

LE GENRE *SIVANASUA* (LOPHOCYONINAE, HYAENODONTIDAE, CREODONTA, MAMMALIA) DANS LE MIOCENE DE FRANCE

L. Ginsburg * et J. Morales **

RESUME

Deux dents du Miocène du Chêne de Navère (MN4b) sont interprétées comme M1 et M2 de *Sivanasua viverroides*. Le genre *Sivanasua* est connu en Europe par deux espèces. L'origine des Lophocyoniinae est remise en cause. Attribués d'abord aux Ailuridae (Schlosser, 1916), puis enracinés dans les Viverridae (Fejfar et Schmidt-Kittler, 1984), ils sont ici considérés comme issus de Créodontes Hyaenodontidae africains.

Mots-clés: Mammifères, Lophocyoniinae, Créodontes, Miocène, Afrique, migrations.

ABSTRACT

Two upper teeth from the lower Miocene of Le Chêne de Navère (Gers, France) are interpreted as M1 and M2 of *Sivanasua viverroides*. The genus is known in Europe by two species. The origin of the Lophocyoniinae is re-evaluated. We consider the group as rooted in some african hyaenodontoid Creodonta.

Keys words: Mammalia, Lophocyoniinae, Creodonta, Miocene, Africa, migrations.

RESUMEN

Dos dientes del yacimiento mioceno (MN4b) de Chêne de Navère (Gers, Francia) se interpretan como M1 y M2 de *Sivanasua viverroides*. El género *Sivanasua* está representado en Europa por dos especies. El origen de los Lophocyoniinae se reconsidera, primero atribuidos a los Ailuridae y después relacionados con los Viverridae, aquí son considerados como emparentados a los creodontos Hyaenodontidae africanos.

Palabras clave: Mammalia, Lophocyoniinae, Creodonta, Mioceno, Africa, migraciones.

Introduction

Sivanasua est un Lophocyoniinae connu et décrit en Bavière (Schlosser, 1916), en Espagne (Crusafont-Pairo, 1959), en Tchécoslovaquie (Fejfar et Schmidt-Kittler, 1984) et en France (Viret, 1951). Bulot (1981) l'a aussi signalé au Chêne de Navère, gisement qui se trouve à la partie sommitale de la MN4. L'étude du matériel de ce dernier gisement nous amène à reconsidérer l'origine des Lophocyoniinae.

Historique

Schlosser (1916) décrit sous le nom de *Aeluravus viverroides* deux fragments de mandibule et une

M2 isolée provenant du gisement d'Attenfeld (Allemagne du sud), d'âge MN4. Pilgrim (1931, 1932) remarqua que le nom d'*Aeluravus* était préemployé et le remplaça par celui de *Sivanasua*. Il décrit aussi sous ce nom générique deux espèces nouvelles des Siwaliks: *Sivanasua palaeindica* et *Sivanasua himalayensis*. En 1951, Viret rattacha à *Sivanasua viverroides* une carnassière supérieure isolée de La Grive-Saint-Alban (MN7/8) et, en 1959, Crusafont fit connaître de Papiol (MN4) dans le Valles-Penedés (Espagne) une autre forme du même genre qu'il nomma *Sivanasua viverroides antiqua*, représentée encore par des restes très incomplets, tandis que Gingerich et Sahni (1979) rattachaient aux Primates Adapidae les deux espèces des Siwaliks qui

* Laboratoire de Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France.

** Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal, 2, 28006 Madrid, Espagne.

devinrent respectivement *Indroloris himalayensis* (Pilgrim) et *Sivaladapis palaeindicus* (Pilgrim). Schmidt-Kittler décrit ensuite (1983), du Miocène inférieur d'Aliveri dans l'île d'Eubée en Grèce, une autre espèce de *Sivanasua*: *S. aliverensis*. L'année suivante, Fejfar et Schmidt-Kittler créent pour cette dernière espèce le genre *Euboictis*, élèvent au rang d'espèce la forme de Papiol et font connaître une troisième espèce de *Sivanasua*: *S. moravica* d'Orechov et de Dolnice (MN4) en Tchécoslovaquie. Enfin Fejfar et Schmidt-Kittler (1987) établissent *Lophocyon carpathicus* n. gen. n. sp. de Kosice-Bankov (Miocène moyen) en Slovaquie et Koufos *et al.* (1995) *Lophocyon paraskevaidisi* n. sp. de l'île de Chios en Grèce, d'âge MN4 ou MN5.

Position systématique des Lophocyoninae

Sivanasua a été classé par Schlosser (1916), Viret (1951) et Crusafont (1959) parmi les Procyonidae Ailurinae. Schmidt-Kittler (1983) reprend le problème grâce à du nouveau matériel provenant de l'île d'Eubée en Grèce, écarte toute relation avec les Procyonidae et enracine *Sivanasua* entre les Viverridae et les Viverridae, à l'intérieur des Feliformia. Puis Fejfar et Schmidt-Kittler (1984) établissent pour la forme de Grèce le genre *Euboictis* et rangent les deux genres (*Sivanasua* et *Euboictis*) chez les Viverridae. Depuis, de nouveaux matériaux appartenant aux Lophocyoninae ont été décrits (Fejfar et Schmidt-Kittler, 1987; Koufos *et al.*, 1995), tandis que Bulot (1981) signalait sans les décrire deux dents isolées provenant d'un petit gisement du Bassin d'Aquitaine. L'étude de ces deux dernières dents nous permet d'aborder de manière nouvelle le problème de la position systématique des Lophocyoninae.

