



ELSEVIER

Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Comptes Rendus Palevol

www.sciencedirect.com



Paléontologie générale, systématique et évolution (Paléontologie des vertébrés)

Une nouvelle sous-espèce de loup (*Canis lupus maximus* nov. subsp.) dans le Pléistocène supérieur d'Europe occidentale

A new subspecies of wolf (Canis lupus maximus nov. subsp.) from the upper Pleistocene of Western Europe

Myriam Boudadi-Maligne

UMR 5199 PACEA, université de Bordeaux-1, avenue des Facultés-F, bâtiment B18, 33405 Talence cedex, France

INFO ARTICLE

Historique de l'article :

Reçu le 14 décembre 2011

Accepté après révision 23 avril 2012

Disponible sur internet le 21 juillet 2012

Présenté par Philippe Taquet

Mots clés :

Évolution

Biochronologie

Quaternaire

Canis lupus

Taille corporelle

Morphométrie

Keywords:

Evolution

Biochronology

Quaternary

Canis lupus

Body size

Morphometry

RÉSUMÉ

L'histoire évolutive de la lignée menant aux loups actuels (*Canis lupus sensu largo*) est caractérisée par des changements dans la taille corporelle des individus. Ces modifications avaient contribué à la reconnaissance d'un chronocline utilisé en biochronologie, mais dont la résolution chronologique demeurait imprécise. De nouvelles analyses morphométriques conduites sur les restes d'individus pléistocènes du Sud de la France, ont abouti à la définition d'une nouvelle sous-espèce de loup, *Canis lupus maximus* nov. subsp. présente en Europe occidentale à la fin du Pléistocène supérieur. Cette nouvelle sous-espèce se caractérise par des individus de stature nettement plus imposante que celle de l'ensemble des individus fossiles et actuels. La diagnose est fondée sur les données biométriques recueillies sur les restes de loups de la grotte de Jaurens (Nespouls, Corrèze). Une discussion d'ordre paléoenvironnemental concernant la dispersion de cette sous-espèce est également proposée.

© 2012 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

ABSTRACT

The evolutionary history of the extant wolf (*Canis lupus sensu largo*) and its ancestors is characterised by changes in body size. A chronocline has been established based on these changes, but its temporal resolution is poorly defined. New morphometric analyses conducted on Late Pleistocene remains from southern France have permitted the diagnosis of a new subspecies of wolf, *Canis lupus maximus* nov. subsp. This new subspecies is statistically larger than all other known fossil and extant wolves from Western Europe. The diagnosis is based on biometric data collected on wolf remains from Jaurens cave (Nespouls, Corrèze, France). The paleoenvironmental context of the biogeographic range of this subspecies is discussed.

© 2012 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Abridged English version

Introduction

The lineage leading to extant Eurasian wolves (*Canis lupus sensu largo*) expanded in Western Europe during

Adresses e-mail : m.boudadi-maligne@pacea.u-bordeaux1.fr,
m.boudadimaligne@gmail.com

the second half of the Middle Pleistocene. The earliest occurrence of this species comes from Lunel-Viel (Hérault, France). Based on *Canis* remains from this site, Bonifay (1971) described a subspecies (*Canis lupus lunellensis*) very similar to extant wolves but with a significantly smaller body size (Bonifay, 1971; Boudadi-Maligne, 2010). Studies of the evolution of the lineage have shown that wolf body size has followed a steady increase from their first appearance up to the so-called “Würm maximum” (Argant, 1991; Bonifay, 1971; Brugal, 1981; Cardoso, 1993; Hadjouis, 1982; Patou, 1984; Suire, 1969; Valensi, 1994). Although the maximum growth phase is not clearly defined, this trend has aroused great interest in research on biochronology.

Materials and methods

In order to give a more detailed analysis of this evolutionary trend, the results of biometric analysis based on the remains of over 200 wolves covering a time period from the second half of the Middle Pleistocene (from eight sites) to the present are given in Table 1. The fossil series was chosen to limit the chronological gaps in the Pleistocene period and according to the number of *Canis* remains. Smaller series, on which statistical analyses are limited, were excluded from our study. Extant wild wolves from Portugal and Bulgaria, mature (*sensu* Buchalczyk and Okarma, 1993) and of known sex, were used as a reference group. They express the current variability of western European populations. All skeletal and dental parts were described and measured. Data collected on extant populations of known size and gender were analyzed to establish correlations between biometric data and size (meaning body mass and total body length). To analyze the biometric data, statistical analyses (using PAST v.1.57[©] 2006 Hammer & Harper and Gilles Escarguel SIST v.1.0[©] 2008) were performed. In addition to the classical statistical tests, a modified index of variability (VSI* index) was used. This index takes into account not only the standard

deviation of the reference population but overlap between the two groups analyzed (Escarguel, 2008). These analyses allow us to determine whether or not populations could be differentiated and, if so, which data could explain these distinctions.

Systematic paleontology

Order CARNIVORA Bowdich, 1821
Family CANIDAE Fischer, 1817
Genus *Canis* Linnaeus, 1758
Species *Canis lupus* Linnaeus, 1758
***Canis lupus maximus* nov. subsp.**

Type locality: Jaurens cave, Nespouls, Corrèze, France.

Holotype: FSL 300422 (Fig. 2-A); skull of an old male, housed in the collection of the University Claude-Bernard in Lyon. This skull was discovered during excavations led by C. Guérin between 1968 and 1972.

Paratypes: Maxillae (FSL 300423, Fig. 2-B; FSL 300424; FSL 300426; FSL 300427; FSL 300428); incisive bone (FSL 300425); mandibles (FSL 300443; FSL 300444, Fig. 2-C; FSL 300445, Fig. 2-D; FSL 300451; FSL 300453; FSL 300454; FSL 300455; FSL 300458); atlas (FSL 300476); humerus (FSL 300482); radius (FSL 300484; FSL 300485); femur (FSL 455811, Fig. 2-E); tibia (FSL 300510; FSL 455812); calcaneus (FSL 300511); talus (FSL 300515) housed in the collection of the University Claude-Bernard in Lyon.

Diagnosis: All skeletal elements are characterized by size that is statistically larger than all other known wolves (Tables 2 and 3). The dimensions of the long bones are about 10% larger in Jaurens than in extant European populations and 12% larger than in *Canis lupus santenaisiensis*. The same conclusions apply to the short bones. For example, the third metacarpal and the calcaneus are on average 7% larger in wolves from Jaurens cave than extant wolves and *C.l. santenaisiensis*. Compared to *C.l. lunellensis*, the bones of the Jaurens wolves are, on average, 20% longer. Similarly, the mesiodistal diameter of the lower carnassial is

Tableau 1

Liste des gisements fossiles et populations actuelles étudiés. Sont figurés les lieux de conservation des collections (MNP: Muséum National de Préhistoire, les Eyzies; LAMPEA, Aix-en-Provence; MNHL: Muséum d'Histoire naturelle de Lyon; MPO: Musée de Préhistoire d'Orgnac; UCBL: université Claude-Bernard, Lyon; PACEA: laboratoire de Préhistoire de l'université Bordeaux 1; MHNG: Muséum d'Histoire naturelle de Genève; IPA: Institut portugais d'archéologie; MNHNS: Muséum National d'Histoire naturelle de Sofia, Bulgarie), l'âge des dépôts analysés, le nombre minimum de loups analysés (NMI) et le nombre de restes (NR) étudiés.

