

## Essai d'anatomie comparée de trois « Bêtes du Gévaudan »

François-Louis Pelissier

Muséum départemental du Var, Toulon, France

[fpelissier@var.fr](mailto:fpelissier@var.fr)

**Résumé.** L'identité de la célèbre « bête du Gévaudan » est un sujet qui alimente depuis plusieurs années de nombreux débats. Aux côtés d'hypothèses prosaïques tel que le loup, le chien ou un croisement de ces animaux, on retrouve des hypothèses plus controversées : animal dressé et cuirassé, félin, hyène, thylacine ou encore espèce fossile. L'être humain est lui aussi envisagé comme suspect, soit en tant que dresseurs de « la bête », soit en tant qu'assassin direct. Pour éclaircir le sujet, trois animaux tués au moment de l'affaire sont étudiés via les données disponibles dans les archives. Les résultats indiquent que ces animaux étaient des canidés. L'animal tué en 1765 et présenté à la cour et celui tué en 1767 qui marque la fin des attaques étaient probablement des loups. L'animal de 1767 est celui dont l'identification en tant que loup est la plus robuste. Enfin, des hypothèses sur l'écologie historique du loup sont formulées.

**Mots clés.** Bête du Gévaudan, Loup, Anatomie comparée, Biométrie animale, Cryptozoologie.

### A comparative anatomy study of three "Beasts of Gévaudan"

**Abstract.** The identity of the famous "Beast of Gévaudan" has been the subject of much debate for several years now. Alongside prosaic hypotheses such as wolf, dog or a cross between these animals, there are more controversial ones: a trained and armoured animal, a feline, a hyena, a thylacine or even a fossil species. Humans are also considered suspects, either as trainers of "the beast" or as direct killers. To shed light on the subject, three animals killed at the time of the event were studied using data available in the archives. The results indicate that these animals were canids. The animal killed in 1765 and presented to the Royal Court and the one killed in 1767, which marked the end of the attacks, were probably wolves. The animal killed in 1767 is strongly identified as a wolf. Finally, hypotheses on the historical ecology of the wolf are put forward.

**Keywords.** Beast of Gévaudan, Wolf, Comparative anatomy, Animal biometrics, Cryptozoology.

## 1. Introduction

L'événement historique connu sous le nom de « bête du Gévaudan » est le plus célèbre de tous les cas de bêtes qualifiées dans la littérature de « féroces ou dévorantes » (Baillon, 2020; Moriceau, 2015, 2016, 2021; Pastoureau, 2018). Les attaques officielles de « la bête » ont eu lieu sur une période s'étalant de juin 1764 à juin 1767 dans les anciennes régions du Gévaudan, du Vivarais, du Rouergue et de l'Auvergne (B. Baud'huin & Bonet, 2018; Bonet, 2021; Guittaut, 2017; Louis, 1992; Moriceau, 2015, 2016, 2021; Pastoureau, 2018; Paul, 2022; Pelissier, 2020; Soulier, 2016). Une importante médiatisation eu lieu au moment des faits, la « bête du Gévaudan » était alors, grâce à la presse de l'époque, au centre des attentions du royaume de France, mais s'exporta aussi à l'étranger avec, par exemple, des articles dans des journaux aux Etats-Unis et au Canada (B. Baud'huin & Bonet, 2018; Moriceau, 2021; Paul, 2022). L'identité de l'animal responsable des attaques est au cœur de nombreux débats depuis le XVIII<sup>e</sup> siècle. De tous les animaux tués pendant les chasses au moment des faits et considérés comme responsables des attaques, seulement deux ont vu leurs restes décrits via des rapports d'autopsies qui ont été consignés dans des procès-verbaux. Un troisième animal est partiellement décrits dans des documents appartenant au compte de Tournon, Hugues-François de Tournon de Meyres (1727-1789) qui a participé aux chasses en 1765 (Bonet, 2021; Moriceau, 2021). Plusieurs auteurs s'accordent sur le fait qu'il s'agissait de canidés (F. Baud'huin, 2021; Beaufort, 1988; Benoit, 2023; Bonet, 2021; Crouzet, 2020; R.-F. Dubois, 1988; F. Fabre & Richard, 1999; Gagnière, 1960; Louis, 1992; Guittaut, 2017; Moriceau, 2015, 2016, 2021; Paul, 2022; Pelissier,

2020; Soulier, 2016). Cependant, certains concluent que derrière la « bête du Gévaudan » l'animal était un chien ou un hybride chien × loup dressé et protégé par une cuirasse (R.-F. Dubois, 1988; Louis, 1992). D'autres favorisent l'hypothèse d'un hybride chien × loup sauvage (Balmelle, 1961; Bourret & Marck, 2016; Soulier, 2016). Enfin une grande majorité concluant aux canidés privilégie l'hypothèse du loup (F. Baud'huin, 2021; Beaufort, 1988; Benoit, 2023; Buffière, 1987; Crouzet, 2020; F. Fabre & Richard, 1999; Gagnière, 1960; Moriceau, 2015, 2016, 2021; Pelissier, 2020). On notera aussi l'hypothèse d'une potentielle nouvelle espèce de loup encore non référencée par la science pour quelques auteurs (Guittaut, 2017; Paul, 2022). En revanche, d'autres auteurs ont proposé des hypothèses plus controversées tel que celle d'une hyène dressée (Ménatory, 1975), des thylacines dressés et protégés par une cuirasse (Saint-Val, 2011, 2016, 2021), d'un félin dressé (Boyac, 2007), d'un tigrion ou un autre félin sauvage (Chantal, 1983), d'un ou plusieurs tueurs en série (Cubizolles, 1995; Puech, 1910) et même d'un *Hemicyon* (Cazottes, 2004) qui n'est autre qu'un mammifère carnivore disparu depuis le Miocène versant ainsi dans la cryptozoologie.

L'objectif de cet article est de proposer une synthèse et une réflexion critique sur l'identification des animaux considérés comme ayant eu un rôle dans les attaques anthropophages de l'événement de la « bête du Gévaudan ».

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1. Spécimens étudiés

Les restes des animaux tués par le garde-chasse Rainchard, François Antoine (1695-1771) et Jean Chastel (1708-1789) n'ont pas été préservés (Bonet, 2021; Moriceau, 2021; Paul, 2022; Soulier, 2016) mais leurs descriptions sont consignées dans des archives.<sup>1</sup> Les descriptions du spécimen tué en par François Antoine et du spécimen tué en 1767 par Jean Chastel sont dans des procès-verbaux et des courriers qui permettront donc de tester les hypothèses d'identifications. Un travail similaire a été réalisé pour identifier des restes supposés de « dragons » dans les textes de Pierre Belon (1518-1564), d'Ulisse Aldrovandi (1522-1605), du Cardinal Francesco Barberini (1597-1679) ou encore de Cornelio Meyer (1629-1701) sur la base de leurs descriptions et de leurs illustrations dans des documents anciens (Senter & Klein, 2014; Senter & Wilkins, 2013).

L'impact du spécimen tiré au Bois Noir en 1765 par Rainchard sur les attaques du Gévaudan ne fait pas consensus mais ne peut être complètement écarté, notamment car après sa mort une baisse des attaques est enregistrée (Pelissier & Servet-Franceschi, non daté). Sa description correspondant aux descriptions faites de la « bête du Gévaudan » et plusieurs attaques ayant eu lieu non loin de la zone où il a été tiré (Bonet, 2021; Moriceau, 2015, 2021) invite tout de même à ne pas l'exclure. D'autant plus que son implication est cohérente du point de vue des estimations du nombre d'animaux impliqués dans les attaques, estimation qui fait débat mais qui implique plus de deux animaux (Beaufort, 1988; Moriceau, 2015, 2021). Enfin, son inclusion dans la présente étude offre l'occasion d'apporter des éléments comparatifs sur les « chiens mâts », comparaisons qui n'avaient jusque-là pas été faites dans l'état actuel de la littérature traitant la « bête du Gévaudan ».

### 2.2. Taxonomie de *Canis lupus*

Dans le cadre de cet article les trois différentes sous-espèces européennes de loup, dont les deux qui ont historiquement vécues en France, sont reconnues (Boudadi-Maligne, 2010; Castelló, 2018; Landry, 2017). Ainsi, sont considérées comme sous-espèces distinctes présentent en France durant l'affaire de la « bête du Gévaudan » :

- Le loup gris commun, *Canis lupus lupus* (Linnaeus, 1758).
- Le loup italien, *Canis lupus italicus* (Altobello, 1921).

Le caractère distinctif du loup italien est soutenu par sa morphologie crânienne (Altobello, 1921; Boudadi-Maligne, 2010; Landry, 2017; R. M. Nowak, 2003; R. M. Nowak & Federoff, 2002) et par son ADN mitochondriale avec un haplotype exclusif (Fabbri et al., 2007; Imbert et al., 2016; Landry, 2017; Montana

---

<sup>1</sup> Archives consultées : canidé tué par Rainchard 513 AP 19 – Archives Nationales, fonds Chartrier de Tournon (XIIIe-XIXe siècle) ; canidé tué par Antoine AD 63 1 C 1736 – archives dept. Du Puy-de-Dôme ; canidé tué par Chastel AN F10/476 – Archives Nationales, fonds agriculture, destruction des animaux nuisibles.

et al., 2017; Pilot et al., 2010; Randi et al., 2000; Wayne et al., 1992). *C. l. lupus* et *C. l. italicus* étaient présents en France avant leur disparition de notre territoire et leur retour dans les années 1990 (Castelló, 2018; Doan et al., 2023; Dufresnes et al., 2018). La couleur de la robe est aussi utilisée comme caractéristique phénotypique servant l'identification des sous-espèces (Altobello, 1921; Castelló, 2018; Molinari & Andreani, 2014) mais il ne faut pas oublier de rester très prudent avec ce critère à cause de sa variabilité (F. Baud'huin, 2021; Landry, 2017; Molinari & Andreani, 2014). Les descriptions des spécimens du Gévaudan seront donc comparées avec ces deux sous-espèces.

Concernant le chien domestique dont la taxonomie fait débat, il a été choisi dans ce travail de le désigner en tant que taxon sous-spécifique de l'espèce *Canis lupus* : *Canis lupus familiaris* (Linnaeus, 1758).

### 2.3. Biométrie

Les jeux de données biométriques pour effectuer les analyses des dimensions suivent la méthodologie utilisée par Myriam Boudadi-Maligne lors de sa thèse doctorale (Boudadi-Maligne, 2010) et le travail d'Éric Fabre et Philippe Orsini sur la distinction entre les loups et les chiens (E. Fabre & Orsini, 2016). S'ajoute aussi pour les analyses dentaires de la première molaire inférieure une partie du jeu de donnée de Davide Federico Bertè, constitué dans le cadre de sa thèse doctorale (Bertè, 2013) qui offre un échantillon large et détaillé sur la base de crânes appartenant à l'*Istituto Superiore per la Protezione dell'Ambiente, sede di Ozzano dell'Emilia* (ISPRA). Les comparaisons de la molaire inférieure (M1) des chiens reposent sur des valeurs issues d'une étude archéozoologique (Dimitrijević & Vuković, 2015). Pour les comparaisons avec les humérus, ont été utilisées les données publiées par Leonardo Salari et ses collaborateurs (Salari et al., 2017) mais aussi celles de Boudadi-Maligne (2010). Comme les mesures effectuées sur les canidés du Gévaudan présentent dans les archives n'ont pas été définies par les chirurgiens qui les ont réalisés, la comparaison avec les données de travaux actuels, qui suivent eux la méthodologie d'Angela von den Driech (Driesch, 1976), atteint rapidement sa limite. Les comparaisons entre les mesures anciennes et actuelles sont donc indicatives et ne doivent pas être tenues comme exactes. Les conversions en système métrique des mesures anciennes des canidés du Gévaudan sont données dans le Tableau 1. La mesure royale a été privilégiée dans le présent article car je n'ai pas trouvé d'autres sources sur les mesures gabalitaines, à part les valeurs mentionnées sans sources dans le travail de Bonnet (2021).

