

Le régime alimentaire du Cervidae (Mammalia) *Eucladoceros ctenoides* (NESTI 1841) reconstitué par la morphologie du crâne et par l'usure dentaire

ANDREA M.F. VALLI & MARIA R. PALOMBO

Mots clés: Cervidae, *Eucladoceros ctenoides*, morphologie fonctionnelle, régime alimentaire, Saint-Vallier, Senèze, Villafranchien

Key words: Cervidae, diet, *Eucladoceros ctenoides*, functional morphology, Saint-Vallier, Senèze, Villafranchian

RESUME

Le régime de deux sous-espèces d'*Eucladoceros ctenoides* (NESTI 1841), *E. ctenoides vireti* HEINTZ 1970, provenant du gisement paléontologique de Saint-Vallier (Drôme, France), et *E. ctenoides senezensis* DEPÉRET 1910, provenant du site de Senèze (Haute-Loire, France), a été étudié à l'aide des caractères morphologiques du crâne et de la mandibule, ainsi que l'usure de la deuxième molaire supérieure. Les caractères crâniens ont été testés sur des spécimens actuels de cervidés à régime folivore (tels le chevreuil, l'élan et le cerf de Virginie) et sur d'autres à régime mixte d'herbe et feuillage (à des degrés divers, le cerf du Père David, le daim, le chital, le sambar, l'élaphe et le wapiti). Les résultats ont montré que les deux sous-espèces d'*Eucladoceros* ont maintenu la même niche écologique et le même régime. Elles étaient caractérisées par une morphologie crânienne plus proche de celle des folivores que des taxons ayant un régime mixte. La morphologie fonctionnelle se révèle un instrument incontournable là où l'échantillonnage fossile est trop maigre pour la seule utilisation d'autres méthodes (par exemple, les méthodes fondées sur l'usure dentaire).

ABSTRACT

The paleodiet of *Eucladoceros ctenoides* (NESTI 1841), has been investigated on two sub-species from the Villafranchian fossiliferous sites of Saint-Vallier (Drôme, France), *E. ctenoides vireti* HEINTZ 1970, and Senèze (Haute-Loire, France), *E. ctenoides senezensis* DEPÉRET 1910, using skull and mandible morphological features as well as the meso- and microwear methods. The validity of skull and mandible characters used to infer diet has been tested on extant cervid species: browsers (roe deer, moose and white-tailed deer) and mixed feeders at different level (Père David's deer, fallow deer, chital, sambar, red deer and elk). The obtained results show that the *Eucladoceros* specimens from Saint-Vallier and Senèze shared paleodiet and ecologic niche. Cranial morphology and tooth wear are more similar to those characterising browsers than mixed feeders. Cranial morphology can be considered as a useful tool in inferring palaeodiets, in particular when tooth samples are too scanty to apply of micro- and/or mesowear analytic methods.

1. Introduction

La reconstitution des régimes des ongulés fossiles peut fournir des informations utiles à la compréhension à la fois de leurs niches écologiques et à celle du milieu où ils vivaient. Ces études peuvent être réalisées à l'aide de méthodologies différentes, fondées sur la morphologie fonctionnelle du crâne et de la mandibule (Janis 1986, 1995; Solounias et al. 1988; Solounias & Dawson-Saunders 1988; Solounias & Moelleken 1993a, 1993b; Caloi & Palombo 1995; Solounias et al. 1995; Pérez-Barbería & Gordon 1999; Mendoza et al. 2002), sur l'étude des forams crâniens (Solounias & Moelleken 1999) et sur l'analyse des traces d'usure dentaire ou «microwear» (Teaford 1988; Hayek et al. 1991; Solounias & Moelleken 1992, Palombo et al.

sous presse). Ces deux dernières approches sont plus poussées car elles nécessitent l'utilisation de la radiographie ou du microscope électronique à balayage. Récemment, une nouvelle méthode a été proposée. Elle s'appelle «mesowear» (Fortelius & Solounias 2000; Kaiser et al. 2000; Kaiser 2003) et consiste dans l'analyse du profil des cuspidés dentaires labiales et de leur degré d'usure. La plupart des nouvelles techniques nécessitent un certain nombre de spécimens pour fournir un résultat fiable. Or le nombre d'échantillons fossiles est souvent trop faible pour respecter ces contraintes. Dans ce cas, la méthode classique non seulement reste valide lorsque les restes sont peu nombreux, mais elle nous permet, sur le même spécimen, de

Istituto Italiano di Paleontologia Umana et Conseil Général de l'Allier (DJECS), 1 Avenue Victor Hugo, BP 1669, 03016 Moulins sur Allier Cedex, France. E-mail: andrea_vallifr@yahoo.fr.

