

LES AFFINITÉS DE
NYCTEREUTES MEGAMASTOIDES (POMEL)
CANIDÉ DU GISEMENT VILAFRANCHIEN
DE SAINT-VALLIER (DRÔME, FRANCE)

par

R. MARTIN

SOMMAIRE

	page
Résumé (allemand, anglais, français)	40
Introduction	41
Description et comparaisons	41
La mandibule	42
Les dents	45
Le crâne	51
Les muscles masticateurs et le régime alimentaire	53
Conclusion	55
Bibliographie	57

Palæovertebrata, Montpellier, 1971, 4 : 39-58, 8 fig.
(Accepté le 19 juin 1970; publié le 31 janvier 1971)

RÉSUMÉ

Nyctereutes megamastoides (Pomel) du Villafranchien d'Auvergne et de Saint-Vallier présente des caractères crâniens et dentaires suffisamment proches de ceux du canidé du Pliocène supérieur de Perpignan (Roussillon) décrit par Depéret sous le nom spécifique de *Canis donnezani* pour que ce dernier représente sinon son ascendant direct tout au moins une espèce très voisine appartenant au même genre *Nyctereutes*. L'extinction du groupe des « *Nyctereutes* » d'Europe semble due à la trop grande spécialisation alimentaire de ce canidé, alors que la lignée asiatique représentée au Villafranchien par *Nyctereutes sinensis* Schlosser et actuellement par *Nyctereutes procyonides* Gray a pu se maintenir probablement grâce à un profond changement de régime alimentaire.

Nyctereutes megamastoides (Pomel) aus dem Villafranchien der Auvergne und Saint-Vallier zeigt, durch seine Schädel-Anatomie und sein Gebiss, mehrere gemeinsame Merkmale mit dem Oberpliozänischem Caniden von Perpignan (Roussillon), der von Depéret unter dem spezifischen Namen *Canis donnezani* beschrieben worden war, so das dieser letzte, wenn auch nicht den direkten Vorfahr mindestens eine sehr nahe Arte der gleiche Gattung *Nyctereutes* vorstellt. Das Austerben der *Nyctereutes*-Gruppe in Europa scheint die Konsequenz einer zu grosse Alimentarische Spezialisierung zu sein. Die asiatische Entwicklungslinie die im Villafranchien durch *Nyctereutes sinensis* Schlosser und jetzt durch *Nyctereutes procyonides* Gray vertreten ist, hat sich wahrscheinlich dank einer gründlicher änderung seiner Lebensweise erhalten können.

Nyctereutes megamastoides (Pomel) from the Villafranchian of the Auvergne and from Saint-Vallier presents cranial and dental characters sufficiently close to those of the late Pliocene canid from Perpignan (Roussillon), described by Depéret under the specific name of *Canis* belonging to the same genus *Nyctereutes*. The extinction of the European « *Nyctereutes* » group seems due to the too great alimentary specialization of this canid, whereas the Asiatic lineage represented in the Villafranchian by *Nyctereutes sinensis* Schlosser and at present by *Nyctereutes procyonides* Gray was able to maintain itself probably by means of a profound change in its alimentary regime.

INTRODUCTION

Le gisement villafranchien de Saint-Vallier a livré un important matériel osseux qui a fait l'objet d'une étude détaillée par J. Viret (1954). Ayant eu l'occasion d'examiner, dans le cadre d'un travail plus général, les restes se rapportant à *Nyctereutes megamastoides*, j'ai pu faire un certain nombre de constatations intéressantes, concernant la position systématique et l'évolution de cette lignée.

Il est bon de signaler tout d'abord l'importance des restes de *N. megamastoides* à Saint-Vallier : à part deux maxillaires de *Vulpes alopecoides* MAJOR, la famille des Canidae n'est représentée que par *N. megamastoides*. La plus grande partie du matériel, comprenant en particulier neuf crânes et quatorze mandibules, est conservée au Muséum d'Histoire naturelle de Lyon; cette abondance dépasse sans aucun doute celle des autres gisements villafranchiens. J'ai étudié ces restes en essayant de préciser les affinités de *N. megamastoides* avec *Vulpes vulpes*, *Canis lupus*, avec certains Canidae américains actuels et surtout avec les espèces appartenant au même genre : *Nyctereutes procyonides* actuel et *Nyctereutes donnezani* du Pliocène de Perpignan; au sujet de ce dernier, il faut remarquer que, depuis la création de l'espèce par C. Depéret, plusieurs auteurs ont bien mis en évidence certains caractères le rapprochant de *N. megamastoides* mais en lui attribuant soit le genre *Canis* soit le genre *Vulpes*. Récemment, B. Kurtén (1965, p. 48) a rangé ce canidé dans le genre *Nyctereutes*; il y a là un point intéressant qui m'a attiré tout particulièrement.

DESCRIPTION ET COMPARAISONS

Famille Canidae Gray, 1821

Genre *Nyctereutes* TEMMINCK, 1838

Nyctereutes megamastoides (POMEL, 1842)

1842 : *Canis megamastoides* Pomel, p. 38, fig. 4.

1839-1864 : *Canis issiodorensis* Croizet et Jobert:Blainville, p. 123, pl. XIII (pro parte).

1839-1864 : *Canis borbonicus* Bravard (pro parte) - Blainville, p. 126, pl. XIII.

1853 : *Canis megamastoides* Pomel, p. 67.

1859 : *Canis borbonicus* Bravard - Gervais, p. 213, pl. XXVII.

1889 : *Canis megamastoides* Pomel - Boule, p. 322, pl. VII.

- 1911 : *Canis (Cerdocyon) petenyii* Kormos, p. 178, pl. VII. fig. 4, 5, 12.
 1917 : *Canis (Cerdocyon) megamastoides* Pomel - Del Campana, p. 29, fig. 1 à 3.
 1923 : *Vulpes megamastoides* (Pomel) - Stehlin, p. 273.
 1942 : *Canis megamastoides* Pomel - Lavocat, p. 85.
 1943 : *Canis (Nyctereutes) megamastoides* Pomel - Schaub, p. 274.
 1948 : *Nyctereutes* aff. *sinensis* (Schlosser) - Viret, p. 684.
 1952 : *Nyctereutes megamastoides* (Pomel) - Villalta, p. 36, texte-fig. 1 et 2, pl. IV à VII.
 1954 : *Nyctereutes megamastoides* (Pomel) - Viret, p. 31, pl. I, fig. 1 à 5.
 1961 : *Nyctereutes megamastoides* (Pomel) - Piveteau, p. 713, fig. 88.
 1963 : *Nyctereutes megamastoides* (Pomel) - Kurten, p. 7.
 1964 : *Nyctereutes megamastoides* (Pomel) - Crusafont Pairo, Hartenberger, Heintz, p. 2174.
 1968 : *Nyctereutes megamastoides megamastoides* (Pomel) - Sickenberg, p. 623, pl. LXXI-2.

LA MANDIBULE

La mandibule de *N. megamastoides* offre plusieurs traits bien caractéristiques (fig. 1a et b) : le principal est l'existence d'un lobe sous-angulaire (L) prolongeant en arrière le bord inférieur rectiligne et déterminant la formation d'une concavité marquée ou échancrure pré-angulaire (E). Il faut remarquer, en outre, une forte massivité de la branche montante (*ramus mandibulae*) (1) à sa base qui se traduit par les importantes valeurs de la distance séparant le sommet gonial (*processus angularis*) de la rangée dentaire (bord distal de M_2) : les chiffres obtenus, en mm, pour *N. megamastoides* (de 37 à 44 pour cinq mandibules) sont nettement plus élevés que ceux de *V. vulpes* (inférieurs à 35) qui présente pourtant une rangée dentaire de longueur souvent aussi importante, et à peu près du même ordre de grandeur que ceux que j'ai notés pour *N. donnezani* (43 et 44). D'autre part, cette robustesse de l'angle mandibulaire contraste nettement avec la finesse de la mandibule en avant : il y a, du lobe sous-angulaire vers le museau, une diminution progressive de hauteur ; j'ai mesuré cette dimension, perpendiculairement au bord alvéolaire (*arcus alveolaris*), en arrière de M_1 et en arrière de P_2 . La différence entre les deux chiffres, traduisant un amenuisement vers l'avant, varie entre 4,5 et 6,2 pour six mandibules.