Table 1 Fossil sites and modern populations studied. Places where studied collections are stored are also mentioned (MNP: National Prehistory Museum; LAMPEA, Aix-en-Provence; MNHL: Natural History Museum Lyon; MPO: Prehistory Museum of Orgnac; UCBL: Claude-Bernard University, Lyon; PACEA: Prehistory laboratory from Bordeaux 1 University; MHNG: Natural History Museum of Geneva; IPA: Portuguese Archaeological Institute; MNHNS: National Natural History Museum of Sofia, Bulgaria). Chronological range, minimal number of individuals (NMI) and number of studied remains (NR) are specified.

Période	Site, département	Conservation	Chronologie (BP)	NMI	NR
Pléistocène moyen	Lunel-Viel I, Hérault	MNP	~400–350 ka	18	218
	Igue des Rameaux, Tarn-et-Garonne	LAMPEA	OIS 10–11	74	1025
	Aven I La Fage, Corrèze	MHNL	OIS 7 (185–245 ka)	7	202
	Coudoulous I, Lot	LAMPEA	OIS 7 (185–245 ka)	13	623
Pléistocène supérieur	Aven de l'Arquet, Ardèche	MPO	OIS 3 (40 ka)	24	917
	Jaurens, Corrèze	UCBL	OIS 3 (31 ka)	11	151
	Maldidier, Dordogne	PACEA	OIS 3 (29 ka)	3	156
	Igue du Gral, Lot	MHNG	OIS 2 (19 ka)	8	602
Holocène					
	<i>Canis lupus signatus</i>	Portugal	IPA	20	–
<i>Canis lupus lupus</i>	Bulgarie	MNHNS	40	–	

on average significantly different from that of all groups tested (Fig. 3). The teeth are robust and the posterior denticles on the premolars (p2 to p4 and P2-P3) are highly developed.

Geological context: In the sedimentary filling of the cave (4 meters high), seven layers have been described. However fossil remains have only been found in the two upper layers, the first one (layer I) being the richest (Ballesio, 1979; Guérin, 1969, 1999; Guérin and Valli, 2000; Guérin et al., 1979; Mallye and Guérin, 2002; Valli and Guérin, 2000). All *Canis* remains come from this layer.

Age: Four ^{14}C dates have been taken from the bones from Jaurens cave (Ly-359, Ly-892, Ly-1938 et Ly-1939) and provide an age for the sedimentary filling between $29,300 \pm 1400$ BP and $32,630 \pm 2900$; -2100 BP (Guérin, 1999; Guérin et al., 1979).

Etymology: Subspecies nomen *maximus* is Latin for “the largest”, in reference to the great body size.

Discussion

The data indicate that the shapes of the different body parts of all these Pleistocene canids are similar (Boudadi-Maligne, 2010). However, it appears that the body size of the wolves from Jaurens, estimated from the dimensions of the lower carnassial, is significantly different from that of the other subspecies (Fig. 3). Statistical differences, strictly isometric, between wolves from Jaurens and fossil and extant ones, were calculated using the modified VSI index. These tests demonstrate that whatever the elements considered, the wolves from Jaurens are significantly different from the other groups (Fig. 4 and Table 4, i.e. P -value $< 0,05$ in all Welch's test). The first group includes *Canis* remains from Lunel-Viel I, Igue des Rameaux, La Fage I and Cou-doulous I and corresponds to small individuals close to the subspecies *C.l. lunellensis*. The second group corresponds to the wolves from Arquet, whose body size is closer to extant European populations that are used here as reference and that constitute the third group. The last group is composed of wolves from Jaurens, Maldidier and Igue du Gral together. Based on wolf remains from Jaurens cave, a new subspecies can be described.

Environmental implications and conclusion

Our analyses show that the subspecies described from Jaurens is also present in Maldidier cave (La Roque-Gageac, Dordogne) and in the Gral pit-fall (Sauliac-sur-Célé, Lot), dated at around 25,500 BP and 16,000 BP, respectively (Boudadi-Maligne, 2010; Castel et al., 2008). Before this time (i.e., from the beginning of isotope stage 3 and earlier stages), the wolves studied are statistically smaller (Boudadi-Maligne, 2010). The presence of *Canis lupus maximus* nov. subsp. has been established in a large part of southwestern France, but other large fossil wolves have been described as well, especially in Britain (Turner, 1981). It is therefore essential to continue collecting biometric data in order to measure the expansion of this subspecies and to correlate its evolution with extrinsic factors that can explain the development of individuals of great

size (i.e., Bergmann's rule, high availability of large prey, large area and/or regional phenomena). For now, it appears that these wolves are found in association with species characteristic of a cold environment (e.g., a high abundance of reindeer remains [*Rangifer tarandus*]) and always rich in mid-sized and large ungulates. It is therefore possible, considering the body size of extant wolves (Boudadi-Maligne, 2010), to hypothesize the increased body dimensions of *C.l. maximus* nov. subsp. by a combination of cold climatic conditions and high availability of prey.

