge individuel de l'animal afin de déterminer si leur effet est ou non négligeable.

Exemple synthétique : cas de la M/1

L'article **GOUBEL** *et al.* soumis et accepté à la revue *Géodiversitas* présente le cas de la M/1 qui est discuté de manière synthétique. Nous y avons également testé l'effet d'un autre paramètre sur la forme: celui de la complexité du relief occlusal (cuspides secondaires ou dédoublées, rides d'émail etc). Pour cela nous avons utilisé les morphotypes évolutifs définis par RABEDER (1999), qui permettent de classer les conformations rencontrées selon leur degré de complexité.

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina. Observe-ton des différences de forme entre U. deningeri et U. spelaeus ?

L'étude du gisement de Sclayn (Belgique) fut d'abord l'occasion de tester les différences morphologiques entre l'ours des cavernes archaïque *U. spelaeus* et son ancêtre direct *U. deningeri*. En effet, la grotte de Scladina (Pléistocènes supérieur), riche en vestiges d'*U. spelaeus*, est en connexion avec la grotte Sous-Scladina (Pléistocène moyen) qui produisit quelques vestiges d'*U. deningeri*. Il était donc intéressant de comparer ces deux formes d'ours des cavernes, bien que la position chronostratigraphique de Sous-Scladina soit encore discutée.

La forme des éléments dentaires évolue-t-elle au cours du temps et/ou en fonction des modifications paléoenvironnementales ?

L'augmentation des dimensions des dents jugales au sein de la lignée spéléenne est connue depuis longtemps (KURTÉN 1976). Parallèlement à cette expansion occlusale, la complexification du relief a également été mise en évidence (RABEDER 1999), accentuant l'efficacité broyeuse des éléments dentaires et dont le paroxysme est atteint *U. spelaeus* au Pléistocène supérieur (KURTÉN 1976).

Qu'en est-il de la forme des dents jugales chez *U. spelaeus* ? Observe-t-on également des tendances morphologiques au cours du temps et/ou observe-t-on des fluctuations morphologiques que l'on ne peut pas polariser ? Pourraient-elles s'expliquer par des paléoenvironnements contrastés ?

Il nous fallait donc étudier de riches populations d'*U. spelaeus* distribuées au sein de différents niveaux stratigraphiques d'un même ensemble sédimentaire au cadre chronostratigraphique le plus précis possible. Cette séquence devait également être suffisamment longue et permettre d'intégrer des contextes paléoenvironnementaux contrastés. La séquence de Scladina a permis de satisfaire l'ensemble de ces conditions, en balayant une portion importante du Pléistocène supérieur (*Ursus spelaeus*).

Les modifications de forme et de taille sont-elles couplées ?

Après les avoir caractérisés indépendamment, les changements de taille et de forme ont été confrontés. Ainsi, il a été possible de préciser si les modifications de forme s'associent ou non avec une augmentation sensible des dimensions (couplage *vs* découplage taille/forme).

5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels : collection du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Comment se caractérise les variabilités de taille et de forme chez les ursidés actuels ?

Afin de tester la méthode sur les ursidés actuels, nous avons étudié le matériel disponible au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Dans l'objectif de définir un cadre actuel le plus complet possible, nous avons tenté de balayer un maximum de taxa actuels.

Quel est l'élément dentaire le plus pertinent pour une approche actualiste de l'écologie de l'ours des cavernes ?

Trois ursidés actuels montrent une spécialisation alimentaire affirmée : le panda géant hyper-végétarien *Ailuropoda melanoleuca* DAVID, 1829, l'ours lippu insectivore/frugivore *Melursus ursinus* SHAW, 1791 et l'ours blanc hyper-carnivore *Ursus maritimus* PHIPPS, 1774. D'autres ursidés sont plus généralistes, mais semblent montrer une préférence pour les végétaux comme l'ours à collier *Tremarctos ornatus* CUVIER, 1825, pour les insectes comme l'ours malais *Helarctos malayanus* RAFFLES, 1821 ou encore pour la nourriture carnée comme l'ours brun est-sibérien *Ursus arctos collaris* CUVIER & GEOFFROY, 1824. Enfin, les autres ursidés sont des omnivores opportunistes au sens large, comme pour la plupart des représentants du genre *Ursus*, tels que l'ours noir asiatique *U. thibetanus* CUVIER, 1823, l'ours noir américain *U. americanus* PALLAS, 1780 et de nombreuses sous-espèces d'ours brun *U. arctos* LINNAEUS, 1758.

Dans le but de confronter les ursidés actuels et fossiles en vue d'une interprétation paléoécoéthologique, nous avons sélectionné l'élément dentaire permettant au mieux de discriminer les taxa actuels dont les préférences alimentaires sont les plus contrastées, en particulier le panda géant et l'ours blanc.

5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles : approche actualiste par la M/1.

La forme des éléments dentaires peut-elle être utilisée comme outil paléoécoéthologique ? Que nous apporte cette approche sur les habitudes alimentaires des ursidés fossiles ?

Une fois le cadre actuel défini, différentes populations d'ursidés fossiles (Ursus deningeri, Ursus spelaeus et Ursus arctos archaïque) ont été intégrées. Ces populations fossiles proviennent majoritairement de gisements localisés en contexte Nord-Ouest

européen : Biache-Saint-Vaast en France et les gisements de Montaigle, Scladina, Sous-Scladina, Hastière et Loverval en Belgique. Une population d'*Ursus spelaeus* en contexte plus oriental a également été ajoutée (gisement de Borosteni en Roumanie).

Enfin, le « <u>CHAPITRE 6 – CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES</u> » synthétise les principales observations de l'étude. Pour terminer, un panel de possibilités sera proposé en vue d'améliorer le modèle établi.

CHAPITRE 2

CHAPITRE 2 – CADRES DE L'ETUDE

2.1 – Cadre chronologique.

Le Quaternaire, définition – Depuis des décennies, le statut du Quaternaire fait couler beaucoup d'encre. Pendant longtemps, il était reconnu comme une ère géologique dont la base correspondait avec celle du Pléistocène et de l'évènement paléomagnétique Olduvai vers -1,8 Ma (COWIE & BASSETT 1989). Suite à la version de la Charte Stratigraphique Internationale publiée en 2004 qui n'en reconnaissait pas la légitimité (GRASTEIN *et al.* 2004), les débats se multiplièrent (*cf. Quaternaire* (2009), Vol. 18(1, 2 et 3) : « *Le Quaternaire, limites et spécificités* » et GIBBARD *et al.* 2005). Ces échanges s'articulèrent en deux points distincts : définir les limites inférieures du Quaternaire et du Pléistocène, les corréler aux étages marins et déterminer le statut chronostratigraphique du Quaternaire. Un consensus, voté par l'ensemble de la communauté scientifique et approuvé par la Commission Internationale Stratigraphique, a enfin pu être établi en 2009 (GIBBARD & HEAD 2009) selon la proposition de HEAD *et al.* (2008) (Fig. 2.1.1).

Depuis, le Quaternaire est de nouveau reconnu, mais en tant que période géologique et fait suite au Néogène, au sein du Cénozoïque (Fig. 2.1.1). Les limites inférieures du Quaternaire et du Pléistocène concordent désormais avec celle de la base de l'étage Gélasien vers -2,6 Ma. A sa base, le Quaternaire comprend donc le Pléistocène inférieur (-2,6 Ma à - 780 Ka), constitué du Gélasien (anciennement pliocène) et du Calabrien (équivalent du Villafranchien supérieur continental). Se succèdent ensuite le Pléistocène moyen (-780 à -126 Ka), le Pléistocène supérieur (-126 à -12 Ka) et l'Holocène (-12 Ka à l'Actuel) (GIBBARD & HEAD 2009). Les étages de la Charte Stratigraphique Internationale sont officiellement définis à partir de dépôts marins. Or, l'abondance des dépôts continentaux néogènes et quaternaires ont mené à la définition de nouveaux étages continentaux, que mentionnent de nombreux auteurs quaternaristes dans leurs travaux (GUÉRIN & PATOU-MATHIS 1996). Ainsi, l'équivalent continental du Pliocène est le Ruscinien succédé du Villafranchien, du Galérien et de l'Aurélien.

Méthodes biostratigraphiques – Préciser le cadre chronologique d'un gisement archéologique peut s'appréhender à partir d'un ensemble d'outils nombreux et variés et donnant accès à une information absolue ou relative (MISKOWSKY 2002). L'utilisation de la paléobiosphère s'avère aujourd'hui incontournable et constitue le domaine de la biostratigraphie. Parmi les cadres biostratigraphiques traditionnellement utilisés en Europe du

Nord-Ouest en domaine continental, on peut mentionner les palynozones définies par ZAGWIJN (1985) et les biozones mircrofaunique (CHALINE 1980) et macrofaunique (GUÉRIN 1980), entre lesquelles des corrélations ont pu être établies (AUGUSTE 1995a).

MEIN (1975) fut le premier à établir une première échelle biostratigraphique fiable du Néogène basée sur l'étude des petits et grands mammifères. Les mêmes principes furent transposés au Quaternaire et la nouvelle échelle fut rattachée à la précédente GUÉRIN (1980, 1982). L'ensemble, désigné « Systèmes MN et MNQ » (pour Mammifères Néogènes et Quaternaires), est perpétuellement complété et modifié par l'avancement des connaissances (GUÉRIN & PATOU-MATHIS 1996 ; MEIN 2000 ; GUÉRIN 2002, 2007 ; PALOMBO & VALLI 2003-2004 et cf. Quaternaire (2009), Vol. 20(4): « Biochronologie et Grands *Mammifères* »). L'échelle MNO se constitue d'une série d'unités standard (standardzones) contigües et hiérarchisées (CALLOMON & DONOVAN 1971), et sont définies par la présence de formes caractéristiques de lignées évolutives (i. e. stades évolutifs) et d'associations fauniques caractéristiques ou encore par l'apparition de nouveaux taxons (GUÉRIN 2007). Ainsi, le Quaternaire, tel qu'il est actuellement défini, est constitué des unités MNQ 16 à 26. Une dernière unité MNQ 27 fait référence aux faunes actuelles holocènes (GUÉRIN 1982). Initialement définie à partir des grands mammifères européens, l'échelle MNQ fut ensuite étendue à l'Eurasie occidentale (GUÉRIN 2007). Les biozones de GUÉRIN permettent de dater les gisements avec une relative précision et semblent assez bien se corréler au nouveau schéma chronostratigraphique voté en 2009 (GUÉRIN 2007), mais ne sont cependant pas reconnues par l'ensemble de la communauté scientifique. En Europe par exemple, d'autres systèmes biostratigraphiques furent établis en parallèle, comme en Italie (PALOMBO et al. 2000-2002).

2.2 – Cadre paléoenvironnemental.

Méthodes de reconstitutions paléoenvironnementales – La reconstruction des paysages quaternaires s'effectue généralement en intégrant des données d'origine variée (analyses multiproxies), d'ordres sédimentaire, géomorphologique, macro- et microscopique, pédologique, palynologique, malacologique, microfaunique et macrofaunique. Des interactions étroites s'établissent à la fois entre la biosphère et les autres composantes environnementales (atmosphère, hydrosphère et géosphère) et au sein même de la composante biologique, entre les êtres vivants. L'ensemble de ces interactions constitue un écosystème et leur étude relève de l'écologie.

Il existe plusieurs méthodes de reconstitution paléoécologique en domaine continental. L'établissement des relations entre un organisme et sa niche écologique permettent de déterminer les affinités écologiques propres à cette espèce. De nombreux taxa montrent des adaptations morphologiques caractéristiques d'un environnement précis et, par leur simple présence, constituent donc des indicateurs directs du paléoenvironnement. Ils fournissent de précieux renseignements sur les paramètres biotiques et physico-chimiques du paysage, tels que le couvert végétal, le climat, la topographie, l'hydrographie, l'hygrométrie etc.

Il est également possible de regrouper les taxa selon leurs affinités écologiques communes. Par l'abondance relative de certains regroupements, on dresse alors un portrait synthétique du paléoenvironnement (*i. e.* abondance des espèces de milieu ouvert non arctique, de milieu boisé etc.). La technique des cénogrammes (LEGENDRE 1989) se fonde sur la distribution des espèces en fonction de leur masse et de leur taille individuelle. Elle permet également de définir le degré d'ouverture et de fermeture du milieu mais également d'établir les conditions hygrométriques du milieu (aride ou humide). Enfin, les diagrammes écologiques (FLEMING 1973 ; ANDREWS *et al.* 1979 ; GUÉRIN & FAURE 1987 ; GUÉRIN 1998) sont des représentations synthétiques basées sur l'abondance relative de taxa classés en fonction de divers paramètres, tels que la catégorie systématique (abondance des carnivores, proboscidiens etc.), la masse (des classes A à H dans l'ordre croissant), le spectre alimentaire dominant (omnivore, herbivore etc.) et la locomotion (terrestre, arboricole, aquatique etc.)

Concept de la « Steppe à Mammouth » – Aujourd'hui communément admis, le concept de la « Steppe à Mammouth », telle que décrite par GUTHRIE (1982, 1984, 1985, 1990, 2001), naquit de la nécessité d'apporter une explication cohérente au développement d'une riche

communauté mammalienne dans un environnement aussi hostile et contradictoire que le mythique désert polaire (Fig. 2.2.1). Ce dernier a longtemps fait partie de l'imaginaire collectif. Or, les gisements du Pléistocène indiquent une biodiversité faunique incomparable à l'Actuel, en particulier la présence de nombreux grands et très grands mammifères durant les périodes interglaciaires, mais aussi durant les périodes glaciaires. Au début des années 1970, le concept révolutionnaire de la « Steppe à Mammouth vit le jour et satisfit alors peu à peu l'ensemble de la communauté scientifique. La corrélation entre plusieurs disciplines (palynologie, paléomammalogie), l'utilisation de nouveaux outils d'analyse et leur application sur de nombreux cadavres d'animaux pléistocènes piégés dans le permafrost (VAN GEEL *et al.* 2008 ; MAROT 2009) tels que les célèbres Jarkov découvert en 1998 (MOL *et al.* 2001) et Lyuba en 2007 (MAROT 2009) validèrent indubitablement la proposition de GUTHRIE.

Les paysages actuels, dont les forêts boréale et tempérée, la steppe, la toundra et le désert sont marqués par de profondes différences dans l'assemblage des formations végétales et dans leur répartition à l'échelle mondiale. Leur distribution actuelle en bandes latitudinales s'explique principalement par l'influence de paramètres climatiques, atmosphériques, océaniques et topographiques (OZENDA 1964). Le paysage pléistocène est tout autre. GUTHRIE (1990, 2001) décrit la « Steppe à Mammouth » comme un ensemble écologique homogène à une vaste échelle mondiale (Fig. 2.2.2), s'étendant des régions les plus occidentales européennes, en Bretagne, en Espagne et en Angleterre, aux régions les plus orientales asiatiques, jusqu'en en Sibérie. Lors des épisodes glaciaires, son expansion atteint le détroit de Béring et au-delà jusqu'en Amérique du Nord, constituant alors la « Béringie » (HARINGTON 2005). Il s'agit donc d'une spécificité de l'hémisphère Nord, recouvrant une surface totale de 190 degrés de longitude et 40 degrés de latitude (KAHLKE 1999).

La « Steppe à Mammouth » se caractérise par une composante végétale en mosaïque. Elle est dominée par une strate herbacée de type steppique (GUTHRIE 1990 ; ZAZULA *et al.* 2002, 2003 ; VAN GEEL 2008), principalement des graminées, mixée à des formations arborées tempérées et boréales sous forme d'arbustes, de bosquets et de forêts claires et dont la densité varie localement. En comparant la « Steppe à Mammouth » à une couverture en patchwork (« Plaids »), GUTHRIE (1984) explique l'importante diversité faunique observée dans les gisements du Pléistocène (Fig. 2.2.3). Sans en être exactement le reflet, l'analogie actuelle la plus proche de cet environnement se retrouve dans les steppes d'Asie Centrale (Fig. 2.2.4). Les herbacées se distinguent par une croissance rapide, des défenses toxiques limitées, une biomasse surtout souterraine (en particulier un système racinaire développé et profond) et une richesse en silice. Ces spécificités montrent une adaptation au broutage intensif par les grands herbivores. GUTHRIE (2001) ajoute que les sols de la « Steppe à Mammouth » se caractérisent par leur forte productivité, leur richesse en nutriments et par leur basicité. Enfin, les paramètres atmosphériques étaient vraisemblablement différents, avec un climat globalement aride et continental, un important système de vents et une couverture nuageuse très limitée (GUTHRIE 2001).

La faune évoluant dans la « Steppe à Mammouth » est, elle aussi, sans équivalent actuel par sa diversité, sa nature, l'abondance et les proportions relatives des espèces qui la composent. Suivant les auteurs, elle est définie sous de multiples termes, tels que «Mammuthus-Coelodonta faunal complex» (KAHLKE 1999), «Mammoth Complex» (MATTEWS 1982) ou encore « Mammoth Fauna » (SHER 1971). A l'image du paysage végétal, elle est elle-même un composite de faune rencontrée en milieu plutôt ouvert et d'une faune rencontrée en milieu à tendance forestière. Parmi les taxons typiques de la « Steppe à Mammouth » du Pléistocène supérieur, on peut citer la liste non exhaustive suivante : le mammouth laineux Mammuthus primigenius (BLUMENBACH, 1827), le rhinocéros laineux Coelodonta antiquitatis (BLUMENBACH, 1799), le grand bison des steppes Bison priscus BOJANUS, 1827, le cheval Equus sp. LINNAEUS, 1758, le renne Rangifer tarandus (LINNAEUS, 1758), l'élan Alces alces (LINNAEUS, 1758), le cerf élaphe Cervus elaphus LINNAEUS, 1758, la saïga Saiga tatarica (LINNAEUS, 1758), l'aurochs Bos primigenius BOJANUS, 1827, le petit bison de forêt Bison schoetensacki FREUDENBERG, 1910, le sanglier Sus scrofa LINNAEUS, 1758, l'ours des cavernes Ursus spelaeus ROSENMÜLLER & HEINROTH, 1794, le glouton Gulo gulo LINNAEUS, 1758, le loup Canis lupus LINNAEUS, 1758, le lion des cavernes Panthera (Leo) spelaea GOLDFUSS, 1810, le lynx Lynx lynx (LINNAEUS, 1758), la hyène des cavernes Crocuta Crocuta spelaea (GOLDFUSS, 1832), le renard polaire Alopex lagopus (LINNAEUS, 1758) etc. Ces taxons étant définis par des exigences écologiques qui leur sont propres, leurs distributions spatiale et temporelle doivent donc être considérées de manière individuelle (GUÉRIN & PATOU-MATHIS 1996 ; KAHLKE 1999).

Origine de la « Steppe à Mammouth » – L'établissement de la « Steppe à Mammouth » semble se corréler à des phénomènes tectoniques (MANABE & TERPSTRA 1974; PARTRIDGE *et al* 1995). Au cours du Cénozoïque, le cycle orogénique alpin provoque notamment l'ouverture de l'océan indien, la remontée de la plaque indienne vers le Nord et sa collision inévitable avec la plaque eurasiatique. Durant la genèse de la chaîne himalayenne, il

semblerait que le taux de surrection se soit accéléré durant les derniers 2,5 Ma, et particulièrement durant le dernier million d'années (DEMENOCAL & RIND 1993; GUTHRIE 2001). Cette nouvelle et très haute topographie aurait constitué une redoutable barrière à l'humidité, bloquant les flux de mousson originaires d'Asie du Sud-Est. S'ensuivit l'aridification croissante des régions d'Asie centrale, puis de l'ensemble du continent eurasiatique.

2.3 – Cadre climatique.

Cycles glaciaires du Pléistocène – La « Steppe à Mammouth » s'inscrit dans un cadre climatique particulièrement fluctuant. Le climat au Quaternaire se caractérise par des températures globalement plus basses qu'à l'Actuel et par des fluctuations climatiques de forte amplitude, surtout dès le Pléistocène moyen. Depuis les derniers 400 ka (Fig. 2.3.1.), chaque cycle climatique d'une durée de 100 ka environ, débute par une période tempérée (période interglaciaire) relativement courte et suivie d'une longue dégradation climatique généralisée (période glaciaire). La cyclicité de ces phénomènes est parfaitement corrélée à l'évolution simultanée de paramètres astronomiques tels que l'excentricité, l'obliquité et la précession aux périodicités respectives de 100 ka, 41 ka et 23/19 ka (MILANKOVITCH 1930 ; BERGER 1978 ; IMBRIE *et al.* 1992), influençant directement le taux d'insolation de la planète.

Les cycles glaciaires du Quaternaire sont particulièrement bien enregistrés dans les sédiments océaniques et dans les inlandsis actuels (IMBRIE et al. 1984 ; TZEDAKIS et al. 1997; PETIT et al. 1999). A partir de ces archives, les évènements majeurs de dégradation et d'optima climatiques ont été numérotés et ordonnés en stades isotopiques MIS (« Marine Isotopic Stages »), dont les numéros pairs marquent les phases de détérioration tandis que les numéros impairs se réfèrent aux périodes plus tempérées. La corrélation entre les données sédimentaires, océaniques et continentales a permis l'établissement d'un cadre chronostratigraphique du Quaternaire, basé sur les évènements climatiques (Fig. 2.3.2). Au cours des derniers 400 ka, quatre interglaciaires majeurs ont été enregistrés, correspondant en Europe du Nord au complexe Holsteinien, au Saalien, à l'Eémien et à l'Holocène. Entre ces phases tempérées s'articulent des phases glaciaires, au cours desquelles se développent d'importantes calottes glaciaires dans les régions septentrionales et des langues glaciaires dans les régions montagneuses. Dans les Alpes du Nord, on reconnaît entre autres les indices du dernier cycle glaciaire (glaciation Würm) et de l'avant-dernier cycle glaciaire (Riss) (Fig. 2.3.2). A ce modèle se surimposent des variations climatiques stadiaires (péjoration climatique) et interstadiaires (amélioration climatique), de très hautes fréquence et amplitude. Au cours du Pléistocène supérieur, on recense 23 pics majeurs chauds (évènements de Dansgaard-Oeschger) et 5 pics majeurs froids (évènements de Heinrich) (HEINRICH 1988; DANSGAARD et al. 1993; PETIT et al. 1999; ANDERSEN et al. 2004), mais d'autres très nombreuses fluctuations s'observent également (Fig. 2.3.1). Ainsi, le Quaternaire est caractérisé par une instabilité climatique très prononcée.

Conséquences des glaciations sur le paysage – Les effets d'une dégradation climatique sur le paysage sont multiples, directs et indirects. Suite au développement et à l'expansion d'inlandsis au Royaume-Uni, en Scandinavie et en Sibérie et de langues glaciaires dans les massifs montagneux eurasiatiques (Alpes et Pyrénées), une activité typiquement périglaciaire se met en place à l'échelle régionale (BALLANTYNE & HARRIS 1994) : des moraines se forment par l'action érosive des glaciers sur le substrat, des paléosols caractéristiques se développent (sols polygonaux, permafrost, cryogénisation etc.), des terrasses sédimentaires se forment, etc. A l'échelle mondiale, la baisse généralisée du niveau eustatique provoque l'émersion des plateaux continentaux. Ainsi, durant le Dernier Maximum Glaciaire (DMG ou LGM en anglais, Fig. 2.3.2), le niveau des océans s'abaisse de 120 mètres provoquant l'émersion de la Mer du Nord et du détroit de Béring (Fig. 2.2.2). Le Royaume-Uni et l'Amérique du Nord deviennent alors directement accessibles. L'émersion de ces nouvelles contrées implique une profonde perturbation du système hydrographique, une continentalisation accentuée et une aridification plus prononcée dans les régions les plus centrales. La circulation atmosphérique se modifie et l'intensification des vents permet l'érosion éolienne des moraines glaciaires, augmentant le taux de poussières dans l'atmosphère. Leur accumulation à des milliers de kilomètres de leur source forme de vastes complexes læssiques caractéristiques, nourrissant les sols en nutriments minéraux favorisant le développement de plantes herbeuses de type steppique. Parallèlement, en empêchant le développement des essences arborées, la réduction du taux d'humidité atmosphérique provoque une rétraction des forêts. Ainsi, une phase glaciaire au Pléistocène se corrèle généralement à une ouverture du paysage au sein de la vaste « Steppe à Mammouth ».

2.4 – Impacts sur les peuplements mammaliens et spécificités du contexte Nord-Ouest européen.

La succession brutale des évènements climatiques, à court, moyen et long termes, entraine inévitablement de profondes modifications du paysage floristique. Des phases d'ouverture (déclin des essences arborées au profit des non-arborées) et de fermeture (déclin des essences non-arborées au profit des arborées) du paysage témoignent directement de ce contexte climatique hautement fluctuant (GUIOT *et al.* 1989), bien que ces ouvertures et fermetures ne soient jamais atteintes totalement. De nombreuses séquences sédimentaires continentales riches en pollens, telles que la célèbre tourbière de la Grande Pile dans les Vosges (WOILLARD 1978), permettent de retracer avec précision la progression de ces cortèges végétaux. Les peuplements mammaliens, en particulier les herbivores, sont directement influencés par de ces modifications et réagissent selon deux modalités non exclusives.

Adaptation et spéciation – Face aux modifications paléoenvironnementales, de nombreuses lignées de grands mammifères montrent des adaptations morphologiques, physiologiques et éthologiques de plus en plus accentuées et affectant principalement les dimensions et les proportions corporelles individuelles. Les adaptations morphologiques affectent principalement les parties molles des organismes, les éléments crâniens et dentaires, les bois chez les cervidés ou encore les éléments cornés chez les rhinocérotidés et les bovidés (KAHLKE 1999). Elles se corrèlent principalement à une spécialisation d'ordres alimentaire, locomoteur et/ou protecteur face aux conditions les plus froides. L'acquisition de ces apomorphies implique souvent l'émergence de nouvelles espèces ou sous-espèces, et parfois l'extinction des représentants de la lignée aux caractères plus ancestraux.

Dynamique générale des populations – Des phénomènes de migration à grande échelle, impliquant des renouvellements fauniques plus ou moins profonds (« Turn-over ») peuvent également survenir. En effet, les fluctuations climatiques induisent une contraction ou une extension des zones habitables par les taxa, selon leurs propres exigences écologiques. Par conséquent, il est possible de suivre précisément la distribution géographique de chaque taxon dans le temps (AZZAROLI 1988 ; KAHLKE 1999 ; PUSHKINA 2007). Cependant, leur distribution dans l'espace et le temps dépend également d'autres facteurs, rendant la tâche extrêmement complexe (berceaux de spéciation, nouvelles adaptations, phénomènes migratoires *sensu stricto* à plus petite échelle, barrières topographiques et hydrographiques etc.)

A l'échelle eurasiatique, la dynamique générale des peuplements mammaliens pléistocènes peut se résumer par un modèle pendulaire (KAHLKE 1999). Lors des évènements glaciaires, la faune adaptée à un milieu ouvert arctique est favorisée. La baisse des températures et l'ouverture du paysage dans les régions méridionales permettront à ce cortège faunique d'atteindre les régions de basses latitudes. C'est ainsi qu'au cours du LGM, le mammouth laineux se disperse jusqu'aux rivages de l'Atlantique (KAHLKE 1999). La faune adaptée à un milieu tempéré forestier se contractera quant à elle vers le Sud dans des zones refuges (Péninsule Ibérique, Italie, Balkans). Lorsque le climat s'améliore, les taxa tempérés réinvestissent les régions plus septentrionales, tandis que les espèces arctiques se réfugient dans les zones refuges du Nord, comme en Béringie (HOFREITER & STEWART 2009).

Disparition de la « Steppe à Mammouth » – La fin du Pléistocène supérieur marque la disparition presque totale de la « Steppe à Mammouth », provoquant l'extinction en masse de nombreux grands mammifères (Fig. 2.4.1) (STUART & LISTER 2007). Cependant, certaines espèces auraient persisté dans les régions les plus septentrionales durant l'Holocène (Fig 2.4.1). Des restes de forme naine de mammouth laineux en Sibérie furent par exemple datés de 4000 ans BP (VARTANYAN *et al.* 1993), soit en contemporanéité avec l'établissement des premières sociétés humaines. De nombreuses discussions s'articulent encore actuellement quant aux causes invoquées dans la disparition de la « Steppe à Mammouth » (MARTIN 1967 ; MARTIN & KLEIN 1984 ; BARNOSKY *et al.* 2004 ; HOFREITER & STEWART 2009). Certains auteurs argumentent en faveur d'une influence anthropique seule tandis que d'autres encore, les effets climatique et anthropique seraient combinés (HOFREITER & STEWART 2009).

Spécificités du contexte Nord-Ouest européen – L'Europe du Nord-Ouest (France septentrionale, Bénélux, Angleterre) constitue une entité biogéographique homogène à plusieurs titres (AUGUSTE 1995a, 2009). Par l'absence de barrière géophysique importante, elle est en continuité avec la vaste plaine nord-européenne dont elle constitue la partie extrême-occidentale (SOMMÉ 1977). Encadrée à l'Ouest par l'Atlantique et au Nord par la Manche et la Mer du Nord, les variations eustatiques impliqueront de profondes modifications du trait de côte. En contexte glaciaire, la Manche disparaît suite à l'émersion du plateau continental. Un important réseau hydrographique se développe alors sur ces terres émergées et constitue le paléo-fleuve de la Manche (GIBBARD 1988 ; LERICOLAIS 1997). Par sa

position plus septentrionale, l'impact des forçages climatiques sur la faune et la flore est plus accentué, contrairement aux régions du pourtour méditerranéen. En période de péjoration climatique, ces dernières constituent une zone refuge fréquentée par la faune tempérée (BONIFAY & BRUGAL 1996).

L'étude synthétique des associations de grands mammifères des principaux gisements pléistocènes de France septentrionale (Fig. 2.4.2) a permis d'établir la dynamique des peuplements mammaliens pléistocènes (AUGUSTE 2009). Rappelant le modèle général précédemment décrit, les peuplements semblent évoluer dans l'espace et le temps selon un modèle pendulaire (KOLFSCHOTEN 1992, 1995; AUGUSTE 2009). A la faveur des variations climatiques (Fig. 2.4.3), les différentes phases d'avancée et de recul des grands mammifères adaptés, soit au contexte glaciaire et provenant d'Eurasie orientale, soit au contexte tempéré et provenant des régions du pourtour méditerranéen, ont ainsi été mises en lumière. De nombreux gisements majeurs recouvrent aujourd'hui presque uniformément le dernier million d'années (Fig. 2.4.2) et enregistrent ainsi huit grands renouvellements fauniques au cours des MIS 15, 11, 8, 7.c, 6, 5.e, 4/3 et 2 (AUGUSTE 2009).

CHAPITRE 3

CHAPITRE 3 – MATERIEL

3.1 – Les éléments dentaires : généralités.

Les éléments d'anatomie se fondent principalement sur les travaux de synthèse de PEYER (1968), HILLSON (1986), BARONE (1976), LAVERGNE (1996), KAMINA (1996) et LAUTROU (1997).

Anatomie dentaire – Dans les cas les plus simples, une dent se subdivise en trois régions anatomiques (Fig. 3.1.1). La couronne est la partie proéminente dans la cavité buccale. En son sommet, la surface occlusale définit le plan où les dents supérieures et inférieures entrent en contact. A son opposée, la racine, simple ou multiple, est enfoncée dans l'alvéole dentaire de la mâchoire et se termine par un orifice : l'apex racinaire. Enfin, le collet est le plan de jonction entre la couronne et la racine. Il correspond pour les dents les plus simples à leur limite d'éruption dans la cavité buccale et à la limite inférieure de l'émail dentaire.

Les trois constituants élémentaires des dents sont la dentine, l'émail et le cément, euxmêmes composés en proportions variables d'un composant minéral, d'un composant organique et d'eau. Ces trois constituants (dentine, émail et cément) sont communs à toutes les dents de mammifères. La partie inorganique ou minérale est majoritairement constituée de petits cristaux (ou cristallites) d'apatite (phosphate de calcium), plus précisément d'hydroxyapatite et de fluorapatite. Différents ions peuvent participer à l'élaboration de cette fraction minérale par des processus de substitution, comme le strontium ou le sodium. Le composant organique principal est une protéine fibreuse : le collagène. C'est entre les fibrilles de collagène que cristallise l'apatite.

La dentine – La dentine (ou ivoire) compose la partie principale de la dent. Elle est composée à hauteur de 20% environ de collagène, ce qui en fait un matériau relativement résistant lorsqu'il est frais mais faiblement résistant face aux mécanismes érosifs et au temps, contrairement à l'émail. On différencie deux types de dentine. La dentine primaire, la première à se déposer, est la plus abondante et se dépose du sommet de la couronne vers l'apex. Puis, la dentine secondaire se forme au cœur de la dent à la périphérie de la chambre pulpaire renfermant les tissus nerveux, les canaux sanguins et lymphatiques et communiquant avec l'extérieur de la dent par l'apex racinaire. La dentine se dépose par couches successives tapissant la racine tout au long de la vie en formant plusieurs types des laminations : les lignes de Von Ebner et les lignes de contour d'Owen. Ces laminations montrent des rythmicités haute et basse fréquences grâce auxquelles il est possible d'estimer un âge très précis et de

repérer des évènements de perturbations physiologiques, telle la ligne néonatale provoquée par la naissance.

L'émail – Au niveau de la couronne, la dentine est recouverte par une mince couche d'émail se déposant par couches successives. La fraction organique y fait presque totalement défaut (moins de 1%), donnant à ce matériau une solidité extrême et une excellente stabilité dans le temps. Les cristaux d'apatite sont organisés en prismes microscopiques dont la disposition relative s'établit selon trois grands schémas, et dont la dominance varie en fonction du groupe taxonomique considéré (BOYDE 1965). D'autres caractéristiques microstructurales peuvent être déterminées, comme les striations croisées (dépôt journalier d'émail) et les stries de Retzius (dépôt d'émail tous les 7 à 10 jours). Comme pour la dentine, certains de ces caractères peuvent être reliés à l'âge individuel et à des modifications physiologiques durant la vie de l'organisme.

Lorsqu'elle n'est pas usée, une couche d'émail recouvre donc la totalité de la surface occlusale, mais son épaisseur varie localement (*i. e.* plus épaisse au niveau des cuspides). Sous l'émail, la dentine peut dessiner des protubérances donnant à la surface occlusale un relief plus ou moins accusé, même lorsque l'émail finit par disparaître. On distingue des bosses plus ou moins émoussées : les cuspides. Certaines sont plus proéminentes que d'autres et son souvent identifiées comme les cuspides principales. Les autres, plus discrètes, sont les cuspides secondaires ou accessoires. On distingue également d'autres types de tubercules en forme de crêtes, de ridules ou de stries. Tous ces reliefs sont souvent entrecoupés par des sillons plus ou moins profonds. Chez certains groupes, l'émail peut dessiner des replis externes s'étendant sur tout le fût¹ de la dent ou encore des replis internes communiquant ou non entre elles : les infundibulums. C'est le cas par exemple chez les équidés et les bovidés. La disposition et la forme de ces reliefs sont en outre très variables d'un groupe taxonomique à l'autre et s'organisent selon un patron dentaire qui leur est propre. Les cinq principaux patrons sont présentés ci-après.

Le cément – Le cément, dont on distingue plusieurs sortes, est chimiquement semblable au tissu osseux, avec environ 25% de constituant organique. Il se dépose à la surface de la dentine ou de l'émail tout au long de la vie en couches concentriques et comble les éventuelles cavités internes et externes. Sa fonction première est d'assurer l'adhérence de la dent dans l'alvéole dentaire. En effet, une partie des constituants organiques du cément

¹ Fût : se réfère aux couronnes très développées de type hypsodonte.
racinaire provient d'un complexe fibreux : le ligament périodontal. Celui-ci fait donc corps avec le cément racinaire d'un côté et l'alvéole dentaire de l'autre. De légers mouvements de la dent dans l'alvéole sont cependant possibles afin de garder une certaine souplesse de la denture durant le processus de mastication. Le cément a enfin pour fonction de participer à la compensation des effets d'usure de la dent.

Orientation de la denture – Les régions osseuses contenant les alvéoles dentaires sont les processus alvéolaires. Chez les mammifères, la mâchoire inférieure se constitue de deux os hémi-mandibulaires, fusionnés ou non (Fig. 3.1.2). La mâchoire supérieure se compose du maxillaire et parfois du prémaxillaire (Fig. 3.1.3). Les dents sont disposées en une rangée formant l'arcade dentaire, constituée de deux demi-arcades (Fig. 3.1.2). Chacune de ces demi-arcades est, en théorie, le strict reflet en miroir de l'autre. Les dents peuvent ainsi être latéralisées (demi-arcade droite ou gauche). On peut séparer virtuellement les deux demi-arcades par un plan médian sagittal, grâce auquel on oriente les éléments dentaires. La direction pointant vers l'avant de ce plan est dite mésiale ; vers l'arrière, la direction est distale. Latéralement, la direction s'orientant vers l'extérieur de la cavité buccale (vers les joues) est dite vestibulaire. La direction linguale s'oriente au contraire vers l'intérieur de la cavité buccale (vers la langue).

Dentitions et denture – L'ensemble des dents d'un animal est appelé la denture. Le terme de dentition est en principe réservé aux processus de mise en place, de croissance et de disparition d'une denture. La plupart des mammifères sont diphyodontes, signifiant qu'il existe deux générations de dents se relayant dans le temps. La première, la denture de lait ou lactéale, apparaît avant ou peu après la naissance. Cette denture temporaire est ensuite substituée par remplacement vertical² et résorption des racines de lait par une denture définitive ou permanente, plus solide. Tout comme pour la denture de lait, les dents définitives n'émergent pas simultanément dans la cavité buccale. Par conséquent, on définit une séquence d'éruption dentaire, propre à chaque groupe taxonomique. Certains groupes de mammifères, les monophyodontes, n'ont cependant qu'une unique dentition. La dentition de lait est alors totalement absente comme chez les édentés, ou persistante comme chez les cétacés.

² Excepté pour les proboscidiens, chez qui le remplacement dentaire est horizontal.

Hétérodontie – Outre de nombreux caractères anatomiques et physiologiques, les mammifères se distinguent par leur denture hétérodonte, c'est-à-dire par leurs dents différenciées et spécialisées à une fonction bien précise. On distingue quatre classes ou types de dents (Fig. 3.1.2). En position antérieure, les dents labiales regroupent les incisives et les canines. Les incisives ont souvent une couronne simple et une racine unique. Leur rôle est de couper et de trancher. Les canines sont généralement pointues, sans surface occlusale réelle et également à racine unique. Elles servent à arracher. Chez les mammifères carnivores et omnivores, les canines sont particulièrement développées et se transforment en crocs plus ou moins acérés. En position postérieure, les dents jugales rassemblent les prémolaires et les molaires. Leur nôle est de broyer la nourriture et leur travail ressemble à celui d'une meule, d'où est issu leur nom. Dans le cas des prémolaires le nombre des racines est variable et la surface occlusale est plus ou moins complexe. Elles se rapprochent morphologiquement des molaires et en sont parfois complètement semblables suite à un phénomène de molarisation. Les molaires sont à racine multiple et à couronne complexe.

Cependant, certains mammifères possèdent des dents semblables (isodontie) mais constituent une minorité. C'est le cas des cétacés et des édentés qui sont donc à la fois monophyodontes et isodontes.

Dans le cas d'une denture complète comme chez les suidés (Fig. 3.1.2), chaque demiarcade est composée de trois incisives, une canine, quatre prémolaires et trois molaires. La denture peut alors se synthétiser par la formule dentaire suivante : I3/3, C1/1, P4/4, M3/3. Néanmoins, la formule dentaire est réduite chez la plupart des mammifères. Cette réduction peut s'opérer au niveau des incisives, des canines, des prémolaires ou des molaires. Lorsque la réduction s'opère entre les incisives et les dents jugales, un espace totalement dépourvu de dents (diastème) se créé. Comme chez les rongeurs, les équidés et les ruminants, l'existence d'un diastème se corrèle souvent à un régime alimentaire à dominance végétarienne.

Hauteur de la couronne et modes de croissance dentaire – Un autre paramètre varie sensiblement selon le groupe taxonomique considéré : la hauteur de la couronne, liée au mode de croissance dentaire (Fig. 3.1.4). Lorsque la couronne est basse, elle est dite brachyodonte, comme chez les mammifères carnivores. La croissance de la dent est alors limitée et le collet correspond à la limite inférieure d'éruption des dents. De plus, les racines dentaires se ferment totalement à l'âge adulte. Lorsque le fût est développé, comme chez les équidés ou les bovidés, la dent est dite hypsodonte. La croissance est alors prolongée et la surface occlusale s'élève dans l'alvéole dentaire au fur et à mesure que la dent s'abrase afin d'en compenser les

effets. Le collet se trouve alors profondément enfoncé dans l'alvéole et remonte avec le temps. Dans ce cas, mesurer la distance entre le collet et l'apex revient à estimer un âge approximatif de l'individu. De plus, les racines dentaires se ferment très tardivement, à un âge adulte avancé. Enfin, le mode de croissance des incisives de rongeurs est continu et ne possèdent pas de racine réelle. Ces différents modes de croissance ne sont pas exclusifs et peuvent se rencontrer chez un même mammifère.

Principaux patrons dentaires – Le patron dentaire des dents jugales varie d'un groupe taxonomique à l'autre. Il en existe quatre principaux, mais de nombreux cas intermédiaires peuvent se rencontrer. Les dents bunodontes sont caractéristiques des mammifères omnivores, comme l'Homme ou les suidés (Fig. 3.1.2). Les cuspides arrondies donnent à la surface occlusale un relief modéré. Le type sélénodonte se rencontre chez les grands herbivores, chez les équidés et les ruminants par exemple. L'émail forme alors des replis internes (infundibulums) simples ou doubles et comblés par du cément, et dont l'axe d'allongement est orienté mésio-distalement, donnant à la dent une forme de B caractéristique. Les dents lophodontes présentent également des infundibulums, mais ouverts et orientés vestibulo-lingualement, donnant à la dent une forme de E caractéristique. Ce patron dentaire se rencontre par exemple chez les périssodactyles de type rhinocérotidé et tapiridé et chez les rongeurs. Chez les carnivores, les cuspides sont pointues et forment souvent des crêtes tranchantes : les dents sont de type sécodonte. Les dents caractéristiques de ce groupe de mammifères sont les carnassières, correspondant à la première molaire inférieure et à la quatrième prémolaire supérieure.

Théorie trituberculaire et terminologie – Dès la fin du IX^{ème} siècle, de nombreuses théories furent élaborées sur l'origine et l'évolution des dents de mammifères. Celle qui reçu le plus franc succès auprès de la communauté scientifique est la théorie trituberculaire (ou théorie des dents tribosphéniques ou tuberculo-sectorielles) ébauchée par COPE en 1883, puis reprise plus tard par OSBORN (1888). Bien que les aspects évolutifs ne soient plus d'actualité, la terminologie proposée par OSBORN fut adoptée et reste aujourd'hui largement employée.

Aussi désignée sous le terme de théorie de la différenciation, la théorie trituberculaire, présentée ici dans son état original, débute par les similitudes observées entre les dents coniques simples de reptiles et celles des mammifères primitifs (Fig. 3.1.5). Cette forme conique simple et unicuspidée fait référence au stade primitif dit haplodonte. Dans le cas de la denture supérieure, la première cuspide primitive fut nommée protocone. De cet état primitif dérive le stade protodonte, avec le développement de discrètes cuspides latérales (les

cuspules) disposées dans le même plan que le protocone. Lorsque les deux cuspides latérales se distinguent clairement, le stade triconodonte est atteint. Pour les dents de la mâchoire supérieure, la cuspide principale centrale, le protocone est alors entouré d'une cuspide mésiale, le paracône, et d'une cuspide distale, le métacone. Dans le cas des dents inférieures, le suffixe –ide est appliqué et l'on obtient le protoconide, le paraconide et le métaconide. Puis, ces deux cuspides latérales migrent de manière à obtenir un triangle (le trigone ou trigonide) : c'est le stade tribosphénique ou trituberculaire. Pour les dents supérieures, le protocone est positionné lingualement, tandis que le paracone et le métacone sont en position vestibulaire. Cette disposition est inversée pour les dents inférieures.

Au sein du patron triangulaire, des cuspides accessoires apparaissent ensuite. Pour les dents inférieures, le stade quadrituberculaire est atteint lorsque le talonide se forme en position distale. Le talonide peut lui-même se constituer d'une, deux ou trois cuspides : hypoconide, hypoconulide et entoconide (stades quadri-, quinte- ou sextuberculaire). Pour les dents supérieures, le stade quadrangulaire est atteint lorsqu'un hypocone lingual se forme. Puis, le schéma dentaire se complexifie avec l'apparition de deux autres cuspides : le protoconule entre le protocone et le paracone, et le métaconule entre le protocone et le métacone. Selon OSBORN, c'est de ces stades les plus complexes que dérivèrent les différents patrons dentaires que l'on rencontre chez les mammifères.

De nombreuses critiques d'ordre ontogénétique, supportées par les embryologistes, furent apportées à la théorie originale. Elles concernent notamment le statut du protocone, considéré par OSBORN comme l'unique cuspide ancestrale. Or, il apparaît que c'est le paracone qui se minéralise en premier, et non le protocone. L'homologie entre le protocone et la cuspide primitive n'est donc plus satisfaisante aujourd'hui. De plus, des différences fondamentales furent découvertes entre le développement ontogénétique des molaires et des prémolaires. Leur histoire évolutive doit donc être considérée de manière distincte. D'autres paramètres, comme le mécanisme de rotation des cuspides latérales par rapport au protocone ou le mode d'attachement des dents dans les alvéoles dentaires ont également conduit à modifier la théorie originale. Néanmoins, la terminologie proposée par OSBORN reste largement utilisée, tout au moins pour les molaires. Pour les prémolaires, nous utiliserons plutôt la nomenclature proposée par SCOTT (1892) : protocone, deutérocone, tritocone et tétracone.

Articulation temporo-mandibulaire et mécanismes de mastication – Outre les éléments dentaires et la langue, le processus de mastication est essentiellement assuré par quatre muscles de l'articulation temporo-mandibulaire : le temporal, le masséter et les deux muscles ptérygoïdiens médian et latéral (Fig. 3.1.6). Le muscle temporal prend naissance dans la fosse temporale, passe sous l'arcade zygomatique et se rattache au sommet du processus coronoïde de la mandibule. Son action entraîne une élévation et des mouvements de rétropropulsion de la mandibule. Le muscle masséter, composé d'une partie superficielle et d'une partie profonde, s'attache sur le bord inférieur de l'arcade zygomatique et se termine sur la face latérale de la branche de la mandibule. Il permet l'élévation de la mandibule. Les muscles ptérygoïdiens latéral et médial s'insèrent au niveau du processus ptérygoïde et prennent fin respectivement sur le condyle mandibulaire et l'angle de la mandibule. Leur action provoque l'élévation, la propulsion et les mouvements latéraux de la mandibule (diduction). Enfin, l'abaissement de la mandibule est assuré par de nombreux muscles supra- et infra-hyoïdiens.

Le travail des quatre muscles principaux, la position de l'articulation et d'autres paramètres anatomiques induisent trois sortes de mouvements possibles à la mandibule. L'élévation et l'abaissement de la mandibule provoquent un mouvement cisaillant. Son amplitude est particulièrement grande chez les carnivores, dont l'articulation se situe au niveau du plan d'occlusion. Les muscles les plus puissants des carnivores sont donc le masséter et le temporal. De légers mouvements latéraux sont également possibles mais de manière indirecte grâce à la souplesse de la symphyse mandibulaire. Chez les herbivores, l'articulation est haute, les muscles dominants sont le masséter et le ptérygoïdien médial : le mouvement dominant est latéral (diduction). Chez les rongeurs, les actions de propulsion et de rétropropulsion de la mandibule permettent un mouvement mécanique antéro-postérieur. Dans ce cas, l'articulation est très au-dessus du plan d'occlusion et le muscle le plus impliqué est le masséter. Enfin, une mixité des mécanismes de mastication s'observe chez les mammifères omnivores, pour lesquels l'implication des quatre muscles est sub-égale. Notons enfin que, selon le groupe taxonomique considéré, les différentes sollicitations musculaires impliquent des différences fondamentales en termes de dimensions et de forme des muscles. Par conséquent, leurs insertions sur les os crâniens et mandibulaires refléteront également le spectre alimentaire de l'animal.

Importance des dents dans le registre fossile – En archéozoologie, et en paléontologie de manière plus générale, les dents sont des éléments anatomiques de grande importance. Leur forte fraction minérale, pour l'émail notamment, permet une conservation privilégiée, et pour de très nombreux gisements elles représentent en effet une portion très importante des vestiges fauniques totaux. Cette particularité octroie aux dents fossiles une excellente représentativité des taxons présents dans le gisement, permettant de calculer l'abondance relative des espèces sur la base de ces éléments anatomiques. Ces vestiges sont de plus facilement déterminables au moins au niveau générique et fréquemment au niveau spécifique, même lorsqu'il s'agit d'éléments isolés ou fragmentaires, justifiant leur étude particulière (anatomie dentaire comparée). Il arrive cependant que seule la sous-famille puisse être identifiée, comme dans le cas des grands bovidés des genres *Bos* et *Bison*.

L'étude d'une dent, même isolée, peut fournir un grand nombre d'informations sur son propriétaire. Tout d'abord, son âge peut être estimé selon plusieurs méthodes plus ou moins précises. Dans le cas de jeunes individus, l'âge approximatif est donné par la séquence d'éruption dentaire : si l'on a affaire à une dent de lait, l'âge d'éruption se retrouve alors directement par le développement des racines et leur comblement. Dans le cas d'individus plus âgés, un âge relatif est donné grâce au degré d'usure dentaire de la surface occlusale et des facettes en contact avec les dents adjacentes. Il est enfin possible de déterminer de manière très précise l'âge « absolu » d'un individu à sa mort par une étude microstructurale. L'estimation de l'âge des individus à leur mort permet ensuite d'établir les caractéristiques démographiques de la population, et ainsi de renseigner sur le type d'accumulation (naturelle ou anthropique) des vestiges osseux.

Des informations concernant le sexe de l'individu peuvent également être fournies grâce à certaines dents à dimorphisme prononcé. Les canines chez les carnivores sont souvent plus développées chez les individus mâles que chez les femelles.

Il est également possible de détecter d'éventuelles pathologies, liées ou non à des perturbations de croissance dentaire. Chez l'Homme par exemple, il est possible de distinguer des périodes de stress économique ou climatique, provoquant une perturbation à l'échelle microstructurale.

Enfin, les éléments dentaires reflètent le régime alimentaire de l'animal concerné. La cavité buccale est en effet la première région anatomique en contact direct avec les aliments. Le nombre, la disposition, la taille, la forme globale des dents, la hauteur du fût et le type de patron dentaire sont autant d'informations sur le spectre alimentaire de l'animal. Parallèlement, d'autres méthodes se sont développées dans ce but. Puisque le pouvoir abrasif

des aliments est différent selon leur nature (végétale ou carnée par exemple), l'étude de la micro-usure permet de corréler les traces observées sur la surface occlusale avec le type d'aliments consommés. Ces deux méthodes furent surtout appliquées aux dents de petits vertébrés et de mammifères herbivores (RENSBERGER 1973, 1978) mais s'étendent aujourd'hui à d'autres groupes de mammifères tels que les ursidés (PEIGNÉ *et al.* 2009). Enfin, l'analyse des éléments isotopiques du carbone (¹³C) et de l'azote (¹⁵N) du collagène est aujourd'hui largement appliquée, en particulier chez les grands mammifères pléistocènes et sur la lignée humaine (BOCHERENS *et al.* 1997, 1999).

3.2 – Les ursidés.

Les carnivores terrestres et aquatiques actuels (Mammalia LINNAEUS, 1758, Carnivora BOWDICH, 1821) se distribuent au sein de 125 genres différents (WILSON & MITTERMEIER 2009). Sur la base des données morphologiques classiques, on les répartit traditionnellement dans 11 familles (WOZENCRAFT 1993 ; NOWAK 1991). Cependant, de récentes analyses moléculaires bousculèrent cette vision traditionnelle, tout en confirmant néanmoins le caractère monophylétique des grands clades principaux (FLYNN & NEDBAL 1998 ; FLYNN *et al.* 2005 ; EIZIRIK *et al.* 2010). En intégrant ces nouvelles informations, le nombre de familles de carnivores s'élève à 16, réparties en deux lignées évolutives monophylétiques : les *Feliformia* KRETZOI, 1945 ou carnivores « cat-like » et les *Caniformia* KRETZOI, 1943 ou carnivores « dog-like » (WYSS & FLYNN 1993 ; FLYNN & NEDBAL 1998 ; FLYNN *et al.* 2000 ; EIZIRIK *et al.* 2010), dont la divergence est estimée à -58/-59 Ma (Paléocène) par horloge moléculaire (EIZIRIK *et al.* 2010).

Au sein des *Caniformia*, le groupe des *Canidae* FISCHER, 1817 constitue une branche basale ancienne et divergerait du groupe des *Arctoidea* FLOWER, 1869 au cours de l'Eocène (ARNASON *et al.* 2007 ; EIZIRIK *et al.* 2010). Les carnivores arctoïdes rassemblent les *Pinnipedia* ILLIGER, 1811 (regroupant les *Phocidae* GRAY, 1821, les *Otariidae* GRAY, 1825 et les *Odobenidae* ALLEN, 1880, soit l'ensemble des mammifères marins carnivores), les *Musteloidea* FISCHER, 1817 (groupe des *Mephetidae* BONAPARTE, 1845, des *Mustelidae* FISCHER, 1817 et des *Procyonidae* GRAY, 1825) et enfin les *Ursidae* GRAY, 1825 (DELISLE & STROBECK 2005). La famille des ursidés, la plus homogène par le faible nombre de sous-familles (WOZENCRAFT 1993), est l'un des clades apparus le plus récemment au sein des mammifères (SIMPSON 1945).

Les représentants actuels de la famille des ursidés sont largement répartis mondialement, des régions boréales aux régions tropicales, en Europe, en Asie et sur tout le continent américain (CHINERY 1988). Leur corps volumineux est recouvert d'une fourrure épaisse et hirsute souvent de couleur uniforme. La queue rudimentaire s'oppose à une tête plutôt large, à museau allongé, aux yeux réduits et aux petites oreilles arrondies (GRZIMEK & FONTAINE 1974). La séparation du radius et de l'ulna aux membres antérieurs d'une part, et du tibia et de la fibula aux membres postérieurs d'autre part, permet des mouvements de rotation des pattes et ainsi de grimper aux arbres, de creuser le sol à la recherche de nourriture et de la manipuler (McLELLEAN & REINER 1994). Les puissants membres antérieurs et postérieurs se terminent par cinq doigts subégaux aux griffes recourbées non rétractiles

(GRZIMEK & FONTAINE 1974). Comme la plupart des carnivores, les ursidés possèdent les caractéristiques dentaires suivantes : les canines, ou crocs, sont développées et puissantes ; les quatrièmes prémolaires supérieures et premières molaires inférieures sont transformées en carnassières. Cependant, les ursidés se distinguent des autres carnivores par des incisives non-spécialisées, une denture de type bunodonte (carnassières et dents jugales au relief peu acéré et tuberculeux) des prémolaires mésiales souvent réduites voire absentes entraînant la formation d'un diastème entre les canines et les carnassières (BOULE & PIVETEAU 1935 ; BONIFAY 1966). Les ursidés se caractérisent également par un dimorphisme sexuel très accentué et une forte variabilité morphologique interindividuelle. Ce sont des animaux solitaires à posture plantigrade capables d'entrer en léthargie superficielle en hiver. En réalité, seuls les ours des régions tempérées et boréales hivernent, compensant ainsi le manque de nourriture durant la saison hivernale par une diminution de leur métabolisme (baisse du rythme cardiaque et de la température corporelle). Cependant, ils n'entrent jamais en léthargie profonde (hibernation vraie) (KURT 1990).

En dépit de leur appellation évocatrice, les mammifères carnivores ne regroupent pas uniquement des mangeurs de viande. Le groupe des ursidés en constitue le meilleur exemple et rassemble des animaux au spectre alimentaire varié. Bien que des préférences puissent se distinguer, la plupart des ursidés, tels que l'ours brun, sont omnivores opportunistes. Les parts végétale (graminées, feuilles, baies, fruits...), animale (petits et grands mammifères, poissons, mollusques, insectes et autres invertébrés...) et biogénique (miel) sont variables en fonction des espèces, des sous-espèces, des saisons, des biotopes etc. D'autres ursidés sont au contraire hautement spécialisés. Le spectre alimentaire du panda géant est ainsi dominé par le bambou, tandis que l'ours blanc est le seul ours actuel presque exclusivement carnivore. Enfin, l'ours lippu se nourrit principalement d'insectes sociaux. Ces variétés alimentaires se reflètent par des caractères crânio-dentaires affirmés.

D'après les archives fossiles, la divergence du groupe des ursidés au sein des carnivores semble dater du Miocène entre -15 et -20 Ma (THENIUS 1959 ; KURTÉN 1968). A cette époque, le genre *Ursavus* SCHLOSSER, 1899 est considéré comme le plus vieil ancêtre commun de tous les ursidés, y compris en considérant la lignée des pandas géants. *Ursavus elmensis* STHELIN, 1917 est le plus petit et le plus ancien représentant du genre et aurait pour origine le genre *Cephalogale* JOURDAN, 1862 de l'Oligocène (ERDRINK 1953 ; THENIUS 1979). Un nouvel éclairage sur les relations phylogénétiques au sein des ursidés fossiles et actuels fut récemment apporté sur base moléculaire (GOLDMAN *et al.* 1989 ;

TALBOT & SHIELDS 1996a ; PAGÈS *et al.* 2008). Les représentants actuels de ce groupe monophylétique se distribuent au sein de quatre sous-familles : les *Ailuropodinae* (genre *Ailuropoda* MILNE-EDWARDS, 1870), les *Tremarctinae* MERRIAM & STOCK, 1925 (genre *Tremarctos* GERVAIS, 1855), et les *Ursinae* VIRET, 1955 ou « ours vrais » (genres *Melursus* MEYER, 1793, *Helarctos* HORSFIELD, 1825 *et Ursus* LINNAEUS, 1758). La sous-famille fossile des *Agriotheriinae* KRETZOI, 1929 semble s'être éteinte en Europe au début du Pléistocène inférieur (Villafranchien ancien) et rassemble des ursidés aux caractères archaïques (KURTÉN 1968).

Ci-après sont présentés les principaux représentants d'ursidés actuels et fossiles.

Le panda géant Ailuropoda melanoleuca (DAVID, 1869) - Cette espèce est la seule représentante actuelle du genre. Sur des bases génétiques, on distingue deux sous-espèces actuelles : Ailuropoda melanoleuca melanoleuca et Ailuropoda melanoleuca ginlingensis (WAN et al. 2005). Célèbre par son épaisse fourrure noire et blanche, le panda géant est un animal de corpulence moyenne. Un mâle peut mesurer 190 cm du museau à la queue et peser 125 kg (REID & GONG 1999). Ses courtes pattes, tournées vers l'intérieur, portent des soles velues le protégeant de la neige, courante dans les contrées qu'il habite. Sa tête est relativement développée par rapport aux autres ursidés et porte des oreilles noires et érigées. Son aire de répartition se restreint à quelques régions de Chine centrale (Fig. 3.2.1). On estime à un millier le nombre d'individus actuels, dont la majorité se trouve au Sichuan (REID & GONG 1999). Le panda géant habite en altitude, entre 1500 et 4000 m, où règne un climat subtropical permettant le développement d'une dense forêt de bambous (GRZIMEK 1974) dont il se nourrit à hauteur de 99%. Son système digestif lui permettant de ne digérer que 17% de la masse consommée, le panda géant a besoin d'ingérer jusqu'à 18 kg de bambous par jour (REID & GONG 1999). Se nourrir constitue donc son activité principale. Hautement adapté à son régime alimentaire, le panda géant possède un appareil masticateur très puissant (DAVIS 1964; SCHALLER et al. 1985). Il possède également aux pattes antérieures un os sésamoïde radial hypertrophié constituant un faux « sixième pouce » opposable facilitant la manipulation des végétaux (REID & GONG 1999).

La classification phylogénétique du panda géant est longtemps restée énigmatique. Initialement classé au sein des ursidés, ses singularités anatomiques poussèrent rapidement les naturalistes à discuter de leurs affinités respectives (MORRIS & MORRIS 1981). En plus de caractères morphologiques typiques des ours (DAVIS 1964), il semble également partager des caractères communs avec les procyonidés ainsi que le petit panda roux (panda éclatant) *Ailurus fulgens* (CUVIER, 1825) (BININDA-EDMONDS 2004). Cependant, ce dernier est aujourd'hui plutôt affilié au clade des Musteloidea (FLYNN *et al.* 2000; EIZIRIK *et al.* 2010). La position systématique du panda géant ne cessa d'évoluer au cours des décennies. Il fut même considéré comme une sous-famille, voire une famille distincte (THENIUS 1979). Ce n'est que depuis l'avènement des analyses moléculaires que son affiliation d'origine au sein des ursidés est de nouveau admise, bien que des questionnements subsistent encore concernant par exemple son caryotype (NEWNHAM & DAVIDSON 1966). Ainsi, on s'accorde à considérer le panda géant et ses représentants fossiles en tant que branche basale des ursidés (O'BRIEN *et al.* 1985; TALBOT & SHIELDS 1996a; FLYNN & NEDBAL 1998; YU *et al.* 2004; PENG *et al.* 2007; PAGÈS *et al.* 2008).

En raison de la pauvreté du registre fossile, la lignée évolutive des pandas géants souffre de nombreuses imprécisions. Elle semble prendre naissance dès le Miocène avec l' « ours panda » *Ailurarctos* QUI & QI, 1989, partageant des caractères dentaires ancestraux avec *Ursavus* l'affiliant effectivement au groupe des ursidés mais semblant tout de même sur la voie de la spécialisation (HUNT 2004). Les données moléculaires, congruentes avec cette hypothèse, permettent de proposer un panel assez homogène de dates de divergence entre -15 et -25 Ma (TALBOT & SHIELDS 1996a), entre -18 et -22 Ma (GOLDMAN *et al.* 1989) ou vers 18,2 Ma EIZIRIK 2010). Les premiers *Ailuropoda* apparaissent vraisemblablement au cours du Pliocène tardif avec deux espèces de panda déjà très spécialisées : le panda « pygmée » *Ailuropoda microta* PEI, 1962 et *Ailuropoda wulingshanensis* WANG *et al.*, 1982 (JIN *et al.* 2007 ; DONG 200 ; FIGUEIRIDO *et al.* 2011). Enfin, *Ailuropoda baconi* WOODWARD, 1915, dernière chrono-espèce fossile avant l'espèce actuelle *A. melanoleuca*, apparaît au cours du Pléistocène terminal chinois. Au cours de la lignée évolutive, il semblerait que l'acquisition des caractères spécialisés soit moins uniforme que supposée (FIGUEIRIDO *et al.* 2011).

L'anatomie crânio-dentaire du panda géant actuel est indiscutablement la plus étonnante (Fig. 3.2.2). Le crâne se distingue avant tout par une crête sagittale très prononcée. Elle surmonte un front haut et relevé et des os incisifs sub-verticaux accentuant encore son aspect globuleux. Les petites cavités orbitales sont encadrées par d'épaisses arcades zygomatiques à processus frontal proéminent et angulaire. Les crêtes temporales sont élargies et les processus mastoïdes pointus. La mandibule, très développée postérieurement, se caractérise par des branches verticales hautes terminées par des processus coronoïdes fins et très pointus vers l'arrière. L'insertion de muscles masticateurs développés trahit la puissance

de l'appareil masticatoire. Les condyles articulaires massifs s'insèrent dans des cavités glénoïdes très vastes et se situent au-dessus de la surface d'occlusion. Le système dentaire est complet : 3/3I, 1/1C, 4/4P, 2/3M, bien que la première prémolaire soit parfois absente (REID & GONG 1999). Les dents jugales se caractérisent par de nombreuses cuspides accessoires aussi développées que les cuspides principales, semblant se surajouter au patron original, augmentant ainsi la complexité occlusale. Les dents semblent très élargies, en raison notamment du développement de larges cingulums linguaux.

L'ours à lunettes Tremarctos ornatus (CUVIER, 1825) - L'ours à lunettes est l'unique représentant actuel du genre et sans doute le plus méconnu des ursidés. Un mâle peut mesurer 210 cm du museau à la queue et peser 200 kg (KURT 1990). Il est reconnaissable par la présence de bandes claires variables autour des yeux et sur le torse contrastant avec le reste de son pelage noir ou brun foncé (ROTH 1964). La tête, soutenue par un cou assez court, porte un museau particulièrement réduit et de petites oreilles arrondies (MONDOLFI 1979). Les membres antérieurs sont plus longs que les postérieurs, ce qui semble être lié à son mode de vie arboricole. En effet, il passe la plupart de son temps dans les arbres où il a pour habitude de construire des nids (PEYTON 1980). Il se distingue également par un caryotype original, puisqu'il ne possède que 26 paires de chromosomes contre 37 paires chez tous les autres ursidés (EWER 1973). L'ours à lunettes est le plus végétarien des ursidés après le panda géant. Il mange principalement des fruits, des feuilles, des palmes, des bulbes, de la canne à sucre et des écorces tendres, qu'il complète avec des insectes, des petits mammifères et parfois des carcasses (PEYTON 1980). Il est endémique au territoire Sud-américain, du Vénézuéla à la Bolivie (Fig. 3.2.3). On le trouve au pied des Andes jusqu'en haute montagne jusqu'à 4750 m d'altitude (PEYTON 1999), dans les forêts denses humides à très humides. Il ne resterait aujourd'hui plus que 18 000 individus à l'état sauvage (PEYTON 1999).

L'ours à lunettes appartient à la sous-famille des trémarctinés et semble avoir *Plionarctos* FRICK, 1926 du Pliocène (KURTÉN & ANDERSON 1980) pour groupe souche. Le genre *Arctodus* LEIDY, 1854, également affilié à la lignée des trémarctinés, comprend le célèbre ours géant à face courte *Arctodus simus* COPE, 1879, dont l'écologie est encore largement discutée (KURTÉN 1967 ; FIGUEIRIDO *et al.* 2010). Citons également l'ours des cavernes fossile de Floride *Tremarctos floridanus* GIDLEY, 1828, présent en Amérique du Nord dès le Pliocène et disparu au cours de l'Holocène (KURTÉN & ANDERSON 1980). La lignée des trémarctinés aurait divergé peu après celle du panda géant, approximativement 3

Ma plus tard (TALBOT & SHIELDS 1996a) entre -10,5 et -15 Ma environ (GOLDMAN et al. 1989).

Par certains aspects, l'anatomie crânienne de l'ours à lunettes rappelle celle du panda géant (Fig. 3.2.4). Dans une moindre mesure, on retrouve un aspect globuleux, avec un corps incisif raccourci et un front assez relevé. Les arcades zygomatiques sont aussi larges mais moins épaisses que chez le panda. Les processus frontaux des arcades sont assez proéminents mais plus arrondis et les cavités glénoïdes sont moins vastes. La forme des branches mandibulaires, bien que moins élevées et plus élargies, rappelle également le panda. On observe un évasement des branches de la base vers le sommet. Les insertions musculaires sont assez larges. Le processus articulaire est situé légèrement au dessus de la surface d'occlusion. La denture est complète : 3/3I, 1/1C, 4/4P, 2/3M. Les dents jugales sont relativement globulaires et à relief occlusal relativement simple.

Le groupe des Ursinae VIRET, 1955 ou « ours vrais » – D'après le registre fossile, le groupe des ursinés trouverait son origine au début du Pliocène eurasiatique vers -5 Ma (KURTÉN 1968) avec Ursus minimus, considéré alors comme l'ancêtre commun de tous les ursinés. Les données moléculaires semblent être en accord avec cette hypothèse, indiquant une divergence entre -4 et -8 Ma (GOLDMAN *et al.* 1989), entre -5 et -7 Ma (TALBOT & SHIELDS 1996a) ou entre -4,4 et -9,3 (SARICH 1973). Plus récemment, WAITS *et al.* (1999) date la radiation des ursinés effectivement au début du Pliocène vers -4 Ma mais ajoute que la rapidité de la radiation des ursinés expliquerait en partie les difficultés d'affiliation et d'ordination phylétiques de ses représentants actuels, à savoir l'ours lippu, l'ours malais, les ours noirs asiatique et américain, l'ours brun et l'ours blanc. Enfin, les résultats de BON *et al.* (2008) semblent en accord avec ces datations en proposant une divergence entre le clade des trémarctinés et des ursinés vers -6,3 Ma.

L'ours lippu *Melursus ursinus* (SHAW, 1791) – Cet ours est aussi désigné sous le nom de prochile ou ours à grandes lèvres. La plus célèbre représentation de l'ours lippu est Baloo, vedette du Livre de la jungle. De mensurations moyennes, un mâle mesure jusqu'à 190 cm et son poids maximum peut atteindre 115 kg (KURT 1990). Il se distingue par un pelage noir et long et une tâche blanche en fer à cheval sur la poitrine. Les soles de ses pattes sont nues. Ses membres courts terminés par de puissantes griffes falciformes et l'absence des deux premières incisives supérieures poussèrent les premiers découvreurs à le classer parmi les paresseux. Le

museau presque imberbe, proéminent et mobile surmonte une longue lèvre inférieure capable de s'avancer en gouttière. La langue est particulièrement longue et flexible (GRZIMEK & FONTAINE 1974). Ces dernières caractéristiques anatomiques trahissent un régime alimentaire presque exclusivement insectivore, en particulier dominé par les insectes sociaux tels que les termites et les fourmis (POCOCK 1932). Il a la particularité de creuser dans les termitières à l'aide de ses longues griffes, de souffler dans les termitières en pinçant ses lèvres pour dégager la poussière et les débris puis d'aspirer les petits habitants (CHINERY 1988). Il complète ensuite son alimentation par des fruits riches en sucre, des fleurs, du miel. Son habitat de prédilection se limite aux régions sri-lankaises et indiennes de faible altitude non-arides et boisées, soit jusqu'au pied de la chaîne himalayenne (CHINERY 1988) (Fig. 3.2.5). On différencie deux sous-espèces *Melursus ursinus ursinus* sur le sous-continent indien et *Melursus ursinus inornatus* au Sri Lanka (POCOCK 1932) mais cette distinction n'a pour le moment fait l'objet d'aucune étude génétique attestée.

L'ours lippu apparaît dans le registre fossile dès le début du Pléistocène avec *Melursus theobaldi* LYDEKKER, 1884 partageant des caractères communs avec l'ours brun (ERDBRINK 1953). Autrefois placé dans le genre *Ursus*, l'ours lippu montre de telles différences morphométriques et génétiques qu'il fut *a posteriori* classé dans un genre à part (EWER 1973 ; EISENBERG 1981 ; GOLDMAN *et al.* 1989 ; WOZENCRAFT 1989), bien que de nombreux auteurs restent fidèles à son affiliation avec *Ursus*. D'après les données moléculaires, l'ours lippu serait le premier ursiné à diverger (TALBOT & SHIELDS 1996a) au cours du Pliocène vers -4 Ma (WAITS *et al.* 1989).

Tout comme le panda géant, l'ours lippu montre des caractéristiques anatomiques très affirmées (Fig. 3.2.6). La partie antérieure du crâne est allongée en raison de la proéminence des os faciaux. La partie postérieure est raccourcie et fuyante vers l'arrière. En arrière des orbites, le sommet de la boîte crânienne montre une petite bosse. Les os palatins sont longs et larges, en particulier dans leur partie postérieure. Les arcades zygomatiques, moins larges et moins épaisses que pour les précédentes espèces, décrivent des cavités sub-triangulaires. Les branches mandibulaires verticales, de hauteur modeste, sont développées en largeur et se terminent par des processus coronoïdes arrondis. Les corps mandibulaires se rétrécissent fortement vers l'avant et leur bord inférieur est arrondi. Les condyles articulaires peu développées se placent au niveau de la surface d'occlusion et s'emboitent dans des cavités glénoïdes particulièrement réduites. La denture est complète : 3/3I, 1/1C, 4/4P, 2/3M mais les deux premières incisives sont assez petites et globuleuses.

L'ours malais Helarctos malayanus (RAFFLES, 1821) - Aussi appelé ours des cocotiers ou encore bruan, l'ours malais est le plus petit et le plus arboricole de tous les ursidés (GRZIMEK & FONTAINE 1974). Un gros individu peut mesurer environ 140 cm du museau à la queue pour un poids de 65 kg (KURT 1990). La fourrure à poils très courts est noire luisante avec un collier jaune orangé en forme de U sur le torse. La tête est large et aplatie, le museau est court et les oreilles sont réduites. Son museau mobile et sa langue extensible le rapproche morphologiquement de l'ours lippu. Les soles de ses pattes sont nues, ce qui lui permet une meilleure accroche lorsqu'il grimpe aux arbres qu'il affectionne. Les pattes postérieures et antérieures sont tournées vers l'intérieur, évitant d'user ses longues griffes falciformes. Le régime alimentaire de l'ours malais est dominé par les insectes, les fruits, le miel et les petits rongeurs. Il habite actuellement les plaines forestières tropicales et subtropicales d'Asie du Sud-Est du Myanmar jusqu'en Indonésie septentrionale (Fig. 3.2.7), le plus communément en-deçà de 500 m d'altitude (SERVHEEN 1999). Il a aujourd'hui totalement disparu du territoire chinois qu'il habitait encore récemment (SERVHEEN 1999). Deux populations se différencient morphologiquement, correspondant aux deux sous-espèces Helarctos malayanus malayanus à Sumatra, dans la péninsule malaysienne et en Asie continentale et Helarctos melursus euryspilus à Bornéo.

L'ours malais semble être le deuxième ursiné à diverger. Tout comme l'ours lippu, certains auteurs le considère comme un représentant du genre *Ursus* (NOWAK 1991; MAZZA & RUSTIONI 1994; WAITS *et al.* 1999). De nombreuses similitudes plus physiologiques et éthologiques qu'anatomiques le rapprochent de l'ours lippu. D'autres auteurs proposent une affiliation directe avec la lignée *Ursus minimus – Ursus thibetanus* en raison de quelques caractères morphologiques communs (MAZZA & RUSTIONI 1994).

Les éléments crâniens de l'ours malais sont tout d'abord reconnaissables par leurs dimensions très réduites (Fig. 3.2.8). La partie postérieure développée du crâne lui confère une forme ellipsoïde. Le museau est relativement raccourci. Les orbites sont soulignées par des arcades zygomatiques peu épaisses. Les mandibules se rapprochent morphologiquement de celles de l'ours lippu dans leur partie postérieure, mais s'en écartent par la position plus basse des processus articulaires et angulaires et par un bord inférieur du corps mandibulaire rectiligne. La denture de l'ours malais est complète : 3/3I, 1/1C, 4/4P, 2/3M. A l'exception de la première prémolaire inférieure bien développée, les prémolaires antérieures sont souvent réduites voire absentes. Les dents jugales semblent être raccourcies.

Le genre Ursus LINNAEUS, 1758 – Le genre Ursus comprend les actuels ours noirs asiatique et américain, l'ours brun, l'ours blanc et les groupes fossiles d'ours noir, étrusque et des cavernes. Les premiers Ursus attestés semblent apparaître avec Ursus minimus DEVÈZE & BOUILLET, 1827 (syn. Ursus arvernensis CROIZET & JOBERT, 1828; Ursus ruscinensis DEPÉRET, 1890 et Ursus boecki SCHLOSSER, 1899), apparu il y a 5 à 6 Ma. Proche de l'ours malais par la taille, Ursus minimus est considéré comme un ours noir primitif ayant engendré le groupe des ours étrusques Ursus aff. etruscus MAZZA & RUSTIONI, 1992 et Ursus etruscus CUVIER, 1823, caractéristiques du Pliocène terminal et du Pléistocène inférieur (MAZZA & RUSTIONI 1994).

Le groupe des ours noirs – Ce grand groupe d'ursidés comprend l'ours noir primitif *U. minimus* et les représentants fossiles et actuels d'ours noir asiatique *U. thibetanus* et américain *Ursus americanus* PALLAS, 1780. En raison de leurs fortes similarités anatomiques, on rassemble souvent *U. minimus* et l'ours noir asiatique *Ursus thibetanus* CUVIER, 1823 qui en dériverait directement pour former le grand groupe phylétique *U. minimus – U. thibetanus* (MAZZA & RUSTIONI 1994). Les deux espèces actuelles d'ours noirs semblent être les premiers *Ursus* à diverger (PAGÉS *et al.* 2008).

L'ours noir asiatique *Ursus thibetanus* CUVIER, 1823 – L'ours noir asiatique est dit « à collier » en raison de la longue toison de poils noirs recouvrant ses épaules et son cou. On le reconnaît également par la tâche blanchâtre en forme de V sur le torse (GRZIMEK & FONTAINE 1974). Il est de mensurations à peu près équivalentes à celles de son cousin américain. Un ours asiatique mâle mesure jusqu'à 2 m du museau à la queue et pèse jusqu'à 200 kg (KURT 1990). Les plus grands individus se rencontrent en Sibérie orientale (GRZIMEK & FONTAINE 1974). La tête large se termine par un museau assez court et des oreilles développées et très éloignées l'une de l'autre (KURT 1990). Son activité est surtout nocturne, et dort durant le jour. L'ours noir asiatique grimpe volontiers aux arbres où il en quête d'une partie de son alimentation. Celle-ci est omnivore et comprend des végétaux (noix, fruits, racines et tubercules), de petits invertébrés et vertébrés et de la viande charognée. Il habite les zones forestières d'Asie (Fig. 3.2.9), de l'Afghanistan au Japon, jusqu'à 4000 m d'altitude (GRZIMEK & FONTAINE 1974 ; MATTHEWS 1969).

L'ours noir asiatique fut anciennement placé dans le genre distinct *Selenarctos* HEUDE, 1901. Il est génétiquement très proche de l'ours noir américain, dont il est le groupe

frère (WAITS *et al.* 1999). Par leur forte proximité, il reste ardu de définir l'ordre de divergence entre ces deux espèces, mais selon PAGÈS *et al.* (2008), l'ours noir asiatique serait le premier à se différencier. Les premiers *U. thibetanus* (syn. *Ursus angustidens* ZDANSKY, 1928; *Ursus mediterraneus* FORSYTH MAJOR, 1872; *Ursus stehlini* KRETZOI, 1941; *Ursus schertzi* DEHM, 1943; *Ursus telonensis* BONIFAY, 1971 et *Plionarctos* FRICK 1926-1929) apparaissent dans le registre fossile dès le Pléistocène moyen ancien en Europe occidentale (KURTÉN 1968; CRÉGUT-BONNOURE *in* GUÉRIN & PATOU-MATHIS 1996, p. 177-179) qu'il semble ensuite quitter au cours du Pléistocène supérieur ancien.

La plupart des caractéristiques anatomiques crânio-dentaires de l'ours noir asiatique fossile se retrouvent chez la forme actuelle (Fig. 3.2.10). On peut citer la réduction des os faciaux en longueur et des processus zygomatiques des os frontaux. Dans sa partie postérieure, le crâne montre des os pariétaux élargis et une région occipitale abaissée (CRÉGUT-BONNOURE *in* GUÉRIN & PATOU-MATHIS 1996, p. 177-179). Ce profil fuyant vers l'arrière semble ainsi rappeler celui de l'ours lippu. La mandibule présente un bord inférieur rectiligne, excepté dans sa région postérieure où il est plutôt sinusoïdal. Les condyles articulaires et les branches horizontales forment un angle aigu (CRÉGUT-BONNOURE *in* GUÉRIN & PATOU-MATHIS 1996, p. 177-179). La hauteur des branches verticales est intermédiaire et les processus coronoïdes sont assez arrondis. L'articulation crânio-mandibulaire se situe au niveau de la surface d'occlusion. La denture est complète : 3/3I, 1/1C, 4/4P, 2/3M et se singularise avant tout par la première molaire inférieure à profil « torpédo » typique (ERDBRINK 1953). La surface occlusale des dents jugales est relativement simple.

L'ours noir américain *Ursus americanus* PALLAS, 1780 – L'ours noir américain ou baribal est le plus répandu des ursidés en Amérique du Nord. Bien qu'il soit chassé, le nombre d'individus semble être en constante augmentation (PELTON *et al.* 1999). Il est de dimensions plus restreintes que l'ours brun avec lequel il cohabite. Un mâle peut peser jusqu'à 150 kg et mesurer 180 cm du museau à la queue (KURT 1990). On le distingue également de l'ours brun par sa fourrure moins épaisse, ses pattes postérieures plus courtes (CHINERY 1988) et un profil facial droit surmonté de petites oreilles érigées (PELTON *et al.* 1999). Plus léger, l'ours noir grimpe plus volontiers aux arbres que l'ours brun (MATTHEWS 1969) Habitant les régions forestières et peu accessibles d'Amérique du Nord, son spectre alimentaire est varié, plutôt dominé par des feuilles, des fruits, des baies, des insectes et du

miel (CHINERY 1988). La faible proportion de viande animale qu'il consomme provient principalement de carcasses qu'il charogne. Sa distribution géographique s'étend des côtes pacifiques aux côtes atlantiques et du Canada jusqu'au Mexique, les populations se concentrant cependant plutôt au Nord du continent (Fig. 3.2.11). Contrairement à ce que son appellation le sous-entend, la couleur uniforme de sa robe montre de nombreuses nuances, variables selon les localités d'où la définition de nombreuses races géographiques. Dans les régions occidentales, la fourrure noire est dominante, tandis que les robes brunes, cannelles et blondes se rencontrent plutôt à l'Est du continent Nord-américain. Les ours à robe grise argentée se localisent au Nord-Ouest sur la côte Pacifique (PELTON *et al.* 1999).

Tout comme l'ours noir asiatique, l'ours noir américain fut autrefois placé dans le genre *Euarctos* GRAY, 1864 mais retrouva *a posteriori* son genre d'origine. Son ancêtre américain direct, descendant d'*U. mimimus*, semble arriver en Amérique du Nord au Pliocène moyen vers -3,5 Ma (KURTÉN & ANDERSON 1980).

Bien que proches génétiquement, les ours noirs asiatique et américain présentent quelques points de dissemblances anatomiques (Fig. 3.2.12). Chez *U. americanus*, le museau est plus long et les orbites plus vastes. L'arrière du crâne est fuselé mais ne tombe pas. Les processus coronoïdes des mandibules décrivent une large courbe et pointent vers le bas. Les processus articulaires se situent au niveau de la surface occlusale. Le corps mandibulaire allongé présente un bord inférieur légèrement concave. La denture est complète : 3/3I, 1/1C, 4/4P, 2/3M. Les prémolaires antérieures sont souvent vestigiales voire absentes.

L'ours brun *Ursus arctos* LINNAEUS, 1758 – L'ours brun est le plus connu des ursidés. A l'exception de l'ours blanc qui peut atteindre un poids d'une tonne en hiver, on y observe les plus volumineux de tous les ursidés, tels que l'ours Kodiac d'Alaska pesant jusqu'à 780 kg (KURT 1990). La tête est surmontée de petites oreilles et se termine par un museau assez long. La fourrure est longue, épaisse et le plus souvent de couleur uniforme. L'ours brun est l'ursidé le plus largement répandu dans le monde. Il est présent en Eurasie, en Afrique du Nord (forme fossile uniquement) et en Amérique du Nord (Fig. 3.2.13). Cette large distribution spatiale explique l'existence de très nombreuses races géographiques considérées par la plupart des auteurs comme des sous-espèces. Cette variabilité s'exprime principalement morphométrique latitudinal avec un accroissement des dimensions du Sud vers le Nord (loi de Bergmann) et un gradient longitudinal en Eurasie où l'accroissement des dimensions se fait d'Ouest en Est (GRZIMEK & FONTAINE 1974). La variabilité morphologique s'exprime

également au niveau individuel et par un dimorphisme sexuel particulièrement prononcé (MAZZA & RUSTIONI 1994). L'ours brun n'est pas spécialisé et son alimentation est très diversifiée : feuilles, fruits, baies, insectes, rongeurs, oiseaux, écureuils et parfois des grands mammifères tels que des cerfs ou des bisons. Il affectionne également le poisson, en particulier le saumon (GRZIMEK & FONTAINE 1974).

Parmi les nombreuses sous-espèces recensées, on peut citer :

- L'ours brun européen Ursus arctos arctos LINNAEUS, 1758 ;
- L'ours brun est-sibérien Ursus arctos collaris CUVIER & GOEFFROY, 1824 ;
- L'ours brun de Syrie *Ursus arctos syriacus* HEMPRICH & EHRENBERG, 1828, reconnaissable par sa fourrure claire ;
- L'ours brun américain Ursus arctos horribilis ORD, 1815 ou grizzly. Aujourd'hui cantonné au Nord du continent au Canada et en Alaska, il coexiste avec l'ours noir américain nettement plus abondant.

La première occurrence de l'ours brun est datée du Pléistocène moyen en Chine (ZDANSKY 1928) mais on soupçonne son existence dès la fin du Pliocène (MAZZA & RUSTIONI 1994). Cette forme archaïque, parfois distinguée de son homologue moderne par la sous-espèce Ursus arctos fossilis GOLDFUSS, 1821, n'est identifié en Europe avec certitude que plus tard au Pléistocène moyen à Süssenborn (ERDBRINK 1953). Sa présence serait peut-être même attestée bien avant avec Ursus dolinensis GARCÍA & ARSUAGA, 2001 du Pléistocène inférieur (ARGANT 2009). Peu d'informations sont disponibles sur le régime alimentaire du représentant fossile de l'ours brun mais il était probablement également omnivore opportuniste (HERRERO 1985). L'origine phylétique de l'ours brun et, par extension, de la lignée arctoïde (ours brun, ours blanc et ours des cavernes) est un sujet non résolu. Le premier candidat proposé en tant que stock primitif est le groupe des ours étrusques (EHRENBERG 1929; ERDBRINK 1953; KURTÉN 1968; ARGANT 1991). Certains auteurs rejettent cette hypothèse et pensent en effet que les derniers ours étrusques, présents alors en Europe, auraient disparu sans descendance directe, remplacés par les ours bruns (MAZZA & RUSTIONI 1994). Pour ces mêmes auteurs, la lignée arctoïde dériverait d'un stock asiatique d'ours noirs fossiles, peut-être à partir de populations d'Ursus minimus (HESCHELER & KUHN 1949; MAZZA & RUSTIONI 1994). Au sein des ours bruns actuels, on reconnaît aujourd'hui de nombreux sous-groupes d'ours bruns partageant les mêmes caractéristiques génétiques et trahissant une histoire phylogéographique et phylogénétique complexe. On réunit l'ensemble de ces haplotypes en deux principales lignées mitochondriales : la lignée des ours bruns d'Europe occidentale et celle d'Europe orientale. (TABERLET & BOUVET 1994 ; KOHN et al. 1995 ; LOREILLE et al. 2001 ; TAMAKO et al. 2001 ; VALDIOSERA et al. 2007 ; BON et al. 2008). Ces deux lignées auraient divergé l'une de l'autre au cours du Pléistocène inférieur vers -850 Ka (LOREILLE et al. 2001) ou plus récemment vers -550 Ka (BON et al. 2008). Au-delà du stock européen, la population mondiale d'ours bruns se diviserait en au moins cinq lignées phylogénétiques principales (TAMAKO et al. 2001).

L'anatomie crânio-dentaire de l'ours brun est assez proche de celle retrouvée chez les autres représentants du genre (Fig. 3.2.14). Le crâne de l'ours brun se caractérise par des os faciaux assez allongés et un profil frontal rectiligne. Les branches verticales mandibulaires sont de hauteur moyenne et largement rejetées vers l'arrière au niveau des processus coronoïdes. Les processus angulaires remontent vers le haut. Le bord inférieur des branches horizontales est rectiligne. L'articulation crânio-mandibulaire est moyennement développée et se situe au niveau de la surface occlusale. Le système dentaire de l'ours brun se distingue par la présence de prémolaires antérieures résiduelles, bien qu'elles soient parfois totalement absentes. Le relief des dents jugales est relativement complexe.

L'ours blanc Ursus maritimus PHIPPS, 1774 – L'ours blanc ou ours polaire peut mesurer jusqu'à près de 285 cm du museau à la queue et peser jusqu'à une tonne pour un gros mâle (DEMASTER & STIRLING 1981 ; KURT 1990). Cependant, en dépit de sa corpulence, il est capable de courir à environ 30 km/h (CHINERY 1988). L'anatomie de l'ours blanc trahit une forte adaptation à un environnement arctique et marin. Sa tête, de petites dimensions, porte des oreilles réduites. Bien que le museau soit relativement court, l'odorat est le sens le plus développé de cet ours : il est capable de sentir la présence d'un phoque sous deux mètres de neige (CHINERY 1988). Sa peau noire est recouverte d'une épaisse fourrure bicouche de couleur blanche à jaunâtre (en réalité à poils incolores) hydrophobe très isolante. Seuls le nez, les lèvres et les yeux sombres se distinguent. Les soles sont velues, ce qui le protège du froid et l'empêche de glisser sur la glace. Les larges pattes antérieures et postérieures se terminent par des doigts palmés ce qui en font un excellent nageur et lui permettent de disperser son poids sur la glace à la manière de raquettes (CHINERY 1988 ; STIRLING 1988). A leurs extrémités, les griffes sont réduites et très recourbées (AMSTRUP 2003). A ces adaptations anatomiques s'ajoutent des adaptations physiologiques, puisque sa capacité à digérer la graisse animale, composant la majorité de son alimentation, est efficace à 98%. Il utilise jusqu'à 92% de l'énergie qu'il consomme (BEST 1985; STIRLING 1988). Seules les femelles en gestation entrent en hivernation (STIRLING 1988). L'ours blanc se distribue

irrégulièrement sur les côtes littorales de l'océan Arctique (Fig. 3.2.15). Les principales populations se trouvent en Alaska, au Groenland et dans les régions insulaires du Canada arctique. Bien qu'il s'aventure parfois en haute-mer et à l'intérieur des terres, il privilégie les banquises côtières (CHINERY 1988). En raison de sa répartition géographique particulière, l'ours blanc est considéré comme un mammifère marin à part entière (AMSTRUP 2003). Les phoques constituent 90% de son alimentation, avec en particulier le phoque marbré (CHINERY 1988). Si l'occasion se présente, il ne rechigne pas à consommer de jeunes bœufs musqués, des petits mammifères, des oiseaux, du poisson, des algues, des herbes, des baies et des charognes (CHINERY 1988).

Initialement placé au sein du genre Ursus, certains auteurs modifièrent son attribution (Thalarctos maritimus GRAY, 1825 i.e.). La production d'hybrides fertiles entre un ours blanc et un ours brun (KOWOLASKA 1965) poussèrent les auteurs à considérer le clade des ours brun et blanc comme un groupe monophylétique, confirmé par les analyses moléculaires (TABERLET & BOUVET 1992 ; TALBOT & SHIELDS 1996a et b ; WAITS et al. 1999). II fut alors réaffecté à son genre d'origine. L'ours blanc est le « petit » dernier des ursinés. Son origine est à rechercher au sein d'une population boréale d'ours brun (KURTÉN 1964) habitant les côtes méridionales d'Alaska (îles ABC) avec laquelle il partage de fortes similitudes génétiques (TALBOT & SHIELDS 1996b ; TAMAKO et al. 2001). Les restes les plus anciens sont datés du Pléistocène récent (KURTÉN 1968). Les nombreuses tentatives de datation de divergence apportent des résultats variables, variant de -1 300 à -48 Ka (LINDQVIST et al. 2010), soit au cours du Pléistocène. Ces incertitudes proviendraient en partie de la pauvreté des restes d'ours blanc dans l'enregistrement fossile et de la rapidité de la divergence (LINDQVIST et al. 2010; SLATER et al. 2010). De plus, il semblerait que le taux d'évolution morphologique se soit accéléré par rapport à la divergence moléculaire (TALBOT & SHIELDS 1996a).

L'anatomie crânio-dentaire de l'ours blanc est assez singulière (Fig. 3.2.16). Le crâne est fuyant vers l'arrière et raccourci vers l'avant. Le profil est sub-rectiligne à légèrement convexe avec une brisure frontale. Les arcades zygomatiques sont assez fines. Les branches verticales et horizontales des mandibules sont raccourcies en hauteur et l'extrémité des processus coronoïdes pointe vers le bas. L'articulation se positionne très au-dessous de la surface d'occlusion. Le système dentaire est caractéristique de cette espèce hautement spécialisée. Les dents jugales sont peu développées en largeur et portent des cuspides hautes et tranchantes. Les prémolaires antérieures sont souvent réduites voire absentes. **Groupe fossile des ours des cavernes** – C'est un crâne découvert en 1748 à la grotte Zoolith à Gailenreuth (Allemagne) qui fit l'objet d'une première publication par ROSENMÜLLER & HEINROTH un demi-siècle plus tard (1794) sous le nom d'*Ursus spelaeus* (littéralement « ours des cavernes »). L'anatomie de l'ours des cavernes bénéficie d'une abondante littérature. Parmi les principaux, citons la monographie d'ABEL & KYRLE (1931), les travaux d'EHRENBERG (1931, 1935a et b, 1942, 1964, 1966), ERDBRINK (1953), MOTTL (1933) et KURTÉN (1976).

Ce sont des ours à corps massif et de taille moyenne à grande. Son poids serait similaire à celui d'un gros ours Kodiac ou polaire, soit au maximum 700 kg selon les estimations (CHRISTIANSEN 1999). Le port de tête est assez bas et le crâne est supporté par un cou modérément long. Les membres sont courts, puissants et tournés vers l'intérieur et aux proportions suggèrant des déplacements lents. Les larges pattes se terminent par des griffes plus courtes et plus épaisses que chez l'ours brun. L'anatomie de la ceinture scapulaire ainsi que les dimensions corporelles suggèrent une activité arboricole réduite mais des facilités pour creuser le sol. De très nombreux caractères crânio-dentaires distinguent l'ours des cavernes des autres ursidés (Fig. 3.2.17). Contrairement à l'ours brun, la partie sommitale du crâne décrit un profil sinusoïdal, accentué par le développement d'une forte crête sagittale. Les os frontaux sont très relevés et marquent un bombement glabellaire accentué au-dessus des orbites. Les arcades zygomatiques sont très massives. En vue faciale, une dépression s'observe entre les cavités orbitales. L'ouverture nasale est orientée vers le haut et suggère plutôt un museau proéminant. Le corps mandibulaire est très massif et le bord inférieur est nettement concave. L'articulation crânio-mandibulaire est très développée et s'effectue bien au-dessus de la surface d'occlusion.

Le système dentaire de l'ours des cavernes est marqué par l'absence totale des prémolaires antérieures, provoquant la formation d'un long diastème entre les canines et les quatrièmes prémolaires. Néanmoins, la présence de prémolaires antérieures peut exceptionnellement s'observer, mais celles-ci sont alors vestigiales (ERDBRINK 1953). Les dents jugales sont très longues et larges. Les surfaces occlusales sont très complexes par la présence de nombreuses cuspides secondaires et accessoires, de crêtes, de piliers d'émail et de cingulums développés. Cependant, ces caractères anatomiques sont ceux d'un ours regroupant les caractères évolués d'un *Ursus spelaeus* typique. Une très grande variabilité de forme et de taille d'ordres individuel, sexuel, populationnel, géographique et temporel est en réalité observée pour chacun de ces traits anatomiques, ce qui engendra notamment la création de

nombreuses synonymies (ERDBRINK 1953; GRANDAL D'ANGLADE & VIDAL ROMANÍ 1997).

Des restes d'ours des cavernes furent découverts dans de très nombreux gisements eurasiatiques (Fig. 3.2.18). On le rencontre du Nord de l'Espagne (GRANDAL D'ANGLADE 1993a) jusqu'à l'Oural (KOSINSTEV 2007) tandis que son extension méridionale maximale se limite à la Grèce (KOSTOPOULOS 2006). La découverte en Sibérie de la petite forme d'ours des cavernes U. rossicus BORISSIAK, 1932 semble considérablement étendre son extension vers l'Est, par-delà des montagnes de l'Altaï (BARYSHNIKOV & FORONOVA 2001). Dans les années 80, près de 800 gisements européens distribués dans 16 pays différents sont recensés (MUSIL 1980-1981 ; KAHLKE 1999). En raison de son mode de vie hivernant sous-grotte, la majorité des vestiges d'ours des cavernes sont découverts dans les environnements karstiques. Seuls quelques rares sites de plein air recèlent de vestiges d'ours des cavernes, comme à Biache-Saint-Vaast (AUGUSTE 1995a). L'ours des cavernes constitue souvent le taxon le mieux représenté dans les gisements sous grottes que ce soit en nombre de restes ou en nombre d'individus. A la grotte du Dragon (Mixnitz, Autriche), il représente environ 30 000 individus (KURTÉN 1972). Cette abondance de vestiges permet notamment une bonne représentativité dans les analyses statistiques.

L'origine de la lignée spéléenne et ses relations avec la lignée arctoïde restent encore floues. Le haut degré de polymorphisme observé chez les représentants d'ours bruns et des cavernes empêche à l'heure actuelle l'établissement d'un scénario évolutif unique et admis par tous. Nombre d'auteurs partagent l'idée d'une origine étruscoïde de la lignée spéléenne (ERDBRINK 1953 ; KURTÉN 1976 ; ARGANT 2009, Fig. 3.2.19) tandis qu'une seconde théorie fait diverger la lignée spéléenne d'un stock d'ours bruns archaïques (MAZZA & RUSTIONI 1994, Fig. 3.2.20). D'après les données moléculaires, la lignée des ours des cavernes aurait divergé de la lignée arctoïde à partir d'un ancêtre commun entre -1,2 et -1,4 Ma au cours du Pléistocène inférieur (HÄNNI *et al.* 1994 ; LOREILLE *et al.* 2001 ; BON *et al.* 2008). Cette divergence aurait probablement eu lieu avant celle de l'ours blanc et avant celle des deux lignées d'ours bruns d'Europe occidentale et orientale pour LOREILLE *et al* (2001) ou au même moment pour HÄNNI *et al.* (1994).

Le groupe des ours des cavernes se subdivise traditionnellement en deux grands types morphologiques *Ursus deningeri* VON REICHENAU, 1904 – *U. spelaeus* ROSENMÜLLER & HEINROTH, 1794 se relayant dans le temps et constituant la lignée évolutive spéléenne. La limite entre ces deux chrono-espèces est si difficile à définir que certains auteurs estiment qu'une seule et même espèce devrait regrouper l'ensemble de ses représentants (KURTÉN 1976; MAZZA & RUSTIONI 1994) ou ceux-ci devraient être placés dans un sous-genre unique *Spelearctos* (BARYSHNIKOV & FORONOVA 2001).

L'ours des cavernes primitif Ursus deningeri VON REICHENAU, 1904 – La première occurrence de l'ours de Deninger (syn. Ursus savini ANDREWS, 1922) est signalée à la transition Pléistocène inférieur/moyen (MOULLÉ 1992) et représente l'ours des cavernes typique du Pléistocène moyen. Son anatomie est moins affirmée que celle de son descendant et partage certaines affinités morphologiques avec l'ours brun (MOULLÉ 1992 ; MAZZA & RUSTIONI 1994). Le bombement frontal et le creusement facial sont moins accentués. Les membres sont moins massifs et de nombreux spécimens portent encore leurs prémolaires antérieures. Enfin, la surface occlusale des dents jugales est nettement moins complexe que chez U. spelaeus. Au sein d'U. deningeri, on distingue plusieurs stades évolutifs menant vers l'acquisition du stade évolué U. spelaeus. Parmi les plus connues, citons Ursus deningeri deningeri VON REICHENAU, 1904, Ursus deningeri savini ANDREWS, 1922 (syn. Ursus deningeri süssenbornensis SOERGEL, 1926, Ursus deningeri suevicus KOBY, 1951, Ursus deningeri romeviensis PRAT, 1976, Ursus deningeri hercynicus RODE, 1935 et Ursus deningeri kudarensis BARYSHNIKOV, 1985.

L'ours des cavernes évolué Ursus spelaeus ROSENMÜLLER & HEINROTH, 1794 – La transition entre les formes primitives et évoluées semble difficile à déterminer et à dater précisément. Certains auteurs proposent l'utilisation du taxon intermédiaire Ursus spelaeus deningeroïdes MOTTL, 1964 (ARGANT 1991). Cette transition semble se corréler au début du dernier interglaciaire Eemien, à la limite Pléistocène moyen / Pléistocène supérieur (RABEDER et al. 2000). Les difficultés d'attribution taxonomique des ours transitionnels du Saalien ont souvent poussé les auteurs à utiliser une nomenclature ouverte Ursus deningeri sub. sp. ou Ursus spelaeus sub. sp. Tous les caractères spéléens typiques semblent acquis dès le début du dernier interglaciaire Eemien (RABEDER et al. 2000). La découverte récente de représentants asiatiques, la description de formes naines alpines et l'avènement des analyses génétiques provoquèrent de nombreux bouleversements dans la taxonomie des ours des cavernes, et surtout chez U. spelaeus. Ainsi, l'idée d'une lignée unique d'ours des cavernes est aujourd'hui de plus en plus abandonnée au profit d'un schéma beaucoup plus complexe

mais également plus controversé (RABEDER & NAGEL 2001 ; HOFREITER *et al.* 2004 ; RABEDER *et al.* 2004a et b ; RABEDER & HOFREITER 2004 ; RABEDER *et al.* 2008 ; KNAPP *et al.* 2009). Les différences morphologiques et génétiques entre les différentes formes d'ours des cavernes évolués conduisirent à la définition de nouveaux taxons dont le statut taxonomique est encore discuté (MÜNZEL *et al.* 2010). On distingue aujourd'hui les trois formes naines des régions alpines *Ursus spelaeus eremus* RABEDER *et al.*, 2004, *Ursus spelaeus ladinicus* RABEDER *et al.*, 2004 et *Ursus ingressus* RABEDER *et al.*, 2004 ainsi que l'ours des cavernes typique *Ursus spelaeus spelaeus* ROSENMÜLLER & HEINROTH, 1794 et *Ursus rossicus* BORISSIAK, 1932. Enfin, la génétique mit récemment en lumière l'importante variabilité génétique régnant au sein des ours des cavernes et menant à la définition d'haplotypes, eux-mêmes réunis en haplogroupes principaux (ORLANDO *et al.* 2002). Ces dernières découvertes confirmèrent la complexité du schéma phylogéographique de cette lignée.

La lignée spéléenne semble prendre fin avant la fin du Pléistocène supérieur. Selon certains auteurs, il se rencontrerait encore en Europe centrale pendant et après le dernier maximum glaciaire au début de l'Holocène. Toutefois, ces derniers travaux sont discutés, principalement en raison des confusions probables avec *Ursus arctos* et des imprécisions dans les datations radiométriques (PACHER & STUART 2008). Dans les régions alpines, leur extinction semble admise vers -24 Ka BP, coïncidant avec le refroidissement GS-3 (PACHER & STUART 2008). De nombreuses hypothèses concernant l'extinction de la lignée spéléenne ont été formulées. Pour certains auteurs, un déclin de la taille des populations d'ours des cavernes entre -50 et -24 Ka BP aurait abaissé graduellement le taux de reproduction et engendré leur disparition au profit de l'ours brun (STILLER *et al.* 2010). Pour d'autres, la cause climatique n'aurait pas engendré de baisse drastique des flux génétiques et ne serait donc pas satisfaisante. (ORLANDO *et al.* 2002). La part anthropique n'est quant-à-elle pas prouvée pour le moment (PACHER & STUART 2008).

Jusqu'à assez récemment, les caractères anatomiques particuliers du crâne, des membres et des éléments dentaires faisaient de l'ours des cavernes un animal hautement spécialisé et adapté à une alimentation largement dominée par les végétaux, s'accentuant de la forme archaïque jusqu'à la forme évoluée (KURTÉN 1976). De plus, le haut degré d'usure dentaire chez l'ours des cavernes, comparativement à l'ours brun, semble effectivement indiquer la consommation d'importantes quantités de nourriture végétale. Dès les années 1990, des traces d'usure dentaire attribuées à l'ours des cavernes et découvertes sur des ossements furent interprétées comme une preuve de charognage (TINTORI & ZANALDA

1992), mais ce phénomène semblerait relativement exceptionnel et directement lié aux habitudes hivernantes. Parallèlement, l'utilisation des isotopes biogéochimiques ($\delta^{13}C$ et δ^{15} N) sur collagène osseux et dentaires se développa. Les premières analyses confirmèrent alors la dominance de la part végétale dans l'alimentation (BOCHERENS et al. 1990, 1994, 1997). S'ensuivirent d'autres travaux qui suggérèrent de nouvelles interprétations. A l'image des gros ours bruns, l'imposante stature de l'ours des cavernes suggérerait par exemple l'intégration d'une part de protéines animales dans son alimentation, ce qui fut là aussi supporté par des analyses isotopiques (HILDERBRAND et al. 1996) mais dont les résultats furent par la suite discutés (BOCHERENS 1998). De même, une discussion s'installa sur les interprétations issues de l'analyse du matériel roumain de Peştera cu Oase suggérant une part animale importante dans le spectre alimentaire de l'ours des cavernes (RICHARDS et al. 2008). Face à ces questionnements, des débats sur la fiabilité des protocoles (utilisation du collagène osseux ou dentaire, individus adultes ou juvéniles etc.) et des interprétations se multiplièrent. L'étude de la micro-usure dentaire se développa au cours de la dernière décennie et apporta des informations inédites sur les aliments consommés par les ours des cavernes. Cet outil indiquerait l'exclusion de tubercules (PINTO LLONA & ANDREWS 2001) et l'inclusion d'une part animale non négligeable et plus importante que chez l'ours brun (PINTO LLONA 2006). Bien que leur proportion exacte semble difficile à préciser, l'apport de protéines animales semble tout du moins avéré durant les phases de préhivernation (PEIGNÉ et al. 2009). Enfin, les résultats issus de l'étude de l'anatomie crâniomandibulaire par une approche de morphométrie géométrique (points homologues) semblent en accord avec l'hypothèse d'une alimentation plus omnivore qu'initialement supposée (FIGUEIRIDO et al. 2009). Face à ces nouveaux éléments, il semble donc prudent d'apporter des nuances quant aux préférences alimentaires de l'ours des cavernes.

Enfin, notons que de très nombreux travaux portent sur l'acquisition des caractères évolués au cours de la lignée spéléenne, par le biais de méthodes spécifiques. Certaines études portent sur les éléments dentaires et leur complexification au cours du temps. Les caractères dentaires reconnus chez l'ours des cavernes sont réunis sous forme de morphotypes évolutifs dont la signification biochronologique est pour certains attestée (RABEDER 1983, 1989, 1990, 1991, 1992, 1999 ; PAUNOVIĆ 1988 ; RABEDER & TSOUKALA 1990 ; ARGANT 1995 ; GRANDAL D'ANGLADE & LÓPEZ-GONZÁLEZ 2004). Les travaux de RABEDER (1999) constituent une base d'étude très approfondie. Prenons pour exemple la conformation de la cuspide disto-linguale des premières molaires inférieures : l'entoconide. Cette cuspide peut être simple, double ou multiple. Les cuspides surnuméraires peuvent être de dimensions

plus réduites ou similaires à la cuspide principale. Le nombre et la taille des cuspides de l'entoconide constituent alors 7 morphotypes différents, notés A1 à B4, du schéma le plus simple vers le plus complexe. Pour chaque élément dentaire, plusieurs caractères sont observables. En raison de l'acquisition des caractères en mosaïque et de la très grande variabilité individuelle, une population donnée montrera des morphotypes évolutifs variables. De plus, chaque dent prise individuellement concentrera à la fois des morphotypes simples et complexes. Ainsi, on définit un indice morphodynamique à partir de la fréquence de chaque morphotype, que l'on compare à des standards calculés à partir de gisements de référence dont le cadre temporel est bien défini. D'abord déterminés pour les quatrièmes prémolaires supérieures et inférieures, les morphotypes évolutifs furent ensuite étendus pour l'ensemble du système dentaire (RABEDER 1999). Cet outil donne de bons résultats (*i. e.* ARGANT 1995) mais reste toujours limitée par la subjectivité des analystes.