Bien différentes sont les mandibules du renard et du loup : l'absence du lobe sous-angulaire, un bord inférieur non rectiligne mais convexe, une diminution de hauteur de la mandibule nettement moins importante (surtout chez le renard où la différence entre les deux valeurs mesurées n'excède

(1) En ce qui concerne la nomenclature anatomique, j'emploie les termes français les plus usités en les faisant suivre du terme latin équivalent appartenant aux Nomina Anatomica Veterinaria (Hanovre, 1963).

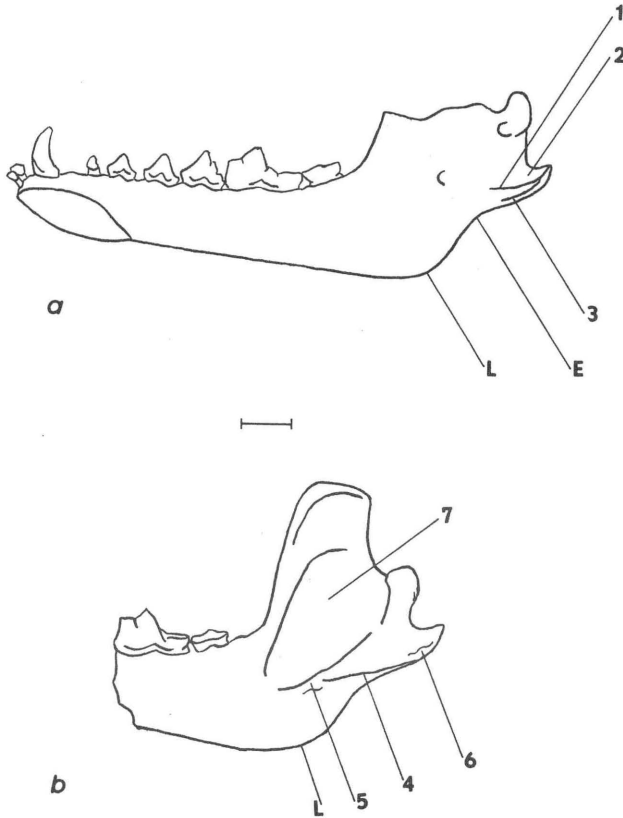


FIG. 1. — Mandibule de *Nyctereutes megamastoides* POMEL.

a) Face interne (échantillon n° QSV 100); — b) Face externe (échantillon n° QSV 97).
 Abréviation. L: lobe sous angulaire; E: échancrure pré-angulaire; 1: arête interne; 2: fossette ptérygoïdienne supérieure; 3: crête pointillée; 4: crête diagonale; 5: tubercule antérieur; 6: tubercule postérieur; 7: fosse massétérine. Echelle: 1 cm.

pas en général 2 mm) sont bien évidents. Par contre, la mandibule de *N. donnezani* me paraît proche de celle de *N. megamastoides* avec la même massivité de la région angulaire et une diminution de hauteur de la branche horizontale (*corpus mandibulae*) de l'arrière vers l'avant; il faut reconnaître toutefois que le bord inférieur n'est pas aussi rectiligne et qu'à part la seule mandibule FSL n° 40 933 pourvue d'un lobe sous-angulaire caractéristique, cette particularité anatomique n'existe qu'à l'état d'ébauche, mais avec une échancrure pré-angulaire bien marquée cependant.

L'étude radiographique de la mandibule apporte des renseignements intéressants si on admet que l'orientation des travées osseuses résulte des tensions s'exerçant sur le tissu spongieux mandibulaire (fig. 2). Parmi les différentes zones trabéculaires visibles sur les clichés radiographiques, une

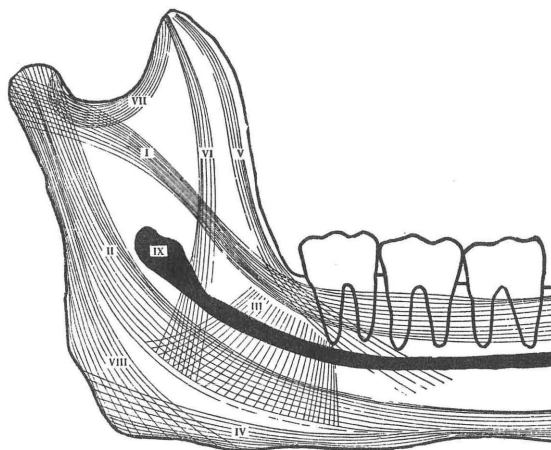


FIG. 2. — Schéma des trajets de la spongiosa mandibulaire (d'après M. Gaspard). Les chiffres de I à VIII correspondent aux différents faisceaux trabéculaires visibles radiographiquement. Le *trajectorium radiatum* porte le numéro III.

d'entre elles a retenu particulièrement mon attention car elle est souvent absente chez les Carnivores : il s'agit du *trajectorium radiatum* qui, avec des travées parallèles au grand axe des tuberculeuses, est bien caractérisé dans la moitié des mandibules examinées (fig. 3). Cette disposition architecturale est beaucoup moins évidente chez *C. lupus* et je n'ai pas retrouvé l'existence de cette trabéculatation chez *V. vulpes* ni chez *N. donnezani*. Elle fait totalement défaut chez *N. procyonides* actuel et chez les Canidae amé-

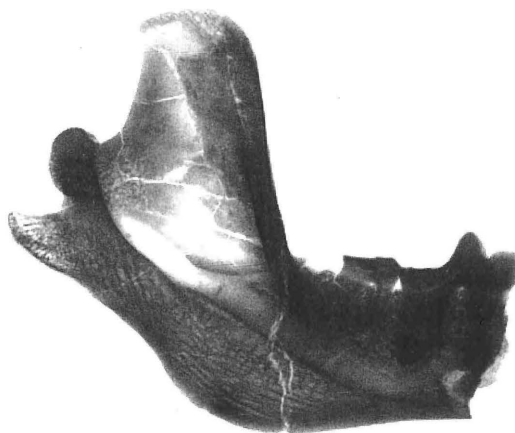


FIG. 3. — Radiographie de la mandibule n° QSV 97 (cf. fig. 1b). Le *trajectorium radiatum* apparaît nettement au-dessus du canal dentaire rempli de sédiment.

ricains appartenant au genre *Dusicyon* que j'ai pu examiner (2). Je pense que l'orientation des travées osseuses dans le sens de ce *trajectorium radiatum* est dû principalement à l'action mécanique dentaire : des pressions extrêmement élevées se sont certainement exercées sur la portion broyeuse de la denture (M_2 - M_3 et talonide de M_1) et, au-delà des apex de ces dents, ont imprimé leur direction (vers le lobe sous-angulaire) au tissu spongieux. J'ai d'ailleurs constaté que cet aspect est souvent caractéristique des mandibules présentant une forte abrasion des tuberculeuses et du talonide de M_1 . Les mandibules aux dents fraîches ne possèdent pas, par contre, cette orientation particulière. Pour cette raison, je crois que la présence du *trajectorium radiatum* est liée directement à l'intensité des forces s'exerçant perpendiculairement sur la partie postérieure de la denture.