**Tableau 1. Mesures royales d'époques et leur équivalence dans le système métrique actuel (en cm).**

Mesures royales	1 Pied	1 Pouce	1 Ligne
Mesures métriques actuelles	32,48	2,707	0,225

Des estimations de la longueur et de la masse du spécimen de 1767 ont été réalisées et suivent les équations formulées par Boudadi-Maligne (2010). L'ensemble des jeux de données constitués et analysés dans cet article sont repris en Annexe 1 (disponible dans les informations complémentaires).

### 2.4. Analyses statistiques

Les analyses statistiques et les graphiques ont été réalisés avec le logiciel R version 4.3.0 (2023). Les graphiques ont été réalisés avec le package ggplot2 version 3.4.2 (Wickham, 2016) et plotly version 4.10.4 (Sievert et al., 2024). L'homogénéité des résidus et la présence de valeurs influentes (e.g. outlier) des jeux de données constitués pour les analyses ont été testés avec le package CAR version 3.1-2 (Zuber & Strimmer, 2011). La normalité des données a aussi été vérifiée. L'ensemble de ces résultats sont donnés en Annexe 2 (disponible dans les informations complémentaires).

## 3. Résultats

### 3.1. Identifications des canidés anthropophages

#### 3.1.1. Spécimen du Bois Noir (29/08/1765)

C'est dans le massif du Bois Noir que Rainchard, garde-chasse du duc d'Orléans, tire sur ce qu'il identifie a priori comme un gros loup. L'animal mourra suite à ses blessures à Védrines-Saint-Loup (Bonnet, 2021 ;

Moriceau, 2021). Son corps y est alors découvert par des paysans le 31 août 1765 qui le découpe en pièces qu'ils apportent ensuite à Saint-Flour pour recevoir la prime ordinaire des loups (B. Baud'huin & Bonet, 2018; Bonet, 2021; Moriceau, 2021). C'est grâce aux perquisition menées par Antoine de Beauterne (1748-1821), sur ordre de son père François Antoine qui a été averti de la découverte du corps de l'animal le 3 septembre 1765, que des parties sont récupérées. Il n'y a donc pas eu d'autopsie formelle par un chirurgien, aucune mesure descriptive de son anatomie n'a été prise, ses dents n'ont pas été comptées. Il est donc impossible de faire des comparaisons poussées avec d'autres animaux. De cet animal nous n'avons donc que quelques informations qualitatives consignées dans les archives d'Hugues-François de Tournon de Meyres.

Le pelage de cet animal est décrit comme ayant le « poil a la couleur de celui d'un veau », c'est à-dire roux ou fauve d'après les races bovines présentes à l'époque dans le territoire des attaques (P. J. Dubois, 2023). La morphologie de l'animal est décrite tel que « [Le] col est aussi gros que la tête, ses oreilles sont petites et larges, son poitrail est prodigieux ».

Ces caractéristiques peuvent se retrouver tant chez *C. l. italicus*, *C. l. lupus* ou un hybride chien × loup. Sur le dos il possède une « une raie noire sur le dos large d'un doigt », soit d'environ 10 ou 11 cm (P. Berthelot, commun. pers., 2021), ce type de bande avec une telle dimension sur le dos se retrouve typiquement chez *C. l. italicus* (Castelló, 2018; Molinari & Andreani, 2014) et de façon occasionnelle plus ou moins marqué chez *C. l. lupus* (Castelló, 2018). Le dernier détail sur cet animal est son « pied rond comme celui d'un mâtin ». Cette remarque suggère à certains auteurs qu'il s'agit peut-être d'un hybride chien × loup (Bonet, 2021), à d'autres qu'il s'agirait d'un chien mâtin mais qui volontairement n'aurait pas été identifié comme tel par l'auteur de la lettre (P. Berthelot, communication personnelle, 11 septembre 2021). Il pourrait tout aussi bien s'agir d'un loup, dans le sens où la phrase indique clairement que le chien de race mâtin a été utilisé comme un simple élément comparatif afin de permettre à Hugues-François de Tournon de Meyres de décrire la morphologie de la patte qu'il a observé avec un animal familier et très connu à l'époque.

Notons que le terme « mâtin » pour désigner un chien n'est pas précis car il peut désigner des races avec des morphologies bien distinctes selon les auteurs (Nunes, 2005; Nunes & Degueurce, 2005). On remarquera cependant que le chien mâtin désigné dans la littérature sous les noms de *Canis lanarius*, ou *Canis familiaris lanarius* selon plusieurs auteurs (Brehm, 1891; Chenu, 1860; Clamorgan, 1881) est généralement caractérisé par :

- Une robe fauve avec des rayures noires obliques et transversales mais peu marquées ;
- Le poil est assez court sur le corps mais long dans les parties intérieures et la queue ;
- Des jambes longues et grosses ;
- Un museau pointu ;
- Des oreilles pendantes ;
- Un front plat ;
- Un corps allongé d'environ 1m de long sans la queue.

Par conséquent, de tous les chiens dénommés « mâtin », *Canis familiaris lanarius* est celui qui possède le plus de ressemblance avec ce spécimen mais aussi avec certaines descriptions de la bête fourni par des témoins ayant survécu aux attaques. En revanche, aucune information présente dans ce document ne permet d'infirmier ou de soutenir que le spécimen décrit était un loup. De plus, aucun élément ne permet de conclure avec robustesse qu'il s'agissait d'un chien ou d'un hybride chien × loup. En raison de la non disponibilité de matériel physique ou d'autres éléments descriptifs venant des archives, le présent animal est ici considéré comme un grand canidé indéterminé de morphologie lupoïde.

### 3.1.2. Spécimen de l'abbaye royale des Chazes (20/09/1765)

Le spécimen de l'abbaye royale des Chazes est l'animal dont l'identification, à savoir un loup (*Canis lupus*), est la plus consensuelle dans les travaux des différents auteurs (F. Baud'huin, 2021; Beaufort, 1988; Bourret & Marck, 2016; Buffière, 1987; Crouzet, 2020; F. Fabre & Richard, 1999; Louis, 1992; Moriceau, 2015, 2016, 2021; Pelissier, 2020; Pic, 1968; Soulier, 2016). Les informations proviennent d'une lettre et d'un procès-verbal du 27 septembre 1765. La formule dentaire de ce spécimen est celle d'un canidé. Il possède en tout 40 dents mais la formule obtenue de l'une des hémi-mâchoires est complète :  $\frac{3I+1C+4P+2M}{3I+1C+4P+3M}$ . La formule de la denture a été obtenue à partir du passage suivant :

« A la mâchoire supérieure 18, savoir six incisives, deux défensives et 10 molaires, six du côté droit et quatre du côté gauche, et une prète à percer du même côté. A la mâchoire inférieure 22, savoir six

incisives, deux canines ou défensives, et quatre molaires. Il y en a sept à chaque côté. »

Seul manque à l'animal deux dents, prémolaire et/ou molaire, sur l'hémi-mandibule gauche. Ce type d'anomalie dentaire est d'ailleurs assez commune chez *Canis lupus* (Döring et al., 2018; Janssens et al., 2016; Pires et al., 2020; Severtsov et al., 2016; Vilà et al., 1993).

Concernant le reste du corps de cet animal, le pelage est décrit tel que « la partie blanche qu'il a sous la gorge, les côtés rouges, et la partie noire qu'il a jusqu'au bout de la queue ». La description de la coloration est peu informative, elle peut correspondre tant à *C. l. lupus* qu'à *C. l. italicus*. Il n'y a ici aucun élément qui laisse suspecter qu'il s'agisse d'un hybride chien × loup ou d'un chien. La tête de ce spécimen est décrite comme étant « grosse » et « plate », cela tend à le rapprocher davantage de *C. l. italicus* que de *C. l. lupus*. En effet chez *C. l. italicus* l'os frontal est davantage développé et est plus large (Landry, 2017; R. M. Nowak & Federoff, 2002). Cette morphologie du front pourrait également correspondre à celle du chien *Canis familiaris lanarius* mais la seule dimension prise pour une canine de ce spécimen semble correspondre plus à ce qu'on retrouve chez le loup que chez le chien (F. Baud'huin, 2021). Par conséquent il semble raisonnable de conclure que ce spécimen n'était pas un chien.

### 3.1.3. Spécimen de la Ténazeyre (19/06/1767)

Les informations concernant cet animal proviennent d'un procès-verbal daté du 20 juin 1767. La formule dentaire de cet animal est celle d'un canidé avec un total de 42 dents. La formule dentaire obtenue d'après les informations relevées dans le rapport Marin est  $2 \times \frac{3I+1C+4P+2M}{3I+1C+4P+3M}$ .

La morphologie des dents est également celle d'un canidé comme l'avait déjà démontré Gagnière (1960). La denture supérieure est décrite dans le rapport tel que :

« six dents incisives, la sixième étant plus longue que les autres. Deux grandes lanières ou crochets éloignées des incisives [...] trois dents molaires, dont une assez petite et deux grosses, une quatrième molaire plus grosse que les autres et à laquelle est presque unie la cinquième et avant dernière qui est divisée en deux parties dont une s'étend perpendiculairement et l'autre s'allonge horizontalement dans l'intérieur du palais et enfin une sixième molaire ».

Le terme lanière désigne ici les canines et le terme molaire désigne à la fois les prémolaires et les molaires. Le nombre de molaires est ici donné pour une hémi-mâchoire contrairement aux incisives et canines dont le nombre est donné pour l'ensemble de la mâchoire. La cinquième molaire désigne ici la carnassière supérieure, c'est-à-dire la prémolaire supérieure 4, sa description est cohérente avec cette dent (Gagnière, 1960). La denture supérieure est composée de 20 dents. La denture inférieure est décrite tel que :

« garnie de 22 dents, savoir six incisives et de chaque côté une lanière semblable aux supérieures, sept molaires, la première très petite et éloignée de la lanière, les trois suivantes sont plus grandes et semblables à la deuxième et troisième molaire supérieure, la cinquième plus grosse et longue est divisée en trois parties dont l'antérieure est moins longue, la sixième assez grande a deux éminences antérieures et latérales, la septième est très petite et presque égale ».

La cinquième molaire désigne ici la carnassière inférieure (molaire inférieure) et la description est là aussi cohérente (Gagnière, 1960).