3.1 – Les collections.

Les collections à ursidés échantillonnées sont pour la plupart localisées en contexte Nord-Ouest européen (Fig. 3.3.1). Seul le gisement de Borosteni (grotte Cioarei, Roumanie) se situe en contexte plus oriental.

Le gisement de Biache-Saint-Vaast (Niveau IIA) du Pléistocène moyen (Fig. 3.3.2) a livré a la fois de l'ours bruns archaïque *U. arctos* et de l'ours de cavernes primitif *U. deningeri*. Les séquences de Sous-Scladina (couches XIV, XIII, XII, XI, X, IX et VIII) du Pléistocène moyen et de Scladina (Couches 6A, 5, 4A, 3, 1B et 1A) du Pléistocène supérieur ont livré respectivement de l'ours des cavernes primitif *U. deningeri* et de l'ours des cavernes évolué *U. spelaeus*. La séquence de Scladina (1A) a également permis d'intégrer un autre ours brun archaïque, mais seulement grâce à une unique P/4 (Tab. 3.3.1). Enfin, les gisements de Borosteni, Hastière (Niveau 1), Montaigle (Niveau 4) et Loverval du Pléistocène supérieur renferment principalement de l'ours des cavernes évolué *U. spelaeus*.

Le Trou du Sureau, grottes de Montaigle (province de Namur, Belgique) – Le Trou du Sureau est une des nombreuses cavités du complexe karstique de Montaigle (Fig. 3.3.3). Ces grottes se localisent entre Namur et Dinant dans la vallée de la Molignée, un affluent de la Meuse. Les premières prospections du Trou du Sureau, menées par DUPONT (1868), datent de la fin du XIX^{ème} siècle. Le matériel est actuellement déposé à l'Institut Royal Belge des Sciences Naturelles.

Lors de son étude stratigraphique, DUPONT reconnut douze couches sédimentaires nommées de 1 à 12 de la base vers le sommet de la séquence, dont six produisirent de nombreux vestiges lithiques et fauniques (Fig. 3.3.4). Les couches sommitales 12 et 11 ainsi que la couche 10 furent chacune attribuées à un niveau archéologique bien spécifique (Niveaux 1, 2 et 3 respectivement). DUPONT reconnu au sein des couches 8, 7 et 6 le même type d'assemblages lithiques et fauniques. Il regroupa donc ces trois couches dans un niveau unique, le Niveau 4, (DUPONT 1873; OTTE 1979) d'où provient le matériel étudié (collections n°2872 à 2875).

Les contextes chronologique et paléoenvironnemental souffrent de nombreuses difficultés d'attribution résumées par OTTE (1979). Le cadre chronologique du Niveau 4 se base sur le registre lithique, dominé par du Moustérien Charentien de type Quina (Paléolithique moyen) et associé à une industrie aurignacienne (Paléolithique supérieur) (ULRIX-CLOSSET 1968). Au niveau de la macrofaune, la présence du renard polaire *Alopex*

lagopus, du renne *Rangifer tarandus*, du mammouth laineux *Mammuthus primigenius*, du rhinocéros laineux *Coelodonta antiquitatis* et du grand bison des steppes *Bison priscus* indique un environnement froid, humide et ouvert. En revanche, ces taxa s'associent avec des représentants de contexte tempéré boisé, tels que le chevreuil *Capreolus capreolus*, le cerf élaphe *Cervus elaphus* et le sanglier *Sus scrofa* (DUPONT 1873 ; OTTE 1979). Enfin, notons la présence de taxa plus ubiquistes, comme les ursidés et l'hyène des cavernes *Crocuta crocuta spelaea* (Fig. 3.3.4).

Selon DUPONT, les restes d'ursidés du Niveau 4 sont majoritairement attribués à de l'ours des cavernes *Ursus spelaeus* (Fig. 3.3.4), mais s'associent également à quelques restes d'ours brun archaïque *Ursus ferox* (syn. *Ursus arctos*). Cette détermination fut par la suite confirmée par EHRENBERG (1935b, Fig. 3.3.5 A). L'ours des cavernes du Niveau 4 est représenté par près de 1700 restes anatomiques et constitue le grand mammifère le mieux représenté du gisement. Les éléments dentaires et crâniens montrent les caractéristiques morphologiques et morphométriques d'un *U. spelaeus* typique (Fig. 3.3.5 B).

Malgré le manque de précision concernant les contextes stratigraphique, chronologique et paléoenvironnemental, les restes de grands mammifères et les vestiges lithiques de cette séquence semblent indiquer un dépôt principalement d'âge Pléistocène supérieur. Parmi les restes dentaires d'*U. spelaeus* les mieux conservés, nous en avons sélectionné 217 au total (Tab. 3.3.1).

Le gisement de Loverval (province du Hainault, Belgique) – A l'ouest de la commune de Gerpinnes près de Charleroi (Fig. 3.3.6) s'étend l'ensemble karstique de Loverval. Situé à 160 mètres d'altitude au sein du sous-bassin hydrographique de la Sambre, le site surplombe d'une quinzaine de mètres le niveau actuel du ruisseau du Fond des Haies sur son versant Est. Dénommé « Trou des Sarrasins » ou encore « Grottes des Sarrazins » en référence à une légende populaire, le site fut rendu célèbre par la découverte de deux sépultures du Mésolithique ancien (DUBUIS & DUBUIS-LEGENTIL 1984 ; TOUSSAINT 1995, 1997, 2002) et de vestiges lithiques attribués au Paléolithique supérieur (silex et bois de cervidé gravé). La mise à jour de restes de mammouth laineux et de rhinocéros laineux fit ensuite l'objet de curiosité de la part des médias et du public. Victime de son succès, le gisement fut alors malmené et largement pillé. Il est aujourd'hui classé et son accès se limite aux spéléologues, hydrogéologues et biologistes. Dans un souci de conservation, un musée (Musée Marcel Collet) accueille désormais les plus belles pièces archéologiques. L'autre

partie des produits de fouilles fut disséminée dans des « collections privées » ou conservée chez les spéléologues. Le matériel ici étudié est déposé au Musée du Malgré Tout à Treignes.

La découverte du karst remonte à 1883 mais sa prospection ne fut réellement organisée que dès 1961 par une équipe de spéléologues amateurs, dont P. DOUMONT, G. LORENT, T. REMELS et A. MASSINON. Creusé dans un massif calcaire viséen (Mississipien moyen, Carbonifère), son développement souterrain total est estimé à 120 mètres environ. Le système se constitue de quatre entrées principales orientées vers le Nord-Ouest, chacune menant vers un réseau plus ou moins développé de galeries. Trois de ces réseaux, communiquent entre eux par d'étroits boyaux. L'entrée dominante est surmontée d'un volumineux bloc rocheux et s'ouvre à l'extérieur sur une terrasse et un cône de déjection. Le matériel étudié fut majoritairement exhumé dans les deux réseaux Massinon et Dubuis, reliés par un boyau baptisé « La jonction ».

Très peu d'informations sont disponibles sur ce gisement. L'inexistence de données sédimentologiques, stratigraphiques et palynologiques rend l'attribution chronologique très approximative et la reconstitution paléoenvironnementale tout aussi limitée. Un âge de « 35 000 ans » (BP ?) fut estimé en première approximation par l'équipe de spéléologues, suite à la détermination du silex taillé attribué au Paléolithique supérieur et par la présence de taxa de milieu ouvert arctique.

Le matériel paléontologique, inédit dans son intégralité, n'a fait l'objet d'aucune étude approfondie. Aucun reste de microfaune ne semble avoir été récolté. Nous parlerons donc uniquement des vestiges macro-fauniques. Les restes sont globalement peu abondants mais excellemment bien conservés. La faune est dominée par les carnivores, en particulier l'ours des cavernes *Ursus spelaeus* et l'hyène des cavernes *Crocuta crocuta spelaea*, ces deux taxa constituant ce que les spéléologues ont appelés le « Niveau inférieur à ours » et le « Niveau supérieur à hyène ». Ils sont associés dans une moindre mesure à des restes de loup *Canis lupus*, de mammouth laineux *Mammuthus primigenius*, de rhinocéros laineux *Coelodonta antiquitatis* et de cheval *Equus* sp. Malgré la représentativité limitée du matériel (probablement due aux nombreux pillages), cette association d'espèces froides semble effectivement être typique de la « Steppe à Mammouth » du Pléistocène supérieur (MNQ 26 ?), telle que décrite par KAHLKE (1999). La présence du cheval et du rhinocéros et l'absence (?) d'espèces de milieu boisé semblent en cohérence avec un environnement plutôt ouvert dominé par une strate végétale de type steppique.

Les ursidés sont principalement représentés par des éléments crâniens et hémimandibulaires sub-complets (Fig. 3.3.7), des dents isolées, des éléments pelviens, des os longs et des petits os (carpes, tarses, phalanges). L'ensemble des éléments crâniens et mandibulaires montre indubitablement des caractères morphologiques de type spéléen : éléments osseux massifs et épais, dépression frontale prononcée, bombement frontal développé, cavité nasale orientée vers le haut, crête sagittale développée, absence totale des prémolaires antérieures, surfaces occlusales complexes etc. (Fig. 3.3.7). De plus, ces mêmes ossements et dents sont de dimensions moyennes assez importantes. Sur la base de la première molaire inférieure, celles-ci (L = 29,5 mm, lm = 11,3 mm et ld = 14,1 mm) indiquent que l'ours des cavernes de Loverval est déjà bien engagé au sein de la lignée spéléenne. Cela se confirme par la présence de patrons dentaires complexes (entoconide dédoublé, métastylide multicuspé, enthypoconide développé). Cet ours peut donc s'attribuer à un *U. spelaeus* évolué. Malheureusement, une estimation biostratigraphique *via* une analyse des morphotypes évolutifs telle que décrite par RABEDER (1999) ne serait pas pertinente aux vues du faible effectif des populations.

Sur la base de la macrofaune, il est ainsi possible de placer ce gisement sans trop de risque en contemporanéité avec la biozone MNQ 26, au sein du complexe glaciaire Weichsélien, soit des stades MIS 2 à 5.4. En raison de la dominance des taxons typiques glaciaires, il semble séduisant de restreindre le cadre chronologique entre les MIS 2 et 4, sans exclure la possibilité d'un stade froid au sein du MIS 5 *sensu lato*. Cependant, le manque de données stratigraphiques (nombre de niveaux et leurs relations géométriques ? reconstitution chronologique du remplissage ? planimétrie des produits de fouilles ? etc.) ne permet pas d'étendre cet âge à l'ensemble du matériel. Pour des raisons similaires (nombre de niveaux d'occupation ? relations avec la faune ?), l'utilisation des vestiges lithiques est limitée, bien que leur âge Paléolithique supérieur (fin MIS 3 et MIS 2) semble en cohérence avec le cadre chronologique fourni par la faune. Nous avons sélectionné 60 restes dentaires d'*U. spelaeus* de cette collection (Tab. 3.3.1).

Les grottes Scladina et Sous-Scladina du réseau karstique de Sclayn (Belgique) – Dominant le vallon Ouest du Fond des Vaux, le réseau karstique de Sclayn se localise sur la rive droite de la Meuse dans le village de Sclayn (Andenne, province de Namur, Fig. 3.3.8). Prospecté dès le début du XX^{ème} siècle (DONCEEL *et al.* 1910), le réseau karstique est creusé au sein d'un encaissant calcaire d'âge viséen et se compose de quatre cavités principales en connexion : les grottes de l'Ours, Saint-Paul, Sous-Scladina (ou Sous-Saint-Paul), et Scladina (BONJEAN 1998a). Dès les années 1950, un riche matériel archéologique et paléontologique est découvert dans les séquences de Saint-Paul et Sous-Saint-Paul (DEWEZ 1981). Vingt ans plus tard, la grotte Scladina est découverte et l'étude préliminaire de son matériel se révèle prometteuse (OTTE *et al.* 1981a et b). Fouillée encore actuellement, sa reconnaissance internationale dans le domaine de la préhistoire se justifie par plusieurs faits majeurs. Ce sont les séquences de Scladina et celle de Sous-Scladina qui seront étudiées au cours de ce travail.

La séquence de Scladina – Située à 137 mètres d'altitude en aplomb du vallon, la grotte Scladina mesure environ sept mètres de hauteur pour six mètres de large et présente un axe d'allongement orienté Est-Ouest (Fig. 3.3.9). Son extension connue à ce jour est d'une cinquantaine de mètres, dont 49 font l'objet de fouilles permanentes menées par l'ASBL Archéologie Andennaise et l'Université de Liège, en partenariat avec la Direction des Fouilles du Ministère de la Région Wallonne (DGATLP) et la ville d'Andenne.

La séquence de Scladina fait l'objet d'une très nombreuse documentation, justifiée par les points suivants. Deux principaux sols d'occupation néandertalienne, datés d'environ 130 +/- 20 ka BP par thermoluminescence sur silex brûlé (HUXTABLE & AITKEN 1992; MONCEL 1998a) et 38,6 +/- 1,5 ka BP par C¹⁴ sur collagène (GILOT 1992; MONCEL 1998b), livrèrent des milliers d'artefacts de manufacture moustérienne. De plus, quelques vestiges anthropiques datés de 127 +46/-32 ka BP par spectrométrie gamma furent attribués à un enfant néandertalien (OTTE et al. 1993 ; TOUSSAINT et al. 1994, 1998 ; PIRSON et al. 2005) et permirent l'extraction du plus vieil ADN mitochondrial humain néandertalien (ORLANDO et al. 2006). La séquence de Scladina constitue également un site de référence pour les reconstitutions paléoclimatiques et paléoenvironnementales en contexte Nord-Ouest européen. Son remplissage recouvre presque intégralement le dernier cycle glaciaire, du MIS 5 (peut-être 5e) jusqu'à l'Holocène, ce que confirment de très nombreuses datations radiométriques (BONJEAN 1998c). En parallèle, la séquence a bénéficié de nombreuses analyses multidisciplinaires combinant entre autres la stratigraphie (BONJEAN 1998b ; PIRSON 2007), la géologie et la sédimentologie (BENABDELHADI 1998, PIRSON et al. 2008), la palynologie (BASTIN et al. 1986 ; BASTIN 1992), la micro- et macropaléontologie (CORDY & BASTIN 1992; SIMONET 1992; CORDY 1998), l'anthracologie (PIRSON et al. 2008) et la susceptibilité magnétique (ELLWOOD et al. 2004). Nous retiendrons en particulier la synthèse la plus récente de PIRSON et al. (2008), confrontant les anciennes et nouvelles données.

Jusqu'en 2007 (PIRSON 2007), la séquence de Scladina était subdivisée en une vingtaine de grandes unités sédimentaires (Fig. 3.3.10). En raison des fréquentes variations latérales des unités et leur géométrie complexe, une révision complète de la stratigraphie fut entreprise et mena à la subdivision des grandes unités définies auparavant. Aujourd'hui, la

séquence de Scladina est fouillée et étudiée à une échelle microstratigraphique (BONJEAN *et al.* 2009). De récentes analyses confirment effectivement la caducité de l'ancienne stratigraphie, jugée finalement trop « généralisante ».

D'autres observations ébranlèrent également les corrélations chronostratigraphiques anciennement établies (PIRSON *et al.* 2008). Les couches 7A à 4B, représentant autrefois la succession des sous-stades 5d à 5b (soit Melisey I, Saint-Germain I et Melisey II ; WOILLARD 1978) sont désormais placées au sein du stade 5, sans en préciser le sous-stade. Il ne semble pas exclu que l'interglaciaire Eemien (MIS 5e) soit représenté en début de séquence. Les couches 4A à 3, autrefois confondues dans le sous-stade 5a (Saint-Germain II) sont aujourd'hui considérées au sein des MIS 4 et/ou 5. Enfin, la couche 2A correspondrait aujourd'hui au Pléniglaciaire inférieur (MIS 4). Seules les couches 1A et 1B n'ont pas subi de modification majeure, placées au sein du Pléniglaciaire moyen (MIS 3) (Fig. 3.3.10).

Afin de conserver des populations suffisamment représentatives, une utilisation raisonnée de l'ancienne subdivision en regard des nouvelles interprétations paléoenvironnementales et chronostratigraphiques semble être un bon compromis. L'interprétation des résultats prendra donc en compte toutes ces nouvelles constatations. Par ordre d'ancienneté, les grandes unités sédimentaires considérées ici sont les couches 6A, 5, 4A, 3, 1B et 1A. Une synthèse de leurs principales caractéristiques fondées sur les anciennes données telles que le pollen (BASTIN 1986), les micromammifères (CORDY 1992), la macrofaune (SIMONET 1992) et les nouvelles données (PIRSON et al. 2008) est présentée ci-dessous. La figure synthétique (Fig. 3.3.10) permet de suivre la tendance climatique générale le long de la séquence.

La **couche 6A** correspond globalement à un climat tempéré sec et un environnement boisé avec quelques prairies. La végétation à pollen arboréen est majoritaire, avec le noisetier *Corylus* et le tilleul *Tilia*. La faune typique de milieu forestier est largement représentée, avec en particulier le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le daim (*Dama dama*) et le sanglier (*Sus scrofa*). Anciennement rattachée au sous-stade Saint-Germain I (sous-stade 5c), elle est aujourd'hui considérée comme un interstade du début glaciaire (stade 5), voire éventuellement l'interglaciaire Eemien (MIS 5^e ?). Une tendance à l'ouverture du paysage est observée de la base au sommet de la couche.

La **couche 5** est marquée par une régression des pollens arboréens au profit des herbacées : le paysage continue de s'ouvrir. L'apparition du lemming à collier *Dicrostonyx* sp. GLOGER, 1841, du renard polaire *Alopex lagopus* et la présence de plus en plus soutenue du renne *Rangifer tarandus*, du rhinocéros laineux *Coelodonta antiquitatis* ou encore du

mammouth laineux *Mammuthus primigenius* indiquent un milieu steppique sous climat froid. D'autre part, la persistance d'espèces tempérées relativise l'amplitude de ce refroidissement. Anciennement attribuée au Melisey II (MIS 5b) ou à un refroidissement au sein du sous-stade Saint-Germain I (5c /b), la couche 5 est maintenant considérée comme un coup de froid au sein du début glaciaire (MIS 5). Notons que la couche 5 est également celle livrant le premier sol principal d'occupation néandertalienne (MONCEL 1998a).

La **couche 4A** regroupe les unités 4A-AP, 4A-IP, 4A-CHE et 4A-POC. C'est au sein de ce complexe sédimentaire, en particulier dans le chenal (couche 4A-CHE), que furent découverts les restes de « l'Enfant de Sclayn » (PIRSON *et al.* 2005). La partie inférieure correspond à un épisode très tempéré et sec. La forêt est très bien développée, accompagnée d'une faune typique, telle que le daim, le cerf, le chevreuil, le loir *Glis glis*, l'ours brun *Ursus arctos* ou le chat sauvage *Felis silvestris*, semblant indiquer un interstade au sein du début glaciaire (MIS 5). La partie sommitale de la couche 4A suggère ensuite une dégradation du climat amorçant probablement la transition entre le début glaciaire et le Pléniglaciaire inférieur (MIS 4/5). Nous retiendrons pour cette couche un caractère très tempéré, plus tempéré encore que la couche 6A précédente.

La **couche 3** est plus énigmatique. Les pollens indiquent globalement la mise en place d'un environnement froid steppique dans sa majeure partie, en cohérence avec les données de susceptibilité magnétique (ELLWOOD *et al.* 2004). Puis, un climat plus favorable semble s'installer dans la partie sommitale. Cependant, une faune typiquement froide de milieu steppique arctique (renne, rhinocéros laineux) côtoie également une faune tempérée forestière (cerf, daim, sanglier) ainsi qu'une faune de milieu ouvert non arctique, comme le cheval (*Equus sp.*) et les bovinés. Ce mélange de faunes fut interprété comme la phase d'instabilité climatique du sous-stade 5a terminal. En continuité avec la couche 4A, elle est placée au début glaciaire terminal et/ou au Pléniglaciaire inférieur (MIS 5 et/ou 4).

La **couche 1B** enregistre à sa base une courte mais nette amélioration climatique anciennement interprétée comme l'interstade des Tambourets et suivie par une dégradation climatique. La palynologie atteste de la présence d'essences arborées de type boréal et les grands herbivores sont plutôt caractéristiques d'un milieu ouvert non arctique, avec le cheval et les bovinés. L'environnement semble de type prairie herbeuse - steppe boisée. Le reste du complexe (la plus grande fraction) montre une dégradation progressive des conditions climatiques avec une dominance de plus en plus accentuée des herbacées indiquant effectivement une ouverture du paysage jusqu'à la partie sommitale. Cette succession climatique est aujourd'hui placée au sein du Pléniglaciaire Moyen (MIS 3). La **couche 1A** est dans la continuité de la couche 1B : l'environnement est clairement ouvert à dominance steppique. Le climat est probablement plus froid et plus continental que pour la couche 1B, comme l'atteste la présence plus soutenue du mammouth et du rhinocéros laineux. C'est également dans ce niveau archéologique attribué au MIS 3 (Pléniglaciaire moyen) que fut découvert le deuxième sol principal d'occupation néandertalienne.

Les ursidés fossiles sont très largement représentés à Scladina, la grotte ayant vraisemblablement servie de repère durant le dernier cycle glaciaire. Deux espèces sont en présence : l'ours des cavernes *U. spelaeus* côtoie l'ours brun archaïque *U. arctos* (SIMONET 1992) (Fig. 3.3.11 A). Néanmoins, c'est bien *U. spelaeus* l'ursidé dominant pour l'ensemble de la séquence. Au sein de la couche 5, il représente à lui seul 66,3% des pourcentages relatifs des espèces de grands mammifères en nombre de restes déterminés, contre 1,1% pour *U. arctos*. (Fig. 3.3.11 B) (PATOU-MATHIS 1998a). Dans cette même couche 5, les répartitions horizontale et verticale ainsi que les remontages des ossements semblent suggérer l'établissement d'une bauge à ours³ dans la partie centrale de la grotte (PATOU-MATHIS & LOPEZ-BAYON 1998).

Des analyses isotopiques furent également entreprises sur les restes d'ursidés de Scladina (BOCHERENS *et al.* 1997, 1999 ; Fig. 3.3.12). Les principaux résultats indiquent un régime alimentaire hyper-végétarien pour *U. spelaeus* des couches 1A (Fig. 3.3.12 A) et 4A (Fig. 3.3.12 B) et un spectre alimentaire dominé par les végétaux pour *U. arctos* de la couche 4A (Fig. 3.3.12 B).

Enfin, l'extraction d'ADN mitochondrial d'*U. spelaeus* des couches 5, 4A, 1B et 1A (LOREILLE *et al.* 2001 ; ORLANDO *et al.* 2002) a permis de mettre en évidence l'existence d'au moins trois populations génétiquement différenciées (haplogroupes) (A, B et D) à Scladina (Fig. 3.3.13 A et B). De plus, plusieurs haplogroupes semblent coexister au sein d'une seule et même couche, *i. e.* les couches 5, 4A, et 1A (Fig. 3.3.13 B). Enfin, sur la base de ces mêmes analyses, l'amélioration des conditions climatiques (couche 4A) favoriserait une augmentation de la diversité génétique. *A contrario*, celle-ci diminuerait lors de conditions climatiques plus rudes (couches 3 et 5 ; Fig. 3.3.13 C).

La séquence de Sladina semble donc être un objet d'étude intéressant, tant par l'abondance et la diversité du matériel et par l'importante période temporelle (le dernier cycle glaciaire soit environ 130 ka BP) et les paléoenvironnements contrastés qu'elle a enregistré.

³ Bauge à ours : zone creuse de forme arrondie dans laquelle les ours se recroquevillent pour hiverner.

Nous avons échantillonné dans cette séquence un total de 448 dents d'*U. spelaeus* et d'*U. arctos* archaïque, distribuées au sein des couches 6A, 5, 4A, 3, 1B et 1A (Tab. 3.3.1).

La séquence de Sous-Scladina – La grotte de Sous-Scladina communique avec la grotte Scladina par une cheminée au niveau de la terrasse (Fig. 3.3.9), où les deux séquences sont directement en contact l'une au-dessus de l'autre. On dénombre sept ensembles sédimentaires correspondant de la base au sommet aux dépôts XIV à VIII (Fig. 3.3.14). Contrairement à Scladina, la séquence de Sous-Scladina ne jouit pas d'une littérature abondante. Les anciens travaux publiés concernent majoritairement la moitié supérieure de la séquence. Nous citerons une analyse palynologique (BASTIN *et al.* 1986), quelques données paléontologiques (CORDY & BASTIN 1992; SIMONET 1992) et des informations d'ordre plus général (BONJEAN 1998b et c). De récentes données ont permis de proposer de nouvelles interprétations chronostratigraphiques (PIRSON 2007; PIRSON *et al.* 2008), bien que son attribution reste encore très floue. Ajoutons le travail de Master non publié de NIEUWLAET (2007) portant spécialement sur l'ours des cavernes de Sous-Scladina.

La séquence de Sous-Scladina était autrefois placée en continuité temporelle directe avec Scladina. Ainsi, elle correspondait au début de l'interglaciaire Eémien *sensu-stricto* (MIS 5e). Il ne semblait y avoir aucun doute quant à son attribution chronostratigraphique (BASTIN *et al.* 1986 ; BASTIN 1992 ; CORDY & BASTIN 1992), alors corroborée par les données palynologiques des couches supérieures VIII à XII. Cependant, bien que la succession des essences végétales semble correspondre à un début d'interglaciaire, son âge éemien n'est plus une certitude et pourrait finalement être bien antérieur. Des indices sédimentologiques bouleversèrent également l'idée d'une continuité entre les deux séquences et on soupçonne de plus en plus la présence d'un important hiatus sédimentaire entre elles. Enfin, les données de datation absolue sont aujourd'hui remises en question (PIRSON *et al.* 2008).

Bien que sa position chronostratigraphique soit largement discutée, cette séquence (du moins sa partie supérieure) peut être considérée comme un épisode très tempéré (BASTIN *et al.* 1986 ; BASTIN 1992). Dans les couches XI à VIII, les essences arborées dominent à plus de 50% (Fig. 3.3.14) et de nombreux taxa, tels que le sanglier, les chiroptères ou encore les batraciens indiquent un milieu tempéré boisé. Malheureusement, la partie inférieure de la séquence (couches XIV à XII) n'a fait l'objet d'aucune étude approfondie à ce jour.

Dans une première étude taxonomique, l'ursidé de Sous-Scladina fut rapproché d'un Ursus deningeri déjà très évolué ou d'un Ursus spelaeus très primitif (3.3.15). Une
nomenclature ouverte *Ursus* cf. *spelaeus* fut alors proposée (SIMONET 1992). L'étude plus récente de l'ensemble du matériel dentaire et osseux par NIEUWLAET (2007) mena aux mêmes constatations. Il précisa cependant des affinités envers un *U. spelaeus* primitif ou un *U. deningeri* évolué différentes selon l'élément dentaire considéré, mettant ainsi en évidence une acquisition des caractères en mosaïque. L'analyse morphodynamique des quatrièmes prémolaires inférieures et supérieures de Sous-Scladina (Fig. 3.3.16) semble enfin suggérer un âge proche de 100 ka pour la couche XI, de 215 ka pour les couches sous-jacentes et un âge moyen de 224 ka pour l'ensemble de la séquence de Sous-Scladina, suggérant bien un âge anté-éemien (NIEUWLAET 2007). Un total de 44 dents a été sélectionné pour cette séquence (Tab. 3.3.1).

Le gisement de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais, France) – Le gisement de plein air de Biache-Saint-Vaast se localise entre Arras et Douai, sur un versant de la vallée de la Scarpe à une altitude de 45m environ (Fig. 3.3.17). Il s'agit d'une terrasse fossile dont la séquence fluviatile est surmontée par une épaisse couverture lœssique selon un contact érosif, le tout reposant sur un substrat crayeux. Découvert en 1976 lors de travaux de terrassement de l'usine Usinor, le site fut l'objet de sept campagnes de fouilles qui s'achevèrent en 1982. La découverte de nombreux niveaux archéologiques et sols d'occupation humaine, l'abondance des vestiges lithiques et fauniques et leur exceptionnel état de conservation, la découverte de restes crâniens de morphologie néandertalienne, sa position chronostratigraphique, ainsi que les très nombreux indices du comportement de subsistance des Hommes sur les ossements ont contribué à élever Biache-Saint-Vaast comme un gisement incontournable du Pléistocène moyen.

La totalité de la surface fouillée représente 790 mètres carrés (TUFFREAU *et al.* 1982), bien que son extension maximale est estimée à plusieurs milliers. Le gisement bénéficia en effet d'un ensemble de conditions morpho-sédimentaires extrêmement favorables à la conservation (SOMMÉ 1978). Les fouilles s'établirent sur deux chantiers : le Chantier Nord de 1976 et le Chantier Sud fouillé les années suivantes (TUFFREAU 1978). Une coupe synthétique (Fig. 3.3.18) permet de corréler les différentes unités lithostratigraphiques et les niveaux archéologiques reconnus au sein des deux chantiers et d'établir un cadre stratigraphique synthétique (TUFFREAU *et al.* 1982). Le complexe fluviatile de Biache-Saint-Vaast se divise en quatre grandes unités lithostratigraphiques, au sein desquelles se répartissent une dizaine de niveaux archéologiques :

Unité inférieure – Cet ensemble sédimentaire est constitué de cailloutis et de sables grossiers et renferme de nombreux vestiges osseux et d'artefacts en silex. Ces niveaux sont surtout bien représentés dans le Chantier Sud (niveaux G, H, I et J).

Unité centrale – Les formations fluviatiles fines du Chantier Nord renferment le niveau IIA, le plus riche en vestiges fauniques (POPLIN 1978), lithiques (PININGRE 1978) et en fragments d'os et de silex brûlés. Les éléments dentaires utilisés pour notre étude proviennent tous de ce niveau, qui correspond également à l'occupation humaine la plus dense. A sa base furent découvert des restes crâniens néandertaliens (VANDERMEERSCH 1978 ; ROUGIER 2003 ; GUIPERT 2005). Cette unité est pourtant en grande partie stérile dans le Chantier Sud, bien que de minces sols d'habitat ont pu être découverts (niveau E).

Unité supérieure – La partie supérieure du complexe fluviatile se termine dans le Chantier Nord par le paléosol II humifère qui livra peu de vestiges. A la base du paléosol se développe le sol d'habitat IIbase qui livra des pièces lithiques et des restes fauniques bien conservés (TUFFREAU & SOMMÉ 1988). On reconnait également le niveau Do, présent dans les Chantiers Nord et Sud.

Base de la séquence lœssique – Le sol d'habitat D1 et le niveau D reposent directement sur les formations fluviatiles fines du Chantier Sud. On y trouve une faune et une industrie riches (TUFFREAU & SOMMÉ 1988). Au Chantier Nord, le niveau I n'a livré que quelques pièces lithiques.

Des précisions concernant les cadres chronostratigraphique et paléoenvironnemental de Biache furent apportés par des données géomorphologiques et lithostratigraphiques (SOMMÉ 1978 ; SOMMÉ *in* TUFFREAU & SOMMÉ 1988), granulométriques (CUNAT-BOGÉ *in* TUFFREAU & SOMMÉ 1988), minéralogiques (JUVIGNÉ *in* TUFFREAU & SOMMÉ 1988), pédologiques (VAN VLIET-LANOË *in* TUFFREAU & SOMMÉ 1988), paléomagnétiques (GEERAERTS & HUS *in* TUFFREAU & SOMMÉ 1988), palynologiques (MUNAUT 1978 ; MUNAUT *in* TUFFREAU & SOMMÉ 1988), malacofauniques (PUISSÉGUR 1978 ; ROUSSEAU & PUISSÉGUR *in* TRUFFREAU & SOMMÉ 1988), microfauniques (CHALINE 1978 ; CHALINE *in* TUFFREAU & SOMMÉ 1988), macrofauniques (POPLIN 1978 ; AUGUSTE *in* TUFFREAU & SOMMÉ 1988 ; AUGUSTE 1995a et b, 2009) et radiochronologiques (BAHAIN 2007 ; BAHAIN *et al.* 1993).

Ces données s'accordent pour donner à la base de la séquence de Biache un âge antéweichsélien (Pléistocène moyen), estimé à 230 ka BP environ et correspondant au début du second épisode interglaciaire saalien (MIS 7). L'enregistrement climatique de Biache semble correspondre à la mise en place d'un interglaciaire suivi d'un début glaciaire. En effet, on assiste de la base vers le sommet de la séquence à une amélioration climatique à partir d'un climat plus froid que l'Actuel. L'environnement est alors de type parc-boisé et le climat est tempéré humide. L'optimum climatique, situé dans l'unité supérieure de la séquence fluviatile (couche IIA), laisse ensuite place à une série de fluctuations climatiques avant la dégradation climatique de la fin du stade 7, indiquée par la séquence lœssique pléniglaciaire. Notons que les niveaux d'occupation humaine correspondent essentiellement à l'optimum climatique et que les phases d'abandon du site se corrèlent avec les épisodes de dégradation.

Les séries lithiques de Biache ont fait l'objet de nombreuses publications. Globalement, il apparaît que l'ensemble des niveaux renferment des pièces à débitage Levallois. Les pièces lithiques du niveau IIA sont attribuées à une industrie moustérienne de type Ferrassie de faciès Biache (TUFFREAU & SOMMÉ 1988).

Le nombre total de restes macrofauniques dans l'ensemble des niveaux de Biache s'élève à plus de 220 000, dont 20 000 environ furent déterminés (AUGUSTE 1993, 1995a). L'espèce dominante est l'aurochs *Bos primigenius* avec plus de 9 770 restes, soit près de la moitié des vestiges. La deuxième espèce dominante est l'ours brun archaïque *Ursus arctos* avec plus de 6 300 restes, soit 30% environ du registre fossile déterminé, suivi par le rhinocéros de prairie *Dicerorhinus hemitoechus* représentant 15% des ossements. Dix-huit autres espèces de grands mammifères complètent le cortège faunique à hauteur de 5% environ (Fig. 3.3.19). Les ossements de Biache portent de nombreuses marques d'origine anthropique (POPLIN 1978 ; AUGUSTE 1995b). Leur étude détaillée a indiqué une utilisation alimentaire (traces de décharnement, fracturation et prélèvement de la moelle) et non-alimentaire des ossements (prélèvement probable de la fourrure et utilisation des os comme supports de travail et combustible) évoquant un comportement de subsistance élaboré et structuré. La nette dominance des grands mammifères adultes et les relations spatiales entre les vestiges lithiques et fauniques semblent confirmer l'utilisation de Biache à la fois comme site d'habitat et site de boucherie par les néandertaliens (AUGUSTE 1995b).

A partir de la macrofaune, AUGUSTE (1995a) dresse le portrait paysager du niveau IIA (Fig. 3.3.20). L'association faunique est dominée à 60% par les taxons de milieu boisé. Le reste du cortège est caractéristique d'un milieu ouvert de type prairie tandis que les espèces de milieu ouvert arctique sont totalement absentes (Fig. 3.3.20 A). Le cénogramme (Fig. 3.3.20 B) indique le développement d'une forêt et de zones ouvertes sous un climat nettement humide. Les diagrammes écologiques (Fig. 3.3.20 C) témoignent d'un milieu mixte à dominance boisée mais aussi d'étendues herbeuses de type prairie entrecoupées de bouquets

d'arbres et de la proximité d'une rivière sous un climat tempéré humide et d'un niveau d'enneigement faible (pour plus de détails, se référer à AUGUSTE 1995a). Ainsi, le niveau IIA apparaît comme une phase d'optimum climatique au sein de la séquence de Biache-Saint-Vaast.

Deux espèces d'ursidés sont représentées dans le niveau IIA (Fig. 3.3.21). Une nette majorité des restes montrent une morphologie, des dimensions et des proportions typiquement arctoïdes. De plus, par sa massivité, ses dimensions importantes et certains traits anatomiques, cet ours brun *Ursus arctos* semble partager de fortes affinités morphométriques et morphologiques avec les ours bruns géants actuels habitant les régions sibériennes et nord-américaines (AUGUSTE 1995a). L'ours brun de Biache totalise 2243 restes, soit un nombre minimal de 87 individus. Le reste du matériel montrent des éléments aux traits typiquement spéléens. AUGUSTE identifie la forme présente comme un ours des cavernes primitif du Pléistocène moyen *Ursus deningeri*. La présence de quelques traits anatomiques typiques d'*Ursus spelaeus* pousse l'auteur à attribuer cet ours à un *U. deningeri* cf. *hercynicus*, témoignant de son caractère déjà très engagé au sein de la lignée spéléenne. L'ours des cavernes de Biache totalise 226 restes, correspondant à 20 individus au minimum (AUGUSTE 1995a). Dans notre étude, nous avons échantillonné 136 restes dentaires d'ours brun archaïque et 32 restes dentaires d'ours des cavernes primitif (Tab. 3.3.1).

La caverne d'Hastière (Hastière-Lavaux, province de Namur, Belgique) – La caverne d'Hastière se localise à proximité d'Hastière-Lavaux dans le Fond de Tahaux, un affluent de la Meuse. (Fig. 3.3.22). La roche encaissante est un calcaire en partie dolomitisé d'âge tournaisien (Mississipien moyen, Carbonifère inférieur). La caverne d'Hastière est l'une des nombreuses grottes d'un réseau karstique fouillé et étudié par DUPONT à la fin du XIX^{ème} siècle. La littérature limitée concernant ce gisement ne permet pas de restituer l'historique des fouilles. De même, les documents sur la séquence stratigraphique sont relativement limités et son étude n'a pas été réactualisée depuis DUPONT. Au cours des fouilles, DUPONT aurait laissé *in situ* des bancs sédimentaires « témoins » mais ceux-ci ont malheureusement été détruits (PITTARD 1907). L'exploration de la caverne d'Hastière aurait débuté en 1871 (comm. pers.). En 1872, DUPONT établit une première liste faunique (DUPONT 1872 ; 1873) qu'il associe à « l'âge du Mammouth ». Le produit des fouilles est actuellement déposé à l'Institut Royal Belge des Sciences Naturelles de Bruxelles.

La stratigraphie établie par DUPONT s'étend sur cinq niveaux archéologiques (Fig. 3.3.23) notés de 1 à 5 du sommet à la base de la séquence (DUPONT 1873). Une faune abondante fut exhumée ainsi que de nombreux vestiges lithiques attribués au Moustérien Charentien de type Quina (Paléolithique moyen) (PITTARD 1907 ; RUTOT 1908). Des restes osseux d'*Homo* furent également découverts au sein des niveaux 2 et 3 (comm. pers). DUPONT identifia également d'autres indices d'activité humaine, tels que du bois et des os carbonisés et de nombreuses traces de percussion et de décharnement sur les os longs (RUTOT 1908 ; EHRENBERG 1935). Enfin, trois fragments de poterie furent découverts dans le niveau sommital (Niveau 1) et datés de l'Aurignacien inférieur (Paléolithique supérieur) (RUTOT 1908).

Parmi la liste faunique dressée par DUPONT, on distingue des représentants typiques de la « Steppe à Mammouth » tels que le mammouth laineux *Mammuthus primigenius*, le rhinocéros laineux *Coelondonta antiquitatis*, le renne *Rangifer tarandus* ou le grand bison des steppes *Bison priscus*, associés à des taxa de milieu boisé tels que le cerf élaphe *Cervus elaphus*, le sanglier *Sus scrofa* et l'aurochs *Bos primigenius*. Une faune plus ubiquiste, dominée par l'hyène des cavernes *Crocuta crocuta spelaea* (FOSSE 1995 ; BEKE 2009-2010) et les ursidés complètent le portrait macrofaunique.

DUPONT identifie deux espèces d'ursidés : *Ursus spelaeus* dans l'ensemble de la séquence et un ours qu'il attribue à « *Ursus ferox* » (syn. *Ursus arctos*) dans les niveaux inférieurs 3, 4 et 5 (DUPONT 1873 ; Fig. 3.3.23). En 1935, EHRENBERG entreprend une révision de la macrofaune et confirme l'attribution de la majorité des restes à un ours des cavernes *U. spelaeus* (Fig. 3.3.23) aux caractères morphologiques (Fig. 3.3.24) et morphométriques (Fig. 3.3.25) bien affirmés. Il s'associe effectivement à l'ours brun archaïque *U. arctos* (EHRENBERG 1935). En revanche, EHRENBERG réfute sa présence dans le niveau 4 (Fig. 3.3.23). L'auteur dénombre 1407 restes d'ursidés au total (Fig. 3.3.23). Les éléments dentaires représentent un tiers environ des éléments déterminés et, au sein du niveau 1, ils en représentent plus de la moitié (Fig. 3.3.23).

La caverne d'Hastière rappelle à beaucoup d'égards le Trou du Sureau (grottes de Montaigle). Les incertitudes stratigraphiques et le mélange de faune sont assez fréquents dans les gisements du XIX^{ème} siècle. Tout comme le Trou du Sureau, les contextes chronologique et paléoenvironnemental semblent difficiles à préciser. Le cortège faunique et les restes lithiques indiquent une contemporanéité de la séquence avec le Pléistocène supérieur, au moins avec les phases glaciaires. Ces informations doivent être cependant manipulées avec beaucoup de prudence. Ajoutons qu'EHRENBERG soupçonne un mélange des pièces de

l'ensemble des niveaux lors des activités de fouille (EHRENBERG 1935). Nous avons sélectionné 32 restes dentaires de la collection n°3862 (Tab. 3.3.1).

Gisement de Borosteni – Grotte Cioarei (Département de Gorj, Roumanie) – La grotte Cioarei, ou grotte des Corbeaux, se localise dans le département de Gorj à proximité du village de Borosteni (commune de Peştişani) aux pieds des Carpates méridionales et à la croisée entre les régions montagneuses des Alpes transylvaniques et la plaine du Danube (Fig. 3.3.26). L'entrée de la grotte surplombe sur une trentaine de mètres la vallée de la Bistricioara et offre une vue stratégique sur la plaine en direction du Sud-Ouest (CÂRCIUMARU et al. 2000a, 2007). La cavité est creusée dans un encaissant calcaire et recouvre une surface d'environ 85m². Le tunnel est long de 27 mètres environ pour une largeur de 7 mètres. Les premières prospections datent de 1954, suivies de nombreuses campagnes de fouilles jusqu'en 1996 (Fig. 3.3.27). On distingue quinze niveaux de A à P de la base vers le sommet de la séquence (Fig. 3.3.28). Les dépôts sont globalement d'origine détritique et dominés par l'argile. Ils renferment 801 artefacts lithiques de culture moustérienne à la base et gravettienne au sommet de la séquence, mais sont surtout abondants dans sa partie centrale, de la couche E à la couche J (CÂRCIUMARU et al. 2000a). Ajoutons que ces niveaux médians livrèrent des traces d'ocres et des godets à ocre fabriqués à partir de fragments de stalagmites (CÂRCIUMARU et al. 1995 ; OTTE et al. 1996). L'espèce humaine liée aux occupations de la grotte n'est pas précisée mais on suppose cependant qu'il s'agit d'un Néandertal tardif ou d'un Homo sapiens précoce (CÂRCIUMARU 1999, CÂRCIUMARU et al. 2002).

La macrofaune est dominée par les ursidés (85% du nombre de restes) avec l'ours des cavernes évolué *Ursus spelaeus* et l'ours brun archaïque *Ursus arctos*. Le reste des vestiges est essentiellement composé d'herbivores tels que le chevreuil *Capreolus capreolus*, le cerf élaphe *Cervus elaphus*, l'aurochs *Bos primigenius*, le bouquetin *Capra ibex*, le grand rhinocéros de Merck *Dicerorhinus mercki* (ou *Stephanorhinus kirchbergensis*) et le sanglier *Sus scrofa*. Quelques restes de loup *Canis lupus* et de renard *Vulpes vulpes* font également partie du spectre faunique (TERZEA 1987; PATOU-MATHIS 2000). L'avifaune et la malacofaune ont également fait l'objet de quelques travaux (CÂRCIUMARU 2000b).

Quelques ossements d'herbivores portent des traces de découpe et témoignent d'un comportement de subsistance de la part des Hommes (PATOU-MATHIS 2000). L'histoire et l'origine de ces accumulations osseuses suggèrent une utilisation probable de la grotte en tant

que repaire à ursidés et de halte de chasse saisonnière pour l'Homme (PATOU-MATHIS 2000).

Des données chronostratigraphiques furent apportées par la microfaune (CHALINE 1987) et les pollens (CÂRCIUMARU 1977) et par les datations radiométriques *via* la méthode C¹⁴ effectuées sur des ossements (CÂRCIUMARU 1977). Ces résultats indiquent une contemporanéité de la séquence avec le milieu du dernier cycle glaciaire et plus précisément des complexes de réchauffement Borosteni et Nandru (MIS 4/3).

En raison de l'utilisation de la méthode de datation au-delà de ses limites pratiques, il reste difficile de considérer indubitablement ces éléments chronologiques, tout au moins pour les niveaux les plus anciens (A à F). Il n'est de plus pas exclu que ces couches basales puissent être attribuées à l'Eemien (MIS 5.e) (CÂRCIUMARU 1977). Par ailleurs, l'imprécision des cadres chronostratigraphique et paléoenvironnemental pousse à une utilisation prudente du matériel de ce gisement. Nous le considérerons donc dans son ensemble plutôt que de le partitionner par niveaux archéologiques. Parmi les éléments dentaires, 97 restes ont été échantillonnés au total (Tab. 3.3.1).

Ursidés actuels, collection du Muséum national d'Histoire naturelle – Les ursidés actuels utilisés dans notre étude proviennent des collections ostéologiques de mammifères (ostéothèque) du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Afin de balayer un maximum de représentants, nous avons sélectionné les taxons sur trois niveaux taxonomiques (Tab. 3.3.1).

Au niveau générique, nous avons intégré le panda géant Ailuropoda melanoleuca, l'ours lippu Melursus ursinus, l'ours malais Helarctos malayanus, l'ours à lunettes Tremarctos ornatus et le genre Ursus. Au sein du genre Ursus (Tab. 3.3.1), nous avons distingué l'ours blanc Ursus maritimus, l'ours noir asiatique Ursus thibetanus, l'ours noir américain Ursus americanus et l'ours brun Ursus arctos. Enfin, chez l'ours brun, quelques sous-espèces étaient identifiées (Tab. 3.3.1), telles que l'ours brun de Syrie Ursus arctos syriacus, le grizzly Ursus arctos horribilis, l'ours brun est-sibérien Ursus arctos collaris et l'ours brun européen U. arctos arctos. Nous indiquerons par Ursus arctos ssp. les individus dont l'appartenance sous-spécifique n'est pas précisée.

CHAPITRE 4

CHAPITRE 4 – METHODES

Nées de la nécessité de classer, d'ordonner et de nommer le monde vivant et fossile, la description et la comparaison des organismes entre eux constituent les premières et principales préoccupations des biologistes et des paléontologues.

Un organisme peut se décrire par sa taille et par sa forme de manière indépendante (Fig. 4.1.1). Lorsque l'on désire extraire des variables de taille, l'acquisition des données s'effectuera souvent *via* une analyse morphométrique traditionnelle (ou ostéométrique) à l'aide d'outils de mesure plus ou moins sophistiqués. En revanche, si c'est la forme seule que l'on souhaite quantifier, les analystes ont aujourd'hui accès à de nombreux outils de morphométrie géométrique. Les données issues de la morphométrie traditionnelle d'une part et de la morphométrie géométrique d'autre part peuvent ensuite être traitées grâce à une batterie d'analyses et de tests statistiques permettant de synthétiser l'information, de l'organiser et de la visualiser graphiquement.

4.1 – Acquisition des données.

Morphométrie traditionnelle – Les variables traditionnellement utilisées lors d'une étude descriptive et comparative consistent généralement en des distances linéaires, des angles ou des surfaces directement mesurés sur les structures biologiques. De nombreux instruments plus ou moins perfectionnés peuvent être utilisés à ces fins, mais le pied à coulisse est l'outil le plus souvent employé pour les objets macroscopiques. Les variables de taille sont souvent associées à des longueurs, des largeurs et des hauteurs, mais peuvent être également utilisées de manière plus indirecte par le calcul de ratios permettant de rendre compte des proportions de l'organisme. Les techniques de morphométrie traditionnelle constituent le moyen le plus simple et le plus rapide pour l'étude de la disparité des organismes et ne nécessitent pas nécessairement de lourde prise en charge informatique.

Dans notre étude, les dimensions ont été mesurées en millimètres à l'aide d'un pied à coulisses digital avec une précision au dixième de millimètre. Les longueurs L et largeurs l ont été mesurées pour chaque élément dentaire. Pour les premières molaires inférieures M/1, la largeur minimale mésiale lm est traditionnellement différenciée de la largeur maximale distale ld (Fig. 4.1.2 et 4.1.3). Pour les dents à usure nulle ou très limitée, la hauteur de la couronne HC a également été mesurée. Les tableaux de données brutes sont fournis pour chacune des analyses réalisées (*cf.* TOME II).

Il est aujourd'hui possible d'intégrer de nouvelles variables de taille, telles que l'aire ou le périmètre d'un objet. Pour cela, on utilise un analyseur d'images de type Optimas v. 6.5. L'aire A est ici donnée en cm² et le périmètre P en cm.

Cependant, les dimensions ne donnent accès qu'à une partie limitée de l'information d'origine (ADAMS *et al.* 2004). En effet, deux organismes aux dimensions et proportions similaires ne montrent pas nécessairement la même forme et une partie non négligeable de la variabilité morphologique n'est souvent pas prise en considération (Fig. 4.1.1). A partir d'un jeu de données issu de la morphométrie traditionnelle, il est en réalité impossible de recréer la morphologie originelle d'une structure biologique (Fig. 4.1.1), d'où une perte inévitable de l'information. De plus, les mesures linéaires sont souvent fortement corrélées avec la taille individuelle de l'organisme (BOOKSTEIN *et al.* 1985). Bien que des méthodes d'ajustement existent, il semble difficile de s'affranchir totalement de ces effets (ADAMS *et al.* 2004). Enfin, l'homologie des distances mesurées n'est souvent pas respectée. En effet, les points de référence dans les prises de mesure ne sont pas nécessairement homologues entre eux (ADAMS *et al.* 2004).

Morphométrie géométrique – D'ARCY THOMSPON fut le premier savant à révolutionner l'étude des organismes par une approche structuraliste des morphologies. Son principal ouvrage On Growth and Form (D'ARCY THOMPSON 1917) est aujourd'hui une référence et bénéficia de nombreuses rééditions. Son auteur y propose d'appliquer des lois mathématiques simples pour expliquer les formes complexes des organismes. Certaines de ses idées sont aujourd'hui désuètes, comme ses visions finalistes des adaptations morphologiques des organismes, mais il introduit la notion de grille de coordonnées cartésiennes transformées (grille de déformation) et pose ainsi les premiers jalons de l'étude des êtres vivants à travers leur géométrie. Certaines de ses idées furent largement reprises, approfondies et critiquées en particulier par GOULD (1977, 2002), qui réutilisa les grilles de déformation de D'ARCY THOMPSON en tant qu'outils descriptifs du développement ontogénétique et apporta ainsi l'aspect phylogénétique qui leur faisait défaut (COHEN 2004). C'est de cette nécessité de quantifier mathématiquement les transformations de forme entre les organismes et grâce à l'avènement de l'informatique et des statistiques que sont nées les nombreuses techniques de morphométrie géométrique. Aujourd'hui largement démocratisées, elles se divisent traditionnellement en deux catégories : l'analyse des points homologues ou landmarks et l'analyse des contours. Il existe d'autres techniques d'analyses intermédiaires, telles que l'analyse des semi-landmarks (ADAMS et al. 2004) mais ne seront pas traitées ici.

L'analyse des points homologues est utilisée lorsqu'il est possible d'identifier des points remarquables anatomiques repérables chez tous les individus sans exception (BOOKSTEIN 1991). Ces points peuvent être de différentes natures : intersection de structures biologiques, maximum d'inflexion ou encore points centraux d'ouverture. Cette méthode s'applique le plus souvent sur des objets en deux dimensions, mais il est aujourd'hui possible de travailler en trois dimensions. L'échantillonnage de ces points suit une procédure rigoureuse qui ne sera pas détaillée ici (BOOKSTEIN 1991; SLICE 2007). Une fois collectés, les points homologues de chaque individu sont ensuite superposés et leurs coordonnées relatives sont comparées. Afin de s'affranchir des effets de taille, de position et d'orientation des structures (non attribués à la variabilité réelle de forme), un traitement des données brutes par une méthode d'ajustement est nécessaire (ADAMS et al 2004), dont la plus communément employée est la méthode de superposition généralisée des moindres carrés ou méthode Procrustes (ROHLF & SLICE 1990 ; CHAPMAN 1990). Il est ensuite possible de représenter graphiquement les résultats par des espaces morphologiques, dont les axes définissent des gradients de déformation relative (BOOKSTEIN 1996; NEIGE et al. 1997). L'analyse des points homologues est une méthode puissante pour la description des organismes mais trouve ses limites dès l'étape d'acquisition des données. Les points échantillonnés doivent être nombreux, se retrouver précisément sur l'ensemble des objets étudiés et être rigoureusement homologues d'un individu à l'autre (SMITH 1990). Selon le matériel envisagé, ces conditions sont parfois difficiles à réunir et cette méthode demeure alors impossible à appliquer. Suite à ces dernières considérations, il semble que cette technique d'analyse ne soit pas appropriée ici. En effet, il existe très peu de points remarquables sur le contour des éléments dentaires et l'homologie entre ces points n'est pas clairement établie. En raison de l'usure de la surface occlusale, l'utilisation du sommet des cuspides ne semble pas non plus être pertinente. En revanche, une analyse des contours appliquée aux éléments dentaires semble tout à fait envisageable. Notons cependant que la technique des points homologues a déjà été appliquée avec succès sur les ursidés, mais en considérant les éléments crâniens et mandibulaires (FIGUEIRIDO et al. 2009, 2010, 2011) et non les éléments dentaires.

L'analyse des contours permet de décomposer mathématiquement une structure biologique dans son intégralité. Le contour est d'abord traduit par des points dont le nombre est arbitrairement fixé. Les coordonnées de ces points, placés dans une grille de référence (x; y), constituent les variables de base. Un ajustement mathématique permet ensuite d'extraire un jeu de coefficients sur lequel se basent les analyses statistiques (CRAMPTON 1995;

ADAMS et al. 2004). L'ajustement mathématique est choisi en fonction des besoins et du type de matériel (ROHLF 1990). Les séries de Fourier font partie des plus communément employées. Dans le cas de contours fermés complexes, c'est-à-dire ceux dont les rayons issus du barycentre de la surface recoupent le contour en plusieurs points (LE MINOR & SCHMITTBUHL 1999), une transformée de Fourier elliptique (TFE) peut également être appliquée. Cet ajustement est à ce jour le plus puissant pour de telles analyses (KUHL & GIARDINA 1982; SCHMITTBUHL et al. 2003). De nombreux travaux rapportent avec succès l'application d'une analyse des contours via une TFE. En s'affranchissant des points homologues, l'analyse des contours peut s'appliquer sur de très nombreux supports en botanique (HIRAOKA & KURAMOTO 2004), en anthropologie (LE MINOR & SCHMITTBUHL 1999; SLICE 2007; GÓMEZ-ROBLES et al. 2008), en paléontologie des invertébrés (NEIGE et al. 1997; CRÔNIER 1998; CRÔNIER et al. 1998; GIRARD et al. 2004) et des vertébrés (RENAUD 1997 ; CUCCHI et al. 2002, 2009 ; FIGUEIRIDO et al. 2009). Une abondante littérature traite en particulier de l'application de cette méthode sur les éléments dentaires de rongeurs (RENAUD 1997 ; RENAUD et al. 1996 ; MARCOLINI 2006 ; ESCUDÉ 2007). En revanche, aucune étude ne porte à ce jour sur l'application de de cette méthode sur les éléments dentaires d'ursidés.

Le protocole d'acquisition des données que nous proposons est le suivant. Il est essentiel de photographier la surface occlusale de manière standardisée. Les dents sont donc positionnées de manière à placer le collet horizontalement à l'aide d'un niveau à bulles. Puis, chaque dent est orientée manuellement dans un repère orthogonal (x; y) (Fig. 4.1.2 et 4.1.3). Il existe des algorithmes pour orienter les dents automatiquement à partir des coefficients de Fourier, mais ceux-ci ne seront volontairement pas utilisés. Une photographie de la surface occlusale est prise à l'aide d'un appareil Canon EOS 1000D muni d'un objectif macro EFS 18-55mm. Lorsque cela est nécessaire, une transformation en effet miroir est effectuée *via* le logiciel Photoshop CS2 v. 9.0. Une reproduction du contour est ensuite réalisée manuellement à l'aide du logiciel CoreIDRAW X5 v. 13 puis digitalisée en deux dimensions (MACLEOD 1990) grâce à l'analyseur d'images Optimas v. 6.5. Le point de départ de la digitalisation est choisi arbitrairement (Fig. 4.1.2 et 4.1.3). La digitalisation consiste à placer automatiquement une série de 64 points équidistants le long du contour et définis par un couple de coordonnées (x; y) (Fig. 4.1.4).

Ce premier jeu de données est ensuite traité grâce au logiciel NTSYT-pc v. 1.80 (ROHLF 1993). Afin de s'affranchir de la taille, une standardisation des données par l'aire est effectuée (KUHL & GIARDINA 1982 ; Fig. 4.1.4). L'évolution des valeurs des x et des y le

long du contour décrivent séparément deux fonctions périodiques. Ces fonctions sont étendues via une transformée de Fourier elliptique (Fig. 4.1.4) en une somme infinie de fonctions trigonométriques ordonnées et de longueur d'onde décroissante : les séries de Fourier ou harmoniques (KUHL & GIARDINA 1982; FERSON et al. 1985; ROHLF & MARCUS 1993). Chaque harmonique décrit une ellipse et se définit par deux couples de coefficients de Fourier. Le premier couple de coefficients A et B correspond aux paramètres calculés pour l'évolution des x tandis que les coefficients C et D correspondent aux y (Fig. 4.1.4). Pour la $n^{i eme}$ harmonique H_n , les quatre coefficients de Fourier correspondant sont donc A_n , B_n , C_n et D_n . Les coefficients de Fourier constituent les variables de forme sur lesquelles se fonderont les analyses statistiques. En fait, ces variables sont des paramètres permettant de caractériser géométriquement les ellipses (LIN & HWANG 1987). Les détails des calculs sont disponibles dans KUHL & GIARDINA (1982). Il existe autant d'harmoniques que de couples de coordonnées. Dans notre étude, les 64 couples de coordonnées permettent donc d'extraire au total 64 harmoniques, correspondant ainsi à 256 coefficients de Fourier. La somme des 64 harmoniques décrit le contour d'origine. Il existe également une harmonique zéro H0 qui n'est déterminée que par deux coefficients de Fourier A0 (pour les valeurs des x) et C0 (pour les valeurs des y). Elle correspond au point de départ de la digitalisation du contour est n'est donc pas pertinente dans l'analyse (ROHLF & ARCHIE 1984).

La puissance d'une harmonique correspond à l'importance de sa contribution dans la construction du contour. Plus le rang de l'harmonique est élevé, plus sa puissance est faible. En d'autres termes, ce sont les premières harmoniques et leurs coefficients respectifs qui seront les plus significatives, les dernières harmoniques constituant un « bruit de fond » (CRAMPTON 1995). Il est nécessaire de limiter ce bruit de fond correspondant aux variations minimes du contour pouvant être assimilées à des irrégularités. Le nombre d'harmoniques sera donc tronqué à un seuil de pertinence choisi arbitrairement. Pour cela, on calcule une puissance moyenne cumulée de Fourier (CRAMPTON 1995). La puissance d'une harmonique se définit par $(An^2 + Bn^2 + Cn^2 + Dn^2)/2$. On calcule la moyenne de cette grandeur sur l'ensemble des individus que l'on cumule au fur et à mesure aux harmoniques précédentes afin d'extraire la puissance moyenne cumulée (Fig. 4.1.4). Le spectre de puissance de Fourier permet de représenter graphiquement l'évolution de la puissance moyenne cumulée en fonction du rang de l'harmonique (Fig. 4.1.4). Si l'on estime qu'à la $n_{i em}$ harmonique (*i. e.* sixième harmonique H6 ; Fig. 4.1.4) le seuil de précision est suffisant (*i. e.* 99,95%), cela signifie que la somme des *n* harmoniques (H1+...+H6) participe à la construction du contour à hauteur de 99,95%. Dans ce cas, toutes les harmoniques supérieures à ce rang, soit de H_{n+1} jusqu'à H_{64} (*i. e.* H7 à H64) et les coefficients de Fourier associés seront exclus des analyses (CRAMPTON 1995 ; Fig. 4.1.4).

La transformée de Fourier elliptique a pour spécificité d'extraire quatre coefficients par harmonique. Cette abondance de données peut provoquer des difficultés dans leur traitement. En effet, le nombre total des coefficients ne doit pas dépasser le nombre d'individus intégrés. Pour les populations à effectif réduit, le nombre d'harmonique sera alors limité et le seuil de précision dans la construction des contours sera amoindri. Un compromis entre ces deux paramètres doit donc être établi.

Enfin, l'analyse des contours permet de reconstruire n'importe quel contour théorique à partir d'un jeu de coefficients de Fourier (Fig. 4.1.4). Il peut se calculer à partir des coefficients issus d'un unique individu ou à partir des coefficients moyens calculés pour un groupe d'individus. On applique une transformée de Fourier inverse sur les coefficients de Fourier, préalablement extraits à l'aide du logiciel NTSYT-pc v. 1.80 (ROHLF 1993), afin d'en extraire les coordonnées (x; y). Ces coordonnées définissent alors un contour théorique qui peut être retracé *a posteriori*.

4.2 – Traitement des données et statistiques associées.

Les données brutes sont souvent synthétisées par des méthodes statistiques descriptives univariées ou multivariées permettant de comparer la distribution des variables (MARCUS 1990). Une analyse des données s'applique dès lors que les données et les variables sont abondantes. L'analyse de données regroupe un ensemble de techniques permettant d'offrir une image synthétique de l'information multidimensionnelle.

Dans le cas de la morphométrie traditionnelle (taille), les variables (distances linéaires, aire et périmètre) ont été traitées par des statistiques élémentaires. La moyenne μ et l'écarttype σ ont d'abord été calculés. Afin de pouvoir comparer la dispersion de ces variables entre elles, le coefficient de variation *CV* (sans unité) a été ajouté. Les valeurs maximales et minimales sont données à titre indicatif.

Dans le cas de l'analyse des contours (forme), les coefficients de Fourier ont été traités par une Analyse en Composantes Principales (ACP) (Fig. 4.1.4). Cette technique exploratoire permet d'extraire les directions de l'espace représentant au mieux les corrélations au sein des variables (HOTELLING 1933). Dans tout jeu de données, le nombre de dimensions du nuage de points est en effet égal au nombre de variables initiales. L'ACP permet d'en obtenir une image approchée en réduisant artificiellement le nombre de dimensions, tout en maximisant la

variance. Le nuage de points ainsi transformé peut ensuite être représenté graphiquement dans un plan défini par des axes principaux ou Composantes Principales (PC en anglais). Les premiers axes issus de l'ACP sont ceux qui expliquent le mieux la dispersion des données. Généralement, les trois premiers axes principaux PC1, PC2 et PC3 issus de l'ACP sont les seuls retenus car ils cumulent la plus grande partie de la variance totale. L'application d'une ACP entraîne également une décorrélation des nouvelles variables entre elles. En effet, les axes PC1, PC2 et PC3 étant orthogonaux entre eux, la valeur du coefficient de corrélation de Pearson *r* calculée entre deux axes principaux est nulle. Deux axes principaux (ou axes de forme) définit un espace morphologique (ou espace de forme) en deux dimensions au sein duquel se distribuent les individus (Fig. 4.1.4). A partir des nouvelles coordonnées définies sur les axes de forme, il est ensuite possible de calculer une moyenne de groupe μ , un écarttype σ ou encore des valeurs extrêmes maximale et minimale.

Les coefficients de corrélation de Pearson r (PEARSON 1895) et le niveau de significativité associé permettent d'estimer les relations entre les différentes variables de taille et de forme (*i. e.* entre la longueur et la largeur ou entre la longueur et le premier axe de forme PC1).

La dispersion des données de taille et de forme peut également s'évaluer à l'aide d'une analyse de variance à un facteur ou multifactorielle (ANOVA / MANOVA). L'ANOVA est une généralisation du test de Student : on compare les moyennes de deux populations gaussiennes préalablement catégorisées (la normalité des distributions a été vérifiée au préalable en appliquant un test de Shapiro-Wilk). Les catégories sont définies suivant divers paramètres tels que le gisement considéré, la couche archéologique, la catégorie systématique, l'âge individuel etc. Pour chaque ANOVA, le test de Fisher calculé et le degré de significativité sont fournis.

Enfin, une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) peut également être appliquée afin de classer les groupes d'individus entre eux. Les dissimilarités ont été calculées à partir des distances euclidiennes selon le critère du saut miminum. Les regroupements interclasses sont ensuite représentés graphiquement à l'aide d'un dendogramme.

4.3 – Erreurs de mesure.

Les erreurs de mesure en morphométrie traditionnelle et géométrique font l'objet d'une littérature abondante. Dans le cas de la morphométrie géométrique, elles peuvent se produire à tout moment lors de l'acquisition des données (ARNQVIST & MÅRTENSSON 1998 ; ROHLF 2003). Les étapes de la procédure consistant à positionner les dents, les orienter et à détourer manuellement les contours sont les plus sensibles aux incertitudes. Il semble donc nécessaire à la fois de vérifier le degré de significativité de ces incertitudes et de déterminer quelles sont les catégories de dents (P4/ ? M1/ ?) les plus sensibles à l'erreur.

Pour le calcul des erreurs de mesure, on échantillonne aléatoirement un jeu de données consistant en 5 individus. Ceux-ci sont ensuite répliqués 10 fois sur plusieurs jours en suivant la même procédure. Des analyses de variance sont ensuite appliquées sur l'ensemble des variables de forme

CHAPITRE 5

CHAPITRE 5 – RESULTATS

5.1 – Variabilité intra-spécifique chez l'ours des cavernes : collection du Trou du Sureau, grottes de Montaigle.

Rappelons les objectifs principaux et le déroulement de cette première partie :

Définition du protocole d'étude Les erreurs de mesure pour l'analyse des contours sont-elles négligeables ? La variabilité morphologique observée s'explique-t-elle par des paramètres individuels ? Exemple synthétique : cas de la M/1.

Pour chaque élément dentaire, les résultats des analyses statistiques ont été synthétisés au sein des figures 5.1.1 à 5.1.6. Les résultats comprennent : A. Le spectre de puissance moyenne cumulée de Fourier et le contour moyen théorique reconstruit à partir des harmoniques retenues ; B. Les caractéristiques des trois premiers axes de forme PC1, PC2 et PC3 issus des ACP ; C. Les analyses statistiques élémentaires appliquées sur les variables de taille ; D. Les coefficients de corrélation de Pearson r et le niveau de significativité associé calculés entre les variables de taille et de forme et E. Les ANOVAs appliquées sur les variables de taille et de forme (test de Fisher F et niveau de significativité associé). Pour ces derniers tests, les données ont été catégorisées en fonction de la latéralité *Lat*, du stade d'usure *WS* (STINER 1998) et de la classe d'âge *AC* (STINER 1998) des éléments dentaires, que nous regrouperons sous le terme de « paramètres individuels ».

Enfin, les données brutes pour chaque élément dentaire sont disponibles au sein des tableaux 5.1.1 à 5.1.6.

Détermination du nombre d'harmoniques à retenir – Le nombre d'harmoniques à retenir pour l'ensemble des analyses se détermine en calculant la puissance moyenne cumulée de Fourier (*cf.* CHAPITRE 4). Le seuil de pertinence se détermine arbitrairement. Pour nos jeux de données, les harmoniques correspondant à un seuil de pertinence strictement inférieur à 99,99% seront retenues. Les harmoniques suivantes et les coefficients de Fourier associés seront exclus des analyses.

Pour les premières molaires inférieures M/1 (Fig. 5.1.1 A) et les premières molaires supérieures M1/ (Fig. 5.1.2 A), la somme des six premières harmoniques (H1-H6) représente

un peu plus de 99,98% de l'information d'origine, soit respectivement 99,9802% et 99,9854%. Ces dents seront donc désormais définies par les 24 premiers coefficients de Fourier.

Pour les quatrièmes prémolaires inférieures P/4 (Fig. 5.1.3 A) et les deuxièmes molaires supérieures M2/ (Fig. 5.1.4 A), plus de 99,97 % de l'information est restituée en cumulant les cinq premières harmoniques (H1-H5), soit respectivement 99,9777% et 99,9746%. Ces éléments dentaires seront donc désormais définis par les 20 premiers coefficients de Fourier.

Enfin, pour les quatrièmes prémolaires supérieures P4/ (Fig. 5.1.5 A) et les troisièmes molaires inférieures M/3 (Fig. 5.1.6 A), le cumul des cinq premières harmoniques (*H1-H5*) permet de restituer plus de 99,98% de l'information d'origine (respectivement 99,9808% et 99,9837%). Ces éléments dentaires se définiront donc également par les 20 premiers coefficients de Fourier.

Estimation des erreurs de mesure pour l'analyse des contours – Les erreurs de mesure ont été calculées en sélectionnant au hasard cinq individus par élément dentaire (cinq M/1, cinq M1/ etc.) et sur lesquels la même procédure d'acquisition des données a été appliquée 10 fois sur plusieurs jours. Puis, les jeux de données ont été catégorisés de la manière suivante :

- en séries répliquées : Groupe 1 : 1^{ère} réplique des individus 1, 2, 3, 4 et 5 ; Groupe 2 : 2^{ème} réplique des individus 1, 2, 3, 4 et 5 etc.
- en séries d'individus : Groupe 1 : tous les individus 1 répliqués 10 fois ; Groupe 2 : tous les individus 2 etc.

On obtient alors deux jeux de données de 50 individus pour chaque élément dentaire, soit 12 jeux de données sur lesquels des ACP ont été appliquées. Des ANOVAs ont ensuite été réalisées sur les trois premiers axes de forme PC1, PC2 et PC3 (Fig. 5.1.7).

Pour l'ensemble des éléments dentaires, les ANOVAs indiquent une différence non significative entre les séries répliquées (p>0,05 NS; Fig. 5.1.7). Les différences de distribution entre les séries répliquées sont donc limitées. De plus, les ANOVAs indiquent une différence très significative entre les séries d'individus ($p<0,001^{***}$; Fig. 5.1.7).

Caractérisation des variables de taille – Les analyses statistiques élémentaires (Figs. 5.1.1 à 5.1.6 C) indiquent que les éléments dentaires sont de dimensions importantes. De plus, leur variabilité morphométrique diffère selon la variable considérée.

Pour la M/1 (Fig. 5.1.1 C), les variabilités calculées pour la largeur mésiale et pour la largeur distale sont similaires ($CV \sim 6,5\%$) et supérieures à la variabilité de la longueur (CV < 5%). De même, la largeur est plus variable que la longueur pour la M1/ (Fig. 5.1.2 C), la P/4 (Fig. 5.1.3 C) et la P4/ (Fig. 5.1.5 C). A l'inverse, la longueur est plus variable que la largeur pour la M2/ (Fig. 5.1.4 C) et la M/3 (Fig. 5.1.6 C).

La variabilité de la hauteur de la couronne est globalement assez élevée (CV~7 %), sauf pour les P/4 (Fig. 5.1.3 C) pour lesquelles le coefficient de variation est plus modéré (CV<4 %).

Enfin, l'aire est beaucoup plus variable que les autres dimensions pour l'ensemble des éléments dentaires, puisqu'elle varie entre 10 et 15% environ. En revanche, la variabilité du périmètre se rapproche des valeurs calculées pour les dimensions issues de la morphométrie traditionnelle.

Caractérisation des variables de forme – Pour la M/1 (Fig. 5.1.1 B) et la M/3 (Fig. 5.1.6 B), la somme des trois premiers axes de forme PC1, PC2 et PC3 totalisent un peu moins de 60% de la variance cumulée. Pour la M1/ (Fig. 5.1.2 B), la P/4 (Fig. 5.1.3 B), la M2/ (Fig. 5.1.4 B) et la P4/ (Fig. 5.1.5 B), la variance cumulée évolue entre 60 et 70% environ.

Evolution des variables de taille et de forme entre elles – Les résultats indiquent de très fortes corrélations entre les variables de taille ($p < 0,001^{***}$; Fig. 5.1.1 à 5.1.6 D). Les plus importants coefficients de corrélation sont observés entre l'aire et le périmètre ($r > 0,979^{***}$).

Touts les éléments dentaires montrent une corrélation significative entre une variable de taille et au moins un axe de forme. De plus, les corrélations les plus élevées s'observent avec la variable de taille montrant le maximum de variabilité (CV le plus élevé). Notons que les corrélations entre les variables de forme et de taille sont particulièrement importantes pour les M/1 (Fig. 5.5.1 D).

Effets des paramètres individuels sur le contour des dents – La latéralité a été testée en catégorisant les jeux de données selon la nature « droite » ou « gauche » des dents. A l'exception de la M/1 (Fig. 5.1.1 E) et de la P4/ (Fig. 5.1.5 E), les ANOVAs n'indiquent par de différence de forme significative entre les dents droites et les dents gauches (p>0,05 NS). La latéralité semble fortement influencer la distribution des M/1 sur l'axe PC3 ($p<0,001^{***}$; Fig. 5.1.1 E) et des P4/ sur l'axe PC1 ($p<0,05^{*}$; Fig. 5.1.5 E).

Afin de tester l'effet de l'usure dentaire sur la forme des dents, les données ont été catégorisées en fonction de deux paramètres définis par STINER (1998). Les stades d'usure ont été déterminés et classés en neuf catégories par ordre croissant d'importance et notées de *I* à *IX* (Fig. 5.1.8). Néanmoins, l'auteur n'en a pas défini pour les P/4. Pour cet élément dentaire, nous nous sommes donc inspirés des stades d'usure définis pour les P4/. STINER a également regroupé ces stades d'usure en classes d'âge individuel, avec le groupe des juvéniles *J*, le groupe des jeunes adultes et adultes *PA* (Prime Adult en anglais) et le groupe des vieux adultes OA (Old Adult). Les ANOVAs indiquent que seule la distribution des M1/ semble influencée par les stades d'usure dentaire sur l'axe PC3 ($p < 0.05^*$; Fig. 5.1.2 E). Pour les autres éléments dentaires en revanche, la distribution des individus ne semble s'expliquer ni par les stades s'usure, ni par les classes d'âge.

Exemple synthétique : cas de la M/1 – Le cas de la première molaire inférieure d'*Ursus spelaeus* du Niveau 4 du Trou du Sureau a été approfondi. En effet, cet élément dentaire semble fortement influencé par la latéralité. De plus, nous en avons également profité pour tester les relations entre la variabilité observée et les morphotypes évolutifs définis par RABEDER (1998). Ces derniers permettent de classer les surfaces occlusales en fonction de la complexité de leur relief (dédoublement des cuspides principales, multiplication des cuspides secondaires etc.). Enfin, nous avons testé si les deux groupes morphologiques visuellement observés par EHRENBERG (1935b) pouvaient être mis en évidence par l'analyse des contours.

Nous présentons ici l'article dans sa version définitive, corrigée et acceptée dans la revue *Geodiversitas*. Les auteurs GOUBEL H. (Université Lille 1), AUGUSTE P. (CRNS, Lille), CRÔNIER C. (Université Lille 1) et GERMONPRÉ M. (Institut Royal Belge des Sciences Naturelles, Bruxelles) remercient par ailleurs les relecteurs PEIGNÉ S. (CNRS, Paris) et NEIGE P. (Université de Bourgogne, Dijon) pour leurs commentaires constructifs.

Variabilité morphologique intra-spécifique chez l'ours des cavernes *Ursus spelaeus* (Mammalia, Carnivora, Ursidae) du Trou du Sureau (Grottes de Montaigle) par une analyse des contours.

Intra-specific morphological variability in the cave bear *Ursus spelaeus* (Mammalia, Carnivora, Ursidae) from the Trou du Sureau (Montaigle caves, Belgium) using an outline analysis.

GOUBEL H.¹, AUGUSTE A.¹, CRÔNIER C.¹ & GERMONPRÉ M.²

- ¹ FRE 3298 CNRS, Géosystèmes, Université Lille 1, Sciences de la Terre, Bâtiment SN5, 59655 Villeneuve d'Ascq cedex (France)
- ² Department of Paleontology, Royal Belgian Institute of Natural Sciences, Vautier street 29, B-1000 Brussels (Belgium)

ABSTRACT

The first lower molars of the cave bear *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794 exhibit a high variability in size and shape. An outline analysis *via* the elliptic Fourier transform has been performed on a population from the oldest archaeological deposit (Level 4, Upper Pleistocene) of the Trou du Sureau (Montaigle caves, Belgium) in order to quantify the intraspecific morphological plasticity. The size and shape descriptors were extracted and results were compared to traditional measurements of length, mesial width, distal width and height. We determinated a few individual parameters, such as the individual age, the laterality and a few Rabeder's morphotypes and we tested their effect on the morphological variability.

Results indicate no significant relationship between the shape variability and the individual parameters, except for the metastylid conformation and the laterality. The metastylid would induce a decoupling in the evolution of the size and the shape, maybe related to differences in the evolutionary patterns. The effect of the laterality could not be clearly established because it seems closely linked to the distribution of the metastylids in our sample. A marked polymorphism could be interpreted as a sexual dimorphism or could more probably correspond to two distinct cave bear sub-populations. Finally, our analysis demonstrates the feasibility of the outline analysis on ursid dental elements and provides a preliminary step before applying this method at an inter-specific level.

Keywords: cave bear, first lower molar, occlusal surface, intra-specific variability, outline analysis, geometric morphometrics.

RESUME

Les premières molaires inférieures de l'ours des cavernes *Ursus spelaeus* Rosenmüller, 1794 montrent une importante variabilité de taille et de forme. Une analyse des contours *via* la transformée de Fourier elliptique a été appliquée sur une population provenant du dépôt archéologique le plus ancien (Niveau 4, Pléistocène supérieur) du Trou du Sureau (Grottes de Montaigle, Belgique) afin de quantifier la plasticité morphologique intraspécifique. Les descripteurs de taille et de forme ont été extraits et les résultats ont été comparés avec les mesures traditionnelles de longueur, largeurs mésiale et distale et hauteur. Nous avons déterminé quelques paramètres individuels, tels que la latéralité, l'âge individuel et les morphotypes définis par Rabeder et testé leur effet sur la disparité morphologique.

Les résultats n'indiquent pas de relation significative entre la variabilité morphologique et les paramètres individuels, excepté pour la conformation du métastylide et la latéralité. Le métastylide induirait un découplage dans l'évolution de la taille et de la forme, peut-être lié à des différences dans les patrons évolutifs. L'effet de la latéralité ne peut pas être clairement établi car il semble étroitement lié à la distribution des métastylides dans notre échantillon. Un polymorphisme marqué pourrait être interprété comme du dimorphisme sexuel ou correspondrait plus probablement à deux sous-populations distinctes d'ours des cavernes. Enfin, notre analyse démontre la faisabilité de l'analyse des contours sur les éléments dentaires d'Ursidae et constitue une première étape préliminaire nécessaire avant d'appliquer cette méthode au niveau inter-spécifique.

Mots-clés : ours des cavernes, première molaire inférieure, surface occlusale, variabilité intraspécifique, analyse des contours, morphométrie géométrique.

INTRODUCTION

The cave bear (Mammalia, Carnivora, Ursidae Fischer, 1817) is often found in abundance in the Middle to Upper Pleistocene fossil records, notably in the cave deposits. Along the cave bear lineage, the Upper Pleistocene cave bear Ursus spelaeus Rosenmüller, 1794 succeeded to the Middle Pleistocene Ursus deningeri Von Reichenau, 1904. Some subspecific intermediate forms between the typical U. deningeri and U. spelaeus were also described, notably U. spelaeus deningeroides Mottl, 1964 (Argant 1991; Auguste 1995). Numerous non-metrical and metrical features illustrate the gradual evolution from the archaic to evolved cave bear along the lineage (Kurtén 1976). The anatomical features of cave bear's skull, dental elements and limb bones have been frequently interpreted as an increasingly herbivorous feeding behavior (Kurtén 1976), which was widely supported by isotopic analyzes (Bocherens et al. 1997). The main dental modifications that can be observed induce an increase of the occlusal efficiency, implying a growth of the crown dimensions, a duplication of the main cusps and a multiplication of secondary cusps, crests, ridges and pillars of enamel (Kurtén 1976; Prat & Thibault 1976). Some of these morphological features were defined as morphotypes and classified *a priori* in accordance to their evolutionary relevance (Rabeder 1983, 1999; Paunović 1988; Argant 1995; Grandal d'Anglade & López-González 2004). Nevertheless, recent studies based on dental microwear (Peigné et al. 2009), isotopic analyzes (Richards et al. 2008) and geometric morphometrics (landmarks) applied on cave bear's skull and mandible (Figueirido et al. 2009) have demonstrated that this statement should be nuanced. Indeed, these data suggest a more omnivorous or even carnivorous feeding behavior for cave bears.

The cave bear cheek teeth also illustrate interesting examples of polymorphism even at the scale of a single population. A part of this intra-specific size and shape variability remains difficult to explain with traditional measurements which are usually sufficient for a specific determination. Moreover, because linear distance, these indicators are usually correlated with the body size (Bookstein *et al.* 1985). In our study, we quantified the morphology of the crown of first lower molars in occlusal view. For this, we used an outline analysis *via* the elliptic Fourier transform in order to assess the intra-specific variability of the first lower molars. We tested a cave bear population found in the oldest archaeological deposit Level 4 of the Trou du Sureau (Montaigle caves, southern Belgium). Then, we performed comparisons with traditional measurements of length, distal width, mesial width and height. Finally, we determined the laterality and the complexity of the occlusal surface using the morphotypes

defined by Rabeder (1999) and we evaluated the individual age on the basis of the age classes defined by Stiner (1998) before testing the effect of such individual parameters on the size and shape variability.

MATERIAL AND METHODS

Located in southern Belgium in the valley of the Molignée (Fig. 1), the Trou du Sureau (Montaigle caves) was first prospected in the nineteenth century (Dupont 1868). The material studied here was excavated by Dupont in 1867 (Dupont 1868) and is stored in the Royal Belgian Institute of Natural Sciences. Dupont recognized twelve sedimentary layers. Six of them yielded archaeological objects and faunal remains. The finds from the sedimentary layers 12, 11 and 10 were each attributed to one archaeological level. However, Dupont grouped the finds from sedimentary layers 8, 7 and 6 in one archaeological level, the so-called "Niveau 4". The cave bear teeth analyzed in our study are all from this Level 4, and were thus found in three different sedimentary units (Dupont 1873; Otte 1979).



Figure 1 Location of the Montaigle caves, southern Belgium.

The problematic attribution of the chronological and palaeoenvironmental context was summarized by Otte (1979). The definition of the chronological context of the Level 4 was based on the lithic record: a dominant "Mousterien Charentien de type Quina" industry (Middle Palaeolithic) associated with a few Aurignacian lithics (Upper Palaeolithic) would mainly indicate an Upper Pleistocene deposit (Ulrix-Closset 1968). The palaeoenvironmental context of the Level 4 was defined on the basis of the faunal assemblage. The development of

a *Mammuthus-Coelodonta* faunal complex as described by Kahlke (1999) with the characteristic *Alopex lagopus* (Linnaeus, 1758) (polar fox), *Rangifer tarandus* (Linnaeus, 1758) (reindeer), *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) (woolly mammoth), *Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1807) (woolly rhinoceros) and *Bison priscus* Bojanus, 1827 (steppe bison) would indicate a cold, dry and open palaeoenvironment. However, the presence of *Capreolus capreolus* (Linnaeus, 1758) (roe deer), *Cervus elaphus* Linnaeus, 1758 (red deer) and *Sus scrofa* Linnaeus, 1758 (wild boar) would notice a more temperate and woody landscape (Dupont 1873; Otte 1979).

The fossil bear from the Level 4 is mainly assigned to a typical cave bear *U. spelaeus* and is represented by more than 1,700 remains, in majority limb bones and teeth (Ehrenberg 1935). A few remains of brown bear *U. arctos* Linnaeus, 1758 were also found in the fossil record. In our study, we focused on the first lower molar because of its diagnostic character (Mazza & Rustioni 1994) and its evolutionary and ecological interests (Legendre 1988). We selected the best-preserved first lower molars for a total of 37 teeth which details are listed in Table 1.

The traditional measurements (Table 1) detailed in Von den Driesch (1976) were performed on the dental crown: length L, distal width DW corresponding to the talonid breadth and mesial width MW corresponding to the trigonid breadth (Fig. 2). We also measured the protoconid height PrdH (Prat & Thibault 1976; Argant 1991) on 27 teeth with wearing pattern corresponding to stages I and II of Stiner (1998). All traditional measurements are reported in mm. Maximum and minimum values, averages, standard deviations and coefficients of variation were summarized in Table 2. Ehrenberg's maxima and minima (Ehrenberg 1935) were also reported for comparison.

Geometric morphometrics are powerful tools to quantify and describe the morphology of any object (Rohlf 1990; Rohlf & Marcus 1993; Adams *et al.* 2004). When the material is poor-landmark, an outline analysis using an elliptic Fourier transform can be performed. It has been applied successfully on many invertebrates (Foote 1989; Crônier *et al.* 1998, 2005) and vertebrates, notably on rodent and pig molars (Renaud 1999; Cucchi *et al.* 2009) but has not yet been performed on ursid cheek teeth. After positioning the tooth in a reference grid, we took a picture of the occlusal surface using a numeric camera with focus at the crown maxima. The *x*- and *y*- coordinates of 64 points equally spaced along the outline have been automatically extracted using the optical image analyzer Optimas v.6.5 (Fig. 2). Before standardizing the size, we calculated the area (A) in cm² and the perimeter (P) in cm and



Figure 2 Traditional morphometrics performed on the dental crown: length L; distal width DW; mesial width MW. Location of the first five points equally spaced along the outline and positioned over a reference grid. Trigonid Trgd; talonid Tald; paraconid Pad; protoconid Prd; metastylid Msld; metaconid Med; mesoconid Msd; entoconid Ed; entoconid pillars EdP; Hypoconid Hyd and Enthypoconid EHyd.

applied elementary statistics (Table 2). Then, the sets of coordinates were expanded in 64 Fourier series (or harmonics) *via* an elliptic Fourier transform (Kuhl & Giardina 1982; Ferson *et al.* 1985) using the software NTSYS-pc v.1.8 (Rohlf 1973). Each harmonic describes an ellipse and is defined by a set of four Fourier coefficients. Since most of the morphology can be described by the first few harmonics, we calculated the average cumulative Fourier power and selected the first six harmonics corresponding to the first 24 Fourier coefficients (Fig. 3).



Figure 3 Average cumulative Fourier power spectrum calculated from the Fourier coefficients. Cumulative power is above 99.98% for the first six harmonics corresponding to the first 24 Fourier coefficients. A reconstructed mean outline calculated from the sets of Fourier coefficients is included.

A principal component analysis (PCA) was performed on the sets of Fourier coefficients and the first three axes PC1, PC2 and PC3 were extracted. The shape descriptors PC1, PC2 and PC3 provide respectively 24.20%, 20.02% and 13.82% of the total variance. Pearson's coefficients of correlation r and the associated significance level p were calculated between size and shape (Table 3). We performed univariate analyses of variance (ANOVA) on the linear distance measurements and calculated the Fischer's test F and the associated significance level p (Table 4). Mean outlines were reconstructed to visualize the shape variability using an inverse elliptic Fourier transform performed on the sets of Fourier coefficients. We checked the normality of the size and shape distributions using a Shapiro-Wilk's test.

Finally, the individual age was estimated using the wear stage of the occlusal surface after determining the laterality (Lat). The juvenile (J) and prime adult (PA) age classes (AC) correspond respectively to the wear stages I to III and IV to VII (Stiner 1998). We also determinated the conformation of some features on the occlusal surface using the morphotypes defined by Rabeder (1999), which details were not reported here. The entoconid Ed (from B2 to B4) and the metastylid Msld (from I to IV corresponding to the number of cusplets) are located on the lingual side of respectively the talonid and the trigonid. On the central part of the talonid, the enthypoconid EHyd (from A to D) is situated near the hypoconid and the entoconid enamel pillars EdP (from A to E) near the entoconid. In

addition, we tested the absence or the presence of the mesoconid defined as a secondary cusp of the protoconid (Prd from 1 to 2) located on the vestibular side of the trigonid (Fig. 2).

In order to assess measurement error, five specimens have been selected randomly and replicated in ten series following the same data acquisition procedure. Then, ANOVAs have been performed on both individual and replication series. Results indicate a significant difference between the five individual series ($p < 0.001^{***}$) whereas these results indicate no significant difference between the ten replication series (p > 0.05 NS). Thus, measurement error that could occur during the data acquisition can be considered as negligible.

RESULTS

The mean values of traditional measurements (see Table 1 and Table 2) obtained in our analysis exhibit long, wide and high crowns. Our maxima and minima are similar to Ehrenberg's (1935). In our sample, the dispersions of the mesial width, distal width and protoconid height are similar. The minimal dispersion is observed for the length. The mean area and perimeter equal respectively 3.73 cm^2 and 8.42 cm (Table 2).

	L	DW	MW	PrdH	PrdHi	Α	Р			
Мах	34.8	16.7	13.2	14.9	46.2	4.79	9.57			
Min	28.0	13.0	10.4	11.1	36.0	2.77	7.28			
Mean	31.1	14.8	11.7	13.0	41.6	3.73	8.42			
Std. dev.	1.46	0.94	0.80	0.99	2.33	0.43	0.45			
Coeff. var.	4.69	6.36	6.82	7.85	5.61	11.56	5.36			
Max	35.0	16.9]	1						
Min	28.0	12.9	(Ehrenberg 1935)							

Table 2 Maximum, minimum and mean values; standard deviation and coefficient of variation calculated for length L; mesial and distal width respectively MW and DW; protoconid height PrdH (all in mm); protoconid height index (PrdHi); area A (in cm^2) and perimeter P (in cm). Ehrenberg's results reported below for comparison.

Size descriptors and traditional measurements are highly correlated. The strongest positive correlations were calculated between area, perimeter and length (Table 3). The scatter diagram of length plotted with the distal width, mesial width, protoconid height, perimeter and area exhibits isometric distributions (Fig. 4). The second shape axis PC2 is correlated to the size, notably the distal and mesial widths. The first and third shape axes PC1 and PC3 show no correlation with size (Table 3).

	L	DW	MW	PrdH	I PC1	PC2	PC3	Α	Р
L		.759	.651	.680	008	.370	.250	.908	.932
DW	p***		.894	.676	032	.747	.044	.871	.797
MW	p***	p***		.667	156	.713	057	.806	.707
PrdH	p***	p***	p***		198	.376	.051	.726	.704
PC1	NS	NS	NS	NS		0	0 -	.050	071
PC2	p*	p***	p***	NS	NS		0	.601	.469
PC3	NS	NS	NS	NS	NS	NS		.160	.250
Α	p***	p***	p***	p***	NS	p***	NS		.979
P	p***	p***	p***	p***	NS	p**	NS	p***	

Table 3 Pearson's coefficients of correlation r (top right) and associated significance level p (bottom left) between length L; mesial and distal width respectively MW and DW; protoconid height PrdH (all in mm); area A (in cm^2) and perimeter P (in cm).



Figure 4 Scatter diagram of length L plotted with distal width DW, mesial width MW, protoconid height PrdH (all in mm), area A (in cm^2) and perimeter P (in cm).

Based on the sets of 24 Fourier coefficients, a mean outline of the 37 first lower molars was reconstructed (Fig. 3). The global shape of this mean first lower molar is massive, broad and almost rectangular. The trigonid seems well developed and longer than the talonid. The trigonid and the talonid are delimited by a slight concavity on the lingual side and a pronounced angle on the vestibular side. The paraconid is broad and not clearly delimited from the metaconid and the protoconid. The entoconid and the protoconid can be clearly located. The hypoconid is well developed and exceeds the protoconid in breadth.

The individual parameters (see Table 1) were determined and compared to the intraspecific variability using ANOVAs (Table 4). We discriminated 28 right teeth, 9 left teeth, 34 juvenile and 3 prime adults. On the basis of Rabeder's encoding, we recognized four metastylid conformations (6 Msld I, 19 Msld II, 11 Msld III and 1 Msld IV), three entoconid conformations (12 B2, 18 B3 and 7 B4), three enthypoconid conformations (1 A/B, 6 C and 29 D) and five entoconid pillars conformations (1 A, 2 B, 6 C, 13 D and 14 E). In addition, we noticed 34 mesoconid occurrences.

	Lat		t AC		Ec	Ed		MsId		Prd		EHyd		EdP	
	F	р	F	р	F	р	F	р	F	р	F	р	F	р	
L	2.344	NS	.168	NS	.627	NS	3.087	p *	.080	NS	.475	NS	.371	NS	
DW	1.321	NS	.003	NS	.018	NS	.855	NS	.142	NS	.172	NS	1.317	NS	
MW	3.480	NS	.001	NS	.024	NS	.583	NS	.577	NS	.086	NS	.827	NS	
PrdH	3.739	NS	-	-	.460	NS	1.033	NS	.526	NS	.390	NS	.408	NS	
PC1	1.009	NS	.054	NS	.549	NS	.343	NS	3.371	NS	1.159	NS	.410	NS	
PC2	1.318	NS	.988	NS	.212	NS	.083	NS	1.258	NS	.899	NS	1.896	NS	
PC3	21.66	p***	.578	NS	1.093	NS	4.293	p *	.028	NS	.221	NS	.547	NS	
A	3.127	NS	.351	NS	.601	NS	3.300	p*	.109	NS	.047	NS	.418	NS	
P	3.149	NS	.471	NS	.602	NS	3.957	p *	.035	NS	.137	NS	.371	NS	

Table 4 Fisher's test F and associated significance level p extracted from ANOVAs based on length L; mesial and distal width respectively MW and DW; protoconid height PrdH (all in mm); area A (in cm²); perimeter P (in cm) and the axes PC1, PC2 and PC3. Groups defined with laterality Lat; age class AC; entoconid Ed; metastylid Msld; protoconid Prd; enthypoconid EHyd and entoconid pillars EdP.

The ANOVAs reveal no significant effect of such parameters on the variability, except for the laterality and the conformation of the metastylid (Table 4). The laterality is well differentiated on the third shape axis PC3. The conformation of the metastylid is slightly size and shape differentiated on the length, area and perimeter and on the third axis PC3. Additionally, we plotted the perimeter *versus* PC3 to visualize the size and shape trajectories for each metastylid conformation (Fig. 5A). Then, the mean perimeter and PC3 were calculated for each Rabeder's morphotype for comparison (Fig. 5B). The evolution of the perimeter shows a progressive size increase from Msld I to Msld III followed by a main size increase between Msld III and Msld IV, also underlined by the ANOVA. Conversely, the evolution of the shape shows a main change occurring between Msld I and Msld II followed by a rather constant shape change. The mean outlines reconstructed for each metastylid conformation indicate a smoothing of the lingual side of the trigonid (metastylid and metaconid) and a broadening of the vestibular side of the paraconid from Msld I to Msld IV.



Figure 5 (5A) Scatterplot of size defined by the perimeter (in cm) *versus* shape defined by PC3 (13.82% of the total variance). (5B) Evolution of the mean perimeter and PC3 (black symbols) and associated standard deviations (white symbols) (5B). The mean outlines were reconstructed for each metastylid conformation Msld I, II, III and IV.

Finally, we plotted the distal width *versus* PC2 (Fig. 6A) to visualize the correlation between the size and the shape (see Table 3). We included reconstructed mean outlines (Fig. 6A) and performed a tree clustering analysis (in Euclidian distance) using the Ward's aggregation (Fig. 6B). The cluster analysis exhibits two morphogroups (Morphogroup I and II) clearly differentiated in both size and shape. We calculated the mean length, mesial width, distal width and height (Table 5) which reveal strong gap values between these two morphogroups.

Crowns are short, narrow and low for Morphogroup I whereas they are long, wide and high for Morphogroup II. The differences in crown proportions between Morphogroup I and II were calculated after the index of the mesial width, distal width and protoconid height (respectively MWi, DWi and PrdHi) corresponding to MW*100/L, DW*100/L and PrdH*100/L. The mean distal and mesial widths index show strong differences (Table 5). The
02	Morph. I	Morph. II	Gap
L	30.6	32.6	2.0
MW	11.4	12.7	1.3
DW	14.4	16.1	1.7
PrdH	12.7	13.9	1.2
A	3.6	4.3	0.7
Р	8.3	8.9	0.6
MWi	37.2	38.9	1.7
DWi	47.0	49.5	2.4
PrdHi	41.4	42.2	0.8

Table 5 Mean and gap values of length L; distal width DW; mesial width MW; protoconid height PrdH; area A; perimeter P and the normalized index of mesial and distal width (MWi and DWi) and protoconid height (PrdHi) calculated for Morphogroup I and II.

reconstructed mean outlines (Fig. 6A) indicate main shape differences affecting the vestibular side of the crown, notably on the protoconid and hypoconid and on the limit trigonid/talonid (see arrows). Therefore, Morphogroup I and II appear clearly different in size (absolute dimensions) and shape (proportions and outline of vestibular side). Nevertheless, no correlation can be observed between this marked polymorphism and the individual parameters (individual age, laterality and Rabeder's morphotypes).



Figure 6 Scatterplot of size, defined by the distal width (in mm), *versus* shape, defined by PC2 (21.02% of the total variance) and reconstructed mean outlines of Morphogroups I and II (6A). Tree clustering analysis in Euclidian distance using Ward's aggregation (6B).

DISCUSSION

The length, width and height measured on the fossil bear of Level 4 correspond to a typical cave bear *U. spelaeus*. The mean outline (Fig. 3) also exhibits a typical *U. spelaeus* with well-developed trigonid and talonid. Because it is said that the occlusal surface of cave bear's teeth increases in complexity with time (Kurtén 1976), this assignation to *U. spelaeus* is confirmed by the presence of numerous secondary cusplets leading to complicated metastylid conformations (see Table 1). The main part of the size variability is explained by the development of the trigonid and talonid in breadth, as indicated by the dispersion of the mesial and distal widths. The area and the perimeter seem informative and could be considered as relevant size indicators. However, the maximal dispersion observed for the area would be related to its squared function. Thus, further analyses will be limited in extracting and comparing the perimeter only.

We have demonstrated significant relationships between the morphological variability and a few individual parameters. On the third shape axis PC3, a part of the variability would be explained by the conformation of the metastylid. This corresponds to the multiplication of several secondary cusplets on the lingual side of the trigonid. In addition, the evolutionary patterns show uncoupled trajectories of size and shape. Indeed, our results show a progressive size increase according to the complexity of the metastylid with a main size increase occurring for metastylid with four cusplets (recognized here on a single tooth). Conversely, the shape trajectory shows a main shape change occurring between the metastylids with one and two cusplets, followed by a rather constant shape change.

Detailed studies on the use of such morphotypes concluded on their disputable evolutionary value, *i.e.* some Rabeder's morphotypes may be correlated with time and thus be used as bio-chronological indicators (Rabeder 1999). It seems difficult to assign a strict evolutionary value to a single morphotype. As we can see in our sample (see Table 1), simple and complicated conformations can coexist on the same tooth due to the mosaic acquisition of features in ursid cheek teeth. Thus, the use of an index corresponding to the relative proportions of morphotypes is generally preferred. Such decoupling between the size and shape evolution has already been observed in other taxa such as small mammals (Renaud *et al.* 1996; Vianey-Liaud & Michaux 2003). If we admit that the number of metastylid's cupslets increase with time, our results based on a quantitative and 'objective'/'neutral' method suggest a shift in the resource allocations between size increase and shape change along evolution, *i.e.* in the energy being first allocated mainly to morphological changes, and

then followed by size increase. These results are in contradiction with the Rabeders' encodings where its different morphotypes are defined 'subjectively'/'artificially' according to the complexity of the conformation based on discrete features.

Additionally, our results indicate an effect of the laterality on the variability. However, the axis PC3 also indicates a shape differentiation related to the metastylid conformation Msld I. We can notice that most of the teeth showing this conformation were determined as left molars (see Table 1). Thus, we could assume an amplification of the effect of the laterality due to a bias in sampling, although a random selection was postulated. In fact, a few size and shape differences between teeth of opposite sides can occur (Garn *et al.* 1966; Corruccini & Potter 1981). However, this fluctuating dental asymmetry is supposed to be random in mammals (Black 1980). Additional statistics should be conducted at an inter-specific level to check the extent of this effect on the morphological variability and to determine if this effect can be considered as 'noise' (Hillson 1986).

We also demonstrated no effect of the individual age using the age classes proposed by Stiner (1998). We performed an ANOVA on the size and shape using the corresponding wear stages (Stiner 1998) which were not reported here. Similarly, results indicate no effect of wear on both size and shape. Such results were in fact expected because no old individuals were selected in our sample. Indeed, the dental attrition mainly occurs on the occlusal surface due to the abrasive food and the opposing teeth corresponding to the upper fourth premolar and the upper first molar. Wear facets also often appear on the mesial and distal edges due to the contact with the neighboring teeth corresponding to the fourth lower premolar and the second lower molar, but occur in old bears only. Finally, the complexity of the entoconid, the protoconid, the enthypoconid and the entoconid pillars does not imply size and shape modifications.

Ehrenberg noticed in his study the occurrence of two morphologies of first lower molars (Ehrenberg 1935). He discriminated teeth with narrow and broad talonid on the basis of his distal width measurements. Ehrenberg interpreted this 'distal' polymorphism as a sexual dimorphism. He estimated a sex ratio male/female in favor of males using the upper canines and the third upper incisors (respectively 10/4 and 59/35). In our study, if our two morphogroups correspond to females (Morphogroup I) and males (Morphogroup II), the sex-ratio is in favor of females (9/28) which is in contradiction with the observations of Ehrenberg. However, the age differences between the canines, including all age groups, and the selection of first molars, excluding the old, worn teeth, could partly explain this difference in sex ratio.

Nevertheless, the effect of sexual dimorphism in cave bear cheek teeth is still discussed. Many studies (Kurtén 1955; Torres 1984; Grandal d'Anglade 1993, 2001) concluded that no bimodal distribution related to sexual dimorphism can be observed in cheek teeth, conversely to canines or incisors. Because of the high overlapping between male and female metric values, the sex determination is rarely carried out on isolated cheek teeth. This determination can only be done on teeth incorporated in the jaw that can be sexed on base of the canine size. However, Baryshnikov *et al.* (2003) demonstrated that in cave bears from Goyet, a cave some 30 km north of Montaigle, the length of the lower carnassials shows a clear dimorphism. This dimorphism is as strong as the dimorphism of this tooth in the recent *Ursus arctos pruinosus* Blyth, 1854, a subspecies of the brown bear that lives in Tibet and feed on rough plant material (Zhiryakov & Grachev, 1993). In our study, only isolated first molars were analyzed, so at the moment it is neither possible to link the differences in size and shape between the morphogroups to sexual dimorphism nor to exclude it.

Furthermore, recent molecular data revealed clearly distinct haplogroups within the clade of cave bears (Hofreiter et al. 2004, 2007; Rabeder et al. 2008; Knapp et al. 2009). Since the taxonomic status of these forms is still discussed (sub-species or species), genetic analyses also suggest a sudden biodiversification of cave bears during the Upper Pleistocene, or even much earlier (Bon et al. 2008; Krause et al. 2008). In our study, the polymorphism observed within the Level 4 could be explained by the occurrence of two cave bear 'lineages' genetically differentiated. However, a single cave bear 'lineage' could be also admitted, the strong discrepancies representing an evolutionary divergence between two chronological cave bear forms. Indeed, our sample probably suffered from few taphonomic biases. Numerous sedimentary and post-depositional processes specific to cave deposits can lead to irregular and discontinuous fossil records. Bears also probably mixed and buried the sediments during their ecoethological activities in the cave, such as the digging of a den. In addition, the mixture of the three sedimentary layers within the Level 4 leads to uncertainties in the definition of the chronological and palaeoenvironmental contexts. The co-occurrence of two lithic industries (Mousterian and Aurignacian) and two faunal assemblages showing different ecological affinities (temperate versus Mammuthus-Coelodonta faunal complex) indicate that the Level 4 recorded at least two human occupations, two contrasted climatic contexts and at least a significant time range. We can suggest that the bears occupied the cave several times, maybe under two contrasted climatic contexts. Recently, comparative dental microwear analyzes have been successfully performed on ursid dental elements (Pinto Llona 2006; Peigné et al.

2009). Such analyzes could be performed on our sample to quantify the diet differences between these forms in order to check this hypothesis.

CONCLUSION

The outline analysis seems to be a powerful tool to quantify the morphological variability observed in ursid cheek teeth. We focused here the size and shape variability at an intra-specific level. Comparisons between traditional measurements and geometric descriptors provide access to additional information, which can be visualized using reconstructed mean outlines. A mean outline of the selected population has been extracted and described and will be compared with other cave bear populations in further analyzes. The main results indicate no clear relationship between the size and shape variability and the individual parameters, except for the metastylid conformation and the laterality. The metastylid complexity would induce a decoupling in the evolution of size and shape, maybe related to a shift in the resource allocations between the size and shape modifications, *i.e.* in the energy being first allocated to morphological change, and followed by size increase.

The effect of the laterality could not be clearly established because closely linked to the metastylid distribution in our sample. The study confirmed the polymorphism indicated by Ehrenberg (1935), which affects both the mesial and distal parts of the teeth. Because only isolated cheek teeth have been taken into account, it is neither possible at the moment to link this polymorphism with a sexual dimorphism nor to exclude it. Nevertheless, the hypothesis of two distinct cave bears would be favoured here because of the uncertain stratigraphical context and the obvious mixed levels. Such morphological differences could be explained either by genetic differences from two distinct cave bear 'lineages' or by evolutionary divergences within the same haplogroup. Finally, our study provided a preliminary step before applying an outline analysis at inter-specific and inter-generic levels.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors thank the Royal Belgian Institute of Natural Sciences (Brussels) and especially E. Steurbaut, A. Folie and A. Dreze for permission and their kind assistance during the study of collections. This work benefited from the helpful and constructive suggestions made by both reviewers S. Peigné (Paris, France) and P. Neige (Dijon, France). This is a

contribution of FRE 3298 GEOSYSTEMES – CNRS and the Royal Belgian Institute of Natural Sciences.