Dipartimento di Science della Terra, Box 11, Università degli Studi di Roma «La Sapienza» CNR, Istituto di Geologia Ambientale e Geoingegneria, Piazzale Aldo Moro 5, 00195 Roma, Italy. E-mail: mariarita.palombo@uniroma1.it

contrôler plusieurs caractères qui vont contribuer, dans leur ensemble, à définir le régime des taxons étudiés.

Les cervidés considérés autrefois comme de simple herbivores brachyodontes inféodés aux forêts et aux milieux boisés, sont en réalité des animaux assez souples, capables de s'adapter à des milieux différents (Geist 1999). D'où le besoin d'enquêter sur le régime des taxons fossiles pour établir le rôle exact qu'ils ont eu dans leur milieu. La présence de restes de plusieurs espèces de cervidés trouvés dans le même site fossilifère peut être expliquée soit par un âge pas tout à fait contemporain des taxons, soit par un mélange d'espèces provenant d'endroits divers (voir taphonomie), soit par une répartition différente des niches écologiques de cervidés qui ont vécu à la même époque et dans les mêmes lieux.

La présente étude se propose de reconstituer le régime de deux taxons fossiles considérés faisant partie d'une même lignée phylétique: *Eucladoceros ctenoides vireti* HEINTZ 1970 et *E. ctenoides senezensis* DEPÉRET 1910 (pour la taxonomie de l'espèce, les noms ont été choisis en accord avec les synonymies établies par De Vos et al. 1995). Ils proviennent de deux gisements français, respectivement de Saint-Vallier (Drôme) et de Senèze (Haute Loire), dont l'âge et le milieu ont été considérés différents par plusieurs auteurs. Les deux ensembles faunistiques sont incontournables pour la biochronologie européenne de la fin du Tertiaire; en effet les deux sites ont été proposés comme références internationales. La faune de Saint-Vallier a été considérée comme étant caractéristique de l'ensemble faunique du Villafranchien moyen (= MN17, *sensu* Mein 1975; De Bruijn et al. 1992; = UF Saint-Vallier, *sensu* Azzaroli 1977; Azzaroli et al. 1988; Gliozzi et al. 1997). En revanche, les taxons de Senèze constitueraient un ensemble faunique plus récent (= Villafranchien supérieur *sensu* Heintz 1970; Heintz et al. 1974; = MNQ18 Guérin 1980, 1998; = Villafranchien moyen, UF Senèze *sensu* Torre et al. 1992), caractérisé par la présence, entre autres, de *Canis senezensis* MARTIN 1973, *Leptobos (Smertiobos) etruscus* (FALCONER 1859) et *Cervalces gallicus* (AZZAROLI 1952) (*Sus strozzi* MENEGHINI 1858 serait déjà présent à Saint-Vallier; Faure 2004) et par l'évolution au niveau sous-spécifique de taxons déjà connus dans l'autre site, par exemple, «*Cervus*» *philisi philisi*¹ SCHAUB 1941, *Croizetoceros ramosus minus* HEINTZ 1970. Les faunes renouvelées du Pliocène supérieur sont connues, par exemple, à Costa San Giacomo (Italie; Biddittu et al. 1979) et à Le Coupet et Chilhac (France; Heintz et al. 1974; Bœuf 1997), dont l'âge a été évalué autour de 1,9 millions d'années. Chacune de ces faunes provient d'un seul niveau; en revanche, la situation stratigraphique des fossiles de Senèze est plus problématique car il n'est même pas sûr qu'il s'agisse d'un ensemble homogène ou inversement de plusieurs faunes mélangées provenant de plusieurs niveaux (Heintz 1970; Bonifay 1992; Azzaroli et al. 1997; Maul et al. 1998; Faure et al. 2004). Tous les auteurs, cepen-

dant, s'accordent sur le fait que la (ou les) faune(s) de Senèze est (sont) plus jeune(s) que celle de Saint-Vallier. Ce dernier site a été daté par spectrométrie R.P.E. à environ 2 millions d'années (Bouchez et al. 1984, 1986; Faure & Guérin 2004) bien que beaucoup de paléontologues pensent qu'elle est un peu plus ancienne. En revanche, Roger et al. (2000) affirment que «...the 'Villafranchian' mammal fauna found in the Senèze maar is younger than 2,09 Ma...». Cependant, à cause de l'incertitude sur la position stratigraphique des fossiles, cette affirmation nécessite encore d'être prouvée.