L'identification de ce canidé de grande taille abattu par Jean Chastel en 1767 est celle qui fait le plus débat (Bonet, 2021; Moriceau, 2021). Les deux principales hypothèses discutées par les auteurs sur son identification sont le loup (Beaufort, 1988; Buffière, 1987; F. Fabre & Richard, 1999; Gagnière, 1960; Moriceau, 2016, 2021; Paul, 2022; Pic, 1968) et un hybride chien × loup (Baillon, 2020; Balmelle, 1961; Bourret & Marck, 2016; Louis, 1992; Soulier, 2016). Si nous reprenons les informations consignées au sujet de son aspect nous pouvons commencer avec l'indication que cet animal n'avait de « ressemblances avec le loup que par la queue et le derrière ». Cette remarque qualitative et subjective peut caractériser tout autant un *C. l. italicus* qu'un *C. l. lupus* avec une morphologie particulière (Kusak et al., 2018) et bien évidemment un hybride chien × loup ou même un chien lupoïde. Le col de l'animal est décrit comme étant « très épais d'un gris roussâtre traversé de quelques bandes noires » ce qui correspond à ce que l'on retrouve typiquement chez *C. l. italicus* (Castelló, 2018; Molinari & Andreani, 2014) mais aussi occasionnellement de manière plus ou moins marqué chez *C. l. lupus* (Castelló, 2018). Sur son poitrail il possède « une grande marque blanche en forme de cœur » ce qui est un caractère permettant de suspecter l'hybridation chez *Canis lupus* (Kusak et al., 2018; Mathieu, 2017), cependant cela peut aussi être une anomalie de coloration du pelage chez *C. l. italicus* ou *C. l. lupus* (Castelló, 2018; Kusak et al., 2018; Molinari & Andreani, 2014). Le rapport indique ensuite que les jambes sont de la « couleur de celles du chevreuil », donc probablement

rousses car nous étions en période estivale (Savouré-Soubelet, 2015), il s'agit là d'une coloration typique chez *C. l. italicus* (Castelló, 2018; Molinari & Andreani, 2014) mais qui peut là encore occasionnellement se retrouver chez *C. l. lupus* (Castelló, 2018; Geptner et al., 1988; Kusak et al., 2018). Baud'huin (2021) fait remarquer l'absence de bandes noires sur la partie antérieure des pattes antérieures, cette absence peut-être un autre élément suggérant la nature hybride du spécimen (Kusak et al., 2018; Mathieu, 2017) cependant des individus de *C. l. italicus* ou de *C. l. lupus* non hybridés peuvent avoir des bandes peu marquées voire absentes (Castelló, 2018; Kusak et al., 2018; Landry, 2017; Molinari & Andreani, 2014). Toutefois ces bandes s'observent généralement plus souvent chez *C. l. italicus* que chez *C. l. lupus* (Castelló, 2018; Landry, 2017; Molinari & Andreani, 2014). Concernant le squelette il est notifié que les côtes ne « ressemblent pas à celles du loup ce qui donnait à cet animal la liberté de se retourner aisément » à la différence des loups chez qui « les côtes obliquement posées ne lui permettent pas cette facilité ». Cette observation est utilisée par certains auteurs comme support ostéologique pour justifier la nature hybride du spécimen (Bourret & Marck, 2016). Or déjà au XVIIIe siècle, l'anatomiste Daubenton (1716-1800) dans sa description ostéologique du loup infirme cette idée car chez certains loups « la septième vertèbre lombaire adhérait par le droit à l'os de la hanche : cette adhésion pourrait faire croire que le loup a moins de facilité que le chien pour se replier sur le côté, comme on le dit vulgairement » (Buffon et al., 1749). La forme des côtes ne permet donc pas de supporter la nature hybride de ce canidé, de plus les côtes de loups et de chiens diffèrent peu (F. Baud'huin, 2021). Finalement, seule la tâche blanche du poitrail permet de suspecter la trace d'une éventuelle hybridation qui resterait à confirmer par une analyse génétique (Kusak et al., 2018; Molinari & Andreani, 2014).

Sur la base des éléments descriptifs cités précédemment il semble que le canidé tué par Jean Chastel était probablement un loup, peut-être proche de la sous-espèce italienne (ou a minima de la lignée italo-alpine) possédant une tâche blanche particulière. Contrairement au loup gris commun, les colorations rougeâtres et le col rayé de bandes noires sont suffisamment présents chez sa robe pour être fréquemment utilisés comme critère d'identification (Castelló, 2018; Molinari & Andreani, 2014). Néanmoins, à cause de la variabilité de ce critère et en tenant compte de l'ensemble des éléments disponibles, l'identification en tant que *Canis cf. lupus* sera retenu à ce stade pour ce spécimen.

### 3.2. La denture comme support supplémentaire à l'identification

Les précédentes analyses dentaires du canidé tué par Jean Chastel concluent qu'il s'agit d'une denture de loup et non d'un chien (F. Baud'huin, 2021; Gagnière, 1960; Pelissier, 2020). La même conclusion est faite pour le canidé des Chazes (F. Baud'huin, 2021; Pelissier, 2020). Les comparaisons effectuées dans certaines des sources précédemment citées (F. Baud'huin, 2021; Pelissier, 2020) ont été faite avec le jeu de donnée de Fabre et Orsini (2016). Le travail de ces chercheurs permet de distinguer via la combinaison de mesures sur diverses dimensions crâniennes, comme la taille des canines inférieures ou de la première molaire inférieure, des différences ostéologiques significatives entre les loups et les chiens (E. Fabre & Orsini, 2016). La quatrième prémolaire (P4) supérieure possède également un pouvoir discriminant entre les loups et les chiens (E. Fabre & Orsini, 2016). Qu'il s'agisse de chiens actuels ou de chiens éteints issus de sites archéologiques les différences biométriques entre chiens et loups sont toujours valables (Dimitrijević & Vuković, 2015). En raison de l'absence d'informations dans les documents disponibles, le canidé tué au Bois Noir est exclu des analyses qui vont suivre. Le canidé de la Ténazeyre possède des informations pour le complexe des dents carnassières (P4 supérieure et M1 inférieure) ainsi qu'une canine supérieure. Le canidé des Chazes est quant à lui restreint à l'étude sommaire et peu informative des canines.

#### 3.2.1. La quatrième prémolaire (P4) supérieure

Chez le spécimen de la Ténazeyre le rapport Marin donne une longueur d'un pouce et une ligne, soit d'environ 2,93 cm. En comparaison des données de Fabre et Orsini (2016), cette valeur est nettement supérieure à celle des chiens mais est aussi supérieure à celles des loups (Figure 1). En comparant le canidé de la Ténazeyre avec d'autres loups et d'autres chiens sa dimension est toujours supérieure (Figure 2 à gauche). Si l'on ajoute des données des grands *Canis lupus maximus* du Pléistocène la valeur du canidé de la Ténazeyre est encore la plus importante (Figure 2 à droite). Cela tend à indiquer que l'animal tué par Jean Chastel était un loup.

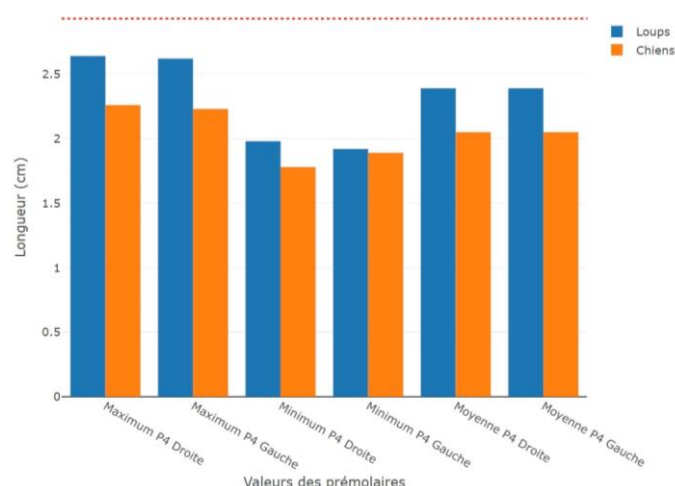


Figure 1. Comparaison de la longueur de la P4 supérieure chez les loups et les chiens d'après Fabre et Orsini (2016). Ligne rouge pointillée : valeur du spécimen de 1767.

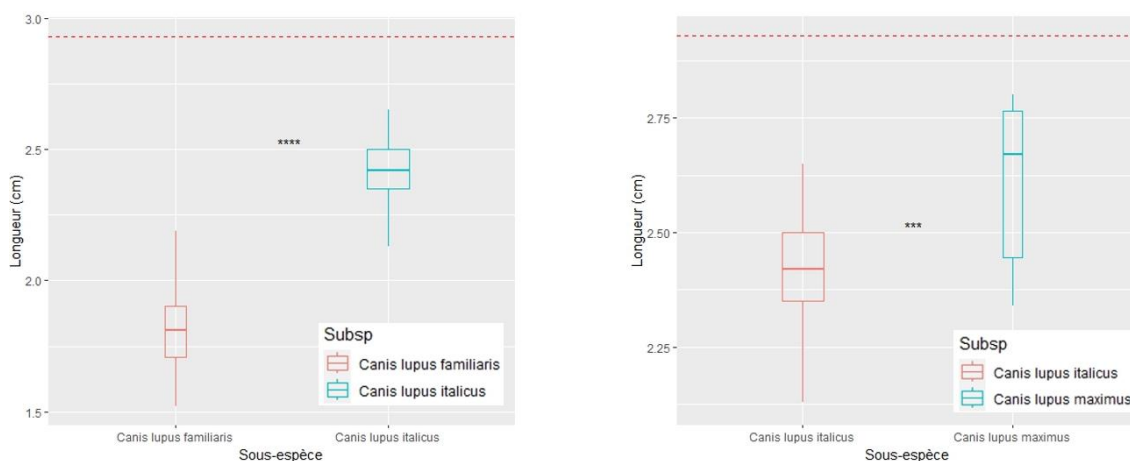


Figure 2. A gauche, comparaison de la longueur de la P4 supérieure entre le loup (*Canis lupus italicus*), le chien (*Canis lupus familiaris*) et le spécimen de 1767. \*\*\*\* : p-value significative (1,5e-12). A droite, comparaison de la longueur de la P4 supérieure entre loups actuels (*Canis lupus italicus*), le loup du Pléistocène (*Canis lupus maximus*) et le spécimen de 1767. \*\*\* : p-value significative (0,00015). Ligne rouge pointillée : valeur du spécimen de 1767. Abréviations, subsp : sous-espèces.

### 3.2.2. La première molaire (M1) inférieure

Si l'on se base sur les valeurs publiées dans le rapport Marin (Largeur des mâchelières inférieures : un pouce trois lignes [environ 3,38 cm] ; Longueur des mâchelières inférieures : six lignes [environ 1,35 cm]), on se retrouve avec une M1 inférieure qui serait plus large que longue. C'est l'inverse de ce que l'on doit avoir pour la morphologie de cette dent chez un canidé. Ce problème a été soulevé par Baud'huin (2021). Les données disponibles permettent de tester l'hypothèse selon laquelle dans le rapport du notaire Marin et ses copies, la longueur et la largeur de la M1 inférieure ont été inversées. Pour cela, j'ai effectué une prédiction sur la base d'une régression linéaire construite avec un ensemble de données réunissant les dimensions des M1 de loups de la collection de l'ISPRa et ceux des *Canis lupus maximus* (cf. Figure S1 en Annexe 2). Avant de lancer les analyses l'homogénéité des résidus, la présence d'outlier et la normalité des données ont été vérifiées. En prenant 3,38 cm pour la longueur, le modèle estime que la largeur doit être d'environ 1,33 cm. Bien qu'il s'agisse d'une extrapolation, car la dimension du canidé de la Ténazeyre est au-delà de la plage des valeurs avec laquelle le modèle prédictif a été construit, en prenant avec des pincettes ce résultat on remarque qu'il permet tout de même de rejeter l'hypothèse selon laquelle les mesures n'auraient pas été inversées. Il semble donc que la longueur et la largeur de la M1 inférieure ont été inversées lors de la rédaction du rapport Marin. Cette conclusion est également cohérente du point de vue morphologique car une M1 inférieure est plus longue que large, ce qui est bien le cas lorsqu'on inverse

les valeurs du rapport Marin.