	MORPHOMETRICAL DATABASE							INDIVIDUAL PARAMETERS								
	TRADITI	ADITIONAL MORPHOMETRICS OUTLINE ANALYSIS						MORPHOTYPES								
N°	L	DW	MW	PrdH	Α	Р	PC1	PC2	PC3	AC	Lat	Ed	MsId	Prd	EHyd	EdP
1	30.5	14.6	11.1	11.6	3.25	7.93	-0.55	-0.58	1.41	J	R	B3	Ш	2	D	Е
2	30.9	14.3	11.5	11.1	3.53	8.24	1.05	-0.16	0.95	J	R	B2	П	2	D	Е
3	29.9	14.4	12.0	12.3	3.64	8.19	0.92	1.21	-0.06	J	R	B3	Ш	2	A/B	А
4	34.8	16.7	13.2	14.4	4.51	9.19	-0.94	0.85	0.46	J	R	B4	Ш	2	D	Е
5	31.6	14.2	11.6	13.1	3.66	8.50	-0.19	-1.26	1.45	J	R	B3	III	2	D	Е
6	31.7	15.2	12.2	13.7	3.91	8.58	0.38	-0.02	-0.07	J	R	B3	1	2	D	Е
7	32.6	15.9	12.6	14.2	4.20	8.79	0.77	2.10	-0.01	J	R	B2	П	2	С	Е
8	31.5	16.0	12.4	12.7	4.03	8.60	-0.06	2.07	0.72	J	R	B3	III	2	D	С
9	34.4	16.1	12.5	14.0	4.79	9.57	0.12	0.19	0.13	J	R	B3	IV	2	D	С
10	31.4	14.8	10.9	13.7	3.72	8.52	1.63	-0.16	1.88	J	R	B4	Ш	2	С	С
11	32.2	15.7	11.7	12.3	4.27	9.01	0.68	1.39	0.98	J	R	B3	Ш	2	D	D
12	32.6	15.1	12.4	-	4.05	8.67	0.94	-0.30	-0.41	J	R	B4	Ш	2	D	D
13	33.4	16.3	12.6	14.5	4.34	9.11	-1.09	0.46	1.07	J	R	B3	III	2	D	С
14	32.1	14.4	11.9	13.4	4.06	8.89	-1.09	-0.26	0.99	J	R	B3	III	2	D	Е
15	31.9	16.1	13.2	14.0	4.26	8.78	-1.09	1.65	-0.85	J	R	B4	Ш	2	D	D
16	32.0	14.3	11.1	13.2	3.73	8.58	0.42	-1.88	-0.34	J	R	B2	III	2	D	В
17	28.1	13.0	10.4	11.5	2.92	7.55	0.04	-1.36	1.35	J	R	B4	Ш	2	D	D
18	31.6	15.2	12.0	13.7	3.91	8.67	-1.29	-0.02	0.06	J	R	B3	П	1	С	D
19	30.1	13.5	10.6	13.5	3.55	8.35	-1.75	-1.11	-0.21	J	R	B4	П	2	С	В
20	29.0	14.7	11.9	12.8	3.32	8.04	-0.86	-0.55	0.46	J	R	B2	П	2	С	D
21	32.2	16.2	13.1	14.9	4.19	8.77	0.56	0.56	-0.27	J	R	B3	П	2	D	Е
22	30.1	14.2	11.1	12.7	3.40	8.08	-0.75	-0.20	0.75	J	R	B2	III	2	D	Е
23	30.2	15.3	12.2	-	3.86	8.44	-1.42	1.24	-0.39	J	R	B3	1	1	D	Е
24	30.0	14.2	11.6	-	3.52	8.25	-0.12	-0.44	-0.14	J	R	B3	П	2	D	Е
25	29.8	14.0	11.3	-	3.53	8.14	1.78	-0.32	0.18	J	R	B3	Ш	2	D	Е
26	30.4	14.6	11.6	-	3.42	8.08	-0.26	0.34	-0.77	PA	R	B2	П	2	D	D
27	30.3	13.6	10.5	-	3.22	7.98	-0.20	-1.11	0.31	J	R	B2	П	2	D	D
28	30.8	14.5	11.9	-	3.67	8.30	-0.24	0.63	0.04	PA	R	B2	III	1	D	D
29	32.2	14.7	11.5	12.5	3.86	8.72	-0.38	-1.15	0.19	J	L	B4	Ш	2	D	D
30	30.4	13.6	10.6	11.7	3.47	8.19	0.05	-0.76	-0.43	J	L	B3	Ш	2	D	Е
31	30.8	14.7	11.8	12.2	3.57	8.23	0.94	-0.12	-2.09	J	L	B2	1	2	D	D
32	30.0	13.6	10.6	12.9	3.28	7.98	-0.95	-1.01	-0.97	J	L	B3	1	2	D	D
33	30.5	15.9	12.8	-	3.96	8.57	-1.03	1.20	-1.84	J	L	B2	Ш	2	С	С
34	28.0	13.5	10.8	11.8	2.77	7.28	-0.07	-1.53	-3.03	J	L	B3	1	2	D	С
35	31.1	15.3	11.4	12.9	3.82	8.51	2.92	-0.14	-0.75	J	L	B2	П	2	D	D
36	29.8	13.8	10.4	-	3.24	7.91	1.05	-0.15	-0.21	J	L	B3	Ш	2	D	Е
37	31.1	15.2	11.7	-	3.68	8.37	0.11	0.68	-0.55	PA	L	B2	1	2	-	-
Ν	37	37	37	27	37	37	37	37	37	37	37	37	37	37	36	36

Table 1 Database of 37 *U. spelaeus* first lower molars from Trou du Sureau, Belgium. Length L; distal width DW; mesial width MW; protoconid height PrdH (all in mm); area A (in cm²); perimeter P (in cm) and principal component axes PC1, PC2 and PC3 extracted from the ACP. Individual parameters: laterality Lat (Right and Left); age class AC (Juvenile and Prime Adult); entoconid Ed (B2 to B4); metastylid Msld (I to IV); protoconid Prd (1 to 2); enthypoconid EHyd (A to D) and entoconid pillars EdP (A to E). Morphotypes Ed, Msld, EHyd and EdP determined according to Rabeder's encoding (1999). Collection: Montaigle – Trou du sureau - 4ème niveau ossifère (Dét Ehrenberg) – Âge du mammouth – Plate 2872.

- ADAMS D. C., ROHLF F. J. & SLICE D. E. 2004. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'revolution'. *Italian Journal of Zoology* 71: 5-16.
- ARGANT A. 1991. *Carnivores quaternaires de Bourgogne*. Thèse de Doctorat, Documents des Laboratoires de Géologie (115), Université Claude Bernard, Lyon, France, 301 p.
- ARGANT A. 1995. Un essai de biochronologie à partir de l'évolution dentaire de l'ours des cavernes. Datations du site de Balme à Collomb (Entremont-le-Vieux, Savoie, France). *Quaternaire* 6: 139-149.
- AUGUSTE, P. 1995. Cadres biostratigraphiques et paléoécologiques du peuplement humain dans la France septentrionale durant le Pléistocène. Apports de l'étude paléontologique des grands mammifères du gisement de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais). Thèse de Doctorat inédite, Muséum National d'Histoire naturelle, Paris, France, 724 p.
- BARYSHNIKOV G., GERMONPRÉ M. & SABLIN M. 2003. Sexual dimorphism and morphometric variability of cheek teeth of the cave bear (*Ursus spelaeus*). *Belgian Journal of Zoology* 133(2): 111-119.
- BLACK T. K. 1980. An exception to the apparent relationship between stress and fluctuating dental asymmetry. *Journal of Dental Research* 59: 1168-1169.
- BOCHERENS H., BILLIOU D., PATOU-MATHIS M., BONJEAN D., OTTE M & MARIOTTI A. 1997. Paleobiological implications of the isotopic signatures (¹³C, ¹⁵N) of fossil mammal collagen in Scladina cave (Sclayn, Belgium). *Quaternary Research* 48(3): 370-380.
- BON C, CAUDY N., DE DIEULEVEULT M., FOSSE P., PHILIPPE M., MAKSUD F., BERAUD-COLOMB E., BOUZAID E., KEFI R., LAUGIER C., ROUSSEAU B., CASANE D., VAN DER PLICHT J. & ELALOUF J.-M. 2008. Deciphering the complete mitochondrial genome and phylogeny of the extinct cave bear in the Paleolithic painted cave of Chauvet. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 105:17447–17452.
- BOOKSTEIN F. L., CHERNOFF B., ELDER R. L., HUMPHRIES J. M., SMITH G. R. & STRAUSS R. E. 1985. Morphometrics in evolutionary biology: The geometry of size and shape change, with examples from fishes. The Academy of Natural Sciences, Special publication 15, Philadelphia, USA, 277 p.
- CORRUCCINI R. S. & POTTER R. H. Y. 1981. Developmental correlates of crown component asymmetry and occlusal discrepancy. *American Journal of Physical Anthropology* 55: 21-31.
- CRÔNIER C., RENAUD S., FEIST R. & AUFFRAY J.-C. 1998. Ontogeny of *Trimerocephalus lelievrei* (Trilobita, Phacopida) in relation to paedomorphosis: a morphometric approach. *Paleobiology* 24: 359-370.
- CRÔNIER C., AUFFRAY J.-C. & COURVILLE P. 2005. Diversity or disparity in the Jurrasic (Upper Callovian) genus *Kosmoceras* (Ammonitina): a morphometric approach. *Journal of Paleontology* 79(5): 944-953.
- CUCCHI T., FUJITA M. & DOBNEY K. 2009. New insights into pig taxonomy, domestication and human dispersal in Island South East Asia: Molar shape analysis of *Sus* remains from Niah caves, Sarawak. *International Journal of Osteoarchaeology* 19: 508-530.
- DUPONT E. 1868. Etude sur les cavernes du Bois de Foy à Montaigle. Bulletin de l'Académie Royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique, 2e série 25: 199-224.
- DUPONT E. 1873. L'Homme pendant les âges de la pierre dans les environs de Dinant-sur-Meuse 2e édition. Muquardt C. (ed.), Bruxelles, Belgique, 250 p.
- EHRENBERG K. 1935. Die Pleistozänen Bären Belgiens. Teil II: Die Bären vom « Trou du Sureau » (Montaigle). Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique 71: 1-97.
- FERSON S., ROHLF F. J. & KOEHN R. K. 1985. Measuring shape variation of two-dimensional outlines. Systematic Zoology 34(1): 59-68.

- FIGUEIRIDO B., PALMQVIST P & PÉREZ-CLAROS J. A. 2009. Ecomorphological correlates of craniodental variation in bears and paleobiological implications for extinct taxa: an approach based on geometric morphometrics *Journal of Zoology* 277(1): 70-80.
- FOOTE, M. 1989. Perimeter-based Fourier analysis: a new morphometric method applied to the trilobite cranidium. *Journal of Paleontology* 63(6): 880-885.
- GARN S. M., LEWIS A. B. & KEREWSKY R. S. 1966. Bilateral asymmetry and concordance in cusp number and crown morphology of the mandibular first molar. *Journal of Dental Research* 45: 1820.
- GRANDAL D'ANGLADE A. 1993. Sexual dimorphism and interpopulational variability in the Lower Carnassial of the Cave bear, Ursus spelaeus ROS.-HEIN. Cuadernos do Laboratorio Xeológico de Laxe 18: 231-239.
- GRANDAL D'ANGLADE A. 2001. A review of the cave bear sex dimorphism. *Cuadernos do Laboratorio Xeológico de Laxe* 26: 399-405.
- GRANDAL D'ANGLADE, A. & LÓPEZ-GONZÁLEZ F. 2004. A study of the evolution of the Pleistocene Cave Bear by a morphometric analysis of the lower carnassial. *Oryctos* 5: 83-94.
- HILLSON S. 1986. Teeth. Press Syndicate of the University of Cambridge, New-York, USA, 376 p.
- HOFREITER M., RABEDER G., JAENICKE-DESPRÉS V., WITHALM G., NAGEL D., PAUNOVIĆ M., JAMBRĚSIĆ G. & PÄÄBO S. 2004. — Evidence for reproductive isolation between cave bear populations. *Current biology* 14(1): 40-43.
- HOFREITER M., MÜNZEL S., CONARD N. J., POLLACK J., SLATKIN M., WEISS G. & PÄÄBO S. 2007. Sudden replacement of cave bear mitochondrial DNA in the Late Pleistocene. *Current Biology* 17(4): R122-123.
- KAHLKE R.-D. 1999. *The history of the origin, evolution and dispersal of the Late Pleistocene* Mammuthus-Coelodonta *faunal complex in Eurasia (large mammals)*. The Mammoth Site of Hot Springs, Rapid City, USA, 219 p.
- KNAPP M., ROHLAND N., WEINSTOCK J., BARYSHNIKOV G., SHER A., NAGEL D., RABEDER G., PINHASI R., SCHMIDT H. A. & HOFREITER M. 2009. First DNA sequences from Asian cave bear fossils reveal deep divergences and complex phylogeographic patterns. *Molecular ecology* 18(6): 1225-1238.
- KRAUSE J., UNGER T., NOÇON A., MALASPINAS A.-S., KOLOKOTRONIS S.-O., STILLER M., SOIBELZON L., SPRIGGS H., DEAR P.H., BRIGGS A.W., BRAY S.C.E., O'BRIEN S.J., RABEDER G., MATHEUS P., COOPER A., SLATKIN M., PÄÄBO S. & HOFREITER M. 2008 Mitochondrial genomes reveal an explosive radiation of extinct and extant bears near the Miocene-Pliocene boundary. BMC Evolutionary Biology 8(220): 1-12.
- KUHL F. P. & GIARDINA C. R. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. *Computer Graphics* and Image Processing 18: 236-258.
- KURTÉN B. 1955. Sex dimorphism and size trends in the cave bear, Ursus spelaeus Rosenmüller and Heinroth. Acta Zoologica Fennica 90: 1-48.
- KURTÉN B. 1976. The cave bear story. Columbia University Press, New-York, 163 p.
- LEGENDRE S. 1988. Les communautés de mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structure, milieu et évolution. Thèse de Doctorat inédite, Université de Montpellier, 118 p.
- LINNAEUS C. 1758. Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Vol. I Regnum animale. Laurentii Salvii, Stockholm, 824 p.
- MAZZA, P. & RUSTIONI M. 1994. On the phylogeny of eurasian bears. Palaeontographica Abt. A 230:1-38.
- MOTTL, M. 1964. Bärenphylogenese in Südost-Österreich. Mitteilung des Museums für Bergbau, Geologie und Technik am Landesmuseum 'Joanneum' 26: 1-56.
- OTTE M. 1979. Le Paléolithique supérieur ancien en Belgique. Monographies d'Archéologie Nationale (5), Musées Royaux d'Art et d'Histoire, Bruxelles, Belgique, 684 p.
- PAUNOVIĆ M. 1988. Morphometrische und morphogenetische Untersuchen der Ursidenzähne aus der Höhlen Nordwestkroatiens. *Palaeontologia Jugoslavica* 36: 1-40.

- PEIGNÉ S., GOILLOT C., GERMONPRÉ M., BLONDEL C., BIGNON O. & MERCERON G. 2009. Predormancy omnivory in European cave bears evidenced by a dental microwear analysis of Ursus spelaeus from Goyet, Belgium. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 106: 15390-15393.
- PINTO LLONA A. C. 2006. Comparative dental microwear analysis of cave bears Ursus spelaeus Rosenmüller, 1794 and brown bears Ursus arctos Linnaeus, 1758. Scientific Annals, School of Geology Aristotle University of Thessaloniki 98: 103-108.
- PRAT F. & THIBAULT C. 1976. Le gisement de la Nauterie à la Romieu (Gers). Fouilles de 1967 à 1973. Nauterie I. Mémoires du Muséum National d'Histoire naturelle, série C 35: 1-82.
- RABEDER G. 1983. Neues vom Höhlenbären: Zur Morphogenetik der Backenzähne. Die Höhle 34(2): 67-85.
- RABEDER G. 1999. Die Evolution des Höhlenbärengebisses. Mitteilungen der Kommission für Quartärforschung der Österreichischen Akademie der Wissenschaften 11: 1-102.
- RABEDER G., DEBELJAK I., HOFREITER M. & WITHALM G. 2008. Morphological responses of cave bears (*Ursus spelaeus* group) to high-alpine habitats. *Die Höhle* 59: 59-72.
- RENAUD S. 1999. Size and shape variability in relation to species differences and climatic gradients in the African rodent *Oenomys. Journal of Biogeography* 26(4): 857-865.
- RENAUD S., MICHAUX J., JAEGER J.-J. & AUFFRAY J.-C. 1996. Fourier analysis applied to *Stephanomys* (Rodentia, Muridae) molars: Nonprogressive evolutionary pattern in a gradual lineage. *Paleobiology* 22(2): 255-265.
- RICHARDS M.P., PACHER M., STILLER M., QUILÈS J., HOFREITER M., CONSTANTIN S., ZILHAO J. & TRINKAUS E. 2008. Isotopic evidence for omnivory among European cave bears: Late Pleistocene *Ursus spelaeus* from the Peştera cu Oase, Romania. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 105: 600-604.
- ROHLF F. J. 1973. Algorithm 76. Hierarchical clustering using the minimum spanning tree. *The Computer Journal* 16: 93-95.
- ROHLF F. J. 1990. Fitting curves to outlines, in ROHLF F. J. & BOOKSTEIN F. L. (eds), Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop, Special Publication 2, University of Michigan Museum of Zoology, Ann-Harbor: 167-177.
- ROHLF F. J. & MARCUS L. F. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in Ecology and Evolution* 8(4): 129-132.
- ROSENMÜLLER J. C. 1794. Quaedam de Ossibus Fossilibus Animalis cuiusdam, Historiam eius et Cognitionem accuratiorem illustrantia. Ex Officina Sommeria, Leipzig, 34 p.
- STINER M. C. 1998. Mortality analysis of Pleistocene bears and its paleoanthropological relevance. Journal of Human Evolution 34: 303-326.
- TORRES T. 1984. Ursidos del Pleistoceno-Holoceno de la Peninsula Iberica. PhD dissertation, Escuela Técnica Superior de Ingenieros de Minas de Madrid, 653 p.
- ULRIX-CLOSSET 1968. Le site préhistorique de Montaigle (prov. de Namur) et l'industrie moustérienne du Trou du Sureau. *Bulletin de la Société Royale Belge d'Anthropologie et de Préhistoire* 79: 67-90.
- VIANEY-LIAUD M. & MICHAUX J. 2003. Evolution «graduelle» à l'échelle géologique chez les rongeurs fossiles du Cénozoïque européen. *Comptes Rendus Palevol* 2: 455-472.
- VON DEN DRIESCH A. 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Peabody Museum of Archaelogy and Ethnology, Harvard University, USA, 137 p.
- VON REICHENAU W. 1904. Über eine neue fossile Bären-Art Ursus deningeri mihi aus den fluviatilen Sanden von Mosbach. Jahrbücher des Nassauischen Vereins für Naturkunde 57: 1-11.
- ZHIRYAKOV V. A. & GRACHEV Y. A. 1993. Buryi medved. Centralnoi Azii u Kazakhstana, in: VAISFELD M. A. & CHESTIN I. E. (eds), Medvedi: buryi medved, belyi medved, gimlaiskii medved. Razmeshchenie zaposa, ekologiyia, ispolzovanie i okhrana. Nauka 170-206. (in Russian with English summary).

- Discussion et conclusions de la partie 5.1 -

D'après l'établissement des spectres de puissance moyenne cumulée de Fourier, les M/1 et les M1/ peuvent se définir par les six premières harmoniques (*H1-H6*) correspondant aux 24 premiers coefficients de Fourier. Les P4/, P/4, M2/ et M/3 peuvent se définir par un nombre moins important d'harmoniques. On n'en retiendra que les cinq premières (*H1-H5*), correspondant aux 20 premiers coefficients de Fourier.

Suite à leur calcul, on peut raisonnablement considérer les erreurs de mesure liées au processus d'échantillonnage des variables de forme comme négligeables. La procédure d'acquisition des données peut donc être définitivement validée.

Les valeurs minimales et maximales de longueur et de largeur sont relativement similaires aux données d'EHRENBERG (Fig. 3.3.5). Les dimensions montrent une diversité propre à chaque élément dentaire. De plus, pour chaque dent, les dimensions les plus variables ne sont pas nécessairement les mêmes. Néanmoins, c'est la largeur qui semble varier le plus pour la plupart des éléments dentaires, à l'exception de la M2/ et de la M/3.

L'importante variabilité de l'aire peut s'expliquer par sa fonction carrée, amplifiant vraisemblablement les moindres variations du contour. Au contraire, le périmètre semble être une grandeur plus synthétique et plus stable que l'aire. Le périmètre sera donc préféré à l'aire pour les études ultérieures. L'aire est néanmoins une grandeur nécessaire puisqu'elle permet de standardiser les individus par la taille pour l'acquisition des variables de forme (Fig. 4.1.4). Cette grandeur sera donc fournie à titre indicatif uniquement.

Toutes les variables de taille sont très fortement corrélées entre elles. En revanche, toutes les variables de forme ne se corrèlent pas nécessairement aux variables de taille. Cela confirme bien qu'une partie non négligeable de la variabilité morphologique n'est pas considérée dans les analyses de morphométrie traditionnelle, justifiant l'application complémentaire d'une analyse des contours.

Globalement, les paramètres individuels (latéralité et usure) semblent avoir un effet limité sur les dimensions dentaires. Néanmoins, l'analyse des contours révèle qu'une partie de la variabilité morphologique de certains éléments dentaires peut s'expliquer par un de ces paramètres individuels, comme dans le cas des M/1, P4/ (latéralité) et M1/ (usure dentaire).

Il n'existe à notre connaissance aucune étude portant sur l'effet de la latéralité sur la taille ou la forme des éléments dentaires chez *Ursus spelaeus*. En revanche, ce paramètre a été assez bien étudié chez l'Homme. Bien que ces résultats ne puissent pas être directement

transposables chez les ursidés, il est intéressant de noter que des différences de taille et de forme peuvent apparaître entre les dents droites et les dents gauches chez un même individu (GARN *et al.* 1966 ; CORRUCCINI & POTTER 1981). Ces variations latérales sont assimilées à des asymétries dentaires fluctuantes, qui sont théoriquement aléatoires chez les mammifères (BLACK 1980) et peuvent donc être considérées comme du « bruit » très modéré (HILLSON 1986).

Il est donc étonnant que la forme de la M/1 soit aussi sensible à ce paramètre. Dans l'article, nous montrons que l'axe de forme PC3 peut également s'expliquer par la complexité du relief de la surface occlusale, en particulier par les morphotypes définis par RABEDER pour classer les métastylides (Fig.5.1.9; RABEDER 1999). De plus, l'expression de la latéralité sur cet axe est favorisée par l'échantillonnage, pourtant effectué au hasard : les dents aux métastylides les moins complexes se différencient fortement sur PC3 mais sont également des dents gauches en majorité. Un biais dans l'échantillonnage pourrait donc être à l'origine d'une amplification de l'effet de la latéralité sur l'axe de forme PC3 (*cf.* Article). Une part de la variabilité morphologique de la P4/ sur le premier axe de forme PC1 semble également être liée à la latéralité, mais de manière plus limitée.

Seule la forme de la M1/ semble être sensible à l'usure dentaire en affectant principalement les facettes mésiale et distale en contact avec les dents voisines (P4/ et M2/). La facette distale en particulier, en contact avec la M2/, tend à s'aplanir avec l'usure (Fig. 5.1.10) modifiant ainsi la forme générale de la dent. Dans une moindre mesure, on peut également noter que l'encoche entre le paracône et le métacône tend à disparaître (Fig. 5.1.10) chez les individus très âgés (stade d'usure *IX*). Bien que ces effets soient relativement limités (faible significativité), il semblera préférable de ne pas intégrer d'individus trop âgés, particulièrement vis-à-vis de cet élément dentaire.

Finalement, la latéralité et l'usure dentaire semblent avoir un impact relativement modéré sur le contour dentaire puisque de nombreux axes de forme n'en montrent pas l'influence. Ainsi, une analyse des contours semble pouvoir s'appliquer sur les éléments dentaires d'ursidés, avec une attention particulière pour les M/1, M1/ et les P4/.

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina.

Les séquences de Sous-Scladina (Pléistocène moyen – *Ursus deningeri*) et de Scladina (Pléistocène supérieur – *Ursus spelaeus*) permettent d'étudier les modifications de taille et de forme au cours du temps.

Pour la séquence de Sous-Scladina, les populations d'*Ursus deningeri* sont peu riches et ne sont représentées que par une dizaine d'individus par élément dentaire. De la base au sommet de la séquence, les individus se distribuent au sein des couches XIV à VIII.

Pour la séquence de Scladina, les populations d'*Ursus spelaeus* sont beaucoup plus riches et sont représentées par 80 individus environ par élément dentaire. De la base au sommet, les unités stratigraphiques considérées sont les couches 6A (M/1 exclusivement), 5, 4A, 3, 1B et 1A (les couches 2A, 2B et 4B étant stériles).

Une unique P/4 d'*Ursus arctos*, découverte dans la couche 1A de la séquence de Scladina, a également été intégrée à l'étude. Sa considération ne sera cependant qu'anecdotique.

Bien que la couche 3 demeure encore problématique, les cadres chronostratigraphique et paléoenvironnemental de la séquence de Scladina (SIM 4/5 à 3) ont l'avantage d'être relativement bien définis. En revanche, la séquence de Sous-Scladina a été moins abondamment étudiée et sa position chronostratigraphique reste imprécise. Les caractéristiques de ces gisements ont été synthétisées au sein du CHAPITRE III.

Rappelons les objectifs principaux et le déroulement de cette seconde partie :

Observe-ton des différences de forme entre Ursus deningeri et Ursus spelaeus ?

La forme des éléments dentaires évolue-t-elle au cours du temps et/ou en fonction des modifications paléoenvironnementales ?

Les modifications de forme et de taille sont-elles couplées ?

Les résultats des analyses statistiques ont été synthétisés et regroupés en fonction des éléments dentaires : M/1 : Figs. 5.2.1 à 5.2.5 ; M1/ : Figs. 5.2.6 à 5.2.9 ; M2/ : Figs. 5.2.10 à 5.2.13 ; M/3 : Figs. 5.2.14 à 5.2.17 ; P/4 : Figs. 5.2.18 à 5.2.22 et P4/ : Figs. 5.2.23 à 5.2.26. Pour chaque élément dentaire sont fournis : les résultats des analyses statistiques élémentaires pour la taille et la forme, les caractéristiques principales des trois premiers axes de forme PC1-3 issus de l'ACP, les coefficients de corrélation de Pearson *r* calculés entre les variables

de taille et de forme et enfin les résultats des ANOVAs. Les données ont été préalablement catégorisées selon le taxon considéré (*U. deningeri*, *U. spelaeus* et *U. arctos*) et en fonction des différentes unités stratigraphiques. En raison des faibles effectifs, les populations d'*U. deningeri* de Sous-Scladina seront souvent considérées dans leur ensemble.

Quelques diagrammes bivariés illustreront certaines modifications significatives de taille et de forme. L'évolution moyenne des variables de taille et de forme au cours du temps a également été construite pour chaque élément dentaire afin de pouvoir comparer visuellement les tendances morphométriques et morphologiques. Les écart-types n'y ont pas été reportés afin de ne pas surcharger les illustrations mais ces données restent accessibles au sein des tableaux synthétiques. Afin de visualiser les principales modifications de forme, les contours moyens théoriques ont été reconstruits et reportés sur les diagrammes synthétiques.

Enfin, les bases de données brutes sont disponibles au sein des tableaux 5.2.4 à 5.2.9.

Décèle-t-on des différences significatives de taille entre *U. deningeri* et *U. spelaeus* ? – En se basant sur les valeurs moyenne, on observe des différences de taille peu significatives entre *U. deningeri* et *U. spelaeus* (Tab. 5.2.1) pour l'ensemble des éléments dentaires.

Dans le détail (Tab. 5.2.1), la longueur de la M/1 (*taxa* : $p < 0,001^{***}$; Figs. 5.2.1 D et 5.2.2), de la M1/ (*taxa* : $p < 0,01^{**}$; Fig. 5.2.6 D) et de la P4/ (*taxa* : $p < 0,05^{*}$; Figs. 5.2.23 D et 5.2.24) montrent des différences significatives. Des différences significatives de largeur mésiale et distale s'observent également pour la M/1 (*taxa* : $p < 0,01^{**}$; Fig. 5.2.1 D) et la P/4 (*taxa spéléens* : $p < 0,01^{**}$; Figs. 5.2.18 D et 5.2.19). Dans l'ensemble, la hauteur de la couronne ne permet pas de différencier significativement *U. deningeri* et *U. spelaeus* (*taxa* : p > 0,05 NS). Enfin, des différences faiblement significatives de périmètre (*taxa* : $p < 0,01^{*}$) s'observent entre *U. deningeri* et *U. spelaeus* pour la M/1 (Figs. 5.2.1 D) et 5.2.2), la M1/ (Fig. 5.2.6 D), la M/3 (Fig. 5.2.14 D) et la P/4 (Fig. 5.2.18 D).

Notons également que seule la largeur de la P/4 permet de distinguer significativement *U. spelaeus* et *U. arctos (taxa : p < 0,01^{**}; Figs. 5.2.18 D et 5.2.19).*

Il semble que la M/1 soit l'élément dentaire le plus efficace pour discerner *U*. *deningeri* et *U. spelaeus* (Tab. 5.2.1). L'efficacité diagnostique de la M1/, de la P/4 et de la P4/ semble plus limitée. Enfin, les dimensions issues de la morphométrie traditionnelle ne permettent pas de distinguer significativement les M2/ et les M/3 d'*U. deningeri* et d'*U. spelaeus*. Ainsi, toutes les variables de taille issues de la morphométrie traditionnelle et

mesurées sur l'ensemble des éléments dentaires ne semblent pas nécessairement diagnostiques.

Décèle-t-on des différences significatives de taille entre les différentes populations d'*U. spelaeus* **de Scladina ?** – Chez *U. spelaeus*, les ANOVAs révèlent des différences intraspécifiques fortement significatives de longueur, largeur, hauteur et périmètre (Tab. 5.2.1).

Parmi les éléments dentaires, la M/1 (Figs. 5.2.1 D et 5.1.2) et la P/4 (Figs. 5.2.18 D et 5.2.19) semblent particulièrement efficaces pour déceler ces différences intraspécifiques.

Parmi les variables de taille, la longueur montre des différences fortement significatives entre les populations d'*U. spelaeus* (Tab. 5.2.1) pour la M/1 (*couches à U. spelaeus : p<0,001****; Fig. 5.2.1 D) et la M/3 (*couches à U. spelaeus : p<0,001****; Fig. 5.2.14 D). L'utilisation de la largeur distale et de la largeur mésiale semble particulièrement intéressante pour la M/1 (*couches à U. spelaeus : p<0,001****; Fig. 5.2.1 D) et la P/4 (*couches à U. spelaeus : p<0,001****; Figs. 5.2.18 D et 5.2.19). Enfin, la hauteur de la couronne de la M1/ (*couches à U. spelaeus : p<0,01****; Fig. 5.2.6 D) et de la M2/ (*couches à U. spelaeus : p<0,05**; Figs. 5.2.10 D et 5.2.11) permet d'observer des différences significatives entre les populations d'*U. spelaeus*.

Ainsi, la M/1 d'*U. spelaeus* semble particulière efficace pour déceler des différences de taille au cours du temps (Tab. 5.2.1). L'efficacité est relativement plus limitée pour la M/3, la P/4 et la P4/ (Tab. 5.2.1). En revanche, la taille ne permet pas d'observer de différences intra-spécifiques pour la M1/ et la M2/ (Tab. 5.2.1).

Par conséquent, il existe bien des différences de taille intra-spécifiques chez *U. spelaeus* au cours de la séquence de Scladina. Néanmoins, ces changements morphométriques sont plus ou moins significatifs selon l'élément dentaire et la variable de taille considérés.

Notons enfin qu'il semble également exister des différences de taille au sein des différentes populations d'*U. deningeri* de Sous-Scladina. Cependant, les faibles effectifs ne permettent pas d'appliquer des analyses de variance et de tester la significativité de ces modifications de taille.

Comment évoluent la taille et sa variabilité entre *U. deningeri* **et** *U. spelaeus*? – Au niveau inter-spécifique, on observe une augmentation plus ou moins significative des dimensions d'*U. deningeri* à *U. spelaeus*. On a vu que les modifications significatives de

taille entre *U. deningeri* et *U. spelaeus* semblent surtout affecter la longueur des dents. Remarquons que le taux d'augmentation le plus élevé s'observe pour la M/3, plus longue de 2,1 mm chez *U. spelaeus* (Fig. 5.2.14 A), mais cette différence n'est pas significative. Seule la P/4 augmente principalement en largeur (+1,2 mm) plutôt qu'en longueur (+0,5 mm) (Fig. 5.2.18 A). La M/3 se caractérise également par un taux d'augmentation du périmètre significatif, plus important de 0,5 cm chez *U. spelaeus* (Fig. 5.2.14 A). Dans le cas de la M/1, le taux d'augmentation affectant la largeur distale est de +0,9 mm, tandis qu'il s'élève à +0,6 mm pour la largeur mésiale (Fig. 5.2.1 A). Observons également que la P4/ est plus haute de 0,9 mm (Fig. 5.2.23 A) chez *U. spelaeus*.

La P/4 attribuée à *U. arctos* se caractérise par une longueur très importante (*16,5 mm*) comparée aux valeurs moyennes observées chez *U. deningeri* et chez *U. spelaeus* (Fig. 5.2.18 A). Il ne s'agit cependant pas de la P/4 la plus longue observées dans nos données, puisque les valeurs maximales observées chez *U. deningeri* et *U. spelaeus* sont respectivement de 17,2 mm et de 18,8 mm. Quand on observe le périmètre, *U. arctos* se rapproche plutôt d'*U. spelaeus*, mais il s'en écarte par la largeur (Fig. 5.2.18 A).

Concernant la variabilité des dimensions, les coefficients de variation moyens sont relativement similaires chez *U. deningeri* et *U. spelaeus* (respectivement *CV* entre 2 et 9 % et entre 5 et 11 % en excluant les valeurs de hauteur). La diversité des valeurs de taille ne semble donc pas être différente chez *U. deningeri* et *U. spelaeus*.

Ainsi, les différences de taille entre *U. deningeri* et *U. spelaeus* correspondent globalement à une augmentation entre le représentant archaïque *U. deningeri* et le représentant le plus évolué *U. spelaeus*.

Comment évoluent la taille et sa variabilité entre les différentes populations d'U. *spelaeus* de Scladina ? – Au niveau intra-spécifique, on observe une augmentation des dimensions de la base au sommet de la séquence. Cependant, cette tendance ne semble pas linéaire au cours du temps. En effet, on observe des phases de diminution et de stabilisation des dimensions ainsi que des périodes d'accélération et de ralentissement plus ou moins brutales.

Rappelons brièvement le cadre chronostratigraphique de la séquence de Scladina :

- \rightarrow Couche 6A : >> 130 ka BP, début glaciaire (SIM 5), voire Eemien (SIM 5.e) ?
- \rightarrow Couche 5 : 130 +/- 20 ka BP, début glaciaire (SIM 5)
- \rightarrow Couche 4A : proche de 127 +46/-32 ka BP, début glaciaire (SIM 4/5)

- \rightarrow Couche 3 : début Pléniglaciaire (SIM 4/5) ?
- \rightarrow Couche 1B : 43,2 +1/-0,7 ka BP, Pléniglaciaire moyen (SIM 3)
- \rightarrow Couche 1A : 40,2 +/- 0,4 ka BP, Pléniglaciaire moyen (SIM 3)

Dans les graphiques synthétiques, la couche 5 a donc volontairement été placée à proximité de la couche 4A car plus proches chronologiquement, de même que pour les couches 1B et 1A.

Pour la M/1 (Fig. 5.2.5), la M2/ (Fig. 5.2.13) et la P4/ (Fig. 5.2.26), l'augmentation des dimensions s'effectue selon un premier saut de taille au début de la séquence, entre les couches 5 et 4A. Cette augmentation rapide est suivie d'une stabilisation, voire d'une diminution des valeurs au milieu de la séquence. Puis, les dimensions augmentent à nouveau très brusquement jusqu'à la fin de la séquence, en particulier à partir de la couche 1A jusqu'à la couche 1B. Pour la M1/ on observe un profil évolutif en cloche (Fig. 5.2.9). La taille augmente nettement jusqu'à la couche 3 puis diminue aussitôt jusqu'à la couche 1B. Les dimensions de la M/3 diminuent d'abord en début de séquence, entre la couche 5 et la couche 4A, puis augmentent régulièrement au cours du temps pour s'achever avec une légère diminution des valeurs en fin de séquence, en particulier pour la largeur (Fig. 5.2.17).

Bien que les effectifs soient très limités, on peut noter que, comme chez *U. spelaeus*, la taille ne semble pas augmenter de manière linéaire chez *U. deningeri*. Certains éléments dentaires montrent même une nette tendance à la diminution au cours de la séquence de Sou-Scladina, comme pour la P/4 (Fig. 5.2.22). Cette diminution de taille s'achève parfois par une augmentation comme pour la M/1 (Fig. 5.2.5) et la M1/ (Fig. 5.2.9). Pour la P4/, on observe une relative stabilité des dimensions, où seule la couche XI enregistre une forte diminution de taille (Fig. 5.2.26).

Pour la M/1 (Fig. 5.2.5), l'augmentation rapide des dimensions en début de séquence se couple à une chute importante de la variabilité morphométrique. Puis, la variabilité augmente progressivement jusqu'à la couche 1B. La M1/ (Fig. 5.2.9) se caractérise globalement par une augmentation de la variabilité au cours du temps. Seule la variabilité de la largeur semble suivre une évolution en cloche, avec un paroxysme au niveau de la couche 3. Pour la M2/ (Fig. 5.2.13), la variabilité augmente globalement de la base au sommet de la séquence. Cette augmentation est surtout rapide entre les couches 5 et 4A. L'évolution de la variabilité des dimensions de la M/3 (Fig. 5.2.17) semble plutôt stable au cours du temps, à l'exclusion de la couche 3 qui enregistre une chute brutale de la variabilité. Enfin, l'évolution de la variabilité de taille est assez similaire pour la P/4 (Fig. 5.2.22) et la P4/ (Fig. 5.2.26).

Elle semble plutôt augmenter au cours du temps, avec une période de forte augmentation entre la couche 5 et la couche 4A, puis une chute brutale au sein de la couche 3. Puis, elle augmente à nouveau jusqu'à la couche 1B.

Décèle-t-on des différences significatives de forme entre *U. deningeri* et *U. spelaeus* ? – Les trois premiers axes de forme PC1, PC2 et PC3 totalisent une variance cumulée supérieure à 55% pour la M/1 (Fig. 5.2.1 B) et la M1/ (Fig. 5.2.6 B). Elle est supérieure à 60% pour la M/3 (Fig. 5.2.14 B) et la P/4 (Fig. 5.2.18 B) et elle est supérieure à 70% pour la M2/ (Fig. 5.2.10 B) et la P4/ (Fig. 5.2.23 B). Nous considérerons donc que ces trois premiers axes retiennent suffisamment d'informations.

Des différences significatives de forme semblent exister entre *U. deningeri* et *U. spelaeus* pour la M/1 sur l'axe de forme PC3 (*taxa : p<0,01*** ; Figs.5.2.1 D et 5.2.3), la M1/ sur l'axe PC2 (*taxa : p<0,05** ; Figs. 5.2.6 D et 5.2.7), la M/3 sur les axes PC1 et PC2 (*taxa : p<0,05** ; Figs. 5.2.14 D et 5.2.15) et la P4/ sur l'axe PC1 (*taxa : p<0,001**** ; Figs. 5.2.23 D et 5.2.24).

En revanche, aucun axe de forme ne permet de différencier significativement les M2/ d'*U. deningeri* et d'*U. spelaeus (taxa : p>0,05 NS* ; Fig. 5.2.10 D).

Dans le cas de la P/4, *U. arctos* ne se distingue ni d'*U. deningeri*, ni d'*U. spelaeus* par la forme seule (*taxa : p>0,05 NS*; Fig. 5.2.18 D). Par ailleurs, lorsque l'on exclue *U. arctos* de l'analyse, une différenciation de forme significative apparaît sur l'axe PC1 (*taxa spéléens : p<0,01**). La forme de la P/4 permet donc de différencier *U. deningeri* et *U. spelaeus*, mais ne permet pas de discerner *U. arctos* archaïque et *U. deningeri* (Fig. 5.2.20).

Ainsi, il semble que les éléments dentaires d'*U. deningeri* se distinguent morphologiquement de ceux d'*U. spelaeus* par au moins un axe de forme, soit par au moins un caractère morphologique. Seule la forme de la M2/ ne semble pas diagnostique.

Décèle-t-on des différences significatives de forme entre les différentes populations d'U. spelaeus de Scladina ? – La P/4 (Fig. 5.2.18 D) et la P4/ (Fig. 5.2.23 D) ne permettent pas de distinguer les différentes populations d'U. spelaeus (couches à U. spelaeus : p>0,05 NS). Néanmoins, des différences fortement significatives apparaissent pour la M/1 sur l'axe de forme PC2 (couches à U. spelaeus : p<0,01**; Figs. 5.2.1 D et 5.2.3), la M1/ sur les axes PC2 et PC3 (couches à U. spelaeus : p<0,001*** et p<0,01***; Figs. 5.2.6 D et 5.2.7), la M2/ sur l'axe PC3 (*couches à U. spelaeus : p<0,001****; Figs. 5.2.10 D et 5.2.11) et la M/3 sur les axes PC1 et PC2 (*couches à U. spelaeus : p<0,001**** et *p<0,05**; Figs. 5.2.14 D et 5.2.15).

Ainsi, l'analyse des contours semble bien déceler des différences de forme intraspécifiques chez *U. spelaeus* pour de nombreux éléments dentaires, à l'exclusion des quatrièmes prémolaires inférieures et supérieures.

Comment évoluent la forme et sa variabilité au cours du temps ? – L'observation des contours moyens théoriques permet de déterminer les principales modifications morphologiques, puis de préciser quels sont le(s) trait(s) morphologiques se reflétant sur les axes de forme.

Nous avons vu que la forme de certains éléments dentaires permet de discriminer *U*. *deningeri* et *U. spelaeus* selon un ou deux axes de forme. Ces axes et les caractères morphologiques associés peuvent donc se polariser, avec un état archaïque (*U. deningeri*) et un état évolué (*U. spelaeus*).

Nous avons vu également que de nombreux axes de forme permettent d'observer des distinctions au niveau intra-spécifique chez *U. spelaeus* uniquement. Cependant, les traits morphologiques associés à ces axes de forme ne peuvent pas être polarisés.

Remarquons maintenant que seules la M1/ (Fig. 5.2.6 D) et la M/3 (Fig. 5.2.14 D) possèdent des caractères diagnostiques aux niveaux inter- et intra-spécifiques. Pour la M/1, ces caractères sont représentés par l'axe de forme PC2, et pour la M/3, ils se reflètent sur les axes PC1 et PC2.

Première molaire inférieure M/1 (Figs. 5.2.4 et 5.2.5) – Les modifications de forme affectent principalement les faces mésiale, linguale et vestibulaire de la dent : forme du complexe métastylide-paraconide-protoconide, renflements du métaconide et de l'entoconide, accentuation du point d'inflexion entre ces deux cuspides et renflement de l'hypoconide (Fig. 5.2.4).

L'axe PC1 reflète principalement l'évolution du paraconide (Fig. 5.2.5). Chez *U. spelaeus*, l'individu de la couche 6A se différencie nettement par un paraconide particulièrement pointu. Si l'on exclue cet individu, l'affinement du paraconide suit une tendance relativement régulière mais qui s'inverse avec la couche 1B. Cependant, l'ANOVA ne révèle aucune différenciation significative sur cet axe (Fig. 5.2.1 D). L'axe PC2 représente

l'évolution de la face linguale de la dent (renflements du métaconide et de l'entoconide et accentuation du point d'inflexion entre les deux cuspides), passant d'un profil sub-rectiligne à un contour plus sinusoïdal (Fig. 5.2.5). Il semble exister une très légère accentuation de ce caractère entre *U. deningeri* et *U. spelaeus*, mais elle n'est pas révélée par l'ANOVA (Fig. 5.2.1 D). En revanche, les fortes fluctuations intra-spécifiques significatives indiquées par l'ANOVA (Fig. 5.2.1 D) montrent de profondes dissemblances entre les individus des couches 6A, 5 et 1B (face linguale sub-rectiligne) et ceux des couches 4A, 3 et 1A (face linguale sinusoïdale). L'axe PC3 reflète surtout le développement de l'hypoconide (Fig. 5.2.5). Ce caractère montre une augmentation significative au cours du temps et semble particulièrement efficace pour une distinction inter-spécifique (Fig. 5.2.1 D). Au niveau intra-spécifique, cette tendance est plutôt sinusoïdale avec un paroxysme pour les individus 1B, mais n'est pas révélée par l'ANOVA.

Première molaire supérieure M1/ (Figs 5.2.8 et 5.2.9) – Les modifications principales apparaissent sur les faces linguale, mésiale et vestibulaire : renflement de l'hypocone en direction linguo-distale, développement du cingulum et du protocone, inclinaison de la face mésiale, renflement du parastyle, du paracone et du métacone et accentuation de l'inflexion entre ces deux cuspides (Fig. 5.2.8). La face distale ne semble pas être sujette à de fortes modifications.

L'axe PC1 représente la variabilité du parastyle (Fig. 5.2.9). Celui-ci semble devenir de plus en plus pointu au cours du temps, donnant à la dent un aspect plus ovoïde, mais aucune différenciation significative n'est révélée par l'ANOVA ((Fig. 5.2.6 D). Sur l'axe PC2, on observe l'évolution de la partie mésio-linguale de la dent correspondant à la partie mésiale du cingulum (Fig. 5.2.9). L'ANOVA indique de bonnes distinctions inter-spécifique et intra-spécifique sur cet axe. Ce caractère semble donc diagnostique. Au cours du temps, l'angle mésio-lingual de la dent semble s'ouvrir pour atteindre un maximum d'ouverture pour la couche 1A. L'ANOVA indique une différenciation significative (Fig. 5.2.1 D) de la couche 3 qui se rapproche fortement d'*U. deningeri* (angle sub-orthogonal), des couches 5 et 4A (angle moyennement ouvert) et des couches 1B et 1A (angle ouvert). L'axe PC3 signale une évolution du renflement de l'hypocone et de la partie linguo-distale du cingulum (Fig. 5.2.9). Néanmoins, ce caractère ne montre pas de tendance particulière (Fig. 5.2.1 D). Au niveau intra-spécifique, la couche 3 (renflement important) et de la couche 1A (renflement moyen).

Deuxième molaire supérieure M2/ (Figs. 5.2.12 et 5.2.13) – Les modifications affectant cette dent s'effectuent principalement sur la face vestibulaire au niveau du talon et de la face linguale : renflement du métacone, du métastyle, inclinaison du talon, renflement du cingulum distal en direction linguale et du posthypocone et renflement du cingulum lingual (Fig. 5.2.12).

L'axe PC1 reflète les modifications du talon et du cingulum distal, passant progressivement d'une orientation vestibulaire à linguale (Fig. 5.2.13). L'ANOVA ne montre cependant pas de différenciation significative (Fig. 5.2.10 D). L'axe PC2 correspond au renflement de la partie mésio-vestibulaire de la dent (Fig. 5.2.13) mais ces modifications ne sont pas significatives (Fig. 5.2.10 D). Sur l'axe PC3, on assiste plutôt aux modifications du métastyle et de la face linguale (Fig. 5.2.13), mais sans qu'aucune tendance ne soit nettement affirmée. L'ANOVA indique une différenciation significative de la couche 3 (face linguale et métastyle renflés) sur cet axe.

Troisième molaire inférieure M/3 (Figs. 5.2.16 et 5.2.17) – Les changements morphologiques affectant les contours s'opèrent sur l'ensemble des faces de la dent et sur son aspect global : aspect plus ou moins ovoïde, renflement du protoconide et de l'hypoconide et accentuation de l'inflexion entre ces deux cuspides, développement de l'extrémité du talonide, renflement de la région de l'entoconide, inclinaison de la face linguale, renflement du métaconide et inclinaison de la face mésio-linguale (Fig. 5.2.16).

L'axe PC1 reflète l'aspect général de la dent (Fig. 5.2.17). L'ANOVA indique une différenciation significative entre *U. deningeri* et *U. spelaeus* (Fig. 5.2.14 D) selon un gradient « sub-globulaire » à « ovoïde ». Chez *U. spelaeus*, ce même caractère permet également de différencier les groupes constitués des couches des 5 et 4A (forme sub-globulaire) et des couches 3, 1B et 1A (forme plus ovoïde) (Fig. 5.2.14 D). Cet axe semble être également lié à d'autres modifications morphologiques telles que le redressement de la face linguale par le renflement de la région de l'entoconide ainsi qu'un redressement de la face mésiale. Sur l'axe PC2 apparaissent des modifications affectant principalement la face vestibulaire selon une tendance au renflement de plus en plus prononcée de l'hypoconide et du protoconide ainsi que l'accentuation de l'inflexion entre ces deux cuspides (Fig. 5.2.17). Une fois encore, les taxa spéléens se différencient particulièrement bien sur cet axe (Fig. 5.2.14 D). La tendance morphologique semble relativement régulière chez *U. spelaeus* et l'ANOVA révèle également une différenciation significative de la couche 5 et de la couche 1A (Fig. 5.2.14 D). L'axe PC3 semble principalement lié au développement de la région de

l'entoconide et correspond à l'inclinaison de la face linguo-distale (Fig. 5.2.17) mais ne permet pas de distinctions intra- et inter-spécifiques (Fig. 5.2.14 D).

Quatrième molaire inférieure P/4 (Figs. 5.2.21 et 5.2.22) – Les changements morphologiques s'opèrent sur toutes les faces, influençant l'aspect plus ou moins symétrique et ovoïde de la dent : renflement du paraconide en direction mésio-linguale, renflement du protoconide accentuant la concavité de la face vestibulaire, développement de l'hypoconide et du cingulum en position distale, développement du paraconide et du métaconide et accentuation de l'inflexion entre ces deux cuspides (Fig. 5.2.21).

L'axe PC1 semble principalement refléter le développement de la face vestibulaire (Fig. 5.2.22). Par le développement du protoconide et de l'hypoconide, la concavité de celleci s'accentue entre *U. deningeri* et *U. spelaeus*. Une différenciation significative est effectivement signalée sur cet axe par l'ANOVA entre les taxa spéléens uniquement (Fig. 5.2.18 D), indiquant qu'*U. arctos* se rapproche morphologiquement d'*U. deningeri*. La concavité de la face vestibulaire semble donc être un trait morphologique diagnostique pour distinguer les taxa spéléens uniquement. Il existe une légère tendance chez *U. spelaeus* (renflement du protoconide) mais aucune couche ne se distingue significativement. L'axe PC2 indique un élargissement général de la dent et un aspect de plus en plus globulaire (Fig. 5.2.22). L'évolution de ce caractère semble être assez régulière au cours du temps, bien qu'elle soit non significative (Fig. 5.2.18 D). Les modifications apparaissant sur l'axe PC3 concernent la partie linguo-distale de la dent, soit le cingulum distal (Fig. 5.2.22). Celui-ci décrit un angle de plus en plus orthogonal en fonction du temps. Cependant, les modifications de ce caractère ne sont pas significatives (Fig. 5.2.18 D).

Quatrième molaire supérieure P4/ (Figs. 5.2.25 et 5.2.26) – Les principales modifications affectant le contour de la P4/ apparaissent sur l'ensemble des faces de la dent et modifient profondément sa forme globale : longueur relative du protocone, degré d'inclinaison de la face mésio-linguale, accentuation de l'inflexion entre le deutérocone et le protocone, arrondi plus ou moins obtus du deutérocone, renflement du cingulum en position distale et convexité vestibulaire entre le métacone et le protocone (Fig. 5.2.25).

L'axe PC1 correspond à un gradient d'élongation et d'élargissement relatif du protocone au cours du temps provoquant une perte de la symétrie d'axe linguo-vestibulaire et une horizontalité de plus en plus prononcée de la face mésio-linguale de la dent (Fig. 5.2.26). Aux vues des résultats de l'ANOVA (Fig. 5.2.23 D), ces modifications semblent

diagnostiques. Chez *U. spelaeus*, l'évolution est relativement régulière jusqu'à la couche 3 (augmentation relative du protocone) puis la tendance s'inverse légèrement jusqu'à la couche 1A (régression du protocone). L'axe PC2 reflète la forme plus ou moins obtuse de l'extrémité linguale du deutérocone (Fig. 5.2.26), mais on n'observe ni tendance ni différenciation significative (Fig. 5.2.23 D). L'axe PC3 indique plutôt une modification de la partie distale de la dent correspondant au cingulum (Fig. 5.2.26), mais là encore non significative sur cet axe (Fig. 5.2.23 D).

Ainsi, au sein de la séquence de Scladina, seuls quelques caractères morphologiques semblent suivre une tendance évolutive dès *U. deningeri* (caractères diagnostiques), et que l'on peut par conséquent polariser. D'autres caractères non diagnostiques montrent plutôt des fluctuations morphologiques dont on ne peut définir la polarité (Tab. 5.2.2).

On remarque également que la variabilité morphologique est assez similaire chez *U. deningeri* et *U. spelaeus*. En revanche, leur évolution au cours du temps chez *U. spelaeus* diffère selon l'élément dentaire considéré. La variabilité semble plutôt augmenter pour la M2/, diminuer pour les M/1, P/4 et P4/, se stabiliser pour la M/3. Pour la M1/, on n'observe pas de tendance particulière.

En ne considérant que les axes de forme significatifs, on observe pour la M/1 une augmentation de la variabilité de la couche 4A à 3, suivie d'une diminution jusqu'à la couche 1B pour les axes PC2 et PC3. Pour la M1/, les axes PC2 et PC3 indiquent une augmentation de la variabilité morphologique entre la couche 4A et la couche 3 et une diminution entre les couches 1B et 1A. Pour la M2/, la variabilité de l'axe PC3 augmente jusqu'à la couche 1B puis diminue vers la couche 1A. La variabilité morphologique représentée par les axes PC1 et PC2 de la M/3 indiquent plutôt une stabilisation générale de la forme. Pour la P/4, la variabilité de forme sur l'axe PC1 augmente des couches 5 à 4A puis diminue jusqu'à la couche 1A. Enfin, pour la P4/, l'axe PC1 enregistre une diminution de la variabilité morphologique jusqu'à la couche 3 suivie d'une augmentation jusqu'à la couche 1B pour ensuite diminuer au sein de la couche 1A.

Les modifications de taille et de forme sont-elles corrélées ? – Dans un premier temps, les coefficients de Pearson *r* calculés à partir des variables de taille et de forme indiquent de très fortes corrélations entre les variables de taille et s'observent souvent entre la longueur et le périmètre ($r\sim0.9$; p<0.001***), comme dans le cas de la M/1 (Figs. 5.2.1 C et 5.2.2) et de la

P/4 (Fig. 5.2.18 C et 5.2.19). De plus, il existe au moins une corrélation significative entre les variables de taille et les variables de forme. Les corrélations taille/forme les plus significatives s'observent avec la M/1 sur l'axe PC3 ($p < 0,001^{***}$; Fig. 5.2.1 C), la M/3 sur l'axe PC1 ($p < 0,001^{***}$; Fig. 5.2.14 C), la P/4 sur l'axe PC3 ($p < 0,001^{***}$; Fig. 5.2.18 C) et la P4/ sur l'axe PC1 ($p < 0,001^{***}$; Fig. 5.2.23 C). En revanche, de nombreux axes de forme ne se corrèlent avec aucune variable de taille.

Chez *U. spelaeus*, les modifications de taille et de forme au cours du temps n'apparaissent pas nécessairement de manière synchrone (découplage de la taille et de la forme). En effet, on observe à plusieurs reprises une modification de la taille seule. A l'inverse, il apparaît que la forme peut également se modifier indépendamment de la taille.

Si ces deux paramètres évoluent en même temps, alors un couplage taille/forme apparaît, ce qui signifie que l'investissement évolutif s'effectue à la fois dans la taille (*i. e.* augmentation des dimensions de la surface occlusale) et dans la forme (*i. e.* modifications d'un caractère morphologique). Lorsque la polarité des caractères peut se déterminer, on peut définir si le couplage entre l'évolution de la taille et de la forme est parallèle (même polarité) ou non (polarités contraires).

Lorsqu'un découplage apparaît, on observe alors un investissement évolutif soit dans la taille seule, soit dans la forme seule. Lorsqu'aucun de ces paramètres n'évolue, l'investissement nul conduit alors à une stabilisation de la taille et de la forme.

En ne considérant que les axes de forme montrant des fluctuations intra-spécifiques significatives (soit pour les molaires uniquement), observons quels sont les mécanismes en couplage et en découplage (Tab. 5.2.3) :

M/1 (Tab. 5.2.3) – <u>Taille / Face linguale (PC2) :</u>

Les fluctuations ne peuvent pas être polarisées. On observe un découplage entre la couche 6A et la couche 5 (augmentation de la taille seule) puis un couplage taille/forme entre les couches 5 et 4A, un découplage entre les couches 4A et 3 (augmentation de la taille) et enfin un couplage taille/forme entre la couche 3 et la couche 1A.

M1/ (Tab. 5.2.3) – Taille / Angle mésio-distal et partie mésiale du cingulum (PC2) :

Les modifications de la forme peuvent être polarisées. La forme et la taille sont stables entre les couches 5 et 4A. Puis les deux paramètres évoluent ensemble de la couche 4A à 3, mais de manière non parallèle puisque la taille augmente et la forme semble acquérir un état plus archaïque. Entre la couche 4A et 1B, le mécanisme s'inverse puisque la taille diminue mais la forme semble acquérir un état plus évolué. Enfin, les deux paramètres se stabilisent entre les couches 1B et 1A.

Taille / Hypocone et partie distale du cingulum (PC3) :

Les modifications de forme ne peuvent pas être polarisées. Un découplage apparaît d'abord entre la couche 5 et la couche 4A (changement de forme seule), puis les deux paramètres se couplent entre les couches 4A et 1B. Enfin, la taille ne change plus et on observe un découplage entre les couches 1B et 1A (seule la forme change).

M2/ (Tab. 5.2.3) – <u>Taille / Métastyle et face linguale (PC3) :</u>

Les modifications morphologiques ne peuvent pas être polarisées. On observe un premier découplage entre les couches 5 et 4A (augmentation de la taille seule) puis un deuxième découplage entre les couches 4A et 3 (modification de la forme seule) qui se poursuit jusqu'à la couche 1B et enfin une stabilisation des deux paramètres entre la couche 1B et la couche 1A.

M/3 (Tab. 5.2.3) – Taille / Forme globale et faces linguale et mésiale (PC1) :

Ces modifications peuvent être polarisées. Le processus débute par une stabilisation de la taille et de la forme entre les couches 5 et 4A. Puis, les deux paramètres évoluent en même temps entre les couches 4A et 3, dans le même sens évolutif (augmentation de la taille et acquisition d'un état morphologique évolué). Enfin, on observe un découplage entre la couche 3 et la couche 1B (seule la taille augmente) et les deux paramètres se stabilisent à la fin de la séquence.

Taille / Face vestibulaire (PC2) :

Ces modifications de forme peuvent également être polarisées. On observe un premier découplage entre les couches 5 et 4A (acquisition d'un caractère évolué uniquement) puis seule la taille augmente entre les couches 4A et 1B. Enfin, on observe un dernier découplage entre les couches 1B et 1A, mais cette fois selon une modification de forme.

Ainsi, l'investissement préférentiel dans la taille ou dans la forme varie selon l'élément dentaire considéré. La forme de la face linguale de la M/1 semble se modifier par àcoups, toujours après une modification de la taille seule. L'évolution de l'angle mésio-lingual et le la partie mésiale du cingulum de la M1/ se corrèle toujours avec une modification de la taille, et en particulier avec une augmentation de la hauteur de la couronne. De plus, leur évolution n'est pas parallèle, ce qui signifie que le retour à une morphologie plus archaïque s'accompagne d'une forte augmentation de la taille, et inversement. L'évolution de l'hypocone et de la partie distale du cingulum de la M1/ ne s'accompagne pas nécessairement d'un changement dans les dimensions. L'évolution du métastyle et de la face linguale de la M2/ ne s'accompagne jamais d'une modification de la taille. Les modifications affectant l'aspect global de la M/3 et les faces linguale et mésiale s'effectuent toujours en couplage avec une modification de la taille. De plus, l'acquisition de caractères évolués pour ce même élément dentaire semble s'accompagner d'une augmentation des dimensions. Enfin, l'évolution de sa face vestibulaire n'implique jamais une évolution de la taille.

- Discussion et conclusions de la partie 5.2 -

Caractères morphométriques et morphologiques et éléments dentaires diagnostiques – Bien que son interprétation soit encore sujette à de nombreux débats, l'observation d'une augmentation générale des dimensions des dents jugales entre *U. deningeri* et *U. spelaeus* est un fait connu, et avec lequel nos données sont relativement bien en cohérence.

En considérant les valeurs moyennes, toutes montrent effectivement une expansion générale de la surface occlusale selon les deux axes mésio-distal et linguo-vestibulaire. Cependant, cette expansion n'affecte pas les deux axes avec la même intensité en fonction des éléments dentaires considérés. Les taux d'augmentation les plus élevés s'observent souvent selon l'axe mésio-distal, correspondant à un allongement de la dent.

Néanmoins, l'augmentation de la taille n'est pas significative pour toutes les variables et tous les éléments dentaires (Tab. 5.2.1). Dans l'ensemble, les faibles niveaux de significativité indiquent que, statistiquement et pour les ursidés de Sous-Scladina et Scladina, l'efficacité diagnostique des dimensions issues de la morphométrie traditionnelle est en réalité limitée. La longueur semble être effectivement la variable de taille la plus diagnostique pour discriminer *U. deningeri* et *U. spelaeus*. La largeur semble être beaucoup moins efficace mais permet cependant de différencier *U. spelaeus* et *U. arctos* archaïque. La hauteur de la couronne ne semble pas du tout diagnostique au niveau inter-spécifique. Le périmètre semble intéressant à étudier car il est le seul à pouvoir différencier les M/3 d'*U. deningeri* et d'*U. spelaeus*.

Parmi les éléments dentaires, la M/1 offre le plus d'efficacité pour discriminer *U. deningeri* d'*U. spelaeus* grâce à sa longueur, sa largeur mésiale, sa largeur distale et son périmètre. A l'inverse, les dents les plus distales (M2/ et M/3) semblent moins diagnostiques

(Tab. 5.2.1). Sur la base de la seule P/4 disponible, *U. arctos* archaïque montre des dimensions singulières, puisqu'elle semble très allongée et étroite. Sa largeur la rapproche d'*U. deningeri* tandis que son périmètre la rapproche plutôt d'*U. spelaeus*.

L'analyse des contours révèle l'existence d'un ou plusieurs traits morphologiques diagnostiques, et donc situés en périphérie des éléments dentaires (Tab. 5.2.2). Ceux-ci affectent la forme globale ou une partie seulement du contour. Le cas de la M/3 est particulièrement intéressant. Par sa taille, elle ne permet pas de bien distinguer *U. deningeri* et *U. spelaeus* (Tab. 5.2.1). A l'inverse, sa forme se révèle être un bon élément de détermination inter-spécifique (Tab. 5.2.2). La M2/ se révèle être non diagnostique à la fois par la taille et par la forme.

Caractérisation des ursidés de Sous-Scladina et implications – Sur la seule base des éléments dentaires, quelques variables de taille permettent de différencier les ursidés de Sous-Scladina et de Scladina de manière significative. Ces caractères morphométriques diagnostiques indiquent que l'*U. deningeri* de Sous-Scladina est de dimension plus réduite que l'*U. spelaeus de* Scladina (longueur, largeurs, périmètre de la M/1, longueur et périmètre de la M1/...).

A l'inverse, de nombreuses variables de taille non diagnostiques (largeur de la M1/, largeur de la P/4, hauteur de la couronne de tous les éléments dentaires...) indiquent une proximité morphométrique entre ces deux ursidés.

En comparant les couches sommitales de Sous-Scladina et les couches basales de Scladina, *U. deningeri* montre même parfois des dimensions légèrement supérieures à *U. spelaeus* (longueur, largeurs et périmètre de la M/1 et de la P4/...), et ce même en comparant les valeurs maximales et minimales (longueur et périmètre de la P4/...). Ces dernières observations semblent difficiles à expliquer par le seul effet d'un dimorphisme sexuel et tendent à réellement considérer l'ursidé de Sous-Scladina comme un *U. deningeri* de grandes dimensions et donc probablement déjà très engagé dans la lignée spéléenne. Ces observations sont en accord avec les conclusions de SIMONET (1992), qui attribua a l'ursidé de Sous-Scladina la nomenclature ouverte *U. cf. spelaeus*, trahissant à la fois des affinités avec un ours des cavernes typique et la rétention de caractères archaïques. Ce même constat a également été fait à Biache-Saint-Vaast (AUGUSTE 1995a), où *U. deningeri* d'âge saalien (SIM 7 ; 230 ka environ) présente des dimensions très importantes.

Cependant, l'évolution des variables de taille au sein des deux séquences semble parfois suivre des tendances nettement différentes, voire même contradictoires (nette diminution à Sous-Scladina et nette augmentation à Scladina) pour la P/4 et la M/1. En admettant une augmentation progressive des valeurs au sein de la lignée spéléenne, une simple corrélation entre les deux séquences semble donc difficile à établir.

De plus, l'analyse des contours révèle de nettes différences de forme entre les ursidés de Sous-Scladina et de Scladina pour l'ensemble des éléments dentaires, à l'exclusion de la M2/. Morphologiquement, ces deux ursidés sont donc différents, même en considérant les ursidés les plus basaux de Scladina. Morphologiquement, il semble donc peu envisageable de corréler simplement ces deux séquences entre elles. Cela pourrait s'expliquer par 1) une origine évolutive différente (deux lignées spéléennes ?) et/ou 2) un âge plus ancien pour la séquence de Sous-Scladina. En effet, l'existence d'un hiatus stratigraphique dans la partie sommitale de Sous-Scladina, révélée par les analyses sédimentaires, pourrait tout à fait expliquer nos difficultés de corrélation. Par conséquent, un âge anté-éemien pour la séquence de Sous-Scladina semblerait tout à fait envisageable.

Processus micro-évolutifs chez les ursidés de Scladina – Bien qu'elle soit incomplète (couches 4B et 2 stériles), la séquence de Scladina constitue une base de travail intéressante dans l'étude des modalités et des rythmes micro-évolutifs chez l'ours des cavernes. L'analyse des contours a permis de révéler et de quantifier des différences morphologiques au niveau intra-spécifique. Ces changements de forme concernent parfois l'aspect global de la dent (*i. e.* la globularité), parfois une face entière (*i. e.* la face linguale) et parfois une portion seulement du contour (*i. e.* la partie distale du cingulum). Leur modification semble difficile, voire impossible à quantifier par le biais d'une analyse morphométrique traditionnelle et l'analyse des contours semble donc constituer un outil pertinent pour compléter ces analyses.

Chaque élément dentaire semble évoluer de manière indépendante et semble par conséquent soumis à des forces évolutives différentes. Au sein d'un même élément dentaire, les caractères morphologiques semblent également évoluer de manière indépendante. Certains traits du contour suivent une tendance plus ou moins subtile de la base au sommet de la séquence. D'autres ne montrent pas de tendance particulière et évoluent de manière très fluctuante. De plus, la forme et la taille semblent parfois évoluer de manière synchrone (couplage taille/forme), et parfois en découplage mettant en évidence des différences d'investissement évolutif. De tels changement dans les modalités évolutives ont déjà été

observées chez d'autres mammifères, en particulier chez les rongeurs (RENAUD *et al.* 1996 ; RENAUD 1997).

Ainsi, les mécanismes micro-évolutifs des éléments dentaires chez les ursidés de Scladina montrent un très haut degré de complexité. Leur synthétisation, par l'utilisation de moyennes de groupe notamment, est nécessaire, mais conduit inévitablement à une simplification très réductrice de ces processus.

L'analyse de la taille et de sa variabilité montre globalement une augmentation généralisée des dimensions depuis les couches les plus basales jusqu'aux couches les plus sommitales de la séquence. Cette expansion de la surface occlusale semble se coupler à une augmentation de la variabilité de la taille. Cependant, la M1/ montre des maxima en milieu de séquence (couche 3). De même, les plus importantes hauteurs de couronne s'observent souvent au sein de la couche 3 (M/1, M1/). De plus, la tendance générale à l'augmentation des dimensions ne s'effectue pas de manière linéaire mais selon des rythmes variables. On observe des périodes d'augmentation progressive, de stabilisation, de brusque augmentation ou encore de diminution. L'analyse de la taille semble indiquer l'existence d'évènements majeurs entre chaque unité stratigraphique, en particulier entre les couches 4A et 5 et entre les couches 1B et 1A. De la couche 4A à la couche 1B, on observe souvent une période de stagnation, voire de diminution des valeurs.

Au niveau de la forme, les principales modifications semblent également particulièrement nombreuses au passage des couches 4A-3 et 3-1B et sont souvent couplées à une modification des dimensions. En terme de variabilité morphologique, de profondes modifications apparaissent également de manière récurrente entre les couches 4A et 3 et entre les couches 3 et 1B.

Interprétations de la diversité morphologique au sein de Scladina et implications – Toutes les limites de couches se traduisent dans nos jeux de données par de nombreuses modifications morphologiques significatives, souvent couplées à d'importants changements dans les dimensions (Fig. 5.2.27). On sait que les éléments dentaires de l'ours des cavernes se modifient au cours du Pléistocène supérieur selon une augmentation de la taille individuelle et une complexité croissante des schémas dentaires (apparition et multiplication de cuspides secondaires, multiplication de piliers et rides d'émail...). L'analyse des contours a permis de démontrer que, indépendamment de la taille individuelle, certains caractères dentaires se modifient également. L'analyse morphométrique traditionnelle ne permet généralement pas de quantifier ces phénomènes évolutifs.

Par le biais des contours reconstruits, nous avons pu préciser lesquels de ces caractères se modifient significativement. Dans l'ensemble, leur évolution semble conduire à une augmentation de la complexité du contour (*i. e.* renflements, accentuation de l'inflexion entre deux cuspides, contours sinusoïdaux) et par conséquent à une augmentation de l'efficacité occlusale, en accord avec l'augmentation du relief occlusal.

Cependant, de nombreux caractères évoluent de manière fluctuante au cours du temps. Pour les caractères dont la polarité peut s'établir, leur modification conduit parfois vers un état plus archaïque. De plus, d'autres caractères ne semblent pas pouvoir se polariser. Après avoir vérifié que ces changements morphologiques ne reflétaient pas un biais dû à la latéralité ou aux effets d'usure dentaire (*cf.* Partie 1), nous pouvons tenter d'expliquer ces fluctuations par l'existence de populations d'ursidés aux morphologies différentes (lignées évolutives différentes) et/ou par une réponse aux changements paléoenvironnementaux au cours de la séquence.

Jusqu'à récemment, le modèle de la lignée spéléenne était relativement simple : une lignée unique était à l'origine de toutes les populations d'ours des cavernes en Eurasie. La découverte de nouveaux gisements en Asie, l'étude des forme naines en contexte alpin d'Europe Centrale et l'avènement de la génétique ont permis de dresser un portrait phylogénétique en réalité beaucoup plus complexe, et toujours discuté. On sait de plus que des populations génétiquement différenciées (*via* ADNmt) cohabitaient volontiers en Europe et parfois même au sein d'une même grotte. La grotte de Scladina en est une parfaite illustration (ORLANDO *et al.* 2002).

L'existence d'au moins quatre haplogroupes (A, B, C et D) est attestée en Europe au Pléistocène supérieur (HOFREITER *et al.* 2001 ; KÜHN *et al.* 2001). A Scladina, trois d'entre eux ont été retrouvés (HÄNNI *et al.* 1994 ; LOREILLE *et al* 2001 ; ORLANDO *et al.* 2002) (Fig. 3.3.13). L'haplogroupe A a été reconnu dans les couches 4A et 1A de Scladina, mais également en France méridionale (Azé, la Grotte Merveilleuse et la grotte Prélétang) et en Italie (Conturines). L'haplogroupe B, très largement distribué en Europe, de l'Espagne (Cova-Linarès) à la Slovénie (Mokrav), se retrouve dans les couches 5, 4A, 1A et 1B de Scladina. Il semblerait que l'haplogroupe D ne se retrouve qu'au sein de la couche 5 et se cantonne plutôt à l'Europe Centrale, de l'Autriche (Nixloch) jusqu'en Croatie (Vindija). Ainsi, la couche 5 renferme au minimum les haplogroupes B et D. Les couches 4A et 1A

attestent de la coexistence des haplogroupes A et B et la couche 1B révèle seulement l'existence de l'haplogroupe B.

Si la variabilité génétique explique à elle seule la variabilité morphologique des éléments dentaires, nous devrions théoriquement retrouver deux groupes d'individus au sein des couches 5, 4A et 1A. Or, en appliquant des Classifications Ascendantes Hiérarchiques sur nos jeux de données (taille et forme), aucune distribution bimodale n'apparaît nettement. De plus, les couches 4A et 1A possédant les mêmes pools génétiques (haplogroupes A et B), leurs moyennes sur les axes de forme devraient théoriquement ne pas montrer de différences trop importantes (en supposant bien-sûr des proportions similaires entre les deux groupes d'individus). La couche 5, avec son haplogroupe D, devrait par contre se distinguer du groupe 4A-1A. Nos données ne montrent pas de distribution de cette sorte. Enfin, il n'est pas certain que les gènes exploités pour l'analyse codent exactement pour les caractères phénotypiques dentaires. Il reste évident que les relations entre le génotype et le phénotype sont plus complexes et ne peuvent se résumer qu'à nos simples suppositions. Néanmoins, il semble que la diversité au niveau génétique ne peut donc pas expliquer à elle seule les contrastes de forme observés.

La deuxième source probable de variabilité est la fluctuation des paramètres environnementaux. La séquence de Scladina enregistre au moins la première moitié du dernier cycle glaciaire (SIM $5/4 \rightarrow$ SIM 3) (Fig. 3.3.6). On assiste donc à une dégradation généralisée du climat de la base au sommet de la séquence. De plus, les unités stratigraphiques de Scladina enregistrent des épisodes de refroidissement plus soutenus et de radoucissement importants (*cf.* CHAPITRE III pages 62 à 66).

De la couche 6A (tempéré) à la couche 5 (moyennement froid), le contexte climatique se dégrade progressivement jusqu'à atteindre un climat clairement froid à la couche 4B (non représentée dans nos données car stérile). De manière assez soudaine, on assiste à la mise en place d'un climat très tempéré sur une période relativement courte au milieu de la couche 4A et entrecoupé par un court épisode plus froid. Ensuite, le paysage se dégrade à nouveau vers la fin de la couche 4A pour laisser place à une longue période d'instabilité climatique (couche 3), se traduisant par un important mélange de faune tempérée et froide. La palynologie et la susceptibilité magnétique indique d'une manière générale l'installation de conditions froides dans la majeure partie de la couche 3. Le climat redevient ensuite favorable du début à la fin de la couche 2 (non représentée). Un court épisode tempéré apparaît ensuite à la base de la couche 1B, suivi d'une dégradation progressive jusqu'à la fin de la séquence (couche 1A).

Pour la taille, nos données indiquent une augmentation généralisée des dimensions, se corrélant à la dégradation généralisée du climat. Nous allons vérifier si ce précepte est validé à plus petite échelle (Fig. 5.2.27). Pour la M/1, une augmentation de la taille (largeur mésiale en particulier) est effectivement observée entre la couche 6A et la couche 5 (tempéré \rightarrow moyennement froid). Une augmentation brutale des dimensions est ensuite mise en évidence au sein de la couche 4A (moyennement froid \rightarrow très tempéré). A priori, cette phase d'expansion de la surface occlusale ne semble donc pas se corréler avec une dégradation du climat, bien au contraire. En effet, la couche 4A est la phase la plus tempérée de la séquence.

Cependant, nos données présentent un hiatus stratigraphique qu'il est important de rappeler. En effet, la couche 4B fait défaut dans l'enregistrement, car stérile. Cette couche 4B correspond au paroxysme d'une longue et régulière dégradation climatique, débutant dès la fin de la couche 6A, tandis que les conditions très tempérées de la couche 4A semblent par contre se mettre en place très brutalement. L'augmentation apparente des valeurs au sein de la couche 4A pourrait donc finalement refléter une augmentation des dimensions jusqu'à la couche 4B (en accord avec la dégradation climatique). Le temps de réaction extrêmement réduit entre les mauvaises conditions environnementales de la couche 4B et la mise en place brutale d'un environnement tempéré pourrait expliquer la rétention de caractères primitifs.

Entre les couches 3 et 1B (instabilité climatique \rightarrow froid), les profils évolutifs sont très différents selon l'élément dentaire et la variable de taille considérés. Pour la longueur, la largeur et le périmètre, les valeurs augmentent très modérément, stagnent, voire diminuent légèrement tandis que le climat devient très instable, avec des occurrences tempérées au sein d'un climat globalement froid. L'instabilité climatique pourrait donc expliquer les différences dans les profils évolutifs et aurait pour impact une modération de l'augmentation des dimensions individuelles et de la diversité morphométrique. L'importante augmentation de la hauteur de la couronne (valeurs maximales de la séquence) au sein de la couche 3 pourrait aussi bien trahir une intensification de la dégradation climatique et/ou l'établissement d'une ou plusieurs autres populations d'ursidés, peut- être aux affinités écologiques différentes.

La stagnation des valeurs voire leur régression au passage des couches 3 et 1B semble bien se corréler avec le radoucissement prononcé du climat observé dans la couche 2 (non représentée dans notre analyse) et à la base de la couche 1B.

Enfin, l'augmentation enregistrée entre les couches 1B et 1A semble bien correspondre à la dégradation climatique finale. Ainsi, une corrélation entre les modifications de taille et les fluctuations du contexte paléoenvironnemental semble pouvoir exister. Cependant, notons que certains éléments dentaires (M/3 et la M1/) s'éloignent de ce modèle

synthétique, peut-être en relation avec une acquisition des caractères en mosaïque. De plus, ces processus micro-évolutifs sont ici extrêmement simplifiés et il est certain que leur complexité réelle dépasse largement le modèle synthétique proposé.

Pour la forme, quelques tendances évolutives (Fig. 5.2.27) s'observent de la base au sommet de la séquence. (*i. e.* angle mésio-lingual/partie mésiale du cingulum et hypocone/partie distale du cingulum de la M1/; forme globale/faces linguale et mésiale et face vestibulaire de la M/3) et dont il est possible de déterminer la polarité (état primitif *vs* état évolué). Les modifications morphologiques conduisent pour la plupart à une complexification croissante du contour par le renflement de portions bien précises du contour (cuspides et cingulum). Cependant, ces tendances ne sont jamais tout à fait régulières et on observe à plusieurs reprises des retours vers des morphologies plus archaïques.

De la couche 6A à 5, la morphologie ne varie pas significativement : la face linguale de la M/1 reste sub-rectiligne. Puis, de la couche 5 à la couche 4A, les contours semblent se complexifier : la face linguale de la M/1 devient plus sinusoïdale ; l'hypocone et la partie distale du cingulum de la M1/ se développent ; la face vestibulaire de la M/3 devient très renflée et sinusoïdale. Puisque la couche 4A représente un épisode climatique très tempéré, nos données ne semblent pas réellement indiquer de corrélation entre l'augmentation de la complexité du contour et l'établissement de conditions défavorables. Comme pour la taille, l'absence de la couche 4B pourrait expliquer ce phénomène. Notons par contre que durant cette période, d'autres caractères ne se modifient pas : l'angle mésio-lingual de la M1/ reste moyennement ouvert et la partie mésiale de son cingulum reste inchangé ; le métastyle et la face linguale de la M2/ restent peu développés et la M/3 reste relativement globulaire.

Le passage de la couche 4A à la couche 3 (très tempéré \rightarrow instabilité climatique) est sujet à de très nombreux changements : l'angle mésio-lingual de la M1/ devient suborthogonal tandis que l'hypocone et la partie distale du cingulum se développent ; le métastyle et la face mésio-vestibulaire de la M2/ se développent ; la M/3 devient très ovoïde par le développement accentué du talonide. Même les caractères non significatifs de ces mêmes éléments dentaires et la morphologie des quatrièmes prémolaires évoluent singulièrement à ce niveau stratigraphique (*i. e.* le protocone de la P4/ atteint son maximum de développement). Nos données tendent donc à confirmer l'existence d'un évènement majeur perturbant à la fois la taille et la forme, correspondant peut-être à l'instabilité climatique de la couche 3 dans un contexte relativement froid. Durant cette période, la plupart des modifications de forme tendent à augmenter le niveau de complexité des contours, qui pourrait se corréler à l'instabilité du milieu. D'autres caractères restent inchangés et semblent conserver une morphologie complexe, tels que la face linguale de la M/1 sinusoïdale et la face vestibulaire de la M/3 très renflée.

Le passage de la couche 3 à la couche 1B est lui aussi marqué par d'importantes modifications morphologiques : la face linguale de la M/1 retourne à son état sub-rectiligne ; l'hypocone et la partie distale de la M1/ régressent et deviennent similaires à ceux de la couche 4A ; le métastyle et la face linguale de la M2/ régressent également. On assiste donc à des retours vers des états de caractères plus simples. La couche 1B semblerait donc soit enregistrer une période d'amélioration climatique, ce qui serait éventuellement en accord avec l'évolution de certaines variables de taille, soit traduire l'existence d'une population d'ursidés aux caractéristiques phénotypiques différentes. Seule la M1/ (angle mésio-lingual très ouvert) augmente en complexité, tandis que la M/3 reste inchangée et retient des caractères plus complexes.

Enfin, le passage entre les couches 1B et 1A s'accompagne 1) d'une légère augmentation de la complexité des contours pour les molaires antérieures (la face linguale de la M/1 devient très sinusoïdale et l'hypocone et la partie distale du cingulum de la M1/ se développent au maximum) et 2) d'une rétention de caractères morphologiques complexes (angle mésio-lingual et partie mésiale du cingulum très ouvert de la M1/; forme ovoïde et faces linguale et mésiale renflées de la M/3), en corrélation avec la dégradation du climat. Cependant, certains caractères semblent retenir des morphologies plus simples (métastyle et la face linguale de la M2/) ou retournent vers un état légèrement plus archaïque (face vestibulaire de la M/3).

Ainsi, les fluctuations morphométriques et morphologiques observées dans notre analyse semblent pouvoir en partie s'expliquer par les fluctuations du contexte paléoenvironnemental. Bien qu'attestée, l'existence de populations génétiquement différenciées ne peut pas être véritablement mise en évidence ici. Face aux évènements climatiques, les éléments dentaires semblent réagir aux forçages extérieurs selon des modalités variables, par un investissement de la taille et/ou un investissement de la forme apparaissant sur certains éléments dentaires et sur certaines parties de ceux-ci. La résolution étant fine (niveau populationnel), l'analyse des contours semble révéler des résultats inédits et met en évidence la complexité des processus micro-évolutifs dans l'acquisition des caractères dentaires chez *U. spelaeus*. Les résultats obtenus à ce niveau d'analyse semblent de bonne augure pour une application de la méthode à une résolution moins élevée (niveaux spécifique, inter-spécifique et générique).

5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels : collection du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

Notre but étant de tester une approche actualiste de l'écologie des ursidés fossiles, il est essentiel d'en définir un cadre actuel. Ainsi, cette seconde partie a pour principaux objectifs de caractériser la variabilité morphologique chez les représentants actuels d'ursidés. La variabilité de forme a été comparée à la variabilité de taille. Puis, après avoir interprété les axes de forme grâce aux contours reconstruits, l'élément dentaire le plus pertinent pour une confrontation avec les ursidés fossiles sera sélectionné.

<u>Comment se caractérise les variabilités de taille et de forme chez les ursidés actuels ?</u> <u>Quel est l'élément dentaire le plus approprié pour une approche actualiste de l'écologie de</u> <u>l'ours des cavernes ?</u>

Il existe huit espèces d'ursidés actuels, distribués au sein des genres Ailuropoda MILNE-EDWARDS, 1870, Tremarctos GERVAIS, 1955, Melursus MEYER, 1793, Helarctos HORSFIELD, 1825 et Ursus LINNAEUS, 1758 (cf. CHAPITRE III).

Les quatre premiers genres (Tab. 5.3.1) sont actuellement représentés par le panda géant *Ailuropoda melanoleuca* (DAVID, 1869), l'ours à lunettes *Tremarctos ornatus* (CUVIER, 1825), l'ours lippu *Melursus ursinus* (SHAW, 1791) et l'ours malais *Helarctos malayanus* (RAFFLES, 1821).

Au sein du genre *Ursus*, les quatre espèces actuelles considérées sont les suivantes (Tab. 5.3.1) : l'ours noir asiatique *Ursus thibetanus* CUVIER, 1823, l'ours noir américain *Ursus americanus* PALLAS, 1780, l'ours brun *Ursus arctos* LINNAEUS, 1758 et l'ours blanc *Ursus maritimus* PHIPPS 1774.

Pour certains ours bruns, l'attribution sub-spécifique a pu être précisée grâce aux informations fournies par le muséum. Ainsi, nous disposons de l'ours brun européen *Ursus arctos arctos* LINNAEUS, 1758, de l'ours brun de Syrie *Ursus arctos syriacus* HEMPRICH & EHRENBERG, 1828, de l'ours brun est-sibérien *U. arctos collaris* CUVIER & GOEFFROY, 1824 et du grizzly *U. arctos horribilis* ORD, 1815. Ceux dont l'attribution sub-spécifique n'est pas connue seront regroupés sous la désignation *Ursus arctos* ssp.

Les résultats ont été synthétisés et regroupés par élément dentaire : M/1 : Figs. 5.3.1 à 5.3.4 ; M1/ : Figs. 5.3.5. à Figs. 5.3.7 ; M2/ : Figs. 5.3.8 à 5.3.10 ; M/3 : Figs. 5.3.11 à 5.3.13 ;

P/4 : Figs. 5.3.14 à 5.3.16 et P4/ : Figs. 5.3.17 à 5.3.19. Pour chaque élément dentaire, les résultats sous présentés synthétiquement avec les résultats des statistiques élémentaires, les résultats des ACP, les corrélations calculées entre les variables de taille et de forme et les principaux résultats ANOVAs.

Les données ont été catégorisées en fonction des attributions générique, spécifique (au sein du genre *Ursus*) et sub-spécifique (au sein de l'espèce *U. arctos*). Afin de visualiser les relations morphologiques entre les individus et les groupes d'individus, les espaces de forme PC1 *vs* PC2 et PC1 *vs* PC3 ont été construits en fonction de ces catégories taxonomiques. Puis, les axes de forme ont été interprétés grâce aux contours moyens théoriques reconstruits.

Les données brutes sont disponibles au sein des tableaux 5.3.2 à 5.3.7.

Comment se caractérise la variabilité de taille chez les ursidés actuels ? – Au niveau générique, les statistiques élémentaires (Figs. 5.3.1 A ; 5.3.5 A ; 5.3.8 A ; 5.3.11 A ; 5.3.14 A et 5.3.17 A) montrent des différences de taille importantes entre *Ailuropoda, Tremarctos, Melursus, Helarctos* et *Ursus*. L'ensemble des ANOVAs réalisées sur les variables de taille indique effectivement des différences inter-génériques très significatives ($p < 0,001^{***}$; Figs. 5.3.1 D ; 5.3.5 D ; 5.3.8 D ; 5.3.11 D ; 5.3.14 D et 5.3.17 D), comme dans l'exemple de la M/1 (Fig. 5.3.2). Les éléments dentaires d'*Ailuropoda* se caractérisent par des dimensions particulièrement importantes. Il se différencie nettement des autres genres avec peu voire pas du tout de recouvrement (Fig. 5.3.2). A l'inverse, le groupe constitué d'*Helarctos*, de *Melursus* et de *Tremarctos* se caractérise par des éléments dentaires de dimensions particulièrement petites. Les ANOVAs révèlent une faible différenciation du plus petit représentant *Helarctos* ($p < 0,05^*$; Fig. 5.3.2). Seules la M2/ et la P/4 ne permettent pas de distinguer *Helarctos*, *Melursus* et *Tremarctos* (p > 0,05 NS). Enfin, le genre *Ursus* se distribue entre ces deux extrêmes, mais semble plus proche cependant du groupe *Helarctos – Melursus – Tremarctos* que du genre *Ailuropoda* (Fig. 5.3.2).

Au sein du genre *Ursus*, les ANOVAs indiquent des différences inter-spécifiques faiblement à très significatives (*Variabilité inter-spécifique : p < 0,05^* à p < 0,001^{***}; Figs. 5.3.1 D; 5.3.5 D; 5.3.8 D; 5.3.11 D; 5.3.14 D et 5.3.17 D). <i>U*. arctos, aux grandes dimensions, s'individualise du groupe *U. thibetanus – U. americanus – U. maritimus*, tous les trois de plus petites dimensions (Fig. 5.3.2). Les ANOVAs indiquent que la largeur est une variable de taille plus efficace que la longueur pour distinguer ces deux groupes de taille (Figs. 5.3.1 D; 5.3.5 D; 5.3.8 D; 5.3.11 D; 5.3.14 D et 5.3.17 D). Bien que les dimensions
des éléments dentaires d'*U. thibetanus*, d'*U. americanus* et d'*U. maritimus* soient dans l'ensemble très similaires (p>0,05 NS), il semble qu'*U. maritimus* se caractérise par des molaires légèrement plus petites. A l'inverse, ses quatrièmes prémolaires semblent légèrement plus grandes (Figs. 5.3.14 A et 5.3.17 A).

Au niveau sub-spécifique, les ANOVAs indiquent globalement des différences de taille faiblement à très significatives (*Variabilité sub-spécifique : p < 0.05^* à p < 0.001^{***}; Figs. 5.3.1 D ; 5.3.5 D ; 5.3.8 D ; 5.3.11 D ; 5.3.14 D et 5.3.17 D). L'efficacité pour une distinction sub-spécifique chez <i>U. arctos* par la taille varie selon l'élément dentaire et la variable de taille considérés. La M2/ et la P4/ semblent être les plus efficaces (Figs. 5.3.8 D et 5.3.17 D), tandis que la M/3 semble totalement inefficace (Fig. 5.3.11 D). Les ANOVAs reflètent principalement l'individualisation d'*U. arctos horribilis*, de plus grandes dimensions qu'*U. arctos arctos*, *U. arctos syriacus* et *U. arctos collaris* (Fig. 5.3.2). Une fois encore, cette distinction est plus nette lorsque l'on considère la largeur plutôt que la longueur (plus fortes significativités).

Les variables de taille sont toutes très fortement corrélées entre elles (*r* jusqu'à 0,99), en particulier pour la M/1 (Figs. 5.3.1 C et 5.3.2), la M/3 (Fig. 5.3.11 C), la P/4 (Fig. 5.3.14 C) et la P4/ (Fig. 5.3.17 C). Les corrélations calculées entre la longueur et la largeur pour la M1/ (Fig. 5.3.5 C) et la M2/ (Fig. 5.3.8 C) sont particulièrement faibles, mais s'expliquent par la seule distribution d'*Ailuropoda melanoleuca* qui s'écarte totalement de la droite de corrélation.

En raison des effectifs très peu équitables (près des trois quarts des individus sont attribués au genre *Ursus* et *U. arctos* constitue près de la moitié des effectifs totaux), il n'est pas réellement pertinent de discuter de la variabilité des dimensions. Cependant, il semble que les variabilités morphométriques observées chez *Ursus* et *U. arctos* soient particulièrement importantes (10%<*CV*<20% environ).

Comment se caractérise la variabilité de forme chez les ursidés actuels ? – Les trois premiers axes de forme PC1, PC2 et PC3 totalisent une variance supérieure à 60 % pour l'ensemble des éléments dentaires. Pour la M1/, la variance totale cumulée s'élève à 70 % (Fig. 5.3.5 B). Ces axes semblent donc suffisants pour donner une bonne représentativité du nuage de points. Les ANOVAs indiquent des différenciations significatives en fonction des affiliations générique, spécifique et sub-spécifique.

Pour l'ensemble des éléments dentaires, il existe au moins un axe de forme montrant des différences inter-génériques faiblement à très significatives (*Variabilité inter-générique :* p<0,05* à p<0,001***; Figs. 5.3.1 D ; 5.3.5 D ; 5.3.8 D ; 5.3.11 D ; 5.3.14 D et 5.3.17 D). Ces différences sont visibles sur les trois axes de forme pour la M1/ (*Variabilité inter-générique :* p<0,001***; Fig. 5.3.5 D) et pour la M2/ (*Variabilité inter-générique :* p<0,001***; Fig. 5.3.5 D) et pour la M2/ (*Variabilité inter-générique :* p<0,001*** sur PC1 et PC3 et p<0,001*** sur PC2 ; Fig. 5.3.8 D). Des différences intergénériques peuvent s'observer sur deux axes de forme pour la M/1 (*Variabilité inter-générique :* p<0,001*** sur PC1 et PC2 et p<0,05* sur PC3 ; Fig. 5.3.11 D), pour la M/3 (*Variabilité inter-générique :* p<0,001*** sur PC1 et PC2 et p<0,01*** sur PC2 et p<0,001**** sur PC2 ; Fig. 5.3.14 D). Enfin, pour la P4/, un seul axe permet de discriminer les genres (p<0,001****; Fig. 5.3.17 D).

Au niveau inter-spécifique, il existe pour chaque élément dentaire au moins un axe de forme permettant d'observer des différences morphologiques entre *U. thibetanus*, *U. americanus*, *U. maritimus* et *U. arctos*, à l'exclusion de la M/3 (*Variabilité inter-spécifique* p>0,05 NS; Fig. 5.3.11 D). Cette distinction inter-spécifique s'effectue sur les deux axes PC2 et PC3 pour la P4/ (*Variabilité inter-spécifique* p<0,01** et p<0,001**; Fig. 5.3.17 D), sur l'axe PC1 pour la M/1 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.1 D), sur l'axe PC2 pour la M2/ (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.8 D) et pour la P/4 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.8 D) et pour la P/4 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.8 D) et pour la P/4 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.8 D) et pour la P/4 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.8 D) et pour la P/4 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.8 D) et pour la P/4 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.8 D) et pour la P/4 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.8 D) et pour la P/4 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.8 D) et pour la P/4 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.8 D) et pour la P/4 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.8 D) et pour la P/4 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.8 D) et pour la P/4 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.8 D) et pour la P/4 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.8 D) et pour la P/4 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.8 D) et pour la P/4 (*Variabilité inter-spécifique* p<0,001***; Fig. 5.3.5 D).

Enfin, quelques axes de forme permettent également de différencier les sous-espèces chez *U. arctos*. Globalement, ce sont les mêmes axes que ceux permettant une distinction inter-spécifique, mais avec une significativité moins élevée. Cette distinction sub-spécifique s'effectue sur les deux axes PC2 et PC3 pour la P4/ (*Variabilité sub-spécifique p<0,01*** et p<0,05*; Fig. 5.3.17 D), sur l'axe PC1 pour la M/1 (*Variabilité sub-spécifique p<0,01***; Fig. 5.3.1 D), sur l'axe PC2 pour la M2/ (*Variabilité sub-spécifique p<0,05**; Fig. 5.3.8 D) et sur l'axe PC3 pour la M1/ (*Variabilité sub-spécifique p<0,01***; Fig. 5.3.5 D). Une fois de

plus, la forme de la M/3 ne permet pas de distinction sub-spécifique (*Variabilité sub-spécifique p>0,05 NS*; Fig. 5.3.11 D), en plus de la P/4 qui devient ici inefficace pour une distinction sub-spécifique (*Variabilité sub-spécifique p>0,05 NS*; Fig. 5.3.14 D).

La construction des espaces de forme PC1 *vs* PC2 et PC1 *vs* PC3 (Figs. 5.3.4 ; 5.3.7 ; 5.3.10 ; 5.3.13 ; 5.3.16 et 5.3.19) et leur interprétation grâce aux contours moyens reconstruits (Figs. 5.3.3 ; 5.3.6 ; 5.3.9 ; 5.3.12 ; 5.3.15 et 5.3.18) permettent de visualiser les similarités et les dissemblances réelles entre les groupes de forme. Seuls les axes de forme pertinents, c'est-à-dire montrant des différenciations significatives, seront considérés.

M/1 (Figs. 5.3.3 et 5.3.4) – Les axes PC1 et PC3 permettent d'observer des différences significatives inter-génériques (Fig. 5.3.1 D). Sur l'axe PC1 (Fig. 5.3.4 A), *Ailuropoda* se différencie principalement ($p<0,001^{***}$) des autres genres et s'oppose au genre *Ursus*. Aucune différence de forme significative ne s'observe en revanche entre les genres *Tremarctos*, *Melursus*, *Helarctos* et *Ursus* (p>0,05 NS ; Fig. 5.3.4 A). Sur l'axe PC3 (Fig. 5.3.4 A), on observe une opposition entre *Tremarctos* et *Helarctos* ($p<0,05^{*}$), tandis que les autres genres partagent de fortes affinités morphologiques (p>0,05 NS).

Au niveau spécifique, seul l'axe PC1 enregistre des différences inter-spécifiques (Fig. 5.3.1 D). Il existe sur cet axe une forte opposition morphologique entre *U. arctos* et *U. maritimus* ($p < 0,001^{***}$; Fig. 5.3.4 B). L'espèce *U. arctos* se distingue d'abord d'*U. americanus* ($p < 0,05^{*}$) puis d'*U. thibetanus* et enfin d'*U. maritimus* ($p < 0,001^{***}$).

Enfin, l'axe PC1 permet une discrimination sub-spécifique chez U. arctos (Fig. 5.3.1 D) puisque le groupe de forme U. arctos syriacus – d'U. arctos horribilis – U. arctos arctos s'oppose à U. arctos collaris ($p<0,01^{**}$; Fig. 5.3.4 C).

L'observation des contours reconstruits (Fig. 5.3.3) indique que l'axe PC1 est lié à des modifications affectant les faces linguales et vestibulaires de la dent par le renflement plus ou moins accentué des cuspides latérales du trigonide (métaconide et protoconide) et du talonide (entoconide et hypoconide) impliquant une concavité plus ou moins accentuée des faces linguale et vestibulaire. Celles-ci sont très concaves chez *Ailuropoda* et donnent à la dent une forme en 8. Puis, les faces linguales s'aplanissent chez *Tremarctos*, *Helarctos*, *Melursus*, *U. arctos syriacus*, *U. arctos horribilis* et *U. arctos arctos*. Le talonide, encore légèrement proéminent chez *U. americanus*, est presque sub-rectiligne chez *U. thibetanus*, *U. arctos collaris* et *U. maritimus*. Notons enfin les fortes corrélations (Fig. 5.3.1 C) entre l'axe de

forme PC1 et l'ensemble des variables de taille (r>0,71; $p<0,001^{***}$) indiquant que l'augmentation de la complexité du contour (faces sinusoïdales) se couple à une augmentation des dimensions absolues (expansion de la surface occlusale).

Sur l'axe PC3, l'opposition entre *Tremarctos* et *Helarctos* (Fig. 5.3.4) semble être plutôt liée à la forme du paraconide, très arrondi chez le premier et plutôt pointu chez le second (Fig. 5.3.3).

M1/ (Figs. 5.3.6 et 5.3.7) – Les trois axes de forme PC1, PC2 et PC3 permettent de visualiser des différences de forme inter-génériques très significatives (p<0,001***; Fig. 5.3.5 D). L'axe PC1 révèle principalement une forte opposition entre Ailuropoda et le groupe Tremarctos – Melursus – Helarctos – Ursus (Fig. 5.3.7 A), et en particulier Ailuropoda et Ursus (p<0,001***; Fig. 5.3.7 A). Sur l'axe PC2, Tremarctos s'oppose à Helarctos et Ailuropoda (p<0,001***; Fig. 5.3.7 A) tandis qu'Ursus et Melursus semblent partager des affinités morphologiques entre eux et avec les deux groupes précédemment décrits. L'axe PC3 oppose Ailuropoda et le groupe Tremarctos – Melursus – Helarctos – Ursus (p<0,001***; Fig. 5.3.7 A), ces derniers genres partageant donc de fortes affinités morphologiques entre eux. Notons cependant que cet axe PC3 oppose surtout Ailuropoda et Melursus.

L'axe PC3 est le seul à permettre une distinction inter-spécifique (Fig. 5.3.5 D). Les espèces *U. arctos*, *U. americanus* et *U. thibetanus* semblent relativement proches par la forme et s'opposent fortement à *U. maritimus* ($p < 0,001^{***}$; Fig. 5.3.7 B). Ce dernier semble cependant plus proche d'*U. arctos* que des autres espèces ($p < 0,01^{**}$; Fig. 5.3.7 B). B).

Au niveau sub-spécifique, l'axe PC3 (Fig. 5.3.5 D) permet surtout de différencier *U*. arctos collaris des autres sous-espèces (p < 0,01 **), ces dernières étant plutôt similaires entre elles (p > 0,05 NS; Fig. 5.3.7 C).

Les contours reconstruits (Fig. 5.3.6) indiquent que l'axe PC1 représente un gradient morphologique affectant la face vestibulaire de la dent, en particulier dans sa partie mésiale (paracone/parastyle). La face vestibulaire est très bombée et développée chez *Ailuropoda* (Fig. 5.3.6 A). Chez *Tremarctos* et *Helarctos*, elle est relativement concave, puis sub-rectiligne chez *Melursus* (Fig. 5.3.6). Enfin, elle est convexe chez *Ursus* pour atteindre un maximum de développement chez *U. maritimus* (Fig. 5.3.6).

L'axe PC2 semble plus difficile à interpréter. L'obliquité des distributions des individus dans l'espace de forme PC1 *vs* PC2 (Fig. 5.3.7) semblerait indiquer un lien étroit entre ces deux axes et les gradients morphologiques qu'ils représentent (face vestibulaire ?).

L'axe PC3 semble représenter des modifications affectant la face linguale, en particulier dans sa partie centrale (cingulum) (Fig. 5.3.6 et 5.3.7). Le contour est sub-rectiligne chez *Melursus*, *Helarctos* et *U. collaris*, puis il est plus développé chez *U. arctos* et *U. maritimus* pour atteindre ensuite un maximum de développement chez *Ailuropoda*.

Notons les fortes corrélations entre les axes de forme PC1 et PC3 et les variables de taille (Fig. 5.3.5 C) indiquant que le développement des faces vestibulaires et linguales se corrèlent à une expansion générale de la surface occlusale.

M2/ (Figs. 5.3.9 et 5.3.10) – Les trois axes PC1, PC2 et PC3 permettent d'observer de fortes différences de forme inter-génériques (Fig. 5.3.8 D). Sur l'axe PC1, Ailuropoda se distingue (Fig. 5.3.10 A) et s'oppose en particulier à Ursus (p<0,001***). Ursus se différencie de Tremarctos, Helarctos et Melursus (p<0,05*; Fig. 5.3.10 A). Sur l'axe PC2, Melursus s'individualise des autres genres (p<0,01**) et s'oppose en particulier à Tremarctos et Helarctos (Fig. 5.3.10 A). L'axe PC3 indique surtout une opposition entre Melursus et Ailuropoda (p<0,001***; Fig. 5.3.10 A).

Seul l'axe PC2 permet de distinguer des différences de forme inter-spécifiques chez U. arctos ($p < 0,001^{***}$; Fig. 5.3.8 D). On y observe deux groupes de forme U. arctos – U. americanus et U. thibetanus – U. maritimus (Fig. 5.3.10 B). L'axe PC2 met ainsi en opposition U. arctos et U. maritimus (Fig. 5.3.10 B).

Enfin, sur l'axe PC2, on observe des différences au niveau sub-spécifique (p < 0.05*; Fig. 5.3.8 D) avec principalement une opposition entre *U. arctos horribilis* et *U. arctos syriacus* (Fig. 5.3.10 C).

D'après les contours reconstruits, le gradient morphologique représenté par l'axe PC1 s'opère principalement au niveau de l'extrémité distale du talon, soit au niveau du cingulum distal (Fig. 5.3.9). Celui-ci est très large chez *Ailuropoda*, légèrement plus fin chez *Tremarctos*, *Melursus* et *Helarctos*, et enfin beaucoup plus pincé chez *Ursus*, en particulier chez *U. maritimus*. Ce gradient morphologique est fortement couplé à la taille (Fig. 5.3.8 C), et en particulier à la largeur (r>0,5***).

L'axe PC2 semble lié au renflement de la partie centrale de la face vestibulaire, soit au niveau du métastyle et du métacone (Fig. 5.3.9). Ces régions sont très proéminentes chez *U*.

maritimus, *U. thibetanus* et *Tremarctos* provoquant une brisure nette dans le contour, semblant plus effacée chez *Ursus* et *Ailuropoda* (Fig. 5.3.9). La face vestibulaire est enfin complètement redressée et sub-rectiligne chez *Melursus*. Cet axe de forme se couple assez bien à la longueur ($r>0,4^{**}$, Fig. 5.3.8 C).

Enfin, les modifications de forme sur l'axe PC3 semblent être liées à la partie mésiolinguale de la dent, en particulier au développement du cingulum lingual (Fig. 5.3.9). Celui-ci est très affirmé chez *Ailuropoda* et forme un angle orthogonal avec les faces mésiale et linguale. Cet angle s'adoucit chez *Tremarctos*, *Helarctos* et *Ursus* par une rétractation du cingulum et devient très ouvert chez *Melursus*. L'axe PC3 est fortement corrélé à l'ensemble des variables de taille (Fig. 5.3.8 C), et en particulier à la longueur ($r\sim0.5$; p<0.001***).

M/3 (Figs. 5.3.12 et 5.3.13) – Les ANOVAs révèlent des différences de forme intergénériques fortement significatives (p<0,001***; Fig. 5.3.11 D) sur les axes PC1 et PC2. Sur l'axe PC1, Ursus et Melursus forment un premier morphogroupe et se différencient d'un deuxième morphogroupe constitué d'Helarctos et de Tremarctos (Fig. 5.3.13 A). Ces deux groupes de forme se différencient ensuite d'Ailuropoda. Ce dernier s'oppose ainsi à au genre Ursus (Fig. 5.3.13 A). Sur l'axe PC2, Helarctos et Melursus se différencient de Tremarctos et d'Ailuropoda, tandis qu'Ursus se distribue entre ces deux morphogroupes (Fig. 5.3.13 A). Cet axe oppose surtout Helarctos et Ailuropoda (Fig. 5.3.13 A).

Les ANOVAs n'indiquent aucune différence significative de forme au niveau subspécifique (p>0,05 NS; Fig. 5.3.11 D). Les espèces au sein du genre Ursus sont par conséquent très proches morphologiquement.

Enfin, l'axe PC2 est le seul à indiquer des différences de forme sub-spécifiques $(p<0,05^*;$ Fig. 5.3.11 D) car le groupe *U. arctos collaris – U. arctos syriacus* s'oppose à *U. arctos horribilis* (Fig. 5.3.13 C).

D'après les contours reconstruits, l'axe PC1 semble représenter un gradient de modifications affectant la face linguale de la dent (Fig. 5.3.12), en particulier dans sa partie distale (métaconide). Chez *Ailuropoda*, cette région est très proéminente. Ce bombement, encore assez présent chez *Helarctos* et *Tremarctos*, s'efface un peu plus chez *Melursus* et devient encore plus discret chez *Ursus*, en particulier chez *U. arctos arctos*. Notons que cet axe de forme ne se corrèle à aucune variable de taille (Fig. 5.3.11 C).