A Saint-Vallier l'*Eucladoceros* côtoyait deux autres espèces de cerfs, «*Cervus*» *philisi valliensis* HEINTZ 1970 et *Croizetoceros ramosus medius* HEINTZ 1970 (Viret 1954; Valli 2001). A Senèze, trois autres cervidés ont été reconnus, «*Cervus*» *philisi philisi*, *Croizetoceros ramosus minus*, déjà évoqués, et *Cervalces gallicus* (Heintz 1970). Toutefois, la position stratigraphique relative des cervidés de Senèze n'est pas exactement connue: nous ne savons pas s'ils ont réellement coexisté.

La finalité du présent travail est d'établir la niche alimentaire des *Eucladoceros* de Saint-Vallier et de Senèze et de voir s'il y a des variations notables entre les deux gisements en fonction des possibles différences en termes de chronologie et d'environnement.

2. Matériel et méthode

Pour l'*Eucladoceros* de Saint-Vallier nous avons étudié le matériel conservé dans les Collections de Paléontologie de l'Université Claude-Bernard-Lyon 1 (FSL) et dans le Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon (ML). Le matériel de l'Université provient de nouvelles fouilles conduites entre 1993 et 1999 par M. Faure et C. Guérin, Maîtres des Conférences respectivement à l'Université Lumière-Lyon 2 et à l'Université Claude-Bernard-Lyon 1. Les restes conservés au Muséum font partie des fossiles recueillis par J. Viret en 1946 et entre 1948 et 1956.

Les spécimens de Senèze sont tous conservés dans les Collections de Paléontologie de l'Université Claude-Bernard-Lyon 1; y compris les deux squelettes montés décrits par E. Heintz (1970). (Annexe).

Les taxons fossiles ont été comparés avec des espèces actuelles conservées au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN), au Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon, au Dipartimento di Scienze della Terra dell'Università di Roma «La Sapienza» (UR), au Museo Civico di Zoologia di Roma (MR), au Museo di Scienze Naturali di Firenze, Sezione di Zoologia, «La Specola» (MSNS) et à l'Istituto Italiano di Paleontologia Umana (IIPU). Nous avons aussi tenu compte du statut de l'individu (libre ou en captivité) à sa naissance et/ou durant sa vie. (Annexe).

Parmi les taxons étudiés, le chevreuil (*Capreolus capreolus* [LINNAEUS 1758]), l'élan (*Alces alces* [LINNAEUS 1758]) et le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus* [ZIMMERMANN 1780]) sont considérés comme folivores typiques (les «browsers» des auteurs anglais); le daim européen (*Dama dama* [LINNAEUS

¹ Pour les problèmes liés à la nomenclature et à la phylogénèse de «*Cervus*» *philisi* voir Valli (2001) et Di Stefano & Petronio (2002) et bibliographie relative au sujet.

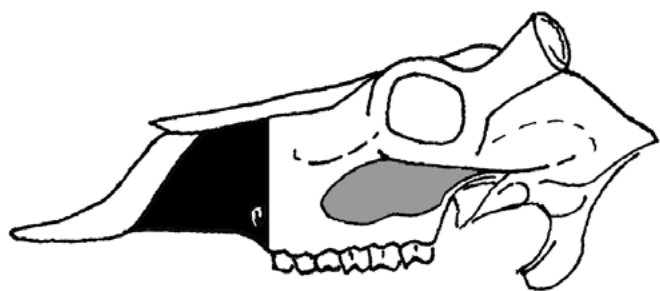


Fig. 1. Crâne de cervidé: en noire, aire du maxillaire devant la P²; en gris, aire d'origine du muscle masseter (taille x0,35 environ). Cervid skull: black surface, maxillary area in front of the P²; grey surface, origin area for the masseteric muscle (size x0.35 approximatly).

1758]), le chital (*Axis axis* [EXLEBEN 1777]), le sambar (*Rusa unicorn* [KERR 1792] et *R. timorensis* [BLAINVILLE 1822]) et le wapiti (*Cervus canadensis* EXLEBEN 1777) ont un régime plus varié qui comprend des feuilles et des herbages, alternant leur nourriture selon la saison, la région ou leurs préférences (aussi appelés «mixed feeders»). Le cerf du Père David (*Elaphurus davidianus* MILNE EDWARDS 1899) est l'espèce qui se rapproche le plus au style «tondeur d'herbe» («grazer»), car il consomme une quantité importante d'herbages (Hofmann 1989; Cornelius et al. 1999; Geist 1999; Fortelius & Solounias 2000; Cransac et al. 2001; Stewart et al. 2002). Le cerf élaphe (*Cervus elaphus* LINNAEUS 1758), enfin, bien qu'indiqué comme herbivore à régime mixte, est une espèce très plastique qui peut présenter des adaptations et des habitudes alimentaires variables selon le type d'environnement fréquenté (Groot Bruinderink & Hazebrock 1995).

