

# Les caractères ostéoscopiques chez les Mammifères actuels et fossiles. Histoire de la méthode et apport à la connaissance des populations

CECILE CALLOU

Archéozoologie et Histoire des Sociétés  
Laboratoire d'Anatomie Comparée - Muséum National d'Histoire Naturelle  
55 rue Buffon, F-75005 Paris – e-mail: callou@mnhn.fr

(Received 7 March 2001; accepted 4 April 2001)



**ABSTRACT:** Zooarchaeology and, to a lesser extent, zoology still make little use of osteoscopic (discrete) characters in intraspecific analyses. In this paper, the history of the method is reviewed, starting with the earliest descriptions of human discrete characters which later shift to observations on animals and culminate with recent zoological studies that compare the results produced by the study of discrete characters with alternative approaches. Through out this review, we intend to show the interest of the method for a knowledge of modern and fossil animal populations.

**KEY WORDS:** ZOOARCHAEOLOGY, ZOOLOGY, OSTEOSCOPIC (DISCRETE) CHARACTERS, MAMMALS

**RESUMEN:** La zooarqueología y, en menor medida la zoología continúan haciendo un uso bastante limitado de los caracteres discretos (osteotópicos) en los análisis intraespecíficos. En este trabajo se hace un repaso a estos métodos de estudio, comenzando con las primeras descripciones de caracteres discretos en humanos, que posteriormente pasan a serlo de animales y culminan en recientes estudios zoológicos que comparan los resultados producidos por el estudio de los caracteres discretos con otros producidos a través de técnicas alternativas. A lo largo de este repaso nuestro principal interés consiste en evidenciar las potencialidades del método para un mejor conocimiento de las poblaciones animales tanto fósiles como modernas.

**PALABRAS CLAVE:** ZOOARQUEOLOGÍA, ZOOLOGÍA, CARACTERES OSTEOTÓPICOS (DISCRETOS), MAMÍFEROS

## INTRODUCTION

L'utilisation des caractères ostéoscopiques (ou caractères discrets) pour comparer des populations animales actuelles et pour documenter leur histoire est rare; elle est pratiquement inexistante pour les populations fossiles. Pourtant les recherches réalisées en anthropologie, et plus particulièrement en paléo-anthropologie, ont montré leur apport dans des approches de ce type. Elles ont également mis en évidence les nombreuses difficultés et interrogations soulevées par leur application.

Devant les potentialités offertes et les biais méthodologiques encourus, il a semblé indispensable de révéler l'importance des caractères ostéoscopiques en tant que marqueurs populationnels, en présentant cette approche de manière détaillée. Les grandes étapes de l'histoire de la méthode sont ainsi retracées depuis les premières descriptions de caractère jusqu'à leur utilisation actuelle, en insistant pour chaque période sur les avancées et les obstacles rencontrés. Le débat sur la signification biologique de ces caractères est ensuite évoqué en même temps que les problèmes de terminologie qui lui sont inhérents. Le lien entre les caractères

discrets et un déterminisme génétique et/ou mésologique, ainsi que la question de leur héritabilité, ont en effet retenu l'attention dès les premières comparaisons de populations dans les années 50, et demeurent d'actualité; les arguments proposés en faveur d'une transmission génétique ou d'une influence de l'environnement sont donc présentés. Enfin, un bilan des recherches menées sur les Mammifères est réalisé; les espèces sélectionnées, les caractères identifiés et les informations que cette méthode peut apporter les concernant sont ainsi développés. Ce premier inventaire est évidemment non exhaustif. Il ne s'agit en aucun cas d'un recensement général de l'ensemble des caractères que la littérature biologique et zoologique est susceptible de contenir. Les études de populations qui cherchent à comparer des groupes y sont privilégiées, plutôt que celles utilisant les caractères ostéoscopiques comme des éléments de diagnose entre famille, genre ou espèce. L'objectif de cet inventaire est la constitution d'un catalogue pouvant être utilisé dans des études ultérieures portant sur d'autres espèces, actuelles et/ou fossiles. Il a été préliminaire à un travail réalisé sur des populations actuelles et fossiles de lapin (*Oryctolagus cuniculus*; Callou, 2000), dont les principaux apports seront présentés en conclusion.

## HISTOIRE DE LA MÉTHODE

Les premières descriptions de caractères discrets datent de la fin du siècle dernier et se rapportent exclusivement à l'Homme. Chambellan (1883), en décrivant des os suturaires, semble être le premier à avoir employé ces caractères en anthropologie. Russell (1900), en rassemblant des caractères observés sur des crânes de différents groupes américains, serait quant à lui le premier à y avoir eu recours pour comparer des populations. A la même époque, Le Double entreprit un inventaire complet des variations ostéoscopiques du crâne (Le Double, 1903), de la face (Le Double, 1906), mais également de la colonne vertébrale (Le Double, 1912). Quelques années plus tard, Wood-Jones (1930-31, 1933-34) reprit ces données pour comparer des populations humaines. Ces recherches demeurèrent toutefois essentiellement descriptives jusqu'aux travaux de Laughlin & Jorgensen (1956) et Brothwell (1958), qui exploitèrent les caractères discrets, non pas de manière uniquement qualitative mais aussi quantitative, en

comparant les différences de fréquences entre les populations. Brothwell (1958) souligna pourtant les difficultés que cette approche posait, difficultés liées à la méconnaissance de la transmission des caractères et aux modifications que ceux-ci pouvaient subir dans des environnements variés.

A partir des années 50, les caractères discrets furent appliqués aux animaux. Deux séries d'articles intitulées "Genetical studies on the skeleton of the mouse" et "Genetical differentiation involving morphological characters in an inbred strain of mice" furent consacrées aux caractères discrets chez la souris *Mus musculus*, à leur variabilité et à leur héritabilité, soit en laboratoire (Grüneberg, 1950, 1951, 1952, 1955; Truslove, 1952, 1961; Searle, 1954a, 1954b, 1964; Deol, 1955; Carpenter *et al.*, 1957; Deol *et al.*, 1957; Deol & Truslove, 1957; Grewal, 1962a), soit en milieu naturel (Weber, 1950; Deol, 1958; Harland, 1958; Grewal, 1962b; Berry, 1963, 1964, 1967, 1968; Berry & Searle, 1963; Berry & Jakobson, 1975). Ces études cherchaient à analyser le mode de transmission des caractères discrets et l'importance du déterminisme génétique et familial par rapport à l'influence de l'environnement. Il faut noter que, de la même manière que pour l'Homme, les recherches sur la souris privilégiaient les caractères crâniens au détriment de ceux du squelette post-crânien, quelques variations observées sur la colonne vertébrale et le squelette appendiculaire faisant néanmoins l'objet d'une brève description, souvent très subjective (Grüneberg, 1950; Weber, 1950; Stein, 1957).

A la suite de ces études sur les souris et sur quelques autres rongeurs (Berry & Searle, 1963), Berry & Berry (1967) développèrent une approche similaire pour les caractères discrets humains, partant du postulat que les différences de fréquences entre diverses populations étaient le reflet des différences génétiques entre ces populations. Ils étudièrent ainsi trente variables sur 585 crânes d'individus adultes issus de huit localités différentes et, dans une des localités (Egypte), appartenant à six périodes chronologiques distinctes (de l'époque pré-dynastique à l'ère chrétienne). Cet article connut un succès considérable par son caractère novateur et par ses conclusions très optimistes. Les caractères discrets étaient en effet présentés comme d'observation et d'utilisation aisées, peu liés au sexe ou à l'âge des individus et non corrélés entre eux. Ils étaient surtout décrits comme représentant mieux les différences génétiques entre les populations que les variables métriques.



Les analyses utilisant les caractères discrets se multiplièrent ainsi à la fin des années 60 et au début des années 70, effectuées à la fois par des généticiens et par des anthropologues (Anderson, 1968; Hertzog, 1968; Berry & Berry, 1972; Ossen-berg, 1970, 1971, 1976; Kellock & Parsons, 1970a, 1970b; Gaherty, 1971; Pietruszewsky, 1971; Corruccini, 1974; consulter la liste bibliographique établie par Finnegan & Faust, 1974); en 1968, Anderson comptabilisait plus de 1500 articles se rapportant uniquement à l'Homme. Parallèlement à ces recherches, quelques auteurs, nettement moins nombreux que les précédents, continuèrent de s'intéresser à des populations animales autres que celles de souris (Grewal & Dasgupta, 1967; Berry, 1969a, 1969b, 1975; Rees, 1969a, 1969b; Hilborn, 1974; Berry & Rose, 1975). Certains chercheurs s'interrogèrent pourtant sur le bien fondé des constatations émises par Berry & Berry (1967). Si l'utilisation des caractères discrets pour distinguer des populations n'était pas remise en cause, il en allait autrement de la facilité d'observation des variables (Molto, 1979), ainsi que de la partialité de l'observateur (Corruccini, 1974). De plus, certains caractères apparaissaient liés à l'âge ou au sexe (Ossenberg, 1969; Berry, 1975), et leur héritabilité se révélait non comparable à celle des données métriques (Sjøvold, 1984).

Corruccini (1974) préconisa l'utilisation conjointe de méthodes fondées sur des variables métriques et discrètes. Son étude fut très critiquée, non sur la méthode et sur les solutions qu'il proposait, mais sur le matériel ostéologique employé pour parvenir à ses résultats (Sjøvold, 1977). Corruccini, puis Carpenter (1976), choisirent en effet un ensemble de crânes, d'origine et d'appartenances variées, formant la collection Terry de la Smithsonian Institution (Washington DC), et la considérèrent comme étant le reflet d'une population naturelle. A la suite de ces articles, la question de la représentativité des échantillons fut donc soulevée, sans pour autant être résolue. Actuellement encore, selon Crubézy (1991), certains auteurs assimileraient les squelettes découverts en contexte sépulcral à des échantillons provenant d'un tirage aléatoire au sein d'une population; or, il semble au contraire que la présence des individus et l'organisation des ensembles funéraires (sépultures collectives ou nécropoles) ne soient pas entièrement dues au hasard.

Aux problèmes de fiabilité des échantillons, s'est rapidement ajouté celui du traitement des données. Les données métriques ont effectivement pu profiter assez tôt du développement des analyses multivariées, tandis que les caractères discrets étaient toujours traités par des comparaisons de fréquence entre populations. La méthode la plus employée fut celle de C.A.B. Smith modifiée par Grewal (1962b) – MMD ou Mesure Moyenne de Divergence<sup>1</sup> – qui s'apparente plus en réalité à un test statistique qu'à une réelle distance biologique. Elle consiste à convertir le pourcentage d'incidence d'un caractère en une valeur angulaire. L'avantage de la méthode réside dans la simplicité des calculs, mais entraîne des difficultés lorsque l'on souhaite l'appliquer à des assemblages fossiles ou à des échantillons de dimensions et de compositions variées, un nombre identique de variables devant être utilisé pour chaque population (Sjøvold, 1973). De plus, elle ne permet de comparer les populations que deux à deux, et le poids respectif de chaque caractère dans le résultat final est loin d'être négligeable (Crubézy, 1991). Des approches multivariées furent donc tentées dès la fin des années 60 mais, comme elles s'appuyaient sur des présupposés génétiques, elles étaient contestables (Ullrich, 1969) et furent pour cette raison rapidement abandonnées. A défaut d'une autre méthode de calcul, la Mesure Moyenne de Divergence continua donc d'être appliquée. Elle l'est encore en complément des méthodes multidimensionnelles (analyses factorielles et classification hiérarchique; Crubézy, 1991; Braga, 1995). Cependant, dans le cadre d'une analyse visant à mettre en évidence les différences et les rapprochements entre des populations et à faire apparaître les liens entre les caractères qui interviennent, une Analyse Factorielle des Correspondances semble plus appropriée (Callou, 2000).

Ces diverses difficultés (échantillonnages et traitement des données) provoquèrent de nombreuses critiques à l'encontre de la méthode (Rösing, 1982). Toutefois, les arguments portaient surtout sur la méconnaissance de leur héritabilité. Trois tendances se sont alors mises en place: une première, nettement dominante, jugeant les risques d'erreur dans l'interprétation trop grands a préféré renoncer à cette approche; une seconde s'est au contraire attachée à comprendre l'étiologie de ces caractères en analysant des situations parfaitement

<sup>1</sup> Cette méthode est en fait proche du concept de distance généralisée défini par Mahalanobis (1930, cité par Sjøvold, 1977). Elle s'est également appelée Estimation Moyenne de Divergence après ajustement des calculs (Sjøvold, 1973).



connues et/ou contrôlées; enfin, une troisième persiste à appliquer ces caractères pour la comparaison des populations, estimant que leur cause n'est pas plus connue que celle des variables métriques.

Depuis le début des années 90, la recherche sur les caractères discrets a pris un nouvel essor. En anthropologie, elle s'est orientée selon trois directions : 1°) l'analyse et la recherche de caractères discrets dans des situations connues (recherche de cas familiaux), 2°) la recherche de liaisons entre caractères discrets et facteurs d'environnement et 3°) l'analyse de sépultures et de nécropoles anciennes (identification de sous-groupes, et reconstitution des liens de parenté) (Crubézy, 1995). En cladistique, zoologie et biologie végétale, les caractères discrets servent à l'analyse des filiations, l'aboutissement étant la reconstitution d'arbres phylogénétiques (Pogue & Mickevich, 1990; Stevens, 1991; Thiele, 1993; Braga, 1995). En biologie, leur utilisation s'intègre à des études pluridisciplinaires mêlant différentes approches dont des analyses génétiques (Vigne *et al.*, 1994). En archéozoologie enfin, les potentialités offertes par l'analyse de ces caractères sont de plus en plus perçues, mais ont été à ce jour encore très peu exploitées (O'Connor, 1984, 1988, 1990; Albarella & Davis, 1996; Callou, 2000).

## TERMINOLOGIE

De nombreux vocables ou adjectifs existent pour qualifier l'ensemble des caractères (ostéoscopiques, discrets, qualitatifs, discontinus, quasi-continus ou épigénétiques) ... de la même manière qu'il existe de nombreuses possibilités de présenter et de décrire un même caractère.

*Caractères ostéoscopiques, discrets, qualitatifs, non-métriques, discontinus, quasi-continus ou épigénétiques? Difficultés terminologiques et conceptuelles*

Plus que des problèmes de terminologie, la multiplicité des termes trouvés dans la littérature pour caractériser ces caractères souligne la difficulté de leur attribuer une origine, un mode de fonctionnement et d'évolution. Cependant, la dif-

férence de définition pour un même terme entre différents auteurs et la confusion qui règne même chez certains auteurs sont loin également d'être négligeables<sup>2</sup>; cette gêne a certainement pour origine la complexité inhérente aux caractères.

Les caractères discrets diffèrent des caractères ostéométriques par leur variation discontinue. Ils se définissent comme étant des variations morphologiques mineures, non pathologiques.

Le qualificatif "discret", souvent utilisé pour désigner ces caractères, n'a aucune valeur biologique mais se réfère au type d'information que ceux-ci apportent (Rösing, 1982). Le caractère peut s'exprimer de plusieurs manières, notamment par sa présence ou son absence.

La limite entre caractères discrets et anomalies du développement n'a pas toujours été clairement perçue et il n'est pas rare de trouver la description de ces caractères dans des chapitres consacrés aux pathologies. Des variations dentaires (présence ou absence de la troisième molaire inférieure ou supérieure, par exemple) ou squelettiques (polydactylie, présence d'un foramen mentonnier surnuméraire, etc) sont, dans l'ouvrage de Baker & Brothwell (1980) intitulé "Animal diseases in archaeology", décrits dans les chapitres consacrés aux "Abnormalities of skeletal development" et "Oral pathology". Il est vrai que, dans certains cas, cette limite est très ténue. Certains caractères, classés entre le normal et le pathologique, pourraient même être héréditaires comme c'est le cas de l'amincissement pariétal et dysplasie du crâne humain (Hauser & De Stefano, 1989). Si cette différence n'est pas encore aujourd'hui toujours clairement établie, les caractères concernés ne sont plus traités comme des caractères discrets "vrais" et font l'objet d'un traitement particulier (comparaison de fréquences uniquement), n'intervenant plus ainsi dans les analyses de populations.