Avec une cette longueur d'environ 3,38 cm, elle est de loin supérieure à celles des chiens étudiés par Fabre et Orsini (2016). Elle est aussi supérieure aux valeurs des loups de cette même étude (Figure 3). En comparant la longueur avec le jeu de donnée plus vaste de Bertè (2013), dans lequel la longueur maximale est de 3 cm, la M1 inférieure du canidé de la Ténazeyre est toujours bien plus grande que celles d'autres loups actuels (Figure 4 à gauche). Pour élargir le spectre de l'analyse, j'ai ajouté la sous-espèce *Canis lupus maximus* (Boudadi-Maligne, 2012) du Pléistocène supérieur puisqu'il s'agit dans l'état actuel des connaissances du loup avec la stature la plus imposante qu'a connu la France. L'ajout de *Canis lupus maximus* comble l'espace entre les valeurs des loups actuels (*Canis lupus italicus*) et celle du spécimen de 1767 (Figure 4 à droite). Là encore le canidé de la Ténazeyre est hors norme. La plus longue M1 inférieure de *Canis lupus maximus* mesure tout de même 3,34 cm, c'est pour l'instant la dimension la plus proche de celle du canidé de la Ténazeyre. Ainsi la valeur de la M1 du spécimen de 1767 est, à l'instar de la P4 supérieure, cohérente pour conclure qu'il s'agissait d'un loup.

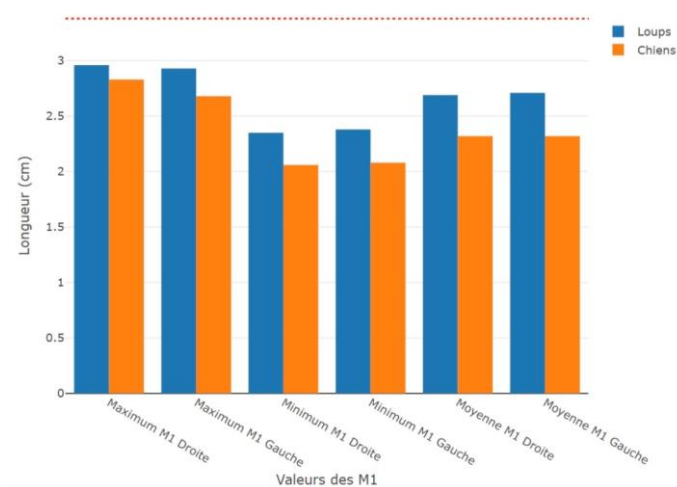


Figure 3. Comparaison de la longueur de la M1 inférieure chez les loups et les chiens d'après Fabre et Orsini (2016). Ligne rouge pointillée : valeur du spécimen de 1767.

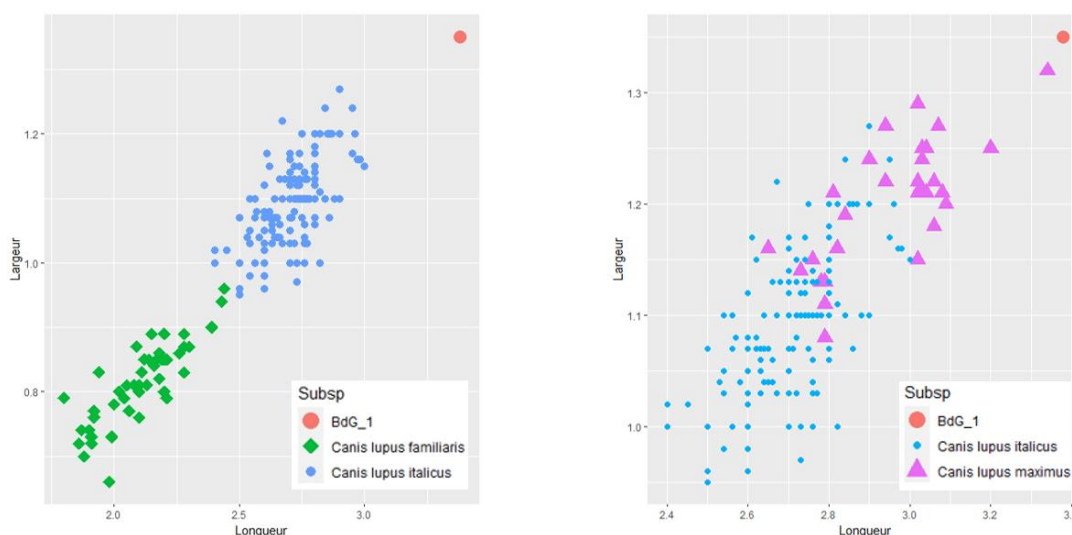


Figure 4. A gauche, comparaison entre les dimensions (en cm) de la M1 inférieure entre le loup (*Canis lupus italicus*), le chien (*Canis lupus familiaris*) et le spécimen de 1767 (Bdg\_1). Les valeurs des M1 chez les loups et les de cet ensemble sont significativement différentes (p-value < 2.2e-16). A droite, comparaison entre les dimensions (en cm) de la M1 inférieure entre loups actuels (*Canis lupus italicus*), loups du Pléistocène (*Canis lupus maximus*) et le spécimen de 1767 (Bdg\_1). Abréviations, subsp : sous-espèces.



Cependant pour effectuer une comparaison plus solide avec la méthodologie de Fabre et Orsini (2016), il faut avoir une idée de la dimension de la mandibule du canidé de la Ténazeyre. Pour cela j'ai décidé d'estimer la longueur de sa mandibule à l'aide de la longueur de la M1 inférieure. Le rapport Marin n'indique pas s'il s'agit d'une M1 de la mandibule droite ou gauche, j'ai donc testé les deux possibilités en effectuant à nouveau des régressions linéaires. Avant de lancer les analyses l'homogénéité des résidus, la présence d'outlier et la normalité des données ont bien été vérifiées (Annexe 2). En utilisant le même ensemble de données, et toujours en extrapolant à cause des grandes dimensions de cette « bête du Gévaudan », j'obtiens une mandibule longue d'environ 19,12 cm s'il s'agissait d'une M1 gauche et d'environ 19,23 cm de long si c'était une M1 droite. La valeur du rapport Marin qui s'approche le plus de cette dimension est celle qui est nommée « ouverture de la gueule » d'environ 18,95 cm (7 pouces). Cette hypothèse avait été formulée par le vétérinaire Benoit Baud'huin (F. Baud'huin, 2021) et se trouve ici confortée par les résultats obtenus. Selon la méthodologie de Fabre et Orsini (2016), les valeurs estimées pour la M1 inférieure et la mandibule du canidé de la Ténazeyre correspondent à un animal qui serait un loup. Les différentes analyses de la M1 inférieure du canidé de la Ténazeyre confortent donc l'hypothèse que cet animal était un loup.

### 3.2.3. Les canines

L'utilisation des canines inférieures est importante dans la méthode de Fabre et Orsini (2016) en raison de leur fort pouvoir discriminant entre les loups et les chiens mais est malheureusement difficilement transposable ici. Pour le canidé des Chazes, une seule taille d'environ 3,38 cm (1 pouce et 3 lignes) est donnée sous la désignation « Longueur des canines ou défenses » et pour laquelle la position dans la mâchoire n'est pas clairement indiquée. Par rapport aux dimensions des canines dans l'étude de Fabre et Orsini (2016) si la dimension du canidé des Chazes est celle d'une canine inférieure elle s'apparente uniquement aux loups (Figure 5 à gauche). Si cette dimension est celle d'une canine supérieure elle s'apparente aussi davantage aux loups, bien les chiens peuvent s'approcher de cette taille (Figure 5 à droite). En revanche, il est intéressant de relever l'emploi du terme « défense » par le chirurgien Charles Jaladon qui a réalisé l'autopsie de ce spécimen, en effet ce terme est au XVIIIe utilisé pour désigner les dents inférieures. Il est d'ailleurs normalement utilisé pour la denture mandibulaire du sanglier :

« Défenses, signifie aussi les deux dents d'en bas qui sortent de la gueule du sanglier, et dont il se sert pour se défendre » (Académie française, 1718).

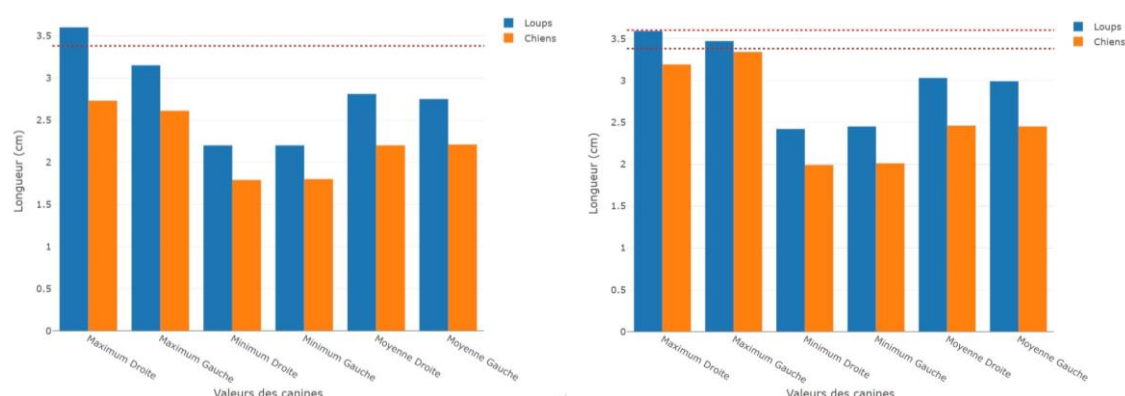
« Défenses, en termes de chasses, se dit aussi des deux grandes dents d'en bas, dont le sanglier se sert pour se défendre. » (Corneille, 1731).

En prenant en compte le terme « défense » pour désigner les canines il est possible d'inférer le fait que s'agissait des canines inférieures qui ont été mesurées. Par conséquent, la comparaison faite avec les valeurs de Fabre et Orsini (2016) indique le spécimen des Chazes était probablement un loup car les canines inférieures de chiens ne dépassent pas 2,74 cm de long (Figure 5 à gauche).

Du côté du canidé de la Ténazeyre une taille d'environ 3,60 cm (1 pouce et 4 lignes) est donnée dans le rapport Marin pour les canines supérieures. Cette dimension est plus grande mais très proche des valeurs maximales chez les loups étudiés par Fabre et Orsini (2016) (Figure 5 à droite). Sur la base de cette unique variable cette dimension est davantage cohérente pour un loup que pour un chien mais cette dernière option ne peut être rejetée. Un spécimen étudié par Fabre et Orsini (2016) possède une canine quasiment équivalente à celle du canidé de la Ténazeyre (Figure 5 à droite). En revanche, en associant ce résultat avec les résultats précédant sur la P4 supérieure et la M1 inférieure, les dimensions dentaires du canidé de la Ténazeyre confortent l'hypothèse qu'il s'agissait probablement d'un loup. Cependant, une autre dimension est donnée dans une lettre du 6 juin 1767.<sup>2</sup> Dans ce document sont reproduits des valeurs du rapport Marin, on y retrouve les canines pour laquelle est donnée une longueur d'environ 5,41 cm : « quatre crochets de 2 pouces supérieurs & inférieurs ». Cette valeur est absente du rapport marin et elle concerne l'ensemble des canines d'après la formulation de son auteur. Une telle dimension est incohérente pour la longueur de la couronne d'une canine de loup mais serait cohérente pour la longueur d'une canine racine comprise chez cette même espèce (observation personnelle).

