



**HAL**  
open science

# Etude morpho-fonctionnelle de l'appareil masticateur chez le loup gris français (*Canis lupus italicus*) et exploration du dimorphisme sexuel

Justine Joseph

► **To cite this version:**

Justine Joseph. Etude morpho-fonctionnelle de l'appareil masticateur chez le loup gris français (*Canis lupus italicus*) et exploration du dimorphisme sexuel. Sciences du Vivant [q-bio]. 2024. dumas-04920643

**HAL Id: dumas-04920643**

**<https://dumas.ccsd.cnrs.fr/dumas-04920643v1>**

Submitted on 30 Jan 2025

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

ANNEE 2024 - Thèse n° 143

**ETUDE MORPHO-FONCTIONNELLE DE L'APPAREIL  
MASTICATEUR CHEZ LE LOUP GRIS FRANÇAIS (*CANIS  
LUPUS ITALICUS*) ET EXPLORATION DU DIMORPHISME  
SEXUEL**

**THÈSE**

pour l'obtention du diplôme d'État de

**DOCTEUR VÉTÉRINAIRE**

présentée et soutenue publiquement devant

l'UFR de Médecine de l'Université de Nantes

le 16 décembre 2024

par

**Justine, Marie JOSEPH**

Sous la direction de

**Monsieur Claude GUINTARD**

Président du jury : Monsieur Stéphane PLOTEAU, Professeur à la Faculté de Médecine de Nantes

Membres du jury : Monsieur Éric BETTI, Maître de conférences à Oniris

Madame Aurélia BORVON, Maître de conférences à Oniris

Membres invités : Madame Colline BRASSARD, Maître de conférences à VetAgro Sup - Lyon  
Monsieur Anthony HERREL, Directeur de recherches, UMR 7179 MECADEV,  
Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS- Paris



ANNEE 2024 - Thèse n°

**ETUDE MORPHO-FONCTIONNELLE DE L'APPAREIL  
MASTICATEUR CHEZ LE LOUP GRIS FRANÇAIS (*CANIS  
LUPUS ITALICUS*) ET EXPLORATION DU DIMORPHISME  
SEXUEL**

**THÈSE**

pour l'obtention du diplôme d'État de

**DOCTEUR VÉTÉRINAIRE**

présentée et soutenue publiquement devant

l'UFR de Médecine de l'Université de Nantes

le 16 décembre 2024

par

**Justine, Marie JOSEPH**

Sous la direction de

**Monsieur Claude GUINTARD**

Président du jury : Monsieur Stéphane PLOTEAU, Professeur à la Faculté de Médecine de Nantes

Membres du jury : Monsieur Éric BETTI, Maître de conférences à Oniris

Madame Aurélia BORVON, Maître de conférences à Oniris

Membres invités : Madame Colline BRASSARD, Maître de conférences à VetAgro Sup - Lyon  
Monsieur Anthony HERREL, Directeur de recherches, UMR 7179 MECADEV,  
Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS- Paris



# LISTE DES MEMBRES DU CORPS ENSEIGNANT

<b>Département BPSA Biologie, Pathologie et Sciences de l'Aliment</b>		
Responsable : Emmanuel JAFFRES – Adjointe : Frédérique NGUYEN		
Pharmacologie et Toxicologie	Jean-Claude DESFONTIS (Pr) Yassine MALLEM (Pr) Hervé POULIQUEN (Pr)	Antoine ROSTANG (MC) Meg-Anne MORICEAU (CERC) Martine KAMMERER (Pr émérite) Marc GOGNY (Pr émérite)
Physiologie fonctionnelle, cellulaire et moléculaire	Jean-Marie BACH (Pr) Lionel MARTIGNAT (Pr) Julie HERVE (MC HDR) Grégoire MIGNOT (MC)	Solenn GAVAUD (CERC)
Histologie et anatomie pathologique	Marie-Anne COLLE (Pr) Jérôme ABADIE (MC)	Laetitia JAILLARDON (MC) Frédérique NGUYEN (MC)
Biochimie alimentaire industrielle	Carole PROST (Pr) Joëlle GRUA (MC)	Clément CATANEO (MC) Alix KHALIL (MC) Laurent LE THUAUT (MC)
Micro-biotechnologie	Hervé PREVOST (Pr) Géraldine BOUE (MC) Nabila HADDAD (MC) Emmanuel JAFFRES (MC)	Mathilde MOSSER (MC) Boris MISERY (MC) Raouf TAREB (MC) Quentin PRUVOST (CEC)
PACENV = VET1	Eléonore BOUGUYON (PRAG) Nicolas BROSSAUD (PRAG)	Charlotte MOCQUARD (PRAG) Aurore CALVEL (PRAG)

<b>Département SAESP Santé des Animaux d'Élevage et Santé Publique</b>		
Responsable : Raphaël GUATTEO – Adjoint : Jean-Michel CAPPELIER		
Élevage, nutrition et santé des animaux domestiques	Nathalie BAREILLE (Pr) François BEAUDEAU (Pr) Christine FOURICHON (Pr)	Juan Manuel ARIZA CHACON (MC) Ségolène CALVEZ 5(Pr) Aurélien MADOUASSE (MC) Nora NAVARRO-GONZALES (MC)
Infectiologie	Alain CHAUVIN (Pr) Emmanuelle MOREAU (Pr) Nathalie RUVOEN-CLOUET (Pr) Pauline MAISONNASSE (CERC)	Albert AGOULON (MC) Suzanne BASTIAN (MC) Léa LOISEL (AERC) Kenny OBERLE (MC) Nadine RAVINET (MC)
Médecine des animaux d'élevage	Catherine BELLOC (Pr) Christophe CHARTIER (Pr émérite) Raphaël GUATTEO (Pr) Anne RELUN (MC)	Sébastien ASSIE (MC) Isabelle BREYTON (MC) Mily LEBLANC MARIDOR (MC) Maud ROUAULT (AERC)
Hygiène et qualité des aliments	Jean-Michel CAPPELIER (Pr) Louis DELAUNAY (CERC) Bruno LE BIZEC (Pr) Marie-France PILET (Pr)	Sofia STRUBBIA (MC)

<b>Département DSC Sciences cliniques</b>		
Responsable : Catherine IBISCH – Adjoint : Marion FUSELLIER		
Anatomie comparée	Eric BETTI (MC) Claude GUINTARD (MC) Margarida RIBEIRO DA SILVA NEUNLIST (MC Stagiaire)	
Pathologie chirurgicale et anesthésiologie	Eric AGUADO (Pr) Olivier GAUTHIER (Pr) Eric GOYENVALLE (MC HDR)	Pierre MAITRE (MC) Caroline TESSIER (MC) Gwénola TOUZOT-JOURDE (MC) Claire DEFOURMSTRAUX (MC)
Dermatologie, parasitologie des carnivores et des équidés, mycologie	Jacques GUILLOT (Pr) Emmanuel BENSIGNOR (Pr Ass)	Sabrina VIEU (AERC) Maria Dolores SANCHEZ (AERC)
Médecine interne, imagerie médicale et législation professionnelle vétérinaire	Anne COUROUCE (Pr) Jack-Yves DESCHAMPS (Pr) Françoise ROUX (Pr) Juan HERNANDEZ-RODRIGUEZ (Pr Ass) Nora BOUHSINA (MC)	Nicolas CHOUIN (MC) Amandine DRUT (MC) Marion FUSELLIER-TESSON (Pr) Catherine IBISCH (MC) Aurélia LEROUX (MC) Odile SENECAAT (MC)
Biotechnologies et pathologie de la reproduction	Jean-François BRUYAS (Pr) François FIENI (Pr)	Djemil BENCHARIF (Pr) Lamia BRIAND (Pr)

<b>Département GPA Génie des procédés alimentaires</b>		
Responsable : Sébastien CURET-PLOQUIN – Adjointe : Vanessa JURY		
Lionel BOILLEREAUX (Pr) Sébastien CURET-PLOQUIN (Pr) Marie DE LAMBALLERIE (Pr) Francine FAYOLLE (Pr) Michel HAVET (Pr)	Alain LEBAIL (Pr) Olivier ROUAUD (Pr) Kévin CROUVISIER-URION (MC) Vanessa JURY (Pr) Emilie KORBEL (MC)	Jean-Yves MONTEAU (MC HDR) Eve-Anne NORWOOD (MC) Raphaël PORYLES (MC) Laurence POTTIER (MC) Cyril TOUBLANC (MC)
PAC-ING	Cyril Gaillard (PCEA)	

<b>Département MSC Management, statistiques et communication</b>		
Responsable : Samira ROUSSELIERE – Adjointe : Véronique CARIOU		
Mathématiques, statistiques, informatique	El Mostafa QANNARI (Pr émérite) Chantal THORIN (Pr Ag) Evelyne VIGNEAU (Pr) Jean-Michel GALHARRET (MC stagiaire)	Véronique CARIOU (Pr) Benjamin MAHIEU (MC) Michel SEMENOU (MC)
Economie, gestion, législation	Jean-Marc FERRANDI (Pr) Pascal BARILLOT (MC) Ibrahima BARRY (MC) Florence BEAUGRAND (MC)	Sibylle DUCHAINE (MC) Sonia MAHJOUB (MC) Samira ROUSSELIERE (MC) Christophe PAPINEAU (Ens. Cont.)
Langues et communication	Marc BRIDOU (PLPA) David GUYLER (Ens. Cont.) Nathalie GOODENOUGH (PCEA) Patricia JOSSE (Ens. Cont.)	Shaun MEEHAN (Ens. Cont.) Linda MORRIS (PCEA) Ian NICHOLSON (ENS. Cont.)

Pr Ag : Professeur Agrégé, Pr : Professeur, MC : Maître de Conférence, MCC : MC contractuel,  
 PLPA : Professeur Lycée Professionnel Agricole, PCEA : Professeur Certifié Enseignement Agricole,  
 HDR : Habilité à Diriger des Recherches, CERC : Chargé d'Enseignement et de Recherche Contractuel,  
 Ens. Cont : Enseignant Contractuel

*Cette thèse est un travail personnel. La reproduction d'extraits de cette thèse est autorisée sous condition d'en citer la source (article L. 122-5). Toute reproduction partielle doit être fidèle au texte utilisé. Cette thèse devra donc être citée en incluant les éléments bibliographiques suivants :*

- **Titre de la thèse : Etude morpho-fonctionnelle de l'appareil masticateur chez le loup gris français (Canis lupus italicus) et exploration du dimorphisme sexuel**
- **Nom et prénom de l'auteur : JOSEPH Justine**
- **Année de soutenance : 16 décembre 2024**
- **Intitulé du diplôme : Thèse de Doctorat Vétérinaire**
- **Université de soutenance : Faculté de Médecine de Nantes**
- **Ecole de soutenance : Oniris VetAgroBio - Ecole Nationale Vétérinaire, Agroalimentaire et de l'Alimentation**
- **Nombre de pages : 130**

# Table des matières

---

LISTE DES MEMBRES DU CORPS ENSEIGNANT .....	3
Remerciements.....	7
Table des matières .....	17
Table des annexes.....	19
Table des figures.....	20
Table des tableaux .....	23
Table des abréviations.....	24
Introduction .....	27
Contexte et justification de l'étude.....	27
Problématique.....	29
Hypothèses de travail .....	30
Structure de la thèse .....	30
I. Revue de la littérature .....	32
A. Histoire évolutive de <i>Canis lupus</i> et taxonomie .....	32
B. Historique et enjeux actuels .....	34
1. Disparition du territoire français .....	34
2. Retour sur le territoire français .....	34
3. Les rapports homme-loups de nos jours .....	35
a. Chasse et réglementation.....	35
b. Impact anthropique.....	36
4. Comportement .....	36
a. Au sein de l'espèce .....	36
b. Au sein d'une meute de loups.....	36
5. Régime alimentaire .....	36
C. Anatomie de la tête des loups/canidés .....	38
1. Anatomie générale de l'appareil masticateur.....	38
2. Ostéologie de la tête.....	39
3. Myologie.....	46
II. Matériels et méthodes .....	52
A. Matériels .....	52
1. Sélection de l'échantillon .....	52
a. Origine des têtes de loups.....	52
b. Description des spécimens étudiés .....	53
B. Méthodes .....	57
1. Etude de la musculature.....	57
a. Description des feuillets musculaires .....	57
b. Protocole de dissection .....	63
c. Quantification de l'architecture musculaire.....	71
1) Masse.....	71

2) Longueur.....	71
3) Angle de pennation .....	72
4) PCSA : Physiological cross-sectional area .....	72
2. Craniométrie.....	73
a. Acquisition scanner et segmentation.....	73
b. Préparation des têtes osseuses .....	74
c. Protocole de prise de mesures linéaires.....	75
1) Définition des marqueurs osseux .....	75
2) Choix des mesures sur les crânes.....	81
3) Choix des mesures sur les mandibules .....	82
C. Exploration des données .....	84
1. Questions scientifiques.....	84
2. Méthodes statistiques.....	84
III. Résultats .....	86
A. Myologie .....	86
1. Variabilité des données brutes.....	86
2. Variabilité des données mises à l'échelle .....	87
3. Variabilité des données dans les proportions des différents muscles élévateurs.....	90
B. Craniométrie.....	92
1. Variabilité des dimensions brutes .....	92
2. Variabilité de la taille isométrique.....	94
3. Variabilité des proportions.....	96
a. Crâne.....	96
b. Mandibule.....	99
C. Synthèse des résultats.....	100
IV. Discussion .....	101
A. Discussion autour de la myologie, la craniométrie et le dimorphisme sexuel au sein de cette étude.....	101
B. Comparaison avec les études précédentes sur l'appareil masticateur et le dimorphisme sexuel chez d'autres canidés.....	102
C. Limites de l'étude.....	103
1. Scanner .....	103
2. Dissections et myologie de l'appareil masticateur .....	104
3. Cuisson et nettoyage des têtes osseuses .....	104
4. Craniométrie sur modèles 3D .....	105
D. Perspectives pour les futures recherches .....	105
Conclusion .....	107
Bibliographie .....	108
Annexes .....	111

# Table des annexes

---

Annexe 1 : Convention projet Morpholoup .....	111
Annexe 2 : Feuille de recueil des mesures myologiques.....	114
Annexe 3 : Tableau des mesures myologiques et craniométriques .....	115
Annexe 4 : Inventaire des loups fournis pour le projet MorphoLoup par l'OFB .....	122

# Table des figures

Figure 1 : Arbre phylogénétique des canidés lupoïdes modifié à partir de Nyakatura et Bininda-Emonds 2012 (d'après (Castello, 2020)).	27
Figure 2 : Variabilité de conformation du crâne de chiens domestiques (p : forme du palais, cb : longueur de la base crânienne et nc : forme du neurocrâne. La ligne rouge correspond à la longueur de la base crânienne chez le loup) (d'après (Schoenebeck and Ostrander, 2013)).	28
Figure 3 : Variabilité de conformation crânienne chez le chien (d'après (Done et al., 2009)).	28
Figure 4 : Chronologie des grandes étapes de cette étude sur l'appareil masticateur du loup gris français.	31
Figure 5 : Carte des premières apparitions archéologiques de chiens en Eurasie et modèle de domestication de ces derniers suggérant une double origine (d'après (Frantz et al., 2016)).	32
Figure 6 : Classification taxonomique du loup gris d'Europe, <i>Canis lupus lupus</i> , d'après l'inventaire national du patrimoine naturel (INPN).	33
Figure 7 : Répartition des loups en France (OFB 2020) ; Le trait rouge représente le tracé schématisé de la Vallée du Rhône (d'après (Andrieux-Rolland et al., 2023)).	35
Figure 8 : Répartition des proies tuées lors du suivi du régime alimentaire de louves au sein d'une meute de loups (d'après (Anceau, Bergeon and Tardy, 2015)).	37
Figure 9 : Les reliefs osseux permettant la stabilité de l'ATM, crâne de chien en vue latérale gauche (d'après (Brassard, 2024b)).	38
Figure 10 : Les moyens d'union de l'ATM (d'après (Brassard, 2024a)).	39
Figure 11 : Formule dentaire des canidés (Belhaoues, 2018).	40
Figure 12 : Photo d'un crâne de loup (à gauche) et schéma d'un crâne de chien (à droite) en vue dorsale (d'après (Douart, 2013)).	41
Figure 13 : Photo d'un crâne de loup (à gauche) et schéma d'un crâne de chien (à droite) en vue ventrale (d'après (Douart, 2013)).	42
Figure 14 : Schémas d'un crâne de chien en vue latérale gauche (d'après (Douart, 2013) en haut et d'après (Barone, 1986) en bas).	43
Figure 15 : Photo d'une hémi-mandibule droite de loup (en haut) et schéma d'une hémi-mandibule droite de chien (en bas) en vue latérale (d'après (Barone, 1986)). *	44
Figure 16 : Photo d'une hémi-mandibule droite de loup (en haut) et schéma d'une hémi-mandibule droite de chien (en bas) en vue médiale (d'après (Barone, 1986)).	45
Figure 17 : Conformations des muscles longs d'un cheval (d'après (Barone, 2000)).	46
Figure 18 : Photo d'une tête de loup (vue ventrale) : exposition du muscle digastrique et du complexe musculaire massétérique.	49
Figure 19 : Photo d'une tête de loup (vue latérale droite) : exposition des complexes musculaires massétérique et temporal.	50
Figure 20 : Photo d'une tête de loup (vue ventrale) : exposition du complexe musculaire ptérygoïdien constitué des muscle ptérygoïdien médial et muscle ptérygoïdien latéral.	50
Figure 21 : Coupe transversale de la tête d'un chien en passant au bord rostral des articulations temporo-mandibulaires - vue caudale (d'après (Evans and De Lahunta, 2013)).	51
Figure 22 : Origine géographique des 146 loups fournis par l'OFB dans le cadre du projet MorphoLoup.	53
Figure 23 : Sutures SB (flèche continue) et BP (flèche discontinue) non fermées → Âge estimé à moins de 8-10 mois (individu non conservé pour notre échantillon).	54
Figure 24 : Suture SB (flèche continue) en cours de fermeture et suture BP (flèche discontinue) non fermée → Âge estimé à légèrement moins de 8-10 mois (individu non conservé pour notre échantillon).	55

Figure 25 : Suture SB fermée et suture BP (flèche discontinue) non fermée → Âge estimé entre 10 et 12 mois (individu non conservé pour notre échantillon). .....	55
Figure 26 : Sutures SB et BP fermées → Âge estimé à minimum 1-2 ans (individu conservé pour notre échantillon). .....	56
Figure 27 : Origine géographique des 47 loups étudiés.....	56
Figure 28 : Photo d'une tête de loup (vue ventrale) : exposition du muscle digastrique et du muscle Masseter pars superficialis.....	58
Figure 29 : Photo d'une tête de loup (vue latérale droite) : exposition du muscle Masseter pars superficialis, du muscle Temporalis pars superficialis et du muscle Temporalis pars suprazygomata. ....	58
Figure 30 : Photo d'une tête de loup (vue latérale droite) : exposition du muscle Masseter pars profunda.....	59
Figure 31 : Photo d'une tête de loup (vue latérale droite) : exposition du muscle Masseter pars zygomaticomandibularis anterior et du muscle Masseter pars profunda zygomaticomandibularis posterior.....	59
Figure 32 : Photo d'une tête de loup (vue latérale droite) : exposition du muscle Temporalis pars profunda. ....	60
Figure 33 : Photo d'une tête de loup (vue ventrale) : exposition du muscle Pterygoideus medialis et du muscle Pterygoideus lateralis.....	60
Figure 34 : Les complexes musculaires masticateurs et leurs différents feuilletts chez le chien (Brassard, 2020a; Brassard, Merlin, Monchâtre-Leroy, et al., 2020) .....	63
Figure 35 : Les dix feuilletts musculaires issus de la dissection d'une tête de loup au cours de notre étude (proportions musculaires non respectées).....	70
Figure 36 : Les dix feuilletts musculaires issus de la dissection de la tête d'un renard (Dig: Digastic; MS: M. masseter pars superficialis; MP: M. masseter pars profunda; ZMA: M. zygomaticomandibularis pars anterior; ZMP: zygomaticomandibularis pars posterior; SZ: M. temporalis pars suprazygomata; TS: M. temporalis pars superficialis; TP: M. temporalis pars profunda; PM: M. pterygoideus medialis; PM: M. pterygoideus lateralis) (d'après (Brassard, 2020b)). .....	70
Figure 37 : Photographie de la balance Sartorius® utilisée pour la mesure de la masse musculaire.....	71
Figure 38 : Photographie du pied à coulisse digital Mitutoyo® utilisé pour les mesures des longueurs musculaires et des fibres musculaires.....	72
Figure 39 : Mesure de l'angle de pennation sur le muscle Temporalis pars profunda chez un chien (FL : Longueur de la fibre musculaire et PA : Angle de pennation) (d'après (Brassard, 2020b)). .....	72
Figure 40 : Cuissons des têtes de canidés (d'après (Brassard, 2020b))......	74
Figure 41 : Photographie d'un crâne, des deux hémi-mandibules et des vertèbres d'un loup mis à sécher pendant le nettoyage simultané d'un autre. ....	75
Figure 42 : Modèle 3D d'une tête osseuse de loup ouvert sur le logiciel MeshLab® 2022.02. ....	76
Figure 43 : Marqueurs osseux du crâne d'un canidé en vue dorsale d'après (Von den Driesch, 1976).....	79
Figure 44 : Marqueurs osseux du crâne d'un canidé en vue latéral gauche d'après (Von den Driesch, 1976).....	79
Figure 45 : Marqueurs osseux du crâne d'un canidé en vue ventrale d'après (Von den Driesch, 1976).....	80
Figure 46 : Marqueurs osseux du crâne d'un canidé en vue dorsale d'après (Von den Driesch, 1976).....	80
Figure 47 : Marqueurs osseux de l'hémi-mandibule gauche d'un canidé en vue latérale d'après (Von den Driesch, 1976).....	81



Figure 48 : Mesures crâniennes réalisées sur le modèle 3D d'une tête osseuse de loup à partir du logiciel MeshLab® 2022.02. ....	82
Figure 49 : Mesures mandibulaires réalisées sur le modèle 3D d'une tête osseuse de loup à partir du logiciel MeshLab® 2022.02. ....	83
Figure 50 : Box-plots représentant la distribution des masses (à gauche) et des PCSAs (à droite) du muscle digastrique après avoir mis à l'échelle les données. ....	88
Figure 51 : Box-plots représentant la distribution des masses (à gauche) et des PCSAs (à droite) du complexe musculaire massétérique après avoir mis à l'échelle les données. ....	88
Figure 52 : Box-plots représentant la distribution des masses (à gauche) et des PCSAs (à droite) du complexe musculaire temporal après avoir mis à l'échelle les données. ....	89
Figure 53 : Box-plots représentant la distribution des masses (à gauche) et des PCSAs (à droite) du complexe musculaire ptérygoïdien après avoir mis à l'échelle les données. ....	89
Figure 54 : Box-plots représentant la distribution de la proportions du complexe musculaire massétérique au sein des muscles releveurs de la mandibule en termes de masses (à gauche) et de PCSAs (à droite). ....	91
Figure 55 : Box-plots représentant la distribution de la proportions du complexe musculaire temporal au sein des muscles releveurs de la mandibule en termes de masses (à gauche) et de PCSAs (à droite). ....	91
Figure 56 : Box-plots représentant la distribution de la proportions du complexe musculaire ptérygoïdien au sein des muscles releveurs de la mandibule en termes de masses (à gauche) et de PCSAs (à droite). ....	92
Figure 57 : Distribution des tailles isométriques du crâne chez les loups femelles et les loups mâles. ....	95
Figure 58 : Distribution des tailles isométriques de la mandibule chez les loups femelles et les loups mâles. ....	95
Figure 59 : Diagramme en bâton représentant le pourcentage de variation par les premiers axes de l'ACP. ....	96
Figure 60 : Bar plot de la contribution des variables à la composante 2. ....	97
Figure 61 : Analyse en composantes principales montrant la variabilité dans les proportions crâniennes au sein de l'échantillon suivant PC2 et PC3. Les ellipses de confiance contiennent 95% des mâles (en bleu) et des femelles (en rose). ....	98

# Table des tableaux

Tableau I : Statut et références officielles du loup (d'après (Martinez, 2023)).....	35
Tableau II : Innervation et vascularisation des complexes musculaires (d'après (Barone, 2000)).	47
Tableau III : Complexes musculaires et leurs insertions (d'après (Barone, 2000) et (Brassard, 2024b)).	48
Tableau IV : Les dix feuillets retenus pour l'étude de la musculature de l'appareil masticateur.	57
Tableau V : Feuillet musculaire et leurs insertions (Légende : hachuré orange → insertion en face médiale de l'arcade zygomatique) (d'après (Brassard, 2024b)).	61
Tableau VI : Définition et légende des marqueurs osseux définis à partir des mesures du crâne et de la mandibule des canidés par (Von den Driesch, 1976).	76
Tableau VII : Description des mesures crâniennes considérées dans cette étude, d'après les mesures du crâne des canidés définies par (Von den Driesch, 1976).	81
Tableau VIII : Description des mesures mandibulaires considérées dans cette étude, d'après les mesures de la mandibule des canidés définies par (Von den Driesch, 1976).	83
Tableau IX : Moyennes, écart-types, minimums et maximums des mesures des quatre grands groupes musculaires pour l'échantillon complet.	86
Tableau X : Moyennes et écart-types des mesures brutes des quatre grands groupes musculaires pour l'échantillon complet, en séparant femelles et mâles.	86
Tableau XI : Moyennes et écart-types des mesures ramenées à la taille des quatre grands groupes musculaires pour l'échantillon complet, en séparant femelles et mâles.	87
Tableau XII : Moyennes et écart-types des mesures des trois grands groupes musculaires élévateurs de la mandibule pour l'échantillon complet, les mâles et les femelles (en %).	90
Tableau XIII : Moyennes, écart-types, minimums et maximums des mesures craniométriques pour l'échantillon complet. Les données sont en centimètres.	92
Tableau XIV : Moyennes et écart-types des mesures craniométriques pour l'échantillon complet, en séparant femelles et mâles. Les données sont en centimètres.	93
Tableau XV : Comparaison de la taille isométrique du crâne et de la mandibule entre femelles et mâles.	94
Tableau XVI : Pourcentage de la valeur propre des variances cumulées.	97
Tableau XVII : Comparaison des scores entre femelles et mâles pour les premières composantes principales.	97
Tableau XVIII : Comparaison de proportions crâniennes (données issues du calcul des log-shape ratios) entre femelles et mâles.	98

# Table des abréviations

---

ATM : Articulation temporo-mandibulaire

BP : Suture entre le basisphénoïde et le présphénoïde

Cra : Crâne

CRÂN. : Crânial(e)

D. : Droit(e)

DIG : Muscle digastrique

DORS. : Dorsal(e)

F : Femelle

G. : Gauche

K-W : Test de Kruskal-Wallis

LAT. : Latéral(e)

LG : Longueur

LG FIBRE : Longueur des fibres musculaires

M : Mâle

MAS : Complexe musculaire massétérique

MASSUP : Muscle *Masseter pars superficialis*

MASPROF : Muscle *Masseter pars profunda*

MDB : Mandibule

MED. : Médial(e)

OFB : Office Français de la Biodiversité

PCSA : Proxy de la force musculaire/Force intrinsèque – Physiological Cross-Sectional Area

PDS : Masse (en grammes)

PTE : Complexe musculaire ptérygoïdien

PTELAT : Muscle *Pterygoideus lateralis* / Muscle ptérygoïdien latéral

PTEMED : Muscle *Pterygoideus medialis* / Muscle ptérygoïdien médial

ROSTR. : Rostral(e)

SP : Suture sphéno-basilaire

SPZY : Muscle *Temporalis pars suprazygomatica*

TEMP : Complexe musculaire temporal

TPPROF : Muscle *Temporalis pars profunda*

TPSUP : Muscle *Temporalis pars superficialis*

VENTR. : Ventral(e)

ZYGANT : Muscle *Masseter pars zygomaticomandibularis anterior*

ZYGPOST : Muscle *Masseter pars zygomaticomandibularis posterior*



# Introduction

## Contexte et justification de l'étude

Le loup gris, *Canis lupus*, est un grand prédateur présent dans la quasi-totalité de l'hémisphère nord (Carbone, 2004). Sa large aire de répartition géographique est à mettre en relation avec la grande plasticité et adaptabilité de l'espèce vis-à-vis de conditions environnementales variées et parfois extrêmes. Nous appelons parfois dans le langage courant des « loups » qui ne correspondent pas à *Canis lupus* (Figure 1). *Canis lupus* se subdivise en plusieurs sous-espèces en fonction des répartitions géographiques ou de leur histoire évolutive avec l'homme. L'espèce comprend par exemple les sous-espèces *Canis lupus lupaster*, le loup africain présent en Afrique du Nord, *Canis lupus arabs* en Arabie, *Canis lupus pallipes* en Inde, *Canis lupus dingo*, le dingo en Australie (qui correspond à un chien retourné à l'état sauvage), et le chien *Canis lupus familiaris*, issu de la domestication du loup il y a au moins 15,000 ans (Frantz et al., 2016). Les comportements écologiques, alimentaires et sociaux varient entre ces sous-espèces.

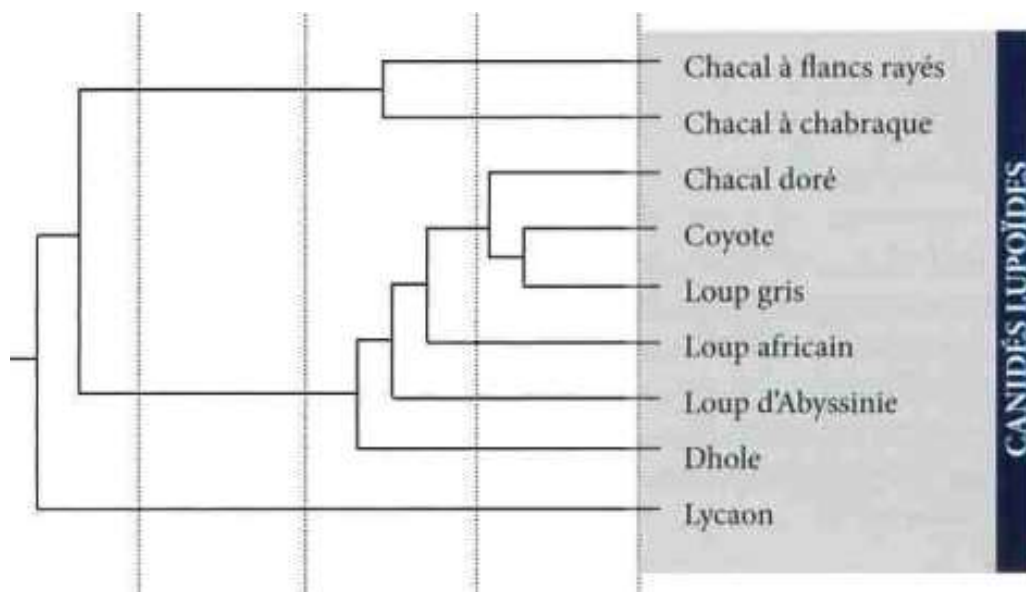


Figure 1 : Arbre phylogénétique des canidés lupoides modifié à partir de Nyakatura et Bininda-Emonds 2012 (d'après (Castello, 2020)).

Néanmoins, la diversité de conformation au sein de l'ensemble des sous-espèces sauvages est moindre par rapport à celle des chiens, du fait de la diversité des races (Drake et al., 2017) (Figure 2 et Figure 3).

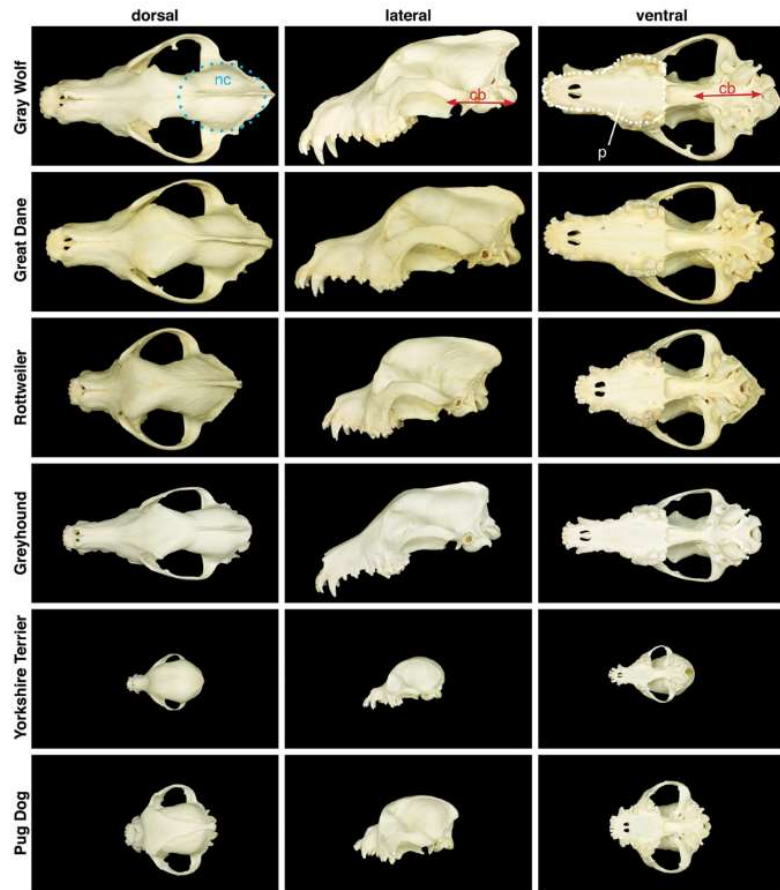


Figure 2 : Variabilité de conformation du crâne de chiens domestiques (*p* : forme du palais, *cb* : longueur de la base crânienne et *nc* : forme du neurocrâne. La ligne rouge correspond à la longueur de la base crânienne chez le loup) (d'après (Schoenebeck and Ostrander, 2013)).

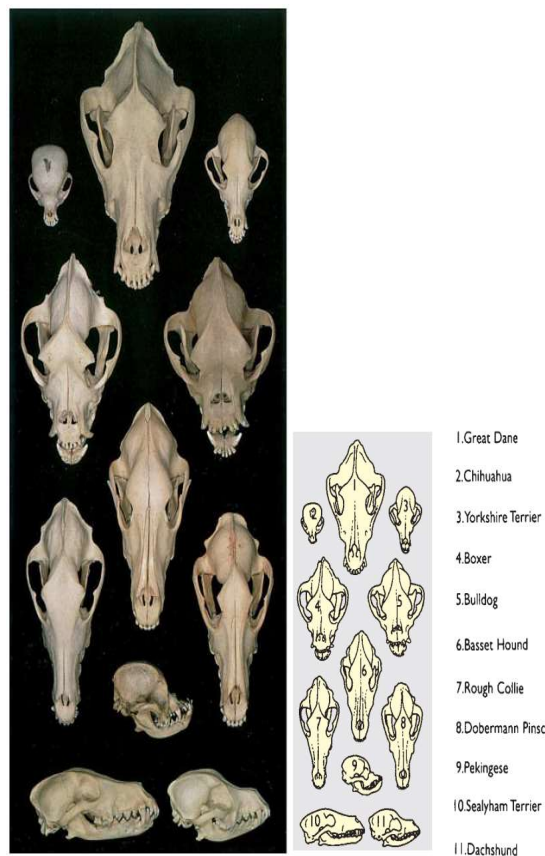


Figure 3 : Variabilité de conformation crânienne chez le chien (d'après (Done et al., 2009)).

Bien qu'ils appartiennent à la même espèce ; *Canis lupus*, chiens et loups se sont adaptés à des contraintes environnementales et anthropiques différentes. Les loups actuels restent principalement soumis à des contraintes naturelles, tandis que les chiens domestiques sont principalement soumis à des contraintes artificielles, de façon à répondre à des exigences esthétiques ou de fonctions de la part des humains. Dans certaines espèces comme les moutons et les chèvres, il a été démontré que les variants domestiques exprimaient un dimorphisme sexuel plus faible que chez l'ancêtre sauvage, ce qui peut être lié au relâchement des pressions de sélection environnementales (au profit des contraintes anthropiques) du fait de la domestication (Polák and Frynta, 2009). Chez les chiens, il semble qu'il persiste un dimorphisme sexuel au sein des races (Frynta *et al.*, 2012). La diversité des races complexifie grandement la comparaison des mâles et des femelles à l'échelle de l'espèce et ne permet pas d'étudier des adaptations à l'environnement. Le dimorphisme sexuel chez les animaux sauvages résulte de la sélection pour des traits spécifiques ou pour la taille corporelle globale. Il s'agit également de déterminer si les différentes facettes de ce dimorphisme sont liées à l'écologie, au comportement, à la phylogénie ou à l'histoire de vie d'une espèce (MacLeod and Kolska Horwitz, 2020).

Dans cette étude préliminaire, en partenariat avec l'Office Français de la Biodiversité, le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et l'unité d'anatomie comparée d'Oniris, nous avons pour objectif d'explorer le dimorphisme sexuel au sein d'une population de loups gris français, *Canis lupus italicus*. Afin de concrétiser cela, nous allons étudier l'appareil masticateur, et plus exactement, la myologie et la craniométrie de ce dernier.

Les résultats de cette thèse alimenteront les connaissances sur les loups gris français, mais aussi plus généralement sur *Canis lupus*. Ils contribueront également à mieux distinguer l'effet des contraintes naturelles par rapport aux contraintes anthropiques des canidés. L'enjeu supplémentaire est de permettre l'identification du sexe facilement sur le terrain, en établissant de nouveaux critères craniométriques et/ou des critères d'imagerie, lorsqu'il n'est pas possible de définir le sexe d'une autre manière.

## Problématique

Des études ont documenté le dimorphisme sexuel chez des loup gris. Celui-ci est peu marqué et concerne principalement les masse (mâles en moyenne 20% plus lourds) et taille corporelles (Mech and Boitani, 2003; Martinez, 2023). Toutefois, il n'existe pas de comparaison craniométrique pour des loups français exclusivement.

Les données sur la myologie des muscles masticateurs du loup gris sont limitées et éparées (Penrose, Kemp and Jeffery, 2016) et aucune étude n'a investigué à ce jour le dimorphisme sexuel au sein de l'appareil masticateur de loups français.

Pour pallier ce manque de données, nous nous demandons comment se manifesterait le dimorphisme sexuel chez le loup gris français à partir de l'appareil masticateur (myologie et craniométrie) ?



Ainsi, cette thèse vise à mener une étude morpho-fonctionnelle de l'appareil masticateur et à caractériser le dimorphisme sexuel chez le loup gris français, tout en créant un référentiel de données sur l'architecture du crâne et des muscles masticateurs.

## Hypothèses de travail

Dans cette étude, nous examinerons les différences entre les mâles et les femelles sur l'appareil masticateur des loups gris de France, en nous concentrant plus particulièrement sur la myologie et la craniométrie. Nous faisons les hypothèses de :

- L'existence d'un dimorphisme sexuel de taille et de conformation (proportion) au niveau de la tête osseuse ;
- L'existence d'un dimorphisme sexuel concernant le développement des muscles masticateurs ;
- Une moindre variabilité morphologique chez le loup gris français par rapport au chien domestique.

## Structure de la thèse

Ce projet d'étude sur l'appareil masticateur du loup gris français s'est déroulé tout au long des années d'études en école vétérinaire (Figure 4). Depuis quatre ans, la thèse s'est organisée autour de 5 objectifs :

- L'acquisition d'images par tomодensitométrie en vue des reconstructions 3D,
- La dissection des têtes de loup et acquisition des données myologiques,
- La préparation et le nettoyage des têtes osseuses,
- L'acquisition des données craniométriques,
- L'analyse de ces données et la valorisation des résultats par la rédaction de la thèse.

Le manuscrit de la thèse se découpe en 6 parties. D'abord nous allons traiter du contexte de cette étude dans la partie introductive. Puis nous aborderons la revue de littérature disponible chez le loup. Ensuite, nous parlerons des matériels et méthodes mis en œuvre pour la réalisation de la thèse. Sur ce, les résultats obtenus seront expliqués et par la suite discutés. Enfin, nous terminerons par une conclusion synthétique.



Figure 4 : Chronologie des grandes étapes de cette étude sur l'appareil masticateur du loup gris français.

# I. Revue de la littérature

## A. Histoire évolutive de *Canis lupus* et taxonomie

La domestication du chien s'est déroulée il y a au moins 15 000 ans, sur les parties Est et Ouest de l'Eurasie et à partir de populations différentes de loups (Frantz *et al.*, 2016) (Figure 5). Toutefois, le déroulé, les lieux et la date de la domestication font encore aujourd'hui débat et de fréquentes découvertes viennent constamment remettre en question les divers scénarii envisagés. L'hypothèse des experts est que la domestication aurait été initiée par une étape de commensalisme : les loups les plus dociles se seraient rapprochés des camps humains et auraient été retenus par les humains, les deux espèces tirant de cette collaboration des avantages réciproques (Zeder, 1982). Les loups auraient bénéficié d'un accès facilité à la nourriture et les humains auraient profité d'une protection contre les autres groupes humains ou les prédateurs.

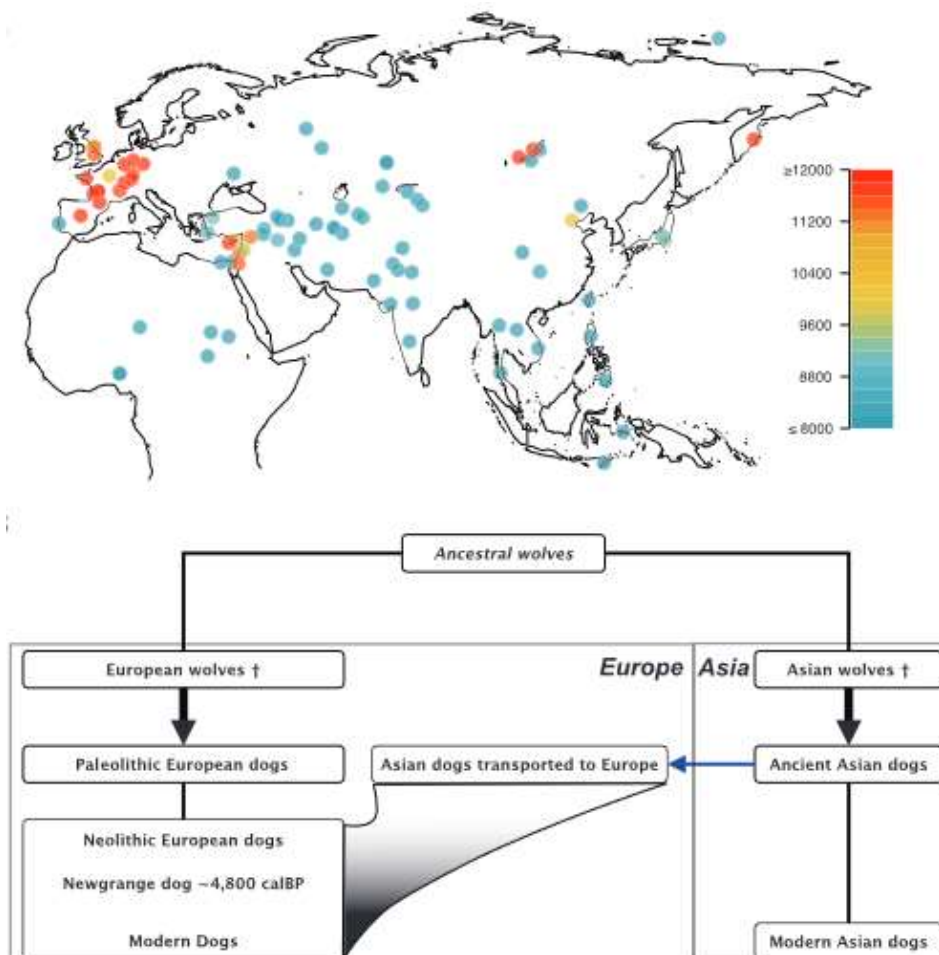


Figure 5 : Carte des premières apparitions archéologiques de chiens en Eurasie et modèle de domestication de ces derniers suggérant une double origine (d'après (Frantz *et al.*, 2016)).

Parmi les canidés et notamment le genre *Canis*, la taxonomie reste discutée car les attributions taxonomiques évoluent au cours des années (Boudadi-Maligne *et al.*,

2018; Hassanin *et al.*, 2021). De plus, l'aire de répartition, leur morphologie et leurs comportements sociaux et écologiques sont des facteurs supplémentaires de difficulté à définir des taxons.

Pour notre étude, le dernier taxon supérieur reconnu, est celui de la sous-espèce *Canis lupus lupus* (Carl Von Linné, 1758) aussi connu sous le nom vernaculaire de loup gris d'Europe (Figure 6). A l'heure actuelle, le loup gris français *Canis lupus italicus* n'est pas encore officiellement reconnu mais est unanimement admis (Mech and Boitani, 2003).

Nous pouvons donc retenir que le loup gris français fait partie de :

- Règne : Animal,
- Classe : Mammifère,
- Ordre : Carnivore,
- Famille : Canidés,
- Genre : *Canis*,
- Espèce : *Canis lupus*,
- Sous-espèce : *Canis lupus lupus*.



Figure 6 : Classification taxonomique du loup gris d'Europe, *Canis lupus lupus*, d'après l'inventaire national du patrimoine naturel (INPN).

## B. Historique et enjeux actuels

### 1. Disparition du territoire français

Depuis de nombreux siècles le loup subit sa mauvaise réputation. Que ce soit dans les contes, les écrits bibliques ou la politique, le loup n'y est pas décrit de façon glorieuse et incarne le mal et la tentation.

*Canis lupus* fait donc l'objet de nombreuses persécutions à l'échelle européenne mais également à l'échelle mondiale. L'accès aux armes à feu et la création de prime pour la chasse du loup favorisent aussi sa molestation. S'ajoute à cela la destruction de son habitat par la déforestation. Seules les guerres lui offrent des moments de répit ralentissant ainsi son déclin (Landry, 2013).

Néanmoins son déclin sévère, voire son éradication, semblent inévitables. Sa première éradication d'un territoire européen remonte au début du XVI<sup>ème</sup> siècle et concerne l'Angleterre (Carbone, 2004). S'ensuit ainsi un déclin progressif, mais certain, de la population lupine dans toute l'Europe qui a fini par aboutir à son éradication dans de nombreux territoires européens dont la **France entre 1923 et 1929** (Landry, 2013). Le loup gris français est considéré comme étant éradiqué officiellement en France en 1937.

### 2. Retour sur le territoire français

Au début des années 1990, la pression paysanne s'amointrit permettant la recolonisation et l'augmentation de la population d'ongulés sauvages sur le territoire. De plus, le loup bénéficie enfin d'un statut de protection, à l'échelle nationale notamment, à partir de 1990.

Tous ces éléments favorables ont conduit à son retour sur le territoire français à partir de populations de loups italiennes ayant traversé le massif alpin. Ainsi, en **1992**, le retour officiel du loup est annoncé avec le retour du premier couple de loups.