Une autre frontière souvent mal définie est celle séparant les variables "discretes" des variables métriques. Les caractères discrets **diffèrent** des caractères métriques mais ils n'en sont pas pour autant distincts. La terminologie utilisée pour caractériser ces deux types de variations se fonde pourtant fréquemment sur cette opposition: caractères qualitatifs *versus* quantitatifs, caractères discrets *versus* continus ou encore caractères dis-joints *versus* non disjoints (Thiele, 1993). Certains

<sup>2</sup> Stevens (1991), par exemple, parle à la fois de caractères "quantitatifs continus" et de caractères "quantitatifs discrets".

caractères qualitatifs peuvent néanmoins être exprimés quantitativement (Stevens, 1991) et ces deux acceptions se réfèrent plus au mode d'expression des caractères qu'à leur nature intrinsèque: "quantitative and qualitative are modes of expression of data, while continuous or discrete refer to properties of the set of numbers that express the data; both these pairs of terms have been confused with overlapping and non-overlapping" (Thiele, 1993). L'expression "caractères non-métriques" utilisée parfois (Berry, 1968; Sjøvold, 1977) ne convient par conséquent pas pour décrire ces caractères.

Les différentes formulations citées précédemment renvoient davantage à l'expression des caractères qu'à leur cause; il en existe néanmoins se rapportant à ce second aspect.

Selon Berry & Searle (1963), la manifestation d'un caractère serait développemental à l'origine et sa présence, ou son absence, chez des individus constituerait une part de la variation existant à l'intérieur d'une espèce. Pour décrire la nature de cette variation, Grüneberg (1952) proposa le terme de variation quasi-continue et Berry & Searle (1963), le terme de polymorphisme épigénétique afin de la distinguer du vrai polymorphisme. Le terme "épigénétique" a été abandonné en raison de l'origine des caractères qui y était sous-entendue et qui n'était pourtant pas démontrée (Crubézy, 1991). En revanche, certains caractères sont encore actuellement présentés comme étant quasi-continus.

Les discussions, développements et modèles proposés autour du concept de "caractères quasi-continus à effet seuil" sont très nombreux. Les critères justifiant le classement d'un caractère dans cette catégorie sont toutefois très variables suivant les auteurs et mènent à des conclusions différentes, parfois contradictoires<sup>3</sup>. Les principaux arguments de ces démonstrations sont la représentation et la fréquence des caractères, leur uni- ou bilatéralité, leur lien avec le sexe et/ou leur évolution au cours de la croissance, mais aussi le lien existant entre ces éléments et les données génétiques ou de milieu.

Le caractère sur lequel se fonde ce modèle, et qui reste certainement à ce jour le plus étudié, est celui de l'agénésie de la troisième molaire chez la

souris (Grüneberg, 1951, 1952; Grewal, 1962a). D'après Saunders (1989), "the absence of the tooth is a discontinuous character arising from an underlying continuous distribution, the size of the tooth rudiment", la taille du germe dentaire étant déterminée par la constitution génétique de l'individu, influencée par celle de la mère mais également par l'environnement maternel et des facteurs pré- et postnataux; une variation continue sous-jacente existerait donc, d'où le terme "quasi-continu" proposé.

En fait, pour les auteurs ayant travaillé sur le modèle de "caractères quasi-continus à effet seuil", tout revient à penser que "la susceptibilité de l'individu à présenter un caractère serait sous la dépendance de plusieurs gènes, situés sur des sites chromosomiques différents et sous celle de facteurs du milieu. Le caractère apparaîtrait dès que la susceptibilité atteindrait un seuil critique" (Crubézy, 1991). Les recherches menées par Crubézy (1991) sur la nécropole de Missiminia au Soudan, montrent les deux tendances: certains caractères semblent correspondre au modèle quasi-continu tandis que d'autres paraissent au contraire le réfuter. L'auteur conclut que cette expression doit être réservée aux caractères qui, lorsqu'ils sont présents, peuvent présenter un degré de développement différent d'un individu à un autre; ce qui revient à montrer qu'il existe des cas intermédiaires pour certains d'entre eux.

A l'exception des termes "épigénétiques" et "non métriques" abandonnés pour les raisons déjà évoquées, il est donc délicat de qualifier ces variations morphologiques mineures sans avoir expliqué au préalable leur déterminisme. Le débat sur les causes et manifestations des caractères est loin d'être achevé, même si la confrontation avec les données génétiques permet d'envisager une avancée dans cette direction. Il n'a donc pas paru souhaitable dans ce contexte d'employer des expressions pouvant présumer des unes ou des autres; les termes quasi-continu et discontinus ne seront donc pas employés.

Le qualificatif "discret" pourrait convenir à condition que les caractères présentent une distribution de fréquence nettement bimodale, traduisant la présence ou l'absence, ou bien des morphotypes n'admettant pas de cas intermédiaires. Il

<sup>3</sup> Consulter à ce sujet le chapitre intitulé "caractères discrets ou quasi-continus" (Crubézy 1991), dans lequel l'auteur donne des exemples de critères utilisés par certains chercheurs pour démontrer la réalité des caractères quasi-continus.

devient inapproprié lorsque l'on veut traiter des formes, classées selon plusieurs modalités: forme de la protubérance occipitale externe, de la bulle tympanique ou de la crête tibiale du lapin, par exemple (Vigne *et al.*, 1994). Pour cette raison, l'expression "caractères ostéoscopiques" a été privilégiée dans les analyses des ossements de lapin, qui regroupent à la fois des caractères ostéoscopiques stricts et des caractères discrets (Callou, 2000). L'expression "caractères discrets" est néanmoins maintenue lors des citations de travaux antérieurs dans lesquels celle-ci est utilisée (d'où le titre des chapitres suivants).

*Problème de dénomination: quel nom pour un caractère?*

Outre la confusion existant dans la nomenclature générale, la dénomination des caractères est elle-même problématique. Il n'est pas rare en effet de découvrir des caractères dont la localisation et la description sont très similaires mais qui sont nommés différemment. Il existe même des exemples pour lesquels un même nom peut désigner des caractères différents (Hauser & De Stefano, 1989).

Si cette absence de cohérence peut trouver une explication dans le cas d'un caractère décrit chez des espèces différentes<sup>4</sup>, elle paraît plus surprenante pour les caractères crâniens chez l'Homme. Deux facteurs doivent sans doute être incriminés:

Une méconnaissance de certains chercheurs pour le travail d'autres chercheurs, mené pourtant sur le même sujet;

des difficultés d'adaptation de caractères, connus le plus souvent sous leur dénomination anglaise.

Plusieurs auteurs se sont intéressés à cette question (Correnti *et al.*, 1979; Cesnys & Pavilonis, 1982; Hauser & De Stefano, 1989); malheureusement les listes qu'ils proposent ne comportent pas toujours les mêmes termes et ne sont donc pas totalement compatibles.

Pour remédier à cette absence d'unité terminologique, Cesnys & Pavilonis (1982) avaient envi-

sagé un ensemble de solutions dont la première était de suivre une nomenclature internationale sur le principe de la *Parisiana Nomina Anatomica*. Les autres propositions étaient variées mais se fondaient en grande partie sur le principe de la topographie anatomique. Ils suggéraient également que des caractères de même nature soient nommés de manière identique, avec des termes courts, que les éponymes soient rejetés et trouvaient ridicule de nommer des caractères absents.

Il n'est évidemment pas envisageable de transposer *stricto sensu* les noms définis chez l'Homme aux animaux et ce bien que les premiers caractères sur la souris aient été identifiés par homologie avec les caractères humains.

Les caractères ostéoscopiques (discrets) identifiés sur les animaux actuels et fossiles sont nommés selon la terminologie vernaculaire indiquée dans "l'Anatomie comparée des mammifères domestiques" (Barone, 1986), ouvrage de référence en anatomie des Mammifères et en archéozoologie (Tableau 1). Des figures complètent cet inventaire pour aider à leur reconnaissance et éviter les ambiguïtés (Figures 1 à 9).

#### *Classification des caractères*

Une classification générale des caractères discrets est difficile à établir en raison des nombreuses exceptions possibles. La plupart peuvent s'insérer toutefois dans les quatre grandes catégories définies par Ossenberg (1969), fondées sur la nature et l'étiologie des caractères:

1°) Les *caractères hypostotics*<sup>5</sup> correspondent à une ossification ou à une synostose incomplète de sutures normalement totalement synostosées chez l'adulte. Ils correspondent également à un arrêt du développement ou à la persistance d'un stade fœtal, ou immature ("néoténie").

2°) Les *caractères hyperostotics* sont le résultat d'une ossification excessive ou, chez l'adulte, de l'ossification d'éléments anatomiques habituellement non ossifiés, tels que les ligaments ou les car-

<sup>4</sup> Les exemples de caractères identiques mais exprimés différemment selon les espèces sont nombreux; certains sont signalés par une accolade dans le Tableau 1. On citera à titre d'exemple les foramens maxillaires I et II présents chez la souris, tandis qu'un seul foramen maxillaire existe chez le cerf de Virginie.

<sup>5</sup> Conformément aux recommandations de Crubézy (1991), la dénomination des caractères est donnée dans leur formulation anglaise. Les termes "*hypostotics*" et "*hyperostotics*" ne possèdent pas en effet d'équivalent en français et il existe, en adaptant ces termes, un risque de confusion avec l'adjectif "hyperostotique".















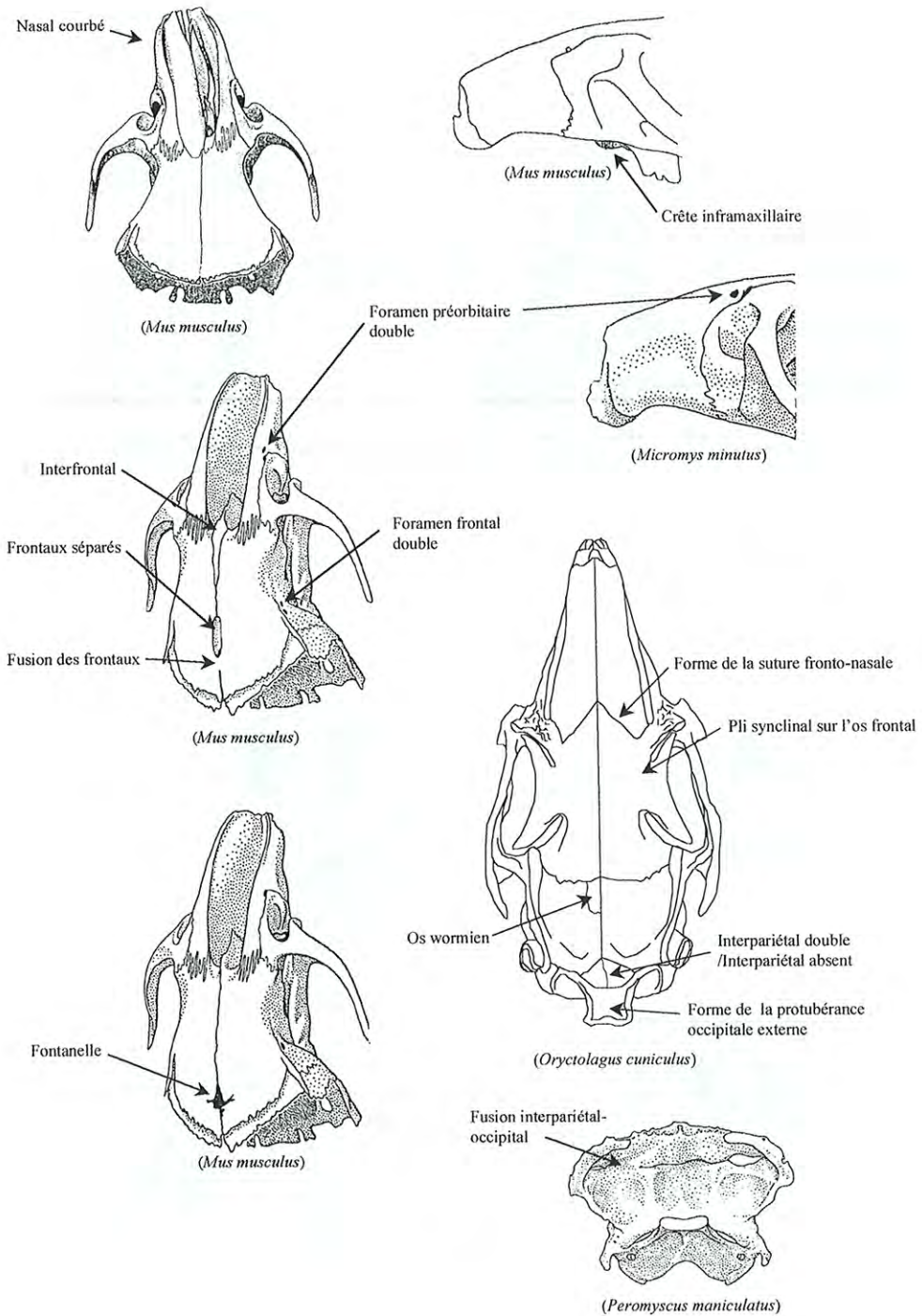


FIGURE 1

Représentation des caractères ostéoscopiques observés sur les crânes de rongeurs (d'après Deol, 1955; Berry, 1963; Berry & Searle, 1963; Searle, 1964) et de lagomorphes (Callou, 2000).

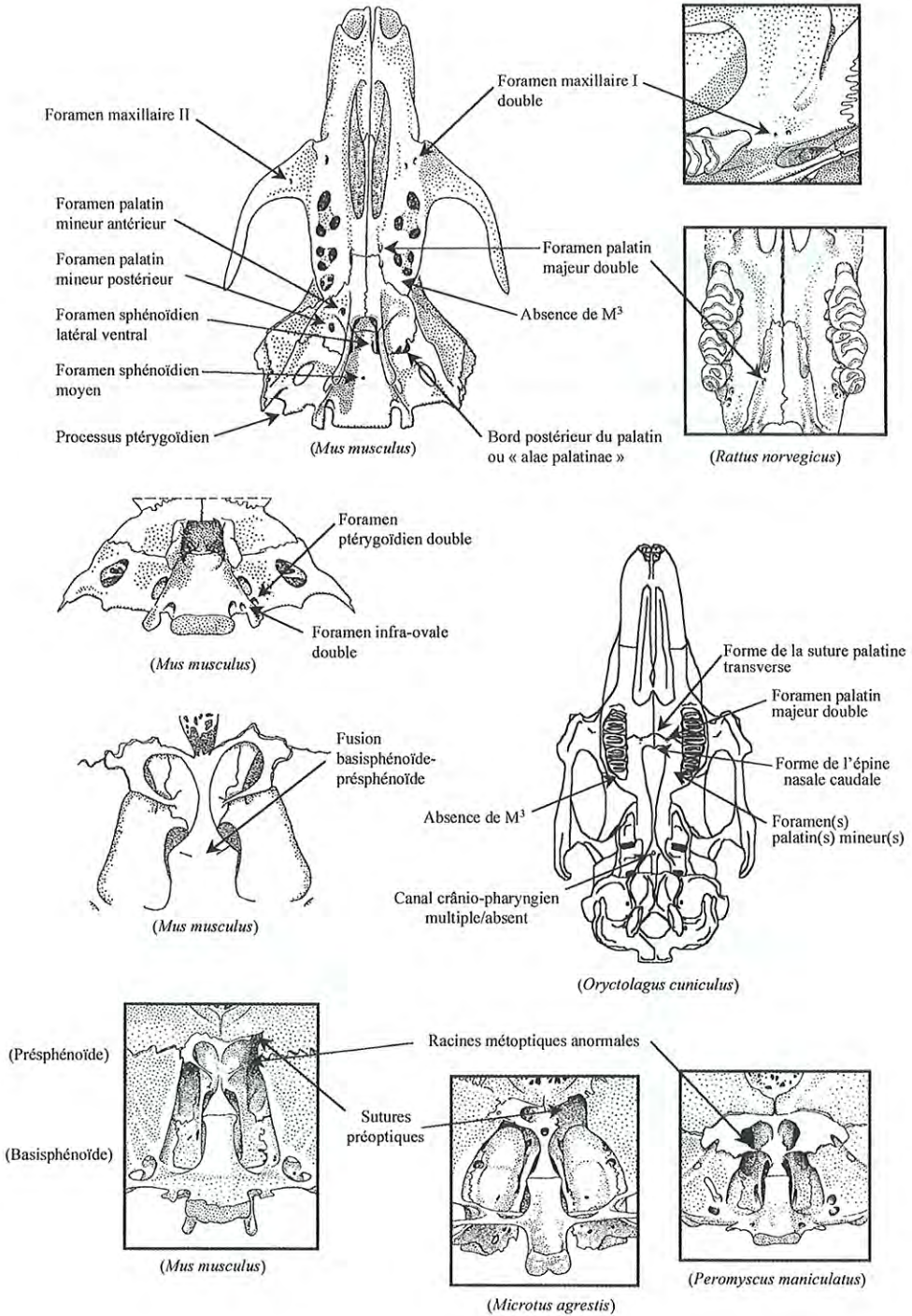


FIGURE 2

Sur les crânes de rongeurs (d'après Deol & Truslove, 1957; Berry, 1963; Berry & Searle, 1963) et de lagomorphes (Callou, 2000).



