

Caractères juvéniles et affinités systématiques du crâne de *Cynotherium sardous*, canidé endémique pléistocène de Sardaigne

Véra EISENMANN

Résumé – L'analyse en composantes principales de 26 variables sur 90 crânes de Canidés actuels adultes montre que *Cynotherium* est proche des chacals. Les Canidés actuels juvéniles ont un museau et un occipital relativement larges et des fosses temporales étroites. Les mêmes caractères s'observent chez *Cynotherium*. Une évolution éventuelle de *Cynotherium* à partir de *Canis arnensis* impliquerait une juvénalisation crânienne en même temps que des transformations dentaires parallélisant celles des cuons.

Juvenile characters and systematic affinities of the skull of *Cynotherium sardous*, an endemic Pleistocene canid from Sardinia

Abstract – A principal component analysis of 26 variables on 90 adult modern canid skulls shows affinities between *Cynotherium* and jackals. Juvenile modern canid skulls differ from adult by a relatively wide muzzle and occiput, and by narrow temporal fossae. The same juvenile characters are present in *Cynotherium*. *Canis arnensis* is a possible ancestor of *Cynotherium*; in that case, evolution involved not only dental changes paralleling cuons, but also some paedomorphic transformations of the skull.

Abridged English Version – The Pleistocene insular fauna of Sardinia includes an endemic canid, *Cynotherium sardous* Studiati, 1857. Several dental characters of *Cynotherium* are cuon-like but the skull was said to look more like a *Canis* ([1], [2]).

Cynotherium or its ancestor probably migrated to Sardinia through Corsica 1 Ma ago ([3], [4]) but no fossils are known before the Upper Pleistocene ([2], [5], [6]). It may have disappeared from Corsica before the arrival of man [7] but man and *Cynotherium* coexisted in Sardinia at the Corbeddu Cave. From this cave was retrieved a perfectly preserved adult skull.

A comparison of *Cynotherium* and other canid skulls by Simpson's ratio diagrams [8] showed that *Cynotherium* differs from jackals mostly by the smaller size of the temporal fossae and the larger width of the muzzle. The first character was also observed in two subadult jackals. The present paper gives the results of a multivariate analysis of the material previously studied by ratio diagrams, brings new observations on juvenile skulls of modern canids and makes comparisons with several European fossil canids.

PRINCIPAL COMPONENTS ANALYSIS. – The analysis was run on a correlation matrix of 25 variables for 91 skulls (1 *Cynotherium*, 1 *Nyctereutes*, 5 lycaons, 14 wolves, 17 foxes, 26 cuons and 27 jackals). The 26 variables were chosen among the 34 previously described [8] in order to lessen redundancies. The first axis is defined by most of the variables, strongly correlated; it is mostly a "size factor". The second axis is defined by a facial length on one side, and by the tympanic bulla development on the other. Foxes, jackals, and wolves (long faces) are on one line (Fig. 1) whereas cuons and lycaons (short faces and high bullae) are on another. Most interesting is the position of the *Cynotherium* skull which clearly belongs with jackals, not cuons.

Note présentée par Yves COPPENS.

The detailed analysis of each character by ratio diagrams is in agreement with the results of the principal components analysis:

- no fox has so wide a muzzle as *Cynotherium*;
- no cuon, no lycaon has such a long and narrow palate, nor so short fissurae palatinae;
- no wolf and no lycaon have so wide crania nor so small bizygomatic widths;
- the *Cynotherium* ratio diagram is nearly contained inside the range of variation of jackals, differing mostly by the small size of the temporal fossae and by the large width of the muzzle.

JUVENILE CHARACTERS OF THE *Cynotherium* SKULL. — It was previously supposed [8] that the small size of the temporal fossae could be a juvenile character, possibly related to different dietary habits (weaker masticatory muscles), whereas the width of the muzzle did not seem a juvenile character at all. These assumptions must be partly reconsidered: if temporal fossae may appear nearly as much reduced in subadult jackals as in very young ones, the relative width of the muzzle seems more marked in very young specimens than in older ones, and not marked at all in subadults (which were the only ones previously available). Here, we deal only with specimens where all teeth are lacteal (2 lycaons, 2 jackals), where the M^1 is erupting or has erupted (3 cuons, 1 jackal), and where the P^4 is erupting (1 wolf, 1 jackal).