Depuis son retour, la population a progressivement augmenté jusqu'à atteindre le nombre de 128 meutes réparties essentiellement dans le Sud-Est de la France (Figure 7).



Figure 7 : Répartition des loups en France (OFB 2020) ; Le trait rouge représente le tracé schématisé de la Vallée du Rhône (d'après (Andrieux-Rolland et al., 2023)).

### 3. Les rapports homme-loups de nos jours

#### a. Chasse et réglementation

Depuis son éradication officielle en 1937 en France, il aura fallu attendre 1990 pour que le loup bénéficie d'un statut de protection au niveau national, européen et international (Tableau I).

Ces statuts n'empêchent en rien la chasse de ce grand prédateur sur le territoire français dans un souci de régulation des populations lupines. Cependant cela est possible sous réserve que cette activité ne dégrade pas le statut de conservation de l'espèce sur le territoire. Un plafond est alors établi annuellement, par exemple il y a eu une autorisation d'abattre officiellement 51 individus en France pour l'année 2018 (Mathieu, 2019).

Tableau 1 : Statut et références officielles du loup (d'après (Martinez, 2023)).

Niveau	Statut	Références officielles
<b>Mondial</b>	Inscription à la liste rouge des espèces menacées: en France, « en préoccupation mineure »	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Liste UICN (Union internationale pour la Conservation de la Nature) (9)</li> <li>· Liste rouge des espèces menacées en France (16)</li> </ul>
<b>International</b>	« espèce réglementée » dans le commerce international des espèces menacées	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Convention de Washington (convention CITES)</li> <li>· Annexe II (UE: annexe A) (5)</li> </ul>
<b>Européen</b>	« espèce de faune strictement protégée »	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Convention de Berne</li> <li>· Annexe II (4)</li> </ul>
<b>Communautaire (UE)</b>	« espèces animales et végétales d'intérêt communautaire dont la conservation nécessite la désignation de zones spéciales de conservation, qui nécessitent une protection stricte, dont le prélèvement dans la nature et l'exploitation sont susceptibles de faire l'objet de mesures de gestion »	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Directive Habitats-Faune-Flore</li> <li>· Annexes II, IV, V (13)</li> </ul>
<b>National</b>	« espèce protégée » en France	<ul style="list-style-type: none"> <li>· Arrêté ministériel du 23 avril 2007 (2)</li> <li>· Art. L 411-1 du code de l'environnement (3)</li> <li>· Plan National d'Action (PNA 2018-2023) sur le loup et les activités d'élevage (11)</li> </ul>

## b. Impact anthropique

A l'heure actuelle, le loup fait parler de lui car il est parfois responsable de la prédation d'ongulés domestiques. Cet impact négatif sur les activités humaines oblige la prise de mesures préventives pour permettre la coexistence loup-activités humaines.

Cependant, l'homme n'est pas sans avoir également un impact sur l'environnement du loup gris français et donc sur son comportement comme évoqué précédemment.

## 4. Comportement

### a. Au sein de l'espèce

Les loups gris sont des animaux très sociaux. Ils font même partie des canidés les plus sociaux. Au sein de l'espèce, la meute est généralement dirigée par un couple reproducteur monogame, les autres individus adultes étant non reproducteurs. (Castello, 2020).

### b. Au sein d'une meute de loups

La meute est avant tout un groupe familial. Elle est constituée au minimum de deux individus et peut compter jusqu'à quinze membres. Elle est dirigée par le couple reproducteur monogame. Néanmoins, le couple reproducteur et les adultes non reproducteurs coopèrent tous ensemble aux soins des jeunes mais aussi à la chasse. Cette supériorité numérique leur offre la chance de pouvoir chasser des proies de taille moyenne à grande, ce qu'un individu seul ne pourrait faire aisément. (Carbone, 2004).

Vis-à-vis du comportement alimentaire au sein d'une meute, la hiérarchie prime et le repas se déroule en deux étapes. Pour commencer, le repas se fait sur place, et c'est ainsi que le couple reproducteur monogame se nourrit en premier et que le reste de la meute est ensuite autorisée à se nourrir. Ensuite, à la fin du repas, les loups détaillent le reste en morceaux. Ils les mettront dans un endroit sûr, où ils pourront retourner lorsque souhaité, pour achever le repas (Mech and Boitani, 2003).

## 5. Régime alimentaire

Le loup est un carnivore dont le régime alimentaire relève surtout de l'opportunisme. Cela signifie qu'il tire parti de la vulnérabilité et de l'abondance de ses proies mais peut tout de même être amené à se nourrir de végétaux. Pour subvenir à ses besoins, idéalement, il lui faut chasser des animaux de taille moyenne à grande. Grâce à sa chasse en meute, la prédation d'animaux de moyenne à grande taille paraît envisageable. Si nous nous concentrons sur les proies que le loup gris français peut



chasser, voici de quoi se constitue son régime alimentaire (Poulle, Carles and Lequette, 1997; Fluhr, 2011) (Figure 8) :

- Environ 75% d'ongulés sauvages (cerf, chevreuil, chamois et mouflon)
- Environ 15% d'ongulés domestiques
- Quelques proies de petites taille (lièvre, oiseau, marmotte, petit rongeur et insectes)

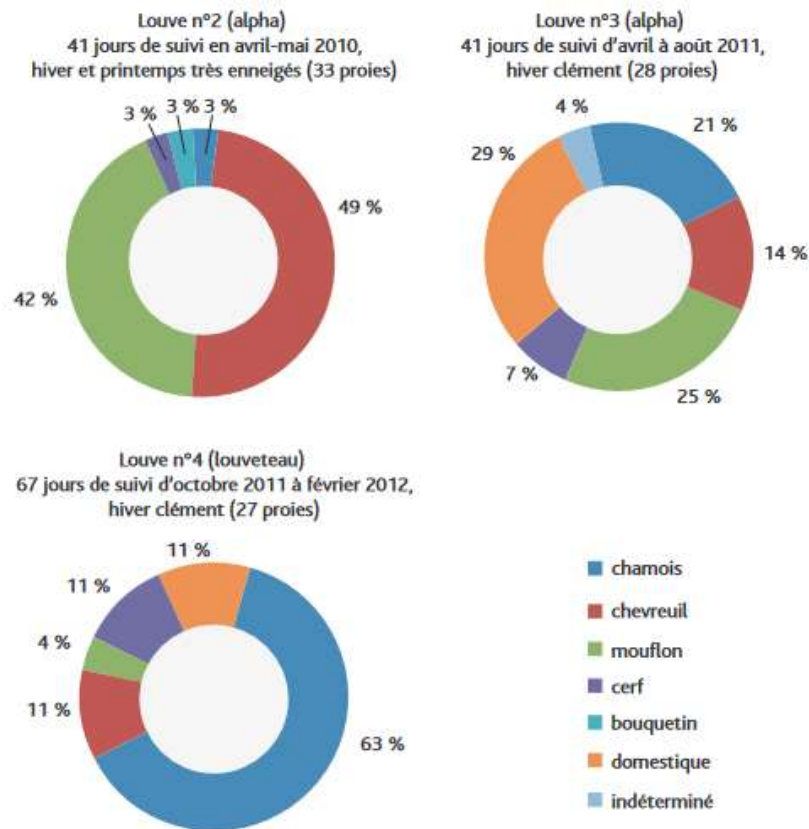


Figure 8 : Répartition des proies tuées lors du suivi du régime alimentaire de louves au sein d'une meute de loups (d'après (Anceau, Bergeon and Tardy, 2015)).

Lorsque le loup chasse des animaux de grande taille, il va chercher à l'épuiser en développant des stratégies avec les autres membres de la meute.

Le loup tue ensuite ses proie en les mordant à des endroits stratégiques et vulnérables tels que l'encolure où passent les veines jugulaires et les artères carotides. Ces structures ne sont recouvertes que de tissus mous, ne nécessitant ainsi que peu de force dans la mâchoire. Toutefois, il est utile pour les loups d'avoir une large ouverture de la mâchoire et de pouvoir la fermer rapidement. De plus, le broyage des os, particulièrement solides et résistants chez les proies sauvages, nécessite de produire des forces de morsure élevées à des angles d'ouvertures de mâchoire faibles (Poulle, Carles and Lequette, 1997; Brassard, 2024c).



## C. Anatomie de la tête des loups/canidés

### 1. Anatomie générale de l'appareil masticateur

L'appareil masticateur, aussi appelé système stomatognathique, est constitué de plusieurs éléments anatomiques différents. Il est composé à la fois :

- D'éléments osseux :
  - Le crâne,
  - La mandibule, ou plus précisément, les deux héli-mandibules,
- D'éléments musculaires (qui permettent de mobiliser les os sur lesquels ils s'attachent) :
  - Les muscles masticateurs,
  - La langue,
- Des dents,
- De structures annexes telles que les glandes salivaires.

Cet ensemble s'articule autour de l'articulation temporo-mandibulaire (ATM). Cette articulation synoviale est la jonction entre le crâne et la mandibule. Elle met en relation la fosse mandibulaire de l'os temporal et le processus condyalaire de la mandibule. Entre ces deux surfaces articulaires, il y a une spécificité propre à l'ATM : un disque articulaire fibrocartilagineux, qui permet d'augmenter la congruence entre les surfaces articulaires et d'absorber les chocs liés à l'affrontement des dents lors de la mastication. Pour renforcer la stabilité de cette articulation, la fosse mandibulaire est également bornée par le tubercule articulaire rostralement et par le processus rétro-articulaire caudalement (Figure 9). S'ajoute à cela la présence du ligament latéral et de la capsule articulaire (Figure 10).

Dans ce système, la mandibule est mobile par rapport au crâne, qui lui, reste fixe grâce à la contraction des muscles masticateurs.

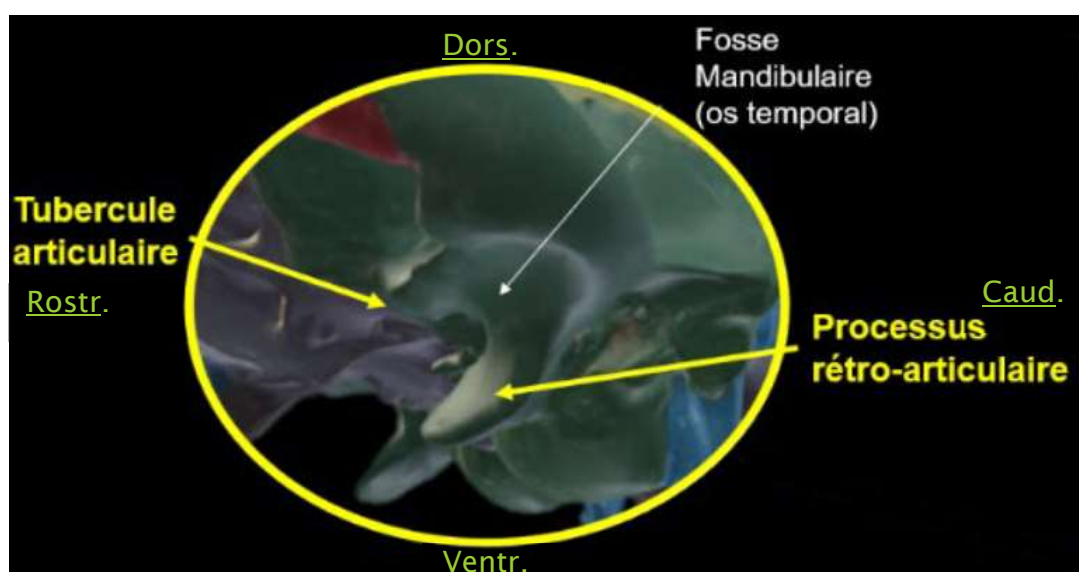


Figure 9 : Les reliefs osseux permettant la stabilité de l'ATM, crâne de chien en vue latérale gauche (d'après (Brassard, 2024b)).

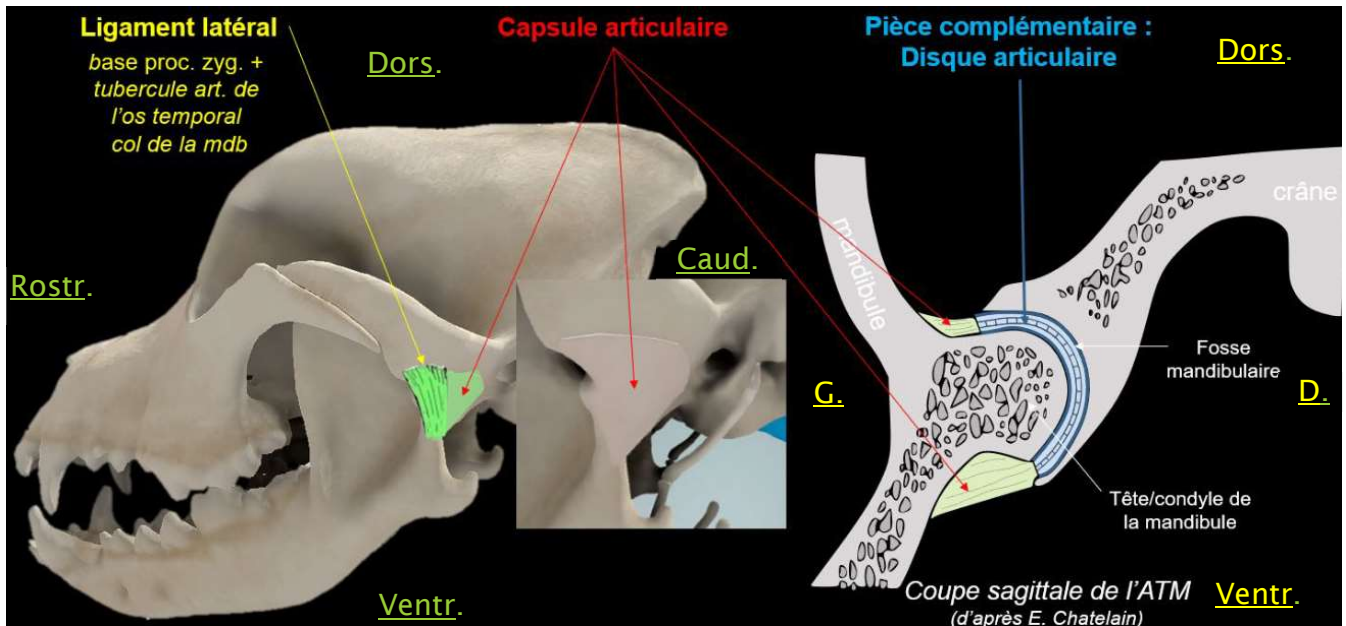


Figure 10 : Les moyens d'union de l'ATM (d'après (Brassard, 2024a)).

## 2. Ostéologie de la tête

L'ostéologie est la discipline qui étudie les os. Nous allons commencer par cette partie même si, d'après la Figure 4, vous avez pu constater que l'étude craniométrique s'effectue après l'étude de la musculature au cours de cette thèse. Néanmoins, cela est plus cohérent de mettre en avant tous les termes anatomiques osseux essentiels, afin que la compréhension des muscles et de leurs insertions soit plus aisée.

La tête osseuse, ou squelette céphalique, se divise en deux complexes osseux différents (Barone, 1986) :

- Le crâne : partie supérieure de la tête osseuse. Il accueille les organes des sens et l'encéphale. Il est aussi parfois subdivisé en 2 parties :
  - La face, en avant de l'orbite. Elle comprend les os :
    - Nasal,
    - Maxillaire,
    - Lacrymal,
    - Vomer,
    - Zygomatique,
    - Palatin,
    - Incisif.
  - Le crâne, en arrière de l'orbite. Il comprend les os :
    - Frontal,
    - Pariétal,
    - Occipital,
    - Sphénoïde,
    - Ptérygoïde,
    - Ethmoïde,
    - Temporal.

- La mandibule : partie inférieure de la tête osseuse. Elle se constitue de deux héli-mandibules qui sont unies rostralement par une synchondrose qui, chez les chiens, n'évolue pas vers l'ossification.

Les os maxillaire et incisif constituent la mâchoire supérieure tandis que les deux héli-mandibules forment la mâchoire inférieure. Ces mâchoires portent les dents (Figure 11) et la formule dentaire (nombre de dents par types de dents et par héli-mâchoires) chez les chiens et les loups est la suivante :

$$I \frac{3}{3} \quad C \frac{1}{1} \quad PM \frac{4}{4} \quad M \frac{2}{3}$$

Avec *I* : les incisives, *C* : les canines, *PM* : les prémolaires, *M* : les molaires ; les dents maxillaires en numérateur et les dents mandibulaires en dénominateur.



Figure 11 : Formule dentaire des canidés (Belhaoues, 2018).

Enfin, la tête osseuse est essentiellement constituée d'os plats. Les détails de ces différents os et de leurs reliefs sont précisés ci-après par les figures (Figure 12-Figure 16) ; elles-mêmes illustrées par une photo de crâne de loup de notre étude pour que cela soit plus représentatif.

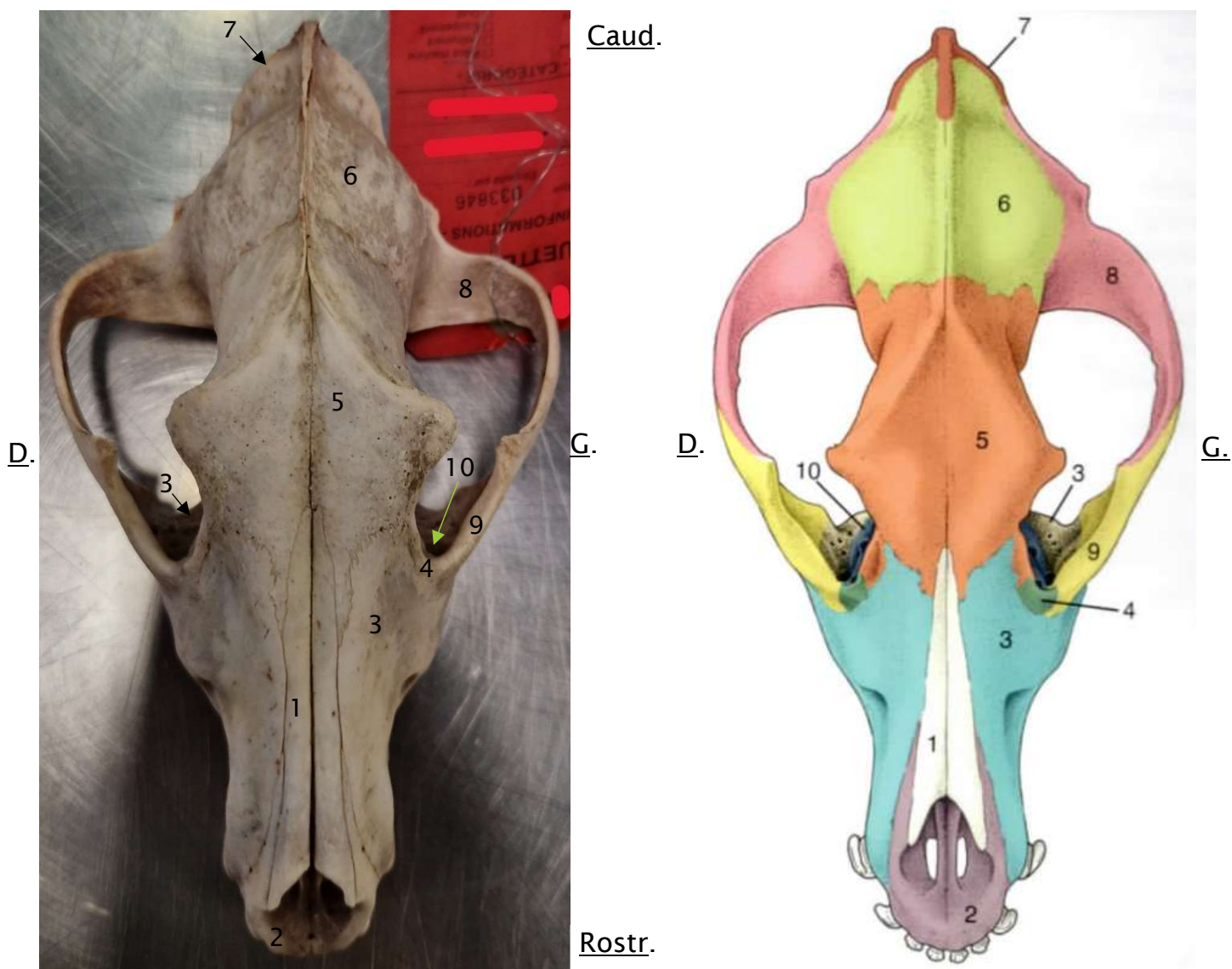
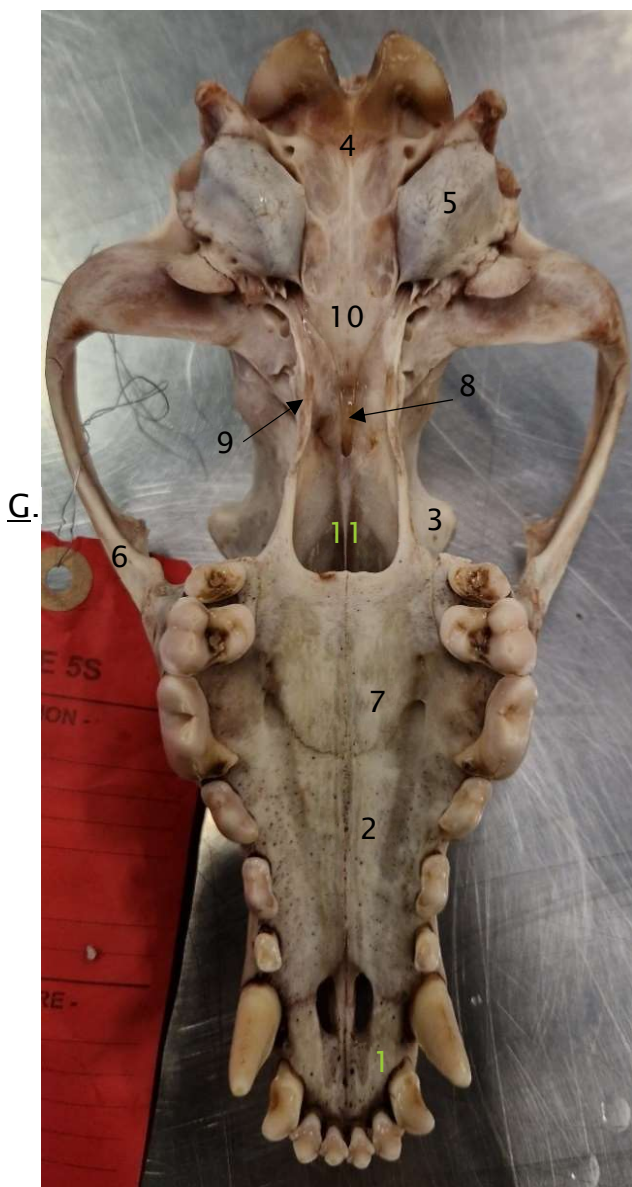


Figure 12 : Photo d'un crâne de loup (à gauche) et schéma d'un crâne de chien (à droite) en vue dorsale (d'après (Douart, 2013)).

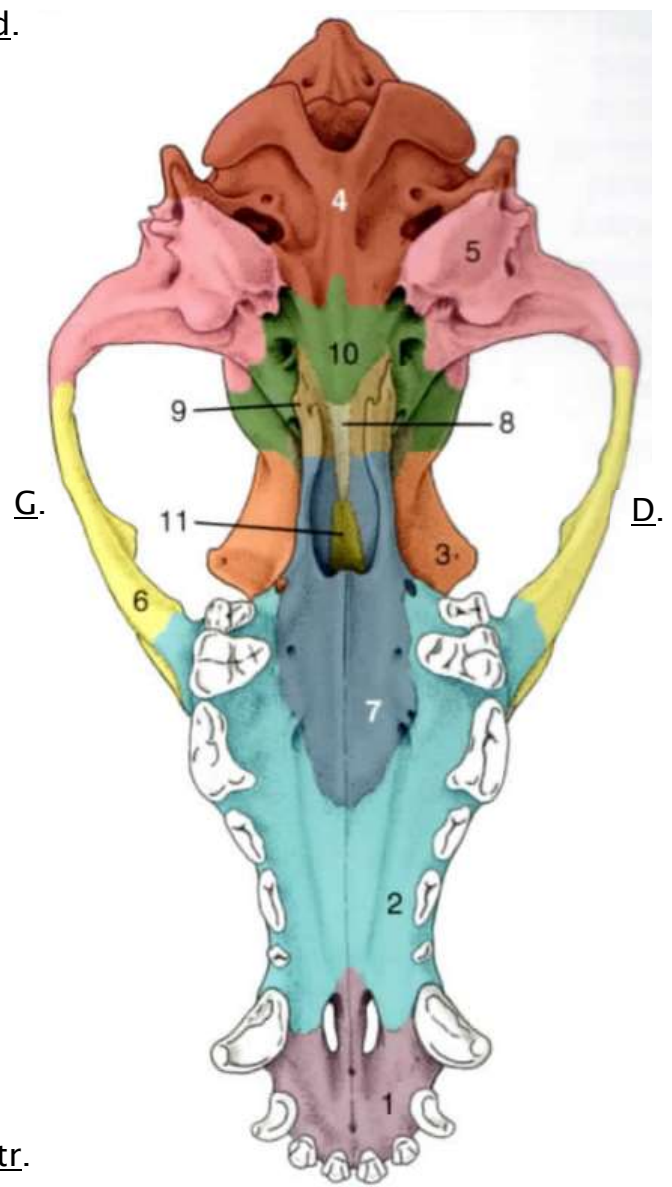
**Légende :**

- 1 : Os nasal
- 2 : Os incisif
- 3 : Maxillaire
- 4 : Os lacrymal
- 5 : Os frontal
- 6 : Os pariétal
- 7 : Os occipital
- 8 : Os temporal
- 9 : Os zygomatique
- 10 : Os palatin





Caud.

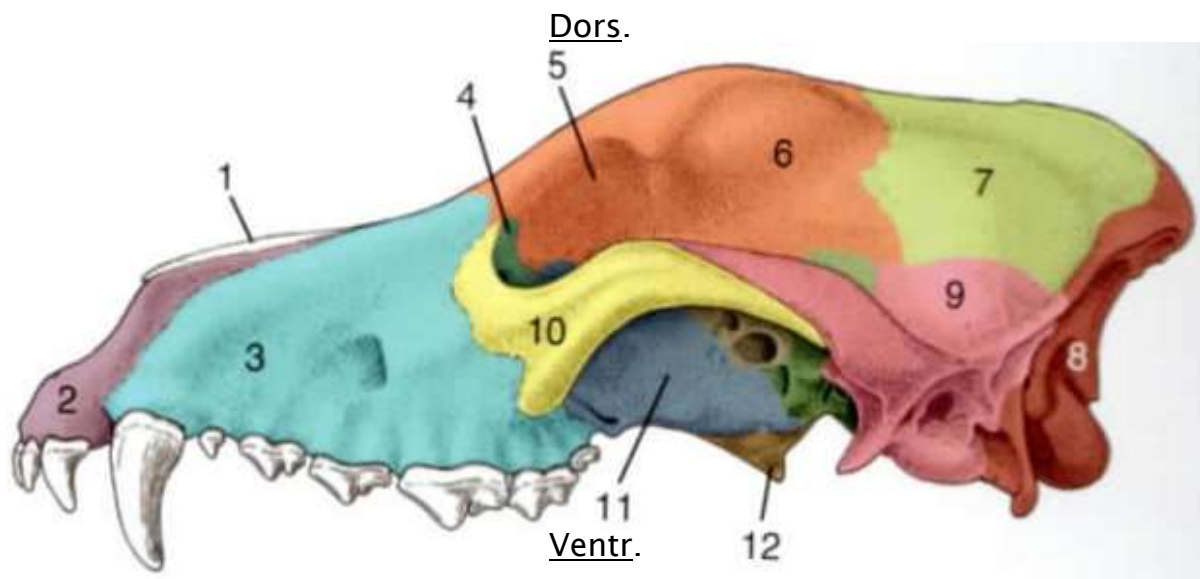


Rostr.

Figure 13 : Photo d'un crâne de loup (à gauche) et schéma d'un crâne de chien (à droite) en vue ventrale (d'après (Douart, 2013)).

Légende :

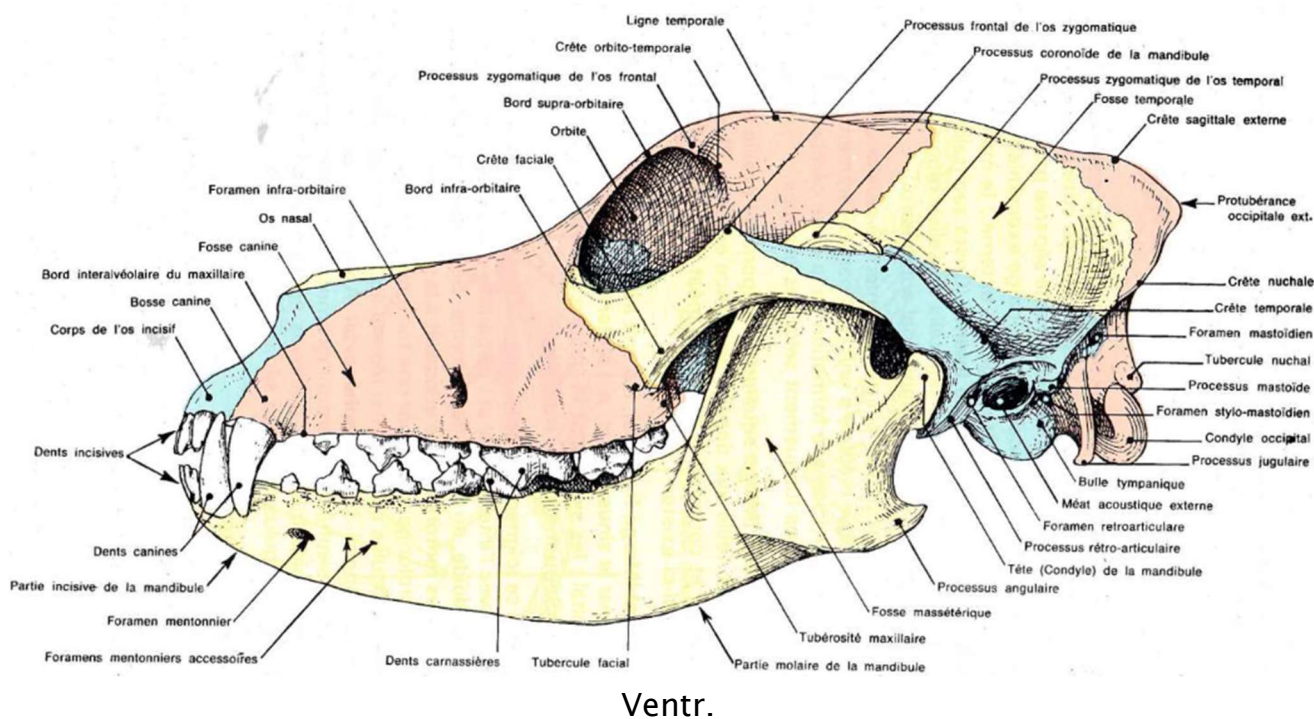
- 1 : Os incisif
- 2 : Maxillaire
- 3 : Os frontal
- 4 : Os occipital
- 5 : Os temporal
- 6 : Os zygomatique
- 7 : Os palatin
- 8 : Os présphénoïde
- 9 : Os ptérygoïde
- 10 : Os basisphénoïde
- 11 : Vomer



Rostr.

Dors.

Caud.



Ventr.

Figure 14 : Schémas d'un crâne de chien en vue latérale gauche (d'après (Douart, 2013) en haut et d'après (Barone, 1986) en bas).

Légende :

- |                 |                    |
|-----------------|--------------------|
| 1 : Os nasal    | 7 : Os pariétal    |
| 2 : Os incisif  | 8 : Os occipital   |
| 3 : Maxillaire  | 9 : Os temporal    |
| 4 : Os lacrymal | 10 : Os zygomatic  |
| 5 : Orbite      | 11 : Os palatin    |
| 6 : Os frontal  | 12 : Os ptérygoïde |



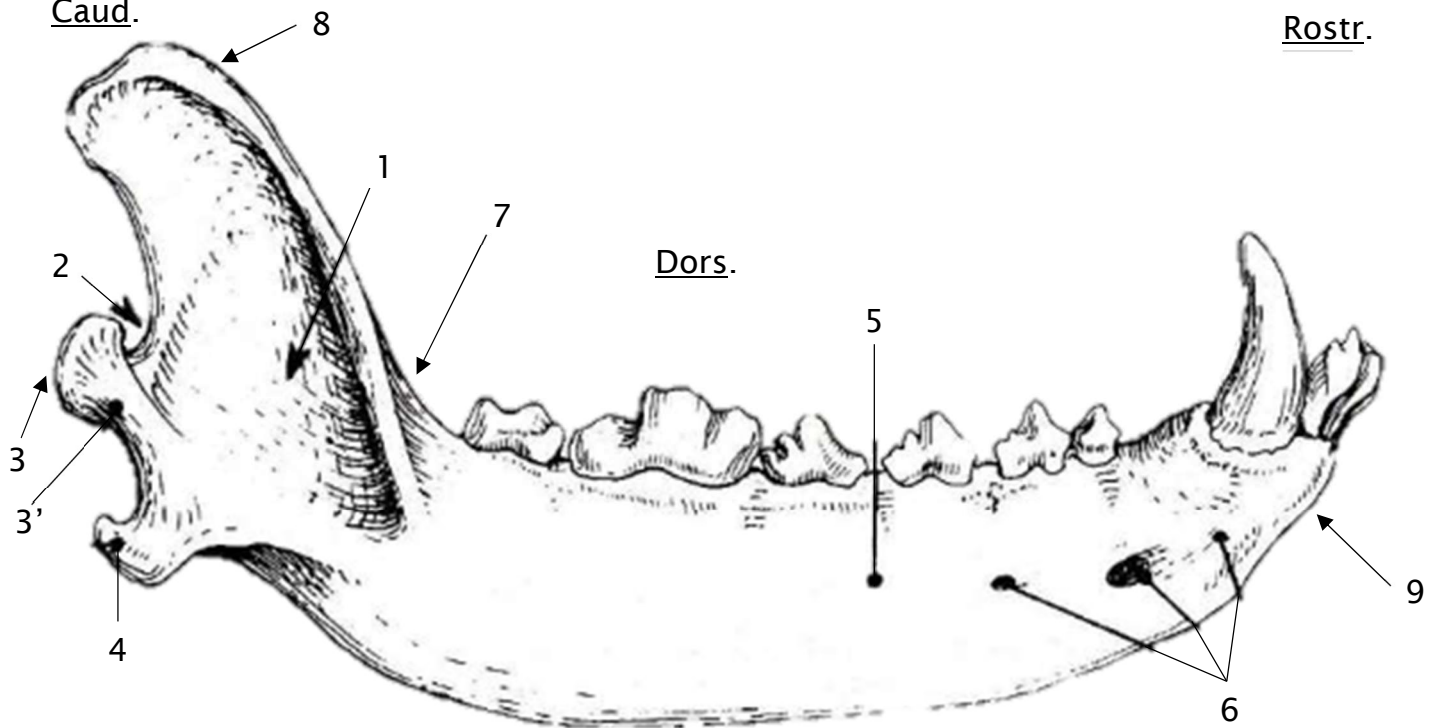
Dors.



Ventr.

Caud.

Rostr.



Ventr.

Figure 15 : Photo d'une hémimandibule droite de loup (en haut) et schéma d'une hémimandibule droite de chien (en bas) en vue latérale (d'après (Barone, 1986)). \*

Légende :

1 : Fosse massétérique  
2 : Incisure mandibulaire  
3 : Tête du processus condyloire  
3' : Col du processus condyloire  
4 : Processus angulaire

5 : Partie molaire du corps  
6 : Foramens mentonniers  
7 : Branche de la mandibule  
8 : Processus coronoïde  
9 : Partie incisive du corps

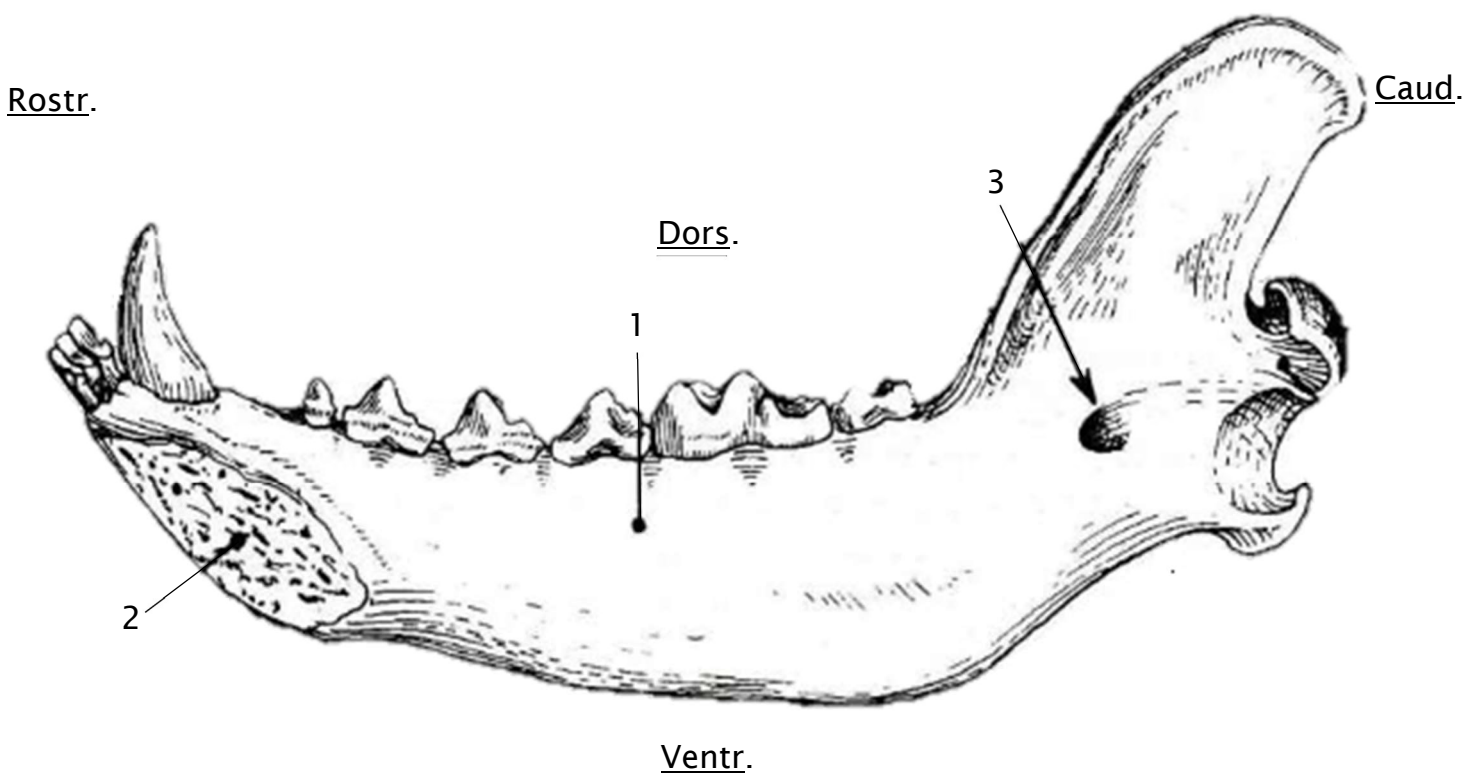
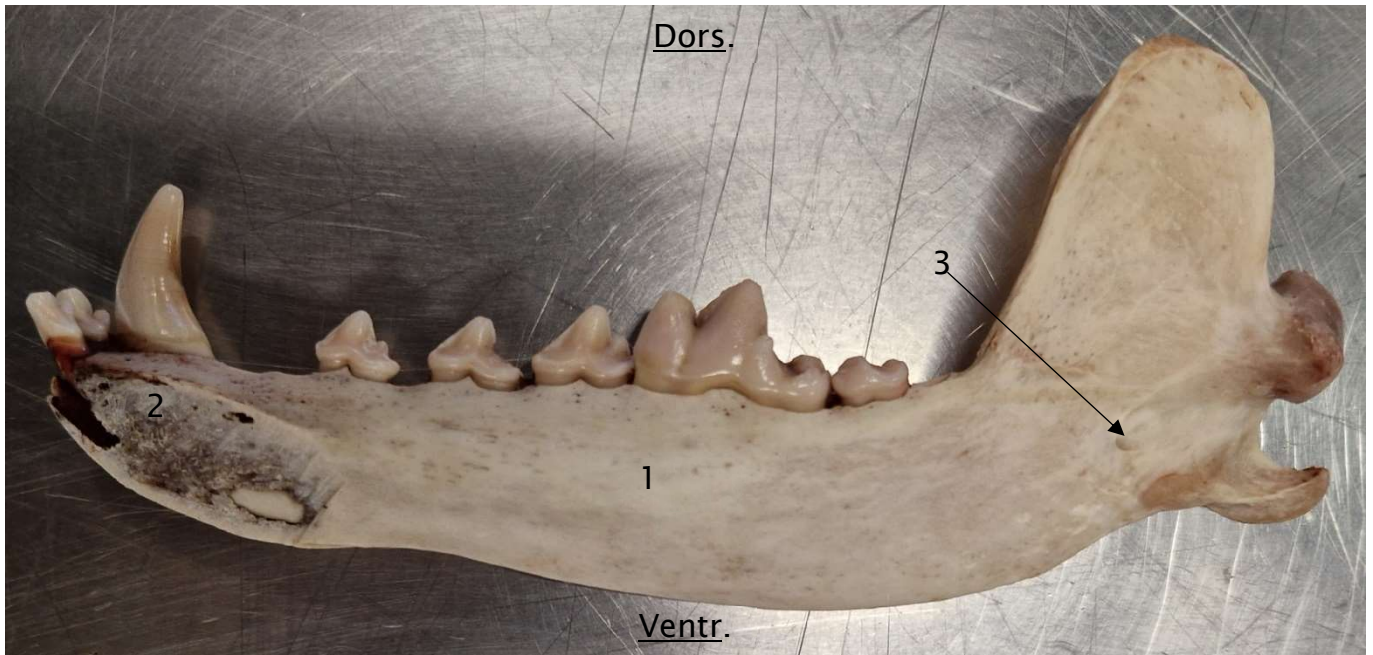


Figure 16 : Photo d'une hémi-mandibule droite de loup (en haut) et schéma d'une hémi-mandibule droite de chien (en bas) en vue médiale (d'après (Barone, 1986)).

**Légende :**

- 1 : Partie molaire du corps
- 2 : Surface symphysaire
- 3 : Foramen mandibulaire



### 3. Myologie

La myologie est la discipline qui étudie les muscles. Il nous faut donc rappeler quelques notions caractéristiques sur les muscles.

Ces derniers sont constitués de fibres musculaires et peuvent être de conformations très diverses ; c'est ce qu'on appelle la pennation (Figure 17). L'angle que forment les fibres musculaires lors d'une section longitudinale d'un muscle est appelé angle de pennation. Ce dernier permet d'augmenter la force musculaire en dispensant une contraction optimale du muscle sans que la taille de celui-ci doivent être importante. A savoir tout de même que la force de contraction d'un muscle dépend de la longueur du muscle et de la longueur des fibres musculaires qui le constitue (Brassard, 2024a). Afin d'optimiser la valeur de cette force musculaire, une force de proxy, aussi appelée force intrinsèque du muscle ou PCSA (Physiological Cross-Sectional Area), peut être calculée à partir de la masse du muscle, la longueur du muscle et la longueur des fibres musculaires :

$$PCSA = \frac{\text{Masse} \times \cos(\text{angle de pennation})}{1,06 \times \text{longueur de fibre musculaire}} \text{ (Haxton, 1944)}$$

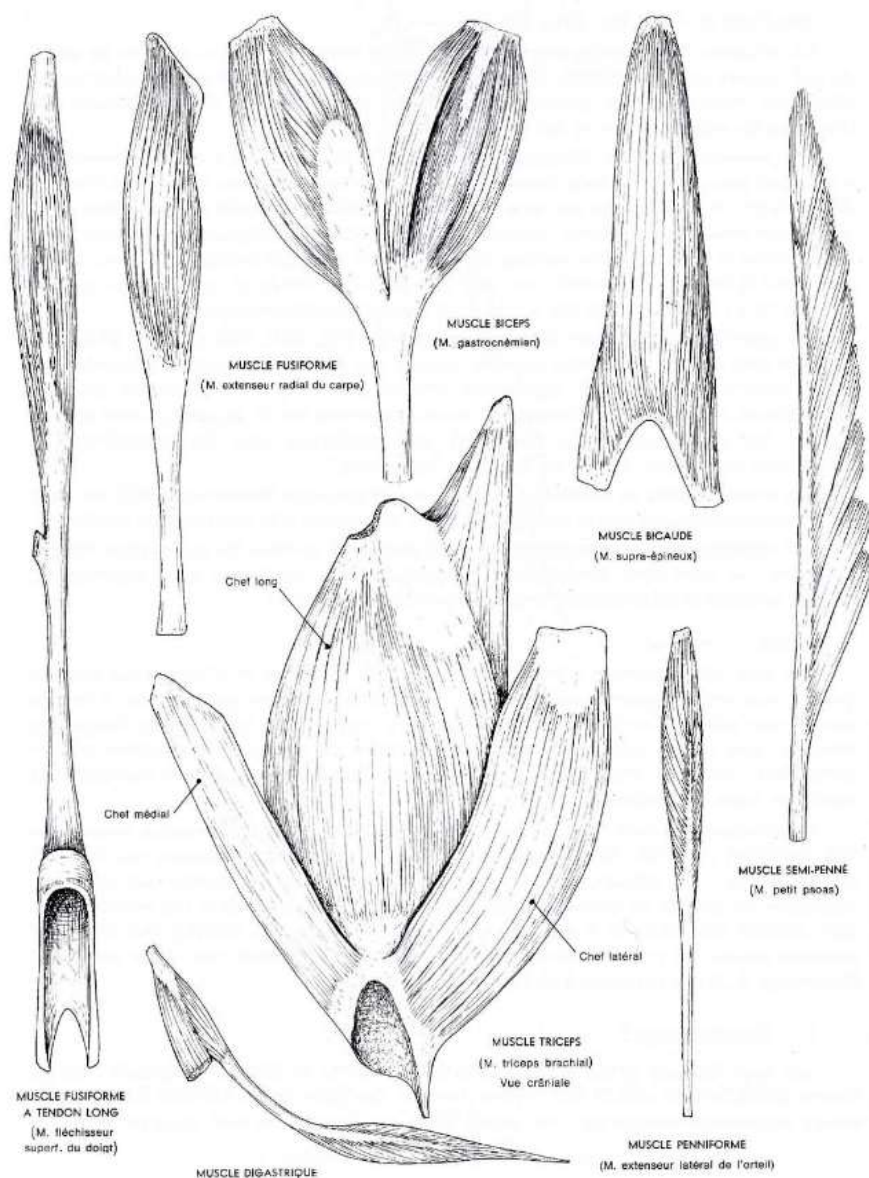


Figure 17 : Conformations des muscles longs d'un cheval (d'après (Barone, 2000))

Maintenant ces notions établies, nous nous intéressons spécifiquement aux muscles masticateurs étudiés au cours de cette thèse.