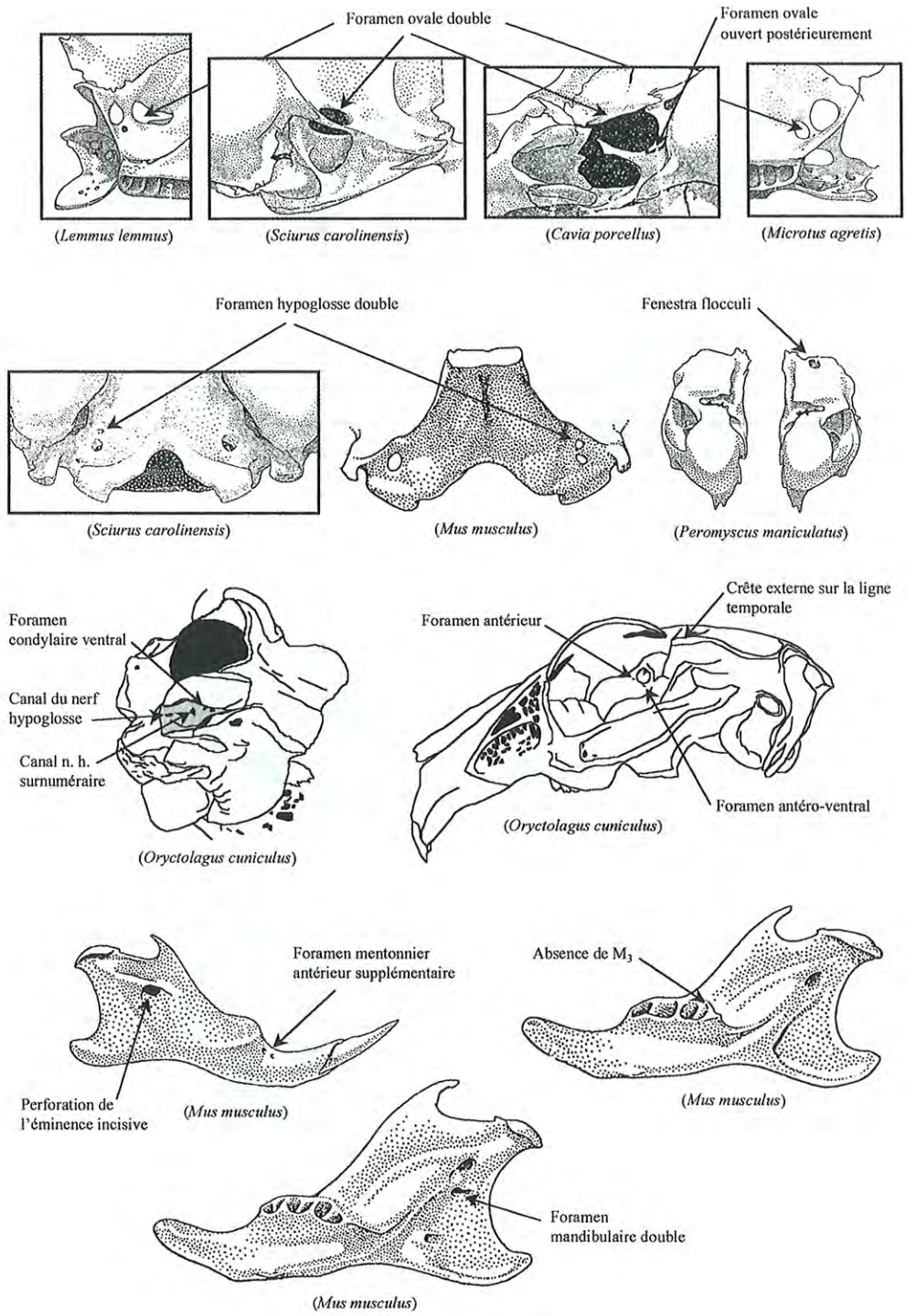
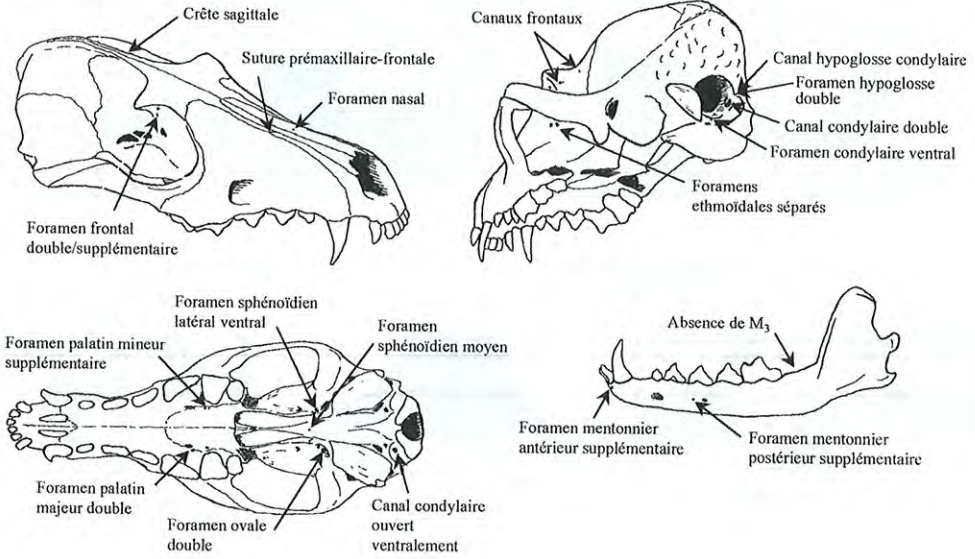


FIGURE 3

Sur les crânes et les mandibules de rongeurs (d'après Deol, 1955; Berry, 1963; Berry & Searle, 1963) et de lagomorphes (Callou, 2000).

**Renard, *Vulpes vulpes***



**Phoque gris, *Halichoerus grypus***

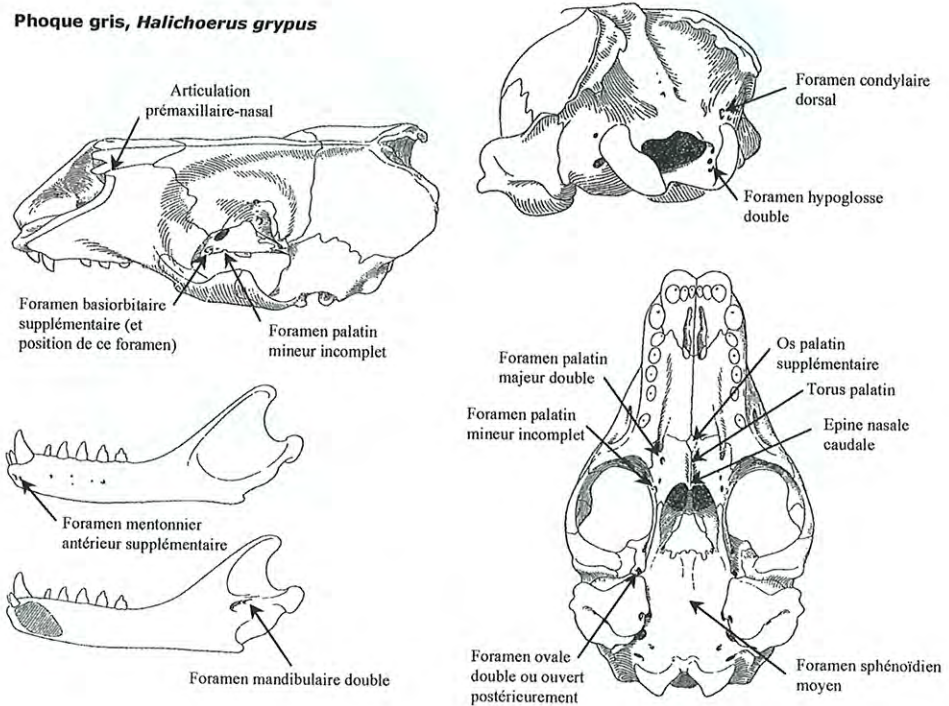


FIGURE 4

Sur les crânes et les mandibules de carnivores: renard *Vulpes vulpes* (d'après Sjøvold, 1977) et phoque gris *Halichoerus grypus* (d'après Berry, 1969).



**Cerf de Virginie, *Odocoileus virginianus***

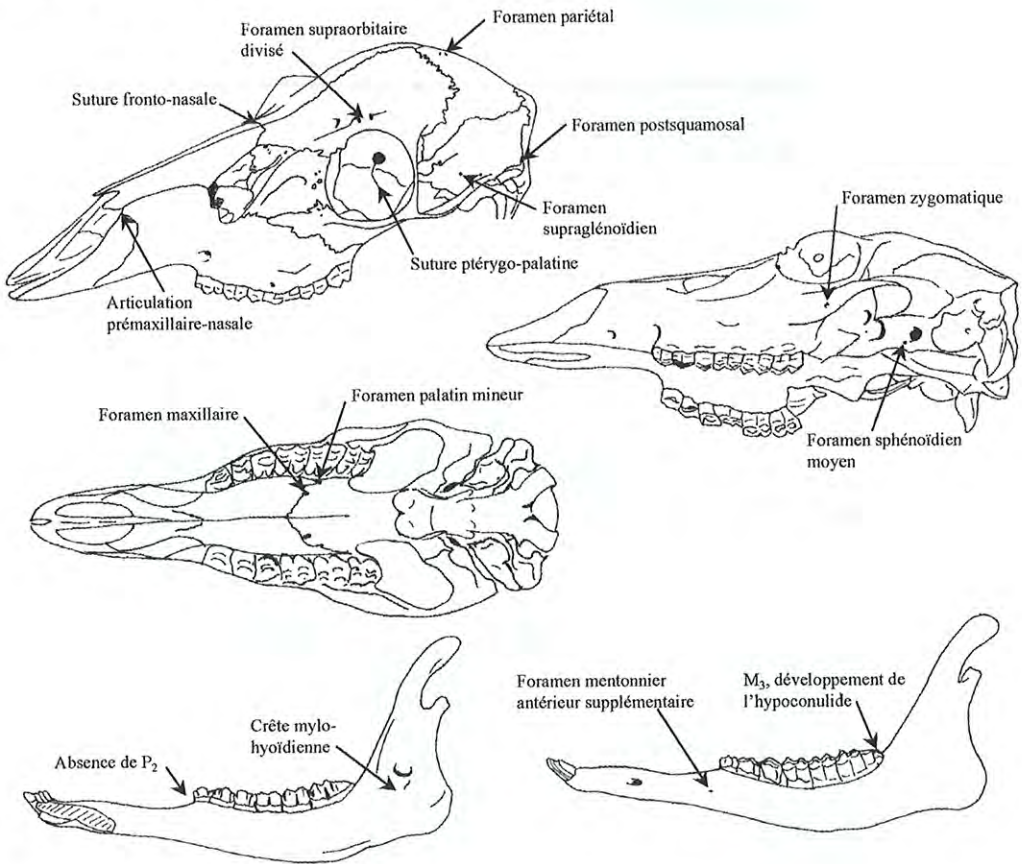


FIGURE 5

Sur les crânes et les mandibules d'artiodactyles: exemple du cerf de Virginie, *Odocoileus virginianus* (d'après Rees, 1969a).

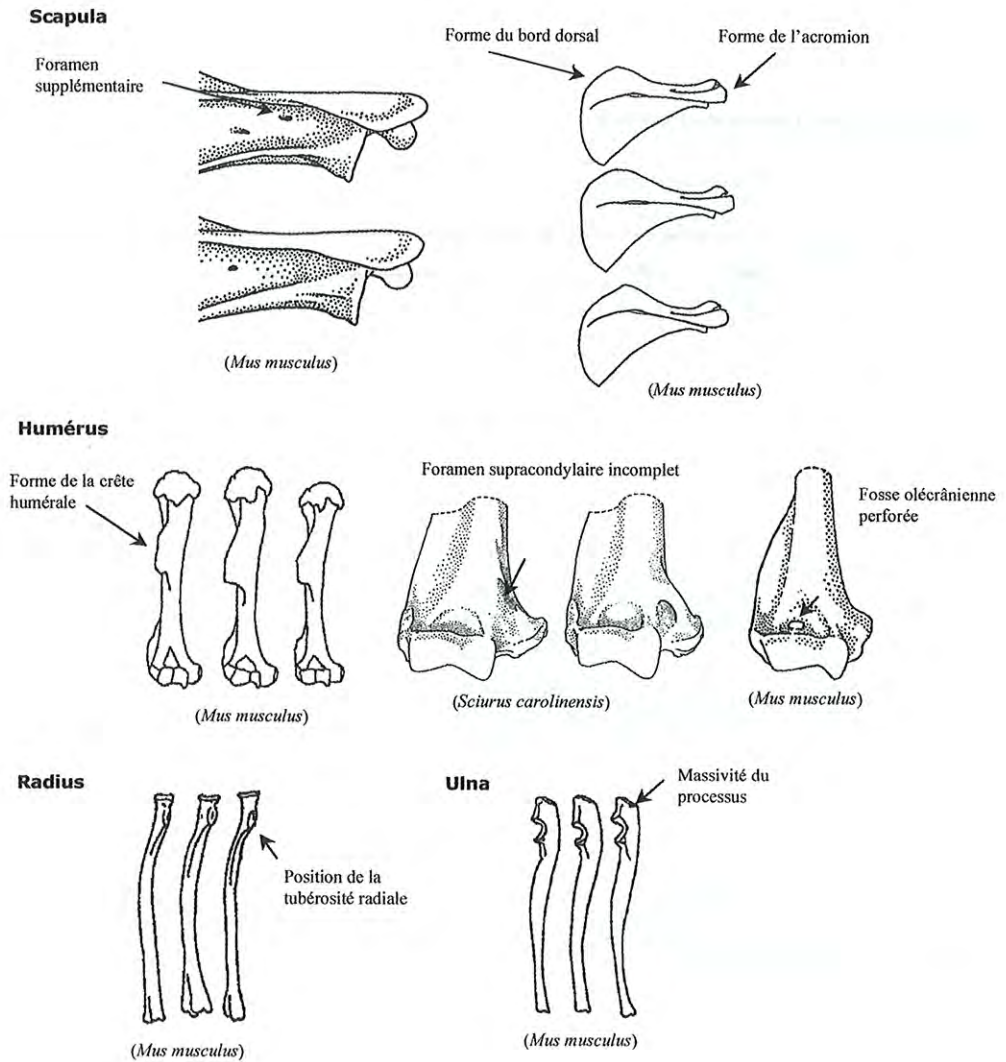


FIGURE 6

Sur le membre antérieur des rongeurs (d'après Stein, 1957; Berry & Searle, 1963; Berry, 1963) et de lagomorphes (Callou, 2000).