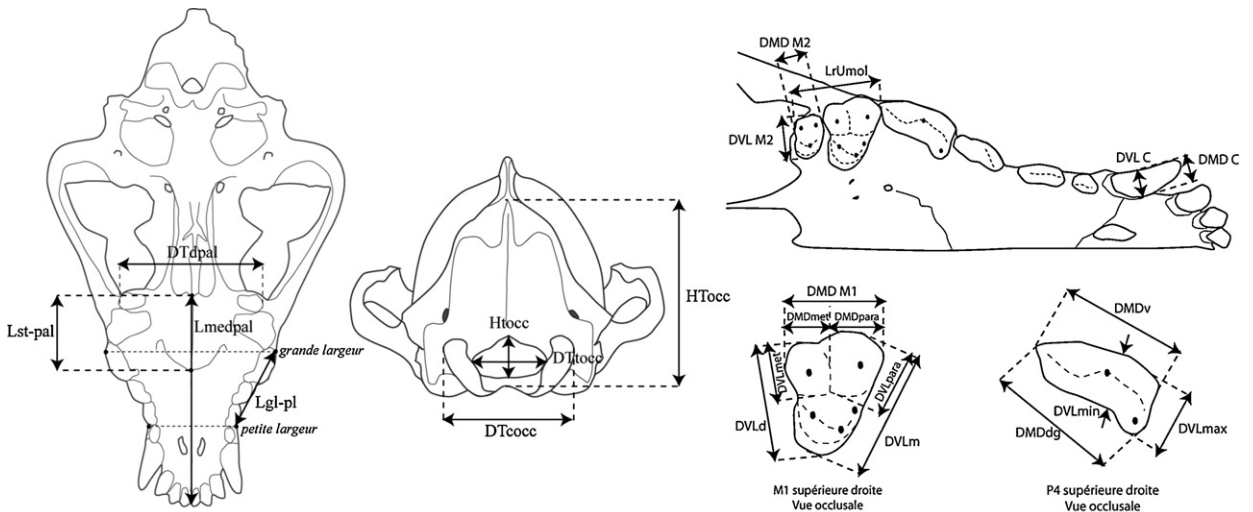
1. Introduction et problématique

La lignée évolutive menant aux loups eurasiatiques actuels (*Canis lupus sensu largo*) se développe en Europe occidentale à partir de la seconde moitié du Pléistocène moyen. La plus ancienne occurrence de cette espèce provient du gisement de Lunel-Viel (Hérault, France) dont le matériel a amené Bonifay (1971) à décrire une sous-espèce (*Canis lupus lunellensis*) de morphologie comparable à celle des loups modernes mais dont la stature est significativement plus réduite. Les travaux portant sur l'évolution de cette lignée ont montré une augmentation régulière de la taille corporelle des individus, depuis les premières occurrences de l'espèce jusqu'à une période qualifiée de « maximum du Würm » (Argant, 1991; Bonifay, 1971; Brugal, 1981; Brugal et Boudadi-Maligne, 2011; Cardoso, 1993; Hadjouis, 1982; Patou, 1984; Suire, 1969; Valensi, 1994). Les chrono sous-espèces *C.l. lunellensis* (Bonifay, 1971) et *Canis lupus santenaisiensis* (Argant, 1991) illustrent les premières phases de cette évolution. Ces travaux ont donc été utilisés dans les recherches en biochronologie bien que la phase de croissance maximale des populations de loups ne soit pas clairement calée d'un point de vue chrono-géographique.

Une analyse biométrique fine de ce phénomène a donc été réalisée sur les restes de plus de 200 loups, couvrant une période s'étalant de la seconde moitié du Pléistocène moyen aux périodes actuelles (Boudadi-Maligne, 2010). L'un des objectifs majeurs était de caler chronologiquement et géographiquement la phase de dispersion des plus grands individus de la lignée. Cette analyse quantifiée constitue une prérogative à l'utilisation de la lignée en tant qu'outil biochronologique.

2. Matériel et méthodes

Dans le cadre de la réévaluation de la phylogénie du genre *Canis* en Europe occidentale, huit séries fossiles du Pléistocène moyen et supérieur ainsi que 60 loups sauvages actuels européens (Tableau 1) ont été analysés. Notre travail, centré sur le Sud de la France, a intéressé les séries fossiles permettant d'analyser l'évolution de la lignée *Canis lupus* depuis son apparition à la fin du Pléistocène moyen (Bonifay, 1971) jusqu'à la fin du Pléistocène supérieur en limitant les lacunes chronologiques. Le choix de ces séries a également été conditionné par le nombre de restes se rapportant au genre *Canis*, qu'elles renfermaient. Les plus petites séries, sur lesquelles les analyses statistiques sont limitées, ont de fait été écartées de notre



- DTdpal** : Diamètre transverse distal du palais
- Lst-pal** : Longueur du palatin (staphylon - palatinoorale) (Cra14a)
- Lmedpal** : Longueur médiale du palais (Cra 13a)
- Lgl-pl** : Longueur entre les points de mesure des plus grande et plus petite largeurs du palais
- HTocc** : Hauteur du triangle occipital (Cra 40)
- DTocc** : Diamètre transversal max aux condyles occipitaux (Cra25)
- DTtooc** : Diamètre transversal max trou occipital (Cra27)
- Htooc** : Hauteur du trou occipital (Cra28)
- DMD M2** : DMD diagonale
- LrUmol** : Longueur de la rangée des molaires (Cra16)
- DVL M2** : DVL maximal
- DVL C** : DVL minimum
- DMD C** : DVL mésial
- DVLd** : DVL distal
- DMD M1** : DMD diagonale
- DMDmet** : métacône
- DMDpara** : paracône
- DVLmax** : DVL maximal
- DVLmin** : DVL minimum
- DVLm** : DVL mésial
- DVLd** : DVL distal
- DMDv** : DMD vestibulaire
- DVLmin** : DVL minimum
- DVLmax** : DVL maximal

Fig. 1. Mesures utilisées pour la description de l'holotype de *Canis lupus maximus* nov. subsp. Entre parenthèses sont figurés les codes utilisés par Von Den Driesh (1976).

Fig. 1. Measurements used for the description of the holotype of *Canis lupus maximus* nov. subsp. Codes used by Von Den Driesh (1976) are mentioned between brackets.

corpus. Les loups modernes utilisés en référentiel, provenant du Portugal et de Bulgarie, expriment la variabilité actuelle des populations ouest européennes. Il s'agit exclusivement d'individus sauvages et mûres (*sensu Okarma et Buchalczyk, 1993*) de sexe connus. Toutes les parties squelettiques et dentaires ont été décrites et mesurées. Les données collectées sur les populations modernes de sexes et de taille connus ont été analysées de manière à établir des corrélations entre les données ostéologiques et la taille (sous-entendu masse corporelle et longueur totale du corps). À partir de ces analyses, nous avons pu quantifier, sur les populations fossiles, les changements dans la taille corporelle et dans la morphologie au cours du temps. Pour analyser les données biométriques, des analyses statistiques (menées sous PAST version 1.57 © Hammer et Harper, 2006 et SIST v.1.0 © Gilles Escarguel, 2008) ont été réalisées. Outre les tests statistiques classiques, un indice modifié de variabilité de taille globale (indice VSI*) a été utilisé. Cet indice prend en considération non plus le seul écart-type de la population de référence mais un écart-type conjoint entre les deux groupes analysés (Escarguel, 2008). Il permet de déterminer si les populations analysées peuvent se différencier et, le cas échéant, quelles sont les données à partir desquelles ces distinctions sont les plus significatives.

Les mesures utilisées dans le cadre de cet article sont les suivantes : **Htooc** : hauteur du triangle occipital ; **Lmedpal** : longueur médiale du palais ; **Lst-pal** : longueur staphylon-palatinoorale ; **DTdpal** : diamètre transverse distal du palais ; **DTocc** : diamètre transverse maximal des condyles occipitaux ; **DTtooc** : diamètre transverse maximal du trou occipital ; **Htooc** : hauteur du trou occipital ; **Lgl-pl** :

Tableau 2

Mesures en millimètres du crâne holotype FSL 300422.

Table 2 Measurements in millimetres of the holotype skull FSL 300422.