L'axe PC2 reflète des modifications affectant à la fois le talonide et la partie mésiale, plus ou moins développés dans le sens linguo-vestibulaire (Fig. 5.3.12). Chez *Helarctos*, le

développement de la partie distale est assez similaire à celui de la partie mésiale, donnant à la dent une forme discoïde. Chez *Melursus*, on voit également un développement assez équitable entre de ces deux parties, mais elle est de forme plus ovoïde. Puis, un développement plus prononcé de la partie mésiale et un pincement du talonide donnent une forme pyramidale chez *Ursus*, puis triangulaire chez *Tremarctos* et *Ailuropoda*. De plus, ce gradient morphologique se couple à une expansion générale de la surface occlusale (Fig . 5.3.11 C).

P/4 (Figs. 5.3.15 et 5.3.16) – Les axes PC2 et PC3 permettent d'observer des différences de forme inter-génériques (Fig. 5.3.14 D). Sur l'axe PC2, on observe une forte différenciation ($p < 0,001^{***}$) entre *Ailuropoda*, *Helarctos* et le groupe de forme *Tremarctos* – *Melursus* – *Ursus* (Fig. 5.3.16 A). Sur cet axe, il apparaît qu'*Ailuropoda* s'oppose principalement à *Helarctos*. L'axe PC3 indique surtout une forte opposition morphologique entre *Tremarctos* et *Melursus* ($p < 0,01^{**}$), les autres genres se distribuant entre ces deux extrêmes (Fig. 5.3.16 A).

Seul l'axe PC2 permet d'observer des différences inter-spécifiques chez *Ursus* (Fig. 5.3.14 D). *U. maritimus* s'oppose principalement à *U. arctos* ($p<0,01^{**}$; Fig. 5.3.16 B). Les espèces *U. americanus* et *U. thibetanus* semblent très similaires et semblent se rapprocher d'avantage d'*U. maritimus* par la forme que d'*U. arctos* (Fig. 5.3.16 A).

D'après les ANOVAs, aucun axe de forme n'est pertinent au niveau sub-spécifique (Fig. 5.3.14 D).

D'après les contours reconstruits (Fig. 5.3.15), l'axe PC2 peut s'interpréter par le développement des faces linguale et vestibulaire. Ces faces sont relativement rectilignes et convergentes chez *Ailuropoda* donnant à la dent une forme plutôt triangulaire (Fig. 5.3.15). Elles sont plutôt convexes chez *Ursus, Melursus* et *Tremarctos* et très bombées chez *Helarctos* (Fig. 5.3.15). Ce gradient morphologique semble se coupler aux variables de taille (Fig. 5.3.14 C), en particulier à la longueur (r>0,6; p<0,001***).

L'axe PC3 semble également lié au développement des faces linguales et vestibulaires (Fig. 5.3.15) mais débute par une forme losangique chez *Tremarctos* et évolue vers une forme très ovoïde chez *Ursus* et *Melursus*. Aucun couplage avec la taille n'est signalé (Fig. 5.3.14 C).

P4/ (Figs. 5.3.18 et 5.3.19) – Seul l'axe PC1 permet de distinguer des différences de forme inter-génériques significatives (p<0,001***; Fig. 5.3.17 D). Cet axe oppose *Helarctos* aux autres genres (Fig. 5.3.19 A)

Les axes PC2 et PC3 permettent d'observer des différences inter-spécifiques chez Ursus. Sur l'axe PC2, U. maritimus se différencie des autres espèces ($p<0,01^{**}$) en s'opposant en particulier à U. arctos (Fig. 5.3.19 B). Sur l'axe PC3, les deux groupes de forme U. thibetanus – U. americanus et U. arctos – U. maritimus se différencient ($p<0,001^{***}$) (Fig. 5.3.19 B), mettant en opposition U. thibetanus et U. maritimus (Fig. 5.3.19 B).

Sur les axes PC2 et PC3, les ANOVAs indiquent également des différences subspécifiques chez *U. arctos* (Fig. 5.3.17 D). Sur l'axe PC2, *U. arctos collaris* s'oppose aux autres sous-espèces ($p<0,01^{**}$; Fig. 5.3.19 C). Sur l'axe PC3, *U. arctos collaris* semble d'avantage se rapprocher morphologiquement d'*U. arctos arctos* ($p<0,05^{*}$; Fig. 5.3.19 C).

D'après les contours reconstruits (Fig. 5.3.18), l'axe PC1 semble lié à la longueur relative du protocone. Ce dernier, très peu développé chez *Helarctos*, est plus développé chez tous les autres taxa, en particulier chez *Ailuropoda*. Il s'agit également du seul axe de forme corrélé avec la taille (Fig. 5.3.17 C), en particulier avec la longueur ($r\sim0,3^*$).

L'axe de forme PC2 semble refléter le développement du deutérocone en direction linguale (Fig. 5.3.18). Il est très peu prononcé chez *U. maritimus*, moyennement prononcé chez *Ailuropoda* et *Helarctos* et devient très proéminent chez *U. americanus*, *U. thibetanus* et *U. arctos*.

Les modifications apparaissant sur l'axe PC3 sont plus délicates à préciser. Elles pourraient affecter la partie distale de la dent, au niveau du cingulum (Fig. 5.3.18), plutôt développée chez *U. americanus* et *U. thibetanus* et raccourcie chez *U. arctos*, et/ou se rapporter à la face vestibulaire, légèrement concave chez *U. americanus* et *U. thibetanus* et rectiligne chez *U. arctos*.

- Discussion et conclusions de la partie 5.3 -

Synthèse des résultats issus de la morphométrie traditionnelle – Par la taille uniquement, Ailuropoda se distingue totalement des autres genres, tant dans ses dimensions absolues que dans ses proportions relatives. Les genres *Tremarctos*, *Melursus* et *Helarctos* sont de petites dimensions et très proches morphométriquement. *Helarctos* est le plus petit des ursidés actuels et se différencie légèrement des autres taxa. Le genre *Ursus* se distingue par des dimensions supérieures au groupe précédent et probablement par une variabilité morphométrique particulièrement importante. Au sein du genre *Ursus*, les espèces *U. thibetanus*, *U. maritimus* et *U. americanus* sont de dimensions relativement proches et plus réduites que pour *U. arctos*. Enfin, on note la taille importante des éléments dentaires d'*U. arctos horribilis*. Les autres sous-espèces ne se différencient pas de manière significative à partir des données métriques linéaires.

Synthèse des résultats issus de l'analyse des contours – Par la forme uniquement, chaque taxon semble véritablement se caractériser par certains éléments dentaires uniquement (Fig. 5.3.20). Par l'ensemble de la denture jugale, Ailuropoda et, dans une moindre mesure, Helarctos montrent de nombreux caractères morphologiques qui leur sont propres. Ailuropoda se distingue par des contours robustes, en 8 pour la M/1 et globalement subtriangulaires pour les autres éléments dentaires. Chez Helarctos, les éléments dentaires se distinguent par leur simplicité et leur aspect plutôt globuleux. Chez U. maritimus, la M/1 et la denture supérieure montrent également de nombreuses caractéristiques morphologiques, très simples pour la M/1 et la P4/ ou au contraire plus complexes pour les M1/ et M2/. Tremarctos ornatus se caractérise particulièrement par sa P/4 losangique et, moins significativement par sa M/1 au paraconide plus pointu. Chez Melursus ursinus, la M1/ rectangulaire et la M2/ arrondie semblent caractéristiques. Au sein du genre Ursus, U. thibetanus se remarque surtout par sa M/1 peu complexe et sa P4/ au cingulum distal développé, également caractéristique chez U. americanus. Au niveau sub-spécifique, U. arctos collaris se démarque le plus des autres sous-espèces par ses M/1 et M1/ assez simples. Chez U. arctos syriacus, on note une M1/ au cingulum lingual légèrement plus développé. La M/3 au talonide pointu semble assez typique chez U. arctos horrilis. Enfin, U. arctos arctos semble de morphologie moyenne en regard des autres sous-espèces. Ainsi, on remarque que c'est surtout au niveau générique que s'observent les morphologies les plus contrastées.

Comparaison des résultats issus de la morphométrie traditionnelle et de l'analyse des contours – Seules quelques similarités peuvent s'observer entre les deux méthodes. La forte différenciation de taille des éléments dentaires d'*Ailuropoda melanoleuca* se corrèle à une importante différenciation de forme. *Helarctos malayanus*, le plus petit ursidé actuel, montre également de nombreuses particularités dentaires. L'importante variabilité de taille observée chez *Ursus* se couple également à une importante variabilité morphologique des contours. Le groupe des ours noirs actuels (*U. thibetanus* et *U. americanus*), proches par leurs dimensions, sont également relativement proches par la forme, trahissant leur proximité phylogénétique.

Cependant, l'analyse des contours, nous venons de le voir, révèle des résultats très variables selon l'élément dentaire considéré, contrairement à la morphométrie traditionnelle qui semble fournir des résultats beaucoup plus homogènes. L'application complémentaire d'une analyse des contours semble donc pertinente puisqu'elle met en évidence des similarités et des dissemblances morphologiques que la morphométrie traditionnelle ne permet pas d'observer. L'existence de nombreux axes de forme non significatifs, parfois même dès le premier axe PC1 (P/4 *i. e.*), indique bien qu'il existe finalement beaucoup plus de similitudes entre les taxa, et ce dès l'analyse inter-générique. De même, de très nombreux recouvrements s'observent entre les distributions.

Ailuropoda melanoleuca est le seul taxon à se différencier à la fois par la taille et par la forme, trahissant vraisemblablement sa très ancienne divergence (au cours du Pliocène) et sa spécialisation alimentaire très affirmée (hyper-végétarien, et plus précisément folivore). Ces résultats sont donc tout à fait cohérents. Les travaux de FIGUEIRIDO *et al.* (2009) sont relativement bien en accord avec nos résultats, mettant également en évidence des particularités crâniennes et mandibulaires très affirmées pour ce taxon (Fig. 5.3.21). Cependant, notons que les dents jugales antérieures (prémolaires) semblent d'une morphologie beaucoup moins caractéristique que les dents postérieures (molaires).

Par la taille, *Tremarctos ornatus* se rapproche plus de *Melursus ursinus* et d'*Helarctos malayanus* que du genre *Ursus*. Par la forme, on observe la même proximité entre ces trois genres mais la distribution de *Tremarctos* dans les espaces de forme tend à se rapprocher d'*Ailuropoda melanoleuca*, en particulier lorsque l'on considère la M/3. Ces observations sont intéressantes, car *Tremarctos ornatus* partage les mêmes affinités alimentaires qu'*Ailuropoda melanoleuca*. En effet, l'ours à lunettes est considéré comme l'ursidé actuel le

plus végétarien après le panda géant. Cette proximité dans la forme pourrait donc s'expliquer par une convergence écomorphologique, mais ne s'observe néanmoins pas pour l'ensemble des éléments dentaires. Dans le cas de la M1/*i. e., Tremarctos* s'éloigne même d'*Ailuropoda*. Dans le cas des éléments mandibulaires et crâniens (Fig. 5.3.21), cette proximité semble un peu plus nette FIGUEIRIDO *et al.* (2009).

Comme pour la taille, les éléments dentaires de *Melursus ursinus* partagent plus de similarités morphologiques avec *Tremarctos ornatus* et *Helarctos malayanus* plutôt qu'avec le genre *Ursus*. Seule la morphologie de ses molaires supérieures (M1/ et M2/) se distingue plus clairement de celle des autres représentants. *Melursus ursinus* étant un insectivore spécialisé, son régime alimentaire semble ne se refléter que par ces deux seuls éléments dentaires. Au niveau crânien et surtout mandibulaire (Fig. 5.3.21), sa distribution est beaucoup moins diffuse, se distinguant clairement des genres *Tremarctos* et *Helarctos* (FIGUEIRIDO *et al.* 2009). De plus, il se rapproche fortement d'*U. maritimus*, ce que l'analyse des contours appliquée aux éléments dentaires ne montre pas. Ainsi, la spécialisation insectivore semble d'avantage affirmée aux niveaux crânien et mandibulaire qu'au niveau dentaire.

A l'inverse, *Helarctos malayanus*, insectivore moins spécialisé, montre des particularités dentaires plus nombreuses par la taille et par la forme, surtout visibles sur la denture inférieure (M/1, M/3, P/4) et la P4/. Cependant, il ne se rapproche pas particulièrement de *Melursus*, avec lequel il partage pourtant des préférences alimentaires.

Le genre *Ursus* enfin se distingue assez bien par sa distribution et son importante variabilité, à la fois par la taille et par la forme. Ces caractéristiques sont probablement à mettre en relation avec sa divergence plus récente et sa très large distribution géographique, impliquant une variabilité non négligeable dans les préférences alimentaires.

Au niveau inter-spécifique, les deux ours noirs *U. thibetanus* et *U. americanus* sont relativement similaires par la taille et par la forme, s'expliquant par leur proximité phylogénétique et leurs préférences alimentaires. Cependant, on peut remarquer de plus fortes similitudes entre *U. americanus* et *U. arctos*, s'expliquant ici encore par la phylogénie. Ces observations semblent relativement en accord avec les travaux de FIGUEIRIDO *et al.* (2009 ; Fig. 5.3.21).

A l'exclusion de la M/3, la forme des éléments dentaires d'*U. maritimus* se distingue nettement de tous les autres représentants du genre, en accord avec les caractères crâniens et mandibulaires (FIGUEIRIDO *et al.* 2009 ; Fig. 5.3.21). De plus, en considérant la M/1 en particulier, *U. maritimus* s'éloigne nettement de la distribution d'*U. arctos* avec lequel il est

pourtant étroitement lié phylogénétiquement. Il semble donc que la morphologie de cet élément dentaire (M/1) soit assez fortement liée aux préférences alimentaires. Notons de plus la forte opposition entre U. maritimus et Ailuropoda melanoleuca, confirmant ainsi notre observation.

Au niveau sub-spécifique, l'analyse des contours révèle quelques dissemblances morphologiques liées dans un premier temps à la distribution d'*U. arctos horribilis*. Cette distinction dans la forms, bien visible avec les molaires distales (M2/ et M/3), se couple également à des dimensions linéaires importantes. Dans un second temps, *U. arctos collaris* s'éloigne également des autres sous-espèces par la forme et en particulier par ses M/1 et M1/. Néanmoins, il ne différencie pas clairement par la taille. Notons que dans le cas de la M/1, la distribution d'*U. arctos collaris* se rapproche de celle d'*U. maritimus*. Le spectre alimentaire de cette sous-espèce étant légèrement plus carnivore, il s'agirait peut-être ici d'une convergence écomorphologique.

Choix de l'élément dentaire – La question du spectre alimentaire hyper-spécialisé de l'ours des cavernes étant aujourd'hui largement remise en question (PINTO LLONA 2006 ; RICHARDS *et al.* 2008 ; FIGUEIRIDO *et al.* 2009 ; PEIGNÉ *et al.* 2009), il semble intéressant de confronter des populations d'ursidés fossiles aux représentants actuels dont les préférences alimentaires sont bien définies. Dans ce but, le choix de l'élément dentaire est primordial, car il est nécessaire de sélectionner celui permettant de discerner le mieux possible les différents ursidés actuels en fonction des spectres alimentaires. De plus, ceux-là doivent être ordonnés de manière cohérente le long des axes de forme.

Après toutes nos considérations, la M/1 semble la plus pertinente, puisque les principales modifications de forme (axe PC1) sont très significatives et ordonnées selon un gradient hyper-végétarien (*Ailuropoda*) \rightarrow végétarien/insectivore (*Tremarctos, Melursus, Helarctos*) \rightarrow omnivore (*Ursus arctos, U. thibetanus, U. americanus*) \rightarrow carnivore (*U. maritimus*). Les contrastes morphologiques les plus importants s'effectuent donc bien entre les deux pôles végétarien et carnivore, ce qui nous intéresse en particulier.

5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles : approche actualiste par la M/1.

L'objectif de cette dernière partie est de déterminer si l'application d'une analyse des contours sur les éléments dentaires permet d'apporter de nouveaux éléments de réponse quant à la paléoécoéthologie des ursidés fossiles (ours des cavernes et ours brun archaïque). Ces derniers ont été intégrés dans le cadre précédemment sélectionné, soit celui des M/1 des représentants actuels aux spectres alimentaires connus. La M/1 permet notamment de mettre en opposition l'ours blanc *Ursus maritimus*, carnivore spécialisé, et le panda géant *Ailuropoda melanoleuca*, hyper-végétarien folivore.

L'étude a été réalisée sur l'ensemble des populations actuelles et fossiles d'ursidés décrites au cours des résultats précédents, représentant un effectif total de 233 M/1 dont 49 correspondent aux ursidés actuels et 184 aux ursidés fossiles (ours des cavernes et ours bruns archaïques. Les effectifs des populations sont précisés entre parenthèses :

- <u>Actuels (49)</u>: panda géant Ailuropoda melanoleuca (5), ours à lunettes Tremarctos ornatus
 (3), ours lippu Melursus ursinus (2), ours des cocotiers Helarctos malayanus (5), Ursus (34) dont ours noir asiatique U. thibetanus (5), ours noir américain U. americanus (4), ours blanc U. maritimus (4), ours brun U. arctos (21), dont ours brun européen U. arctos arctos (1), grizzly U. arctos horribilis (6), ours brun est-sibérien U. arctos collaris (2), ours brun de Syrie U. arctos syriacus (4) et ours brun indéterminé U. arctos ssp. (8).
- <u>Fossiles (184)</u>: ours brun archaïque *U. arctos* « archaïque » du niveau IIa de Biache-Saint-Vaast (16), ours des cavernes ancestral *U. deningeri* de Sous-Scladina (9) et du niveau IIa de Biache-Saint-Vaast (3), ours des cavernes évolué *U. spelaeus* des couches 6A (1), 5 (13), 4A (20), 3 (11), 1B (20) et 1A (14) de Scladina, du Niveau 4 de Montaigle (37), de Borosteni (24), de Loverval (10) et du Niveau 1 d'Hastière (6).

Les principaux objectifs de cette partie 5.4 se résument par les points suivants :

La forme des éléments dentaires peut-elle être utilisée comme outil paléoécoéthologique ? Que nous apporte cette approche sur les habitudes alimentaires des ursidés fossiles ? Les résultats issus des statistiques élémentaires réalisées sur la taille et la forme ont été synthétisés dans les tableaux 5.4.1 (taille) et 5.4.2 (forme). La figure 5.4.1. présente (A) la matrice des coefficients de corrélation de Pearson *r* calculés entre les variables de taille et de forme, (B) les caractéristiques des axes de forme PC1, PC2 et PC3 et (C) quelques résultats généraux issus des ANOVAs. Le diagramme bivarié du périmètre en fonction de la longueur illustre les principaux résultats issus de la morphométrie traditionnelle (Fig. 5.4.2).

Afin de visualiser les groupes de taille, 1) des Classifications Ascendantes Hiérarchiques (CAH) ont été réalisées sur les variables de taille (longueur + périmètre) par la méthode d'agrégation du saut minimum (simple linkage) en distances euclidiennes et 2) les dendogrammes ont été construits (Fig. 5.4.3).

Associées aux contours moyens reconstruits (Fig. 5.4.4), les moyennes des variables de forme ont été calculées et reportées sur chaque axe de forme PC1 (Fig. 5.4.5), PC2 (Fig. 5.4.7) et PC3 (Fig. 5.4.9) pris individuellement et associé aux dendogrammes respectifs issus des CAH (Figs. 5.4.6 ; 5.4.8 et 5.4.10). Enfin, l'espace de forme PC2 *vs* PC3 permet de rendre compte des distributions réelles des individus sur ces deux axes de forme (Fig. 5.4.11).

La base de données est disponible au sein du tableau 5.4.3.

Comment se caractérise la variabilité de taille ? – Les coefficients de Pearson *r* (Fig. 5.4.1 A) calculés entre les variables de taille (longueur, largeur distale, largeur mésiale et périmètre) indiquent de très fortes corrélations entre elles ($p < 0,001^{***}$; Fig. 5.4.1 A), en particulier entre la longueur et le périmètre ($r \sim 0.97$, $p < 0.001^{***}$).

De plus, les ANOVAs (Fig. 5.4.1 C) indiquent une bonne distinction entre les taxa fossiles (*U. arctos* archaïque, *U. deningeri* et *U. spelaeus*) en particulier sur la longueur (*Taxa fossiles* : $p < 0,001^{***}$; Fig. 5.4.1 C), la largeur distale (*Taxa fossiles* : $p < 0,01^{***}$; Fig. 5.4.1 C) et le périmètre (*Taxa fossiles* : $p < 0,001^{***}$; Fig. 5.4.1 C). Seule la largeur mésiale ne permet pas de différencier les taxa fossiles entre eux (*Taxa fossiles* : p > 0,05 NS; Fig. 5.4.1 C).

En considérant les ursidés actuels et fossiles, la CAH calculée à partir de la longueur et du périmètre (Fig. 5.4.3 A) différencie quatre groupes de taille principaux I, II, III et IV significativement différents entre eux ($p < 0.001^{***}$).

Le groupe de taille I rassemble les plus petits ursidés actuels avec les trois genres *Melursus, Helarctos* et *Tremarctos* (*cf.* résultats de la partie 5.3). Le groupe II rassemble les ursidés actuels du genre *Ursus*, de taille plus importante, dont *U. maritimus, U. americanus* et *U. thibetanus (cf.* résultats de la partie 5.3). Le groupe III réunit *U. arctos* actuel et archaïque, de dimensions plus importantes encore. Enfin, les ursidés de la lignée spéléenne *U. deningeri* et *U. spelaeus* se joignent au genre *Ailuropoda* pour former le groupe de taille IV.

Observons en particulier la distribution des taxa fossiles au sein de ces morphogroupes :

Groupe de taille III (*Ursus arctos* actuel – *Ursus arctos* archaïque) – Les ANOVAs indiquent des différences de taille modérément à fortement significatives entre *U. arctos* archaïque et *U. arctos* actuel pour l'ensemble des variables (*U. arctos archaïque / actuel :* $p < 0,01^{**}$ à $p < 0,001^{***}$; Fig. 5.4.1 C) à l'exception du périmètre (*U. arctos archaïque vs actuel :* p > 0,05 NS ; Fig. 5.4.1 C) qui ne permet donc pas de différencier ces deux représentants. Dans l'ensemble, l'ursidé fossile de Biache-Saint-Vaast montre des éléments dentaires de plus grandes dimensions que son représentant actuel et s'en différencie en particulier par la largeur distale (+2 mm; Tab. 5.4.1 et *U. arctos archaïque / actuel :* $p < 0,001^{***}$; Fig. 5.4.1 C). De plus, le diagramme bivarié (Fig. 5.4.2 A) et la CAH (Fig. 5.4.3 B) montrent que l'ours brun nord-américain (grizzly) *U. arctos horribilis* constitue la sous-espèce actuelle la plus proche par la taille d'*U. arctos* archaïque de Biache-Saint-Vaast.

Groupe de taille IV (*Ailuropoda melanoleuca – Ursus deningeri – Ursus spelaeus*) – En moyenne, les éléments dentaires d'*U. deningeri* sont de plus petites dimensions que ceux d'*U. spelaeu*, en particulier par la longueur (-1,9 mm; Tab. 5.4.1 et *U. deningeri* vs *U. spelaeus :* $p<0,01^{**}$; Fig. 5.4.1 C), par la largeur distale (-0,8 mm; Tab. 5.4.1 et *U. deningeri* vs *U. spelaeus :* $p<0,01^{**}$) et par le périmètre (-0,6 cm; Tab. 5.4.1 et *U. deningeri* vs *U. spelaeus :* $p<0,001^{***}$). En revanche, la largeur mésiale des M/1 ne permet pas de différencier *U. deningeri* vs *U. spelaeus (U. deningeri* vs *U. spelaeus :* p>0,05 NS; Fig. 5.4.1 C).

Au sein d'*U. deningeri*, aucune variable de taille ne permet de différencier les populations de Sous-Scladina et de Biache-Saint-Vaast (*Populations U. deningeri : p*<0,05 *NS* ; Fig. 5.4.1 C), révélant ainsi leur forte proximité morphométrique (Fig. 5.4.2 B et C).

Ainsi, l'ursidé fossile dont les éléments dentaires sont les plus proches par la taille d'*Ailuropoda* est *U. spelaeus*. Il s'en rapproche en particulier par la longueur (p>0,05 NS) et c'est plutôt par la largeur mésiale, la largeur distale et le périmètre que ces deux taxa se différencient (p<0,001***).

Parmi les populations d'*U. spelaeus*, d'importantes différences de taille apparaissent sur l'ensemble des dimensions mesurées (*Populations U. spelaeus : p < 0,001^{***}; Tab. 5.4.1*

C). La CAH (Fig. 5.4.3 B). Les moyennes de groupe (Tab. 5.4.1) indiquent que les M/1 des couches 6A, 5 et 4A de Scladina et du gisement de Loverval sont les plus petites et se rapprochent morphométriquement d'*U. deningeri* (Fig. 5.4.2 B et C). Les M/1 des couches 3, 1B et 1A de Scladina et des gisements d'Hastière, de Montaigle et de Borosteni sont de plus grandes dimensions (Fig. 5.4.3 B et Tab. 5.4.1) et se distinguent surtout par leur longueur ($p < 0,01^{**}$). Enfin, les éléments dentaires de la couche 4A de Scladina et du gisement de Loverval se caractérisent par une faible variabilité de taille (coefficients de variation $CV \sim 3,5\%$; Tab. 5.4.1 et Fig. 5.4.2 B et C). Notons que la variabilité observée dans les couches 1A, 3 et 5 de Scladina et les gisements d'Hastière, de Borosteni et de Montaigle est intermédiaire ($CV \sim 5\%$) tandis qu'elle est maximale pour la couche 1B de Scladina ($CV \sim 6\%$).

Comment se caractérise la variabilité de forme ? – Les trois premiers axes de forme PC1, PC2 et PC3 totalisent près de 60 % de la variance totale (Fig. 5.4.1 B).

Axe PC1 – Le premier axe de forme PC1 restitue environ 24 % de la variance totale (Fig. 5.4.1 B). Les ANOVAs révèlent que cet axe est le seul à fortement différencier *U. deningeri* et *U. spelaeus* (*U. deningeri vs U. spelaeus* : $p<0,001^{***}$; Fig. 5.4.1 C). Le diagramme synthétique de l'évolution des moyennes de groupe sur l'axe PC1 (Fig. 5.4.5) et la CAH associée (Fig. 5.4.6 A) permettent de visualiser quatre groupes de forme principaux I, II, III et IV significativement différents entre eux ($p<0,001^{***}$). Les genres *Ailuropoda* et *Helarctos* constituent respectivement les deux premiers morphogroupes I et II. Ils se différencient ($p<0,001^{***}$) du morphogroupe III constitué des genres actuels *Melursus*, *Tremarctos* et *Ursus* et des taxa fossiles *U. arctos* archaïques et *U. deningeri*. Enfin, le morphogroupe IV rassemble l'ensemble des populations d'*U. spelaeus*.

L'axe PC1 oppose donc le panda géant *A. melanoleuca* et l'ours des cavernes évolué *U. spelaeus.* Il oppose également l'ensemble des taxa actuels et l'ensemble des taxa fossiles.

Morphogroupe III (*Melursus – Tremarctos – Ursus* actuel – *U. arctos* archaïque et actuel – *U. deningeri*) – Les ANOVAs indiquent d'abord une forte similarité morphologique entre les représentants archaïques et actuels d'*U. arctos* (*U. arctos archaïque / actuel : p>0,05 NS*; Fig. 5.4.1 C). De plus, elles indiquent également un fort rapprochement morphologique entre les populations d'*U. deningeri* de Sous-Scladina et de Biache-Saint-Vaast (*Populations U.*

deningeri : p>0,05 NS ; Fig. 5.4.1 C). On observe également sur l'axe PC1 qu'U. *deningeri* est légèrement plus proche d'U. *arctos* archaïque que d'U. *thibetanus*, mais cette affirmation n'est pas significativement supportée. On considérera que, d'après les contours dentaires et sur l'axe de forme PC1, U. *deningeri* partage autant d'affinités morphologiques avec U. *arctos archaïque* qu'avec U. *thibetanus*.

Morphogroupe IV (U. spelaeus) – L'individualisation d'U. spelaeus sur l'axe PC1 souligne les particularités dentaires de l'ours des cavernes évolué U. spelaeus, clairement différent de tous les autres ursidés actuels et fossiles, y compris de son ancêtre direct U. deningeri. Les ANOVAs révèlent de fortes dissemblances au sein des populations d'U. spelaeus (Populations U. spelaeus : p<0,001***; Fig. 5.4.1 C). D'une part, le gisement de Scladina est en moyenne très différent des gisements de Montaigle, Borosteni et d'Hastière $(p < 0.001^{***})$. Ces dernières populations sont au contraire très similaires entre elles (p < 0.05)NS). D'autre part, le groupe Montaigle - Borosteni - Hastière se distingue du gisement de Loverval ($p < 0.001^{***}$) lequel se positionne sur une extrémité de l'axe de forme PC1. Au sein de la séquence de Scladina, il ne semble exister aucune différence significative entre les individus des couches stratigraphiques 6A, 5, 4A, 3, 1B et 1A (p < 0.05 NS). Pourtant, la CAH (Fig. 5.4.6 B) indique un rapprochement entre la couche 5 et le morphogroupe III, et en particulier entre la couche 5 et U. deningeri. Puis, les individus des couches les plus sommitales de la Scladina semblent se rapprocher du groupe Montaigle - Borosteni -Hastière. Si l'on exclue la couche 6A, qui n'est représentée que par un seul individu, les populations de Scladina semblent donc évoluer graduellement sur l'axe PC1 suivant leur attribution chronostratigraphique. De plus, cette « dérive morphologique » évolue dans la même direction que la tendance générale U. deningeri \rightarrow U. spelaeus, soit également dans le sens chronologique (Pléistocène moyen \rightarrow Pléistocène supérieur).

D'après les contours moyens reconstruits (Fig. 5.4.4), les modifications de forme représentées par l'axe PC1 semblent principalement affecter la partie mésiale de la dent et plus précisément la forme du paraconide et la longueur relative du trigonide par rapport au talonide. En effet, l'extrémité mésiale du paraconide semble devenir de plus en plus pointue d'*Ailuropoda* à *U. spelaeus* semble se coupler à un allongement relatif du trigonide. Ces modifications de forme se corrèlent également à toutes les variables de taille (Fig. 5.4.1 A), en

particulier à la longueur, la largeur distale et le périmètre (0,50>r>0,25; p<0,0001***; Fig. 5.4.1 A).

Axe PC2 – Le second axe de forme PC2 représente environ 20,5 % de la variance totale. Les ANOVAs (Fig. 5.4.1 B) montrent que cet axe PC2 ne permet pas de différencier les taxa fossiles entre eux (Taxa fossiles : p>0,05 NS; Fig. 5.4.1 C). En revanche, il permet de différencier U. arctos actuel et U. arctos archaïque (U. arctos archaïque / actuel: $p < 0.001^{***}$; Fig. 5.4.1 C). De plus, l'axe PC2 permet également de révéler des différences de forme entre les populations d'U. spelaeus (Populations U. spelaeus : p<0,01**; Fig. 5.4.1 C). La CAH (Fig. 5.4.8 A) révèle ainsi l'existence de quatre morphogroupes I, II, III et IV (Fig. 5.4.7) significativement différents entre eux ($p < 0.001^{***}$). Le morphogroupe I rassemble les genres actuels Melursus, Tremarctos, Helarctos et une partie seulement du genre Ursus. En effet, U. arctos actuel semble d'avantage appartenir au morphogroupe II qui réunit donc U. arctos actuel et les taxa fossiles U. deningeri et U. spelaeus. Enfin, U. arctos archaïque et le genre Ailuropoda constituent respectivement les morphogroupes III et IV. L'axe PC2 met donc en forte opposition le morphogroupe I (Ursus - Melursus - Tremarctos - Helarctos) et le morphogroupe IV (Ailuropoda). Il souligne également la distinction d'U. arctos archaïque et le rapprochement morphologique entre U. deningeri, U. spelaeus et U. arctos actuel (Fig. 5.4.7).

Morphogroupe I (*Ursus – Melursus – Tremarctos – Helarctos*) – Il semble qu'*U. maritimus*, s'oppose au groupe *U. thibetanus – Tremarctos – Helarctos* (Fig. 5.4.7 et Fig. 5.4.8 C). La distribution d'*U. americanus* et de *Melursus* est plutôt intermédiaire. Ces différences de forme ne sont cependant pas significatives (p>0,05 NS ; Fig. 5.4.7).

Morphogroupe II (*U. arctos* actuel – *U. deningeri* – *U. spelaeus*) – Les ANOVAs indiquent un fort rapprochement morphologique entre *U. deningeri* et *U. spelaeus* (*U. deningeri* vs *U. spelaeus* : p>0,05 NS ; Fig. 5.4.1 C). De plus, notons qu'*U. deningeri* partage également de fortes affinités morphologiques avec *U. arctos* actuel (p>0,05 NS).

Au sein d'*U. arctos* actuel, *U. arctos syriacus* s'individualise légèrement par rapport à *U. arctos horribilis, U. arctos arctos* et *U. arctos collaris* (p<0,05*). Ainsi, *U. arctos syriacus* se rapproche d'*U. arctos* archaïque, tandis qu'*U. arctos collaris* se rapproche plutôt du morphogroupe II, en particulier de *Melursus* et d'*U. maritimus* (Fig. 5.4.7 et Fig. 5.4.8 B). Chez *U. deningeri*, les populations de Sous-Scladina et de Biache-Saint-Vaast sont proches

par la forme (p<0,05 NS; Fig. 5.4.1 C). Enfin, l'axe PC2 permet de distinguer quelques populations d'*U. spelaeus (Populations U. spelaeus : p<0,01^{**};* Fig. 5.4.1 C). Excepté pour la couche 6A, peu représentative par son unique individu, la forme des M/l de Scladina est en moyenne assez proche de celle d'Hastière, Montaigle et Loverval. L'ensemble des populations d'*U. spelaeus* partage également de fortes affinités avec *U. deningeri*. Seul le gisement de Borsosteni se différencie significativement des autres gisements (en plus de la couche 6A de Scladina) ($p<0,001^{***}$) et se rapproche du morphogroupe III, soit d'*U. arctos* archaïque.

D'après les contours moyens reconstruits (Fig. 5.4.4), les modifications de forme liées à l'axe PC2 (Fig. 5.4.7) apparaissent principalement au niveau du talonide et plus précisément au niveau de l'hypoconide. Celui-ci est en effet de plus en plus proéminent d'*U. maritimus* à *Ailuropoda* (Fig. 5.4.7). La matrice des coefficients de Pearson r (Fig. 5.4.1 A) indique que l'axe de forme PC2 se corrèle faiblement avec la longueur (r~0,17; p<0,05*; Fig. 5.4.1 A), modérément avec le périmètre (r~0,20; p<0,01**; Fig. 5.4.1 A) et fortement avec la largeur mésiale et la largeur distale (0,35 >r>0,39 ; p<0,001***; Fig. 5.4.1 A). Ainsi, le développement de l'hypoconide se couple à une expansion générale de la surface occlusale et en particulier avec son élargissement.

Axe PC3 – Le troisième axe de forme PC3 représente environ 15 % de la variance totale (Fig. 5.4.1 B). Les ANOVAs (Fig. 5.4.1 C) révèlent des résultats assez proches de ceux observés pour l'axe PC2. Elles indiquent un fort rapprochement morphologique entre les ursidés fossiles (*Taxa fossiles : p>0,05 NS* et *U. deningeri vs U. spelaeus : p>0,05 NS*; Fig. 5.4.1 C). Les ANOVAs révèlent également des différences de forme entre *U. arctos* actuel et *U. arctos* archaïque (*U. arctos archaïque / actuel : p<0,01***; Fig. 5.4.1 C). La distribution des moyennes de groupe (Fig. 5.4.9) et la CAH associée (Fig. 5.4.10 A) permettent de définir trois morphogroupes principaux I, II et III significativement différents entre eux (p<0,001***; Figs. 5.4.9 et 5.4.10). Le morphogroupe I se constitue d'*U. maritimus* et d'*U. thibetanus* et se place à une extrémité de l'axe. Le morphogroupe II rassemble *U. arctos* et *U. arctos* archaïque. Enfin, le morphogroupe III est constitué d'Ailuropoda uniquement. L'axe PC3 oppose donc principalement le morphogroupe I (*U. maritimus – U. thibetanus*) et le morphogroupe III (*Ailuropoda*)

Morphogroupe II (U. americanus – U. arctos actuel – Melursus – Helarctos – U. deningeri - U. spelaeus - Tremarctos - U. arctos archaïque) - Sur l'axe de forme PC3, U. arctos actuel se caractérise par une large distribution (Figs. 5.4.9 et 5.4.10 B). On observe un rapprochement morphologique entre U. arctos collaris et le morphogroupe I (U. maritimus -U. thibetanus) (Figs. 5.4.9 et 5.4.10 B), mais non significatif. On voit également qu'U. arctos *horribilis* se rapproche plus nettement des taxa fossiles ($p < 0.05^*$). Entre U. arctos collaris et U. arctos horribilis se distribuent ensuite U. arctos arctos et U. arctos syriacus. Chez les ursidés fossiles, les ANOVAs ne révèlent aucune différence de forme significative entre U. deningeri de Sous-Scladina et U. deningeri de Biache-Saint-Vaast (Populations U. deningeri : p>0,05 NS; Fig. 5.4.1 C). Les ANOVAs indiquent également d'importantes différences de forme intra-spécifiques chez U. spelaeus (Populations U. spelaeus : $p < 0.001^{***}$; Fig. 5.4.1 C). Les ursidés de Borosteni se distinguent des autres populations d'U. spelaeus et se rapprochent d'U. arctos syriacus, U. americanus, Melursus et Helarctos. Les ursidés de Scladina, d'Hastière, de Loverval et de Montaigle constituent un groupe de forme homogène. Notons enfin que les ursidés fossiles U. spelaeus, U. deningeri et surtout U. arctos archaïque se rapprochent du genre actuel Tremarctos.

Relier l'axe PC3 à un gradient morphologique clair s'avère difficile. D'après les contours reconstruits (Fig. 5.4.4) les changements semblent s'opérer au niveau de l'hypoconide, comme pour l'axe PC2, ce qui expliquerait les similarités entre les distributions sur l'axe PC2 et PC3. Cependant, la distribution de certains groupes d'individus y est différente, indiquant qu'il existe bien des modifications supplémentaires plus subtiles sur l'axe PC3, *i. e.* le gisement de Borosteni. Le contour moyen reconstruit correspondant à la population de Borosteni (Fig. 5.4.4) n'indique pas d'hypoconide particulièrement réduit. En le comparant aux autres populations d'*U. spelaeus*, il se caractérise plutôt par sa partie mésiale légèrement plus inclinée en direction vestibulaire, ce qui semble le rapprocher des représentants actuels du genre *Ursus*. Cette observation pourrait également expliquer le rapprochement entre *U. maritimus* et *U. thibetanus*, dont le trigonide est particulièrement roissant de l'hypoconide et le redressement du trigonide. On observe enfin que cet axe est fortement corrélé à l'ensemble des variables de taille (0,3>r>0,5; p<0,001***; Fig. 5.4.1 A).

Axes PC2-PC3 – L'espace de forme réalisé à partir des axes de forme PC2 et PC3 (Fig. 5.4.11) représente environ 36% de la variance totale. Il permet d'apprécier les distributions maximales des individus au sein de chaque groupe taxonomique. Tout d'abord, on peut observer les importants recouvrements entre les distribuions, en particulier entre *U. spelaeus*, *U. deningeri*, *U. arctos* archaïque, *U. arctos* actuel et les genres *Tremarctos*, *Helarctos* et *Melursus* (Fig. 5.4.11 A). Chez les ursidés actuels, l'espace de forme PC2 vs PC3 met également en exergue la forte opposition entre *Ailuropoda* et *U. maritimus* (Fig. 5.4.11 A) et le fort rapprochement morphologiquement entre *U. arctos collaris* et *U. maritimus* (Fig. 5.4.11 B).

Chez les ursidés fossiles, l'espace de forme PC2 vs PC3 met en évidence l'importante diversité morphologique observée chez *U. spelaeus* et chez *U. arctos* archaïque sur les deux axes (Fig. 5.4.11 A). Il permet d'apprécier l'évolution morphologique des éléments dentaires d'*U. arctos* archaïque jusqu'à son représentant actuel (Fig. 5.4.11 A). Chez *U. deningeri*, la distribution des ursidés de Sous-Scladina et de Biache-Saint-Vaast est relativement similaire (Fig. 5.4.11 C et D). Chez *U. spelaeus*, on remarque une certaine homogénéité au sein du gisement de Scladina (Fig. 5.4.11 C) et la différenciation des ursidés de Borosteni sur les axes PC2 et PC3 (Fig. 5.4.11 D).

- Discussion et conclusions de la partie 5.4 -

Apports de la morphométrie géométrique – L'analyse des contours semble apporter des informations inédites sur les affinités morphologiques des éléments dentaires entre les ursidés actuels et fossiles. Les informations contradictoires parfois observées entre les résultats issus de la morphométrie traditionnelle et l'analyse des contours (*i. e.* distinction d'un taxon par la forme mais pas par la taille ou inversement) démontrent bien la complémentarité de ces deux méthodes.

Ainsi, l'ours des cavernes évolué *U. spelaeus* constitue l'ursidé le plus proche du panda géant *A. melanoleuca* par la taille mais aussi parfois le plus éloigné par la forme, *i. e.* certaines caractéristiques morphologiques telles que la forme de l'extrémité mésiale du paraconide sur l'axe PC1. Seules quatre traits morphologiques dentaires expliquent près de 60% de la variabilité observée chez les ursidés actuels et fossiles : forme du paraconide,

proportions entre le trigonide et le talonide, développement de l'hypoconide et inflexion du trigonide. Leur quantification *via* l'analyse des contours a permis de déceler des différences de forme à différents niveaux taxonomiques (générique, spécifique, sub-spécifique et populationnel).

Caractérisation des taxa fossiles par la M/1 – Grâce à la reconstruction des contours moyens (Fig. 5.4.4), les taxa fossiles peuvent être morphométriquement et morphologiquement caractérisés.

- L'ours brun de Biache-Saint-Vaast Ursus arctos archaïque : ses dimensions importantes le rapprochent du grizzly actuel U. arctos horribilis. L'extrémité mésiale du paraconide est très arrondie. Le trigonide étant aussi développé que le talonide, l'inflexion entre ces deux régions se positionne à mi-longueur, ce qui le rapproche de l'ours lippu M. ursinus, de l'ours à lunettes T. ornatus et des représentants actuels du genre Ursus, en particulier de l'ours noir asiatique U. thibetanus et de l'ours brun de Syrie U. arctos syriacus. L'hypoconide très développé et le fléchissement du trigonide en direction linguale le rend différent de tous les autres ursidés actuels et fossiles. AUGUSTE ajoute que l'ursidé de Biache-Saint-Vaast partage également de fortes similitudes anatomiques avec le kodiac U. arctos middendorffi MERIAM, 1896, ce qui le rapprocherait des formes primitives asiatiques d'ours brun (AUGUSTE 1995a).
- L'ours des cavernes primitif Ursus deningeri : de taille intermédiaire entre l'ours brun fossile U. arctos archaïque de Biache-Saint-Vaast et l'ours des cavernes évolué U. spelaeus. Le paraconide est plutôt arrondi et le trigonide relativement peu développé (légèrement plus long que le talonide), ce qui le distingue très peu de l'ours brun fossile U. arctos archaïque de Biache-Saint-Vaast. Toutefois, l'hypoconide est moyennement développé et le trigonide plutôt fléchi vers la face linguale. Ces caractères différencient l'ours des cavernes primitif U. deningeri de l'ours brun fossile U. arctos archaïque. Les deux populations de Sous-Scladina et de Biache-Saint-Vaast considérées ici semblent très proches par la taille et par la forme.
- L'ours des cavernes évolué *Ursus spelaeus* : de dimensions moyennes à très importantes, certaines populations (ursidés de Montaigle, de Borosteni et des couches les plus récentes de Scladina 1B et 1A) rassemblent des individus plus grands encore que le panda géant *A*.

melanoleuca. En moyenne, le paraconide est très pointu et le trigonide très développé par rapport au talonide. Par conséquent, l'inflexion entre ces deux régions sur la face vestibulaire est très basse. Ces traits morphologiques différencient l'ours des cavernes évolué *U. spelaeus* de tous les autres ursidés fossiles et actuels, y compris de son ancêtre direct *U. deningeri*. De plus, ces caractères dentaires semblent décrire une dérive morphologique au cours du temps. L'hypoconide est moyennement développé et le trigonide est assez fléchi vers la face linguale, ce qui distingue l'ours des cavernes évolué *U. spelaeus* de l'ours brun fossile *U. arctos* archaïque. Les ursidés de Montaigle, Borosteni, Hastière et surtout Loverval se caractérisent par une extrémité mésiale (paraconide) particulièrement pointue et un trigonide très allongé. Enfin, les ursidés de Borosteni se caractérisent par un hypoconide assez développé et un trigonide peu fléchi.

Paraconide et proportion trigonide / talonide : indicateurs chronostratigraphiques ? – Au sein de la lignée spéléenne, le gradient morphologique représenté par l'axe de forme PC1 semble corrélé au temps. En effet, les caractères dentaires liés à cet axe semblent s'accentuer de l'ours des cavernes primitif *U. deningeri* (Pléistocène moyen) à l'ours des cavernes évolué *U. spelaeus* (Pléistocène supérieur), mais aussi des couches basales jusqu'aux couches sommitales de la séquence de Scladina (SIM 4/5 \rightarrow SIM 3).

En considérant cette « dérive morphologique », les similarités morphologiques observées entre l'ours des cavernes primitif U. deningeri de Biache-Saint-Vaast et de Sous-Scladina indiqueraient un degré évolutif similaire pour ces deux populations. L'ursidé de Biache-Saint-Vaast a été reconnu comme une des dernières formes d'U. deningeri en Europe occidentale (AUGUSTE 1995a). Sur la base de nombreux outils dont la macrofaune, le niveau IIA de Biache-Saint-Vaast a été attribué au second épisode interglaciaire saalien, soit durant le SIM 7 (-230 ka) durant lequel des conditions très tempérées de type interglaciaire se sont établies. Pour la séquence de Sous-Scladina, les données palynologiques (BASTIN et al. 1986; BASTIN 1992 et CORDY & BASTIN 1992) et macrofauniques (SIMONET 1992) s'accordent pour considérer la séquence de Sous-Scladina comme l'enregistrement d'une phase très tempérée de type interglaciaire, rappelant ainsi le contexte climatique de Biache-Saint-Vaast (AUGUSTE 1995a). Connaissant les difficultés d'attribution chronostratigraphique de Sous-Scladina (cf. discussion de la partie 5.2), il serait donc envisageable que cette séquence soit d'un âge moyen proche du niveau IIA de Biache-Saint-Vaast, soit saalien SIM 7.

En extrapolant cette « dérive morphologique » chez l'ours des cavernes évolué *U. spelaeus*, les ursidés de Montaigle, Borosteni, Hastière et Loverval montreraient des caractères dentaires bien plus dérivés que chez les ursidés présents au sein des plus récentes couches de Scladina. Si cette corrélation se confirme, alors cela indiquerait un âge moyen très récent pour ces gisements, en particulier pour le gisement de Loverval.

Malheureusement, les informations concernant le contexte chronostratigraphique de ces gisements sont rares, voire complètement inexistantes. Il n'est donc pas pertinent de s'avancer d'avantage dans cette interprétation. Néanmoins, un âge moyen récent (Pléniglaciaire ?) pour les gisements de Montaigle et Hastière pourrait expliquer l'abondance des restes de faune adaptée au milieu steppique typique du cortège faunique *Mammuthus-Coelodonta*. De plus, la morphométrie traditionnelle indique des dimensions dentaires importantes pour ces ursidés, au moins aussi importantes que chez les ursidés des couches sommitales de Scladina. Pour le gisement de Loverval, les ursidés semblent ici se caractériser par des caractères dentaires très évolués. Ainsi, un âge moyen très avancé (Pléniglaciaire ?) pourrait là encore expliquer la présence d'une faune typiquement steppique. Néanmoins, les ursidés de Loverval se caractérisent par des éléments dentaires de plus petites dimensions, ce qui ne semble pas pouvoir s'expliquer par le seul effet d'un dimorphisme sexuel (puisqu'il s'agit principalement de mâles).

Pour ces caractères dentaires, le gisement de Borosteni ne montre pas de distribution particulière. Pourtant, environ 1 500 km séparent les gisements d'Europe occidentale (Scladina, Hastière, Montaigle et Loverval) et le gisement de Borosteni (Roumanie) d'Europe orientale. Il est hautement probable que les ursidés d'Europe occidentale et d'Europe orientale montrent des différences morphologiques dentaires d'origine génétique (lignées évolutives génétiquement différenciées). Or, le rapprochement entre le gisement de Borosteni et les gisements d'Europe occidentale ne tend pas à considérer les différenciations génétiques comme le seul facteur de variabilité pour les caractères dentaires considérés ici.

Par ces caractères morphologiques, l'ours des cavernes primitif *U. deningeri* semble partager autant d'affinités avec l'ours brun actuel et fossile *U. arctos* et avec l'ours noir asiatique *U. thibetanus*. Rappelons que les deux écoles de pensée concernant l'origine phylétique de la lignée spéléenne prônent soit pour une origine étruscoïde (ARGANT 2009 ; Fig. 3.2.19), soit pour origine etruscoïde (MAZZA & RUSTIONI 1994 ; Fig. 3.2.20), ces deux formes dérivant vraisemblablement du groupe fossile des ours noirs primitifs *U. minimus – U. thibetanus*. Bien que nos ours des cavernes primitifs *U. deningeri* de Sous-Scladina et de Biache-Saint-Vaast semblent fortement se rapprocher de l'ours brun fossile *U*. *arctos* archaïque, il ne serait pas pertinent de s'avancer d'avantage sans avoir confronté nos données avec des représentants de l'ours étrusque *U. etruscus*.

Hypoconide et orientation du trigonide : indicateurs paléoécoéthologiques ? – Les deux axes PC2 et PC3 ne fournissent pas les mêmes informations que l'axe PC1. La variabilité morphologique observée sur l'axe PC2 et l'axe PC3 semble plutôt liée aux préférences alimentaires.

En effet, chez les ursidés actuels, une forte opposition morphologique entre l'ours blanc *U. maritimus* et le panda géant *A. melanoleuca* apparaît. Ces deux taxa hyper-spécialisés semblent donc constituer un cadre actuel délimité par un pôle hyper-carnivore et un pôle hyper-végétarien au sein duquel se distribuent les autres ursidés actuels et fossiles. En plus de cette opposition, on observe sur l'axe PC3 un rapprochement morphologique entre l'ours blanc *U. maritimus* et l'ours brun est-sibérien *U. arctos collaris*, lequel est considéré comme une sous-espèce d'ours brun un peu plus carnivore que les autres. De même, l'ours lippu *M. ursinus* et l'ours des cocotiers *H. malayanus* se caractérisent par un spectre alimentaire à dominance insectivore. Sur les axes de forme PC2 et PC3, ces deux taxa se placent à proximité l'un de l'autre. Enfin, sur l'axe PC3, la proximité entre le panda géant *A. melanoleuca* et l'ours à lunettes *T. ornatus*, représentant les deux ursidés actuels les plus végétariens, semble conforter cette interprétation. Les deux axes PC2 et PC3 semblent donc pertinents pour une approche paléoécoéthologique des ursidés fossiles.

Si l'on considère que l'axe PC3 et les caractères morphologiques associés peuvent être utilisés comme indicateurs paléoécoéthologiques, plusieurs observations intéressantes peuvent être faites.

Tout d'abord, les différences entre la distribution de l'ours brun fossile *U. arctos* archaïque et l'ours brun actuel *U. arctos* indiqueraient une modification des préférences alimentaires entre la forme pléistocène et la forme moderne d'ours brun. Selon HERRERO (1985), l'ours brun primitif serait omnivore à l'image de son représentant actuel. Nos résultats semblent dresser un portrait assez différent de la forme fossile d'*U. arctos*, plus végétarienne que la forme moderne. Néanmoins, des précautions doivent être prises puisque seule la population de Biache-Saint-Vaast est ici considérée.

Ensuite, la proximité entre l'ours des cavernes primitif *U. deningeri* et son représentant évolué *U. spelaeus* tend à indiquer des préférences alimentaires similaires, en s'inscrivant dans une tendance alimentaire omnivore/végétarienne intermédiaire entre l'ours

brun actuel *U. arctos* omnivore et l'ours à lunettes *T. ornatus* végétarien. De plus, la très importante variabilité morphologique observée chez l'ours des cavernes évolué *U. spelaeus* (Fig. 5.4.9) semble indiquer un spectre alimentaire extrêmement varié, évoluant du pôle le plus carnivore au pôle le plus végétarien. Nos résultats semblent donc plutôt en accord avec les récentes interprétations d'HILDERBRAND *et al.* (1996), de PINTO LLONA (2006) de RICHARDS *et al.* (2008), de PEIGNÉ *et al.* (2009) et de FIGUEIRIDO *et al.* (2009). Nos données indiquent tout au moins que des nuances doivent être apportées au portrait traditionnellement établi concernant l'hyper-végétarisme de l'ours des cavernes (KURTÉN 1976; BOCHERENS *et al.* 1990, 1994, 1997).

Sur l'axe de forme PC3, les tests statistiques n'indiquent pas de différences significatives entre les populations d'ours des cavernes évolué *U. spelaeus*. Par conséquent, cet axe ne permet pas d'observer de manière efficace l'évolution de ces caractères morphologiques au cours du temps. Il semble pourtant que la distribution des gisements d'Hastière, Montaigle et Loverval se rapproche du pôle hyper-végétarien (panda géant *A. melanoleuca*). Ces ursidés pourraient alors se caractériser par un régime alimentaire légèrement plus végétarien que les autres populations d'ours des cavernes. Si l'axe PC1 précédemment discuté a effectivement une signification chronostratigraphique et que ces trois gisements ont effectivement un âge moyen récent, alors l'axe PC3 indiquerait l'intégration d'une part végétarienne légèrement plus importante dans le spectre alimentaire de l'ours des cavernes évolué vers la fin du Pléistocène supérieur, mais sans atteindre de spécialisation hyper-végétarienne.

Enfin, seuls les ursidés de Borosteni semblent véritablement se différencier des autres populations sur l'axe PC3. De plus, ils tendent à se rapprocher des taxa actuels plus omnivores tels que l'ours brun actuel *U. arctos*, ce qui mettrait peut-être ici en évidence des différences alimentaires entre l'ours des cavernes évolué d'Europe occidentale, plus végétarien, et son homologue d'Europe orientale, plus omnivore.

CHAPITRE 6

CHAPITRE 6 – CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

L'application d'une analyse des contours sur les restes dentaires d'ursidés fossiles et actuels semble porteuse et permet de caractériser des différences morphologiques d'ordre taxonomique (inter-génériques, inter-spécifiques et sub-spécifiques), d'ordre phylétique et peut-être d'ordres génétique et paléoécoéthologique. Par la confrontation entre les représentants fossiles et actuels, cette méthode apporte par exemple des éléments de réponse supplémentaires quant au régime alimentaire des ours des cavernes, sujet encore largement controversé. Ce travail constitue une étape préliminaire et ouvre la voie à de très nombreuses possibilités. Les différences observées entre les résultats issus de la morphométrie traditionnelle et de l'analyse des contours montrent bien qu'il serait insensé de considérer cette dernière méthode comme une finalité. Au contraire, celle-ci doit impérativement être appliquée en complément d'une analyse traditionnelle. De plus, cette méthode n'intègre que la forme globale et les caractères morphologiques situés en périphérie des éléments dentaires uniquement. Par conséquent, de nombreux caractères diagnostiques, pourtant incontournables, n'apparaissent donc pas dans l'analyse.

La puissance de l'analyse des contours, et plus largement de la morphométrie géométrique, réside dans la quantification mathématique de la forme et de ses modifications. Appliquée aux ursidés, elle se révèle particulièrement intéressante car ceux-ci sont sujets à une importante variabilité morphologique intra-spécifique affectant les parties osseuses et dentaires, difficilement appréciable et interprétable via une analyse traditionnelle. Le cas particulier des ours spéléens en est une illustration parfaite. Cette diversité de forme affecte aussi bien des caractères discrets, tels que l'occurrence des prémolaires antérieures, le pli du pyramidal ou encore le sillon sagittal du scapholunaire (SCHWEIZER 2005), et de très nombreux caractères continus tels que la courbure de la branche horizontale de la mandibule, l'angle fronto-nasal du crâne ou encore la complexité du relief occlusal des dents jugales. Cette variabilité morphologique est si importante qu'elle entraîne souvent des difficultés de détermination entre U. deningeri et son descendant direct U. spelaeus, amenant régulièrement les auteurs à définir des formes intermédiaires. L'analyse des contours, et toutes les nouvelles méthodes de quantification, pourraient donc à terme, apporter une vision d'une part objective et d'autre part plus globale à ces phénomènes évolutifs. Nous avons vu par exemple qu'elle permet de mettre en évidence des différences moyennes de forme entre les représentants fossiles et actuels, entre U. deningeri, U. spelaeus et U. arctos archaïque, et même au niveau intra-spécifique entre plusieurs populations d'U. spelaeus.

Etude préliminaire du gisement de Montaigle – L'étude du gisement de Montaigle a permis de préciser les aspects protocolaires de l'étude, à savoir l'orientation dans l'espace des éléments dentaires lors de la numérisation et leur orientation dans la grille de référence lors de l'étape de la digitalisation. Cette première étape fut également l'occasion de tester les éventuels biais lors de la manipulation et de l'extraction des données (erreurs de mesurs) et inhérents à certains paramètres individuels tels que la latéralité des éléments dentaires (nature droite / gauche) et leur stade d'usure (soit l'âge individuel). Nous avons conclu à une influence relativement limitée de ces paramètres sur la forme des éléments dentaires.

analyses complémentaires semblent cependant nécessaires. L'effet du Des dimorphisme sexuel n'a pas pu être clairement établi, faute d'un matériel adéquat. De nombreux travaux montrent l'influence de ce paramètre sur les dimensions des éléments dentaires chez l'ours des cavernes, même en considérant les dents jugales (KURTÉN 1955; TORRES 1989; GRANDAL D'ANGLADE 1993b, 2001; BARYSHNIKOV et al. 2003). On peut donc envisager le même effet sur la forme, ce qui devra donc être vérifié par la suite. Les dents de Montaigle étant isolées, s'assurer du sexe sans avoir accès aux canines s'avérait impossible. L'idéal serait de se baser sur un matériel actuel, où le sexe de l'animal est déterminé avec certitude sans avoir recours aux données morphométriques. Dans notre cas, trop peu d'individus portaient cette information et l'étude de l'influence sexuelle ne serait pas suffisamment robuste. De plus, nous avons vu que la forme des éléments dentaires chez les ours bruns actuels U. arctos est fortement influencée par l'attribution sub-spécifique. En se basant sur une vingtaine d'individus par taxa au minimum, l'étude du dimorphisme sexuel sur du matériel actuel nécessite donc l'accès à de nouvelles collections, en tenant compte de ce paramètre.

Cette première étude fut également l'occasion de tester les corrélations entre la forme des dents et la complexité du relief occlusal par l'utilisation des morphotypes évolutifs définis par RABEDER (1999). Ces derniers constituent un moyen efficace pour classer le degré de complexité de la surface occlusale (nombre et forme des cuspides secondaires, forme des rides et pilliers d'émail, développement du cingulum etc.) chez les ursidés spéléens. D'abord définis pour les quatrièmes prémolaires inférieures et supérieures, les morphotypes évolutifs furent ensuite étendus au reste de la denture et à la dentition de lait (RABEDER 1983, 1989, 1999). L'étude morphodynamique d'une population se base sur les proportions relatives des morphotypes, amenant au calcul d'un indice morphodynamique que l'on compare ensuite à des populations de référence (RABEDER 1999). La détermination des morphotypes d'une population peut s'avérer laborieuse. En effet, il s'agit là de classer des caractères considérés

comme continus. Par conséquent, il existe de nombreuses formes intermédiaires, amenant à une certaine subjectivité de la part de l'analyste. Cependant, ils constituent des outils utiles et pour certains de bons indicateurs chronostratigraphiques (ARGANT 1995), du moins lorsque les populations étudiées sont suffisamment représentatives. Les tests préliminaires réalisés sur la M/1 mettent en évidence un lien possible entre ces deux paramètres. Il serait donc intéressant d'étendre cette analyse au reste de la denture jugale.

Analyse de la séquence de Scladina – L'étude de la longue séquence stratigraphique de Scladina a permis d'analyser l'acquisition des caractères morphologiques dentaires au cours du temps et de souligner une complexité évidente dans le déroulement des processus microévolutifs. Ainsi, il semble que des modifications de la forme, couplées ou non à des changements de taille, surviennent au niveau populationnel, mais celles-ci semblent affecter les éléments dentaires ou des régions de la surface occlusale de manière inégale. Notre étude n'est basée que sur une partie restreinte du matériel disponible à Slcadina. On peut donc tout d'abord envisager d'augmenter, lorsque cela est possible, la représentativité des populations pour l'ensemble des couches. Depuis quelques années, les techniques de fouilles bénéficient d'une nouvelle approche basée sur la microstratigraphie (PIRSON 2007; PIRSON et al. 2008). De nombreux arguments difficilement contestables prônent en effet pour une excavation à haute résolution et ont conduit à l'élaboration d'une nouvelle stratigraphie beaucoup plus précise que la précédente (PIRSON et al. 2008). Le choix de se baser sur l'ancienne stratigraphie pour cette première étude découle du souhait de garder un maximum de représentativité pour les populations et de ne pas compliquer les interprétations à outrance. Conscients de cette vision très simpliste, nos résultats optimistes permettent aujourd'hui d'envisager une étude plus fine en considérant cette fois la nouvelle stratigraphie.

En parallèle, la corrélation de Scladina avec d'autres séquences stratigraphiques pourra indiquer si les fluctuations morphologiques observées à Scladina s'observent également ailleurs. Ces derniers devront idéalement réunir les conditions suivantes : 1) abondance en restes dentaires d'ours des cavernes, 2) longue séquence temporelle et 3) cadres chrono-stratigraphique et paléoenvironnemental bien définis. Afin de s'affranchir des éventuels biais liés aux phénomènes phylogéographiques, cette étude s'effectuera dans un premier temps au niveau régional. Par exemple, la grotte Walou (Trooz, région wallonne, province de Liège) semble être un premier candidat intéressant par sa localisation (à une quarantaine de kilomètres de Sclayn seulement), par la vision « moderne » de son étude stratigraphique et de ses cadres chronostratigraphique et paléoenvironnemental précis (découverte très récemment, elle a bénéficié des mêmes analyses multiproxies que la séquence de Scladina) et par le temps qu'elle représente évoluant au moins du Saalien (SIM 6 ou >) jusqu'au Subboréal holocène (SIM 1) (PIRSON 2004 ; DRAILY 2011). Une fois ce cadre suffisamment robuste, leur comparaison avec des séquences plus méridionales (pourtour méditerranéen), orientales (Europe Centrale et de l'Est) et d'altitude (gisements alpins) pourra s'effectuer.

Analyse des contours et données moléculaires – Grâce aux récents travaux basés sur les données moléculaires, la cartographie des populations d'ours des cavernes génétiquement différenciées a pu être initiée (HOFREITER *et al.* 2001; KÜHN *et al.* 2001; LOREILLE *et al.* 2001; ORLANDO *et al.* 2002). Au sein de la séquence de Scladina mais également à Montaigle, le paramètre génétique ne peut être définitivement exclu pour expliquer les différences morphologiques observées. De plus, dans le cas de Scladina, la coexistence de plusieurs haplogroupes au sein d'une même unité stratigraphique est indubitable (LOREILLE *et al.* 2001; ORLANDO *et al.* 2002). Afin de vérifier si un lien peut être établi entre les lignées génétiques et les morphogroupes observés, une analyse des contours pourra être appliquée à partir de l'ensemble du matériel utilisé dans ces analyses moléculaires. Notons qu'aucun autre gisement n'a pour le moment bénéficié de telles analyses dans le contexte Nord-Ouest européen. Les plus proches gisements ayant bénéficié de ces analyses génétiques se situent plus au Sud (Azé, Gigny, La Balme à Collomb, Grotte Merveilleuse et Prélétang) et constituent un ensemble qu'il serait intéressant d'analyser, puis de comparer à Scladina.

Confrontation actuels *vs* **fossiles** *via* **la** M/1 – La confrontation entre les ursidés actuels et fossiles a permis de mettre en évidence les particularités morphologiques des premières molaires inférieures M/1 de l'ours des cavernes, et en particulier chez la forme évoluée *U. spelaeus*. Chez les ursidés spéléens, quelques caractères dentaires (forme du paraconide et développement relatif du trigonide et du talonide) semblent montrer une « dérive morphologique » au cours du temps et pourraient peut-être mener vers la définition d'un nouvel indicateur chronostratigraphique. Cependant, ces caractères ne semblent pas principalement liés à des modifications d'ordre paléoécoéthologique.

D'autres caractères dentaires (développement de l'hypoconide principalement) semblent au contraire se corréler aux préférences alimentaires. D'après nos données, le

régime alimentaire de l'ours des cavernes semble en moyenne à dominance omnivore/végétarienne, mais montre également une très large variabilité au sein du panel carnivore-omnivore-végétarien. Nos résultats tendent à confirmer la nécessité de nuancer les mœurs alimentaires de l'ours des cavernes. En effet, le schéma traditionnellement admis est en réalité certainement plus complexe. Ainsi, il devient difficile de dresser un portrait « alimentaire » unique pour l'ours des cavernes, de la même manière que le portrait « génétique » de cette espèce fossile est apparu il y a très récemment beaucoup plus complexe.

La confrontation entre les ursidés actuels et fossiles a également permis d'observer les affinités morphologiques entre les éléments dentaires de l'ours brun archaïque *U. arctos* et de l'ours des cavernes primitif *U. deningeri*. Nos données ne permettent pas de répondre indubitablement à la question de l'origine phylétique des ours spéléens. Cependant, en complétant la base de données avec des représentants de l'ours étrusque *U. estruscus*, nous pourrions peut-être apporter des éléments de réponse supplémentaires.

Quelles améliorations apporter au modèle ? – Suite aux résultats de la partie 5.3, un modèle actualiste a pu être élaboré à partir de la première molaire inférieure. Cet élément dentaire a fourni des résultats prometteurs, mais ce qui n'exclut pas totalement l'utilisation des autres dents. En effet, la première molaire supérieure par exemple semble montrer une efficacité plus discrète que l'inférieure. Il faut donc avant tout vérifier si les autres éléments dentaires ne peuvent fournir de bons résultats.

Dans le cas de la M/1, les conclusions amènent à penser que la spécialisation alimentaire de l'ours des cavernes doit être nuancée. L'importante variabilité morphologique observée pour cet élément dentaire semble en effet indiquer un large éventail alimentaire pour ces ursidés, qui semblent finalement plus omnivores que supposé. Concernant l'ours brun fossile de Biache-Saint-Vaast, sa distribution semble indiquer une alimentation plus végétarienne que son descendant direct, plus omnivore. Evidemment, ces résultats préliminaires se doivent d'être complétés. Le modèle élaboré sur la base de la M/1 peut être amélioré de multiples façons.

Chez les ursidés actuels, notre base de données rassemble les principaux genres et espèces. Outre le fait d'augmenter les effectifs pour les taxa les moins bien représentés comme l'ours lippu, il reste possible d'intégrer de nouvelles sous-espèces d'ours brun. On peut citer en particulier le cortège des ours géants des régions les plus septentrionales, comme l'ours du Kamtchatka *Ursus arctos piscator* PUCHERAN, 1855 ou le kodiac *U. a.*

middendorffi MERRIAM, 1896 d'Alaska. En Amérique du Nord, la couleur de la robe varie fortement selon la distribution géographique chez l'ours noir américain *U. americanus*. L'intégration de différentes races régionales telles que l'ours cannelle *Ursus americanus cinnomomum* AUDUBON & BACHMAN, 1854 ou l'ours argenté *U. a. emmonsii* DALL, 1895 pourrait aussi être l'occasion de tester si cette variabilité intra-spécifique se traduit au niveau de la forme des éléments dentaires.

Chez les ursidés fossiles, de très nombreuses perspectives peuvent être envisagées. Dans un premier temps, l'ajout de populations spéléennes et d'ours brun archaïque est incontournable. Comme expliqué précédemment, l'idéal est de compléter la base de données par des séquences temporelles longues et bien définies en contexte Nord-Ouest européen, mais aussi plus au Sud et à l'Est. Par sa richesse en ursidés (Ursus arctos archaïque, U. deningeri et U. spelaeus), la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées Orientales) semble également être un candidat de choix. Cette séquence évolue du Pléistocène moyen au Pléistocène supérieur ancien (SIM 17 à SIM 5). Parmi les formes archaïques d'ours des cavernes primitif U. deningeri, on peut citer la population du Vallonet (Alpes-Maritimes; MOULLÉ 1992 ; MOULLÉ et al. 2006) et d'Untermaßfeld en Allemagne (KAHLKE 2006). On peut également penser à toutes les formes naines d'Ursus spelaeus des gisements d'altitude en Europe centrale (RABEDER et al. 2004). Les restes d'ours brun fossile sont plus rares, mais on peut par exemple penser à l'aven de Vergranne (Doubs) du Pléistocène moyen médian (CHAGNEAU & PRAT 1983), au gisement de Flavigny-sur-Ozérain en Bourgogne (ARGANT 1991), à la riche population de Taubach en Allemagne (KURTÉN 1977) et aussi aux premières formes asiatiques de Choukoutien (ZDANSKY 1928). L'ours noir asiatique fossile U. thibetanus se rencontre occasionnellement dans certains gisements de France méridionale, comme à Blanot 2, où l'on signale une première molaire inférieure unique (ARGANT 1991) et dans la Grotte des Cèdres dans le Var (CRÉGUT-BONNOURE 1997). L'ours étrusque, villafranchien par excellence, se rencontre notamment à Saint-Vallier dans la Drôme (PRAT & THIBAULT 1976; GUÉRIN 2004) et dans le gisement italien du Val d'Arno (PRAT & THIBAULT 1976).

Les processus évolutifs menant à la spécialisation alimentaire chez les ursidés sont aujourd'hui au centre de nombreux débats. Chez les représentants actuels, la spécialisation alimentaire particulièrement rapide de l'ours blanc *Ursus maritimus* est là aussi une source de questionnements. Son étude semble malheureusement limitée par l'extrême rareté des dans le registre fossile due aux mauvaises conditions de préservation qu'offre son biotope. Une mandibule gauche datant de 45 ka récemment découverte dans l'archipel norvégien Svalbard (INGÓLFSSON & WILG 2008) pourrait éventuellement constituer une occasion unique de comparaison avec nos individus actuels. Des analyses moléculaires ont révélé un lien étroit entre l'ours blanc et la communauté d'ours bruns des îles Admiralty, Baranof et Chichagof (îles ABC) au Sud de l'Alaska (SHIELDS et al. 2000; TALBOT & SHIELDS 1996b). Il serait donc intéressant d'intégrer ces populations dans notre étude. La lignée du panda géant, un peu plus documentée, pourrait être envisagée pour l'étude de l'acquisition des caractères dentaires spécialisés menant à l'hyper-végétarisme. Chez les ursidés plus primitifs et exclusivement fossiles, on pourrait éventuellement envisager les représentants du groupe des hémicyoninés, considérés comme largement carnivores (McLELLAN & REINER 1994). L'étude de la lignée des agriotheriinés, dont les représentants sont considérés comme des végétariens spécialisés pour certains (HENDEY 1980; McLELLAN & REINER 1994) et carnivores pour d'autres (SORKIN 2006), est également source de conflits. Enfin, chez les trémarctinés, on peut citer les deux espèces fossiles Nord-américaines Tremarctos floridanus, considéré par KURTÉN (1966) comme un végétarien exclusif au même titre que l'ours des cavernes et l'ours géant à face courte Arctodus simus, pour lequel le régime alimentaire est toujours débattu (KURTÉN 1967 ; HARINGTON 1973 ; MATHEUS 1995).

Analyse multiproxies – Une comparaison de nos résultats avec ceux issus d'autres méthodes d'analyse semble inévitable. En complément d'une analyse morphométrique traditionnelle, il serait particulièrement intéressant de croiser nos données avec des données géochimiques, des données de micro-usure dentaire ou encore d'épaisseur d'émail. Ces méthodes d'investigation relativement modernes se partagent actuellement les plus nombreux arguments quant aux habitudes alimentaires des ours spéléens. La première se base sur les isotopes du carbone et de l'azote contenus dans le collagène (BOCHERENS *et al.* 1990, 1994, 1997). La plupart des résultats argumentent pour une spécialisation clairement affirmée, à l'exception des travaux de RICHARDS *et al.* (2008) dont les conclusions tendent plutôt vers l'omnivorie. Les analyses de micro-usure dentaire semblent également être en faveur d'un régime plus omnivore (PINTO LLONA 2006 ; PEIGNÉ *et al.* 2009).

Application d'une analyse des contours sur d'autres régions anatomiques – A l'image des éléments dentaires, de nombreux caractères morphologiques post-crâniens chez les

ursidés montrent une importante variabilité morphologique et offrent de très nombreuses possibilités. Certaines applications semblent particulièrement intéressantes. Le crâne et la mandibule des ursidés ont déjà fait l'objet de plusieurs études de ce genre. On peut citer l'étude de FIGUEIRIDO *et al.* (2009) basée sur les éléments mandibulaires et crâniens des ursidés actuels et fossiles, FIGUEIRIDO *et al.* (2010) sur la morphologie du calvarium au sein de la lignée du panda géant ou encore l'étude de FIGUEIRIDO & SOIBLEZON (2010) sur les éléments crâniens et mandibulaires des trémarctinés fossiles. En revanche, ces travaux se basent sur la méthode des points homologues, limitant l'observation de caractères tels que la courbure de la branche horizontale de la mandibule et la convexité entre l'os frontal et le nasal, et se focalisent principalement sur la variabilité d'ordre générique et inter-spécifique. Nous proposons donc d'appliquer une analyse des contours à partir de la mandibule et pourquoi pas une analyse en contour ouvert à partir du profil fronto-nasal de la boîte crânienne à l'échelle intra-spécifique chez les ursidés spéléens.

La morphologie des os du squelette appendiculaire est également utilisée en tant que critère distinctif pour Ursus arctos, U. deningeri et U. spelaeus (PRAT & THIBAULT 1976) et montre là aussi une forte variabilité intra-spécifique, en particulier chez U. spelaeus. La massivité croissante (raccourcissement et élargissement relatifs) des segments métapodiens est parfois utilisée en tant qu'outil chronostratigraphique (ARGANT 1991) et s'interprète pour certains comme l'indice d'un comportement alimentaire de plus en plus végétarien au cours de la lignée (ATHEN 2007). La quantification de la massivité des métapodes par une analyse des contours pourrait donc être intéressante à réaliser. Comme autre exemple d'application, on peut proposer l'étude du degré de torsion du tibia (MOTTL 1933; ALTUNA 1973) qui semble augmenter au cours de la lignée spéléenne. L'importance de la torsion s'appréhende traditionnellement en mesurant l'angle de torsion sur la surface articulaire distale (PRAT & THIBAULT 1976). Le degré de torsion du tibia est directement relié à la locomotion. Un angle accusé semblerait indiquer une démarche « en dedans » (PRAT & THIBAULT 1976) et caractériserait les ursidés actuels les plus végétariens. La quantification de cette torsion au cours du temps pourrait donc apporter des éléments de réponse intéressants.

Autres groupes, autres indicateurs ? – Ces trois années ont également été l'occasion de tester en parallèle l'applicabilité de l'analyse des contours sur les éléments dentaires de trois autres groupes de grands mammifères pléistocènes et holocènes : les grands bovidés, les
équidés et les rhinocérotidés. En raison des effectifs plus restreints pour ces groupes limitant de solides interprétations, le choix de ne présenter dans ce mémoire que les résultats basés sur les ursidés s'est porté naturellement. Les observations ci-dessous seront donc données à titre indicatif et feront par la suite l'objet d'études plus approfondies. Une caractéristique commune à ces taxa est le développement en hauteur de la couronne dentaire (hypsodontie) impliquant de sérieuses difficultés d'ordre pratique.

Chez les grands bovidés, une analyse des contours a été testée sur les premières molaires inférieures et les troisièmes molaires supérieures et inférieures. Les taxa considérés sont l'aurochs *Bos primigenius* BOJANUS, 1827 et le grand bison des steppes *Bison priscus* BOJANUS, 1827. Le problème de la hauteur de la couronne s'est directement posé en raison de la géométrie irrégulière du fût dentaire, s'évasant clairement du collet à la surface occlusale. Par conséquent, l'usure dentaire influence complètement la forme de la surface occlusale et ne permet donc pas son exploitation directe. Nous avons proposé de contourner cette difficulté en considérant la partie apicale de la dent et en digitalisant la forme du collet à la limite couronne/racine. Cependant, ce protocole implique une difficulté d'un autre ordre, puisque cette région dentaire est souvent obstruée par un important volume de cément. Par conséquent, la sélection en amont des individus les moins « cémentés » réduit exagérément les effectifs, devenant ainsi peu représentatifs.

Les éléments dentaires d'équidés sont plus hypsodontes que chez les bovidés puisque la couronne mesure jusqu'à 8 cm à l'état vierge chez les actuels. Les dents considérées sont les secondes prémolaires inférieures et supérieures et les troisièmes molaires inférieures et supérieures En réalité, le paramètre limitant ici est la torsion des dents jugales dans le sens mésio-distal, en particulier pour les dents les plus distales. Bien que le fût de la dent soit relativement régulier, l'obliquité de l'usure provoque de sérieuses modifications de la morphologie de la muraille externe, dont il est difficile de s'affranchir. Les tests confirment bien la forte influence de ce paramètre puisque la variabilité observée se corrèle principalement à l'âge individuel, masquant totalement les différences d'ordre générique ou spécifique. Là encore, sélectionner uniquement des individus d'âge similaire (soit de hauteur de couronne égale) réduit énormément les effectifs. Ajoutons de plus que la complexité de la muraille oblige à augmenter le nombre de points sur le contour (un minimum de 128 points est nécessaire), multipliant les données et rendant leur manipulation assez contraignante. Par la forme même du collet, l'utilisation de la face apicale semble ici clairement impossible. Si les effectifs le permettent, une alternative peut cependant être proposée. La région occlusale la plus utilisée pour les diagnoses et les reconstitutions paléoenvironnementales étant le protocone, je protocole d'appliquer une analyse en contour ouvert sur cette zone.

Enfin, le groupe des rhinocérotidés a fait l'objet d'un nombre très retreint de tests. Les dents sélectionnées sont les premières molaires inférieures et les troisièmes molaires inférieures et supérieures. Le problème principal qui se pose ici découle indirectement des dimensions importantes du matériel. Déjà assez rarement trouvés en abondance, les éléments dentaires sont le plus souvent fragmentaires et donc totalement inutilisables par une analyse des contours. De plus, un important volume de cément empêche également une digitalisation précise du contour. Les tests réalisés sur un petit nombre d'individus montrent enfin une forte influence des erreurs de mesure. Les dents inférieures en particulier ne se prêtent pas aisément à un positionnement standardisé dans l'espace.

La recherche d'un protocole adapté est donc nécessaire pour ces trois groupes taxonomiques. Il n'est cependant pas impossible que la forme de ces éléments dentaires puisse être un jour quantifiée par une analyse des contours et utilisée en tant que nouvel indicateur paléoenvironnemental, une fois passées toutes ces difficultés d'ordre pratique.

BIBLIOGRAPHIE

A

- ABEL O. & KYRLE G. (1931). Die Drachenhöhle bei Mixnitz. *Speläologische Monographien*, 7-9 : 1-953.
- ADAMS D. C., ROHLF F. J. & SLICE D. E. 2004. Geometric Morphometrics: Ten years of Progress Following the "Revolution". *Italian Journal of Zoology* 71 : 5-16.
- ALTUNA J. 1973 Hallazgos de Oso Pardo (Ursus arctos, Mammalia) en cuevas del País Vasco. Munibe 25 (2-4) : 121 - 170
- AMSTRUP S. C. 2003. Polar bear, Ursus maritimus. In FELDHAMER G. A., THOMPSON
 B. C. & CHAPMAN J. A. (Eds.), Wild Mammals of North America: Biology, Management, and Conservation. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 587-610.
- ANDERSEN K. K., AZUMA N., BARNOLA J.-M., BIGLER M., BISCAYE P., CAILLON N., CHAPPELLAZ J., CLAUSEN H. B., DAHL-JENSEN D., FISCHER H., FLÜCKIGER J., FRITZSCHE D., FUJII Y., GOTO-AZUMA K., GRONVOLD K., GUNDESTRUP N. S., HANSSON M., HUBER C., HVIDBERG C. S., JOHNSEN S. J., JONSELL U., JOUZEL J., KIPFSTUHL S., LANDAIS A., LEUENBERGER M., LORRAIN R., MASSON-DELMOTTE V., MILLER H., MOTOYAMA H., NARITA H., POPP T., RASMUSSEN S. O., RAYNAUD D., ROTHLISBERGER R., RUTH U., SAMYN D., SCHWANDER J., SHOJI H., SIGGARD-ANDERSEN M.-L., STEFFENSEN J. P., STOCKER T., SVEINBJÖRNSDÓTTIR A. E., SVENSSON A., TAKATA M., TISON J.-L., THORSTEINSSON TH., WATANABE O., WILHELMS F. & WHITE J. W. C. 2004. High-resolution record of Northern Hemisphere climate extending into the last interglacial period. *Nature* 431 (7005) : 147-151.
- ANDREWS P., LORD J. M. & NESBIT-EVANS E. M. 1979. Patterns of ecological diversity in fossil and mammalian faunas. *Biological Journal of Linnean Society* 11 : 177-205.
- ARGANT A. 1991. Carnivores quaternaires de Bourgogne. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon* 115 : 1-301.
- ARGANT A. 1995 Un essai de biochronologie à partir de l'évolution dentaire de l'ours des cavernes. Datations du site de Balme à Collomb (Entremont-le-Vieux, Savoie, France). *Quaternaire* 6 (3-4) : 139-149.

- ARGANT A. 2009. Biochronologie et grands mammifères au Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale : l'apport des canidés, des ursidés et des carnivores en général. *Quaternaire* 20 (4) : 467-480.
- ARNASON U., GULLBERG A., JANKE A. & KULLBERG M. 2007. Mitogenomic analyses of caniform relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45 : 863-874.
- ARNQVIST G. & MÅRTENSSON T. 1998. Measurement error in geometric morphometrics: empirical strategies to assess and reduce its impact on measures of shape. *Acta Zoologica Academiae Hungaricae* 44 (1-2) : 73-96.
- ATHEN K. 2007. Statistical analyses on skeletal elements of *Ursus deningeri* and *Ursus spelaeus* for determination of the degree of their phylogenetic relationship. *Hallesches Jahrbuch für Geowissenschaften Beiheft* 23 : 153-159.
- AUGUSTE P. 1993. Acquisition et exploitation du gibier au Paléolithique moyen dans le nord de la France. Perspectives paléoécologiques et palethnographiques. In Exploitation des animaux sauvages à travers le temps. APCA, Juans-les-Pins, 49-62.
- AUGUSTE P. 1995a. Cadres biostratigraphiques et paléoécologiques du peuplement humain dans la France septentrionale durant le Pléistocène. Apports de l'étude paléontologique des grands mammifères du gisement de Biache-Saint-Vaast (Pasde-Calais). Thèse de Doctorat (inédite), Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris, 724p.
- AUGUSTE P. 1995b. Chasse et charognage au Paléolithique moyen : l'apport du gisement de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais). Bulletin de la Société Préhistorique française 92 : 155-167.
- AUGUSTE P. 2009. Evolution des peuplements mammaliens en Europe du Nord-Ouest durant le Pléistocène moyen et supérieur. Le cas de la France septentrionale. *Quaternaire* 20 (4) : 527-550.
- AZZAROLI A., DE GUILI C., FICARELLI G. & TORRE D. 1988. Late Pleistocene to early Mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 66: 77-100.

B

BAHAIN J.-J. 2007. La methode de datation par résonance de spin électronique (E.S.R.) au Muséum national d'Histoire Naturelle – Vingt ans de recherches méthodologiques *et d'applications géochronologiques*. Mémoire d'HDR (inédit), Université Michel de Montaigne Bordeaux III, 88p.

- BAHAIN J.-J., SARCIA M. N., FALGUÈRES C. & YOKOYAMA Y. 1993. Attempt at E.S.R. Dating of tooth enamel of French Middle Pleistocene sites. *Applied Radiation and Isotopes* 44 (1-2) : 267-272.
- BALLANTYNE C. K. & HARRIS C. 1994. *The Periglacial of Great Britain*. Cambridge University Press, Cambridge, 340 p.
- BARNOSKY A. D., KOCH P. L., FERANEC R. S., WING S. L. & SHABEL A. B. 2004. Assessing the causes of late Pleistocene extinctions on the continents. *Science* 306 : 70-75.
- BARONE R. 1976. Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome troisième : Splanchnologie, fœtus et ses annexes. Fascicule premier : Appareil digestif appareil respiratoire. Laboratoire d'Anatomie de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon, Lyon, 428p.
- BARYSHNIKOV G. & FORONOVA I. 2001. Pleistocene small cave bear (Ursus rossicus) from the South Siberia, Russia. Cadernos do Laboratorio Xéolóxico de Laxe 26 : 373-398.
- BARYSHNIKOV G., GERMONPRÉ M. & SABLIN M. 2003. Sexual dimorphism and morphometric variability of cheek teeth of the cave bear (Ursus spelaeus). Belgian Journal of Zoology 133 (2): 111-119.
- BASTIN B. 1992. Analyse pollinique des sédiments détritiques des coprolithes et des concrétions stalagmitiques du site préhistorique de la grotte Scladina (Province de Namur, Belgique). *In* OTTE M. (Ed), *Recherches aux grottes de Sclayn, Volume 1 : Le contexte*. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège, 27 : 59-77.
- BASTIN B., CORDY J.-M., GEWELT M. & OTTE M. 1986. Fluctuations climatiques enregistrées depuis 125.000 ans dans les couches de remplissage de la grotte Scladina (province de Namur, Belgique). Bulletin de l'Association Française pour l'étude du Quaternaire 1-2 : 168-177.
- BEKE D. 2009-2010. The fossil cave hyena of Goyet, Walsin and Hastière (Belgium): osteometry and taphonomy. Mémoire de Master 2 (inédit), Université de Gand, Gand, 79 p.
- BENABDELHADI M. 1998. Etude sédimentologique de la coupe transversale 30/31 des carrés A, B, C et D de la grotte Scladina. *In* OTTE M., PATOU-MATHIS M. &

BONJEAN D. (Eds), *Recherches aux grottes de Sclayn, Volume 2 : L'Archéologie*. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège, 79 : 25-37.

- BERGER 1978. Long-term variations of caloric insolation resulting from the Earth's orbital elements. *Quaternary Research* 9 : 139-167.
- BEST R. C. 1985. Digestibility of ringed seals by polar bear. *Canadian Journal of Zoology* 63 : 1033-1036.
- BININDA-EDMONS O. R. P. 2004. Phylogenetic position of the Giant Panda. In LINDBURG D. G. & BARAGONA K. (Eds.), Giant Pandas: Biology and Conservation. University of California Press, Berkeley, 11-35.
- BLACK T. K. 1980. An exception to the apparent relationship between stress and fluctuating dental asymmetry. *Journal of Dental Research* 59: 1168-1169.
- BOCHERENS H. 1998. Comments on « Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears » by Hilderbrand *et al.* (1996). *Canadian Journal of Zoology* 76 : 2299-2300.
- BOCHERENS H., FIZET M. & MARIOTTI A. 1990. Mise en évidence du régime alimentaire végétarien de l'ours des cavernes (*Ursus spelaeus*) par la biogéochimie isotopique (¹³C, ¹⁵N) du collagène des Vertébrés fossiles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 2 : 1279-1284.
- BOCHERENS H., FIZET M. & MARIOTTI A. 1994. Diet, physiology and ecology of fossil mammals as inferred from stable carbon and nitrogen isotope biogeochemistry : Implications for Pleistocene bears. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 107 : 213-225.
- BOCHERENS H., BILLIOU D., PATOU-MATHIS M., BONJEAN D., OTTE M. & MARIOTTI, A. 1997. Paleobiological implications of the isotopic signatures (¹³C, ¹⁵N) of Fossil Mammal Collagen in Scladina Cave (Sclayn, Belgium). *Quaternary Research* 48 : 370-380.
- BOCHERENS H., BILLIOU D., MARIOTTI A., PATOU-MATHIS M., OTTE M. & BONJEAN D. & TOUSSAINT M. 1999. Palaeoenvironmental and palaeodietary implications of isotopic biogeochemistry of last interglacial neanderthal and mammal bones in Scladina Cave (Belgium). *Journal of Archaeological Science* 26 : 599-607.
- BON C., CAUDY N., DE DIEULEVEULT M., FOSSE P., PHILIPPE M., MAKSUD F., BERAUD-COLOMB E., BOUZAID E., KEFI R., LAUGIER C., ROUSSEAU B., CASANE D., VEN DER PLICHT J. & ELALOUF J. M. 2008. Deciphering the

complete mitochondrial genome and phylogeny of the extinct cave bear in the Paleolithic cave of Chauvet. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105 (45) : 17447-17452.

- BONIFAY M.-F. 1966. Les Carnivores : Le genre Ursus. In LAVOCAT R. (Dir.), Atlas de Préhistoire, Tome III. Faunes et flores préhistoriques de l'Europe occidentale. Boubée et Cie, Paris, 341-353.
- BONIFAY M. F. & BRUGAL. J. P. 1996. Biogéographie et biostratigraphie des grandes faunes du Pléistocène inférieur et moyen en Europe du Sud : apport des gisements français. *Paléo* 8 : 19-30.
- BONJEAN D. 1998a. Situation géographique et historique, *in* OTTE M., PATOU-MATHIS
 M. & BONJEAN D. (Eds), *Recherches aux grottes de Sclayn, Volume*2 : L'Archéologie. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège, 79 : 9-14.
- BONJEAN D. 1998b. La stratigraphie. In OTTE M., PATOU-MATHIS M. & BONJEAN D. (Eds), Recherches aux grottes de Sclayn, Volume 2 : L'Archéologie. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège, 79 : 15-23.
- BONJEAN D. 1998c. Chronologie à la grotte Scladina. In OTTE M., PATOU-MATHIS M.
 & BONJEAN D. (Eds), Recherches aux grottes de Sclayn, Volume 2 : L'Archéologie. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège, 79 : 45-56.
- BONJEAN D., ABRAMS G., DI MODICA K. & OTTE M. 2009. La microstratigraphie, une clé de lecture des remaniements sédimentaires successifs. Le cas de l'industrie moustérienne 1A de Scladina. *Notae prehistoricae* 29 : 139-147
- BOOKSTEIN F. L. 1991. *Morphometric tools for landmark data/geometry and biology*. Cambridge University Press, Cambridge, 435 p.
- BOOKSTEIN F. L. 1996. Standard formula for the uniform shape component in landmark data. In MARCUS L., F., CORTI M, LOY A., NAYLOR G. J. P. & SLICE D. E. (Eds.), Advances in Morphometrics, NATO ASI Series, Series A, 284 : 153-168.
- BOOKSTEIN F. L., CHERNOFF R. L., ELDER R. L., HUMPHRIES J. M., SMITH G. R. & STRAUSS R. E. 1985. Morphometrics in evolutionary biology, Special Publication 15. Academy of Natural Sciences Press, Philadelphia, 85-101.
- BOULE M. & PIVETEAU J. 1935. Les fossiles. Eléments de Paléontologie. Masson et Cie, Paris, 899 p.
- BOYDE A. 1976. Enamel structure and cavity margins. *Operative Dentistry* 1 : 13–28.

- CALLOMON J. H. & DONOVAN D. T. 1971. A code of Mesozoic Stratigraphical nomenclature. *Mémoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières* 75 : 75-81.
- CÂRCIUMARU M. 1977. Interglaciarul Borosteni (=Eem=Riss=Würm=Mkulino) si unele consideratii geocronologice privind inceputurile musterianului in România pe baza rzultatelor palinogice din pestera Cioarei-Borosteni (jud. Gorj). *Studii si cercetari de istorie veche* 28 (1) : 19-36.
- CÂRCIUMARU M. 1999. *Le Paléolithique en Roumanie*. Collection L'Homme des origines, Série «Préhistoire de l'Europe, Editions Million, 331p.
- CÂRCIUMARU M., MONCEL M.-H. & CÂRCIUMARU R. 2000. Le Paléolithique moyen de la grotte Cioarei-Borosteni (commune de Pestisani, département de Gorj, Roumanie). *L'Anthropologie* 104 : 185-237.
- CÂRCIUMARU M., OTTE M. & ULRIX-CLOSSET M. 1995. Séquence pléistocène à la « Pestera Cioarei » (grotte des Corbeaux à Borosteni en Olténie). *Préhistoire Européenne* 7 : 35-47.
- CÂRCIUMARU M., MONCEL M.-H., ANGHELINU M. & CÂRCIUMARU R. 2002. The Cioarei-Borosteni cave: Middle Palaeolithic finds and technological analysis of the lithic assemblages. *Antiquity* 76 : 680-690.
- CÂRCIUMARU M., ANGHELINU M., NIȚU E.-C., COSAC M. & MURĂTOREANU G. 2007. Géo-archéologie du Paléolithique moyen, Paléolithique supérieur, Epipaléolithique et Mésolithique en Roumanie. Cetatea de Scaun, Târgoviste, 187p.
- CÂRCIUMARU M., ANGHELINU M., BITIRI-CIORTESCU M., CÂRCIUMARU D.-D., CÂRCIUMARU R., CHALINE J. CÎRSTINA O., COSAC M., DINCĂ R., DOBRESCU R., GÁL E., KESSLER E., MĂRGĂRIT D. I. MONCEL M.-H., OTTE M., PAVEL R., SANDU M., ŞECLĂMAN M., TERZEA E., ULRIX-CLOSSET M. & VASILESCU P. 2000b. *Pestera Cioarei-Borosteni – Paleomidul, cronologia și Activitățile umane în Paleolitic*. Editura Macarie, Târgoviste, 79-197.
- CHAGNEAU J. & PRAT F. 1983. Les ursidés de l'Aven de Vergranne (Doubs). *Annales Scientifiques de l'Université de Besançon, Géologie* **5** (4) 93-109.
- CHALINE J. 1978. Les rongeurs de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais) et leurs implications stratigraphiques et climatiques. *Bulletin de l'Association française pour l'Etude du Quaternaire* 15 : 44-46.

- CHALINE J. 1980. Zonation biologique et climatiques du Pléistocène d'après les faunes de rongeurs. Suppléments du Bulletin de l'Association Française pour l'Etude du *Quaternaire N S* 1 : 359-367.
- CHALINE J. 1987. Les rongeurs de la grotte Cioarei-Borosteni (Nord de l'Olténie, Roumanie) et leur signification. *Editura Academiei Române* 31 (1-2) : 131-134.
- CHAPMAN R. E. 1990. Conventional Procrustes approaches. In Rohlf F. J. & BOOKSTEIN F. L. (Eds.), Proceedings of the Michigan morphometrics workshop, Special Publication Number 2. University of Michigan Museum of Zoology, Ann Harbor, 251-267.
- CHINERY M. 1988. Killers of the wild. Salamander Books Ltd, London, 223p.
- CHRISTIANSEN P. 1999. What size were *Arctodus simus* and *Ursus spelaeus* (Carnivora, Ursidae) ? *Annales Zoolgici Fennici* 36 : 93-102.
- COHEN C. 2004. Gould et D'Arcy Thompson. Comptes Rendus Palevol 3 : 421-431.
- COPE E. D. 1883. On the Trituberculate Type of Molar Tooth in the Mammalia. *Proceedings* of the American Philosophical Society 21 (114) : 324-326.
- CORDY J.-M. 1998. Bio- et chronostratigraphie des dépôts quaternaires de la grotte Scladina (province de namur, Belgique) à partir des micromammifères. *In* OTTE M. (Ed), *Recherches aux grottes de Sclayn, Volume 1 : Le contexte*. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège, 27 : 79-125.
- CORDY J.-M. & BASTIN B. 1992. Synthèse des études paléontologiques réalisées dans les dépôts de la grotte Scladina (Sclayn, province de Namur). In OTTE M. (Ed), *Recherches aux grottes de Sclayn, Volume 1 : Le contexte*. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège, 27 :153-156.
- CORRUCCINI R. S. & POTTER R. H. Y. 1981. Developmental correlates of crown component asymmetry and occlusal discrepancy. *American Journal of Physical Anthropology* 55: 21-31.
- COWIE J. W. & BASSETT M. G. 1989. 1989 global stratigraphic chart with geochronometric and magnetostratigraphic calibration. *Episodes* 12 (2), supplément, 1 p.
- CRAMPTON J. S. 1995. Elliptic Fourier shape analysis of fossil bivalves: some practical considerations. *Lethaia* 28 : 179-186.
- CRÉGUT-BONNOURE E. 1997. The saalian *Ursus thibetanus* from France and Italy. *Geobios* 30(2) : 285-294.

- CRÔNIER C. 1998. *Quantification de la diversité morphologique et modélisation des stratégies adaptatives chez les trilobites phacopinés néodévoniens*. Thèse de Doctorat (inédite), Université Montpellier II, Montpellier, 304 p.
- CRÔNIER C., RENAUD S. FEIST R. & AUFFRAY J.-C. 1998. Ontogeny of *Trimercephalus lelievrei* (Trilobita, Phacopida), a representative of the Late Devonian phacopine paedomorphocline: a morphometric approach. *Paleobiology* 24 (3) : 359-370.
- CUCCHI T., FUJITA M. & DOBNEY K. 2009. New insights into pig taxonomy, domestication and human dispersal in island South East Asia: molar shape analysis of *Sus* remains from Niah caves, Sarawak. *International Journal of Osteoarchaeology* 19 (4) : 508-530.
- 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 IX^e et VIII^e millénaires avant J.-C.). *Comptes Rendus Palévol* 1(4) : 235-241.

D

- D'ARCY THOMPSON W. 1917. On Growth and Form. Cambridge University Press, Cambridge, 713 p.
- DANSGAARD W., JOHNSEN S. J., CLAUSEN H. B., DAHL-JENSEN D., GUNDESTRUP N. S., HAMMER C. U., HVIDBERG C. S., STEFFENSEN J.
 P., SVEINBJÖRNSDOTTIR A. E., JOUZEL J. & BOND G. 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature* 364 (6434): 218–220.
- DAVIS D. D. 1964. The Giant Panda: A morphological study of evolutionary mechanisms. *Fieldiana Zoology Memoirs* 3 : 1-339.
- DELISLE I. & STROBECK C. 2005. A phylogeny of the Caniformia (order Carnivora) based on 12 complete protein-coding mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 37 : 192-201.
- DEMASTER D. P. & STIRLING I. 1981. Ursus maritimus. Mammalian Species 145: 1-7.
- DEMENOCAL P. B. & RIND D. 1993. Sensitivity of Asian and African climate to variations in seasonal insolation, glacial ice cover, sea-surface temperature, and Asian orography. *Journal of Geophysical Research* 98 (4) : 7265–7287.

- DEWEZ M. 1981. Les grottes de Sclayn : Ensemble rituel moustérien ou repaire d'ours ? Activités du SOS Fouilles 2 : 79-83.
- DONCEEL P., VANDEBOSCH A. & B^{on} de RADZITZKY d'OSTROWIDK I. 1910. Région Sclayn-Bonneville. *Bulletin des Chercheurs de Wallonie* 4 : 131-160.
- DONG W. 2008. Virtual cranial endocast of the oldest giant panda *Ailuropoda microta* great similarity to that of its extant relative. *Naturwissenschaften* 95 : 1079-1083.
- DRAILY C. 2011. La grotte de Walou à Trooz (Belgique) Fouilles de 1996 à 2004, Volume 2, Les Sciences de la vie et les datations. Institut Du Patrimoine Wallon, Namur, 242p.
- DUBUIS G. & DUBUIS-LEGENTIL J. 1993. La sépulture mésolithique de Loverval. Marcinelle, 64 p.
- DUPONT E. 1868. Etude sur les cavernes du Bois de Foy à Montaigle. Bulletin de l'Académie Royale de Belgique, 2e série 25 : 199-224.
- DUPONT E. 1872. Sur l'antiquité de l'homme et sur les phénomènes géologiques de l'époque quaternaire en Belgique. *Congrès international d'Anthropologie et d'Archéologie préhistoriques, 6^{ème} session*, Bruxelles, 110-132.
- DUPONT E. 1873. L'Homme pendant les âges de la pierre dans les environs de Dinant-sur-Meuse, 2e édition. Muquardt, Bruxelles, 250 p.

E

- EHRENBERG K. 1929. Gedanken zur Stammesentwicklung der Bären im Plistozän. *Paläontologische Zeitschrift* 11 (1) : 68-76.
- EHRENBERG K. 1931. Der Höhlenbär. Aus der Heimat 44 : 65-80.
- EHRENBERG K. 1935a. Die Pleistozänen Bären Belgiens. Teil I : Die Bären von Hastière. Mémoires du Musée Royal d'Histoire naturelle de Belgique 64 : 1-126
- EHRENBERG K. 1935b. Die Pleistozänen Bären Belgiens. Teil II : Die Bären vom « Trou du Sureau » (Montaigle). *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique* 71 : 1-97.
- EHRENBERG K. 1942. Berichte über Ausgrabungen in der Salzofenhöhle im Toten Gebirge.
 II. Untersuchen über umfassendere Skelettfunde als Beitrag zur Frage der Formund Grössenverschiedenheiten zwischen Braunbär and Höhlenbär. *Palaeobiologica* 7: 531-666.

- EHRENBERG K., 1964. Ein jungbärenskelett und andere Höhlenbärenreste aus der Bärenhöhle im Hartlesgraben bei Hieflau (Steiermark). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 67 : 189-252.
- EHRENBERG K. 1966. Die Plistozänen Bären Belgiens. III. Cavernes de Montaigle (Schluss), Cavernes de Walzin, Caverne de Freyr, Cavernes de Pont-à-Lesse. *Mémoires de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique* 155 : 1-74.
- EISENBERG J. F. 1981. *The Mammalian Radiations: analysis of trends in evolution, adaptation and behavior*. University of Chicago Press, Chicago, 610p.
- EIZIRIK E., MURPHY W. J., KOEPFLI K.-P., JOHNSON W. E., DRAGOO J. W., WAYNE
 R. K. & O'BRIEN S. J. 2010. Pattern and timing of diversification of the mammalian order Carnivora inferred from multiple nuclear gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56 : 49-63.
- ELLWOOD B. E., HARROLD F. B., BENOIST S. L., THACKER P., OTTE M., BONJEAN D., LONG G. J., SHAHIN A. M., HERMANN R. P. & GRANDJEAN F. 2004.
 Magnetic susceptibility applied as an age-depth-climate relative dating technique using sediments from Scladina Cave, a Late Pleistocene cave site in Belgium. *Journal of Archaeological Science* 31: 283-293.
- ERDBRINK D. P. 1953. A review of fossil and recent bears of the Old World with remarks on their phylogeny based upon their dentition. Drukkerij Jan de Lange, Deventer, 597p.
- ESCUDÉ E. 2007. Approche morphométrique du genre *Arvicola* (Arvicolinae, Rodentia) : systématique, variabilité morphologique et biochronologie. Thèse de Doctorat (inédite), Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris, 135 p.

EWER R. F. 1973. The Carnivores. Cornwell University Press, Ithaca, 494p.

F

- FERSON S., ROHLF F. J. & KOEHN R. K. 1985. Measuring shape variation of twodimensional outlines. *Systematic Zoology* 34 : 59-68.
- FIGUEIRIDO B. & SOIBLEZON L. H. 2010. Inferring palaeoecology in extinct tremarctine bears (Carnivora, Ursidae) using geometric morphometrics. *Lethaia* 43 : 209–222.
- FIGUEIRIDO B., PALMQVIST P. & PÉREZ-CLAROS J. A. 2009. Ecomorphological correlates of craniodental variation in bears and palaeobiological implications for extinct taxa: an approach based on geometric morphometrics. *Journal of Zoology* 277: 70–80.

- FIGUEIRIDO B., PALMQVIST P., PÉREZ-CLAROS J. A. & DONG W. 2011. Cranial shape transformation in the evolution of the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*). *Naturwissenschaften* 98 : 107-116.
- FIGUEIRIDO B., PÉREZ-CLAROS J. A., TORREGROSA V., MÁRTIN-SERRA A. & PALMQVIST P. 2010. Demythologizing *Arctodus simus*, the « short-faced » longlegged and predaceous bear that never was. *Journal of Vertebrate Paleontology* 30(1): 262-275.
- FISCHER R. A. 1935. The logic of inductive inference. *Journal of the Royal Statistical Society* 98 : 39-82.
- FLEMING T. H. 1973. Numbers of Mammal species in North and Central America forest communities. *Ecology* 54 (3) : 555-663.
- FLYNN J. J. & NEDBAL M. A. 1998. Phylogeny of the Carnivora (Mammalia): congruence vs incompatibility among multiple data sets. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 9 : 414-426.
- FLYNN J. J., NEDBAL M. A., DRAGOO J. W. & HONEYCUTT R. L. 2000. Whence the Red panda ? *Molecular Phylogenetics and Evolution* 17 : 190-199.
- FLYNN J. J., FINARELL J. A., ZEHR S., HSU J. & NEDBAL M. A. 2005. Molecular phylogeny of the Carnivora (Mammalia): assessing the impact of increased sampling on resolving enigmatic relationships. *Systematic Biology* 54 (2): 317-337.
- FOSSE P. 1995. Le rôle de l'hyène dans la formation des associations osseuses : 150 ans de controverses. *Paléo* 7 : 49-84.

G

- GARCÍA N. & ARSUAGA J. L. 2001. Ursus dolinensis: a new species of Early Pleistocene ursid from Trinchera Dolina, Atapuerca (Spain). Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Série IIA, Earth and Planetary Science 332 (11) : 717-725.
- GARN S. M., LEWIS A. B. & KEREWSKY R. S. 1966. Bilateral asymmetry and concordance in cusp number and crown morphology of the mandibular first molar. *Journal of Dental Research* 45: 1820.
- GARSHELIS D. L., JOSHI A. R., SMITH J. L. D. & RICE C. G. 1999. Sloth Bear Conservation Plan. In SERVHEEN C., HERRERO S. & PEYTON B. (Eds.), Bears: Status Survey and Conservation Action Plan. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, 241-254.