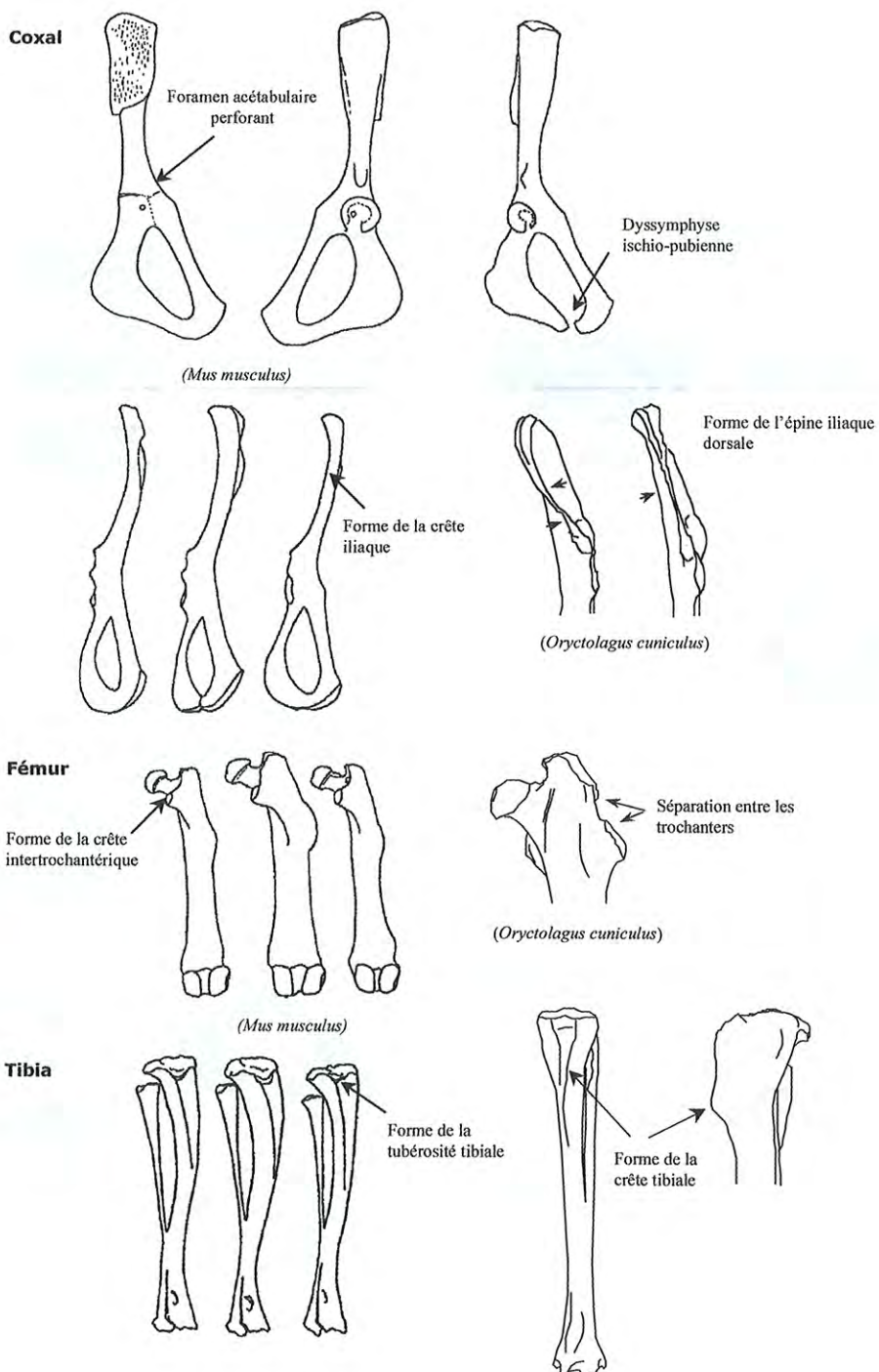


FIGURE 7

Sur le membre postérieur des rongeurs (d'après Stein, 1957; Berry, 1963) et de lagomorphes (Callou, 2000).

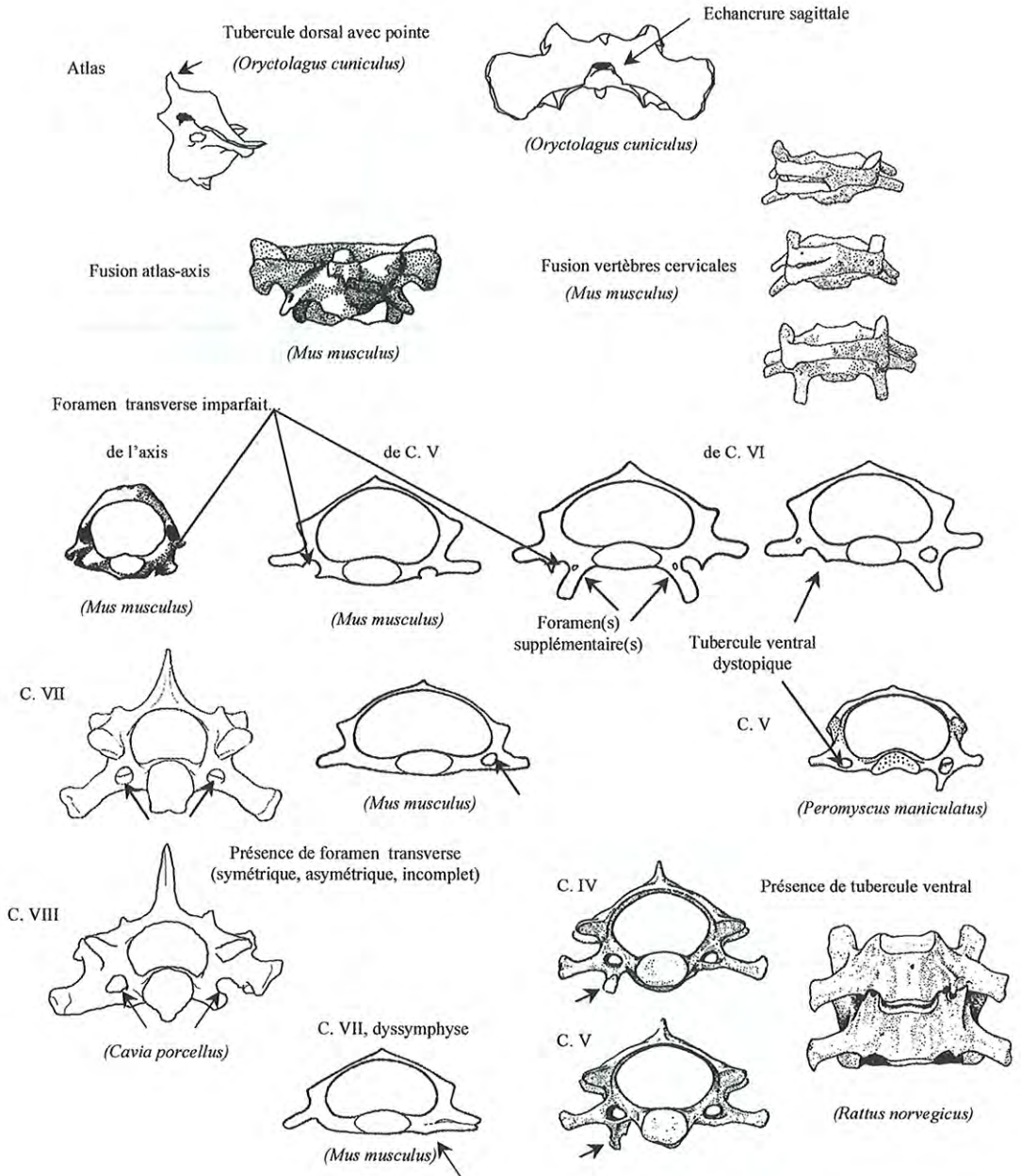


FIGURE 8

Sur les vertèbres cervicales de rongeurs (d'après Weber, 1950; Searle, 1954; Berry, 1963; Berry & Searle, 1963) et de lagomorphes (Callou, 2000).



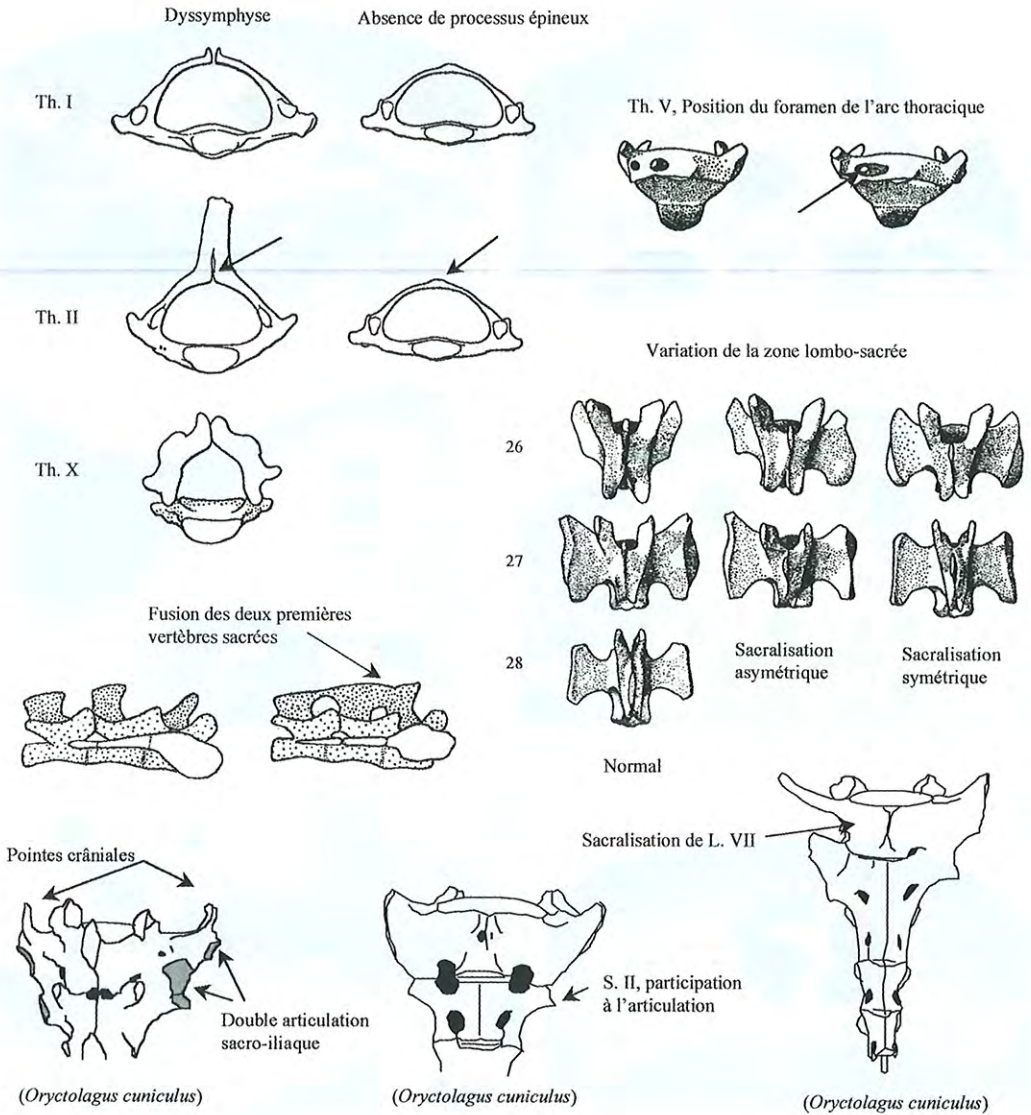


FIGURE 9

Sur les vertèbres thoraciques, lombaires et sacrées de rongeurs (exemple de la souris, *Mus musculus*; d'après Searle, 1954; Berry, 1963) et de lagomorphes (Callou, 2000).

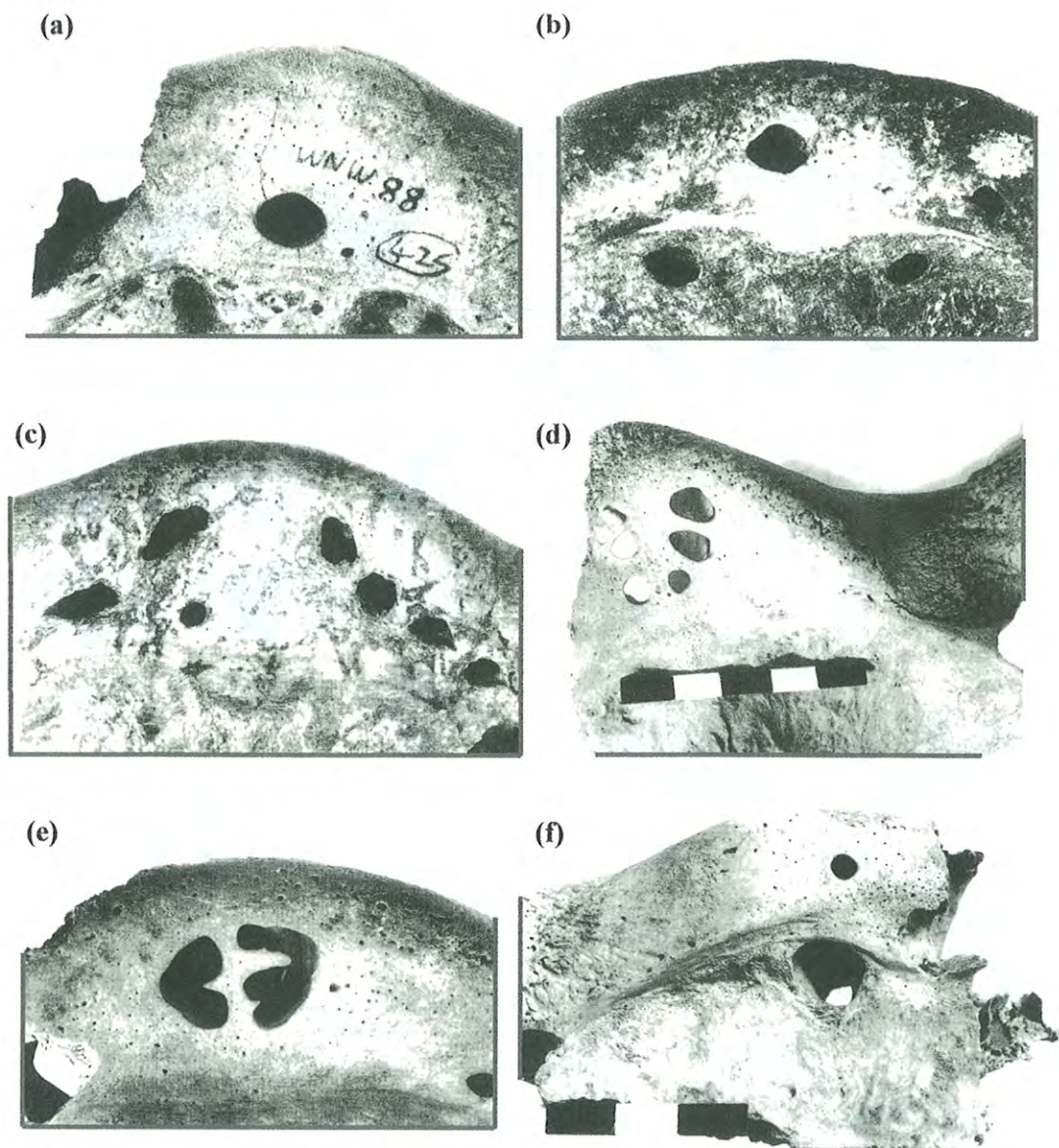


FIGURE 10

Vue postérieure de crânes archéologiques de bovins découverts en Grande-Bretagne et en Belgique présentant des perforations. Celles-ci peuvent être simples (a), multiples (b), multiples et linéaires (c), multiples et groupées (d et e) ou encore très "enfoncées" (f, trou inférieure). Les photos sont extraites de l'article de Brothwell *et al.*, 1996.



tilages. Certains caractères pourraient être assimilés à une "manifestation d'une vertèbre occipitale", c'est-à-dire qu'une partie de l'occipital proviendrait de la fusion d'une ébauche de vertèbres chez l'embryon. Le canal du nerf hypoglosse bi- ou multipartite serait dans ce cas (Braga, 1995).

3°) Les *os suturaux, fontanellaires et surnuméraires (os wormiens)*. Cette catégorie affecte essentiellement le crâne. Il s'agit de petits os venant s'intercaler entre deux os au niveau des sutures et à l'emplacement des fontanelles, et qui créent des sutures surnuméraires.

4°) La *présence ou l'absence d'orifices (foramens) et de sillons a priori vasculaires et/ou nerveux* est variable tant dans le nombre que dans la situation. Contrairement aux apparences, cette catégorie est ambiguë car certains caractères peuvent être dus à des variations *hyper-* ou *hypostotiques*, occultant ou non des foramens.

#### HÉRITABILITÉ DES CARACTÈRES: DÉTERMINISME GÉNÉTIQUE OU INFLUENCE ENVIRONNEMENTALE?

La méconnaissance de la transmission des caractères ostéoscopiques a été révélée dès les années 50 grâce aux recherches menées sur la souris. Les analyses de lignées génétiquement contrôlées ou observées à l'état sauvage, ainsi que les études de populations humaines connues, ont permis d'élaborer de nombreuses théories et ont conduit à la création de divers modèles dont celui des "caractères quasi-continus à effet seuil" de Grüneberg (1952), ou celui polygénique de Falconer (1965). Suivant les auteurs, les caractères discrets dépendent exclusivement d'un mécanisme génétique (Berry & Berry 1967; Howe & Parsons, 1967); ou, au contraire, la participation de l'environnement est perçue comme dominante (Ossenberg, 1969; Corruccini, 1974); ou bien encore, un déterminisme génétique puis une modification en relation avec le milieu sont envisagés (Crubézy, 1991; Braga, 1995). Par ailleurs, certains auteurs comme Rösing (1982) considèrent que quelques caractères seulement peuvent être considérés comme génétiquement connus, tandis que pour les autres, la question reste en suspens.