Nous comptons quatre grands groupes musculaires constituant l'appareil masticateur :

- Le muscle digastrique (DIG),
- Le complexe musculaire massétérique (MAS),
- Le complexe musculaire temporal (TEMP),
- Le complexe musculaire ptérygoïdien (PTE), divisé en deux muscles (Barone, 2000) :
  - Le muscle ptérygoïdien médial (PTEMED),
  - Le muscle ptérygoïdien latéral (PTELAT).

Ces derniers rejoignent la partie caudale du crâne et de la mandibule permettant ainsi la mobilité de la mandibule autour de l'ATM. Chez les canidés, les mouvements permis par l'appareil masticateur sont essentiellement des mouvements d'élévation et d'abaissement de la mandibule. Les mouvements latéraux et d'anté-rétropulsion (d'avant en arrière) sont très limités chez cette famille. Cela conditionne donc le volume de certains muscles chez cette dernière. Néanmoins, chez d'autres famille/espèces dont le régime alimentaire est différent et qui peuvent développer d'autres mouvements, les volumes musculaires seront différents. Les muscles les plus développés chez les canidés sont les muscles temporaux suivi des muscles massétériques (Penrose, Kemp and Jeffery, 2016). Le muscle ptérygoïdien médial est moins développé et le muscle ptérygoïdien latéral est quant à lui très peu développé et s'attache près de l'ATM. Ce dernier aurait donc davantage un rôle de stabilisateur de la mandibule qu'un rôle prépondérant dans l'ouverture ou la fermeture de la cavité buccale.

Nous pouvons résumer la fonction des muscles comme suit :

- Muscles éleveurs de la mandibule :
  - Le complexe musculaire massétérique,
  - Le complexe musculaire temporal,
  - Le complexe musculaire ptérygoïdien.
- Muscle abaisseur de la mandibule :
  - Le muscle digastrique.

La bonne compréhension du fonctionnement de ces muscles passe également par la connaissance de leur innervation et de leur vascularisation (Done *et al.*, 2009; Barone, 2011) (Tableau II). La vascularisation nous aidera également lors de la dissection comme vous pourrez le constater plus tard dans la partie dédiées (*Protocole de dissection p.63*).

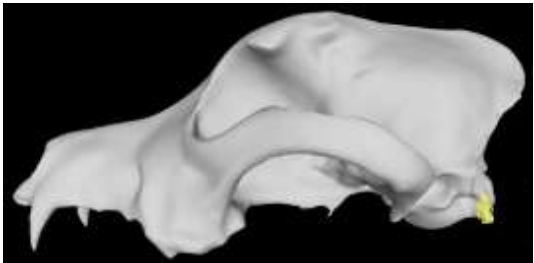
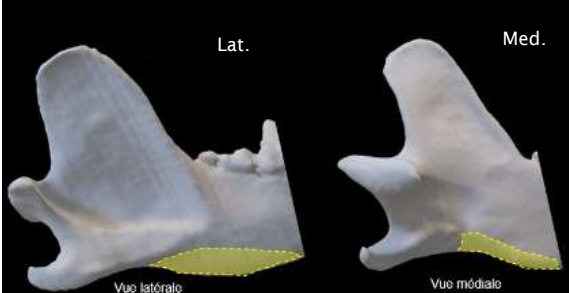
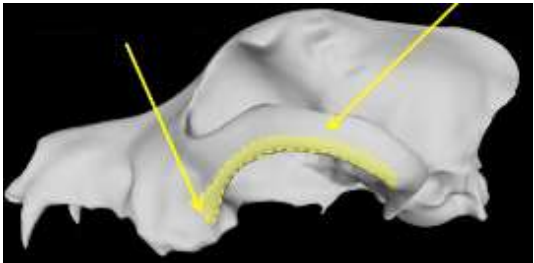
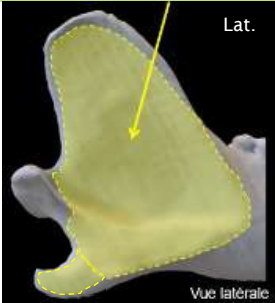
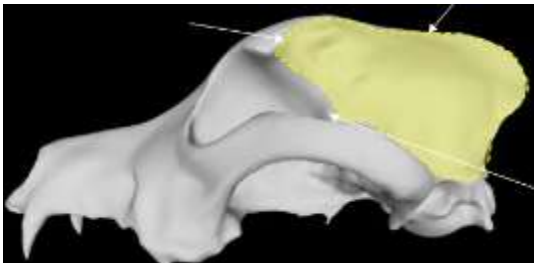
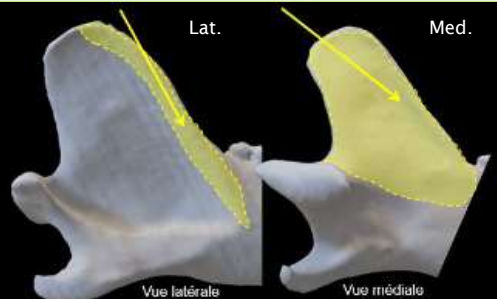
*Tableau II : Innervation et vascularisation des complexes musculaires (d'après (Barone, 2000)).*

Complexe musculaire	Vascularisation principale	Innervation
DIG	Branches collatérales de l'artère carotide externe	Nerfs trijumeau (V) et facial (VII)

Complexe musculaire	Vascularisation principale	Innervation
MAS	Artères transverses de la face	Nerf trijumeau (V)
TEMP	Artères temporales profondes	
PTE	Artère alvéolaire inférieure, artères ptérygoïdiennes et artère buccale	

Ensuite, l'insertion de ces complexes musculaires est essentielle à visualiser pour le bon déroulement des futures dissections (Tableau3 et Figure 18 - Figure 21).

Tableau III : Complexes musculaires et leurs insertions (d'après (Barone, 2000) et (Brassard, 2024b)).

Complexe musculaire	Insertion crânienne	Insertion mandibulaire
	Processus jugulaire de l'os occipital	Bord ventral de la mandibule jusqu'à la carniassière inférieure
DIG		
	Arcade zgomatique, crête faciale et tubercule facial	Fosse massétérique jusqu'à entourer le bord caudal du processus angulaire
MAS		
	Fosse temporale, crête sagittale externe et face médiale de l'arcade zgomatique	Bord rostral et médial du processus coronoïde
TEMP		



D.



G.

Figure 18 : Photo d'une tête de loup (vue ventrale) : exposition du muscle digastrique et du complexe musculaire massétérique.



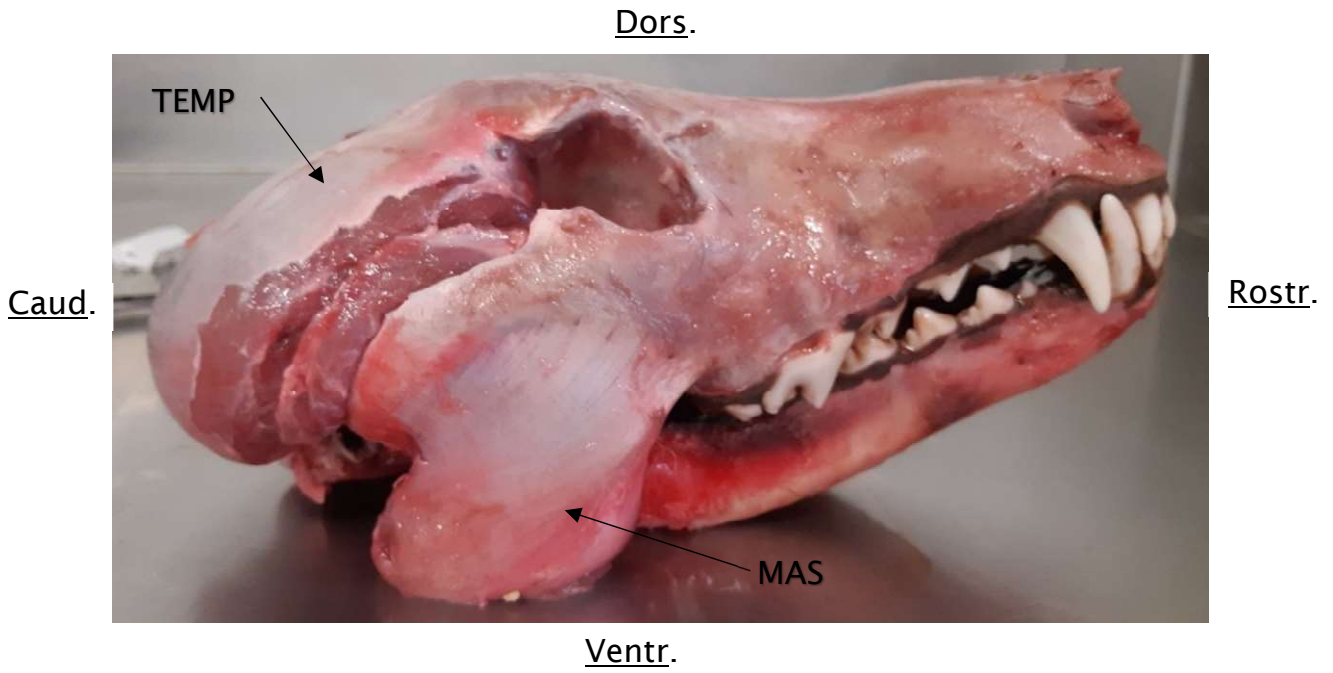


Figure 19 : Photo d'une tête de loup (vue latérale droite) : exposition des complexes musculaires massétérique et temporal.

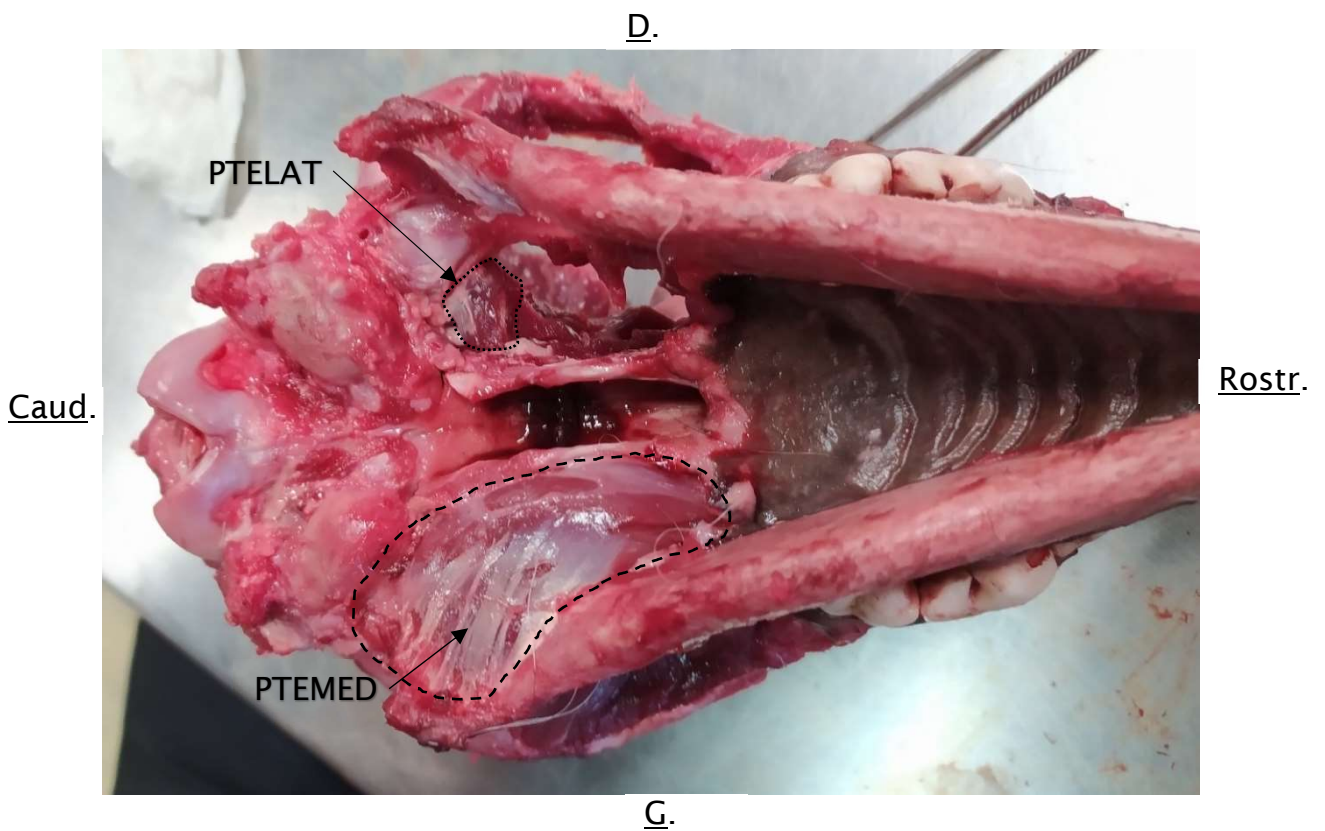


Figure 20 : Photo d'une tête de loup (vue ventrale) : exposition du complexe musculaire ptérygoïdien constitué des muscle ptérygoïdien médial et muscle ptérygoïdien latéral.

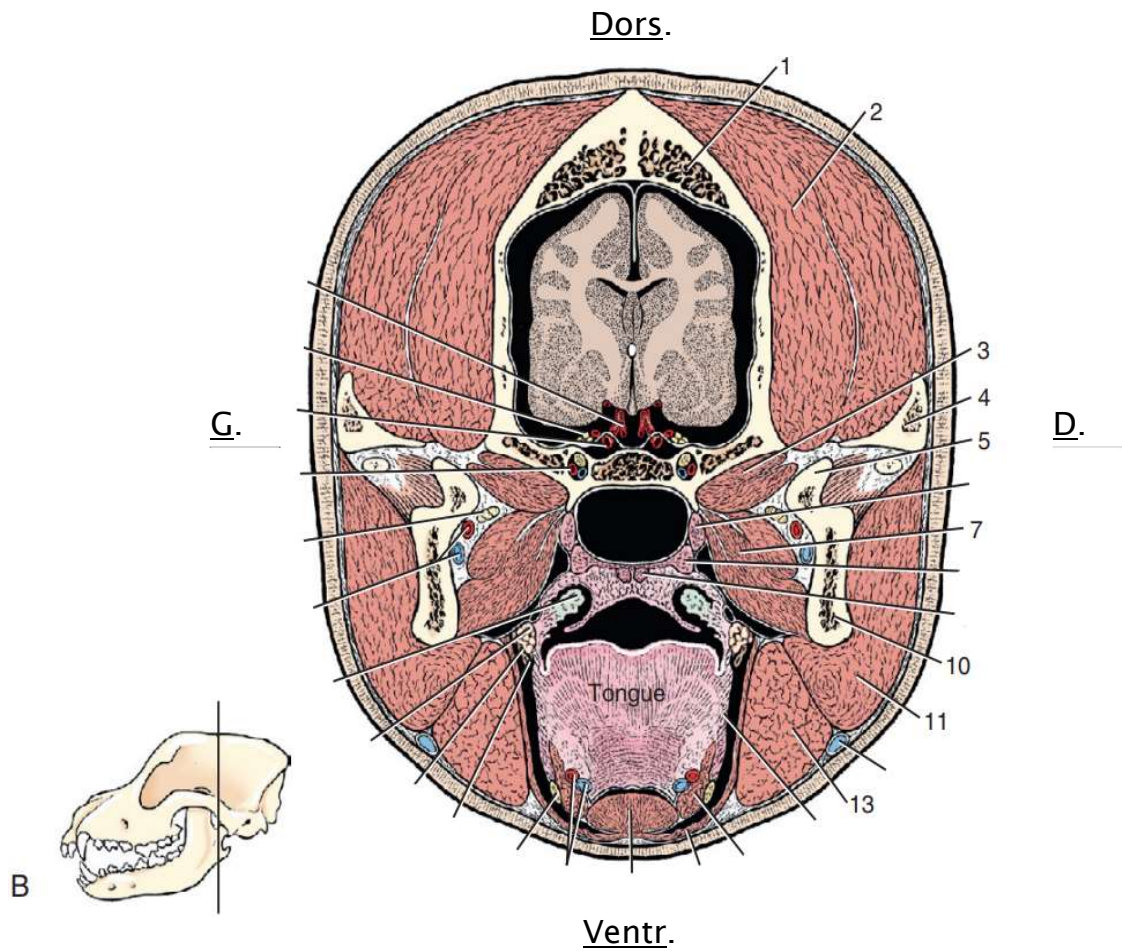


Figure 21 : Coupe transversale de la tête d'un chien en passant au bord rostral des articulations temporo-mandibulaires – vue caudale (d'après (Evans and De Lahunta, 2013)).

**Légende :**

- 1 : Os frontal
- 2 : Muscle temporal
- 3 : Muscle ptérygoïdien latéral
- 4 : Arcade zygomatique
- 5 : Processus condyloire
- 7 : Muscle ptérygoïdien médial
- 10 : Mandibule
- 11 : Muscle masséter
- 13 : Muscle digastrique

## II. Matériels et méthodes

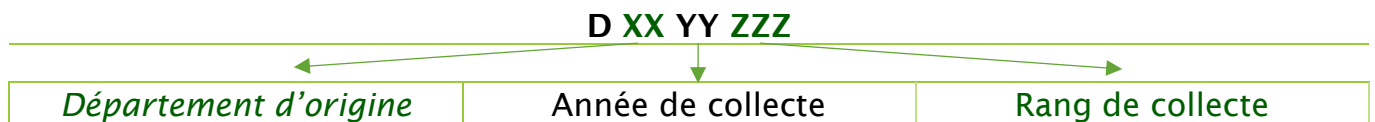
### A. Matériels

#### 1. Sélection de l'échantillon

##### a. Origine des têtes de loups

Dans le cadre du projet MorphoLoup dirigé par l'OFB, l'unité d'anatomie comparée d'Oniris et le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (Annexe 1), 146 têtes de loups gris français collectées et conservées à -20°C depuis une dizaine d'années ont été mises à notre disposition. Parmi ces 146 têtes, nous comptons aussi 2 cadavres de loups entiers. Celles-ci étaient stockées dans les services départementaux de l'OFB ou dans les laboratoires vétérinaires départementaux. Les animaux correspondent principalement à des loups qui ont été abattus dans le cadre de tirs dits de régulation de la population.

Chaque individu récupéré par l'OFB est identifié, *a minima*, par un numéro de dépouille qui se décline comme suit :



Parfois, un numéro SAGIR peut également être appliqué (en plus du numéro de dépouille) dans le cadre de la surveillance de la santé de la faune sauvage terrestre vertébrée.

Ensuite, lorsque l'âge, le sexe, le poids, l'ADN mitochondrial (issu de cellules épithéliales de l'intestin) et la cause de la mort des loups sont connus, ceux-ci sont centralisés par l'OFB dans le but de conserver une traçabilité (Annexe 4).

A partir de cela, nous avons pu constater que les 146 individus à notre disposition, proviennent des régions et départements à proximité de la frontière italienne (Figure 22), c'est-à-dire :

- La région **Provence-Alpes-Côte-d'Azur** :
  - 27 individus des Hautes-Alpes (05),
  - 20 individus des Alpes-de-Haute-Provence (04),
  - 18 individus des Alpes-Maritimes (06),
  - 17 individus du Var (83).
  
- La région **Auvergne-Rhône-Alpes** :
  - 49 individus de la Savoie (73),
  - 9 individus de la Drôme (26),
  - 3 individus de l'Isère (38),
  - 3 individus de Haute-Savoie (74).

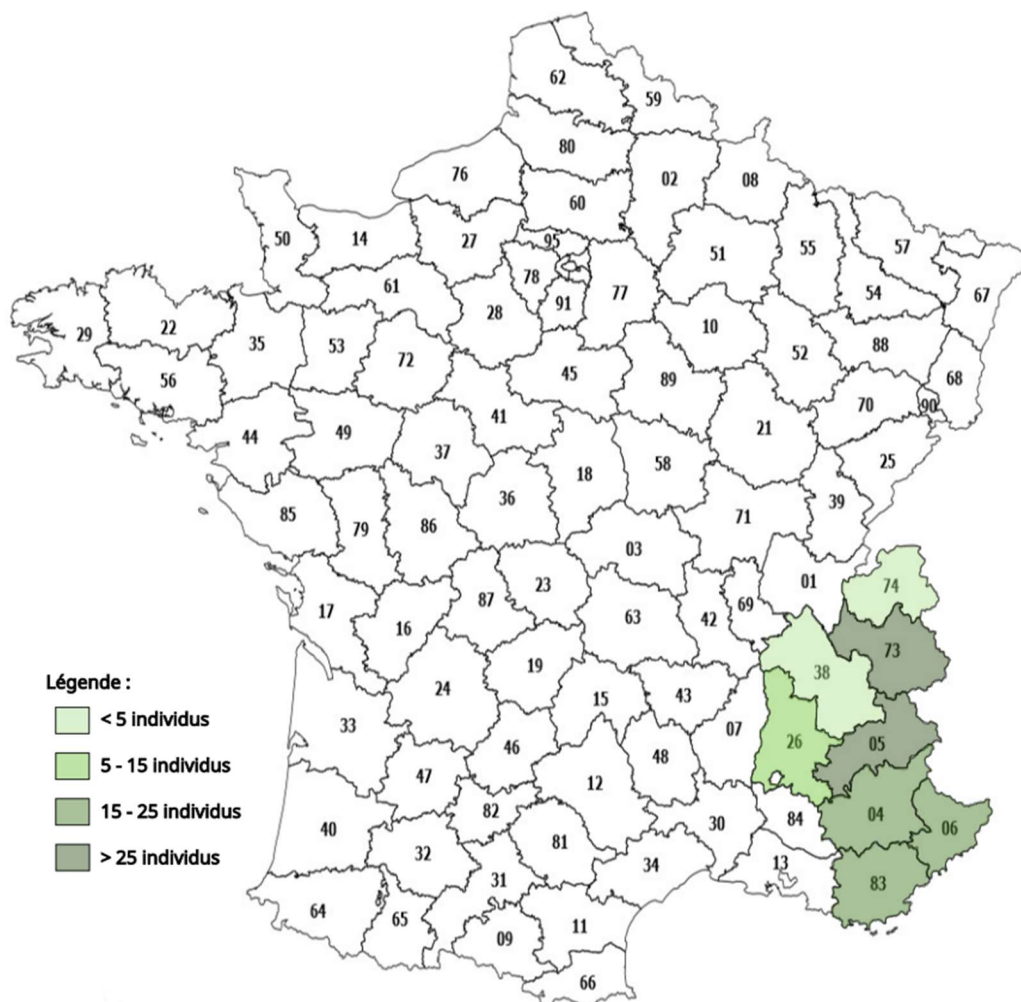


Figure 22 : Origine géographique des 146 loups fournis par l'OFB dans le cadre du projet MorphoLoup.

Cette disposition géographique est compatible avec le retour naturel du loup dans les années 90, qui s'est effectué depuis les Alpes à partir de populations de loups italiens (Mathieu, 2019; Martinez, 2023).

### b. Description des spécimens étudiés

Au cours de notre étude, nous avons passé les 146 têtes au scanner, c'est-à-dire à la tomodensitométrie qui utilise des rayons X, en vue de faire des acquisitions 3D et également de préserver la traçabilité de notre échantillon.

Par la suite, nous avons disséqué et/ou préparé/nettoyé 54 têtes de loups ; selon leur état de conservation, en vue d'obtenir des têtes osseuses. Au sein de ces 54 spécimens coexistent des loups de tout âge et de tout sexe (ces derniers étant parfois inconnus).

Ainsi, pour limiter l'impact de l'allométrie de croissance, nous avons décidé de n'étudier que les spécimens adultes et dont le sexe était connu.



Pour la détermination de l'âge adulte, nous avons considéré les individus estimés à plus d'un an. Pour cela, nous avons examiné les sutures osseuses de l'os sphénoïde sur la face exocrânienne. Les sutures osseuses que nous avons retenues sont :

- La **suture sphéno-basilaire** → Fermeture à **8-10 mois** chez le chien (Barone, 1986),
- La **suture entre le basisphénoïde et le présphénoïde** → Fermeture à **1-2 ans** chez le chien (Barone, 1986).

De ce fait, parmi les 54 individus disséqués et/ou préparés, nous avons procédé à la constitution de notre échantillon en deux étapes. La première étape consistait à éliminer de notre échantillon tous les loups dont la suture sphéno-basilaire (SB) n'était pas fermée. La seconde était de ne conserver que les spécimens dont la suture entre le basisphénoïde et le présphénoïde (BP) était, elle aussi, fermée (Figure 23 - Figure 26).

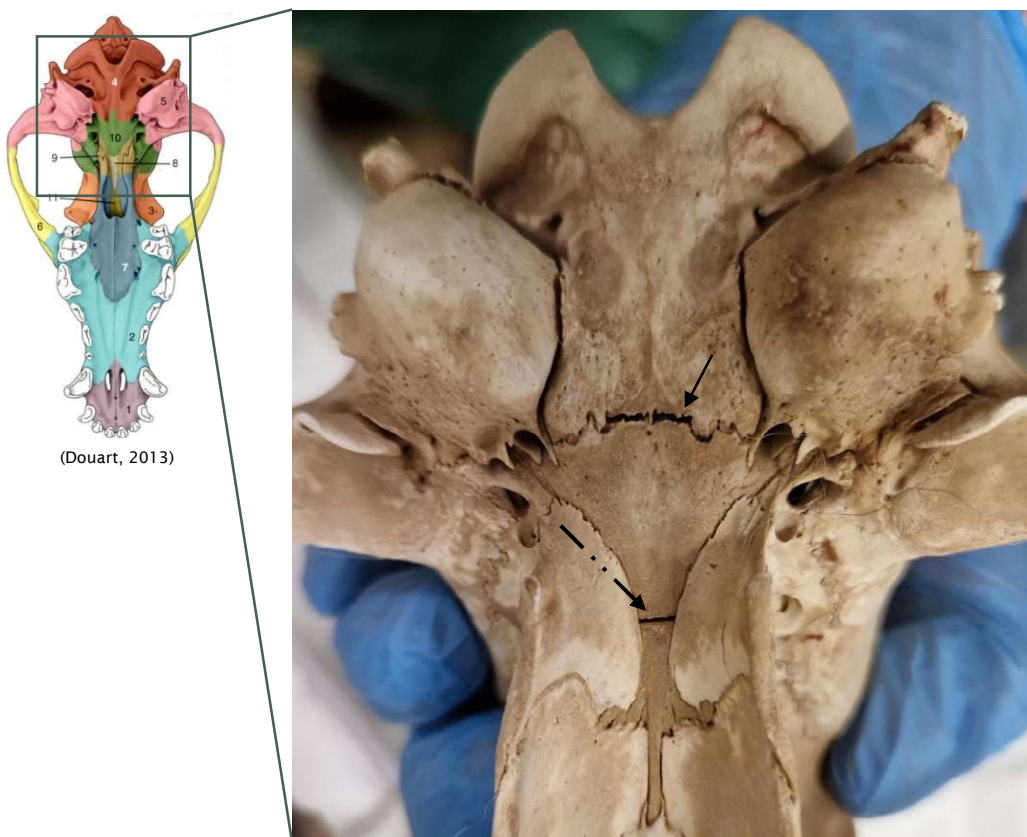
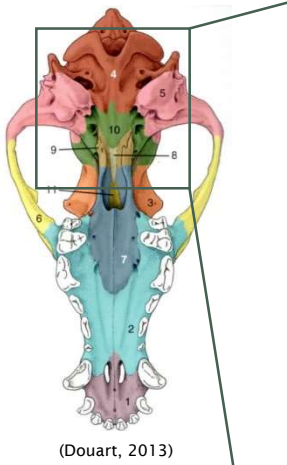


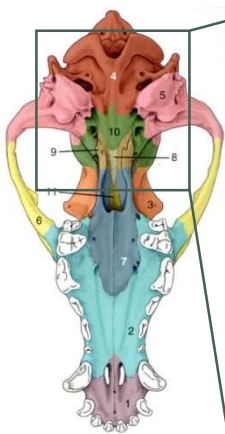
Figure 23 : Sutures SB (flèche continue) et BP (flèche discontinue) non fermées → Âge estimé à moins de 8-10 mois (individu non conservé pour notre échantillon).



(Douart, 2013)



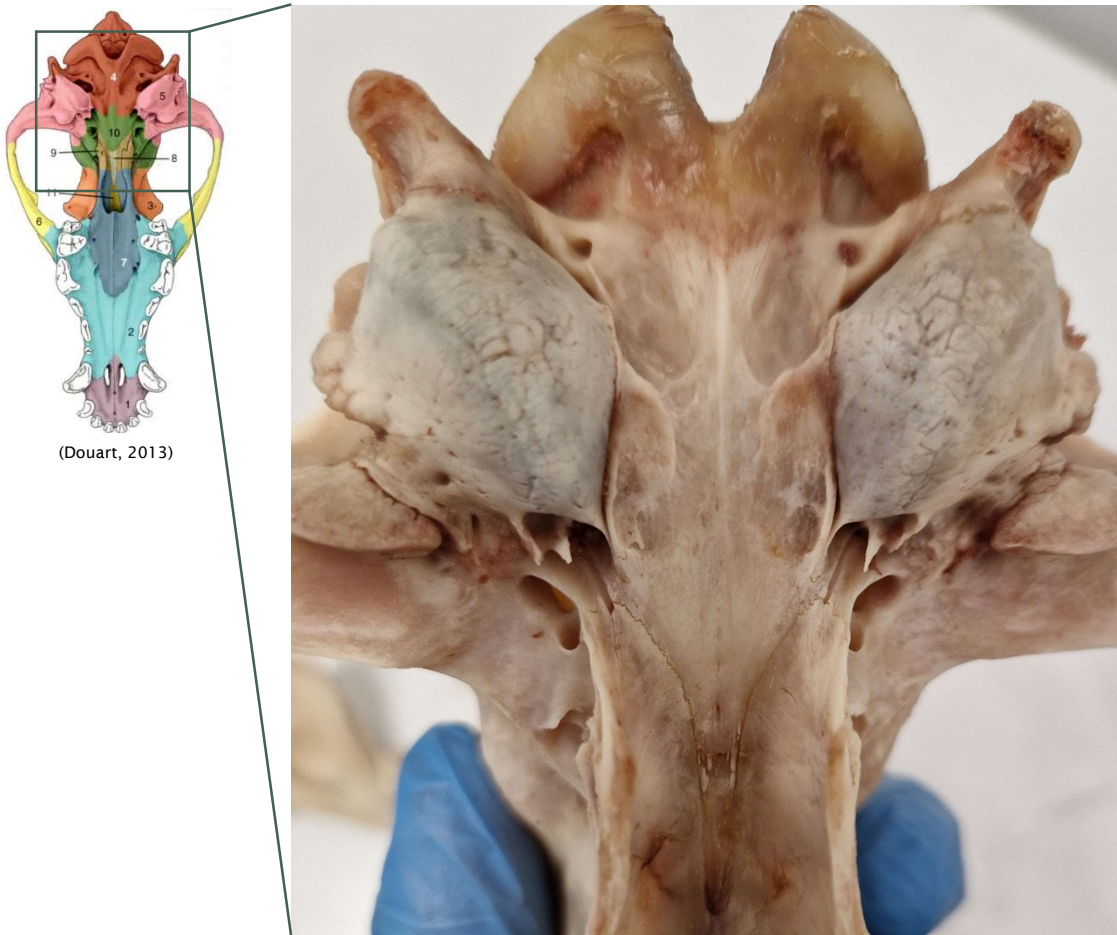
Figure 24 : Suture SB (flèche continue) en cours de fermeture et suture BP (flèche discontinue) non fermée → Âge estimé à légèrement moins de 8-10 mois (individu non conservé pour notre échantillon).



(Douart, 2013)



Figure 25 : Suture SB fermée et suture BP (flèche discontinue) non fermée → Âge estimé entre 10 et 12 mois (individu non conservé pour notre échantillon).



(Douart, 2013)

Figure 26 : Sutures SB et BP fermées → Âge estimé à minimum 1-2 ans (individu conservé pour notre échantillon).

Par conséquent, 47 individus adultes et dont le sexe était connu, ont été retenus pour cette étude sur l'appareil masticateur et l'exploration du dimorphisme sexuel chez le loup gris français. Nous comptons parmi ceux-ci 23 femelles et 24 mâles (Figure 27).

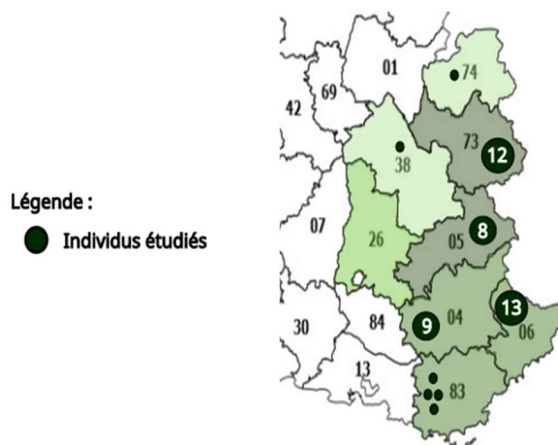


Figure 27 : Origine géographique des 47 loups étudiés.



## B. Méthodes

### 1. Etude de la musculature

#### a. Description des feuillets musculaires

Les quatre complexes musculaires ont été décrits précédemment (*Partie I. C. 2. Myologie p.46*). Cependant, ces complexes musculaires sont eux-mêmes divisés en différents feuillets musculaires. La division, et par la même occasion l'appellation, de ces feuillets musculaires varient selon les auteurs (Druzinsky, Doherty and De Vree, 2011). Pour notre étude, les feuillets musculaires disséqués sont au nombre de dix et sont ceux qui sont valables pour les mammifères (Brassard, Merlin, Monchâtre-Leroy, et al., 2020) (Tableau IV et Figure 28 - Figure 33) :

Tableau IV : Les dix feuillets retenus pour l'étude de la musculature de l'appareil masticateur.

<b>Muscle Digastrique (DIG)</b>		
<b>Complexe musculaire massétérique (MAS)</b>	Muscle Masséter superficiel	<i>Masseter pars superficialis (MASSUP)</i>
	Muscle Masséter profond	<i>Masseter pars profunda (MASPROF)</i>
	Muscle Masséter zygomatocmandibulaire antérieur	<i>Masseter pars zygomatocmandibularis anterior (ZYGANT)</i>
	Muscle Masséter zygomatocmandibulaire postérieur	<i>Masseter pars zygomatocmandibularis posterior (ZYGPOST)</i>
<b>Complexe musculaire temporal (TEMP)</b>	Muscle Temporal suprazygomatique	<i>Temporalis pars suprazygomatica (SPZY)</i>
	Muscle Temporal superficiel	<i>Temporalis pars superficialis (TPSUP)</i>
	Muscle Temporal profond	<i>Temporalis pars profunda (TPPROF)</i>
<b>Complexe musculaire ptérygoïdien (PTE)</b>	Muscle Ptérygoïdien médial	<i>Pterygoideus medialis (PTEMED)</i>
	Muscle Ptérygoïdien latéral	<i>Pterygoideus lateralis (PTELAT)</i>

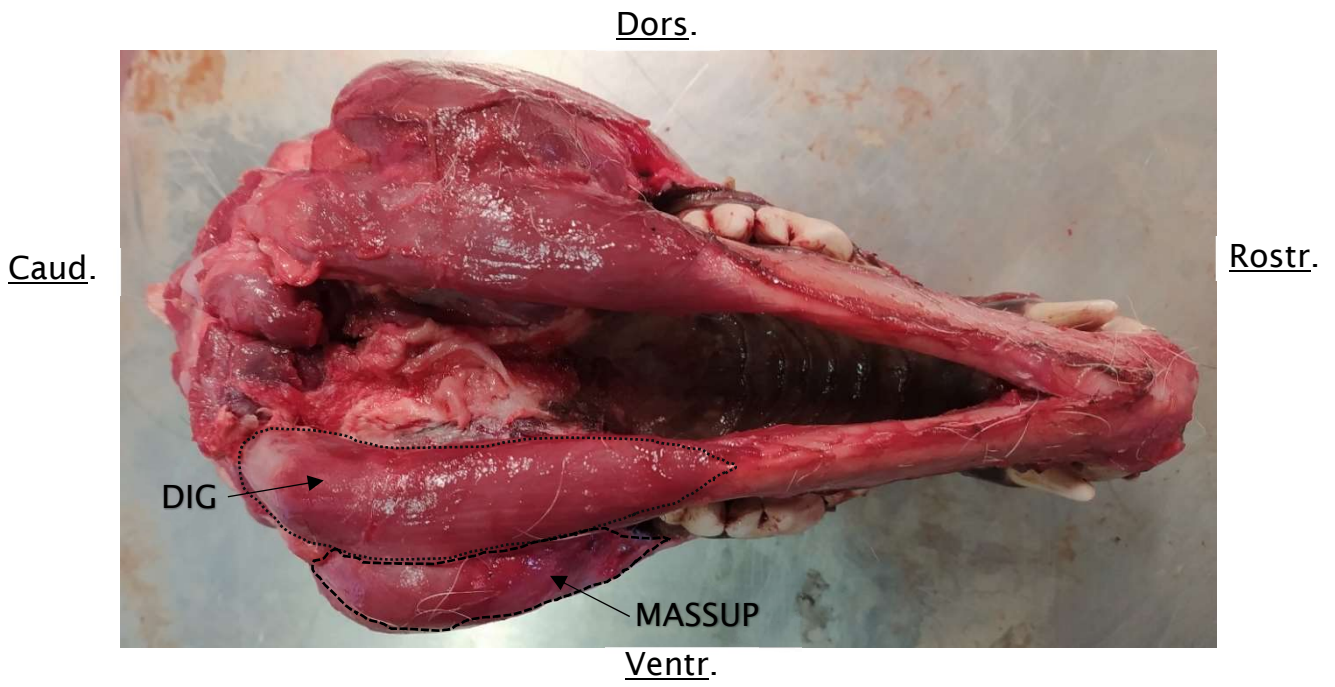


Figure 28 : Photo d'une tête de loup (vue ventrale) : exposition du muscle digastrique et du muscle *Masseter pars superficialis*.

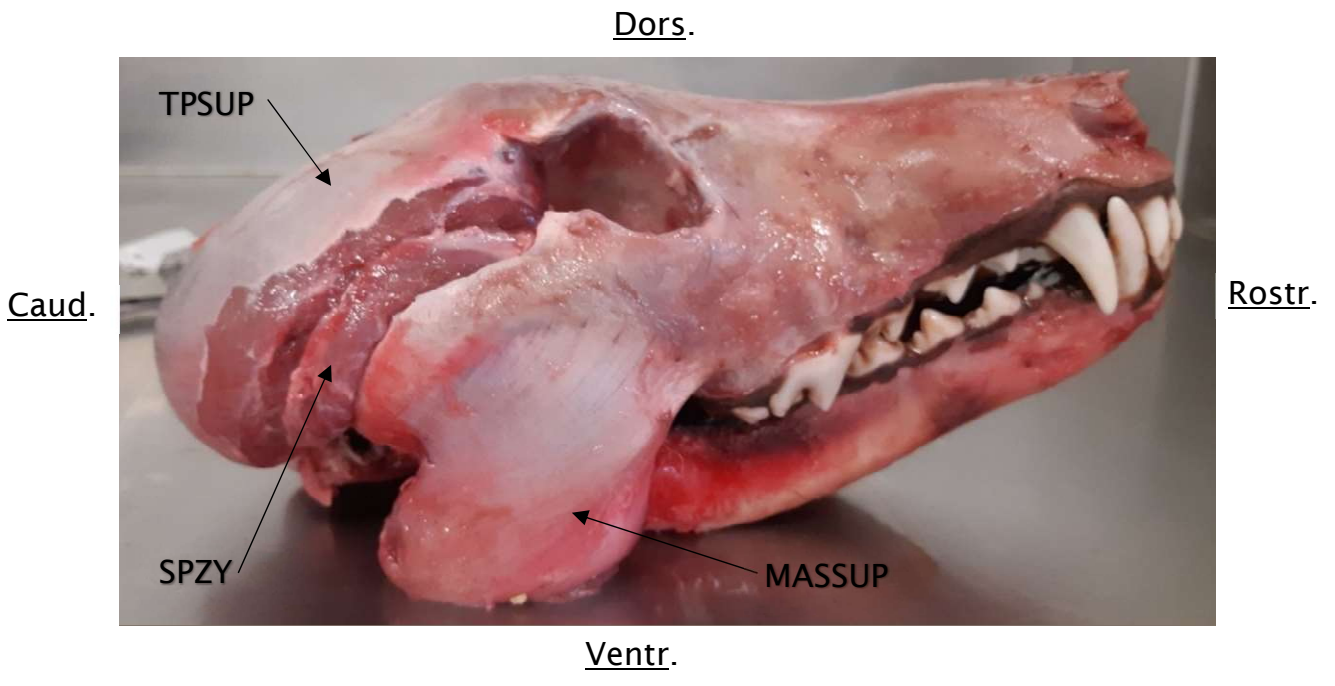


Figure 29 : Photo d'une tête de loup (vue latérale droite) : exposition du muscle *Masseter pars superficialis*, du muscle *Temporalis pars superficialis* et du muscle *Temporalis pars suprazygomata*.

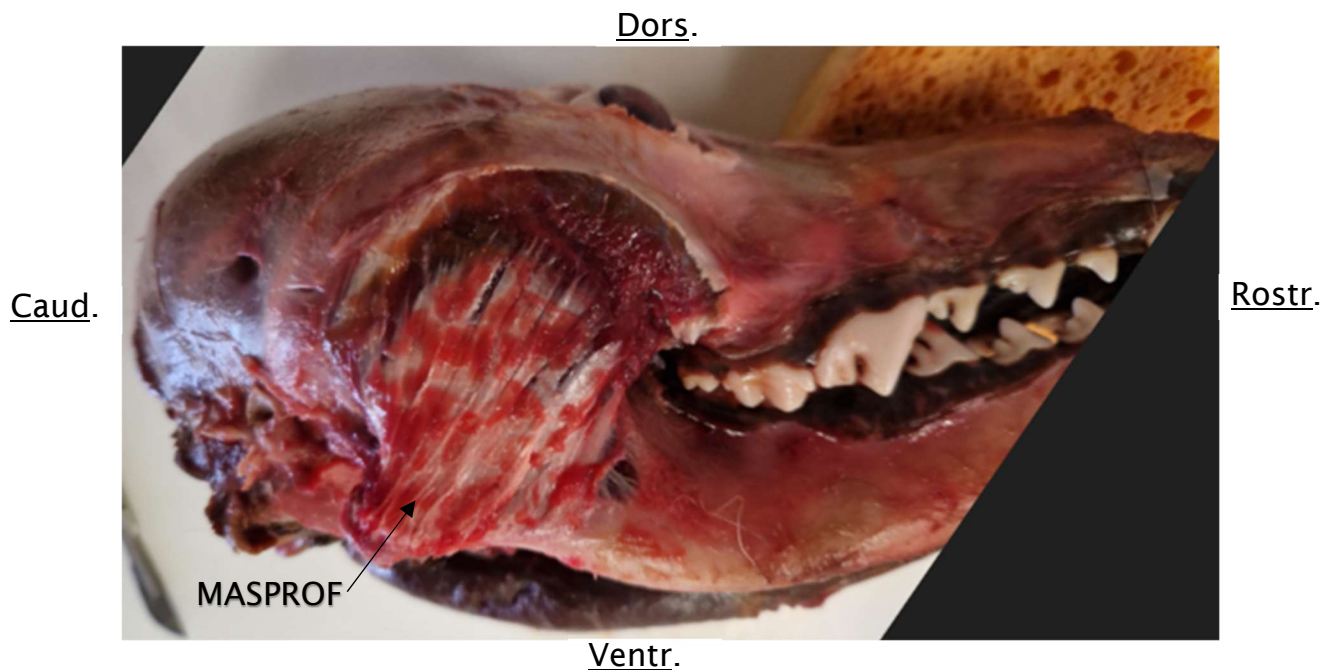


Figure 30 : Photo d'une tête de loup (vue latérale droite) : exposition du muscle *Masseter pars profunda*.

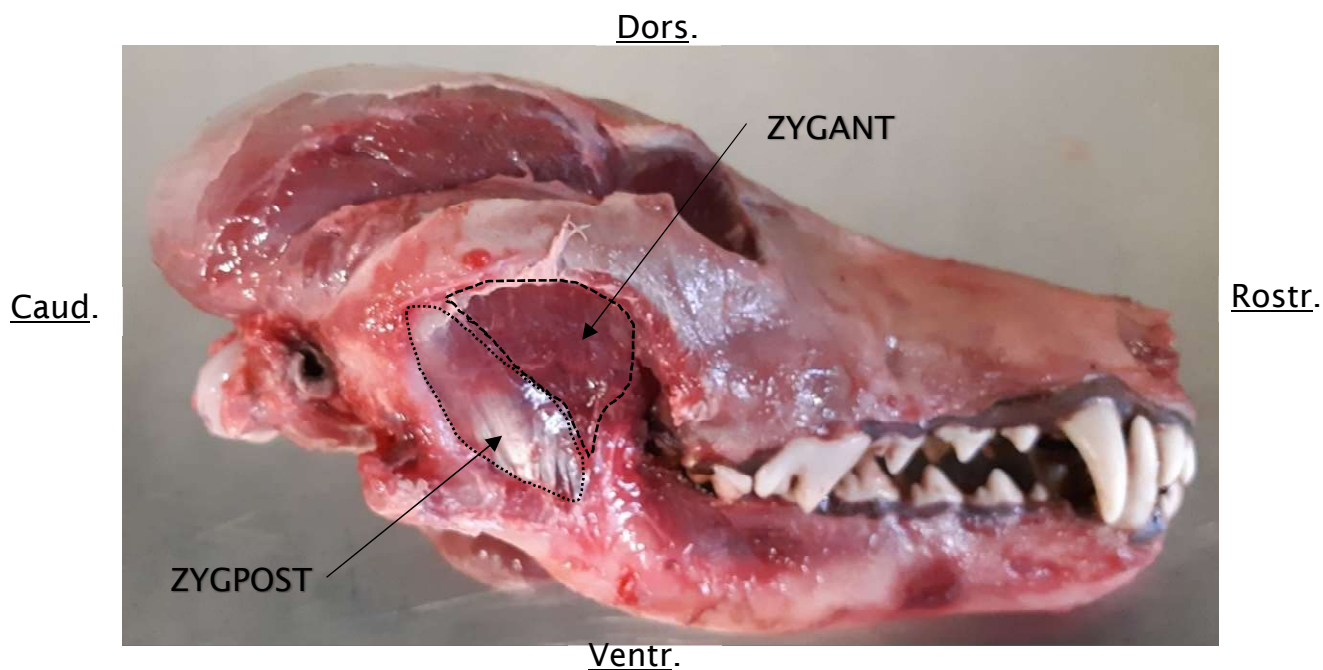


Figure 31 : Photo d'une tête de loup (vue latérale droite) : exposition du muscle *Masseter pars zygomaticomandibularis anterior* et du muscle *Masseter pars profunda zygomaticomandibularis posterior*.