LES DENTS

La comparaison au point de vue dimensionnel des dents inférieures de *N. megamastoides* à celles des autres représentants de ce genre et à celles de *V. vulpes* peut se faire avec plus de facilité en construisant un diagramme suivant la méthode de G.G. Simpson (fig. 4) : l'emploi d'une échelle logarithmique permet d'apprécier plus nettement le rapport unissant une dimension donnée de *N. megamastoides* prise comme base (sur une ligne verticale) aux dimensions homologues de *N. donnezani*, de *N. procyonides*, de *V. vulpes* et de *Canis lupus*; les points situés à droite de la ligne verticale correspondent à des valeurs plus élevées et à gauche à des valeurs plus basses. Plus le diagramme se rapproche de la verticale, plus les proportions de ses différentes dimensions se rapprochent de celles de l'espèce prise comme base. Les valeurs moyennes ont été calculées grâce aux mensurations de : 8C, 7P₁, 9P₂, 10P₃, 9P₄, 12M₁, 6M₂, 4M₃ de *N. megamastoides* de St-Vallier, 3C, 5P₁, 6P₂, 5P₃, 6P₄, 6M₁, 7M₂, 1M₃ de *N. donnezani* de Perpignan, des dents provenant d'un échantillon de dix-sept renards actuels de la région Rhône-Alpes et de celles de loups du Quaternaire supérieur (tout ce matériel est conservé au Laboratoire de Géologie de la Faculté des Sciences et au Muséum d'Histoire naturelle de Lyon).

En examinant le diagramme, il est aisé de remarquer que :

1. à part la canine inférieure dont la couronne est moins élevée, les dents inférieures de *N. megamastoides* et plus particulièrement les postérieures de P₄ à M₃ ont des dimensions presque identiques à celle de *N. donnezani*;

2. les prémolaires de *V. vulpes* ont une taille plus grande que celle des dents homologues de *N. megamastoides*, alors que les molaires sont relativement moins volumineuses, plus particulièrement la largeur de M₁, la longueur de M₂ et M₃ : ceci fait bien ressortir la très nette prépondérance des molaires sur les prémolaires chez les deux représentants du genre *Nyctereutes*. Il faut

(2) Je dois adresser mes remerciements au Docteur M. Ramié, qui a réalisé tous les clichés radiographiques avec beaucoup d'habileté et de compétence.

ECHELLE des DIFFERENCES LOGARITHMIQUES

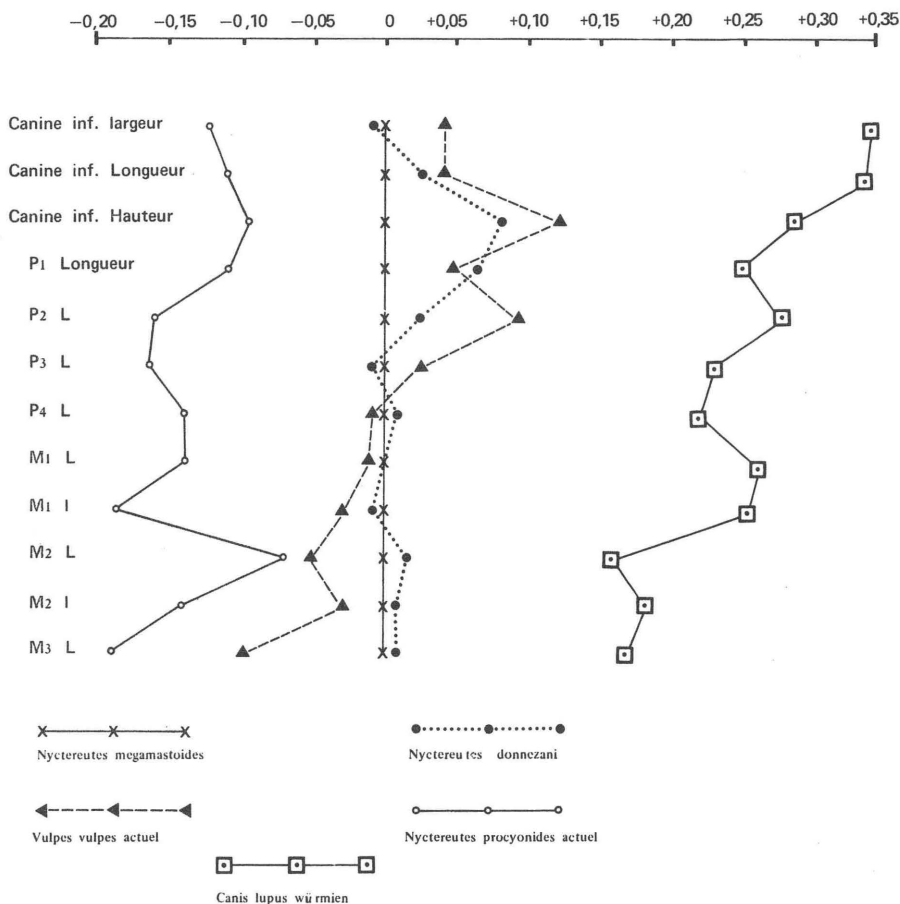


FIG. 4. — Diagramme des dimensions relatives des dents inférieures suivant la technique de G. G. Simpson.

signaler, en outre, chez le renard la forte longueur de P₂, ce qui est un caractère différentiel intéressant;

3. en ce qui concerne *C. lupus*, les dimensions absolues sont beaucoup plus fortes que celles des Canidae précédents; si les dimensions relatives de P₁, P₃, P₄, M₁ ne sont pas très éloignées de celles qui caractérisent le genre *Nyctereutes*, il faut noter par contre un faible développement relatif des tuberculeuses, encore plus évident que chez le renard et une robustesse très marquée des canines;

4. en ce qui concerne *N. procyonides*, la taille absolue des dents est, comme l'ensemble de l'animal, nettement inférieure mais les dimensions

relatives ne sont pas bien différentes de celles de *N. megamastoides*. Elle sont cependant encore plus proches, à cet égard, de *N. donnezani*. Il ne faut pas oublier un caractère important : c'est la forte longueur de M_2 .

Au point de vue morphologique, les dents inférieures de *N. megamastoides* présentent les caractères généraux qui se retrouvent sur la denture supérieure : couronne des dents assez basse, aspect mousse des cuspides. Ces caractères un peu moins évidents chez *N. donnezani* sont bien différents chez *V. vulpes*; les dents du renard montrent en effet des cuspides saillantes, bien dégagées et séparées par des sillons profonds, ce qui donne une importante hauteur d'engrenure (3). Certaines dents inférieures de *N. megamastoides* présentent des particularités intéressantes. Tout d'abord, la carnassière inférieure qui n'offre aucun trait distinctif permettant de la séparer de celle de *N. donnezani* est, par contre, assez différente de la M_1 du genre *Canis* : comme l'a bien montré J. Viret, la M_1 des vrais Thooïdes (suivant la classification d'Huxley) (4) présente un métaconide moins robuste et moins détaché du protoconide : c'est là un caractère distinctif important. La carnassière inférieure de *N. megamastoides* est beaucoup plus proche de celle de *V. vulpes* : elle s'en distingue par sa plus forte massivité et des cuspides moins saillantes. Je ne crois pas que l'absence d'un denticule supplémentaire ou métastylide situé entre le métaconide et l'entoconide puisse constituer un caractère différentiel intéressant; car, d'une part, il y a des carnassières inférieures de *V. vulpes* qui n'en présentent pas et, à ce sujet, B. Kurtén (1967, p. 825) distingue deux morphotypes, l'un appelé « cusplless », l'autre « cusped »; d'autre part, j'ai reconnu la présence d'un denticule plus ou moins net sur deux des douze M_1 de *N. megamastoides* de St-Vallier et il existe également sur la M_1 de la mandibule appartenant au lectotype de l'espèce conservé au Muséum d'histoire naturelle de Paris. La fréquence de ce métastylide sur M_1 est plus importante chez *N. donnezani*.