A partir des années 70, l'influence de l'âge et/ou du sexe est reconnue dans la plupart des études sur l'Homme et l'animal. La recherche du

déterminisme des caractères se tourne alors vers des populations structurellement connues, et donc mieux contrôlées.

#### *Influence du milieu?*

Une analyse portant sur une série de crânes portugais, pour lesquels l'âge et le sexe des individus étaient connus mais également la cause du décès, a montré l'existence d'une liaison significative entre la fréquence de certains caractères discrets et le niveau de vie des individus, entre le XIX<sup>e</sup> siècle et le début du XX<sup>e</sup> siècle (Bocquet-Appel, 1984). Cette étude a ainsi pu démontrer le rôle de facteurs extrinsèques, tels que la qualité de l'alimentation, dans l'apparition et la fréquence de certains caractères.

Des caractères longtemps considérés comme d'origine strictement génétique, comme le métopisme ou le torus mandibulaire, ont par ailleurs été remis en cause et l'influence de facteurs externes (pathologie, alimentation) a été démontrée. Bien que des exemples de métopismes familiaux aient été identifiés (Ossenberg, 1969), des études réalisées en Grande-Bretagne ont mis en évidence une présence importante de ce caractère chez des enfants souffrant d'anémie, ainsi que chez des individus porteurs d'une hyperostose poreuse (Stuart-Macadam, 1985). Dans le cas du torus mandibulaire, l'influence de facteurs extrinsèques est attestée par l'analyse d'un échantillon représentant 1500 mandibules appartenant à des hommes de différentes origines (Ossenberg, 1981): fréquence élevée dans les populations de l'Arctique, effet des changements alimentaires, régression avec l'âge, caractère plus marqué d'un côté que de l'autre en fonction du mode de consommation, etc.

#### *Ou déterminisme génétique?*

Chaque caractère serait déterminé par un certain nombre de gènes agissant simultanément. Il est même admis par certains auteurs (Hertzog, 1968; Cheverud & Buikstra, 1981b), sur la base des observations d'association entre les caractères, que les gènes responsables de l'expression des caractères interviennent par l'intermédiaire de processus de développement très localisés. Certaines séquences de l'ADN, impliquées dans des anomalies du nombre ou de segmentation des somites chez l'embryon (McGinnis *et al.*, 1984; cité par



Braga, 1995) pourraient être à l'origine de certains caractères discrets chez l'Homme (Crubézy, 1991) et les grands singes (Braga, 1993).

Des études anthropologiques ont d'autre part montré que les caractères *hypostotics* seraient dominants chez la femme tandis que les caractères *hyperostotics* le seraient chez l'homme (Ossenbergh, 1969; Molto, 1983 cité par Crubézy, 1991). Les auteurs ont alors envisagé un lien avec la croissance qu'ils expliquaient par des paramètres de robustesse ou de gracilité des os (Crubézy, 1991). Or, cela n'a jamais pu être réellement démontré (Sjøvold, 1977).

Des études récentes, réalisées dans le même domaine (Crubézy, 1991), ont insisté sur la plus grande héritabilité des caractères *hyperostotics* par rapport aux caractères *hypostotics* et aux forams, les os suturaires présentant un lien plus important avec la croissance. Il est également apparu que les forams pouvaient être assimilés à des caractères *hypostotics* et que ces derniers étaient peu liés aux caractères *hyperostotics*. Ces recherches n'ont cependant pas rejeté le fait que tous ces caractères puissent être transmissibles.

Un autre phénomène semble intervenir sur ces variations: le stress. Celui-ci pourrait provoquer un retard dans la croissance de certaines zones et favoriser ainsi la présence ou l'absence de nombreux caractères de type *hypostotic*. La variation de tels caractères dans une population humaine serait alors liée à l'âge auquel le stress est intervenu (Crubézy, 1991). Un stress lié au climat, à la température, à l'alimentation, etc. semble également entraîner des variations dans les populations animales (Auffray *et al.*, 1999) et végétales. Les variables ostéoscopiques pourraient donc être considérées comme indicatrices d'une stabilité ou d'une instabilité du développement.

Les études sur le polymorphisme ont cherché à mieux comprendre les relations existant entre le gène (génotype) et son expression (phénotype). Si le gène intervient certainement, son expression peut dépendre de divers facteurs extrinsèques tels que l'alimentation, le biotope, le comportement territorial et social, etc. Et ces facteurs sont variables en fonction des individus, des groupes familiaux et du milieu dans lequel ceux-ci évoluent. Il

semble par ailleurs qu'aucun caractère ostéoscopique n'a actuellement un déterminisme génétique parfaitement connu (Crubézy, 1995). Il apparaît en outre que tous les caractères ne peuvent pas être considérés de la même manière; certains correspondent à une variation du développement et de la croissance, d'autres sont liés à l'âge ou au sexe et enfin quelques-uns semblent déterminés génétiquement (Callou, 2000). Comme l'écrit Braga (1995): "*Décrire la variabilité, définir des caractères phénotypiques sur le squelette ne permet souvent pas d'accéder directement au génotype. Un ensemble de caractères phénotypiques ne peut en théorie être utilisé dans des comparaisons que si, d'une part il représente un échantillon aléatoire de gènes et, d'autre part, la variation phénotypique est directement fonction de la variation génotypique*". Il est donc essentiel de définir des caractères phénotypiques, c'est-à-dire ostéoscopiques, qui soient pertinents dans une analyse inter-populations. Il est également recommandé que les résultats des analyses puissent être confrontés à ceux des données génétiques.

#### LES CARACTÈRES OSTÉOSCOPIQUES (OU DISCRETS) CHEZ LES ANIMAUX ACTUELS<sup>6</sup>

Les premières recherches menées sur des populations animales actuelles de souris se rapportaient non pas au crâne mais à la colonne vertébrale, plus précisément aux régions cervicale et thoracique supérieure, considérées comme les parties les plus variables (Grüneberg, 1950; Weber, 1950). Cette zone a été également privilégiée dans la série d'études consacrée au lapin, "Morphogenetic studies of the rabbit", les auteurs s'intéressant essentiellement à l'effet de certains gènes sur la croissance et le développement de l'espèce à partir du stade fœtal (Sawin, 1945; Sawin & Hull, 1946; Hull, 1947; Crary & Sawin, 1949, 1955, 1957, 1963; Peck & Sawin, 1950; Sawin & Dietz, 1950; Tanner & Sawin, 1953; Latimer & Sawin, 1955a, 1955b, 1957, 1959a, 1959b, 1959c, 1960, 1963; Sawin & Crary, 1956, 1957; Crary *et al.*, 1958; Sawin *et al.*, 1959, 1962; Lamb & Sawin, 1963; Sawin & Hamlet, 1972).

<sup>6</sup> L'exemple des Primates ne sera pas abordé ici en raison de la trop forte homologie des caractères avec ceux de l'Homme (cf. Cheverud & Buikstra, 1981a et b, par exemple).



### Les espèces

A la suite des études sur les souris, les principales recherches se sont naturellement portées sur les Rongeurs (Grüneberg, 1961; Berry & Searle, 1963; Berry, 1969, 1975; Hilborn, 1974; Berry & Rose, 1975): Sciuridae (*Sciurus carolinensis*), Caviidae (*Cavia porcellus*), Arvicolidae (*Microtus arvalis*, *M. californicus*, *M. agrestis*, *Lemmus lemmus*) et Muridae (*Micromys minutus*, *Apodemus sylvaticus*, *Rattus rattus*, *R. norvegicus*, *R. exulans*).

Les résultats ont fait apparaître: 1°) une grande diversité des caractères, certains pouvant être communs à plusieurs espèces, d'autres, plus rares, n'étant présents que chez une espèce; 2°) l'existence d'une importante variation entre les espèces et entre les populations d'une même espèce.

Il était par conséquent concevable, par cette approche, de vouloir caractériser des populations et d'effectuer des comparaisons géographiques, dans l'intention d'évaluer les différences entre des populations continentales et/ou insulaires et de mieux comprendre leur histoire. C'est dans cet esprit qu'ont été réalisées des recherches sur une grenouille *Rana cyanophlictis* (Grewal & Dasgupta, 1967; Grewal, 1978), sur le phoque gris *Halichoerus grypus* (Berry, 1969a), sur le cerf de Virginie *Odocoileus virginianus* (Rees, 1969a), sur le renard *Vulpes vulpes* (Sjøvold, 1977) et, plus récemment, sur le lapin *Oryctolagus cuniculus* (Callou, 2000).

Les études de populations restent donc rares et le nombre d'espèces analysées peu élevé. Les descriptions ponctuelles d'un caractère pour une espèce donnée sont en revanche très fréquentes. A titre d'exemples, nous citerons la variation du nombre de vertèbres de la salamandre *Plethodon cinereus* (Highton, 1960), la présence d'une racine supplémentaire à la troisième molaire supérieure chez le campagnol roussâtre *Clethrionomys glareolus* (Berry & Searle, 1963) et chez le mulot sylvestre *Apodemus sylvaticus* (Kahmann, 1969), l'absence de la troisième molaire et le foramen hypoglosse double chez la musaraigne murine *Suncus murinus* (Berry & Searle, 1963), le nasal courbé chez la chauve-souris et le hérisson *Erinaceus europaeus* (Berry & Searle, 1963), le foramen acétabulaire perforant chez la taupe *Talpa europaea* (Berry & Searle, 1963), la polydactylie du cobaye *Cavia porcellus* (Wright, 1934a, b), les os wormiens suturaux et fontanellaires du bœuf *Bos taurus*, du cheval *Equus caballus*, des Suidés *Sus scrofa* et de

l'élan *Alces alces* (Cornevin, 1883), l'absence de la deuxième prémolaire inférieure (P<sub>2</sub>) chez des bovins actuels, sauvages et domestiques (Andrews & Noddle, 1975), etc.

### Les caractères

Le recensement effectué concerne exclusivement les caractères se rapportant aux Mammifères. Seuls ceux cités dans des études dont les objectifs étaient la recherche de caractères diagnostiques permettant une comparaison entre les espèces ou l'analyse géographique de différentes populations d'une même espèce ont été retenus. Cet inventaire ne doit donc pas être considéré comme un recensement exhaustif de tous les caractères discrets observés sur des animaux actuels.

Pour les dix-sept espèces étudiées dans cette optique, la liste comporte 84 caractères crâniens (76 pour le calvarium et 8 pour la mandibule) et 60 post-crâniens (Tableau 1). Les caractères identiques ou affectant la même partie anatomique, mais qui sont exprimés différemment en fonction des espèces, ne sont pas distingués dans ce décompte: foramen optique supplémentaire ou antéro-ventral supplémentaire, foramen maxillaire, maxillaire I, double ou supplémentaire, foramen palatin mineur ou mineur antérieur, foramen postsquamosal ou squamosal, foramen hypoglosse simple ou double, foramen acétabulaire perforant ou non perforant, processus épineux de la deuxième vertèbre thoracique (Th II) absent ou de dimension variable.

Une grande majorité des caractères se rapporte donc aux éléments crâniens, essentiellement au calvarium: 41 caractères crâniens pour la souris et une moyenne de 16 caractères pour les autres espèces, et 47 caractères post-crâniens, dont 26 sur le squelette axial, pour la souris et une moyenne de seulement 8 caractères pour les autres espèces. A titre d'illustration, notons l'absence de données pour le post-crânien du renard, du phoque ou du cerf de Virginie.

La plupart des caractères se rapportent à la quatrième catégorie définie par Ossenberg (1969), celle des foramens et canaux vasculaires, qu'ils soient présents, absents, multiples ou surnuméraires. Les os surnuméraires sont également bien représentés (interfrontal, interpariétal, fronto-nasal, os palatin supplémentaire), ainsi que les caractères *hypostotics* (absence de la troisième molaire, présence d'une fontanelle, persistance de certaines sutures: suture fronto-nasale, prémaxi-



llaire-frontale, ptérygo-palatine, préoptiques du présphénoïde) et enfin, les caractères *hyperostotics*, dominés par les fusions osseuses (nasaux, nasal-turbinal, lacrymal-maxillaire, frontaux, interfrontal-frontal, turbinal-prémaxillaire, interpariétal-occipital, squamosal-frontal, squamosal-pariétal, périotique-occipital, basisphénoïde-présphénoïde ou basisphénoïde-basioccipital). Il faut ajouter à ces quatre catégories, un ensemble de données plus subjectives qui se rapporte à la forme de certaines parties anatomiques, les éléments concernés étant principalement post-crâniens. Ces caractères posent le problème de leur reproductibilité tant la forme de la zone concernée paraît variable; difficultés non pas entre espèces, mais sur des individus d'une même espèce, voire sur un même individu d'une observation à l'autre. C'est notamment le cas de la forme de l'extrémité acromiale de la clavicule ou de la torsion ischio-pubienne du pelvis chez la souris. Une description détaillée, dans la formulation et dans la représentation, est impérative pour les caractères de ce type.

Lorsqu'on examine à présent la nature des caractères, on constate une certaine homogénéité entre les auteurs. Celle-ci n'est *a priori* guère surprenante compte-tenu du protocole adopté dès l'origine, qui consistait à retrouver des caractères déjà identifiés chez une autre espèce, l'Homme y compris, en se fondant sur un principe d'homologie anatomique. Or, si certains caractères pouvaient être communs à deux espèces, d'autres se révélaient diagnostiques d'une espèce: présence d'un interpariétal chez le campagnol des champs ou du foramen zygomatique chez le cerf, par exemple. D'autre part, le passage d'un groupe à un autre a rapidement montré ses limites. Dans son étude sur le renard, Sjøvold (1977) a tenté d'appliquer les caractères décrits préalablement par Truslove (1961) et Hilborn (1974) sur les rongeurs, ce qui s'est révélé impossible. Il lui a donc fallu constituer son propre référentiel à partir du matériel d'étude. Cet exemple démontre qu'il est possible d'utiliser un ensemble de caractères uniquement entre des taxons proches: entre deux rongeurs ou entre le renard et le loup, ou le chien quelle que soit la race à laquelle il appartient (Sjøvold, 1977). Dans le cas de recherches sur des taxons plus éloignés, il faut renouveler le jeu de caractères. Cela reste évidemment vrai pour les Lagomorphes par rapport aux Rongeurs.

Quelques caractères apparaissent pourtant communs aux petits et aux grands mammifères: fora-

men palatin majeur double, foramen palatin mineur supplémentaire, foramen frontal double, foramen ovale double, foramen ovale ouvert postérieurement, foramen sphénoïdien moyen, foramen sphénoïdien latéral ventral et foramen hypoglosse double, forme de l'épine nasale caudale.

Si on considère à présent l'aspect quantitatif, il apparaît que tous les caractères ostéoscopiques n'ont pas une valeur identique; certains sont fréquents, la fréquence variant en fonction du groupe ou de la population, d'autres sont rencontrés occasionnellement et constituent un ensemble de caractères rares. Ces deux groupes de caractères interviennent dans les comparaisons de populations, mais doivent faire l'objet d'un traitement différent.

Cet inventaire souligne la richesse et la variété des caractères ostéoscopiques crâniens découverts sur des animaux actuels et la potentialité de ceux du squelette post-crânien. Ces derniers n'ont pour l'instant pas été réellement exploités et demeurent au stade de la description.

#### *Apports des caractères ostéoscopiques (ou discrets) à la connaissance des populations animales actuelles*

Dans leur étude sur différents genres et espèces de Rongeurs, Berry & Searle (1963) ont fait apparaître plusieurs points:

1°) Les effets de la domestication. La comparaison de formes "domestiques" et sauvages de rat surmulot, *Rattus norvegicus*, a révélé des différences de fréquence entre les caractères. Il n'a pas été possible cependant d'obtenir des résultats aussi tranchés sur les deux formes du cobaye.

2°) Une stabilité dans la fréquence de certaines variables à l'intérieur d'une espèce. Ils soulignent néanmoins les biais provoqués par la taille de l'échantillon et surtout par le fait que la plupart des caractères sont décrits originellement sur une seule espèce (la souris); celle-ci présente évidemment le plus fort taux de stabilité.

3°) Les différences entre deux populations sauvages d'une même espèce.