---

<sup>2</sup> BnF 4-LK2-1888, « Lettre écrite d'Auvergne [...] On y a joint les proportions du corps de ce redoutable animal », Bibliothèque nationale de France.



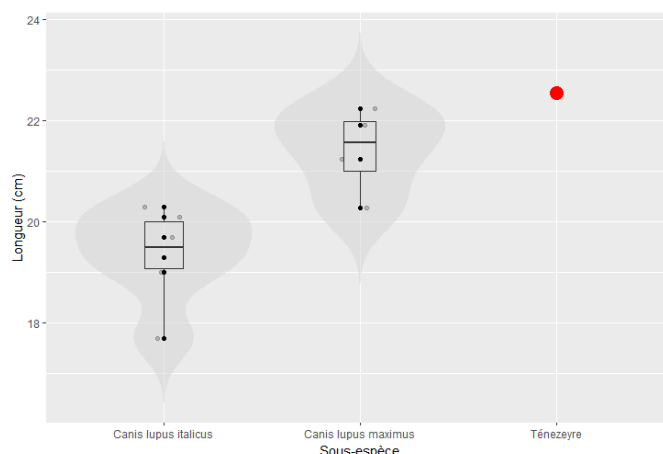
**Figure 5. A gauche, comparaison de la longueur des canines inférieures chez les loups et les chiens d'après Fabre et Orsini (2016). Ligne marron pointillée : valeur du spécimen de 1765. A droite, comparaison de la longueur des canines supérieures chez les loups et les chiens d'après Fabre et Orsini (2016). Ligne marron pointillée : valeur du spécimen de 1765 ; Ligne rouge pointillée : valeur du spécimen de 1767.**

## 4. Discussion

### 4.1. Identification des canidés comme des « Bêtes du Gévaudan »

Les différents éléments analysés sur la denture permettent de conclure de manière raisonnable que le canidé de la Ténazeyre peut être identifié comme un loup. Le canidé des Chazes peut lui aussi être identifié comme un loup, cependant les éléments soutenant cette conclusion sont moins nombreux que pour celui de la Ténazeyre. L'identification du canidé du Bois Noir est la moins précise des trois, rien ne contredit avec robustesse qu'il ne s'agissait pas d'un loup mais rien ne soutient robustement que c'était un loup, elle ne fait que refléter la nature très lacunaire des informations disponibles à son sujet. De manière générale, ces trois animaux sont très peu documentés dans leurs sources historiques respectives par rapport à des travaux anatomiques sur les animaux du XVIII<sup>e</sup> siècle, à l'instar de ceux très précis de Daubenton (Buffon et al., 1749).

Les dimensions dentaires relevées chez le plus complet des canidés, celui de la Ténazeyre, indiquent un animal d'une stature imposante. Ce résultat se retrouve aussi lorsqu'on s'intéresse au seul os long qui a été indiqué dans le rapport, à savoir l'humérus. La mesure prise en 1767 est d'environ 22,55 cm (8 pouces 4 lignes) de long pour cet os. Une dimension qui surpasse là encore un loup actuel comme *Canis lupus italicus* mais s'avère ici aussi être supérieure à ce que l'on observe chez l'imposant *Canis lupus maximus* (Figure 6). Les dimensions de l'humérus et de la M1 inférieure permettent d'estimer la longueur et la masse de l'animal. Sur la base de l'humérus la longueur totale de ce canidé est d'environ 1,61 m et celle obtenue d'après la M1 inférieure est d'environ 1,74 m. En utilisant les archives en fonction qu'on se réfère au rapport Marin ou la lettre d'Auvergne la longueur de la queue varie ; elle fait environ 21,6 cm (8 pouces) pour le premier document et environ 54,1 cm (1 pied 8 pouces) pour le second. Une différence qui fait qu'avec le rapport Marin le spécimen de 1767 mesure environ 1,50 m de long alors qu'il atteint environ 1,80 m d'après la lettre d'Auvergne. Les estimations obtenues dans les présents résultats donnent des valeurs supérieures au rapport Marin ce qui tend à conforter l'hypothèse d'une erreur dans ce document comme indiquée dans Soulier (2016). Sachant que lors de la prise de la longueur totale d'un loup, il y a, entre la partie osseuse de la queue et le bout des poils de cette dernière, un écart d'une dizaine de centimètre (Revilliod, 1947), les valeurs estimées sont cohérentes avec l'hypothèse de Soulier (2016). Concernant la masse de l'animal, l'estimation utilisant l'humérus donne environ 39 kg et celle de la M1 inférieure environ 48,5 kg. Les archives donnent une masse de 109 livres pour ce spécimen, soit d'environ 53 kg (Moriceau, 2021). Les présentes estimations sont cohérentes avec la valeur des archives, bien que le rapport Marin indique la présence d'un os dans son estomac et pourrait laisser supposer la présence d'un bol alimentaire. La nourriture dans l'estomac du loup engendre une variation maximale de 9 kg (Landry, 2017) mais ne semble pas s'appliquer ici à moins que la majeure partie du bol alimentaire de l'animal n'ait pas été notifié dans le rapport.



**Figure 6. Longueur des huméros de loups actuels (*Canis lupus italicus*) et fossiles (*Canis lupus maximus*). Le spécimen de la Ténazeyre est d'après les dimensions du rapport Marin d'avantage semblable dans ses dimensions à *Canis lupus maximus*, ce qui laisse supposer qu'il s'agissait d'un loup d'une stature imposante à l'instar de ce dernier.**

D'après les résultats le loup de la Ténazeyre rivalise, voire dépasse, dans ses dimensions les imposants *Canis lupus maximus* du Pléistocène, compte tenu de l'incertitude présente dans cette étude nous retiendrons ici que son gabarit devait plutôt s'approcher de celui de ces grands loups disparus. Actuellement de telles mensurations chez le loup se retrouvent chez le loup arctique (*Canis lupus arctos*), le loup de Mackenzie (*Canis lupus occidentalis*), le loup de la toundra (*Canis lupus albus*) et aussi par certains loup gris commun (*Canis lupus lupus*) (Castelló, 2018). Il est important de noter que toutes les mesures des canidés du Gévaudan sont potentiellement surestimées et/ou biaisées par plusieurs facteurs tel que :

- La prise de mesure du chirurgien de l'époque (quels étaient ses instruments ? Leur état ? Ont-ils commis des erreurs de manipulations ?)
- La conversion dans l'actuel système métrique (s'agit-il vraiment de mesures royales dans les rapports ? Quelles valeurs pour les mesures locales de l'époque ?)
- Une erreur de copie sur la version du rapport actuellement disponible dans les archives.

#### 4.2. Un ou des hybrides : une hypothèse probable ?

La présence d'un spécimen de canidé issu d'un croisement chien × loup a été proposée par plusieurs auteurs (Baillon, 2020; Balmelle, 1961; Bourret & Marck, 2016; Louis, 1992; Soulier, 2016). Il est important de noter que du point de vue des données disponibles, il n'y a aucune combinaison d'éléments morphologiques pour soutenir avec robustesse cette hypothèse. Cependant, elle ne peut pas être complètement écartée. Ce faisant, cette éventualité pose la question du comportement alimentaire de tels animaux. Les habitudes alimentaires du loup sont de mieux en mieux documentées grâce aux nombreux travaux sur le sujet (Głowaciński & Profus, 1997; Imbert et al., 2016; Janeiro-Otero et al., 2022; Landry, 2017; Mech & Boitani, 2007; S. Nowak et al., 2011; Ståhlberg et al., 2017). En revanche, le rôle des hybrides chien × loup dans les écosystèmes est lui encore peu documenté. De récents résultats sur les hybrides chien × loup indiquent qu'ils sont des concurrents potentiels pour les loups en raison de préférences alimentaire similaires (Bassi et al., 2017). Ce résultat est facilement expliqué par l'équipe de chercheurs grâce aux analyses génétiques qui ont révélé une asymétrie dans l'hybridation ; en effet les croisements louves × chiens sont beaucoup plus fréquent que les croisements loups × chiennes qui sont des événements rares (Hindrikson et al., 2012; Randi, 2008; Randi et al., 2000; Verardi et al., 2006; Vilà et al., 2003). C'est ainsi que par transmission culturelle les louves permettent aux petits qu'elles élèvent (hybride ou non) d'acquérir une connaissance approfondie des proies présentes sur leur territoire et de développer des comportements qui augmentent leur efficacité à la chasse (Imbert et al., 2016; Mech & Boitani, 2007). De jeunes hybrides peuvent donc ainsi apprendre de leur mère louve les habitudes alimentaires qui sont avantageuses dans l'environnement local où ils évoluent (Imbert et al., 2016).

Lorsque nous transposons ces résultats au cas du Gévaudan (ou à d'autres cas de bêtes dévorantes), quand bien même un ou des hybrides chien × loup auraient eu un comportement anthropophage, ce comportement aurait pour origine non pas une hypothétique familiarité avec l'humain à cause de son « parent chien »,

mais viendrait en revanche de l'apprentissage reçu par son « parent loup ». Ainsi, qu'on admette ou démontre la présence d'un hybride chien × loup dans une série d'attaques prédatrice sur des humains, la présence de loups anthropophages semble être obligatoire dans l'équation des faits. Ces résultats peuvent aussi expliquer le côté localisé des attaques anthropophages de loup relevées par les historiens et les biologistes, depuis le Moyen Âge jusqu'à l'époque contemporaine.

### 4.3. Considérations écologiques et comportementales

Plusieurs anciens ouvrages de véneries mais aussi des ouvrages naturalistes du XVIIIe siècle évoquaient la présence de différentes « espèces » ou « variétés » de loups en France (Buffon & Daubenton, 1758; Delisle de Moncel, 1768, 1771; Le Verrier de La Conterie, 1778; Valmont de Bomare, 1768). Si ces termes ne doivent pas être compris avec leur sens actuel, il est important de noter qu'ils n'ont pas été uniquement donnés pour différencier les loups d'un point de vue morphologique ou phénotypique, mais aussi en raison de leur comportement et de leur écologie. Par exemple, dans un ouvrage de 1778, Jean-Baptiste Le Verrier de la Conterie (1718-1783) indique qu'on trouve en France :

« deux sortes de loups de grands et de petits ; dans l'espèce des grands, il y en a de très gros fort épais et d'autres qui sont étriqués, hauts sur jambes, et qui vont si bien que les lévriers les plus vîtes ont peine à les atteindre. Les gros loups donnent aux chevaux, qu'ils attaquent ordinairement deux ensemble, l'un par-devant, tandis que le compagnon saisit le derrière ; ils donnent aussi aux bœufs & aux vaches, qu'ils saisissent par le pis, comme l'endroit le plus sensible. Les loups étriqués et levrettés chassent les bêtes fauves et même les bêtes noires, sauf les gros sangliers qu'ils n'osent attaquer. Quant aux loups de la petite espèce, ils s'en tiennent ordinairement aux veaux, aux poulains de lait, aux chèvres, aux chiens, aux moutons, aux oies et autre menu gibier ».