Les derniers auteurs qui se sont penchés sur le problème de la position systématique du groupe sont Fejfar et Schmidt-Kittler qui l'ont placé parmi les Feliformia (au sens de Tedford, 1976) et, à l'intérieur de ce groupe, chez les Viverridae. Les raisons avancées par ces auteurs sont la réunion des caractères suivants: perte de M3 et de m3, forme en V et abaissement du trigonide de m1 (caractères visibles sur de nombreux Viverridés actuels), allongement du talonide et grand développement de l'hypoconulide de m2 (caractères connus chez de nombreux Viverridés actuels dont *Eupleres*, *Cynictis* et *Fossa*; cf. Schmidt-Kittler, 1983), élargissement et une certaine molarisation des prémolaires, faits observable aussi chez certains Viverridae (*Chrotogale*, *Paguma*, *Paradoxurus*, *Hemigale*, *Arctictis*), enfin présence d'un cingulum lingual sur la M1 (caractère observé aussi chez certains Viverridae comme *Hemigale* et *Herpestes*).

Tous les Viverridae à p3 élargie et/ou à m1 abaissée cités par Fejfar et Schmidt-Kittler ont perdu leur régime alimentaire initial de purs carnassiers. *Paguma*, *Paradoxurus*, *Arctictis* sont omnivores (Lekagul et McNelly, 1977), *Chrotogale*, dont le régime alimentaire est mal connu, semble se nourrir, au moins en partie, de vers de terre (Bourlière, 1955), tandis que *Hemigalus* se nourrirait à 90 % d'insectes. Enfin *Eupleres*, dont le régime est aussi incomplètement connu, se nourrirait principalement de vers, insectes et petits batraciens. L'adaptation de ces Viverridés à un régime non purement carnassier est donc bien partagé avec les Lophocyoninae. Mais cela suffit-il pour les rattacher phylogénétiquement aux Viverridae? Nous noterons que:

1. Sur la mandibule de *Paguma*, *Chrotogale*, *Paradoxurus*, *Hemigalus* et *Arctictis*, seules p3 et p4 parmi les prémolaires ont été modifiées par rapport au type fondamental d'un Viverridae hypercarnivore (c'est-à-dire à régime alimentaire purement carnassier) comme *Viverra* ou *Herpestes*, à la différence des Lophocyoninae dont toutes les prémolaires ont été modifiées, présentant une spécialisation beaucoup plus accentuée vers un régime non carnassier. Les Lophocyoninae étant miocènes et les Viverridae mis en cause étant tous actuels, il est impossible de faire dériver les Lophocyoninae des Viverridae hypocarnivores cités. Un certain parallélisme est seul évocable.

2. Chez *Paguma*, *Chrotogale*, *Paradoxurus*, *Hemigalus* et *Arctictis*, la m1 est très nettement plus longue, plus haute et, selon les genres, à peine ou beaucoup plus large que la p4, tandis que la m2 est beaucoup plus courte et étroite que la m1. Les rapports de longueur entre p4, m1 et m2 sont chez ces Viverridae hypocarnivores les mêmes que chez les Viverridae hypercarnivores tels que *Viverra* et *Herpestes*. Ces rapports de taille entre p4, m1 et m2 sont très différents chez les Lophocyoninae.

3. Au maxillaire, la P3 est très légèrement plus longue que la P2 et beaucoup plus courte que la P4 chez *Paguma*, *Chrotogale*, *Paradoxurus*, *Hemigalus* et *Arctictis*, exactement comme chez *Herpestes* et *Viverra* et à la différence de *Lophocyon paraskevaidisi* et *Euboictis aliverensis*, qui sont les seuls Lophocyoninae dont on connaisse bien les prémolaires supérieures.

4. La perte de M3 et de m3 se retrouve chez de nombreux Créodontes comme les Oxyaenidae Oxyaeninae (Paléocène et Eocène d'Amérique du nord) et les Hyaenodontidae Lymnocyoninae (Eocène d'Amérique du nord et Oligocène d'Europe). En Afrique existent des Créodontes d'âge miocène inférieur, dont on ignore pour certains la formule dentaire exacte mais Savage note que sur la mandibule

bule de *Teratodon enigmae* (Savage, 1965, figs. 16-18) il n'y a que cinq alvéoles pour les trois molaires inférieures. On aurait là une forme intermédiaire entre des Créodontes à trois molaires inférieures tels *Teratodon spekei* et des Créodontes à deux molaires inférieures seulement.

5. L'importance de la m2 et le développement de son trigonide sont parmi les caractères les plus typiques des Créodontes. Dans la quasi-totalité des cas, la m2 est même plus développée que la m1, tant en longueur qu'en largeur et en hauteur.

6. La présence d'un léger cingulum lingual sur M1, connue chez certains Viverridae et *Sivanasua*, et avancée comme un argument en faveur du rattachement des Lophocyoniinae aux Viverridae, se retrouve aussi chez les Créodontes africains miocènes *Teratodon*, *Anasinopa*, et chez l'Arctocyonoidea africain *Kelba*.