Dans sa recherche sur le mulot *Apodemus sylvaticus*, Berry (1975b) rappelait qu'aucune population n'est génétiquement stable et que l'immigration, les transferts et/ou les isolements



entraînent la séparation de petits groupes d'individus et favorisent des effets de fondation. Les animaux domestiques correspondent évidemment à ce schéma d'isolement par rapport aux populations sauvages dont ils sont issus. Pourtant, à l'exception de l'article de Berry & Searle (1963) sur les Rongeurs (formes domestiques du cobaye et du rat) et de la recherche menée sur les lapins (Callou, 2000), cette question n'avait jamais été abordée avec les caractères ostéoscopiques.

Les études entre différents groupes d'une même espèce ont en revanche fait l'objet de plusieurs approches. Les premières ont cherché à se démarquer de l'influence de l'environnement en étudiant des groupes isolés dans une zone très circonscrite, dans le but de prouver que les variations de caractères entre ces groupes ne pouvaient être que le reflet de la génétique<sup>7</sup>. Grüneberg (1961) a ainsi étudié 150 rats noirs *Rattus rattus*, adultes et subadultes, prélevés dans cinq endroits différents autour de Dehli (Inde) qui bénéficiaient par conséquent de conditions climatiques identiques et qui étaient supposés avoir une alimentation similaire.

Bien que ne concernant pas des Mammifères mais une grenouille, *Rana cyanophlictis*, les études de Grewal & Dasgupta (1967, 1978) réalisées dans la même aire géographique que celles des rats sont intéressantes d'un point de vue méthodologique. S'agissant d'animaux aquatiques, l'éventualité d'une introgression entre les cinq populations de grenouille était tout d'abord écartée. Il y a eu ensuite deux études sur les mêmes populations, utilisant des caractères et une procédure semblables, à presque dix ans d'intervalle. La première année, les chercheurs ont constaté une très grande diversité entre les populations, à l'exception de deux d'entre elles présentant un faible taux de divergence alors qu'elles étaient géographiquement relativement éloignées. Dix ans plus tard, une des populations avait disparu après assèchement de la zone, une population présentait des modifications tandis que les autres restaient stables.

Les conclusions de ces trois études étaient que la séparation des groupes à un moment donné, à partir d'une population initiale que les auteurs supposaient unique, a entraîné un appauvrissement du nombre des caractères ainsi qu'une diminution de fréquence de certains d'entre eux. Ne pouvant être

liées à l'influence de l'environnement, puisque les effets de celui-ci étaient estimés contrôlés, les modifications ne pouvaient qu'être le reflet d'une dérive génétique.

D'autres approches se sont consacrées à l'origine des populations. Berry (1969), par exemple, a analysé 1234 crânes de mulot provenant de 26 localités (plusieurs îles des Hébrides et des Shetlands, différentes populations continentales). Son objectif était de valider l'hypothèse de Corbet sur l'introduction anthropique récente des animaux dans les îles. De nombreuses sous-espèces d'*Apodemus*, présentant des variations de pelage et des différences métriques, étaient identifiées sur les îles. Les résultats ont montré, qu'en dépit d'un isolement historique, donc récent, les populations insulaires étaient assez divergentes les unes des autres mais semblaient présenter une certaine similarité avec les populations continentales (Irlande, Angleterre, France et Norvège).

Quelques années plus tard, Berry & Rose (1975) se sont intéressés à l'évolution des populations de campagnols *Microtus arvalis* sur les îles de Guernesey et des Orcades et à leur lien avec des populations continentales (France, Péninsule ibérique, Allemagne, Hongrie, Yougoslavie et Grèce), leur but étant de vérifier si ces populations étaient relictuelles ou introduites. D'après leurs résultats: 1°) la population de Guernesey étant extrêmement proche des campagnols germaniques, elle pouvait être considérée comme relictuelle et 2°) les trois populations des Orcades formaient un groupe à part, présentant de grandes affinités avec les populations du sud de l'Europe. Les auteurs supposaient alors que les campagnols auraient été importés à partir de cette zone par les premiers colonisateurs humains.

Ces conclusions sont évidemment séduisantes. Elles soulignent l'intérêt qu'il peut y avoir à exploiter des caractères ostéoscopiques dans la reconstitution de l'origine des populations. Elles sont pourtant à considérer avec prudence car elles font suite à l'enthousiasme provoqué par une première étude d'un des auteurs (Berry & Berry, 1967). Les biais méthodologiques qui peuvent survenir dans ce type d'approche sont donc partiellement masqués. De plus, le déterminisme et les conditions de transmissions des caractères étaient

<sup>7</sup> Les recherches menées sur des populations de souris sauvages ne répondaient pas aux mêmes exigences; elles venaient soit de pays différents, Angleterre, Ecosse et Suisse (Weber, 1950), soit de zones géographiques variées dans l'Est des Etats-Unis (Deol, 1958).



considérés connus alors qu'ils étaient en réalité à peine entrevus.

## LES CARACTÈRES OSTÉOSCOPIQUES (OU DISCRETS) CHEZ LES ANIMAUX FOSSILES

La première étude archéologique utilisant des caractères discrets a été réalisée sur les crânes humains des sépultures collectives néolithiques de Niederbösa et Nordhausen (Feustel & Ullrich, 1964/65). Si, depuis cette date, les analyses paléo-anthropologiques se sont multipliées (Rösing, 1982; revue par Crubézy, 1991), l'application de la méthode est en revanche restée anecdotique ou inexistante en archéozoologie. Plusieurs raisons liées à la méthode elle-même, aux caractères ou au matériel osseux peuvent expliquer cette absence.

1°) La méconnaissance de la méthode. L'emploi des caractères discrets pour l'étude des populations animales ne fait pas encore partie de nos jours des méthodes classiques de l'archéozoologie et, à ce titre, n'apparaît pas dans les manuels ayant trait à la discipline (Davis, 1987; Chaix & Méniel, 1996, par exemple). Tant que des études ne démontreront pas l'apport des caractères discrets pour des populations animales en général et des populations fossiles en particulier, les variables discrètes ne seront pas exploitées, ou tout du moins enregistrées, aussi systématiquement que peuvent l'être les variables métriques.

2°) La méconnaissance des apports de cette méthode. Les hésitations des anthropologues dans les années 80 et leurs critiques à l'encontre des caractères discrets et sur les limites de leur application à des populations anciennes y ont certainement contribué. La littérature semblait en effet plus orientée sur les difficultés d'attribuer à ces caractères une origine, génétique ou environnementale, plutôt que sur leur contribution à la connaissance de la domestication, à l'histoire des populations, à la reconstitution des lignées familiales, etc.

3°) Certains caractères discrets ont longtemps été et sont encore parfois considérés comme des anomalies du développement (Baker & Brothwell, 1980; Miles & Grigson, 1991).

4°) A l'exception de quelques variables telles que la présence d'un os surnuméraire ou l'absence d'une dent, les caractères ostéoscopiques ne peuvent être observés et enregistrés que s'ils sont

recherchés. De plus, ceux-ci ne peuvent faire l'objet d'une recherche que s'ils ont été préalablement décrits pour l'espèce ou pour un groupe semblable. Les difficultés de transposition des caractères entre espèces différentes ont été évoquées précédemment.

5°) L'enregistrement systématique des caractères discrets sur du matériel faunique est exceptionnel et seul O'Connor (1984, 1988, 1990) en Grande-Bretagne semble le faire. Toutefois, seuls des travaux sur une espèce donnée, comme cela a été le cas pour le lapin (Callou, 2000), ou sur une problématique régionale (transformation liée à l'insularité, relations entre différents groupes évoluant dans une aire géographique circonscrite, etc) paraissent justifier la mise en œuvre d'une telle approche. Plus que la systématisation, et plus encore que pour toute autre méthode, une problématique bien définie doit être privilégiée dans l'utilisation des caractères ostéoscopiques; et cela est d'autant plus vrai que l'héritabilité des caractères n'est apparemment que partielle.

6°) L'état de conservation du matériel. Les caractères discrets sont le plus souvent décrits sur le calvarium et la mandibule puis, dans une moindre mesure, sur les éléments du squelette post-crânien. Or, sauf exceptions, les crânes sont les parties anatomiques les plus fragmentées. La fragmentation gêne d'ailleurs la reconnaissance de certains caractères, qui sont habituellement localisés sur des sutures, sur des zones où l'os est peu épais, sur des parties fragiles (bulle tympanique, présphénoïde, etc).

Il existe pourtant, dans la littérature archéologique, quelques mentions de caractères discrets se rapportant aux restes fauniques:

### *Rainure le long de la courbure externe de la corne des ovins*

Une rainure le long de la courbure externe de la corne des ovins a été observée par Noddle (1978) sur des races actuelles à face noire (Irish blackface) et chez les Norfolk Horn ainsi que sur certains restes archéologiques anglais et écossais datant du Moyen Age.

### *Perforations crâniennes*

Les perforations crâniennes, évoquées pour la première fois par Baker & Brothwell (1980), ont depuis été recensées sur des restes provenant de dix-sept sites archéologiques de France, de Gran-



de-Bretagne, de Belgique, de Suisse, d'Allemagne et des Pays-Bas (Grenouilloux, 1989; Brothwell *et al.*, 1996). Relevées exclusivement sur des crânes de bovins (Figure 10), elles présentent une même localisation, sur l'occipital à l'arrière des éminences frontales et nuchales. Aucun cas de perforations à l'extérieur de la région de la protubérance occipitale externe ou de la ligne nuchale supérieure n'a été observé<sup>8</sup>. L'hypothèse d'un parasitisme ou d'une infection (tumeur) ayant été écartée après analyse microscopique des surfaces osseuses, il restait deux solutions: soit une origine génétique, soit la répercussion d'une pression humaine.

Une explication des perforations crâniennes par le port du joug avait été proposée par Ryder (1970). La présence de ces trous sur le crâne d'un jeune individu et sur des animaux des deux sexes dans le matériel découvert à Bruges tendrait à la réfuter (Brothwell *et al.*, 1996) mais, d'un autre côté, l'absence de ces traces dans le matériel récent et actuel pourrait correspondre à l'abandon des bovins comme force de traction. Si elle se confirmait, cette hypothèse apporterait beaucoup à l'histoire des pratiques agricoles. Toutefois, en l'état actuel de la recherche sur ce caractère, il convient d'être circonspect, les données demeurant encore trop rares.

Une autre explication, plus plausible à notre sens, est physiologique et génétique. De telles perforations correspondent en effet à un développement excessif du sinus frontal caudal (Baker & Brothwell, 1980; Grenouilloux, 1989), et sont de type congénital. Dans ce cas, les perforations deviennent des caractères ostéoscopiques et non plus des caractères extrinsèques provoqués indirectement par l'action de l'homme.

#### *Variation du nombre de dents*

L'absence d'une dent est un caractère discret classique chez l'homme (cf. revue par Crubézy, 1991) comme chez les animaux actuels (Berry, 1963; Berry & Searle, 1963; Rees, 1969a, 1969b; Sjøvold, 1977; Callou, 2000) et fossiles (Andrews & Noddle, 1975; Baker & Brothwell, 1980; O'Connor, 1984, 1988, 1990; Callou, 2000). La raison n'est sans doute pas due uniquement à une fréquence plus élevée que pour un autre caractère mais plutôt à la facilité d'observation.

Andrews & Noddle (1975) ont étudié l'absence de la deuxième prémolaire de la mandibule (P<sub>2</sub>) chez des ruminants (bovins et ovins) fossiles, datés du Néolithique au Moyen Age, et ont dressé une revue détaillée des mentions faites sur des animaux récents (différentes races de bovins mais aussi bouquetin, antilope, gnou et cerf de Virginie). Depuis cette publication, les exemples archéologiques pour les moutons et pour les bœufs se multiplient (O'Connor, 1984, 1988, 1990; Stallibrass, 1982, cité par O'Connor, 1988). Jackson (1915, 1917, 1925) avait déjà constaté cette disparition sur des bovins préhistoriques, protohistoriques et romains et avait avancé l'hypothèse d'une dégénérescence de la dent et d'une perte prématurée. Les analyses radiographiques réalisées par Andrews & Noddle (1975) ont montré que la prémolaire déciduale est effectivement perdue mais que la permanente est réellement absente. Une théorie évoquée pour expliquer ce manque est celle de Epstein (1972, cité par Andrews & Noddle, 1975), qui voit un lien avec la réduction des os de la face au cours de la domestication. Toutefois, il apparaît que cette absence de la prémolaire touche aussi bien des espèces domestiques que des espèces sauvages et qu'elle affecte des groupes non domestiqués comme les insectivores (Kindahl, 1967). Comme le soulignent Andrews & Noddle (1975), la cause de cette variation est inconnue et le facteur héréditaire demeure une possibilité, un défaut du développement fœtal étant également envisageable.

Un traitement quantitatif, et non pas seulement qualitatif comme dans la plupart des références citées précédemment, permet de constater une fréquence relativement élevée dans certaines populations anciennes. C'est notamment le cas des mandibules de bœuf découvertes sur le site de General Accident à Tanner Row (York), qui présentent ce caractère à 19% dans les niveaux romains et 19% dans les niveaux médiévaux, et de celles découvertes à Castleford dans le West Yorkshire dont 26% ne possèdent pas de deuxième prémolaire (O'Connor, 1988). Ces pourcentages, non négligeables, sont-ils exceptionnels ou bien simplement remarquables en l'absence de comparaison? Une recherche plus systématique de ce caractère devrait permettre de tester sa significativité et de s'assurer de sa rareté dans le temps et dans l'espace. O'Connor

<sup>8</sup> Un crâne de bovin découvert sur le site de Cadbury-Camelot présente des perforations sur l'os frontal. La forme des trous et leur répartition ont permis aux auteurs de l'étude de les attribuer aux racines végétales (Baker & Brothwell, 1980).



(1988) suggère cependant une explication: les troupeaux étaient plus petits et donc plus endogames dans le passé, aussi des caractères récessifs comme l'absence d'une dent pouvaient-ils être plus facilement exprimés.

Les dents surnuméraires paraissent par comparaison plus rares. Bökönyi (1974, cité par Baker & Brothwell, 1980) mentionne un crâne de cheval présentant une incisive surnuméraire, sur un site hongrois daté du VIII<sup>e</sup> siècle. Colyer (1936) estimait du reste que cette anomalie dentaire était présente à 0,6% chez les chevaux<sup>9</sup>.

Une autre variation dentaire concerne la réduction des dents et plus précisément la disparition de la troisième colonnette (hypoconulide) sur la troisième molaire inférieure (M<sub>3</sub>) des bovins. Ce caractère est relevé sur des sites romains et médiévaux (O'Connor, 1984, 1988, 1990; Albarella & Davis, 1996), Maltby (1975) proposant même que ce caractère puisse être restreint aux périodes romaine et saxonne en Grande-Bretagne.

#### *Foramen mentonnier sur la surface latérale de la mandibule*

Le foramen mentonnier, correspondant à l'ouverture antérieure du canal mandibulaire, existe chez les herbivores et les carnivores et semble très variable en taille et en nombre. Il est décrit sur des mandibules de bovins de plusieurs sites britanniques (Baker & Brothwell, 1980).

#### *Fosse irrégulière dans la surface articulaire du condyle de la mandibule de bœuf*

La présence d'une fosse irrégulière dans la surface articulaire du condyle de la mandibule de bœuf a été constatée sur des mandibules archéologiques par O'Connor (1988) et discutée pour l'ensemble des Ongulés par Baker & Brothwell (1980).

#### *Foramen nourricier des corps vertébraux très large*

D'après Baker & Brothwell (1980), l'élargissement du foramen nourricier des corps vertébraux affecte principalement la région lombaire et n'était, à l'époque de la parution de leur ouvrage,

connu que sur des restes archéologiques. Caractère bilatéral, il a été relevé chez des bovins mais également chez des équidés.

#### *Foramen dans la fosse olécrânienne de l'humérus*

Un foramen dans la fosse olécrânienne de l'humérus n'est décrit que par O'Connor (1988) sur les bovins du site de General Accident à Tanner Row (York).

#### *Présence d'un métacarpien vestigial fusionné*

Des exemples de métacarpiens vestigiaux fusionnés sont mentionnés sur des bovins et des équidés (Baker & Brothwell, 1980).