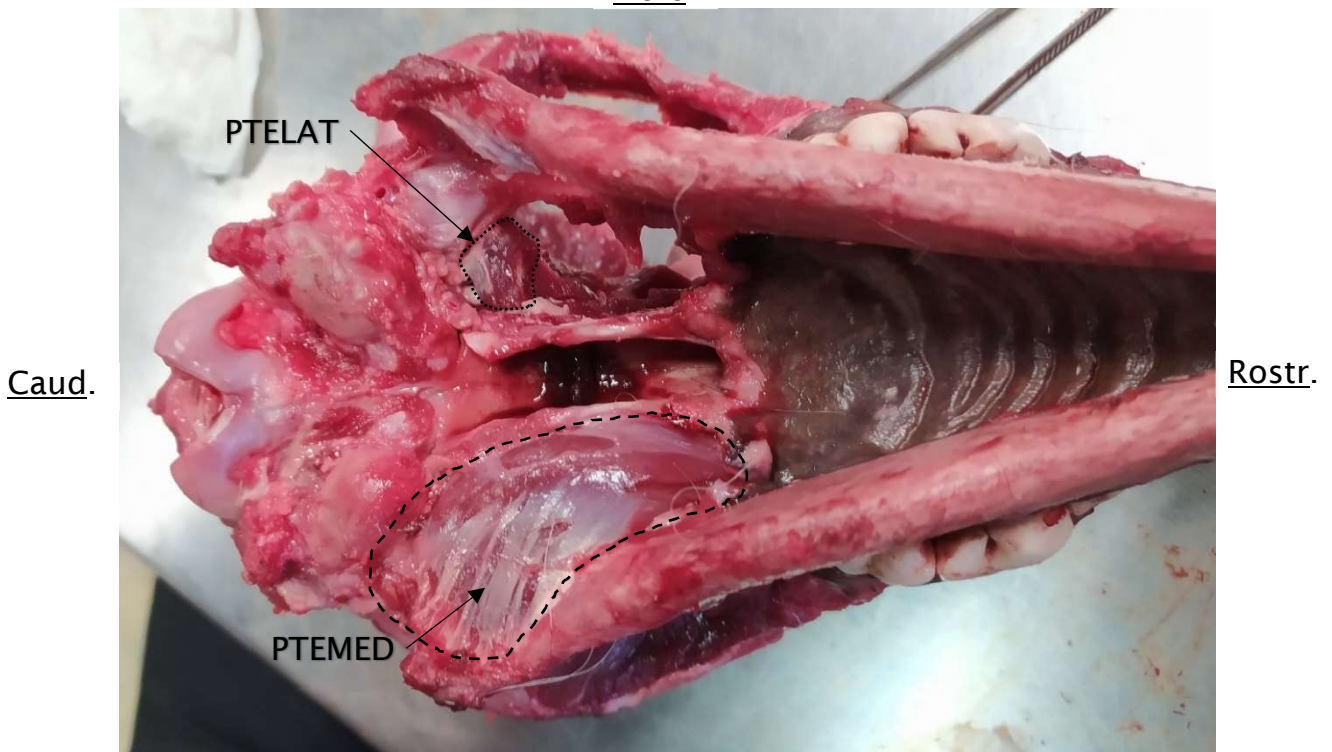
Dors.



Ventr.

Figure 32 : Photo d'une tête de loup (vue latérale droite) : exposition du muscle *Temporalis pars profunda*.

Dors.

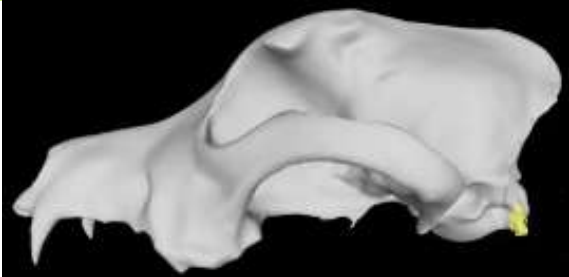
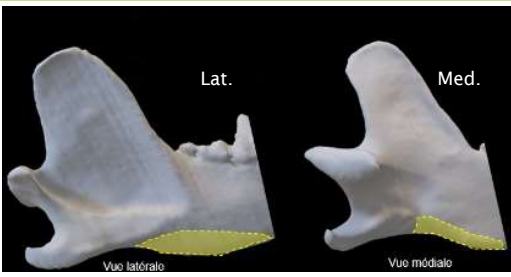
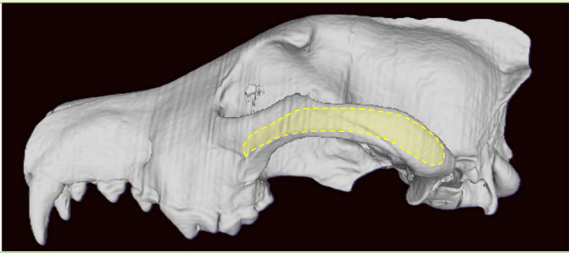
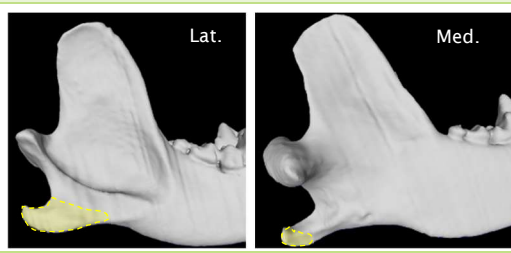
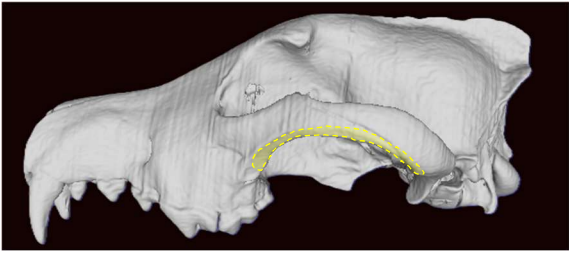
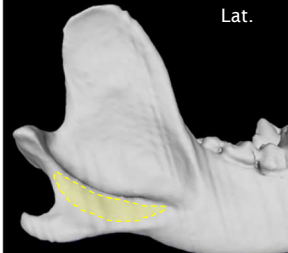
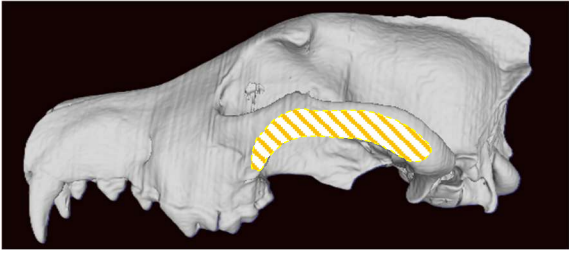
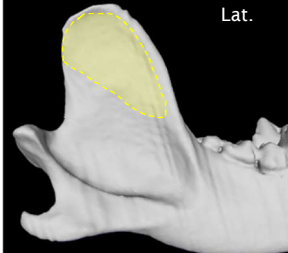


Ventr.

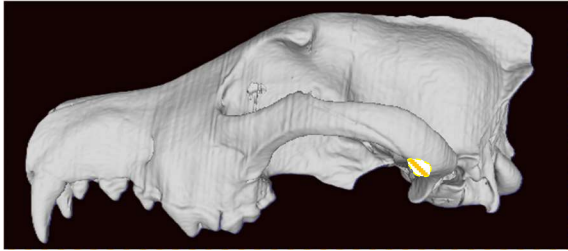
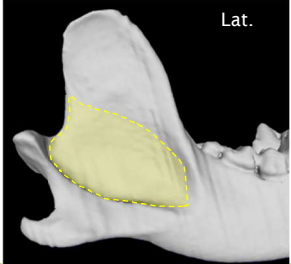
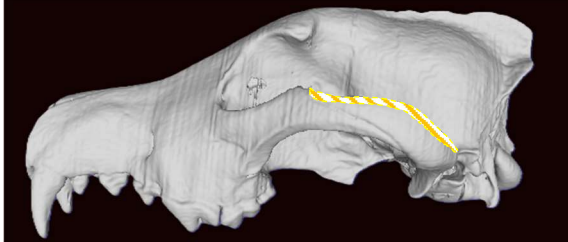
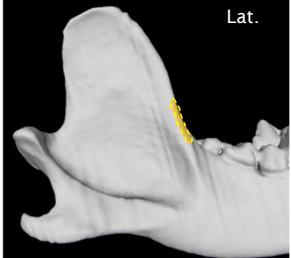
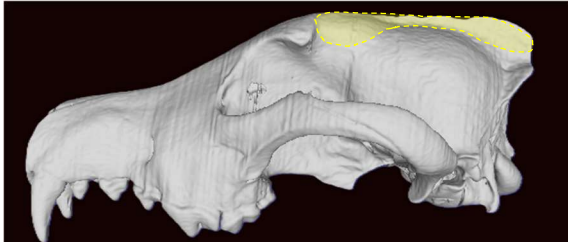
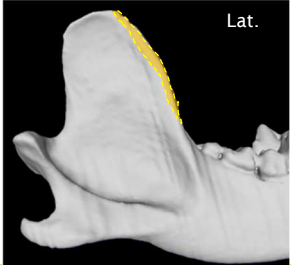
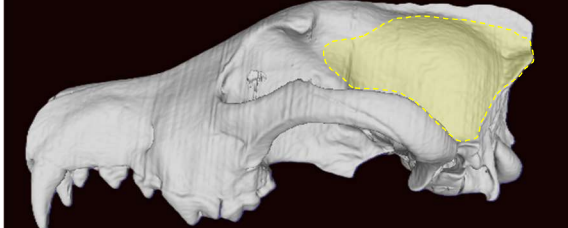
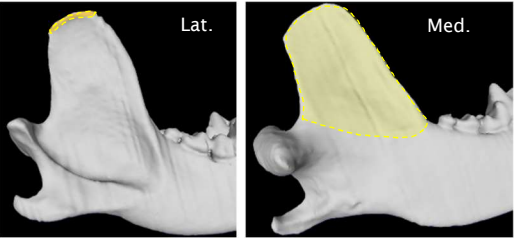
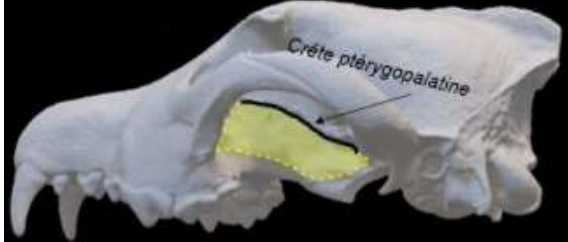

Figure 33 : Photo d'une tête de loup (vue ventrale) : exposition du muscle *Pterygoideus medialis* et du muscle *Pterygoideus lateralis*.

Afin de poursuivre, nous allons aborder plus en détail l'insertion des feuillets musculaires d'intérêts pour notre étude. La bonne connaissance de ces insertions permet de différencier correctement les feuillets musculaires adjacents lors de la dissection (Tableau V et Figure 34).

Tableau V : Feuillet musculaires et leurs insertions (Légende : hachuré orange → insertion en face médiale de l'arcade zygomatique) (d'après (Brassard, 2024b)).

Feuillet musculaire	Insertion crânienne	Insertion mandibulaire
DIG	Processus jugulaire de l'os occipital	Bord ventral de la mandibule jusqu'à la carniassière inférieure
		
MASSUP	Bord latéral de l'arcade zygomatique	Processus angulaire et moitié ventrale sous la fosse massétérique de la branche mandibulaire
		
MASPROF	Bord ventral de l'arcade zygomatique	Moitié dorsale sous la fosse massétérique de la branche mandibulaire
		
ZYGANT	Bord médial de l'arcade zygomatique	Moitié dorso-rostrale de la fosse massétérique
		



Feuillet musculaire	Insertion crânienne	Insertion mandibulaire
ZYGPOST	Bord médial de l'arcade zygomatique, rostralement au processus condyalaire	Moitié ventro-caudale de la fosse massétérique
		
SPZY	Face dorsale de l'arcade zygomatique et au-dessus du méat acoustique externe	Bord ventro-rostral du processus coronoïde
		
TPSUP	Crête sagittale externe et la ligne temporale	Bord dorso-rostral du processus coronoïde
		
TPPROF	Fosse temporale	Bord médial et dorsal du processus
		
PTEMED	Crête ptérygo-palatine	Fosse ptérygoïdienne et bord ventro-médial des processus angulaires
		

Feuillet musculaire	Insertion crânienne	Insertion mandibulaire
	Os sphénoïde et revers latéral du processus ptérygoïde	Fovéa ptérygoïdienne
PTELAT		

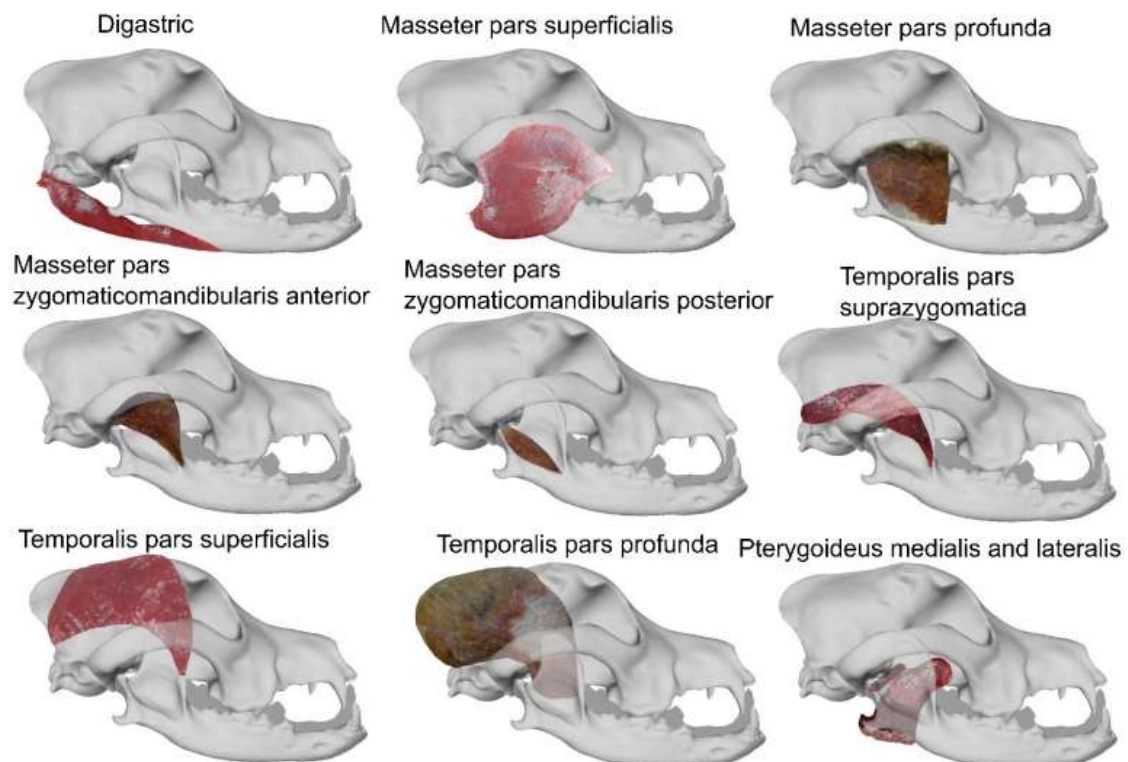


Figure 34 : Les complexes musculaires masticateurs et leurs différents feuillets chez le chien (Brassard, 2020a; Brassard, Merlin, Monchâtre-Leroy, et al., 2020)

## b. Protocole de dissection

La dissection nécessite peu de matériel :

- Un manche de scalpel numéro 4 et des lames de scalpel numéro 22,
- Un manche de scalpel numéro 3 et des lames de scalpel numéro 11 (pas toujours nécessaire),
- Une pince à dents de souris.

Afin d'avoir des mesures comparables sans avoir à tenir compte des effets d'asymétrie, nous avons décidé de disséquer systématiquement les muscles masticateurs du côté droit. Néanmoins, en cas lésions des muscles masticateurs de ce côté, il nous est arrivé de disséquer, exceptionnellement, les muscles controlatéraux.

Le protocole de dissection nous a été enseigné par Colline BRASSARD et Anthony HERREL. Nous avons réalisé des vidéos de leurs démonstrations dans l'objectif de mémoriser correctement les différentes étapes de la dissection et de pouvoir nous y référer si nécessaire. De ces vidéos, nous avons capturé des photos pour illustrer le protocole de dissection suivant. Il est ainsi possible que les photos d'illustration ne suivent pas exactement les étapes décrites. En effet, la chronologie des vidéos diffère quelque peu de mon protocole de dissection.

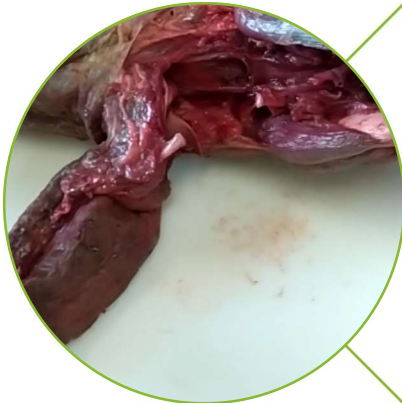
Le protocole de dissection décrit ci-après est donc celui que j'ai adopté et adapté à ma façon de travailler pour être méthodique et minutieuse.

Toutes les photos illustrant le protocole de dissection sont orientées de façon à ce que la partie rostrale de la tête soit à droite de la page et la partie dorsale vers le haut de la page. De plus, les muscles tenus dans la pince à dents de souris sont les muscles dont l'étape fait mention.



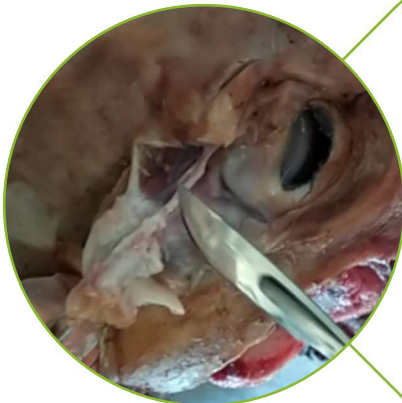
### **Retirer la peau :**

- Inciser ventralement en région linguale
- Inciser les gencives mandibulaires
- Dégager les faces latérales et dorsale
  - Inciser les gencives maxillaires
- Longer la face jusqu'à retirer le planum nasal



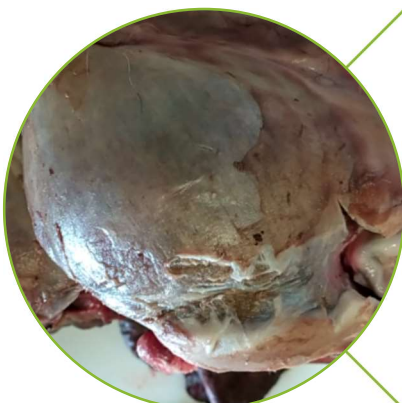
### **Retirer la langue et le larynx :**

- Longer les branches mandibulaires en face linguale
  - Sectionner les os hyoïdiens.
- Veiller à ne pas léser les muscles *Digastrique* et *Pterygoideus medialis*



### **Retirer l'oeil droit :**

- Retirer le ligament post-orbitaire
- Veiller à ne pas léser les muscles *Temporaux* et *Pterygoideus medialis* .



### **Nettoyer les muscles *Temporalis pars suprazygomata* et *Temporalis pars superficialis* :**

- Longer l'artère palpébrale inférieure latérale jusqu'à l'artère temporale superficielle





**Retirer le muscle digastrique :**

- Commencer rostralement
- Longer le bord ventral de la mandibule



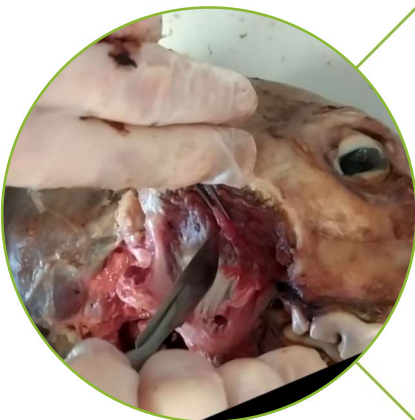
**Retirer le muscle *Masseter pars superficialis* :**

- Longer ventralement entre ce muscle et le muscle *Pterygoideus medialis*.
- Passer autour du processus angulaire
- Longer le plan de conjonctif qui sépare les muscles *Masseter pars superficialis* et *pars profunda* (orientation différente des fibres musculaires)



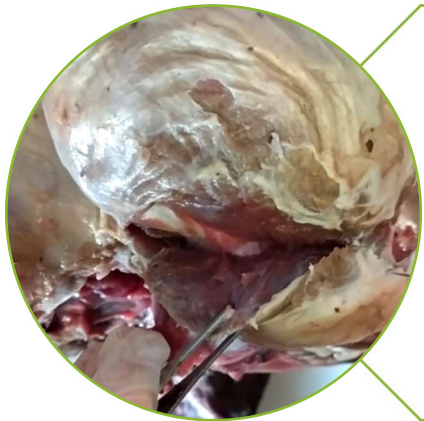
**Retirer le muscle *Masseter pars profunda* :**

- Longer la mandibule ventro-latéralement et caudalement
- Longer le plan conjonctif des muscles *Masseter pars zygomaticomandibularis anterior* et *posterior*



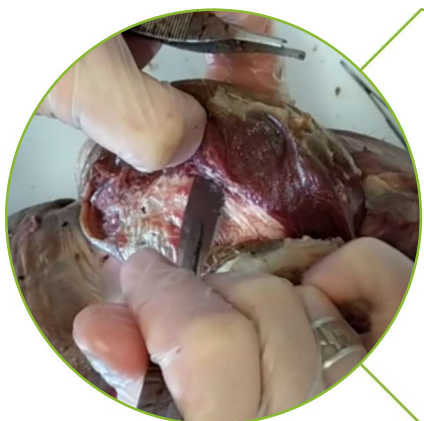
**Séparer les muscles *Masseter pars zygomaticomandibularis anterior* et *Masseter pars zygomaticomandibularis posterior* :**

- Longer l'orientation des fibres musculaires et en tenant compte que le *Masseter pars zygomaticomandibularis anterior* se superpose légèrement sur le *Masseter pars zygomaticomandibularis posterior*



**Séparer les muscles *Temporalis pars superficialis* et *Temporalis pars suprazygomata* :**

- Commencer en partie caudale
- Longer l'artère palpébrale inférieure latérale jusqu'à l'artère temporale superficielle
- Veiller à ne pas abîmer le muscle *Temporalis pars profunda*



**Séparer, en partie, les muscles *Temporalis pars superficialis* et *Temporalis pars profunda***



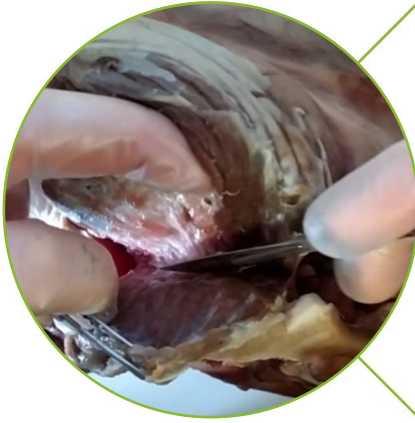
**Retirer le muscle *Masseter pars zygomaticomandibularis posterior* :**

- Commencer caudo-ventralement
- Longer la fosse massétérique



**Retirer le muscle *Masseter pars zygomaticomandibularis anterior* :**

- Longer le bord ventro-médial de l'arcade zygomatique
- Mettre un tension légère jusqu'à faire apparaître un plan de clivage
- Longer ce plan de clivage qui sépare les muscles *Masseter pars zygomaticomandibularis anterior* et *Temporalis pars suprazygomata*



**Retirer le muscle *Temporalis pars suprazygomatica* :**

- Commencer caudalement en longeant l'arcade zygomatique
- Rostralement longer entre les muscles *Temporalis pars suprazygomatica* et *pars superficialis* en s'aidant de l'artère malaire
- Longer la partie dorso-latérale du processus coronoïde



**Retirer le muscle *Temporalis pars superficialis* :**

- Sectionner l'attache sur la crête sagittale
- Caudalement, longer les fibres musculaires du muscle *Temporalis pars profunda*
- Rostralement, longer le conjonctif séparant les muscles *Temporalis pars superficialis* et *pars profunda*



**Détacher la mandibule du crâne (1) :**

- Sectionner l'insertion dorsale du muscle *Temporalis pars profunda* sur le processus coronoïde
- Longer le processus coronoïde jusqu'au tiers dorsal
- Détacher le muscle *Temporalis pars profunda* de son insertion crânienne dorso-caudale



**Détacher la mandibule du crâne (2) :**

- Détacher le muscle *Pterygoideus medialis* de son insertion mandibulaire jusqu'à arriver sur l'artère alvéolaire inférieure qui permet de visualiser les 3 muscles restants
- Veiller à ne pas léser les muscles *Temporalis pars profunda* et *Pterygoideus lateralis*





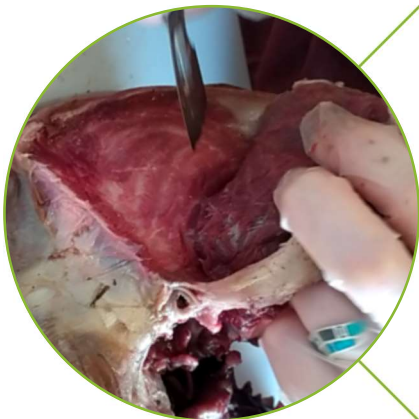
**Détacher la mandibule du crâne (3) :**

- Sectionner le ligament latéral et la capsule articulaire de l'articulation temporo-mandibulaire
- Détacher le muscle *Temporalis pars profunda* de son insertion mandibulaire en longeant le processus coronoïde d'abord dorsalement puis ventralement



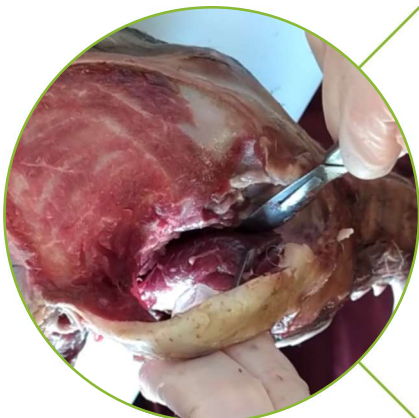
**Détacher la mandibule du crâne (4) :**

- Détacher le muscle *Pterygoideus lateralis* de son insertion mandibulaire
- Sectionner la commissure labiale
- Luxer la mandibule en coinçant le processus coronoïde derrière la carnière supérieure ipsilatérale



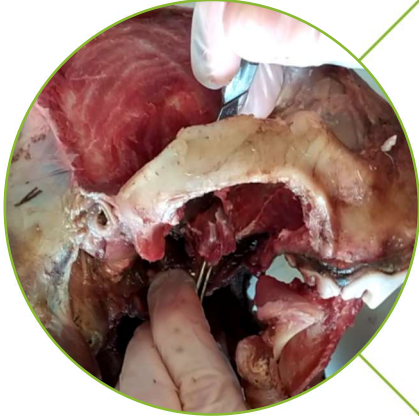
**Retirer le muscle *Temporalis pars profunda* :**

- Longer l'insertion crânienne



**Retirer le muscle *Pterygoideus medialis* :**

- Longer l'insertion crânienne



Retirer le muscle *Pterygoideus lateralis* :  
- Longer l'insertion crânienne

Une fois notre dissection réalisée, nous obtenons donc dix feuillets musculaires (Figure 35).

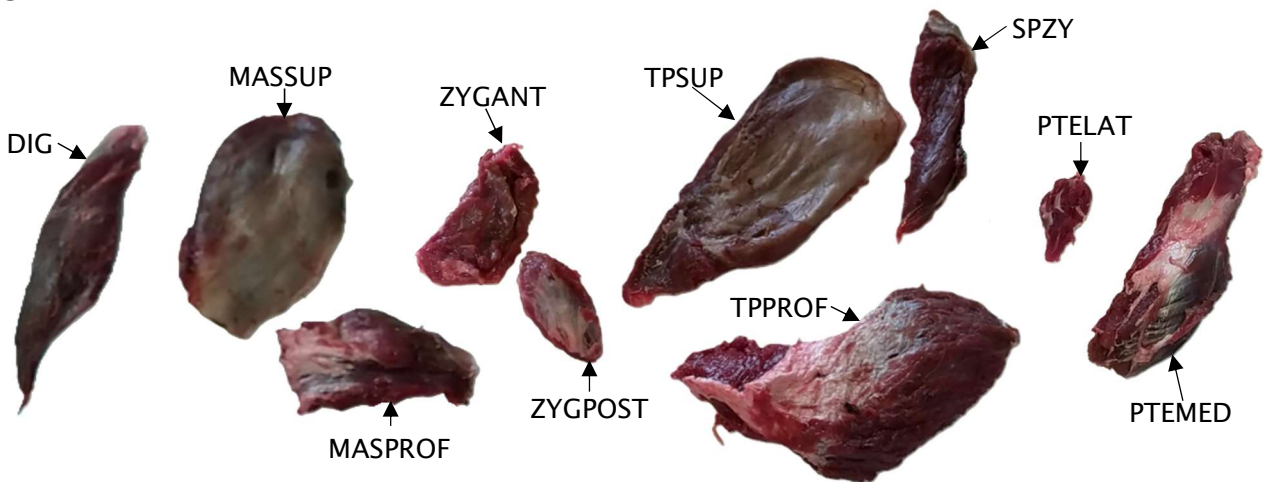


Figure 35 : Les dix feuillets musculaires issus de la dissection d'une tête de loup au cours de notre étude (proportions musculaires non respectées).

La figure suivante (Figure 36) donne un aperçu de la proportion de chaque feuillet musculaire chez un même individu (ici un renard) :

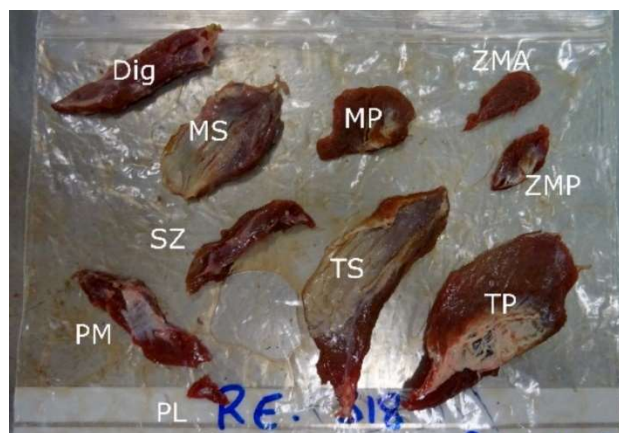


Figure 36 : Les dix feuillets musculaires issus de la dissection de la tête d'un renard (Dig: Digastric; MS: M. masseter pars superficialis; MP: M. masseter pars profunda; ZMA: M. zygomaticomandibularis pars anterior; ZMP: zygomaticomandibularis pars posterior; SZ: M. temporalis pars suprazygomata; TS: M. temporalis pars superficialis; TP: M. temporalis pars profunda; PM: M. pterygoideus medialis; PL: M. pterygoideus lateralis) (d'après (Brassard, 2020b)).

Chacun de ces feuillets musculaires sera étudié comme décrit ci-après (*Partie II. B. 1. c. Quantification de l'architecture musculaire p.71*).

### c. Quantification de l'architecture musculaire

Toutes les mesures suivantes sont enregistrées sur format papier (*Annexe 2*) puis dans un tableau Excel (*Annexe 3*). La chronologie de l'acquisition des mesures myologiques est la suivante :

#### 1) Masse

Chaque feuillet musculaire est pesé individuellement sur une balance de précision Sartorius® 1404 MP8 (Figure 37). La prise correcte des informations se faisait préalablement par le réglage de la balance. Pour cela, nous réglions le niveau à bulle afin que cette dernière se trouve dans le centre en modifiant la hauteur des pieds de la balance. La masse indiquée est en grammes, suivis de 2 décimales après la virgule. Les mesures sont notées dans leur entièreté.

Par la suite, pour l'exploration des données musculaires, la masse des feuillets sera additionnée par complexe musculaire afin d'avoir les masses totales de ces quatre derniers.



Figure 37 : Photographie de la balance Sartorius® utilisée pour la mesure de la masse musculaire.

#### 2) Longueur

Ensuite, afin de déterminer la longueur des muscles et celle des fibres musculaires, nous avons utilisé un pied à coulisse digitale Mitutoyo® (Figure 38). Les longueurs indiquées le sont en millimètres, suivis de 2 décimales après la virgule. Nous arrondissons les mesures au millimètre près.

Pour ce qui est de la mesure de la longueur des fibres musculaires, les différents feuillets musculaires sont incisés longitudinalement.



Figure 38 : Photographie du pied à coulisse digital Mitutoyo® utilisé pour les mesures des longueurs musculaires et des fibres musculaires.

### 3) Angle de pennation

Pour continuer, les muscles étant précédemment incisés pour la mesure de la longueur des fibres musculaires, nous pouvons par la même occasion mesurer l'angle de pennation. Pour cela, nous utilisons un rapporteur et plaçons la ligne d'incision sur l'axe 0-180° puis nous déterminons l'angle formé par les fibres musculaires (Figure 39).

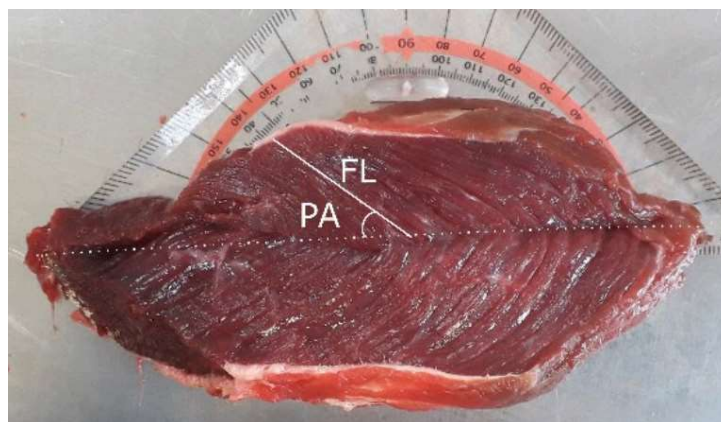


Figure 39 : Mesure de l'angle de pennation sur le muscle Temporalis pars profunda chez un chien (FL : Longueur de la fibre musculaire et PA : Angle de pennation) (d'après (Brassard, 2020b)).

### 4) PCSA : Physiological cross-sectional area

La force intrinsèque de chaque feuillet musculaire est calculée à partir des données musculaires recueillies précédemment.

$$PCSA = \frac{\text{Masse} \times \cos(\text{angle de pennation})}{1,06 \times \text{longueur de fibre musculaire}} \text{ (Haxton, 1944)}$$



## 2. Craniométrie

### a. Acquisition scanner et segmentation

Comme évoqué précédemment, les 146 individus fournis par l'OFB ont été passés au scanner, un à un, afin d'assurer la traçabilité et de travailler par la suite sur modèle 3D.

Pour cela, des sessions d'acquisition scanner se sont échelonnées sur 3 années. Les premières sessions se sont déroulées au CETSO avec Monsieur TAVERNIER puis à Oniris avec Madame BOUILLAUT et Madame ROULEAU. A chaque session, nous passons une quinzaine de têtes congelées de loups. Afin de garder les proportions craniométriques dans l'état, les têtes n'étaient pas disséquées au préalable lorsque cela était possible.

Pour chaque spécimen, nous commençons par faire une deuxième étiquette en plastique avec ses informations (Numéro d'étude, de Dépouille et de SAGIR). Ensuite, ses informations étaient communiquées à l'opérateur d'imagerie et une fois cela fait nous plaçons la tête sur la table d'examen. Afin de poursuivre l'examen radiologique, l'acquisition se faisait grâce à un scanner SIEMENS Somatom go.Up® et les paramètres d'acquisition étaient les suivants :

- 110 Kv,
- Care Dose 4D/Modulation d'intensité calculée par le scanner (équivalent des mAs),
- Epaisseurs de coupe variant selon la taille du crâne :
  - Petits crânes : 0,6 millimètres avec un incrément de 0,3 millimètres,
  - Gros crânes : 1,0 millimètres avec un incrément de 0,5 millimètres.

Dès que l'acquisition était terminée, la tête était mise dans un premier sac bleu ou rose selon le sexe du loup (si celui-ci était connu, bleu pour les mâles et rose pour les femelles) puis dans un deuxième de la même couleur que le précédent. Pour les individus dont le sexe n'était pas connu, ces derniers étaient placés dans deux sacs de couleurs différentes. Le premier sac (intérieur) était identifié par l'étiquette d'origine (en papier) et un marquage au feutre indélébile des informations sur le sac. Le deuxième sac (extérieur) quant à lui était identifié par la deuxième étiquette (en plastique) et seul le numéro d'étude était marqué au feutre indélébile. Grâce à cela, l'étiquette d'origine restait lisible et protégée du gel des congélateurs et la traçabilité était ainsi renforcée.

Par la suite, Madame BRASSARD a procédé à la segmentation des images 2D, issues de la tomodensitométrie, sur Aviso® afin d'obtenir un modèle 3D. Les crânes et les mandibules étaient reconstitués ensemble (en bloc).

De ces modèles 3D, nous avons pu prendre ultérieurement les mesures linéaires craniométriques décrites ci-après (*Partie II. B. 2. c. Protocole de prise de mesures linéaires p.75*).



## b. Préparation des têtes osseuses

En vue d'obtenir un crâne et une mandibule (osseux) à partir d'une tête (tissus mous) de loup, il nous faut passer par quatre étapes.

La première est une étape de cuisson pour détacher les tissus mous du crâne et de la mandibule. Pour cela il faut :

- Avoir terminé la dissection des muscles masticateurs,
- Réséquer grossièrement les muscles du côté controlatéral afin de détacher la mandibule du crâne,
- Placer le crâne et la mandibule d'un même individu dans une casserole. En cas de nombreuses préparations simultanées, une grande casserole peut contenir 2 individus. Cependant pour ne pas mélanger ces deux individus (notamment les dents), un des deux duos crâne-mandibule est placé dans un sachet en tissus dont les mailles sont fines et l'autre dans la casserole à nu. De plus, il faut que les 2 individus soient approximativement de même taille pour ne pas que la cuisson lèse un des deux,
- Placer une des deux étiquettes d'identification devant la plaque de cuisson individuelle et l'autre accrochée à la prise électrique. De cette dernière, nous savions exactement quelle tête était dans la casserole.
- Remplir la casserole d'eau jusqu'à ce que toutes les parties soient entièrement recouvertes,
- Porter l'eau de la casserole à ébullition douce, c'est-à-dire jusqu'à observation de très fines bulles remontant à la surface, puis couvrir la casserole,
- Laisser cuire à ébullition douce pendant huit à dix heures (Figure 40),
- Rajouter régulièrement de l'eau afin que les crânes et mandibules restent recouverts d'eau autant que possible,
- Surveiller régulièrement l'évolution de la cuisson pour ne pas surcuire les ossements (si tous les tissus mous se détachent facilement, il faut arrêter la cuisson). Une surcuisson fragilise les os en les rendant poreux,
- Une fois la cuisson estimée comme étant terminée, retirer l'eau de la casserole à l'aide d'une passoire pour récupérer les dents ou d'autres éléments osseux.



Figure 40 : Cuissons des têtes de canidés (d'après (Brassard, 2020b)).

La deuxième étape a pour objectif de nettoyer les os c'est-à-dire de détacher les derniers morceaux de tissus mous, retirer ce qui reste de l'encéphale et dégraisser les os dans le but d'un meilleur séchage ultérieur. Pour ce faire, nous utilisons une brosse, une brosse à dents et du liquide vaisselle et nous venons frotter les os.

La troisième étape consiste, quant à elle, à sécher les os. Dans cet optique, les os sont déposés sur un sopalin et mis à sécher à l'air libre dans une bibliothèque pendant plusieurs semaines. Afin d'identifier les os, une étiquette est accrochée à l'arcade zygomatique et l'autre aux 2 héli-mandibules (Figure 41).



Figure 41 : Photographie d'un crâne, des deux héli-mandibules et des vertèbres d'un loup mis à sécher pendant le nettoyage simultané d'un autre.

Finalement lorsque les os sont secs, la dernière étape consiste à identifier correctement les ossements, pour maintenir la traçabilité. Dès lors, l'étiquette d'origine est attachée au crâne par l'arcade zygomatique et la deuxième attache les deux héli-mandibules ensemble. Pour renforcer ce travail, chaque partie osseuse est également annotée des numéros de Dépouille et de SAGIR au crayon à papier lorsque les os sont suffisamment secs : en face médiale pour chacune des héli-mandibules et en face ventrale pour le crâne. Une fois le séchage complet, les os, et leurs étiquettes respectives, sont placés dans un sac plastique hermétique. Le sac est ensuite identifié au feutre indélébile avec les numéros de Dépouille et de SAGIR.

### c. Protocole de prise de mesures linéaires

#### 1) Définition des marqueurs osseux

Les mesures linéaires des crânes et des mandibules ont été faite à l'aide du logiciel Meshlab® 2022.02 (Figure 42). Les mesures sont exprimées en centimètres suivies de nombreuses décimales après la virgule. Afin que cela soit plus représentatif, les mesures ont été arrondies à la première décimale après la virgule.

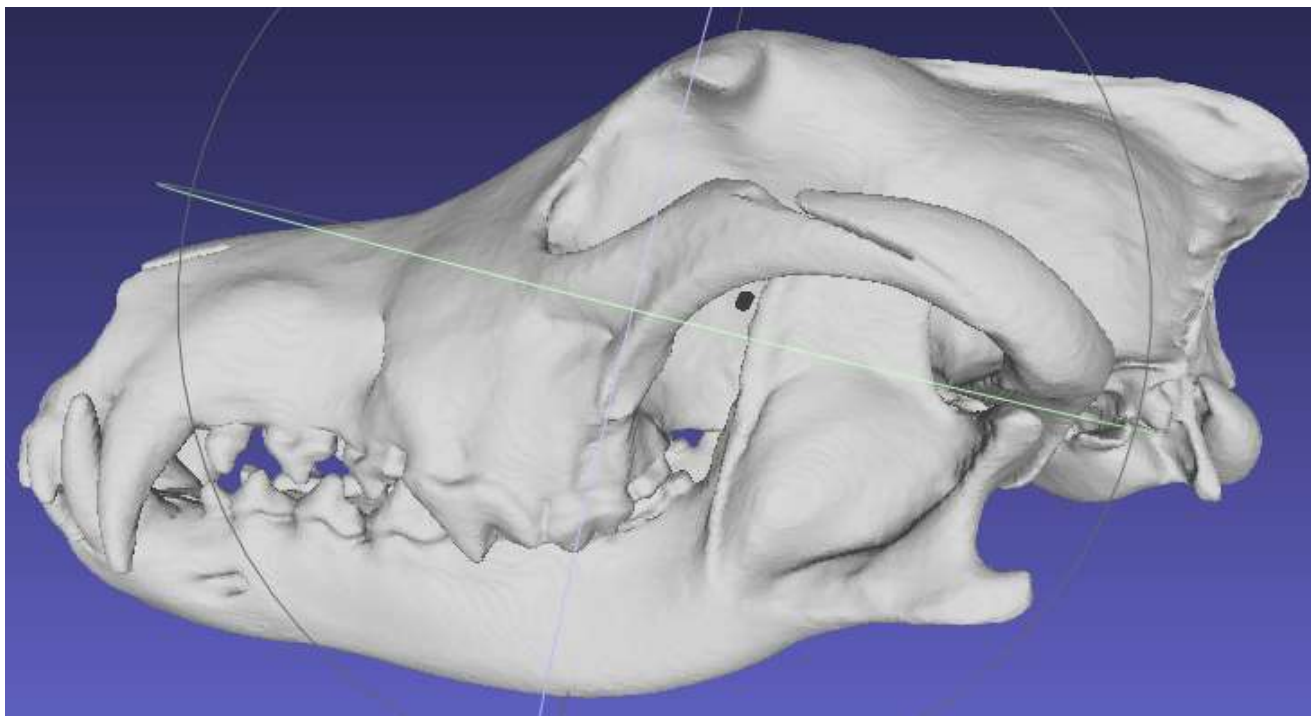


Figure 42 : Modèle 3D d'une tête osseuse de loup ouvert sur le logiciel MeshLab® 2022.02.

Les mesures ont été faites à partir des marqueurs osseux des canidés définis dans les travaux de (Von den Driesch, 1976) (Tableau VI et Figure 43 - Figure 47).

Tableau VI : Définition et légende des marqueurs osseux définis à partir des mesures du crâne et de la mandibule des canidés par (Von den Driesch, 1976).