7. Chez les Lophocyoniinae et l'ensemble des Créodontes, m1 est d'une part plus étroite que p4, et d'autre part de taille égale ou inférieure à m2. Sur la seule hémimandibule complète connue de Lophocyoniinae, la THB 1 de *Lophocyon paraskevaidisi* de Chios (Koufos *et al.*, 1995, fig. 3b-c et pl. 67, fig. 2), les prémolaires inférieures sont de plus en plus longues et larges de p1 à p4; p4 est ensuite suivie d'une m1 qui lui est de même largeur mais légèrement plus courte; et m1 est suivie d'une m2 qui lui est nettement plus longue. De telles proportions entre ces trois dernières dents (p4, m1 et m2) ne se retrouvent chez aucun Viverridae, tant actuel que fossile, même chez ceux dont la p4 se molarise. Les Viverridae ont tous une m1 beaucoup plus développée, tant en longueur qu'en largeur et en hauteur, que la p4 et la m2. Par contre ces proportions entre la m1 et les dents voisines (p4 et m2) sont les mêmes chez les Lophocyoniinae et les Créodontes.

8. La molaire supérieure d'*Euboictis aliverensis* JAU-A1 29 (= AL 29), interprétée comme une M1 par Fejfar et Schmidt-Kittler (1984, fig. 11) est proportionnellement plus longue et plus symétrique par rapport à un axe transversal que chez les Viverridae. Elle ressemble beaucoup plus par ces caractères à la M2 du Créodonte de l'Eocène d'Amérique du nord *Tritemnodon agilis* (Marsh, 1872) (Matthew, 1909, figs. 72 et 74) ou à celles des Créodontes du Miocène inférieur du Kenya *Teratodon spekei* Savage, 1965, *Teratodon enigmae* Savage, 1965 (Savage, 1965, figs. 3 et 12, pl. 1, figs. 2 et 4) et de l'Arctocyonoidea *Kelba quadeemae* Savage, 1965 (Savage, 1965, pl. 1, fig. 1) du Miocène inférieur du Kenya, qu'à une M1 de Viverridae. Un même développement du paracône et du métacône se retrouve aussi sur les M1 et M2 du Créodonte miocène africain *Anasinopa leakeyi* (Savage, 1965, pl. 1, fig. 7).

9. La dent supérieure d'*Euboictis aliverensis*

JAU-A1 30 (= AL 30), interprétée comme une P4 par Fejfar et Schmidt-Kittler (1984, fig. 10) ressemble plus par son profil et la morphologie de ses constituants à la M1 d'*Anasinopa leakeyi* qu'à une P4 de Viverridae.

10. Les deux dents du Chêne de Navère que nous décrivons plus bas, et qui appartiennent à un même sujet, ressemblent plus, par leur morphologie et les rapports de l'une avec l'autre, aux deux premières molaires supérieures d'*Anasinopa leakeyi* qu'à celles d'aucun Viverridae.

Finalement, les caractères d'adaptation à un régime hypocarnivore communs entre les Lophocyoniinae et les Viverridae sont d'une part peu nombreux (élargissement des prémolaires et allongement de m2) et ne portent d'autre part, pour les Viverridae, que sur des formes actuelles. Aucun Viverridae du Miocène inférieur ou moyen ne montre une telle adaptation, qui apparaît donc clairement comme une acquisition plus récente. Tous les autres caractères communs entre les Lophocyoniinae et les Viverridae se retrouvent chez les Créodontes (caractères ci-dessus notés 3, 4, 5, 6, 7), tandis que d'autres caractères communs aux Lophocyoniinae et à des Créodontes sont inconnus chez les Viverridae et ces caractères n'ont aucun lien avec une adaptation quelconque à un régime alimentaire hypocarnivore (Caractères 8, 9, 10).

Nous en concluons que les ressemblances morphologiques entre les Lophocyoniinae et les Viverridae doivent être portés à l'actif d'une convergence vers un régime alimentaire non carnassier (omnivore ou folivore) et non à une communauté d'origine. L'origine phylogénétique des Lophocyoniinae est à rechercher parmi les Créodontes. Nous trouvons confirmation de cette interprétation dans le fait que nous avons retrouvé dans le Miocène du Bassin d'Aquitaine deux os complets (un calcanéum à Pellecahus, d'âge MN4, et un astragale à Sansan, d'âge MN6) appartenant sans conteste à des Créodontes et convenant par la taille à des Lophocyonides. La formule dentaire de ceux-ci sera: ?3/?3, 1/1, 4/4, 3/2. Les dents jugales supérieures d'*Euboictis aliverensis* interprétées comme P1-M2 par Fejfar et Schmidt-Kittler nous paraissent devoir être P2-M3.

Les Créodontes les plus proches des Lophocyonides sont les genres africains *Anasinopa* et *Teratodon*. Ce dernier est malheureusement très incomplètement connu. Il montre cependant des prémolaires très larges, comme chez les Lophocyonides, et une tendance à la perte d'une molaire inférieure. Savage place *Teratodon* parmi les Oxyaenoidea (dans une famille nouvelle qu'il nomme les Teratodontidae nov.) et *Anasinopa* parmi les Hyaenodontidae Provierrinae. Van Valen (1967) place les deux genres

chez les Hyaenodontidae Hyaenodontinae. Il met aussi *Anasinopa* Savage, 1965 en synonymie derrière *Paracynohyaenodon* Martin, 1906. Cette synonymie est rejetée par Simons et Gingerich (1974), ainsi que par Badré (1979). Nous sommes d'accord avec les arguments donnés par ces derniers auteurs et considérerons *Anasinopa* comme un genre valable. Nous suivrons cependant Van Valen pour classer *Anasinopa* et *Teratodon* parmi les Hyaenodontidae.