#### *Position du foramen nourricier sur le fémur*

Le foramen nourricier occupe généralement une position fixe chez la plupart des Artiodactyles. Cependant, des exceptions ont été enregistrées chez le mouton et chez le cerf. Chez le mouton en particulier, le foramen peut se situer en position proximale, distale ou mésiale sans qu'il y ait apparemment de différences fonctionnelles (Noddle, 1978). Des variations existent tant sur du matériel fossile que sur de l'actuel. En l'absence de données quantitatives et d'un échantillonnage plus conséquent, les résultats obtenus par Noddle (1978) doivent être considérés comme une première tendance. Il semble en fait que les trois foramens soient présents simultanément *in utero* et que deux sur les trois se ferment lors du développement de l'agneau (O'Connor, 1984). Le dernier foramen peut même disparaître sur les individus âgés (Noddle, 1978).

#### *Syndactylie*

Baker & Brothwell (1980) mentionnent le cas de phalanges distales fusionnées chez un porc fossile.

#### *Duplication de la troisième phalange*

La duplication de la troisième phalange aurait été relevée chez un capriné (Baker & Brothwell, 1980).

<sup>9</sup> L'ouvrage de Colyer sur les variations et pathologies dentaires des animaux a été réédité et commenté par Miles & Grigson (1991).



## CONCLUSION

La première remarque qui s'impose à la suite de cet inventaire et de celui concernant les espèces actuelles est le faible nombre de caractères communs relevé entre les littératures archéozoologique et zoologique. Les variations dentaires, et surtout la disparition de la deuxième prémolaire inférieure, sont les seuls traits comparables relevés. Tout se passe comme s'il existait deux "philosophies": la première, zoologique, analyse de manière détaillée une espèce animale puis tente de transposer ce "modèle" aux autres espèces avec les difficultés que l'on a déjà soulignées; la seconde, archéozoologique, fait comme si la première n'existait pas et se satisfait du matériel fossile comme seul objet d'étude. La seule analyse réellement comparative entre l'actuel et l'archéologique était jusqu'alors celle de Noddle (1978) sur le mouton.

La seconde observation porte sur le traitement des caractères ou, pour être plus exacte, sur son absence. L'archéozoologie en est encore au stade de la description des caractères mais se fonde sur une méthode impropre à cette approche. En effet, au lieu d'identifier les caractères sur des os complets et sur des collections présentant un nombre d'individus statistiquement suffisant, la recherche semble se faire à partir de quelques restes archéologiques, souvent fragmentés. Parler de recherche est d'ailleurs sans doute excessif car la majorité des caractères signalés précédemment (rainure le long de la corne, perforation crânienne, variation du nombre de dents, position du foramen nourricier du fémur, syndactylie, etc) ne peuvent pas passer inaperçus lors de l'étude d'un matériel faunique et est mentionnée incidemment. Ce manque d'examen approfondi explique certainement le déficit des caractères crâniens, dont le nombre devrait être élevé si on considère ceux relevés chez les espèces actuelles.

### *L'exemple du lapin *Oryctolagus cuniculus* (Callou, 2000)*

L'étude des caractères ostéoscopiques chez le lapin a été réalisée pour répondre à plusieurs objectifs:

- \* Identifier et sélectionner des caractères propres à l'espèce.

Cette recherche a été menée à partir de collections actuelles, sur des populations très différentes dans leurs statuts (populations domestiques et sau-

vages) et dans leurs origines géographiques (populations issues de milieux variés, sur le continent et dans les îles), la zone échantillonnée s'étendant du nord de la France au sud de la Péninsule Ibérique et comprenant aussi l'île de Zembra, en Tunisie. L'ensemble des populations (22 au total) représente plus de 600 individus, d'âge et de sexe connus pour la plupart.

Le nombre de caractères identifiés s'élève à 29, dont 20 sont localisés sur le crâne (calvarium et mandibule) et 9 sur le post-crânien (squelette axial et membre postérieur). Certains se sont révélés fortement liés à l'âge (1 caractère), au sexe (5 caractères) ou bien présentent une fréquence inférieure à 5% dans chaque population (7 caractères "rares"). Des caractères bilatéraux, dissymétriques ou asymétriques ont également été enregistrés, leur faible nombre ne permettant toutefois pas de conclure en termes de stress de population.

- \* Démontrer l'intérêt de ces caractères dans l'analyse des populations.

Des analyses factorielles des correspondances effectuées avec les caractères non liés à l'âge ou au sexe et dont la fréquence est supérieure à 5%, ont permis de distinguer deux groupes distincts de populations sauvages, cette bipartition recouvrant en partie celle définie par les analyses génétiques (type A et type B), obtenue à partir des mêmes échantillons (Monnerot *et al.*, 1994). A l'intérieur de ces groupes, certaines populations présentent des traits remarquables; il s'agit principalement de celle de l'île de Zembra. L'isolement des individus et l'effet de fondation dus à l'insularité ont en effet permis l'émergence de caractères ostéoscopiques spécifiques. Il n'est cependant pas possible en l'état actuel des recherches de conclure à une adaptation morphologique d'origine strictement génétique, strictement mésologique ou bien résultant de plusieurs influences.

Des analyses similaires (AFC) ont fait apparaître une très nette séparation entre les populations sauvages et domestiques. Cette distinction des formes domestique et sauvage résulte de la combinaison de 7 caractères principaux.

- \* Vérifier leur apport dans la connaissance de l'histoire des populations.

Il est tentant d'imaginer que la fréquence élevée de certains caractères des populations anciennes, soutenue par des comparaisons entre sites, pourrait



être expliquée en termes de génétique des populations. Il serait alors possible d'envisager suivre l'évolution phylogéographique de l'espèce. Il est également tentant de vouloir estimer l'impact de l'action anthropique sur les populations sauvages et de vouloir cerner l'origine de la domestication. Malheureusement, le choix du lapin comme modèle d'étude ne s'est pas révélé le plus judicieux pour transposer les résultats obtenus sur les individus actuels à des restes fossiles. La fragmentation importante des os, qui affecte majoritairement le crâne, a en effet empêché d'analyser conjointement les données.

L'ensemble de ces résultats reste néanmoins très prometteur car il confirme que la distribution des caractères ostéoscopiques n'est pas aléatoire, ceux-ci dépendant à la fois de facteurs génétiques et mésologiques. Par ailleurs, même s'il n'a pas été possible de déterminer la part exacte des uns par rapport à celle des autres, les premiers semblent dominer puisqu'ils permettent la discrimination des populations (sauvages et domestique) en fonction de leur type génétique. Un tel résultat laisse entrevoir les possibilités pour l'étude d'autres espèces animales actuelles, mais aussi fossiles.

## REMERCIEMENTS

Ce travail n'aurait pas existé sans l'intuition de Jean-Denis Vigne, qui a perçu l'intérêt que les caractères discrets pouvaient avoir dans le cadre d'une étude archéozoologique et zoologique, combinant données morphologiques et génétiques.

## REFERENCES

- ALBARELLA, U. & DAVIS, S. 1996: Mammals and birds from Launceston Castle, Cornwall: decline in status and the rise of agriculture. *Circaea* 12(1): 1-156.
- ANDERSON, J.E. 1968: Skeletal "anomalies" as genetic indicators. In: Brothwell, D.R. (ed.): *The skeletal biology of earlier human populations*: 135-148. Pergamon Press, Oxford.
- ANDREWS, A.H. & NODDLE, B.A. 1975: Absence of premolar teeth from ruminant mandibles found at archaeological sites. *Journal of Archaeological Science* 2(2): 137-144.
- AUFFRAY, J.C.; RENAUD, S.; ALIBERT, P. & NEVO, E. 1999: Developmental stability and adaptative radiation in *Spalax ehrenbergi* superspecies in the Near-East. *Journal of Evolutionary Biology* 12: 207-221.
- BAKER, J. & BROTHWELL, D. 1980: *Animal diseases in archaeology*. Academic Press, London.
- BARONE, R. 1986: *Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome I. Ostéologie*. Vigot frères, Paris.
- BERRY, A.C. 1975: Factors affecting the incidence of non-metrical skeletal variants. *Journal of Anatomy* 120(3): 519-535.
- BERRY, A.C. & BERRY, R.J. 1967: Epigenetic variation in the human cranium. *Journal of Anatomy* 101(2): 361-379.
- BERRY, A.C. & BERRY, R.J. 1972: Origins and relationships of the ancient Egyptians based on a study of non-metrical variations in the skull. *Journal of Human Evolution* 1: 199-208.
- BERRY, R.J. 1963: Epigenetic polymorphism in wild populations of *Mus musculus*. *Genetical Research* 4(2): 193-220.
- BERRY, R.J. 1964: The evolution of an island population of the house mouse. *Evolution* 18(3): 468-483.
- BERRY, R.J. 1967: Genetical changes in mice and men. *Eugenics Review* 59: 78-96.
- BERRY, R.J. 1968: The biology of non-metrical variation in mice and men. In: Brothwell, D.R. (ed.): *Skeletal biology of earlier human populations*: 103-133. Pergamon Press, Oxford.
- BERRY, R.J. 1969a: Non-metrical skull variation in two Scottish colonies of the Grey seal. *Journal of Zoology* 157: 11-18.
- BERRY, R.J. 1969b: History in the evolution of *Apodemus sylvaticus* (Mammalia) at one edge of its range. *Journal of Zoology, London* 159(3): 311-328.
- BERRY, R.J. 1975: On the nature of genetical distance and island races of *Apodemus sylvaticus*. *Journal of Zoology* 176(2): 292-295.
- BERRY, R.J. & JAKOBSON, M.E. 1975: Ecological genetics of an island population of the House mouse (*Mus musculus*). *Journal of Zoology* 175(4): 523-540.
- BERRY, R.J. & ROSE, F.E.N. 1975: Islands and evolution of *Microtus arvalis* (Microtinae). *Journal of Zoology* 177(3): 395-409.
- BERRY, R.J. & SEARLE, A.G. 1963: Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton. *Proceedings of Zoological Society of London* 140(4): 577-615.
- BOCQUET-APPEL, J.P. 1984: Biological evolution and history in 19<sup>th</sup> century Portugal. In: Van Wark, G.N. & Howells, W.W. (eds.): *Multivariate statistical methods in physical anthropology*: 289-321. Reidel, Dordrecht.
- BRAGA, J. 1993: Quelques exemples de développement des caractères discrets chez les grands singes. *Bulletin et Mémoires de la Société d'Anthropologie de Paris* n.s.(5): 119-130.



- BRAGA, J. 1995: Définition de certains caractères discrets crâniens chez *Pongo*, *Gorilla* et *Pan*. Perspectives taxonomiques et phylogénétiques. Thèse de Doctorat, Anthropologie, Université de Bordeaux I.
- BROTHWELL, D. 1958: The use of non-metrical characters of the skull in differentiating populations. In: Verschuer, O. & Gerhardt, K. (eds.): *Deutschen Gesellschaft für Anthropologie*: 103-109. Musterschmidt, Göttingen.
- BROTHWELL, D.; DOBNEY, K. & ERVYNCK, A. 1996: On the causes of perforations in archaeological domestic cattle skulls. *International Journal of Osteoarchaeology* 6(5): 471-487.
- CALLOU, C. 2000: La diffusion du lapin (*Oryctolagus cuniculus*) en Europe occidentale: aspects historiques, biogéographiques, évolutifs et anthropologiques. Thèse de Doctorat, Archéologie, Université Paris I, Panthéon-Sorbonne.
- CARPENTER, J.C. 1976: A comparative study of metric and non-metric traits in a series of modern crania. *American Journal of Physical Anthropology* 45(2): 337-344.
- CARPENTER, J.R.; GRÜNEBERG, H. & RUSSEL, E.S. 1957: Genetical differentiation involving morphological characters in an inbred strain of mice. II. American branches of the C57BL and C57BR strains. *Journal of Morphology* 100: 377-388.
- CESNYS, G. & PAVILONIS, V. 1982: On the terminology of non-metric cranial traits (Discreta). *Homo* 33: 125-130.
- CHAIX, L. & MÉNIEL, P. 1996: *Eléments d'archéozoologie*. Editions Errance, Paris.
- CHAMBELLAN, M. 1883: Etude anatomique et anthropologique sur les os wormiens. Thèse de Médecine, Paris.
- CHEVERUD, J. & BUIKSTRA, J. 1981a: Quantitative genetics of skeletal nonmetric traits in the Rhesus Macaques on Cayo Santiago. I. Single trait heritabilities. *American Journal of Physical Anthropology* 54: 43-49.
- CHEVERUD, J. & BUIKSTRA, J. 1981b: Quantitative genetics of skeletal nonmetric traits in the Rhesus Macaques on Cayo Santiago. II Phenotypic, genetic, and environmental correlations between traits. *American Journal of Physical Anthropology* 54: 51-58.
- CORNEVIN, C. 1883: Les os wormiens des animaux domestiques. *Rev. Anthropol.* 6: 661-670.
- CORRENTI, V.; PASSARELLO, P. & VECCHI, F. 1979: Discontinuous morphological traits of the human skeleton. A proposal for an international nomenclature in Latin. *Homo* 30: 126-127.
- CORRUCCINI, R.S. 1974: An examination of the meaning of cranial discrete traits for human skeletal biological studies. *American Journal of Physical Anthropology* 40(3): 425-446.
- CRARY, D.D. & SAWIN, P.B. 1949: Morphogenetic studies of the rabbit. IV. Genetic factors influencing the ossification pattern of the limbs. *Genetics* 34(5): 508-523.
- CRARY, D.D. & SAWIN, P.B. 1955: Morphogenetic studies of the rabbit. XIV. Manifestations of regional growth at onset of vertebral ossification. *Journal of Heredity* 46: 183-189.
- CRARY, D.D. & SAWIN, P.B. 1957: Morphogenetic studies of the rabbit. XVIII. Growth of ossification centers of the vertebral centra during the twenty-first day. *The Anatomical Record* 127: 131-150.
- CRARY, D.D. & SAWIN, P.B. 1963: Morphogenetic studies of the rabbit. XXXII. Qualitative skeletal variations induced by the AC gene (achondroplasia). *American Journal of Anatomy* 113: 365-388.
- CRARY, D.D.; SAWIN, P.B. & ATKINSON, N. 1958: Morphogenetic studies of the rabbit. XXI. The nature of disproportionate dwarfism induced by the Da gene revealed by the early fetal ossification pattern. *American Journal of Anatomy* 103: 69-97.
- CRUBÉZY, E. 1991: *Caractères discrets et évolution. Exemple d'une population nubienne: Missiminia (Soudan)*. Thèse de Doctorat, Anthropologie, Université Bordeaux I.
- CRUBÉZY, E. 1995: Liens de parenté et organisation de l'espace funéraire. *Dossier d'Archéologie* 208: 48-58.
- DAVIS, S. 1987: *The archaeology of animals*. B.T. Batsford, London.
- DEOL, M.S. 1955: Genetical studies on the skeleton of the mouse. XIV. Minor variations of the skull. *Journal of Genetics* 53(3): 498-514.
- DEOL, M.S. 1958: Genetical studies on the skeleton of the mouse. XXIV. Further data on skeletal variation in wild populations. *Journal of Embryology and Experimental Morphology* 6: 569-574.
- DEOL, M.S. & TRUSLOVE, G.M. 1957: Genetical studies on the skeleton of the mouse. XX. Maternal physiology and variation in the skeleton of C57BL mice. *Journal of Genetics* 55(2): 288-312.
- DEOL, M.S.; GRÜNEBERG, H.; SEARLE, A.G. & TRUSLOVE, G.M. 1957: Genetical differentiation involving morphological characters in an inbred strain of mice. I. A British branch of the C57BL strain. *Journal of Morphology* 100(2): 345-376.
- FALCONER, D.S. 1965: The inheritance of liability to certain diseases, estimated from the incidence among relatives. *Annals of Human Genetics* 29: 51.
- FEUSTEL, R. & ULLRICH, H. 1964/1965: Totenhütten der neolithischen Walternienburger Gruppe. *Alt-Thüringen* 7: 1-202.
- FINNEGAN, M. & FAUST, M.A. 1974: *Bibliography of human and nonhuman non-metric variation*. Department of Anthropology, University of Massachusetts, Amherst.
- GAHERTY, G. 1971: Skeletal variation in seven African populations. *American Journal of Physical Anthropology* 35: 279.