Les caractères testés sont principalement ceux indiqués par Solounias et al. (1988), Solounias & Dawson-Saunders (1988) et Solounias & Moelleken (1993a, b) pour les ruminants en général et adaptés par Caloi & Palombo (1995) et Croitor (2001) aux cervidés en particulier. De plus, nous avons établi quelques nouveaux caractères. Sur le crâne, les caractères les plus significatifs sont: la forme des extrémités antérieures des prémaxillaires, la forme et les proportions du maxillaire en avant de la P², la surface d'origine du muscle masseter et l'inclinaison et l'ampleur de l'attache du muscle sur l'arcade zygomatique (Fig. 1 et 2), enfin, la silhouette de la surface occlusale des dents jugales, en vue latérale. Les différences morphologiques qu'on remarque sur les mandibules sont plus importantes (Fig. 3). Les caractères considérés comprennent: la longueur de la symphyse mandibulaire, l'angle entre les axes des branches montante et horizontale, la forme et l'épaisseur du dentaire sous la rangée dentaire, la silhouette de la rangée dentaire, le développement de l'apophyse angulaire, la forme du bord postérieur et l'épaisseur antéro-postérieure de la branche montante en arrière de la M₃, la surface d'insertion du muscle masseter, la forme du condyle articulaire, le développement de l'apophyse temporale et la surface d'insertion du muscle correspondant. Tous ces caractères n'ont pas la même signification fonctionnelle et ils seront commentés dans les sec-

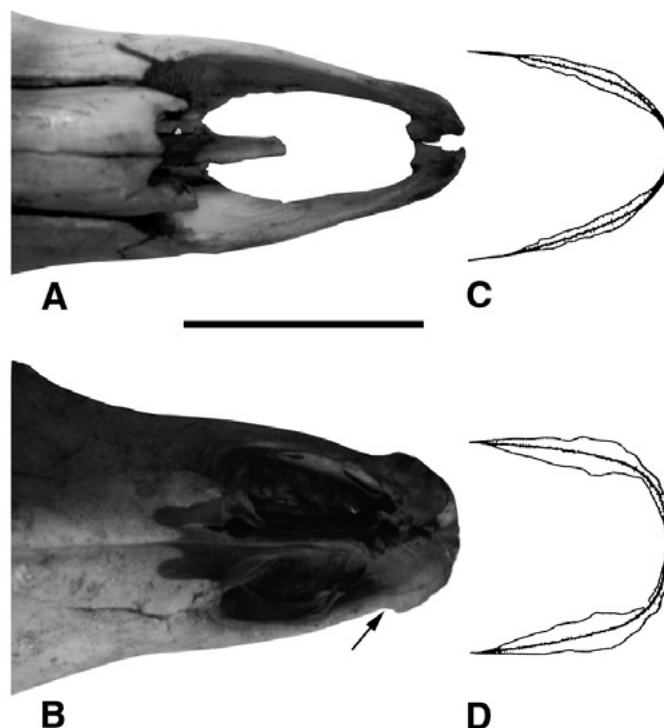


Fig. 2. Extrémités des prémaxillaires du cerf de Virginie (A) et daim (B), en face les profils des prémaxillaires de folivores typiques (C) et d'herbivores à régime varié (D) (les deux derniers d'après Caloi & Palombo 1995); échelle 5 cm; flèche indentation du prémaxillaire. Premaxillary tip of white-tailed deer (A) and fallow deer (B), in front of these the premaxillary tip outlines of browsers (C) and mixed feeders (D) (the last two after Caloi & Palombo 1995); scale bar 5 cm; arrow indentation of the premaxillary.

tions suivantes. Les caractères de la denture (le rapport entre la longueur des prémolaires et celle des molaires, la longueur de la M³ par rapport à celle de la M², la forme du bord alvéolaire, la présence et le développement des colonnettes interlobaires sur les molaires supérieures ou inférieures, endostyles et ectostylides; Solounias & Dawson Saunders 1988), déjà discutés par Caloi & Palombo (1995), sont considérés comme étant moins significatifs pour définir le régime des cervidés et ne seront pas pris en considération. En ce qui concerne l'indice d'hypsodontie (hauteur/longueur de la dent x 100), l'*Eucladoceros* de Saint-Vallier et celui de Senèze sont brachyodontes: pour la M² de Saint-Vallier la moyenne est 82,42 (6 spécimens, min = 74,00, max = 84,00); pour la M² de Senèze elle atteint 95,59 (un spécimen). Les autres molaires supérieures ont des valeurs similaires (Heintz 1970; observations personnelles). Nous considérons donc les différences entre les M² comme non significatives.