Figure 2 presents ratio diagrams for basion-palate length (4), muzzle width at the I^3 (10), palatal width (13), temporal fossae width (23, obtained by subtracting the cranial maximal width from the bizygomatic maximal width), orbital length (29), and maximal occipital width (17). Ratio diagrams for average adult skulls are nearly parallele. Ratio diagrams for juvenile skulls show relatively wider muzzles and occipitals, and relatively narrower temporal fossae. By these standards, *Cynotherium* looks juvenile.

SYSTEMATIC AFFINITIES. — *Cynotherium* is a canid whose skull is close to jackals, but with juvenile characters, and with a cuon-like dentition. Juvenile characters may have been acquired under the influence of insular conditions, possibly by a neotenic process [9]. But from what ancestor may have evolved *Cynotherium* is a difficult question, the more so because well preserved fossil skulls are rare.

True cuons are characterized by the reduction of postcarnassial teeth, and appear in Europe during the Lower Pleistocene [12]. Skulls are known from the Middle Pleistocene of China ([10], [11]) and from the Upper Pleistocene of France [13]. They have short faces, long palatine fissures, wide skulls and muzzles. Only the two last characters are found in *Cynotherium*, and they may as well be “juvenile jackal” as “adult cuon” characters. Related to true cuons, *Xenocyon* is characterized by the absence of reduction of postcarnassial teeth [12]. From the Lower Pleistocene of China [14], *X. dubius* has a dentition close to that of *Cynotherium* ([1], [2]) and could be related to its ancestors [12]; *Xenocyons* are very large canids appearing in Europe during the Lower Pleistocene and disappearing during the Elster. No well preserved skull is known however, so that the affinities with *Cynotherium* suggested by teeth cannot be confronted with cranial observations.

The Pliocene *Canis adoxus* [15] was said to look rather like a *Vulpes* [16]. Indeed, the shortness of its palatine fissures and narrowness of the muzzle are very fox-like. *Cynotherium* differs from it by the width of its muzzle but also by its longer palate. Other *Canis* skulls ([17], [18], [19]) from the Lower Pleistocene to the Holstein are difficult to tell apart other than by size. Even when the dentitions are wolf-like [20], the skulls do not look very different from those of jackals. However the palates are in general long, as in *Cynotherium* and unlike the modern canids. Presently, the skull of *C. arnensis* seems to differ the least

from *Cynotherium*. Assuming an evolution from the first to the latter, it must have required the reduction of the postcarnassial teeth as well as a "juvenilization" of the skull.

La faune insulaire de Sardaigne comprend un canidé endémique, *Cynotherium sardous*, dont les affinités sont difficiles à préciser. Les proportions des P^4 et M^1 , la M_1 tranchante à talonide simple et une certaine réduction de la M_2 l'ont fait rapprocher des cuons. Mais, Malatesta ([1], [2]) estime que le crâne ressemble plus à celui d'un *Canis*. En outre, et au contraire de tous les vrais cuons, il présente toujours une M_3 .

Cynotherium ou son ancêtre serait arrivé en Sardaigne, en passant par la Corse, à l'occasion de la régression cassienne, il y a environ 1 Ma ([3], [4]). Toutefois il n'y a pas de preuve de sa présence en Corse ou en Sardaigne avant le Pléistocène supérieur ([2], [5], [6]). *Cynotherium* aurait disparu de Corse avant l'arrivée de l'homme [7] mais il est contemporain de celui-ci dans la grotte de Corbeddu en Sardaigne où il est représenté par un crâne adulte très bien conservé.

Dans une étude précédente [8], les deux crânes de *Cynotherium* de Dragonara publiés par Malatesta [2] et celui de Corbeddu ont été comparés entre eux et à ceux de certains Canidés par des diagrammes de rapports de Simpson : *Cynotherium* ressemble aux chacals adultes dont il diffère surtout par la petitesse des fosses temporales et la largeur du museau. Le premier caractère a aussi été observé sur deux crânes de chacals subadultes.

Nous apportons ici trois éléments nouveaux : les résultats d'une analyse en composantes principales de crânes de Canidés adultes ; de nouvelles observations sur des crânes de Canidés juvéniles ; des comparaisons avec des crânes de Canidés européens fossiles.

ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES. — L'analyse a été faite à partir d'une matrice de corrélation de 26 variables sur 91 crânes (1 *Cynotherium*, 1 *Nyctereutes*, 5 lycaons, 14 loups, 17 renards, 26 cuons et 27 chacals). Les 26 variables ont été choisies parmi les 34 définies précédemment [8] de façon à diminuer les redondances. Le premier axe (81 % de la variabilité expliquée) est déterminé par la plupart des variables qui sont fortement corrélées entre elles ; c'est globalement un « facteur taille ». Le deuxième axe (7 % de la variabilité) est défini, d'une part par une longueur faciale (plus précisément la distance qui sépare la canine de la carnassière), d'autre part par la hauteur de la bulle tympanique. Sur le graphique des individus (*fig. 1*) l'alignement des crânes de renards, chacals et loups (face longue) se distingue bien de celui des cuons et lycaons (face courte et grosse bulle). Ce qui nous intéresse plus particulièrement ici, c'est la position du crâne de *Cynotherium* : clairement situé parmi les chacals et à distance des cuons. Dans la mesure où l'analyse en composantes principales semble surtout sensible à la taille, la longueur de la face et la hauteur de la bulle, on peut se demander si la place qu'elle donne à *Cynotherium* parmi les autres Canidés est suffisamment étayée. Rappelons les résultats précédents [8]. Dans l'échantillon étudié :

— aucun renard n'a un museau aussi large que *Cynotherium*, que ce soit au niveau des I^3 , des canines ou entre P^2 et P^3 ;

— aucun cuon, aucun lycaon n'a un palais aussi long et aussi étroit, ni des fentes incisives aussi courtes ;

— aucun loup, aucun lycaon n'a un crâne aussi large, tant au niveau du rétrécissement postorbitaire que de la boîte crânienne, ni une largeur bizygomatique aussi faible ;

— le diagramme de Simpson de *Cynotherium* s'inscrit assez bien à l'intérieur de l'intervalle de variation des chacals.

L'analyse globale de 26 mesures crâniennes confirme donc les observations de Malatesta ([1], [2]) et les nôtres [8] : c'est avec la structure de *Canis* que *Cynotherium* a le plus de ressemblances bien qu'il en diffère par la réduction des fosses temporales et la largeur du museau.

CARACTÈRES JUVÉNILES DU CRÂNE DE *Cynotherium*. — Nous avons supposé [8] que l'étréou-tesse des fosses temporales de *Cynotherium* pouvait être un caractère juvénile reflétant une adaptation fonctionnelle (muscles masticateurs moins développés) mais que la largeur relative du museau n'était pas un caractère juvénile. Cette dernière hypothèse doit être reconsidérée : alors que les fosses temporales peuvent être réduites sur les crânes subadultes presque autant que sur les très jeunes, l'élargissement relatif du museau s'observe surtout sur les crânes où toute la dentition est encore lactéale, moins sur ceux où certaines dents sont définitives et plus du tout sur les subadultes, seuls crânes à notre disposition lors de notre première étude. D'autres crânes ont été observés depuis et nous ne parlerons ici que des crânes où toutes les dents sont lactéales (2 lycaons ; 2 chacals), ceux où la M¹ perce ou a percé (3 cuons ; 1 chacal) et ceux où perce la P⁴ (1 chacal ; 1 loup).

La figure 2 présente les diagrammes de rapports pour la longueur palais-basion (4), la largeur du museau au niveau des I³ (10), la largeur du palais (13), la largeur des fosses temporales (23, obtenue en soustrayant la largeur du crâne de la largeur maximale bizygomatique), la longueur de l'orbite (29), et la largeur occipitale maximale (17).

Pour ces mesures, tous les diagrammes des crânes adultes moyens de Canidés actuels sont grossièrement parallèles à la ligne de référence (crâne moyen de chacal). En revanche, tous les diagrammes des crânes juvéniles moyens présentent deux pics : au niveau de la largeur du museau (10) et au niveau des largeurs occipitales (17), et un creux : au niveau de la largeur des fosses temporales (23). Chez les lycaons et les cuons adultes il y a aussi un léger pic pour la largeur du museau, mais celui-ci est beaucoup plus prononcé pour les crânes juvéniles des mêmes genres. De même, chez les loups et lycaons juvéniles, le creux de la largeur des fosses temporales est moins net, mais celles-ci sont aussi relativement plus larges chez les adultes correspondants.

Bien que notre échantillon de crânes juvéniles soit réduit, nous pouvons supposer que les Canidés juvéniles se distinguent des adultes par des fosses temporales réduites, et par un museau et un occipital relativement plus larges.