Systématique

O. Creodonta Cope, 1875.

Famille: Hyaenodontidae Leidy, 1869.

Subfamille: Lophocyoniinae Fejfar et Schmidt-Kittler, 1987.

Genre: *Sivanasua* Pilgrim, 1931.
Sivanasua viverroides (Schlosser, 1916).

Matériel

Le Chêne de Navère (Gers), niveau 6 de Crouzel (1957), MN4 terminale:

- M1g. L labial x 1 = 8,4 x 8,0.
- M2g. L labial x 1 = 10,2 x 8,6.

Pellecahus (Gers), niveau 3 de Crouzel (MN4a):

- Calcanéum d (LRM 1100, don Esquillé). x 1 x h = 33,5 x 16,2 x 14,8.

Description

Les deux dents du Chêne de Navère, trouvées ensemble dans un gisement pauvre (le gisement n'a livré que 3 macromammifères déterminables spécifiquement; cf. Bulot, 1981, 1989) et présentant le même degré d'usure, appartiennent manifestement à un même individu. Nous les considérons comme une M1 et une M2, par comparaison avec les dents homologues d'*Anasinopa leakeyi* du miocène de Risunga Island (Kenya), étudiées par Savage (1965, fig. 21 et pl. 1, fig. 7).

M1 est triangulaire. Le tubercule central, que nous interprétons comme le métacône, est pointu et épais. Il est suivi d'un métastyle mince et allongé. En avant, bien séparé du métacône, se trouve le paracône. Le protocône est soulevé en pointe à l'extrémité linguale de la dent.

M2 est bâtie sur le même modèle que M1. Elle s'en distingue par sa plus grande taille, son protocône plus étroit, son paracône plus fort, son métastyle plus allongé et l'existence, en arrière du paracône, d'un cingulum labial court et épais.

Le petit calcanéum de Pellecahus (MN4a) est caractérisé par la position basse et surtout très antérieure du *sustentaculum tali*. Symétriquement à cette expansion, sur la face latérale et très antérieurement, le tubercule péronéen (= apophyse coronoïde in Davis, 1964), sous lequel passe le tendon du muscle *Flexor longus digitorum*, est mince et allongé, tandis que la surface articulaire supérieure est divisée en deux, montrant médialement une surface articulaire pour l'astragale et latéralement une surface articulaire, assez large et orientée nettement différemment, pour le péroné.

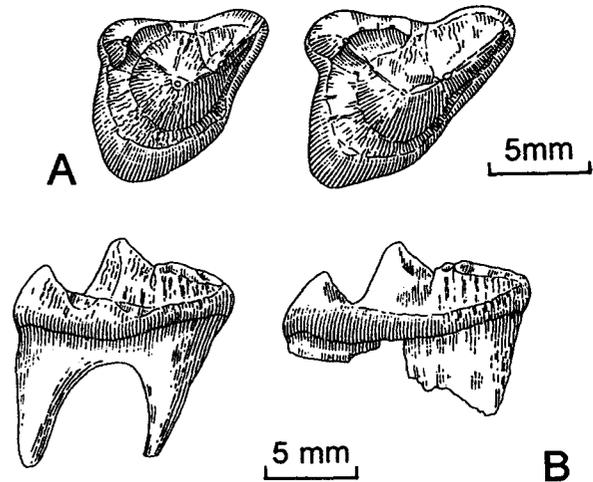


Fig. 1.—*Sivanasua viverroides* du Chêne de Navère: M1-M2 gauches. A) Vues occlusales, B) vue antéro-linguales.
Fig. 1.—*Sivanasua viverroides* from Le Chêne de Navère. Left M1-M2. A) Occlusal view, B) antero-lingual view.

Discussion

Les deux dents du Chêne de Navère ont la structure de leurs correspondantes chez les Lophocyoniidae. Par l'épaisseur du tubercule central, la force et la position très à l'avant du paracône, l'importance et la position du cingulum labial, ainsi que l'absence de cingulum lingual au pied du protocône, la M2 se rapproche plus de la dent de La Grive-Saint-Alban (Viret, 1951, pl. 2, fig. 19) attribuée classiquement à *Sivanasua viverroides* et de celle de Dolnice attribuée à *Sivanasua moravica* (Fejfar et Schmidt-Kittler, 1984, fig. 6) qu'à celle d'*Euboictis aliverensis* (Schmidt-Kittler, 1983, pl. 1, fig. 2). Nous attribuerons donc nos deux dents à un *Sivanasua*. L'étroitesse du protocône de nos deux dents éloigne celles-ci de *Sivanasua moravica*. Aucune dent homologue à l'une ou l'autre de nos deux dents du Chêne de Navère n'est connue chez les deux autres espèces de *Sivanasua*. La forme espagnole, *Sivanasua antiqua*, ne se distingue de la forme allemande *Sivanasua viverroides* que par un certain allongement du talonide de p4 et, sur la même dent, d'une plus grande épaisseur du métacône. Ces différences sont faibles et traduisent un degré d'évolution légèrement plus avancé de celle-ci par rapport à celle-là. Nous y verrons volontiers seulement deux sous-espèces ainsi que l'avait sanctionné Crusafont. Nous déterminerons donc nos deux dents du Chêne de Navère comme *Sivanasua viverroides*, sans pouvoir y ajouter un nom de sous-espèce.