Crâne FSL 300422 Mesures	En mm	
Hauteur du triangle occipital	65,3	
Longueur médiale du palais	129,8	
Longueur staphylon-palatinoorale	48,8	
Diamètre transverse distal du palais	75,2	
Diamètre transverse maximal des condyles occipitaux	53,4	
Diamètre transverse maximal du trou occipital	24,0	
Hauteur du trou occipital	15,1	
	Gauche	Droite
Diamètre mésio-distal (DMD) canine supérieure (C)	14,2	
Diamètre vestibulo-lingual (DVL) C	9,3	
Longueur entre plus grande et plus petite largeur du palais	65,2	64,9
DMD vestibulaire de la carnassière supérieure (P4)	27,3	26,3
DMD diagonale P4	28,4	28,7
DVL maximal P4	15,3	15,3
DVL minimal P4	10,5	10,6
DMD vestibulaire de la première molaire supérieure (M1)	16,0	16,2
DVL mésial M1	22,2	22,4
DVL distal M1	21,0	20,7
DMD du paracône de M1	9,0	8,8
DVL du paracône de M1	11,3	11,6
DVL du métacône de M1	9,5	9,4
DMD de la seconde molaire supérieure (M2)	8,7	9,0
DVL M2	13,8	14,0
Longueur de la rangée des molaires supérieures	26,6	25,9

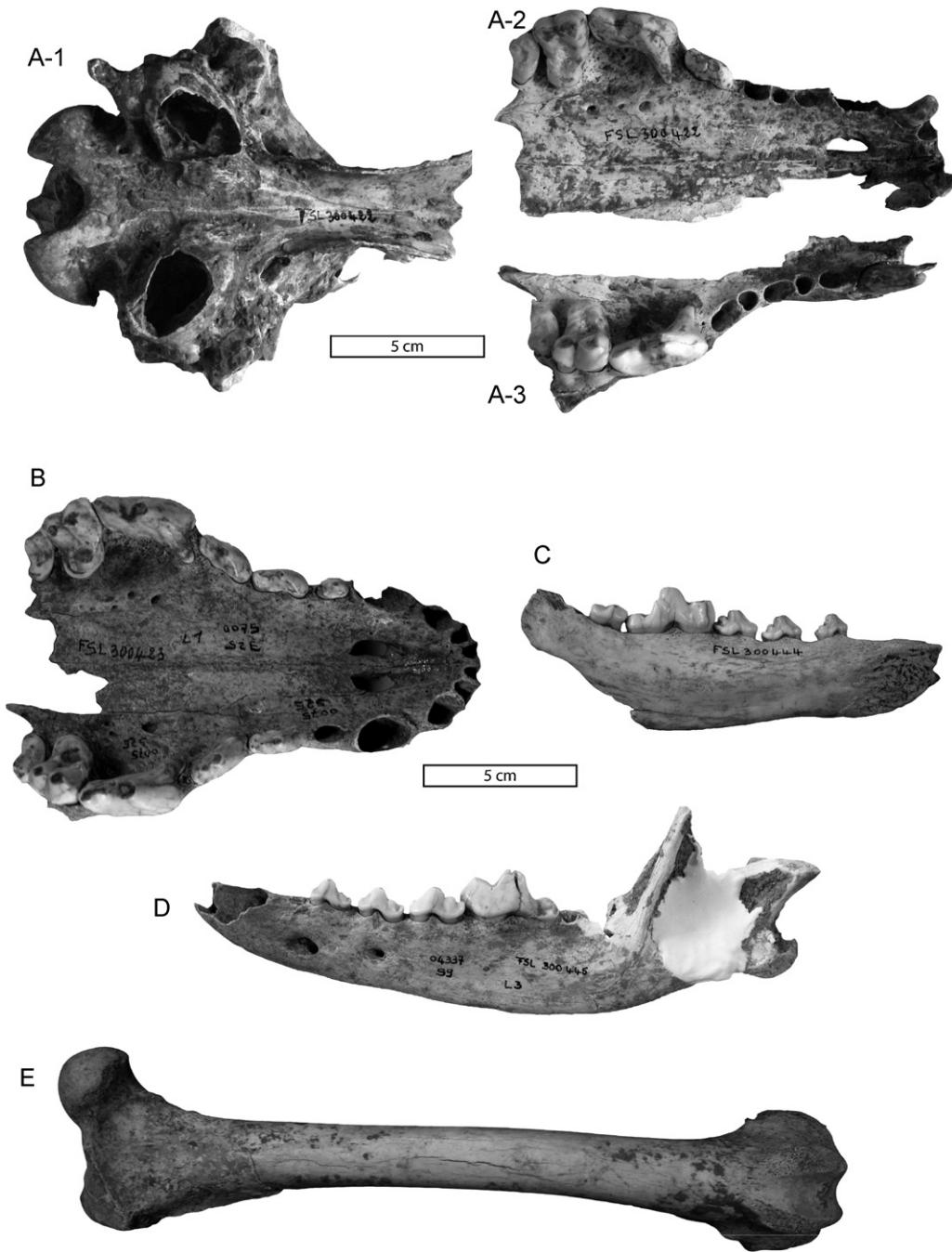
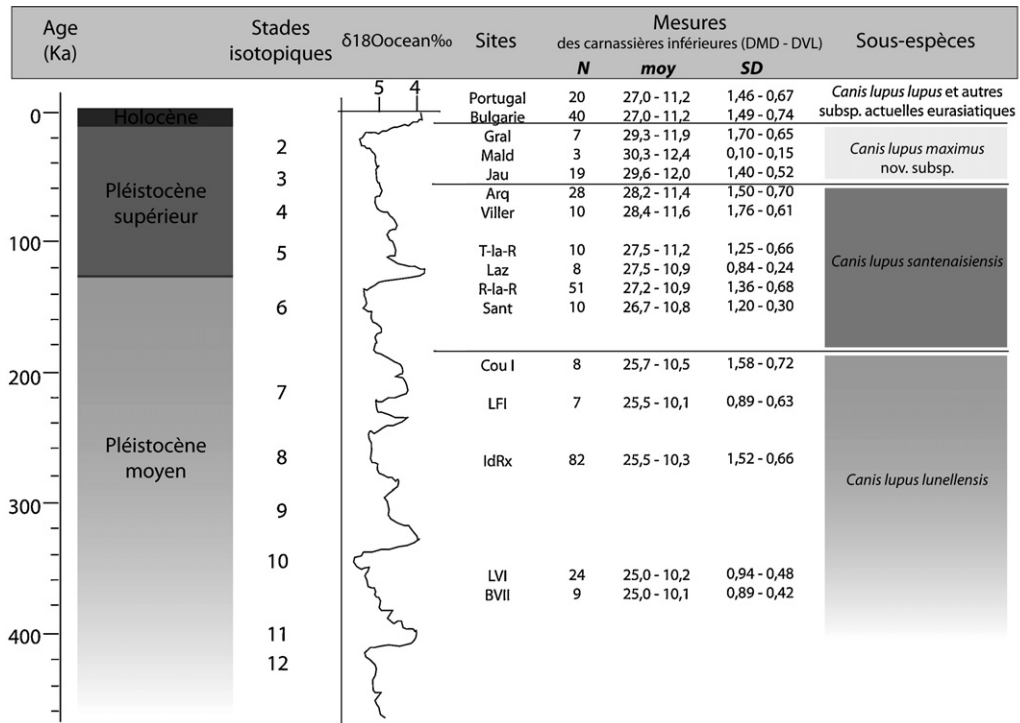