- GIBBARD P. L. 1988. The history of great northwest European rivers during the past three millions years. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 318 : 559-602.
- GIBBARD P. L. & HEAD M. J. 2009. The definition of the Quaternary system/era and the Pleistocene series/epoch. *Quaternaire* 20 (2) : 125-133.
- GIBBARD P. L., SMITH A. G., ZALASIEWICZ J. A. BARRY T. L., CANTRILL D., COE
 A. L., COPE J. C. W., GALE A. S., GREGORY F. J., POWELL J. H., RAWSON
 P. R., STONE P. & WATERS C. N. 2005. What status for the Quaternary ? *Boreas* 34 : 1-6.
- GILOT E. 1992. Sclayn : datation par ¹⁴C du moustérien final. In OTTE M. (Ed), Recherches aux grottes de Sclayn, Volume 1 : Le contexte. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège, 27 : 173-175.
- GIRARD C., RENAUD S. & SERAYET A. 2004. Morphological variation of *Palmatolepis* Devonian conodonts : species *versus* genus. *Comptes Rendus Palevol* 3 : 1-8.
- GOLDMAN D., GIRI P. R. & O'BRIEN S. J. 1989. Molecular geneic-distance estimates among the Ursidae as indicated by one- and two-dimensional protein electrophoresis. *Evolution* 43 : 282-295.
- GÓMEZ-ROBLES A., MARTINÓN-TORRES M., BERMÚDEZ DE CASTRO J. M., LEYRE P., SARMIENTO S. & ARSUAGA J. L. 2008. Geometric morphometric analysis of the crown morphology of the lower first premolar of hominins, with special attention to Pleistocene *Homo. Journal of Human Evolution* 55 : 627-638.
- GOULD S. J. 1977. Ontogeny and Phylogeny. Harvard University Press, Cambridge, 501 p.
- GOULD S. J. 2002. *The structure of Evolutionary Theory*. Harvard University Press, Cambridge, 1433 p.
- GRADSTEIN F. M., OGG J. G. & SMITH A. G. 2004. *A Geologic Time Scale*. Cambridge University Press, Cambridge, 589p.
- GRANDAL D'ANGLADE A. 1993a. El oso de las cavernas en Galicia : el yacimiento de Cova Eiros. *Nova Terra* 8 : 1-285.
- GRANDAL D'ANGLADE A. 1993b. Sexual dimorphism and interpopulational variability in the lower carnassials of the cave bear, *Ursus spelaeus* Ros.-Hein. *Cadernos do Laboratorio Xéolóxico de Laxe* 27 : 117-129.
- GRANDAL D'ANGLADE A. 2001. A review of cave bear sex dimorphism. *Cadernos do Laboratorio Xéolóxico de Laxe* 26 : 399-405.

- GRANDAL D'ANGLADE A. & LÓPEZ-GONZÁLEZ F. 2004. A study of the evolution of the Pleistocene cave bear by a morphometric analysis of the lower carnassials. *Oryctos* 5 : 83-94.
- GRZIMEK B. D. & FONTAINE M. (Eds) 1974. Le monde animal en 13 volumes, Tome XII : Mammifères. Edts. Stauffacher, Zurich, 574p.
- GUÉRIN C. 1980. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon* 79 : 1-1185.
- GUÉRIN C. 1982. Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des *Rhinocérotidae (Mammalia, Perissodactyla)* du Miocène terminal au Pléistocène supérieur de l'Europe occidentale. *Geobios*, 15(4) : 593-598.
- GUÉRIN C. 1998. Mammifères, datations et paléoenvironnements en préhistoire. *Quaternaire* 9 (4) : 249-260.
- GUÉRIN C. 2002. Biochronologie. In MISKOWSKY J. C. (Ed.), Géologie de la Préhistoire, méthodes, techniques, applications. Géopré éditions, Maison de la géologie, Paris, 1079-1084.
- GUÉRIN C. 2007. Biozonation continentale du Plio-Pléistocène d'Europe et d'Asie occidentale par les mammifères : état de la question et incidence sur les limites Tertiaire/Quaternaire et Plio/Pléistocène. *Quaternaire* 18(1) : 23-33.
- GUÉRIN C. & FAURE M. 1987. Grands Mammifères. In MISKOVSKY J. C. (Ed), Géologie de la Préhistoire, méthodes, techniques, applications. Géopré éditions, Maison de la géologie, Paris, 801-830
- GUÉRIN C. & PATOU-MATHIS M. 1996. Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe. Masson, Paris, 291 p.
- GUERIN C., FAURE M., ARGANT A., ARGANT J., CREGUT-BONNOURE E., DEBARD E., DELSON E., EISENMANN V., HUGUENEY M., LIMONDIN-LOZOUET N., MARTIN-SUAREZ E., MEIN P., MOURER-CHAUVIRE C., PARENTI F., PASTRE J.-F., SEN S., VALLI A. 2004. Le gisement pliocène supérieur de Saint-Vallier (Drôme, France): synthèse biostratigraphique et paléoécologique. *Geobios* 37 (Supplément 1) : 349-360.
- GUIOT J., PONS A. DE BEAULIEU J. L. & REILLE M. 1989. A 140,000-year continental climate reconstruction from two European pollen records. *Nature* 338 (6213) : 309-313.

- GUIPERT G. 2005. Reconstitution et position phylétique des restes crâniens de l'Homme de Tautavel (Arago 21-47) et de Biache-Saint-Vaast 2. Apports de l'imagerie et de l'analyse tridimensionnelles. Thèse de Doctotat (inédite), Université Paul Cézanne Aix-Marseille III, Aix-en-Provence, 463p.
- GUTHRIE R. D. 1982. Mammals of the mammoth-steppe as paleoecological indicators. *In* HOPKINS D. M., MATTHEWS Jr. J. V., SCHWEGER C. E., YOUNGS. B. (Eds.), *Paleoecology of Beringia*. Academic Press, New-York : 307-326.
- GUTHRIE R. D. 1984. Mosaics, allelochemics, and nutrients: an ecological theory of late Pleistocene megafaunal extinctions. In MARTIN P. S. & KLEIN R. G. (Eds.), Quaternary extinctions, a Prehistoric revolution. University of Arizona Press, Tuscon, 259-298.
- GUTHRIE R. D. 1985. Woolly arguments against the mammoth steppe a new look at the palynological data. *The Quarterly Review of Archaeology*. 6 : 9-16.
- GUTHRIE R. D. 1990. Frozen Fauna of the Mammoth Steppe: The Story of Blue Babe. University of Chicago Press, Chicago, 323p.
- GUTHRIE R. D. 2001. Origin and causes of the mammoth steppe: a story of cloud cover, wolly mammal tooth pits, buckles, and inside-out Beringia. *Quaternary Science* 20 : 549-574.

Η

- HÄNNI C., LAUDET V., STEHELIN D. & TABERLET P. 1994. Tracking the origins of the cave bear (*Ursus spelaeus*) by mitochondrial DNA sequencing. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 91 : 12336-12340.
- HARINGTON C. R. 1973. A short-faced bear from ice age deposits at Lebret, Saskatchewan. *The Blue Jay* 31 (1): 11-14.
- HARINGTON C. R. 2005. The Eastern limit of Beringia: mammoth remains from Banks and Melville islands, Northwest territories. *Arctic* 58 (4) : 361-369.
- HEAD M. J., GIBBARD P. L. & SALVADOR A. 2008. The Tertiary: a proposal for its formal definition. *Episodes* 31 : 248-250.
- HEINRICH H. 1988. Origin and consequences of cyclic ice rafting in the Northeast Atlantic Ocean during the past 130,000 years. *Quaternary Research* 29 (2) : 142–152.
- HENDEY Q. B. 1980. Agriotherium (Mammalia, Ursidae) from Langebaanweg, South Africa, and relationships of the genus. Annals of the South African Museum 81 : 1-109.

- HERRERO S. 1985. *Bears attacks. Their causes and avoidance*. Hurtig Publications, Edmonton, 287p.
- HESCHELER K. & KUHN E. 1949. Die Tierwelt der prähistorischen Siedelungen der Schweiz. Urgeschichte der Schweiz, Band I, 121-368.
- HILDERBRAND G. V., FARLEY S. D., ROBBINS C. T., HANLEY T. A., TITUS K. & SERVHEEN C. 1996. Use of stable isotopes to determine diets of living and extinct bears. *Canadian Journal of Zoology* 74 : 2080-2088.
- HILLSON S. 1986. Teeth. Cambridge University Press, New-York, 376p.
- HIRAOKA Y. & KURAMOTO N. 2004. Identification of *Rhus succedanea* L. cultivars using elliptic Fourier descriptors based on fruit shape. *Silvae Genetica* 53 (5-6) : 221-226.
- HOFREITER M. & STEWART J. 2009. Ecological change, range fluctuations and population dynamics during the Pleistocene. *Current Biology* 19 (14) : 584-594.
- HOFREITER M., JAENICKE V., SERRE D., VON HAESELER A. &. PÄÄBO S. 2001. DNA sequences from multiple amplifications reveal artifacts induced by cytosine deamination in ancient DNA *Nucleic Acids Research* 29 : 4793-4799.
- HOFREITER M., RABEDER G., JAENICKE-DESPRÉS V., WITHALM G., NAGEL D., PAUNOVIĆ M., JAMBRESIC G. & S. PÄÄBO S. 2004. Reproductive isolation between large and small cave bears. *Current Biology* 14 : 40-43.
- HOTELLING H. 1933. Analysis of a complex of statistical variables into principal components. *Journal of Educational Psychology* 24 (6) : 417-441.
- HUNT R. M. Jr. 2004. A paleontologist's perspective on the origin and relationships of the giant panda. In LINDBURG D. G. & BARAGONA K. (Eds.), Giant Pandas: Biology and Conservation. University of California Press, Berkeley, 45-52.
- HUXTABLE J. & AITKEN M. J. 1992. Thermoluminescence dating of burned flint and stalagmitic calcite. In OTTE M. (Ed), Recherches aux grottes de Sclayn, Volume 1 : Le contexte. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège, 27 : 175-178.

Ι

IMBRIE J., HAYS J. D., MARTINSON D. G., MCINTYRE A., MIX A. C., MORLEY J. J., PISIAS N. G., PRELL W. L. & SCHACKLETON N. J. 1984. The orbital theory of Pleistocene climate: support from a revised chronology of the marine delta ¹⁸O record. *In* BERGER A., IMBRIE J., HAYS J., KUKLA G.& SALTZMAN B. (Eds.), *Milankovitch and climate, Part I*. Reidel Publishing Company, série C, 126 : 269-305.

- IMBRIE J., BOYLE E. A., CLEMENS S. C., DUFFY A., HOWARD W. R., KUKLA G., KUTZBACH J., MARTINSON D. G., McINTYRE A., MIX A. C., MOLFINO B., MORLEY J. J., PERTERSON L. C., PISIAS N. G., PRELL W. L., RAYMO M. E., SHACKLETON N. J. & TOGGWEILER J. R. 1992. On the structure and origin of major glaciation cycles. Linear responses to Milankovitch forcing. *Paleoceanography* 7 (6) : 701-738.
- INGÓLFSSON Ó & WIIG Ø. 2008. Late Pleistocene fossil find in Svalbard: The oldest remains of a polar bear (Ursus maritimus PHIPPS, 1744) ever discovered. Polar Research 28 : 455-462.

J

JIN C., CIOCHON R. L., DONG W., HUNT R. M. Jr., JAEGER M. & ZHU Q. 2007. The first skull of the earliest giant panda. Proceedings of the Natural Academy of Sciences USA 104 : 10932-10937.

K

- KAHLKE R.-D. 1999. The History of the origin, evolution and dispersal of the Late Pleistocene Mammuthus-Coelodonta faunal complex in Eurasia (large mammals).
 Fenske C^{ies}, Rapid City, 219p.
- KAHLKE H. D. 2006. Untermaßfeld. A late Early Pleistocene (Epivillafranchian) fossil site near Meiningen (Thuringia, Germany) and its position in the development of the European mammal fauna. British Archaeological Reports International Series, Oxford, 1578 : 1-141.
- KAMINA P. 1996. Anatomie, introduction à la Clinique. Fascicule 10 : Tête et cou. Tome 1 : Muscles, vaisseaux, nerfs et viscères. Maloine, Paris, 204p.
- KNAPP M., ROHLAND N., WEINSTOCK J., BARYSHNIKOV G., SHER A., NAGEL D., RABEDER G., PINHASI R., SCHMIDT H. A. & HOFREITER M. 2009. First DNA sequences from Asian cave bear fossils reveal deep divergences and complex phylogeographic patterns. *Molecular Ecology* 18 : 1225 - 1238.
- KOHN M., KNAUER F., STOFFELLA A. SCHRÖDER W. & PÄÄBO S. 1995. Conservation genetics of the European brown bear – a study using excremental PCR of nuclear and mitochondrial sequences. *Molecular Ecology* 4 : 95-103.

- KOLFSCHOTEN T. VAN. 1992. Aspects of the migration of Mammals to Northwestern Europe during the Pleistocene, in particular the reintegration of Arvicola terrestris. In KOENIGSWALD W. Von & WERDELIN L. (Eds.), Mammalian Migration and Dispersal Events in the European Quaternary. Courier Forschungsinstitut Senckenberg, 153 : 213-220.
- KOLFSCHOTEN T. VAN. 1995. On the application of fossil mammals to the reconstruction of the palaeoenvironment of northwestern Europe. *Acta Zoologica Cracoviensia* 38 : 73-84.
- KOSINSTEV P. 2007. Late Pleistocene large mammal faunas from the Urals. *Quaternary International* 160 : 112-120.
- KOSTOPOULOS D. S. 2006. The paleoenvironment of the Greek Late Neogene-Quaternary Ursids. *Abstract book 12th International Cave Bear Symposium*, Aridea, 41p.
- KOWOLASKA Z. 1965. Cross-breeding between a female European brown bear (Ursus arctos) and a male polar bear (Ursus maritimus) in the Logzkim Zoo. Przegiad Zoologicznum 9 : 313-319.
- KUHL F. P. & GIARDINA C. R. 1982. Elliptic Fourier features of a closed contour. Computer Graphics and Image Processing 18 : 259-278.
- KÜHN R., SCHRÖDER W. & ROTTMAN O. 2001. Sequencing mtDNA of the cave bear (Ursus spelaeus) from the Bavarian Alps is feasible by nested and touchdown PCR. Acta Theoriologica 46 : 61–68.
- KURT F. 1990. True bears, Sloth bear, Malayan sun bear, Spectacled bear *In* GRZIMEK B.D. (Ed), *Encyclopedia of Mammals*, Mc Graw-Hill Publishing Company, New-York, 3 : 480-505.
- KURTÉN B. 1955. Sex dimorphism and size trends in the cave bear, Ursus spelaeus Rosenmüller & Heinroth. Acta zoologica Fennica 90 : 1-48.
- KURTÉN B. 1964. The evolution of the polar bear Ursus maritimus. Acta Zoologica Fennica 108 : 1-30.
- KURTÉN B. 1966. Pleistocene bears of North America I. Genus *Tremarctos*, spectacled bears. *Acta Zoologica Fennica* 115 : 1-120.
- KURTÉN B. 1967. Pleistocene bears of North America. II. Genus Arctodus, Short-faced bears. Acta Zoologica Fennica 117: 1-60.
- KURTÉN B. 1968. Pleistocene mammals of Europe. Weinfeld & Nicholson, London, 317p.
- KURTÉN B. 1972. The cave bear. Scientific American 226 (3): 60-72.

- KURTÉN B. 1976. *The cave bear story. Life and death of a vanished animal.* Columbia University Press, New-York, 163p.
- KURTÉN B. 1977. Bären- and Hyänenreste dem Pleistozän von Taubach. *Quatärpaläontologie* 2 : 361-378.
- KURTÉN B. & ANDERSON E. 1980. *Pleistocene mammals of North America*. Columbia University Press, New-York, 442p.

L

LAUTROU A. 1997. Anatomie dentaire. Masson, Paris, 265p.

- LAVERGNE J. 1996. Précis d'anatomie comparée crânio-faciale des vertébrés. Heures de France, Paris, 319p.
- LE MINOR J. M. & SCHMITTBUHL M. 1999. Intérêt des méthodes de Fourier elliptiques pour la morphométrie de contours complexes : application à l'extrémité distale du fémur humain. *Surgical and Radiologic Anatomy* 21 (6) : 11-12.
- LEGENDRE S. 1989. Les communautés de Mammifères du Paléogène (Eocène supérieur et Oligocène) d'Europe occidentale : structures, milieux et évolution. *Münchner Geowissenschaften Abhandlungen*, A 16 : 1-110.
- LERICOLAIS G. 1997. Evolution du Fleuve Manche depuis l'Oligocène : stratigraphie et géomorphologie d'une plate-forme continentale en régime périglaciaire. Thèse de Doctorat (inédite), Université Bordeaux 1, Bordeaux, 265p.
- LIN C.-S. & HWANG C.-L. 1987. New forms of shape invariants from elliptic Fourier descriptors. *Pattern Recognition* 20 (5) : 535-545.
- LINDQVIST C., SCHUSTER S. C., SUN Y., TALBOT S. L., QI J., RATAN A., TOMSHO L. P., KASSON L., ZEYL E., AARS J., MILLER W., INGÓLFSSON Ó, BACHMANN L. & WIING Ø. 2010. Complete mitochondrial genome of a Pleistocene jawbone unveils the origin of polar bear. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 107 (11) : 5053-5057.
- LOREILLE O., ORLANDO L., PATOU-MATHIS M., PHILIPPE M., TABERLET P. & HÄNNI C. 2001. Ancient DNA analysis reveals divergence of the cave bear, *Ursus spelaeus*, and brown bear, *Ursus arctos*, lineages. *Current Biology* 11 (3) : 200-203.

Μ

MACLEOD N. 1990. Digital Images and automated image analysis system. In ROHLF F. J.& BOOKSTEIN F. L. (Eds), Proceedings of the Michigan Morphometrics

Workshop, Special Publication Number 2, The University of Michigan Museum of Zoology, Ann Harbor, 22-35.

- MANABE S. & TERPSTRA T. B. 1974. The effects of mountains on the general circulation of the atmosphere as identified by numerical experiments. *Journal of the Atmospheric Sciences* 31 : 3-42.
- MARCOLINI F. 2006. Fourier analysis applied to *Mimomys* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) first lower molars - Biochronological implications. *Mathematical Geology* 38 (6): 667-678.
- MARCUS L. F. 1990. Traditional morphometrics. In Rohlf F. J. & BOOKSTEIN F. L. (Eds.), Proceedings of the Michigan morphometrics workshop, Special Publication Number 2, University of Michigan Museum of Zoology, Ann Harbor, 77 -122.
- MAROT F. 2009. Chercheurs d'os. National Geographic France 205 (116) : 30-35.
- MARTIN P. S. 1967. Prehistoric overkill. *In* MARTIN P. S. & WRIGHT H. E. Jr. (Eds), *Pleistocene extinctions : the search for a cause*. Yale University Press, New-Haven, 75-120.
- MARTIN P. S. & KLEIN R. G. 1984. *Quaternary extinctions: a Prehistoric revolution*. University of Arizona Press, Tucson, 892p.
- MATHEUS P. E. 1995. Diet and co-ecology of pleistocene short-faced bears and brown bears in Eastern Beringia. *Quaternary Research* 44 : 447-453.
- MATTEWS J. V. 1982. East Beringia during late Wisconsin time: A review of the biotic evidence. *In* HOPKINS et coll. (Eds.), *Paleoecology of Beringia*. Academic Press, New-York : 127-150.
- MATTHEWS L. H. 1969. *The life of mammals. Volume I.* Weidenfeld & Nicolson, London, 340p.
- MAZZA P. & RUSTIONI M. 1994. On the phylogeny of eurasian bears. Palaeontolographica Abteilung A 230 (1-3) : 1-38.
- McLELLEAN B. & REINER D. C. 1994. A review of bear evolution. *International Conference in Bear Research Management* 9 : 85-87.
- MEIN P. 1975. Résultats du groupe de travail des Vertébrés. Report on activity on the RCMNS working group (1971-1975). IUGS, regional committee on Meditarrean Neogene stratigraphy 78-81.
- MEIN P. 2000. La biochronologie des Mammifères néogènes d'Europe. L'échelle MN, son application à la succession des faunes du Portugal. 1° Congresso sobre o Cenozoico de Portugal, Université Nouvelle de Lisbonne, Monte de Caparica, 297-304.

- MILANKOVITCH M. 1930. Mathematische Klimalehre und Astronomische Theorie der Klimaschwankungen. Gebruder Borntraeger, Berlin, 176p.
- MISKOWSKY J. C. (Ed.). 2002. Géologie de la Préhistoire, méthodes, techniques, applications. Géopré éditions, Maison de la géologie, Paris, 1519 p.
- MOL D., COPPENS Y., TIKHONOV A. N., AGENBROAD L. D., MACPHEE R. D. E., FLEMMING C., GREENWOOD A., BUIGUES B., DE MARLIAVE C., VAN GEEL B., VAN REENEN G. B. A., PALS J. P., FISHER D. C. & FOX D. 2001. The Jarkov Mammoth: 20,000-Year-Old carcass of a Siberian woolly mammoth Mammuthus primigenius. The World of Elephants - International Congress, Rome 305-309.
- MONCEL M.-H. 1998a. L'industrie lithique de la grotte Scladina (Sclayn). La couche moustérienne éemienne 5. Les comportements techniques et les objectifs de la production dans un Moustérien de type Quina. *In* OTTE M., PATOU-MATHIS M. & BONJEAN D. (Eds), *Recherches aux grottes de Sclayn, Volume 2 : L'Archéologie*. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège, 79 : 181-247.
- MONCEL M.-H. 1998b. L'industrie lithique de la grotte Scladina (Sclayn). La couche moustérienne 1A. In OTTE M., PATOU-MATHIS M. & BONJEAN D. (Eds), Recherches aux grottes de Sclayn, Volume 2 : L'Archéologie. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège 79 : 103-111.
- MONDOLFI E. 1979. Notes on the distribution, habitat, food habits, status and conservation of the spectacled bear (Tremarctos ornatus Cuvier) in Venezuela. *Mammalia* 53 (4) : 525–544.
- MORRIS R. & MORRIS D. 1981. *The Giant Panda*. Macmillan Publishers Limited, London, 192p.
- MOTTL M. 1933. Zur Morphologie der Höhlenbärenschädel del aus der Igric-Höhle. Jahrbuch der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt 29 : 187-246.
- MOULLÉ P. E. 1992. Les grands mammifères du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes). Etude paléontologique des Carnivores, Equidés, Suidés et Bovidés. Thèse de Doctorat (inédite), Muséum national d'Histoire Naturelle, Paris, 365p.
- MOULLÉ P. E., LACOMBAT F. & ECHASSOUX A. Apport des grands mammifères de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes, France) à la connaissance du cadre biochronologique de la seconde moitié du Pléistocène

inférieur d'Europe, L'Anthropologie, Volume 110, Issue 5, December 2006, Pages 837-849,

- MUNAUT A. V. 1978. Première étude palynologique du gisement paléolithique de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais). *Bulletin de l'Association française pour l'Etude du Quaternaire* 15 : 35-37.
- MÜNZEL S. C., STILLER M., PACHER M. & ATHEN K. Genetic results versus morphological and biometrical analysis – the case of Ursus spelaeus (sensu lato). Abstract book 16th International Cave Bear Symposium, Azé, 93p.
- MUSIL R. 1980-1981. Ursus spelaeus. Der Höhlenbär. Weimarer Monographien für Urund Frühgeschichte (3 Volumes) I : 1-94 ; II : 1-118 ; III : 1-112.

Ν

- NEIGE P., CHALINE J., CHONE T., COURANT F., DAVID B., DOMMERGUES J.-L., LAURIN B., MADON C., MAGNIEZ-JANNIN, MARCHAND D. & THIERRY J. 1997. La notion d'espace morphologique, outil d'analyse de la morphodiversité des organismes. *Geobios* 20 : 415-422.
- NEUGEBAUER-MARESCH C. 1999. Le paléolithique en Autriche. Million Editions, Grenoble, 202p.
- NEWNHAM R. E. & DAVIDSON W. M. 1966. Comparative study of the karyotypes of several species in Carnivora including the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*). *Cytogenetic and Genome Research* 5 (3-4) : 152-163.
- NIEUWLAET P. 2007. De Ursiden van de diepere lagen van het Terras van de grot Scladina te Sclayn, België : osteometrie, tafonomie, paleoecologie. Mémoire de Master (inédit), Université de Gand, Gand.
- NOWAK R. M. 1991. *Walker's mammals of the world. Volume 2*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, 1629p.

0

- O'BRIEN S. J., NASH W. G., WILDT D. E., BUSH M. E. & BENVENISTE R. E. 1985. A molecular solution to the riddle of the giant panda's phylogeny. *Nature* 317 : 140-144.
- ORLANDO L., BONJEAN D., BOCHERENS H., THENOT A., ARGANT A., OTTE M. & HÄNNI C. 2002. Ancient DNA and the population genetics of cave bears (*Ursus*

spelaeus) through space and time. *Molecular Biology and Evolution* 19 (11) : 1920-1933.

- ORLANDO L., DARLU P., TOUSSAINT M. BONJEAN D., OTTE M. & HÄNNI C. 2006. Revisiting Neandertal diversity with a 100.000 year old mtDNA Sequence. *Current Biology* 16 (11) : 400-402.
- OSBORN H. F. 1888. The Evolution of mammalian molars to and from the tritubercular type. *The American Naturalist* 22(264) : 1067-1079.
- OTTE M. 1979. *Le Paléolithique supérieur ancien en Belgique*. Monographies d'Archéologie Nationale (5), Musées Royaux d'Art et d'Histoire, Bruxelles 684 p.
- OTTE M., BASTIN B., HAESAERTS P. & GAUTIER A. 1981a. Paléolithique inférieur et moyen à Sclayn (province de Namur, Belgique), *Notae Praehistoricae* 1 : 11.
- OTTE M., BASTIN B., HAESAERTS P. & GAUTIER A. 1981b. Recherches sur le Paléolithique ancien des grottes de Sclayn. *Notae Praehistoricae* 1 : 99.
- OTTE M., TOUSSAINT M. & BONJEAN D. 1993. Découverte de restes humains immatures dans les niveaux moustériens de la grotte Scladina à Andenne (Belgique). *Bulletins et Mémoires de la Société d'anthropologie de Paris NS* 5 (1-2) : 327-332.
- OTTE M., ULRIX-CLOSSET M. & CÂRCIUMARU M. 1996. Comportements techniques au Moustérien de la « Pestera Cioarei » (Olténie). *Anthropologie et Préhistoire* 107 : 37-44.
- OZENDA, P. 1964. Biogéographie végétale. Doin, Paris, 374 p.

P

- PACHER M. & STUART A. J. 2008. Extinction chronology and palaeobilogy of the cave bear (*Ursus spelaeus*). *Boreas* 38 : 189-206.
- PAGÈS M., CALVIGNAC S., KLEIN C., PARIS M., HUGHES S. & HÄNNI C. 2008. Combined analysis of fourteen nuclear genes refines the *Ursidae* phylogeny. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47 : 73-93.
- PALOMBO M. R., AZANZA B., ALBERDI M. T. 2000–2002. Italian mammal biochronology from Latest Miocene to Middle Pleistocene: a multivariate approach. *Geologica Romana* 36 : 335–368.
- PALOMBO M. R. & VALLI A. M. F. 2003-2004. Remarks on the biochronology of mammalian faunal complexes from the Pliocene to the Middle Pleistocene. *Geologica Romana* 37 : 145-163

- PARTIDGE T. C. WOOD B. A. & DEMENOCAL P. B. 1995. The influence of global climate change and regional uplift on large-mammalian evolution in eastern and southern Africa. *In* VRBA E. S., DENTON G. H., PARTRIDGE T. C. & BURCKLE L. H. (Eds), *Paleoclimate and Evolution withan Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, New Haven, 331–355p.
- PATOU-MATHIS M. 1998a. Origine et histoire de l'assemblage osseux de la couche 5. Comparaison avec la couche 4 sus-jacente, non anthropique. In OTTE M., PATOU-MATHIS M. & BONJEAN D. (Eds) Recherches aux grottes de Sclayn, Volume 2 : L'Archéologie. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège, 79 : 281-295.
- PATOU-MATHIS M. 1998b. Les espèces chassées et consommées par l'Homme en couche
 5. In OTTE M., PATOU-MATHIS M. & BONJEAN D. (Eds), Recherches aux grottes de Sclayn, Volume 2 : L'Archéologie. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège, 79 : 297-310.
- PATOU-MATHIS M. 2000. Les grands mammifères de la grotte Cioarei (Borosteni, Roumanie) : repaire de carnivores et halte de chasse. *Université de Liège* 16-17 : 57-63.
- PATOU-MATHIS M. 2006. Néanderthal Une autre humanité. Perrin, Paris, 342p.
- PATOU-MATHIS M. & BOCHERENS H. 1998. Comportements alimentaires des Hommes et des animaux à Scladina. In OTTE M., PATOU-MATHIS M. & BONJEAN D. (Eds), Recherches aux grottes de Sclayn, Volume 2 : L'Archéologie. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège, 79 : 329-336.
- PATOU-MATHIS M. & LOPEZ-BAYON I. 1998. Analyse spatiale des ossements de la couche 5. In OTTE M., PATOU-MATHIS M. & BONJEAN D. (Eds), Recherches aux grottes de Sclayn, Volume 2: L'Archéologie. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège, Liège, 79 : 377-395.
- PAUNOVIĆ M. 1988. Morphometrische und morphogenetische Untersuschungen der Ursidenzähne aus den Höhlen Nordwestkroatiens. *Palaeontogia Jugoslavica* 36 : 1-40.
- PEIGNÉ S. GOILLOT C., GERMONPRÉ M., BLONDEL C., BIGNON O. & MERCERON G. 2009. Predormancy omnivory in European cave bears evidences by a dental microwear analysis of Ursus spelaeus from Goyet, Belgium. Proceedings of the National Academy of Science USA 106 : 15390-15393.

- PELTON M. R., COLEY A. B., EASON T. H., DOAN MARTINEZ D. L., PEDERSON J. A., VAN MANEN F. T. & WEAVER K. M. 1999 American black bear Conservation Action Plan. In SERVHEEN C., HERRERO S. & PEYTON B. (Eds.), Bears: Status Survey and Conservation Action Plan. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, 144-156.
- PENG R., ZENG B., MENG X., YUE B., ZHANG Z. & ZOU F. 2007. The complete mitochondrial genome and phylogenetic analysis of the giant panda (*Ailuropoda melanoleuca*). Gene 397 : 76-83.
- PETIT J. R., JOUZEL J., RAYNAUD D., BARKOV N. I., BARNOLA J.-M., BASILE I., BENDERS M., CHAPPELLAZ J., DAVIS M., DELAYGUE G., DELMOTE M., KOTLYAKOV V. M., LEGRAND M., LIPENKOV V. Y., LORIUS C., PÉPIN L., RITZ C., SALTZMAN E. & STIEVENARD M. 1999. Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostok ice core, Antarctica. *Nature*, 399 : 429-436.
- PEYER B. 1968. Comparative odontology. The University of Chicago Press, Chicago, 347p.
- PEYTON B. 1980. Ecology, Distribution, and Food Habits of Spectacled Bears, *Tremarctos ornatus*, in Peru *Journal of Mammalogy* 61 (4) 639-652.
- PEYTON B. 1999. Spectacled bear Conservation Action Plan. In SERVHEEN C., HERRERO S. & PEYTON B. (Eds.), Bears: Status Survey and Conservation Action Plan. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, 157-198.
- PININGRE J.-F. 1978. Quelques caractéristiques du débitage du site paléolithique de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais). *Bulletin de l'Association française pour l'étude du Quaternaire* 15 (1-3) : 56-59.
- PINTO LLONA A. C. 2006. Comparative dental microwear analysis of cave bears Ursus spelaeus ROSENMÜLLER, 1794 and brown bears Ursus arctos LINNAEUS, 1758. Scientific Annals, School of Geology, Aristotle University of Thessaloniki 98 : 103-108.
- PINTO LLONA A. C. & ANDREWS P. J. 2001. Dental wear and grit ingestion in extant and extinct bears from N. Spain. *Cadernos do Laboratorio de Xeoloxía de Laxe* 26 : 423-429.
- PIRSON S. 2007. Contribution à l'étude des dépôts d'entrée de grotte en Belgique au Pléistocène supérieur. Stratigraphie, sédimentologie et paléoenvironnement. Thèse

de Doctorat (inédite), Université de Liège & Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Liège, 435p.

- PIRSON S., BONJEAN D., DI MODICA K. & TOUSSAINT M. 2005. Révision des couches 4 de la grotte Scladina (comm. D'Andenne, prov. de Namur) et implications pour les restes néandertaliens : premier bilan. *Notae prehistoricae* 25 : 61-69.
- PIRSON S., COURT-PICON M. HAESAERTS P., BONJEAN D. & DAMBLON F. 2008. New data on geology, anthracology and palynology from the Scladina Cave Pleistocene sequence : preliminary results. *Memoirs of the geological survey of Belgium* 55 : 71-93.
- PIRSON S., DRAILY C., COURT-PICON M., DAMBLON F. & HAESAERTS P. 2004. La nouvelle séquence stratigraphique de la grotte Walou (Belgique). *Notae Prehistoricae* 24 : 31-45.
- PITTARD E. 1907. De l'origine du travail de l'os chez les Paléolithiques. Bulletins et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris 5 (8) : 65-72.
- POCOCK R. I. 1932. The black and brown bears of Europe and Asia. II. The sloth bear (*Melursus*), the Asian black bear (*Selenarctos*) and the Malayan bear (*Helarctos*). Journal of the Bombay Natural history Society 36 (1) : 101-138.
- POPLIN F. 1978. Aperçu sur la grande faune pléistocène du gisement paléolithique de Biache-Saint-Vaast (Pas-deCalais). Bulletin de l'Association française pour l'Etude du Quaternaire 15 : 60-64.
- PRAT F. & THIBAULT C. 1976. Le gisement de la Nauterie à la Romieu (Gers). Fouilles de 1967 à 1973. Nauterie I. Mémoires du Muséum national d'Histoire Naturelle, série. C, 35 : 1-82.
- PUISSÉGUR J.-J. 1978. Analyse malacologique du gisement paléolithique de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais). *Bulletin de l'Association française pour l'Etude du Quaternaire* 15 : 38-43.
- PUSHKINA D. 2007. Eurasian large mammal dynamics in response to changing environments during the Late Neogene. Thèse de Doctorat (inédite), University of Helsinki, Helsinki, 34p.

R

RABEDER G. 1983. Neues vom Höhlenbären : Zur Morphogenetik der Backenzähne. *Die Höhle* 34 (2) : 67-85.

- RABEDER G. 1989. Modus und geschwindigkeit der Höhlenbären-Evolution. Verein zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse 127 : 105-126.
- RABEDER G. 1990. Über die Auffindung und Bedentung der Conturineshöhle. *Ladinia* XIV 5-20.
- RABEDER G. 1991. Die Höhlenbären der Conturines. Athesia Verlag, Bozen, 124p.
- RABEDER G. 1992. Das Evolutionsniveau des Höhlenbären aus dem Nixloch bei Losenstein -Ternberg (O. O.) *Mitteilungen der Komission für Quartärforschung* 8 : 133-141.
- RABEDER G. 1999. Die Evolution des Höhlenbärengebisses. Mitteilungen der Komission für Quartärforschung des Österreichischen Akademie der Wissenschaften 11 : 1-102.
- RABEDER G. & HOFREITER M. 2004. Der neue Stammbaum der Höhlenbären. *Die Höhle* 55 (1-4) : 1-19.
- RABEDER G. & NAGEL D. 2001. Phylogenetic problems of the Alpine cave bears. *Cadernos do Laboratorio Xéolóxico de Laxe* 26 : 359-364.
- RABEDER G. & TSOUKALA E. 1990. Morphodynamic analysis of some cave-bear teeth from Petralona cave (Chalkidiki, North Greece). *Beiträge zur Paläontologie von Österreich* 16 : 103-109.
- RABEDER G., HOFREITER M. & WITHALM G. 2004b. The systematic position of the cave bear from Potočka zijalka (Slovenia). *Mitteilungen der Komission für Quartärforschung des Österreichischen Akademie der Wissenschaften* 13 : 197-200.
- RABEDER G., NAGEL D. & PACHER M. 2000. Der Höhlenbär. Species 4. Verlag Thorbecke, Stuttgart, 111p.
- RABEDER G., DEBELJAK I., HOFREITER M. & WITHALM G. 2008. Morphological responses of cave bears (*U. spelaeus* group) to high-alpine habitats. *Die Höhle* 59 : 59-70.
- RABEDER G., HOFREITER M., NAGEL D. & WITHALM G. 2004a. New taxa of Alpine cave bears (Ursidae, Carnivora). Cahiers Scientifiques / Département du Rhône – Muséum de Lyon (Hors série) 2 : 49-67.
- REID D. G. & GONG J. 1999. Giant Panda Conservation Plan. In SERVHEEN C., HERRERO S. & PEYTON B. (Eds), Bears: Status Survey and Conservation Action Plan. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, 241-254.

- RENAUD S. 1997. Modalités de l'évolution morphologique : Analyse morphométrique d'une spécialisation dentaire chez les murines, la stephanodontie. Thèse de Doctorat (inédite), Université de Montpellier II, Montpellier, 101 p.
- RENAUD S., MICHAUX J., JAEGER J.-J. & AUFFRAY J.-C. 1996. Découplage de l'évolution de la taille et de la forme dans une lignée de rongeur Pliocène, *Stephanomys. Paleobiology* 22 (2) : 255-265.
- RENSBERGER J. M. 1973. An occlusion model for mastication and dental wear in herbivorous mammals. *Journal of Vertebrate Paleontology* 47 : 515-528.
- RENSBERGER J. M. 1978. Scanning electron microscopy of wear and occlusal events in some small herbivores. *In* Butler P. M. & Joysey K. A. (Eds), *Development*, *Function and Evolution of Teeth*. Academic Press, New York, 415-438.
- RICHARDS M. P., PACHER M., STILLER M., QUILÈS J., HOFREITER M., CONSTANTIN S., ZILHÃO J. & TRINKAUS E. 2008. Isotopic evidence for omnivory among European cave bears: Late Pleistocene Ursus spelaeus from the Peştera cu Oase, Romania. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 105(2): 600-604.
- ROHLF F. J. 1990. Fitting curves to outline. In ROHLF F. J. & BOOKSTEIN F. L. (Eds), Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop, Special Publication Number 2. The University of Michigan Museum of Zoology, Ann Harbor, 167-177.
- ROHLF F. J. 1993. NTSYS-pc; numerical taxonomy and multivariate analysis system; version 1.80. Exeter Software, Setauket, New-York.
- ROHLF F. J. 2003. Bias and error in estimates of mean shape in geometric morphometrics. *Journal of Human Evolution* 44 : 665-683.
- ROHLF F. J. & ARCHIE J. W. 1984. A comparison of Fourier methods for the description of wing shape in mosquitoes (Diptera: Culicidae). *Systematic Zoology* 33 : 302-317.
- ROHLF F. J. & MARCUS L. F. 1993. A revolution in morphometrics. *Trends in ecology and Evolution* 8 : 129-132.
- ROHLF F. J. & SLICE D. 1990. Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematica Zoology* 39 : 40-59.
- ROTH H. 1964. Ein Beitrag zur Kenntnis von *Tremarctos ornatus* (Cuvier). Zoological Garten 29: 107–129.
- ROUGIER H. 2003. Etude descriptive et comparative de Biache-Saint-Vaast 1 (Biache-Saint-Vaast, Pas-de-Calais, France). Thèse de Doctorat (inédite), Université Bordeaux 1, Bordeaux, 424p.

RUTOT A. 1908. Sur la répartition des os utilisés en Belgique. *Bulletin de la Société Préhistorique française* 5(6) : 280 – 282.

S

- SARICH V. 1973. The giant panda is a bear. Nature 245 : 218-220.
- SCHALLER G. B., JINCHU H., WENSHI P. & JING Z. 1985. *The giant pandas of Wolong*. University of Chicago Press, Chicago, 298p.
- SCHMITTBUHL M., ALENBACH B., LE MINOR J.-M. & SCHAAF A. 2003. Elliptical descriptors: some simplified morphometric parameters for the quantification of complex outlines. *Mathematical Geology* 35(7): 853-871
- SCHWEIZER M. 2005. Etude des caractères non-métriques dans une population d'ours des cavernes (*Ursus spelaeus* Rosenmüller & Heinroth, 1794) provenant de la grotte de Vaucluse (Doubs, France). *Revue de la Paléobiologie* 10 : 3-9.
- SCOTT W. B. 1892. The evolution of the premolar teeth in the mammals. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 44 : 405-444.
- SERVHEEN C. 1999. Sun Bear Conservation Action Plan. In SERVHEEN C., HERRERO S.
 & PEYTON B. (Eds.), Bears: Status Survey and Conservation Action Plan. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, 219-224.
- SERVHEEN C., HERRERO S. & PEYTON B. (Eds.) Bears: Status Survey and Conservation Action Plan. International Union for Conservation of Nature and Natural Resources, Gland, 309p.
- SHER A. V. 1971. Mammals and stratigraphy of Pleistocene of Extreme North-East of the USSR and North America. Nauka Publications, Moscow, 309p.
- SHIELDS G. F., ADAMS D., GARNER G., LABELLE M., PIETSCH J., RAMSAY M., SCHWARTZ C., TITUS K. & WILLIAMSON S. 2000. Phylogeography of mitochondrial DNA variation in brown bears and polar bears. *Molecular Phylogenetics Evolution* 15 : 319-326.
- SIMONET P. 1992. Les associations de grands mammifères du gisement de la grotte Scladina à Sclayn (Namur, Belgique) in OTTE M. (Ed), Recherches aux grottes de Sclayn, Volume 1 : Le contexte. Etudes et Recherches Archéologiques de l'Université de Liège 27 : 127-151.
- SIMPSON G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. Bulletin of the American Museum of Natural History 85 : 1-350.

SLATER G. J., FIGUEIRIDO B., LOUIS L., YANG P. & VAN VALKENBURGH B. 2010. Biomechanical consequences of rapid evolution in the polar bear lineage. *Public Library of Science* 5 (11) : e13870.

SLICE D. E. 2007. Geometric morphometrics. Annual Review of Anthropology 36: 261-281.

- SMITH G. R. 1990. Homology in morphometrics and phylogenetics. In ROHLF F. J. & BOOKSTEIN F. L. (Eds), Proceedings of the Michigan Morphometrics Workshop, Special Publication Number 2, The University of Michigan Museum of Zoology, Ann Harbor, 325-338.
- SOMMÉ J. 1977. Les plaines du Nord de la France et leur bordure. Étude géomorphologique. Thèse de Doctorat (inédite), Paris et Lille, 810 p.
- SOMMÉ J. 1978. Géomorphologie et lithostratigraphie du gisement paléolithique de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais). *Bulletin de l'Association française pour l'Etude du Quaternaire* 15 : 27-34.
- SORKIN B. Ecomorphology of the giant short-faced bears Agriotherium and Arctodus. Historical Biology: A Journal of Paleobiology 18 (1) : 1-20.
- STILLER M., BARYSHNIKOV G., BOCHERENS H., GRANDAL D'ANGLADE A., HILPERT B., MÜNZEL S. C., PINHASI R., RABEDER G., ROSENDAHL W., TRINKHAUS E., HOFREITER M., KNAPP M. 2010. Withering away – 25,000 years of genetic decline preceded cave bear extinction. *Molecular biology and Evolution* 27 (5) : 975-8.
- STINER M. C. 1998. Mortality analysis of Pleistocene bears and its paleoanthropological relevance. *Journal of Human Evolution* 34 : 303-326.
- STIRLING I. 1988. Polar bears. University of Michigan Press, Ann Harbor, 232p.
- STUART A. J. & LISTER A. M. 2007. Patterns of Late Quaternary megafaunal extinctions in Europe and northern Asia. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 259 : 287-297.

Т

- TABERLET P. & BOUVET J. 1992. Génétique de l'ours des Pyrénées (Ursus arctos):premiers résultats. Comptes-rendus de l'Académie des Sciences III 314 : 15-21
- TABERLET P.& BOUVET J. 1994. Mitochondrial DNA polymorphism, phylogeography and conservation genetics of the brown bear (*Ursus arctos*) in Europe. *Proceedings* of the Royal Society London B 255 : 195-200.

- TALBOT S. L. & SHIELDS G. F. 1996a. A phylogeny of bears (Ursidae) inferred from complete sequence of three mitochondrial genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 5 : 567-575.
- TALBOT S. L. & SHIELDS G. F. 1996b. Phylogeography of brown bears (Ursus arctos) of Alaska and paraphyly within the Ursidae. Molecular Phylogenetics and Evolution 5 : 477-494.
- TAMAKO M., MASUDA R., MANO T., MURATA K. & AIURZANIIN A. 2001. Phylogenetic relationships among worldwide populations of the brown bear Ursus arctos. Zoological Science 18(8): 1137-1143.
- TERZEA E. 1987. La faune du Pléistocène supérieur de la Grotte « Pestera Cioarei » de Borosteni (Depart. De Gorj). Travaux de l'Institut de spéléologie « Emile Racovitza » 26 : 55-66.
- THENIUS E. 1959. Ursidenphylogenese und biostratigraphie. Zeitschrift für Säugetierkunde 24 : 78-84.
- THENIUS E. 1979. Zur systematischen und phylogenetischen Stellung des Bambusbären: *Ailuropoda melanoleuca* DAVID (Carnivora, Mammalia). *Zeitschrift für Säugetierkunde* 44 : 286-305.
- TINTORI A. & ZANALDA E. 1992. Ursus spelaeusi dal Massiccio di Campo dei Fiori (VA): tracce di predazione. Bolletino della Societa Ticinese di Scienze Naturali 80 (1): 97-103.
- TORRES T. 1989. Osos (Mammalia, Carnivora, Ursidae) del Pleistoceno de la Península Ibérica. Publicaciones especiales del boletín geológico y minero, 316 p.
- TOUSSAINT. M. 1995. Les sépultures du Mésolithique ancien de Loverval, Première journée d'Archéologie hennuyère (15 oct. 1995). Ministère de la région wallonne, DGATLP, Direction de Mons, Service des Fouilles, 11 p.
- TOUSSAINT M. 1997. Gerpinnes, Loverval. Deux sépultures du Mésolithique ancien. In Corbiau M.-H. (Coord.), Le patrimoine archéologique de Wallonie. Ministère de la Région wallonne, DGATLP,
- TOUSSAINT M. 2002. Problématique chronologique des sépultures du Mésolithique mosan en milieu karstique. *Notae Prehistoricae* 22 : 141-166.
- TOUSSAINT M., BONJEAN D. & OTTE M. 1994. Découverte de fossiles humains du Paléolithique moyen à la grotte Scladina à Andenne in CORBIAU M.-H. & PLUMIER J. (Eds), Actes de la deuxième journée d'Archéologie namuroise. Facultés universitaires Notre-Dame de la Paix 19-33.

- TOUSSAINT M., OTTE M., BONJEAN D., BOCHERENS H., FALGUÈRES C. & YOKOYAMA Y. 1998. Les restes humains néandertaliens immatures de la couche 4A de la grotte Scladina (Andenne, Belgique). Comptes-rendus de l'Académie des Sciences de Paris 326 : 737-742.
- TUFFREAU A. 1978. Les fouilles du gisement paléolithique de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais) : années 1976 et 1977 – premiers résultats. Bulletin de l'Association française pour l'Etude du Quaternaire 15 : 46-55.
- TUFFREAU A. 1987. Le Paléolithique inférieur et moyen du Nord de la France (Nord-Pasde-Calais, Picardie) dans son cadre stratigraphique. Thèse de Doctorat d'Etat (inédite), Université des Sciences et Technologies Lille-Flandres Artois, 609p.
- TUFFREAU A. & SOMMÉ J. 1988. Le gisement paléolithique moyen de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais). Vol. 1 : Stratigraphie, environnement, études archéologiques (1^{ère} partie). Mémoires de la Société Préhistorique française 21 : 1-338.
- TUFFREAU A., MUNAUT A. V., PUISSÉGUR J.-J. & SOMMÉ J. 1982. Stratigraphie et environnement de la séquence archéologique de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais). *Bulletin de l'Association française pour l'Etude du Quaternaire* 19 : 38-43.
- TZEDAKIS P. C., Andrieu V., de Beaulieu J.-L., Crowhurst S., Follieri M., Hooghiemstra H., Magri D., Reille M., Sadori L., Shackleton N. J. & Wijmstra T. A. 1997. Comparison of terrestrial and marine records of changing climate in the last 500,000 years. *Earth and Planetary Science Letters* 150 : 171-176.

U

ULRIX-CLOSSET 1968. Le site préhistorique de Montaigle (prov. de Namur) et l'industrie moustérienne du Trou du Sureau. *Bulletin de la Société Royale Belge d'Anthropologie et de Préhistoire* 79: 67-90.

V

VALDIOSERA C. E., GARCÍA N., ANDERUNG C., DALÉN L., CRÉGUT-BONNOURE EM, KAHLKE R.-D., STILLER M., BRANDSTRÖM M., THOMAS M. G., ARSUAGA J. L., GÖTHERSTRÖM A. & BARNES I. 2007. Staying out in the cold: glacial refugia and mitochondrial DNA phylogeography in ancient European browns bears. *Molecular Ecology* 16 : 5140-5148.

VAN GEEL B., APTROOT A., BAITINGER C., BIRKS H. H., BULL I. D., CROSS H. B., EVERSHED R. P., GRAVENDEEL B., KOMPANJE E. J. O., KUPERUS P., MOL D., NIEROP K. G. J., PALS J. P., TIKHONOV A. N., VAN REENEN G., VAN TIENDEREN P. H. 2008. The ecological implications of a Yukayian mammoth's last meal. *Quaternary Research* 69 : 361-376.

- VANDERMEERSCH B. 1978. Etude préliminaire du crâne humain du gisement paléolithique de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais). *Bulletin de l'Association française pour l'Etude du Quaternaire* 15 : 65-67.
- VARTANYAN S. L., GARUTT V. E. & SHER A. V. 1993. Holocene dwarf mammoths from Wrangel Island in the Siberian Arctic. *Nature* 362 : 337-349.
- VON DEN DRIESCH A. 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. Peabody Museum of Archaeology and Ethnonlogy, Harvard University, 137p.

W

- WAITS L., SULLIVAN J., O'BRIEN S. & WARD R. H. 1999. Rapid radiation events in the family Ursidae indicated by likelihood phylogenetic estimation from multiple fragments of mtDNA. Molecular Phylogenetics and Evolution, 13(1): 82-92.
- WAN Q. H., WU H. & FANG S. G. 2005. A new subspecies of giant panda (Ailuropoda melanoleuca) from Shaanxi, China. Journal of Mammalogy 86 : 397-402.
- WILSON D. E. & MITTERMEIER R. A. (Eds) 2009. Handbook of the mammals of the world. Lynx Edicions, Barcelona, 728p.
- WOILLARD G. 1978. Grande Pile peat bog: a continuous pollen record for the last 140.000 years. *Quaternary Research* 9 (1) : 1-21.
- WOZENCRAFT W. C. 1989. The phylogeny of the recent Carnivora. In Gittleman J. L. (Ed), Carnivore behavior, ecology and evolution. Comstock Publ. Associates, Ithaca, 495-535.
- WOZENCRAFT W. C. 1993. Order Carnivora. In Wilson D. E. & Reeder D. M. (Eds), Mammal Species of the World : a taxonomic and geographic reference. Smithsonian Institution Press, Washington, 279-348.

Y

YU L., LI Q.-W., RYDER O. A. & ZHANG Y.-P. 2004. Phylogenetic relationships within mammalian order Carnivora indicated by sequences of two nuclear DNA genes. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 33 : 694-705.
Ζ

- ZAGWIJN W. H. 1985. An outline of the Quaternary stratigraphy of the Netherlands. *Geologie en Mijnbouw* 64 (1) : 17-24.
- ZAZULA G. D., FROESE D. G., SCHWEGER C. E., MATHEWES R. W., BEAUDOIN A.B., TELKA A. M., HARINGTON C. R. & WESTGATE J. A. 2003. Ice-age steppe vegetation in east Beringia. *Nature* 423 : 603.
- ZAZULA G. D., FROESE D. G., TELKA A. M., MATHEWES R. W. & WESTGATE J. A. 2002. Plants, bugs, and a giant mammoth tusk: palaeoecology of Last Chance Creek, Yukon Territory. *Yukon Exploration Geology* 251-258.
- ZDANSKY O. 1928. *Die Saugetiere der Quatärfauna von Chou-K'ou-Tien*. Palaeontologia Sinica, Ting & Wong Editions Série C, Volume V, Fascicule 4, Pékin, 146p.

UNIVERSITÉ LILLE 1 SCIENCES ET TECHNOLOGIES

ECOLE DOCTORALE 104 - SCIENCES DE LA MATIÈRE, DU RAYONNEMENT ET DE L'ENVIRONNEMENT

Filière Géosciences, Biodiversité, Paléontologie, Océanologie Biologique FRE CNRS 3298 - « Géosystèmes » Université Lille 1

THÈSE DE DOCTORAT EN SCIENCES DE LA TERRE Discipline : Paléontologie

par Hélène GOUBEL

ANALYSE DE CONTOUR DENTAIRE DES URSIDÉS PLÉISTOCÈNES ET ACTUELS : CARACTÉRISATION ET ÉTUDE DES CAUSES DE LA VARIABILITÉ MORPHOLOGIQUE DES DENTS JUGALES

TOME II - FIGURES ET TABLEAUX

Directeur de thèse : Catherine CRÔNIER Co-Encadrant : Patrick AUGUSTE

Soutenue publiquement le 29 Novembre 2011

PATOU-MATHIS M.	Directeur de Recherche CNRS, Paris	Rapporteur
NEIGE P.	Professeur, Université de Bourgogne	Rapporteur
CRÔNIER C.	Maître de Conférence, Université Lille 1	Directeur
AUGUSTE P.	Chargé de Recherche CNRS, Lille	Co-Encadrant
ARGANT A.	Docteur, MMSH, Aix-en-Provence	Membre
BLIECK A.	Directeur de Recherche CNRS, Lille	Membre
CUCCHI T.	Chargé de Recherche CNRS, Paris	Membre
PEIGNÉ S.	Chargé de Recherche CNRS, Paris	Membre

JURY

LISTE DES FIGURES ET TABLEAUX

<u>CHAPITRE 1 – CADRE INTRODUCTIF ET PROBLEMATIQUE</u>	221
Figure 1.1 Variabilité dentaire chez U. spelaeus : M/1, M1/ et M2/.	
Figure 1.2 Variabilité dentaire chez U. spelaeus : M/3, P/4 et P/4.	
CHAPITRE 2 – CADRES DE L'ETUDE	225
2.1 – Cadre chronologique	227
Figure 2.1.1 Charte Internationale Stratigraphique éditée en 2004 et modèle proposé en 2009.	
	227
2.2 – Caare paleoenvironnemeniai	
Figure 2.2.1 Le mythe du désert glacé pléistocéne.	
Figure 2.2.2 Extension de la « Steppe à Mammouth » en contexte glaciaire.	
Figure 2.2.3 Concept des « Plaids » de GUTHRIE.	
Figure 2.2.4 Steppes actuelles d'Asie centrale.	
2.3 – Cadre climatique	230
Figure 2.3.1 Fluctuations climatiques au cours des derniers 400 ka (série Vostok).	
Figure 2.3.2 Cadre chronostratigraphique des derniers 400 ka en hémisphère Nord.	
2.4 – Impacts sur les peuplements mammaliens et spécificités du contexte Nord-Ouest européen	231
Figure 2.4.1 Extinction de quelques représentants typiques de la « Steppe à Mammouth ».	
Figure 2.4.2 Principaux gisements pléistocènes en France septentrionale.	
Figure 2.4.2 Dynamique des peuplements mammaliens pléistocènes en Europe occidentale.	
CHAPITRE 3 – MATERIEL	233
3.1 – Les éléments dentaires : généralités	235
Figure 3.1.1 Anatomie dentaire générale.	
Figure 3.1.2 Orientation de la denture et typologie chez les suidés.	
Figure 3.1.3 Anatomie crânio-mandibulaire chez les canidés.	
Figure 3.1.4 Modes de croissance dentaire chez les mammifères.	
Figure 3.1.5 Théorie trituberculaire d'OSBORN.	
Figure 3.1.6 Muscles de l'articulation temporo-mandibulaire.	
етттт	

3.2 – Les ursidés
Figure 3.2.1 Distribution géographique du panda géant Ailuropoda melanoleuca.
Figure 3.2.2 Anatomie crânio-mandibulaire du panda géant d'Ailuropoda melanoleuca.
Figure 3.2.3 Distribution géographique de l'ours à lunettes Tremarctos ornatus.
Figure 3.2.4 Anatomie crânio-mandibulaire de l'ours à lunettes Tremarctos ornatus.
Figure 3.2.5 Distribution géographique de l'ours lippu Melursus ursinus.
Figure 3.2.6 Anatomie crânio-mandibulaire de l'ours lippu Melursus ursinus.
Figure 3.2.7 Distribution géographique de l'ours malais Helarctos malayanus.
Figure 3.2.8 Anatomie crânio-mandibulaire de l'ours malais Helarctos malayanus.
Figure 3.2.9 Distribution géographique de l'ours noir asiatique Ursus thibetanus.
Figure 3.2.10 Anatomie crânio-mandibulaire de l'ours noir asiatique Ursus thibetanus.
Figure 3.2.11 Distribution géographique de l'ours noir américain Ursus americanus.
Figure 3.2.12 Anatomie crânio-mandibulaire de l'ours noir américain Ursus americanus.
Figure 3.2.13 Distribution géographique de l'ours brun Ursus arctos.
Figure 3.2.14 Anatomie crânio-mandibulaire de l'ours brun Ursus arctos.
Figure 3.2.15 Distribution géographique de l'ours blanc Ursus maritimus.
Figure 3.2.16 Anatomie crânio-mandibulaire de l'ours blanc Ursus maritimus.
Figure 3.2.17 Anatomie crânio-mandibulaire de l'ours des cavernes U. spelaeus.
Figure 3.2.18 Principaux gisements à ours des cavernes U. spelaeus (recensés en 1976).
Figure 3.2.19 Modèle phylétique proposé par ARGANT.
Figure 3.2.20 Modèle phylétique proposé par MAZZA & RUSTIONI

Figure 3.3.1 Situation géographique des gisements étudiés.

Figure 3.3.2 Situation chronologique des gisements étudiés.

Tableau 3.3.1 Effectifs du matériel étudié.

- Figure 3.3.3 Localisation du Trou du Sureau.
- Figure 3.3.4 Stratigraphie schématique du Trou du Sureau.

Figure 3.3.5 Données d'EHRENBERG sur les ursidés du Trou du Sureau.

Figure 3.3.6 Localisation des grottes de Loverval (Belgique).

Figure 3.3.7 Anatomie crânio-mandibulaire d'U. spelaeus de Loverval.

Figure 3.3.8 Localisation des grottes Scladina et Sous-Scladina.

Figure 3.3.9 Plan de la grotte Scladina et connexion avec Sous-Scladina.

Figure 3.3.10 Cadres chronostratigraphique et paléoenvironnemental de Scladina.

Figure 3.3.11 Abondance et répartition spatiale des restes d'U. spelaeus de la couche 5 de Scladina.

Figure 3.3.12 Analyses isotopiques réalisées à Scladina.

Figure 3.3.13 Analyses génétiques réalisées à Scladina.

Figure 3.3.14 Stratigraphie schématique de la séquence de Sous-Scladina et données palynologiques.
Figure 3.3.15 Caractérisation des P/4 d'ursidés de Sous-Scladina.
Figure 3.3.16 Essai de datation biochronologique de Sous-Scladina à partir des ursidés.
Figure 3.3.17 Localisation du gisement de plein-air de Biache-Saint-Vaast.
Figure 3.3.18 Coupe et stratigraphie synthétiques de la séquence de Biache-Saint-Vaast.
Figure 3.3.19 Composition et liste fauniques de Biache-Saint-Vaast.
Figure 3.3.20 Caractérisation paléoenvironnementale de la couche IIA à partir de la macrofaune.
Figure 3.3.21 Vestiges d'*U. arctos* archaïque et d'*U. deningeri* de Biache-Saint-Vaast.
Figure 3.3.22 Localisation de la caverne d'Hastière.
Figure 3.3.24 Restes crânio-mandibulaires d'*U. spelaeus* d'Hastière.
Figure 3.3.25 Données d'EHRENBERG sur les ursidés d'Hastière.
Figure 3.3.26 Localisation du gisement de Borosteni (grotte Cioarei).
Figure 3.3.27 Plan de la grotte Cioarei.
Figure 3.3.28 Stratigraphie synthétique de la séquence de Cioarei.

CHA	APITRE 4 – METHODES	
		• • •
	4.1 – Acquisition des données	
T .		

Figure 4.1.1 Limites de la morphométrie traditionnelle.

Figure 4.1.2 Protocole d'étude pour les dents jugales supérieures.

Figure 4.1.3 Protocole d'étude pour les dents jugales inférieures.

Figure 4.1.4 Procédure d'acquisition et de traitement des données issues de l'analyse des contours.

Figure 5.1.1 Résultats statistiques des 37 premières molaires inférieures.

Figure 5.1.2 Résultats statistiques des 45 premières molaires supérieures.

Figure 5.1.3 Résultats statistiques des 22 quatrièmes prémolaires inférieures.

Figure 5.1.4 Résultats statistiques des 32 deuxièmes molaires supérieures.

Figure 5.1.5 Résultats statistiques des 41 quatrièmes prémolaires supérieures.

Figure 5.1.6 Résultats statistiques des 40 troisièmes molaires inférieures.

Figure 5.1.7 Erreurs de mesure.

Figure 5.1.8 Stades d'usure et classes d'âge individuel.

Figure 5.1.9 Surfaces occlusales schématiques des premières molaires inférieures.

Figure 5.1.10 Effets de l'usure sur le contour des premières molaires supérieures.

Tableau 5.1.1 Base de données des 37 premières molaires inférieures.

Tableau 5.1.2 Base de données des 45 premières molaires supérieures.

Tableau 5.1.3 Base de données des 22 quatrièmes prémolaires inférieures.

Tableau 5.1.4 Base de données des 32 deuxièmes molaires supérieures.

Tableau 5.1.5 Base de données des 41 quatrièmes prémolaires supérieures.

Tableau 5.1.6 Base de données des 40 troisièmes molaires inférieures.

Figure 5.2.1 Résultats statistiques des 88 premières molaires inférieures.

- Figure 5.2.2 Diagramme bivarié du périmètre en fonction de la longueur des premières molaires inférieures.
- Figure 5.2.3 Espace de forme PC2 vs PC3 des premières molaires inférieures.

Figure 5.2.4 Contours moyens théoriques des premières molaires inférieures.

Figure 5.2.5 Evolution des variables de taille et de forme des premières molaires inférieures.

- Figure 5.2.6 Résultats statistiques des 82 premières molaires supérieures.
- Figure 5.2.7 Espace de forme PC2 vs PC3 des premières molaires supérieures.
- Figure 5.2.8 Contours moyens théoriques des premières molaires supérieures.

Figure 5.2.9 Evolution des variables de taille et de forme des premières molaires supérieures.

- Figure 5.2.10 Résultats statistiques des 75 deuxièmes molaires supérieures.
- Figure 5.2.11 Diagramme bivarié de l'axe de forme PC3 en fonction de la hauteur des deuxièmes molaires supérieures
- Figure 5.2.12 Contours moyens théoriques des deuxièmes molaires supérieures.

Figure 5.2.13 Evolution des variables de taille et de forme des deuxièmes molaires supérieures.

- Figure 5.2.14 Résultats statistiques des 75 troisièmes molaires inférieures.
- Figure 5.2.15 Espace de forme PC1 vs PC2 des troisièmes molaires inférieures.
- Figure 5.2.16 Contours moyens théoriques des troisièmes molaires inférieures.
- Figure 5.2.17 Evolution des variables de taille et de forme des troisièmes molaires inférieures.

Figure 5.2.18 Résultats statistiques des 85 quatrièmes prémolaires inférieures.

- Figure 5.2.19 Diagramme bivarié du périmètre en fonction de la largeur des quatrièmes prémolaires inférieures.
- Figure 5.2.20 Espace de forme PC1 vs PC2 des quatrièmes prémolaires inférieures.
- Figure 5.2.21 Contours moyens théoriques des quatrièmes prémolaires inférieures.
- Figure 5.2.22 Evolution des variables de taille et de forme des quatrièmes prémolaires inférieures.
- Figure 5.2.23 Résultats statistiques des 88 quatrièmes prémolaires supérieures.
- Figure 5.2.24 Diagramme bivarié de l'axe de forme PC1 en fonction de la longueur des quatrièmes prémolaires supérieures.
- Figure 5.2.25 Contours moyens théoriques des quatrièmes prémolaires supérieures.
- Figure 5.2.26 Evolution des variables de taille et de forme des quatrièmes prémolaires supérieures.
- Figure 5.2.27 Synthèse des modifications de taille et de forme.

Tableau 5.2.1 Synthèse des ANOVAs réalisées sur la taille.

- Tableau 5.2.2 Traits morphologiques distinctifs aux niveaux inter- et intra-spécifiques.
- Tableau 5.2.3 Synthèse des investissements de la taille et de la forme.
- Tableau 5.2.4 Base de données des 88 premières molaires inférieures.
- Tableau 5.2.5 Base de données des 82 premières molaires supérieures.
- Tableau 5.2.6 Base de données des 75 deuxièmes molaires supérieures.
- Tableau 5.2.7 Base de données des 75 troisièmes molaires inférieures.
- Tableau 5.2.8 Base de données des 85 quatrièmes prémolaires inférieures.
- Tableau 5.2.9 Base de données des 88 quatrièmes prémolaires supérieures.

- Tableau 5.3.1 Distribution géographique et préférences alimentaires des ursidés actuels.
- Figure 5.3.1 Résultats statistiques des 49 premières molaires inférieures.
- Figure 5.3.2 Diagramme bivarié du périmètre en fonction de la longueur des premières molaires inférieures.
- Figure 5.3.3 Contours moyens théoriques des premières molaires inférieures.
- Figure 5.3.4 Espaces de forme des premières molaires inférieures.
- Figure 5.3.5 Résultats statistiques des 60 premières molaires supérieures.
- Figure 5.3.6 Contours moyens théoriques des premières molaires supérieures.
- Figure 5.3.7 Espaces de forme des premières molaires inférieures.
- Figure 5.3.8 Résultats statistiques des 57 deuxièmes molaires supérieures.
- Figure 5.3.9 Contours moyens théoriques des deuxièmes molaires supérieures.
- Figure 5.3.10 Espaces de forme des deuxièmes molaires supérieures.
- Figure 5.3.11 Résultats statistiques des 39 troisièmes molaires inférieures.
- Figure 5.3.12 Contours moyens théoriques des troisièmes molaires inférieures.
- Figure 5.3.13 Espaces de forme des troisièmes molaires inférieures.
- Figure 5.3.14 Résultats statistiques des 43 quatrièmes prémolaires inférieures.
- Figure 5.3.15 Contours moyens théoriques des quatrièmes prémolaires inférieures.
- Figure 5.3.16 Espaces de forme des quatrièmes prémolaires inférieures.
- Figure 5.3.17 Résultats statistiques des 58 quatrièmes prémolaires supérieures.
- Figure 5.3.18 Contours moyens théoriques des quatrièmes prémolaires supérieures.
- Figure 5.3.19 Espaces de forme des quatrièmes prémolaires supérieures.
- Figure 5.3.20 Eléments dentaires caractéristiques.
- Figure 5.3.21 Résultats des travaux de FIGUEIRIDO et al. (2009) (pour comparaison).
- Tableau 5.3.2 Base de données des 49 premières molaires inférieures.
- **Tableau 5.3.3** Base de données des 60 premières molaires supérieures.
- Tableau 5.3.4 Base de données des 57 deuxièmes molaires supérieures.

Tableau 5.3.5 Base de données des 39 troisièmes molaires inférieures.Tableau 5.3.6 Base de données des 43 quatrièmes prémolaires inférieures.Tableau 5.3.7 Base de données des 58 quatrièmes prémolaires supérieures.

Tableau 5.4.1 Statistiques élémentaires sur les variables de taille.

Figure 5.4.1 Suite des résultats statistiques.

Figure 5.4.2 Diagrammes bivariés du périmètre en fonction de la longueur

Figure 5.4.3 Dendogrammes issus de CAH calculées à partir du périmètre et de la longueur.

Tableau 5.4.2 Statistiques élémentaires sur les axes de forme PC1, PC2 et PC3.

Figure 5.4.4 Contours moyens théoriques des 233 premières molaires inférieures.

Figure 5.4.5 Moyennes de groupe sur l'axe PC1 et contours reconstruits associés.

Figure 5.4.6 Dendogrammes issus de CAH calculées à partir de l'axe PC1.

Figure 5.4.7 Moyennes de groupe sur l'axe PC2 et contours reconstruits associés.

Figure 5.4.8 Dendogrammes issus de CAH calculées à partir de l'axe PC2.

Figure 5.4.9 Moyennes de groupe sur l'axe PC3 et contours reconstruits associés.

Figure 5.4.10 Dendogrammes issus de CAH calculées à partir de l'axe PC3.

Figure 5.4.11 Espaces de forme PC2 vs PC3.

Tableau 5.4.3 Base de données des 233 premières molaires inférieures.



Figure 1.1 Variabilité morphologique des dents jugales souvent observée chez *U. spelaeus.* Spécimens provenant du Niveau 4 du Trou du Sureau, Grottes de Montaigle (Belgique). De 1 à 5 : premières molaires inférieures, collection n°2872. 1 : 2872d1 ; 2 : 2872d2 ; 3 : 2872d5 ; 4 : 2872d7 ; 5 : 2872d23. De 6 à 10 : premières molaires supérieures, collection 2875. 6 : 2875d1 ; 7 : 2875d3 ; 8 : 2875d4 ; 9 : 2875d9 ; 10 : 2875d20. De 11 à 15 : deuxièmes molaires supérieures, collection 2874. 11 : 2874d2 ; 12 : 2874d5 ; 13 : 2874d6 ; 14 : 2874d9 ; 15 : 2874d15. Echelles : 1 cm.



Figure 1.2 Variabilité morphologique des dents jugales souvent observée chez *U. spelaeus*. Spécimens provenant du Niveau 4 du Trou du Sureau, Grottes de Montaigle (Belgique). De 1 à 5 : troisièmes molaires inférieures, collection n°2873. 1 : 2873d1 ; 2 : 2873d2 ; 3 : 2873d4 ; 4 : 2873d5 ; 5 : 2873d7. De 6 à 10 : quatrièmes prémolaires supérieures, collection 2875. 6 : 2875d2 ; 7 : 2875d4 ; 8 : 2875d5 ; 9 : 2875d7 ; 10 : 2875d9. De 11 à 15 : quatrièmes prémolaires inférieures, collection 2874. 11 : 2874d1 ; 12 : 2874d2 ; 13 : 2874d3 ; 14 : 2874d4 ; 15 : 2874d9.Echelles : 1 cm.

2.1 – Cadre chronologique



Figure 2.1.1. Charte Internationale Stratigraphique éditée en 2004 par GRADSTEIN *et al.* et modèle proposé en 2009 par HEAD *et al.* et désormais accepté.



Figure 2.2.1. Mythe du désert glacé pléistocène (illustr. V. HANKLE).

2.2 – Cadre paléoenvironnemental



Figure 2.2.2. Extension de la « Steppe à Mammouth » durant un épisode glaciaire (modifié D'après GUTHRIE 1990).

CHAPITRE 2 2.2 – Cadre paléoenvironnemental



Figure 2.2.3. Concept des « plaids » de la « Steppe à Mammouth » (D'après GUTHRIE 1984).



Figure 2.2.4. Les steppes d'Asie Centrale constituent l'analogie actuelle la plus proche du concept de la "Steppe à Mammouth" (Photo. MURRAY in GUTHRIE 1990).



CHAPITRE 2 2.3 – Cadre climatique

Age (yr BP)

Figure 2.3.1. Résultats des analyses géochimiques appliquées sur la série Vostok avec de haut en bas les profils du deutérium, du δ¹⁸O atmosphérique, du volume de glace, du sodium et des poussières en fonction du temps (D'après PETIT *et al.* 1999).

Charte	Tps (ka BP)	MIS	Stratigraphie contin en Europe du N	Alpes du Nord	
HOL.	12	1	HOLOCÈNE		
ш	24	2	Pléniglaciaire = LGM	COMPLEXE	
EUR	59 3			GLACIAIRE	WÜRM
ÉRIE	74	4		WEICHSÉLIEN	
PLÉIS SUPI		5	a e Eémien		Riss-Würm
	190	6	Warthe		
PLÉISTOCÈNE MOYEN	7	a c Saalien <i>s.s.</i>	GLACIAIRE	Riss	
	_305	8	Drenthe	OAALILIN	
	340	9		COMPLEXE	
	360	10	IN	INTERGLACIAIRE	MINDEL-RISS
	360	11	Holsteinien s.s.	HOLSTEINIEN	

Figure 2.3.2 Chronostratigraphie des derniers 400 ka en Hémisphère Nord.





Figure 2.4.1. Extinctions de quelques représentants typiques de la « Steppe à Mammouth » (D'après STUART & LISTER 2007).

MIS	Âge	Stratigraphie	Biozones	Contexte culturel	Gisements France septentrionale
2				Paléo, Final Paléo, supérieur	Conty / Dourges
3					Hénin-sur-Cojeul
4	60 ka	Weichselien	26		Beauvais / Ault
5a					Bettencourt-Saint-Ouen
à				Paléolithique	Mont-Dol
5d	110 ka				Le Rozel
5e	130 ka	Eemien	25	moyen	Caours
6	190 kg				Gentelles / Arques / La Cotte de St-Brelade
7	240 ka		24		Biache-Saint-Vaast / Ranville
8	300 ka	Saalien			Argoeuves
9	500 Ka		23		Cagny-l'Épinette / Cléon
10	1				
11	400 ka	Holsteinien	22		Cagny-la-Garenne II/ La Celle
12]	Elstérien		Paléolithique	Cagny-la-Garenne I
13	500 ka			00.0	Abbeville (Carpentier/Léon)
à		Cromérien	21	inférieur	
22					Wissant
23	900 ka				Grâce
à		Bavélien	20		
31	1,1 Ma				Saint-Prest

Figure 2.4.2. Principaux gisements pléistocènes à grands mammifères dans le contexte du Nord de la France (D'après AUGUSTE 2009)

CHAPITRE 2 2.4 – Impacts sur les peuplements mammaliens et spécificités du contexte Nord-Ouest européen



Figure 2.4.3. Dynamique des populations mammaliennes en contexte Nord-Ouest européen. Echelle : 100 km (D'après AUGUSTE 2009).

3.1 – Eléments dentaires



Figure 3.1.1. Anatomie dentaire générale (modifié D'après PEYER 1968).

3.1 – Eléments dentaires



Fig. 3.1.2. Orientation et typologie des dentures supérieure et inférieure chez les suidés (genre Sus) (modifié D'après BARONE 1946).

3.1 – Eléments dentaires



Figure 3.1.3 Anatomie crânio-mandibulaire chez les canidés (genre *Canis*) (modifié D'après SCHMID 1972).



Figure 3.1.4 Modes de croissance dentaire chez les mammifères (modifié D'après WEBER in SCHMID 1972).

3.1 – Eléments dentaires



Figure 3.1.5. Théorie trituberculaire originale. En noir : denture supérieure ; en blanc : denture inférieure (modifié D'après OSBORN 1888).

3.1 – Eléments dentaires



Figure 3.1.6 Muscles de l'articulation temporo-mandibulaire chez l'Homme (genre Homo) (modifié D'après KAMINA 1996).

CHAPITRE 3 3.2 – Les ursidés



Figure 3.2.1 Distribution géographique du panda géant Ailuropoda melanoleuca (D'après REID & GONG 1999).



CHAPITRE 3 3.2 – Les ursidés



Figure 3.2.3 Distribution géographique de l'ours à lunettes Tremarctos ornatus (D'après PEYTON 1999).



Figure 3.2.4 Anatomie crânio-dentaire de l'ours à lunettes *Tremarctos ornatus.* Echelles : 1cm (collection MNHN, Paris).

- 243 -

CHAPITRE 3 3.2 – Les ursidés



Figure 3.2.5 Distribution géographique de l'ours lippu Melursus ursinus (D'après GARSHELIS et al. 1999).
CHAPITRE 3 3.2 – Les ursidés



Figure 3.2.6 Anatomie crânio-dentaire de l'ours lippu Melursus ursinus Echelles : 1cm (collection MNHN, Paris).



Figure 3.2.7 Distribution géographique de l'ours malais Helarctos malayanus (D'après SERVHEEN 1999).



Figure 3.2.8 Anatomie crânio-dentaire de l'ours malais *Helarctos malayanus.* Echelles : 1cm (collection MNHN, Paris).



Figure 3.2.9 Distribution géographique de l'ours noir asiatique Ursus thibetanus (D'après SERVHEEN et al. 1999).

3.2 – Les ursidés



Figure 3.2.10 Anatomie crânio-dentaire de l'ours noir asiatique Ursus thibetanus. Echelles : 1cm (collection MNHN, Paris).



Figure 3.2.11 Distribution géographique de l'ours noir américain Ursus americanus (D'après PELTON et al. 1999).



Figure 3.2.12 Anatomie crânio-dentaire de l'ours noir américain Ursus americanus. Echelles : 1cm (collection MNHN, Paris).



Figure 3.2.13 Distribution géographique de l'ours brun U. arctos (D'après SERVHEEN et al. 1999).



Figure 3.2.14 Anatomie crânio-dentaire de l'ours brun Ursus arctos. Echelles : 1cm (collection MNHN, Paris).



Figure 3.2.15 Distribution géographique de l'ours blanc U. maritumus (D'après SERVHEEN et al. 1999).



Figure 3.2.16 Anatomie crânio-dentaire de l'ours blanc Ursus maritimus. Echelles : 1cm (collection MNHN, Paris).



Figure 3.2.17 Anatomie crânio-dentaire de l'ours des cavernes typique *U. spelaeus.* Echelles : 10 cm (collection de Loverval, Belgique).



Figure 3.2.18 Gisements à ours des cavernes typique U. spelaeus en 1976 (D'après KURTEN 1976) et peinture rupestre à la grotte Chauvet.

3.2 – Les ursidés



Figure 3.2.19 Modèle phylogénétique proposé par ARGANT : origine étruscoïde pour les deux lignées arctoïdes et spéléennes (D'après ARGANT 2009)



Figure 3.2.20 Modèle phylogénétique proposé par MAZZA & RUSTIONI : disparition d'*U. etruscus* sans descendance et origine arctoïde de la lignée spéléenne (modifié D'après MAZZA & RUSTIONI 1994).

3.3 – Les collections



Figure 3.3.1. Situation géographique des gisements en Europe occidentale et centrale comprenant les Ursus étudiés dans ce travail.



Figure 3.3.2. Position chronostratigraphique des gisements comprenant les Ursus étudiés dans ce travail.

3.3 – Les collections

Ursus spelaeus Montaigle Scladina 1A 37 45 32 40 41 22 Ursus spelaeus Scladina 1A 14 20		Collection	M1	M1	M²	M ₃	P⁴	P ₄
Ursus spelaeus Sciadina 1A 14 20		Montaigle	37	45	32	40	41	22
Ursus spelaeus Scladina 1B 20 20 20 20 20 20 19 Ursus spelaeus Scladina 3 11 7 6 5 14 7 Scladina 5 13 7 3 6 4 11 Scladina 6A 1 0 0 0 0 0 Scladina 79 74 69 71 78 77 Borosteni 24 18 12 0 9 14 Hastière 8 16 8 3 0 0 Loverval 10 9 16 9 5 11 0 Sous-Scladina XII 3 4 2 0 1 3 Sous-Scladina XII 3 4 2 0 1 3 Sous-Scladina XII 1 0 0 0 0 1 7 Biache-Saint-Vaast 3 9 2 12 4		Scladina 1A	14	20	20	20	20	20
Ursus spelaeus Scladina 3 11 7 6 5 14 7 Ursus spelaeus Scladina 4A 20		Scladina 1B	20	20	20	20	20	19
Ursus spelaeus Scladina 4A Scladina 5 20 13 20 7 20 3 20 6 20 4 20 5		Scladina 3	11	7	6	5	14	7
Sciadina 5 13 7 3 6 4 11 Sciadina 6A 1 0	Lirous analogus	Scladina 4A	20	20	20	20	20	20
Scladina 6A 1 0 0 0 0 0 Scladina 79 74 69 71 78 77 Borosteni 24 18 12 20 9 14 Hastière 8 16 8 3 0 0 Loverval 10 9 16 9 5 11 158 162 137 143 133 124 Sous-Scladina XII 0 0 0 1 0 0 Sous-Scladina XII 3 4 2 0 1 3 Sous-Scladina XII 1 0 3 3 1 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 3 3 1 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 3 1 0 0 1 1 Biache-Saint-Vaast 3 9 2 12 4 2 <	Ursus spelaeus	Scladina 5	13	7	3	6	4	11
Ursus deningeri Scladina 79 74 69 71 78 77 Borosteni 24 18 12 20 9 14 Hastière 8 16 8 3 0 0 Loverval 10 9 16 9 5 11 10 9 16 9 5 11 10 9 16 9 5 11 10 0 0 0 1 0 0 Sous-Scladina XII 4 2 1 1 1 3 Sous-Scladina XII 3 4 2 0 1 3 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 5 0 Sous-Scladina XI 1 1 0 0 1 1 Sous-Scladina XI 1 1 0 0 1 1 Irsus arctos collaris MNHN, Paris 3		Scladina 6A	1	0	0	0	0	0
Borosteni 24 18 12 20 9 14 Hastière 8 16 8 3 0 0 Loverval 10 9 16 9 5 11 158 162 137 143 133 124 Sous-Scladina VIII 0 0 0 1 0 Sous-Scladina XII 4 2 1 1 3 Sous-Scladina XII 3 4 2 0 1 3 Sous-Scladina XII 1 0 0 0 0 1 0 Sous-Scladina XII 1 0 3 3 1 0 0 0 1 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 0 0 1 1 Sous-Scladina 1A 0 0 0 0 0 1 1 Ursus arctos arctos Scladina 1A 0 0 <		Scladina	79	74	69	71	78	77
Hastière Loverval 8 16 8 3 0 0 10 9 16 9 5 11 158 162 137 143 133 124 Sous-Scladina VIII 0 0 0 1 0 1 0 Sous-Scladina X 0 1 0 0 1 0 1 0 Sous-Scladina XII 3 4 2 0 1 3 Sous-Scladina XIII 1 0 3 3 1 0 Sous-Scladina XIII 1 0 3 3 1 0 Sous-Scladina XIII 1 0 0 0 0 1 7 Biache-Saint-Vaast 3 9 2 12 4 2 Ursus arctos arctos MNHN, Paris 1 4 4 2 3 2 Ursus arctos horibilis MNHN, Paris 1 4 4		Borosteni	24	18	12	20	9	14
Loverval 10 9 16 9 5 11 158 162 137 143 133 124 Sous-Scladina XII 0 0 0 1 0 0 1 0 Sous-Scladina XII 4 2 1 1 1 3 3 1 0 Sous-Scladina XII 3 4 2 0 1 3 3 1 0 Sous-Scladina XII 1 0 0 0 0 0 1 3 Sous-Scladina XIV 1 1 0 3 3 1 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 5 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 0 1 1 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 0 1 1 Ursus arctos stop: MNHN, Paris 8 18 12 1		Hastière	8	16	8	3	0	0
Ursus deningeri Sous-Scladina VIII Sous-Scladina XI 0 0 0 0 1 0 Ursus deningeri Sous-Scladina XI 4 2 1 1 1 3 Sous-Scladina XII 3 4 2 1 1 1 3 Sous-Scladina XII 3 4 2 0 1 3 Sous-Scladina XII 0 0 0 0 0 1 3 Sous-Scladina XII 1 0 3 3 1 0 0 0 1 0 Sous-Scladina XII 1 0 0 0 0 1 0 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 0 1 0 0 1 0 0 1 0 0 0 1 0 <td></td> <td>Loverval</td> <td>10</td> <td>9</td> <td>16</td> <td>9</td> <td>5</td> <td>11</td>		Loverval	10	9	16	9	5	11
Ursus deningeri Sous-Scladina VIII 0 0 0 0 1 0 Ursus deningeri Sous-Scladina XI 4 2 1 1 1 3 Sous-Scladina XII 3 4 2 0 1 3 Sous-Scladina XII 3 4 2 0 1 3 Sous-Scladina XII 1 0 0 0 0 0 1 Sous-Scladina XII 1 0 3 3 1 0 0 5 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 5 0 5 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 0 0 1 <td></td> <td></td> <td>158</td> <td>162</td> <td>137</td> <td>143</td> <td>133</td> <td>124</td>			158	162	137	143	133	124
Ursus deningeri Sous-Scladina XI 4 2 1 1 0 1 0 Ursus deningeri Sous-Scladina XII 3 4 2 0 1 3 Sous-Scladina XII 3 4 2 0 1 3 Sous-Scladina XII 0 0 0 0 0 1 Sous-Scladina XII 1 0 0 0 0 0 1 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 5 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 5 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 5 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 0 1 1 Biache-Saint-Vaast 3 9 2 12 4 2 2 Ursus arctos stactos MNHN, Paris 8 18 12 1 16 5 <		Sous-Scladina VIII	0	0	0	0	1	0
Ursus deningeri Sous-Scladina XI 4 2 1 1 1 3 Ursus deningeri Sous-Scladina XII 3 4 2 0 1 3 Sous-Scladina XII 0 0 0 0 0 0 1 3 Sous-Scladina XII 1 0 3 3 1 0 0 0 0 1 3 3 1 0 3 3 1 0 3 3 1 0 0 0 0 1 3 3 1 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 0 1 1 4 4 1 4 1 4 1 4 1 4 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1 1		Sous-Scladina X	0	1	0	0	1	0
Ursus deningeri Sous-Scladina XII 3 4 2 0 1 3 Sous-Scladina XII-XIII 0 0 0 0 0 0 1 3 Sous-Scladina XII 1 0 3 3 1 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 5 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 5 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 5 0 Sous-Scladina XIV 3 9 2 12 4 2 12 17 8 16 14 9 16 20 44 41 45 19 If is arctos arctos arctos arctos collaris MNHN, Paris 1 4 4 2 3 2 Ursus arctos collaris MNHN, Paris 8 18 12 1 16 5 Ursus arctos syriacus MNHN, Paris 21 <td< td=""><td></td><td>Sous-Scladina XI</td><td>4</td><td>2</td><td>1</td><td>1</td><td>1</td><td>3</td></td<>		Sous-Scladina XI	4	2	1	1	1	3
Ursus deningeri Sous-Scladina XII-XIII 0 0 0 0 0 1 Sous-Scladina XII 1 0 3 3 1 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 5 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 5 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 5 0 Biache-Saint-Vaast 3 9 2 12 4 2 Irsus arctos archaïque Scladina 1A 0 0 0 0 0 1 Ursus arctos arctos spp. MNHN, Paris 1 4 4 2 3 2 Ursus arctos collaris MNHN, Paris 2		Sous-Scladina XII	3	4	2	0	1	3
Sous-Scladina XIII 1 0 3 3 1 0 Sous-Scladina XIV 1 1 0 0 5 0 Sous-Scladina 9 8 6 4 10 7 Biache-Saint-Vaast 3 9 2 12 4 2 12 17 8 16 14 9 Irsus arctos archaïque Scladina 1A Biache-Saint-Vaast 0 0 0 0 1 16 20 44 41 45 19 If6 20 44 41 45 20 Ursus arctos collaris Ursus arctos collaris Ursus arctos collaris Ursus arctos collaris Ursus arctos syriacus Ursus arctos MNHN, Paris 1 4 4 4 4 Ursus arctos MNHN, Paris 21 34 30 14 31 18 Ursus arctos ornatus MNHN, Paris 5 4 4 5 4 5 Ursus arericanus MNHN, Paris	Ursus deningeri	Sous-Scladina XII-XIII	0	0	0	0	0	1
Sous-Scladina XIV Sous-Scladina 1 1 0 0 5 0 Biache-Saint-Vaast 3 9 2 12 4 2 Iz 17 8 16 14 9 Irsus arctos archaïque Scladina 1A Biache-Saint-Vaast 0 0 0 0 0 1 If 20 44 41 45 19 If 20 44 41 45 20 Ursus arctos scollaris Ursus arctos collaris Ursus arctos collaris Ursus arctos collaris Ursus arctos collaris Ursus arctos syriacus Ursus arctos Ursus arctos MNHN, Paris 8 18 12 1 16 5 MNHN, Paris 2		Sous-Scladina XIII	1	0	3	3	1	0
Sous-Scladina Biache-Saint-Vaast 9 8 6 4 10 7 Isuche-Saint-Vaast 3 9 2 12 4 2 Itrsus arctos archaïque Scladina 1A Biache-Saint-Vaast 0 0 0 0 0 14 9 Ursus arctos archaïque Scladina 1A Biache-Saint-Vaast 0 0 0 0 0 1 Ursus arctos arctos Ursus arctos collaris MNHN, Paris 8 18 12 1 16 5 Ursus arctos collaris MNHN, Paris 8 18 12 1 16 5 Ursus arctos collaris MNHN, Paris 2		Sous-Scladina XIV	1	1	0	0	5	0
Biache-Saint-Vaast 3 9 2 12 4 2 12 17 8 16 14 9 Itsus arctos archaïque Scladina 1A Biache-Saint-Vaast 0 0 0 0 0 1 Ursus arctos arctos Ursus arctos collaris Ursus arctos collaris Ursus arctos collaris Ursus arctos collaris Ursus arctos priacus Ursus arctos viriacus Ursus arctos MNHN, Paris MNHN, Paris 8 18 12 1 16 5 Ursus arctos collaris Ursus arctos collaris Ursus arctos collaris Ursus arctos MNHN, Paris 8 18 12 1 16 5 Ursus arctos collaris Ursus arctos MNHN, Paris 2 <		Sous-Scladina	9	8	6	4	10	7
Image: state arctos archaïque Scladina 1A Biache-Saint-Vaast 0 0 0 0 0 1 Ursus arctos arctos sep. Ursus arctos arctos duris MNHN, Paris 8 18 12 1 16 5 Ursus arctos arctos collaris MNHN, Paris 1 4 4 2 3 2 Ursus arctos collaris MNHN, Paris 2 3 <td></td> <td>Biache-Saint-Vaast</td> <td>3</td> <td>9</td> <td>2</td> <td>12</td> <td>4</td> <td>2</td>		Biache-Saint-Vaast	3	9	2	12	4	2
Scladina 1A Biache-Saint-Vaast 0 0 0 0 0 1 Biache-Saint-Vaast 16 20 44 41 45 19 Ursus arctos ssp. Ursus arctos arctos Ursus arctos collaris Jrsus arctos collaris Ursus arctos syriacus Ursus arctos syriacus Ursus arctos syriacus Ursus arctos Ursus arctos MNHN, Paris 8 18 12 1 16 5 MNHN, Paris 2 3 3 3 3 3 3 4 4 3 4 3 4			12	17	8	16	14	9
Biache-Saint-Vaast 16 20 44 41 45 19 Ursus arctos ssp. MNHN, Paris 8 18 12 1 16 5 Ursus arctos arctos MNHN, Paris 1 4 4 2 3 2 Ursus arctos collaris MNHN, Paris 2	trava arataa arabaïigua	Scladina 1A	0	0	0	0	0	1
Image:	rsus arctos archaique	Biache-Saint-Vaast	16	20	44	41	45	19
Ursus arctos ssp. MNHN, Paris 8 18 12 1 16 5 Ursus arctos arctos MNHN, Paris 1 4 4 2 3 2 Ursus arctos collaris MNHN, Paris 2 3 </td <td></td> <td></td> <td>16</td> <td>20</td> <td>44</td> <td>41</td> <td>45</td> <td>20</td>			16	20	44	41	45	20
Ursus arctos arctos MNHN, Paris 1 4 4 2 3 2 Ursus arctos collaris MNHN, Paris 2 3 2 3 2 3 2 3	lineus arctos sen	MNHN Paris	8	18	12	1	16	5
Ursus arctos collaris MNHN, Paris 2 3 2 3 2 3 3 2 2	Ursus arctos arctos	MNHN Paris	1	4	4	2	3	2
Ursus arctos horribilis MNHN, Paris 6 6 8 5 6 5 Ursus arctos syriacus MNHN, Paris 4 4 4 4 4 4 Ursus arctos MNHN, Paris 21 34 30 14 31 18 Ursus arctos MNHN, Paris 4 6 6 4 6 3 Ursus americanus MNHN, Paris 5 4 4 5 4 5 Ursus thibetanus MNHN, Paris 5 4 4 3 4 Ursus maritimus MNHN, Paris 34 47 44 27 44 30 Ursus MNHN, Paris 3 2 2 3 2 3 3 4 30 Tremarctos ornatus MNHN, Paris 5 5 5 5 3 3 2 2 3 2 3 3 2 2 3 3 2 2 3 3 3 2 2 3 3 3 3 3 <td< td=""><td>Ursus arctos collaris</td><td>MNHN, Paris</td><td>2</td><td>2</td><td>2</td><td>2</td><td>2</td><td>2</td></td<>	Ursus arctos collaris	MNHN, Paris	2	2	2	2	2	2
Ursus arctos syriacus MNHN, Paris 4 3 4 4 3	Ursus arctos horribilis	MNHN Paris	6	6	8	5	6	5
Ursus arctos MNHN, Paris 21 34 30 14 31 18 Ursus americanus MNHN, Paris 4 6 6 4 6 3 Ursus thibetanus MNHN, Paris 5 4 4 5 4 5 Ursus thibetanus MNHN, Paris 5 4 4 3 4 Ursus maritimus MNHN, Paris 4 3 4 4 3 4 Ursus MNHN, Paris 34 47 44 27 44 30 Tremarctos ornatus MNHN, Paris 3 2 2 3 2 3 Helarctos malayanus MNHN, Paris 5 5 5 5 3 Melursus ursinus MNHN, Paris 2 2 2 1 2 2 MNHN, Paris 5 4 4 3 5 5 3 Melursus ursinus MNHN, Paris 2 2 2 1 2 2 MNHN, Paris 5 4 4 3 <td>Jrsus arctos svriacus</td> <td>MNHN, Paris</td> <td>4</td> <td>4</td> <td>4</td> <td>4</td> <td>4</td> <td>4</td>	Jrsus arctos svriacus	MNHN, Paris	4	4	4	4	4	4
Ursus americanus MNHN, Paris 4 6 6 4 6 3 Ursus thibetanus MNHN, Paris 5 4 4 5 4 5 Ursus maritimus MNHN, Paris 5 4 4 3 4 3 4 Ursus maritimus MNHN, Paris 4 3 4 4 3 4 Ursus MNHN, Paris 34 47 44 27 44 30 Tremarctos ornatus MNHN, Paris 3 2 2 3 2 3 Helarctos malayanus MNHN, Paris 5 5 5 5 3 Melursus ursinus MNHN, Paris 2 2 2 1 2 2 MNHN, Paris 5 4 4 3 5 5 MNHN, Paris 2 2 2 1 2 2 MNHN, Paris 5 4 4 3 5 5 MNHN, Paris 2 2 2 1 2 2	Ursus arctos	MNHN, Paris	21	34	30	14	31	18
Ursus thibetanus MNHN, Paris 5 4 4 5 4 5 Ursus maritimus MNHN, Paris 5 4 4 3 4 3 4 Ursus MNHN, Paris 4 3 4 4 3 4 Ursus MNHN, Paris 34 47 44 27 44 30 Tremarctos ornatus MNHN, Paris 3 2 2 3 2 3 Helarctos malayanus MNHN, Paris 5 5 5 5 3 Melursus ursinus MNHN, Paris 2 2 2 1 2 2 Iluropoda melanoleuca MNHN, Paris 5 4 4 3 5 5 49 60 57 39 58 43 N 235 259 246 239 250 196	Ursus americanus	MNHN, Paris	4	6	6	4	6	3
Ursus maritimus Ursus MNHN, Paris MNHN, Paris 4 3 4 4 3 4 Ursus MNHN, Paris Tremarctos ornatus MNHN, Paris 34 47 44 27 44 30 MNHN, Paris Helarctos malayanus Melursus ursinus MNHN, Paris 3 2 2 3 2 3 MNHN, Paris 5 5 5 5 5 3 Melursus ursinus MNHN, Paris 2 2 2 1 2 2 MNHN, Paris 5 4 4 3 5 5 MNHN, Paris 5 4 4 3 5 5 MNHN, Paris 7 44 3 5 5 5 4 4 3 5 5 MNHN, Paris 2 2 2 1 2 2 4 4 3 5 5 MNHN, Paris 5 2 4 4 3 5 5 </td <td>Ursus thibetanus</td> <td>MNHN, Paris</td> <td>5</td> <td>4</td> <td>4</td> <td>5</td> <td>4</td> <td>5</td>	Ursus thibetanus	MNHN, Paris	5	4	4	5	4	5
Ursus MNHN, Paris 34 47 44 27 44 30 Tremarctos ornatus MNHN, Paris 3 2 2 3 2 3 Helarctos malayanus MNHN, Paris 5 5 5 5 3 Melursus ursinus MNHN, Paris 2 2 2 1 2 2 MNHN, Paris 5 4 4 3 5 5 MNHN, Paris 5 2 2 2 1 2 2 MNHN, Paris 5 4 4 3 5 5 49 60 57 39 58 43 N 235 259 246 239 250 196<	Ursus maritimus	MNHN, Paris	4	3	4	4	3	4
Tremarctos ornatus MNHN, Paris 3 2 2 3 2 3 Helarctos malayanus MNHN, Paris 5 5 5 5 5 3 Melursus ursinus MNHN, Paris 2 2 2 1 2 2 MNHN, Paris 5 4 4 3 5 5 MNHN, Paris 5 2 2 2 1 2 2 MNHN, Paris 5 4 4 3 5 5 49 60 57 39 58 43 N 235 259 246 239 250 196	Ursus	MNHN, Paris	34	47	44	27	44	30
Helarctos malayanus MNHN, Paris 5 5 5 5 5 3 Melursus ursinus MNHN, Paris 2 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 3 5 4 9 60	Tremarctos ornatus	MNHN, Paris	3	2	2	3	2	3
Melursus ursinus iluropoda melanoleuca MNHN, Paris MNHN, Paris 2 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 1 2 2 1 1 2 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 2 2 1 <th2< th=""> 2 2 3</th2<>	Helarctos malavanus	MNHN, Paris	5	5	5	5	5	3
iluropoda melanoleuca MNHN, Paris 5 4 4 3 5 5 49 60 57 39 58 43 N 235 259 246 239 250 196	Melursus ursinus	MNHN, Paris	2	2	2	1	2	2
49 60 57 39 58 43 N 235 259 246 239 250 196	iluropoda melanoleuca	MNHN, Paris	5	4	4	3	5	5
N 235 259 246 239 250 196			49	60	57	39	58	43
		N	235	259	246	239	250	196

Tableau 3.3.1. Effectifs des éléments dentaires d'Ursus étudiés dans ce travail.

URSIDÉS FOSSILES

Ursidés actuels

CHAPITRE 3 3.3 – Les collections Trou du Sureau – Grottes de Montaigle



Figure 3.3.3 Localisation des grottes de Montaigle (province de Namur, Belgique)



Figure 3.3.4 Stratigraphie schématique du Trou du Sureau. Echelle : 1m (D'après DUPONT (1873).

CHAPITRE 3 3.3 – Les collections Trou du Sureau – Grottes de Montaigle

۱	Denture inférieur	e	Denture supérieure					
	P4. Kronen-Länge	13,7 -	16,1	P4. Kronen-Länge				
	P4, Kronen-Breite	10,1 -	12,6	P4. Kronen-Breite				
	M ₁ , Kronen-Länge	23,9; 28.0 -	(4) 35.0	M ¹ , Kronen-Länge				
	M ₁ , Kronen-Breite	11,3; 12,9 -	(*) 16,9	M ⁴ , Kronen-Breite				
	M ₂ , Kronen-Länge	29,0 -	35,0	Mr. Rionen-Lange				
	M2, Kronen-Breite	16,9 -	22,3	M ² , Kronen-Breite 19,3 - 26,4				
	M ₃ , Kronen-Länge	19,7; 24,5 -	(⁵) 32,4					
	M ₃ , Kronen-Breite	16,7; 16,9 -	(⁵) 22,8					



Figure 3.3.5 Caractéristiques anatomiques de l'*Ursus spelaeus* du Niveau 4 du Trou du Sureau (grottes de Montaigle). A. Mesures effectuées par EHRENBERG sur les dents jugales (valeur maximale et minimale) : Kronen-Länge = Longueur de la couronne L ; Kronen-Breite = largeur de la couronne l (Pour la M₁ = largeur distale ld). B. Hémi-mandibule d'ursidé (modifiés D'après EHRENBERG 1935).

CHAPITRE 3 3.3 – Les collections Grottes de Loverval



Figure 3.3.6 Localisation du gisement de Loverval (province du Hainault, Belgique).



Figure 3.3.7 Vestiges crânio-mandibulaires d'Ursus spelaeus du gisement de Loverval.



Figure 3.3.8 Localisation des grottes Scladina et Sous-Scladina (province de Namur, Belgique)



Figure 3.3.9 Plan de la grotte Scladina et connexion avec Sous-Scladina (Sclayn, Belgique) (modifié D'après PIRSON *et al.* 2007)



Figure 3.3.10 Stratigraphie synthétique de la séquence de Scladina et interprétations paléoenvironnementales et chronostratigraphiques (modifié D'après PIRSON *et al.* 2008).

CHAPITRE 3 3.3 – Les collections

Grotte Scladina



Figure 3.3.11 Caractérisation des ursidés de Scladina. A. Espèces en présence (D'après SIMONET 1992). B. Pourcentages relatifs des espèces en nombre de restes NR (modifié D'après PATOU-MATHIS 1998b). C. Analyse spatiale horizontale des restes d'*U. spelaeus* de la couche 5 (modifié D'aprés PATOU-MATHIS & LOPEZ-BAYON 1998).



Figure 3.3.12 Résultats des analyses isotopiques réalisées sur des vestiges d'*U. spelaeus* de Scladina. A. Couche 1A . (modifié D'après BOCHERENS *et al.* 1997) B. Couche 4A (modifié D'après BOCHERENS 1999).



Figure 3.3.13 Résultats des analyses génétiques (modifié D'après ORLANDO *et al.* 2002). Distribution des haplogroupes en Europe occidentale et centrale. B. Arbre phylogénétique non-enraciné fondé sur haplogroupes provenant des différents gisements dont Scladina (Sc). C. Diversité génétique calculée au sein des couches 1A, 4A et 5.



Figure 3.3.14. Stratigraphie schématique de la séquence de Sous-Scladina et diagramme pollinique associé fondé sur les des couches XI à VIII (modifié D'après BASTIN 1992).



Figure 3.3.15 Diagramme bivarié de la P₄des ursidés de Sous-Scladina. En Abscisses : indice de la largeur l (en mm) sur la longueur L (en mm)x100. En ordonnées : longueur L (modifié D'après SIMONET 1992).



Figure 3.3.16 Essai de datation biochronologique par une analyse morphodynamique des quatrièmes prémolaires inférieures et supérieures de Sous-Scladina à partir des morphotypes évolutifs définis par RABEDER (modifié D'après NIEUWLAET 2007).

CHAPITRE 3 3.3 – Les collections Gisement de Biache-Saint-Vaast



Figure 3.3.17 Localisation du gisement de Biache-Saint-Vaast (Pas-de-Calais, France).

CHAPITRE 3 3.3 – Les collections Gisement de Biache-Saint-Vaast



Figure 3.3.18 Coupe et stratigraphie synthétiques du gisement de Biache-Saint-Vaast (modifiés D'après TUFFREAU 1978 et 1982).

CHAPITRE 3 3.3 – Les collections

Gisement de Biache-Saint-Vaast

Niveaux Espèces	I	н	G	F	En	IIa	11*	IIP	DO	D1	D
Canis lupus						+					
Vulpes vulpes			l			+					+
Felis silvestr is						+	{				
Panthera spelaea						+	}				
Ursus arctos		+	+		+	+	+	+	+		
Ursus deningeri			{		+	+	+	+			
Ursus sp.	+			+	+	+	+	+			
Aonyx antiqua						+					
Martes cf. martes						+					
Sus scrofa					+	+	+		+		
Cervus elaphus	+					+	+	+	+	+	+
Megaloceros giganteus		+				+	+	+	+		
Capreolus capreolus			{		+	+		+	+		{
Bos primigenius	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+
Equus mosbachensis	+		+	+	+	+		+	+	+	+
Equus hydruntinus			1	+	+	+		+	+	+	+
Dicerorhinus hemitoechus	+	+		+	+	+	+	+	+	}	
Dicerorhinus mercki		+			+	+	+	+	+		
Dicerorhinus sp.		+	+		+	+	+	+	+		}
Coelodonta antiquitatis						1				+	+
Palaeoloxodon antiquus		+		+	+	+				+	
Castor fiber		+									



Figure 3.3.19 Liste et composition faunique du gisement de Biache-Saint-Vaast (modifié D'après AUGUSTE 1995a).

CHAPITRE 3 3.3 – Les collections Gisement de Biache-Saint-Vaast



Figure 3.3.20. Reconstitutions paléoenvironnementale de la couche IIA de Biache-Saint-Vaast à partir de la macrofaune. A. Association faunique. B. Cénogramme. C. Diagrammes écologiques (modifiés D'après AUGUSTE 1995a).

CHAPITRE 3 3.3 – Les collections Gisement de Biache-Saint-Vaast



Figure 3.3.21 Ursidés de la couche IIA de Biache-Saint-Vaast. A. Restes crâniens d'*U. arctos* archaïque (B76 19E IIA 53). B. Restes mandibulaires d'*U. deningeri* cf. hercynicus (bas, B76 4C IIA r429 et B76 / IIA r2021). Echelles 5cm (D'après AUGUSTE 1995a).

CHAPITRE 3 3.3 – Les collections Caverne d'Hastière



Figure 3.3.22 Localisation de la caverne d'Hastière (Hastière-Lavaux, province de Namur, Belgique).



Figure 3.3.23 Caractérisation des ursidés du Niveau 1 de la caverne d'Hastière. A. Stratigraphie schématique et espèces d'ursidés en présence selon DUPONT et EHRENBERG (1935) (*U. ferox* : syn. *U. arctos*). B. Dénombrement des éléments dentaires et osseux d'*U. spelaeus* (D'après EHRENBERG 1935).