Pour le calcanéum, la position très antérieure du *sustentaculum tali*, l'orientation vers la bas de la sur-

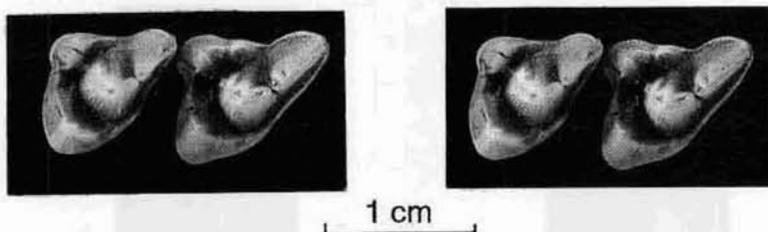


Fig. 2.—*Sivanasua viverroides* du Chêne de Navère: M1-M2 gauches. En stéréo, X2.
Fig. 2.—*Sivanasua viverroides* from Le Chêne de Navère: Left M1-M2. In stereo, X2.

face articulaire cuboïdienne, et la division en deux de la surface articulaire supérieure, avec une surface latérale pour le péroné et une surface médiane pour l'astragale, sont des caractères typiques de Créodontes. La taille de ce calcanéum s'accorde bien avec celles des deux dents du Chêne de Navère.

Sivanasua sp.

Matériel

Sansan (Gers), niveau 9 de Crouzel (MN6):

— Astragale gauche (Sa 9919, récolte C. de Muizon). L x l x h = 22,5 x 17,5 x 11,2; DT x DAP tête = 10,3 x 6,1.

Description

Cet astragale de petite taille montre à l'arrière, comme chez les Créodontes et à la différence de tous les Carnivora, une énorme gouttière pour le passage du muscle fléchisseur profond des doigts (*m. Flexor digitorum profundus*). Cette gouttière est non seulement très large mais remonte jusque sur la face supérieure de l'os, si bien qu'elle occupe toute la hauteur de la face postérieure de l'os et est même visible en *norma verticalis*. De même, la tête astragalienne est large, peu haute et peu déjetée médialement. Enfin, la surface articulaire calcanéenne postérieure est étroite latéro-médialement.

Discussion

Sivanasua est le seul genre de Lophocyoninae signalé en France à ce jour. Les seules espèces connues sont *Sivanasua viverroides* et *Sivanasua moravica* (voir plus bas). La taille ne permet pas de trancher entre l'une ou l'autre de ces deux espèces. L'âge non plus, car celui de Sansan (MN6) est intermédiaire entre celui du Chêne de Navère (MN4) et celui de la Grive-Saint-Alban (MN7/8). Nous laisserons donc la détermination spécifique en suspens.

Sivanasua moravica Fejfar et Schmidt-Kittler, 1988.

Synonymie:

1951 *Sivanasua viverroides* (Schlosser, 1916). Viret, pl. II, fig. 19.

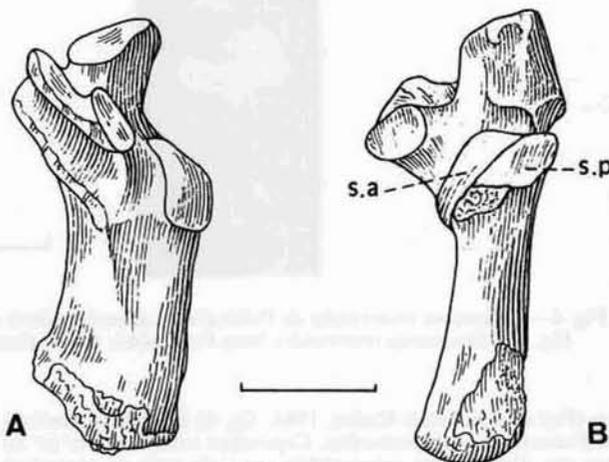


Fig. 3.—*Sivanasua viverroides* de Pellécahus: calcanéum droit (LRM 1100). A) Vue médiane; B) vue supérieure, s.a., surface articulaire astragalienne latérale, s.p., surface articulaire péronéale. Echelle graphique: 1 cm.

Fig. 3.—*Sivanasua viverroides* from Pellécahus: right calcaneum. A) Medial view; B) dorsal view, s.a., lateral astragalial articular surface, s.p., peroneal articular surface. Graphic scale: 1 cm.

1987 *Sivanasua viverroides* (Schlosser, 1916). Fejfar et Schmidt-Kittler, fig. 24, D3.

Matériel

La Grive-Saint-Alban (MN7/8):

M2 gauche (Lgr 1377). 10,3 x 9,6.

Description

La dent de La Grive-Saint-Alban a été décrite comme une P4 par Viret (1951). Elle possède cependant sur la face labiale, entre le paracône et le métastyle, une petite portion de cingulum labial, comme sur la M2 du Chêne de Navère, et ce cingulum n'existe pas sur la M1 du Chêne de Navère. Nous interpréterons donc la dent de La Grive-Saint-Alban comme une M2. Elle diffère de la M2 du Chêne de Navère par sa massivité, son protocône plus arrondie et son métastyle plus court. Elle est morphologiquement plus proche de l'unique dent supérieure connue de *Sivanasua moravica* du Miocène inférieur de Dolni-