Nous avons aussi fait une analyse des traces d'usure dentaire (microwear) des deux sous-espèces fossiles. Les moulages en polyuréthane des M² ont été examinés au microscope électronique à balayage (un appareil Cambridge Stereoscan 250), avec lequel nous avons pris des photos aux agrandissements x200 et à x500 (pour pouvoir confronter les résultats à deux

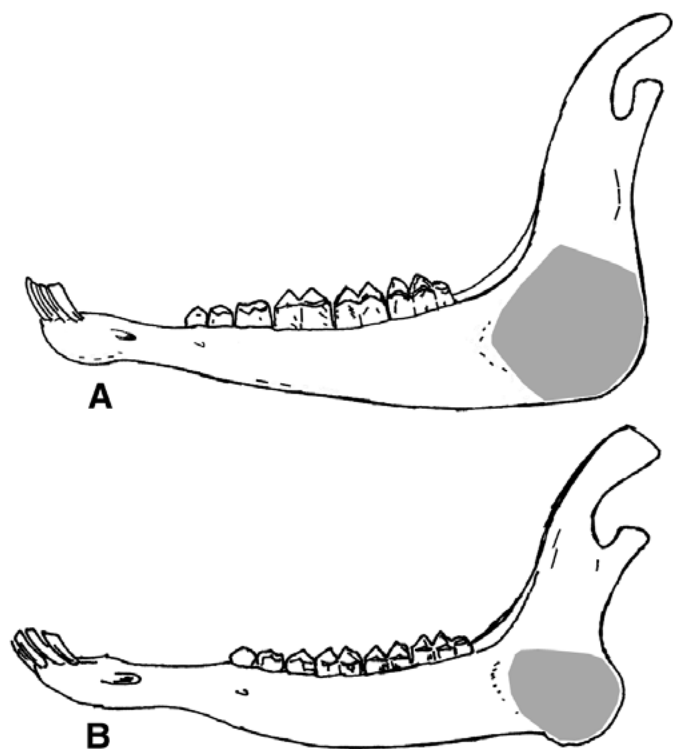


Fig. 3. Hémi-mandibules gauches de cerf du Père David (A) et de chevreuil (B), pas à la même échelle; en gris, l'aire d'insertion du muscle masseter. *Left horizontal ramus of Père David's deer (A) and roe deer (B), not at the same proportions; grey surface, insertion area for the masseteric muscle.*

agrandissements différents). Chaque image a été analysée qualitativement et quantitativement. L'analyse quantitative a été faite à l'aide du logiciel Microwear 4.0 (Ungar 2001): les traces ont été séparées en deux catégories, les trous (pits) et les stries (scratches). Ils sont définis par le rapport longueur sur largeur, inférieur à 4 pour les trous et supérieur à ce chiffre pour les stries (Solounias et al. 1988; Teaford 1988). Les résultats pour chaque image ont été exprimés en termes de pourcentage de trous et de stries par rapport au total, et l'intervalle de variation des pourcentages des différents types d'empreintes sur la surface de mastication a été analysé, tout comme leur morphologie et leur orientation.

Enfin, sur les mêmes taxons, une analyse du «mesowear» selon les indications de Fortelius & Solounias (2000) a été conduite sur toutes les M^2 disponibles. Bien que le nombre des échantillons pour les deux sites soit insuffisant pour en déduire directement le régime par les méthodes du micro- et du mesowear, les résultats ont été utilisés pour appuyer les conclusions de l'étude des caractères morphologiques du crâne et de la mandibule.

3. Résultats

Chacune des méthodes décrites ci-dessus apporte une partie de réponse à la problématique du régime d'*Eucladoceros*: pour

cette raison les résultats obtenus pour chaque démarche seront comparés aux autres.

Morphologie fonctionnelle

– Sur le crâne, la forme des extrémités antérieures des prémaxillaires semble être le caractère le plus important pour l'identification du régime. La morphologie du museau est aussi liée à la forme et à la disposition des incisives (Solounias & Moelleken 1993a). Chez les taxons folivores (chevreuil, élan et cerf de Virginie) les prémaxillaires ont une forme en pointe plus accentuée que celle des «tondeurs d'herbes» ou des taxons à régime mixte (Fig. 2). Une telle morphologie favorise une meilleure sélection des végétaux ingérés. En revanche, les autres sont pourvus d'un museau plus élargi ou aplati à l'extrémité. Le daim, le chital, le sambar, le wapiti (exception faite pour un spécimen) et le cerf du Père David ont un bourrelet aux extrémités des prémaxillaires marqué par une petite indentation en arrière (Fig. 2; flèche). Le cerf européen n'a généralement pas de bourrelet (il est visible sur cinq individus seulement), mais les extrémités des prémaxillaires sont arrondies et aplaties comme celles des autres espèces mentionnées ci-dessus. Le cerf du Père David a le museau le plus large et le plus aplati de tous les taxons étudiés. L'individu Ma37, appartenant à cette dernière espèce, a un museau plus arrondi que celui des autres spécimens; cependant sa morphologie est plus proche de celle d'un taxon à régime mixte que d'un folivore.