Marqueur	Définition par Von den Driesch	
1	Crâne	Longueur totale de la tête : prosthion - inion
2		Longueur condylo-basale : prosthion - extrémité caudale des condyles occipitaux
3		Longueur basale de la tête : prosthion - basion
4		Axe basicrânial : basion - synsphénion
5		Axe basifacial : prosthion - synsphénion
6		Longueur du neurocrâne : basion - nasion
7		Longueur supérieure du neurocrâne : inion - centre du frontal
8		Longueur de la face : prosthion - nasion
9		Longueur faciale : prosthion - centre du frontal
10		Plus grande longueur des os nasaux : nasion - rhinion

11	Longueur de la cavité crânienne : mesure prise si la lame criblée de l'éthmoïde est conservée, en introduisant la fine réglette du pied à coulisse dans le Foramen magnum jusqu'à ce que son extrémité atteigne la lame criblée de l'éthmoïde : nous révélons alors la mesure au niveau du basion
12	Longueur du museau : prosthion – point médian de la ligne joignant les bords rostraux des orbites
13	Longueur médiane du palais : prosthion – staphylion
13a	Longueur du palais : prosthion – point médian de la ligne joignant les échancrures les plus profondes des choanes
14	Longueur de la partie horizontale du palais : staphylion – palatinooral
14a	Longueur de la partie horizontale du palais correspondant à la mesure 13a
15	Longueur du processus alvéolaire du maxillaire portant les dents jugales (mesurée le long des alvéoles sur la face buccale)
16	Longueur du processus alvéolaire du maxillaire portant les molaires (mesurée le long des alvéoles sur la face buccale)
17	Longueur du processus alvéolaire du maxillaire portant les prémolaires (mesurée le long des alvéoles sur la face buccale)
18	Longueur de la carnassière, mesurée au cingulum
18a	Largeur maximale de la carnassière
19	Longueur de l'alvéole de la carnassière
20	Longueur de M1, mesurée au cingulum (M1 = première molaire)
20'	Largeur de M1, mesurée au cingulum
21	Longueur de M2, mesurée au cingulum (M2 = deuxième molaire)
21'	Largeur de M2, mesurée au cingulum
22	Diamètre maximal de la bulle tympanique : il est mesuré depuis le point le plus caudal de la bulle tympanique, sur la suture avec le processus jugulaire, jusqu'à l'ouverture externe du canal carotidien
23	Largeur mastoïdienne maximale : otion – otion
24	Largeur prise dorsalement au pore acoustique externe
25	Largeur maximale entre les condyles occipitaux
26	Largeur maximale à la base des processus jugulaires
27	Largeur maximale du Foramen magnum
28	Hauteur du Foramen magnum : basion – opisthion
29	Largeur maximale du neurocrâne : euryon – euryon
30	Largeur bizygomatique : zygion – zygion
31	Largeur minimale du crâne : largeur au niveau de la constriction postorbitaire
32	Largeur frontale : ectorbital – ectorbital
33	Largeur minimale entre les orbites : entorbital – entorbital
34	Largeur maximale du palais : mesurée entre les bords vestibulaires des alvéoles de M1
35	Largeur minimale du palais : mesurée derrière P1 (P1 = première prémolaire)
36	Largeur mesurée entre les bords vestibulaires des alvéoles des canines

37		Hauteur maximale de l'intérieur de l'orbite
38		Hauteur du crâne : nous plaçons une extrémité du pied à coulisse sur la base du crâne (basioccipital) et l'autre extrémité dorsalement sur le point le plus haut de la crête sagittale externe
39		Hauteur du crâne compte non-tenu de la crête sagittale externe : nous positionnons le pied à coulisse comme pour la mesure 38, à la différence que son extrémité supérieure est placée à côté de la crête sagittale externe, sur le point le plus haut de la boîte crânienne
40		Hauteur du triangle occipital : basion - inion
1	Mandibule	Longueur totale de la mandibule : infradental - processus condyalaire
2		Longueur prise entre l'infradental et le processus angulaire
3		Longueur prise depuis l'échancrure située entre les processus condyalaire et angulaire et l'infradental
4		Longueur prise entre le processus condyalaire et le bord caudal de l'alvéole de la canine
5		Longueur prise depuis l'échancrure entre les processus condyalaire et angulaire et le bord caudal de l'alvéole de la canine
6		Longueur prise entre le processus angulaire et le bord caudal de l'alvéole de la canine
7		Longueur prise entre le bord caudal de l'alvéole de M3 et le bord caudal de l'alvéole de la canine
8		Longueur de la partie du processus alvéolaire des dents jugales P1-M3, mesurée le long des alvéoles
9		Longueur du processus alvéolaire des dents jugales P2-M3, mesurée le long des alvéoles
10		Longueur du processus alvéolaire des molaires, mesurée le long des alvéoles
11		Longueur du processus alvéolaire des prémolaires P1-P4, mesurée le long des alvéoles
12		Longueur du processus alvéolaire des dents jugales P2-P4, mesurée le long des alvéoles
13		Longueur de la carnassière, mesurée au cingulum
13'		Largeur de la carnassière, mesurée au cingulum
14		Longueur de l'alvéole de la carnassière
15		Longueur de M2, mesurée au cingulum
15'		Largeur de M2, mesurée au cingulum
16	Longueur de M3, mesurée au cingulum	
16'	Largeur de M3, mesurée au cingulum	
17		Epaisseur maximale du corps de la mandibule (au-dessous de M1)



18  
19  
20

Hauteur de la branche de la mandibule : coronion – point basal du processus angulaire
Hauteur mandibulaire en arrière de M1, mesurée sur la face linguale et perpendiculairement au bord basal
Hauteur mandibulaire entre P2 et P3, mesurée sur la face linguale et perpendiculairement au bord basal

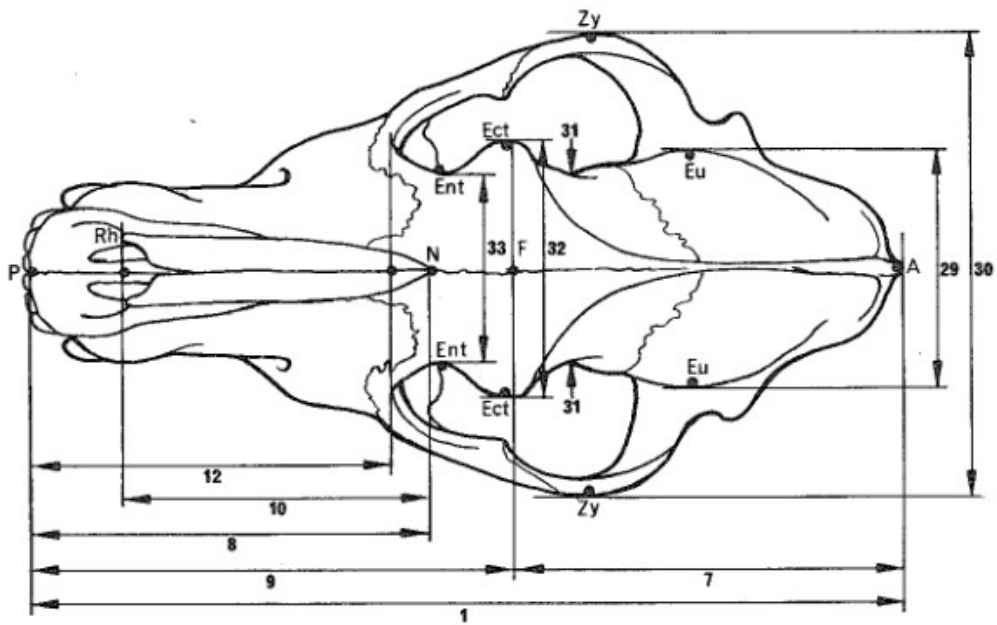


Figure 43 : Marqueurs osseux du crâne d'un canidé en vue dorsale d'après (Von den Driesch, 1976).

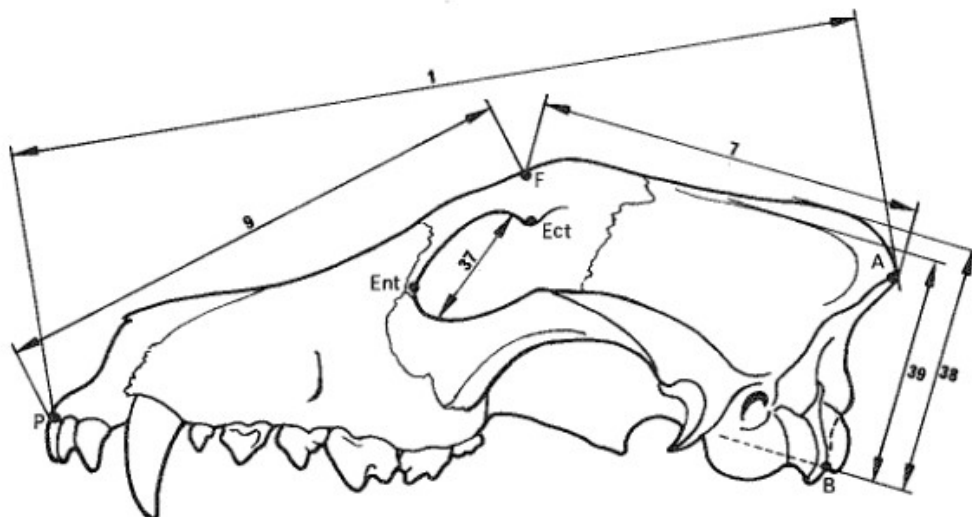


Figure 44 : Marqueurs osseux du crâne d'un canidé en vue latéral gauche d'après (Von den Driesch, 1976).

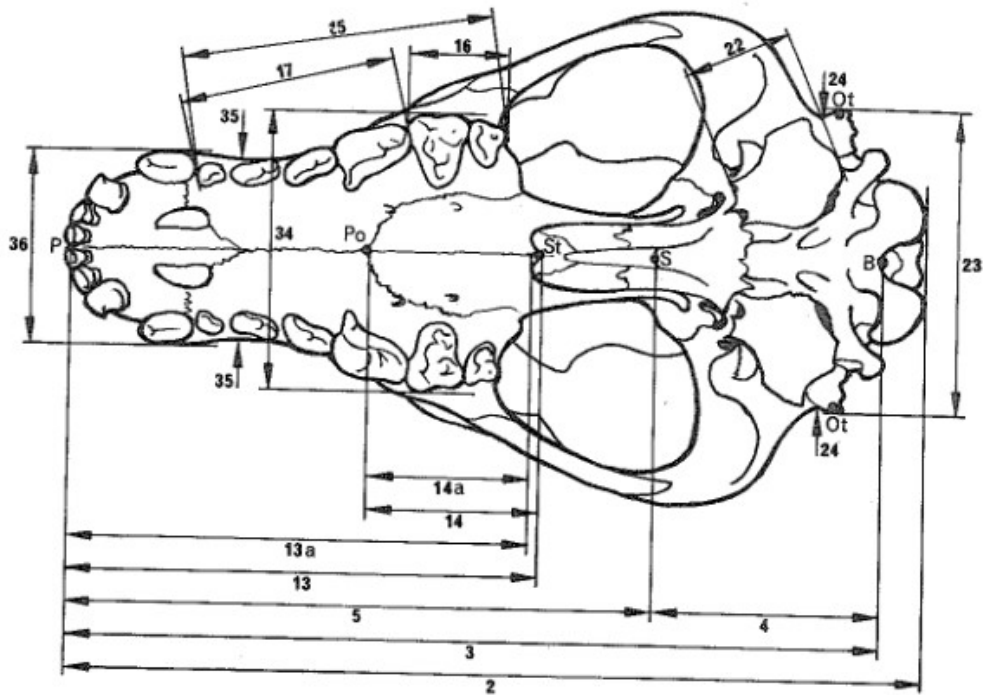


Figure 45 : Marqueurs osseux du crâne d'un canidé en vue ventrale d'après (Von den Driesch, 1976).

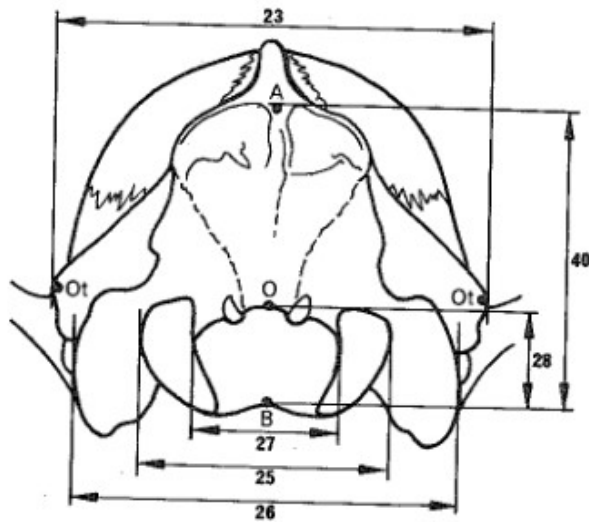


Figure 46 : Marqueurs osseux du crâne d'un canidé en vue dorsale d'après (Von den Driesch, 1976).

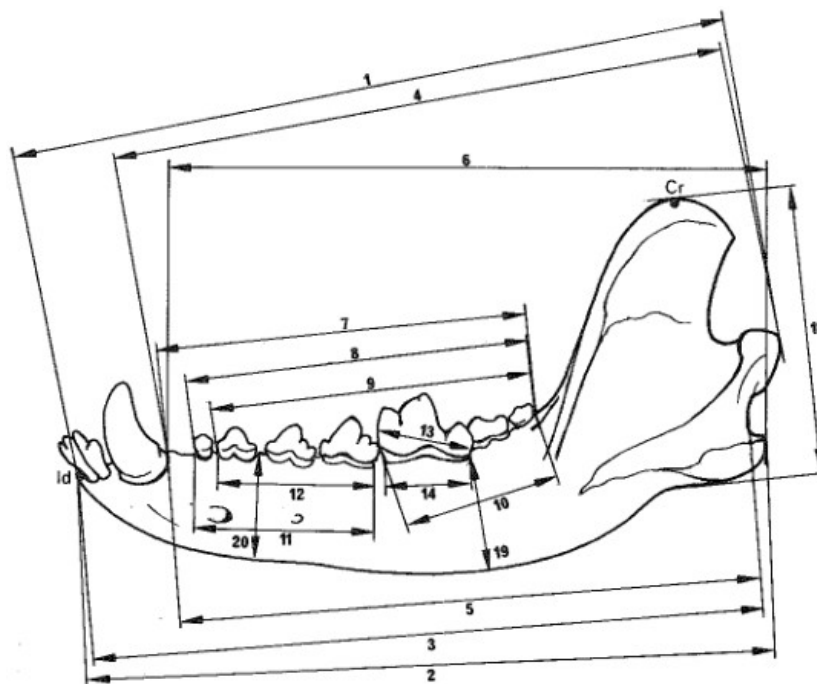


Figure 47 : Marqueurs osseux de l'hémi-mandibule gauche d'un canidé en vue latérale d'après (Von den Driesch, 1976).

Les mesures crâniennes et mandibulaires retenues pour notre étude sont décrites dans les deux prochaines parties. Le choix de ces mesures s'est fait en fonction de la faisabilité des mesures linéaires à partir d'un modèle 3D tout en conservant une répétabilité et une représentativité.

## 2) Choix des mesures sur les crânes

Les mesures crâniennes retenues pour notre étude sont au nombre de douze et sont les suivantes (Tableau VII et Figure 48) :

Tableau VII : Description des mesures crâniennes considérées dans cette étude, d'après les mesures du crâne des canidés définies par (Von den Driesch, 1976).

Mesure	Définition	Marqueur correspondant
Cra1	Longueur totale de la tête : Prosthion - Inion	1
Cra2	Largeur bizygomatique : Zygion - Zygion	30
Cra3	Largeur maximale du neurocrâne : Euryon - Euryon	29
Cra4	Longueur de la face : Nasion - Prosthion	8
Cra5	Largeur minimale entre les orbites : Entorbitale - Entorbitale	33
Cra6	Longueur basale de la tête : Basion - Prosthion	3
Cra7	Longueur du processus alvéolaire du maxillaire portant les dents jugales (mesurée le long des alvéoles sur la face buccale)	15

Cra8	Largeur mastoïdienne maximale : Otion - Otion	23
Cra9	Largeur maximale du palais : mesurée entre les bords vestibulaires des alvéoles de M1	34
Cra10	Largeur mesurée entre les bords vestibulaires des alvéoles des canines	36
Cra11	Largeur maximale à la base des processus jugulaires	26
Cra12	Hauteur du triangle occipital : Basion - Inion	40

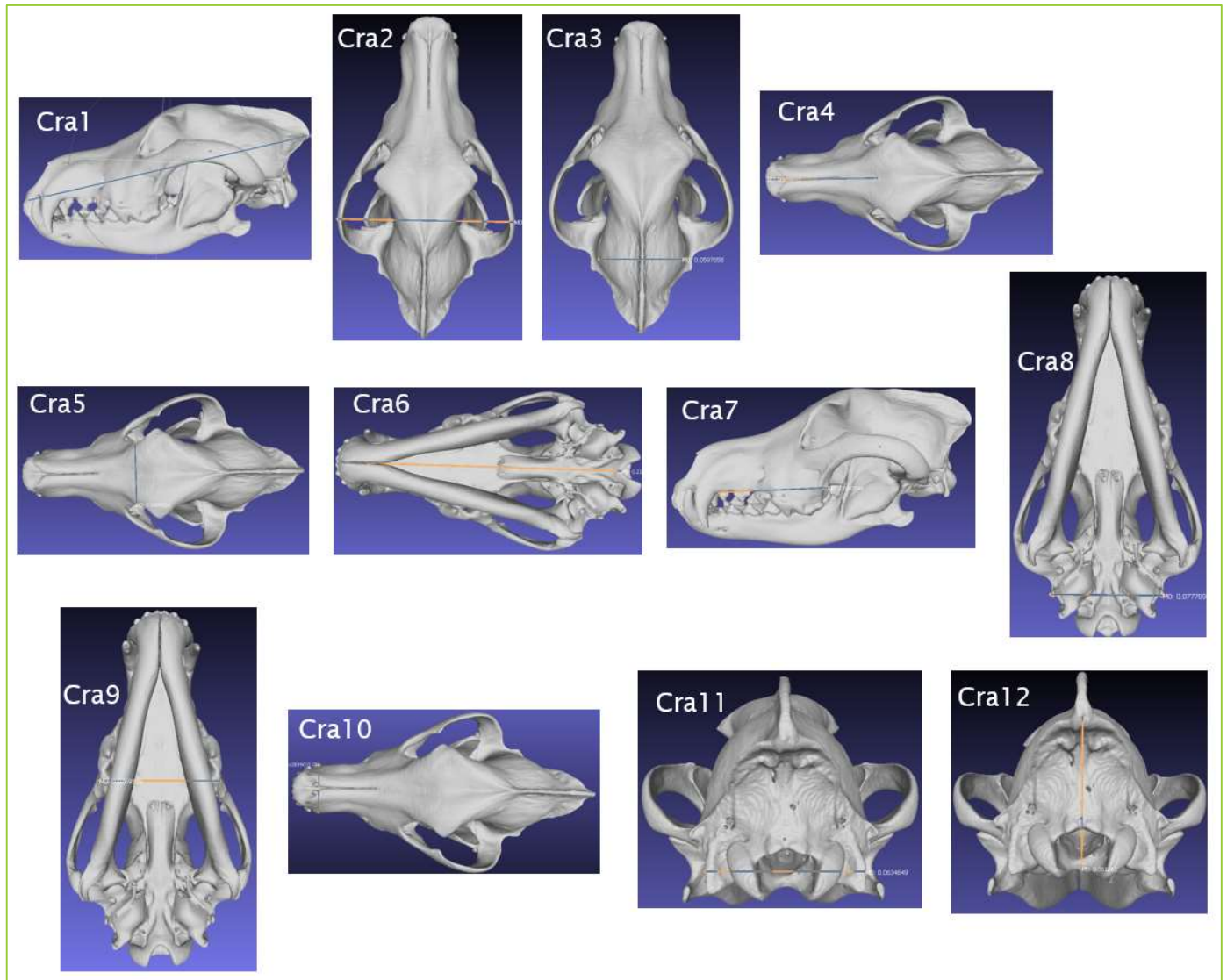


Figure 48 : Mesures crâniennes réalisées sur le modèle 3D d'une tête osseuse de loup à partir du logiciel MeshLab® 2022.02.

### 3) Choix des mesures sur les mandibules

Les mesures mandibulaires retenues pour notre étude sont au nombre de huit et sont les suivantes (Tableau VIII et Figure 49) :

Tableau VIII : Description des mesures mandibulaires considérées dans cette étude, d'après les mesures de la mandibule des canidés définies par (Von den Driesch, 1976).

Mesure	Définition	Marqueur correspondant
Mdb1	Longueur totale de la mandibule : infradental - processus condyalaire	1
Mdb2	Longueur prise entre l'infradental et le processus angulaire	2
Mdb3	Longueur de la partie du processus alvéolaire des dents jugales P1-M3, mesurée le long des alvéoles	8
Mdb4	Hauteur de la branche de la mandibule : coronion - point basal du processus angulaire	18
Mdb5	Hauteur mandibulaire en arrière de M1, mesurée sur la face linguale et perpendiculairement au bord basal	19
Mdb6	Épaisseur maximale du corps de la mandibule (en-dessous de M1)	17
Mdb7	Largeur entre les processus angulaires	/
Mdb8	Longueur de la carnassière, mesurée au cingulum	13

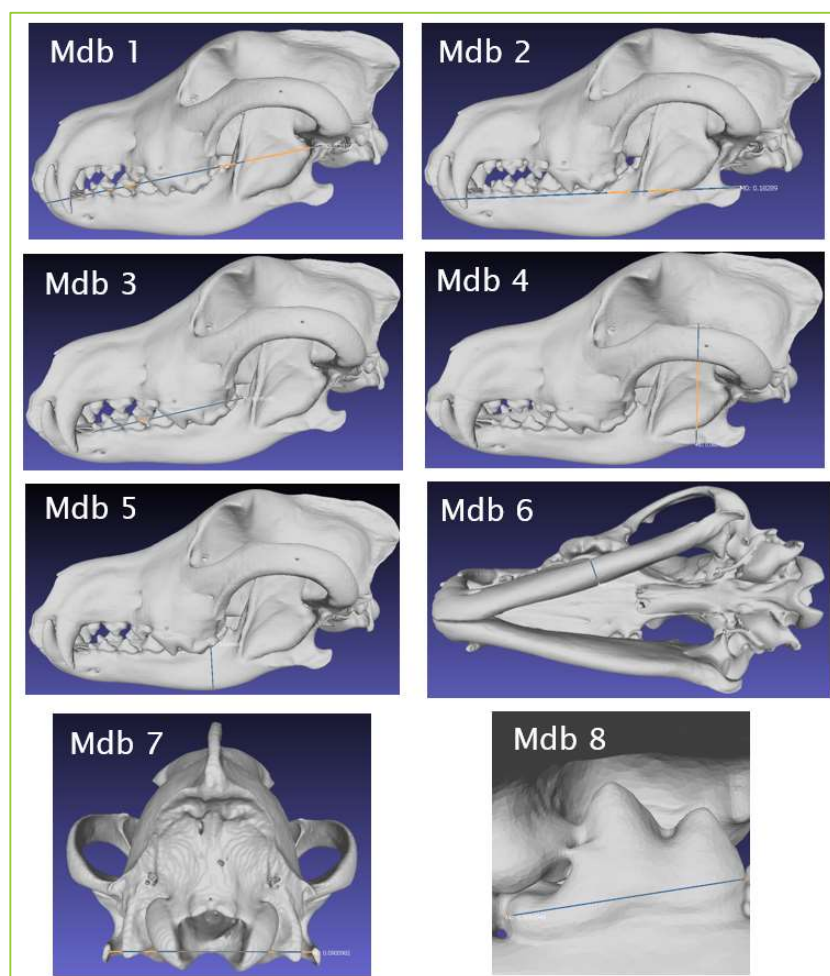


Figure 49 : Mesures mandibulaires réalisées sur le modèle 3D d'une tête osseuse de loup à partir du logiciel MeshLab® 2022.02.



## C. Exploration des données

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec R 4.4.1 et Rstudio 2024.04.2-764.

Les deux analyses, à savoir la myologie et la craniométrie, ont été conduites sur l'ensemble de notre échantillon d'intérêt : 23 femelles et 24 mâles. De ce fait, ceci nous offre des résultats myologiques et craniométriques que nous pourrions mettre en relation.

### 1. Questions scientifiques

Nous souhaitons connaître, grâce aux données craniométriques et myologiques recueillies, s'il existe un dimorphisme sexuel chez le loup gris français, se traduisant par des différences dans la conformation (taille et proportions) du crâne et/ou de la mandibule et/ou des muscles masticateurs entre les mâles et les femelles. Nos analyses s'organiseront donc en deux grands volets : l'analyse des données musculaires, puis l'analyse des données craniométriques. Dans la discussion, nous tenterons de mettre en relation ces résultats.

### 2. Méthodes statistiques

Au vu de la petitesse de notre échantillon et dans le but d'augmenter le pouvoir statistique de nos résultats, l'étude de la musculature de l'appareil masticateur s'effectuera par le regroupement des feuillettes musculaires par complexes musculaires c'est-à-dire DIG, MASS, TEMP et PTE. Ceci aura également pour effet de réduire les biais liés à de possibles erreurs dans la prise de mesures de feuillettes difficiles à disséquer ou de mesures craniométriques difficiles à réaliser.

Pour les deux volets (étude des muscles et étude craniométrique), nous commencerons par l'analyse des données brutes.

Ensuite, concernant la myologie nous étudierons :

- Les données mises à l'échelle (*Variabilité des données mises à l'échelle p.87*) :
  - Pour cela, les données brutes sont divisées par la longueur du crâne :
    - Masse mise à l'échelle :  $\frac{\text{masse}^{1/3}}{\text{longueur du crâne}}$
    - PCSA mise à l'échelle :  $\frac{\text{PCSA}^{0,5}}{\text{longueur du crâne}}$
- Les données dans les proportions des différents muscles élévateurs.

Pour ce qui est de la craniométrie, nous avons séparé les informations liées à la taille de l'os et les informations liées aux proportions au sein de l'os. Pour cela nous avons utilisé la méthode des log-shape ratios (Mosimann, 1970). Ici, nous étudierons :

- La taille des os (*Variabilité de la taille isométrique p.94*) :
  - On considèrera ici la taille isométrique, qui est une moyenne géométrique des mesures linéaires. C'est donc plutôt une appréciation du volume de l'objet.
- Les proportions au sein du crâne et de la mandibule.

Pour ce faire, nous allons utiliser principalement les tests statistiques suivants :

- Test de normalité : Test de Shapiro,
- Test de comparaison de deux moyennes pour des échantillons indépendants :
  - Test de Student ou de Welch : permet de comparer des groupes ayant des variances différentes,
  - Test de Kruskal-Wallis ou ANOVA : permet de comparer plus de deux échantillons indépendants,
- Test de l'effet de plusieurs facteurs sur une variable : MANOVA,
- Analyse en composantes principales (ACP) : Méthode statistique multivariée permettant de prendre toutes les variables originales de tous les individus pour les décomposer et obtenir la variance de l'échantillon en nouvelles variables : les composantes principales. Sur le graphique obtenu, plus les ellipses sont proches, plus la morphologie des individus est similaire.

### III. Résultats

#### A. Myologie

##### 1. Variabilité des données brutes

Suite à nos mesures myologiques, nous avons regroupé les masses et les PCSA brutes de chaque complexe musculaire pour l'ensemble de l'échantillon (Tableau IX).

Tableau IX : Moyennes, écart-types, minimums et maximums des mesures des quatre grands groupes musculaires pour l'échantillon complet.

	Moyenne	Ecart-type	Minimum	Maximum
Masse DIG	23,8	4,5	14,02	32,3
Masse MAS	79,9	15,8	52,7	112,4
Masse TEMP	165,3	33,5	110,5	227,1
Masse PTE	26,6	4,7	17,5	38,1
PCSA DIG	2,0	0,4	1,3	3,3
PCSA MAS	29,2	4,9	17,6	36,7
PCSA TEMP	32,2	5,5	22,5	46,6
PCSA PTE	10,7	2,5	7,3	18,3

Nous avons ensuite classé ces données myologiques brutes en fonction de l'ensemble de l'échantillon, puis des femelles (F) et enfin des mâles (M) (Tableau X).

Tableau X : Moyennes et écart-types des mesures brutes des quatre grands groupes musculaires pour l'échantillon complet, en séparant femelles et mâles.

	Echantillon complet	Femelles	Mâles	Test de Shapiro	Tests	Conclusion
	Moyenne ± écart-type	Moyenne ± écart-type	Moyenne ± écart-type	Loi normale p-value	p-value	
Masse DIG	23,8 ± 4,5	20,7 ± 3,5	26,9 ± 2,9	OUI 0,61	Welch << 0,001	M > F
Masse MAS	79,9 ± 15,8	68,4 ± 9,4	90,9 ± 12,4	OUI 0,35	Welch << 0,001	M > F
Masse TEMP	165,3 ± 33,5	141,3 ± 17,5	188,3 ± 28,8	NON 0,01	K-W << 0,001	M > F
Masse PTE	26,6 ± 4,7	23,1 ± 3,0	29,9 ± 3,6	OUI 0,76	Welch << 0,001	M > F
PCSA DIG	2,0 ± 0,4	1,7 ± 0,2	2,3 ± 0,4	NON 0,002	K-W << 0,001	M > F
PCSA MAS	29,2 ± 4,9	26,8 ± 5,0	31,4 ± 3,7	OUI 0,08	Welch << 0,001	M > F
PCSA TEMP	32,2 ± 5,5	28,6 ± 2,7	35,6 ± 5,3	NON 0,004	K-W << 0,001	M > F
PCSA PTE	10,7 ± 2,5	9,8 ± 1,8	11,6 ± 2,7	NON 0,01	K-W 0,007	M > F

Les masses et PCSAs (proxy de la force musculaire) brutes de tous les muscles masticateurs sont significativement plus élevées chez les mâles que chez les femelles (p-values des tests  $\ll 0,001$ ; Tableau X). Nous mettons donc en évidence un **dimorphisme sexuel significatif pour les données d'architecture musculaire non ramenées à la taille**.

## 2. Variabilité des données mises à l'échelle

Afin de caractériser au mieux nos données, nous avons mis ces dernières à l'échelle pour l'échantillon entier, les femelles (F) et les mâles (M) (Tableau XI).

Tableau XI : Moyennes et écart-types des mesures ramenées à la taille des quatre grands groupes musculaires pour l'échantillon complet, en séparant femelles et mâles.

	Echantillon complet	Femelles	Mâles	Test de Shapiro	Tests	Conclusion
	Moyenne ± écart-type	Moyenne ± écart-type	Moyenne ± écart-type	Loi normale p-value	p-value	
Masse DIG	0,122 ± 0,005	0,121 ± 0,006	0,123 ± 0,005	OUI 0,28	Welch 0,26	Pas de différence
Masse MAS	0,183 ± 0,007	0,181 ± 0,007	0,184 ± 0,007	OUI 0,39	Welch 0,07	Tendance à M>F
Masse TEMP	0,233 ± 0,009	0,230 ± 0,007	0,235 ± 0,011	OUI 0,38	Welch 0,09	Tendance à M>F
Masse PTE	0,127 ± 0,004	0,126 ± 0,005	0,127 ± 0,004	OUI 0,17	Welch 0,28	Pas de différence
PCSA DIG	0,060 ± 0,005	0,058 ± 0,003	0,062 ± 0,005	NON 0,01	K-W 0,03	M > F
PCSA MAS	0,229 ± 0,018	0,228 ± 0,021	0,230 ± 0,014	OUI 0,50	Welch 0,74	Pas de différence
PCSA TEMP	0,241 ± 0,015	0,237 ± 0,010	0,245 ± 0,017	NON 0,04	K-W 0,11	Tendance à M>F
PCSA PTE	0,139 ± 0,013	0,137 ± 0,012	0,139 ± 0,015	OUI 0,17	Welch 0,71	Pas de différence

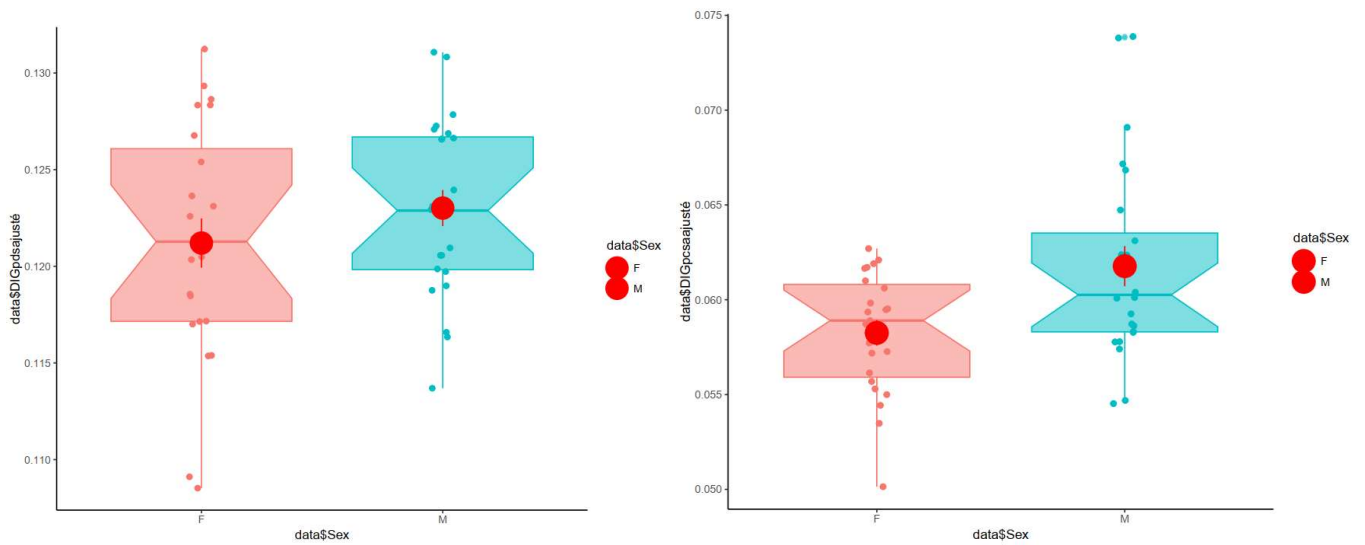


Figure 50 : Box-plots représentant la distribution des **masses** (à gauche) et des **PCSA**s (à droite) du muscle digastrique après avoir mis à l'échelle les données.

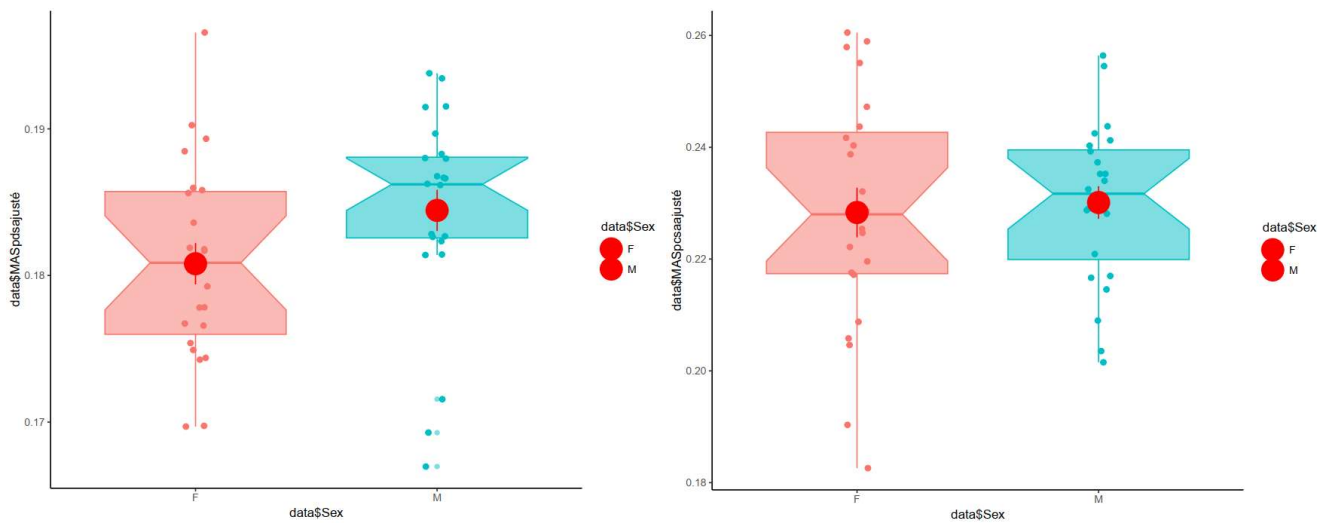


Figure 51 : Box-plots représentant la distribution des **masses** (à gauche) et des **PCSA**s (à droite) du complexe musculaire massétérique après avoir mis à l'échelle les données.



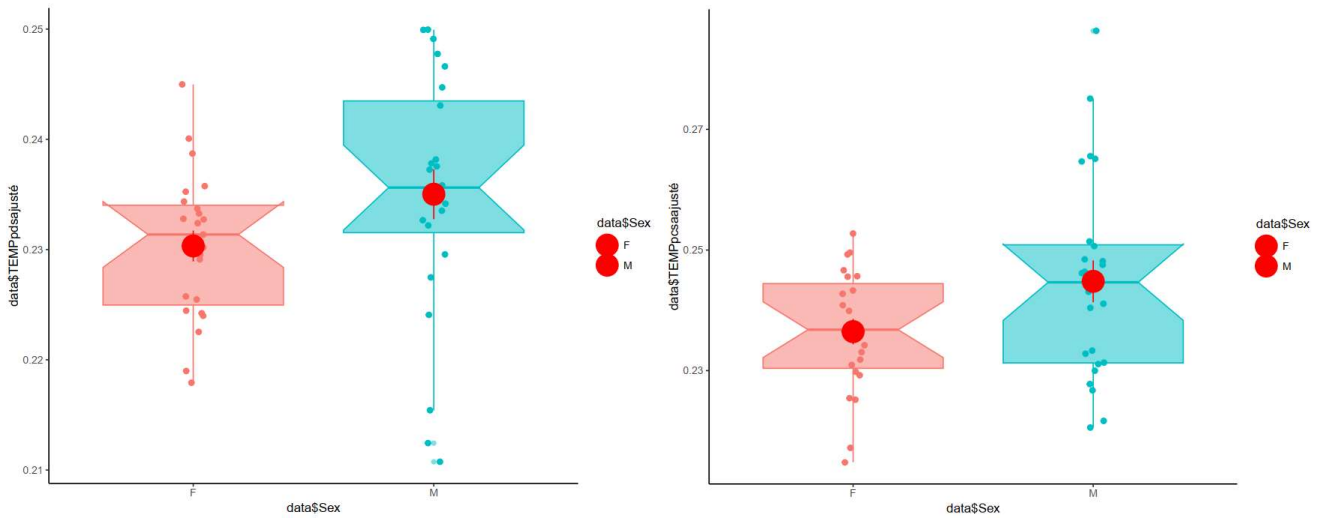


Figure 52 : Box-plots représentant la distribution des **masses** (à gauche) et des **PCSAs** (à droite) du complexe musculaire temporal après avoir mis à l'échelle les données.

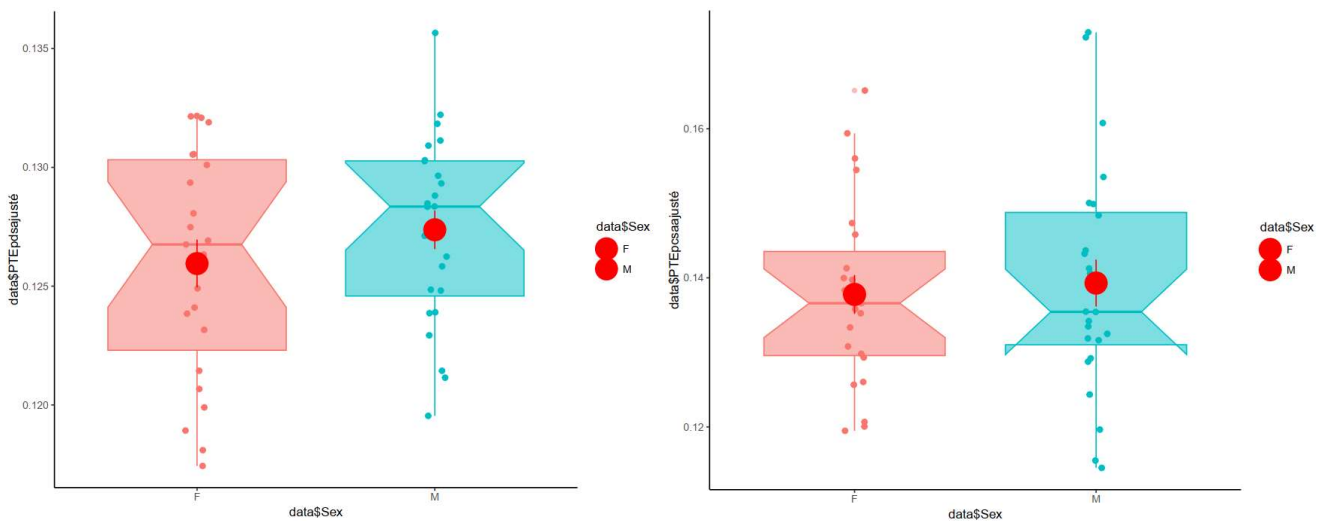


Figure 53 : Box-plots représentant la distribution des **masses** (à gauche) et des **PCSAs** (à droite) du complexe musculaire ptérygoïdien après avoir mis à l'échelle les données.

Une fois les données d'architecture musculaire rapportées à la longueur du crâne, nous ne constatons aucune différence de masse relative à la taille entre les mâles et les femelles (Tableau XI ; Figure 50 – Figure 53). Pour les PCSAs, la seule différence significative concerne le muscle digastrique, plus fort chez les mâles que chez les femelles (Tableau XI ; Figure 50 – Figure 53).

### 3. Variabilité des données dans les proportions des différents muscles élévateurs

Le muscle masticateur le plus lourd (et donc le plus volumineux) chez le loup est le **muscle temporal**, qui représente  $60,8 \pm 1,9\%$  de la masse totale des muscles élévateurs de la mandibule. Ensuite le muscle masséter représente 29,4%. Enfin, le muscle ptérygoïdien ne représente que 9,8% de la masse totale (Tableau XII).

Concernant la **PCSA**, les **muscles temporal et masséter** représentent la même proportion avec respectivement **40,7% et 40,5% de la force totale**. La proxy du muscle ptérygoïdien ne représente que 16,2% de la totalité.

Tableau XII : Moyennes et écart-types des mesures des trois grands groupes musculaires élévateurs de la mandibule pour l'échantillon complet, les mâles et les femelles (en %).

	Echantillon complet	Femelles	Mâles	Test de Shapiro	Tests	Conclusion
	Moyenne $\pm$ écart-type	Moyenne $\pm$ écart-type	Moyenne $\pm$ écart-type	Loi normale <i>p-value</i>	<i>p-value</i>	
Masse MAS	29,4 $\pm 1,7$	29,4 $\pm 1,4$	29,5 $\pm 1,9$	OUI 0,75	Welch 0,83	<b>Pas de différence</b>
Masse TEMP	60,8 $\pm 1,9$	60,7 $\pm 1,4$	60,8 $\pm 2,4$	OUI 0,37	Welch 0,85	<b>Pas de différence</b>
Masse PTE	9,8 $\pm 0,8$	9,9 $\pm 0,7$	9,7 $\pm 0,9$	OUI 0,95	Welch 0,37	<b>Pas de différence</b>
PCSA MAS	40,5 $\pm 3,7$	40,9 $\pm 3,8$	40,0 $\pm 3,7$	OUI 0,46	Welch 0,43	<b>Pas de différence</b>
PCSA TEMP	40,7 $\pm 3,4$	44,1 $\pm 3,1$	45,2 $\pm 3,7$	OUI 0,76	Welch 0,25	<b>Pas de différence</b>
PCSA PTE	16,2 $\pm 2,5$	15,0 $\pm 2,3$	14,7 $\pm 2,7$	OUI 0,12	Welch 0,71	<b>Pas de différence</b>

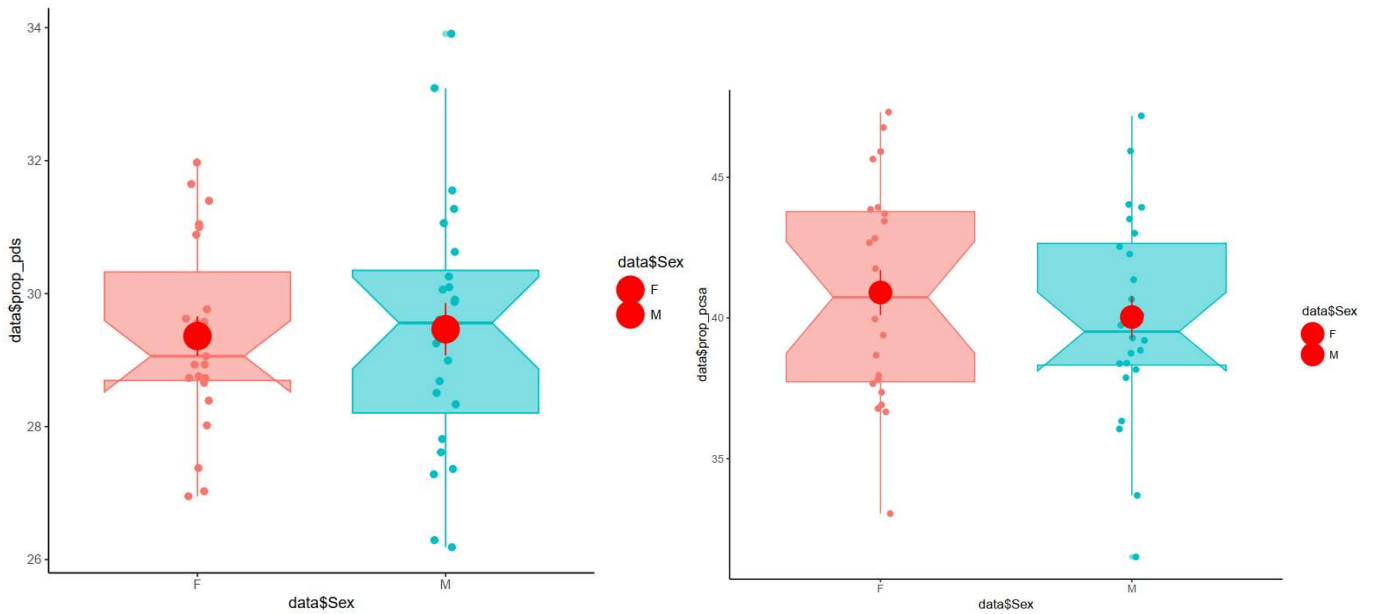


Figure 54 : Box-plots représentant la distribution de la proportions du **complexe musculaire massétérique** au sein des muscles releveurs de la mandibule en termes de **masses** (à gauche) et de **PCSAs** (à droite).

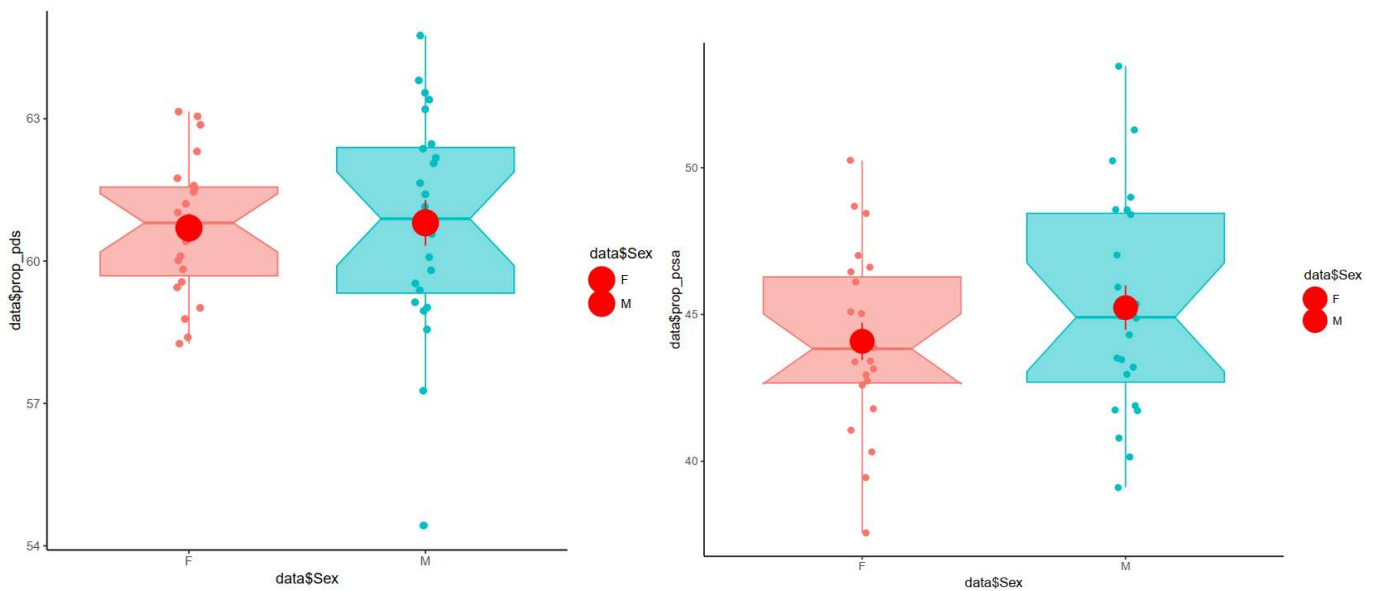


Figure 55 : Box-plots représentant la distribution de la proportions du **complexe musculaire temporal** au sein des muscles releveurs de la mandibule en termes de **masses** (à gauche) et de **PCSAs** (à droite).