Fig. 2. Holotype (A) et paratypes (B à E) de *Canis lupus maximus* nov. subsp. A: vue inférieure de l'holotype FSL 300422 : arrière crâne (A-1), fragments droit (A-2) et gauche (A-3) du maxillaire © A. Royer et A. Prieur ; B : FSL 300423 : maxillaire, vue inférieure ; C : FSL 300444 : héli-mandibule gauche en vue linguale ; D : FSL 300445 : héli-mandibule gauche en vue vestibulaire ; FSL 455811 : fémur droit, vue antérieure.

Fig. 2. Holotype (A) and paratypes (B to E) of *Canis lupus maximus* nov. subsp. A: inferior view of the holotype FSL 300422: back skull (A-1), right (A-2) and left (A-3) fragments of maxillar © A. Royer and A. Prieur; B: FSL 300423: maxillar, inferior view; C: FSL 300444: left mandible, lingual view; D: FSL 300445: left mandible, vestibular view; FSL 455811: right femur, anterior view.

longueur entre les points de mesure des plus grande et plus petite largeurs du palais; **LrUmol**: longueur de la rangée des molaires supérieures; diamètre mésio-distal (**DMD**) et diamètre vestibulo-lingual (**DVL**) des dents en place. Ces mesures sont pour partie reprise de celles décrites

par Von Den Driessh (1976) et sont illustrées sur la Fig. 1. Pour les éléments du squelette post-cranien, les mesures dites classiques de longueur, diamètre antéropostérieur et diamètre transverse sont utilisées (Von Den Driessh, 1976).



	Portugal (<i>C.l. lupus</i>) m = 27,0 δ ² = 2,14	Santenay (<i>C.l. santenaisiensis</i>) m = 26,7 δ ² = 1,43	Lunel-Viel I (<i>C.l. lunellensis</i>) m = 25,0 δ ² = 1,17
Jaurens (<i>C.l. maximus</i> nov. subsp.) m = 29,6 δ ² = 2,66	δ ² ₂ = 2,393 t0 = 4,839	δ ² ₂ = 2,25 t0 = 4,608	δ ² ₂ = 1,824 t0 = 10,602

Tests de comparaison de moyenne du diamètre méso-distal de la carnassière inférieure. Sont figurés la moyenne (m), la variance de chaque groupe (δ²), la variance commune (δ²₂) ainsi que le résultat du test de Student (t0)

Fig. 3. Synthèse concernant les quatre grandes sous-espèces reconnues au terme de l'analyse de l'évolution de la lignée. Sont figurés le cadre chronologique ainsi que les dimensions moyennes (en millimètres) et écart-types sur la carnassière inférieure pour chacune des séries étudiées. Les résultats des tests de comparaison de moyenne sont également figurés.

Fig. 3. Synthesis of the four subspecies recognized in the evolution of the lineage. The time frame and for each series studied, the average dimensions (in millimetres) and standard deviations on the lower carnassial, are shown. Results of statistical tests are also figured.

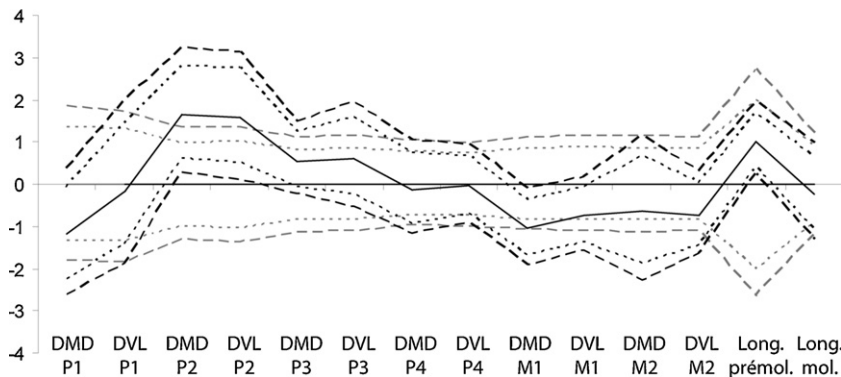


Fig. 4. Comparaison après ajustement par la technique VSI* des données sur les dents supérieures des loups de Jaurens (en noir) par rapport aux loups actuels de Bulgarie (en gris), après élimination des différences d'ordre isométrique. Sont figurés les intervalles de confiance à 95% (pointillés) et à 99% (tirets).

Fig. 4. Comparison adjusted by the VSI* technic on the upper teeth of wolves from Jaurens (in black) compared with modern wolves from Bulgaria (in gray), after elimination of isometric differences. The confidence intervals at 95% (dotted line) and 99% (dashed line) are shown.

Tableau 3

Mesures réalisées sur les différentes parties anatomiques de *Canis lupus maximus* nov. subsp. de la grotte de Jaurens.

Table 3

Measurements for *Canis lupus maximus* nov. subsp. Number of elements (*n*), mean (moy) and standard deviation are given.

Mesures	<i>n</i>	Moyenne	Écart-type
A			
DMD 12	3	7,77	0,4509
DVL 12	3	8,23	0,2517
DMD 13	2	8,50	0,4243
DVL 13	2	10,30	0,1414
DMD C	8	14,06	1,3309
DVL C	8	9,00	0,7331
DMD P1	2	7,90	0,2828
DVL P1	2	5,70	0,2828
DMD P2	4	15,83	0,5560
DVL P2	4	6,85	0,3109
DMD P3	6	17,07	0,4227
DVL P3	6	7,52	0,4215
DMD P4	8	26,59	1,5028
DVL max P4	7	14,47	1,0404
DMD M1	6	16,71	0,5757
DVL M1	6	22,20	0,8266
DMD M2	6	9,17	0,8751
DVL M2	6	14,10	0,6110
Longueur rangée prémolaires sup.	1	72,70	–
Longueur rangée molaires sup.	5	26,52	0,9827
B			
Longueur maximale mandibule	2	199,30	0,5657
DMD i3	2	7,75	0,0707
DVL i3	2	7,95	0,0707
DMD c	12	14,24	1,4551
DVL c	12	9,17	0,5598
DMD p1	4	6,63	0,4646
DVL p1	4	5,00	0,3367
DMD p2	10	12,71	1,1259
DVL p2	10	6,22	0,4104
DMD p3	13	14,50	0,8416
DVL p3	13	7,18	0,5800
DMD p4	15	16,52	0,9645
DVL p4	15	8,46	0,6456
DMD m1	19	29,56	1,6317
DVL m1	19	12,04	0,5757
DMD m2	9	11,88	0,8243
DVL m2	9	8,81	0,6030
Longueur rangée prémolaires inf.	3	54,07	0,4041
C			
Longueur humérus	1	222,40	–
DT distal maximal	1	47,10	–
Longueur radius	2	218,05	1,0607
DAP proximal radius	2	17,60	0,1414
DT proximal radius	2	27,00	0,1414
DAP distal radius	2	20,25	0,2121
DT distal radius	2	36,70	0,2828
Longueur Mc III	4	92,03	2,3796
Longueur fémur	1	242,90	–
Longueur tibia	2	244,80	0,7071
DAP distal tibia	2	24,00	0,4243
DT distal tibia	2	33,95	0,4950
Longueur calcaneus	5	60,68	4,3769
DAP talus	2	37,85	0,0707
Longueur Mt III	3	96,03	2,2234