Les taxons fossiles sont beaucoup moins complets que les spécimens de comparaison. En effet, les prémaxillaires sont des os assez fragiles: ils sont cassés et leur extrémité n'est observable sur aucun reste d'*Eucladoceros*.

Les caractères suivants ont pu être observés tant sur les espèces actuelles que sur les fossiles.

– L'aire du maxillaire délimitée par les nasaux et les prémaxillaires (en avant et en haut), le bord inférieur (en bas) et la droite verticale tangente à la partie antérieure de la P^2 (Fig. 1) est de forme trapézoïdale chez tous les cervidés, plus proche de celle des folivores typiques que de celle des tondeurs d'herbe (Solounias & Dawson-Saunders 1988; Caloi & Palombo 1995). Elle est allongée chez le cerf de Virginie et l'élan, malgré le recul des prémaxillaires (surtout chez l'élan, où cependant, ils n'atteignent pas les nasaux comme observé aussi par Kahlke 1970 et Azzaroli 1979). Chez le chevreuil cette partie anatomique est plus raccourcie et les prémaxillaires sont relativement moins étendus vers l'arrière. Le cerf du Père David (exception faite pour l'individu Ma37), le daim et le chital (surtout ces deux derniers taxons) ont des maxillaires assez courts en avant de la P^2 , plus courts que ceux du chevreuil. Chez le cerf du Père David et le chital la forme de cette aire est presque triangulaire à cause du raccourcissement du museau et de l'extension vers l'arrière des prémaxillaires. Certains spécimens de daims présentent la même morphologie. Chez le cerf élaphe et le wapiti le museau est plus allongé et la surface antérieure de la P^2 est bien développée. Elle est plus variable en taille chez le sambar.

L'aire du maxillaire antérieure à la P^2 sur le crâne de l'*Eucladoceros* de Saint-Vallier est vaste comme celle du cerf élaphe, malgré le recul des prémaxillaires (Fig. 4). Chez l'*Eucladoceros* de Senèze cette aire est comparable et sa forme est trapézoïdale. Les prémaxillaires reculent moins que chez les individus de Saint-Vallier.

– La surface d'origine du muscle masseter sur le crâne dépend de la position de l'orbite au-dessus de la rangée dentaire (sa position plus ou moins reculée et la hauteur entre le bord inférieur de l'orbite et les dents jugales) et de l'extension antérieure et inférieure du muscle (Fig. 1). La limite supérieure devant l'orbite est donnée par une petite crête, oblique vers l'avant et le bas, qui marque la limite de l'extension de la fosse antéorbitaire. Cette crête est toujours présente indépendamment du développement de la fosse. L'extension antérieure de la partie superficielle du muscle est mise en évidence par une saillie du maxillaire (tubercule facial; Caloi & Palombo 1995). L'espace sous-orbitaire est généralement réduit chez les cervidés: certains individus de chevreuil ont proportionnellement une orbite plus élevée que les autres taxons folivores; cependant la surface d'attache du muscle reste toujours confinée à la partie supérieure du maxillaire. De plus chez ces espèces le rebord orbitaire est moins saillant dans sa portion antéro-inférieure. Le chital est l'espèce chez laquelle la limite inférieure de la surface d'origine du muscle se rapproche le plus de la rangée dentaire. Cette configuration offre donc le plus d'extension verticale au muscle. Le rebord antérieur de l'orbite est au niveau de la partie antérieure ou la moitié de la M^2 , chez le chevreuil, l'élan et le cerf de Virginie. Il atteint seulement la M^3 ou la limite M^3 - M^2 (la moitié de la M^2 chez un individu de sambar) chez les autres espèces, exceptée le cerf du Père David. Ce dernier a l'orbite la plus reculée: sur la moitié des individus (deux) elle reste confinée derrière la rangée dentaire, sur l'autre moitié elle atteint la partie postérieure de la M^3 . De plus, chez les taxons à régime mixte, l'aire d'origine du muscle zygomatco-mandibulaire du groupe du masseter est clairement indiqué sur l'os jugal. Cette partie est presque plate et horizontale. Chez les folivores et quelques individus de cerf élaphe cette région est étroite, allongée et l'os zygomatique est plus incliné dans le plan para-sagittal.