Le crâne de *Cynotherium* présente ces caractères « juvéniles », bien qu'il possède une dentition permanente déjà entamée par l'usure. Son diagramme est presque parallèle à celui de la moyenne des quatre chacals juvéniles.

AFFINITÉS SYSTÉMATIQUES. — *Cynotherium* apparaît donc comme un Canidé globalement proche des chacals mais avec des traits juvéniles et une dentition évoquant en partie les cuons. Les traits juvéniles ont pu être acquis sous l'influence de conditions insulaires, peut-être par un processus de néoténie [9]. Mais il reste encore à identifier l'ancêtre le plus probable de *Cynotherium*. Cette démarche est d'autant plus hasardeuse que les crânes fossiles bien conservés sont rares.

Un de ceux-ci a été décrit [10] de la localité 13 de Choukoutien qui daterait du Pléistocène moyen [11]. Ses proportions sont celles d'un cuon actuel, sauf que le palais paraît relativement long. Les vrais cuons, définis par une réduction des dents post-carnassières [12], apparaissent en Europe dès le Pléistocène ancien. Le meilleur matériel crânien provient du Würm de la grotte de l'Observatoire [13]. Ces crânes, comme ceux des cuons actuels, sont caractérisés par la brièveté de la face et la longueur des fentes

incisives autant que par la largeur du crâne et du museau [8]. *Cynotherium* ne s'en rapproche que par les deux derniers caractères, qui, nous l'avons vu, sont aussi des caractères juvéniles communs à tous les Canidés.

D'après Schütt [12] il existe une lignée apparentée aux cuons, celle des *Xenocyon*, caractérisée par la non-réduction des dents post-carnassières. Les *Xenocyon* pourraient dériver de *Cuon dubius* [14] du Pléistocène inférieur de Chine, chez qui Malatesta a trouvé le plus de ressemblances dentaires avec *Cynotherium*. Les *Xenocyon* sont des Canidés de la taille des loups connus en Europe à partir du Pléistocène ancien et disparaissant au cours de l'Elster; *Cynotherium* pourrait dériver d'un ancêtre de *Xenocyon* ou d'une forme encore plus primitive [12]. Malheureusement on ne connaît encore aucun crâne bien conservé dans cette lignée.

Du Pliocène de Saint-Estève, Martin [15] a décrit *Canis adoxus*, qui pourrait être un *Vulpes* [16]. Le crâne est déformé, mais d'après les mesures prises sur un moulage, la brièveté relative des fentes incisives et l'étroitesse du museau sont bien celles d'un renard. Chez *Cynotherium* le museau est beaucoup plus large et surtout le palais est relativement plus long.

L'étude des crânes fossiles d'Italie, de Grèce et d'autres crânes de France n'a pu être faite que d'après des figurations ([17], [18], [19]). Leurs affinités avec les loups ou les chacals ne sont pas claires. Les crânes de loups actuels se distinguent de ceux des chacals actuels surtout par la longueur relative des fentes incisives, la largeur relative du museau et celle au niveau des arcades zygomatiques [8]. Seul ce dernier caractère semble rapprocher *Canis etruscus* des loups. En outre, *C. etruscus* semble avoir un palais relativement long, comme *Cynotherium* et à la différence des Canidés actuels. *C. arnensis* (Valdarno supérieur et Il Tasso) se distingue de *C. etruscus* par sa plus petite taille et par des fentes incisives encore plus courtes; son palais est également long. Le crâne du Pléistocène inférieur de Gerakourou attribué à *C. arnensis* [19] est intermédiaire par la taille entre *C. arnensis* et *C. etruscus*; il ressemble plus à ce dernier par la longueur des fentes incisives mais se différencie des deux espèces italiennes par un palais normal. Ni ses fentes incisives ni son museau ne sont ceux d'un loup. Les dimensions et proportions des crânes de Saint-Estève-Janson (Pléistocène moyen) semblent très variables. Les crânes sont en général plus petits que ceux de *C. etruscus* à qui ils ont été attribués [8]; un spécimen (CD 6) présente des fentes incisives très longues mais son museau est aussi étroit que ceux des autres crânes. Les dents les rapprocheraient des loups [20] mais l'étroitesse du museau cadre mal avec ce rapprochement. La même remarque vaut pour les crânes du Pléistocène moyen de Lunel-Viel qui ressemblent à ceux des *C. etruscus* italiens.