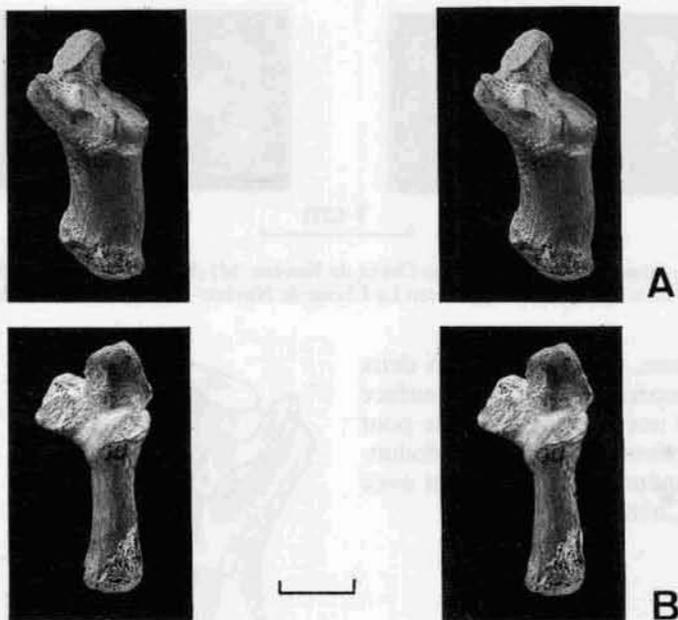


Fig. 4.—*Sivanasua viverroides* de Pellécahus: calcanéum droit (LRM 1100). A) Vue médiane, B) vue supérieure. En stéréo, GN.
Fig. 4.—*Sivanasua viverroides* from Pellécahus: right calcaneum. A) Medial view, B) dorsal view. In stereo, natural size.

ce (Fejfar et Schmidt-Kittler, 1984, fig. 6) par ses proportions et l'arrondi de son protocône. Cependant cette dernière ne lui est pas directement comparable car l'absence de cingulum labial nous conduit à la considérer comme une M1.

Discussion

La M2 de La Grive-Saint-Alban, d'âge MN7/8, est le spécimen le plus récent connu des *Sivanasua*. Par sa morphologie, elle se rapproche plus de *Sivanasua moravica* que de *Sivanasua viverroides*. Par sa taille, elle appartient à une forme un peu plus grande (un dixième) que le spécimen de *Sivanasua moravica* de Dolnice ayant livré la M1. Dolnice est d'âge MN4a. Le gisement d'Orechov, d'âge MN4b, a livré des spécimens de la même espèce *Sivanasua moravica* (dont le type de l'espèce) plus grands aussi d'un dixième que le matériel de Dolnice (calculé d'après la taille des m2). La pièce de La Grive-Saint-Alban a donc appartenu à un individu de la même taille que celle de l'individu type de *Sivanasua moravica*. Nous la rattacherons à la même espèce, malgré l'intervalle de temps qui les sépare.

Adaptation des Lophocyoninae

L'évolution du groupe s'est effectuée sur les prémolaires inférieures par un élargissement général et la formation de crêtes réunissant entre eux les tuber-

cules les plus proches. Sur les molaires inférieures, la taille générale augmente aussi, tandis que le trigonide est considérablement abaissé. Ces caractères, bien marqués chez *Sivanasua*, indiquent une certaine ressemblance avec *Ailurus fulgens*, dont ils devaient partager le régime omnivore. Chez *Lophocyon*, les crêtes réunissant les tubercules ne sont pas obliques mais bien transversales, et plus serrées entre elles, donnant une plus grande ressemblance avec de purs herbivores. Fejfar et Schmidt-Kittler (1984) ont comparé la denture de *Lophocyon* à celle des Périssodactyles primitifs et lui ont attribué un régime folivore. Nous les suivons sur ce terrain.

Origine géographique des Lophocyonidae

Les Créodontes s'éteignent en Eurasie au cours de l'Oligocène et aucun n'a jamais été signalé à l'Agénien (= MN1 + MN2) ni au début de l'Orléanien (MN3). En Afrique ils sont connus de manière continue de l'Eocène inférieur (Crochet, 1988) jusqu'au Miocène moyen (Savage, 1978). En Eurasie, c'est le développement des Carnivora qui semble avoir été responsable de la disparition des Créodontes, à l'Oligocène. L'Afrique, séparée de l'Eurasie à cette époque, ne renfermait aucun Carnivora et les Créodontes ont continué à y prospérer. Le contact entre l'Afrique et l'Eurasie au cours de la MN3 (Miocène inférieur) a ouvert une nouvelle étape à