Sont figurés le nombre de mesures (*n*), la moyenne (moy), ainsi que l'écart-type associé.

3. Systématique

Ordre CARNIVORA Bowdich, 1821

Famille CANIDAE Fischer, 1817

Genre *Canis* Linnaeus, 1758

Espèce *Canis lupus* Linnaeus, 1758

Canis lupus maximus nov. subsp.

Localité-type : Grotte de Jaurens, Nespouls, Corrèze, France, 260 m d'altitude.

Holotype : FSL 300422 ; crâne incomplet d'un individu mâle âgé, conservé dans les collections de l'université Claude-Bernard, à Lyon. Ce crâne a été découvert lors des fouilles effectuées sous la direction de Claude Guérin entre 1968 et 1972.

Description de l'holotype : Le crâne (Fig. 2-A) appartient, au vu de sa taille générale, de la hauteur du triangle occipital, du développement de la crête sagittale et de la dimension des dents, à un individu mâle. Le crâne est cassé en plusieurs fragments. Au niveau de l'arrière crâne, les bulles tympaniques sont cassées mais le triangle occipital est très bien conservé. La protubérance occipitale externe ainsi que la crête sagittale sont hautes et robustes, le méat auditif externe droit est en forme de goutte et la suture occipito-pariétale est nettement marquée. Sur les prémaxillaires et maxillaires sont conservées : la deuxième incisive gauche, troisième incisive droite, la canine supérieure gauche, les séries P3 à M2 droite et P4 à M2 gauche. Les dents, d'aspect robuste, présentent une usure très prononcée qui indique qu'il s'agit d'un individu âgé. Les prémolaires supérieures présentent des denticules postérieurs forts. Sur les carnassières, le protocône est très développé vers la face linguale. Les dimensions du crâne et des dents de cet individu sont particulièrement élevées (Tableau 2) en comparaison avec celles des individus sauvages actuels et fossiles.

Paratypes : FSL 300423 : maxillaire portant P2 à M2 à gauche et P1 à M2 à droite (Fig. 2-B) ; FSL 300424 : partie antérieure d'un maxillaire portant P1 et P2 à droite et P2 à gauche (Fig. 2-A) ; FSL 300425 : prémaxillaire gauche avec I2 à C ; FSL 300426 : fragment antérieur de maxillaire droit portant la canine ; FSL 300427 : fragment de maxillaire gauche avec P3 à M2 ; FSL 300428 : fragment de maxillaire droit avec P4 à M2 ; FSL 300443 : hémi-mandibule gauche portant la rangée dentaire allant de c à m2 ; FSL 300444 : hémi-mandibule gauche avec p2 à m2 (Fig. 2-C) ; FSL 300445 : hémi-mandibule gauche portant p2 à m1 (Fig. 2-D) ; FSL 300451 : hémi-mandibule droite portant i2 à c et p2 à m2 ainsi que la racine de la m3 ; FSL 300453 : hémi-mandibule droite avec c, p2 et p4 à m2 ; FSL 300454 : hémi-mandibule droite portant la p1 et p3 à m2 ; FSL 300455 : hémi-mandibule droite avec p2 à m1 ; FSL 300458 : hémi-mandibule droite portant la rangée dentaire allant de c à m2 ; FSL 300476 : atlas complet ; FSL 300482 : humérus droit quasi complet ; FSL 300484 : radius droit complet ; FSL 300485 : radius gauche complet ; FSL 300510 : tibia droit complet ; FSL 300511 : calcaneus droit complet ; FSL 300515 : talus droit complet ; FSL 455811 : fémur droit presque complet (Fig. 2-E) ; FSL 455812 : tibia gauche complet. L'ensemble de ces restes est conservé dans

Tableau 4

Résultats des tests statistiques (test de Welch) effectués sur les données biométriques des différentes parties anatomiques : dents supérieures, dents inférieures, membre antérieur et membre postérieur.

Table 4

Results of statistical tests (Welch's test) performed on the biometric data of the different anatomical parts: the upper teeth, lower teeth, forelimb and hindlimb. *P*-values below 0.05 indicate highly significant differences between the two groups being compared.

Tests de différence relative des groupes par rapport à Jaurens	Loups modernes Portugal	Loups modernes Bulgarie	Aven de l'Arquet Pléisto. Sup. <i>C.l. santenaisiensis</i> ca. 41 000 BP
Dents supérieures DMD et DVL (P1-P2-P3-P4-M1-M2) Long. rangée.molaire	Welch's <i>t</i> = 6,99 <i>p</i> = $3,58 \times 10^{-7}$	Welch's <i>t</i> = 5,07 <i>p</i> = $5,78 \times 10^{-5}$	Welch's <i>t</i> = 2,33 <i>p</i> = 0,03
Dents inférieures DMD et DVL (p1-p2-p3-p4-m1-m2) Long. rangée sécante, Haut. et larg. branche horizontale	Welch's <i>t</i> = 8,29 <i>p</i> = 0	Welch's <i>t</i> = 6,85 <i>p</i> = $1,19 \times 10^{-7}$	Welch's <i>t</i> = 3,10 <i>p</i> = 0,004
Membre antérieur Dimensions (Long., DT, DAP) humérus, radius, ulna, métacarpiens 3 et 4	Welch's <i>t</i> = 5,76 <i>p</i> = $4,65 \times 10^{-6}$	–	Welch's <i>t</i> = 2,78 <i>p</i> = 0,016
Membre postérieur Dimensions (Long., DT, DAP) fémur, tibia, calcanéus.et.talus	Welch's <i>t</i> = 5,27 <i>p</i> = $2,63 \times 10^{-4}$	–	Welch's <i>t</i> = 2,57 <i>p</i> = 0,04

Les valeurs *p* inférieures à 0,05 indiquent des différences hautement significatives entre les deux groupes comparés.

les collections de l'université Claude-Bernard Lyon I, à Villeurbanne.