Autant qu'on puisse en juger d'après des illustrations et des crânes imparfaitement conservés, les caractères qui différencient le mieux les loups actuels des chacals ne sont pas évidents sur les crânes de Canidés européens du Pléistocène inférieur à l'Holstein. Par ailleurs, la plupart d'entre eux semblent avoir un palais relativement long, comme *Cynotherium* et à la différence des formes actuelles. Dans ce groupe c'est *C. arnensis* qui se rapproche le plus de *Cynotherium*. Si le Canidé de Sardaigne dérive de *C. arnensis*, une certaine « juvénilité » du crâne a dû accompagner la réduction des dents post-carnassières.

Je remercie d'abord le professeur P. Y. Sondaar qui m'a confié le matériel fossile ainsi que B. van der Geer et D. Cau pour leur participation à la récolte de données actuelles. Je remercie aussi les conservateurs et collègues des collections de Paris (M.N.H.N.), Leiden (R.M.N.H.) et Londres (B.M.) et tout spécialement

M^{me} J. Clutton Brock, S. Hazout et F. Loirat (laboratoire de Biostatistique de Paris-VII) m'ont aidée pour l'analyse multivariée et son interprétation. M^{me} Germaine Petter a donné beaucoup de son temps et beaucoup apporté par ses conseils et ses amicales critiques. Enfin, je suis très reconnaissante au professeur J. Chaline pour ses conseils et encouragements. Les graphiques sont l'œuvre de M^{me} F. Pilard.

Note remise le 18 décembre 1989, acceptée le 27 décembre 1989.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- [1] A. MALATESTA, *Geologica Romana*, 1, 1962, p. 173-189.
- [2] A. MALATESTA, *Memorie dell'Istituto ital. di Pal. umana*, Nuova serie, 1, 1970, 64 p., Roma.
- [3] A. AZZAROLI, *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 36, 1981, p. 107-111.
- [4] D. ESU et T. KOTZAKIS, *Geologica Romana*, 22, 1983, p. 177-206.
- [5] M.-F. BONIFAY, *International Conference: "Early Man in Island Environments"*, Oliena, Sardegna, 1988, Abstracts, 15.
- [6] G. KLEIN HOFMEYER, P. SONDAAR, C. ALDERLIESTEN, K. VAN DER BORG et A. F. M. DE JONG, *Nuclear Instruments and Methods in Physics Research*, B29, 1987, p. 166-168, Amsterdam.
- [7] J.-D. VIGNE, *Gallia Préhistoire*, 26^e supplément, 1988, 330 p., Paris.
- [8] V. EISENMANN et B. VAN DER GEER, *Proceedings of the International Conference: "Early Man in Island Environments"*, Oliena, Sardegna (sous presse).
- [9] J.-L. DOMMERGUES, B. DAVID et D. MARCHAND, *Géobios*, 19, (3), 1986, p. 335-356, Lyon.
- [10] P. TEILHARD DE CHARDIN et W. C. PEI, *Palaeontologia Sinica*, 126, (n.s. C, 11), 1941, p. 1-106.
- [11] A. FORSTÉN, *Acta Zoologica Fennica*, 181, 1986, p. 1-40.
- [12] G. SCHÜTT, *N. Jb. Geol. Paläont. Abhandlungen*, 147, (1), 1974, p. 61-90, Stuttgart.
- [13] M. BOULE, *Arch. Inst. Pal. humaine*, mémoire 1, 1927, 113 p., Paris.
- [14] P. TEILHARD DE CHARDIN, *Palaeontologia Sinica*, 124, (n.s. C, 9), 1940, p. 1-94.
- [15] R. MARTIN, *Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, 57, 1973, p. 87-96.
- [16] J. PONS MOYA et M. CRUSAFONT PAIRO, *Acta geologica hispanica*, 13, (4), 1978, p. 129-132.
- [17] D. TORRE, *Palaeontographia Italica*, 63, (n. ser. 33), 3, 1967, p. 113-138, Pisa.
- [18] M.-F. BONIFAY, *Mém. du Mus. Nat. Hist. nat.*, série C, 21, (2), 1971, p. 43-377.
- [19] G. D. KOUFOS, *Paleontologia i Evolucio*, 21, 1987, p. 3-10.
- [20] D. TORRE, *Riv. Ital. Paleont.*, 80, (1), 1974, p. 147-156, Milano.