CHAPITRE 3 3.3 – Les collections Caverne d'Hastière



Figure 3.3.24 Crâne d'*U. spelaeus* du NIveau 3 de la caverne d'Hastière (n°2199). Echelle 10 cm (D'après EHRENBERG 1935).

	pi			M ¹	M²		
	К. L. (⁸)	K. B (*)	К. L.	К. В.	K. L.	К. В.	
Niveau 1	-	_	28 - 32	19 - 21,5	42 - 49	21,4 - 25	
. 9	+ 19 - 21,5	+ 14,5 - 15,5	(*1) 23,9 - 32,3	(²¹) 17,7 - + 22	38,5 - 50,5	19,6 - 25,5	
» 3	18,7 - 20,8	12,9 - 15	27,8 - 33,2	18,8 - 23,7	36.4: 41.8: 42.5 - 61.2	20: 19; 22,3 - 26	
» 4	-	-	-	-	-	-	
» 5	-	-	-	-	-	_	
» 1–5	18,7 - 21.5	12,9 - 15,5	(¹¹) 23,9 - 33,2	(²¹) 17,7 - 23,7	36,4: 38.5 - 61,2	19. 19,6 - 26	
	Р		N	կ	M	3	
	р К. L.	4 К. В.	К. L.	ц К. В.	M K. L.	s K. B.	
Nivean 1		к. в. —	K. L. 29 - 32	ц К. В. 13 - 16	N K. L. 23,2 - 30,4	s K. B. 18.7 - 21	
Niveau 1 2	- - - - - - - - - - - - - - - - - - -	к. в. — 10-11	N K. L. 29 - 32 28 - 33	ц К. В. 13 - 16 14,2 - 16,6	K. L. 23,2 - 30,4 + 25 - 32,7	s K. B. 18.7 - 21 17,4 - 21,4	
Nivean 1 9 3	р К. L. 13,2 - 15 14,1 - 17,6	4 K. B. 10 - 11 8.3 - 12,1	K. L. 29 - 32 28 - 33 26; 27,7 - 34	K. B. 13 - 16 14,2 - 16,6 12,3 ; 13,2 - 17	K. L. 23,2 - 30,4 + 25 - 32,7 24,2 - 30,2	s K. B. 18.7 - 21 17,4 - 21,4 17,2 - 20,4	
Nivean 1 <u>a</u> 3 4	P K. L. 13,2 - 15 14,1 - 17,6 —	K. B. - 10 - 11 8.3 - 12,1 -	K. L. 29 - 32 28 - 33 26: 27.7 - 34 24.3; 31.8	K. B. 13 - 16 14.2 - 16.6 12.3; 13.2 - 17 12: 15.4	K. L. 23,2 - 30,4 + 25 - 32,7 24,2 - 30,2 -	s K. B. 18.7 - 21 17,4 - 21,4 17,2 - 20,4 	
Nivean 1 9 3 4 5	P K. L. 13,2 - 15 14,1 - 17,6 -	K. B. 10 - 11 8.3 - 12,1 	K. L. 29 - 32 28 - 33 26: 27,7 - 34 24,3; 31,8	K. B. 13 - 16 14.2 - 16,6 12.3; 13.2 - 17 12; 15,4 ⁽¹⁶⁾ -	K. L. 23,2 - 30,4 + 25 - 32,7 24,2 - 30,2 	s K. B. 18.7 - 21 17,4 - 21,4 17,2 - 20,4 	

Figure 3.3.25. Données métriques d'EHRENBERG sur les éléments dentaires d'*U. spelaeus* de la caverne d'Hastière : Valeurs maximales et minimales des dimensions KL = longueur L et KB = largeur I (distale ld pour les M,) (modifié D'après EHRENBERG 1935).

CHAPITRE 3 3.3 – Les collections Gisment de Borosteni - Grotte Cioarei



Figure 3.3.26 Localisation de la grotte Cioarei (département de Gorj, Roumanie).



Figure 3.3.27 Plan de la grotte Cioarei et ses secteurs fouillés (D'après CÂRCIUMARU et al. 2000).

CHAPITRE 3 3.3 – Les collections Gisment de Borosteni - Grotte Cioarei



Figure 3.3.28 Synthèse des données stratigraphiques, palynologiques et radiométriques de la séquence de Cioarei (modifié D 'après CÂRCIUMARU *et al.* 2000).


Figure 4.1.1 Six objets proches par la taille (dimensions linéaires a, b et c similaires) mais différents par la forme.



Fig. 4.1.2. Protocole d'étude et nomenclature pour les dents inférieures d'ursidés. Mesures traditionnelles d'après VON DEN DRIESCH (1976) et localisation des cinq premiers points équidistants sur le contour placés dans une grille de référence (x ; y). Spécimens d'*Ursus spelaeus* du Trou du Sureau, Grottes de Montaigle : P/4 2874s3; M/1 2872d4; M/3 2873s10. Echelles : 1cm.



Fig. 4.1.3. Protocole d'analyse et nomenclature pour les dents supérieures d'ursidés. Mesures traditionnelles d'après VON DEN DRIESCH (1976) et localisation des cinq premiers points équidistants sur le contour placés dans une grille de référence (x ; y). Spécimens d'*Ursus spelaeus* du Trou du Sureau, Grottes de Montaigle : P4/ 2875d5 ; M1/ 2875d1 ; M2/ 2874d2. Echelle 1cm.





Fig. 4.1.4. Processus d'acquisition et de traitement des données issues de l'analyse des contours.

	Collection de Montaigle																	
Α								enoi		11101								
Puissance moyenne cumulée de Fourier (%)	100 19,5- 99- 98,5-		2	H6 > 9 4 coeff.	↓ 99,98 de Fo	- ◇ > ourier	<i>-</i> \$				В	PC1 PC2 PC3	VaIP 5,81 4,80 3,32	% VT 24,20 20,02 13,82	% VC 24,20 44,21 58,03			
	**	re Ni	o d'hai	ری ه ر rmoniqu	×°, es re	ہ م ہو tenues	464	→ _		Ŀ	Id	Im	нс	۵	Р	PC1	PC2	PC3
С	L	Im	ld	нс		Α	Р	D	L		***	***	***	***	***	NS	*	NS
N	37	37	37	27		37	37		ld	0.759		***	***	***	***	NS	***	NS
	21 1	11 7	1/ 9	13.0	3	73 9	12		Im	0.651	0.894	1	***	***	***	NS	***	NS
Min	28.0	10.4	13.0	11 1	2	77 7	28		нс	0.680	0.676	0.66	7	***	***	NS	NS	NS
WIT	20,0	10,4	10,0	11,1	2	70 0	,20		^	0,000	0.871	0,80	5 0 72F		***	NS	***	NS
мах	34,8	13,2	16,7	14,9	4	,79 9	,57		ĥ	0,000	0,707	0,000	7 0 70/	0.070		NG	**	NS
σ	1,5	0,8	0,9	1,0	0	,43 C	,45		P	0,932	0,797	0,70	6 0.10	+ 0,973	0 0 071	143		NC
CV	4,7	6,8	6,4	7,7	11	1,56 5	,36		PC1	-0,008	-0,032	-0,15	0,19	8 -0,05	0 -0,071		•	112
									PC2 PC3	0,370	0,747	-0,05	0,376 7 0,051	0,60	0,469	0	0	
E	N	La F	nt p	WS	5 p	A(с р		Var	iables de L long	<i>taille</i> ueur (mn	۱)		Val %V	P valeur p T % variar	oropre nce tota	ale	
L	. 37	2,344	NS	0,654	NS	0,168	NS			Im large	ur mésia	le (mm)	%V	C % variar	nce cur	nulée	
Im	1 37	3,480	NS	0,031	NS	0,001	NS			HC haut	eur distale	e (mm)	(m)		N effectif			
lc	1 37	1,321	NS	0,282	NS	0,003	NS		'	A aire	(cm ²)	nne (n			u moyenn	e	i	
HC	27	3,739	NS	-	-	-	-			P périr	nètre (cn	n)		Ma	n valeur n	ninimai	e	
A	37	3,127	NS	0,343	NS	0,351	NS		Vari	ables de	6			IVIA	x valeur n	naxima	le	
P	37	3,149	NS	0,526	NS	0,471	NS		PC	1-3 com	posantes	princip	oales 1 à 3	, C	V coefficie	ent de v Fisher	variatio	n
PC1	1 37	1,009	NS	0,088	NS	0,054	NS		Par	amètres	ndividue	ls			niveau d	le signi	ficativit	é
PC2	37	1,318	NS	0,331	NS	0,988	NS			Lat laté	ralité			N	s non sign	ificatif		-
PC3	37	21,660	***	0,637	NS	0,578	NS			WS stac	le d'usur	e			faibleme	ent sign	ificatif	
										AC clas	se d'âge			**	 modérée forteme 	ment si nt signi	gnificat ficatif	if

URSIDÉS FOSSILES - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

Figure 5.1.1 Résultats basés sur les 37 premières molaires inférieures d'U. spelaeus du Niveau 4 du Trou du Sureau. A. Spectre de puissance moyenne cumulée de Fourier. B. Analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur les 24 premiers coefficients de Fourier (H1-H6) : valeurs propres, variances totale et cumulée (%) des trois premiers axes PC1 à PC3. C. Statistiques élémentaires réalisées sur les variables de taille. D. Matrice de corrélations calculée à partir des variables de taille et de forme : coefficient Pearson r et niveau de significativité associé. E. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) calculées sur les variables de taille et de forme.

							100											
Puissance moyenne cumulée de Fourier (%)	10 99 99 99 99 99 98	00 ,9- ,8- ,7- ,6- ,5- ×	بې بې Nb d'I	2 v ^A	H6 > 5 4 coeff.	↓ 99,988 de Fo	ک الا ک ک ک ک ک ک ک	//> //-> //->				B PC PC	ValP 1 9,57 2 3,49 3 2,26	9 % \ 7 39 9 14 6 9,	VT 9 ,88 3 ,56 5 43 6	6 VC 39,88 54,44 53,87		
			no u	lam	loniqu	0010		.0	n									
									D	_	L		нс	A	P	PC1	PC2	PC3
0									1	L		***	***	***	***	NS	NS	NS
C		L	- I	HC	; A		Р			1 0	,867		***	***	***	NS	NS	*
	N	45	45	37	45		45		н	C C	,626	0,739		***	***	NS	NS	*
	μ	29.3	20.2	11.3	3 5.0	5 8	8.82		4	A O	,896	0,902	0,670		***	NS	NS	*
M		25.7	17.5	0.5	38	1 7	7.68		F	PO	906	0.894	0.667	0.995		NS	NS	
IVI NA		20,7	00.5	10.0	7 6 4		0,00		PC	1 0	0.139	0.088	-0.085	0.118	0.114		NS	NS
Ma	ax	32,2	22,5	12,	/ 6,4	2 3	9,90		PC	2 0	066	-0 109	-0.022	-0 160	-0 127	0		NS
	σ	1,4	1,1	0,8	0,5	b (0,49		PC	3 0	156	0,100	0.250	0,100	0.224	0	0	NO
C	:v	4,6	5,4	6,8	3 11,1	2	5,61		FU	3 10	,150	0,300	0,359	0,318	0,324	0	0	
Е			La	t	WS	5	A	c	Variab L	oles d	e taille gueur (e mm)		Val %V %V	P valeu T % vai	r propre iance to	e otale umulée	2
		N	F	p	F	p	F	p	1	larg	eur (m	m)		3	N effec	tif		
	гſ	45	0,383	NS	0,236	NS	0,376	NS	нс	hau	teur co	ouronne (mm)		μ moye	enne		
	1	45	1,202	NS	0.293	NS	0.470	NS	A	aire	(cm')	1		Mi	n valeu	r minim	ale	
ц	<u>.</u>	37	4 428	NS	-	-	-	-	Р	péri	métre	(cm)		Ma	x valeu	r maxin	nale	
	~	45	0.072	NO	0 500	NIC	0.795	NO	Variab	oles d	le form	ne			σ écart	-type		
	<u>A</u>	45	0,072	NS	0,508	NS	0,785	NS	PC1-3	com	nposan	tes princi	pales 1 à	3 C	V coeff	icient de	e variat	ion
-	P	45	0,085	NS	0,461	NS	0,609	NS							F test d	e Fisher		
PC	1	45	0,000	NS	0,504	NS	0,563	NS	Param	nètres	s indivi	iduels		1	nivea	u de sig	nificati	vité
PC	2	45	0,249	NS	1,457	NS	1,522	NS	Lat	t late	éralité			N	s non s	ignificat	if	
PC	3	45	0.075	NS	2,586		2.357	NS	WS	i sta	de d'u	sure			 faible 	ment si	gnificat	tif
8 G			-10.0		1,000		2,007		AC	clas	sse d'â	ge		**	* modé	rément	signifie	catif
														***	* forter	ment sig	nificati	if

URSIDÉS FOSSILES - PREMIÈRE MOLAIRE SUPÉRIEURE M1/ COLLECTION DE MONTAIGLE

Figure 5.1.2 Résultats basés sur les 45 premières molaires supérieures d'*U. spelaeus* du Niveau 4 du Trou du Sureau. A. Spectre de puissance moyenne cumulée de Fourier. B. Analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur les 24 premiers coefficients de Fourier (*H1-H6*) : valeurs propres, variances totale et cumulée (%) des trois premiers axes PC1-PC3. C. Statistiques élémentaires réalisées sur les variables de taille. D. Matrice de corrélations calculée à partir des variables de taille et de forme : coefficient Pearson *r* et niveau de significativité associé. E. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) calculées sur les variables de taille et de forme.

5.1 – Variabilité intraspécifique : collection de Montaigle



0,013

0.403

PC2 22

PC3 22 NS

NS

2,290 NS

3,253 NS

0,270 NS 0,059 NS

URSIDÉS FOSSILES - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE INFÉRIEURE P/4 **COLLECTION DE MONTAIGLE**

Figure 5.1.3 Résultats basés sur les 22 quatrièmes prémolaires inférieures d'U. spelaeus du Niveau 4 du Trou du Sureau. A. Spectre de puissance moyenne cumulée de Fourier. B. Analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur les 20 premiers coefficients de Fourier (H1-H5) : valeurs propres, variances totale et cumulée (%) des trois premiers axes PC1-PC3. C. Statistiques élémentaires réalisées sur les variables de taille. D. Matrice de corrélations calculée à partir des variables de taille et de forme : coefficient Pearson r et niveau de significativité associé. E. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) calculées sur les variables de taille et de forme catégorisées.

Paramètres individuels

Lat latéralité

WS stade d'usure AC classe d'âge

PC3

NS

NS

NS

NS

NS

NS

NS

niveau de significativité

modérément significatif

fortement significatif

non significatif faiblement significatif

F

p

NS

5.1 – Variabilité intraspécifique : collection de Montaigle



URSIDÉS FOSSILES - DEUXIÈME MOLAIRE SUPÉRIEURE M2/

Figure 5.1.4 Résultats basés sur les 32 deuxièmes molaires supérieures d'U. spelaeus du Niveau 4 du Trou du Sureau. A. Spectre de puissance moyenne cumulée de Fourier. B. Analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur les 20 premiers coefficients de Fourier (H1-H5) : valeurs propres, variances totale et cumulée (%) des trois premiers axes PC1-PC3. C. Statistiques élémentaires réalisées sur les variables de taille. D. Matrice de corrélations calculée à partir des variables de taille et de forme : coefficient Pearson r et niveau de significativité associé. E. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) calculées sur les variables de taille et de forme.

fortement significatif

						Co	LLECTION	DE	Mon	TAIGL	.E				
Duiscenne movenne	cumulée de Fourier (%)	100- 99,8- 99,6- 99,4- 99,2-	× ² Nb	۲ H5 20 coe	→ > 99,5 ff. de	Co 98% Fourier	× ¹ × ⁸ × ⁶		Mon	PC:	ValP 1 7,94 2 3,64 3 2,54	9 % V 39,7 18,4 12,€	T 72 21 59	% VC 39,72 57,93 70,62	
С	N	L 41	 41	HC	A	P 41		D	_ L	- 1	HC	A	P	PC1	PC2
		41	41	10.0	41	41	r -	<u>ـ</u>						INS	INS
	."	20,8	14,6	12,9	2,37	6,09		1	0,833	0.010				NC	NS
N	lin	18,4	12,6	11,4	1,79	5,33		HC	0,642	0,616				INS NO	NS NO
Ma	ax	23,7	17,3	14,8	3,05	6,90		A	0,945	0,916	0,684		***	NS	NS
	σ	1,4	1,2	0,9	0,35	0,44		P	0,960	0,872	0,688	0,990		NS	NS
C	:v	6,6	8,1	6,8	14,70	7,27		PC1	0,219	0,491	0,164	0,287	0,23	9	NS
								PC2	0,080	0,228	-0,059	0,099	0,09	60	0
F			Lat	w	S	AC	2_	PC3 Va	riables a	0,472	0,348	0,366	ValP %VT	valeur p	propre
÷.	Ν	F	р	F	р	F	р	L	longue	ur (mm)			%VC	% varia	nce cui
L	41	0,21	8 NS	0,182	NS	0,149	NS		largeu	r (mm)	a (mm)		N	effectif	
1	41	0,37	3 NS	0,286	NS	0,043	NS	А	aire (c	m ²)	ie (mm)		μ	moyenn	e
HC	36	0,92	8 NS	-	-	-	-	P	périmè	etre (cm)			Min	valeur n	ninima
Α	41	0,07	1 NS	0,443	NS	0,112	NS	V	riables	de forme			Max	valeur n	naxima
Р	41	0,32	8 NS	0,414	NS	0,093	NS	DC1 2	compos	antes nri	ncinales	1 à 3	σ	écart-ty	pe
PC1	41	4,98	3 *	0,239	NS	0,009	NS	PC1-3	compos	ances pri		192	cv	coefficie	ent de
PC2	41	0,03	9 NS	1,235	NS	1,468	NS	Po	aramètre	s individu	iels		r 0	niveau	e sign
PC3	41	0,43	NS NS	1,699	NS	2,219	NS	Lat	latéral	ité			NS	non sign	ificatif
								WS	stade o	d'usure d'âgo			*	faibleme	ent sig

URSIDÉS FOSSILES - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE SUPÉRIEURE P4/

PC1	0,219	0,491	0,164	0,287	0,23	9		NS	NS
C2	0,080	0,228	-0,059	0,099	0,09	6	0		NS
C3	0,176	0,472	0,348	0,386	0,30	1	0	0	
Va	richles	le taille			ValP	val	eur	propre	
vu	nubles u	le tuille			%VT	%	varia	nce tota	ale
-	longue	ur (mm)			%VC	%	varia	nce cun	nulée
	largeu	r (mm)			N	eff	ectif		
нс	hauteu	ir couron	ne (mm)			m	ven	ne	
A	aire (ci	m*)			Min	val	ourr	ninimal	0
Р	périmé	etre (cm)			Max	val	ourr	navima	lo
Ve	ariables (de forme			IVIAA	vai	euri	naxima	le
C1-3	compos	santes pr	incipales	1 à 3	0	eca	art-ty	pe	
Po	aramètre	s individ	uels		F	tes	t de l	ent de v Fisher	ariation
Lat	latóral	itá			p	niv	eau o	de signi	ficativité
- LOL	interdi								

- AC classe d'âge
- nificatif ** modérément significatif ***

PC3 NS ** * * NS

fortement significatif

Figure 5.1.5 Résultats basés sur les 41 quatrièmes prémolaires supérieures d'U. spelaeus du Niveau 4 du Trou du Sureau . A. Spectre de puissance moyenne cumulée de Fourier. B. Analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur les 20 premiers coefficients de Fourier (H1-H5) : valeurs propres, variances totale et cumulée (%) des trois premiers axes PC1-PC3. C. Statistiques élémentaires réalisées sur les variables de taille. D. Matrice de corrélations calculée à partir des variables de taille et de forme : coefficient Pearson r et niveau de significativité associé p. E. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) calculées sur les variables de taille et de forme.



NS

*

NS

NS

Max valeur maximale

test de Fisher

NS non significatif

CV coefficient de variation

p niveau de significativité

faiblement significatif

fortement significatif

modérément significatif

σ écart-type

F

*

**

URSIDÉS FOSSILES - TROISIÈME MOLAIRE INFÉRIEURE M/3

Figure 5.1.6 Résultats basés sur les 40 troisièmes molaires inférieures d'U. spelaeus du Niveau 4 du Trou du Sureau. A. Spectre de puissance moyenne
cumulée de Fourier. B. Analyse en composantes principales (ACP) réalisée sur les 20 premiers coefficients de Fourier (H1-H5) : valeurs propres
variances totale et cumulée (%) des trois premiers axes PC1-PC3. C. Statistiques élémentaires réalisées sur les variables de taille. D. Matrice de
corrélations calculée à partir des variables de taille et de forme : coefficient Pearson r et niveau de significativité associé. E. Analyses de variance
à un facteur (ANOVA) calculées sur les variables de taille et de forme.

Variables de forme

Paramètres individuels

WS stade d'usure

AC classe d'âge

Lat latéralité

PC1-3 composantes principales 1 à 3

40

40

40

40

40

0,502 NS

0,001 NS

NS

NS

NS

0,668

0,075

1,477

ı

Α

Ρ 40

PC1

PC2

PC3

0,854 NS

0.367 NS

0,371 NS

0,656 NS

NS

NS

2,028

0,545

0,232 NS

NS

NS

NS

NS

NS

0,064

0,156

2,699

1,223

1,393

5.1 – Variabilité intraspécifique : collection de Montaigle



QUATRIÈMES PRÉMOLAIRES SUPÉRIEURES



PREMIÈRES MOLAIRES SUPÉRIEURES

			F	p
		PC1	0,133	0,998 NS
	Bénlicats	PC2	0,159	0,997 NS
	rieplicato	PC3	0,068	1,000 NS
			F	p
The C		PC1	94,147	0,000 ***
A CONTRACTOR OF				
they ?	Individus	PC2	28,466	0,000 ***

PREMIÈRES MOLAIRES INFÉRIEURES

		F	F	,	
	PC1	0,143	0,998	NS	255 S ()
Bénlicats	PC2	0,058	1,000	NS	CONS.
repriorito	PC3	0,271	0,979	NS	S. Er
		F	Þ	0	
	PC1	112,270	0,000	***	ALL TARAL
Individus	PC2	417,142	0,000	***	AL So I A
individu3	PC3	64,831	0,000	***	A STATE

TROISIÈMES MOLAIRES INFÉRIEURES

			F	p	
		PC1	0,048	1,000 NS	
- atta	Réplicate	PC2	0,073	1,000 NS	
AGAN	ricplicato	PC3	0,500	0,865 NS	
到新			F	p	
NR C		PC1	138,437	0,000 ***	
Marter -	Individus	PC2	159,840	0,000 ***	9
		PC3	36,178	0,000 ***	

DEUXIÈMES MOLAIRES SUPÉRIEURES



Figure 5.1.7 Résultats des tests d'erreurs de mesure réalisées sur un échantillon de la population d'U. spelaeus du Niveau 4 du Trou du Sureau (observations catégorisées par séries de **réplicats** et séries d'**individus**). Les analyses de variance (ANOVA) sont effectuées sur les axes issus de l'ACP : test de Fischer *F*, niveau de significativité associé *p*.



(modifié D'après STINER 1998).



Figure 5.1.9 Surface occlusale schématisée des premières molaires inférieures d'*U. spelaeus* du Niveau 4 du Trou su Sureau et morphotypes *Msld I, II, III et IV* du métastylide tels que définis par RABEDER 1999.



Figure 5.1.10 Effets de l'usure sur le contour des premières molaires supérieures d'U. spelaeus du NIveau 4 du Trou du Sureau. Echelles : 1 cm.

5.1 – Variabilité intraspécifique : collection de Montaigle

URSIDÉS FOSSILES - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1 COLLECTION DE MONTAIGLE

Ν	Labelle	L	Im	ld	нс	Α	Р	PC1	PC2	PC3	Lat	ws	AC
1	2872d1	30,5	11,1	14,6	11,6	3,25	7,93	-0,55	-0,58	1,41	D	Ш	J
2	2872d2	30,9	11,5	14,3	11,1	3,53	8,24	1,05	-0,16	0,95	D	Ш	J
3	2872d3	29,9	12,0	14,4	12,3	3,64	8,19	0,92	1,21	-0,06	D	Ш	J
4	2872d4	34,8	13,2	16,7	14,4	4,51	9,19	-0,94	0,85	0,46	D	Ш	J
5	2872d5	31,6	11,6	14,2	13,1	3,66	8,50	-0,19	-1,26	1,45	D	11	J
6	2872d6	31,7	12,2	15,2	13,7	3,91	8,58	0,38	-0,02	-0,07	D	11	J
7	2872d7	32,6	12,6	15,9	14,2	4,20	8,79	0,77	2,10	-0,01	D	Ш	J
8	2872d8	31,5	12,4	16,0	12,7	4,03	8,60	-0,06	2,07	0,72	D	Ш	J
9	2872d9	34,4	12,5	16,1	14,0	4,79	9,57	0,12	0,19	0,13	D	11	J
10	2872d10	31,4	10,9	14,8	13,7	3,72	8,52	1,63	-0,16	1,88	D	П	J
11	2872d11	32,2	11,7	15,7	12,3	4,27	9,01	0,68	1,39	0,98	D	11	J
12	2872d12	32,6	12,4	15,1	-	4,05	8,67	0,94	-0,30	-0,41	D	III	J
13	2872d13	33,4	12,6	16,3	14,5	4,34	9,11	-1,09	0,46	1,07	D	11	J
14	2872d14	32,1	11,9	14,4	13,4	4,06	8,89	-1,09	-0,26	0,99	D	Ш	J
15	2872d15	31,9	13,2	16,1	14,0	4,26	8,78	-1,09	1,65	-0,85	D	11	J
16	2872d16	32,0	11,1	14,3	13,2	3,73	8,58	0,42	-1,88	-0,34	D	Ш	J
17	2872d17	28,1	10,4	13,0	11,5	2,92	7,55	0,04	-1,36	1,35	D	Ш	J
18	2872d18	31,6	12,0	15,2	13,7	3,91	8,67	-1,29	-0,02	0,06	D	П	J
19	2872d19	30,1	10,6	13,5	13,5	3,55	8,35	-1,75	-1,11	-0,21	D	Ш	J
20	2872d20	29,0	11,9	14,7	12,8	3,32	8,04	-0,86	-0,55	0,46	D	11	J
21	2872d21	32,2	13,1	16,2	14,9	4,19	8,77	0,56	0,56	-0,27	D	11	J
22	2872d22	30,1	11,1	14,2	12,7	3,40	8,08	-0,75	-0,20	0,75	D	Ш	J
23	2872d23	30,2	12,2	15,3		3,86	8,44	-1,42	1,24	-0,39	D	III	J
24	2872d24	30,0	11,6	14,2	-	3,52	8,25	-0,12	-0,44	-0,14	D	Ш	J
25	2872d25	29,8	11,3	14,0	-	3,53	8,14	1,78	-0,32	0,18	D	Ш	J
26	2872d26	30,4	11,6	14,6	-	3,42	8,08	-0,26	0,34	-0,77	D	IV	А
27	2872d27	30,3	10,5	13,6	<u>.</u>	3,22	7,98	-0,20	-1,11	0,31	D	Ш	J
28	2872d28	30,8	11,9	14,5	-	3,67	8,30	-0,24	0,63	0,04	D	IV	А
29	2872s2	32,2	11,5	14,7	12,5	3,86	8,72	-0,38	-1,15	0,19	G	Ш	J
30	2872s3	30,4	10,6	13,6	11,7	3,47	8,19	0,05	-0,76	-0,43	G	Ш	J
31	2872s8	30,8	11,8	14,7	12,2	3,57	8,23	0,94	-0,12	-2,09	G	Ш	J
32	2872s9	30,0	10,6	13,6	12,9	3,28	7,98	-0,95	-1,01	-0,97	G	Ш	J
33	2872s11	30,5	12,8	15,9	-	3,96	8,57	-1,03	1,20	-1,84	G	Ш	J
34	2872s12	28,0	10,8	13,5	11,8	2,77	7,28	-0,07	-1,53	-3,03	G	11	J
35	2872s14	31,1	11,4	15,3	12,9	3,82	8,51	2,92	-0,14	-0,75	G	П	J
36	2872s22	29,8	10,4	13,8	-	3,24	7,91	1,05	-0,15	-0,21	G	ш	J
37	2872s33	31,1	11,7	15,2	-	3,68	8,37	0,11	0,68	-0,55	G	v	А
	Variable	s de tai	lle			P	aramè	tres indi	viduels				
	L lon	gueur (r	nm)				Lat la	téralité	droite D				
	Im larg	eur mé	siale (n	nm)			Luc It	g	auche G				
	ld larg	eur dist	tale (mi	m)			WS st	ade d'u	sure de	là IX			
	HC hau		AC classe d'âge Juvénile J										
	A aire	e (cm²)		00403230303190					Jeune	adulte	et adu	lte PA	
	P pér	imètre	(cm)						Vieil a	dulte O	A		
	Variable	s de for	me										
	PC1-3 com	posant	es prine	cipales	1à3								

Tableau 5.1.1 Base de données des 37 premières molaires inférieures d'*U. spelaeus* du Niveau 4 du Trou du Sureau. Variables de taille, variables de forme calculées à partir des 24 premiers coefficients de Fourier *H1-H6* et paramètres individuels.

5.1 – Variabilité intraspécifique : collection de Montaigle

URSIDÉS FOSSILES - PREMIÈRE MOLAIRE SUPÉRIEURE M1/ COLLECTION DE MONTAIGLE

Ν	Labelle	L	1	нс	Α	Ρ	PC1	PC2	PC3	Lat	WS	AC
1	2875d1	30,3	21,1	11,5	5,30	9,04	-0,02	-0,68	-1,70	D	Ш	J
2	2875d2	29,6	20,8	12,3	5,18	8,99	3,34	0,52	1,01	D	H	J
3	2875d3	28,8	20,0	11,2	5,08	8,82	-0,29	-0,79	-1,25	D	П	J
4	2875d4	29,5	20,6	11,7	4,96	8,77	-0,84	-1,12	0,30	D	П	J
5	2875d5	29,2	19,7	11,3	4,86	8,68	0,00	-0,30	-0,61	D	Ш	J
6	2875d6	30,1	20,3	11,1	5,16	8,90	0,08	-0,56	-1,36	D	П	J
7	2875d7	29,2	19,8	10,1	4,58	8,41	-0,02	1,29	-0,66	D	П	J
8	2875d8	29,1	20,1	10,9	4,82	8,69	-0,87	0,83	0,01	D	11	J
9	2875d9	29,2	20,6	11,7	4,78	8,59	-1,50	0,64	0,33	D	П	J
10	2875d10	30,9	21,8	12,7	5,71	9,39	0,03	-0,88	0,14	D	Ш	J
11	2875d11	27,4	19,7	11,6	4,37	8,16	-0,26	-1,28	0,38	D	Ш	J
12	2875d12	31,1	20,9	12,5	5,59	9,27	-0,44	-0,05	-0,19	D	11	J
13	2875d13	27,1	17,7	9,5	3,81	7,68	0,09	0,59	-1,22	D	П	J
14	2875d14	29,6	21,2	11,6	5,33	9,03	-0,13	1,11	1,25	D	П	J
15	2875d15	29,7	20,0	11,3	5,12	8,82	-0,19	-1,66	0,25	D	IV	PA
16	2875d16	28,3	19,2	11,4	4,50	8,39	0,30	3,04	0,98	D	111	J
17	2875d17	30,7	22,0	12,6	5,78	9,52	-0,90	-0,82	-0,93	D	П	J
18	2875d18	30,2	20,2	12,2	4,99	8,83	0,49	0,35	-0,71	D	11	J
19	2875d19	28,8	19,2	9,9	4,38	8,29	0,47	0,71	-0,62	D	-	-
20	2875d20	30,1	21,6	12,0	5,70	9,35	0,40	0,04	1,32	D	П	J
21	2875d21	31,5	22,5	12,9	6,42	9,90	1,51	-1,15	0,11	D	IV	PA
22	2657d1	28,3	19,5	7,5	5,17	8,93	-1,19	-1,51	2,25	D	IX	OA
23	2875s1	31,4	20,9	11,6	5,46	9,24	0,44	0,36	0,28	G	11	J
24	2875s2	30,3	20,1	11,3	5,74	9,48	-0,23	0,33	0,41	G	H	J
25	2875s3	29,8	19,9	11,6	5,06	8,92	0,01	0,85	0,29	G	П	J
26	2875s4	30,4	21,3	11,7	5,26	8,90	-0,22	0,04	0,05	G	Ш	J
27	2875s5	29,2	19,7	10,5	4,82	8,66	-0,83	0,65	0,17	G	11	J
28	2875s6	30,9	21,6	10,8	5,90	9,53	2,41	-1,04	1,15	G	11	J
29	2875s7	29,0	19,9	10,2	4,78	8,62	0,35	1,22	-0,41	G	П	J
30	2875s8	25,7	17,5	9,7	3,97	7,84	-1,13	-1,73	-1,43	G	П	J
31	2875s9	29,3	19,9	11,0	4,92	8,71	-0,04	-0,61	-0,88	G	Ш	J
32	2875s10	29,6	20,9	11,2	5,13	8,89	-1,57	0,76	0,58	G	П	J
33	2875s11	27,4	19,7	11,2	4,67	8,48	-0,13	-1,18	0,92	G	II	J
34	2875s12	32,2	21,6	11,9	6,09	9,73	-1,07	1,39	-1,07	G	11	J
35	2875s13	29,0	20,5	11,6	5,04	8,71	-0,67	0,01	0,69	G	ш	J
36	2875s14	30,9	20,3	11,7	5,56	9,24	0,35	0,47	-0,83	G	П	J
37	2875s15	29,3	20,5	11,7	4,95	8,75	-0,57	0,34	1,04	G	IV	PA
38	2875s16	28,9	19,9	10,2	5,14	8,90	0,51	0,19	0,54	G	IV	PA
39	2875s17	29,1	20,7	11,8	5,02	8,73	-0,53	0,65	1,81	G	111	J
40	2875s18	28,6	20,1	7,3	5,00	8,77	-0,52	-1,12	0,76	G	VIII	OA
41	2875s19	29,3	19,6	10,2	4,76	8,55	2,97	-0,09	-0,32	G	III	J
42	2875s20	28,6	19,3	10,8	4,82	8,65	-0,77	1,22	0,28	G	IV	PA
43	2875s21	27,0	18,1	10,4	3,99	7,85	0,69	0,74	-2,50	G	П	J
44	2875s22	26,1	17,7	10,5	3,97	7,81	0,22	-0,41	-1,51	G	П	J
45	2875s23	30,3	21,2	11,0	5,58	9,36	0,27	-1,36	0,89	G	П	J
	Varial	bles de ta	ille			Para	mètres in	dividuel	s			

Vai	riables de taille	Para	amètres individuels
L	longueur (mm)	Lat	latéralité droite D
1	largeur (mm)		gauche G
HC	hauteur couronne (mm)	WS	stade d'usure de I à IX
Α	aire (cm²)	AC	classe d'âge Juvénile J
Р	périmètre (cm)		Jeune adulte et adulte PA
Va	riables de forme		Vieil adulte OA
PC1-3	composante principale 1 à 3		

Tableau 5.1.2 Base de données de 45 premières molaires supérieures d'*U. spelaeus* du Niveau 4 du Trou du Sureau. Variables de taille, variables de forme calculées à partir des 24 premiers coefficients de Fourier *H1-H6 et p*aramètres individuels

5.1 – Variabilité intraspécifique : collection de Montaigle

URSIDÉS FOSSILES - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE INFÉRIEURE P/4 COLLECTION DE MONTAIGLE

Ν	Labelle	L	1	HC	Α	Р	PC1	PC2	PC3	Lat	WS	AC
1	2874d1	16,7	11,2	10,5	1,73	5,11	-0,16	-0,25	1,20	D	III	J
2	2874d2	15,1	10,6	10,2	1,40	4,57	0,61	-0,28	-0,57	D	III	J
3	2874d3	15,5	12,6	11,2	1,71	5,02	0,94	1,32	0,76	D	III	J
4	2874d4	16,1	12,8	11,1	1,80	5,21	2,57	-0,50	0,92	D	III	J
5	2874d5	15,4	11,1	11,6	1,51	4,80	-0,19	-0,06	-0,70	D	III	J
6	2874d6	15,8	10,8	10,1	1,59	4,88	-0,49	0,05	-1,23	D	III	J
7	2874d7	14,8	9,8	-	1,31	4,47	-1,31	-0,55	-0,52	D	IV	PA
8	2874d8	15,9	10,5	-	1,46	4,74	-0,25	-0,76	-1,73	D	IV	PA
9	2874d9	15,1	11,1	10,6	1,40	4,61	-0,36	-0,01	0,76	D	III	J
10	2874d10	15,7	10,5	10,8	1,48	4,75	-1,50	0,36	-0,53	D	III	J
11	2874d11	15,1	11,6	-	1,44	4,66	-0,42	0,70	0,34	D	IV	PA
12	2874d12	16,4	11,1	-	1,67	5,05	0,12	0,26	-0,21	D	V	PA
13	2874s1	16,7	10,7	10,5	1,56	4,89	-0,52	-0,21	-0,55	G	III	J
14	2874s2	13,5	10,4	11,2	1,32	4,46	2,46	1,15	-1,49	G	III	J
15	2874s3	15,4	10,5	11,2	1,35	4,56	0,14	-1,32	-1,13	G	III	J
16	2874s4	15,7	11,1	10,7	1,54	4,79	-0,41	1,87	1,02	G	III	J
17	2874s5	16,5	11,3	11,1	1,67	5,01	-0,89	0,60	0,46	G	III	J
18	2874s6	15,4	11,8	11,0	1,56	4,81	0,44	0,85	-0,61	G	III	J
19	2874s7	14,9	10,7	10,3	1,33	4,45	-0,53	0,53	1,56	G	III	J
20	2874s8	16,3	10,2		1,43	4,73	0,59	-3,01	1,42	G	IV	PA
21	2874s9	14,4	10,5	-	1,28	4,35	-0,28	-0,22	1,21	G	V	PA
22	2874s10	15,9	10,7	10,7	1,46	4,68	-0,55	-0,50	-0,40	G	Ш	J

	Va	riables de taille	Parar	nètres individuels
	L	longueur (mm)	Lat	latéralité droite D
	1	largeur (mm)		gauche G
1	нс	hauteur couronne (mm)	WS	stade d'usure de I à IX
	Α	aire (cm ²)	AC	classe d'âge Juvénile J
	Ρ	périmètre (cm)		Jeune adulte et adulte PA
	Vo	ariables de forme		Vieil adulte OA

PC1-3 composantes principales 1 à 3

Tableau 5.1.3 Base de données des 22 quatrièmes prémolaires inférieures d'*U. spelaeus* du Niveau 4 du Trou du Sureau. Variables de taille, variables de forme calculées à partir des 20 premiers coefficients de Fourier *H1-H5* et paramètres individuels.

5.1 – Variabilité intraspécifique : collection de Montaigle

URSIDÉS FOSSILES - DEUXIÈME MOLAIRE SUPÉRIEURE M2/ COLLECTION DE MONTAIGLE

Ν	Labelle	L	1	Α	Р	PC1	PC2	PC3	Lat	WS	AC
1	2874d1	40,0	21,1	6,77	10,74	0,02	-0,55	-0,21	D	Ш	J
2	2874d2	43,9	23,2	8,43	11,93	-0,47	0,56	-0,47	D	Ш	J
3	2874d3	43,3	22,3	7,99	11,82	-0,33	-1,17	0,78	D	IV	PA
4	2874d4	43,1	22,1	8,25	11,82	1,10	0,77	0,24	D	Ш	J
5	2874d5	47,2	24,1	9,66	12,87	-0,42	1,13	-0,81	D	Ш	J
6	2874d6	43,9	24,6	9,15	12,33	-2,34	1,71	-0,60	D	ш	J
7	2874d7	47,9	24,8	10,31	13,29	-0,82	0,11	0,77	D	IV	PA
8	2874d8	50,2	24,6	10,56	13,74	1,13	-0,16	-1,08	D	IV	PA
9	2874d9	47,2	24,5	9,91	13,14	0,39	-0,25	-0,79	D	IV	PA
10	2874d10	48,7	25,7	10,53	13,56	0,40	-0,50	-2,91	D	IV	PA
11	2874d11	45,2	22,4	8,42	12,21	-0,06	0,73	1,30	D	IV	PA
12	2874d12	44,0	23,7	8,79	12,29	-0,22	-1,03	0,09	D	IV	PA
13	2874d13	46,7	23,8	10,04	13,22	0,45	0,28	0,78	D	VII	PA
14	2874d14	42,6	22,3	8,60	11,95	-0,45	1,15	-1,22	D	VII	PA
15	2874d15	45,3	22,8	8,80	12,42	0,82	-0,04	-1,06	D	IV	PA
16	2874d16	45,4	22,6	9,48	12,78	1,14	1,16	0,53	D	IX	OA
17	2874s1	44,6	23,3	9,30	12,85	0,62	0,46	1,56	G	IV	PA
18	2874s2	40,5	22,5	7,57	11,27	-1,24	-1,67	-0,62	G	ш	J
19	2874s3	44,3	25,3	9,11	12,35	-2,13	1,01	0,61	G	Ш	J
20	2874s4	42,3	22,9	7,55	11,42	-0,80	-1,53	0,71	G	IV	PA
21	2874s5	44,5	24,6	8,33	12,13	0,67	-1,83	0,14	G	v	PA
22	2874s6	50,0	24,3	9,98	13,36	0,67	-0,08	0,47	G	ш	J
23	2874s7	40,9	23,3	7,09	11,20	-1,56	-2,19	-0,64	G	IV	PA
24	2874s8	42,2	21,0	7,44	11,15	-0,13	1,34	-1,12	G	IV	PA
25	2874s9	44,1	23,7	8,20	11,81	-0,27	-0,04	-0,93	G	ш	J
26	2874s10	43,6	22,0	7,67	11,45	0,82	0,79	0,93	G	IV	PA
27	2874s11	45,6	24,0	9,03	12,42	-1,15	0,40	1,94	G	IV	PA
28	2874s12	48,0	22,8	9,20	12,93	1,16	-1,04	0,91	G	ш	J
29	2874s13	44,1	23,0	7,99	11,58	-0,51	0,19	0,42	G	IV	PA
30	2874s14	46,6	22,4	8,58	12,35	1,46	-0,60	0,43	G	IV	PA
31	2874s15	47,2	24,6	9,50	12,74	0,43	-0,12	0,51	G	IV	PA
32	2874s16	50,7	24,5	11,54	14,03	1,62	1,01	-0,63	G	VIII	OA
	V	ariables	de taille	Э		Paran	nètres ind	ividuels			
	L	longu	eur (mr	n)		Lat	latéralité	droite D			
	Δ	aire (ur (mm) cm²)			MIC	stado d'u	gauche G	è IV		
	P	périm	ètre (cr	n)		AC	classe d'á	àge Juvéni	le J		
		ovioble -	de ferm					Jeune a	adulte e	et adul	te PA
	DO1 2	ariables	ae torn	1e Designalis -				Vieil ac	dulte O	Ą	
	PU1-3	comp	usantes	s principa	ues la 3						

Tableau 5.1.4 Base de données des 32 deuxièmes molaires supérieures d'*U. spelaeus* du Niveau 4 du Trou du Sureau. Variables de taille, variables de forme calculées à partir des 20 premiers coefficients de Fourier *H1-H5* et paramètres individuels.

5.1 – Variabilité intraspécifique : collection de Montaigle

URSIDÉS FOSSILES - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE SUPÉRIEURE P4/ COLLECTION DE MONTAIGLE

Ν	Labelle	L	1	нс	Α	Р	PC1	PC2	PC3	Lat	ws	AC
1	2875d1	21,3	15,4	12,5	2,50	6,24	0,95	1,14	-0,59	D	Ш	J
2	2875d2	23,7	17,3	11,7	3,05	6,90	0,68	1,10	0,72	D	III	J
3	2875d3	18,4	12,6	11,9	1,79	5,33	-1,05	0,69	0,15	D	Ш	J
4	2875d4	19,8	13,8	12,4	2,09	5,72	-0,07	-2,04	0,26	D	111	J
5	2875d5	21,4	15,8	13,8	2,49	6,22	0,50	1,66	0,28	D	III	J
6	2875d6	21,4	15,7	13,9	2,65	6,37	-0,53	-0,46	2,40	D	Ш	J
7	2875d7	19,8	12,7	12,0	1,86	5,46	-1,15	-0,21	-1,41	D	Ш	J
8	2875d8	20,1	13,4	12,1	2,02	5,72	0,08	-0,60	-1,76	D	Ш	J
9	2875d9	18,6	13,5	11,4	1,85	5,36	0,03	0,14	-0,22	D	Ш	J
10	2875d10	21,2	16,1	12,9	2,62	6,35	0,37	1,79	1,59	D	Ш	J
11	2875d11	21,9	14,6	13,1	2,54	6,36	1,41	-1,27	-0,74	D	Ш	J
12	2875d12	21,7	15,9	13,9	2,65	6,35	0,01	0,23	1,37	D	III	J
13	2875d13	20,4	15,6	13,3	2,40	6,10	2,10	0,89	0,84	D	Ш	J
14	2875d14	22,1	15,9	13,7	2,64	6,42	1,60	-0,19	0,59	D	III	J
15	2875d15	19,9	13,9	12,2	2,13	5,77	-0,27	0,07	-0,48	D	Ш	J
16	2875d16	21,9	15,7	13,2	2,71	6,50	1,00	-0,62	0,50	D	Ш	J
17	2875d17	18,6	13,1	-	1,81	5,40	0,75	0,47	-1,59	D	IV	PA
18	2875d18	20,9	14,6	-	2,53	6,24	0,10	-1,50	1,42	D	VIII	OA
19	2875d19	18,4	12,9	11,8	1,82	5,34	-0,87	-1,37	0,48	D	Ш	J
20	2875d20	23,5	16,3	14,5	2,87	6,76	1,16	0,71	-1,70	D	III	J
21	2875s1	19,2	13,3	11,9	1,90	5,43	-0,12	0,77	-0,99	G	Ш	J
22	2875s2	22,2	15,2	13,4	2,55	6,32	1,45	-0,65	-0,73	G	Ш	J
23	2875s3	21,2	15,7	13,2	2,63	6,32	0,51	1,50	1,45	G	Ш	J
24	2875s4	20,0	14,2	12,8	2,10	5,77	0,73	-0,69	-0,96	G	III	J
25	2875s5	19,4	12,9	11,5	1,90	5,52	0,26	-0,41	-1,35	G	ш	J
26	2875s6	23,4	15,0	12,9	2,79	6,71	-1,65	-0,31	-1,16	G	III	J
27	2875s7	20,5	13,3	12,3	2,17	5,97	-1,13	1,14	0,01	G	ш	J
28	2875s8	21,5	15,3	14,1	2,63	6,45	-1,12	0,70	0,80	G	III	J
29	2875s9	19,1	13,9	12,2	1,97	5,54	0,43	-1,48	0,33	G	Ш	J
30	2875s10	19,8	13,0	12,8	1,89	5,62	-2,30	0,99	-0,38	G	Ш	J
31	2875s11	21,5	14,4	13,1	2,50	6,33	-0,95	-0,43	0,12	G	III	J
32	2875s12	21,5	15,6	13,4	2,54	6,25	1,04	-0,87	0,90	G	III	J
33	2875s13	18,8	12,9	12,7	1,90	5,51	-1,51	-0,04	-0,33	G	III	J
34	2875s14	22,2	15,3	14,8	2,65	6,42	-1,25	-1,45	1,43	G	III	J
35	2875s15	20,9	15,4	13,0	2,36	6,00	0,23	1,27	0,47	G	III	J
36	2875s16	21,7	14,6	13,6	2,60	6,39	-0,98	-1,39	0,16	G	III	J
37	2875s17	21,7	15,3	14,6	2,64	6,47	1,08	-0,95	-0,29	G	III	J
38	2875s18	21,8	14,4	13,2	2,59	6,46	-0,96	0,56	-0,28	G	III	J
39	2875s19	20,8	14,7	-	2,55	6,43	0,13	-0,51	-0,58	G	V	PA
40	2875s20	21,5	14,8	-	2,51	6,35	-0,39	1,10	-1,18	G	IV	PA
41	28/5s21	21,1	15,2	-	2,62	6,38	-0,31	0,51	0,46	G	V	PA

latéralité droite D
stade d'usure de l à IX classe d'âge Juvénile J Jeune adulte et adulte PA Vieil adulte OA
s

PC1-3 composantes principales 1 à 3

Tableau 5.1.5 Base de données des 41 quatrièmes prémolaires supérieures d'*U. spelaeus* du Niveau 4 du Trou du Sureau. Variables de taille, variables de forme calculées à partir des 20 premiers coefficients de Fourier *H1-H5* et paramètres individuels.

5.1 – Variabilité intraspécifique : collection de Montaigle

URSIDÉS FOSSILES - TROISIÈME MOLAIRE INFÉRIEURE M/3 COLLECTION DE MONTAIGLE

Ν	Labelle	L	1	Α	Р	PC1	PC2	PC3	Lat	ws	AC
1	2873d1	26,3	18,9	4,10	7,72	1,06	-0,62	0,10	D	III	J
2	2873d2	25,5	19,9	4,22	7,96	2,07	0,54	-0,16	D	III	J
3	2873d3	26,3	19,4	4,48	8,17	0,07	1,00	-1,57	D	III	J
4	2873d4	25,9	17,2	3,49	7,33	-1,55	-0,08	1,83	D	IV	PA
5	2873d5	30,3	21,8	5,68	9,16	0,58	0,31	-0,11	D	Ш	J
6	2873d6	27,3	18,9	4,27	8,07	-1,78	2,47	-0,14	D	IV	PA
7	2873d7	31,0	20,4	5,47	9,12	-1,49	0,48	-0,06	D	IV	PA
8	2873d8	26,7	18,0	4,10	7,90	-0,91	0,49	0,58	D	IV	PA
9	2873d9	24,7	17,6	3,66	7,35	0,71	1,02	-0,02	D	V	PA
10	2873d10	25,8	19,5	4,31	7,92	2,07	0,39	0,03	D	IV	PA
11	2873d11	28,6	19,1	4,80	8,46	-0,19	-0,49	-0,24	D	IV	PA
12	2873d12	30,3	20,0	5,07	8,74	0,36	-1,49	0,38	D	IV	PA
13	2873d13	32,3	21,2	5,82	9,40	0,17	-1,99	-0,13	D	IV	PA
14	2873d14	31,2	20,2	5,21	8,91	-1,25	-0,86	-0,42	D	V	PA
15	2873d15	29,1	20,3	4,71	8,48	-0,05	-0,89	-0,90	D	IV	PA
16	2873d16	27,3	18,1	4,18	7,93	-0,52	-0,85	0,74	D	V	PA
17	2873d17	26,4	17,2	3,92	7,80	-1,37	-0,92	-0,26	D	IV	PA
18	2873d18	26,5	19,8	4,74	8,38	0,89	-0,62	-1,18	D	VI	PA
19	2873d19	27,4	18,2	4,28	8,06	0,00	-1,00	1,32	D	VIII	OA
20	2873d20	30,9	22,2	5,78	9,29	0,63	0,49	0,26	D	VII	PA
21	2657d1	26,3	18,8	4,51	8,25	-0,38	-1,20	0,05	D	V	PA
22	2873s1	25,5	18,5	4,02	7,72	0,42	0,79	1,50	G	IV	PA
23	2873s2	26,6	19,3	4,25	7,98	0,10	-0,17	-1,02	G	III	J
24	2873s3	27,0	18,4	4,16	7,93	-0,46	-0,04	0,30	G	Ш	J
25	2873s4	26,5	18,6	4,27	7,99	-0,11	0,23	-0,60	G	III	J
26	2873s5	26,7	19,9	4,40	8,09	0,59	1,47	0,01	G	III	J
27	2873s6	27,3	20,2	4,78	8,33	1,37	-0,14	-0,46	G	Ш	J
28	2873s7	26,4	20,0	4,47	8,06	1,26	1,13	0,64	G	IV	PA
29	2873s8	25,3	17,5	3,68	7,45	-0,66	1,31	0,49	G	V	PA
30	2873s9	26,5	18,0	4,06	7,76	-0,51	-0,42	0,02	G	IV	PA
31	2873s10	30,1	19,7	4,98	8,71	-1,00	-0,66	-1,71	G	IV	PA
32	2873s11	31,0	20,2	5,28	9,01	-1,74	-0,17	-1,18	G	IV	PA
33	2873s12	28,0	19,7	4,39	8,17	0,00	-1,19	3,61	G	IV	PA
34	2873s13	27,8	19,7	4,59	8,29	1,01	-0,21	-0,50	G	IV	PA
35	2873s14	26,8	18,3	4,10	7,85	-1,29	1,25	1,19	G	IV	PA
36	2873s15	25,0	18,1	3,81	7,51	0,65	0,81	-0,03	G	VII	PA
37	2873s16	26,5	19,1	4,34	8,05	-0,30	1,97	-0,86	G	IV	PA
38	2873s17	25,5	19,7	4,35	7,97	1,07	0,11	0,08	G	VI	PA
39	2873s18	32,4	22,4	6,05	9,55	-0,54	-1,44	-1,80	G	IV	PA
40	2873s19	28,5	20,0	4,96	8,61	1,01	-0,82	0,24	G	IX	OA
		Variabl	es de ta	aille		F	Paramèt	res indiv	iduels		
		L lon	gueur (mm)			Lat la	téralité d	roite D		
		I larg	eur (m	nm)				ga	uche G		
								0			

L longueur (mm)	Lat	latéralité droite D
I largeur (mm)		gauche G
A aire (cm ²)	WS	stade d'usure de l à IX
P périmètre (cm)	AC	classe d'âge Juvénile J
Variables de forme PC1-3 composantes principales 1 à 3		Jeune adulte et adulte PA Vieil adulte OA

Tableau 5.1.6 Base de données des 40 troisièmes molaires inférieures d'*U. spelaeus* du Niveau 4 du Trou du Sureau. Variables de taille, variables de forme calculées à partir des 20 premiers coefficients de Fourier *H1-H5*. et paramètres individuels.

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

Δ	_		L	S			-		1	d					In	n		_			н	C		
c	Ν	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	cv	Ν	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	cv
1A	14	31,5	27,8	34,7	1,7	5,3	14	15,4	13,7	17,8	1,1	6,9	14	12,1	11,0	13,6	0,8	6,3	9	13,1	11,8	14,3	0,9	6,9
1B	20	30,6	27,5	35,0	1,8	6,0	20	14,9	13,1	17,9	1,0	6,9	20	11,6	10,8	14,2	0,8	6,9	10	12,4	11,1	13,4	0,9	7,1
3	11	30,7	28,6	33,2	1,6	5,1	11	14,6	13,0	16,3	0,9	6,5	11	11,7	10,4	13,0	0,8	6,9	3	13,2	11,9	14,0	1,1	8,7
4A	20	30,1	28,0	31,8	1,0	3,4	20	14,5	13,5	15,4	0,7	4,5	20	11,5	10,3	12,1	0,6	5,0	11	12,5	10,6	13,3	0,7	5,9
5	13	28,1	26,4	30,3	1,3	4,8	13	13,8	12,5	15,5	1,0	7,0	13	11,0	9,9	12,2	0,8	7,4	7	11,6	10,3	13,3	1,0	8,8
6A	1	27,9	27,9	27,9	-	-	1	13,5	13,5	13,5	-	-	1	10,4	10,4	10,4	-	-	1	11,4	11,4	11,4	-	-
U. spelaeus	79	30,2	26,4	35,0	1,8	6,0	79	14,6	12,5	17,9	1,0	7,1	79	11,6	9,9	14,2	0,8	7,0	41	12,5	10,3	14,3	1,0	8,0
XI	4	28,3	27,0	30,2	1,4	4,8	4	13,7	12,7	14,7	0,9	6,6	4	10,9	10,0	12,2	1,0	9,0	2	11,9	11,8	12,0	0,2	1,4
XII	3	28,0	27,5	28,3	0,4	1,5	3	13,0	12,7	13,6	0,5	3,7	3	10,8	10,6	11,0	0,2	1,6	3	11,6	11,6	11,7	0,1	0,5
XIII	1	28,6	28,6	28,6	-	-	1	15,1	15,1	15,1	-	-	1	11,1	11,1	11,1		-	-	-	2.5		-	-
XIV	1	29,3	29,3	29,3	-	-	1	14,3	14,3	14,3	-	-	1	11,8	11,8	11,8	-	-	-	-	-	-	-	-
U. deningeri	9	28,3	27,0	30,2	1,0	3,4	9	13,7	12,7	15,1	0,9	6,6	9	11,0	10,0	12,2	0,7	6,3	5	11,7	11,6	12,0	0,2	1,6
			5							PC1						PC2					F	203		

									FUL					I CL					FCS			
с	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	_
1A	14	8,44	7,49	9,47	0,54	6,43	14	-0,07	-1,15	1,35	0,74	14	0,51	-0,51	1,20	0,46	14	0,20	-1,83	2,26	1,16	ĩ
1B	20	8,12	7,20	9,54	0,53	6,54	20	-0,60	-1,99	1,09	1,03	20	-0,48	-1,87	1,03	0,73	20	0,37	-2,22	2,05	0,85	
3	11	8,01	7,30	8,54	0,41	5,15	11	0,04	-1,76	2,63	1,19	11	0,41	-2,47	2,55	1,32	11	0,15	-1,50	1,59	1,02	1,
4A	20	7,89	7,40	8,32	0,27	3,49	20	0,17	-1,53	1,48	0,84	20	0,41	-1,58	2,68	1,22	20	-0,14	-2,04	1,40	0,91	1
5	13	7,45	6,98	7,98	0,32	4,32	13	0,37	-1,68	2,96	1,15	13	-0,64	-1,99	0,48	0,75	13	-0,07	-1,33	2,36	0,99	
6A	1	7,36	7,36	7,36	-	-	1	-1,18	-1,18	-1,18	-	1	-0,40	-0,40	-0,40	-	1	0,13	0,13	0,13		ľ
U. spelaeus	79	7,98	6,98	9,54	0,52	6,52	79	-0,07	-1,99	2,96	1,02	79	0,02	-2,47	2,68	1,04	79	0,10	-2,22	2,36	0,96	
хі	4	7,53	7,01	8,16	0,49	6,44	4	0,60	0,14	1,10	0,40	4	-0,33	-0,98	0,36	0,68	4	-1,31	-2,46	0,28	1,17	1.
XII	3	7,46	7,39	7,51	0,06	0,82	3	0,55	-0,22	1,45	0,84	3	0,07	-0,50	0,40	0,49	3	-0,89	-1,04	-0,72	0,16	8
XIII	1	7,79	7,79	7,79	-	-	1	0,93	0,93	0,93	-	1	-0,59	-0,59	-0,59		1	0,46	0,46	0,46	-	2
XIV	1	7,71	7,71	7,71	2	2	1	0,43	0,43	0,43	-	1	0,20	0,20	0,20	-	1	-0,65	-0,65	-0,65		2
U. deningeri	9	7,55	7,01	8,16	0,32	4,25	9	0,60	-0,22	1,45	0,50	9	-0,17	-0,98	0,40	0,56	9	-0,90	-2,46	0,46	0,92	3

		- 1	B	ValP	%VT	%VC										
			PC1	6,43	26,78	26,78										
			PC2	4,00	16,66	43,44				D	Dif	fóronte	tava		couche	sa
			PC3	3,24	13,51	56,95				υ		r	n	-	. speiu	n
												0.05	**	70	0.22	***
											88	9,25		79	8,22	***
-	ĩ	Id	Im	нс	D	PC1	PC2	002		ia	88	0,55		/9	4,97	
C	<u> </u>	***	***	***	***	NS	NIS	NIS	-	Im	88	4,22		/9	3,78	
1.4	0.027					NIC	NIC	145		HC	46	2,77	NS	41	2,95	1000000
Id	0,827	0 700				INS	INS			Р	88	5,85		79	8,16	***
Im	0,791	0,789	212222	***		NS	NS	NS		PC1	88	3,76	NS	79	2,22	NS
HC	0,785	0,633	0,658		***	NS	NS	NS		PC2	88	0,28	NS	79	4,21	**
Р	0,926	0,864	0,798	0,734		NS	NS	*		PC3	88	8,81	**	79	0,67	NS
PC1	-0,071	0,004	-0,085	-0,163	-0,058		NS	NS								
PC2	0,192	-0,105	-0,180	0,263	0,054	0		NS								
PC3	0,195	0,387	0,011	0,005	0,256	0	0									
	Variables	s de taill	е			Sto	tistiqu	ies éléme	entaires		Anal	yse en	compos	antes prin	cipales	(ACP)
	L	longue	ur (mm)				С	couche			1	/alP vi	aleur pr	opre		
	ld	largeu	distale (mm)			N	effectif			9	6VT %	varian	ce totale		
	Im	largeu	r mésiale	(mm)			μ	moyenr	ne		9	6VC %	varian	ce cumulé	e	
	HC	hauteu	ir de la ce	ouronne	(mm)		Min	valeur n	ninimale							
	P	périmè	etre (cm)				Max	valeur n	naximale		Anal	yses de	e varian	ice à un fa	cteur (A	NOVA)
	Variable	a da fe					σ	écart-ty	pe			Ft	est de F	ischer		
	variable	s ae fori	ne		instaalas		CV	coefficie	ent de variatio	on		p s	ignifica	tivité		
	PC1-3	axes e	n compo	santes pr	incipales											

Figure 5.2.1 Résultats basés sur les 88 premières molaires inférieures M/1 des collections de Scladina et Sous-Scladina. A. Statistiques élémentaires basées sur les variables de taille et de forme. B. Analyse en composantes principales réalisée sur les 24 premiers coefficients de Fourier. C. Matrice des coefficients de corrélations de Pearson *r* alculés entre les variables de taille et de forme et significativité associée. D. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) basées sur les variables de taille et de forme catégorisées en fonction des différents taxa et des couches à *Ursus spelaeus*.

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

Figure 5.2.2 Evolution du périmètre P en fonction de la longueur L des premières molaires inférieures M/1 d'Ursus deningeri de Sous-Scladina et d'Ursus spelaeus de Scladina catégorisés en fonction des couches archéologiques (6A, 5, 4A, 3, 1B et 1A).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

Figure 5.2.3 Evolution de la forme PC2 vs PC3 (variance totale : 30,17%) des premières molaires inférieures M/1 d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina et d'*Ursus spelaeus* de Scladina catégorisés en fonction des couches archéologiques (6A, 5, 4A, 3, 1B et 1A).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina





Figure 5.2.4 Contours moyens reconstruits des premières molaires inférieures M/1 de Sous-Scladina et Scladina. A. Contours moyens reconstruits des couches XVI, XIII, XII et XI de Sous-Scladina et des couches 6A, 5, 4A, 3, 1B et 1A de Scladina. B. Contours moyens reconstruits d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (contour rouge) et d'*Ursus speleaus* de Scladina (contour noir).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

Figure 5.2.5 Evolution de la taille, de la forme et de la variabilité des 88 premières molaires inférieures M/1 d'Ursus deningeri de Sous-Scladina et d'Ursus spelaeus de Scladina en fonction du temps. Variables de taille : longueur L, largeur distale ld, largeur mésiale lm, hauteur de la couronne HC (mm) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 24 premiers coefficients de Fourier. Variabilité de taille : coefficients de variation CV. Variabilité de forme : écarts-types σ. Seuils de significativité indiqués pour les différents taxa et les couches à U. spelaeus.

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - PREMIÈRE MOLAIRE SUPÉRIEURE M1/

				L						1					н	C		
Ac	N	μ	Min	Max	σ	CV	N	μ	Min	Max	σ	CV	N	μ	Min	Max	σ	CV
1A	20	28,7	26,1	31,1	1,7	5,8	20	19,9	17,7	22,2	1,3	6,3	12	11,4	10,4	13,3	0,8	7,4
1B	20	29,2	26,1	31,6	1,7	5,8	20	20,3	18,4	22,5	1,2	6,1	8	11,8	10,9	12,7	0,7	5,7
3	7	29,9	26,4	31,2	1,6	5,4	7	21,1	18,0	23,0	1,6	7,4	5	13,3	11,4	15,5	1,8	13,5
4A	20	28,2	25,4	30,3	1,3	4,5	20	19,9	18,2	22,6	1,2	5,8	12	11,5	10,2	12,6	0,7	6,3
5	7	28,1	26,8	29,4	0,9	3,2	7	19,3	18,2	20,9	1,0	5,4	5	11,4	10,5	13,2	1,2	10,1
U. spelaeus	74	28,7	25,4	31,6	1,6	5,4	74	20,1	17,7	23,0	1,3	6,4	42	11,7	10,2	15,5	1,1	9,4
х	1	30,5	30,5	30,5	-	-	1	21,4	21,4	21,4	-	-	1	11,8	11,8	11,8	-	-
XI	2	26,5	25,0	28,1	2,2	8,3	2	19,0	17,6	20,5	2,1	10,9	1	12,1	12,1	12,1	-	
XII	4	26,7	25,5	27,2	0,8	3,0	4	19,6	19,1	20,2	0,5	2,4	2	10,9	10,6	11,1	0,3	3,1
XIV	1	27,5	27,5	27,5	-	-	1	20,1	20,1	20,1	-	-	1	11,1	11,1	11,1	-	-
U. deningeri	8	27,2	25,0	30,5	1,7	6,2	8	19,8	17,6	21,4	1,1	5,7	5	11,3	10,6	12,1	0,6	5,2

				Ρ					PC1			_		PC	2				PC3			
с	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	
1A	20	8,60	7,72	9,44	0,55	6,38	20	-0,10	-1,08	1,96	0,66	20	-0,59	-1,93	1,15	0,77	20	-0,37	-2,79	1,25	0,89	
1B	20	8,67	7,85	9,63	0,52	6,05	20	0,10	-1,46	3,02	1,13	20	-0,41	-1,78	1,71	0,82	20	0,19	-1,12	2,50	1,00	S
3	7	8,79	7,86	9,39	0,48	5,47	7	0,14	-0,67	1,80	0,83	7	0,89	0,13	2,13	0,82	7	-0,93	-2,20	0,39	1,20	E
4A	20	8,48	7,56	9,30	0,41	4,86	20	-0,09	-1,00	1,04	0,66	20	0,28	-1,90	1,78	0,94	20	0,23	-0,97	2,57	0,82	N
5	7	8,37	7,85	8,86	0,41	4,91	7	-0,37	-1,36	0,45	0,79	7	0,37	-0,95	1,83	1,24	7	0,83	-0,38	1,46	0,73	1
U. spelaeus	74	8,59	7,56	9,63	0,49	5,72	74	-0,05	-1,46	3,02	0,83	74	-0,08	-1,93	2,13	1,00	74	0,01	-2,79	2,57	1,01	1
x	1	8,72	8,72	8,72	-	-	1	1,38	1,38	1,38	-	1	1,22	1,22	1,22	-	1	1,19	1,19	1,19	-	18
XI	2	8,13	7,66	8,60	0,67	8,22	2	-1,28	-2,59	0,02	1,85	2	0,59	-0,04	1,23	0,90	2	-0,12	-0,20	-0,04	0,11	-S
XII	4	7,97	7,61	8,20	0,27	3,38	4	1,14	-0,54	4,63	2,37	4	0,56	-0,57	1,82	1,02	4	-0,50	-1,88	1,06	1,21	1°
XIV	1	8,24	8,24	8,24	-	-	1	0,01	0,01	0,01	-	1	0,91	0,91	0,91	-	1	0,57	0,57	0,57		
U. deningeri	8	8,14	7,61	8,72	0,40	4,92	8	0,42	-2,59	4,63	2,04	8	0,70	-0,57	1,82	0,79	8	-0,06	-1,88	1,19	1,01	12

		В	ValP	%VT	%VC									
		PC1	6,94	28,90	28,90									
		PC2	3,59	14,95	43,86								Couche	s à
		PC3	2,87	11,94	55,80			D	D	ifférents	taxa		U. spela	eus
		2						υ	N	F	р	N	F	p
C	_ <u> </u>		нс	P	PC1	PC		L	82	6,597	*	74	2,310	NS
- L		***	***	***	NS	NS	5 INS	1	82	0,465	NS	74	2,186	NS
1	0,856		***	***	NS	NS	5	HC	47	0,621	NS	42	4,076	**
HC	0,599	0,642		***	NS	NS	S NS	Р	82	6,173	*	74	1,038	NS
Р	0,907	0,845	0,591		NS	NS	S NS	PC1	82	1,586	NS	74	0,544	NS
PC1	0,106	0,114	-0,022	0,047		NS	S NS	PC2	82	4,468		74	5,780	***
PC2	-0,086	0,201	0,142	-0,042	0		NS	PC3	82	0,031	NS	74	4.572	**
PC3	-0,115	-0,239	-0,192	-0,156	0	0							1,012	
Varia	bles de tail	lle			Statistic	que	s élémentaires	Ar	nalyse	en compo	osantes	principo	ales (ACP,	1
	L longu	eur (mm)				C c	ouche		ValP	valeur p	oropre			
	I largeu	ır (mm)				Ne	ffectif		%VT	% variar	nce tota	ale		
	HC haute	ur de la couro	onne (mm	ר)	1	μn	noyenne		%VC	% variar	nce cun	nulée		
	P périm	ètre (cm)			Mir Ma	n v x v	aleur minimale aleur maximale	A	nalyse	s de varia	nce à u	n facteu	r (ANOV)	A)
Varia	bles de for	rme				σé	cart-type		F	test de	Fischer			
PC	1-3 axes e	en composan	tes princi	pales	C	V c	oefficient de variation		F	significa	ativité			

Figure 5.2.6 Résultats basés sur les 82 premières molaires supérieures des collections de Scladina et Sous-Scladina. A. Statistiques élémentaires basées sur les variables de taille et de forme. B. Analyse en composantes principales réalisée sur les 24 premiers coefficients de Fourier. C. Matrice des coefficients de corrélations de Pearson *r* calculés entre les variables de taille et de forme et significativité associée. D. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) basées sur les variables de taille et de forme catégorisées en fonction des différents taxa et des couches à *Ursus spelaeus*.

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - PREMIÈRE MOLAIRE SUPÉRIEURE M1/

Figure 5.2.7 Evolution de la forme PC2 vs PC3 (variance totale : 26,89%) des premières molaires supérieures M1/ d'Ursus deningeri de Sous-Scladina et d'Ursus spelaeus de Scladina catégorisés en fonction des couches archéologiques (6A, 5, 4A, 3, 1B et 1A).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - PREMIÈRE MOLAIRE SUPÉRIEURE M1/

Figure 5.2.8 Contours moyens reconstruits des premières molaires supérieures M1/ de Sous-Scladina et Scladina. A. Contours moyens reconstruit des couches XIV, XII, XI et X de Sous-Scladina et des couches 5, 4A, 3, 1B, 1A de Scladina. B. Contours moyens reconstruits d'Ursus deningeri de Sous-Scladina (contour rouge) et d'Ursus speleaus de Scladina (contour noir).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - PREMIÈRE MOLAIRE SUPÉRIEURE M1/

Figure 5.2.9 Evolution de la taille, de la forme et de la variabilité des 82 premières molaires supérieures M1/ d'Ursus deningeri de Sous-Scladina et d'Ursus spelaeus de Scladina en fonction du temps. Variables de taille : longueur L, largeur I, hauteur de la couronne HC (mm) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 24 premiers coefficients de Fourier. Variabilité de taille : coefficients de variation CV et variabilité de forme : écarts-types o. Seuils de significativité indiqués pour les différents taxa et les couches à U. spelaeus.

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - DEUXIÈME MOLAIRE SUPÉRIEURE M2/

Sous

^	-			L			12		1				201		нс				
A	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	CV	N	μ	Min	Max	σ	cv	
14	20	45,4	41,5	49,7	2,4	5,3	20	23,1	21,0	26,2	1,4	5,9	18	11,2	9,5	12,5	0,7	6,6	1
11	3 20	44,2	39,9	47,9	2,3	5,2	20	22,8	20,5	24,8	1,4	6,0	13	10,8	9,7	12,2	0,7	6,9	1.0
1	3 6	44,2	42,0	47,6	2,3	5,3	6	22,9	21,5	25,1	1,6	7,2	5	11,3	10,6	12,2	0,8	6,8	I S
4/	20	44,1	38,1	47,9	3,0	6,7	20	22,7	19,7	24,2	1,2	5,2	19	10,9	9,6	11,9	0,7	6,2	DIN
1	5 3	42,5	41,3	43,2	1,0	2,4	3	22,3	22,0	22,6	0,3	1,4	2	9,7	9,5	9,9	0,2	2,3	P
U. spelaeu	69	44,5	38,1	49,7	2,5	5,7	69	22,8	19,7	26,2	1,3	5,7	57	11,0	9,5	12,5	0,8	6,9	
х	1 1	44,1	44,1	44,1	-	-	1	22,4	22,4	22,4	-	-	1	9,5	9,5	9,5	-	-	î –
X	1 2	44,0	43,5	44,5	0,7	1,7	2	21,6	20,3	23,0	1,9	8,6	1	10,7	10,7	10,7	-	-	Sct
XI	I 3	41,8	39,3	43,4	2,2	5,2	3	21,7	20,4	22,7	1,2	5,6	1	10,3	10,3	10,3	-	-	ADI
U. deninger	i 6	42,9	39,3	44,5	1,9	4,4	6	21,8	20,3	23,0	1,2	5,4	3	10,2	9,5	10,7	0,6	5,8	A

		Р							PC1					PC2					PC3					
с	Ν	μ	Min	Max	σ	CV	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ			
1A	20	12,02	11,00	13,29	0,60	4,96	20	-0,14	-0,88	0,62	0,38	20	-0,05	-2,48	1,81	0,95	20	0,23	-0,69	1,57	0,64			
1B	20	11,81	10,62	12,99	0,70	5,93	20	-0,11	-1,20	0,72	0,47	20	-0,28	-1,92	1,48	0,88	20	0,17	-1,31	1,64	0,78			
3	6	11,96	11,11	13,12	0,93	7,74	6	-0,11	-4,64	2,43	3,37	6	0,33	-0,77	2,80	1,39	6	-1,86	-3,40	-0,66	0,91			
4A	20	11,71	10,25	12,84	0,72	6,11	20	0,14	-1,10	0,94	0,52	20	0,06	-1,69	3,17	1,15	20	-0,05	-2,02	2,27	1,05			
5	3	11,27	11,18	11,33	0,08	0,71	3	0,15	-0,34	0,99	0,74	3	-0,02	-0,31	0,17	0,25	3	0,35	-0,84	0,97	1,03			
spelaeus	69	11,83	10,25	13,29	0,69	5,81	69	-0,04	-4,64	2,43	1,02	69	-0,05	-2,48	3,17	1,01	69	-0,04	-3,40	2,27	1,01			
XI	1	11,43	11,43	11,43	-	-	1	-0,61	-0,61	-0,61	-	1	0,68	0,68	0,68	-	1	1,70	1,70	1,70	-			
XII	2	11,42	11,13	11,72	0,42	3,66	2	0,43	0,26	0,59	0,24	2	0,48	0,12	0,84	0,50	2	0,76	0,64	0,88	0,17			
XIII	3	11,14	10,26	11,75	0,78	6,99	3	0,75	0,24	1,15	0,46	3	0,59	-0,41	1,82	1,13	3	-0,05	-0,55	0,20	0,43			
deningeri	6	11,28	10,26	11,75	0,55	4,87	6	0,41	-0,61	1,15	0,61	6	0,57	-0,41	1,82	0,75	6	0,51	-0,55	1,70	0,76			

	В		ValP	%VT	%VC									
	PC1 PC2	7,41 3,94	37,04 19,69	37,04 56,73				Diff	érents	taxa	C U.	ouche: spelae	s à eus	
		PC3	2,67	13,35	70,08			D	N	F	p	N	F	p
								_ L	75	2,14	NS	69	1,28	NS
	L		HC	Р	PC1	PC2	PC3	1	75	3,49	NS	69	0,41	NS
CL		***	***	***	NS	*	NS	HC	60	3,24	NS	57	2,59	
	0,685		***	***	NS	NS	NS	Р	75	3,65	NS	69	1,09	NS
HC	0,442	0,56	3	***	NS	NS	NS	PC1	75	1,12	NS	69	0,24	NS
P	0,858	0,768	8 0,503		NS	NS	NS	PC2	75	2,12	NS	69	0,51	NS
PC1	0,058	-0,15	0 -0,054	-0,051		NS	NS	PC3	75	1,72	NS	69	7,77	***
PC2	-0,251	-0,22	5 -0,118	-0,169	0		NS							
PC3	0,088	0,043	3 -0,194	0,050	0	0								
Variables	s de taill	е			St	atistiqu	ies élémentaires		Analy	se en co	omposa	ntes prin	cipales	(ACP)
L	longue	ur (mm)			C	couche		V	alP val	eur pro	ore		
1	largeur (mm)				N	effectif		%	VT %	variance	totale			
HC	C hauteur de la couron		couronne	(mm)			moyenne		%	VC %	variance	cumulé	e	
Р	périmè	etre (cm	1)			Min	valeur minimale							NOV
						Max	valeur maximale		Analy	ses de	variance	e a un fai	cteur (A	NOVA
Variable.	s de fori	ne	12			σ	écart-type			+ tes	st de Fis	cner		
PC1-3	axes e	n comp	osantes p	rincipales		CV	coefficient de variation	n		p sig	nificativ	ite		

Figure 5.2.10 Résultats basés sur les 75 deuxièmes molaires supérieures M2/ des collections de Scladina et Sous-Scladina. A. Statistiques élémentaires basées sur les variables de taille. B. Analyse en composantes principales réalisée sur les 20 premiers coefficients de Fourier. C. Matrice des coefficients de corrélations de Pearson *r* calculés entre les variables de taille et de forme et significativité associée. D. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) basées sur les variables de taille et de forme catégorisées en fonction des différents taxa et des couches à *Ursus spelaeus*.

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - DEUXIÈME MOLAIRE SUPÉRIEURE M2/

Figure 5.2.11 Evolution de la taille (HC) et de la forme (PC3) des deuxièmes molaires supérieures M2/ d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina et d'*Ursus spelaeus* de Scladina catégorisés en fonction des couches archéologiques (5, 4A, 3, 1B et 1A).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - DEUXIÈME MOLAIRE SUPÉRIEURE M2/

Figure 5.2.12 Contours moyens reconstruits des deuxièmes molaires supérieures M2/ de Sous-Scladina et Scladina. A. Contours moyens reconstruit des couches XIII, XII et XI de Sous-Scladina et des couches 5, 4A, 3, 1B, 1A de Scladina. B. Contours moyens reconstruits d'Ursus deningeri de Sous-Scladina (contour rouge) et d'Ursus speleaus de Scladina (contour noir).
5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - DEUXIÈME MOLAIRE SUPÉRIEURE M2/

Figure 5.2.13 Evolution de la taille, de la forme et de la variabilité des 75 deuxièmes molaires supérieures M2/ d'Ursus deningeri de Sous-Scladina et d'Ursus spelaeus de Scladina en fonction du temps. Variables de taille : longueur L, largeur I, hauteur la couronne HC (mm) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier. Variabilité de taille : coefficients de variation CV. Variabilité de forme : écarts-types o. Seuils de significativité indiqués pour les différents taxa et les couches à *U. spelaeus*.

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - TROISIÈME MOLAIRE INFÉRIEURE M/3

200			L										
A c	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	cv	
1A	20	28,3	25,5	32,1	2,0	7,2	20	19,6	17,9	21,5	1,1	5,4	Ĩ.
1B	20	28,2	23,4	31,1	1,8	6,5	20	19,9	17,4	22,2	1,2	5,8	
3	5	27,2	24,9	29,1	1,7	6,3	5	19,3	18,7	19,8	0,6	2,9	Scr
4A	20	25,7	21,7	30,0	1,9	7,4	20	19,0	15,3	21,5	1,4	7,1	DIN
5	6	26,2	24,1	28,5	1,7	6,6	6	19,9	16,5	21,5	1,8	9,2	A
U. spelaeus	71	27,3	21,7	32,1	2,2	8,0	71	19,5	15,3	22,2	1,2	6,4	1
XI	1	26,4	26,4	26,4	-	-	1	18,9	18,9	18,9	-	-	Is.
XII	3	24,8	22,4	26,7	2,2	8,7	3	19,3	18,8	19,8	0,5	2,6	AD
U. deningeri	4	25,2	22,4	26,7	1,9	7,6	4	19,2	18,8	19,8	0,5	2,4	INA

				Р					PC1					PC2					PC3			
с	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	
1A	20	8,25	7,41	9,27	0,54	6,49	20	-0,61	-3,91	0,94	1,11	20	-0,29	-3,31	1,95	1,17	20	-0,03	-2,28	2,59	1,22	1
1B	20	8,27	7,25	9,15	0,48	5,77	20	-0,28	-1,01	0,70	0,49	20	0,25	-1,19	1,76	0,77	20	0,25	-1,74	1,74	0,85	
3	5	7,87	7,47	8,19	0,30	3,84	5	-0,37	-1,70	0,87	0,96	5	0,36	-0,50	0,97	0,59	5	-0,53	-0,90	-0,24	0,25	
4A	20	7,68	6,50	8,51	0,49	6,38	20	0,56	-1,40	2,21	0,93	20	0,38	-1,68	1,80	0,93	20	0,20	-1,78	1,52	1,02	
5	6	7,88	7,07	8,41	0,48	6,10	6	0,70	0,01	1,25	0,51	6	-0,72	-1,45	1,08	0,94	6	-0,54	-1,73	0,17	0,65	
U. spelaeus	71	8,04	6,50	9,27	0,54	6,77	71	-0,06	-3,91	2,21	0,99	71	0,06	-3,31	1,95	0,99	71	0,03	-2,28	2,59	0,99	
XI	1	7,45	7,45	7,45			1	0,23	0,23	0,23		1	-1,53	-1,53	-1,53		1	-0,44	-0,44	-0,44		
XII	3	7,49	6,91	7,97	0,54	7,15	3	1,33	1,03	1,82	0,43	3	-0,91	-1,25	-0,64	0,31	3	-0,65	-2,08	0,45	1,30	
U. deningeri	4	7.48	6,91	7,97	0,44	5,85	4	1,05	0,23	1,82	0,65	4	-1,07	-1,53	-0,64	0,40	4	-0,60	-2,08	0,45	1,06	

	В	PC1 PC2 PC3	ValP 5,48 3,96 2,82	%VT 27,42 19,80 14,09	% VC 27,42 47,22 61,31				Dif	férents	taxa		Couche U. spela	s à eus
								D	N	F	p	N	F	p
6	L	1	Ρ	PC1	I PC2	PC3		U,	. 75	3,369	NS	71	6,579	***
LL		***	***	***	* NS	*			I 75	0,202	NS	71	1,520	NS
1	0,554		***	***	* NS	NS		F	75	4,073	*	71	5,079	**
Р	0,923	0,743		***	* NS	NS		PC	1 75	4,926		71	6,264	***
PC1	-0,320	-0,018	-0,287	7	NS	NS		PC2	2 75	5,077	*	71	2,538	*
PC2	0,098	-0,015	0,160	0		NS		PCS	3 75	1,522	NS	71	1,331	NS
PC3	0,256	0,011	0,168	0	0									
V	ariables de t	aille				Statistiq	ues élémentaires		An	alyse en	сотро	santes	principa	les (ACP)
	L long	gueur (n	nm)			C	couche			ValP v	aleur p	ropre		
	I larg	eur (mn	n)			N	effectif			%VT 9	6 variar	ice tota	le	
	P pér	imètre (cm)			μ	moyenne			%VC 9	6 variar	ice cum	ulée	

Analyses de variance à un facteur (ANOVA) F test de Fischer p significativité

Figure 5.2.14 Résultats basés sur les 75 troisièmes molaires inférieures M/3 des collections de Scladina et Sous-Scladina. A. Statistiques élémentaires basées sur les variables de taille. B. Analyse en composantes principales réalisée sur les 20 premiers coefficients de Fourier. C. Matrice des coefficients de corrélations de Pearson calculés entre les variables de taille et de forme et significativité associée. D. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) basées sur les variables de taille et de forme catégorisées en fonction des différents taxa et des couches à Ursus spelaeus.

Min valeur minimale

Max valeur maximale

CV coefficient de variation

σ écart-type

Variables de forme

PC1-3 axes en composantes principales

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina





Figure 5.2.15 Evolution de la forme PC1 vs PC2 (variance totale : 47,22%) des troisièmes molaires inférieures M/3 d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina et d'*Ursus spelaeus* de Scladina catégorisés en fonction des couches archéologiques (5, 4A, 3, 1B et 1A).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - TROISIÈME MOLAIRE INFÉRIEURE M/3

Figure 5.2.16 Contours moyens reconstruits des troisièmes molaires inférieures M/3 de Sous-Scladina et Scladina. A. Contours moyens reconstruits des couches XII et XI de Sous-Scladina et des couches 5, 4A, 3, 1B, 1A de Scladina. B. Contours moyens reconstruits d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (contour rouge) et d'*Ursus speleaus* de Scladina (contour noir).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



Figure 5.2.17 Evolution de la taille, de la forme et de la variabilité des 75 troisièmes molaires inférieures M/3 d'Ursus deningeri de Sous-Scladina et d'Ursus spelaeus de Scladina en fonction du temps. Variables de taille : longueur L, largeur l (mm) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier. Variabilité de forme : écarts-types σ. Seuils de significativité indiqués pour les différents taxa et les couches à *U. spelaeus*.

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

Collections de Sous-Scladina et Scladina - Quatrième prémolaire inférieure P/4

				L						1					пс			
A c	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	cv
U. arctos	1	16,5	16,5	16,5	-	-	1	9,5	9,5	9,5	-	-	1	10,7	10,7	10,7	-	-
1A	20	15,9	14,2	18,8	1,4	9,0	20	11,2	9,6	13,4	1,0	9,3	7	10,6	9,3	11,6	0,8	7,7
1B	19	16,0	13,0	18,1	1,5	9,4	19	11,1	8,4	13,4	1,1	10,2	11	10,7	9,4	12,7	1,0	9,3
3	7	15,7	14,3	16,9	0,9	5,8	7	10,4	9,4	12,7	1,1	10,8	1	11,4	11,4	11,4	-	2
4A	20	15,6	12,1	17,6	1,5	9,4	20	10,6	8,7	12,4	1,0	9,3	19	10,9	8,8	13,0	1,0	8,9
5	11	13,9	12,9	15,5	0,9	6,1	11	9,4	8,5	10,4	0,6	6,1	4	9,6	9,2	10,2	0,4	4,5
U. spelaeus	77	15,5	12,1	18,8	1,5	9,5	77	10,7	8,4	13,4	1,2	10,8	42	10,7	8,8	13,0	1,0	9,0
XI	3	14,1	13,6	14,3	0,4	2,9	3	8,7	8,5	9,2	0,4	4,9	1	10,5	10,5	10,5	-	-
XII	3	15,1	13,9	15,9	1,1	7,0	3	9,9	9,6	10,1	0,3	3,0	1	10,7	10,7	10,7		-
XII-XIII	1	17,2	17,2	17,2	-	-	1	10,7	10,7	10,7	-	-	(-)	-	-	-	-	-
U. deningeri	7	15,0	13,6	17,2	1,3	8,6	7	9,5	8,5	10,7	0,8	8,8	2	10,6	10,5	10,7	0,1	1,3

			Р	ŝ.					PC1					PC2					PC3		
с	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ
U. arctos	1	4,44	4,44	4,44	-	-	1	-0,73	-0,73	-0,73	-	1	1,61	1,61	1,61	-	1	0,30	0,30	0,30	-
1A	20	4,76	4,32	5,76	0,41	8,70	20	0,09	-1,30	2,16	0,86	20	-0,37	-1,47	0,94	0,69	20	0,06	-1,08	1,42	0,74
1B	19	4,66	3,67	5,43	0,44	9,36	19	0,15	-1,15	1,87	0,93	19	-0,17	-2,44	2,15	1,16	19	0,12	-2,35	2,12	1,18
3	7	4,55	4,17	4,98	0,28	6,11	7	0,15	-0,47	1,56	0,88	7	0,34	-0,99	1,65	0,94	7	-0,09	-1,10	1,64	1,08
4A	20	4,58	3,51	5,21	0,44	9,69	20	-0,08	-1,76	2,13	1,31	20	-0,07	-2,32	1,60	0,99	20	0,22	-1,21	2,30	0,95
5	11	4,01	3,62	4,35	0,21	5,17	11	0,19	-1,14	1,90	0,99	11	0,42	-1,41	1,84	0,81	11	-0,68	-2,41	0,64	1,11
U. spelaeus	77	4,56	3,51	5,76	0,45	9,94	77	0,08	-1,76	2,16	1,01	77	-0,07	-2,44	2,15	0,96	77	0,00	-2,41	2,30	1,02
XI	3	3,98	3,84	4,13	0,15	3,65	3	-0,72	-0,97	-0,45	0,26	3	1,19	-0,05	1,91	1,08	3	-0,41	-1,73	0,27	1,15
XII	3	4,26	4,02	4,47	0,23	5,32	3	-0,83	-1,59	-0,36	0,66	3	-0,24	-1,91	0,76	1,46	3	0,52	-0,05	1,39	0,77
XII-XIII	1	4,67	4,67	4,67	-		1	-0,94	-0,94	-0,94	-	1	0,78	0,78	0,78	-	1	-0,44	-0,44	-0,44	-
U. deninaeri	7	4.20	3.84	4,67	0,30	7.05	7	-0,80	-1,59	-0,36	0,42	7	0,52	-1,91	1,91	1,27	7	-0,01	-1,73	1,39	0,94

		D	ValP	%VT	%V	с											
		PC1	7,84	39,18 14 15	39,1	B		D	Di	fférents t	axa		Taxa spéléens	5	Ű	Couches I. spelae	à
		PC2	1 98	9.92	63.2	5		U	N	F	p	N	F	p	N	F	p
		FCS	1 1,50	5,52	00,2			L	85	0,755	NS	84	1,039	NS	77	4,660	**
6	1.1	- 11 E	нс	D	PC1	PC2	DC3	1	85	3,878	*	84	6,896	*	77	6,956	***
C .	_ `	***	***	***	NS	NS	**	нс	45	0,016	NS	84	0,031	NS	42	1,882	NS
	0.747		***	***	NS	***	**	Р	85	2,220	NS	84	4,393	*	77	6,865	***
нс	0,747	0.644		***	NS	NS		PC1	85	2,887	NS	84	5,208	*	77	0,187	NS
P	0,001	0,044	0.762		NS	NS	***	PC2	85	2,502	NS	84	2,292	NS	77	1,666	NS
PC1	-0.174	0,825	0,703	-0.010	145	NS	NS	PC3	85	0,045	NS	84	0,001	NS	77	1,639	NS
PC2	0.022	-0.432	0.054	-0.139	0		NS										
PC3	0.283	0 347	0 378	0.420	l 0	0	110										
	0,200	0,547	0,570	0,120													
Va	riables	de taille				Sta	tistiqu	es élémentaires		A	nalyse e	en compos	antes pr	incipal	es (ACF	2)	
	L	longueur (mm)				с	couche			ValP	valeur pr	opre				
	1	largeur (m	m)				N	effectif			%VT	% varian	ce totale				
	HC	hauteur de	e la couro	onne (mm	n)		μ	moyenne			%VC	% varian	ce cumul	lée			
	Ρ	périmètre	(cm)				Min Max	valeur minimale valeur maximale		A	nalyses	de varian	ce à un f	acteur	(ANO)	/A)	

/ariables	de	forme	

V PC1-3 axes en composantes principales Analyses de variance à un facteur (ANOVA) F test de Fischer

p significativité

Figure 5.2.18 Résultats basés sur les 85 quatrièmes prémolaires inférieures P/4 des collections de Scladina et Sous-Scladina. A. Statistiques élémentaires basées sur les variables de taille. B. Analyse en composantes principales réalisée sur les 20 premiers coefficients de Fourier. C. Matrice des coefficients de corrélations de Pearson r calculés entre les variables de taille et de forme et significativité associée. D. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) basées sur les variables de taille et de forme catégorisées en fonction des différents taxa et des couches à Ursus spelaeus.

CV coefficient de variation

σ écart-type

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE INFÉRIEURE P/4

Figure 5.2.19 Evolution du périmètre P en fonction de la largeur l des quatrièmes prémolaires inférieures P/4 d'Ursus deningeri de Sous-Scladina et d'Ursus spelaeus et U. arctos archaïque de Scladina catégorisés en fonction des couches archéologiques (5, 4A, 3, 1B et 1A).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



Collections de Sous-Scladina et Scladina - Première molaire inférieure M/1

Figure 5.2.20 Evolution de la forme PC1 vs PC1 (variance totale : 53,33%) des quatrièmes prémolaires inférieures P/4 d'Ursus deningeri de Sous-Scladina et d'Ursus spelaeus et Ursus arctos archaïque de Scladina catégorisés en fonction des couches archéologiques (5, 4A, 3, 1B et 1A).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE INFÉRIEURE P/4

Figure 5.2.21 Contours moyens reconstruits des quatrièmes prémolaires inférieures P/4 de Sous-Scladina et Scladina. A. Contours moyens reconstruits des couches XIII-XII, XII et XI de Sous-Scladina. Contours moyens reconstruits des couches 5, 4A, 3, 1B et 1A de Scladina. Contours moyens reconstruits d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (contour rouge), d'*Ursus speleaus* de Scladina (contour noir) et d'*Ursus arctos* archaïque (rose).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE INFÉRIEURE P/4

Figure 5.2.22 Evolution de la taille, de la forme et de la variabilié des 85 quatrièmes prémolaires inférieures P/4 des collections de Sous-Scladina et Scladina en fonction du temps. Variables de taille : longueur L, largeur I, hauteur de la couronne HC (mm) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier. Variabilité de forme : écarts-types σ. Seuils de significativité indiqués pour les différents taxa et les couches à *U. spelaeus*.

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE SUPÉRIEURE P4/

<u>ــــــــــــــــــــــــــــــــــــ</u>										1					1	łC		
Ac	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	cv
1A	20	20,3	18,1	21,9	1,2	5,8	20	14,3	11,9	17,9	1,4	10,1	13	12,6	10,9	14,3	1,0	7,7
В	20	19,5	16,3	21,3	1,3	6,5	20	13,1	11,0	15,4	1,2	9,1	17	11,7	10,1	14,4	1,1	9,8
3	14	19,7	17,9	21,1	1,0	5,0	14	13,5	11,9	15,2	0,9	6,9	8	12,2	10,7	13,5	0,8	6,6
4A	20	19,6	16,2	21,3	1,5	7,9	20	13,8	10,6	15,1	1,2	8,8	17	12,6	9,2	13,9	1,3	10,0
5	4	18,1	17,3	19,0	0,7	4,1	4	13,0	12,1	13,8	0,7	5,6	2	11,3	10,6	11,9	0,9	8,2
U. spelaeus	78	19,7	16,2	21,9	1,3	6,7	78	13,6	10,6	17,9	1,3	9,3	57	12,2	9,2	14,4	1,1	9,4
VIII	1	19,1	19,1	19,1	-		1	13,4	13,4	13,4	-	-	0	-	-	-	-	-
х	1	19,2	19,2	19,2	-		1	14,5	14,5	14,5		-	0	-	-	-	-	
XI	1	19,3	19,3	19,3	-		1	14,5	14,5	14,5		-	0	-	-	-	-	-
XIII	1	16,3	16,3	16,3	-		1	11,5	11,5	11,5	-		1	10,8	10,8	10,8	-	-
XIII	5	18,7	18,2	19,3	0,4	2,1	5	14,0	13,1	14,7	0,6	4,2	1	11,7	11,7	11,7		
XIV	1	18,7	18,7	18,7	-	-	1	14,0	14,0	14,0	-	-	1	11,6	11,6	11,6	-	-
J. deningeri	10	18,6	16,3	19,3	0,9	4,7	10	13,8	11,5	14,7	1,0	6,9	3	11,3	10,8	11,7	0,5	4,6

	_			P			-		PC:	2		_		PC2					PC3			
с	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	
1A	20	5,91	4,98	6,54	0,40	6,77	20	-0,12	-2,53	0,83	0,87	20	-0,34	-2,00	1,34	0,74	20	0,27	-1,32	1,78	0,77	ĩ.
В	20	5,81	5,05	6,50	0,34	5,89	20	-0,24	-1,93	1,71	0,99	20	0,28	-1,29	1,85	0,94	20	0,22	-2,42	2,20	1,02	S
3	14	5,65	5,13	6,42	0,33	5,80	14	-0,44	-1,61	0,69	0,76	14	0,15	-1,97	2,55	1,31	14	0,06	-2,90	1,95	1,28	GA
4A	20	5,63	4,57	6,17	0,47	8,27	20	0,01	-1,28	1,38	0,99	20	0,24	-1,73	1,94	1,06	20	-0,41	-2,19	1,08	0,93	PN.
5	4	5,19	4,93	5,34	0,18	3,49	4	0,68	-0,96	2,27	1,32	4	-0,35	-1,27	0,73	1,04	4	0,36	-0,32	1,44	0,77	1
U. spelaeus	78	5,73	4,57	6,54	0,41	7,19	78	-0,13	-2,53	2,27	0,95	78	0,06	-2,00	2,55	1,02	78	0,05	-2,90	2,20	1,00	
VIII	1	5,45	5,45	5,45	-	-	1	0,05	0,05	0,05	-	1	-0,23	-0,23	-0,23	-	1	0,26	0,26	0,26	-	i -
х	1	5,65	5,65	5,65	-	-	1	1,83	1,83	1,83		1	-0,94	-0,94	-0,94		1	-1,39	-1,39	-1,39		s
XI	1	5,93	5,93	5,93	-	-	1	1,31	1,31	1,31	-	1	1,17	1,17	1,17	-	1	-0,91	-0,91	-0,91	-	Sno
XIII	1	4,71	4,71	4,71	-	-	1	-0,17	-0,17	-0,17	-	1	-0,34	-0,34	-0,34	-	1	0,33	0,33	0,33	-	-Sci
XIII	5	5,58	5,32	5,87	0,21	3,69	5	1,36	0,41	2,42	0,74	5	-0,85	-1,20	-0,16	0,42	5	-0,45	-2,26	0,99	1,24	AD
XIV	1	5,48	5,48	5,48	-	-	1	0,49	0,49	0,49	-	1	0,20	0,20	0,20	-	1	0,00	0,00	0,00	-	NA
U. deningeri	10	5,51	4,71	5,93	0,34	6,16	10	1,03	-0,17	2,42	0,82	10	-0,44	-1,20	1,17	0,73	10	-0,40	-2,26	5 0,99	0,97	1

		В	ValP	۶V1	۳ %	VC								
		PC	L 7,23	3 36,1 5 20,2	6 36 5 56	5,16		D	Di	fférents t	axa	U	ouches spelae	à us
		PC	2,72	2 13,6	0 70),02		_	N	F	p	N	F	p
				10	_			L	88	6,672	*	78	2,959	
								1	88	0,109	NS	78	2,626	
C	L	1	HC	Р	PC1	PC2	PC3	HC	60	1,725	NS	57	2,087	NS
L		***	***	***	NS	NS	NS	Р	88	2,522	NS	78	3,697	**
1	0,770		***	***	***	NS	NS	PC1	88	13,804	***	78	1,307	NS
нс	0,781	0,769		***	NS	NS	NS	PC2	88	2,197	NS	78	1,394	NS
Р	0,895	0,790	0,648		NS	NS	NS	PC3	88	1,783	NS	78	1,583	NS
PC1	0,005	0,399	0,157	0,143		NS	NS							
PC2	0,092	-0,126	0,173	0,057	0		NS							
PC3	0,038	-0,159	-0,176	-0,011	0	0								
Variables	de taille	е			Sta	ntistiqu	es élémentaires		And	lyse en c	omposa	ntes pri	ncipales	(AC
L	longue	ur (mm)				N	effectif			ValP val	leur prop	ore		
1	largeur	' (mm)				μ	moyenne			%VT %	variance	totale		
HC	hauteu	ir de la coi	uronne (r	nm)		Min	valeur minimal	e		%VC %	variance	cumule	ée	
Р	périmè	etre (cm)				Max	valeur maxima	le	An	alvses de	variance	à un fr	acteur (A	NO
Variable	s de forn	ne				o CV	ecart-type	ariation	7417	F te	st de Fis	cher	recear pr	
vuriable.	suc join	ine .		de la c		CV	coencient de v	anation		n cie	nificatio	TA A		

Figure 5.2.23 Résultats basés sur les 88 quatrièmes prémolaires supérieures P4/ des collections de Scladina et Sous-Scladina. A. Statistiques élémentaires basées sur les variables de taille. B. Analyse en composantes principales réalisée sur les 20 premiers coefficients de Fourier. C. Matrice des coefficients de corrélations de Pearson calculés entre les variables de taille et de forme et significativité associée. D. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) basées sur les variables de taille et de forme catégorisées en fonction des différents taxa et des couches à *Ursus spelaeus*.

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE SUPÉRIEURE P4/

Figure 5.2.24 Evolution de la longueur L et de la forme (PC1) des quatrièmes prémolaires supérieures P4/ d'Ursus deningeri de Sous-Scladina et d'Ursus spelaeus de Scladina catégorisés en fonction des couches archéologiques (5, 4A, 3, 1B et 1A).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE SUPÉRIEURE P4/

Figure 5.2.25 Contours moyens reconstruits des quatrièmes prémolaires supérieures P4/ de Sous-Scladina et Scladina. A. Contours moyens reconstruits des couches XIV, XIII, XII, XI, X et VIII de Sous-Scladina et des couches 5, 4A, 3, 1B, 1A de Scladina. B. Contours moyens reconstruits d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (contour rouge) et d'*Ursus speleaus* de Scladina (contour noir).





COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE SUPÉRIEURE P4/

Figure 5.2.26 Evolution de la taille, de la forme et de la variabilité des 88 quatrièmes prémolaires supérieures P4/ d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina et d'*Ursus spelaeus* de Scladina en fonction du temps. Variables de taille : longueur L, largeur I et hauteur de la couronne HC (mm) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier. Variabilité de forme : écarts-types σ. Seuils de significativité indiqués pour les différents taxa et les couches à *U. spelaeus*.

CHAPITRE 5

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina



Figure 5.2.27 Synthèse des modifications de taille et de forme affectant les éléments dentaires d'*Ursus spelaeus* des couches de Slcadina en fonction du temps (couche 6A à 1A). En **noir** : évolution de la taille (longueur L, largeur, largeur mésiale lm, largueur distale ld et périmètre P) et ses modifications significatives. En **bleu** : caractères diagnostiques différenciant *U. deningeri* et *U. spelaeus* et autres tendances reconnues mais non significatives. En **rouge** : caractères à fluctuations intra-spécifiques significatives.

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

				TA	LLE			
		Différents ta	axa spéléei	ns		Couches à Ursus s	pelaeus	1
	L	I	нс	Р	L	I	нс	Ρ
M/1	**	ld* / lm*	NS	*	***	ld*** / Im**	*	***
M1/	*	NS	NS	*	NS	NS	**	NS
M2/	NS	NS	NS	NS	NS	NS	*	NS
M/3	NS	NS	-	*	***	NS	-	**
P/4	NS	*	NS	*	**	***	NS	***
P4/	*	NS	NS	NS	*	*	NS	**

Tableau 5.2.1 Résultats synthétiques des ANOVAs réalisées sur la longueur L, la largeur l, la largeur distale ld , la largeur mésiale lm, la hauteur de la couronne HC (en mm) et le périmètre P (en cm) mesurées sur *Ursus deningeri* de Sous-Scladina et *Ursus spelaeus* de Scladina et catégorisées en fonction des différents taxa et des couches à *U. spelaeus*.

FORME

	Différents taxa spéléens	Couches à Ursus spelaeus
м/1	Hypocônide**	Face linguale**
м1/	Angle mésio-lingual/partie mésiale du cingulum*	→ Angle mésio-lingual/partie mésiale du cingulum** Hypocône/partie distale du cingulum**
M2/	-	Métastyle/face linguale***
м/з	Forme globale/faces linguales et mésiales* + Face vestibulaire* +	 Forme globale/faces linguales et mésiales*** Face vestibulaire***
P/4	Protocônide*	-
P4/	Protocône***	-

Tableau 5.2.2 Traits morphologiques montrant des différences de moyenne significatives (ANOVAs) entre les différents taxa spéléens (caractères diagnostiques) et les couches à *Ursus spelaeus* (caractères intra-spécifiques fluctuants). Les flèches soulignent les caractères à la fois diagnositques et montrant des fluctuations significatives chez *U. spelaeus*.

TAILLE & FORME

Couch	es à Ursus spelaeus	6A	5	4B	4A	3	2	1B 1	A
Dom	inance climatique	Tempéré Froid				MM			
M/1	Face linguale	taille	lm → ta	ille L ld H forme PC	<u>CP tai</u> 2 →	lle HC	taille ld HC forme PC2	taille L Im HC	Fluctuations non polarisées
M1/	Angle mésio-lingual et cingulum mésial		—s	tabilisatio	tai on → -non p forn tai	lle HC barallèle► ne PC2 lle HC	taille HC non parallèle forme PC2 taille HC	>Stabilisatio	n→ Fluctuations polarisées
	cingulum distal			forme PC	3 form	ne PC3	forme PC3	forme PC3	polarisées
M2/	Métastyle et face linguale			taille HC	→forr	ne PC3	forme PC3	—→ —Stabilisatio	n→ Polarisées
M/3	Forme globale et faces linguale et mésiale		—s	tabilisatio	tail on → —par form	lle L P rallèle→ ne PC1	taille L P	→Stabilisatio	n → Fluctuations polarisées
(1036.2)	Face vestibulaire			forme PC	z → <u>tai</u>		taille L P	forme PC2	→ Tendance à fluctuations polarisées

Tableau 5.2.3 Synthèse des investissements de la taille (longueur l, largeur l, largeur mésiale lm, largueur distale ld et périmètre P) et de la forme (axes principaux PC1-3) pour les éléments dentaires d'*Ursus spelaeus* de Scladina.