- GRENOUILLOUX, A. 1989: *L'élevage bovin dans le Haut Moyen Age occidental*. Thèse de Doctorat, Ecole Nationale Vétérinaire de Nantes.
- GREWAL, M.S. 1962a: The development of an inherited tooth defect on the mouse. *Journal of Embryology and Experimental Morphology* 10(202-211): 202-211.
- GREWAL, M.S. 1962b: The rate of genetic divergence of sublines in the C5BL strain of mice. *Genetical Research* 3: 226-237.
- GREWAL, M.S. 1978: Skeletal polymorphism and genetic drift in a Dehli frog, *Rana cyanophlictis* a follow-up study. *Genetical Research* 31: 103-106.
- GREWAL, M.S. & DASGUPTA, S. 1967: Skeletal polymorphism and genetic drift in a Dehli frog, *Rana cyanophlictis*. *Genetical Research* 9: 299-307.
- GRÜNEBERG, H. 1950: Genetical studies on the skeleton of the mouse. I. Minor variations of the vertebral column. *Journal of Genetics* 50: 112.
- GRÜNEBERG, H. 1951: The genetics of a tooth defect in the mouse. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B* 138: 437-451.
- GRÜNEBERG, H. 1952: Genetical studies on the skeleton of the mouse. IV. Quasi continuous variations. *Journal of Genetics* 51(1): 95-114.
- GRÜNEBERG, H. 1955: Genetical studies on the skeleton of the mouse. XV. Relations between major and minor variants. *Journal of Genetics* 53: 515-535.
- GRÜNEBERG, H. 1961: Evidence for genetic drift in Indian rats (*Rattus rattus* L.). *Evolution* 15(2): 259-262.
- HARLAND, P.S.E.G. 1958: Skeletal variation in wild house mice in Peru. *Ann. Mag. nat. Hist. série* 13, i: 193-196.
- HAUSER, G. & DE STEFANO, G.F. 1989: *Epigenetic variants of the human skull*. Schweizerbartsche E., Stuttgart.
- HERTZOG, K.P. 1968: Associations between discontinuous cranial traits. *American Journal of Physical Anthropology* 29: 397-404.
- HIGHTON, R. 1960: Heritability of geographic variation in trunk segmentation in the red-backed salamander, *Plethodon cinereus*. *Evolution* 14: 351-360.
- HILBORN, R. 1974: Inheritance of skeletal polymorphism in *Microtus californicus*. *Heridity* 33(1): 87-121.
- HOWE, W. & PARSONS, P.A. 1967: Genotype and environment in the determination of the minor skeletal variants and body weight in mice. *Journal of Embryology and Experimental Morphology* 17: 282-292.
- HULL, I.B. 1947: Morphogenetic studies of the rabbit. IV. The inheritance of developmental patterns of rib ossification. Regional specificity of hereditary factors affecting homoeotic variations in the axial skeleton. *Journal of Experimental Zoology* 105: 173-197.
- JACKSON, J.W. 1915: XXIII. Notes on denegeration in the teeth of oxen and sheep. *Annals and Magazine of Natural History, Series* 8 15: 291-295.
- JACKSON, J.W. 1917: The domestic animals of the Lake Village. In: Bullied, A. & Grey, H. (eds.): *The Glastonbury Lake Village*: 648-672. Glastonbury Antiquarian Society.
- JACKSON, J.W. 1925: Report on the animal remains from the ancient village site at Swallowcliffe Down, Wilts., of La Tène I. *Wiltshire Archaeological Magazine* 43: 90-93.
- KAHMANN, H. 1969: Die Alveolenmuster des Oberkieferzahnreihe der Waldmaus, Hausratte und Hausmaus aus Populationen der grossen Tyrrhenischen Inseln. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 34: 164-183.
- KELLOCK, W.L. & PARSONS, P.A. 1970a: Variation of minor non-metrical cranial variants in Australian aborigines. *American Journal of Physical Anthropology* 32: 409-422.
- KELLOCK, W.L. & PARSONS, P.A. 1970b: A comparison of the incidence of minor nonmetrical cranial variants in Australian aborigines with those of Melanesia and Polynesia. *American Journal of Physical Anthropology* 33: 235-240.
- KINDAHL, M.E. 1967: Some comparative aspects of the reduction of the premolars in the Insectivora. *Journal of Dental Research* 46: 805-808.
- LAMB, N.P. & SAWIN, P.B. 1963: Morphogenetic studies of the rabbit. XXXIII. Cartilages and muscles of the external ear as affected by the dachs gene (*Da*). *American Journal of Anatomy* 113: 365-388.
- LATIMER, H.B. & SAWIN, P.B. 1955a: Morphogenetic studies of the rabbit. XII. Organ size in relation to body weight in adults of small sized race X. *The Anatomical Record* 123: 81-102.
- LATIMER, H.B. & SAWIN, P.B. 1955b: Morphogenetic studies of the rabbit. XIII. The influence of the dwarf gene upon organ size and variability in race X. *The Anatomical Record* 123: 447-466.
- LATIMER, H.B. & SAWIN, P.B. 1957: Morphogenetic studies of the rabbit. XIX. Organ size in relation to body size in large race III and in small race X. *The Anatomical Record* 129: 457-472.
- LATIMER, H.B. & SAWIN, P.B. 1959a: Morphogenetic studies of the rabbit. XXI. Linear measurements of large race III and small race X. *The Anatomical Record* 134: 69-86.
- LATIMER, H.B. & SAWIN, P.B. 1959b: Morphogenetic studies of the rabbit. XXII. Linear measurements of large race III and small race X. *The Anatomical Record* 134: 69-86.
- LATIMER, H.B. & SAWIN, P.B. 1959c: Morphogenetic studies of the rabbit. XXIV. The weight and thickness of the ventricular walls in the rabbit heart. *The Anatomical Record* 35: 141-148.



- LATIMER, H.B. & SAWIN, P.B. 1960: Morphogenetic studies of the rabbit. XXVI. Correlation coefficients of external measurements of two inbred races of rabbits. *The Anatomical Record* 136(3): 417-432.
- LATIMER, H.B. & SAWIN, P.B. 1963: Morphogenetic studies of the rabbit. XXXIV. Weight and linear measurements of bones of small race X rabbits compared with large race III. *American Journal of Anatomy* 113: 235-243.
- LAUGHLIN, W.S. & JORGENSEN, J.B. 1956: Isolate variation in greenlandic eskimo crania. *Acta Genet* 6: 3-12.
- LE DOUBLE, A.F. 1903: *Traité des variations des os du crâne de l'homme, et de leur signification au point de vue de l'Anthropologie zoologique*. Vigot, Paris.
- LE DOUBLE, A.F. 1906: *Traité des variations des os de la face de l'homme, et de leur signification au point de vue de l'Anthropologie zoologique*. Vigot, Paris.
- LE DOUBLE, A.F. 1912: *Traité des variations de la colonne vertébrale de l'homme, et de leur signification au point de vue de l'Anthropologie zoologique*. Vigot, Paris.
- MALTBY 1979, PAS 1975: The animal bones from exeter 1971-1975. Exeter archaeological reports, 2. Dept. of Prehistory and Archaeology. Sheffield University, 221 pages.
- MILES, A.E.W. & GRIGSON, C. 1991: *Colyers variations and diseases of the teeth of animals*. Cambridge University Press, Cambridge.
- MOLTO, J.E. 1979: The assessment and meaning of intra-observer error in population studies based on discontinuous cranial traits. *American Journal of Physical Anthropology* 51: 333-344.
- MONNEROT, M.; VIGNE, J.D.; BIJU-DUVAL, C.; CASANE, D.; CALLOU, C.; HARDY, C.; MOUGEL, F.; SORIGUER, R.; DENNEBOUY, N. & MOUNOLOU, J.C. 1994b: Rabbit and man: genetic and historic approach. *Genetics Selection Evolution* 26 (suppl. 1): 167s-182s.
- NODDLE, B. 1978: Some minor skeletal differences in sheep. In: Brothwell, D.R.; Thomas K.D. & Clutton-Brock, J. (eds.): *Research problems in Zooarchaeology*: 133-141. Occasional Publication n° 3. Institute of Archaeology, London.
- O'CONNOR, T.P. 1984: Selected groups of bones from Skeldergate and Walmgate. In: *The Archaeology of York*: 1-62. Council for British Archaeology, London.
- O'CONNOR, T.P. 1988: Bones from the general accident site, Tanner Row. In: *The Archaeology of York*: 61-136. Council for British Archaeology, London.
- O'CONNOR, T.P. 1990: Bones from anglo-scandinavian levels at 16-22 Coppergate. In: *The Archaeology of York*: 137-207. Council for British Archaeology, London.
- OSSENBERG, N.S. 1969: Discontinuous morphological variation in human cranium. Ph. D. Dissertation, University of Toronto.
- OSSENBERG, N.S. 1970: The influence of artificial cranial deformation on discontinuous morphological traits. *American Journal of Physical Anthropology* 33: 357-372.
- OSSENBERG, N.S. 1971: Origin and relationships of the Dakota Sioux. *American Journal of Physical Anthropology* 35: 291.
- OSSENBERG, N.S. 1976: Within and between race distances in population studies based on discrete traits of the human skull. *American Journal of Physical Anthropology* 45(3): 701-716.
- OSSENBERG, N.S. 1981: Argument for the use of total side frequencies of lateral nonmetric skeletal traits in population distances analysis: the regression of symmetry on incidence. *American Journal of Physical Anthropology* 54: 471-479.
- PECK, E.D. & SAWIN, P.B. 1950: Morphogenetic studies of the rabbit. VIII. Genetic variations in the sternum as determined by the interaction of general and regionally specific growth factors. *Journal of Experimental Zoology* 4: 335-357.
- PIETRUSEWSKY, M. 1971: Application of distance statistics to anthroposcopic data and a comparison of results with those obtained by using discrete traits of the skull. *Archaeol. Phys. Anthropol. Oceania* 6: 21-33.
- POGUE, M.G. & MICKEVICH, M.F. 1990: Character definitions and character-state delimitations: the bete noire of phylogenetic inference. *Cladistics* 6: 319-361.
- REES, J.W. 1969a: Morphologic variation in the cranium and mandible of the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*): a comparative study of geographical and four biological distances. *Journal of Morphology* 128: 95-112.
- REES, J.W. 1969b: Morphologic variation in the cranium and mandible of the white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*): a study of populational skeletal variation by Principal Component and Canonical Analyses. *Journal of Morphology* 128: 113-130.
- RÖSING, F.W. 1982: Discreta des menschlichen Skeletts - ein kritischer Überblick. *Homo* 33(2-3): 100-125.
- RUSSELL, F. 1900: Studies in cranial variation. *American Naturalist* 34: 737-745.
- RYDER, M.L. 1970: The animal remains from Petergate, York. *Yorkshire Archaeological Journal* 42: 418-428.
- SAUNDERS, S.R. 1989: Nonmetric skeletal variation. In: Iscan, M.I. & Kennedy, K.A.R. (eds.): *Reconstruction of life from the skeleton*: 95-108. Wiley-Riss, New York.
- SAWIN, P.B. 1945: Morphogenetic studies of the rabbit. I. Regional specificity of hereditary factors affecting homoeotic variations in the axial skeleton. *Journal of Experimental Zoology* 100: 301-329.
- SAWIN, P.B. & CRARY, D.D. 1956: Morphogenetic studies of the rabbit. XVI. Quantitative racial differen-

- ces in ossification pattern of the vertebrae of embryos as an approach to basic principles of mammalian growth. *American Journal of Physical Anthropology* 14: 625-648.
- SAWIN, P.B. & CRARY, D.D. 1957: Morphogenetic studies of the rabbit. XVII. Disproportionate adult size induced by the *Da* gene. *Genetics* 42: 72-91.
- SAWIN, P.B. & CRARY, D.D. 1950: Morphogenetic studies of the rabbit. IX. Masking of prenatal growth gradients in adults. In: Grüneberg, H. (ed.): *Moderne Biologie*: 215-229. Peters, Berlin.
- SAWIN, P.B. & HAMLET, M. 1972: Morphogenetic studies of the rabbit. XLII. Growth gradients, epigenetic variants, and function. *American Journal of Anatomy* 135: 105-118.
- SAWIN, P.B. & HULL, I.B. 1946: Morphogenetic studies of the rabbit. II. Evidence of regionally specific hereditary factors influencing the extent of the lumbar region. *Journal of Morphology* 78: 1-26.
- SAWIN, P.B.; CRARY, D.D. & WEBSTER, J. 1959: Morphogenetic studies of the rabbit. XXIII. The effect of the dachs gene *Da* (chondrodystrophy) upon linear and lateral growth of the skeleton as influenced in time. *Genetics* 44: 609-624.
- SAWIN, P.B.; RANLETT, M. & CRARY, D.D. 1959: Morphogenetic studies of the rabbit. XXV. The spheno-occipital synchondrosis of the dachs (chondrodystrophy) rabbit. *American Journal of Anatomy* 105: 257-280.
- SAWIN, P.B.; RANLETT, M. & CRARY, D.D. 1962: Morphogenetic studies of the rabbit. XXIX. Accessory ossification centers at the occipitovertebral border in the dachs rabbit. *American Journal of Anatomy* 111: 239-257.
- SEARLE, A.G. 1954a: Genetical studies on the skeleton of the mouse. IX. Causes of skeletal variation within pure lines. *Journal of Genetics* 52: 68-102.
- SEARLE, A.G. 1954b: Genetical studies on the skeleton of the mouse. XI. The influence of diet within pure line. *Journal of Genetics* 52: 413-424.
- SEARLE, A.G. 1964: Effects of low-level irradiation on fitness and skeletal variation in an inbred mouse strain. *Genetics* 50: 1159-1178.
- SJØVOLD, T. 1973: The occurrence of minor non-metrical variants in the skeleton and their quantitative treatment for population comparisons. *Homo* 24: 204-233.
- SJØVOLD, T. 1977: Non-metrical divergence between skeletal populations. The theoretical foundation and biological importance of C.A.B. Smith's Mean Measure of Divergence. *Ossa, International Journal of Skeletal Research* 4 (suppl.1): 1-133.
- SJØVOLD, T. 1984: A report of the heritability of some cranial measurements and non-metric traits. In: Van Vark, G.N. & Howells, W.W. (eds.): *Multivariate statistics in physical anthropology*: 223-246. Reidel, Dordrecht.
- STEIN, K.F. 1957: Genetical studies on the skeleton of the mouse. XXI. The girdles and the long limb bones. *Journal of Genetics* 55(2): 313-324.
- STEVENS, P.F. 1991: Character states, morphological variation and phylogenetic analysis: a review. *Systematic Botany* 16(3): 553-583.
- STUART-MACADAM, P. 1985: Porotic hyperostosis: representative of a childhood condition. *American Journal of Physical Anthropology* 66: 391-398.
- TANNER, J.M. & SAWIN, P.B. 1953: Morphogenetic studies of the rabbit. XI. Genetic differences in the growth of the vertebral column and their relation to growth development in man. *Journal of Anatomy* 87: 54-65.
- THIELE, K. 1993: The holy grail of the perfect character: the cladistic treatment of morphometric data. *Cladistics* 9: 275-304.
- TRUSLOVE, G.M. 1952: Genetical studies on the skeleton of the mouse. V. "Interfrontal" and "parted frontals". *Journal of Genetics* 51(1): 115-122.
- TRUSLOVE, G.M. 1961: Genetical studies on the skeleton of the mouse. XXX. A search for correlations between some minor variants. *Genetical Research* 2: 431-438.
- ULLRICH, H. 1969: Interpretation morphologisch - metrischer Ähnlichkeiten an ur- und frühgeschichtlichen Skeletten. *Verwandtschaftlicher Hinsicht Zeitung Archäologie* 3: 48-88.
- VIGNE, J.D.; BIJU-DUVAL, C.; SORIGUER, R.; DENNEBOUY, N. & MONNEROT, M. 1994: Multiple characterization of a reference population of european Rabbit (*Oryctolagus cuniculus*): Las Lomas (Southern Spain). *Polish Ecological Studies* 20(3-4): 583-596.
- WEBER, W. 1950: Genetical studies on the skeleton of the mouse. III. Skeletal variation in wild populations. *Journal of Genetics* 50(1): 174-178.
- WOOD-JONES, F. 1930-31: The non-metrical morphological characters of the skull as criteria for racial diagnosis. I, II, III. *Journal of Anatomy* 65: 179-195; 368-378; 438-445.
- WOOD-JONES, F. 1933-34: The non-metrical morphological characters of the skull as criteria for racial diagnosis. IV. *Journal of Anatomy* 68: 96-108.
- WRIGHT, S. 1934a: An analysis of variability in the number of digits in an inbred strain of guinea pigs. *Genetics* 19: 537.
- WRIGHT, S. 1934b: The results of crosses between inbred strains of guinea pigs, differing in number of digits. *Genetics* 19: 537.