La M_2 de *N. megamastoides* mérite, elle aussi, une mention particulière car elle a reçu de la part de M. Boule une description qui risque d'induire en erreur; cette tuberculeuse montre en effet une variabilité indiscutable : il existe deux types morphologiques extrêmes (dont l'un décrit par Boule) avec des formes de passage. L'aspect le plus courant des M_2 de St-Vallier (fig. 5 a) est caractérisé par la présence à l'avant d'un bourrelet cingulaire très saillant avec un trigonide réduit à deux saillies seulement : protoconide et métaconide. La moitié distale comporte un talonide presque aussi large que la partie mésiale et présentant deux tubercules : entoconide et hypoconide. L'autre type caractéristique, décrit par Boule, correspond à une dent un peu plus volumineuse, surtout dans le sens antéro-postérieur; à l'avant, il y a encore un bourrelet

(3) Dans la terminologie médicale odonto-stomatologique elle indique la pénétration plus ou moins importante des cuspides dentaires dans les sillons et fossettes des dents antagonistes lorsque les arcades dentaires sup. et inf. sont en contact.

(4) Huxley a divisé la famille des Canidae en deux groupes, celui des Thooïdes et celui des Alopécoïdes, qu'on pourrait distinguer d'après cet auteur, grâce à certains caractères crâniens : présence ou non de sinus frontaux et forme de la cavité cérébrale; chaque groupe pouvant être également scindé en canidés microdotes et canidés macrodotes, il existe des Thooïdes (avec sinus frontaux) macrodotes parmi lesquels on doit ranger *C. lupus* et *C. aureus* et qu'on peut considérer comme Thooïdes vrais.

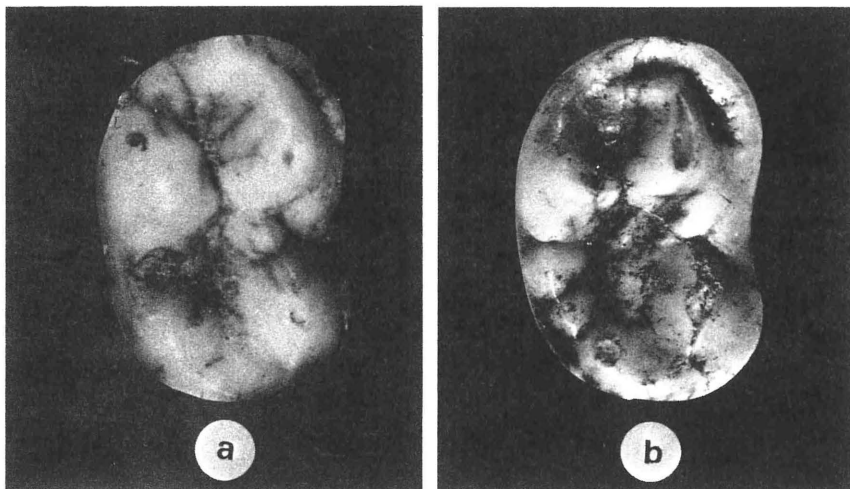


FIG. 5. — M2 inférieures droites de *Nyctereutes megamastoides* de Saint-Vallier en vue occlusale ($\times 5$).

- a) Avec talonide à deux tubercules (échantillon n° QSV 1292).
 b) Avec talonide mamelonné (échantillon n° QSV 1291).

antérieur marginal et deux tubercules mais la moitié distale de la dent comporte plusieurs petits denticules marginaux (six pour la M_2 du lectotype de l'espèce) qui entourent une fossette au centre du talonide. J'ai retrouvé cette morphologie particulière sur une M_2 de St-Vallier (fig. 5 b) mais le caractère mamelonné du talonide est moins évident. Il est à remarquer que les mandibules possédant ces M_2 bien particulières présentent également des M_1 porteuses d'un métastylide entre le métaconide et l'entoconide : il semble qu'il y ait donc chez certains sujets au sein de l'émail une certaine tendance au bourgeonnement; cette prolifération de l'émail peut augmenter à l'extrême et on arrive alors à un type multicuspidé, représenté par une M_2 de Villaroya se trouvant au Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon (fig. 6). La morphologie de la M_2 de *N. donnezani* s'apparente à celle de la tuberculeuse de *N. megamastoides* : elle est proche du type le plus courant de St-Vallier mais il est intéressant de remarquer que le paraconide existe en général, bien que très réduit. C'est là un trait archaïque qui ne se retrouve plus chez le fossile de St-Vallier. Il y a souvent une ébauche de métastylide à l'arrière du métaconide de la M_2 de *N. donnezani*. A côté de ce type le plus courant, certaines M_2 paraissent plus évoluées, en particulier celle qui appartient à la mandibule FSL n° 40 933 (possédant un lobe sous-angulaire). La M_2 de *V. vulpes* est assez différente de celles des deux représentants du genre *Nyctereutes*, par suite surtout de sa réduction dans le sens antéro-postérieur; le paraconide, d'autre part, a complètement disparu et il faut noter que certaines dents montrent une tendance à former un denticule supplémentaire très réduit à l'arrière du métaconide.

En ce qui concerne les dimensions des dents supérieures, B. Kurtén (1965, p. 49 et 50) a publié un tableau récapitulatif des mesures qu'il a prises et réalisé un diagramme suivant la technique de G.G. Simpson : une

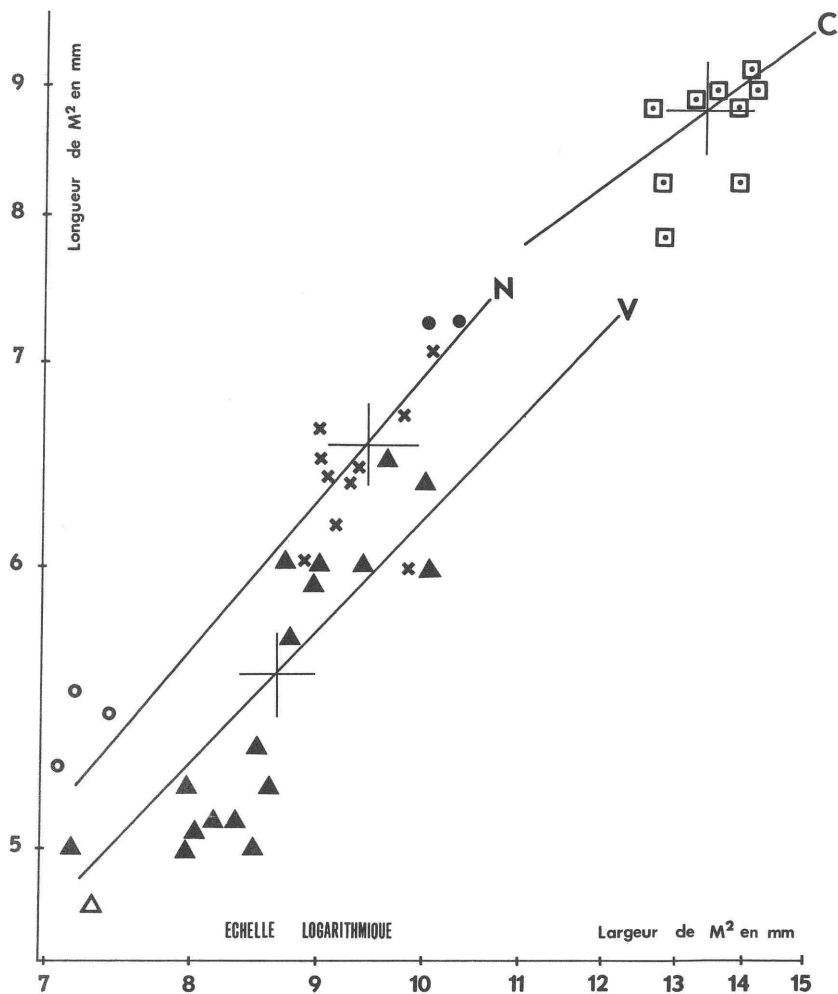


FIG. 6. — M2 inférieure gauche de *Nyctereutes megamastoides* de Villaroya de type multicuspide ($\times 5$).

concordance très étroite apparaît entre les dimensions de la carnassière et des tuberculeuses de *N. megamastoides* et *N. donnezani*. Si on élargit cette comparaison en ajoutant, comme je l'ai fait, les valeurs des dimensions homologues de *V. vulpes* et de *C. lupus* on se rend compte, comme d'autres auteurs l'ont déjà souligné, que dans le genre *Nyctereutes* la somme des longueurs des deux tuberculeuses supérieures présente, par rapport à la longueur de la carnassière supérieure, une valeur relative plus grande que chez le renard et le loup.