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

Collection	Taxon	Ν	Couche	Labelle	L	ld	Im	нс	Α	Р	PC1	PC2	PC3	Lat	WS	AC
Sous-Scladina	U. deningeri	1	XI	84-13-F4-567	27,0	12,7	10,0	12,0	2,68	7,01	0,14	0,36	-1,75	D	Ш	J
Sous-Scladina	U. deningeri	2	XIII	84-4-F5-470	28,6	15,1	11,1		3,40	7,79	0,93	-0,59	0,46	D	Ш	J
Sous-Scladina	U. deningeri	3	XII	93-248-E4-466	28,3	13,6	11,0	11,7	3,07	7,51	-0.22	0.40	-0,72	D	111	J
Sous-Scladina	U. deningeri	4	XIV	93-337-D6-469	29,3	14,3	11,8		3,31	7,71	0,43	0,20	-0,65	D	v	PA
Sous-Scladina	U. deningeri	5	XI	82-235-F6-566	28,3	13,3	10,3		2,98	7,35	1,10	0,14	-2,46	G	ш	J
Sous-Scladina	U. deningeri	6	XI	82-235-F6-565	27,8	14,2	11,3	1.	3,22	7,59	0,68	-0,98	0,28	G	IV	PA
Sous-Scladina	U. deningeri	7	XII	93-292-D6-465	27,5	12,7	10,6	11,6	3,03	7,47	0,43	-0,50	-0,90	G	ш	J
Sous-Scladina	U. deningeri	8	XI	82-226-E6-468	30,2	14,7	12,2	11,8	3,72	8,16	0,49	-0,85	-1,29	G	П	J
Sous-Scladina	U. deningeri	9	XII	83-228-F6-467	28,1	12,9	10,7	11,6	2,94	7,39	1,45	0,30	-1,04	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	10	1A	87-108-F26-35	34,7	17,8	13,6	-	4,76	9,47	0,18	1,10	1,08	G	۷	PA
Scladina	U. spelaeus	11	1A	91-74-E32-252	31,8	16,2	12,1	13,4	4,11	8,70	1,05	0,37	1,22	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	12	1A	27-139-127-242	30,8	14,9	11,5	12,5	3,67	8,25	-0,37	-0,51	0,83	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	13	1A	86-131-/-352	32,1	15,7	11,0	-	3,90	8,66	1,35	0,79	2,26	D	V	PA
Scladina	U. spelaeus	14	1A	86-118-/-317	32,2	15,1	13,3	13,3	4,06	8,70	-0,29	0,49	-0,91	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	15	1A	82-285-/-290	31,4	15,0	12,1	14,3	4,23	8,92	-1,15	0,87	-0,05	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	16	1A	92-393-/-384	31,6	15,6	12,4	12,5	3,89	8,54	0,90	0,64	0,18	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	17	1A	81-44-/-208	31,0	15,2	11,9	13,6	3,48	8,13	-0,30	0,74	-1,58	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	18	1A	95-56-E39-300	33,9	17,0	13,1	14,1	3,88	8,51	-0,51	0,25	0,30	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	19	1A	85-153-/-357	31,2	15,4	12,0	140	4,00	8,66	0,27	0,06	1,46	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	20	1A	82-91-/-252	29,4	14,4	12,0	12,0	3,16	7,56	-0,14	0,18	-1,83	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	21	1A	91-322-A31-119	27,8	13,7	11,2	11,8	2,91	7,49	-0,86	0,83	-0,56	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	22	1A	95-429-F37-204	31,7	14,4	11,5		3,24	7,84	-0,28	1,20	0,53	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	23	1A	01-45-637-8	32,1	15,3	12,3		4,09	8,78	-0,79	0,14	-0,19	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	24	1B	91-217-G30-27	30,2	15,4	11,4	-	3,53	8,19	-1,29	0,05	2,05	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	25	1B	95-534-F41-2	35,0	17,9	14,2		5,02	9,54	-1,99	-1,87	0,56	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	26	1B	91-220-G30-34	30,5	14,9	10,9	1211	3,50	8,12	-1,84	-0,05	0,08	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	27	1B	94-489-D37-5	33,2	16,3	12,6		4,23	8,80	1,04	-0,94	1,02	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	28	1B	95-7-F35-9	31,7	15,3	11,3	-	3,55	8,22	-1,19	0,56	1,11	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	29	1B	94-436-W28-18	31,4	15,1	11,4		3,57	8,07	0,63	-0,45	0,79	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	30	1B	91-9-F31-?	29,7	14,9	11,6	100	3,39	8,02	-1,98	0,02	0,47	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	31	1B	92-156-G31-6	29,7	14,3	11,2	-	3,25	7,81	-0,66	-1,22	0,66	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	32	1B	87-118-125-4515	29,2	15,1	11,1	11,5	3,27	7,80	0,13	-1,29	0,93	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	33	1B	91-571-D30-4	29,0	14,0	11,0	12,9	3,15	7,65	0,48	-0,62	0,65	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	34	1B	91-267-B31-13	32,7	15,4	11,4	12,0	3,91	8,74	-0,95	1,03	0,96	G	ш	L
Scladina	U. spelaeus	35	1B	94-55-X27-30	28,3	14,4	10,8		3,06	7,46	-0,14	-1,28	0,23	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	36	1B 9	91-42-D31-A?-23	29,0	14,1	11,3	11,3	3,29	7,77	0,98	-0,75	0,28	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	37	18	91-329-C32-3	31,0	15,6	11,7	13,0	3,75	8,35	-1,26	-0,95	0,70	G	ш	1
Scladina	U. spelaeus	38	1B	91-19-F31-4	31,8	14,9	12,4	13,4	3,75	8,34	-0,53	-0,97	-0,46	G	11	1
Scladina	U. spelaeus	39	18	94-532-C37-3	32,3	15,5	12,2	12,9	3,93	8,60	1,09	0,06	-0,28	G	III	1
Scladina	U. spelaeus	40	1B 8	37-156-H26-4519	27,5	13,1	11,0		2,82	7,20	-1,68	-0,72	-2,22	G	III	1
Scladina	U. spelaeus	41	18	92-360-131-45	30,7	14,8	12,3	13,4	3,52	8,12	-0,47	-0,68	-0,45	G	III	1
Scladina	U. spelaeus	42	18	96-93-E36-54	30,3	14,2	11,/	12,7	3,44	8,06	-1,29	0,36	0,06	G		1
Sciadina	U. spelaeus	43	18	91-253-130-11	29,1	13,8	10,9	11,1	2,99	7,55	-1,08	0,10	0,23	G		
Sciadina	U. speldeus	44	2	80 CA U2C	29,5	15.0	12.0	14.0	2 00	0 10	-1,50	0,51	1,15	D		1
Scladina	U. spelaeus	45	3	89-04-1120	33,2 38 7	13,0	11 1	14,0	2.85	7 30	0.57	0,75	0.60	D		1
Scladina	U. spelaeus	40	3	88-7-1123	20,7	13.0	10.8		3 29	7.97	-0.37	0,94	1.59	D	v	PΔ
Scladina	U. spelaeus	4/	2	92 1/1	29,0	15.4	11 7		3.93	8 54	2 63	-0.73	-0.47		NV.	DA
Scladina	U. spelaeus	40	3	78-113	30,7	16.3	12.6	2	3.75	8,15	-0.47	-2.47	1.16	D	v	PΔ
Scladina	II spelaeus	50	3	88-49-H25	32 5	14.6	11.4	13.7	3.54	8.24	-0.14	2.55	-0.90	G	,	10
Scladina	U. spelaeus	51	3	83-68	32.5	15.1	12.5	-	3,71	8.34	-1.76	-0.01	-1.06	G	m	ì
Scladina	U. spelaeus	52	3	88-48-H25	30.6	15.2	12.0	2	3,49	8,07	-0,09	0,88	0,60	G	111	1
Scladina	U. spelaeus	53	3	82-33	31.1	13.8	12.0	-	3,44	8,01	1,29	-0,43	-1,50	G	III	J
Scladina	U. spelaeus	54	3	83-68	28.6	14.2	10.4	-	2,86	7,36	0,16	1,56	0,61	G	ш	j
Scladina	U. spelaeus	55	44	94-305-253	31.1	15.2	12.0	-	3,74	8,32	0,96	0,17	-0,22	D	[1]	J
Scladina	U. spelaeus	56	4A	95-172-52	29,0	13,5	10,3	12,5	2,93	7,48	1,10	1,79	-0,19	D	III	J
Scladina	U. spelaeus	57	4A	97-61-218	30,5	14,6	11,8	12,2	3,32	7,82	1,16	0,63	0,72	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	58	4A	92-56-/-2124	31,2	14,8	11,9	1	3,81	8,30	1,45	0,22	-2,04	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	59	4A	96-214-2	29,7	14,7	11,8	12	3,47	7,91	0,52	-0,67	0,39	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	60	4A	92-36-/-5	29,6	15,0	11,9	12,0	3,56	7,93	0,33	-0,84	-1,17	D	ш	J

Tableau 5.2.4 (début) Base de données des 88 premières molaires inférieures M/1 d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (couches XIV à XI) et d'*Ursus spelaeus* de Scladina (couches 6A à 1A). Variables de taille : longueur L, largeur distale ld, largeur mésiale lm, hauteur de la couronne HC (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 24 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G), stades d'usure WS (de I à IX) et classes d'âge AC (Juvénile J, adulte et jeune adulte PA et vieil adulte OA).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

Collection	Taxon	Ν	Couch	e Labelle	L	ld	Im	нс	Α	Р	PC1	PC2	PC3	Lat	ws	AC
Scladina	U. spelaeus	61	4A	92-26-/-1	31,1	15,3	12,1	12,6	3,58	8,03	0,79	-1,10	0,75	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	62	4A	91-574-/-1	30,9	14,8	12,0	-	3,58	8,16	-0,33	0,12	-0,36	D	v	PA
Scladina	U. spelaeus	63	4A	95-187-306-3162	31,8	15,3	12,0	12,8	3,61	8,20	-0,26	0,65	-0,03	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	64	4A	91-618-/-3	28,0	13,6	10,7	10,6	2,97	7,40	-0,13	-0,27	0,09	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	65	4A	85-116-/-2125	28,8	13,7	11,0	-	3,05	7,64	0,29	1,50	-0,33	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	66	4A	91-500-/-18	30,8	15,1	11,0	12,2	3,38	8,05	0,16	1,85	1,40	D	П	J
Scladina	U. spelaeus	67	4A	95-318-166-9	29,7	14,0	11,0	12,7	3,08	7,63	-0,20	2,03	-1,25	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	68	4A	00-102-735	28,6	13,7	10,4	-	2,93	7,47	-1,11	0,79	1,26	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	69	4A	94-175-478-3169	29,9	15,4	11,8	-	3,55	7,99	1,48	-0,66	0,85	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	70	4A	86-62-/-463	29,4	14,4	12,1	-	3,19	7,72	-1,09	-0,23	0,56	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	71	4A	94-175-463	30,6	13,6	11,4	12,8	3,25	7,82	0,16	1,93	-0,49	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	72	4A	97-49-227	31,3	14,2	11,3	13,3	3,31	8,00	-0,27	2,68	-0,78	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	73	4A	98-348-653	29,6	13,8	11,6	-	3,25	7,73	0,01	-0,90	-0,94	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	74	4A	91-616-/-8	30,5	14,6	11,7	13,3	3,65	8,15	-1,53	-1,58	-1,09	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	75	5	97-115-B29-31	29,2	13,9	12,0	11,5	3,17	7,58	-0,51	-1,15	-1,03	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	76	5	94-225-E20-32	29,6	14,9	10,6	-	3,23	7,78	2,96	0,12	1,23	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	77	5	84-1082-G21-37	28,6	14,2	11,9	-	3,25	7,60	1,02	-1,99	-0,02	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	78	5	86-1289-H20-36	30,3	14,9	12,0	12,0	3,47	7,98	0,04	0,48	-0,17	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	79	5	84-662-D14-39	29,3	15,5	12,2	13,3	3,34	7,65	0,83	-1,73	0,48	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	80	5	83-435-?14-40	26,7	13,5	9,9	-	2,82	7,24	0,32	-0,09	2,36	D	VI	PA
Scladina	U. spelaeus	81	5	87-95-113-38	27,0	12,5	10,4	11,5	2,77	7,18	-0,99	-0,39	-1,33	D	III	J
Scladina	U. spelaeus	82	5	81-122-165	26,7	12,9	10,1	10,4	2,63	6,98	1,11	0,29	-0,11	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	83	5	86-77-H18	28,9	14,2	11,5	-	3,36	7,86	1,32	-0,65	-1,06	G	VIII	OA
Scladina	U. spelaeus	84	5	83-73-E15	28,6	13,0	10,4	12,0	2,93	7,34	0,28	-0,75	-0,32	D	111	J
Scladina	U. spelaeus	85	5	84-109-E11	26,4	12,5	10,3	-	2,69	7,12	-1,68	-0,32	-0,31	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	86	5	87-122-171	26,4	13,3	10,7	10,3	2,74	7,06	0,16	-1,13	-0,17	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	87	5	82-337	27,9	14,1	11,0	-	3,14	7,53	-0,02	-1,00	-0,49	G	IV	J
Scladina	U. spelaeus	88	6A	05-402-C34-1	27,9	13,5	10,4	11,4	2,99	7,36	-1,18	-0,40	0,13	D	III	1

Tableau 5.2.4 (suite et fin) Base de données des 88 premières molaires inférieures M/1 d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (couches XIV à XI) et d'*Ursus spelaeus* de Scladina (couches 6A à 1A). Variables de taille : longueur L, largeur distale ld, largeur mésiale lm, hauteur de la couronne HC (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 24 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G), stades d'usure WS (de I à IX) et classes d'âge AC (Juvénile J, adulte et jeune adulte PA et vieil adulte OA).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - PREMIÈRE MOLAIRE SUPÉRIEURE M1/

Collection	Taxon	Ν	Couch	e Labelle	L	1	нс	Α	Р	PC1	PC2	PC3	Lat	ws	AC
Sous-Scladina	U. deningeri	1	XI	93-238-E5-475	28,1	20,5	12,1	4,85	8,60	0,02	1,23	-0,04	D	ш	J
Sous-Scladina	U. deningeri	2	XII	93-293-D6-475	27,1	20,2	(\mathbf{w})	4,36	8,15	-0,14	0,13	1,06	D	VIII	OA
Sous-Scladina	U. deningeri	3	XII	93-244-E6-478	25,5	19,4		3,92	7,61	-0,54	1,82	-0,47	D	III	J
Sous-Scladina	U. deningeri	4	XII	93-248-E4-477	26,9	19,8	11,1	4,50	8,20	4,63	0,86	-0,70	D	Ш	J
Sous-Scladina	U. deningeri	5	XIV	93-337-D6-481	27,5	20,1	11,1	4,54	8,24	0,01	0,91	0,57	D	Ш	L
Sous-Scladina	U. deningeri	6	X	82-165-F5-483	30,5	21,4	11,8	4,86	8,72	1,38	1,22	1,19	G	Ш	J
Sous-Scladina	U. deningeri	7	XI	82-248-E6-474	25,0	17,6	-	3,74	7,66	-2,59	-0,04	-0,20	G	IV	PA
Sous-Scladina	U. deningeri	8	XII	93-254-E4-476	27,2	19,1	10,6	4,19	7,93	0,60	-0,57	-1,88	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	9	1A	92-449-C36-767	27,2	18,5	10,9	4,25	8,08	-0,41	-1,72	0,35	D	11	J
Scladina	U. spelaeus	10	1A	91-159-E33-718	30,7	21,5	13,3	5,14	8,88	-0,75	-1,19	1,25	D	11	J
Scladina	U. spelaeus	11	1A	92-111-/-721	26,2	19,1	-	4,26	7,91	-0,35	1,15	-0,54	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	12	1A	91-3?3-A30-758	30,4	19,9	12,3	5,05	8,84	1,96	-1,93	-0,26	D	11	L
Scladina	U. spelaeus	13	1A	91-177-B30-763	30,0	20,5	10,8	5,13	8,84	0,07	-0,75	-0,91	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	14	1A	95-531-E41-687	27,8	20,0	11,8	4,61	8,35	0,29	-0,52	-1,06	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	15	1A	95-527-F41-723	31,1	21,3) -) (5,76	9,44	-0,06	-1,28	0,19	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	16	1A	92-1?2-Y31-733	31,1	22,2		5,64	9,28	-0,77	-0,83	-0,24	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	17	1A	93-441?-/-693	30,3	20,6	12,1	5,36	9,17	0,53	-1,20	-0,71	D	Ш	L
Scladina	U. spelaeus	18	1A	92-407-D35-706	26,1	17,7		3,96	7,72	0,02	0,28	-0,83	D	V	PA
Scladina	U. spelaeus	19	1A	89-135-G29-748	29,3	20,6		5,07	8,83	-0,86	-0,30	-1,38	D	V	PA
Scladina	U. spelaeus	20	1A	01-21-G36-18	27,7	19,2		4,38	8,11	-0,33	0,70	0,52	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	21	1A	91-208-H30-726	28,3	19,1	11,0	4,52	8,36	-0,58	-0,46	0,28	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	22	1A	91-74-E32-4170	30,9	22,2	-	5,79	9,42	-1,08	-0,10	-1,17	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	23	1A	82-254-/-753	27,7	19,0	11,0	4,35	8,19	0,37	-0,73	-0,34	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	24	1A	94-397-E36-729	28,4	20,0	11,0	4,64	8,46	-0,29	0,16	0,74	D	11	J
Scladina	U. spelaeus	25	1A	85-143-/-740	28,1	19,8	11,1	5,62	9,32	0,11	-1,30	0,21	D	ш	L
Scladina	U. spelaeus	26	1A	81-44-/-685	26,5	18,6	10,8	4,19	7,98	0,24	-0,83	-0,21	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	27	1A	91-213-H30-720	28,7	20,6	2	5,08	8,80	-0,26	-0,45	-2,79	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	28	1A	91-78-D32-744	27,3	18,3	10,4	4,26	8,07	0,07	-0,59	-0,48	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	29	1B	94-361-W30-20	29,4	20,3	12,2	4,99	8,73	0,42	-1,16	0,89	G	III	J
Scladina	U. spelaeus	30	1B	93-151-C31-102	26,5	19,5	14	4,24	7,96	1,22	-0,64	-1,12	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	31	1B	87-14-126	27,5	18,8		4,32	8,15	-0,18	-0,71	0,75	G	VII	PA
Scladina	U. spelaeus	32	1B	95-83-D39-2	26,1	18,4	-	4,08	7,90	-0,13	-1,11	0,34	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	33	1B	91-23-E31-2	27,1	18,7	11,0	3,97	7,85	1,21	1,11	2,50	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	34	1B	89-42-H28-4689	27,7	19,0		4,26	8,08	0,12	-1,42	-1,02	G	IV	PQ
Scladina	U. spelaeus	35	1B	91-245-J30-3	29,1	20,6		4,93	8,68	-0,32	0,17	-0,38	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	36	18	?-?-X27-20	30,2	20,9	11,9	5,04	8,86	-1,46	-1,78	-0,63	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	37	1B	91-271-130-5	30,5	20,5	12,1	5,14	8,88	-0,68	-0,43	0,73	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	38	1B	94-77-D35-3	27,5	18,6	14	4,44	8,26	-0,17	-0,26	0,32	G	V	PA
Scladina	U. spelaeus	39	1B	94-52-X27-54	29,0	20,5		5,11	8,90	-1,40	-0,93	0,86	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	40	1B	91-361-A30-19?	31,5	22,0	11,5	5,58	9,23	1,88	-1,07	-0,38	G	III	J
Scladina	U. spelaeus	41	1B	91-42-D31-24	28,0	18,7	10,9	4,42	8,24	-1,04	-0,18	-0,50	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	42	1B	91-42-D31-9	31,0	21,2	1.	6,13	9,63	-1,12	1,71	-0,48	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	43	1B	91-266-B31-?	30,6	22,2	-	5,78	9,37	3,02	0,16	0,09	D	V	PA
Scladina	U. spelaeus	44	1B	98-246-E37-121	30,1	20,7	-	4,92	8,68	0,64	-0,16	2,08	G	III	J
Scladina	U. spelaeus	45	1B	9100-91-L29-19	29,8	20,8		5,36	9,07	-0,31	-0,12	-0,60	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	46	1B	92-357-X31-51	31,6	22,5	12,7	5,72	9,30	-0,59	-0,90	-1,08	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	47	1B	93-343-C35-6	29,1	20,6	12,4	5,08	8,82	0,06	-0,18	1,00	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	48	1B	99-174-B39-22	31,0	20,6	-	5,13	8,88	0,90	-0,31	0,53	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	49	3	89-1-G25	31,0	23,0	12,6	5,91	9,39	1,80	2,13	-2,20	D	III	J
Scladina	U. spelaeus	50	3	88-2-H23	30,1	21,3	12,3	4,90	8,63	-0,67	2,00	0,39	D	11	J
Scladina	U. spelaeus	51	3	89-46-H26	26,4	18,0		4,04	7,86	0,32	0,55	-0,07	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	52	3	88-2-H23	30,4	22,2	14,9	5,31	9,04	-0,66	0,58	-2,16	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	53	3	86-59	30,1	21,0	15,5	5,30	9,03	0,22	0,55	-0,69	D	ш	1
Scladina	U. spelaeus	54	3	88-92-H25	29,8	21,0	-	5,05	8,76	-0,01	0,13	-2,11	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	55	3	82-11	31,2	21,5	11,4	5,13	8,83	0,00	0,30	0,32	G	III	J
Scladina	U. spelaeus	56	4A	99-38-641	28,6	19,7	1940 (1940) 1940 (1940)	4,86	8,65	0,43	-0,84	-0,97	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	57	4A	93-115-191	29,7	22,6	12,2	5,30	8,85	0,47	1,35	-0,26	D	н	1
Scladina	U. spelaeus	58	4A	92-26-/-8	28,2	19,1	-	4,64	8,45	0,99	-0,80	2,57	D	III	J
Scladina	U. spelaeus	59	4A	83-63-/-2197	28,2	19,3	54.5	4,54	8,34	0,95	-1,90	0,36	D	v	PA
Scladina	U. spelaeus	60	4A	97-57-195	27,1	18,7	10,2	4,30	8,18	-0,63	-0,81	-0,09	D	11	J

Tableau 5.2.5 (début) Base de données des 82 premières molaires supérieures M1/ d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (couches XIV à X) et d'*Ursus spelaeus* de Scladina (couches 5 à 1A). Variables de taille : longueur L, largeur I, hauteur de la couronne HC (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 24 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G), stades d'usure WS (de I à IX) et classes d'âge AC (Juvénile J, adulte et jeune adulte PA et vieil adulte OA).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - PREMIÈRE MOLAIRE SUPÉRIEURE M1/

Collection	Taxon	Ν	Couc	he Labelle	L	1	нс	Α	Ρ	PC1	PC2	PC3	Lat	ws	AC
Scladina	U. spelaeus	61	4A	95-375-107-4	30,3	22,3	12,3	5,27	8,92	-0,75	0,53	-0,67	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	62	4A	94-246-467	25,7	18,2	10,5	3,86	7,71	-0,96	0,32	-0,21	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	63	4A	91-620-/-8	28,1	20,3	-	4,60	8,36	0,21	1,36	-0,88	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	64	4A	95-231-457	27,9	19,6	12,1	4,57	8,27	0,37	0,17	0,40	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	65	4A	95-185-313	25,4	18,6	-	3,82	7,56	-1,00	0,85	0,48	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	66	4A	00-109-186	28,8	19,6	-	4,80	8,60	0,34	-0,34	0,83	D	III	J
Scladina	U. spelaeus	67	4A	95-376-/-1	27,0	19,4	11,3	4,75	8,48	-0,70	0,77	0,17	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	68	4A	97-391-201-8	27,0	18,7	-	4,28	8,11	-0,20	-0,34	0,87	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	69	4A	95-181-92-4	27,9	19,7	11,4	4,49	8,35	-0,66	0,44	1,07	D	111	J
Scladina	U. spelaeus	70	4A	95-204-326	28,8	21,0	12,6	4,85	8,52	-0,39	1,36	-0,21	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	71	4A	94-99-380	28,2	20,2	11,7	4,95	8,70	-0,13	-0,09	0,73	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	72	4A	90-81-/-15	29,3	20,0	11,5	4,77	8,56	1,04	-0,15	0,31	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	73	4A	91-599-/-6	29,5	20,4	11,4	5,41	9,04	-0,08	1,78	-0,74	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	74	4A	90-81-/-18	28,7	20,7	10,9	4,98	8,73	-0,22	0,92	0,19	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	75	4A	98-326-11	29,3	21,1	-	5,55	9,30	-0,82	1,11	0,65	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	76	5	84-617-74	27,8	18,5	10,6	4,40	8,21	-1,36	-0,95	0,06	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	77	5	?-D18-19	28,0	18,2	10,5	4,18	8,21	0,36	-0,87	1,46	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	78	5	85-103-F21	28,8	20,4	11,0	5,03	8,80	-1,31	1,33	0,84	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	79	5	?-F14-?	29,4	19,9	13,2	4,90	8,86	-0,85	-0,66	1,38	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	80	5	85-F21-66	28,7	20,9	11,8	4,90	8,69	-0,09	1,69	1,03	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	81	5	86-H19-18	27,6	18,7	-	4,03	7,85	0,21	0,23	-0,38	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	82	5	84-D16-181	26,8	18,7	-	4,18	7,96	0,45	1,83	1,45	G	ш	J

Tableau 5.2.5 (suite et fin) Base de données des 82 premières molaires supérieures M1/ d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (couches XIV à X) et d'*Ursus spelaeus* de Scladina (couches 5 à 1A). Variables de taille : longueur L, largeur I, hauteur de la couronne HC (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 24 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G), stades d'usure WS (de I à IX) et classes d'âge AC (Juvénile J, adulte et jeune adulte PA et vieil adulte OA).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - DEUXIÈME MOLAIRE SUPÉRIEURE M2/

Collection	Taxon	Ν	Couch	e Labelle	L	T.	нс	Α	Р	PC1	PC2	PC3	Lat	ws	AC
Sous-Scladina	U. deningeri	1	XIII	93-520-F4-489	42,62	22,72	-	7,93	11,75	0,85	0,34	-0,55	D	IV	PA
Sous-Scladina	U. deningeri	2	XIII	93-260-E4-491	43,37	22,12	-	7,55	11,40	1,15	1,82	0,19	D	v	PA
Sous-Scladina	U. deningeri	3	XII	83-228-F6-486	43,5	20,31	20	6,95	11,13	0.59	0.12	0.64	D	V	PA
Sous-Scladina	U. deningeri	4	XII	93-248-E4-488	44,54	22,95	10,7	8,16	11,72	0,26	0,84	0,88	D	ш	J
Sous-Scladina	U. deningeri	5	XIII	93-264-E4-492	39,26	20,39	10,27	6,21	10,26	0,24	-0,41	0,20	G	Ш	J
Sous-Scladina	U. deningeri	6	XI	83-200-D5-487	44,06	22,43	9,54	7,68	11,43	-0,61	0,68	1,70	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	7	1A	91-41-D31-934	48,96	26,24	12,47	10,31	13,29	-0,31	-1,61	0,19	D	111	J
Scladina	U. spelaeus	8	1A	92-314-E34-?	41,84	22,08	10,18	7,38	11,24	0,05	-0,68	-0,07	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	9	1A	86-131-/-923	45,37	22,58	10,83	8,80	12,20	-0,46	0,47	0,48	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	10	1A	82-143-/-861	47,42	23,53	10,96	8,71	12,01	-0,40	-0,04	-0,18	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	11	1A	98-435-E37-875	48	24,95	10,68	9,33	12,74	-0,11	-0,93	-0,53	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	12	1A	91-78-D32-912	43,13	22,34	9,54	7,64	11,53	-0,05	0,17	1,20	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	13	1A	92-115-B34-896	49,74	25,44	12,33	9,04	12,64	0,40	-0,13	0,46	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	14	1A	92-170-/-873	43,43	21,79	11,9	7,64	11,49	-0,01	-0,19	-0,04	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	15	1A	90-73-G30-80	44,52	21,5	11,19	8,21	11,78	-0,28	0,56	0,72	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	16	1A	86-21-/-916	46,08	23,65	12,19	8,29	11,93	-0,22	0,22	0,37	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	17	1A	86-131-/-900	41,45	23,95	11,7	7,51	11,00	-0,62	1,20	-0,69	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	18	1A	95-539-F4?-941	45,31	23,37	11,16	8,34	11,92	-0,11	-0,51	-0,51	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	19	1A	87-139-127-882	45,12	22,57	-	7,88	11,84	-0,88	-2,48	1,57	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	20	1A	94-433-E37-79	43,02	21,54	-	7,23	11,14	0,08	-0,25	0,39	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	21	1A	83-108-/-116	47,7	23,37	11,78	9,34	12,57	0,17	0,23	-0,58	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	22	1A	83-152-/-860	45,79	21,03	10,98	8,78	12,32	-0,66	-0,19	0,16	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	23	1A	87-77-H26-891	46,81	23,18	10,88	9,20	12,57	0,34	1,16	0,50	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	24	1A	91-239-J30-881	46,88	23,64	11,14	8,76	12,25	-0,42	0,05	1,28	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	25	1A	92-182-Y31-898	45,39	23,2	11,07	9,06	12,43	0,62	1,81	0,40	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	26	1A	95-490-E40-893	41,9	22,02	11,01	7,77	11,52	0,03	0,14	-0,54	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	27	1B	95-435-F37-8	44,64	23,59	11,21	8,11	11,62	-0,51	-0,77	0,02	D	111	J
Scladina	U. spelaeus	28	1B	91-236-K30-4	43,45	21,62	10,34	7,29	11,30	0,45	-0,14	-1,20	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	29	1B	95-432-F37-9	44,74	24,26	10,79	8,88	12,27	-0,05	0,15	-0,03	D	III	J
Scladina	U. spelaeus	30	1B	89-111-J28-10	42,3	21,42	-	7,36	11,26	-0,28	-1,26	0,60	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	31	1B	92-49-B30-6	41,07	21,79	11,35	7,37	11,13	-0,42	-0,05	-0,32	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	32	1B	91-13-D30-22	46,8	21,9	10,29	8,19	11,99	-0,14	-0,62	1,10	D	111	J
Scladina	U. spelaeus	33	1B	92-335-X31-42	46,67	24,56	10,47	8,75	12,18	-0,46	-0,80	0,76	D	ш	٦
Scladina	U. spelaeus	34	1B	91-335-C32-7?	45,06	24,54		8,98	12,42	0,00	-1,05	-0,19	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	35	1B	94-347-W27-11	46,18	24,83	-	9,19	12,44	-0,50	-0,19	0,17	D	ш	٦
Scladina	U. spelaeus	36	1B	89-123-F29-4667	47,44	24,66	11,96	9,81	12,99	0,68	0,97	0,02	D	ш	٦
Scladina	U. spelaeus	37	1B	91-551-D29-4	39,92	20,49	9,71	6,58	10,62	-1,20	-1,33	-1,31	D	ш	٦
Scladina	U. spelaeus	38	1B	91-14-E31-8	45,24	23,03	-	8,51	12,08	-0,02	1,48	1,64	D	ш	٦
Scladina	U. spelaeus	39	1B	91-281-130-45	40,8	21,77	9,88	7,10	10,89	-0,55	-1,05	-0,34	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	40	1B	91-328-C32-4657	43,62	24,1	12,18	8,13	11,78	-0,12	-0,63	1,38	D	ш	٦
Scladina	U. spelaeus	41	1B	91-294-B32-14	47,92	22,55	-	9,20	12,79	-0,43	-1,92	0,40	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	42	1B	91-83-E32-5	43,64	22,28	10,74	7,88	11,59	-0,06	-0,67	-0,68	D	ш	٦
Scladina	U. spelaeus	43	1B	87-135-127-4656	42,31	22,41	-	7,58	11,41	0,56	0,52	0,47	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	44	1B	89-111-J28-9	44,88	23,15	11,06	9,29	12,72	0,72	0,70	0,32	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	45	1B	89-37-H28-?	45,89	22,92		8,60	12,09	0,04	0,52	-0,31	D	ш	٦
Scladina	U. spelaeus	46	1B	87-149-G25	41,48	20,48	10,34	6,74	10,67	0,10	0,63	0,98	D	111	J
Scladina	U. spelaeus	47	3	89-66-G26	46,66	21,71	10,73	8,06	11,91	1,70	-0,70	-3,40	D	III	٦
Scladina	U. spelaeus	48	3	86-33	42,57	22,11	-	7,44	11,21	2,11	-0,72	-1,91	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	49	3	89-73-G26	41,95	21,5	10,58	7,00	11,11	2,01	0,72	-0,66	G	Ш	٦
Scladina	U. spelaeus	50	3	88-92-H25	47,59	24,84	12,23	9,95	13,12	2,43	-0,77	-1,40	G	ш	٦
Scladina	U. spelaeus	51	3	82-331	43,75	22,04	10,85	7,39	11,34	-4,26	2,80	-2,07	G	ш	٦
Scladina	U. spelaeus	52	3	82-30	42,91	25,12	11,99	9,67	13,09	-4,64	0,66	-1,72	G	III	J

Tableau 5.2.6 (début) Base de données des 75 deuxièmes molaires supérieures M2/ d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (couches XIII à XI) et d'*Ursus spelaeus* de Scladina (couches 5 à 1A). Variables de taille : longueur L, largeur I, hauteur de la couronne HC (mm), aire A (cm³) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G), stades d'usure WS (de I à IX) et classes d'âge AC (Juvénile J, adulte et jeune adulte PA et vieil adulte OA).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - DEUXIÈME MOLAIRE SUPÉRIEURE M2/

Collection	Taxon	Ν	С	Labelle	L	1	нс	Α	Р	PC1	PC2	PC3	Lat	WS	AC
Scladina	U. spelaeus	53	4A	91-616-/-12	44,15	23,33	10,8	8,05	11,94	-0,30	-0,98	2,27	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	54	4A	97-129-481	43,22	22,23	11,4	8,03	11,94	0,28	-0,68	0,27	G	П	J
Scladina	U. spelaeus	55	4A	83-109-/-1933	39,72	21,27	11,4	6,88	10,72	0,24	0,99	-0,60	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	56	4A	99-80-60	46,3	23,19	11,22	8,19	11,97	0,45	-0,08	-2,02	D	111	J
Scladina	U. spelaeus	57	4A	91-606-/-1	47,91	23,97	10,96	9,38	12,76	0,54	0,80	1,38	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	58	4A	86-62-/-2184	46,09	22,82	11,6	9,18	12,50	0,20	0,43	0,21	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	59	4A	94-439-118	45,66	24,15	11,91	7,84	11,56	-0,94	-1,69	0,04	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	60	4A	95-185-299	45,03	23,55	11,04	8,41	11,92	0,23	0,58	0,01	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	61	4A	96-277-176	44,89	22,81	10,15	8,79	12,32	-0,44	-0,33	0,54	G	111	J
Scladina	U. spelaeus	62	4A	95-382-168	47,93	23,03	10,72	8,26	11,99	0,94	0,90	-0,42	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	63	4A	00-131-814-59	43,51	23,13	9,72	7,57	11,50	0,29	-0,79	-0,85	G	111	J
Scladina	U. spelaeus	64	4A	95-172-53	38,49	21,4	9,63	6,24	10,40	0,39	1,27	1,65	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	65	4A	98-190-270	38,1	19,65	11,17	6,36	10,25	0,79	1,62	-1,69	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	66	4A	95-478-111	46,47	23,86	11,05	9,52	12,84	0,31	-0,62	-0,55	G	111	J
Scladina	U. spelaeus	67	4A	98-317-376	44,04	23,99	11,17	7,74	11,48	-1,10	-0,76	-0,05	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	68	4A	96-113-95	47,15	22,3	11,04	7,96	11,91	0,46	-0,31	0,60	G	111	J
Scladina	U. spelaeus	69	4A	90-96-/-2185	43,97	22,65	-	7,52	11,44	-0,28	-0,86	-1,20	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	70	4A	98-286-277	44,69	22,92	11,62	7,69	11,51	0,19	-0,58	-0,19	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	71	4A	94-401-97	39,5	20,51	9,57	7,09	10,94	0,36	3,17	0,28	G	III	J
Scladina	U. spelaeus	72	4A	91-574-/-2	45,52	22,99	11,06	8,83	12,32	0,13	-0,86	-0,72	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	73	5	82-316-?	41,33	22,59	**********	7,60	11,18	-0,34	0,17	-0,84	D	III	J
Scladina	U. spelaeus	74	5	84-238-E16	43	22,15	9,86	7,38	11,30	-0,21	-0,31	0,91	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	75	5	82-369	43,22	22,01	9,54	6,98	11,33	0.99	0.08	0.97	G	Ш	J

Tableau 5.2.6 (suite et fin) Base de données des 75 deuxièmes molaires supérieures M2/ d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (couches XIII à XI) et d'*Ursus spelaeus* de Scladina (couches 5 à 1A). Variables de taille : longueur L, largeur I, hauteur de la couronne HC (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G), stades d'usure WS (de I à IX) et classes d'âge AC (Juvénile J, adulte et jeune adulte PA et vieil adulte OA).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - TROISIÈME MOLAIRE INFÉRIEURE M/3

Collection	Taxon	N	Courd	he Labelle	1	1	Δ	P	PC1	PC2	PC3	Lat	W/S	AC
Sous-Scladina	11 deningeri	1	XI	82-235-F6-555	26.4	18.9	3.75	7 45	0.23	-1.53	-0.44	D	IV	PA
Sous-Scladina	U deningeri	2	XII	93-249-55-442	25.5	18.8	3 91	7 58	1 13	-0.64	0.45		IX	04
Sous-Scladina	U deningeri	2	XII	93-294-D6-443	26.7	19.8	4 29	7 97	1.03	-0.85	-0.32	G	VII	PA
Sous-Scladina	U deningeri	4	XII	83-228-66-444	22 4	10.3	3 31	6.91	1.82	-1,25	-2.08	G	IV	PA
Scladina		2	10	92-449-036-767	25.7	21 5	4 50	8 23	-3.01	-3 31	0.92	D	v	ΡΔ
Scladina	U. spelaeus	5	10	01 150 522 719	23,7	20.6	5,60	0,23	0.20	1 05	2.29		, v	1
Scladina	U. speldeus	7	10	91-139-235-718	32,1	10.6	2,00	3,23	1 22	1,95	-2,20			1
Sciadina	U. spelaeus	<i>'</i>	14	92-111-7-721	25,7	19,0	2,90	7.00	-1,25	0,05	1.69		IN IN	DA
Sciadina	U. spelaeus	0	14	91-5: 5-A50-758	20,4	20.1	3,35	7,00	0,20	-0,49	1.01			FA
Sciadina	U. spelaeus	3	14	91-1/7-050-705	25,5	20,1	5,90	0 14	-0,54	-0,20	-1,01		IN IN	DA
Sciadina	U. spelaeus	10	14	95-551-641-087	27,0	10.7	4,44	0,14	-0,28	0,88	-1,63			FA
Sciadina	U. spelaeus	11	14	95-52/-F41-723	29,8	19,7	4,90	0,07	-0,87	0,30	-1,52		ini.	
Sciadina	U. spelaeus	12	14	92-112-151-755	29,2	19,5	4,00	0,51	-0,59	0,25	0,35			
Sciadina	U. spelaeus	13		93-4411-/-093	28,4	18,3	4,43	8,23	-1,46	-0,65	-0,47		111	J
Scladina	U. spelaeus	14	1A	92-407-035-706	29,1	19,1	4,22	8,12	-2,14	0,96	0,14		IV IV	PA
Scladina	U. spelaeus	15	AL	89-135-629-748	27,7	18,6	4,22	7,98	-0,94	-1,62	0,02		IV	PA
Scladina	U. spelaeus	16	1A	01-21-G36-18	27,1	17,9	3,95	1,11	0,11	-0,82	0,89		IV	PA
Scladina	U. spelaeus	17	1A	91-208-H30-726	29,1	21,2	5,01	8,64	-0,55	-0,55	0,51		IV	PA
Scladina	U. spelaeus	18	1A	91-74-E32-4170	31,6	20,6	5,57	9,19	-0,13	0,21	-0,76	D	m	1
Scladina	U. spelaeus	19	1A	82-254-/-753	30,2	19,2	4,63	8,48	0,07	-1,00	1,51	D	III	J
Scladina	U. spelaeus	20	1A	94-397-E36-729	28,9	18,2	4,21	8,05	0,94	-1,30	2,59	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	21	1A	85-143-/-740	25,9	18,5	3,66	7,41	-1,07	-0,34	0,65	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	22	1A	81-44-/-685	26,7	19,0	4,08	7,87	0,74	-1,56	0,12	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	23	1A	91-213-H30-720	31,4	21,3	5,67	9,27	0,44	1,03	1,19	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	24	1A	91-78-D32-744	27,9	19,4	4,43	8,18	-1,34	0,56	-0,53	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	25	1B	96-272-E43-25	31,1	21,1	5,29	8,93	-0,48	-0,33	0,84	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	26	1B	94-352-W27-23?	27,1	19,8	4,50	8,32	-0,74	1,36	-0,39	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	27	1B	87-90-H24-4621	29,2	20,1	4,66	8,42	-0,70	0,00	0,71	G	III	J
Scladina	U. spelaeus	28	1B	91-275-130-16	27,4	19,3	4,24	7,91	0,40	-0,51	0,65	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	29	1B	94-545-C37-14	27,6	19,0	4,41	8,11	-0,48	0,82	0,13	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	30	1B	92-351-131-6	27,6	20,5	4,47	8,06	0,34	0,26	0,37	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	31	1B	91-137-C29-8	29,5	21,0	5,13	8,81	0,70	0,82	1,08	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	32	1B	95-66-E39-23	31,0	21,5	5,37	9,15	-0,67	-0,21	1,74	G	VII	PA
Scladina	U. spelaeus	33	1B	90-201-E30-29	29,9	20,1	4,73	8,46	-0,45	-0,11	0,84	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	34	1B	91-233-C31-23	29,2	20,1	4,60	8,34	-1,01	1,75	0,67	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	35	1B	94-114-D35-3	27,6	19,1	4,22	8,04	-0,68	0,57	0,61	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	36	1B	91-235-K30-13	27,7	18,9	4,35	8,12	-0,38	-0,12	0,82	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	37	1B	93-343-C35-5	23,4	19,0	3,55	7,25	0,33	-0,22	-1,74	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	38	1B	90-50-K29-8	30,5	22,2	5,19	8,78	0,31	-0,29	1,25	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	39	1B	91-265-130-35	27,0	20,3	4,73	8,40	0,17	1,76	0,06	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	40	1B	91-370-C33-?	26,6	17,4	3,69	7,46	-0,62	-1,19	0,11	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	41	1B	91-15-E30-3	28,7	20,5	5,14	8,74	-0,43	-0,19	-1,04	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	42	1B	94-377-W28-6	26,3	17,9	3,92	7,73	-0,16	-0,03	-0,41	G	V	PA
Scladina	U. spelaeus	43	1B	91-242-J31-4	28,2	19,6	4,46	8,18	-0,87	0,02	-0,69	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	44	1B	98-228-E39-31	27,9	20,1	4,58	8,26	-0,16	0,84	-0,62	G	111	J
Scladina	U. spelaeus	45	3	86-96	29,1	19,8	4,47	8,19	-0,73	0,07	-0,90	D	V	PA
Scladina	U. spelaeus	46	3	88-59	24,9	19,3	3,77	7,47	0,87	0,79	-0,40	G	III	J
Scladina	U. spelaeus	47	3	80-99	26,5	18,7	3,86	7,68	-0,39	0,97	-0,52	G	VII	PA
Scladina	U. spelaeus	48	3	82-331	28,7	18,7	4,32	8,14	-1,70	0,45	-0,24	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	49	3	88-92-H25	27,0	19,8	4,22	7,88	0,10	-0,50	-0,60	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	50	4A	91-620-/-5	24,1	17,2	3,48	7,23	0,37	0,65	0,04	G	V	PA
Scladina	U. spelaeus	51	4A	93-296-/-1	25,6	18,7	3,75	7,50	1,35	-0,43	1,03	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	52	4A	83-300-/-2174	25,1	18,5	3,70	7,44	0,55	-0,54	0,14	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	53	4A	95-335-/-7	23,8	20,3	3,63	7,30	1,36	-1,68	-1,78	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	54	4A	98-326-7	23,4	18,3	3,48	7,31	1,84	0,29	-0,16	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	55	4A	90-95-/-3175	25.4	18.9	3,87	7,56	0,23	1,27	-0,56	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	56	4A	91-604-/-2	26,1	19,2	3,95	7,71	0,58	1,54	1,52	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	57	4A	90-37-/-2	26,7	19,6	4,32	8,01	0,30	-0,74	-0,99	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	58	4A	98-286-258	27,8	18,3	4,14	7,94	-0,29	-0,43	-0,50	G	111	J
Scladina	U. spelaeus	59	4A	95-220-/-1	28.3	19.3	4,47	8,25	-0,69	1,42	1,39	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	60	4A	83-260-/-2178	25.6	20.0	4.52	8.24	-1.40	1.80	-0.96	G	ш	J

Tableau 5.2.7 (début) Base de données des 75 troisièmes molaires inférieures M/3 d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (couches XII à XI) et d'*Ursus spelaeus* de Scladina (couches 5 à 1A). Variables de taille : longueur L, largeur I (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G), stades d'usure WS (de I à IX) et classes d'âge AC (Juvénile J, adulte et jeune adulte PA et vieil adulte OA).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - TROISIÈME MOLAIRE INFÉRIEURE M/3

Collection	Taxon	Ν	Couche	Labelle	L	1	Α	Ρ	PC1	PC2	PC3	Lat	ws	AC
Scladina	U. spelaeus	61	4A	92-6-/-13	25,4	19,6	4,11	7,80	0,71	0,82	0,12	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	62	4A	92-26-/-9	30,0	20,1	4,71	8,51	-0,37	-0,06	1,25	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	63	4A	94-156-427-4	27,3	21,5	4,72	8,40	1,64	1,22	1,46	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	64	4A	95-386-79	25,6	18,8	3,93	7,59	1,31	-0,12	0,45	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	65	4A	90-104-/-12	21,7	15,3	2,79	6,50	0,23	1,52	0,71	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	66	4A	90-118-1-2169	23,1	17,1	3,31	7,01	-0,47	0,88	-1,05	G	v	PA
Scladina	U. spelaeus	67	4A	91-616-/-10	26,8	20,3	4,24	7,91	2,21	-0,22	1,04	G	v	PA
Scladina	U. spelaeus	68	4A	90-121-/-2166	26,5	19,5	4,15	7,81	0,54	-0,17	-0,77	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	69	4A	90-107-/-2181	25,6	19,1	3,88	7,58	1,25	0,49	1,52	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	70	5	84-112-E11	24,4	16,5	3,24	7,07	0,01	-1,45	0,17	D	VI	PA
Scladina	U. spelaeus	71	5	83-82-E13	26,0	20,1	4,15	7,83	1,12	-1,34	-0,30	D	VII	PA
Scladina	U. spelaeus	72	5	?-E15	26,4	21,5	4,68	8,28	1,00	-1,15	-1,73	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	73	5	?-F19-45	27,6	20,4	4,42	8,03	0,25	-0,46	-0,72	D	VIII	OA
Scladina	U. spelaeus	74	5	84-28-F22	28,5	21,3	4,85	8,41	0,56	-0,98	-0,31	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	75	5	83-100-E12	24,1	19,3	4,05	7,67	1,25	1,08	-0,38	G	IV	PA

Tableau 5.2.7 (suite et fin) Base de données des 75 troisièmes molaires inférieures M/3 d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (couches XII à XI) et d'*Ursus spelaeus* de Scladina (couches 5 à 1A). Variables de taille : longueur L, largeur I (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G), stades d'usure WS (de I à IX) et classes d'âge AC (Juvénile J, adulte et jeune adulte PA et vieil adulte OA).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE INFÉRIEURE P/4

Collection	Taxon	N	Couche	Labelle	L	1	HC	Α	Ρ	PC1	PC2	PC3	Lat	WS	AC
Sous-Scladina	U. arctos	1	1A	4322	16,5	9,5	10,7	1,27	4,44	-0,73	1,61	0,30	G	Ш	J
Sous-Scladina	U. deningeri	2	XI	84-13-F4-567	14,3	9,2	10,5	1,13	4,13	-0,74	-0,05	0,27	D	Ш	J
Sous-Scladina	U. deningeri	3	XII	83-228-F6-511	13,9	10,0		1,08	4,02	-0,55	-1,91	1,39	D	Ш	J
Sous-Scladina	U. deningeri	4	XII-XIII	84-15-F4-510	17,2	10,7		1,40	4,67	-0,94	0,78	-0,44	D	IV	PA
Sous-Scladina	U. deningeri	5	XI	82-235-F6-566	13,6	8,5	•	0,96	3,84	-0,45	1,91	0,24	G	IV	PA
Sous-Scladina	U. deningeri	6	XI	82-235-F6-565	14,3	8,5		0,99	3,97	-0,97	1,70	-1,73	G	ш	J
Sous-Scladina	U. deningeri	7	XII	93-249-E5-608	15,5	9,6	10,7	1,21	4,28	-0,36	0,76	-0,05	G	III	J
Sous-Scladina	U. deningeri	8	XII	93-254-E4-513	15,9	10,1	-	1,32	4,47	-1,59	0,43	0,22	G	v	PA
Scladina	U. spelaeus	9	1A	00-95-G32-37	14,9	9,6	10,2	1,23	4,34	-0,02	0,37	-0,85	D	ш	٦
Scladina	U. spelaeus	10	1A	95-17-F36-153	17,5	13,2		1,97	5,39	-0,31	-1,47	0,34	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	11	1A	95-29-E38-127	14,8	10,2		1,26	4,36	0,56	-0,66	-0,79	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	12	1A	87-146-H26-87	16,2	11,2	10,8	1,55	4,87	-1,30	-1,26	0,91	D	ш	1
Scladina	U. spelaeus	13	1A	82-352-/-155	15,7	11,2	9,3	1,50	4,77	0,57	-1,08	-0,37	D	ш	L
Scladina	U. spelaeus	14	1A	81-59-/-19	14,9	11,4	10,0	1,42	4,57	-0,23	-0,77	0,10	D	ш	1
Scladina	U. spelaeus	15	1A	88-81-129-19	14,8	10,4	-	1,39	4,65	0,06	-0,30	-0,18	D	ш	1
Scladina	U. spelaeus	16	1A	87-I138-G25-121	15,2	11,1		1,46	4,61	-0,67	-0,48	0,84	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	17	1A	85-159-/-140	17,0	11,7	11,6	1,60	4,97	2,05	0,73	0,71	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	18	1A	87-29-126-114	14,2	9,8		1,24	4,32	-0,06	-0,72	-0,05	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	19	1A	91-165-E33-154	16,3	10,7		1,49	4,74	-0,64	0,58	0,15	D	Ш	J
Sciadina	U. spelaeus	20	1A	95-454-F38-151	17,6	12,1		1,87	5,32	-0,52	-1,12	0,27	D	v	J
Scladina	U. spelaeus	21	14	91-?-F32-135	18.8	13.4	-	2.21	5.76	-0.17	0.00	1.33	G	ш	J
Scladina	II spelaeus	22	10	95-219-F36-142	14.9	9.9		1 33	4 50	0.78	0.94	-0.14	D	IV	PΔ
Scladina	U. speldeus	22	1.	82.204 / 22	19.7	11 7	11.4	1 70	5 20	0.77	0.22	0.15			1
Scladina	0. spelaeus	23	AL	82-294-7-25	10,7	11,/	11,4	1,79	3,29	0,77	1.05	-0,15			1
Scladina	U. spelaeus	24	1A	83-63-?-149	14,9	10,8		1,30	4,38	-0,02	-1,05	-1,08			
Scladina	U. spelaeus	25	1A	81-4-/-6	14,7	11,0	10,6	1,33	4,46	2,16	-0,38	0,52	D	ш	1
Scladina	U. spelaeus	26	1A	87-69-H26-9	14,3	11,1	-	1,37	4,46	0,39	-0,86	1,42	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	27	1A	89-90-128-73?	15,0	12,8	•	1,31	4,40	0,45	-0,14	-0,77	D	ш	٦
Scladina	U. spelaeus	28	1A	92-337-D35-147	17,1	11,1	-	1,68	5,06	-0,47	-0,04	-0,94	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	29	1B	91-400-125-3	15,5	9,9	9,9	1,26	4,43	-1,15	-0,57	0,45	D	Ш	J
Sciadina	U. spelaeus	30	1B	91-332-K30-8	17.6	13.4	12.7	1.99	5,43	1,28	-1,79	0,17	D	ш	J
Sciadina	II snelaeus	31	18	91-233-C31-315	15.2	10.5	10.6	1.29	4.46	0.07	-0.18	0.08	D	ш	1
Scladina	U. spelaeus	22	10	91 726 820 7	17.6	11.0	10.2	1 40	4 71	-0.80	0.46	0.17			1
Scladina	U. spelaeus	32	10	91-230-K30-2	17,0	11,0	10,5	1,49	4,/1	0,00	0,40	0,26			÷.
Scladina	U. spelaeus	33	18	93-126-D31-79	15,2	10,2	10,6	1,32	4,47	0,54	0,25	0,36	D	ш	1
Scladina	U. spelaeus	34	1B	91-224-G30-6	13,8	10,2	9,7	1,16	4,15	0,55	-0,42	1,06	D	ш	1
Scladina	U. spelaeus	35	1B	93-147-E31-2	13,0	10,5	-	1,14	4,06	1,32	-2,03	0,06	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	36	1B	91-269-?-4	16,0	11,3		1,46	4,68	0,22	-1,34	-1,65	D	Ш	٦
Scladina	U. spelaeus	37	1B	93-230-?-4	15,0	10,4	10,3	1,28	4,39	-0,23	-0,03	-0,02	D	11	J
Scladina	U. spelaeus	38	1B	93-33-Y30-1	17,9	12,1		1,67	5,04	-0,36	-0,49	-0,33	D	Ш	J
Seledina	U. spelaeus	39	1B	91-42-D31-55	17.1	12.0		1.70	4.99	-0.61	-0,32	2,12	D	IV	PA
Sciadina	11 spelaeus	40	18	91-233-C31-25	15.6	10.2	10.9	1 35	4.53	-0.94	-0.23	-1.55		ш	1
Scladina	U spelaeus	40	18	92-360-131-42	18 1	11.9	10,5	1 71	5.09	-0.72	1 38	1.97			Ĩ
Scladina	U. speldeds	41	10	01 02 522 1	17.7	12.0		1.05	5,05	1 57	0.21	0.23			÷.
Scladina	U. speideus	42	18	91-92-632-1	15.2	12,0		1,05	5,50	1,57	2.44	0,23			ļ.,
Scladina	U. spelaeus	43	18	95-77-E39-5	15,3	12,0		1,50	4,/1	-0,23	-2,44	0,33		m	1
Scladina	U. spelaeus	44	1B	94-29-X29-2	16,4	11,2	12,0	1,62	5,00	0,78	0,31	0,11	D	ш	1
Scladina	U. spelaeus	45	1B	89-51-F28-4566	16,7	11,3	11,1	1,57	4,88	0,69	2,15	1,93	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	46	1B	92-492-L30-7	13,8	8,4	-	0,86	3,67	-0,94	1,05	-2,35	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	47	1B	91-331-C32-7	16,2	10,8	9,4	1,38	4,62	1,87	0,75	-0,93	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	48	3	88-59-H25	16,8	10,4	+	1,44	4,69	1,56	-0,39	-0,79	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	49	3	89-68-83	16,9	12,7	11,4	1,26	4,38	-0,23	-0,99	-1,02	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	50	3	86-59	14,3	9,6	:*:	1,66	4,98	1,28	0,41	1,07	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	51	3	82-331	15,1	9,4		1,14	4,17	-0,45	1,28	0,16	D	VII	PA
Scladina	U. spelaeus	52	3	86-110	15,3	9,6		1,21	4,30	-0,44	-0,19	-1,10	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	53	3	86-61	15,9	10,4		1,42	4,66	-0,47	0,64	-0,62	G	VII	PA
Scladina	U. spelaeus	54	3	86-99	15,8	10,8		1,41	4,63	-0,18	1,65	1,64	G	VI	PA
Scladina	U. spelaeus	55	4A	90-125-/-2	14,5	10,3	10,5	1,25	4,35	1,75	0,39	0,97	D	Ш	1
Scladina	U. spelaeus	56	4A	90-98-/-6	12,9	9,5	8,8	0,97	3,82	-0,66	-2,32	-0,55	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	57	4A	94-232-502	16,9	12,4	10,4	1,61	4,90	-0,46	-1,86	0,37	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	58	4A	98-268-661	14,4	10,4	11,1	1,17	4,15	1,05	-0,41	-0,09	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	59	4A	86-113-/-2139	15,8	11,3	11,6	1,40	4,55	1,66	-0,48	-0,49	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	60	4A	91-540-/-10	16,6	10,5	11,1	1,52	4,83	-1,06	0,39	0,08	D	III	1

Tableau 5.2.8 (début) Base de données des 85 quatrièmes prémolaires inférieures P/4 d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (couches XII-XIII à XI) et d'*Ursus spelaeus* et d'*Ursus arctos* de Scladina (couches 5 à 1A). Variables de taille : longueur L, largeur I, hauteur de la couronne HC (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G), stades d'usure WS (de I à IX) et classes d'âge AC (Juvénile J, adulte et jeune adulte PA et vieil adulte OA).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE INFÉRIEURE P/4

Collection	Taxon	Ν	с	Labelle	L	I.	нс	А	Ρ	PC1	PC2	PC3	Lat	ws	AC
Scladina	U. spelaeus	61	4A	91-493-/-2	15,7	11,1	10,6	1,39	4,63	-1,45	-1,38	1,47	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	62	4A	98-281-/-3	14,0	10,3	10,5	1,29	4,43	2,13	0,49	1,63	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	63	4A	98-295-292-2138	17,1	11,1	11,6	1,66	5,05	-1,76	0,21	1,05	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	64	4A	94-156-419	17,6	12,0	11,6	1,69	5,12	-1,11	-0,72	0,44	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	65	4A	93-115-187	17,1	11,7	13,0	1,77	5,21	-1,12	-0,45	0,91	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	66	4A	98-323-409	15,7	10,2	10,7	1,28	4,42	-0,37	0,44	-1,04	D	111	J
Scladina	U. spelaeus	67	4A	94-255-/-2	12,1	8,7	9,3	0,81	3,51	0,35	-0,14	-1,21	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	68	4A	91-594-/-4	16,0	10,7	12,1	1,48	4,73	0,04	0,64	0,70	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	69	4A	95-375-107-3	15,7	10,9	11,2	1,48	4,75	2,06	-0,47	-0,59	D	III	J
Scladina	U. spelaeus	70	4A	93-93-/-2	17,0	11,3	11,5	1,61	4,98	1,50	0,93	-0,33	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	71	4A	97-71-486	17,4	11,2	11,6	1,67	5,11	-1,03	0,41	2,30	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	72	4A	95-185-301	15,6	8,8	-	1,21	4,41	-1,56	1,60	-0,64	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	73	4A	00-131-814-50	15,6	9,5	10,2	1,21	4,39	-1,15	1,31	-0,48	D	111	J
Scladina	U. spelaeus	74	4A	96-98-121	14,9	10,1	10,2	1,21	4,28	-0,43	-0,06	-0,02	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	75	5	85-176-F20	15,5	9,8	-	1,25	4,35	1,12	1,84	0,25	D	VI	PA
Scladina	U. spelaeus	76	5	83-362	13,2	9,1	-	0,98	3,85	-0,65	0,35	0,47	D	v	PA
Scladina	U. spelaeus	77	5	85-198-G18	13,8	10,1		1,09	4,07	-0,02	0,30	-2,20	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	78	5	89-44	14,2	9,5	10,2	1,17	4,19	0,85	1,36	-1,07	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	79	5	85-483-G17	13,8	8,7	-	1,02	3,95	-0,65	0,75	0,64	G	VI	PA
Scladina	U. spelaeus	80	5	?-E14-138	13,4	9,2	9,2	1,00	3,93	0,54	0,32	-2,41	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	81	5	83-160-G14	13,9	9,6		1,02	3,91	1,90	0,33	0,06	G	VII	PA
Scladina	U. spelaeus	82	5	?-D15-5	15,2	9,1	9,5	1,08	4,09	-1,14	0,19	-1,25	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	83	5	86-28-H17	14,6	10,4	1	1,22	4,26	-0,57	-1,41	-1,10	D	VII	PA
Scladina	U. spelaeus	84	5	86-36-H12	12,9	8,5		0,86	3,62	-0,52	0,48	-1,42	G	VI	PA
Scladina	U. spelaeus	85	5	85-483-G11	13.0	9.2	9.5	1.03	3.90	1.29	0.09	0.50	G	111	J

Tableau 5.2.8 (suite et fin) Base de données des 85 quatrièmes prémolaires inférieures P/4 d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (couches XII-XIII à XI) et d'*Ursus spelaeus* et d'*Ursus arctos* de Scladina (couches 5 à 1A). Variables de taille : longueur L, largeur I, hauteur de la couronne HC (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G), stades d'usure WS (de I à IX) et classes d'âge AC (Juvénile J, adulte et jeune adulte PA et vieil adulte OA).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE SUPÉRIEURE P4/

Collection	Taxon	N	Couche	Labelle	L	1	HC	Α	Ρ	PC1	PC2	PC3	Lat	WS	AC
Sous-Scladina	U. deningeri	1	X	93-231-E3-508	19,2	14,5		2,13	5,65	1,83	-0,94	-1,39	D	111	J
Sous-Scladina	U. deningeri	2	XIII	93-324-D5-505	19,3	14,5	-	2,29	5,93	1,31	1,17	-0,91	D	v	PA
Sous-Scladina	U. deningeri	3	XI	82-235-F6-552	16,3	11,5	10,8	1,40	4,71	-0,17	-0,34	0,33	D	ш	J
Sous-Scladina	U. deninaeri	4	XII	83-228-F6-499	18.2	13.7		1.92	5.48	1,36	-0,92	0,06	D	ш	J
Sous-Scladina	U. deninaeri	5	XII	83-228-F6-506	19.3	14.7	-	2.24	5.87	2.42	-0.80	-2.26	D	VI	PA
Sous-Scladina	U. deninaeri	6	XII	93-292-D6-500	18.7	14.1	11.7	1.96	5.55	1.05	-1.20	0.99	D		1
Sous-Scladina	U. deningeri	7	XII	93-247-E5-502	18.8	14.3		2.08	5.68	1.58	-0.16	-0.03	D	IV	PA
Sous-Scladina	U deningeri	8	VIII	82-84-66-498	19.1	13.4		1.90	5.45	0.05	-0.23	0.26	6	V	PA
Sous-Scladina	U deningeri	9	YII	93-522-65-507	18.4	13.1	1925	1 89	5 32	0.41	-1 17	-1.01	D	v	PA
Sous-Scladina	U deningeri	10	XIV	93-337-D6-503	18.7	14.0	11.6	1.96	5 48	0.49	0.20	0.00	G		
Scladina	U spelaeus	11	10	91-322-031-99	10,7	17.8	12.1	1 01	5 5 2	0.05	-0.27	1 32	<u>с</u>		
Scladina	U. spelaeus	12	10	91-522-451-55	21.0	14.7	12,1	2,50	6.20	0,00	-0.25	0.92	D		
Scladina	U. spelaeus	12	14	01 50 / 00	21,9	14,7	12,9	2,50	6.25	1.02	-0,25	0,52	0		
Sciadina	U. spelaeus	14		02 459 626 156	10.7	14,2	15,7	2,50	0,20	0.56	0.25	0,02	0		
Sciadina	U. spelaeus	15		92-458-030-156	10,7	13,1		2,04	5,08	-0,50	1.24	0,09	0		
Sciadina	U. speiaeus	15		89-12-G28-8	18,1	12,1	11,4	1,62	4,98	-0,24	1,54	0,21	D		
Sciadina	U. spelaeus	10	A	89-124-/-10	18,7	13,5	10,9	1,89	5,33	0,35	-0,40	-0,55	D		
Scladina	U. spelaeus	1/	1A	86-132-/-?33	20,8	14,6	12,1	2,30	5,99	0,78	-0,81	0,26	D		1
Scladina	U. spelaeus	18	1A	92-181-H31-16	19,7	14,4	12,8	2,17	5,80	0,63	-1,13	0,58	D	m	J
Scladina	U. spelaeus	19	1A	91-173-E33-158	20,3	15,7		2,54	6,27	0,32	-2,00	-1,32	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	20	1A	86-118-/-76	21,3	14,7	13,0	2,31	6,00	0,37	0,61	1,78	D	III	J
Scladina	U. spelaeus	21	1A	83-289-/-163	19,9	13,3	12,6	2,05	5,68	-0,36	-0,72	1,20	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	22	1A	95-431-?37-110	19,4	11,9	11,8	1,80	5,40	-2,53	0,14	0,25	D	111	J
Scladina	U. spelaeus	23	1A	79-213-/-178	21,9	16,2	047	2,75	6,54	0,55	-1,05	-0,29	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	24	1A	91-70-E32-177	21,9	17,9	-	2,55	6,37	-0,91	-1,23	0,38	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	25	1A	?-169-E33-75	21,0	15,2	14,3	2,38	6,04	0,82	-0,27	0,37	D	11	L
Scladina	U. spelaeus	26	1A	89-122-H29-14	19,7	14,5	12,0	2,30	5,91	0,49	-0,14	-1,24	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	27	1A	94-501-F35-175	21,2	13,7		2,30	6,06	-0,33	0,62	0,61	D	III	J
Scladina	U. spelaeus	28	1A	89-29-130-20	19,3	12,9		1,98	5,61	-1,56	-0,73	0,16	D	111	J
Scladina	U. spelaeus	29	1A	88-30-G26-183	21,1	14,5		2,52	6,26	-0,06	-0,15	0,34	D	III	J
Scladina	U. spelaeus	30	1A	95-491-F40-7	21,3	15,4	13,6	2,48	6,13	0,83	0,15	-0,36	D	111	J
Scladina	U. spelaeus	31	1B	91-217-G30-10	21,1	13,9	12,4	2,28	5,98	-0,78	-0,29	0,35	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	32	1B	94-545-C37-15	20,9	14,9	13,3	2,39	6,06	0,10	-0,04	0,42	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	33	1B	92-316-E34-11	19,9	13,6		2,13	5,82	0,12	0,20	0,65	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	34	1B	98-244-E37-116	18,9	12,3	12,1	1,79	5,30	-1,87	1,45	-0,10	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	35	1B	93-341-B33-6?	20,7	14,0	(1000) (100)	2,28	5,97	-0,84	0,52	0,40	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	36	18	94-502-D37-6?	16,3	11,4	10,1	1,64	5,05	1,03	0,04	0,74	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	37	1B	92-268-M31-4	19.2	13,4	12.5	2.28	5.99	-0,56	-1,29	0,13	D	111	1
Scladina	U spelaeus	38	18	93-2-X30-7	20.8	14.7	13.1	2.73	6.50	0.67	1.63	-0.46	D	111	1
Scladina	II spelaeus	39	18	91-241-C31-16	17.9	12.0	10.2	1 94	5 57	-0.17	0.06	1.18	D	111	1
Scladina	U spelaeus	40	18	99-352-W/23-27	19.5	12.5	11.2	2 20	5.85	-0.67	-0.03	0.35	D		1
Scladina	II spelaeus	41	18	89-45-H28-150	19.6	14 1	11 7	2 38	6.06	-0.31	-0.17	-2.42	D		i.
Scladina	U spelaeus	42	10	01-202-127-52	19.0	11.0	11.4	1 76	5 21	-1.93	-1 10	-1.09	D		1
Scladina	U. spelaeus	43	10	92-345-025-5	20.1	12.2	11,4	2.26	5.05	-1.08	1 72	-0.38	D		
Scladina	U spelaeus	40	10	91,220 H20 62	10,1	11.0	11,5	1 05	5,55	-0.22	1.85	-0.29	D		
Sciadina	U. spelaeus	44	10	91-250-050-01	10,5	12.4	10.6	1,95	5,40	1 71	1,05	-0,29	0		
Sciadina	U. spelaeus	45	10	92-337-331-04	19,0	13,4	10,0	2,25	5,00	0.69	0,07	0,07	0		,
Sciadina	U. spelaeus	40	10	94-547-0027-14	10,4	13,5	10,7	2,17	5,61	0,00	-0,72	2.06	0		
Sciadina	U. spelaeus	4/	18	95-134-037-4	20,8	13,5	11,3	2,39	6,19	-0,12	-0,86	2,06	D		,
Scladina	U. spelaeus	48	18	90-50-K29-12	19,7	11,9	11,3	2,02	5,76	-1,00	0,34	2,20	D		1
Scladina	U. spelaeus	49	18	91-49-B30-7	19,1	12,9	100	2,03	5,59	-1,04	1,43	-0,52	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	50	18	90-87-L29-18	21,3	15,4	14,4	2,41	6,05	1,43	0,28	-0,10	D		<u>1</u>
Scladina	U. spelaeus	51	3	83-88	19,2	13,4	14	2,17	5,78	0,09	2,55	-0,94	D	III	1
Scladina	U. spelaeus	52	3	82-331	19,8	13,7	13,5	1,97	5,61	0,41	0,67	1,95	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	53	3	89-100-F26	17,9	12,4	11,5	1,67	5,13	-1,61	-1,82	-0,73	D	111	J
Scladina	U. spelaeus	54	3	88-61	20,1	12,8	12,1	1,97	5,60	-0,79	0,62	0,77	D	ш	L
Scladina	U. spelaeus	55	3	88-49-H25	19,1	12,2	•	1,85	5,38	0,69	1,32	0,33	D	VI	PA
Scladina	U. spelaeus	56	3	86-61	21,1	15,2	10	2,56	6,42	-0,78	-0,37	0,03	D	v	PA
Scladina	U. spelaeus	57	3	82-17	20,7	14,4	-	2,22	5,92	-1,00	-0,88	0,96	G	IX	OA
Scladina	U. spelaeus	58	3	86-25	20,1	14,7	•	2,26	5,94	0,03	-1,53	-1,08	G	VII	PA
Scladina	U. spelaeus	59	3	82-230	18,8	13,4	10,7	1,88	5,44	0,42	0,42	0,97	G	111	J
Scladina	U. spelaeus	60	3	88-20-H23	19,8	13,9	12,4	2,04	5,66	-0,26	0,66	0,46	G	10	J

Tableau 5.2.9 (début) Base de données des 88 quatrièmes prémolaires supérieures P4/d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (couches VIII à XIV) et d'*Ursus spelaeus* de Scladina (couches 5 à 1A). Variables de taille : longueur L, largeur I, hauteur de la couronne HC (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G), stades d'usure WS (de I à IX) et classes d'âge AC (Juvénile J, adulte et jeune adulte PA et vieil adulte OA).

5.2 – Variabilité au sein de la lignée spéléenne : collections de Scladina et Sous-Scladina

COLLECTIONS DE SOUS-SCLADINA ET SCLADINA - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE SUPÉRIEURE P4/

Collection	Taxon	N	Couche	e Labelle	L	1	нс	А	Р	PC1	PC2	PC3	Lat	ws	AC
Scladina	U. spelaeus	61	3	89-20-G25	21,0	14,0	12,3	2,07	5,69	0,18	0,56	1,35	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	62	3	88-7-H24	20,3	13,9	12,7	1,94	5,54	-1,21	-1,97	-2,90	G	ш	J
Scladina	U. spelaeus	63	3	80-28-H27	18,0	11,9	12,2	1,74	5,19	-1,59	0,48	-1,14	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	64	3	83-87	19,8	13,2	-	2,07	5,74	-0,69	1,40	0,83	G	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	65	4A :	83-109-/-2184	19,9	14,2	-	2,23	5,91	-0,88	-0,14	-0,87	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	66	4A	95-177-81	20,8	14,7	13,3	2,31	5,95	0,83	-0,31	-0,07	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	67	4A	97-48-173	20,8	13,9	12,9	2,22	5,90	0,43	1,94	0,25	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	68	4A	97-113-355	20,2	14,8	13,1	2,21	5,86	1,38	0,78	0,72	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	69	4A	90-107-/-3	20,7	13,8	12,8	2,12	5,83	-1,00	0,32	0,45	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	70	4A	86-111-/-3	18,5	13,3	13,1	1,81	5,27	-0,24	0,15	-1,23	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	71	4A	93-192-194-5	20,5	14,4	13,7	2,27	5,88	-0,69	1,54	-1,46	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	72	4A	95-388-88-2	19,1	14,0		1,96	5,54	1,12	0,16	-0,29	D	IV	PA
Scladina	U. spelaeus	73	4A (00-102-759-13	21,3	13,6	13,0	2,16	5,94	-1,25	-1,40	1,08	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	74	4A	96-277-175	18,9	13,2	12,1	1,80	5,35	-0,60	-0,38	0,85	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	75	4A	92-18-/-4	19,2	12,5	12,1	1,88	5,34	-1,20	1,67	-2,19	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	76	4A	98-340-430	16,2	10,6	9,2	1,29	4,57	-1,21	-0,94	0,86	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	77	4A	97-139-536-1	20,5	15,0	13,9	2,42	6,11	1,30	0,52	-0,11	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	78	4A	83-125-/-2185	18,5	13,6	11,1	1,78	5,28	0,75	-1,73	-1,20	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	79	4A	97-65-243-2	16,7	12,0	11,7	1,51	4,80	-0,21	-1,08	-0,63	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	80	4A	01-46-14-33	17,1	12,0	11,1	1,55	4,94	0,24	0,18	0,20	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	81	4A	92-5-/-4	20,7	15,1	13,5	2,42	6,06	1,32	0,90	-1,21	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	82	4A	96-277-160	20,6	15,0		2,33	5,94	1,34	1,81	-1,18	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	83	4A	93-77-118	21,3	15,0	13,8	2,49	6,17	0,14	1,13	-0,99	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	84	4A	95-166-234-1	20,9	14,6	13,9	2,28	5,95	-1,28	-0,32	-1,14	G	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	85	5	82-97	19,0	13,8	11,9	1,85	5,34	0,72	-1,27	0,34	D	Ш	J
Scladina	U. spelaeus	86	5	82-155	17,8	13,0		1,69	5,21	2,27	-1,21	1,44	D	-	-
Scladina	U. spelaeus	87	5	85-212-F13	17,3	12,1	10,6	1,54	4,93	-0,96	0,36	0,00	D	ш	J
Scladina	U. spelaeus	88	5	85-163-H21	18,3	13.0	-	1,79	5,29	0,67	0,73	-0,32	G	v	PA

Tableau 5.2.9 (suite et fin) Base de données des 88 quatrièmes prémolaires supérieures P4/d'*Ursus deningeri* de Sous-Scladina (couches VIII à XIV) et d'*Ursus spelaeus* de Scladina (couches 5 à 1A). Variables de taille : longueur L, largeur I, hauteur de la couronne HC (mm), aire A (cm^2) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G), stades d'usure WS (de I à IX) et classes d'âge AC (Juvénile J, adulte et jeune adulte PA et vieil adulte OA).

5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels

	Taxon		_	Distribution géogra	phique	Préférences alimentair		
Panda géant	Ailuropoda melanoleuca (DAVID, 1869)			Asie Centrale	AC	Folivore	Fo	
Ours à lunettes	Tremarctos ornatus (CUVIER, 1825)			Amérique du Sud	AmS	Végétarien/Omnivore	v	
Ours lippu	Melursus ursinus (SHAW, 1791)			Sous-continent indien	1	Insectivore/Frugivore	I/Fr	
Ours malais	Helarctos malayanus (RAFFLES, 1821)			Asie du Sud-est	ASE	Végétarien/Insectivore	V/I	
Ours noir asiatique	Ursus thibetanus CUVIER, 1823	1		Asie Centrale	AC	Omnivore/Végétarien	0	
Ours noir américain	Ursus americanus (PALLAS, 1780)			Amérique du Nord	AmN	Omnivore	0	
Ours polaire	Ursus maritimus (PHIPPS, 1774)			Régions circumpolaires (Amérique/Eurasie)	С	Carnivore/Piscivore	C/P	
Ours brun européen	Ursus arctos arctos LINNAEUS, 1758	sns.	s	Europe	E	Omnivore	0	
Grizzly	Ursus arctos horribilis ORD, 1815	5	arcto	Amérique du Nord	AmN	Omnivore/Piscivore	0	
Ours brun Est-sibérien	Ursus arctos collaris CUVIER & GEOFFROY, 1824		sns.	Asie Nord-orientale	ANO	Omnivore/Carnivore	0	
Ours brun de Syrie	Ursus arctos syriacus HEMPRICH & EHRENBERG, 1828	3	5	Asie occidentale	AO	Omnivore	0	

Tableau 5.3.1 Distribution géographique et préférences alimentaires des taxa étudiés



5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels

URSIDÉS ACTUELS - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

	Δ		LL						Id						lm				Р						
	Таха	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	cv
	U. arctos ssp.	8	23,5	21,4	26,1	2,0	8,3	8	11,5	9,5	12,9	1,2	10,8	8	9,4	7,8	10,6	1,1	11,3	8	6,35	5,56	7,08	0,64	10,00
PÈC	U. arctos syriacus	4	20,4	18,9	21,8	1,6	7,8	4	9,7	8,8	10,3	0,8	7,8	4	8,1	7,5	8,6	0,5	6,0	4	5,37	5,08	5,57	0,24	4,42
S-ES	U. arctos collaris	2	21,1	20,5	21,7	0,8	3,9	2	9,2	9,2	9,3	0,1	0,7	2	8,1	8,1	8,2	0,0	0,3	2	5,53	5,52	5,55	0,02	0,37
Sou	U. arctos horribilis	6	24,5	21,9	26,9	2,2	8,9	6	12,1	11,2	13,2	0,8	6,6	6	9,8	8,3	11,0	1,2	11,8	6	6,77	6,07	7,65	0,62	9,21
	U. arctos arctos	1	22,5	22,5	22,5	-	-	1	10,5	10,5	10,5	-	-	1	8,7	8,7	8,7	-	-	1	5,90	5,90	5,90	-	-
	U. arctos	21	22,9	18,9	26,9	2,3	10,2	21	11,1	8,8	13,2	1,4	12,7	21	9,1	7,5	11,0	1,1	12,3	21	6,18	5,08	7,65	0,73	11,87
ж	U. maritimus	4	19,9	19,3	21,0	0,8	3,8	4	8,5	8,2	9,0	0,4	4,4	4	7,4	7,3	7,7	0,2	2,3	4	5,17	4,98	5,40	0,18	3,39
SPÈC	U. americanus	4	20,3	19,0	23,8	2,3	11,4	4	9,4	8,6	11,1	1,1	12,2	4	7,6	6,9	9,3	1,2	15,6	4	5,26	4,89	6,12	0,58	11,08
Ξ.	U. thibetanus	5	20,8	20,4	21,4	0,4	1,9	5	9,0	8,8	9,4	0,3	3,1	5	7,6	7,2	8,2	0,4	5,1	5	5,42	5,30	5,64	0,14	2,50
	Ursus	34	22,0	18,9	26,9	2,4	10,7	34	10,3	8,2	13,2	1,6	15,5	34	8,5	6,9	11,0	1,2	14,5	34	5,84	4,89	7,65	0,75	12,81
	Helarctos	5	16,6	15,9	17,8	0,8	4,9	5	8,5	7,9	8,9	0,4	4,8	5	7,5	6,6	8,2	0,6	7,7	5	4,39	4,19	4,66	0,20	4,60
FNR	Melursus	2	17,4	16,9	17,8	0,7	3,8	2	8,3	8,0	8,5	0,3	4,0	2	7,4	6,8	8,0	0,8	11,5	2	4,59	4,41	4,78	0,26	5,74
GEI	Tremarctos	3	18,1	17,8	18,5	0,3	1,8	3	9,0	8,7	9,3	0,3	3,4	3	7,2	7,1	7,3	0,1	1,3	3	4,86	4,70	5,08	0,20	4,05
	Ailuropoda	5	31.5	30.5	32.3	0.7	2.3	5	20.1	19.4	20.8	0.6	2.7	5	16.4	15.7	17.0	0.5	3.1	5	9.41	9.07	9.77	0.27	2.89

				PC1			PC2						PC3					
	Таха	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ		
	U. arctos ssp.	8	-0,18	-0,86	0,40	0,37	8	0,23	-1,08	1,34	0,84	8	-0,61	-1,97	0,89	1,07		
ÊCE	U. arctos syriacus	4	-0,06	-0,36	0,24	0,25	4	0,59	-1,23	1,63	1,25	4	-0,55	-1,45	0,04	0,67		
ESP	U. arctos collaris	2	0,84	0,84	0,84	0,00	2	0,20	-0,15	0,55	0,50	2	0,81	0,64	0,98	0,24		
-SUC	U. arctos horribilis	6	0,09	-0,24	0,24	0,17	6	-0,99	-1,90	0,58	1,04	6	-0,01	-1,39	1,59	0,98		
S	U. arctos arctos	1	0,36	0,36	0,36		1	-0,23	-0,23	-0,23		1	0,92	0,92	0,92			
	U. arctos	21	0,04	-0,86	0,84	0,39	21	-0,08	-1,90	1,63	1,07	21	-0,22	-1,97	1,59	0,99		
3	U. maritimus	4	1,18	0,77	1,55	0,39	4	0,69	-0,07	1,33	0,59	4	0,42	-0,06	1,00	0,56		
SPÈ	U. americanus	4	0,48	0,21	0,73	0,22	4	-0,07	-0,53	0,59	0,56	4	0,18	-0,34	0,65	0,47		
ĩ	U. thibetanus	5	0,88	0,48	1,16	0,28	5	0,83	-0,38	1,80	0,89	5	-0,04	-1,28	1,46	0,99		
	Ursus	34	0,35	-0,86	1,55	0,56	34	0,15	-1,90	1,80	1,00	34	-0,07	-1,97	1,59	0,90		
ш	Helarctos	5	-0,01	-0,37	0,46	0,34	5	-0,52	-1,58	0,77	0,86	5	0,99	-0,36	2,45	1,14		
GENRE	Melursus	2	0,32	0,25	0,40	0,10	2	-0,69	-1,32	-0,06	0,89	2	-0,56	-0,58	-0,53	0,04		
	Tremarctos	3	0,05	-0,34	0,48	0,41	3	-1,08	-1,44	-0,70	0,37	3	-1,14	-1,96	-0,45	0,77		
	Ailuropoda	5	-2,54	-2,95	-2,23	0,27	5	0,44	-0,73	1,47	0,94	5	0,40	-1,17	1,45	1,06		

%VC

%VT

R

ValP

		PC1 PC2	7,25	30,19 19,91	30,19 50,10					Variat	pilité	Variabi inter-spéc	lité ifique	Variabi sub-spéci	lité ifique
		res	3,42	14,20	04,50			D	N	F	p	F	p	F	p
	1.20		122					L	49	40,279	***	4,259	•	3,440	(. *)
С		Id	Im	P	PCI	PCZ	PC3	ld	49	63,897	***	8,833	***	6,024	**
L		***	***	***	***	NS	NS	Im	49	63.071		6,698	**	2,610	NS
ld	0,935		***	***	***	NS	NS	Р	49	45,847	***	5,467	**	4,730	•
Im	0,926	0,983		***		NS	NS	PC1	49	35,627	***	15,441	***	5,734	**
Р	0,984	0,968	0,959		***	NS	NS	PC2	49	2,049	NS	1,688	NS	2,030	NS
PC1	-0,715	-0,897	-0,877	-0,787		NS	NS	PC3	49	3,027		0,684	NS	1,507	NS
PC2	0,130	0,036	0,109	0,120	0		NS								
PC3	0,063	0,073	0,176	0,076	0	0									

Variables	de taille	Statistiqu	ies élémentaires	Analyse e	en composantes principales (ACP)
L	longueur (mm)	N	effectif	ValP	valeur propre
ld	largeur distale (mm)	μ	moyenne	%VT	% variance totale
Im	largeur mésiale (mm)	Min	valeur minimale	%VC	% variance cumulée
Р	périmètre (cm)	Max	valeur maximale		
Variables	de forme	σ	écart-type	Analyses	de variance à un facteur (ANOVA
PC1-3	axes en composantes principales	cv	coefficient de variation	F p	test de Fischer significativité

Figure 5.3.1 Résultats basés sur les 49 premières molaires inférieures M/1 d'ursidés actuels (MNHN, Paris). A. Statistiques élémentaires basées sur les variables de taille et de forme. B. Analyse en composantes principales réalisée sur les 24 premiers coefficients de Fourier. C. Matrice des coefficients de corrélation de Pearson calculés entre les variables de taille et de forme et significativité associée. D. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) basées sur les variables de taille et de forme catégorisées par genres, espèces (*Ursus*) et sous-espèces (*U. arctos*).

CHAPITRE 5 5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels



Figure 5.3.2 Diagramme bivarié du périmètre P en fonction de la longueur L réalisé à partir des 49 premières molaires inférieures M/1 des ursidés actuels (MNHN, Paris).

URSIDÉS ACTUELS - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1



Figure 5.3.3 Contours moyens reconstruits des premières molaires inférieures M/1 des ursidés actuels (MNHN, Paris). A. Niveau générique. B. Niveau spécifique et C. Niveau sub-spécifique.

CHAPITRE 5 5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels



URSIDÉS ACTUELS - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

Figure 5.3.4 Distribution des 49 premières molaires inférieures M/1 des ursidés actuels (MNHN, Paris) dans les espaces morphologiques PC1 vs PC2 (gauche) et PC1 vs PC3 (droite) et contours moyens reconstruits. A. Niveau générique. B. Niveau spécifique chez Ursus. C. Niveau sub-spécifique chez U. arctos.

5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels

URSIDÉS ACTUELS - PREMIÈRE MOLAIRE SUPÉRIEURE M1/

	Δ				L					Ű.							Ρ		
	Таха	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	cv
	U. arctos ssp.	18	22,2	19,2	25,4	1,9	8,5	18	16,4	14,2	18,6	1,5	9,1	18	6,84	5,94	7,60	0,58	8,49
PÈCE	U. arctos syriacus	4	20,7	18,6	22,6	2,1	10,2	4	14,4	13,1	15,5	1,2	8,2	4	6,08	5,60	6,65	0,53	8,74
S-ES	U. arctos collaris	2	19,6	19,2	20,0	0,6	3,0	2	14,2	14,0	14,4	0,3	1,8	2	5,93	5,84	6,01	0,12	2,05
sou	U. arctos horribilis	6	23,1	20,7	25,6	1,9	8,3	6	17,3	16,2	18,6	0,9	5,0	6	7,28	6,81	7,96	0,44	5,99
	U. arctos arctos	4	20,6	20,1	21,1	0,4	2,0	4	15,6	15,5	15,7	0,1	0,7	4	6,51	6,45	6,60	0,07	1,06
	U. arctos	34	21,8	18,6	25,6	2,0	9,0	34	16,1	13,1	18,6	1,5	9,4	34	6,73	5,60	7,96	0,62	9,25
ÈCE	U. maritimus	3	17,3	16,9	17,8	0,5	2,8	3	13,4	13,3	13,5	0,1	0,6	3	5,49	5,38	5,63	0,13	2,29
ESP	U. americanus	6	18,5	16,8	21,7	1,7	9,2	6	13,1	12,1	15,8	1,4	10,7	6	5,71	5,34	6,86	0,57	9,96
	U. thibetanus	4	18,1	17,8	18,5	0,3	1,6	4	13,3	13,0	13,7	0,4	2,8	4	5,73	5,63	5,84	0,11	1,99
	Ursus	47	20,8	16,8	25,6	2,4	11,8	47	15,3	12,1	18,6	1,9	12,2	47	6,44	5,34	7,96	0,74	11,52
щ	Helarctos	5	14,7	14,3	15,4	0,5	3,3	5	12,8	11,4	13,8	1,1	8,4	5	4,80	4,39	5,05	0,27	5,73
GENF	Melursus	2	16,1	15,4	16,7	1,0	5,9	2	12,5	12,4	12,6	0,2	1,5	2	5,21	5,11	5,31	0,14	2,66
2	Tremarctos	2	15,8	15,6	16,1	0,4	2,3	2	12,5	12,1	12,9	0,6	4,5	2	4,97	4,92	5,01	0,06	1,27
	Ailuropoda	4	24,5	23,5	25,8	1,2	4,7	4	27,8	27,0	28,4	0,6	2,1	4	9,72	9,27	10,51	0,55	5,71

		0		PC1			- PC2						PC3					
	Таха	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	Ν	μ	Min	Max	σ		
	U. arctos ssp.	18	0,37	-0,70	0,85	0,43	18	0,12	-1,14	2,04	1,01	18	-0,21	-1,03	0,93	0,60		
PÈCE	U. arctos syriacus	4	0,45	0,02	0,66	0,29	4	0,82	0,22	1,80	0,72	4	-0,87	-1,34	0,03	0,63		
S-ESI	U. arctos collaris	2	-0,23	-0,27	-0,18	0,07	2	-0,15	-0,17	-0,12	0,03	2	1,61	1,47	1,75	0,19		
sou	U. arctos horribilis	6	0,44	0,05	0,63	0,23	6	0,17	-0,45	1,31	0,64	6	-0,29	-1,11	0,58	0,67		
	U. arctos arctos	4	0,39	0,06	0,59	0,24	4	0,36	-0,70	1,41	0,86	4	-0,38	-0,88	0,67	0,71		
	U. arctos	34	0,36	-0,70	0,85	0,37	34	0,22	-1,14	2,04	0,87	34	-0,22	-1,34	1,75	0,77		
ü	U. maritimus	3	0,75	0,46	0,99	0,27	3	0,27	-0,21	0,77	0,49	3	-1,24	-1,81	-0,63	0,59		
ESP	U. americanus	6	0,08	-1,24	0,45	0,65	6	-0,15	-0,89	1,93	1,04	6	0,64	-0,39	1,56	0,68		
	U. thibetanus	4	-0,28	-1,48	0,73	1,05	4	0,42	-0,94	2,03	1,57	4	0,41	-0,25	0,94	0,52		
1	Ursus	47	0,29	-1,48	0,99	0,52	47	0,19	-1,14	2,04	0,93	47	-0,12	-1,81	1,75	0,84		
щ	Helarctos	5	-0,34	-2,49	0,44	1,22	5	-1,11	-1,65	-0,29	0,56	5	1,38	0,67	2,11	0,51		
GENRE	Melursus	2	0,26	0,18	0,35	0,12	2	-0,64	-0,92	-0,36	0,39	2	1,68	0,92	2,44	1,08		
	Tremarctos	2	-0,43	-1,12	0,27	0,98	2	1,29	1,06	1,52	0,33	2	0,37	-0,26	1,01	0,90		
	Ailuropoda	4	-2,93	-3,09	-2,72	0,15	4	-1,22	-1,34	-1,10	0,11	4	-1,34	-1,90	-0,96	0,40		

		B	ValP	%VT	%VC									
		PC1	9,89	41,20	41,20									
		PC2	5,75	23,97	65,17				Varial	bilité	Varia	bilité	Variab	ilité
		PC3	2,10	8,75	73,92		D		inter-ge	neriqu	e inter-sp	ecifique	sub-spec	inque
								N	F	p	F	p	F	p
C	L	1	P	PC1	PC2	PC	, L	60	15,404		8,367	1000	2,789	0.5
~ , [***	***	NS	NS	**		60	55,419	***	9,753		4,268	
	10				NC		P	60	33,103	***	9,180	***	4,715	**
1	0,752				NS		PC1	60	27,655	***	1,599	NS	1,163	NS
P	0,892	0,955		**	NS	**	PC2	60	6,045	***	0,388	NS	0,495	NS
PC1	-0,107	-0,599	-0,421		NS	NS	PC3	60	8,968	***	5,684	***	4,571	**
PC2	0,017	-0,232	-0,160	0		NS								
PC3	-0,508	-0,498	-0,537	0	0									
	Varia	ables de taille			Statist	ique	s élémentaires		An	alyse ei	n composante	es princip	ales (ACP)	
		L longueu	r (mm)			Ν	effectif			ValP	valeur propre	9		
		I largeur	(mm)			μ	moyenne			%VT	% variance to	otale		
		P périmèt	re (cm)		M	in	aleur minimale	2		%VC	% variance cu	umulée		
					M	ах	aleur maximal	e			4		- / 4 4 (01/4)	
	Vari	ables de form	е		- 221 - 8	σ	écart-type		An	aiyses	ae variance a	un jactei	IF (ANOVA)	
	P	C1-3 axes en	composi	antes princi	pales (CV	coefficient de v	ariati	on	F	test de Fisch	er		

Figure 5.3.5 Résultats basés sur les 60 premières molaires supérieuresM1/ d'ursidés actuels (MNHN, Paris). A. Statistiques élémentaires basées sur es variables de taille et de forme. B. Analyse en composantes principales réalisée sur les 24 premiers coefficients de Fourier. C. Matrice des coefficients de corrélation de Pearson calculés entre les variables de taille et de forme et significativité associée. D. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) basées sur les variables de taille et de forme catégorisées par genres, espèces (*Ursus*) et sous-espèces (*U. arctos*).

p significativité



URSIDÉS ACTUELS - PREMIÈRE MOLAIRE SUPÉRIEURE M1/

Figure 5.3.6 Contours moyens reconstruits des premières molaires supérieures M1/ des ursidés actuels (MNHN, Paris). A. Niveau générique. B. Niveau spécifique et C. Niveau sub-spécifique.

CHAPITRE 5 5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels



URSIDÉS ACTUELS - PREMIÈRE MOLAIRE SUPÉRIEURE M1/

Figure 5.3.7 Distribution des 60 premières molaires supérieures M1/ des ursidés actuels (MNHN, Paris) dans les espaces morphologiques PC1 vs PC2 (gauche) et PC1 vs PC3 (droite) et contours moyens reconstruits. A. Niveau générique. B. Niveau spécifique chez Ursus. C. Niveau sub-spécifique chez U. arctos.
5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels

URSIDÉS ACTUELS - DEUXIÈME MOLAIRE SUPÉRIEURE M2/

	Α				L					1			L.			1	Р		
	Таха	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	cv	Ν	μ	Min	Max	σ	cv
1	U. arctos ssp.	12	33,8	31,3	36,8	1,9	5,5	12	17,5	16,3	19,2	1,1	6,2	12	9,03	8,37	9,67	0,50	5,50
ü	U. arctos syriacus	4	29,9	25,5	34,0	4,7	15,7	4	15,7	13,6	17,7	2,2	14,2	4	7,91	6,96	8,85	1,09	13,81
Esp	U. arctos collaris	2	30,1	30,1	30,2	0,1	0,3	2	15,7	15,7	15,8	0,1	0,5	2	8,46	8,35	8,57	0,16	1,85
S	U. arctos horribilis	8	35,7	32,0	39,9	3,0	8,4	8	19,2	18,2	20,2	0,8	4,0	8	9,45	8,39	10,69	0,79	8,33
S	U. arctos arctos	4	31,2	29,9	33,5	1,7	5,5	4	16,8	16,2	17,4	0,6	3,7	4	8,50	8,25	8,76	0,27	3,19
	U. arctos	30	33,2	25,5	39,9	3,3	9,8	30	17,5	13,6	20,2	1,6	9,3	30	8,88	6,96	10,69	0,80	8,98
ESPÈCE	U. maritimus	4	24,4	22,6	25,2	1,2	5,1	4	13,7	13,4	13,9	0,2	1,6	4	7,19	5,93	9,30	1,47	20,40
	U. americanus	6	26,7	25,0	30,8	2,2	8,3	6	14,7	13,6	17,8	1,6	10,8	6	7,19	6,67	8,41	0,64	8,84
	U. thibetanus	4	25,4	24,1	26,5	1,3	4,9	4	14,1	13,4	14,8	0,6	4,1	4	7,02	6,66	7,47	0,38	5,37
i	Ursus	44	30,8	22,6	39,9	4,6	14,9	44	16,5	13,4	20,2	2,1	12,9	44	8,33	5,93	10,69	1,14	13,74
	Helarctos	5	18,7	17,3	20,7	1,4	7,2	5	12,6	11,4	13,8	1,0	7,6	5	5,35	4,87	5,75	0,38	7,09
NRE	Melursus	2	15,7	12,3	19,0	4,8	30,5	2	11,2	11,1	11,3	0,2	1,5	2	5,14	5,09	5,19	0,07	1,36
3	Tremarctos	2	22,0	19,5	24,5	3,5	15,9	2	12,9	12,5	13,2	0,5	4,0	2	5,87	5,20	6,55	0,96	16,29
96	Ailuropoda	4	34,9	33,2	36,0	1,3	3,7	4	26,7	26,0	27,6	0,7	2,5	4	10,71	10,14	11,17	0,47	4,40

				PC1			-		PC	2				PC3		
	Таха	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ
	U. arctos ssp.	12	-0,41	-1,10	-0,14	0,29	12	0,81	0,24	1,23	0,33	12	0,53	-1,50	2,06	1,18
U	U. arctos syriacus	4	-0,63	-0,77	-0,48	0,13	4	0,83	0,07	1,81	0,81	4	0,66	0,15	1,27	0,58
ESPÈ	U. arctos collaris	2	-0,49	-0,92	-0,06	0,61	2	0,15	0,06	0,24	0,12	2	-0,29	-0,51	-0,08	0,31
-SU	U. arctos horribilis	8	-0,33	-0,91	0,56	0,52	8	-0,20	-1,29	1,17	0,93	8	-0,01	-0,31	0,16	0,16
S	U. arctos arctos	4	-0,17	-0,31	0,18	0,23	4	0,62	0,24	0,97	0,41	4	-0,33	-0,85	0,26	0,53
	U. arctos	30	-0,39	-1,10	0,56	0,36	30	0,47	-1,29	1,81	0,73	30	0,24	-1,50	2,06	0,86
ESPÈCE	U. maritimus	4	-0,77	-1,18	-0,06	0,49	4	-1,67	-2,08	-0,92	0,52	4	0,21	-0,30	0,83	0,48
	U. americanus	6	-0,15	-0,74	0,57	0,43	6	-0,04	-0,95	0,61	0,53	6	-0,10	-1,22	1,57	1,12
	U. thibetanus	4	-0,23	-0,75	0,06	0,36	4	-0,86	-1,59	-0,52	0,50	4	0,19	-0,86	0,96	0,76
	Ursus	44	-0,38	-1,18	0,57	0,40	44	0,09	-2,08	1,81	0,95	44	0,18	-1,50	2,06	0,85
	Helarctos	5	0,54	0,29	0,84	0,23	5	-1,20	-1,70	0,04	0,73	5	-1,03	-1,92	-0,23	0,69
ENRE	Melursus	2	0,54	0,03	1,06	0,73	2	1,50	1,21	1,78	0,40	2	-2,07	-2,12	-2,03	0,06
5	Tremarctos	2	0,21	0,00	0,42	0,30	2	-0,71	-1,58	0,17	1,24	2	-0,70	-1,52	0,11	1,16
	Ailuropoda	4	3,09	2,35	4,13	0,75	4	0,14	-0,04	0,35	0,18	4	0,65	-0,81	1,92	1,12

	В	PC1 PC2	Val P 5,56 5,07	%VT 27,81 25,34	%VC 27,81 53,15		D		Varia inter-gé	bilité nérique	Variab inter-spé	ilité cifique	Varial sub-spé	oilité cifique
		PC3	2,53	12,65	65,80		U	Ν	F	p	F	p	F	p
-				DC1	DCD	DC2	L	57	17,316	***	15,580	***	4,742	**
-	<u> </u>	1.000	P	PCI	PLZ	PCS	I	57	37,229	***	15,003	***	8,415	***
L	0.704			NS NS			P	57	21,018	***	8,649	***	4,353	**
1	0,794				NS		PC1	57	64,181	***	1,359	NS	0,902	NS
Ρ	0,942	0,88	0	NS	**	***	PC2	57	3,994	**	10,293	***	3,716	*
PC1	-0,017	0,55	5 0,16	59	NS	NS	PC3	57	6.190	***	0.879	NS	1.447	NS
PC2	0,415	0,24	8 0,36	5 0		NS			-,		0,075		-,	
°C3	0,470	0,38	3 0,45	9 0	0									
Varia	ibles de t	aille				S	tatistiques élémente	aires		And	alyse en con	nposante	es principal	es (ACP)
	L long	gueur	(mm)				N effectif				ValP valeu	ir propre	3	
	I larg	eur (m	nm)				µ moyenne				%VT % va	riance to	tale	
	P pér	imètre	(cm)				Min valeur min	imal	e		%VC % va	riance cu	umulée	
Vario	ables de j	forme			a cinala.		Max valeur max σ écart-type	kimal	le	And	alyses de va	riance à	un facteur	(ANOV)

Figure 5.3.8 Résultats basés sur les 57 deuxièmes molaires supérieures d'ursidés actuels (MNHN, Paris). A. Statistiques élémentaires basées sur les variables de taille et de forme. B. Analyse en composantes principales réalisée sur les 20 premiers coefficients de Fourier. C. Matrice des coefficients de corrélation de Pearson calculés entre les variables de taille et de forme et significativité associée. D. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) basées sur les variables de taille et de forme catégorisées par genres, espèces (Ursus) et sous-espèces (U. arctos).

CV coefficient de variation

PC1-3 axes en composantes principales

F test de Fischer

p significativité

CHAPITRE 5 5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels



Figure 5.3.9 Contours moyens reconstruits des deuxièmes molaires supérieures M2/ des ursidés actuels (MNHN, Paris). A. Niveau générique. B. Niveau spécifique et C. Niveau sub-spécifique.

CHAPITRE 5 5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels



Figure 5.3.10 Distribution des 57 deuxièmes molaires supérieures M2/ des ursidés actuels (MNHN, Paris) dans les espaces morphologiques PC1 vs PC2 (gauche) et PC1 vs PC3 (droite) et contours moyens reconstruits. A. Niveau générique. B. Niveau spécifique chez Ursus. C. Niveau sub-spécifique chez U. arctos.

5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels

URSIDÉS ACTUELS - TROISIÈME MOLAIRE INFÉRIEURE M/3

					L					8	1			_			Ρ		
	A _{Taxa}	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	cv	Ν	μ	Min	Max	σ	cv
	U. arctos ssp	. 1	17,7	17,7	17,7	-		1	13,9	13,9	13,9	-	-	1	5,43	5,43	5,43	-	
ÊČE	U. arctos syriacus	4	15,5	10,5	20,7	5,6	35,9	4	12,8	9,8	15,8	3,3	25,7	4	4,76	3,50	6,05	1,43	30,14
-ESP	U. arctos collaris	2	17,6	17,6	17,7	0,1	0,4	2	13,3	13,1	13,4	0,3	1,9	2	5,22	5,16	5,28	0,08	1,60
ous	U. arctos horribilis	5	21,5	19,6	22,8	1,5	7,0	5	15,1	13,8	16,7	1,1	7,5	5	6,31	5,77	6,89	0,40	6,40
ŝ	U. arctos arctos	2	17,0	17,0	17,0	0,0	0,1	2	12,7	12,4	13,0	0,4	3,2	2	5,10	5,08	5,11	0,02	0,38
	U. arctos	14	18,3	10,5	22,8	3,8	20,7	14	13,7	9,8	16,7	2,0	14,7	14	5,47	3,50	6,89	0,99	18,10
ÈCE	U. maritimus	4	13,5	12,2	15,0	1,1	8,5	4	10,5	9,8	11,1	0,6	6,2	4	4,01	3,74	4,38	0,27	6,81
ESPÈCE	U. americanus	4	15,2	13,5	16,6	1,3	8,7	4	11,8	11,2	12,4	0,5	4,2	4	4,56	4,36	4,87	0,22	4,73
	U. thibetanus	5	13,5	11,3	15,9	2,0	14,8	5	10,7	9,8	11,3	0,6	5,8	5	4,23	3,84	4,65	0,37	8,75
	Ursus	27	16,3	10,5	22,8	3,6	22,3	27	12,4	9,8	16,7	2,1	16,8	27	4,89	3,50	6,89	0,96	19,68
쀭	Helarctos	5	9,8	8,1	10,6	1,0	9,9	5	9,1	7,1	9,8	1,1	12,3	5	3,18	2,57	3,41	0,35	11,06
GEN	Melursus	1	11,7	11,7	11,7	-	-	1	8,6	8,6	8,6	-	-	1	3,54	3,54	3,54	-	-
GEN	Tremarctos	3	12,1	10,2	13,5	1,7	13,8	3	9,9	8,7	10,5	1,0	10,5	3	3,62	3,17	3,85	0,39	10,79
	Ailuropoda	3	19,4	19,2	19,8	0,3	1,8	3	19,6	19,2	20,2	0,5	2,5	3	6,57	6,31	6,86	0,27	4,18

					PC1				PC2					PC3		
	Таха	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ
	U. arctos ssp.	1	0,48	0,48	0,48	-	1	-0,48	-0,48	-0,48	-	1	-0,18	-0,18	-0,18	-
ÈCE	U. arctos syriacus	4	-0,11	-1,35	1,19	1,28	4	0,55	-0,36	1,51	0,85	4	-0,77	-1,91	0,52	1,05
-ESP	U. arctos collaris	2	-0,10	-0,21	0,01	0,16	2	0,81	0,65	0,97	0,23	2	1,01	0,69	1,33	0,46
SUC	U. arctos horribilis	5	-0,84	-1,06	-0,36	0,28	5	-1,27	-1,57	-0,84	0,31	5	0,32	-0,20	0,91	0,44
š	U. arctos arctos	2	-1,02	-1,16	-0,87	0,20	2	-0,24	-1,26	0,77	1,44	2	-0,43	-1,68	0,82	1,77
CE	U. arctos	14	-0,46	-1,35	1,19	0,80	14	-0,25	-1,57	1,51	1,07	14	-0,03	-1,91	1,33	0,99
PÈC	U. maritimus	4	-0,53	-0,93	-0,21	0,31	4	-0,25	-0,92	0,49	0,59	4	-0,66	-1,90	0,61	1,14
S	U. americanus	4	-0,24	-0,65	0,48	0,49	4	0,05	-0,38	0,61	0,43	4	-0,51	-1,25	0,08	0,61
	U. thibetanus	5	-0,33	-0,97	0,44	0,67	5	-0,19	-1,17	0,13	0,56	5	0,85	0,48	1,57	0,45
	Ursus	27	-0,41	-1,35	1,19	0,66	27	-0,19	-1,57	1,51	0,83	27	-0,03	-1,91	1,57	0,98
R	Helarctos	5	0,52	-0,51	2,15	1,04	5	1,63	0,96	2,17	0,60	5	0,78	-0,30	2,34	1,06
GEN	Melursus	1	-0,38	-0,38	-0,38	÷	1	0,99	0,99	0,99		1	0,53	0,53	0,53	-
9	Tremarctos	3	0,88	0,24	1,34	0,57	3	-0,43	-0,51	-0,35	0,08	3	-0,01	-0,40	0,46	0,44
	Ailuropoda	3	2,09	1,91	2,43	0,30	3	-0,87	-1,46	-0,53	0,51	3	-1,16	-1,82	-0,58	0,63

	В	V	alP %	SVT 9	%VC									
	P	C1 5	,20 25	5,98	25,98				Varia	bilité	Variat	oilité	Variab	ilité
	P	C2 4	,73 23	3,66 4	49,63		D		inter-gé	nérique	inter-spé	cifique	sub-spéc	ifique
	Ρ	C3 3	,01 15	5,05 6	64,68		5	Ν	F	p	F	p	F	p
_							L	39	6,558	***	4,692	*	1,566	NS
С	L	1	Ρ	PC1	PC2	PC3	1	39	17,275	***	7,632	**	0,820	NS
L	<u> </u>	***	***	NS	**	NS	Р	39	9,451	***	5,848	**	1,654	NS
1	0,868		***	NS	**	*	PC1	39	11,081	***	0,169	NS	1,021	NS
Ρ	0,973	0,947		NS	**	NS	PC2	39	7,727	***	0,126	NS	3,901	*
PC1	-0,283	0,129	-0,125		NS	NS	PC3	39	2,041	NS	2,653	NS	1,399	NS
PC2	-0,483	-0,423	-0,486	0		NS								
PC3	-0,264	-0,382	-0,304	0	0									

Variables	de taille	Statistiqu	ues élémentaires	Analyse e	en composantes principales (ACP)
L	longueur (mm)	N	effectif	ValP	valeur propre
Im	largeur (mm)	μ	moyenne	%VT	% variance totale
Р	périmètre (cm)	Min	valeur minimale	%VC	% variance cumulée
		Max	valeur maximale		
Variable	s de forme	σ	écart-type	Analyses	de variance à un facteur (ANOVA)
PC1-3	axes en composantes principales	cv	coefficient de variation	F	test de Fischer significativité

Figure 5.3.11 Résultats basés sur les 39 troisièmes molaires inférieures M/3 d'ursidés actuels (MNHN, Paris). A. Statistiques élémentaires basées sur les variables de taille et de forme. B. Analyse en composantes principales réalisée sur les 20 premiers coefficients de Fourier. C. Matrice des coefficients de corrélation de Pearson calculés entre les variables de taille et de forme et significativité associée. D. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) basées sur les variables de taille et de forme catégorisées par genres, espèces (Ursus) et sous-espèces (U. arctos).



URSIDÉS ACTUELS - TROISIÈME MOLAIRE INFÉRIEURE M/3

Figure 5.3.12 Contours moyens reconstruits des troisièmes molaires inférieures M/3 des ursidés actuels (MNHN, Paris). A. Niveau générique. B. Niveau spécifique et C. Niveau sub-spécifique.

CHAPITRE 5 5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels



URSIDÉS ACTUELS - TROISIÈME MOLAIRE INFÉRIEURE M/3

Figure 5.3.13 Distribution des 39 troisièmes molaires inférieures M/3 des ursidés actuels (MNHN, Paris) dans les espaces morphologiques PC1 vs PC2 (gauche) et PC1 vs PC3 (droite) et contours moyens reconstruits. A. Niveau générique. B. Niveau spécifique chez Ursus. C. Niveau sub-spécifique chez U. arctos.