Diagnose : L'ensemble des parties squelettiques et dentaires analysées se caractérise par de fortes dimensions (Tableau 3). Les dents sont robustes et les prémolaires (p2 à p4 et P2-P3) portent des denticules postérieurs fortement développés. Sur les éléments post-crâniens, les os longs sont également très grands. Leurs dimensions sont de l'ordre de 10 % plus importantes que pour les populations actuelles européennes. Par rapport aux espèces fossiles, les os longs des loups de Jaurens sont 12 % plus longs que ceux de *Canis lupus santenaisiensis*. Pour les os courts des extrémités des membres, il en est de même. Par exemple, les troisièmes métacarpiens ainsi que les calcanéus sont en moyenne 7 % plus grands chez les loups de la grotte de Jaurens que chez les loups actuels ou attribués à la sous-espèce *C.l. santenaisiensis*. Par rapport à *C.l. lunellensis* les os longs et les os des extrémités des pattes des loups de Jaurens sont en moyenne 20 % plus longs. De même, au niveau des dimensions dentaires, le diamètre mésio-distal des carnassières inférieures, apparaît en moyenne significativement différent de celui de l'ensemble des groupes testés (Fig. 3). Des différences statistiques d'ordre strictement isométrique, entre les individus de Jaurens et les loups fossiles et actuels sont déduites des analyses utilisant l'indice VSI modifié (Fig. 4 et Tableau 4). Ces tests démontrent que quels que soient les éléments considérés, des différences significatives entre les loups de Jaurens et les autres sous-espèces fossiles et actuelles sont mises en évidence (i.e. *p*-value < 0,05 pour tous les tests de Welch effectués, Tableau 4).

Niveau stratigraphique : Le remplissage de la grotte de Jaurens, atteint au maximum 4 mètres d'épaisseur. Sept couches y ont été identifiées. Seules les deux couches supérieures ont livré des restes osseux et la première (couche I) est la plus riche (Ballesio, 1979 ; Guérin, 1969, 1999 ; Guérin et Valli, 2000 ; Guérin et al., 1979 ; Mallye et Guérin, 2002 ; Valli et Guérin, 2000). C'est de cette couche que proviennent les restes sur lesquels est basée la diagnose de *Canis lupus maximus* nov. subsp.

Âge géologique : Quatre datations ¹⁴C réalisées sur la faune du gisement de Jaurens (Ly-359, Ly-892, Ly-1938 et Ly-1939) situent le remplissage dans le MIS 3, entre 29 300 ± 1400 BP et 32 630 (+2900 ; –2100) BP (Guérin, 1999 ; Guérin et al., 1979). Le remplissage est considéré comme homogène d'un point de vue chronologique. L'association des espèces identifiées correspond au niveau supérieur de la biozone 26 (Guérin, 1999).

Étymologie : L'épithète subs spécifique *maximus* est choisi conformément à l'article 11 du Code International de Nomenclature Zoologique (ICZN, 1999). Ce nom commun d'origine latine signifiant « le plus grand » permet dans le cas de la lignée menant aux loups actuels, de désigner le stade évolutif auquel les loups atteignent en Europe occidentale, leur taille maximale.

4. Discussion

Nos résultats suggèrent une relative homogénéité dans la conformation des individus modernes et fossiles (Boudadi-Maligne, 2010). En revanche, il apparaît que sur la base de la taille, estimée à partir des dimensions des carnassières inférieures, il est possible d'individualiser quatre groupes (Fig. 3). Les tests statistiques réalisées démontrent que la population de Jaurens est significativement différente des sous-espèces fossiles (i.e. *C.l. lunellensis* et *C.l. santenaisiensis*) et actuelle (*C.l. lupus*).

Le premier groupe rassemble les Canidés des grottes de Lunel-Viel I, L'igüe des Rameaux, l'Aven I de La Fage et Coudoulous I et correspond à des individus de petite stature rapprochés de la sous-espèce *C.l. lunellensis*, présente sur notre continent au cours de la seconde moitié du Pléistocène moyen. Le deuxième correspond à une autre sous-espèce à laquelle sont rapprochés les loups de l'aven de l'Arquet. La stature des individus de cette sous-espèce (*C.l. santenaisiensis*) est semblable aux populations actuelles européennes utilisées ici en référence et constituant elles-mêmes un troisième groupe. Enfin, le dernier groupe, constitué des individus de Jaurens, Maldidier et

l'Igüe du Gral, correspond à des individus de très grande taille, distribués dans le quart sud-ouest de la France à la fin du Pléistocène supérieur. Sur la base des restes de loups provenant de la grotte de Jaurens, une nouvelle sous-espèce peut donc être décrite. C'est le gisement de Jaurens qui a été choisi comme localité type car c'est dans ce dernier que le plus grand nombre d'individus, à savoir 11, a pu être décompté. Il est donc possible sur la base de ce matériel d'appréhender la variabilité morphométrique des individus découverts dans la grotte de Jaurens.

5. Implications environnementales

Les individus découverts dans la grotte de Maldidier (La Roque-Gageac, Dordogne) et dans le gisement de l'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot), datés respectivement autour de 25 500 BP et 16 000 BP (Boudadi-Maligne, 2010 ; Castel et al., 2008) sont également rapportés à cette sous-espèce (Boudadi-Maligne, 2010). Les données biométriques indiquent qu'ils ne se différencient pas des loups de la grotte de Jaurens. A contrario, les analyses menées sur des populations plus anciennes (i.e. datant du début du stade isotopique 3 et stades antérieurs) montrent de très nettes différences d'ordre métrique avec les loups de la grotte de Jaurens. Il semble donc, tout du moins pour la région analysée, que la stature atteinte par les individus de Jaurens et sur laquelle se base la diagnose de cette nouvelle espèce, soit particulière aux populations de la toute fin du Pléistocène supérieur (Boudadi-Maligne, 2010). Des analyses morphométriques complémentaires portant sur des populations sub-contemporaines attestent de la présence d'autres grands individus à la fin du Pléistocène supérieur. Toutefois de nombreuses questions persistent concernant la dispersion géographique de cette sous-espèce. Sa présence est clairement attestée dans le sud-ouest de la France, mais d'autres individus fossiles de grande taille sont décrits, notamment en Grande-Bretagne (Turner, 1981). Il est donc essentiel de poursuivre les travaux concernant la biométrie des individus afin de mesurer l'extension de cette sous-espèce et de fait, de corréliser cette étape évolutive à des facteurs extrinsèques pouvant expliquer le développement d'individus de grande stature (i.e. application de la loi de Bergmann, forte disponibilité en proies de grande taille, territoire de grande superficie et/ou phénomène régional). Dans l'état actuel des connaissances, il apparaît que ces individus sont retrouvés en association avec des faunes caractéristiques d'un environnement froid avec une forte présence de restes de renne (*Rangifer tarandus*) et toujours très riches en ongulés de moyenne et grande taille. Il est donc possible, eu égard aux analyses effectuées sur la taille des populations de loups actuels (Boudadi-Maligne, 2010), que la grande stature des individus puisse s'expliquer par la combinaison de conditions climatiques particulièrement rigoureuses et une forte disponibilité en proies.