D'autres différences peuvent être mises en évidence lorsqu'on examine séparément les tuberculeuses supérieures; ces dernières paraissent plus massives dans le genre *Nyctereutes* car la longueur relative est alors, par rapport à la largeur, plus élevée que chez le renard. Ceci apparaît bien dans le diagramme (fig. 7) représentant la covariation des longueurs et largeurs de M² : en ce qui concerne *N. megamastoides* et *N. donnezani* une allométrie longueur-largeur positive existe, dont le coefficient atteint la valeur $k = 1,24$. Cette allométrie est moins forte chez *V. vulpes* pour lequel j'ai calculé $k = 1,10$ (échantillon de dix-sept renards actuels de la région Rhône-Alpes); mais pour *C. lupus* (neuf M² appartenant à un échantillon du Quaternaire supérieur) la ligne de régression présente une pente assez différente exprimant une allométrie négative ($k = 0,78$).

En ce qui concerne la canine supérieure, la hauteur relative de la couronne (par rapport à la longueur et à la largeur) est assez faible, caractère se retrouvant sur la canine inférieure et il me paraît difficile d'affirmer, comme J. Viret, que cette dent est bien « alopécoïde », si l'on admet que ce qualificatif doit traduire l'allure élancée de la couronne. Le nombre de canines supérieures mesurables, à ce point de vue, est malheureusement très faible ($n = 5$), comme d'ailleurs celui des canines de *N. donnezani* ($n = 4$) pour utiliser des tests statistiques valables. Une observation attentive permet de constater cependant que les canines supérieures et inférieures de *N. donnezani* ont une hauteur relative de couronne qui les rapproche de *V. vulpes*, tout en



- × N. megamastoides de St Vallier
 - N. procyonoides actuel
 - ▲ V. vulpes actuel
- N. donnezani de Perpignan
 - △ V. alopecoides de St Vallier
 - ◻ C. lupus würmien

Lignes de régression des longueurs sur les largeurs de M² : N, V et C

Ligne N : N. megamastoides (n = 10) et N. donnezani (n = 2) – coefficient d'allométrie : 1,24

Ligne V : V. vulpes (n = 17) – coefficient d'allométrie : 1,10

Ligne C : C. lupus (n = 9) – coefficient d'allométrie : 0,78

FIG. 7. — Représentation graphique de la covariation des longueurs-largeurs des M² supérieures appartenant aux genres *Nyctereutes* et *Vulpes*.

paraissant cependant moins « alopécoïdes ». Quant aux canines des représentants du genre *Canis*, elles se distinguent nettement par leurs dimensions relatives plus fortes qui leur confèrent une robustesse bien plus marquée que chez les *Canidae* précédents.

LE CRÂNE EN NORMA LATERALIS

Grâce au riche matériel de St-Vallier, j'ai pu mettre en connexion avec le crâne ML-QSV n° 1108 (conservé en totalité) une mandibule s'adaptant de façon presque parfaite, ce qui m'a permis de réaliser un dessin schématique de l'ensemble vu en *norma lateralis* (fig. 8). Je présente, sur la même page, la reproduction d'un crâne de *V. vulpes* et d'un de *C. lupus* : pour rendre la comparaison plus aisée, les dimensions ont été modifiées de façon que les longueurs totales respectives apparaissent à peu près identiques pour les trois crânes; j'ai choisi, d'autre part, le plan auriculo-orbitaire comme plan horizontal de référence (a), ce qui me paraît logique car on tient compte ainsi du plan physiologique de la vision.

Plusieurs constatations peuvent être faites grâce à cette technique d'étude. Chez *N. megamastoides* le museau est fin, assez court et pointu tandis que le diamètre vertical (b) perpendiculaire au plan auriculo-orbitaire et passant par le trou grand rond (*foramen rotundum*) est particulièrement important; il y a une nette prépondérance relative de la partie moyenne du crâne au niveau et en arrière des apophyses orbitaires du frontal très robustes. La ligne de profil depuis la partie culminante du crâne (portion moyenne de la boîte crânienne) montre une obliquité assez prononcée vers le bas et en avant, avec un bombement bien apparent de l'os frontal traduisant la présence constante de sinus frontaux (j'ai pu vérifier radiographiquement cette structure sur tous les crânes de St-Vallier). Chez *C. lupus* le museau extrêmement robuste, très épais dans le sens vertical au niveau des prémolaires (ce qui se traduit à ce niveau par une béance interdentaire) (5) n'a ni la brièveté ni la finesse de celui de *N. megamastoides*. D'autre part, la voûte crânienne est pratiquement subhorizontale de l'arrière à l'avant jusqu'au niveau des apophyses orbitaires où, par suite de l'existence de sinus frontaux en général importants, cette région apparaît un peu boursouflée. Chez *V. vulpes*, bien que la partie rostrale soit dans l'ensemble un peu fine, le diamètre vertical de la tête est à peu près constant de l'avant vers l'arrière. Le point culminant du crâne, tel qu'il est orienté, se trouve très en arrière, peu avant la protubérance occipitale externe et le profil, à partir de ce point, décrit une ligne peu oblique vers le bas.

Un autre caractère intéressant révélé par l'étude en vue latérale est l'angle occluso-orbitaire (α) formé par le plan auriculo-orbitaire (a) et le plan occlusal (c). Comme le plan occlusal est presque horizontal chez *N. megamastoides*,

(5) Dans la terminologie médicale odonto-stomatologique, elle correspond à l'existence d'un espace séparant dans le sens vertical une portion de la rangée dentaire supérieure de la portion correspondante de la rangée inférieure lorsque les mâchoires sont réunies.