Il est intéressant de noter que des résultats préliminaires obtenus sur des loups français de l'époque antique/médiévale et historique (XIXe et XXe siècle) ont trouvé des signatures alimentaires différentes, l'une sur des grandes proies (surtout des ongulés) et l'autre sur des proies plus petites (comme les léporidés) (Doan et al., 2023). Nécessitant des investigations plus poussées, ces résultats suggèrent néanmoins l'existence de différentes niches écologiques et se recoupe avec les observations d'ouvrages historiques tel que Le Verrier de la Conterie (1778). Il n'est pas à exclure que derrière ce type d'anciennes désignations et descriptions recensés dans les travaux des historiens (Baillon, 2020; Moriceau, 2016, 2021) comme « loup-lévrier » ou « loup-mâtin » se cachent non pas des espèces mais d'anciens écotypes européens de *Canis lupus*. Actuellement les écotypes de *Canis lupus* sont documentés en Amérique du Nord (Hendricks et al., 2019; Landry, 2017; Musiani et al., 2007; Schweizer et al., 2016). Les écotypes sont le reflet d'adaptations à la fois locales et comportementales et peuvent être identifiées via des analyses génétiques combinées aux observations éthologiques de terrains (Landry, 2017). Les populations passées de loups européens étaient en continuum à travers le continent et surtout possédaient une large diversité génétique (Dufresnes et al., 2018). Ces conditions sont cohérentes avec la présence d'écotypes et cette hypothèse permettrait d'expliquer le grand nombre de dénominations que recevait le loup par les anciens auteurs, naturalistes ou veneurs, dont les différences portaient notamment sur le comportement et l'alimentation.

De plus, il est également concevable qu'au moins un de ces hypothétiques écotypes ait eu une stature suffisamment imposante qui rivalisait avec les plus grandes sous-espèces actuelles tel que *Canis lupus arctos* ou encore avec le *Canis lupus maximus* disparu, impliquant la capacité de chasser des herbivores de grandes tailles. La recherche sur la masse de loups tués dans des sources historiques française dans le cadre du projet « Homme et loups : 2000 ans d'histoire » a permis de mettre en avant 20 individus (en excluant les spécimens des Chazes et de la Ténazeyre) de plus 50 kg (Moriceau, 2021). Cette stature peut s'expliquer par différents paramètres comme la loi de Bergmann, une forte disponibilité en proies de grande taille ou encore un territoire de grande superficie et/ou un phénomène régional (Boudadi-Maligne, 2012). Le facteur lié à la loi de Bergmann peut s'expliquer par les températures rudes de l'époque à cause du « petit âge glaciaire » (Francou & Vincent, 2007b, 2007a). Les autres facteurs sont difficilement interprétables via les données disponibles. On notera toutefois qu'il a été montré que la diminution de la taille de *Canis lupus italicus* au cours de l'Holocène est plus récente qu'on ne le pensait (il y a quelques siècles seulement) et était en partie liée à l'extinction locale des proies de grande taille comme le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) (Salari et al., 2017). La présence de loups de grandes tailles dans le Gévaudan au XVIIIe siècle n'aurait donc rien d'extraordinaire et serait même en accord avec les données paléontologiques et historiques.

En raison de la grande taille de la M1 inférieure du canidé de la Ténazeyre, on peut supposer que cet animal ait eu des facilités à consommer des grandes proies et aussi à avoir un comportement ostéophage. Il est intéressant de noter que ce même spécimen avait dans son estomac un reste, identifié dans le rapport Marin

comme « la tête du fémur d'un enfant de moyen âge », or ce type de fragment osseux est parfois consommé par *Canis lupus* (Fosse et al., 2012). Ainsi cet élément sur le mode alimentaire soutient également l'identification en tant que loup (*Canis lupus ssp*) pour le spécimen de la Ténazeyre. Il convient cependant de ne pas considérer la consommation et la capacité de briser des os comme une spécificité du spécimen de la Ténazeyre, au contraire ce comportement alimentaire est commun et est documenté chez les loups actuels (Fosse et al., 2012; Landry, 2017). Également en lien avec la stature, il est, compte tenu des dimensions de ces loups du Gévaudan<sup>3</sup>, facilement concevable d'interpréter les observations de plusieurs témoins qui ont vu des victimes se faire enlever lors d'attaques (Bonet, 2021; Moriceau, 2021; Soulier, 2016). Le loup possède en effet une musculature très puissante, qui, associée à la robustesse de sa mâchoire et de ses dents, lui permettent de déplacer des proies jusqu'à trois fois son poids (Landry, 2017). Il a d'ailleurs déjà été observé un loup mâle adulte soulevant et transportant dans sa gueule un chevreuil (Landry, 2017). Ainsi, qu'il s'agisse du loup des Chazes ou de celui de la Ténazeyre, chacun d'eux était largement capable de transporter des victimes qu'il s'agissait d'enfants ou d'adultes. Il est également important de noter que la gorge était la cible privilégiée lors des attaques attribuées à la « bête du Gévaudan » et que des perforations à la gorge étaient observées (Bonet, 2021; Moriceau, 2021). Or, ce type de comportement et les blessures sur des proies d'un gabarit similaire est observé chez le loup (Landry, 2017). Il convient également de retenir que l'état de certaines victimes, en partie mangées, démembrées et décapitées (Bonet, 2021; Moriceau, 2021), correspond aussi à ce qui a été observé chez le loup (Fosse et al., 2012; Landry, 2017). Au sujet de l'anthropophagie chez le loup, l'hypothèse explicative la plus robuste réside dans le modèle créé à partir des données italiennes du XVe au XIXe siècle (Cagnolaro et al., 1992), mais est transposable dans de nombreux autres cas, dont celui du Gévaudan, en raisons de la similitude des paramètres comportementaux du loup d'une part et sociétaux de l'être humain d'autre part. S'ajoute aussi sur ce sujet les cas de prédatons du loup sur l'être humain documentés en Inde durant le XXe siècle (Jhala & Sharma, 1997) et dont les blessures (incluant griffures et marques des dents) ainsi que le comportement de l'animal (enlèvement des victimes et quantité de chairs consommée) sont similaires avec ce qui a été observé dans le cadre de l'affaire de la « bête du Gévaudan ». Néanmoins l'analyse détaillée de la correspondance entre le comportement anthropophage du loup et les faits relevés durant les attaques de la « bête du Gévaudan » dépasse le cadre de cet article. Il faut cependant noter que le risque d'attaques (qu'importe le type : défense, individus enragés ou prédatons) de loups est majoritairement faible dans le monde et très faible de nos jours en France en raison des paramètres particuliers liés à ces dernières (Cagnolaro et al., 1992; Linnell et al., 2021). Je terminerai cette partie en indiquant que des résultats préliminaires sur d'autres éléments tel que l'écart de distances entre les victimes, tendent à indiquer que l'affaire de la « bête du Gévaudan » aurait bien sa place dans le corpus des attaques anthropophages du loup (Pelissier & Servet-Franceschi, non daté) comme cela a déjà été proposé par de nombreux auteurs (Beaufort, 1988; Benoit, 2023; Cruzet, 2020; Moriceau, 2015, 2016, 2021; Pelissier, 2020).

## 5. Conclusion

L'identité des animaux impliqués dans les attaques ayant eu lieu durant la célèbre « bête du Gévaudan » est toujours un sujet débattu. Les résultats de cet article soutiennent les précédentes identifications de canidés de la littérature et indiquent que le canidé de la Ténazeyre était probablement un loup (*Canis lupus*), tout comme celui des Chazes, même si moins d'éléments sont disponibles pour ce dernier. Enfin, le spécimen du Bois Noir est le seul pour lequel il n'est pas possible de proposer une identification en deçà du rang familial. Canidae indéterminé est donc retenu pour l'animal du Bois Noir. Les informations des spécimens des Chazes et de la Ténazeyre ne permettent pas de les rattacher clairement à *Canis lupus lupus* ou à *Canis lupus italicus* qui étaient tous deux présents en France au moment de l'affaire de la « bête du Gévaudan ». Quelques caractères phénotypiques relevés dans les descriptions (par exemple la morphologie du front ou la couleur de la robe) tendent davantage vers *Canis lupus italicus* mais ils ne sont pas suffisant pour conclure que ces derniers aient pu appartenir à cette sous-espèce. La possibilité que l'un comme l'autre de ces deux spécimens aient été des hybrides ne peut être complètement rejetée, cependant cette hypothèse n'est pas testable car aucun reste de ces animaux n'a été préservé. Au final, il est retenu ici *Canis cf. lupus* comme identification pour le spécimen des Chazes et *Canis lupus ssp.* pour celui de la Ténazeyre.

<sup>3</sup> La hauteur estimée du loup des Chazes est d'environ 86,62 cm (32 pouces) et celles du loup de la Ténazeyre d'environ 75,78 cm (2 pieds et 4 pouces). La longueur du premier est d'environ 1,83 m (5 pieds et 7,5 pouces) d'après un courrier d'Antoine et d'environ 1,90 m (5 pieds, 10 pouces et 6 lignes) d'après le rapport de Jaladon. La longueur du second est estimée entre environ 1,50 m et 1,80 m d'après plusieurs dimensions du rapport Marin et de la lettre d'Auvergne.

Hormis les questions liées aux attaques en Gévaudan durant le XVIII<sup>e</sup> siècle, les résultats de la présente étude, mis en lien avec d'autres données provenant de diverses sources historiques, permettent de formuler l'hypothèse d'une possible présence d'écotypes de loups avant leur quasi-extinction en France et leur chasse intensive dans le reste de l'Europe conduisant à la baisse de leur diversité génétique. Tester cette hypothèse nécessitera de croiser d'avantage les résultats actuels des biologistes avec les sources historiques mais il conviendra aussi de tenter de trouver dans les fonds anciens des muséums d'histoire naturelle, des musées mixtes ou encore chez des particuliers des spécimens de loups datant des périodes historiques concernées. L'affaire de la « bête du Gévaudan » offre l'opportunité d'étudier le loup et ses interactions avec les humains via un prisme écologique historique inédit. Elle peut aussi être un élément pédagogique central pour faire comprendre le très faible risque d'attaque (mais jamais nul) que représente le loup actuellement de retours en France depuis la fin XX<sup>e</sup> siècle.

Pour finir, il convient donc de noter que l'hypothèse la plus parcimonieuse de cette approche essentiellement anatomique reste cependant de considérer que l'ensemble des animaux impliqués dans les attaques étaient des loups non hybridés et sans écotypes avec une spécialisation anthropophage plus ou moins grande selon les individus.

## Remerciements

Je remercie Julien Benoit pour son aide dans le calcul des estimations de la longueur et de la masse ainsi que pour ses encouragements à publier ce travail. Je tiens également à remercier les deux relecteurs anonymes dont les commentaires ont amélioré cet article. Enfin je remercie pour les passionnants échanges riches en informations sur la « bête du Gévaudan » : Jacques Baillon, Benoît Baud'huin, Patrick Berthelot, Pierric Guittaut, Alain Parbeau et Bernard Soulier.