6. Conclusions

Nous proposons, à partir des restes de loups découverts dans la grotte de Jaurens, de définir une nouvelle sous-espèce venant compléter notre connaissance du cline de taille mis en évidence au sein de la lignée. La succession

des sous-espèces *C.l. lunellensis*–*C.l. santenaisiensis* et *C.l. maximus* nov. subsp. se caractérise par une augmentation de la stature des individus. En analysant l'intervalle de taille d'autres populations pléistocènes il est dès lors possible de proposer une datation relative des dépôts renfermant les restes de ce carnivore et ce, pour des périodes allant de la seconde moitié du Pléistocène moyen jusqu'à la fin du Pléistocène.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier J.-P. Brugal, P. Michel, S. Peigné, G. Escarguel et J.-B. Mallye pour leur aide et commentaires. Je remercie également l'UMR PACEA, ainsi que A. Prieur, J.-C. Castel, J. Studer, C. Guérin, M. Moreno-Garcia, N. Spassov, J.-L. Guadelli, L. Gambéri, J.-J. Cleyet-Merle et toute l'équipe du MNP ainsi que D. Berthet et F. Vigouroux pour m'avoir permis d'étudier l'ensemble de ces séries fossiles et actuelles. Merci aux relecteurs pour leurs commentaires ayant permis d'améliorer ce papier, à Aurore Val et Kevin Padian pour leur relecture, Abel Prieur et Aurélien Royer pour certains des clichés.

References

- Argant, A., 1991. Carnivores quaternaires de Bourgogne. Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon 115, 1–309.
- Ballesio, R., 1979. Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France: les carnivores (Mammalia, Carnivora). I. Canidae et Hyainidae. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon* 17, 25–55.
- Bonifay, M.F., 1971. Carnivores quaternaires du Sud-Est de la France. Édition du Muséum national d'Histoire naturelle 2, Paris, 377 p.
- Boudadi-Maligne, M., 2010. Les Canis pléistocènes du Sud de la France : approche biosystématique, évolutive et biochronologique. Université Bordeaux 1, Thèse de doctorat, 451 p. <http://ori-oai.u-bordeaux1.fr/ori-oai-search/notice.html?id=u-bordeaux1-ori-2799&format=dc.id>.
- Brugal, J.P., 1981. Balaruc VII (Sète, Hérault). Un nouveau remplissage de fissure de la fin du Pléistocène moyen. *Quaternaria* 23, 99–141.
- Brugal, J.P., Boudadi-Maligne, M., 2011. Quaternary small to large canids in Europe: taxonomic status & biochronological contribution. *Quaternary Int.* 243, 171–182.
- Cardoso, J.L., 1993. Contribuição para o conhecimento dos grandes mamíferos do Pleistocénico superior de Portugal. *Oeiras*, 567 p.
- Castel, J.C., Coumont, M.P., Brugal, J.P., Laroulandie, V., Camus, H., Chauvière, F.X., Cochard, D., Guadelli, J.L., Kuntz, D., Martin, H., Mourre, V., 2008. La fin du Paléolithique supérieur en Quercy : l'apport de l'Igüe du Gral (Sauliac-sur-Célé, Lot). *Mem. Soc. Prehist. Fr.* XLVII, 335–353.
- Escarguel, G., 2008. Macroécologie en temps profond : motifs, rythmes et modalités des changements de biodiversité à l'échelle des temps géologiques. Université Claude-Bernard Lyon-1, Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches, Lyon, 430 p.
- Guérin, C., 1969. Gisement pléistocène de la grotte de Jaurens (commune de Nespouls, Corrèze). Premiers résultats des fouilles 1968–69. *Bull. Soc. Hist. Archeol. Corrèze* 91, 15–23.
- Guérin, C., 1999. La Fage-aven I (commune de Noailles), Middle Pleistocene, and Jaurens (commune de Nespouls), Upper Pleistocene. A comparison of two paleontological sites in Corrèze, France. In: Gaudzinski, S., Turner, E. (Eds.), *The role of early Humans in the accumulation of European lower and middle Palaeolithic bone assemblages*. Mainz, 396 p.
- Guérin, C., Philippe, M., Vilain, R., 1979. Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : histoire et généralités. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon* 17, 11–16.
- Guérin, C., Valli, A.M.F., 2000. Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France. Les Bovidae (Mammalia, Artiodactyla). *Cahiers Scientifiques, Muséum de Lyon Fasc.* 1, 7–39.
- Hadjjouis, D., 1982. Les Canidés de la grotte du Lazaret (Alpes-Maritimes). Étude paléontologique. Université de Paris VI, Mémoire de DEA en Géologie du Quaternaire, 120 p.
- Hammer, O., Harper, D.A.T., 2006. *Paleontological data analysis*. Blackwell Publishing, 351 p.

- ICZN, 1999. Code international de nomenclature zoologique - texte français, quatrième éd.
- Mallye, J.B., Guérin, C., 2002. Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : les Mustelidae (Mammalia, Carnivora). Cahiers Scientifiques, Muséum de Lyon Fasc. 1, 15–53.
- Okarma, H., Buchalczyk, T., 1993. Craniometric characteristics of wolves *Canis lupus* from Poland. Acta Theriologica 38, 253–262.
- Patou, M., 1984. Contribution à l'étude des Mammifères des couches supérieures de la grotte du Lazaret (Nice, A.M.). Méthodes et résultats paléontologiques et paléthnographiques. Université Pierre-et-Marie-Curie - Paris-6. Thèse de Doctorat, Muséum National d'Histoire Naturelle, 437 p.
- Suire, C., 1969. Contribution à l'étude du genre *Canis* d'après des vestiges recueillis dans quelques gisements pléistocènes du Sud-Ouest de la France. Université de Bordeaux I, Bordeaux, Thèse, 2 tomes, 179 p.
- Turner, A., 1981. Aspects of the Palaeoecology of Large Predators, including Man, during the British Upper Pleistocene, with particular emphasis on Predator-Prey Relationships. University of Sheffield, Thèse, 2 vol., 221 p.
- Valensi, P., 1994. Les grands mammifères de la grotte du Lazaret, Nice. Étude paléontologique et biostratigraphique des carnivores. Archéozoologie des grandes faunes. Thèse, Muséum national d'Histoire naturelle à l'Institut de Paléontologie Humaine, 2 tomes, 500 p.
- Valli, A.M.F., Guérin, C., 2000. Le gisement Pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France : les Cervidae (Mammalia, Artiodactyla). Cahiers Scientifiques Muséum de Lyon Fasc. 1, 41.
- Von Den Driessh, A., 1976. A guide to the measurement of animal bones from archeological sites. Peabody Museum, Bull. 1, Harvard University, 136 p.