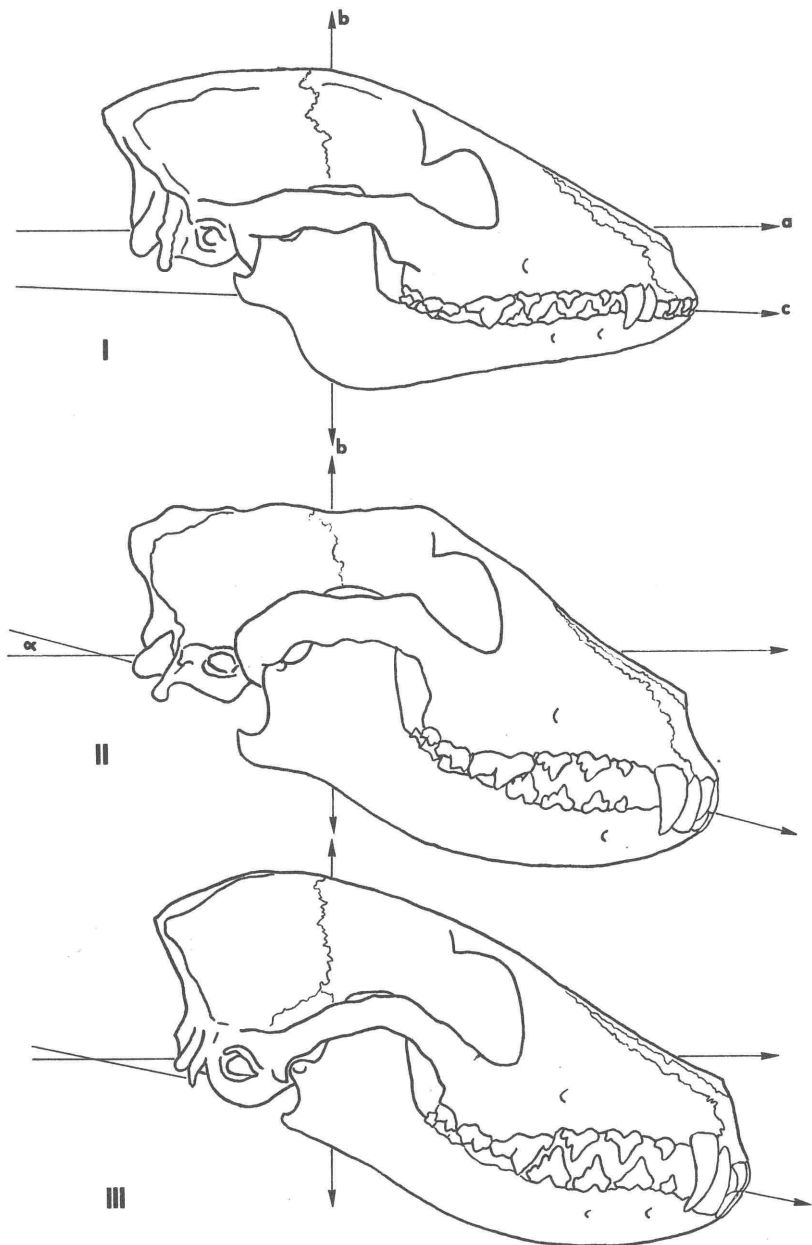


FIG. 8. — Crânes de *Nyctereutes megamastoides* (I), *Canis lupus* (II) et *Vulpes vulpes* (III) vus en norma lateralis.

Un réduction des dimensions a été réalisée de telle façon que les longueurs respectives de chaque crâne paraissent sensiblement égales.

- a) Plan horizontal auriculo-orbitaire;
- b) Diamètre vertical passant par le trou grand rond;
- c) Plan occlusal;
- α) Angle occluso-orbitaire.

la valeur de l'angle est, par suite, extrêmement faible, alors que le même plan étant bien plus oblique en bas et en avant chez les deux autres Canidae, l'angle est alors plus important : au moins 10° chez *V. vulpes* et 15° chez *C. lupus*.

Ces caractères mis en évidence sur l'ensemble crâne-mandibule de *N. megamastoides* en *norma lateralis* se retrouvent presque identiques chez *N. procyonides* actuel, si bien que j'ai jugé inutile de représenter le crâne de ce dernier : même museau court et pointu, diamètre vertical maximum à la partie moyenne du crâne et faible au niveau de la région prémolaire. Il n'y a malheureusement pas de crâne de *N. donnezani* suffisamment bien conservé pour se prêter à ce genre d'étude.

LES MUSCLES MASTICATEURS ET LE RÉGIME ALIMENTAIRE

En examinant minutieusement les aires d'insertion des muscles masticateurs, il est possible d'obtenir, au cours de l'étude de restes fossiles, des renseignements fort intéressants pour la compréhension de la cinématique mandibulaire. Sur les crânes de *N. megamastoides* de St-Vallier, il est facile de remarquer le relief très accusé des crêtes fronto-pariétales (*linea temporalis*), de la crête sagittale externe de l'occipital (*crista occipitalis externa*) et la robustesse de l'arcade zygomatique (*arcus zygomaticus*) qui indiquent la puissance considérable du muscle temporal. D'autre part, l'apophyse paroccipitale de l'occipital (*processus jugularis*) servant d'attache au muscle digastrique est particulièrement volumineuse. Enfin et surtout, de précieuses indications pour la compréhension de la fonction masticatrice peuvent être apportées par une observation minutieuse de la région angulaire de la mandibule. Les travaux de M. Gaspard (1964) sur le dispositif complexe des muscles masticateurs des Canidae ont montré que l'importance et les caractères de l'action musculaire au cours de la mastication se traduisaient sur le modelé et la morphologie de la région angulaire; cet auteur a décrit quatre types morphologiques principaux de l'angle mandibulaire auxquels correspondent des caractères particuliers de la denture et des fonctions masticatrices différentes. Entre un type A broyeur (*Canis aureus*) et un type B où la lacération prédomine (*Cuon alpinus*) prennent place des formes intermédiaires : type C moyen (*C. lupus*) où trituration et lacération s'équilibrent plus ou moins et type D avec lobe sous-angulaire (*Otocyon megalotis*). La mandibule de *N. megamastoides* présente à ce niveau (fig. 1 et 2) des reliefs prononcés : du côté interne l'arête interne, 1, (6) qui divise l'apophyse en deux fossettes ptérygoïdiennes, la supérieure, 2, étant un peu plus vaste que l'inférieure et la crête pointillée, 3; du côté externe, la crête diagonale, 4, bien marquée va du tubercule antérieur, 5, au tubercule postérieur, 6. Ces caractères ajoutés à une réduction de la fosse massétérine (*fossa masseterica*), 7, rapprochent beaucoup *N. megamastoides* du type A (broyeur). Les traits particuliers de la denture (faiblesse relative des pré-carnassières, importance fonctionnelle de la portion broyeuse, carnassières basses

(6) Suivant la terminologie utilisée par M. Gaspard.

et massives) sembleraient confirmer la prépondérance des mouvements d'ajustement, de latéralité aux dépens de ceux de cisaillement. Mais la présence d'un lobe sous-angulaire fait entrer cette mandibule dans une catégorie spéciale, le type D. Cette expansion est vraiment énigmatique; est-ce un simple remaniement, comme le suggère M. Gaspard, ou peut-on tenter d'apporter une autre explication ? Je crois que chez *N. megamastoides* les fonctions de lacération, de cisaillement devaient être nettement dominées par une fonction broyeuse d'intensité maximale. Il ne s'agit pas, à proprement parler, de trituration mais plutôt d'écrasement. Ce mécanisme utilisant principalement les parties broyeuses de la denture devait solliciter non seulement les muscles d'ajustement permettant les mouvements de latéralité (toujours restreints chez de tels Carnivores même dans le cas d'abrasion prononcée) mais également d'autres faisceaux, facteurs de puissance. Parmi ceux-ci deux muscles d'action opposée me semblent particulièrement essentiels : le temporal, d'abord, dont les aires d'insertion crâniennes sont très apparentes et, d'autre part, le digastrique qui va de l'apophyse paroccipitale au lobe sous-angulaire de la mandibule. Cette expansion osseuse constitue pour le digastrique une insertion mandibulaire mobile basse et reculée, si bien que la direction des fibres, au lieu d'être proche de l'horizontale comme chez beaucoup de Carnivores, est oblique en haut et en arrière. La puissance de ce muscle devait être nettement plus considérable que chez un autre canidé de même taille. En admettant l'action d'une pression intense sur l'angle mandibulaire par l'intermédiaire des dents postérieures, se traduisant radiographiquement par une disposition particulière des travées osseuses, il est permis de penser que, par ce mécanisme et sous l'action modelante d'un muscle digastrique très développé, la mandibule a dû progressivement édifier cette expansion. Ce qui n'était qu'une variation intra-spécifique chez *N. donnezani* est devenu un trait caractéristique chez *N. megamastoides*.