En ce qui concerne la limite antérieure de l'origine du muscle, elle est généralement située au-dessus de la M^1 , quelquefois plus reculée chez le cerf européen (M^1 - M^2). Sur cinq individus de chevreuil et un de cerf du Père David elle atteint la partie postérieure de la P^4 . Chez les espèces folivores cette région est généralement moins saillante que sur celles à régime mixte, où l'on peut parler de tubercule facial. Toutefois une certaine variation individuelle de ce caractère a été observée.

Chez *Eucladoceros* l'orbite atteint le niveau de la partie postérieure de la M^2 . Cependant, comme chez le chevreuil, la surface d'origine du masseter ne descend pas jusqu'aux alvéoles des dents: elle reste limitée à la moitié supérieure du maxillaire (Fig. 4). Antérieurement, elle atteint la M^1 . Cependant, si l'individu FSL 96131, provenant de Senèze, présente cette morphologie, il ne semble pas en être de même pour l'in-



Fig. 4. Vue latérale droite du crâne d'*Eucladoceros ctenoides vireti* de Saint-Vallier (FSL 497901): échelle 5 cm. Skull of *Eucladoceros ctenoides vireti* from Saint-Vallier in right side view: scale bar 5 cm.

dividu 96128, du même site. Chez ce dernier l'aire d'origine semble plus vaste, mais les interventions de restauration ne permettent pas d'établir de manière définitive la position exacte des limites pour ce muscle.

– La silhouette de la rangée dentaire, en général, est plus droite chez les espèces à régime mixte que chez les folivores (cependant, les exceptions ne sont pas rares). Ce caractère est plus évident sur la mandibule, en effet sur certains individus nous avons remarqué un manque d'occlusion entre les prémolaires supérieures et inférieures en position de repos. Chez *Eucladoceros* la rangée est faiblement courbée.

– Sur la mandibule, la forme de la symphyse et la disposition des incisives constituent des caractères importants. La symphyse de l'élan et du cerf de Virginie est assez allongée et mince. Chez le chevreuil elle est plus trapue et relativement plus courte, cependant elle reste généralement plus allongée que chez les autres espèces. Le daim et le chital, qui ont une symphyse relativement courte, sont aussi remarquables pour le raccourcissement du diastème entre les dents antérieures et la P_2 (ce caractère, évidemment, est lié au raccourcissement du museau en avant de la P^2). Enfin, le cerf européen montre une certaine variabilité individuelle avec des symphyses aussi longues et minces que celles du chevreuil (mais jamais comme l'élan ou le cerf de Virginie) et d'autres similaires à celles du daim et du chital. Un exemplaire du wapiti (ML 50.002212) montre aussi une symphyse plus allongée que les autres taxons à régime mixte. La partie antérieure de la mandibule du sambar est relativement élargie par rapport aux autres taxons, cependant, à cause de la fragilité de cette partie anatomique, ce résultat a été obtenu seulement sur la moitié des spécimens considérés. En plus, chez les taxons à régime mixte les incisives centrales sont spatulées et alignées alors que chez les autres elles sont disposées en arc de cercle. De là il découle que les espèces à régime mixte tendent à avoir une symphyse plus élargie dans sa partie antérieure.

Sur le spécimen d'*Eucladoceros* FSL 96131 de Senèze, la symphyse n'est pas plus courte que celle de l'élaphe. En sa partie distale elle est bien plus étroite que celle du sambar.

– L'angle entre les axes des branches montante et horizontale est assez variable même au niveau spécifique. Cependant, il nous semble que chez les taxons tondeurs d'herbes l'angle est plus fermé (plus proche de 90°). Chez les squelettes montés des cerfs de Senèze l'angle est bien ouvert.

– Le corps du dentaire est relativement bas, surtout chez le chevreuil et le cerf de Virginie. L'élan, le daim et le chital aussi ont un dentaire relativement peu profond, dans certains cas comparable à celui des deux espèces précédentes. Le sambar et le cerf européen présentent une certaine variation individuelle pour ce caractère. Le wapiti et le cerf du Père David, en revanche, ont un dentaire plus robuste et plus épais dorso-ventralement. La hauteur du dentaire ne varie pas sensiblement entre P₂ et M₃ chez tous les taxons considérés, à l'exception du cerf du Père David chez qui le bord inférieur rappelle celui d'un bovidé.

La hauteur de la branche horizontale du cerf de Saint-Vallier varie selon les individus (Valli, 2001); elle reste cependant légèrement plus basse par rapport à celle du cerf européen, mais plus haute que celle du cerf de Virginie. Celle du taxon de Senèze demeure très similaire.