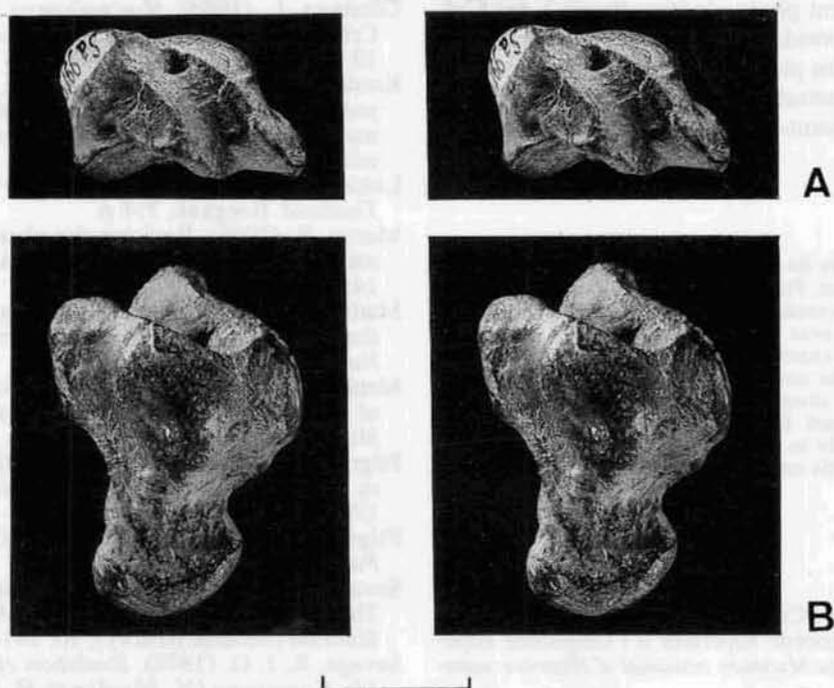


Fig. 5.—*Sivanasua* sp. Astragale gauche de Sansan (Sa 9919). A) Face postérieure, B) face supérieure. En stéréo, X2.
Fig. 5.—*Sivanasua* sp. from Sansan. A) Posterior view, B) dorsal view. In stereo, X2.

l'histoire des mammifères d'Afrique, avec l'envahissement des Carnivores (venus d'Eurasie) et l'élimination assez rapide des Créodontes. En sens inverse, les premiers Proboscidiens apparaissent en Eurasie à la fin de la MN3 (Bulot et Ginsburg, 1993; Welcomme *et al.*, 1997). Le contact Afrique-Eurasie date donc de cette époque. Or les Lophocyonides apparaissent en Europe au cours de la MN4. Il nous paraît logique de les faire dériver d'un groupe de Créodontes migrant d'Afrique à cette époque. Le seul Créodonte à régime carnivore ayant alors réussi à gagner l'Europe est *Hyainailouros*, dont la réussite est due à sa taille gigantesque (Ginsburg, 1980). Les ancêtres des Lophocyonides, de petite taille, n'auraient pu résister à la concurrence des Carnivores s'ils étaient restés mangeurs de chair, et ils se sont alors adaptés à un régime omnivore, voir folivore. D'après les ressemblances morphologiques que nous avons pu constater, il semblerait que le genre *Sivanasua* pourrait être issu d'une forme identique ou apparentée à *Anasinopa* et *Euboictis* et *Lophocyon* à *Teratodon*.

Un autre Créodonte réussit à migrer d'Afrique en Asie au Miocène, mais peut-être légèrement plus tard. Il s'agit du genre *Dissopsalis*. L'espèce indienne, *Dissopsalis carnifex* Pilgrim, 1910 provient des couches du Chinji (qui correspondent à l'Astaracien, c'est-à-dire entre environ 15 et 11,5 Ma);

l'espèce africaine *D. issopsalis pyroclasticus* Savage, 1965 provient du gisement de Kaboor, dans le nord du Kénya. Ces deux formes sont si proches que Savage (1978) pense que le gisement de Kaboor pourrait être sensiblement de l'âge du Chinji. La migration aurait donc eu lieu postérieurement à celle de *Hyainailouros* et de l'ancêtre (ou des ancêtres) des Lophocyonides. Mais *Dissopsalis* a eut un destin un peu différent. Sans atteindre la taille de *Hyainailouros*, il avait celle des Amphicyonidae du Chinji (*Amphicyon pithecophilus*, *Amphicyon palaëndicus*, *Vishnucyon chinjiensis*) et a pu les concurrencer au cours de cette période. Mais il n'est connu qu'au Pakistan. Il n'a pu gagner l'Europe. Ainsi sa réussite fut limitée.

Conclusion

Cette étude, entreprise à la suite de la découverte de deux dents supérieures de Lophocyoninae dans le Miocène du Bassin d'Aquitaine, a abouti aux résultats suivants:

1. Les Lophocyonidae ne sont pas des Viverridae. Ils partagent certains caractères avec quelques Viverridae actuels uniquement par convergence d'adaptation à un mode d'alimentation non carnas-

sier. Ils se rattachent phylogénétiquement à des Créodontes Hyaenodontidae africains d'âge miocène.

2. En France, les pièces du Chêne de Navère et de Pellecahus sont à rattacher à *Sivanasua viverroides*, et celle de La Grive-Saint-Alban à *Sivanasua moravica*.

REMERCIEMENTS

Pour la mise en œuvre de ce travail, nous avons bénéficié des dons de Christian Bulot, François Escuillé et Christian de Mui-zon, ainsi que des discussions avec Sevket Sen et Martin Pick-ford. La comparaison avec les Créodontes africains a été grandement facilitée par l'examen des moulages de ces pièces que R. J. G. Savage a jadis envoyés en don au Muséum de Paris. Les photographies qui illustrent ce travail sont dues à D. Serrette, les dessins à F. Pilard. Enfin, ce travail a été réalisé dans le cadre du «Proyecto de la DGICYT PB-95-0114». Que tous trouvent ici nos plus vifs remerciements.