La mandibule de *N. donnezani* se rapproche beaucoup du type A, elle aussi, avec son apophyse angulaire très épaisse et puissante, sa fosse massétérine réduite mais sa fossette ptérygoïdienne supérieure est moins importante. Elle paraît moins spécialisée dans la fonction triturante et ceci est confirmé par les caractères de la denture : même allure générale que les dents de *N. megamastoides* mais abrasion relative moindre au niveau des tuberculeuses et existence de quelques caractères alopécoïdes (canines). On peut donc considérer cette mandibule de *N. donnezani* avec un lobe sous-angulaire plus ou moins évident (ne constituant pas, en tout cas, un caractère vraiment spécifique) comme appartenant à un canidé moins spécialisé dans ce type particulier de fonction broyeuse.

En ce qui concerne *N. procyonides* actuel, je ne crois pas que la fonction triturante ait la même intensité que chez son ancêtre villafranchien; l'abrasion peu apparente et l'aspect assez « piquant » de la denture avec une bonne hauteur d'engrenure le laissent supposer. Cet animal a une taille nettement plus faible et l'aspect général de son squelette dénote une gracilité indéniable quand on le compare à *N. megamastoides*. Le crâne, en particulier, qui ne possède pas de fortes crêtes d'insertion musculaire fait penser à une bête beaucoup moins redoutable. *N. procyonoides* qui se nourrit actuellement de petites proies vivantes, poissons, grenouilles, insectes n'a certainement pas le même régime

alimentaire que *N. megamastoides*. Le lobe sous-angulaire qu'il présente est probablement un caractère archaïque au même titre d'ailleurs, à mon avis, que le lobe visible sur la mandibule de certains petits Canidae d'Amérique.

CONCLUSION

En résumé, à la suite de l'étude de *N. megamastoides* de St-Vallier que j'ai comparé aux autres représentants du genre et à certains Canidae actuels, dans le but de préciser les affinités du fossile villafranchien et par suite sa position systématique, j'ai pu retenir un certain nombre de traits originaux : en premier lieu, la morphologie caractéristique de la mandibule avec une robustesse et une massivité considérables de la partie postérieure qui présente un lobe sous-angulaire très apparent. La région angulaire qui devait donner attache à un système musculaire extrêmement puissant, mis en jeu au cours de la mastification, contraste de façon frappante avec la finesse de la mandibule dans sa partie antérieure. Du côté des dents, d'autre part, il faut signaler l'importance secondaire de la « cisaille antérieure » (7) par rapport aux dents postérieures, et la nette prépondérance des dents broyeuses par rapport aux dents sectoriales aussi bien à la mandibule qu'au maxillaire. L'abrasion souvent considérable de cette partie broyeuse confirme tout à fait cette spécialisation. L'étude du crâne montre, à côté d'empreintes musculaires extrêmement vigoureuses, le fort développement de la partie moyenne au niveau et en arrière des apophyses orbitaires du frontal (où le diamètre vertical de l'extrémité céphalique est le plus important) ce qui contraste avec le museau court et pointu.

Plusieurs conséquences peuvent être tirées de ces constatations :

1) *N. megamastoides* devait posséder une fonction masticatrice de type broyeur très accusé; il s'agissait au niveau des dents postérieures d'un mécanisme très puissant d'écrasement plutôt que d'une simple trituration. La présence de petites canines et de prémolaires grêles sans béance interdentaire, la finesse et la brièveté du museau indiquent que *N. megamastoides* n'était pas un prédateur caractérisé mais il n'est pas possible évidemment d'émettre quelque hypothèse sur le genre précis de nourriture consommée. On peut penser, en tout cas, que cette fonction masticatrice particulière devait correspondre à un haut degré de spécialisation. Ceci peut expliquer sa disparition brutale après le Villafranchien, par suite de conditions écologiques (différentes) imposées par un changement climatique d'où a pu découler une modification trop radicale dans les possibilités alimentaires offertes.

2) Je crois tout à fait légitime de placer le fossile du Pliocène de Perpignan dans le genre *Nyctereutes* : les caractères de la mandibule (massivité de la portion postérieure et finesse de la portion antérieure, échancrure pré-angulaire très marquée et lobe sous-angulaire en voie de réalisation) alliés à

(7) Il semblerait justifié de remplacer, tout au moins chez les Canidae, ce terme créé par M. Friant par celui plus exact de « pince antérieure ».

ceux de la denture (dimensions et morphologie extrêmement proches de celles de *N. megamastoides*) justifient cette position. Il est indéniable que *N. donnezani* montre quelques caractères qui le rapprochent du genre *Vulpes* : canines quelque peu alopécoïdes, tendance à la formation de denticules supplémentaires sur les molaires inférieures. D'un autre côté, certains traits archaïques (trigone de M_2), l'absence d'une spécialisation dans une fonction masticatrice bien définie autorisent à penser que si *N. donnezani* n'est pas l'ascendant direct de *N. megamastoides* il doit tout au moins appartenir à une lignée évolutive extrêmement voisine. On considère habituellement que la fréquence importante des restes de *N. megamastoides* dans les gisements villafranchiens est explicable par l'arrivée en Europe de l'espèce asiatique *Nyctereutes sinensis* Schlosser. L'hypothèse d'une migration ne doit pas être rejetée mais il faut admettre que le genre devait exister au Pliocène en Europe : sa présence est signalée dans un gisement découvert récemment à Layna (Espagne) et datant du Villafranchien inférieur qui doit être inclus, pour beaucoup d'auteurs, dans le Pliocène terminal. *N. donnezani* semble, par quelques caractères alopécoïdes, encore peu éloigné du phylum qui a conduit au genre *Vulpes*; ceci pourrait être expliqué par l'existence à une période peu antérieure d'un tronc commun de Canidae moins différenciés, se divisant par la suite pour aboutir aux genres *Nyctereutes* et *Vulpes*. On comprend dès lors que les représentants fossiles du genre *Nyctereutes* présentent certains caractères proches de ceux des renards, au point que certains auteurs les aient, dans le passé, rattachés au genre *Vulpes*.

3) Le genre *Nyctereutes* paraît, par contre, plus éloigné de la lignée des *Canis*; celle-ci qui débute à la fin du Miocène espagnol (*Canis cipio* Crusafont) a été retrouvée dans le Pliocène du Roussillon grâce aux récentes découvertes de J. Leinders et J. Michaux (1969). Dès cette période le développement important de la canine et des précarnassières indiquent un prédateur caractérisé; la puissance de la « pince » antérieure qui s'oppose au développement limité de la partie broyeuse postérieure se retrouve, à un degré plus ou moins accentué, tout au long du Quaternaire depuis le groupe de *Canis etruscus* jusqu'à *C. lupus* actuel.

4) *N. procyonides* actuel qui vit en Asie est le descendant de *N. sinensis*. Ce dernier n'a pas subi le même sort que *N. megamastoides* et a pu survivre grâce à une adaptation à des conditions écologiques probablement très différentes qui s'est traduite par une diminution progressive de taille. Bien qu'on retrouve sur cette espèce beaucoup de caractéristiques morphologiques, en particulier le lobe sous-angulaire, il est évident qu'on se trouve en présence d'un petit animal bien différent, en ce qui concerne principalement sa fonction masticatrice. Cette diminution de taille importante et un peu insolite doit correspondre à un changement radical de régime alimentaire.

5) Pendant longtemps, l'ancienne classification des Canidae établie par T. H. Huxley et basée principalement sur l'existence ou non de sinus frontaux a été largement utilisée. Dans le cas de *N. megamastoides* il n'apparaît pas que la présence d'un sinus frontal soit suffisante pour rapprocher ce fossile du groupe des Thooïdes tel qu'il a été défini par Huxley alors qu'il est plus proche des Alopécoïdes du fait des caractères de sa denture. Il présente,

de façon évidente, suffisamment de traits originaux pour mériter un classement à part et l'attribution au genre *Nyctereutes* qui en a été faite est pleinement justifiée. Il semble bien que des études approfondies basées sur du matériel fossile nouveau soient nécessaires pour clarifier le difficile problème taxinomique posé par la famille des Canidae.