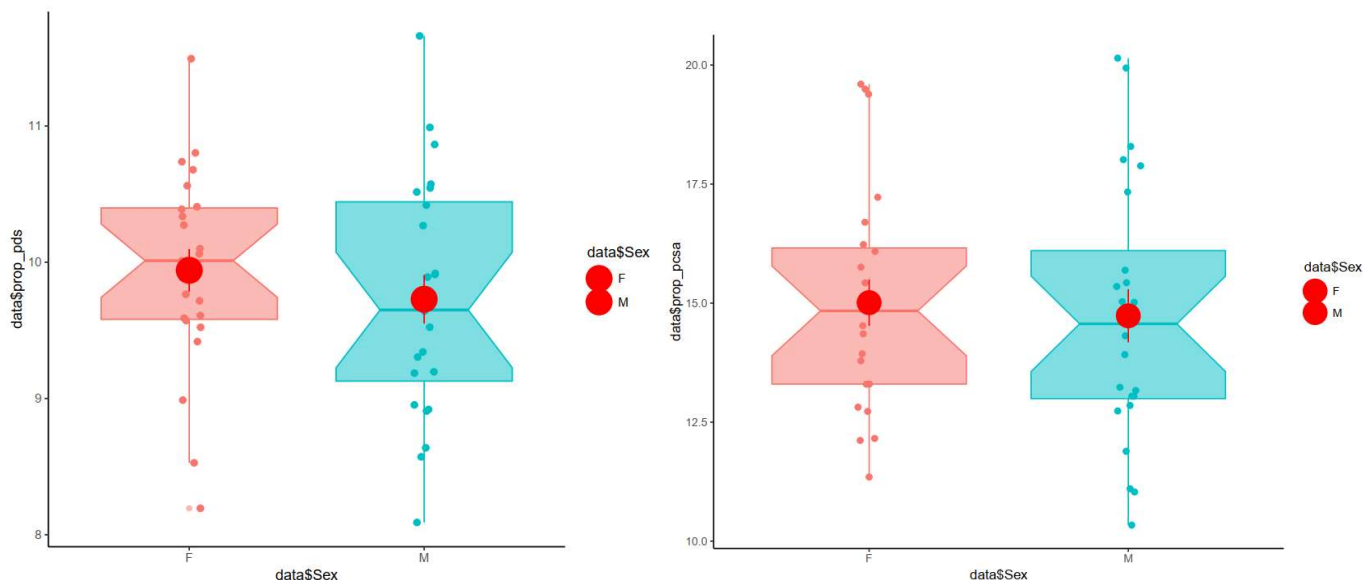


Figure 56 : Box-plots représentant la distribution de la proportions du **complexe musculaire ptérygoïdien** au sein des muscles releveurs de la mandibule en termes de masses (à gauche) et de PCSAs (à droite).

La comparaison des proportions des différents muscles élévateurs de la mandibule ne montre aucune différence significative, que ce soit en termes de masse musculaire ou de PCSA (Tableau XII ; Figure 54 - Figure 56).

## B. Craniométrie

### 1. Variabilité des dimensions brutes

Suite à nos mesures craniométriques, nous avons regroupé les données brutes de l'ensemble de l'échantillon (Tableau XIII).

Tableau XIII : Moyennes, écart-types, minimums et maximums des mesures craniométriques pour l'échantillon complet. Les données sont en centimètres.

	Moyenne	Ecart-type	Minimum	Maximum
Cra1	23,5	1,1	21,0	25,2
Cra2	13,1	0,7	11,5	14,5
Cra3	6,3	0,2	5,8	6,8
Cra4	12,1	0,6	10,8	13,3
Cra5	4,6	0,3	4,1	5,3
Cra6	20,7	0,9	18,4	22,1
Cra7	8,2	0,4	7,5	8,9
Cra8	7,5	0,3	6,9	8,3
Cra9	7,6	0,3	7,0	8,1
Cra10	4,2	0,3	3,8	4,7
Cra11	6,0	0,3	5,5	6,7
Cra12	5,7	0,3	5,1	6,4
Mdb1	17,3	0,9	15,1	19,0

Mdb2	17,3	0,9	15,2	18,8
Mdb3	9,1	0,5	6,5	10,0
Mdb4	6,7	0,4	5,9	7,3
Mdb5	2,8	0,2	2,3	3,2
Mdb6	1,2	0,1	1,0	1,7
Mdb7	8,8	0,6	7,4	9,9
Mdb8	2,8	0,2	2,5	3,1

Nous avons ensuite classé ces données myologiques brutes en fonction de l'ensemble de l'échantillon, puis des femelles (F) et enfin des mâles (M) (Tableau XIV).

*Tableau XIV : Moyennes et écart-types des mesures craniométriques pour l'échantillon complet, en séparant femelles et mâles. Les données sont en centimètres.*

	Echantillon complet	Femelles	Mâles	Test de Shapiro	Tests	Conclusion
	Moyenne ± écart-type	Moyenne ± écart-type	Moyenne ± écart-type	Loi normale <i>p-value</i>	<i>p-value</i>	
Cra1	23,5 ± 1,1	22,6 ± 0,7	24,3 ± 0,6	OUI 0,17	Welch << 0,001	M > F
Cra2	13,1 ± 0,7	12,5 ± 0,4	13,6 ± 0,6	OUI 0,34	Welch << 0,001	M > F
Cra3	6,3 ± 0,2	6,2 ± 0,2	6,5 ± 0,2	OUI 0,23	Welch << 0,001	M > F
Cra4	12,1 ± 0,6	11,7 ± 0,5	12,6 ± 0,5	OUI 0,47	Welch << 0,001	M > F
Cra5	4,6 ± 0,3	4,4 ± 0,3	4,8 ± 0,2	OUI 0,12	Welch << 0,001	M > F
Cra6	20,7 ± 0,9	19,9 ± 0,7	21,4 ± 0,5	OUI 0,28	Welch << 0,001	M > F
Cra7	8,2 ± 0,4	7,9 ± 0,2	8,5 ± 0,3	OUI 0,21	Welch << 0,001	M > F
Cra8	7,5 ± 0,3	7,2 ± 0,2	7,7 ± 0,3	OUI 0,19	Welch << 0,001	M > F
Cra9	7,6 ± 0,3	7,3 ± 0,2	7,8 ± 0,2	NON 0,02	K-W << 0,001	M > F
Cra10	4,2 ± 0,3	3,9 ± 0,1	4,4 ± 0,2	NON 0,004	K-W << 0,001	M > F
Cra11	6,0 ± 0,3	5,8 ± 0,2	6,3 ± 0,2	OUI 0,14	Welch << 0,001	M > F
Cra12	5,7 ± 0,3	5,5 ± 0,2	6,0 ± 0,3	OUI 0,22	Welch << 0,001	M > F
Mdb1	17,3 ± 0,9	16,7 ± 0,6	18,0 ± 0,6	OUI 0,86	Welch << 0,001	M > F
Mdb2	17,3 ± 0,9	16,7 ± 0,6	17,3 ± 0,5	OUI 0,75	Welch << 0,001	M > F
Mdb3	9,1 ± 0,5	8,9 ± 0,2	9,4 ± 0,7	NON << 0,001	K-W << 0,001	M > F
Mdb4	6,7 ± 0,4	6,5 ± 0,3	7,0 ± 0,2	NON << 0,03	K-W << 0,001	M > F
Mdb5	2,8 ± 0,2	2,7 ± 0,2	3,0 ± 0,1	NON << 0,01	K-W << 0,001	M > F



<b>Mdb6</b>	1,2 ± 0,1	1,1 ± 0,1	1,2 ± 0,1	NON << 0,001	K-W << 0,002	M > F
<b>Mdb7</b>	8,8 ± 0,6	8,4 ± 0,4	9,1 ± 0,4	OUI 0,87	Welch << 0,001	M > F
<b>Mdb8</b>	2,8 ± 0,2	2,7 ± 0,1	2,9 ± 0,1	NON << 0,03	K-W << 0,001	M > F

Les valeurs brutes de toutes les mesures craniométriques (crâne et mandibule) sont significativement plus élevées chez les mâles que chez les femelles (p-values des tests ; Tableau XIV). Nous mettons donc en évidence un **dimorphisme sexuel significatif pour les données métriques crânienne et mandibulaire non ramenées à la taille isométrique**.

## 2. Variabilité de la taille isométrique

Afin de caractériser au mieux nos données, nous avons mis ces dernières à la taille isométrique pour comparer la mandibule et le crâne des femelles (F) et des mâles (M) (Tableau XV).

Tableau XV : Comparaison de la taille isométrique du crâne et de la mandibule entre femelles et mâles.

Taille isométrique	Test de Shapiro	Test de Welch	Conclusion
	Loi normale <i>p-value</i>	<i>p-value</i>	
Crâne	OUI 0,11	<< 0,001	M > F
Mandibule	OUI 0,34	<< 0,001	M > F

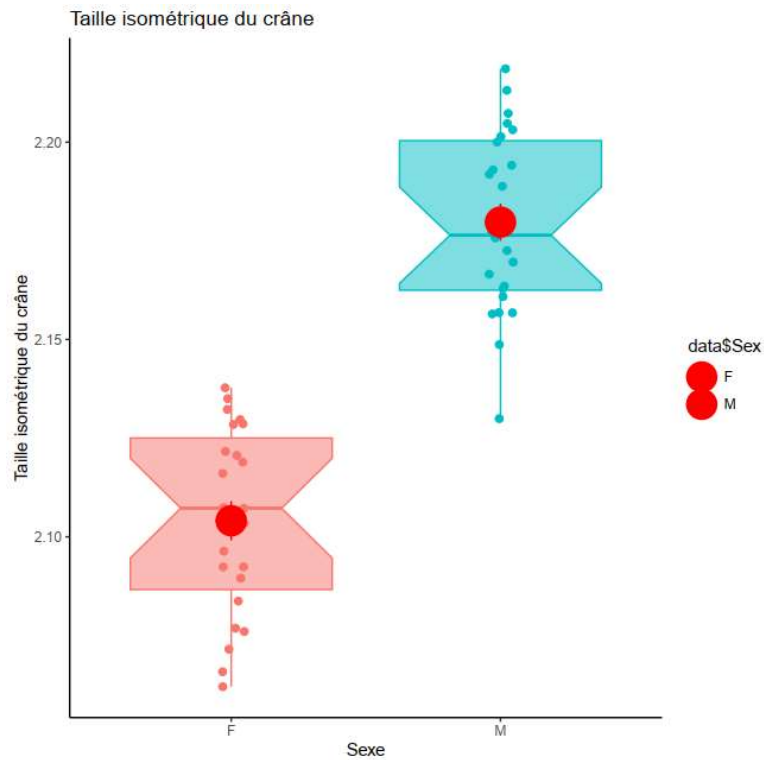


Figure 57 : Distribution des tailles isométriques du crâne chez les loups femelles et les loups mâles.

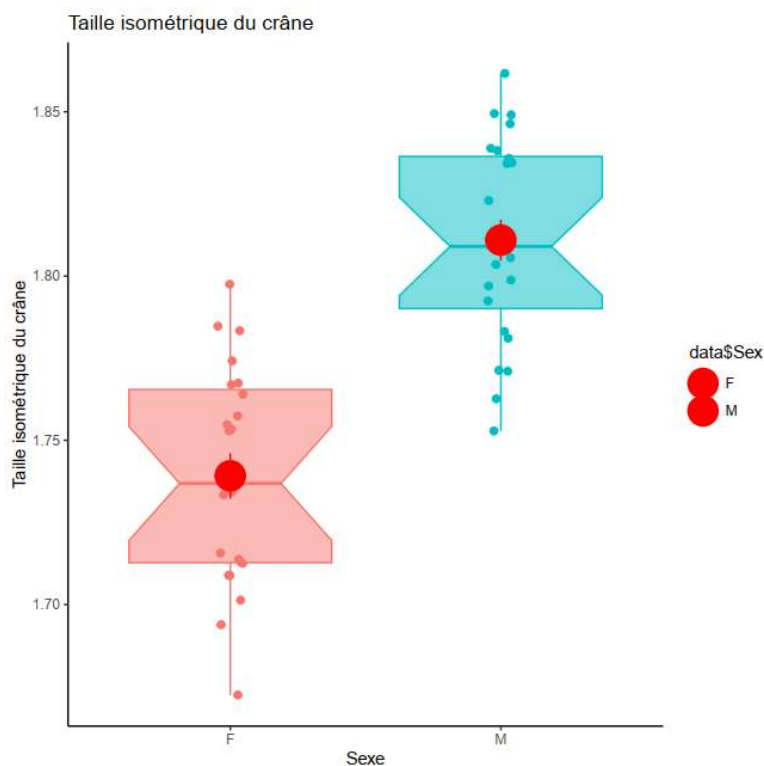


Figure 58 : Distribution des tailles isométriques de la mandibule chez les loups femelles et les loups mâles.

Une fois les **données craniométriques rapportées à la longueur du crâne**, nous notons qu'il existe un **dimorphisme sexuel** et que les **mâles ont des crânes et des mandibules plus volumineux** que les femelles (Tableau XV ; Figure 57-Figure 58).

### 3. Variabilité des proportions

#### a. Crâne

Il existe une **différence dans la conformation du crâne entre les mâles et les femelles** (MANOVA /  $p\text{-value} = 0,002$ ).

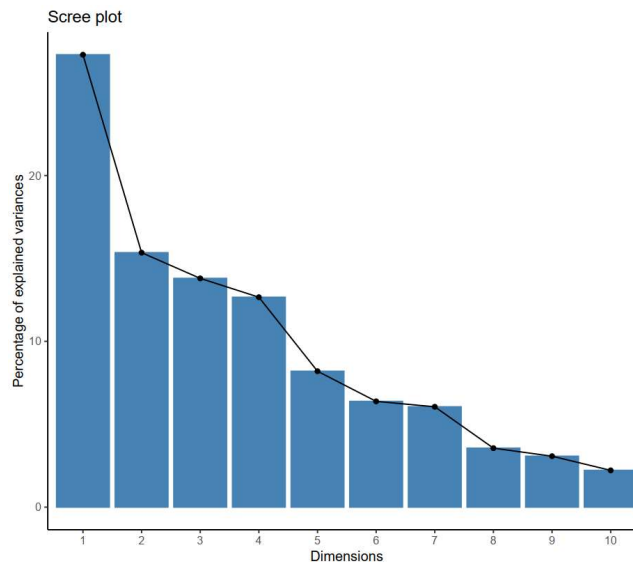


Figure 59 : Diagramme en bâton représentant le pourcentage de variation par les premiers axes de l'ACP.

Afin de visualiser ces différences, c'est-à-dire de comprendre quelles sont les mesures qui contribuent le plus à expliquer les différences mâles-femelles, nous avons réalisé une analyse en composantes principales (ACP) (Figure 59). Cette analyse permet de calculer de nouveaux axes, par composition linéaire des mesures originales, de façon à obtenir des axes (variables) indépendantes et à maximiser la variance sur les premiers axes. Ainsi, cette méthode permet de passer d'un nombre de variables très élevé ; qu'il est difficile de représenter par des graphiques opposant deux variables, à un simple graphique en deux dimensions qui combine les variables originales et maximise la représentation de la variabilité dans l'échantillon.

D'après la figure 60, la deuxième composante principale (PC2) semble expliquer la plus grande partie de la différence de conformations crâniennes entre mâles et femelles ( $p\text{-value} = 0,002$  ; Tableau16-Tableau17). PC2 représente 15,3% de la variance totale dans l'échantillon. PC1 (représentant 27% de la variance) et PC4 (13%) tendent aussi à contribuer à la différence entre les sexes ( $p\text{-value} = 0,11$  ; Tableau XVI - Tableau XVII).

Tableau XVI : Pourcentage de la valeur propre des variances cumulées.

Composante	Contribution à la variance totale
Composante 1	27,3%
Composante 2	15,3%
Composante 3	13,8%
Composante 4	12,7%

Tableau XVII : Comparaison des scores entre femelles et mâles pour les premières composantes principales.

	Composante	<i>p-value</i>	Conclusion
Anova	Composante 1	0,11	Tend à être significatif
	Composante 2	0,002	<b>Hautement significatif</b>
	Composante 3	0,96	Non significatif
	Composante 4	0,11	Tend à être significatif

Contribution des variables à l'Axe 2

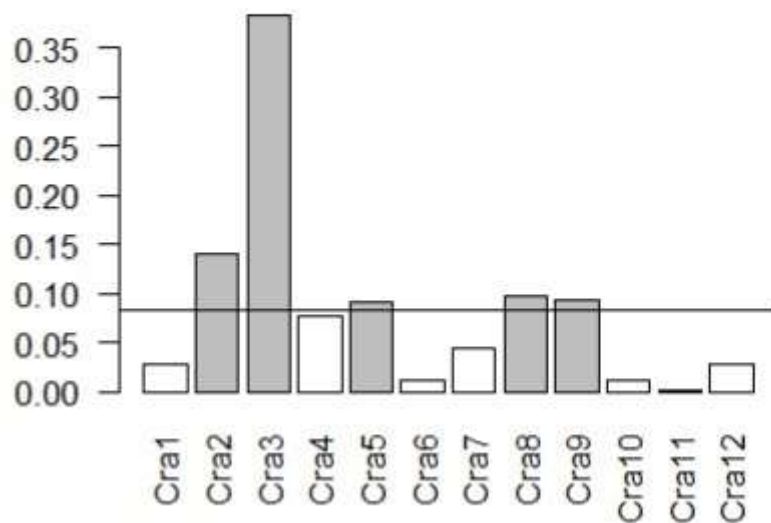


Figure 60 : Bar plot de la contribution des variables à la composante 2.

Les variables qui contribuent le plus à la composante 2 sont : Cra2, Cra3, Cra5, Cra8 et Cra9 (Figure 60). Ces dernières contribuent positivement à PC2 et sont liées à la largeur du crâne en partie caudale (neurocrâne) (Tableau VII).

Nous souhaitons ensuite savoir quelle(s) variable(s), parmi ces cinq en rapport avec la largeur du crâne, contribue(nt) le plus à la variabilité des proportions du crâne chez le loup gris français (Tableau XVIII).

Tableau XVIII : Comparaison de proportions crâniennes (données issues du calcul des log-shape ratios) entre femelles et mâles.

	Femelles	Mâles	Test de Student	Conclusion
	Moyenne		p-value	
Cra2	0,42	0,43	0,62	Pas de différence
Cra3	-0,28	-0,31	$\ll 0,001$	<b>M&lt;F</b>
Cra5	-0,62	-0,61	0,69	Pas de différence
Cra8	-0,13	-0,14	0,22	Pas de différence
Cra9	-0,12	-0,13	0,17	Pas de différence

La largeur relative du neurocrâne s'avère plus petite chez les mâles que chez les femelles (Variable Cra3, Tableau XVIII).

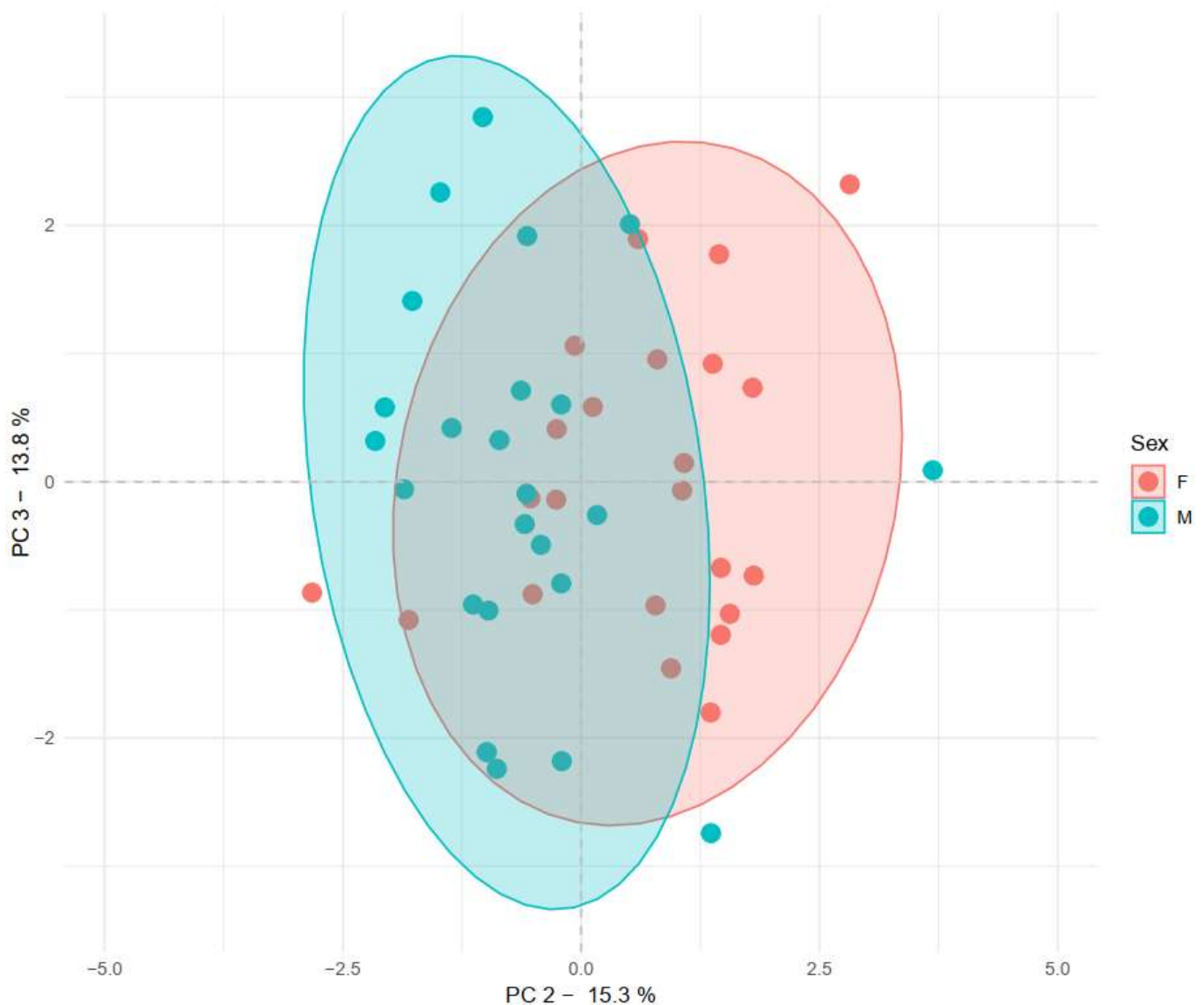


Figure 61 : Analyse en composantes principales montrant la variabilité dans les proportions crâniennes au sein de l'échantillon suivant PC2 et PC3. Les ellipses de confiance contiennent 95% des mâles (en bleu) et des femelles (en rose).



Le plan factoriel représentant PC2 par PC3 montre que les ellipses de confiance groupant 95% des mâles et des femelles se chevauchent fortement mais tendent à se séparer suivant l'axe 2. L'ellipse des mâles se situe davantage dans la portion négative de la composante 2 contrairement aux femelles (Figure 61). Ceci semble cohérent avec le fait que la variable Cra3 (largeur du neurocrâne expliquant environ 40% de la composante 2 ; Figure 60) est relativement plus faible chez les mâles que chez les femelles (Tableau XVIII). **La largeur relative du neurocrâne s'avère significativement plus petite chez les mâles** que chez les femelles

## b. Mandibule

La conformation de la mandibule ne montre aucune différence significative entre les deux sexes (MANOVA ; *p-value* = 0,61). Il n'est donc pas utile de décrire plus en détail l'ACP (des ACP préliminaires ont révélé qu'il n'y avait pas de point extrême qui pourrait révéler une erreur dans les données et fausser le résultat).

## C.Synthèse des résultats

### Myologie :

L'analyse des données brutes montre l'existence d'un dimorphisme sexuel dans l'architecture musculaire (masse et PCSA) de tous les muscles masticateurs. Les mâles ont des muscles plus volumineux et produisant plus de force que les femelles.

Néanmoins, une fois les données normalisées par la taille, les différences s'estompent, suggérant que le dimorphisme est principalement un dimorphisme de taille. Toutefois, l'analyse des données mises à l'échelle, a tout de même permis de mettre en évidence que les mâles auraient tendance à avoir des muscles temporaux et muscles masséters relativement plus volumineux que les femelles. De plus, le muscle digastrique est plus puissant chez le mâle et le muscle temporal ; de loin le muscle le plus développé dans cette espèce, aurait également tendance à être plus puissant chez les mâles également. Ceci suggère *in fine* une plus grande puissance masticatrice chez les mâles, pour des morsures à des grands angles d'ouverture/de capture.

Enfin, la variabilité des proportions ne met pas en évidence de différence de conformation de la mandibule entre les deux sexes.

### Craniométrie :

L'analyse des données brutes montre l'existence d'un dimorphisme sexuel dans les architectures crânienne et mandibulaire avec des mâles dont la taille est plus grande que chez les femelles.

Il en est de même lorsque nous rapportons ces données à la taille isométrique.

Dans un seul cas les proportions morphométriques entre mâles et femelles sont différentes : seule la largeur du neurocrâne met en évidence un dimorphisme sexuel avec une largeur de neurocrâne plus petite chez les mâles que chez les femelles. Etant donné les mesures et les zones d'insertions musculaires sur ce neurocrâne, ceci met en évidence le rôle des muscles temporaux. Effectivement, ces derniers sont plus volumineux chez les mâles que chez les femelles. Ainsi, avec une largeur de neurocrâne plus petite, le volume disponible pour accueillir ces derniers est plus importantes.

Enfin, une fois dans les proportions morphométriques, nous ne constatons pas de dimorphisme sexuel en lien avec la mandibule.

## IV. Discussion

---

### A. Discussion autour de la myologie, la craniométrie et le dimorphisme sexuel au sein de cette étude

Les résultats de cette thèse révèlent :

- L'existence d'un dimorphisme sexuel chez le loup gris français.
- Ce dimorphisme se manifeste par une différence de :
  - Taille absolue qui concerne à la fois les muscles masticateurs et la tête osseuse :
    - Les loups mâles ont des muscles masticateurs plus volumineux et dont la force intrinsèque est également plus importante que chez les louves, en particulier le muscle temporal.
    - Les mâles ont également une tête osseuse (crâne et mandibule) de plus grande dimension que les femelles.
  - Conformation qui ne concerne que le crâne (pas la mandibule)
    - Neurocrânes des mâles de taille moindre que celui des femelles.
- Il n'y a pas de différence dans la proportion des différents muscles masticateurs élévateurs de la mandibule entre mâles et femelles

En définitive, toutes ces données recueillies offrent un premier référentiel sur la myologie de l'appareil masticateur et la craniométrie chez le loup gris français, inexistante jusqu'à maintenant. Elles permettent également une meilleure connaissance de ce grand prédateur.

Maintenant, nous pouvons mettre en relation les résultats myologiques et craniométriques obtenus.

L'endocrâne de taille réduite chez les loups mâles peut s'expliquer par l'insertion de muscles temporaux de plus grande taille chez ce sexe (Tableau V).

Pour ce qui est du dimorphisme propre à la taille absolue, celui-ci peut être corrélé par le dimorphisme de masse et de taille corporelles déjà établi antérieurement (Belhaoues, 2018; Martinez, 2023).

Néanmoins, certains résultats pourraient être améliorés.

Plus précisément, pour la variabilité des données myologiques mises à l'échelle, nous avons dû diviser la masse et la PCSA par la longueur du crâne car c'était la seule donnée que nous avons en commun pour toutes les têtes. Néanmoins, il aurait été plus pertinent de diviser la masse et la PCSA par la masse corporelle si nous avions eu accès à cette information.

Ensuite, avec notre taille d'échantillon assez restreinte, nous ne constatons pas de dimorphisme sexuel lié à la mandibule au cours de cette étude préliminaire. Nous aurions espéré au moins une variation de hauteur de cette dernière. Cependant, comme la population étudiée est assez homogène, il est peu probable que nous obtenions des résultats très différents en traitant l'ensemble des individus du corpus, mais cela reste à tester. De plus, il faut retenir que la craniométrie avec la prise de mesures linéaires permet une appréciation quantitative de la forme de la tête osseuse mais cette

appréciation est approximative. Effectivement, lors de mesures linéaires la géométrie des ossements n'est pas ou peu prise en compte. Des mesures par morphométrie géométriques 3D, quant à elles, semblent encourageantes pour de futures études craniométriques chez le loup gris français, notamment pour la mandibule, car elle intégrerait la géométrie des os.

## B. Comparaison avec les études précédentes sur l'appareil masticateur et le dimorphisme sexuel chez d'autres canidés

Dans notre étude nous avons réussi à mettre en évidence le dimorphisme sexuel chez le loup gris français à partir de la forme du crâne (mais pas de la mandibule).

Chez le chien, un dimorphisme sexuel de taille est documenté au sein des races (Frynta *et al.*, 2012) ; mais il est difficile à traiter si nous considérons l'espèce dans son ensemble, en mélangeant les races (Brassard et Callou 2020).

Chez le chien, bien que la variation de la conformation de la tête osseuse soit très importante, les os et les muscles masticateurs forment un système hautement intégré (Brassard, Merlin, Monchâtre-Leroy, *et al.*, 2020; Guintard, Brassard and Herrel, 2020). En effet, il existe de fortes covariations entre la forme de la mandibule et les muscles (Brassard, Merlin, Guintard, Monchâtre-Leroy, Barrat, Bausmayer, *et al.*, 2020; Brassard, Merlin, Guintard, Monchâtre-Leroy, Barrat, Callou, *et al.*, 2020; Brassard, Merlin, Monchâtre-Leroy, *et al.*, 2020). En particulier, ces études montrent que la forme du neurocrâne est liée au volume occupé par les muscles temporaux. Ces covariations décrites chez les chiens permettent d'expliquer les observations que nous avons faites dans cette thèse : les mâles ont des temporaux plus volumineux ce qui s'accompagne d'un volume réduit du neurocrâne, pour une même largeur des arcades zygomatiques. Cette conformation laisse davantage de place pour les muscles temporaux, plus volumineux. Dans le futur, nos données de myologie et de craniométrie pourraient être mises en relation directement dans la même étude statistique (two blocks partial least square analysis) pour explorer les covariations entre les deux ensembles de données chez le loup. Nous pourrions alors comparer la force de ces relations entre le chien et le loup, ou avec d'autres canidés sauvages.

Il semblerait que, comme le loup gris français, les renards roux présentent un dimorphisme sexuel de taille pour le crâne mais pas pour la mandibule (Brassard *et al.*, 2021). Il avait été émis que, de ce fait, le dimorphisme sexuel semblait davantage être lié à d'autres fonctions (sensorielles et accueil de l'encéphale notamment) plutôt qu'au régime alimentaire bien ; qu'il existe des différences à ce niveau entre les sexes (Forbes-Harper *et al.*, 2017). Chez le loup, il est vrai que nous avons mis plus en avant l'hypothèse alimentaire pour l'origine de ce dimorphisme, notamment de par le développement des muscles temporaux chez les mâles. Ainsi, si nous faisons le parallèle entre nos résultats et les études sur les renards, nous pouvons hypothétiquement supposer que :

- Les mâles ont un neurocrâne plus petit pour accueillir de volumineux temporaux et donc mieux casser les carcasses (force importante à des angles restreints d'ouverture de mâchoires),
- Les femelles ont un neurocrâne plus volumineux pour accueillir des organes sensoriels et un encéphale plus développés et ne mangent que des morceaux nécessitant moins de force musculaire à des angles restreints d'ouverture de mâchoires.

Des études sur la covariation entre les muscles masticateurs et le neurocrâne n'ont jamais été réalisées à ce jour chez le loup et pourraient être très pertinentes pour lever ces hypothèses. D'autres mesures craniométriques plus spécifiques de la face pourront, peut-être, dans un avenir proche, mettre en évidence l'importance des fonctions sensorielles et d'accueil de l'encéphale chez le loup.

## C. Limites de l'étude

### 1. Scanner

L'acquisition d'images par tomodensitométrie bien que très protocolaire, a rencontré quelques obstacles. Nous nous sommes aperçus, en nous attardant sur les données musculaires et craniométriques d'un même individu, qu'il y avait une incohérence. Les données musculaires correspondaient davantage à celle d'un individu juvénile tandis que les données craniométriques correspondaient à celle d'un loup adulte. Les données myologiques étant forcément les bonnes, c'est donc l'acquisition scanner qui a été remise en question.

Il s'est finalement avéré qu'au cours de certaines sessions scanner, des numéros de têtes ont été échangés au moment de leur enregistrement sur le logiciel d'imagerie.

Afin de réparer ces erreurs, qui mettaient en péril toute la partie craniométrique, nous avons donc repris toutes les listes de têtes que nous avons passées au scanner pour chaque séance et que nous avons, fort heureusement, conservées dans nos archives. Nous avons ensuite comparé les individus d'une même session entre eux à partir des photos prises avant la dissection (si ces derniers avaient déjà été disséqués) ou à partir des têtes (si cette dernière n'avait pas encore été disséquée) tout en se basant sur les images de tomodensitométrie.

Grâce à ce travail de comparaison et surtout à la traçabilité assurée à la fois par les étiquettes, les listes de crânes par sessions scanner et les photos avant dissection, nous sommes parvenus à rétablir l'exactitude des données musculaires et craniométriques appartenant à un même individu et ce, pour chacune des 146 têtes de loups fournies par l'OFB.

Cette épreuve a donc de nouveau mis en lumière l'importance de la traçabilité sur le long terme.



## 2. Dissections et myologie de l'appareil masticateur

Initialement, l'objectif était de disséquer un maximum de têtes afin d'avoir un grand jeu de données musculaires. Nous avons donc commencé les dissections sans accorder d'importance au sexe (parfois inconnu) ni à l'âge approximatif de l'individu. De plus, certaines têtes étaient très détériorées ce qui ne permettait pas d'obtenir la globalité et l'intégrité des muscles masticateurs d'une même tête. Dans certains cas, les muscles étaient inexploitable (tirs dans la tête, choc frontal ou tête osseuse uniquement).

Tous ces facteurs, mais aussi le critère de ne travailler que sur des individus adultes, ont contribué à la réduction de notre échantillon à seulement 23 femelles et 24 mâles. De plus, nous avons constaté que notre idéalisme à vouloir disséquer tous les individus serait finalement difficile à mener à bien. Les dissections se faisait en parallèle des acquisitions d'images par tomodensitométrie et des cuissons/nettoyage des têtes osseuses. Or, ces trois tâches nécessitent séparément un temps considérable. Nous avons donc fait notre maximum, dans le temps imparti, tout en s'adaptant au mieux à nos horaires de cours. Ceci étant, il pouvait y avoir de longues périodes sans la possibilité de disséquer. L'acquisition des gestes ou la reprise de l'habitude de ces derniers à chaque nouvelle séance ralentissait également quelque peu notre avancée.

Néanmoins, les vidéos du protocole de dissection, que nous avons pu enregistrer pour s'y référer au besoin, ont fortement contribué à la mémorisation de ce protocole et donc à sa maîtrise et à son harmonisation sur le long terme.

## 3. Cuisson et nettoyage des têtes osseuses

Cette préparation des têtes de loups en vue d'obtenir des têtes osseuses a occasionnellement été ardue. En réalité, la cuisson nécessite d'être patient et disponible. C'est une cuisson de plusieurs heures mais il faut régulièrement ajouter de l'eau et estimer l'état d'avancement afin de ne pas fragiliser les têtes osseuses par surcuisson. Tout cela en gérant des tailles de têtes et des âges de spécimens différents, ce qui implique des temps de cuisson différents également.

Il y aura eu au cours de cette étude quelques défaillances avec certaines têtes osseuses devenues cassantes par surcuisson. Ceci aura notamment concerné :

- La tête d'un loup juvénile,
- La tête d'un individu adulte,
- La tête osseuse d'un spécimen, retrouvée telle quelle mais incomplètement propre (certains tissus mous encore fixés aux os).

Le nettoyage des têtes osseuses après leur cuisson a lui aussi été un travail de longue haleine. Il aurait peut-être pu être amélioré par un nettoyage à l'eau tiède. Ceci aurait permis, en plus de l'utilisation de produit vaisselle, de retirer plus aisément l'adipocire issue de la cuisson des têtes, de garantir un séchage plus optimal et de raccourcir le temps de nettoyage des casseroles en fin de session.

## 4. Craniométrie sur modèles 3D

De manière à obtenir un échantillon représentatif et répétable, il a été décidé de ne travailler que sur des individus adultes afin de pallier l'allométrie de croissance. Cette décision de réduire l'échantillon sur ce critère avait été prise suite à l'obtention de résultats craniométriques peu exploitables car biaisés par des résultats d'individus trop jeunes et donc de conformation relativement différente des adultes.

S'ajoute à cela que nous avons également retirés les spécimens dont les crânes ou mandibules venaient à être abîmés ou cassés.

Enfin, la prise de mesures craniométriques sur modèle 3D semble, pour certaines, moins aisée que sur tête osseuse au pied à coulisse. Je pense notamment à la mesure Mdb6. L'estimation de la largeur la plus importante du corps de la mandibule sous M1 qui, avec un pied à coulisse, peut se faire simplement en longeant la mandibule. Or pour les modèles 3D, cette mesure ne peut se faire uniquement en posant nos deux points de part et d'autre de l'hémi-mandibule. Régulièrement en voulant vérifier la justesse de la mesure, nous nous sommes aperçus que les deux points n'étaient pas correctement alignés faussant ainsi le résultat obtenu en augmentant ou réduisant la valeur réelle.

### D. Perspectives pour les futures recherches

Cette thèse a permis d'établir une première base de données musculaires et craniométriques chez le loup gris français. Nos résultats contribuent à une meilleure compréhension de ce grand prédateur et ouvre le lancement de nouveaux projets scientifiques.

Afin de poursuivre les améliorations, il serait approprié de traiter l'ensemble des individus du corpus (146 loups) pour confirmer ou infirmer les résultats de cette étude préliminaire basée sur seulement 23 femelles et 24 mâles adultes. Ceci permettrait d'obtenir des critères plus précis et d'approfondir certaines hypothèses encore en suspens telles que la réelle implication de la forme de la mandibule dans le dimorphisme sexuel du loup gris français.

Néanmoins, des expérimentations se portent déjà actuellement sur l'étude 3D de l'endocrâne (par Madame Margot MICHAUD) et des têtes osseuses, ainsi que sur l'estimation préliminaire de la force de morsure de *Canis lupus italicus* (par Madame Colline BRASSARD). La force de morsure est, pour l'instant et sur un petit échantillon de 13 loups, estimée à environ 1709 Newton.

Cette étude préliminaire soulève de nombreuses pistes de réflexion pour des études futures comme :

- L'étude de l'allométrie de croissance ;
- L'étude de la covariation entre les données musculaires, la force de morsure et la forme de la tête osseuse ;
- L'étude de la forme extérieure crâne et de l'endocrâne ;

- La comparaison avec d'autres canidés sauvages, de chiens ferraux (dingo), errants ou de compagnie ;
  - A ce jour, pas d'études comparant la myologie de l'appareil masticateur avec d'autres canidés mais il existe des études comparant la craniométrie (Brassard, 2020a, 2024c).
- La comparaison entre loups sauvages et loups en captivité dans le but de mettre en évidence des marqueurs de captivité ;
- L'étude de l'impact des contraintes environnementales et anthropiques sur les adaptations morpho-fonctionnelles des loups gris entre les différentes régions terrestres ;
- L'utilisation pratique sur le terrain, notamment pour différencier les loups gris français mâles des femelles ; et peut être prochainement pour différencier un loup d'un hybride ou d'un chien.

# Conclusion

---

Nous avons exploré dans cette thèse le dimorphisme sexuel au sein de l'appareil masticateur de loups gris adulte provenant du quart Sud-Est de la France, par une étude myologique d'une part, et une étude craniométrique d'autre part.

Concernant la myologie, les dix feuilletts musculaires constituant les différents muscles masticateurs ont été disséqués puis étudiés en se basant sur leur masse, leur taille, la longueur des fibres musculaires qui les constituent et leur PCSA.

Pour ce qui est de la craniométrie, suite à une acquisition par tomodensitométrie puis reconstruction 3D, nous avons pu analyser les données craniométriques grâce à la prise de mesures linéaires sur les modèles 3D des têtes osseuses.

Il résulte donc de cette étude qu'il existe un dimorphisme sexuel de taille chez le loup gris français caractérisé par des mâles ayant des crânes et des muscles masticateurs plus volumineux, en particulier les muscles temporaux puis les muscles masséters, mais également une force musculaire plus importante que chez les femelles. Il a également été mis en évidence une différence dans la forme du crâne entre les deux sexes, avec un endocrâne plus petit chez les mâles que chez les femelles. Néanmoins, nous ne constatons pas de dimorphisme sexuel au niveau de la morphologie de la mandibule.

Grâce à l'acquisition de ces données, nous avons constitué une première base de données musculaires et craniométriques chez le loup gris français, qui servira dans le futur à la réalisation de nombreux projets de recherche, dans des disciplines variées (aussi bien en anatomie, que biologie de l'évolution ou archéozoologie). Ce travail a déjà permis d'initier l'étude de l'endocrâne à partir des reconstruction 3D et une première estimation de la force de morsure du loups gris français.

A terme, cette étude préliminaire pourrait également ouvrir la voie vers des recherches comparatives chez d'autres canidés sauvages (dingo, renard roux) ou domestiques voire chez les autres populations de loups gris elle-même, tel que les loups en captivité ou situé dans d'autres zones géographiques (par exemple les populations lupines Nord-Américaines). L'étude de la force de morsure sur un échantillon plus fourni ainsi que l'étude de l'allométrie de croissance pourrait également constituées une belle avancée dans la recherche et la compréhension de ce grand prédateur.

# Bibliographie

---

- Anceau, C., Bergeon, J.-P. and Tardy, X. (2015) 'La prédation du loup sur les ongulés sauvages : impact directs et indirects', *Faune sauvage*, (306), p. 16. Available at: [https://www.loupfrance.fr/wp-content/uploads/FS\\_306\\_predation\\_loup\\_sur\\_ongules\\_sauvages-1.pdf](https://www.loupfrance.fr/wp-content/uploads/FS_306_predation_loup_sur_ongules_sauvages-1.pdf).
- Andrieux-Rolland, S. *et al.* (2023) 'Plan Loup 2024-2029 : nos critiques, nos craintes, nos attentes', *FERUS - La gazette des grands prédateurs*, (88), p. 30. Available at: ISSN 1639-8777.
- Barone, R. (1986) *Anatomie comparée des mammifères domestiques Tome 1 - Ostéologie*. 3eme edn. Paris: VIGOT FRERES (Anatomie comparée des mammifères domestiques). Available at: ISBN 2-7114-9160-9.
- Barone, R. (2000) *Anatomie comparée des mammifères domestiques Tome 2 - Arthrologie et Myologie*. 5eme edn. Paris: VIGOT (Anatomie comparée des mammifères domestiques). Available at: ISBN 2-7114-8186-7.
- Barone, R. (2011) *Anatomie comparée des mammifères domestiques Tome 5 - Angiologie*. 2eme edn. Paris: VIGOT (Anatomie comparée des mammifères domestiques). Available at: ISBN 978-2-7114-0418-6.
- Belhaoues, F. (2018) *Variabilité morpho-anatomique et statuts des chiens entre âge du Bronze et Antiquité : Référentiel et applications archéologiques en Méditerranée nord-occidentale [en ligne]*. Thèse de Doctorat en Archéologie. Montpellier : Université Paul Valéry. Available at: <https://theses.fr/2018MON30072> (Accessed: 19 August 2024).
- Boudadi-Maligne, M. *et al.* (2018) 'Loups, chiens et sociétés du Paléolithique supérieur', in S. Costamagno *et al.* (eds) *Animal symbolisé, animal exploité : du Paléolithique à la Protohistoire*. Éditions du Comité des travaux historiques et scientifiques, pp. 198–213. Available at: <https://doi.org/10.4000/books.cths.4622>.
- Brassard, C., Merlin, M., Guintard, C., Monchâtre-Leroy, E., Barrat, J., Bausmayer, N., *et al.* (2020) 'Bite force and its relation to jaw shape in domestic dogs', *Journal of Experimental Biology*, p. jeb.224352. Available at: <https://doi.org/10.1242/jeb.224352>.
- Brassard, C., Merlin, M., Monchâtre-Leroy, E., *et al.* (2020) 'How Does Masticatory Muscle Architecture Covary with Mandibular Shape in Domestic Dogs?', *Evolutionary Biology*, 47(2), pp. 133–151. Available at: <https://doi.org/10.1007/s11692-020-09499-6>.
- Brassard, C., Merlin, M., Guintard, C., Monchâtre-Leroy, E., Barrat, J., Callou, C., *et al.* (2020) 'Interrelations Between the Cranium, the Mandible and Muscle Architecture in Modern Domestic Dogs', *Evolutionary Biology*, 47(4), pp. 308–324. Available at: <https://doi.org/10.1007/s11692-020-09515-9>.
- Brassard, C. (2020b) *Variabilité morphologique des chiens et renards roux dans les premières sociétés agricoles d'Europe : Approche morpho-fonctionnelle basée sur la mandibule [en ligne]*. Thèse de Doctorat du muséum national d'histoire naturelle, Paris, MNHN. Paris : MNHN. Available at: <https://theses.fr/2020MNHN0017> (Accessed: 19 August 2024).
- Brassard, C. *et al.* (2021) 'Masticatory system integration in a commensal canid: interrelationships between bones, muscles and bite force in the red fox', *Journal of Experimental Biology*, 224(5), p. jeb224394. Available at: <https://doi.org/10.1242/jeb.224394>.
- Brassard, C. (2024a) 'Anatomie fonctionnelle de l'appareil masticateur', *Présentation PowerPoint des Travaux Pratiques, UE d'anatomie comparée*. Lyon - VetAgro Sup, p. 85.