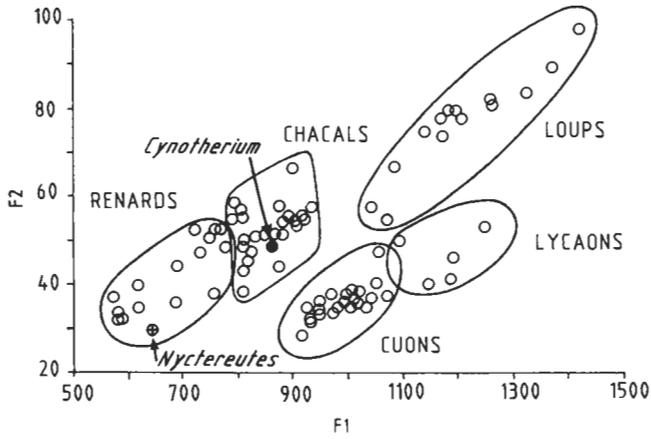


Fig. 1. — Diagramme des individus de l'analyse en composantes principales (26 variables sur 91 crânes de Canidés adultes).

Fig. 1. — Principal components analysis (26 variables on 91 skulls of adult canids).

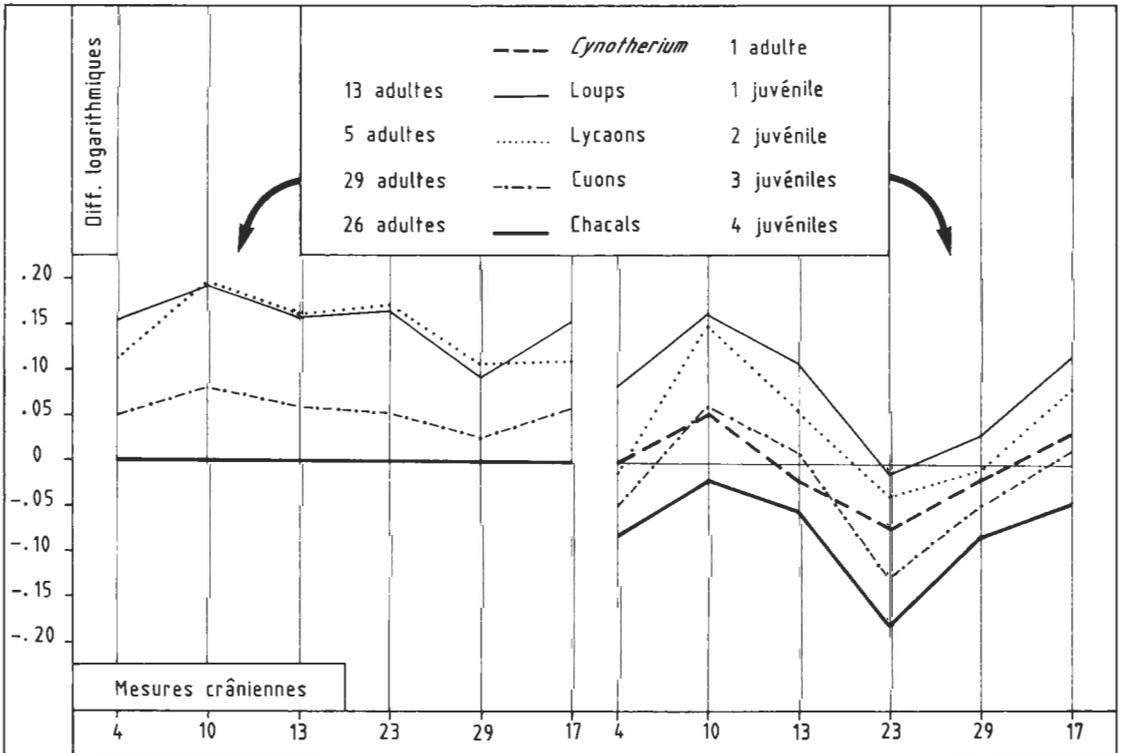


Fig. 2. — Diagrammes des rapports de mesures crâniennes de *Cynotherium sardous* et de Canidés actuels adultes et juvéniles.

Fig. 2. — Ratio diagrams of skull measurements of *Cynotherium sardous* and of modern canids, adult and juvenile.