## Références

- Académie française. (1718). *Nouveau dictionnaire de l'Académie françoise dédié au Roy* (2<sup>ème</sup> édition, Vol. 1). Jean-Baptiste Coignard, imprimeur du Roi et de l'Académie française. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k12803909>
- Altobello, G. (1921). Fauna of Abruzzo and Molise. *Mammiferi*, 4, 38-45.
- Baillon, J. (2020). *Drôles de loups et autres bêtes féroces*. TheBookEdition.
- Balmelle, M. (1961). La Bête du Gévaudan était-elle un chien-loup ? *Bulletin de la Société nationale des Antiquaires de France*, 1959(1), 254-255. <https://doi.org/10.3406/bsnaf.1961.6173>
- Bassi, E., Canu, A., Firmo, I., Mattioli, L., Scandura, M., & Apollonio, M. (2017). Trophic overlap between wolves and free-ranging wolf × dog hybrids in the Apennine Mountains, Italy. *Global Ecology and Conservation*, 9, 39-49. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2016.11.002>
- Baud'huin, B., & Bonet, A. (2018). *Gévaudan : Petites histoires de la grande bête*. Ex Aequo éditions.
- Baud'huin, F. (2021). *Un ancêtre prénommé Vidal : Révélations inédites sur la bête du Gévaudan*. Indépendant.
- Beaufort, F. de. (1988). *Ecologie historique du loup, Canis lupus l. 1758 en France (1-4)* [Thèse de doctorat]. Université de Rennes 1, Rennes, France.
- Benoit, J. (2023). Gévaudan, des stats et des loups. *Scepticisme scientifique*, 1, 55-59.
- Bertè, D. (2013). *L'evoluzione del genere Canis (Carnivora, Canidae, Caninae) in Italia dal wolf-event a oggi : Implicazioni biocronologiche, paleoecologiche e paleoambientali* [Thèse de doctorat]. Sapienza Université de Rome, Rome, Italie. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.19299.09764>
- Bonet, A. (2021). *La Bête du Gévaudan : Chronologie et Documentation raisonnées* (p. 674). <https://bete-du-gevaudan.alwaysdata.net/data/chronodoc-2021.pdf>
- Boudadi-Maligne, M. (2010). *Les Canis pléistocènes du sud de la France : Approche biosystématique, évolutive et biochronologique* [Thèse de doctorat]. Université Bordeaux 1, Bordeaux, France. <https://www.theses.fr/2010BOR14126>
- Boudadi-Maligne, M. (2012). Une nouvelle sous-espèce de loup (*Canis lupus maximus* nov. Subsp.) dans le Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Comptes Rendus Palevol*, 11(7), 475-484. <https://doi.org/10.1016/j.crpv.2012.04.003>
- Bourret, J., & Marck, B. (2016). *La Bête du Gévaudan et autres histoires vraies : Les grands dossiers de*



*la France mystérieuse*. L'Archipel.

Boyac, H. (2007). *La bête du Gévaudan : Le loup acquitté enfin !* Indépendant.

Brehm, A. E. (1829-1884). (1891). *Les mammifères, caractères, moeurs, chasses, combats, captivité, domesticité, acclimatation, usages et produits* (Vol. 1). <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k206559q>

Buffière, F. (1987). *La Bête du Gévaudan : Une énigme de l'histoire*. F. Buffière.

Buffon, G.-L. L. comte de, & Daubenton, L. J. M. (1758). *Histoire naturelle, générale et particulière, avec la description du Cabinet du roy* (Tome 7). <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k1067244v>

Buffon, G.-L. L., Lacépède, É. de, Daubenton, L. J.-M., Haussard, C., Moitte, R. A., Baron, C., Legrand, L., Rousselet, M.-A., Sève, J. de, Tardieu, P.-F., Rousselet, M.-T., Bexon, G. L. C. A., & Guéneau de Montbeillard, P. (1749). *Histoire naturelle générale et particulière, avec la description du cabinet du Roy* (1-44).

Cagnolaro, L., Martinoli, A., Oriani, A., & Comincini, M. (1992). *Dati storici sulla presenza e su casi di antropofagia del lupo nella Padania centrale*. [Comptes rendus de conférence] Dalla parte del Lupo, Parme 9-10 octobre 1992, 83-99.

Castelló, J. R. (2018). *Canids of the world : Wolves, wild dogs, foxes, jackals, coyotes, and their relatives*. <https://www.degruyter.com/doi/book/10.1515/9780691185415>

Cazottes, P. (2004). *La Bête du Gévaudan : Enfin démasquée ? Trois spirales*.

Chantal, R. de. (1983). *La fin d'une énigme : La bête du Gévaudan*. La Pensée universelle.

Chenu, J. C. (1860). *Encyclopédie d'Histoire Naturelle*. Carnassiers. Maresq.

Clamorgan, J. de A. du texte. (1881). *La chasse du loup, nécessaire à la maison rustique* (réimprimée sur l'édition de 1583 avec une notice et des notes par Ernest Jullien). <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k112022d>

Corneille, T. (1731). *Le Dictionnaire des arts et des sciences de M. D. C. de l'Académie française*. (Tome 1). Jean-Baptiste Coignard, imprimeur du Roi et de l'Académie française. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k1525189k>

Crouzet, G. (2020). La Bête du Gévaudan : Réalité, fantasmes et dérives. *Contes & Légendes, Hors-série* (14), 62-65.

Cubizolles, P. (1995). *Loups-garous en Gévaudan : Le martyr des innocents*. Editions Watel.

Delisle de Moncel, N. (1768). Méthodes et projets pour parvenir à la destruction des loups dans le royaume. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k9806577w>

Delisle de Moncel, N. (1771). *Résultat d'expériences sur les moyens les plus efficaces et les moins onéreux au peuple, pour détruire dans le royaume l'espèce des bestes voraces*. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k97799344>

Dimitrijević, V., & Vuković, S. (2015). Was the Dog Locally Domesticated in the Danube Gorges? Morphometric Study of Dog Cranial Remains From Four Mesolithic–Early Neolithic Archaeological Sites by Comparison With Contemporary Wolves. *International Journal of Osteoarchaeology*, 25(1), 1-30. <https://doi.org/10.1002/oa.2260>

Doan, K., Schnitzler, A., Preston, F., Griggo, C., Lang, G., Belhaoues, F., Blaise, E., Crégut-Bonnoure, E., Frère, S., Foucras, S., Gardeisen, A., Laurent, A., Müller, W., Picavet, R., Puissant, S., Yvinec, J.-H., & Pilot, M. (2023). Evolutionary history of the extinct wolf population from France in the context of global phylogeographic changes throughout the Holocene. *Molecular Ecology*, 32(16), 4627-4647. <https://doi.org/10.1111/mec.17054>

Döring, S., Arzi, B., Winer, J. N., Kass, P. H., & Verstraete, F. J. M. (2018). Dental and Temporomandibular Joint Pathology of the Grey Wolf (*Canis lupus*). *Journal of Comparative Pathology*, 160, 56-70. <https://doi.org/10.1016/j.jcpa.2018.03.001>

Driesch, A. V. den. (1976). *A Guide to the Measurement of Animal Bones from Archaeological Sites*. Harvard University Press.

Dubois, P. J. (2023). *Toutes les vaches de France : D'hier, d'aujourd'hui et de demain*. Delachaux & Niestle.

Dubois, R.-F. (1988). *Vie et mort de la Bête du Gévaudan*. OGAM.

Dufresnes, C., Miquel, C., Remollino, N., Biollaz, F., Salamin, N., Taberlet, P., & Fumagalli, L. (2018). Howling from the past: Historical phylogeography and diversity losses in European grey wolves.

*Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1884), 20181148.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2018.1148>

Fabbri, E., Miquel, C., Lucchini, V., Santini, A., Caniglia, R., Duchamp, C., Weber, J.-M., Lequette, B., Marucco, F., Boitani, L., Fumagalli, L., Taberlet, P., & Randi, E. (2007). From the Apennines to the Alps : Colonization genetics of the naturally expanding Italian wolf (*Canis lupus*) population. *Molecular Ecology*, 16(8), 1661-1671. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03262.x>

Fabre, E., & Orsini, P. (2016). *Crâne de loup ou de chien ? Recherche des caractères biométriques et morphologiques les plus discriminants*. 1-11.

Fabre, F., & Richard, J. (1999). *La bête du Gévaudan*. De Borée.

Fosse, P., Selva, N., Wajrak, A., Fourvel, J.-B., Madelaine, S., Esteban-Nadal, M., Yravedra, J., Brugal, J.-P., Pucca, A., & Haynes, G. (2012). Bone modification by modern wolf (*Canis lupus*): A taphonomic study from their natural feeding places. *Journal of Taphonomy*, 10(3-4), 197-217.

Francou, B., & Vincent, C. (2007a). Le Petit Âge Glaciaire. Dans *Les glaciers à l'épreuve du climat* (p. 49-67). IRD Éditions. <https://books.openedition.org/irdeditions/9983>

Francou, B., & Vincent, C. (2007b). Quelles ont été les causes du Petit Âge Glaciaire ? Dans *Les glaciers à l'épreuve du climat* (p. 69-77). IRD Éditions. <https://books.openedition.org/irdeditions/https://books.openedition.org/irdeditions/9984>

Gagnière, S. (1960). La Bête du Gévaudan était bien un loup. *Revue du Gévaudan des Causses et des Cévennes*, 6.

Geptner, V. G. (Vladimir G., Nasimovich, A. A., Bannikov, A. G., & Hoffmann, R. S. (1988). *Mammals of the Soviet Union* (Vol. 2). Washington, D.C.: Smithsonian Institution Libraries and National Science Foundation. <http://archive.org/details/mammalsofsov211998gept>

Głowaciński, Z., & Profus, P. (1997). Potential impact of wolves *Canis lupus* on prey populations in eastern Poland. *Biological Conservation*, 80(1), 99-106. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(96\)00067-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(96)00067-5)

Guittaut, P. (2017). *La Dévoreuse : Le Gévaudan sous le signe de la Bête, 1764-1767*. De Borée.

Hendricks, S. A., Schweizer, R. M., & Wayne, R. K. (2019). Conservation genomics illuminates the adaptive uniqueness of North American gray wolves. *Conservation Genetics*, 20(1), 29-43. <https://doi.org/10.1007/s10592-018-1118-z>

Hindrikson, M., Männil, P., Ozolins, J., Krzywinski, A., & Saarma, U. (2012). Bucking the Trend in Wolf-Dog Hybridization : First Evidence from Europe of Hybridization between Female Dogs and Male Wolves. *Plos ONE*, 7(10), e46465. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0046465>

Imbert, C., Caniglia, R., Fabbri, E., Milanese, P., Randi, E., Serafini, M., Torretta, E., & Meriggi, A. (2016). Why do wolves eat livestock? : Factors influencing wolf diet in northern Italy. *Biological Conservation*, 195, 156-168. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.01.003>

Janeiro-Otero, A., Álvarez, X., Fernández Crespo, C., Valero, E., & Dormann, C. F. (2022). Grey wolf feeding habits and their geographical variation in Northwest Spain. *Food Webs*, 32, e00248. <https://doi.org/10.1016/j.fooweb.2022.e00248>

Janssens, L., Verhaert, L., Berkowic, D., & Adriaens, D. (2016). A standardized framework for examination of oral lesions in Wolf skulls (Carnivora : Canidae: *Canis lupus*). *Journal of Mammalogy*, 97, 1111-1124. <https://doi.org/10.1093/jmammal/gyw058>

Jhala, Y. V., & Sharma, D. K. (1997). Child-lifting by wolves in eastern Uttar Pradesh, India. *Journal of Wildlife Research*, 2, 94-101.