Références

- Badré, B. (1979). Les Créodontes (Mammalia) d'Europe occidentale de l'Eocène supérieur à l'Oligocène supérieur. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 52: 1-249.
- Bourlière, F. (1955). *Ordre des Fisipèdes. Systématique, Traité de Zoologie*, Masson, 17: 215-278.
- Bulot, C. (1981). Le Chêne de Navère: nouveau gisement de mammifères du Miocène gersois. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 117: 133-145.
- Bulot, C. (1989). Biostratigraphie des formations continentales de l'Orléanien du Haut-Armagnac (France). *Bull. Muséum Nat. Hist. Nat.*, 11: 133-139.
- Bulot, C., et Ginsburg, L. (1993). Gisements à Mammifères miocènes du Haut-Armagnac et âge des plus anciens Proboscidiens d'Europe occidentale. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 316: 1011-1016.
- Crochet, J.-Y. (1988). Le plus ancien Créodonte africain: *Koholia atlasense* nov. gen., nov. sp. (Eocène inférieur d'El Kohol, Atlas saharien, Algérie). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 307: 1795-1798.
- Crouzel, F. (1957). Le Miocène continental du Bassin d'Aquitaine. *Bull. Serv. Carte Géol. France*, 248, 14: 1-264.
- Crusafont-Pairo, M. (1959). Trouville en Espagne du plus ancien Procyonidé d'Eurasie. *Ann. Paléontol.*, 45: 127-140.
- Davis, D. D. (1964). The giant Panda — a morphological study of evolutionary mechanism. *Fieldiana: Zool. Mem.*, 3: 1-339.
- Fejfar, O., et Schmidt-Kittler, N. (1984). *Sivanasua* und *Euboictis* n. gen.-zwei pflanzenfressnde Schleichcatzenvorläufer (Viverridae, Carnivora, Mammalia) im europäischen Untermiozän. *Mainzer geowissenschaftliche Mitteilungen*, 13: 49-72.
- Fejfar, O., et Schmidt-Kittler, N. (1987). *Lophocyon carpathicus* n. gen. n. sp. aus dem Jungtertiär der Ostslowakei und eine neue Unterfamilie der Schleickatzen (Viverridae). *Palaeontographica*, 199: 1-22.
- Ginsburg, L. (1980). *Hyainailouros sulzeri*, Mammifère Créodonte du Miocène d'Europe. *Ann. Paléontol.*, 66: 19-73.
- Koufos, G. D., De Bonis, L., et Sen, S. (1995). *Lophocyon paraskevaidisi*, a new viverrid (Carnivora, Mammalia) from the Middle Miocene of Chios Island, Greece. *Geobios*, 28: 511-523.
- Lekagul, B., et McNeely, J. A. (1977). *Mammals of Thailand*, Bangkok, 758 p.
- Martin, R. (1906). Revision der obereocaenen und unteroligocaenen Creodonten Europas. *Rev. Suisse Zool.*, 14: 405-500.
- Matthew, W. D. (1906). The osteology of *Sinopa*, a creodont mammal of the Middle Eocene. *Proceedings US Nat. Museum*, 30, 1449: 203-233.
- Matthew, W. D. (1909). The Carnivora and Insectivora of the Bridger Basin, Middle Eocene. *Mem. Amer. Museum Nat. History*, 9: 291-567.
- Pilgrim, G. E. (1931). Catalogue of the pontian Carnivora of Europe. *British Museum (Natural History)*: 1-174.
- Pilgrim, G. E. (1932). The fossil Carnivora of India. *Palaeontologia Indica*, 18: 1-232.
- Savage, R. J. G. (1965). Fossil Mammals of Africa: 19. The Miocene Carnivora of East Africa. *Bull. British Museum (Natural History)*, 10: 241-316.
- Savage, R. J. G. (1978). *Evolution of african Mammals. 11: Carnivora* (V. Maglio et H. B. S. Cook, eds.), Cambridge: 249-267.
- Schlosser, M. (1916). Neue Funde fossiler Säugetiere in der Eichstätter Gegend. *Abhandlungen der königlich Bayerischen Akademie der Wissenschaften, Mathematisch-physikalische Klasse.*, 28: 1-78.
- Schmidt-Kittler, N. (1983). The Mammals from the Lower Miocene of Aliveri (Island of Evia, Greece). III. On a new species of *Sivanasua* Pilgrim, 1931 (Feliformia, Carnivora) and the phylogenetic position of this genus. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 86: 301-318.
- Simons, E. L., et Gingerich, P. P. (1974). New Carnivorous Mammals from the Oligocene of Egypt. *Ann. Geol. Surv. Egypt*, 4: 157-166.
- Tedford, R. H. (1976). Relationship of Pinnipeds to other Carnivores (Mammalia). *Systematic Zool.*, 25: 363-374.
- Van Valen, L. (1966). Deltatheridia, a new Order of Mammals. *Bull. Amer. Museum Nat. History*, 132: 1-126.
- Van Valen, L. (1967). Next Paleocene Insectivores and Insectivore Classification. *Bull. Amer. Museum Nat. History*, 135: 217-284.
- Viret, J. (1951). Catalogue critique de la faune des mammifères miocènes de La Grive Saint-Alban (Isère). I. Chiroptères, Carnivores, Edentés Pholidotes. *Nouvelles Archiv. Muséum de Lyon*, 3: 1-104.
- Welcomme, J.-L., Antoine, P. O., Duranthon, F., et Ginsburg, L. (1997). Nouvelles découvertes de Vertébrés miocènes dans le synclinal de Dera Bugti (Balouchistan, Pakistan). *C. R. Acad. Sci., Paris*, 325: 531-536.

Recibido el 15 de marzo de 1999.
Aceptado el 15 de agosto de 1999.