Brassard, C. (2024b) 'Arthro-myologie de l'appareil masticateur', *Polycopié d'enseignement - Anatomie Digestive 3, UE d'anatomie comparée. Lyon - VetAgro Sup*, p. 21.

Brassard, C. (2024c) 'Better bitten by a dog or a wolf', *Présentation PowerPoint à un colloque. Montpellier - Domestication days*, p. 48.

Carbone, G. (2004) *Les loups*. Paris: Larousse (Larousse). Available at: ISBN 978-2-03-560303-6.

Castello, J.R. (2020) *Les canidés du monde Loups, chiens sauvages, renard, chacals, coyotes et apparentés*. Paris: Delachaux et Niestlé (Guide Delachaux). Available at: ISBN 978-2-603-02695-3.

Done, S.H. *et al.* (2009) *Color atlas of veterinary anatomy. 3: The dog & cat*. 2. ed. London: Mosby Elsevier. Available at: ISBN 9780-7234-3415-3.

Douart, C. (2013) *Mémo-fiches anatomie vétérinaire - Tête et cou*. Issy-les-Moulineaux: Elsevier Masson SAS. Available at: ISBN 978-2-294-72748-1.

Drake, A.G. *et al.* (2017) 'Three-Dimensional Geometric Morphometric Analysis of Fossil Canid Mandibles and Skulls', *Scientific Reports*, 7(1), p. 9508. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41598-017-10232-1>.

Druzinsky, R.E., Doherty, A.H. and De Vree, F.L. (2011) 'Mammalian Masticatory Muscles: Homology, Nomenclature, and Diversification', *Integrative and Comparative Biology*, 51(2), pp. 224–234. Available at: <https://doi.org/10.1093/icb/icr067>.

Evans, H.E. and De Lahunta, A. (2013) *Miller's Anatomy of the Dog*. 4eme edn. Elsevier.

Fluhr, J. (2011) *Analyse spatio-temporelle du régime alimentaire du loup (Canis lupus) dans les Alpes françaises [en ligne]*. Stage de Master 1 « Ingénierie en Ecologie et Gestion de la Biodiversité ». Montpellier : Université Montpellier 2. Available at: [https://www.loupfrance.fr/wp-content/uploads/Fluhr-2011\\_analyse-spatio-temporelle-r%C3%A9gime-alimentaire-loup-Alpes-fran%C3%A7aises\\_rapport-de-stage-M1.pdf](https://www.loupfrance.fr/wp-content/uploads/Fluhr-2011_analyse-spatio-temporelle-r%C3%A9gime-alimentaire-loup-Alpes-fran%C3%A7aises_rapport-de-stage-M1.pdf).

Forbes-Harper, J.L. *et al.* (2017) 'Diet and bite force in red foxes: ontogenetic and sex differences in an invasive carnivore', *Journal of Zoology*, 303(1), pp. 54–63. Available at: <https://doi.org/10.1111/jzo.12463>.

Frantz, L.A.F. *et al.* (2016) 'Genomic and archaeological evidence suggest a dual origin of domestic dogs', *Science*, 352(6290), pp. 1228–1231. Available at: <https://doi.org/10.1126/science.aaf3161>.

Frynta, D. *et al.* (2012) 'Allometry of Sexual Size Dimorphism in Domestic Dog', *PLoS ONE*. Edited by V. Laudet, 7(9), p. e46125. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046125>.

Guintard, P.C., Brassard, C. and Herrel, A. (2020) 'La tête du chien : Un système anatomique intégré', *Centrale canine magazine*, (204), pp. 37–39. Available at: <http://www.anthonyperrel.fr/publications/Guintard%20et%20al%202020%20Centrale%20Canine%20Magazine.pdf>.

Hassanin, A. *et al.* (2021) 'Evolutionary history of Carnivora (Mammalia, Laurasiatheria) inferred from mitochondrial genomes', *PLOS ONE*. Edited by B.J. Mans, 16(2), p. e0240770. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0240770>.

Haxton, H.A. (1944) 'Absolute muscle force in the ankle flexors of man', *The Journal of Physiology*, 103(3), pp. 267–273. Available at: <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1944.sp004075>.

- Landry, J.-M. (2013) 'Historique du loup en France', *Société nationale de protection de la nature*, (278), pp. 13–19. Available at: ISSN 0011-0477.
- MacLeod, N. and Kolska Horwitz, L. (2020) 'Machine-learning strategies for testing patterns of morphological variation in small samples: sexual dimorphism in gray wolf (*Canis lupus*) crania', *BMC Biology*, 18(1), p. 113. Available at: <https://doi.org/10.1186/s12915-020-00832-1>.
- Martinez, N. (2023) 'Le loup en France Etat des lieux', *Bulletin des GTV*, (110), pp. 97–103.
- Mathieu, R. (2019) 'Le loup (*Canis lupus*) en Rhône-Alpes et ailleurs', *FRAPNA Drôme*, p. 34. Available at: <https://fr.readkong.com/page/le-loup-canis-lupus-en-rhone-alpes-7791794>.
- Mech, L.D. and Boitani, L. (eds) (2003) *Wolves: behavior, ecology, and conservation*. Repr. Chicago, Ill.: Univ. of Chicago Press. Available at: ISBN 0226516970.
- Mosimann, J.E. (1970) 'Size Allometry: Size and Shape Variables with Characterizations of the Lognormal and Generalized Gamma Distributions', *Journal of the American Statistical Association*, 65(330), pp. 930–945. Available at: <https://doi.org/10.1080/01621459.1970.10481136>.
- Penrose, F. *et al.* (2020) 'Functional morphology of the jaw adductor muscles in the Canidae', *The Anatomical Record*, 303(11), pp. 2878–2903. Available at: <https://doi.org/10.1002/ar.24391>.
- Penrose, F., Kemp, G.J. and Jeffery, N. (2016) 'Scaling and Accommodation of Jaw Adductor Muscles in Canidae', *The Anatomical Record*, 299(7), pp. 951–966. Available at: <https://doi.org/10.1002/ar.23355>.
- Polák, J. and Frynta, D. (2009) 'Sexual size dimorphism in domestic goats, sheep, and their wild relatives: SEXUAL SIZE DIMORPHISM', *Biological Journal of the Linnean Society*, 98(4), pp. 872–883. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2009.01294.x>.
- Pouille, M.-L., Carles, L. and Lequette, B. (1997) 'Significance of ungulates in the diet of recently settled wolves in the Mercantour mountains (southeastern France)', *Revue d'Écologie (La Terre et La Vie)*, 52(4), pp. 357–368. Available at: <https://doi.org/10.3406/rev.1997.2238>.
- Schoenebeck, J.J. and Ostrander, E.A. (2013) 'The Genetics of Canine Skull Shape Variation', *Genetics*, 193(2), pp. 317–325. Available at: <https://doi.org/10.1534/genetics.112.145284>.
- Von den Driesch, A. (1976) *A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites*. Les Etats-Unis d'Amérique: Peabody Museum of archaeology and ethnology Harvard University. Available at: ISBN 0-87365-950-3.
- Zeder, M.A. (1982) 'The domestication of animals', *Reviews in Anthropology*, 9(4), pp. 321–327. Available at: <https://doi.org/10.1080/00988157.1982.9977605>.

## Annexe 1 : Convention projet Morpholoup



### Convention de coopération relative à la comparaison de l'efficacité de méthodes d'estimation de l'âge des canidés et à l'alimentation de la recherche en craniométrie des canidés

#### Entre

L'OFFICE FRANÇAIS DE LA BIODIVERSITÉ, établissement public à caractère administratif, ayant son siège sis 12 cours Louis Lumière, 94300 Vincennes, n° SIREN 130 025 919, code APE 8413Z, représenté par son Directeur général en exercice, Monsieur Pierre DUBREUIL,

Ci-après dénommé « OFB »,

#### Adresse de correspondance :

Office français de la biodiversité  
Direction Stratégie d'intervention financière  
Site de Saint-Benoît - 5 rue Saint-Thibault  
78610 Auffargis

d'une part,

#### Et

ONIRIS, Ecole Nationale Vétérinaire Agroalimentaire et de l'Alimentation, établissement public à caractère scientifique, culturel et professionnel, SIRET N° 130 008535 00010, ayant son siège administratif au 101 route de Gachet, CS 40706, 44307 NANTES Cedex 03,

Représentée par sa Directrice Générale, Madame Laurence DEFLESSELLE,

Ci-après dénommée « ONIRIS »,

d'autre part.

OFB.20.01331

Page 1 sur 8

document en Annexe 1).

Elle a pour objet de définir les droits et obligations respectifs des Parties, ainsi que les modalités de leur coopération dans le cadre des missions communes et de fixer les règles de dévolution et d'exploitation des droits de propriété intellectuelle des Résultats issus de la coopération.

#### ARTICLE 2 : DURÉE DE LA CONVENTION

La Convention prend effet à la date de signature par les Parties pour une durée de trois (3) ans et trois (3) mois.

L'exécution de la Convention comprend deux périodes :

- Une première phase de réalisation du Projet de 3 ans,
- Une période de 3 mois pour la présentation et la validation des résultats attendus dans le cadre de la coopération, produits conjointement par l'OFB et ONIRIS

Elle pourra éventuellement être modifiée ou prorogée par voie d'avenant, signé d'un commun accord entre les Parties.

Nonobstant le terme ou la résiliation de la Convention, les articles 8, 9, et 10 demeureront en vigueur pour la durée qui leur est propre.

#### ARTICLE 3 : MODALITÉS DE LA COOPÉRATION

Les Parties affecteront de manière générale tous les moyens nécessaires à la bonne réalisation de la coopération et se communiqueront l'ensemble des informations nécessaires à leur bonne exécution.

##### 3.1. Objectifs de la coopération

L'objectif de la coopération est de partager un même matériel biologique : des têtes de loups français afin de :

- (1) développer de nouvelles méthodes d'estimation de l'âge des canidés et du loup en particulier et de comparer leur efficacité ;
- (2) d'alimenter la recherche menée par l'équipe d'ONIRIS sur la morphologie des canidés. Cette coopération se fera par la mise à disposition de matériel biologique issu de la craniothèque de l'OFB.

##### 3.2. Rôle de l'OFB

L'OFB (DRAS : Unité Sanitaire de la Faune et Unité Prédateurs Animaux Déprédateurs et Exotiques et Direction Nationale des Grands Prédateurs Terrestres) met à disposition et transmet à ONIRIS 150 têtes de loup accompagnées de leurs commémoratifs. L'OFB (Anouk Decors et Christophe Duchamp) assure le co-encadrement de la thèse vétérinaire réalisée dans le cadre de ce partenariat.

De plus, l'OFB participera à l'analyse des résultats finaux sur la comparaison de l'efficacité des méthodes d'estimation de l'âge sur base dentaire.

OFB.20.01331

Page 3 sur 8

L'OFB et ONIRIS sont également désignés ci-après, collectivement ou individuellement, les « Parties » ou la « Partie ».

Vu la Loi n° 2019-773 du 24 juillet 2019 portant création de l'Office français de la biodiversité, modifiant les missions des fédérations des chasseurs et renforçant la police de l'environnement ;

Vu le Décret n° 2019-1580 du 31 décembre 2019 relatif à l'Office français de la biodiversité ;

#### PRÉAMBULE

L'OFB est un établissement public de l'État à caractère administratif, créé par la loi n° 2019-773 du 24 juillet 2019 placé sous la double tutelle des ministères de l'environnement et de l'agriculture qui a été créé pour protéger et restaurer la biodiversité.

L'OFB exerce des missions de connaissance et d'expertise sur l'ensemble des composantes de la nature. Il contribue à l'exercice des polices administrative et judiciaire relatives à l'eau aux espaces naturels, à la flore et la faune sauvage, à la chasse et à la pêche.

Il accompagne et apporte son appui aux acteurs publics pour la conception, la mise en œuvre et l'évaluation de leurs politiques, et aux acteurs socio-économique pour l'exercice de leurs activités en faveur de la biodiversité.

Il gère et restaure également les espaces protégés, aires marines et espaces protégés terrestres.

Au 1er janvier 2020, l'ensemble des biens, droits et obligations de l'Agence française pour la biodiversité et de l'Office national de la chasse et de la faune sauvage a été transféré à l'OFB.

ONIRIS est établissement public à caractère scientifique, culturel et professionnel.

Le champ d'action de recherche de l'unité d'anatomie comparée d'Oniris va de la mise en œuvre de modèles purement vétérinaires au développement de modèles en liens avec l'archéozoologie ou l'anatomie comparée. Le développement de la recherche sur les canidés nécessite parfois du matériel biologique spécifique et soumis à autorisation. Ce matériel peut actuellement être proposé par l'OFB.

La présente convention s'inscrit dans ce cadre partenarial.

#### CONTEXTE ET ENJEUX DE LA COOPÉRATION

Par conséquent, les Parties ont décidé de recourir à une convention de coopération, qui permettra de garantir que les services publics dont les deux entités ont la responsabilité soient réalisés en vue d'atteindre les objectifs qu'ils ont en commun.

#### Les Parties ont donc convenu de ce qui suit :

#### ARTICLE 1 : OBJET DE LA CONVENTION

La Convention définit et organise les relations entre l'OFB et ONIRIS sur le projet MORPHO LOUP consistant à développer de nouvelles méthodes d'estimation de l'âge des canidés et du loup en particulier, et de comparer leur efficacité, ainsi que de fournir à ONIRIS le matériel biologique nécessaire à la poursuite de l'étude de la morphologie crânienne des canidés (voir

OFB.20.01331

Page 2 sur 8

#### 3.3. Rôle d'ONIRIS

ONIRIS met en œuvre et compare trois méthodes pour estimer l'âge des loups : lecture de cément, usure de la table dentaire, mesure de la cavité pulpaire par tomodensitométrie. Pour cela, ONIRIS :

- fera les demandes d'autorisation et centralisera les têtes ;
- fera réaliser des scanners auprès de Centre d'Etude tomoscanner de l'ouest (CETSO) ;
- réalisera les dissections des têtes et les préparera les dents pour envoi à l'ANSES (Laboratoire Rage et Faune Sauvage de Nancy) pour lecture des céments ;
- analysera les résultats des 3 méthodes ;
- produira les documents de valorisation techniques et scientifiques sous forme de thèses d'exercice vétérinaire.

#### ARTICLE 4 : LIEUX DE RÉALISATION ET ORGANISATION DE LA COOPÉRATION

Aux fins d'exécution de la présente, les actions de la coopération seront réalisées conjointement en associant le personnel de l'OFB et d'ONIRIS ou ses prestataires.

Les actions de la coopération pourront être réalisées dans les locaux des Parties.

Si la coopération nécessite la présence de l'une des Parties dans les locaux de l'autre Partie, les Parties s'engagent à prendre les mesures nécessaires afin d'assurer le respect des règles d'hygiène et de sécurité applicables sur les lieux de leur intervention ainsi que celles relatives à la sécurité des personnes et des biens entre les Parties.

Il est précisé que les personnels de chacune des Parties restent sous l'entière autorité hiérarchique et administrative de leur employeur.

Les parties pré-définissent conjointement les objectifs et les résultats à atteindre, et réalisent les actions conjointement.

#### ARTICLE 5 : MODALITÉS DE FINANCEMENT

La convention est conclue à titre gracieux

En conséquence, la convention n'induit pas de soulte à la charge de l'OFB au terme de sa durée.

Les Parties peuvent solliciter des participations financières d'autres collectivités ou établissements publics ou d'opérateurs privés en s'informant mutuellement.

#### ARTICLE 6 : PROPRIÉTÉ INTELLECTUELLE

##### 6.1 Connaissances antérieures

Chacune des Parties conserve la propriété totale et exclusive de ses Connaissances Antérieures. Lorsque les Connaissances Antérieures appartiennent à des tiers auprès

OFB.20.01331

Page 4 sur 8

desquels les Parties ont obtenu les droits d'exploitation aux fins d'exécution de la présente Convention, ces Connaissances Antérieures demeurent la propriété de ces tiers.

## 6.2 Résultats issus de la coopération

### 6.2.1 Résultats Propres

Les Parties conviennent que les Résultats Propres sont la propriété entière et exclusive de la Partie qui les a obtenus seule. A ce titre, cette Partie décidera seule de l'opportunité et de la nature des mesures de protection à prendre et engagera les procédures nécessaires à son nom et à ses frais.

### 6.2.2 Résultats Communs

Les Parties conviennent que les Résultats Communs sont la propriété conjointe des Parties.

Les Parties conviendront d'un commun accord des mesures de protection à prendre concernant les Résultats Communs.

## 6.3 Exploitation des Résultats

### 6.3.1 Exploitation des Résultats Propres

Chaque Partie pourra exploiter librement les Résultats Propres dont elle est propriétaire au titre de l'article 6.2.1 ci-avant.

### 6.3.2 Exploitation des Résultats Communs

Chaque Partie peut utiliser librement et gratuitement les Résultats Communs dont elle est copropriétaire, susceptibles d'une protection au titre de la Propriété Intellectuelle ou non, pour d'éventuels besoins de recherche réalisés dans le cadre de ses missions de service public et celles de ses partenaires.

Dans le cadre de l'exploitation de Résultats Communs, les Parties peuvent envisager d'examiner la possibilité d'accorder de manière privilégiée des licences ouvertes permettant la diffusion et réutilisation des Résultats Communs à l'ensemble de la communauté.

Les Résultats Communs n'ont pas vocation à faire l'objet d'une exploitation commerciale.

## ARTICLE 7 : PUBLICATION ET COMMUNICATION

Les Parties s'engagent à donner la plus large diffusion possible aux Résultats communs. Les Parties conviennent de définir d'un commun accord les modalités de diffusion de ces Résultats.

## ARTICLE 8 : CONFIDENTIALITE

Chaque partie s'engage à garder confidentielle toute information donnée comme telle provenant de l'autre partie et à exiger du personnel placé sous son autorité le respect de ces obligations.

Il est convenu que si une partie entend communiquer à un tiers l'une de ces informations, elle

OFB.20.01331

Page 5 sur 8

Chaque Partie doit, en tant que de besoin et dans la mesure où cela est compatible avec ses statuts, souscrire et maintenir en cours de validité les polices d'assurance nécessaires pour garantir les éventuels dommages aux biens ou aux personnes qui pourraient survenir dans le cadre de l'exécution de la Convention et notamment pour tout dommage survenu sur les installations respectives.

## ARTICLE 11 : FORCE MAJEURE

Aucune des Parties ne sera responsable de la non-exécution totale ou partielle de ses obligations au titre de la Convention provoquée par un événement constitutif de force majeure.

La Partie invoquant le bénéfice d'un événement constitutif de force majeure devra en aviser l'autre Partie dans les sept (7) jours suivant la survenance de cet événement par le biais d'une notification par lettre recommandée avec accusé de réception. Cette notification précisera la nature du cas de force majeure ainsi que sa durée et ses effets prévisibles.

Les délais d'exécution de la Convention seront prolongés pour une période déterminée d'un commun accord entre les Parties.

## ARTICLE 12 : LOI APPLICABLE – LITIGES

La Convention est soumise au droit français.

En cas de difficulté ou de litige sur la validité, l'interprétation et/ou l'exécution de la Convention, les Parties s'efforceront de résoudre leur différend à l'amiable.

Toutefois, en cas de désaccord persistant plus d'un (1) mois à compter de la notification de la contestation par l'une des Parties au moyen d'une lettre recommandée avec avis de réception, la Partie la plus diligente portera le litige devant la juridiction compétente.

OFB.20.01331

Page 7 sur 8

devra obtenir au préalable le consentement de l'autre partie.

Il est précisé que ne seront pas considérées comme confidentielles les informations dont la partie qui les aura reçues pourra prouver :

- qu'elles faisaient partie du domaine public au moment de leur communication, ou ;
- qu'elles y sont tombées ultérieurement autrement que par un manquement à la présente obligation de confidentialité, ou ;
- qu'elle les détenait déjà avant leur communication, ou ;
- qu'elle les a reçues librement d'un tiers autorisé à les divulguer, ou qu'elle est légalement tenue de communiquer, ou ;
- qu'elles ont été divulguées en application d'ordonnances, de règlements, de règles juridiques ou administratives, ou dans le cadre d'une procédure judiciaire, administrative ou arbitrale, sous réserve que la partie tenue de les divulguer ait préalablement informé la partie propriétaire desdites informations et ait convenu avec cette dernière des moyens légaux permettant de limiter autant que possible leur divulgation.

Les engagements du présent article sont valables pendant la durée de la Convention et pendant les cinq (5) ans qui suivront son échéance ou sa résiliation.

## ARTICLE 9 : RÉSILIATION

En cas de non-respect par l'une des parties de l'une des obligations résultant de la présente Convention, celle-ci pourrait être résiliée de plein droit par l'autre Partie, sans préjudice de tous autres droits qu'elle pourrait valoir, à l'expiration d'un délai d'un mois suivant l'envoi d'une lettre recommandée avec accusé de réception valant mise en demeure de se conformer aux obligations contractuelles et restée infructueuse.

## ARTICLE 10 : RESPONSABILITÉ – ASSURANCE

### 10.1 Dommages au personnel

Chaque Partie prend en charge la couverture de son personnel conformément à la législation applicable dans le domaine de la Sécurité Sociale, du régime des accidents du travail et des maladies professionnelles et dans le cadre de son statut propre, et procède aux formalités légales qui lui incombent. La réparation des dommages subis par ces personnels du fait ou à l'occasion de l'exécution de la Convention s'effectue donc à la fois dans le cadre de la législation relative à la Sécurité Sociale et au régime des accidents du travail et des maladies professionnelles et dans le cadre de leur statut propre.

### 10.2 Dommages aux biens

Chaque Partie conserve à sa charge sans recours contre l'autre Partie, sauf cas de faute lourde ou intentionnelle, la réparation des dommages subis par ses biens propres du fait ou à l'occasion de l'exécution de la Convention.

En ce qui concerne les dommages aux matériels acquis, les Parties supportent les charges de réparation ou de remplacement desdits matériels au prorata de leurs apports financiers.

### 10.3 Dommages aux tiers

Chaque Partie est responsable suivant les règles du droit commun des dommages de toute nature causés aux tiers.

### 10.4 Couverture des risques

OFB.20.01331

Page 6 sur 8

## ARTICLE 13 : INTÉGRALITÉ DE LA CONVENTION

La Convention ainsi que ses annexes constituent l'intégralité de la Convention entre les Parties sur son objet.

Fait en deux (2) exemplaires originaux à Vincennes, le

Le Directeur Général de l'OFB  
Signé numériquement par  
Alain GUIBÉ  
Directeur des finances le 05/02/2021

Le Directeur général des Ressources de l'OFB  
Par délégation,  
Le Directeur des Finances  
PIÉRE DUBREUIL

Alain GUIBÉ

La Directrice Générale d'ONIRIS

  
ONIRIS  
F. O. B. I. S.  
Fédération Française des  
Omniprotégés de l'Industrie  
Santé d'Orléans  
Laurence DEFLESSELLE  
Directrice Générale

OFB.20.01331

Page 6 sur 8



Annexe 1 à la convention OFB-20-1331  
MORPHOLOUP - ONIRIS

Contexte, enjeux et partenaires du programme  
MORPHOLOUP

Objectifs & enjeux

-Développer de nouvelles méthodes d'estimation de l'âge des canidés et comparer leur efficacité.  
Enjeu : dynamique de pop, épidémiologie  
-alimenter la recherche sur la morphologie des canidés par la mise à disposition de matériel biologique issu de la craniothèque de l'OFB

Partenaires

- Contractant : OFB et Oniris

. OFB : Nicolas Jean, Directeur Adjoint, Direction Nationale des Grands Prédateurs Terrestres ;  
Christophe Duchamp, Nolwen Drouet-Hoguet, Dr. Anouk Decors (vétérinaire), Elsa Barrandon, Florie Bazireau, Yolan Richard.

ONIRIS : Dr. Claude Guintard, responsable unité d'anatomie comparée ; Dr. Eric Betti, Maître de conférence en anatomie comparée ; Justine Joseph et Salomé Leroy, doctorantes en anatomie comparée.

Les responsables de projet sont Claude Guintard pour ONIRIS et Nicolas Jean pour l'OFB.

D'autres membres de ces organisations seront susceptibles de travailler sur le programme Morpholoup au cours du déroulement de celui-ci.

- Partenaires techniques associés au projet

ANSES :

Dr Elodie Monchâtre-Leroy  
Dr Jacques Barrat  
Franck Boué

CETSO Centre d'Etude tomoscanner de l'ouest :  
Cédric Tavernier

1

L'étude comprendra les étapes suivantes : réalisation des scanners chez Cédric Tavernier (CETSO Centre d'Etude tomoscanner de l'ouest) ; dissection des têtes ; lecture de la table dentaire ; préparation des crânes ; prélèvements d'une dent pour la lecture de cément à l'ANSES-LRFS ; radiologie à Oniris ; analyse des résultats (validation de méthode et comparaison de méthode) ; production de documents de valorisation techniques et scientifiques sous forme de thèse d'exercice vétérinaire et d'articles scientifiques.

2) Alimentation des recherches sur la morphologie des canidés, coordonnées par le service d'anatomie comparée d'ONIRIS et ses partenaires :

- Thèse de doctorat vétérinaire sur la morphométrie (Justine Joseph) permettant de connaître la variabilité morphologique et d'appréhender le dimorphisme sexuel et l'allométrie de croissance dans cette espèce que niveau de la tête osseuse.
- Thèse de doctorat vétérinaire sur les dents (Salomé Leroy) permettant de connaître la variabilité selon l'âge et le sexe de la taille des dents, de l'espace inter-dentaire au niveau des canines et d'apprécier l'existence ou non d'oligodontie dans cette espèce sauvage.
- Recherche post doctorale suite aux travaux de Colline Brassard et Margaux Michaud : la dissection des têtes permettra de constituer un référentiel de données sur l'architecture des muscles masticateurs chez le loup et d'établir un modèle biomécanique d'estimation de la force de morsure, un indicateur fonctionnel important. Ces données viendront enrichir celles d'un corpus déjà existant contenant d'autres canidés (chiens domestiques, dingos australiens et renards roux).

Après segmentation des scans pour reconstituer en trois dimensions les ossements, la morphométrie géométrique sera utilisée pour explorer la variabilité morphologique de la mandibule, de la surface externe du crâne ainsi que de l'endocrâne. L'étude de la surface externe permettra d'étudier la variabilité ainsi que les relations entre les différents éléments de l'appareil masticateur pour illustrer les relations morpho-fonctionnelles unissant mandibule, crâne et muscles, de la même façon que cela a déjà été réalisé chez les chiens domestiques ou le renard roux. Les effets de l'âge, du sexe, de la localisation géographique seront quantifiés.

En particulier, la variabilité décrite chez les loups français sera comparée avec celle de loups nord-américains. L'étude de l'endocrâne (comprenant le cerveau, le cervelet et le bulbe olfactif ; Figure 1) permettra d'explorer l'influence de la domestication et du sexe sur la forme et la taille du cerveau et des différentes aires cognitives du télencéphale chez le loup. Les relations entre les structures musculaires et la forme de l'endocrâne et des différentes aires cognitives seront également explorées.

3

Muséum national d'Histoire naturelle, CNRS :

Dr. Anthony Herrel, Directeur de recherches CNRS, UMR 7179 MECADEV Mécanismes adaptatifs et évolution  
Dr. Raphaël Cornette, Dr HDR UMR 7205 ISYEB Institut de Systématique et évolution de la biodiversité  
Dr. Colline Brassard, Post-doctorante FYSSEN (jusque fin 2022), UMR 7179 MECADEV Mécanismes adaptatifs et évolution

Department of African Zoology, Royal Museum for Central Africa, Tervuren, Belgique :

Dr. Margot Michaud – post-doctorante FYSSEN (jusque fin 2021)  
Dr. Emmanuel Gilissen – Chercheur et conservateur des collections de mammifère, Université Libre de Bruxelles, Laboratory of Histology and Neuropathology, Brussels, Belgique

North Carolina State University :

Prof. Adam Hartstone-Rose, Associate Professor

School of veterinary and life science, Murdoch University, Australie

Prof. Trish Fleming, Professor

SCC :

André Varlet  
Nathalie Baumayer

Nature du matériel et des données et modalités de mise à disposition

Depuis 2010, 150 têtes de loups gris français (*Canis lupus italicus*) ont fait l'objet d'un prélèvement et ont été conservées congelées à -20°C au sein des services départementaux de l'OFB ou des Laboratoires Vétérinaires Départementaux (LVD). Les données relatives à ces loups sont enregistrées dans la base de données Loup administrée par l'OFB.

La transmission des 150 têtes à ONIRIS, stockées préalablement par l'OFB, sera effectué début 2021. En fonction des besoins de l'études, de nouvelles têtes pourront être fournis à ONIRIS ultérieurement. Le transport sera pris en charge par l'OFB.

Dans la poursuite du projet, l'OFB transmettra à ONIRIS les données afférentes aux individus : âge estimé à l'autopsie, sexe, poids, date et origine de la mort (ou de découverte du corps) et origine géographique de l'individu. Les données sont transmises sous la forme d'un tableau Excel.

Projets de recherche menés à partir de ce matériel

1) Comparaison de l'efficacité de trois méthodes pour estimer l'âge des loups : lecture de cément, usure de la table dentaire, mesure de la cavité pulpaire par radiographie

2

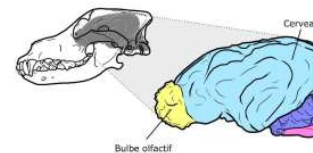


Figure 1. Représentation graphique des différentes structures de l'endocrâne obtenues après la segmentation d'un crâne de loup (*Canis lupus*).

Tous les résultats obtenus seront comparés avec ceux obtenus chez les chiens domestiques, en vue d'évaluer l'impact de la domestication sur la variabilité phénotypique et l'intégration fonctionnelle des structures crâniennes (crâne, mandibule, muscles masticateurs) et endocrâniennes, ainsi que d'autres espèces de canidés plus commensales, comme le dingo australien.

Au moins 3 publications dans des revues internationales à comité de lecture (type Proceedings of the Royal Society B, Evolutionary Biology, Journal of Anatomy) sont possibles :

- Variabilité morphologique et intégration fonctionnelle au sein du système masticateur (muscles / crâne / mandibule / force de morsure) des loups ; impact de certains paramètres comme la région géographique (France / Etats-Unis), l'âge ou le sexe ; comparaison avec les chiens pour quantifier l'effet de la domestication ;
- Etude de l'endocrâne : effets de la domestication et du sexe sur la forme globale et celle des différentes parties du télencéphale ;
- Covariations endocrâne et structures musculaires.

Modalités de mise à dispositions des résultats

ONIRIS s'engage à échanger sur la stratégie d'analyse et de publication avec l'OFB et à informer l'OFB des résultats obtenus à partir des données transmises dans le cadre du programme.

Est fixée la collaboration comme suit :

-La comparaison de l'efficacité de trois méthodes pour estimer l'âge des loups sur base dentaire se fera dans le cadre d'une thèse vétérinaire portée par ONIRIS. La rédaction de la thèse vétérinaire se fera en partie sous le format d'un article directement valorisable dans une revue scientifique, assorti d'une synthèse bibliographique.

Pour l'ensemble du programme : au moins un article scientifique à portée internationale associant les différents partenaires sera réalisé.

Fin du programme

Les têtes de loup seront mises à disposition à ONIRIS pour une durée de 3 ans, puis seront restituées sous formes de crânes à l'OFB, qui les mettra en collection disponibles pour de futures études scientifiques.

4



Annexe 2 : Feuille de recueil des mesures myologiques

N°

S

D

Photos

Prel. Muscles

Dents

Cuisson

Muscle	Poids (g)		Longueur (mm)		Longueur fibre (mm)		Angle de pennation	
	Gauche	Droite	Gauche	Droite	Gauche	Droite	Gauche	Droite
Digastrique								
Masséter pars superficialis								
Masséter pars profunda								
Zygomatoc-mandibularis anterior								
Zygomatoc-mandibularis posterior								
Temporalis pars suprazygomata								
Temporalis pars superficialis								
Temporalis pars profunda								
Pterygoideus medialis								
Pterygoideus lateralis								

Annexe 3 : Tableau des mesures myologiques et craniométriques

Sex	dissectedID	N° dépeuille (BDD)	Date capture	N° SAGIR	Age_scanID	Age_dissected	Preli_Muscu	DIGpds	DIGlj	DIGfibre	DIGangle	DIGcsa
F	1F	D 83 18 005	15/5/2019	S 14 53 45	adult	adult	X	26,32	122	122	0	2,04
F	3F	D 74 20 001	23/10/2017	S 14 50 84	adult	adult	VRAI	22,08	113	113	0	1,84
F	19F	D 83 19 008	16/2/2020	S 13 61 37	adult	adult	VRAI	22,62	116	116	0	1,84
F	20F	D 06 18 008	10/10/2018	S 13 89 79	adult	adult	VRAI	18,32	110	110	0	1,57
F	21F	D 06 19 018	26/4/2019	S 14 31 40	adult	adult	VRAI	14,02	71	71	0	1,86
F	26F	D 73 17 014	9/8/2019	S 12 89 49	adult	adult	VRAI	20,23	110	110	0	1,73
F	37F	D 73 17 002	2/8/2017	S 13 82 32	adult	adult	VRAI	24,4	120	120	0	1,92
F	50F	D 73 17 005	27/8/2017	S 12 89 45	adult	adult	VRAI	26,24	132	132	0	1,88
F	69F	D 05 18 012	20/9/2018	S 13 98 91	adult	adult	VRAI	24,84	112	112	0	2,09
F	73F	D 05 20 015	4/9/2020	S 14 77 15	adult	adult	VRAI	20,15	110	110	0	1,73
F	74F	D 05 18 005	27/2/2018	S 13 77 18	adult	adult	VRAI	18,68	110	110	0	1,6
F	77F	D 04 20 014	21/9/2020	S 14 52 33	adult	adult	VRAI	18,31	115	115	0	1,5
F	90F	D 06 19 026	20/5/2019	S 13 06 17	adult	adult	VRAI	17,40	102	102	0	1,62
F	96F	D 04 18 013	28/10/2018	S 13 56 77	adult	adult	VRAI	21,6	114	114	0	1,79
F	97F	D 04 18 016	27/11/2018	S 13 77 02	adult	adult	VRAI	15,59	110	110	0	1,33
F	106F	D 06 18 006	15/9/2018	S 24 51 01	adult	adult	VRAI	24,08	117	117	0	1,94
F	108F	D 06 19 019	30/4/2019	S 13 86 13	adult	adult	VRAI	16,37	107	107	0	1,44
F	109F	D 06 18 010	13/1/2019	S 13 90 00	adult	adult	VRAI	25,11	124	124	0	1,91
F	110F	D 06 19 001	13/1/2019	S 12 96 81	adult	adult	VRAI	18,45	116	116	0	1,5
F	111F	D 83 19 010	16/9/2018	S 13 61 41	adult	adult	VRAI	20,68	114	114	0	1,71
F	120F	D 06 18 007	25/12/2013	S 13 89 99	adult	adult	VRAI	21,35	104	104	0	1,94
F	124F	D 38 20 002	5/5/2019	S 14 28 59	adult	adult	X	17,06	116	116	0	1,39
F	142F	D 06 19 021	5/5/2019	S 13 86 15	adult	adult	VRAI	21,56	116	116	0	1,75
M	2M	D 73 18 006	25/8/2018	S 13 56 47	adult	adult	X	27,01	119	119	0	2,14
M	12M	D 73 17 006	20/10/2017	S 12 89 40	adult	adult	VRAI	23,33	114	114	0	1,93
M	14M	D 73 20 004	26/07/2020	S 13 56 30	adult	adult	X	29,94	87	87	0	3,25
M	15M	D 05 20 016	21/10/2020	S 13 51 41	adult	adult	X	30,36	134	134	0	2,14
M	17M	D 04 18 007	25/9/2018	S 13 56 75	adult	adult	X	31,15	120	120	0	2,45
M	22M	D 73 19 013	5/8/2019	S 13 56 30	adult	adult	X	29,81	92	92	0	3,06
M	45M	D 05 18 009	30/8/2016	S 13 51 46	adult	adult	VRAI	28,82	119	119	0	2,28
M	46M	D 04 20 010	15/9/2020	S 14 52 08	adult	adult	VRAI	27,98	100	100	0	2,64
M	47M	D 06 18 009	10/10/2018	S 13 89 78	adult	adult	X	31,35	100	100	0	2,96
M	52M	D 73 17 004	25/8/2017	S 12 89 36	adult	adult	VRAI	25,55	133	133	0	1,81
M	63M	D 73 18 005	23/8/2018	S 13 56 43	adult	adult	VRAI	23,02	123	123	0	1,77
M	67M	D 04 19 002	26/1/2019	S 13 56 68	adult	adult	VRAI	26,96	120	120	0	2,12
M	7M	D 73 18 007	6/9/2018	S 13 56 48	adult	adult	VRAI	27,23	120	120	0	2,12
M	86M	D 04 18 009	24/9/2018	S 13 56 53	adult	adult	VRAI	26,33	129	129	0	2,14
M	94M	D 05 19 002	14/2/2019	S 13 98 94	adult	adult	VRAI	32,28	110	110	0	2,77
M	99M	D 05 19 009	4/5/2019	S 13 99 03	adult	adult	VRAI	32,28	110	110	0	2,77
M	102M	D 04 18 003	7/4/2018	S 13 56 70	adult	adult	VRAI	25,62	108	108	0	2,24
M	117M	D 06 19 013	16/5/2019	S 13 86 16	adult	adult	VRAI	25,63	128	128	0	1,89
M	121M	D 04 19 003	26/2/2019	S 13 56 55	adult	adult	VRAI	24,02	102	102	0	2,22
M	125M	D 73 20 012	28/6/2020	S 13 40 19	adult	adult	X	26,09	115	90	0	2,73
M	127M	D 73 17 012	9/12/2017	S 12 89 39	adult	adult	VRAI	26,65	135	135	0	1,86
M	128M	D 83 19 003	30/8/2019	S 14 55 53	adult	adult	VRAI	24,63	112	112	0	2,07
M	139M	D 06 18 011	3/10/2018	S 13 90 01	adult	adult	VRAI	24,84	123	123	0	1,91
M	141M	D 06 19 020	1/9/2019	S 13 86 14	adult	adult	VRAI	25,35	118	118	0	2,03

MASSUPpds	MASSUPig	MASSUPifibre	MASSUPangle	MASSUPpss	MASPROFpds	MASPROFig	MASPROfifibre	MASPROfangle	MASPROFpscd	ZYGANTpds	ZYGANTig	ZYGANTifibre	ZYGANTangle
39.49	95	20	30	16.13	15.74	62	25	37.9	4.71	7.43	61	33	0
33.23	82	21	28	13.18	7.86	55	12	21	5.77	17.32	68	29	4
39.86	91	23	28	14.74	14.58	68	31	20	4.21	14.23	63	35	10
31.52	84	26	30	9.9	9.74	42	9	35	8.36	12.57	51	34	10
24.26	87	25	37.5	7.26	10.73	55	15	18	3.85	12.03	70	38	17
33.3	06	23	42	10.15	13.95	55	13	25	9.17	9.07	62	22	15
39.72	95	23	35	13.35	15.25	67	16	40	6.89	15	14.81	33	7
39.96	96	24	28	13.73	14.43	52	21	35	6.02	14.86	74	60	6
41.6	100	22	34	14.79	15.72	84	23	21	5.31	13.84	63	26	15
30.17	89	29	34	8.14	18.8	69	13	18	12.98	8.7	48	26	5
29.81	83	31	47	6.19	9.58	53	30	11	2.96	13.26	57	35	6
34	91	19	38	13.3	12.33	67	24	21	4.52	13.28	70	24	11
28.37	86	25	27	9.54	11.04	59	25	16	3.49	10.02	74	24	40
35.99	92	19	41	13.49	13.6	48	13	31	6.87	14.01	78	33	13
37.33	88	32	34	9.12	13.6	57	29	13	4.31	17.92	74	32	22
36.72	88	28	50	7.95	15.27	57	27	5	5.32	16.19	77	37	7
42.65	76	24	40	8.33	9.67	57	16	30	4.94	11.55	59	32	20
55.09	95	29	37	11.08	14.5	57	28	15	4.72	14.05	65	44	11
28.87	87	24	20	12.96	9.18	41	16	31	4.64	15.58	67	51	3
33.6	92	19	30	12.41	10.15	43	8	25	10.85	12.2	61	28	7
28.2	86	16	45	11.76	12.21	48	21	18	12.2	16.34	72	30	10
40.45	88	24	35	13.02	10.47	58	14	18	6.71	12.02	61	35	1705
34.64	92	16	35	16.73	9.87	56	15	20	5.83	15.81	83	21	34
49.68	99	25	44	13.49	11.3	59	29	30	3.18	11.09	58	27	15
59	100	27	38	16.24	5.9	74	31	19	1.7	18.53	62	37	9
47.85	102	26	33	14.56	17.88	58	20	30	7.3	9.82	65	35	30
46.2	101	24	24	16.59	15.39	56	16	25	8.22	20.9	81	39	0
48.34	90	30	50	9.77	12.81	52	12	32	9.82	17.19	84	28	0
62.46	103	23	44	15.19	22.58	80	28	25	6.82	15.66	65	36	5
50.6	113	30	48	10.65	19.41	74	23	27	7.09	23.39	75	49	10
48.62	105	35	35	12.52	19.54	50	20	25	8.35	15.72	75	46	10
43.12	99	25	45	11.51	18.83	62	37	5	4.78	20.81	72	30	14
40.38	96	23	40	12.69	15.32	54	22	10	6.47	20.99	79	32	6
52.2	93	24	30	17.77	14	55	16	50	5.31	21.06	75	39	6
49.3	92	28	36	13.44	19.44	64	16	23	10.55	23.73	76	35	6
62.02	99	26	44	13.58	15.29	53	22	23	6.04	21.09	79	39	6
67.47	105	30	40	13.84	16.91	52	15	35	8.71	24.57	95	32	15
66.98	98	30	32	9.86	18.33	45	18	25	8.71	18.8	78	38	15
44.22	96	25	17	15.96	19	61	27	20	6.24	16	60	32	5
43.04	97	23	26	16	11.9	55	14	20	7.54	13.23	80.02	27	16
61.48	115	35	40	15.03	16.85	56	17	25	8.47	18.53	80	36	12
48	100	25	30	14.06	20.39	65	20	20	9.04	14.8	80	40	0
50.6	99	24	45	15.07	14.46	45	19	20	6.75	17.65	85	26	0
38.44	90	28	40	9.92	13.46	56	24	25	4.8	12.96	85	30	4
42.02	93	30	30	11.44	15.07	56	19	18	7.12	19.13	75	35	5
27.18	83	15	38	13.47	11.54	52	16	18	6.47	15.12	67	34	12



ZYGANT_pcsa	ZYGPOST_pds	ZYGPOSTlg	ZYGPOSTlgfbw	ZYGPOSTlang	ZYGPOST_pcsa	SPZYGpds	SPZYGlg	SPZYGlgfbw	SPZYGangle	SPZYGpca	TPSubpca	TPSUPlg	TPSUPlgfbw
2.124070898	7.43	53	8	30	7.587934847	16.54	116	39	35	3.277400177	64.5	171	48
5.620627635	10.91	56	7	42	10.92633295	12.08	108	34	8	3.319211507	52.8	153	43
3.791390752	8.11	45	-4	19	5.137861578	17.16	114	42	30	3.349213445	59.67	145	41
3.434803955	6.58	48	-1	35	4.622659049	9.63	97	47	10	1.913476325	43.78	128	40
2.856933896	5.72	50	-2	34	3.7286204	10.15	100	50	15	1.849839082	31.99	110	32
4.088202361	7.25	51	7	35	8.003844099	14.6	96	39	15	3.411349072	52.97	148	36
4.256201336	12.01	58	-0	50	7.282904898	13.78	103	52	4	2.493910726	59.03	135	44
2.78941422	10.25	56	-5	20	6.057766895	15.63	106	31	15	4.59446764	56.74	130	43
4.850657996	8.81	49	-5	34	4.593598122	18.3	126	52	20	3.2050474	73.71	154	53
3.144736529	8.05	49	9	30	7.307656709	13.9	96	40	20	3.080596092	50.28	125	39
3.554544564	6.86	46	-1	33	4.934202484	13.64	110	50	19	2.46905228	51.93	143	47
5.124217373	8.71	56	-0	44	5.910801567	15.3	112	46	27	2.795816206	52.13	133	40
3.017203319	6.07	45	-4	36	3.350671736	9.79	107	51	5	1.801059681	37.66	131	38
3.90249417	8.3	46	-5	30	4.520761542	9.53	112	38	7	2.348303085	46.4	145	39
4.898320708	8.07	44	-2	20	6.626605091	8.44	126	66	7	1.215833022	60.78	153	44
4.097226465	10.26	55	-1	27	7.620429366	15.64	133	40	8	3.69949203	59.65	124	43
3.199719061	5.79	47	-2	27	4.055730029	9.36	107	44	10	1.976372335	40.95	125	30
2.957088749	11.31	52	-2	43	6.502838338	15.52	117	43	5	3.392045733	54.02	143	51
2.878033324	7.65	55	-3	30	4.807760766	13.98	107	48	3	2.743675962	48.05	127	41
4.079872995	7.81	50	-0	34	6.108286266	10.76	108	40	21	2.369180516	44.3	141	29
5.080301473	8.4	57	-3	47	4.157319466	10.52	114	52	5	1.901300476	47.3	128	44
-0.23237521	6.62	50	-1	42	4.219227054	11.62	104	37	16	2.897020206	44.88	123	40
5.888177908	8.04	57	-0	32	6.432364805	11.75	105	57	5	1.937320043	55.25	145	37
3.742878202	7.54	54	9	20	7.426920714	12.74	104	41	20	2.754644268	50.55	160	52
4.666462252	9.44	58	-5	38	4.678504097	21.63	119	49	31	3.569605066	74.66	156	48
2.292282875	9.82	55	-3	35	5.837498603	18.29	115	35	20	4.632608635	88.88	180	46
5.05636188	13.44	66	-4	12	8.858695252	13.57	119	38	5	3.356097828	79.33	162	35
3.956361252	11.83	78	-3	44	6.175464324	26.43	123	24	29	9.086556756	73.93	138	42
4.322075813	12.04	50	-3	38	6.885086701	18.25	135	54	15	3.079690734	84.87	180	40
5.023597161	12.31	60	-4	25	7.550315949	19.58	121	49	20	3.512286202	77.49	132	43
4.434858172	11.62	59	22	38	3.926537289	17.23	145	30	6	5.388557314	81.35	157	47
3.174974954	10.23	60	-7	25	5.145132442	17.24	145	48	15	3.27290905	88.48	155	50
6.349639643	10.44	56	-6	32	5.220296064	18.63	112	29	36	4.903053548	71.17	144	37
6.15419062	10.08	54	-2	30	6.862842822	11.63	108	48	10	2.289755448	32.78	156	38
5.066432297	10.54	56	-0	40	7.617083425	16.1	120	56	6	2.697406084	82.41	148	48
6.366187218	10.54	54	-4	32	6.023198742	19.43	124	52	8	3.480730871	88.61	135	48
5.073649437	11.19	59	-4	30	6.530205033	12.18	120	60	13	1.866010596	72.78	145	53
6.096607301	13.41	70	-5	35	6.90869743	20.25	125	40	15	4.613207071	75.57	160	46
4.121000684	10.74	55	-2	48	5.649734837	15.3	115	38	25	3.555930545	53.43	135	34.5
4.099031595	9.99	55	-3	33	6.00065731	15.17	111	40	17	2.051240600	60.57	154	36
4.46512882	7.9	52	9	27	7.378355913	14.26	107	48	13	2.73084063	55.82	148	44
4.74975791	12.29	75	20	30	5.020496327	20.54	125	46	11	4.135074313	86.94	175	47
3.490566038	7.66	55	-7	10	4.186252713	16.4	130	65	15	2.299155813	86.09	160	50
6.017987938	9.57	55	-4	30	5.584613419	15.62	123	47	8	3.104774635	71.3	163	41
4.065544054	9.41	54	-3	35	5.59377412	13.66	118	53	5	2.422217796	55.53	136	39
5.136712823	10.35	58	-3	20	7.057923531	14.35	117	58	6	2.321305985	64.16	143	42
4.103660301	8.13	49	-3	25	5.347084404	10.61	98	35	12	2.850074276	42.6	145	33