Kusak, J., Fabbri, E., Galov, A., Gomerčić, T., Arbanasić, H., Caniglia, R., Galaverni, M., Reljic, S., Huber, D., & Randi, E. (2018). Wolf-dog hybridization in Croatia. *Veterinarski arhiv*, 88(3), 375-395. <https://doi.org/10.24099/vet.arhiv.170314>

Landry, J.-M. (2017). *Le loup*. Delachaux et Niestlé.

Le Verrier de La Conterrie, J.-B.-J. (1778). *Vénerie normande, ou L'école de la chasse aux chiens courants*. L. Dumesnil. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k5831464c>

Linnell, J. D. C., Kovtun, E., & Rouart, I. (2021). *Wolf attacks on humans : An update for 2002–2020*. Norwegian Institute for Nature Research (NINA). <https://brage.nina.no/nina-xmlui/handle/11250/2729772>

Louis, M. (1992). *La bête du Gévaudan : L'innocence des loups*. Perrin.

Mathieu, R. (2017). *L'hybridation du Loup (Canis lupus) : Un vrai-faux problème—Le Klan du Loup*.



<https://www.fne-aura.org/uploads/2019/05/hybridation-du-loup-roger-mathieu-referent-loup-fne-aura.pdf>

Mech, L. D., & Boitani, L. (2007). *Wolves – Behavior, Ecology and Conservation* (Nouvelle édition). University of Chicago Press.

Ménatory, G. (1975). *La Bête du Gévaudan : Histoire, légende, réalité*. Indépendant.

Molinari, L., & Andreani, M. (2014). *Caratteristiche fenotipiche nel lupo in Italia (Canis lupus italicus Altobello, 1921) e variabilità potenzialmente riconducibile all'ibridazione con il cane (Canis lupus familiaris)*. Wolf Appennine center - Parco nazionale dell'Appennino tosco-emiliano.

Montana, L., Caniglia, R., Galaverni, M., Fabbri, E., & Randi, E. (2017). A new mitochondrial haplotype confirms the distinctiveness of the Italian wolf (*Canis lupus*) population. *Mammalian Biology*, 84, 30-34. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2017.01.005>

Moriceau, J.-M. (2015). *La Bête du Gévaudan la fin de l'énigme ?* Ouest-France.

Moriceau, J.-M. (2016). *Histoire du méchant loup : La question des attaques sur l'homme en France*. Pluriel.

Moriceau, J.-M. (2021). *La bête du Gévaudan : Mythes et réalités*. Enlarged édition. Tallandier.

Musiani, M., Leonard, J. A., Cluff, H. D., Gates, C. C., Mariani, S., Paquet, P. C., Vilà, C., & Wayne, R. K. (2007). Differentiation of tundra/taiga and boreal coniferous forest wolves : Genetics, coat colour and association with migratory caribou. *Molecular Ecology*, 16(19), 4149-4170. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03458.x>

Nowak, R. M. (2003). Wolf evolution and taxonomy. Dans *Wolves. Behavior, Ecology, and Conservation* (p. 239-258). The University of Chicago Press.

Nowak, R. M., & Federoff, N. E. (2002). The systematic status of the Italian wolf *Canis lupus*. *Acta Theriologica*, 47(3), 333-338. <https://doi.org/10.1007/BF03194151>

Nowak, S., Mysłajek, R. W., Kłosińska, A., & Gabryś, G. (2011). Diet and prey selection of wolves (*Canis lupus*) recolonising Western and Central Poland. *Mammalian Biology*, 76(6), 709-715. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2011.06.007>

Nunes, H. (2005). *Les races de chiens dans la littérature vétérinaire française du XVIIIe siècle*. École nationale vétérinaire d'Alfort.

Nunes, H., & Degueurce, C. (2005). Les races de chiens dans la littérature naturaliste française du XVIIIème siècle. *Bulletin de la Société Française d'Histoire de la Médecine et des Sciences Vétérinaires*, 4(1), 75-94.

Pastoureau, M. (2018). *Le Loup : Une histoire culturelle*. (édition illustrée). SEUIL.

Paul, X. (2022). *La bête du Gévaudan : Histoire et Énigme*. Les trois colonnes.

Pelissier, F.-L. (2020). Bête du Gévaudan : La piste du loup italien. *Espèces*, 38.

Pelissier, F.-L., & Servet-Franceschi, D. (non daté). Analyse typologique et spatiale des attaques de la « bête du Gévaudan », simple série d'attaques de loups ? [En préparation].

Pic, X. (1968). *La Bête qui mangeait le monde en pays de Gévaudan et d'Auvergne*. Chaptal.

Pilot, M., Branicki, W., Jędrzejewski, W., Goszczyński, J., Jędrzejewska, B., Dykyy, I., Shkvyrya, M., & Tsingarska, E. (2010). Phylogeographic history of grey wolves in Europe. *BMC Evolutionary Biology*, 10(1), 104. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-104>

Pires, A., Caldeira, I., Petrucci-Fonseca, F., Viegas, I., Viegas, C., Bastos-Silveira, C., & Requicha, J. (2020). Dental pathology of the wild Iberian wolf (*Canis lupus signatus*): The study of a 20th century Portuguese museum collection. *Veterinary and Animal Science*, 9, 100100. <https://doi.org/10.1016/j.vas.2020.100100>

Puech, P. (1910). Qu'était la Bête du Gévaudan ? *Mémoires de l'Académie des Sciences et Lettres de Montpellier*, 409-430.

R Core Team. (2023). *R: a language and environment for statistical computing (4.3.0)* [Logiciel]. R Foundation for Statistical Computing.

Randi, E. (2008). Detecting hybridization between wild species and their domesticated relatives. *Molecular Ecology*, 17(1), 285-293. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03417.x>

Randi, E., Lucchini, V., Christensen, M. F., Mucci, N., Funk, S. M., Dolf, G., & Loeschcke, V. (2000). Mitochondrial DNA Variability in Italian and East European Wolves : Detecting the Consequences of Small Population Size and Hybridization. *Conservation Biology*, 14(2), 464-473. <https://doi.org/10.1046/j.1523->

[1739.2000.98280.x](#)

Revilliod, P. (1947). *Rapport du Docteur Pierre Revilliod directeur du musée d'histoire naturelle de Genève* (publié dans L'École valaisanne, annexe musée d'histoire naturelle, 1979, p. 62-64). Musée d'histoire naturelle de Genève.

Saint-Val, M. (2011). *La « Malebête » du Gévaudan : Quand le thylacine hantait les Trois-Monts*. Editions Eyrolles.

Saint-Val, M. (2016). *Dans la peau de la Bête !*

Saint-Val, M. (2021). *TOUT sur les dessous de l'affaire DES BêteS du Gévaudan !* Indépendant.

Salari, L., Achino, K. F., Gatta, M., Petronio, C., Rolfo, M. F., Silvestri, L., & Pandolfi, L. (2017). The wolf from Grotta Mora Cavorso (Simbruini mountains, Latium) within the evolution of *Canis lupus* L., 1758 in the Quaternary of Italy. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 476, 90-105. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2017.03.023>

Savouré-Soubelet, A. (2015). *Chevreuil européen, Chevreuil, Brocard (mâle), Chevrette (femelle) (Français)*. INPN. [https://inpn.mnhn.fr/espece/cd\\_nom/61057/tab/fiche](https://inpn.mnhn.fr/espece/cd_nom/61057/tab/fiche)

Schweizer, R. M., vonHoldt, B. M., Harrigan, R., Knowles, J. C., Musiani, M., Coltman, D., Novembre, J., & Wayne, R. K. (2016). Genetic subdivision and candidate genes under selection in North American grey wolves. *Molecular Ecology*, 25(1), 380-402. <https://doi.org/10.1111/mec.13364>

Senter, P., & Klein, D. M. (2014). Investigation of claims of late-surviving pterosaurs : The cases of the winged dragons of Belon, Aldrovandi, and Cardinal Barberini. *Palaeontologia Electronica*, 17(3), 1-19. <https://doi.org/10.26879/461>

Senter, P., & Wilkins, P. D. (2013). Investigation of a claim of a late-surviving pterosaur and exposure of a taxidermic hoax : The case of Cornelius Meyer's dragon. *Palaeontologia Electronica*, 16(1), 1-11. <https://doi.org/10.26879/346>

Severtsov, A., Kormylitsin, A., Severtsova, E., & Yatsuk, I. (2016). Functional differentiation of teeth in the wolf (*Canis lupus*, Canidae, Carnivora). *Biology Bulletin*, 43, 1271-1280. <https://doi.org/10.1134/S1062359016110133>

Sievert, C., Parmer, C., Hocking, T., Chamberlain, S., Ram, K., Corvellec, M., Despouy, P., Brüggemann, S., & Inc, P. T. (2024). *plotly : Create Interactive Web Graphics via « plotly.js » (4.10.4)* [Logiciel]. <https://cran.r-project.org/web/packages/plotly/index.html>

Soulier, B. (2016). *Sur les traces de la bête bu Gévaudan et ses victimes*. SIGNE.

Ståhlberg, S., Bassi, E., Viviani, V., & Apollonio, M. (2017). Quantifying prey selection of Northern and Southern European wolves (*Canis lupus*). *Mammalian Biology*, 83, 34-43. <https://doi.org/10.1016/j.mambio.2016.11.001>

Valmont de Bomare, J.-C. (1768). *Dictionnaire raisonné universel d'histoire naturelle, contenant l'histoire des animaux, des végétaux et des minéraux, et celle des corps célestes, des météores et autres principaux phénomènes de la nature: (Tome 3)*. <https://gallica.bnf.fr/ark:/12148/bpt6k42378550>

Verardi, A., Lucchini, V., & Randi, E. (2006). Detecting introgressive hybridization between free-ranging domestic dogs and wild wolves (*Canis lupus*) by admixture linkage disequilibrium analysis. *Molecular Ecology*, 15(10), 2845-2855. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2006.02995.x>

Vilà, C., Urios, V., & Castroviejo, J. (1993). Tooth losses and anomalies in the wolf (*Canis lupus*). *Canadian Journal of Zoology*, 71(5), 968-971. <https://doi.org/10.1139/z93-127>

Vilà, C., Walker, C., Sundqvist, A.-K., Flagstad, Ø., Andersone, Z., Casulli, A., Kojola, I., Valdmann, H., Halverson, J., & Ellegren, H. (2003). Combined use of maternal, paternal and bi-parental genetic markers for the identification of wolf-dog hybrids. *Heredity*, 90(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800175>

Wayne, R. K., Lehman, N., Allard, M. W., & Honeycutt, R. L. (1992). Mitochondrial DNA Variability of the Gray Wolf : Genetic Consequences of Population Decline and Habitat Fragmentation. *Conservation Biology*, 6(4), 559-569. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.06040559.x>

Wickham, H. (2016). *ggplot2 : Elegant Graphics for Data Analysis* (2nd ed. 2016 édition). Springer.

Zuber, V., & Strimmer, K. (2011). High-Dimensional Regression and Variable Selection Using CAR Scores. *Statistical Applications in Genetics and Molecular Biology*, 10(1). <https://doi.org/10.2202/1544-6115.1730>