5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels

URSIDÉS ACTUELS - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE INFÉRIEURE P/4

	^			1	L					1						P			
	A Taxa	N	μ	Min	Max	σ	cv	Ν	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	cv
Ĩ	U. arctos ssp.	5	12,7	10,4	13,7	1,5	11,4	5	7,1	6,3	7,8	0,7	9,3	5	3,45	2,94	3,74	0,36	10,31
ÈCE	U. arctos syriacus	4	10,7	9,1	12,4	1,8	16,6	4	6,2	5,1	7,2	1,1	17,9	4	2,92	2,53	3,29	0,41	14,00
-ESP	U. arctos collaris	2	9,2	9,2	9,2	0,0	0,1	2	5,5	5,3	5,6	0,2	3,4	2	2,53	2,49	2,56	0,04	1,75
ons	U. arctos horribilis	5	12,7	9,0	14,8	2,2	17,4	5	7,6	6,1	8,1	0,9	11,6	5	3,58	2,60	3,97	0,56	15,67
S	U. arctos arctos	2	11,2	10,9	11,4	0,3	3,0	2	7,1	7,1	7,2	0,0	0,6	2	3,14	3,10	3,19	0,06	1,91
ĘCE	U. arctos	18	11,7	9,0	14,8	1,9	16,7	18	6,9	5,1	8,1	1,0	14,9	18	3,23	2,49	3,97	0,52	15,95
	U. maritimus	4	12,2	11,1	13,6	1,1	8,9	4	6,5	6,3	6,8	0,2	3,2	4	3,18	2,97	3,47	0,23	7,15
ESPÈ	U. americanus	3	10,1	8,7	12,0	1,7	17,4	3	5,3	4,7	6,3	0,8	15,6	3	2,70	2,35	3,18	0,43	16,06
	U. thibetanus	5	8,8	7,7	10,0	1,1	12,1	5	5,4	5,0	6,3	0,5	9,6	5	2,55	2,28	2,74	0,23	9,02
ĩ	Ursus	30	11,1	7,7	14,8	2,0	18,3	30	6,4	4,7	8,1	1,1	16,5	30	3,06	2,28	3,97	0,51	16,64
ž	Helarctos malayanus	3	7,5	7,2	7,7	0,3	3,8	3	5,9	5,5	6,1	0,3	5,4	3	2,24	2,18	2,33	0,08	3,46
SENI	Melursus ursinus labiatus	2	10,7	10,4	11,0	0,5	4,2	2	5,7	5,3	6,2	0,6	11,2	2	2,80	2,74	2,86	0,09	3,23
Ŭ	Tremarctos ornatus	3	7,6	7,5	7,6	0,1	0,7	3	5,1	4,8	5,3	0,2	4,7	3	2,03	1,92	2,13	0,10	5,06
ų	Ailuropoda melanoleuca	5	23,1	22,5	23,6	0,5	2,0	5	13,0	12,5	14,1	0,6	4,9	5	6,03	5,83	6,27	0,16	2,61

				PC1			<i></i>		PC2					PC3		
	Таха	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ
	U. arctos ssp.	5	-0,11	-0,69	0,44	0,45	5	-0,15	-0,82	0,60	0,56	5	-0,42	-1,76	1,28	1,44
PECI	U. arctos syriacus	4	-0,24	-1,87	1,56	1,46	4	-0,30	-0,55	0,20	0,34	4	-0,15	-1,09	0,65	0,84
S-ES	U. arctos collaris	2	0,40	0,05	0,74	0,49	2	-0,43	-0,66	-0,20	0,32	2	-0,08	-0,82	0,66	1,05
no	U. arctos horribilis	5	0,32	-0,23	1,33	0,65	5	-0,74	-2,26	0,22	1,17	5	-0,54	-1,29	0,06	0,57
~	U. arctos arctos	2	0,04	-0,52	0,61	0,80	2	0,10	-0,14	0,33	0,33	2	0,34	-0,72	1,40	1,50
	arctos	18	0,05	-1,87	1,56	0,80	18	-0,35	-2,26	0,60	0,71	18	-0,27	-1,76	1,40	0,98
Š	U. maritimus	4	-0,60	-1,78	0,80	1,32	4	0,68	0,11	1,03	0,40	4	0,12	-0,46	0,68	0,51
ESP	U. americanus	3	-0,02	-1,63	1,27	1,48	3	0,33	-0,07	0,95	0,55	3	-0,40	-0,98	0,14	0,56
	U. thibetanus	5	0,10	-0,99	0,87	0,70	5	0,21	-0,26	0,86	0,51	5	-0,40	-0,95	0,28	0,58
	Ursus	30	-0,03	-1,87	1,56	0,91	30	-0,05	-2,26	1,03	0,73	30	-0,25	-1,76	1,40	0,83
H	Helarctos malayanus	3	0,21	-0,33	0,87	0,61	3	-1,93	-2,38	-1,06	0,75	3	0,74	-0,59	1,48	1,16
BEN	Melursus ursinus labiatus	2	0,49	0,45	0,53	0,06	2	0,26	-0,05	0,56	0,43	2	-0,80	-1,09	-0,51	0,41
5	Tremarctos ornatus	3	0,74	0,15	1,31	0,58	3	-0,10	-0,38	0,11	0,26	3	1,70	0,37	2,67	1,20
	Ailuropoda melanoleuca	5	-0,57	-2,61	1,67	1,79	5	1,43	0,42	2,45	0,94	5	0,37	-0,50	1,34	0,72

	B		25,88	25,8	C		Р		Variabi inter-gén	lité érique	Variabi inter-spéc	lité ifique	Variabi sub-spéc	lité ifique
	PC2	2 94	14 72	63	10		U	N	F	p	F	p	F	p
	PCS	2,54	14,72	00,			L	43	59,792	***	4,473	*	2,369	NS
~			120		7572163	1212212-11	1	43	57,019	***	5,135	**	3,504	*
C	L		Р	PC1	PC2	PC3	Р	43	59,166	***	3,710	*	3,212	*
L		***	***	NS	***	NS	PC1	43	0,967	NS	0,587	NS	0,358	NS
- 1	0,965		***	NS	*	NS	PC2	43	10,106	***	3,617	*	0,607	NS
P	0,985	0,986	***	NS	***	NS	PC3	43	4,883	**	0.331	NS	0,294	NS
PC1	0,992	0,977	-0,199		NS	NS								
PC2	0,601	0,457	0,560	0		NS								
PC3	0,012	0,108	0,017	0	0									
Variab	les de tail	lle				Statistiqu	ies éléme	ntair	es	An	alyse en com	posante	s principales	(ACP)
	L longu	eur (mm)			N	effectif				ValP valeu	ir propre		
h	m largeu	ır (mm)				μ	moyenn	e			%VT % var	riance to	tale	
	P périm	iètre (cm)			Min	valeur m	ninim	ale		%VC % var	riance cu	mulée	
Variab PC1	les de for -3 axes e	<i>me</i> en comp	osantes p	princip	ales	Max σ CV	valeur n écart-ty coefficie	naxim pe ent de	ale variation	An	alyses de va F test	<i>riance à</i> de Fische	<i>un facteur (A</i> er	NOVA)

p significativité

Figure 5.3.14 Résultats basés sur les 43 quatrièmes prémolaires inférieures P/4 d'ursidés actuels (MNHN, Paris). A. Statistiques élémentaires basées sur les variables de taille et de forme. B. Analyse en composantes principales réalisée sur les 20 premiers coefficients de Fourier. C. Matrice des coefficients de corrélation de Pearson calculés entre les variables de taille et de forme et significativité associée. D. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) basées sur les variables de taille et de forme catégorisées par genres, espèces (Ursus) et sous-espèces (U. arctos).

URSIDÉS ACTUELS - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE INFÉRIEURE P/4



Figure 5.3.15 Contours moyens reconstruits des quatrièmes prémolaires inférieures P/4 des ursidés actuels (MNHN, Paris). A. Niveau générique. B. Niveau spécifique et C. Niveau sub-spécifique.

CHAPITRE 5 5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels



Figure 5.3.16 Distribution des 43 quatrièmes prémolaires inférieures P/4 des ursidés actuels (MNHN, Paris) dans les espaces morphologiques PC1 vs PC2 (gauche) et PC1 vs PC3 (droite) et contours moyens reconstruits. A. Niveau générique. B. Niveau spécifique chez Ursus. C. Niveau sub-spécifique chez U. arctos.

5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels

URSIDÉS ACTUELS - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE SUPÉRIEURE P4/

	۸			L	is .					1							Р		
	Taxa	N	μ	Min	Max	σ	cv	N	μ	Min	Max	σ	CV	N	μ	Min	Max	σ	cv
3	U. arctos ssp.	16	15,4	13,5	17,8	1,3	8,4	16	11,8	10,6	13,5	1,0	8,1	16	4,64	4,19	5,27	0,32	7,01
8	U. arctos syriacus	4	13,5	11,8	15,2	1,9	13,7	4	10,3	9,0	11,7	1,4	13,2	4	4,06	3,55	4,55	0,54	13,22
SPÈ	U. arctos collaris	2	12,5	12,3	12,6	0,2	1,6	2	8,2	8,1	8,3	0,1	1,7	2	3,71	3,70	3,72	0,01	0,31
-S	U. arctos horribilis	6	15,8	13,8	17,3	1,5	9,2	6	12,7	11,0	14,0	1,3	9,9	6	5,00	4,42	5,31	0,41	8,23
8	U. arctos arctos	3	14,0	13,7	14,2	0,3	1,8	3	10,8	10,6	11,2	0,3	3,1	3	4,28	4,17	4,44	0,14	3,27
- 1	U. arctos	31	14,9	11,8	17,8	1,6	10,8	31	11,4	8,1	14,0	1,5	13,1	31	4,54	3,55	5,31	0,49	10,84
5	U. maritimus	3	14,2	13,4	15,1	0,9	6,2	3	8,5	7,8	9,9	1,2	13,9	3	3,90	3,70	4,01	0,18	4,53
ESPÈ	U. americanus	6	12,1	11,0	14,8	1,5	12,0	6	8,5	7,1	11,2	1,5	17,3	6	3,62	3,23	4,51	0,45	12,54
	U. thibetanus	4	12,4	12,1	12,8	0,3	2,8	4	8,3	7,0	8,8	0,8	10,1	4	3,65	3,38	3,79	0,19	5,22
	Ursus	44	14,3	11,0	17,8	1,8	12,9	44	10,6	7,0	14,0	2,0	18,6	44	4,29	3,23	5,31	0,59	13,84
쀭	Helarctos malayanus	5	10,2	9,6	11,4	0,8	7,5	5	7,7	7,0	8,4	0,6	7,5	5	3,03	2,84	3,29	0,17	5,46
GEN	Melursus ursinus	2	12,5	11,9	13,2	0,9	7,3	2	8,7	8,0	9,3	0,9	10,6	2	3,55	3,36	3,74	0,27	7,59
	Tremarctos ornatus	2	11,3	10,7	11,8	0,7	6,7	2	8,3	7,7	8,8	0,7	9,0	2	3,29	3,20	3,38	0,12	3,80
2	Ailuropoda melanoleuca	5	26,5	25,8	27,7	0,8	2,9	5	18,6	17,7	19,7	0,8	4,6	5	7,86	7,65	8,12	0,22	2,78

		_		PC1	с.,				PC2					PC3		
	Таха	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ	N	μ	Min	Max	σ
I	U. arctos ssp.	16	-0,11	-0,94	0,80	0,51	16	-0,63	-1,87	0,46	0,72	16	-0,64	-1,75	0,04	0,55
PRO	U. arctos syriacus	4	-0,26	-0,66	0,08	0,35	4	-0,21	-0,62	0,33	0,40	4	-0,41	-0,68	-0,16	0,27
S-ES	U. arctos collaris	2	-0,42	-0,85	0,01	0,60	2	1,51	1,35	1,67	0,22	2	0,60	-0,16	1,36	1,08
No	U. arctos horribilis	6	0,27	-0,18	1,13	0,47	6	-0,15	-0,79	0,99	0,62	6	-0,59	-1,38	0,14	0,62
°'	U. arctos arctos	3	-0,34	-0,72	0,23	0,50	3	-0,51	-0,76	-0,35	0,23	3	0,51	-0,35	1,01	0,75
1	U. arctos	31	-0,09	-0,94	1,13	0,50	31	-0,33	-1,87	1,67	0,80	31	-0,41	-1,75	1,36	0,70
ËČE	U. maritimus	3	0,25	-1,12	2,76	2,17	3	1,93	0,31	2,97	1,42	3	-0,52	-3,14	0,98	2,28
ES	U. americanus	6	-0,36	-0,92	0,21	0,41	6	0,04	-1,14	1,10	0,77	6	1,05	0,62	1,80	0,47
	U. thibetanus	4	-0,53	-1,75	0,45	1,05	4	0,24	-0,64	2,25	1,35	4	1,15	-0,23	2,76	1,42
	Ursus	44	-0,15	-1,75	2,76	0,72	44	-0,07	-1,87	2,97	1,04	44	-0,08	-3,14	2,76	1,08
쁥	Helarctos malayanus	5	2,27	0,77	3,56	1,00	5	0,07	-0,84	0,58	0,57	5	-0,17	-0,69	0,40	0,46
GEN	Melursus ursinus	2	-0,14	-0,46	0,19	0,46	2	-0,64	-0,81	-0,46	0,25	2	0,85	0,32	1,38	0,75
Ŭ	Tremarctos ornatus	2	-0,66	-0,84	-0,48	0,25	2	-0,60	-1,00	-0,19	0,57	2	0,75	0,71	0,79	0,06
ų.	Ailuropoda melanoleuca	5	-0,66	-0,87	-0,37	0,23	5	1,08	0,34	1,76	0,62	5	0,19	-1,11	0,98	0,81

	В		ValP	%V1	۳ %	SVC	
		PC1	6,01	30,0	4 30	,04	
	F	C2	4,26	21,3	1 51	,36	
	F	PC3	2,61	2,61 13,0		,41	
С	L	I		P	PC1	PC2	PC3
L		* * *		***	*	NS	NS
1	0,947			***	NS	NS	NS
Р	0,989	0,97	4		*	NS	NS
PC1	-0,268	-0,21	9 -	0,262		NS	NS
PC2	0,226	-0,03	4 (0,155	0		NS
PC3	-0,135	-0,20	8 -	0,152	0	0	

П		Variabil inter-géné	lité érique	Variabi inter-spéc	ilité :ifique	Variabi sub-spéc	lité ifique
2	N	F	p	F	p	F	p
L	58	73,184	***	8,140	***	4,439	**
1	58	28,963	***	13,261	***	9,471	***
Ρ	58	62,921	***	10,558	***	7,644	***
PC1	58	14,627	***	0,896	NS	1,350	NS
PC2	58	2,050	NS	6,206	**	5,303	**
PC3	58	0.772	NS	7,292	***	4,063	

Variables	s de taille	Statistiqu	ies élémentaires	Analyse e	en composantes principales (ACP)
L	longueur (mm)	N	effectif	ValP	valeur propre
Im	largeur (mm)	μ	moyenne	%VT	% variance totale
P	périmètre (cm)	Min	valeur minimale	%VC	% variance cumulée
		Max	valeur maximale	12010-0010-0010-0010-0010-0010-0010-001	
Variables	de forme	σ	écart-type	Analyses	de variance à un facteur (ANOVA)
PC1-3	axes en composantes principales	CV	coefficient de variation	F P	test de Fischer significativité

Figure 5.3.17 Résultats basés sur les 58 quatrièmes prémolaires supérieures P4/ d'ursidés actuels (MNHN, Paris). A. Statistiques élémentaires basées sur les variables de taille et de forme. B. Analyse en composantes principales réalisée sur les 20 premiers coefficients de Fourier. C. Matrice des coefficients de corrélation de Pearson calculés entre les variables de taille et de forme et significativité associée. D. Analyses de variance à un facteur (ANOVA) basées sur les variables de taille et de forme catégorisées par genres, espèces (*Ursus*) et sous-espèces (*U. arctos*).



URSIDÉS ACTUELS - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE SUPÉRIEURE P4/

Figure 5.3.18 Contours moyens reconstruits des quatrièmes prémolaires supérieures P4/ des ursidés actuels (MNHN, Paris). A. Niveau générique. B. Niveau spécifique et C. Niveau sub-spécifique.

CHAPITRE 5 5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels



URSIDÉS ACTUELS - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE SUPÉRIEURE P4/

Figure 5.3.19 Distribution des 58 prémolaires supérieures P4/ des ursidés actuels (MNHN, Paris) dans les espaces morphologiques PC1 vs PC2 (gauche) et PC1 vs PC3 (droite) et contours moyens reconstruits. A. Niveau générique. B. Niveau spécifique chez Ursus. C. Niveau sub-spécifique chez U. arctos.

CHAPITRE 5 5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels



Figure 5.3.20 Eléments dentaires caractéristiques par la forme uniquement.

CHAPITRE 5 5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels 0.10 Relative warp II æ (14.7% variance) Meat feeders or 0.05 Faunivores 58,80 0.00 0 Tremarcto Insec -0.05 fooders * Arctodus simus Relative warp I (56.4% variance) * Ursus spelaeus -0.10 0.05 0.10 -0.05 0.00 -0.20 -0.15 -0.10 Relative warp II (22.9% variance) 0.10 ivore 0 05 0 00 -0.05 re Relative warp I (40.9% variance) 0 10 -0.05 0.00 0.05 -0.15 -0.10 Relative warp III 0.05 (6.8% variance) DP 0.00

Figure 5.3.21 Résultats issus de la mophométrie géométrique (points homologues) appliqués A. aux éléments mandibulaires et B. aux éléments crâniens. (modifié D'après FIGUEIRIDO et al. 2009)

-0.10

-0.05

Arctodus simus Ursus spelaeus -0.15 Melursus

0 05

0

0 00

0

5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels

URSIDÉS ACTUELS - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

					· · · · · ·						-	
Таха	N	Labelle	L	Id	Im	A	P	PC1	PC2	PC3	Sexe	Lat
Ursus arctos ssp.	1	1931-857	22,0	10,5	8,8	1,75	5,62	-0,20	0,53	-1,97	M	D
Ursus arctos ssp.	2	1947-268	22,4	12,3	10,2	2,52	6,65	-0,86	1,34	-0,34	-	D
Ursus arctos ssp.	3	1996-306	21,4	9,5	7,8	1,65	5,56	0,40	1,30	-0,40	-	D
Ursus arctos syriacus	4	1988-204	18,9	8,8	7,5	1,55	5,27	0,00	0,97	0,04	F	D
Ursus arctos collaris	5	1966-217	21,7	9,2	8,2	1,61	5,55	0,84	-0,15	0,64	M	D
Ursus arctos syriacus	6	1988-205	21,7	10,3	8,3	1,74	5,56	-0,36	0,99	-1,45	м	D
Ursus arctos ssp.	7	1902-1020	26,0	12,9	10,6	2,70	7,03	-0,36	-0,19	-0,53	-	D
Ursus arctos horribilis	8	1899-21	21,9	11,4	8,5	2,02	6,07	0,16	-1,90	-1,39	M	D
Ursus arctos horribilis	9	2006-416	26,9	12,7	10,8	2,93	7,24	0,20	-0,98	1,59	10	D
Ursus americanus	10	2006-442	19,0	8,6	6,9	1,30	4,89	0,42	0,59	0,51	M	D
Ursus americanus	11	1990-496	19,2	8,9	6,9	1,33	4,94	0,73	-0,53	-0,09	м	D
Tremarctos ornatus	12	1990-696	17,8	9,3	7,1	1,44	5,08	-0,34	-1,09	-1,96	F	D
Tremarctos ornatus	13	1848-369	18,1	8,7	7,2	1,28	4,79	0,03	-0,70	-1,00	-	D
Helarctos malayanus	14	1934-400	16,0	8,6	7,3	1,09	4,28	-0,27	-0,85	0,90	M	D
Melursus ursinus	15	1940-52	17,8	8,5	8,0	1,30	4,78	0,40	-0,06	-0,53	-	D
Melursus ursinus	16	1883-59	16,9	8,0	6,8	1,09	4,41	0,25	-1,32	-0,58	-	D
Ursus thibetanus	17	1986-345	20,7	9,4	8,2	1,60	5,35	0,48	0,38	1,46	-	D
Ursus maritimus	18	1934-28	19,5	8,3	7,4	1,35	5,10	1,48	0,93	1,00	-	D
Ursus thibetanus	19	1870-533	20,9	8,8	7,4	1,49	5,35	0,73	0,77	0,04	-	D
Ailuropoda melanoleuca	20	2000-481	30,5	19,9	16,6	4,89	9,28	-2,63	-0,22	0,77	м	D
Ailuropoda melanoleuca	21	A1729	32,3	19,4	16,3	5,28	9,77	-2,23	1,47	1,09		D
Ailuropoda melanoleuca	22	2000-363	31,8	20,8	15,7	5,03	9,57	-2,95	0,41	-1,17	м	D
Ursus thibetanus	23	2006-419	21,4	8,8	7,4	1,51	5,46	1,12	1,80	-1,28		D
Ursus maritimus	24	1972-620	19,7	8,2	7,4	1,43	5,21	1,55	0,60	0,81	F	D
Ursus thibetanus	25	1892-848	20,4	8,8	7,8	1,47	5,30	0,92	1,57	-0,42	F	D
Ursus maritimus	26	1934-48	21,0	9,0	7,7	1,52	5,40	0,92	1,33	-0,05		D
Ursus arctos ssp.	27	1931-587	21,5	10,6	8,4	1,78	5,69	0,11	0,12	-1,27	M	G
Ursus arctos ssp.	28	1947-268	24,8	11,9	10,4	2,50	6,70	-0,29	-0,50	0,64	-	G
Ursus arctos collaris	29	1966-217	20,5	9,3	8,1	1,65	5,52	0,84	0,55	0,98	M	G
Ursus arctos syriacus	30	1988-205	21,8	10,3	8,6	1,63	5,57	0,24	-1,23	-0,66	м	G
Ursus arctos syriacus	31	1988-204	19,1	9,2	7,9	1,44	5,08	-0,11	1,63	-0,12	F	G
Ursus arctos ssp.	32	1902-1020	26,1	12,9	10,3	2,81	7,08	-0,13	-1,08	0,89	-	G
Ursus arctos arctos	33	2006-434	22,5	10,5	8,7	1,92	5,90	0,36	-0,23	0,92	м	G
Ursus arctos ssp.	34	1843-100	24,2	11,8	9,1	2,32	6,50	-0,12	0,32	-1,92	M	G
Ursus arctos horribilis	35	1899-21	21,9	11,2	8,3	2,05	6,14	0,24	-1,87	-0,45	м	G
Ursus arctos horribilis	36	2006-416	26,4	12,6	11,0	3,21	7,65	0,07	0,58	-0,13		G
Ursus arctos horribilis	37	2006-560	25,3	13,2	10,0	2,70	6,93	-0,24	-1,71	-0,09		G
Ursus arctos horribilis	38	A2143	24,7	11,7	10,1	2,43	6,58	0,10	-0,09	0,38	м	G
Ursus americanus	39	2006-444	23,8	11,1	9,3	2,08	6,12	0,21	0,20	0,65	а.,	G
Ursus americanus	40	A2138	19,2	8,9	7,2	1,39	5,07	0,53	-0,53	-0,34	2	G
Tremarctos ornatus	41	1990-696	18,5	8,9	7,3	1,23	4,70	0,48	-1,44	-0,45	F	G
Helarctos malayanus	42	1934-400	16,2	8,7	6,6	1,02	4,19	-0,37	-1,58	0,20	M	G
Helarctos malayanus	43	1901-652	15,9	7,9	7,7	1,10	4,27	-0,03	0,77	1,77	-	G
Helarctos malayanus	44	1931-72	17,1	8,9	8,2	1,28	4,66	0,18	-0,58	2,45	м	G
Helarctos malayanus	45	1932-3197	17,8	8,3	7,6	1,17	4,54	0,46	-0,38	-0,36	м	G
Ursus thibetanus	46	1962-2914	20,7	9,1	7,2	1,60	5,64	1,16	-0,38	0,02		G
Ursus maritimus	47	1928-304	19,3	8,4	7,3	1,35	4,98	0,77	-0,07	-0,06	-	G
Ailuropoda melanoleuca	48	2000-481	31,2	20,6	17,0	4,67	9,07	-2,51	-0,73	1,45	м	G
Ailuropoda melanoleuca	49	A1729	32,0	20,0	16,4	4,81	9,34	-2,39	1,28	-0,17		G
					100							

Tableau 5.3.2 Base de données des 49 premières molaires inférieures M/1 d'ursidés actuels (MNHN, Paris). Variables de taille : Longueur L, largeur distale ld, largeur mésiale lm (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 24 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : sexe et latéralité Lat.

5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels

URSIDÉS ACTUELS - PREMIÈRE MOLAIRE SUPÉRIEURE M1/

2 <u>2</u>	222		32	1222	2	200		24572		1211	a
Таха	N	Labelle	L	1	A	P	PC1	PC2	PC3	Sexe	Lat
Ursus arctos ssp.	1	1931-857	20,9	14,8	2,59	6,35	0,80	0,15	-1,03	IVI	D
Ursus arctos ssp.	2	1947-268	23,2	17,4	3,52	7,36	0,47	-0,53	-0,23	2	D
Ursus arctos syriacus	3	1988-204	19,1	13,8	2,05	5,65	0,66	0,91	-1,29	F	D
Ursus arctos syriacus	4	1988-205	22,4	15,5	2,87	6,65	0,53	0,22	-0,86	M	D
Ursus arctos arctos	5	2006-441	20,4	15,6	2,86	6,60	0,06	1,41	0,67	F	D
Ursus arctos collaris	6	1966-217	20,0	14,4	2,45	6,01	-0,18	-0,17	1,47	M	D
Ursus arctos ssp.	1	1962-2911	24,4	18,3	3,45	7,24	0,11	1,67	-0,53	M	D
Ursus arctos ssp.	8	A7934	20,8	14,9	2,60	6,26	-0,70	2,04	0,77	<u></u>	D
Ursus arctos ssp.	9	1902-1020	25,4	18,1	3,/1	7,47	0,15	-0,42	0,93		D
Ursus arctos ssp.	10	1932-485	21,1	15,5	2,72	6,50	0,71	-0,24	-0,52	M	D
Ursus arctos ssp.	11	1880-556	22,3	16,7	3,24	7,03	0,56	0,20	-0,95	ā.	D
Ursus arctos arctos	12	2006-434	20,7	15,5	2,69	6,45	0,38	0,28	-0,60	M	D
Ursus arctos ssp.	13	1929-538	19,2	14,2	2,36	5,96	0,44	-0,55	-0,34	F	D
Ursus arctos ssp.	14	1843-100	23,3	17,7	3,44	7,21	0,58	-0,66	-0,09	M	D
Ursus arctos horribilis	15	1899-21	20,7	16,6	3,09	6,85	0,61	-0,45	-1,11	м	D
Ursus arctos horribilis	16	2006-416	23,9	17,8	3,80	7,53	0,05	1,31	0,58	×	D
Ursus arctos horribilis	17	2006-560	25,6	18,6	4,13	7,96	0,63	-0,33	-0,80	7	D
Ursus arctos horribilis	18	A2143	23,4	16,9	3,41	7,17	0,43	0,42	0,06	м	D
Ursus americanus	19	A2137	18,0	12,1	1,96	5,48	0,27	-0,48	0,44	-	D
Ursus americanus	20	1990-496	17,5	13,2	2,09	5,60	0,27	-0,67	1,56	М	D
Tremarctos ornatus	21	1848-369	15,6	12,1	1,56	4,92	0,27	1,06	-0,26	5	D
Helarctos malayanus	22	1934-400	14,5	13,3	1,49	4,67	-2,49	-0,29	0,67	м	D
Helarctos malayanus	23	1932-3197	15,4	13,8	1,72	5,05	0,24	-1,44	1,41	м	D
Helarctos malayanus	24	1962-4164	14,4	11,4	1,31	4,39	-0,18	-0,78	2,11	5	D
Melursus ursinus	25	1940-52	16,7	12,4	1,82	5,31	0,35	-0,92	0,92		D
Melursus ursinus	26	1883-59	15,4	12,6	1,65	5,11	0,18	-0,36	2,44	-	D
Ursus thibetanus	27	1892-848	18,1	13,0	2,03	5,64	-1,48	1,49	0,27	F	D
Ailuropoda melanoleuca	28	2000-481	23,5	27,7	5,81	9,42	-2,98	-1,34	-1,21	М	D
Ailuropoda melanoleuca	29	A1729	25,3	27,0	6,16	9,68	-3,09	-1,16	-0,96	-	D
Ailuropoda melanoleuca	30	2000-363	25,8	28,4	7,22	10,51	-2,72	-1,10	-1,90	м	D
Ursus americanus	31	A2138	16,8	13,4	1,88	5,34	-1,24	1,93	1,14		D
Ursus arctos ssp.	32	1931-857	20,4	15,0	2,39	6,09	0,77	0,26	-0,94	М	G
Ursus arctos ssp.	33	1947-268	23,0	17,2	3,49	7,31	0,60	-0,54	-0,12	-	G
Ursus arctos arctos	34	2006-441	20,1	15,5	2,79	6,52	0,59	-0,70	-0,72	F	G
Ursus arctos collaris	35	1966-217	19,2	14,0	2,32	5,84	-0,27	-0,12	1,75	м	G
Ursus arctos syriacus	36	1988-205	22,6	15,4	2,65	6,40	0,58	0,33	-1,34	М	G
Ursus arctos syriacus	37	1988-204	18,6	13,1	2,02	5,60	0,02	1,80	0,03	F	G
Ursus arctos_ssp.	38	1962-2911	24,4	18,6	3,83	7,60	0,08	1,30	-0,72	М	G
Ursus arctos ssp.	39	A7934	20,9	15,2	2,72	6,35	-0,57	1,92	0,72	-	G
Ursus arctos ssp.	40	1902-1020	25,3	17,7	3,80	7,58	0,27	-0,75	0,60	5	G
Ursus arctos ssp.	41	1932-485	21,1	15,3	2,72	6,54	0,85	-0,73	-0,48	м	G
Ursus arctos ssp.	42	1880-556	22,0	16,5	3,39	7,16	0,36	0,86	-0,40	Ξ.	G
Ursus arctos arctos	43	2006-434	21,1	15,7	2,67	6,45	0,54	0,47	-0,88	м	G
Ursus arctos ssp.	44	1929-538	19,3	14,4	2,34	5,94	0,52	-1,14	-0,24	F	G
Ursus arctos ssp.	45	1843-100	22,8	17,7	3,37	7,15	0,59	-0,71	-0,30	М	G
Ursus arctos horribilis	46	1899-21	20,9	16,2	3,05	6,81	0,63	0,08	-0,71	М	G
Ursus arctos horribilis	47	2006-416	23,9	17,5	3,64	7,38	0,29	-0,04	0,22	-	G
Ursus maritimus	48	1972-620	17,2	13,3	1,99	5,63	0,99	-0,21	-1,81	F	G
Ursus americanus	49	A2137	18,3	12,2	1,95	5,50	0,29	-0,56	0,79	7	G
Ursus americanus	50	2006-444	21,7	15,8	3,09	6,86	0,44	-0,21	-0,39		G
Ursus thibetanus	51	2006-419	18,5	13,0	2,01	5,63	0,73	-0,94	-0,25	-	G
Ursus americanus	52	2006-442	18,4	12,2	1,96	5,49	0,45	-0,89	0,31	м	G
Tremarctos ornatus	53	1990-696	16,1	12,9	1,72	5,01	-1,12	1,52	1,01	F	G
Helarctos malayanus	54	1901-652	14,3	11,9	1,58	4,85	0,44	-1,38	1,29	-	G
Helarctos malayanus	55	1931-72	15,1	13,6	1,69	5,03	0,29	-1,65	1,40	м	G
Ursus thibetanus	56	1962-2914	17,8	13,7	2,27	5,84	0,45	-0,93	0,94	2	G
Ursus maritimus	57	1934-28	16,9	13,5	1,86	5,38	0,80	0,26	-1,28	-	G
Ursus thibetanus	58	1870-533	18,2	13,6	2,24	5,83	-0,83	2,03	0,70	~	G
Ursus maritimus	59	1928-304	17,8	13,5	1,96	5,46	0,46	0,77	-0,63		G
Ailuropoda melanoleuca	60	2000-481	23,6	28,0	5,67	9,27	-2,92	-1,28	-1,32	M	G

Tableau 5.3.3 Base de données des 60 premières molaires supérieures M1/ d'ursidés actuels (MNHN, Paris). Variables de taille : Longueur L, largeur I (mm), aire A (cm³) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 24 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : Sexe et Latéralité Lat.

5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels

URSIDÉS ACTUELS - DEUXIÈME MOLAIRE SUPÉRIEURE M2/

Таха	Ν	Labelle	L	T	Α	Р	PC1	PC2	PC3	Sexe	Lat
Ursus arctos syriacus	1	1988-204	26,2	13,9	2,81	6,96	-0,69	0,07	1,27	F	D
Ursus arctos syriacus	2	1988-205	34,0	17,7	4,62	8,85	-0,57	1,81	0,16	м	D
Ursus arctos arctos	3	2006-441	33,5	17,3	4,42	8,70	-0,31	0,30	0,26	F	D
Ursus arctos collaris	4	1966-217	30,2	15,8	4,16	8,35	-0,06	0,24	-0,51	M	D
Ursus arctos ssp.	5	1962-2911	35,0	18,5	4,92	9,29	-0,21	0,52	1,63	M	D
Ursus arctos ssp.	6	A7934	31,6	16,8	4,33	8,37	-0,16	1,03	-0,89		D
Ursus arctos ssp.	7	1932-485	32,3	16,6	4,01	8,56	-0,73	0,36	1,82	M	D
Ursus arctos ssp.	8	1880-556	34,4	17,8	5,04	9,28	-0,30	0,70	0,04	-	D
Ursus arctos arctos	9	2006-434	29,9	16,4	4,00	8,25	-0,23	0,97	-0,85	M	D
Ursus arctos ssp.	10	1929-538	33,2	16,3	4,51	8,94	-0,54	1,04	1,27	F	D
Ursus arctos ssp.	11	1843-100	36,6	19,2	5,38	9,55	-0,17	0,24	-0,21	M	D
Ursus arctos horribilis	12	1899-21	34,8	18,8	5,18	9,29	0,08	0,42	-0,03	M	D
Ursus arctos horribilis	13	2006-416	36,0	19,5	5,69	9,82	-0,91	-1,29	0,15	- 3	D
Ursus arctos horribilis	14	2006-560	39,9	20,2	6,12	10,39	-0,29	1,17	0,15		D
Ursus arctos horribilis	15	A2143	32,0	18,4	4,32	8,39	-0,04	-0,90	-0,09	M	D
Ursus americanus	16	A2137	25,0	13,6	2,69	6,67	-0,17	-0,10	-1,22	-	D
Ursus americanus	17	2006-442	27,7	14,2	3,18	7,28	-0,74	0,61	-0,82	M	D
Ursus americanus	18	1990-496	25,9	14,6	2,99	7,08	-0,30	-0,95	0,52	M	D
Tremarctos ornatus	19	1848-369	19,5	12,5	1,72	5,20	0,42	-1,58	-1,52		D
Helarctos malayanus	20	1934-400	18,1	12,2	1,/8	5,25	0,54	0,04	-1,92	M	D
Helarctos malayanus	21	1932-3197	20,7	13,8	2,16	5,75	0,68	-1,66	-1,46	M	D
Helarctos malayanus	22	1962-4164	18,1	12,6	1,50	4,87	0,84	-1,56	-0,50	-	D
Melursus ursinus	23	1940-52	12,5	11,5	1,//	5,19	1,00	1,21	-2,03	-	D
Ursus thibatanus	24	1003-33	24.1	12 /	2,05	5,05	0,05	1,70	-2,12	c c	D
Ailuronoda melanoleuca	25	2000-481	34,1	26.0	6,67	10 14	2 87	0.02	0,55	M	D
Ailuropoda melanoleuca	27	Δ1729	36.0	26.4	7.80	11 00	2,07	0.35	-0.81	-	D
Ailuropoda melanoleuca	28	2000-363	35.8	27.6	7 90	11 17	4 13	-0.04	1 92	м	D
Ursus maritimus	29	1972-620	25.0	13.9	2.80	6.86	-0.90	-1.71	-0.30	F	D
Ursus arctos svriacus	30	1988-204	25,5	13,6	2,76	6,96	-0,77	0.27	1.05	F	G
Ursus arctos arctos	31	2006-441	31,8	17,4	4,51	8,76	0,18	0,24	-0,01	F	G
Ursus arctos collaris	32	1966-217	30,1	15,7	4,37	8,57	-0,92	0,06	-0,08	м	G
Ursus arctos syriacus	33	1988-205	33,9	17,5	4,63	8,85	-0,48	1,18	0,15	м	G
Ursus arctos ssp.	34	1962-2911	35,2	18,2	5,07	9,54	-0,14	0,88	2,06	M	G
Ursus arctos ssp.	35	A7934	31,3	16,8	4,32	8,43	-0,25	1,23	-1,50	-	G
Ursus arctos ssp.	36	1932-485	32.1	16.6	3.98	8.42	-1.10	0,70	1.67	м	G
Ursus arctos ssp.	37	1880-556	34.4	17.8	5 22	9.46	-0.58	0.69	0.10		G
Ursus arctos arctos	38	2006 424	20.0	16.2	4.02	0,40	-0.30	0.97	-0.70	M	G
	20	1020 520	29,9	16,2	4,05	0,29	0.25	1 10	0.01		6
Ursus arctos ssp.	39	1929-538	33,0	16,3	4,41	8,83	-0,25	1,10	0,91	F.	G
Ursus urctos ssp.	40	1843-100	36,8	19,2	5,50	9,67	-0,45	1,21	-0,52	IVI	G
Ursus arctos horribilis	41	1899-21	34,8	18,2	4,86	9,08	-0,41	0,41	-0,08	M	G
Ursus arctos horribilis	42	2006-416	36,0	19,8	4,75	8,93	-0,73	-1,10	0,00	-	G
Ursus maritimus	43	1972-620	25,2	13,8	5,03	9,30	-1,18	-2,08	0,03	F	G
Ursus arctos horribilis	44	2006-560	39,9	20,0	6,60	10,69	-0,89	0,54	-0,31	12	G
Ursus arctos horribilis	45	A2143	32,3	18,6	4,89	8,98	0,56	-0,84	0,16	M	G
Ursus americanus	46	A2137	25,1	13,6	2,77	6,77	-0,23	0,02	-1,11	- E	G
Ursus americanus	47	2006-444	30,8	17,8	4,14	8,41	0,57	-0,14	1,57	<u> </u>	G
Ursus americanus	48	A2138	25.7	14.3	2.84	6.94	0,00	0,31	0,48	1	G
Tremarctos ornatus	49	1990-696	24 5	13.2	2 57	6 55	0.00	0.17	0.11	F	G
Helarctos malavanus	50	1901-652	17 3	11 4	1 72	5 15	0.29	-1.70	-1.03		G
Helarctos malavanus	51	1931-72	19.6	12 2	2.07	5,15	0.36	-1 13	-0.23	M	G
Ursus thihetanus	52	1962-2914	26.5	14.8	3 37	7 47	-0.20	-0.52	0.34	-	G
Ursus maritimus	53	1934-28	22.6	13.4	2.07	5.93	-0.06	-0.92	0.26	-	G
Ursus thibetanus	54	1870-533	26.3	14.4	3.00	7,19	-0.75	-1.59	0,96		G
Ursus maritimus	55	1928-304	24.9	13.8	2.57	6.65	-0.96	-1.95	0.83		G
Ailuropoda melanoleuca	56	2000-481	33.2	26.7	7,15	10.51	3,01	0,23	0,84	м	G
Ursus thibetanus	57	2006-419	24,5	13,9	2,83	6,76	-0,04	-0,74	-0,86	4	G
		 						· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·			

Tableau 5.3.4 Base de données des 57 deuxièmes molaires supérieures M2/ d'ursidés actuels (MNHN, Paris). Variables de taille : Longueur L, largeur I (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : Sexe et Latéralité Lat.

CHAPITRE 5 5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels

URSIDÉS ACTUELS - TROISIÈME MOLAIRE INFÉRIEURE M/3

Таха	Ν	Labelle	L	1	Α	Ρ	PC1	PC2	PC3	Sexe	Lat
Ursus arctos syriacus	1	1988-204	10,9	10,1	0,87	3,53	0,78	-0,36	-0,43	F	D
Ursus arctos collaris	2	1966-217	17,7	13,4	1,93	5,28	-0,21	0,97	0,69	M	D
Ursus arctos syriacus	3	1988-205	20,7	15,5	2,51	6,05	-1,06	1,51	-1,25	M	D
Ursus arctos artos	4	2006-434	17,0	13,0	1,75	5,08	-1,16	0,77	-1,68	M	D
Ursus arctos horribilis	5	2006-416	22,8	15,5	2,58	6,30	-0,93	-1,54	0,61		D
Ursus americanus	6	2006-442	15,7	11,7	1,37	4,51	-0,37	-0,17	0,08	M	D
Ursus americanus	7	A2138	13,5	12,0	1,32	4,36	0,48	0,14	-0,12	1.7.2	D
Ursus americanus	8	1990-496	14,8	11,2	1,41	4,52	-0,40	0,61	-1,25	м	D
Tremarctos ornatus	9	1990-696	12,7	10,4	1,00	3,84	1,05	-0,51	-0,09	F	D
Tremarctos ornatus	10	1848-369	10,2	8,7	0,68	3,17	0,24	-0,35	-0,40	-	D
Helarctos malayanus	11	1934-400	9,9	9,2	0,71	3,18	-0,13	2,05	0,79	M	D
Melursus ursinus	12	1940-52	11,7	8,6	0,85	3,54	-0,38	0,99	0,53	-	D
Ursus thibetanus	13	1986-345	13,2	11,2	1,23	4,19	0,33	0,13	1,57	-	D
Ursus maritimus	14	1934-28	13,3	10,1	1,03	3,90	-0,61	-0,43	0,61	-	D
Ursus thibetanus	15	1870-533	12,0	9,8	1,06	3,91	-0,86	0,04	0,62	-	D
Ailuropoda melanoleuca	16	2000-481	19,8	19,2	2,78	6,31	1,91	-0,62	-1,08	M	D
Ailuropoda melanoleuca	17	2000-363	19,2	20,2	3,24	6,86	2,43	-0,53	-1,82	M	D
Ursus thibetanus	18	2006-419	11,3	10,3	1,01	3,84	0,44	-1,17	0,59	100	D
Ursus thibetanus	19	1892-848	15,2	10,9	1,42	4,57	-0,97	-0,05	0,48	F	D
Ursus maritimus	20	1934-48	13,7	10,9	1,09	4,03	-0,38	-0,13	-1,27		D
Ursus arctos collaris	21	1966-217	17,6	13,1	1,83	5,16	0,01	0,65	1,33	M	G
Ursus arctos syriacus	22	1988-205	19,9	15,8	2,39	5,95	-1,35	0,98	-1,91	M	G
Ursus arctos syriacus	23	1988-204	10,5	9,8	0,85	3,50	1,19	0,06	0,52	F	G
Ursus arctos arctos	24	2006-434	17,0	12,4	1,73	5,11	-0,87	-1,26	0,82	M	G
Ursus arctos ssp.	25	1929-538	17,7	13,9	2,01	5,43	0,48	-0,48	-0,18	F	G
Ursus arctos horribilis	26	1899-21	20,2	14,4	2,56	6,18	-0,36	-0,84	0,27	M	G
Ursus arctos horribilis	27	2006-416	22,1	15,1	2,70	6,40	-0,89	-1,07	0,03	-	G
Ursus arctos horribilis	28	2006-560	22,8	16,7	3,12	6,89	-0,98	-1,36	-0,20	-	G
Ursus arctos horribilis	29	A2143	19,6	13,8	2,17	5,77	-1,06	-1,57	0,91	M	G
Ursus americanus	30	2006-444	16,6	12,4	1,60	4,87	-0,65	-0,38	-0,75		G
Tremarctos ornatus	31	1990-696	13,5	10,5	1,03	3,85	1,34	-0,43	0,46	F	G
Helarctos malayanus	32	1934-400	10,0	9,4	0,77	3,31	0,23	1,00	2,34	M	G
Helarctos malayanus	33	1901-652	8,1	7,1	0,46	2,57	0,85	0,96	-0,11	-	G
Helarctos malayanus	34	1932-3197	10,6	9,8	0,82	3,41	-0,51	2,17	-0,30	M	G
Ursus thibetanus	35	1962-2914	15,9	11,3	1,46	4,65	-0,58	0,11	1,01	-	G
Ursus maritimus	36	1928-304	15,0	11,1	1,27	4,38	-0,93	-0,92	-0,06	-	G
Ailuropoda melanoleuca	37	2000-481	19,3	19,6	2,91	6,52	1,93	-1,46	-0,58	M	G
Ursus maritimus	38	1972-620	12,2	9,8	0,95	3,74	-0,21	0,49	-1,90	F	G
Helarctos malayanus	39	1931-72	10,2	9,8	0,81	3,41	2,15	1,98	1,15	M	G

Tableau 5.3.5 Base de données des 39 troisièmes molaires inférieures M/3 d'ursidés actuels (MNHN, Paris). Variables de taille : Longueur L, largeur I (mm), aire (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier (PH5). Paramètres individuels : sexe et latéralité Lat.

5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels

URSIDÉS ACTUELS - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE INFÉRIEURE P/4

Таха	Ν	Labelle	L	Т	Α	Р	PC1	PC2	PC3	Sexe	Lat
U. arctos arctos	1	2006-441	11,4	7,2	0,66	3,19	-0,52	0,33	-0,72	F	D
U. arctos collaris	2	1966-217	9,2	5,3	0,43	2,56	0,74	-0,66	-0,82	M	D
U. arctos syriacus	3	1988-205	12,4	7,2	0,68	3,24	0,15	0,20	-1,09	м	D
U. arctos syriacus	4	1988-204	9,1	5,3	0,41	2,53	-1,87	-0,55	0,48	F	D
U. arctos ssp.	5	1996-306	12,3	6,3	0,63	3,21	0,44	0,23	-1,22	-	D
U. arctos ssp.	6	1902-1020	13,7	7,7	0,89	3,72	-0,25	-0,38	-1,40	-	D
U. arctos ssp.	7	2006-434	10,4	6,5	0,57	2,94	-0,29	-0,82	-1,76	M	D
U. arctos horribilis	8	2006-416	13,8	8,1	0,96	3,84	0,62	0,22	-0,69	14	D
U. americanus	9	1990-496	9,4	5,1	0,42	2,56	0,31	0,95	-0,98	M	D
Tremarctos ornatus	10	1990-696	7,5	5,0	0,27	2,04	0,76	0,11	2,07	F	D
Tremarctos ornatus	11	1848-369	7,6	5,3	0,30	2,13	1,31	-0,01	2,67	-	D
Melursus ursinus labiatus	12	1940-52	11,0	6,2	0,52	2,86	0,45	-0,05	-0,51	-	D
Melursus ursinus labiatus	13	1883-59	10,4	5,3	0,46	2,74	0,53	0,56	-1,09		D
U. thibetanus	14	1986-345	9,8	6,3	0,49	2,74	0,45	0,67	0,17	-	D
U. maritimus	15	1934-28	12,5	6,4	0,64	3,24	0,80	1,03	-0,13	(-)	D
U. thibetanus	16	1870-533	10,0	5,1	0,46	2,71	0,27	0,86	-0,95	-	D
Ailuropoda melanoleuca	17	2000-481	23,4	12,6	2,09	6,00	0,11	1,61	-0,50	м	D
Ailuropoda melanoleuca	18	A1729	23,1	12,8	2,22	6,27	0,17	2,19	-0,11	-	D
Ailuropoda melanoleuca	19	2000-363	22,5	12,5	1,95	5,83	1,67	2,45	1,34	м	D
U. thibetanus	20	2006-419	8,5	5,0	0,35	2,33	0,87	-0,12	-0,77	-	D
U. maritimus	21	1934-48	13,6	6,8	0,73	3,47	0,25	0,88	-0,46	-	D
U. arctos arctos	22	2006-441	10,9	7,1	0,63	3,10	0,61	-0,14	1,40	F	G
U. arctos collaris	23	1966-217	9,2	5,6	0,41	2,49	0,05	-0,20	0,66	м	G
U. arctos syriacus	24	1988-205	12,1	7,1	0,70	3,29	-0,79	-0,43	0,65	м	G
U. arctos syriacus	25	1988-204	9,2	5,1	0,43	2,60	1,56	-0,42	-0,63	F	G
U. arctos ssp.	26	1902-1020	13,7	7,8	0,88	3,74	-0,69	-0,39	1,28	-	G
U. arctos ssp.	27	1843-100	13,5	7,3	0,83	3,64	0,23	0,60	1,00	м	G
U. arctos horribilis	28	1899-21	9,0	6,1	0,45	2,60	-0,13	-2,26	-1,29	м	G
U. arctos horribilis	29	2006-416	13,3	8,1	0,98	3,85	-0,23	-0,03	-0,01	-	G
U. arctos horribilis	30	2006-560	14,8	8,1	1,00	3,97	0,02	0,12	0,06	2	G
U. arctos horribilis	31	A2143	12,4	7,7	0,84	3,62	1,33	-1,74	-0,79	м	G
U. americanus	32	2006-444	12,0	6,3	0,63	3,18	1,27	-0,07	0,14	-	G
U. americanus	33	A2138	8,7	4,7	0,34	2,35	-1,63	0,10	-0,36		G
Tremarctos ornatus	34	1990-696	7,6	4,8	0,24	1,92	0,15	-0,38	0,37	F	G
Helarctos malayanus	35	1934-400	7,7	5,5	0,33	2,21	-0,33	-1,06	-0,59	м	G
Helarctos malayanus	36	1901-652	7,5	6,0	0,37	2,33	0,87	-2,38	1,33	-	G
Helarctos malayanus	37	1931-72	7,2	6,1	0,33	2,18	0,08	-2,35	1,48	м	G
U. thibetanus	38	1962-2914	7,7	5,5	0,48	2,71	-0,09	-0,26	0,28	-	G
U. maritimus	39	1928-304	11,5	6,4	0,57	3,03	-1,67	0,11	0,40		G
Ailuropoda melanoleuca	40	A1729	22,7	14,1	2,10	6,04	-2,61	0,42	0,40	-	G
Ailuropoda melanoleuca	41	2000-481	23,6	13,0	2,10	5,99	-2,18	0,48	0,73	м	G
U. maritimus	42	1972-620	11,1	6,3	0,55	2,97	-1,78	0,71	0,68	F	G
U. thibetanus	43	1892-848	8,0	5,2	0,34	2,28	-0,99	-0,11	-0,72	F	G

Tableau 5.3.6 Base de données des 43 quatrièmes prémolaires inférieures P/4 d'ursidés actuels (MNHN, Paris). Variables de taille : Longueur L, largeur I (mm), aire (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : Sexe et Latéralité Lat.

5.3 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels

URSIDÉS ACTUELS - QUATRIÈME PRÉMOLAIRE SUPÉRIEURE P4/

Таха	N	Labelle	ĩ	1	Α	Ρ	PC1	PC2	PC3	Sexe	Lat
Ursus arctos ssp.	1	1931-857	14,8	10,6	1,13	4,23	-0,94	-0,37	-0,50	M	D
Ursus arctos syriacus	2	1988-205	15,2	11,7	1,33	4,50	0,08	-0,62	-0,21	м	D
Ursus arctos arctos	3	2006-441	14,2	11,2	1,34	4,44	0,23	-0,35	-0,35	F	D
Ursus arctos collaris	4	1966-217	12,6	8,1	0,87	3,72	-0,85	1,67	-0,16	M	D
Ailuropoda melanoleuca	5	2000-363	25,8	18,1	3,48	7,65	-0,80	0,94	-1,11	M	D
Ursus arctos ssp.	6	1962-2911	16,1	12,1	1,48	4,72	0,45	0,46	-0,16	M	D
Ursus arctos ssp.	7	A7934	14,4	11,3	1,19	4,33	-0,29	-1,25	-0,21		D
Ursus arctos ssp.	8	1902-1020	17,4	13,5	1,75	5,16	0,13	-1,06	-1,10	-	D
Ursus arctos ssp.	9	1932-485	15,0	11,6	1,28	4,43	-0,23	-0,86	0,04	M	D
Ursus arctos ssp.	10	1880-556	15,3	12,9	1,50	4,69	0,80	-1,87	-0,78	1	D
Ursus arctos arctos	11	2006-434	14,1	10,6	1,13	4,24	-0,53	-0,41	1,01	M	D
Ursus arctos ssp.	12	1929-538	13,7	10,9	1,27	4,43	-0,33	-0,45	-0,72	F	D
Ursus arctos bossibilis	13	1843-100	16,8	11,7	1,54	4,92	-0,76	-0,19	-1,37	M	D
Ursus arctos horribilis	14	1899-21	13,8	11,3	1,36	4,52	-0,03	-0,55	-1,09	M	D
	15	2006-416	11.2	13,2	1,82	3,20	0,21	-0,30	0,10	-	D
Ursus americanus	17	2006-444	14.8	11.2	1 26	4 51	-0.92	0.18	0.77	2	D
Ursus americanus	18	2006-442	12.8	8.6	0.81	3.58	-0.06	0.47	0.75	M	D
Tremarctos ornatus	19	1848-369	10.7	77	0.65	3,20	-0.48	-0.19	0.79		D
Helarctos malavanus	20	1934-400	9.6	7.5	0.56	2.84	2 33	0.58	-0.52	м	D
, Helarctos malayanus	21	1932-3197	11.4	8.2	0.72	3.29	3.56	0.50	-0.69	M	D
Helarctos malayanus	22	1962-4164	10,1	7,4	0,60	3,04	0,77	-0,03	0,19		D
Melursus ursinus	23	1940-52	13,2	9,3	0,88	3,74	-0,46	-0,81	1,38		D
Melursus ursinus	24	1883-59	11,9	8,0	0,73	3,36	0,19	-0,46	0,32	1.0	D
Ursus maritimus	25	1972-620	14,2	9,9	1,01	3,99	-1,12	0,31	0,61	F	D
Ailuropoda melanoleuca	26	2000-481	26,8	19,3	3,86	7,78	-0,47	0,68	0,64	M	D
Ailuropoda melanoleuca	27	A1729	26,3	17,7	3,58	7,69	-0,37	1,69	0,98	-	D
Ursus arctos ssp.	28	1931-857	14,9	10,6	1,12	4,19	-0,44	0,04	-0,02	M	G
Ursus arctos collaris	29	1966-217	12,3	8,3	0,87	3,70	0,01	1,35	1,36	M	G
Ursus arctos syriacus	30	1988-205	15,1	11,2	1,36	4,55	-0,02	0,33	-0,16	M	G
Ursus arctos syriacus	31	1988-204	11,8	9,0	0,82	3,55	-0,66	-0,38	-0,68	F	G
Ursus arctos ssp.	32	1962-2911	16,1	11,9	1,60	4,91	0,37	0,41	-0,22	M	G
Ursus arctos ssp.	33	A7934	14,0	11,2	1,25	4,37	-0,17	-0,93	-0,78	1	G
Ursus arctos ssp.	34	1902-1020	17,8	13,3	1,82	5,27	-0,03	-0,59	-1,75		G
Ursus arctos ssp.	35	1932-485	15,0	11,6	1,30	4,48	-0,04	-1,25	-0,49	M	G
Ursus arctos ssp.	36	1880-556	15,5	13,3	1,60	4,87	0,65	-1,71	-0,48	17	G
Ursus arctos arctos	37	2006-434	13,7	10,6	1,10	4,17	-0,72	-0,76	0,88	M	G
Ursus arctos ssp.	38	1929-538	13,5	11,1	1,26	4,42	0,00	-0,81	-0,14	F	G
Ursus arctos horribilis	39	1843-100	16,8	11,2	1,41	4,/3	-0,86	0,38	-1,53		G
Ursus arctos horribilis	40	1899-21	14,3	11,0	1,27	4,42	-0,18	0,99	-1,38	IVI	G
Ursus thibetanus	41	2006-416	16,6	13,1	1,82	5,26	0,45	0,03	0,14	-	G
Ursus arctos horribilis	42	1892-848	12,6	8,8	1 01	5,79	1 12	-0,64	0,15	F	G
Ursus arctos horribilis	43	Δ2143	17 3	13 7	1.84	5 31	0.05	-0,79	-0,64	м	G
Ursus americanus	45	A2143	11.0	7 1	0.74	3 47	0,03	1 10	1 47		G
Ursus americanus	45	A2137	11,0	83	0,74	3,47	-0,71	1,10	1,47	-	G
Ursus americanus	47	1990-496	11.7	8.7	0.83	3.55	0.21	-0.46	0.62	м	G
Tremarctos ornatus	48	1990-696	11.8	8.8	0.72	3.38	-0.84	-1.00	0.71	F	G
Helarctos malayanus	49	1901-652	9.6	7.0	0.58	2.94	2.55	0.17	-0.22	<u> </u>	G
Helarctos malayanus	50	1931-72	10,5	8,4	0,61	3,04	2,16	-0,84	0,40	м	G
Ursus thibetanus	51	1962-2914	12,1	7,0	0,71	3,38	-1,05	2,25	-0,23		G
Ursus maritimus	52	1934-28	15,1	7,8	1,01	4,01	2,76	2,97	0,98		G
Ursus thibetanus	53	1870-533	12,8	8,7	0,92	3,79	0,22	-0,35	1,90	-	G
Ursus maritimus	54	1928-304	13,4	7,9	0,89	3,70	-0,88	2,52	-3,14	-	G
Ailuropoda melanoleuca	55	2000-481	26,2	19,7	4,28	8,12	-0,80	0,34	-0,02	M	G
Ailuropoda melanoleuca	56	A1729	27,7	18,1	3,99	8,07	-0,87	1,76	0,46		G
Ursus thibetanus	57	2006-419	12,2	8,5	0,83	3,65	0,45	-0,31	2,76	-	G
Ursus arctos syriacus	58	1988-204	12,1	9,2	0,87	3,64	-0,42	-0,16	-0,60	F	G

Tableau 5.3.7 Base de données des 58 quatrièmes prémolaires supérieures P4/ d'ursidés actuels (MNHN, Paris). ariables de taille : Longueur L, largeur I (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : axes en composantes principales PC1-3 calculés à partir des 20 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuel : Sexe et Latéralité Lat.





URSIDÉS ACTUELS ET FOSSILES - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

CHAPITRE 5 5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles

5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles

URSIDÉS ACTUELS ET FOSSILES - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

Α L ld Im Ρ PC1 PC2 PC3 *** L *** *** ** * *** %VT B ValP %VC *** *** *** *** 0,914 *** ld PC1 5,68 23,67 23,67 *** Im 0,883 0,952 ** *** *** PC2 4,93 20,56 44,22 *** ** **: 0,968 0,939 0.897 Ρ NS PC1 0,496 0,248 0,191 0,394 NS PC3 3,67 15,27 59,49 PC2 0,168 0,354 0,396 0,201 0 NS PC3 0,322 0,498 0,354 0,395 0 0 U. deningeri U. arctos С Taxa fossiles archaïque / actuel vs U. spelaeus N F p Ν F p F N D 184 15,235 *** 37 7,964 ** L L 15,235 *** 168 L 7,931 ** 15,266 *** 184 Id ld 37 7,931 ** ld 168 3,540 10,881 ** 184 NS 37 Im Im 3,540 Im 168 NS 12,277 *** 1,238 NS 184 Ρ 37 P Ρ 168 12,277 *** PC1 184 22,978 *** 2,742 NS PC1 37 22,978 PC1 168 *** 184 0,369 13,055 *** PC2 NS PC2 37 PC2 168 0,369 NS 184 0,016 12,580 ** PC3 NS PC3 37 0,016 PC3 168 NS

		U. deni	ngeri tions			U. spe popula	<i>laeus</i> ations
	N	F	p		Ν	F	p
ы	12	1.472	NS	L	156	6,244	***
Id	12	1.117	NS	ld	156	3,418	***
Im	12	2,984	NS	Im	156	3,902	***
Р	12	0.294	NS	Р	156	7,006	***
PC1	12	1.069	NS	PC1	156	6,160	***
PC2	12	4,733	NS	PC2	156	2,269	**
PC3	12	0.270	NS	PC3	156	2,601	**

Figure 5.4.1 Suite des résultats des analyses statistiques réalisées sur les 233 premières molaires inférieures M/1 d'ursidés actuels et fossiles. A. Matrice des coefficients de corrélation de Pearson *r* calculés sur les variables de taille et de forme et significativité associée. B. Analyse en Composantes Principales réalisées sur les 24 premiers coefficients de Fourier. C. Analyses de variance à un facteur (ANOVAs) réalisées à partir des variables de taille et de forme. Variables de taille : longueur L, largeur distale ld, largeur mésiale lm (mm), périmètre P (cm). Variables de forme : axes en Composantes Principales PC1-3 issus de l'ACP.

CHAPITRE 5 5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles



Figure 5.4.2 Diagramme bivarié du périmètre en fonction de la longueur mesurés sur les 233 premières molaires inférieures M/1 d'ursidés fossiles et actuels. A. Diagramme général. B. Diagramme éclaté montrant la distribution des séquences de Sous-Scladina (*U. deningeri*) et Scladina (*U. spelaeus*). C. Diagamme éclaté montrant la distribution des autres gisements à ursidés : Biache-Saint-Vaast (*U. deningeri*), Montaigle, Hastière, Loverval et Borosteni (*U. spelaeus*).

5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles



URSIDÉS ACTUELS ET FOSSILES - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1 TAILLE L + P

Figure 5.4.3 Dendogrammes issus des classifications Ascendantes Hiérarchiques (CAH) calculés à partir de la longueur L et du périmètre P des 233 premières molaires inférieures M/1 d'ursidés fossiles et actuels. A. Données catégorisées par attribution taxonomique. B. Données catégorisées par gisements

		2		171					LC2			ļ		5		
L	I	z	Ŧ	Min	Мах	ь	z	Ħ	Min	Мах	ъ	z	н	Min	Max	ь
	Hastière Niveau 1	9	0,79	-0,22	1,31	0,57	9	-0,27	-1,04	0,77	0,71	9	0,45	-1,01	1,58	0,8
	Loverval	10	1,11	0,31	1,93	0,56	10	-0,17	-1,34	1,01	0,85	10	0,60	66'0-	2,19	1,1
	Borosteni	24	0,72	-0,70	1,48	0,57	24	0,48	-1,38	1,45	0,63	24	-0,53	-2,28	1,11	0,7
	Montaigle Niveau 4	37	0,69	-0,31	1,54	0,49	37	-0,19	-2,09	1,09	0,77	37	0,45	-1,35	2,17	0,7
	Scladina Couche 1A	14	0,30	-0,36	0,82	0,34	14	-0,13	-1,29	0,88	0,60	14	0,19	-0,85	1,63	0,8
	Scladina Couche 1B	20	0,41	-0,33	1,07	0,51	20	0,32	-1,18	1,89	0,92	20	-0,13	-1,58	0,96	0,6
	Scladina Couche 3	11	0,35	-1,41	1,03	0,85	11	-0,30	-2,03	0,81	0,82	11	0,19	-1,68	1,10	0,7
	Scladina Couche 4A	20	0,13	-1,19	1,25	0,67	20	-0,32	-1,49	1,03	0,63	20	0,07	-1,32	1,45	0,6
	Scladina Couche 5	13	-0,19	-1,09	1,11	0,60	13	-0,39	-2,33	0,46	0,84	13	-0,05	-1,45	1,61	1,0
	Scladina Couche 6A	1	0,58	0,58	0,58		H	0,96	0,96	96'0		1	0,21	0,21	0,21	'
LES	Scladina	79	0,22	-1,41	1,25	0,62	79	-0,12	-2,33	1,89	0,80	79	0,04	-1,68	1,63	0,7
	U. spelaeus	156	0,48	-1,41	1,93	0,64	156	-0,05	-2,33	1,89	0,79	156	0,10	-2,28	2,19	0,8
	Biache-Saint-Vaast	в	-0,17	-0,64	0,65	0,72	e	0,34	0,33	0,36	0,01	ß	-0,10	-0,47	0,57	0,5
	Sous-Scladina Couche XI	4	-0,72	-1,35	-0,36	0,47	4	-0,29	-0,48	-0,08	0,21	4	-0,14	-0,53	0,50	0,4
	Sous-Scladina Couche XIII	1	-0,84	-0,84	-0,84		ч	0,13	0,13	0,13	1	1	1,67	1,67	1,67	
	Sous-Scladina Couche XII	ŝ	-0,27	-0,42	-0,06	0,19	m	-0,58	-1,59	0,30	0,95	m	0,00	-0,31	0,24	0,2
s	Sous-Scladina Couche XIV	H	-0,05	-0,05	-0,05	2	ч	-0,59	-0,59	-0,59	•	1	0,05	0,05	0,05	3
	Sous-Scladina	6	-0,51	-1,35	-0,05	0,42	6	-0,37	-1,59	0,30	0,55	6	0,13	-0,53	1,67	0,6
	U deningeri	12	-0,42	-1,35	0,65	0,49	12	-0,19	-1,59	0,36	0,57	12	0,07	-0,53	1,67	0,6
	Biache-Saint-Vaast	16	-0,65	-1,82	0,44	0,70	16	0,99	-0,42	2,43	0,82	16	0,61	-0,68	2,22	0,8
	U. arctos archaique	16	-0,65	-1,82	0,44	0,70	16	0,99	-0,42	2,43	0,82	16	0,61	-0,68	2,22	0,8
				PCI					PC2					PC3		
		z	Ħ	Min	Max	b	z	=	Min	Мах	b	z	Ħ	Min	Max	Þ
	U. arctos ssp.	∞	-0,82	-1,88	0,22	0,78	∞	0,41	-0,88	1,96	0,84	∞	-0,44	-1,94	0,43	0,7
	U. arctos syriacus	4	-0,78	-1,08	-0,32	0,33	4	0,50	-1,15	1,39	1,14	4	-0,95	-1,85	0,25	6'0
	U. arctos collaris	2	-1,20	-1,26	-1,14	0,08	2	-1,22	-1,50	-0,93	0,40	2	-1,62	-1,91	-1,32	0,4
	U. arctos horribilis	9	-1,27	-2,38	-0,38	0,66	9	-0,88	-1,59	0,20	0,70	9	0,24	-1,32	1,32	1,1
	U. arctos arctos	1	-1,61	-1,61	-1,61		1	-0,96	-0,96	-0,96		1	-0,76	-0,76	-0,76	1
	U. arctos	21	-1,01	-2,38	0,22	0,64	21	-0,16	-1,59	1,96	1,05	21	-0,47	-1,94	1,32	6'0
ELS	U. maritimus	4	-0,83	-0,97	-0,67	0,14	4	-1,32	-2,00	-0,47	0,68	4	-2,30	-2,88	-1,16	0,7
	U. americanus	4	-1,01	-1,44	-0,70	0,34	4	-0,87	-1,46	-0,42	0,50	4	-0,94	-1,52	-0,48	0,4
	U. thibetanus	2	-0,69	-1,98	0,24	0,80	5	-0,69	-1,97	00'0	0,81	5	-2,09	-3,02	-1,44	0,7
	Ursus	34	-0,94	-2,38	0,24	0,59	34	-0,46	-2,00	1,96	0,99	34	-0,98	-3,02	1,32	1,1
	Helarctos malayanus	S	-1,83	-2,77	-0,78	0,75	S	-0,55	-1,23	0,30	0,56	2	-0,19	-1,40	1,35	1,0
	Melursus ursinus	2	-0,95	-0,98	-0,91	0,05	2	-0,87	-1,15	-0,58	0,41	2	-0,35	-1,06	0,36	1,0
	Tremarctos ornatus	æ	-0,46	-0,77	0,05	0,44	ŝ	-0,59	-1,58	0,19	06'0	'n	0,45	0,10	1,06	0,5
	Ailuropoda melanoleuca	S	-3.10	-3,77	-2,38	0,53	S	3,32	2,28	4,29	0,76	S	1,37	0,10	2,17	1,0

URSIDÉS ACTUELS ET FOSSILES - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

Ursidés actuels et fossiles - Première molaire inférieure M/1

5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles

molaires inférieures M/1 des ursidés actuels et fossiles. Longueur L, largeur distale Id, largeur mésiale Im (mm) et périmètre P (cm).

ACTU



Figure 5.4.4 Contours moyens reconstruits des premières molaires inférieures M/1 des ursidés actuels (haut) et fossiles (bas).

5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles



URSIDÉS FOSSILES ET ACTUELS - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1 AXE PC1

Figure 5.4.5 Distribution des moyennes de groupe sur l'axe de forme PC1 (les barres représentent les étendues maximales) et contours moyens théoriques associés, réalisée sur les 233 premières molaires inférieures M/1 d'ursidés actuels et fossiles.

5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles



Ursidés actuels et fossiles - première molaire inférieure M/1 Axe PC1

Figure 5.4.6 Dendogrammes issus des Classifications Ascendantes Hiérarchiques (CAH) calculés à partir du premier axe PC1 extrait de l'ACP réalisée sur les 233 premières molaires inférieures M/1 d'ursidés actuels et fossiles. A. Données catégorisées par attribution taxonomique. B. Données catégorisées par gisements

5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles



URSIDÉS FOSSILES ET ACTUELS - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

Figure 5.4.7 Distribution des moyennes de groupe sur l'axe de forme PC2 (les barres représentent les étendues maximales) et contours moyens théoriques associés, réalisée sur les 233 premières molaires inférieures M/1 d'ursidés actuels et fossiles.

5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles



URSIDÉS ACTUELS ET FOSSILES - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1 Axe PC2

Figure 5.4.8 Dendogrammes issus des Classifications Ascendantes Hiérarchiques (CAH) calculés à partir du deuxième axe PC2 extrait de l'ACP réalisée sur les 233 premières molaires inférieures M/1 d'ursidés actuels et fossiles. A. Données catégorisées par attribution taxonomique. B. Données catégorisées par gisements

5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles



URSIDÉS FOSSILES ET ACTUELS - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

Figure 5.4.9 Distribution des moyennes de groupe sur l'axe de forme PC3 (les barres représentent les étendues maximales) et contours moyens théoriques associés, réalisée sur les 233 premières molaires inférieures M/1 d'ursidés actuels et fossiles.

5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles



URSIDÉS ACTUELS ET FOSSILES - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1 Axe PC3

Figure 5.4.10 Dendogrammes issus des Classifications Ascendantes Hiérarchiques (CAH) calculés à partir du deuxième axe PC3 extrait de l'ACP réalisée sur les 233 premières molaires inférieures M/1 d'ursidés actuels et fossiles. A. Données catégorisées par attribution taxonomique. B. Données catégorisées par gisements

CHAPITRE 5 5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles



Figure 5.4.11 Espace morphologique PC2 vs PC3 construit à partir des 24 premiers coefficients de Fourier des 233 premières molaires inférieures M/1 d'ursidés actuels et fossiles. A. Espace de forme général. B. Espace de forme éclaté montrant la distribution des sous-espèces d'Ursus arctos actuel.

CHAPITRE 5 5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles



URSIDÉS ACTUELS ET FOSSILES - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1 Axes PC2 - PC3

Figure 5.4.11 Suite. C. Espace de forme PC2-PC3 éclaté montrant la distribution des ursidés fossiles de Sous-Scladina (*Ursus deningeri*) et de Scladina (*Ursus spelaeus*). C. Espace de forme éclaté montrant la distribution des autres gisements à ursidés : Biache-Saint-Vaast (*U. deningeri*), Montaigle, Hastière, Loverval et Borosteni (*U. spelaeus*).

5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles

URSIDÉS ACTUELS ET FOSSILES - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

Collection	Couche /Niveau	Taxon	N	Labelle	ι	ld	Im	Α	Ρ	PC1	PC2	PC3	Lat
Hastière	1	Ursus spelaeus	1	3862d1	29,1	13,2	11,2	3,14	7,71	0,69	0,77	-1,01	D
Hastière	1	Ursus spelaeus	2	3862s1	31,1	15,9	12,3	4,03	8,57	-0,22	-0,66	0,72	G
Hastière	1	Ursus spelaeus	3	3862s2	30,5	13,9	11,9	3,50	8,16	0,60	-1,04	1,58	G
Hastière	1	Ursus spelaeus	4	3862s3	29,5	13,8	11,5	3,13	7,80	1,15	-0,88	0,39	G
Hastière	1	Ursus spelaeus	5	3862s4	31,6	15,4	10,7	3,85	8,56	1,31	0,17	0,80	G
Hastière	1	Ursus spelaeus	6	3862s5	33,0	15,4	14,0	4,33	9,06	1,19	0,05	0,18	G
Loverval	-	Ursus spelaeus	7	M1i1	29,7	14,5	11,8	3,26	7,81	0,78	1,01	0,30	D
Loverval	-	Ursus spelaeus	8	M1i2	28,8	12,9	10,2	2,83	7,51	0,56	-1,34	0,34	D
Loverval		Ursus spelaeus	9	M1i3	28,1	13,2	10,8	2,88	7,39	0,95	0,39	-0,79	G
Loverval		Ursus spelaeus	10	M1i4	29,9	13,6	10,9	3,11	7,88	1,87	0,72	0,04	D
Loverval	-	Ursus spelaeus	11	M1i5	28,5	13,8	11,2	3,21	8,01	1,93	0,70	0,10	G
Loverval		Ursus spelaeus	12	M1i6	30,5	13,7	11,7	3,28	7,97	1,28	-0,84	-0,99	G
Loverval	-	Ursus spelaeus	13	M1i7	28,9	14,8	12,0	3,30	7,82	0,66	-1,00	1,37	D
Loverval		Ursus spelaeus	14	M1i8	29,5	14,4	10,8	3,30	7,93	1,09	-0,11	2,19	G
Loverval	-	Ursus spelaeus	15	M1i9	31,7	15,3	11,5	3,65	8,53	1,66	-1,04	2,10	G
Loverval	0	Ursus spelaeus	16	M1i10	29,9	15,3	12,4	3,51	8,08	0,31	-0,19	1,32	D
Actuels		Ursus arctos ssp.	17	1931-857	22,0	10,5	8,8	1,75	5,62	-0,03	1,02	-0,48	D
Actuels		Ursus arctos ssp.	18	1947-268	22,4	12,3	10,2	2,52	6,65	-1,31	1,96	-0,72	D
Actuels	-	Ursus arctos ssp.	19	1996-306	21,4	9,5	7,8	1,65	5,56	-0,39	0,23	-1,94	D
Actuels	-	Ursus arctos syriacus	20	1988-204	18,9	8,8	7,5	1,55	5,27	-0,93	0,63	-1,34	D
Actuels	÷	Ursus arctos collaris	21	1966-217	21,7	9,2	8,2	1,61	5,55	-1,14	-1,50	-1,32	D
Actuels		Ursus arctos syriacus	22	1988-205	21,7	10,3	8,3	1,74	5,56	-0,32	1,39	-0,85	D
Actuels	-	Ursus arctos ssp.	23	1902-1020	26,0	12,9	10,6	2,70	7,03	-1,13	0,42	0,13	D
Actuels	-	Ursus arctos horribilis	24	1899-21	21,9	11,4	8,5	2,02	6,07	-0,38	-1,22	1,24	D
Actuels	-	Ursus arctos horribilis	25	2006-416	26,9	12,7	10,8	2,93	7,24	-2,38	-1,49	-0,25	D
Actuels	× .	Ursus americanus	26	2006-442	19,0	8,6	6,9	1,30	4,89	-1,12	-0,49	-1,52	D
Actuels	-	Ursus americanus	27	1990-496	19,2	8,9	6,9	1,33	4,94	-0,78	-1,46	-0,75	D
Actuels	-	Tremarctos ornatus	28	1990-696	17,8	9,3	7,1	1,44	5,08	0,05	0,19	1,06	D
Actuels	-	Tremarctos ornatus	29	1848-369	18,1	8,7	7,2	1,28	4,79	-0,65	-0,38	0,10	D
Actuels	-	Helarctos malayanus	30	1934-400	16,0	8,6	7,3	1,09	4,28	-1,94	-0,50	0,39	D
Actuels	2	Melursus ursinus	31	1940-52	17,8	8,5	8,0	1,30	4,78	-0,91	-0,58	-1,06	D
Actuels	-	Melursus ursinus	32	1883-59	16,9	8,0	6,8	1,09	4,41	-0,98	-1,15	0,36	D
Actuels	-	Ursus thibetanus	33	1986-345	20,7	9,4	8,2	1,60	5,35	-1,98	-0,90	-1,56	D
Actuels	2	Ursus maritimus	34	1934-28	19,5	8,3	7,4	1,35	5,10	-0,97	-1,69	-2,88	D
Actuels	~	Ursus thibetanus	35	1870-533	20,9	8,8	7,4	1,49	5,35	-0,56	-0,52	-1,77	D
Actuels	-	Ailuropoda melanoleuca	36	2000-481	30,5	19,9	16,6	4,89	9,28	-3,39	2,97	1,97	D
Actuels	2	Ailuropoda melanoleuca	37	A1729	32,3	19,4	16,3	5,28	9,77	-3,09	3,39	0,10	D
Actuels	-	Ailuropoda melanoleuca	38	2000-363	31,8	20,8	15,7	5,03	9,57	-2,38	4,29	2,14	D
Actuels	2	Ursus thibetanus	39	2006-419	21,4	8,8	7,4	1.51	5.46	0.24	0.00	-3.02	D
Actuels	-	Ursus maritimus	40	1972-620	19,7	8,2	7,4	1,43	5,21	-0,93	-2,00	-2,58	D
Actuels	-	Ursus thibetanus	41	1892-848	20,4	8.8	7.8	1.47	5,30	-0.54	-0.06	-2.67	D
Actuels	2	Ursus maritimus	42	1934-48	21,0	9,0	7,7	1,52	5,40	-0,67	-0,47	-2,58	D
Actuels	-	Ursus arctos ssp.	43	1931-587	21,5	10,6	8,4	1,78	5,69	-0,39	0,10	-0,59	G
Actuels	-	Ursus arctos ssp.	44	1947-268	24,8	11,9	10,4	2.50	6.70	-1.65	-0.18	0.21	G
Actuels	-	Ursus arctos collaris	45	1966-217	20,5	9,3	8,1	1,65	5,52	-1,26	-0,93	-1,91	G
Actuels	-	Ursus arctos svriacus	46	1988-205	21.8	10.3	8.6	1.63	5.57	-0.77	-1.15	0.25	G
Actuels	2	Ursus arctos syriacus	47	1988-204	19,1	9,2	7,9	1,44	5,08	-1,08	1,13	-1,85	G
Actuels	-	Ursus arctos ssp.	48	1902-1020	26.1	12.9	10,3	2.81	7,08	-1.88	-0.88	0,43	G
Actuels		Ursus arctos arctos	49	2006-434	22,5	10,5	8,7	1,92	5,90	-1,61	-0,96	-0,76	G
Actuels	2	Ursus arctos ssp.	50	1843-100	24,2	11,8	9,1	2,32	6,50	0,22	0,62	-0,52	G
Actuels	-	Ursus arctos horribilis	51	1899-21	21,9	11,2	8,3	2,05	6,14	-0,94	-1.59	1,03	G
Actuels	2	Ursus arctos horribilis	52	2006-416	26,4	12,6	11,0	3,21	7,65	-1,14	0,20	-1,32	G
Actuels		Ursus arctos horribilis	53	2006-560	25,3	13,2	10,0	2,70	6,93	-1,45	-0,86	1,32	G
Actuels	-	Ursus arctos horribilis	54	A2143	24,7	11,7	10,1	2,43	6,58	-1,31	-0,31	-0,56	G
Actuels	2	Ursus americanus	55	2006-444	23,8	11,1	9,3	2,08	6,12	-1.44	-0,42	-1.00	G
Actuels	-	Ursus americanus	56	A2138	19,2	8,9	7,2	1.39	5.07	-0.70	-1.12	-0.48	G
Actuels	2	Tremarctos ornatus	57	1990-696	18,5	8,9	7,3	1,23	4,70	-0,77	-1,58	0,19	G
Actuels		Helarctos malavanus	58	1934-400	16,2	8,7	6,6	1,02	4,19	-1,47	-0,54	1,35	G
Actuels	-	Helarctos malavanus	59	1901-652	15.9	7.9	7.7	1.10	4.27	-2.20	0.30	-1.40	G
Actuels	2	Helarctos malavanus	60	1931-72	17.1	8.9	8.2	1.28	4.66	-2.77	-1.23	-0.51	G
Actuels		Helarctos malayanus	61	1932-3197	17,8	8,3	7,6	1.17	4.54	-0.78	-0.80	-0.78	G
Actuels	-	Ursus thibetanus	62	1962-2914	20.7	9.1	7.2	1.60	5.64	-0.63	-1.97	-1.44	G
Actuels	-	Ursus maritimus	63	1928-304	19.3	8.4	7.3	1.35	4.98	-0.77	-1.12	-1.16	G
Actuels	-	Ailuropoda melanoleuca	64	2000-481	31.2	20.6	17.0	4,67	9,07	-3,77	2,28	2,17	G
Actuels	2	Ailuropoda melanoleuca	65	A1729	32.0	20.0	16.4	4,81	9.34	-2.86	3,69	0,47	G
Biache	lla	Ursus arctos archaïque	66	20P33	22.9	11.8	9.5	2,95	6,87	-1.82	0,42	0,37	D
Biache	lla	Ursus arctos archaïque	67	22Yr394	23.3	11.9	9.8	2.15	5.80	-1.09	1.14	-0.50	D
Biache	lla	Ursus arctos archaïque	68	16Aser246	23.4	12.1	9.6	2.11	5.90	-1.61	-0.42	0.78	G
Biache	lla	Ursus arctos archaïque	69	/r2072	23.7	12.0	9.6	2.24	6.07	0.08	0.37	1.29	G
Biache	lla	Ursus arctos archaïque	70	15Dner127	24.0	11.9	9.4	2.09	5,91	-1.07	0.03	-0.50	G
			1.5										1

Tableau 5.4.3 (début) Base de données des 233 premières molaires inférieures M/1 des ursidés actuels et fossiles. Variables de taille : longueur L, largeur distale ld, - 388 - largeur mésiale (mm), aire A (cm³) et périmètre P (cm). Variables de forme : trois premiers axes PC1, PC2 et PC3 issus de l'ACP réalisée à partir des 24 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G).
CHAPITRE 5

5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles

URSIDÉS ACTUELS ET FOSSILES - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

	Couche	120000000	220					1027	-				-
Collection	/ Niveau	Taxon	N	Labelle	L	ld	Im	Α	Ρ	PC1	PC2	PC3	Lat
Biache	lla	Ursus arctos archaïque	71	28Ar513	24,4	12,8	10,7	2,51	6,32	-1,45	0,80	-0,06	D
Biache	lla	Ursus arctos archaïque	72	33M22	24.4	12.5	10.2	2.40	6.24	-0.02	2.24	0.93	D
Biache	lla	Ursus arctos archaïque	73	/r2061	24.7	12.1	10.4	2 47	6 33	-0.67	1 26	0.62	G
Diache		Used areas arenaique		712001	24,1	12,1	10,4	2,47	0,55	0,07	1,20	1.20	
Blache	lia	Ursus arctos archaique	74	15Xse8/	25,0	12,6	9,7	2,57	6,64	0,44	1,/3	1,29	
Biache	lla	Ursus arctos archaïque	75	4Ar432	25,0	12,6	10,5	2,41	6,32	0,24	2,43	-0,24	D
Biache	lla	Ursus arctos archaïque	76	15Xnwr121	25,0	12,6	10,1	2,65	6,55	-1,09	0,14	0,73	G
Biache	lla	Ursus arctos archaïque	77	/r2075	25,2	12,8	10,0	2,45	6,37	-0,81	1,69	0,78	G
Biache	lla	Ursus arctos archaïque	78	15Inwr125	25.2	13.4	10.7	2.46	6.40	-0.11	1.75	1.44	D
Biache	lla	Ursus arctos archaïque	70	8Mr576	25.6	12.2	10.6	2 30	6 33	-0.48	0.95	0.68	D
Diache	lla	Usus arctos archaique	20	105120	25,0	12,2	10,0	2,55	7,00	-0,40	0,55	1.26	
Blache	lla	Ursus arctos archaique	80	192150	20,2	15,0	10,2	3,01	7,02	-0,96	0,86	1,36	6
Biache	lla	Ursus arctos archaïque	81	25T17	28,9	15,1	11,0	3,36	7,60	0,05	0,38	2,22	D
Biache	lla	Ursus deningeri	82	r509	27,2	13,8	10,5	3,03	7,05	-0,64	0,33	0,57	D
Biache	lla	Ursus deningeri	83	r429	29,6	14,4	12,9	3,63	7,70	-0,53	0,33	-0,39	G
Biache	lla	Ursus deninaeri	84	155	31.2	14.7	12.6	3.37	7.56	0.65	0.36	-0.47	G
Borosteni	F	Lirsus snelaeus	85	\$10-85	27.5	13.6	10.5	2 68	6 77	1 24	0.49	0.50	G
Dorosteni	6		96	50.94	20.0	14.6	12.0	2,00	7 41	1.04	1.03	0,50	
Borosteni	G	Ursus spelaeus	80	39-64	50,0	14,0	12,0	5,20	7,41	1,04	1,02	-0,67	G
Borosteni	Р	Ursus spelaeus	87	\$13-87	30,2	14,6	12,2	3,17	7,38	1,30	0,53	-0,91	G
Borosteni	G	Ursus spelaeus	88	S14-88	30,2	13,8	12,6	3,33	7,44	0,41	0,73	-0,33	G
Borosteni	G	Ursus spelaeus	89	S11-85	30,4	14,4	11,8	3,51	7,94	0,49	-0,58	-0,26	G
Borosteni	N	Ursus spelaeus	90	S10-85	30,5	14,4	12,2	3,39	7,72	1,48	0,46	-0,50	G
Borosteni	в	Ursus spelaeus	91	\$10-85	30.6	14.8	12.8	3.45	7.66	0.84	0.43	-0.45	G
Borostoni	н	Ursus spelaeus	92	\$10.85	20.7	15.5	12 1	2 55	7.91	1 20	1 45	0.27	G
Dorosteni		Ursus speldeus	02	510-85	30,7	10,5	11.0	3,33	7,01	1,33	1,45	0,27	
Borosteni	E	Ursus speiaeus	93	513-87	30,9	14,5	11,9	3,29	7,50	-0,13	-0,53	-0,50	G
Borosteni	0	Ursus spelaeus	94	S10-85	31,3	14,7	12,5	3,58	7,81	1,14	0,99	-0,79	G
Borosteni	E	Ursus spelaeus	95	S9-84	31,8	16,1	14,0	4,12	8,32	0,22	-1,38	1,11	G
Borosteni	0	Ursus spelaeus	96	S13-87	32,5	15,1	12,6	3,82	8,12	1,00	-0,07	-0,42	G
Borosteni	J	Ursus spelaeus	97	S10-85	32.9	16.5	13,1	4.04	8.36	0.40	0.35	-0.86	G
Borosteni	1	Lirsus spelaeus	98	nal mov-86	33.6	16.8	13.9	4 45	8 72	0.31	0.48	0.52	G
Dorosteni	÷.		00	50.00	34.0	15.0	14.1	4 50	0,12	0.70	0.05	2 20	
Borosteni	-	orsus spelueus	99	30-00	54,9	15,9	14,1	4,50	0,91	-0,70	0,05	-2,20	0
Borosteni	Р	Ursus spelaeus	100	6	29,9	14,4	11,1	3,17	7,45	1,48	0,89	-0,39	
Borosteni	N	Ursus spelaeus	101	S11-85	30,0	14,2	12,0	3,35	7,53	0,50	0,54	-1,01	D
Borosteni	?	Ursus spelaeus	102	?	30,1	13,9	11,9	3,12	7,39	1,41	1,31	-1,39	D
Borosteni	0	Ursus spelaeus	103	S13-87	30,2	14,5	12,0	3,37	7,62	0,77	0,34	-0,81	D
Borosteni	12	Ursus spelaeus	104	\$8-84	30.7	14.0	12.0	3.29	7.59	0.99	0.44	-0.89	D
Borosteni	1	Ursus spelaeus	105	\$10-85	31.6	15 1	13 3	3 78	7 98	0.09	1 20	-2.16	0
Dorosteni		orsus spelueus	105	510-85	31,0	15,1	13,5	3,70	7,50	0,05	1,20	-2,10	
Borosteni	ĸ	Ursus spelaeus	106	\$10-85	30,7	16,2	13,5	3,84	7,95	0,29	0,37	0,32	U
Borosteni	F	Ursus spelaeus	107	58-84	31,8	15,6	12,0	3,87	8,04	0,23	0,54	-0,05	D
Borosteni	L	Ursus spelaeus	108	S10-85	32,1	14,7	12,5	3,65	7,90	1,07	0,77	-0,67	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	109	2872d1	30,5	14,6	11,1	3,25	7,93	0,80	0,18	0,20	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	110	2872d2	30,9	14,3	11,5	3,53	8,24	0,60	-1,05	0,73	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	111	2872d3	29.9	14.4	12.0	3.64	8 19	0.29	-0.74	1.50	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	117	287244	34.8	16.7	13.2	4 51	0 10	1.07	0.46	0.97	
Montaigle		Ursus speldeus	112	207244	24,0	10,7	13,2	4,51	5,15	1,07	0,40	0,57	
wontaigle	4	Ursus speiaeus	113	28/205	31,6	14,2	11,6	3,66	8,50	1,11	-0,63	-0,04	
Montaigle	4	Ursus spelaeus	114	28/206	31,/	15,2	12,2	3,91	8,58	0,12	-0,38	0,45	
Montaigle	4	Ursus spelaeus	115	2872d7	32,6	15,9	12,6	4,20	8,79	0,39	-0,26	2,17	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	116	2872d8	31,5	16,0	12,4	4,03	8,60	0,02	0,39	1,87	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	117	2872d9	34,4	16,1	12,5	4,79	9,57	0,96	-0,40	1,00	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	118	2872d10	31.4	14.8	10.9	3.72	8.52	0.71	-1.65	1.41	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	119	2872d11	32.2	15.7	11.7	4.27	9.01	0.41	-0.53	2.11	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	120	2872412	32.6	15.1	12.4	4.05	8 67	0.05	-0.83	0.17	D
Montaigle		Ulass speldeus	121	2072412	32,0	16.2	12,4	4,05	0,07	0,05	0,05	0,17	
wontaigle	4	Ursus speiaeus	121	2072015	35,4	10,5	12,0	4,34	9,11	0,81	0,65	0,83	
Montaigle	4	Ursus spelaeus	122	2872d14	32,1	14,4	11,9	4,06	8,89	1,07	0,45	0,33	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	123	2872d15	31,9	16,1	13,2	4,26	8,78	0,31	1,07	0,88	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	124	2872d16	32,0	14,3	11,1	3,73	8,58	0,51	-0,61	-0,73	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	125	2872d17	28,1	13,0	10,4	2,92	7,55	0,79	-0,66	-0,02	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	126	2872d18	31.6	15.2	12.0	3 91	8 67	0.83	0.72	0.10	D
Montaigle	4		127	2872410	20.1	125	10.6	2 55	9 25	1 54	0.97	.0.01	
Wontaigie		orsus speraeus	127	2072015	30,1	13,5	10,0	3,35	0,55	1,54	0,07	0,51	
Wontaigle	4	Ursus spelaeus	128	28/2020	29,0	14,7	11,9	3,32	8,04	1,53	0,01	0,24	
Montaigle	4	Ursus spelaeus	129	2872d21	32,2	16,2	13,1	4,19	8,77	-0,31	-0,11	0,72	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	130	2872d22	30,1	14,2	11,1	3,40	8,08	0,72	0,30	0,21	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	131	2872d23	30,2	15,3	12,2	3,86	8,44	0,79	1,09	0,74	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	132	2872d24	30.0	14.2	11.6	3.52	8.25	0.95	-0.24	-0.13	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	133	2872425	29.8	14.0	11 3	3.53	8 14	-0.20	-1.48	0.56	D
Montaigle	4	Ursus spelacus	124	2072425	30 4	14.6	11 6	3 43	8.00	1 20	-0.13	0.50	
Montaigle		Usus speldeus	134	2072020	30,4	14,0	11,0	3,42	0,00	1,29	-0,12	0,52	2
Montaigle	4	Ursus spelaeus	135	28/2027	30,3	13,6	10,5	3,22	7,98	1,44	-0,48	-0,11	
Montaigle	4	Ursus spelaeus	136	2872d28	30,8	14,5	11,9	3,67	8,30	0,70	0,16	0,76	D
Montaigle	4	Ursus spelaeus	137	2872s2	32,2	14,7	11,5	3,86	8,72	1,46	-0,30	-0,29	G
Montaigle	4	Ursus spelaeus	138	2872s3	30,4	13,6	10,6	3,47	8,19	0,71	-0,18	-0,16	G
Montaigle	4	Ursus spelaeus	139	2872s8	30,8	14,7	11.8	3.57	8.23	0.97	-0.79	0.14	G
Montaigle	4	Ursus spelaeus	140	2872c9	30.0	13.6	10.6	3.28	7.98	0.67	0.56	-0.90	G
Bie		opendeus			,0		,-	-1-0	.,	-101	-,	2120	. ~

Tableau 5.4.3 (suite) Base de données des 233 premières molaires inférieures M/1 des ursidés actuels et fossiles. Variables de taille : longueur L, largeur distale ld, largeur mésiale (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : trois premiers axes PC1, PC2 et PC3 issus de l'ACP réalisée à partir des 24 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G).

CHAPITRE 5

5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles

URSIDÉS ACTUELS ET FOSSILES - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

Collection	Couche	Taxon	Ν	Labelle	L	ld	Im	Α	Ρ	PC1	PC2	PC3	Lat
Montaigle	4	Ursus spelaeus	141	2872s11	30,5	15,9	12,8	3,96	8,57	0,66	0,98	0,48	G
Montaigle	4	Ursus spelaeus	142	2872s12	28,0	13,5	10,8	2,77	7,28	0,97	-0,19	-1,35	G
Montaigle	4	Ursus spelaeus	143	2872s14	31,1	15,3	11,4	3,82	8,51	-0,29	-2,09	0,75	G
Montaigle	4	Ursus spelaeus	144	2872s22	29,8	13,8	10,4	3,24	7,91	0,97	-1,35	0,92	G
Montaigle	4	Ursus spelaeus	145	2872s33	31,1	15,2	11,7	3,68	8,37	0,04	0,20	0,66	G
Sous-Scladina	XI	Ursus deningeri	146	84-13-F4-567	27,0	12,7	10,0	2,68	7,01	-0,37	-0,08	-0,34	D
Sous-Scladina	XIII	Ursus deningeri	147	84-4-F5-470	28,6	15,1	11,1	3,40	7,79	-0,84	0,13	1,67	D
Sous-Scladina	XII	Ursus deningeri	148	93-248-E4-466	28,3	13,6	11,0	3,07	7,51	-0,06	0,30	0,24	D
Sous-Scladina	XIV	Ursus deningeri	149	93-337-D6-469	29,3	14,3	11,8	3,31	7,71	-0,05	-0,59	0,05	D
Sous-Scladina	XI	Ursus deningeri	150	82-235-F6-566	28,3	13,3	10,3	2,98	7,35	-1,35	-0,45	-0,53	G
Sous-Scladina	XI	Ursus deningeri	151	82-235-F6-565	27,8	14,2	11,3	3,22	7,59	-0,36	-0,48	0,50	G
Sous-Scladina	XII	Ursus deningeri	152	93-292-06-465	27,5	12,7	10,6	3,03	7,47	-0,32	-0,46	-0,31	G
Sous-Sciadina	XI	Ursus deningeri	153	82-226-66-468	30,2	14,7	12,2	3,72	8,10	-0,79	-0,13	-0,21	G
Sous-Sciadina	14	Ursus spelaeus	154	87-108-526-35	20,1	17.8	13.6	2,94	9.47	0.20	-1,59	1.20	G
Scladina	14	Ursus spelaeus	156	91-74-F32-252	31.8	16.2	12.1	4,10	8 70	0,50	-0,14	1,50	G
Scladina	14	Ursus spelaeus	157	27-139-127-242	30.8	14.9	11.5	3.67	8 25	0.35	0.11	0.03	G
Scladina	1A	Ursus spelaeus	158	86-131-/-352	32.1	15.7	11.0	3.90	8.66	0.27	-1.29	1.63	D
Scladina	1A	Ursus spelaeus	159	86-118-/-317	32.2	15.1	13.3	4.06	8.70	0.39	-0.14	-0.51	G
Scladina	1A	Ursus spelaeus	160	82-285-/-290	31,4	15,0	12,1	4,23	8,92	0,82	0,57	-0,32	G
Scladina	1A	Ursus spelaeus	161	92-393-/-384	31,6	15,6	12,4	3,89	8,54	-0,03	-1,02	0,37	G
Scladina	1A	Ursus spelaeus	162	81-44-/-208	31,0	15,2	11,9	3,48	8,13	0,30	-0,27	-0,75	G
Scladina	1A	Ursus spelaeus	163	95-56-E39-300	33,9	17,0	13,1	3,88	8,51	0,41	0,47	0,23	G
Scladina	1A	Ursus spelaeus	164	85-153-/-357	31,2	15,4	12,0	4,00	8,66	0,15	-0,31	0,63	D
Scladina	1A	Ursus spelaeus	165	82-91-/-252	29,4	14,4	12,0	3,16	7,56	-0,36	0,30	-0,73	G
Scladina	1A	Ursus spelaeus	166	91-322-A31-119	27,8	13,7	11,2	2,91	7,49	0,82	0,07	-0,85	G
Scladina	1A	Ursus spelaeus	167	95-429-F37-204	31,7	14,4	11,5	3,24	7,84	0,69	-0,30	0,07	G
Scladina	1A	Ursus spelaeus	168	01-45-637-8	32,1	15,3	12,3	4,09	8,78	0,13	0,88	0,03	G
Scladina	1B	Ursus spelaeus	169	91-217-G30-27	30,2	15,4	11,4	3,53	8,19	0,89	1,30	0,92	G
Scladina	18	Ursus spelaeus	170	95-534-F41-2	35,0	17,9	14,2	5,02	9,54	0,52	1,89	0,25	G
Scladina	18	Ursus spelaeus	171	91-220-G30-34	30,5	14,9	10,9	3,50	8,12	1,04	1,11	-0,95	G
Sciadina	18	Ursus spelaeus	172	94-489-037-5	33,2	16,3	12,6	4,23	8,80	-0,31	-0,83	0,96	G
Sciadina	18	Ursus spelaeus	174	95-7-135-9	31,7	15,3	11,5	3,55	8,22	1,06	0,70	0,52	G
Scladina	18	Ursus spelaeus	175	91-9-531-2	20.7	14.9	11,4	3,37	8.07	1.05	-0,90	-0.34	G
Scladina	18	Ursus spelaeus	176	92-156-631-6	29,7	14,5	11.0	3,35	7.81	0.24	0.37	-0,34	G
Scladina	1B	Ursus spelaeus	177	87-118-125-4515	29.2	15.1	11.1	3.27	7.80	0.02	-0.11	0.48	G
Scladina	1B	Ursus spelaeus	178	91-571-D30-4	29.0	14.0	11.0	3.15	7.65	0.47	-0.84	0.26	G
Scladina	18	Ursus spelaeus	179	91-267-B31-13	32.7	15.4	11.4	3.91	8.74	1.07	0.19	-0.54	G
Scladina	1B	Ursus spelaeus	180	94-55-X27-30	28,3	14,4	10,8	3,06	7,46	0,08	0,01	-0,23	G
Scladina	1B	Ursus spelaeus	181	91-42-D31-A?-23	29,0	14,1	11,3	3,29	7,77	-0,33	-1,02	0,25	G
Scladina	1B	Ursus spelaeus	182	91-329-C32-3	31,0	15,6	11,7	3,75	8,35	0,70	0,91	-0,29	G
Scladina	1B	Ursus spelaeus	183	91-19-F31-4	31,8	14,9	12,4	3,75	8,34	0,02	0,35	-0,46	G
Scladina	1B	Ursus spelaeus	184	94-532-C37-3	32,3	15,5	12,2	3,93	8,60	-0,26	-1,18	-0,07	G
Scladina	1B	Ursus spelaeus	185	87-156-H26-4519	27,5	13,1	11,0	2,82	7,20	-0,07	1,52	-1,58	G
Scladina	1B	Ursus spelaeus	186	92-360-131-45	30,7	14,8	12,3	3,52	8,12	0,02	0,34	-0,42	G
Scladina	1B	Ursus spelaeus	187	96-93-E36-54	30,3	14,2	11,7	3,44	8,06	1,02	0,64	-0,52	G
Scladina	1B	Ursus spelaeus	188	91-253-130-11	29,1	13,8	10,9	2,99	7,55	0,82	0,40	-0,89	G
Scladina	3	Ursus spelaeus	189	83-159	29,5	14,2	11,4	3,12	7,70	0,94	0,81	0,00	D
Scladina	3	Ursus spelaeus	190	89-64-H26	33,2	15,0	13,0	3,88	8,48	0,56	-0,15	0,14	D
Scladina	3	Ursus spelaeus	191	88.7.424	28,7	13,5	10.0	2,85	7,30	0,80	-1,10	0,48	
Sciadina	3	Ursus spelaeus	192	88-7-1124	29,8	15,0	10,8	3,29	0 54	1 41	-0,41	0,15	
Scladina	3	Ursus spelaeus	195	78-113	30,7	16.3	12.6	3,95	8 15	-1,41	-2,05	0,05	
Scladina	3	Ursus spelaeus	195	88-49-H25	32.5	14.6	11.4	3 54	8 24	0.68	-0.36	-0.34	G
Scladina	3	Ursus spelaeus	196	83-68	32.5	15.1	12.5	3.71	8.34	1.03	0.58	-1.68	G
Scladina	3	Ursus spelaeus	197	88-48-H25	30.6	15.2	12.0	3,49	8.07	0.82	-0.28	0.68	G
Scladina	3	Ursus spelaeus	198	82-33	31.1	13.8	12.0	3.44	8.01	-1.11	-0.77	-0.01	G
Scladina	3	Ursus spelaeus	199	83-68	28,6	14,2	10,4	2,86	7,36	0,67	-0,26	1,10	G
Scladina	4A	Ursus spelaeus	200	94-305-253	31,1	15,2	12,0	3,74	8,32	-0,43	-0,87	0,52	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	201	95-172-52	29,0	13,5	10,3	2,93	7,48	0,15	-1,49	0,21	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	202	97-61-218	30,5	14,6	11,8	3,32	7,82	-0,21	-0,96	0,96	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	203	92-56-/-2124	31,2	14,8	11,9	3,81	8,30	-1,19	-0,92	-0,08	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	204	96-214-2	29,7	14,7	11,8	3,47	7,91	-0,11	-0,21	1,04	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	205	92-36-/-5	29,6	15,0	11,9	3,56	7,93	-0,75	0,07	0,02	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	206	92-26-/-1	31,1	15,3	12,1	3,58	8,03	-0,34	-0,60	0,57	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	207	91-574-/-1	30,9	14,8	12,0	3,58	8,16	0,39	-0,19	-0,75	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	208	95-187-306-3162	31,8	15,3	12,0	3,61	8,20	0,71	-0,30	-0,29	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	209	91-618-/-3	28,0	13,6	10,7	2,97	7,40	-0,37	0,46	0,00	D
Scladina	4A	ursus spelaeus	210	85-116-/-2125	28,8	13,7	11,0	3,05	1,64	0,33	-0,59	-0,03	D

Tableau 5.4.3 (Suite) Base de données des 233 premières molaires inférieures M/1 des ursidés actuels et fossiles. Variables de taille : longueur L, largeur distale ld, - 39 Jargeur mésiale (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : trois premiers axes PC1, PC2 et PC3 issus de l'ACP réalisée à partir des 24 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G).

CHAPITRE 5

5.4 – Variabilité morphologique chez les ursidés actuels et fossiles

URSIDÉS ACTUELS ET FOSSILES - PREMIÈRE MOLAIRE INFÉRIEURE M/1

Collection	Couche / Niveau	Taxon	N	Labelle	L	ld	Im	Α	Ρ	PC1	PC2	PC3	Lat
Scladina	4A	Ursus spelaeus	211	91-500-/-18	30,8	15,1	11,0	3,38	8,05	1,24	-0,87	0,75	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	212	95-318-166-9	29,7	14,0	11,0	3,08	7,63	0,37	-0,04	-0,37	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	213	00-102-735	28,6	13,7	10,4	2,93	7,47	1,25	0,43	0,30	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	214	94-175-478-3169	29,9	15,4	11,8	3,55	7,99	-0,71	-0,74	1,45	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	215	86-62-/-463	29,4	14,4	12,1	3,19	7,72	0,69	0,66	-0,38	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	216	94-175-463	30,6	13,6	11,4	3,25	7,82	0,49	-0,56	0,06	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	217	97-49-227	31,3	14,2	11,3	3,31	8,00	1,07	-0,58	-0,54	D
Scladina	4A	Ursus spelaeus	218	98-348-653	29,6	13,8	11,6	3,25	7,73	-0,12	-0,15	-0,73	G
Scladina	4A	Ursus spelaeus	219	91-616-/-8	30,5	14,6	11,7	3,65	8,15	0,20	1,03	-1,32	G
Scladina	5	Ursus spelaeus	220	97-115-B29-31	29,2	13,9	12,0	3,17	7,58	-0,14	0,29	-1,17	D
Scladina	5	Ursus spelaeus	221	94-225-E20-32	29,6	14,9	10,6	3,23	7,78	-0,91	-2,33	1,61	D
Scladina	5	Ursus spelaeus	222	84-1082-G21-37	28,6	14,2	11,9	3,25	7,60	-0,23	-1,34	-0,12	D
Scladina	5	Ursus spelaeus	223	86-1289-H20-36	30,3	14,9	12,0	3,47	7,98	0,16	-0,07	-0,08	D
Scladina	5	Ursus spelaeus	224	84-662-D14-39	29,3	15,5	12,2	3,34	7,65	-0,94	0,04	1,40	D
Scladina	5	Ursus spelaeus	225	83-435-?14-40	26,7	13,5	9,9	2,82	7,24	0,31	-0,19	1,36	D
Scladina	5	Ursus spelaeus	226	87-95-I13-38	27,0	12,5	10,4	2,77	7,18	0,19	0,46	-1,42	D
Scladina	5	Ursus spelaeus	227	81-122-165	26,7	12,9	10,1	2,63	6,98	-0,29	-1,01	0,29	D
Scladina	5	Ursus spelaeus	228	86-77-H18	28,9	14,2	11,5	3,36	7,86	-1,09	-1,00	-0,29	G
Scladina	5	Ursus spelaeus	229	83-73-E15	28,6	13,0	10,4	2,93	7,34	0,10	-0,75	-1,03	D
Scladina	5	Ursus spelaeus	230	84-109-E11	26,4	12,5	10,3	2,69	7,12	1,11	0,46	-1,45	G
Scladina	5	Ursus spelaeus	231	87-122-171	26,4	13,3	10,7	2,74	7,06	-0,43	0,19	0,06	G
Scladina	5	Ursus spelaeus	232	82-337	27,9	14,1	11,0	3,14	7,53	-0,24	0,20	0,20	G
Scladina	6A	Ursus spelaeus	233	05-402-C34-1	27,9	13,5	10,4	2,99	7,36	0,58	0,96	0,21	D

Tableau 5.4.3 (suite et fin) Base de données des 233 premières molaires inférieures des ursidés actuels et fossiles. Variables de taille : longueur L, largeur distale ld, largeur mésiale (mm), aire A (cm²) et périmètre P (cm). Variables de forme : trois premiers axes PC1, PC2 et PC3 issus de l'ACP réalisée à partir des 24 premiers coefficients de Fourier. Paramètres individuels : latéralité Lat (droite D et gauche G).