TPSupange	TPSupcscs	TPPROFpsc	TPPROFjg	TPPROFjghre	TPPROFangle	TPPROFpoca	PTEMEDpds	PTEMEDjg	PTEMEDjghre	PTEMEDangle	PTEMEDpoca	PTELATpds	PTELATjg
30	10.978506	73.4	129	40	35	-4.18060379	18.81	90	24	32.5	6.235924959	1.23	27
28	10.22808971	76.93	138	38	40	14.630536	25.67	106	25	16	9.311542541	1.75	26
27	12.17992781	86.75	135	41	36	-6.25973613	24.6	96	22	45	7.29991725	2.29	35
15	5.973639789	72.06	123	40	30	4.71834684	18.93	93	78	70	5.993389953	1.47	27
30	8.167497838	7.2	132	45	33	-2.51852085	15.83	117	18	34	6.878231013	1.65	28
35	12.58018309	69.17	132	29	44	-6.18831555	15.91	105	20	30	8.13328575	1.47	25
34	10.49272857	85.89	128	40	47	-3.81529225	22.59	93	23	29	8.104043964	1.18	16
25	11.20212019	00.12	129	39	40	-6.32093961	25.62	111	16	45	10.69164043	1.01	33
27	11.69029742	91.66	135	40	40	-6.56029096	25.66	107	24	29	8.821832423	2.3	28
20	11.42906264	67.33	122	34	42	-3.88344648	21.89	100	20	45	7.301211097	1.69	33
21	5.731198625	71.81	122	37	37	-4.62264558	21.71	86	22	47	6.349135676	2	31
36	5.946711301	73.64	130	35	35	-4.75072571	19.96	104	21	31	7.686010477	1.81	31
25	8.473572805	63.04	121	35	25	-5.39990375	17.34	94	24	24	6.226760313	0.97	21
20	10.54710634	74.49	127	36	33	-6.37121871	21.83	102	22	40	7.170990649	1.76	26
21	12.16617031	77.89	132	36	32	-17.3098705	15.13	107	28	12	6.304569947	1.84	28
19	12.37388834	73.78	119	41	43	-2.41584816	24.27	104	17	41	10.16470672	1.98	30
21	5.491091972	66.82	126	37	43	-2.46023823	19.4	98	25	17	7.000872553	1.41	27
22	9.26497814	80.82	132	38	38	-5.81107972	23.69	109	22	40	7.781986646	1.51	25
23	5.753623677	84.4	133	36	33	-8.54021277	21.25	92	21	30	8.267313491	1.56	28
35	11.80495627	82.26	133	38	36	-6.52178202	20.69	98	18	29	9.484214749	1.37	30
33	8.505385477	74.79	127	37	36	-5.42743014	15.75	98	19	25	8.887576982	1.8	26
35	8.67084711	69.28	124	33	33	-6.61037649	15.67	89	19	33	8.190988119	1.58	28
22	13.29183065	87.5	131	38	40	-6.21405147	25.46	100	25	32	8.147662086	1.22	17
20	8.61782692	93.4	146	38	40	-7.76279816	23.32	106	24	30	7.938666201	2	35
23	13.50725086	109.48	136	45	54	-3.49071896	26.14	113	35	20	6.620907037	2.31	32
28	16.05820151	113.94	130	45	45	21.31046023	30.4	110	25	40	8.78730593	1.71	30
24	19.53411352	109.29	133	39	27	23.55341921	28.9	116	20	36	11.02858073	1.99	29
27	14.79607155	123.17	147	42	35	22.66283857	34.81	114	22	19	14.11385147	3.27	32
20	18.80936621	104.69	135	50	50	12.6568745	27.14	97	23	40	8.527654555	1.87	25
43	12.29639269	106.82	133	36	44	20.31883028	27.43	106	22	30	10.4.37778	2.98	39
21	15.24423278	114.1	148	39	31	23.65314925	30.31	106	16	52	11.00277082	3.13	38
25	14.78820706	104.85	135	55	35	-4.73309123	34.4	100	26	40	9.561567781	1.28	26
18	17.25820812	109.73	133	38	42	20.24460817	29.35	103	22	31	10.78810475	2.85	34
22	7.545453514	94.67	128	39	32	-19.4205889	27.62	107	22	26	10.64523662	2.22	31
30	14.02695627	109.38	131	43	44	-7.26226138	26.84	99	22	30	9.967462195	1.82	25
25	15.4275388	12.06	140	41	45	-9.69681246	30.85	112	36	29	7.070759425	2.58	34
24	11.8347879	104.28	138	39	34	20.91244289	25.06	106	24	16	10.98045003	2.74	32
42	11.66983423	97.63	140	38	50	-5.57978012	30.41	105	27	45	7.513318384	2.33	30
22	13.54646757	88.25	125	35	38	-8.74446065	24.88	107	20	45	8.298498451	1.72	25
20	16.88540959	92.3	131	34	50	-6.46206892	25.14	100	18	25	13.84161893	2.03	35
23	11.0168484	80.96	130	28	50	-7.53805277	22.67	97	26	29	7.178482507	1.66	28
31	11.51721781	112.53	135	46	40	-7.67903634	25.09	110	23	34	9.892002865	1.6	25
30	15.26379967	88.63	135	35	30	20.68890338	24.92	110	35	15	6.48810555	1.55	30
20	14.20791752	118.32	131	48	45	-6.44356807	24.01	101	28	25	7.331687994	2.18	35
25	11.00620315	77.02	133	36	43	-4.91455503	25.54	96	21	33	9.622402617	1.70	29
25	13.06725508	88.12	141	35	38	-8.71884841	26.88	103	16	37	12.6576194	2.57	36
25	11.03336756	71.19	125	30	44	-6.10371081	21.02	91	24	49	5.420739304	1.72	34





Ca6	Ca7	Ca8	Ca9	Ca10	Ca11	Ca12	Mdb1	Mdb2	Mdb3	Mdb4	Mdb5	Mdb6	Mdb7		
205	8.2	7.5	7.2	7.2	4.0	5.6	5.7	5.4	17.3	17.4	9.3	6.3	2.8	1.1	8.7
203	8.0	7.0	7.3	7.3	3.9	5.8	5.8	5.4	16.9	17.1	8.2	6.9	2.9	1.2	8.9
203	8.0	3.9	5.8	5.4	16.9	16.8	2.3	1.1	8.3						
197	8.0	7.0	7.1	7.1	3.9	5.8	5.2	16.5	16.5	8.8	6.0	2.5	1.1	7.8	
197	7.8	7.3	7.0	7.0	3.8	5.8	5.4	16.4	16.4	8.7	6.2	2.5	1.1	7.4	
200	7.8	7.2	7.2	7.2	4.0	5.7	5.4	17.0	16.8	9.1	6.6	2.7	1.1	8.3	
196	7.7	7.2	7.4	7.4	4.0	5.8	5.5	16.4	16.5	8.6	6.6	2.9	1.1	9.0	
208	8.1	7.5	7.5	7.5	4.1	6.0	5.7	17.2	17.5	9.0	6.6	2.9	1.2	8.8	
209	8.4	7.5	7.3	7.3	3.9	5.6	5.5	17.4	17.5	9.1	6.8	3.0	1.0	8.7	
195	7.8	7.0	7.2	7.2	3.8	5.7	5.2	16.1	16.1	8.8	6.4	2.7	1.0	8.1	
204	8.1	7.2	7.2	7.2	3.8	6.0	5.3	16.9	16.7	9.0	6.1	2.5	1.0	8.4	
200	7.8	7.2	7.2	7.0	3.9	5.6	5.5	16.5	16.5	8.6	6.3	2.7	1.1	7.9	
188	7.6	7.0	7.0	7.0	3.8	5.5	5.1	15.6	15.6	8.8	5.9	2.4	1.0	7.9	
190	7.5	7.1	7.1	7.3	3.8	5.6	5.1	15.9	15.9	8.6	6.1	2.8	1.2	8.5	
205	8.2	7.3	7.3	7.4	3.8	5.9	5.7	16.8	16.7	8.9	6.5	2.8	1.1	7.8	
196	7.7	7.3	7.3	7.6	4.0	5.7	5.7	16.6	16.5	9.0	6.9	2.8	1.1	8.7	
191	7.8	7.0	7.3	7.3	3.8	5.7	5.5	16.0	16.0	8.8	6.1	2.5	1.1	8.4	
204	8.1	7.2	7.2	7.6	3.9	5.9	5.7	17.7	17.7	9.3	6.9	3.0	1.2	9.0	
201	8.0	7.2	7.2	7.6	4.0	6.0	5.6	16.9	17.0	8.9	7.0	2.8	1.1	8.3	
196	8.0	6.9	7.3	7.3	4.0	5.9	5.3	16.2	16.3	9.1	6.3	2.7	1.1	8.6	
207	8.3	7.5	7.5	7.3	4.0	5.7	5.6	17.1	17.0	9.1	6.7	2.9	1.1	8.5	
184	7.5	7.3	7.1	7.3	3.9	5.9	5.3	15.1	15.2	8.5	6.2	2.4	1.1	8.8	
204	8.1	7.3	7.3	7.3	4.0	5.9	5.4	17.1	17.2	9.3	6.6	3.0	1.1	8.8	
209	8.2	7.5	7.5	7.5	4.4	6.0	5.8	17.3	17.3	9.4	6.8	2.7	1.2	8.2	
206	8.5	7.6	7.6	7.7	4.4	6.3	6.0	17.1	17.3	9.0	7.1	2.9	1.3	9.3	
213	8.6	7.8	7.8	7.9	4.6	6.3	5.9	17.9	17.9	9.3	7.0	3.0	1.2	9.1	
209	7.9	7.9	7.9	7.9	4.3	6.1	6.0	17.5	17.5	9.1	6.7	2.8	1.1	8.9	
221	8.8	8.1	8.1	8.0	4.7	6.5	6.1	18.6	18.6	9.8	7.2	2.9	1.2	9.7	
207	8.4	7.4	7.4	7.9	4.3	6.2	5.8	17.5	17.4	9.4	6.6	2.8	1.2	9.5	
219	8.7	8.0	8.0	8.0	4.4	6.4	6.4	19.0	18.8	10.0	7.1	3.1	1.2	9.5	
221	8.5	8.3	8.3	8.0	4.2	6.6	6.2	18.8	18.8	9.7	7.2	3.0	1.3	9.2	
217	8.5	7.8	7.8	8.0	4.6	6.7	6.4	18.3	18.0	9.3	7.1	3.0	1.3	9.9	
221	8.7	7.8	8.1	8.1	4.6	6.4	6.2	18.6	18.7	9.5	7.3	3.1	1.2	9.9	
217	8.5	7.6	7.5	7.5	4.4	6.2	5.9	18.2	18.2	9.5	7.2	3.0	1.3	8.9	
216	8.7	7.8	7.8	7.8	4.4	6.4	6.2	18.1	18.3	9.6	7.0	3.1	1.3	9.1	
218	8.9	7.6	7.6	8.1	4.4	6.4	6.3	18.5	18.5	9.9	7.1	3.1	1.1	9.3	
212	8.3	7.7	7.5	7.5	4.3	6.3	6.0	17.7	17.6	9.1	6.9	2.8	1.0	9.3	
219	8.5	8.1	8.1	7.9	4.3	6.6	6.4	18.4	18.1	9.7	7.2	3.1	1.2	8.9	
211	8.4	7.4	7.6	7.6	4.3	6.0	5.7	17.5	17.7	9.3	6.7	2.9	1.2	8.5	
209	8.3	7.6	7.6	7.9	4.5	6.1	5.8	17.8	17.9	9.1	6.9	3.2	1.7	9.0	
203	7.9	7.6	7.2	7.2	4.0	6.2	5.7	16.9	17.1	9.2	6.8	2.9	1.2	8.9	
215	8.7	7.9	7.9	7.9	4.4	6.2	5.9	18.3	18.3	9.8	7.1	3.3	1.1	9.3	
218	8.8	7.7	7.7	8.0	4.3	6.4	6.4	18.3	18.0	9.7	6.8	2.8	1.2	9.1	
206	8.3	7.4	7.4	8.0	4.4	6.3	6.3	17.4	17.6	9.5	6.9	3.0	1.1	9.4	
213	8.5	7.5	7.5	7.8	4.2	6.2	5.9	18.1	18.0	9.8	6.9	3.0	1.1	8.6	
210	8.4	7.3	7.3	7.9	4.3	6.0	6.0	17.3	17.2	9.4	6.9	3.0	1.1	9.0	
214	8.5	7.8	7.8	7.8	4.3	6.1	5.6	17.7	17.6	9.5	7.0	2.9	1.2	8.6	





Annexe 4 : Inventaire des loups fournis pour le projet MorphoLoup par l'OFB

Région de stockage de l'échantillon	Département d'origine de l'échantillon	Coordinateur	Numero Depouille (BDD)	Numero SAGIR	Autre numéro	Génotype	Date	Espèce	Type d'échantillon	Génétique
Auvergne Rhône-Alpes	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard	D0414003	Sagr 135675	180606	S58-12	21/10/2018 Loup	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard	D0415011	Sagr 135677	180732	S58-75	28/10/2018 Loup	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard/Pierre-1	D0416004	Sagr 135669	180771	S58-13	19/11/2018 Loup	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard/Pierre-1	D0416005	Sagr 135149	180817	S58-14	24/11/2018 Loup	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard	D0417004	Sagr 137702	180818	S36-19	27/11/2018 Loup	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard	D0418003	Sagr 135656	180848	S58-15	13/12/2018 Loup	Loup	Tête (décerébrés)	G+
PACA	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard	D0418007	Sagr 135653	180658	S58-10	24/09/2018 Loup	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard	D0418009	Sagr 135655	190117	S63-03	26/01/2019 Loup	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard	D0418012	Sagr 145207	200449	S62-46	26/02/2019 Loup	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard	D0418013	Sagr 145208	200450	ND	15/09/2020 Loup	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard	D0418014	Sagr 135138	200451	ND	15/09/2020 Loup	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard	D0420010	Sagr 145213	200496	ND	21/09/2020		Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard	D0420013	Sagr 145208	200451	ND	15/09/2020 Loup	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard	D0420014	Sagr 145213	200496	ND	21/09/2020		Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Hautes-Alpes	Louise Boulard	D0514001	Sagr 101847	15019	S1-7	09/01/2014 Loup	Loup	Crâne	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Hautes-Alpes	Louise Boulard	D0515001	Sagr 101847	15019	S43-5	08/01/2015 Loup	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Hautes-Alpes	Louise Boulard	D0515002	Sagr A02061		S21-1	26/03/2015 Loup	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Hautes-Alpes	Louise Boulard	D0515003	Sagr A02062		S45-2	20/08/2015 Loup	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Hautes-Alpes	Louise Boulard	D0515008	Sagr 135123	170382	S48-11	11/11/2015 Loup	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Hautes-Alpes	Louise Boulard/Pierre-1	D0517003	Sagr 135112	170382	S58-52	24/07/2017 Loup	Loup	Tête	G+
PACA	Hautes-Alpes		D0517009	Sagr 135112		S54-35	12/10/2017 Loup	Loup	Tête	G+
PACA	Hautes-Alpes		D0517010	Sagr 135129	170581	S54-36	01/11/2017 Loup	Loup	Tête	G+

Numero Depouille (BDD)	Numero SAGIR	Sexe	Poids	Age estime	Age minimum	Meute	Commune de dices	Mortalite	Lieu d'origine de stockage
D0414003		F			NI	PARPAILLON UBAYE	LARCHE	Tir réglementaire	ONCFS Glerres - Grand Congel Bureau Louise
D0415011		M		<1	<1	COULOMP DALUIS	LE FUGERET	Tir réglementaire	ONCFS Glerres - Grand Congel Bureau Louise
D0416004		F		<1	<1	TROIS EVECHES	BACH-ALLOS	NA	ONCFS Glerres - Grand Congel Bureau Louise
D0416005		F		<1	<1	MONGES	BAYONS	Tir réglementaire	ONCFS Glerres - Grand Congel Bureau Louise
D0417004		NI			NI	SASSE	LA BREOLE	NA	Labo véto GAP
D0418003	Sagir 135670	M			<1	VANSON	SISTERON	Naturelle	Labo véto GAP
D0418007	Sagir 135675	M		3 à 4	<1	MONGES	AUZET	Tir réglementaire	Labo véto GAP
D0418009	Sagir 135653	M		3 à 4	<1	ISSOLE VERDON	ANGLES	Tir réglementaire	Labo véto GAP
D0418012	Sagir 135676	F		3 à 4	<1	MONGES	SELONNET	Tir réglementaire	Labo véto GAP
D0418013	Sagir 135677	F		3 à 4	<1	COUSSON	LA JAVIE	NA	Labo véto GAP
D0418014	Sagir 135669	F		3 à 4	<1	AUP	BARREME	Collision	Labo véto GAP
D0418015	Sagir 135149	M		3 à 4	<1	MONGES	BARLES	NA	Labo véto GAP
D0418016	Sagir 137702	F		3 à 4	<1	MONGES	LA JAVIE	NA	Labo véto GAP
D0418017	Sagir 135656	F		<1	<1	SASSE	TURRIERS	Collision	Labo véto GAP
D0419002	Sagir 135668	M		3 à 4	<1	ISSOLE VERDON	MORIEZ	Tir réglementaire	Labo véto GAP
D0419003	Sagir 135655	M			<1	VANSON	SISTERON	Collision	Labo véto GAP
D0420009	Sagir 145207	ND			ND	PARPAILLON UBAYE	LARCHE	Tir réglementaire	Labo véto GAP
D0420010	Sagir 145208	M			ND	PARPAILLON UBAYE	LARCHE	Tir réglementaire	Labo véto GAP
D0420013	Sagir 135138	M			ND	MONGES	AUZET	Tir réglementaire	Labo véto GAP
D0420014	Sagir 145233	F			ND	COULOMP DALUIS	CASTELLET LES SAUSSES	Tir réglementaire	Labo véto GAP
D0514001		NI			NI	DURBON	ST DISDIER	NA	ONCFS Glerres - Grand Congel Bureau Louise
D0515001	Sagir 101847	F		<1	<1	BEAL TRAVERSIER	ARVIEUX	NA	ONCFS Glerres - Grand Congel Bureau Louise
D0515002	Sagir A02061	F				BEAL TRAVERSIER	ARVIEUX	Collision	ONCFS Glerres - Grand Congel Bureau Louise
D0515003	Sagir A02062	F				BEAL TRAVERSIER	ANGUILLES	Tir réglementaire	ONCFS Glerres - Grand Congel Bureau Louise
D0515008	Sagir 135123	F		32,1 5 à 6	<1	DURBON	LA CLUSE	Tir réglementaire	ONCFS Glerres - Grand Congel Bureau Louise
D0517003	Sagir 135112	M		<1	<1	RIPA HAUT GUIL	CE RIVIERES	Tir réglementaire	ONCFS Glerres - Grand Congel Bureau Louise
D0517009	Sagir 135129	M		<1	<1	OBILOU	ST DISDIER	Tir réglementaire	Labo véto GAP
D0517010	Sagir 135129	M		3 à 4	<1	RIPA HAUT GUIL	CERVIERES	Tir réglementaire	Labo véto GAP



Région de stockage de l'échantillon	Département d'origine de l'échantillon	Coordinateur	Numéro Dépouille (BDD)	Numero SAGIR	Autre numéro	Génotype	Date	Espèce	Type d'échantillon	Génétiqque
PACA	Hauts-Alpes		D0517011	Sagr 135126	17D595	S54-37	09/11/2017	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D0518002	Sagr 137706	18D76	S54-39	30/01/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D0518003	Sagr 126630	18D104	S54-40	09/02/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D0518005	Sagr 137718	18D437	S58-53	02/07/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D0518009	Sagr 135146	18D574	S58-20	30/08/2016	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D0518011	Sagr 135131	18D629	S58-22	13/09/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D0518012	Sagr 139891	18D644	S58-23	20/09/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D0518014	Sagr 135148	18D744	S58-25	02/11/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D0518015	Sagr 139893	18D862	S62-08	18/12/2018	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Alpes de Haute Provence	Louise Bouliard	D0414003			S1-8	02/10/2014	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Alpes de Haute Provence	Louise Bouliard	D0415011			S52-07	29/11/2015	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Alpes de Haute Provence	Pierre-Idoua Bouliard	ID0416004			S52-35	28/10/2016	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Alpes de Haute Provence	Pierre-Idoua Bouliard	ID0416005			S52-18	03/11/2016	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0417004			S1-8	16/10/2017	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0418003	Sagr 135670	18D271	S58-07	07/04/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0418007	Sagr 135675	18D606	S58-08	25/09/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0418009	Sagr 135653	18D658	S58-10	24/09/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0418012	Sagr 135676	18D733	S58-12	21/10/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0418013	Sagr 135677	18D732	S58-75	28/10/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0418014	Sagr 135669	18D771	S58-13	19/11/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0418015	Sagr 135149	18D817	S58-14	24/11/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0418016	Sagr 137702	18D818	S36-20	27/11/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0418017	Sagr 135656	18D848	S58-16	13/12/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0419002	Sagr 135668	19D173	S63-04	26/01/2019	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0419003	Sagr 135655	19D201	S62-47	26/02/2019	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0420009	Sagr 145207	20D449	ND	15/09/2020	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0420010	Sagr 145208	20D450	ND	15/09/2020	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0420013	Sagr 135138	20D451	ND	15/09/2020	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D0420014	Sagr 145233	20D496	ND	21/09/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Hauts-Alpes	Louise Bouliard	D0514001			S1-8	09/01/2014	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Hauts-Alpes	Louise Bouliard/Pierre-Idoua Bouliard	ID0515001	Sagr 101847	15D20	S43-6	08/01/2015	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Hauts-Alpes	Louise Bouliard	D0515002	Sagr A02063		S21-2	26/03/2015	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Hauts-Alpes	Louise Bouliard	D0515003	Sagr A02064		S45-3	20/08/2015	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Hauts-Alpes	Louise Bouliard	D0515008			S48-12	11/11/2015	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Hauts-Alpes	Louise Bouliard/Pierre-Idoua Bouliard	ID0517003	Sagr 135123	17D382	S58-53	24/07/2017	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D0517009	Sagr 135112		S54-35	12/10/2017	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D0517010	Sagr 135129	17D581	S54-36	01/11/2017	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D0517011	Sagr 135126	17D595	S54-37	09/11/2017	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D0518002	Sagr 137706	18D76	S54-39	30/01/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D0518003	Sagr 126630	18D104	S54-40	09/02/2018	Loup	Tête	G+

Numéro Depouille (BDJ)	Numéro SAGIR	Sexe	Poids	Age estimé	Age minimum	Meute	Commune de décès	Mortalité	Lieu d'origine de stockage
DD517011	Sagr 135126	M			<1	MORGON	CHATEAUROUX	NA	Labo veto GAP
DD518002	Sagr 137706	F			1 <1	DURBON	VEYNES	Collision	Labo veto GAP
DD518003	Sagr 126630	M			<1	MORGON	CROTS	NA	Labo veto GAP
DD518005	Sagr 137718	F	3 à 4			1 GUISANE	LE MONETIER LES BAINS	NA	Labo veto GAP
DD518009	Sagr 135146	M				2 CHABRIERES	REALLON	NA	Labo veto GAP
DD518011	Sagr 135131	M		<1	<1	CHABRIERES	REALLON	Tir réglementaire	Labo veto GAP
DD518012	Sagr 139891	F		3 à 4	<1	CHABRIERES	ANCELLE	Tir réglementaire	Labo veto GAP
DD518014	Sagr 135148	F		<1	<1	GUISANE	LE MONETIER	Collision	Labo veto GAP
DD518015	Sagr 139893	F		<1	<1	DURBON	ST JUEN EN BEAUCHENE	Collision	Labo veto GAP
DD414003		M				3 BEAUMONT VALGAU VILLAR LOUBIERE	NA		Labo veto GAP
DD415011		M		3 à 4		1 FOURAN	CHATEAUROUX	Tir réglementaire	Labo veto GAP
DD416004		M				CHAMPSAUR	ORCIERES	Mortalité naturelle	Labo veto GAP
DD416005		F				CHABRIERES	ANCELLE	Tir réglementaire	Labo veto GAP
DD418003	Sagr 135670	F				CHABRIERES	ANCELLE	Tir réglementaire	Labo veto GAP
DD418007	Sagr 135675	F				BEAL TRAVERSIER	ANCELLE	Tir réglementaire	Labo veto GAP
DD418009	Sagr 135653	M				CHABRIERES	AVANCON	NA	Labo veto GAP
DD418012	Sagr 135676	M				CHABRIERES	ANCELLE	Tir réglementaire	Labo veto GAP
DD418013	Sagr 135677	F				RIPA HAUT GUIL	ABRIES	Collision	Labo veto GAP
DD418014	Sagr 135669	F		23	1 ND	AUDIBERGUE	ESCRAGNOLLES	Tir réglementaire	OFB Gap
DD418015	Sagr 135149	F		26	<1	1 TEILLON HAUT ESTER ST VALLIER DE THIEY	ST AUBAN	Tir réglementaire	OFB Gap
DD418016	Sagr 137702	M		25 <1	<1	THIEY CAUSSOLS	ST AUBAN	NA	OFB Gap
DD418017	Sagr 135656	F			<1	HAUTE TINEE	ISOLA	NA	OFB Gap
DD419002	Sagr 135668	M			<1	HAUTE TINEE	ISOLA	NA	OFB Gap
DD419003	Sagr 135655	F		25	<1	HAUTE TINEE	ISOLA	NA	OFB Gap
DD420009	Sagr 145207	M				COULOMP DALUIS	LA CROIX SUR ROUDOULE	Tir réglementaire	OFB Gap
DD420010	Sagr 145208	M		37		2 THIEY CAUSSOLS	ST VALLIER DE THIEY	Tir réglementaire	OFB Gap
DD420013	Sagr 135138	M		34	<1	AUDIBERGUE	ESCRAGNOLLES	Tir réglementaire	OFB Gap
DD420014	Sagr 145233	F		33	<1	AUDIBERGUE	ESCRAGNOLLES	Tir réglementaire	OFB Gap
DD514001		M		26	<1	LA BERNARDE	GREOLIERES	Tir réglementaire	OFB Gap
DD515001	Sagr 101847	F		30	<1	PREALPES DE MENTON	PELLE	Tir réglementaire	OFB Gap
DD515002	Sagr 101847	F		26	<1	PREALPES DE MENTON	PELLE	Tir réglementaire	OFB Gap
DD515003	Sagr AO2063	F		20	<1	MENTON	PELLE	Tir réglementaire	OFB Gap
DD515008	Sagr AO2064	M		27		CHEIRON	COURSEGOULES	Tir réglementaire	OFB Gap
DD517003	Sagr 135123	F		27		1 THEY CAUSSOLS	GOURDON	Tir réglementaire	OFB Gap
DD517009	Sagr 135112	M		30		1 VESUBIE ROYA	BREL SUR ROYA	Tir réglementaire	OFB Gap
DD517010	Sagr 135129	F		19		1 BLEINE	GREOLIERES	Tir réglementaire	OFB Gap
DD517011	Sagr 135126	M		34 3 à 4		1 NA	CHAFFOIS	Collision	ONCFS Glères - Grand Congel Bureau Louise
DD518002	Sagr 137706	M		32,5 7 à 8	1 ND	VERCORS HAUTS PLA TRESHENU CREYERS	VERCORS HAUTS PLA TRESHENU CREYERS	Naturelle	ONCFS Glères - Grand Congel Bureau Louise
DD518003	Sagr 126630	F		27	<1	VERCORS OUEST	BARBIERES	Tir réglementaire	Clermont-Ferrand
DD518009	Sagr 126630	F		27	<1	VERCORS OUEST	ORHOL EN ROYANS	Collision ou chute	Clermont-Ferrand



Région de stockage de l'échantillon	Département d'origine de l'échantillon	Coordinateur	Numéro Dépouille (BDD)	Numéro SAGIR	Autre numéro	Génotype	Date	Espèce	Type d'échantillon	Génétique	
PACA	Hauts-Alpes		D05.18005	Sagir 137718	180437	S58-53		02/07/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D05.18009	Sagir 135146	180574	S58-20		30/08/2016	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D05.18011	Sagir 135131	180629	S58-22		13/09/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D05.18012	Sagir 139891	180644	S58-23		20/09/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D05.18014	Sagir 135148	180744	S58-25		02/11/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Hauts-Alpes		D05.18015	Sagir 139893	180862	S62-09		18/12/2018	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard	D04.14003			S1-9		02/10/2014	Loup	Crâne	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard	D04.15011			S52-07		29/11/2015	Loup	Crâne	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard/Pierre-Edouard	D04.16004			S52-35		28/10/2016	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Alpes de Haute Provence	Louise Boulard/Pierre-Edouard	D04.16005			S52-18		03/11/2016	Loup	Tête	G+
PACA	Alpes de Haute Provence		D04.17004			S1-9		16/10/2017	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie	Louise Boulard	D73.17005	Sagir 128945	170825005059	S54-20		25/08/2017	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie	Louise Boulard	D73.17006	Sagir 128940	170828005073	S54-21		27/08/2017	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie	Louise Boulard	D73.17007	Sagir 138234		S54-22		20/10/2017	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Isère	Louise Boulard	D73.17008	Sagir 128938	170817004957	S54-23		15/08/2017	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie	Louise Boulard	D73.17010	Sagir 138236		S56-34		24/11/2017	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie	Louise Boulard	D73.17011	Sagir 138238		S54-24		18/11/2017	Loup	Crâne	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Isère	Louise Boulard	D73.17012	Sagir 128939	170817004960	S54-25		17/08/2017	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie	Louise Boulard	D73.17013	Sagir 138237		S56-29		09/12/2017	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie	Louise Boulard	D73.18001	Sagir 138239		S54-26		11/01/2018	Loup	Crâne	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie	Louise Boulard	D73.18004	Sagir 128946		S56-14		08/07/2018	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie	Louise Boulard	D73.18005	Sagir 135643		S56-15		13/07/2018	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie	Louise Boulard	D73.18006	Sagir 135647		S56-18		23/08/2018	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie	Louise Boulard	D73.18007	Sagir 135648		S55-30		25/08/2018	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie	Louise Boulard	D73.18009	Sagir 135637		S58-42		06/09/2018	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D73.19007	Sagir 139539		S64-47		31/05/2019	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D73.19009	Sagir 139513		S64-48		09/07/2019	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D73.19010	Sagir 128947		ND		18/07/2019	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D73.19013	Sagir 135639		S67-42		03/08/2019	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D73.19014	Sagir 128949		S69-93		05/08/2019	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D73.19015	Sagir 139488		ND		09/08/2019	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D73.19016	Sagir 139489		ND		14/08/2019	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D73.19017	Sagir 139487		ND		05/09/2019	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D73.19018	Sagir 139494		ND		09/09/2019	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D73.19020	Sagir 139520		ND		21/09/2019	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D73.19022	Sagir 143056		S67-43		29/09/2019	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D73.19026	Sagir 139522		S69-94		20/10/2019	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D73.20001	Sagir 139524		ND		05/01/2020	Loup	Tête	G+

Numéro Dapouille (BDD)	Numéro SAGIR	Sexe	Poids	Age estimé	Age minimum	Meute	Commune de décès	Mortalité	Lieu d'origine de stockage
D0518005	Sagir 137718	M	16		NI	VENTOURET	MONTBRUN LES BAINS	NA	Diermont-Ferrand
D0518009	Sagir 135146	M	36,3 à 4		ND	1 LA RAYE	COMBOVIN	Tir réglementaire	Diermont-Ferrand
D0518011	Sagir 135131	F	31,5		ND	LA RAYE	OURCHES	Tir réglementaire	Diermont-Ferrand
D0518012	Sagir 139891	M			ND	LA RAYE	OURCHES	Tir réglementaire	Diermont-Ferrand
D0518014	Sagir 135148	ND			ND	LA RAYE	GIGORS ET LOZERON	Tir réglementaire	Diermont-Ferrand
D0518015	Sagir 139893	ND			ND	VERCORS OUEST	BOUVANTE	NA	Diermont-Ferrand
D0414003		F				1 TRIEVES	CHICILLANNE	NA	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D0415011		M				8 HAUTE MAURIENNE	LANSEBOURG MONT CENNA	NA	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D0416004		F	13,8 <1		<1	GALBIER THABOR	VALMEINER	Tir réglementaire	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D0416005		M	31,6 3 à 4		ND	BEAUFORTAIN	LA LECHERE	Tir réglementaire	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D0417004		M	19,2 <1		<1	ARVAN	ST COLOMBAN DES VILLAS	Tir réglementaire	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D7317005	Sagir 128945	F	29		<1	1 LAUZIERE	MONTSAPEY	Tir réglementaire	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D7317006	Sagir 128940	M	31,4		<1	LAUZIERE	BONVILLARET	Tir réglementaire	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D7317007	Sagir 138234	M			<1	ENCOMBRES	ST MARTIN DE BELLEVILLE	NA	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D7317008	Sagir 138234	F	25 5 à 6		<1	1 GALBIER THABOR	VALLOIRE	Tir réglementaire	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D7317010	Sagir 138236	M	34 3 à 4		<1	BELLEDONNE NORD	ST REMY DE MAURIENNE	Collision	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D7317011	Sagir 138238	F			<1	HAUTE MAURIENNE	ST ANDRE	Collision	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D7317012	Sagir 128939	M				1 BEAUFORTAIN	LA LECHERE	NA	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D7317013	Sagir 138237	M	16,7		<1	GALBIER THABOR	FRENEY	NA	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D7318001	Sagir 138239	M			<1	BEAUFORTAIN	LA LECHERE	Tir réglementaire	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D7318004	Sagir 128946	M	29,5 3 à 4			1 LAUZIERE	LA LECHERE	Tir réglementaire	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D7318005	Sagir 135643	M	30,3 3 à 4			1 ENCOMBRES	PONTAMAFREY	Tir réglementaire	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D7318006	Sagir 135647	M	3 à 4			ENCOMBRES	MONTPASCAL	Tir réglementaire	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D7318007	Sagir 135648	M	36,3 3 à 4		<1	BEAUFORTAIN	LA LECHERE	Tir réglementaire	ONCSF Gières - Grand Congel Bureau Louise
D7318009	Sagir 135637	F	26,5 3 à 4		<1	BELLEDONNE	CHAMPLAURENT	Tir réglementaire	Diermont-Ferrand
D7319007	Sagir 139539	M				1 ENCOMBRES	PLANAVY	Tir réglementaire	Diermont-Ferrand
D7319009	Sagir 139513	M	34			1 BELLECOTE	BELLENTRE	Tir réglementaire	Diermont-Ferrand
D7319010	Sagir 128947	M			ND	ARVAN	ST MARTIN DE BELLEVILLE	NA	Diermont-Ferrand
D7319013	Sagir 135639	M				1 BELLEDONNE	ST ALBAN DES	Tir réglementaire	Diermont-Ferrand
D7319014	Sagir 128949	F			ND	NORD	HURTIERES	NA	Diermont-Ferrand
D7319015	Sagir 139488	ND			ND	1 BEAUFORTAIN	LA LECHERE	NA	Diermont-Ferrand
D7319016	Sagir 139489	M			ND	NA	PONTAMAFREY MONTPASNA	NA	Diermont-Ferrand
D7319017	Sagir 139487	F			ND	BEAUFORTAIN	LA LECHERE	NA	Diermont-Ferrand
D7319018	Sagir 139494	M			ND	BEAUFORTAIN	LA LECHERE	NA	Diermont-Ferrand
D7319020	Sagir 139520	M	11 <1		ND	BEAUFORTAIN	GRANIER	Bracottage (tir)	Diermont-Ferrand
D7319022	Sagir 143056	M	14,1 <1		<1	BELLEDONNE	ST REMY DE	Mise à mort	Diermont-Ferrand
D7319026	Sagir 139522	ND			<1	NORD	MAURIENNE	NA	Diermont-Ferrand
D7320001	Sagir 139524	F			ND	GALBIER THABOR	ST MARTIN DE LA PORTE	NA	Diermont-Ferrand



Région de stockage de l'échantillon	Département d'origine de l'échantillon	Coordinateur	Numéro Depouille (BDD)	Numéro SAGIR	Autre numéro	Génotype	Date	Espèce	Type d'échantillon	Génétique
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D7320003	Sagr 139501		ND	18/04/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D7320004	Sagr 135630		ND	11/05/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D7320005	Sagr 139498		ND	10/07/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D7320006	Sagr 126927		ND	18/07/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D7320007	Sagr 134007		ND	26/07/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Isère		D7320008	Sagr 134008		ND	01/08/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Isère		D7320010	Sagr 139497		ND	12/08/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D7320011	Sagr 134010		ND	14/08/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D7320013	Sagr 134020		ND	19/08/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D7320015	Sagr 134027		ND	08/09/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Haute-Savoie		D7419001	Sagr 143065		SS9-44	26/08/2019	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Haute-Savoie		D7420001	Sagr 143084		ND	28/06/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Haute-Savoie		D7420002	Sagr 128529		ND	09/07/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Var	Louise Boulard/Pierre-	D8316001	Sagr 148756		SS2-39	19/08/2016	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8317002	Sagr 132984		ND	21/03/2017	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8317003	Sagr 136124		ND	18/10/2017	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8317004	Sagr 136126		ND	23/10/2017	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8318001	Sagr 136130		SS9-95	20/02/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8318002	Sagr 136131		SS9-01	21/02/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8318003	Sagr 136133		ND	17/04/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8318005	Sagr 143545		SS7-34	14/10/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8318007	Sagr 132986		ND	14/03/2018	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8319003	Sagr 143553	2019-1034	SS7-37	09/02/2019	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8319004	Sagr 143555		SS2-25	23/02/2019	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8319006	Sagr 143558		ND	15/05/2019	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8319007	Sagr 136134		ND	15/05/2019	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8319008	Sagr 136137		S40b-21	30/08/2019	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8319009	Sagr 136138		S1-7	30/08/2019	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8319010	Sagr 136141		SS7-23	05/09/2019	Loup	Tête	G+
PACA	Var		D8320003	Sagr 136142		ND	12/02/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D7320014	Sagr 134028		ND	02/09/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D7320002	Sagr 134003		SS70-35	16/02/2020	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D7319019	Sagr 139499		ND	18/09/2019	Loup	Tête	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Isère		D3820002	Sagr 142859		ND	28/03/2020	Loup	Depouille complète	G+
Auvergne Rhône-Alpes	Savoie		D7320012	Sagr 134019		ND	19/08/2020	Loup	Depouille complète	G+



Numéro Dépouille (BDJ)	Numéro SAGIR	Sexe	Poids	Age estimé	Age minimum	Meute	Commune de décès	Mortalité	Lieu d'origine de stockage
D7320003	Sagr/ 139501	F	17,6		ND	TROIS VALLEES	ST MARTIN DE BELLEVILLE NA	Tir réglementaire	Clermont-Ferrand
D7320004	Sagr/ 135630	M	32,5		ND	TROIS VALLEES	PRALOIGNAN LA VANOISE	Tir réglementaire	Clermont-Ferrand
D7320005	Sagr/ 139498	F	25,6		ND	LAUZIERE	MONTSAPEY	Tir réglementaire	Clermont-Ferrand
D7320006	Sagr/ 126927	ND			ND	GALBIER THABOR	OELLE	NA	Clermont-Ferrand
D7320007	Sagr/ 134007	ND			ND	TROIS VALLEES	ST JEAN DE BELLEVILLE	NA	Clermont-Ferrand
D7320008	Sagr/ 134008	ND			ND	TROIS VALLEES	LES ALLUES	Tir réglementaire	Clermont-Ferrand
D7320010	Sagr/ 139497	ND			ND	LAUZIERE	MONTSAPEY	Tir réglementaire	Clermont-Ferrand
D7320011	Sagr/ 134010	ND			ND	GALBIER THABOR	VALLOIRE	NA	Clermont-Ferrand
D7320013	Sagr/ 134020	ND			ND	GALBIER THABOR	VALLOIRE	Tir réglementaire	Clermont-Ferrand
D7320015	Sagr/ 134027	ND			ND	GRAND ARC	BONVILLARD	Tir réglementaire	Clermont-Ferrand
D7419001	Sagr/ 143065	M	37			2 LES BORNES	LES VILLARDS SUR THONES	Tir réglementaire	Clermont-Ferrand
D7420001	Sagr/ 143084	F	24,2		1 ND	LES BORNES	LES VILLARDS SUR THONES	Tir réglementaire	Clermont-Ferrand
D7420002	Sagr/ 128529	F	24,8		ND	LES BORNES	LE PETIT BORNAND LES GL	Tir réglementaire	Clermont-Ferrand
D8316001	Sagr/ 148756	M	<1		<1	CANUERS EST	SELLANS	Tir réglementaire	ONCS Gieres - Grand Congel Bureau Louise
D8317002	Sagr/ 132984	F	<1		ND	CANUERS EST	BARGEMON	Tir réglementaire	OFB Gap
D8317003	Sagr/ 136124	M			ND	SAINTE CROIX CANU AIGUINES		Tir réglementaire	OFB Gap
D8317004	Sagr/ 136126	F	15 <1		ND	CANUERS EST	SEILLANS	Tir réglementaire	OFB Gap
D8318001	Sagr/ 136130	M	30		<1	TRIGANCE	COMPS SUR ARTUBY	Tir réglementaire	OFB Gap
D8318002	Sagr/ 136131	M	22		<1	TRIGANCE	COMPS SUR ARTUBY	Tir réglementaire	OFB Gap
D8318003	Sagr/ 136133	M	34		ND	SAINTE CROIX CANU AIGUINES		Tir réglementaire	OFB Gap
D8318005	Sagr/ 143545	F	26		<1	SAINTE CROIX CANUERS	AMPUS	Tir réglementaire	OFB Gap
D8318007	Sagr/ 132986	ND			ND	SAINTE CROIX CANUERS	AMPUS	Tir réglementaire	OFB Gap
D8319003	Sagr/ 143553	M	29		<1	QUEST VAR	LA VERDIERE	Tir réglementaire	OFB Gap
D8319004	Sagr/ 143555	F	20		1	1 MONT AURELIEN	POURCEUX	Collision	OFB Gap
D8319006	Sagr/ 143558	M	30		ND	CANUERS EST	COMPS SUR ARTUBY	Tir réglementaire	OFB Gap
D8319007	Sagr/ 136134	F			ND	CANUERS EST	COMPS SUR ARTUBY	Tir réglementaire	OFB Gap
D8319008	Sagr/ 136137	F	25			6 CANUERS EST	SEILLANS	Tir réglementaire	OFB Gap
D8319009	Sagr/ 136138	M	13 <1		NI	CANUERS EST	SEILLANS	Tir réglementaire	OFB Gap
D8319010	Sagr/ 136141	F	24			2 ESPAGNIERES	FOX AMPHOUX	Tir réglementaire	OFB Gap
D8320003	Sagr/ 136142	ND			ND	MAURES	LA MOLE	Collision	OFB Gap
D7320014	Sagr/ 134028	NI			ND	BELLEDONNE NORD	ST ALBAN DES HURTIERES	Tir réglementaire	Clermont-Ferrand
D7320002	Sagr/ 134003	F	28		ND	GALBIER THABOR	OELLE	Collision	Clermont-Ferrand
D7319019	Sagr/ 139499	M	<1		ND	ARVAN	ST MARTIN DE LA PORTE	NA	Clermont-Ferrand
D3820002	Sagr/ 142859	F			ND	VERCORS NORD	VEUREY VOROIZE	Tir réglementaire	Vallées
D7320012	Sagr/ 134019	M			ND	GALBIER THABOR	VALLOIRE	Tir réglementaire	Alton

Justine JOSEPH

---

# Etude morpho-fonctionnelle de l'appareil masticateur chez le loup gris français (*Canis lupus italicus*) et exploration du dimorphisme sexuel

## Morpho-functional study of the masticatory system in the French gray wolf (*Canis lupus italicus*) and exploration of sexual dimorphism

Thèse d'Etat de Doctorat Vétérinaire : Nantes, le 16 décembre 2024

---

### Résumé

Le retour du loup gris, *Canis lupus italicus*, sur le territoire français offre une opportunité unique de mener de nouvelles études sur les adaptations morpho-fonctionnelles de ce grand prédateur à son environnement. Dans cette étude préliminaire, nous nous sommes attachés à examiner le dimorphisme sexuel de l'appareil masticateur au sein d'un échantillon de 47 spécimens provenant du Sud-Est de la France. Plus précisément, nous avons exploré les différences entre mâles et femelles à deux niveaux. D'une part, la morphologie des muscles masticateurs, analysée grâce à des données issues de dissections et d'autre part, la morphologie osseuse du crâne et de la mandibule, étudiée à partir de mesures craniométriques réalisées numériquement sur des reconstructions 3D des ossements des têtes disséquées.

Nos résultats mettent en évidence un dimorphisme sexuel principalement lié à la taille : les mâles présentent un crâne et des muscles masticateurs significativement plus volumineux et puissants que ceux des femelles. En outre, nous avons observé que, proportionnellement à la taille, les mâles possèdent un muscle temporal plus développé. Ce développement s'accompagne d'un neurocrâne relativement plus réduit chez les mâles, alors que la largeur de l'arcade zygomatique reste constante, suggérant ainsi un élargissement de la fosse temporale qui accueille le muscle temporal.

Cette base de données inédite ouvre de nombreuses perspectives pour des recherches futures, notamment des études comparatives avec d'autres canidés.

---

### Mots clés

Loup gris français

*Canis lupus italicus*

Système stomatognathique

Dimorphisme sexuel

Myologie

Craniométrie

---

Thèse soutenue à Nantes le 16 décembre 2024