BIBLIOGRAPHIE

- AEGERTER L., 1960. — Position systématique du genre *Nyctereutes* de St-Vallier. Diplôme d'études supérieures, Fac. Sci. Lyon, 134 p., 18 tabl., 33 pl., (*inédit*).
- BANNIKOV A.G., 1964. — Biologie du chien viverrin en U.R.S.S. *Mammalia*, Paris, 28, n° 1 : 1-39, 4 tabl., 2 pl.
- BARONE R., 1966. — Anatomie comparée des mammifères domestiques. J. Tixier édit., Lyon, t. premier, ostéologie, 811 p.
- BLAINVILLE M. DUCROTAY de, 1839-1864. — Ostéographie ou description iconographique comparée du squelette et du système dentaire des cinq classes d'animaux vertébrés récents et fossiles pour servir de base à la Zoologie et à la Géologie. Baillière édit., Paris, 4 t., 4 vol. de 323 pl.
- BONIFAY M.F., 1966. — La faune villafranchienne : p. 65-68, 1 pl., in Atlas de Préhistoire, t. III : Faunes et flores préhistoriques de l'Europe occidentale, Boubée édit., Paris.
- BOULE M., 1889. — Le *Canis megamastoides* du Pliocène moyen de Perrier (Puy de Dôme). *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris (3) 17 : 321-330, 1 pl., 3 fig.
- CRUSAFONT PAIRO M., 1950. — El primer representante del genero *Canis* en el Pontiense eurasiatico (« *Canis cipio* » nov. sp.). *Bol. r. Soc. esp. Hist. nat.*, Madrid, 48, 1 : 43-51, pl. IX.
- CRUSAFONT PAIRO M., AGUIRRE E. de et MICHAUX J., 1969. — Un nouveau gisement de mammifères d'âge villafranchien inférieur (Pliocène terminal) découvert à Layna (Soria, Espagne). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 268, 17 : 2174-2176.
- DEL CAMPANA D., 1913. — I cani pliocenici di Toscana. *Palaeontogr. Ital.*, Pise, 19 : 189-254, 2 fig., 6 tabl.
- DEL CAMPANA D., 1917. — Sulla presenza del (*Canis*) *Cerdocyon megamastoides* Pom. nel Pliocene del Valdarno inferiore. *Riv. Ital. Paleont.*, Parme, 33, I-II, p. 29-34, 3 fig.
- DEPÉRET C., 1890. — Les animaux pliocènes du Roussillon. *Mém. Soc. Géol. Fr., Paléont.*, 3 : 195 p., 4 fig., 18 pl.
- FRECHKOP S., 1959. — De la position systématique du genre *Nyctereutes*. *Bull. Inst. roy. Sc. nat. Belg.*, Bruxelles, 35, 19 : 1-20, 10 fig.
- GASPARD M., 1964. — La région de l'angle mandibulaire chez les Canidae. *Mammalia*, Paris, 28, 2 : 249-329, 24 fig., 2 tabl.
- GERVAIS P., 1848-1852. — Zoologie et Paléontologie françaises (Animaux vertébrés). Bertrand édit., Paris, t. I, 271 p., t. II, explication des planches et divers mémoires, t. III, 80 pl.
- HUXLEY T.H., 1880. — On the cranial and dental characters of the Canidae. *Proc. Zool. Soc.*, Londres : 238-288, 16 fig., 21 tabl.

- KORMOS Th., 1911. — *Canis (Cerdocyon) petenyii* n. sp. und andere interessante Funde aus dem Komitat Baranya. *Mitt. Jahrb. Kgl. ungar. Geol. Reichsanst.*, Budapest, **19**, 4 : 167-196, pl. VI et VII.
- KURTEN BJ., 1963. — Villafranchian faunal evolution. *Comment. biol.*, Helsinki, **26**, 3 : 18 p., 1 fig., 1 tabl.
- KURTEN BJ., 1965. — The Carnivora of the Palestine caves. *Act. zool. fenn.*, Helsinki, **107** : 74 p., 11 fig., 4 pl., 25 tabl.
- KURTEN BJ., 1967. — Some quantitative approaches to dental microevolution. *Journ. dent. res.*, **46**, 5 : 817-828, 17 fig., 4 tabl.
- LAVOCAT R., 1942. — Sur le *Canis megamastoides* POMEL et ses affinités. *C. R. som. Soc. géol. Fr.*, Paris, **10** : 85-86.
- LEINDERS J. et MICHAUX J., 1969. — Complément à la connaissance de la faune de mammifères du Pliocène du Roussillon. Précision sur l'extension chronologique du genre *Canis* en Europe. *C. R. som. Soc. géol. Fr.*, Paris, **6** : 322-324, 2 tabl.
- PIVETEAU J., 1961. — *Traité de Paléontologie*, Masson édit., Paris, t. VI, vol. 1, Mammifères (origine reptilienne, évolution), 1138 p., 970 fig., 1 pl.
- POMEL A., 1843. — Nouvelle espèce de chien fossile découverte dans les alluvions volcaniques de l'Auvergne. *Bull. Soc. géol. France*, Paris, **14** : 38-41, 1 fig., 1 tabl.
- POMEL A., 1853. — Catalogue méthodique et descriptif des vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout dans la vallée de son affluent principal, l'Allier. J.B. Baillière édit., Paris, 193 p.
- SCHAUB S., 1943. — Die oberpliocäne Saugetierfauna von Senèze (Haute-Loire) und ihre Verbreitungsgeschichtliche Stellung. *Eclogae geol. Helv.*, Bâle, **36**, 2 : p. 270-289, 8 fig., 1 tabl.
- SICKENBERG O., 1968. — Die unterpleistozäne Fauna von Wolaks (Grèce), II die Carnivoren. *Ann. géol. Pays Hellen.*, Athènes, 621-646, 2 texte-fig., 6 tabl., pl. LXXI-LXXIII.
- SIMPSON G. G., 1941. — Large pleistocene felines of North America. *Amer. Mus. novit.*, New York, **1136**, p. 1-27, 11 fig.
- STACH J., 1954. — Nyctereutes (Canidae) w pliocene Polski. *Acta Geol. Polon.*, Varsovie, **4**, 2 : p. 191-206, 2 fig., 1 tabl., 2 pl.
- STEHLIN H. G., 1923. — Die oberpliocäne Fauna von Senèze (Haute-Loire). *Eclogae géol. Helv.*, Bâle, **18**, 2 : 268-281.
- STEHLIN H. G., 1923-1933. — Paléontologie des couches paléolithiques in « Dubois A. et Stehlin H. G. : La grotte de Cotencher, station moustérienne ». *Mém. Soc. Paléont. Suisse*, Bâle, vol. 52-53 : 33-178, fig. 3-27, pl. 5-9.
- TEILHARD DE CHARDIN P. et PITEVEAU J., 1930. — Les mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Ann. Paléont.*, Paris, **29**, 1-4 : 134 p., 42 fig., 23 pl.
- VILLALTA COMELLA J. F. de, 1952. — Contribucion al conocimiento de la fauna de mamíferos fosiles del Plioceno de Villaroya (Logroño). *Bol. Inst. geol. miner. Esp.*, Madrid, **64** : 1-203, 14 fig., 27 pl.
- VIRET J., 1948. — La faune de mammifères du loess durci de Saint-Vallier (Drôme) et ses conséquences stratigraphiques. *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **227** : 684-686.
- VIRET J., 1954. — Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat.*, Lyon, **4** : 1-200, 43 fig., pl. I-XXXIII.