– L'apophyse angulaire (où les muscles masseter et ptérygoïdien s'insèrent) est bien développée (vers le bas et l'arrière) chez le chevreuil, le cerf de Virginie et l'élan. Toutefois il ne s'agit pas d'un caractère exclusif des espèces folivores, car, en ce qui concerne le sambar et le chital, presque tous les individus ont cette partie anatomique aussi proéminente que celle de ces trois taxons (deux spécimens de la première espèce et un de la deuxième font exception, car leur morphologie est plus proche de celle du daim). Chez toutes les autres espèces, l'apophyse angulaire est nettement moins prononcée (exception faite pour une femelle de wapiti et un mâle de daim). Ceci est vrai surtout pour le cerf du Père David, chez lequel la morphologie est très proche de celle des bovidés. Chez le cerf européen une certaine variation individuelle a pu être remarquée.

L'apophyse des taxons fossiles est bien développée (sur le spécimen 20.162114 de Saint-Vallier, montré Fig. 5), presque comme celle du chevreuil, de l'élan et du cerf de Virginie.

– L'extension en arrière de l'apophyse angulaire rend le bord postérieur de la branche montante nettement concave chez les taxons folivores plus le chital et le sambar. Cependant les deux dernières espèces, surtout la deuxième, ont la branche montante qui est plus épaisse en direction antéro-postérieure (caractère qui est lié à la surface d'insertion du muscle masseter sur la mandibule). Les autres ont le bord postérieur peu concave. L'épaisseur antéro-postérieure est relativement réduite chez le daim (presque comme les taxons folivores), variables chez l'élaphe (mais généralement moins épais que chez le sambar), mais il reste important chez le wapiti et le cerf du Père David.

Encore une fois, la morphologie de l'hémimandibule d'*Eucladoceros* est très proche de celle des taxons folivores.

– L'insertion du muscle masseter sur l'os dentaire est plus ou moins étendue (Fig. 3): selon le taxon, il peut remonter plus

ou moins sur la branche montante ou il peut se développer le long du côté labial du corps horizontal du dentaire. De même, sur l'autre côté, pour le muscle ptérygoïdien. Dans cette direction, ces muscles n'atteignent jamais le développement remarqué chez les bovidés (Solounias & Dawson-Saunders 1988; Caloi & Palombo 1995). Chez les cerfs, ils restent limités à la partie postérieure de la branche montante ou à l'espace entre celle-ci et la partie postérieure de la M₃ (chez le chital, ils peuvent atteindre le niveau du dernier lobe de cette dent). Cependant, certains taxons augmentent l'espace entre leur dernière jugale et la branche montante (cerf du Père David, sambar et certains individus du cerf européen), ce qui permet d'acquérir une surface plus étendue pour l'insertion du muscle masseter. Chez le cerf du Père David, et dans une moindre mesure le chital, le daim, le wapiti et l'élaphe, les surfaces d'insertion remontent sur la branche montante, alors que chez les espèces folivores elles restent confinées à l'apophyse angulaire. Sur trois individus de chevreuil, la surface d'insertion musculaire semble remonter la branche montante, cependant le rapport entre l'aire d'insertion du temporal et celle du masseter est tout à fait comparable à celui des autres espèces folivores. L'extension antéro-postérieure de la branche montante contribue aussi à l'augmentation de cette surface chez le sambar.

Chez le taxon de Saint-Vallier, bien que la série dentaire semble avancée par rapport à la branche montante, l'aire d'insertion du masseter reste limitée à l'apophyse angulaire et elle ne monte pas ou très peu sur la branche montante (Fig. 5). Chez l'*Eucladoceros* de Senèze l'insertion du masseter est limitée à l'apophyse angulaire.

– La morphologie des condyles est assez variable, cependant nous avons remarqué que chez les taxons à régime mixte ils sont plus développés médio-latéralement, avec une surface articulaire supérieure plus concave. Ils sont aussi relativement plus élevés, ce qui permet une meilleure fonctionnalité du muscle ptérygoïdien. Les mouvements latéraux sont plus importants. Malheureusement les condyles des taxons de Saint-Vallier et de Senèze manquent ou sont abîmés.

– L'apophyse temporale est plus développée, surtout à sa base, chez les taxons folivores, où l'aire d'insertion du muscle homonyme demeure relativement plus vaste. Chez les autres taxons l'apophyse est moins développée avec une surface réduite. Cependant, chez deux individus du cerf élaphe l'apophyse temporale est comparable à celle du chevreuil.

Chez l'*Eucladoceros* de Senèze l'apophyse temporale est plus développée dans sa partie basale (la partie supérieure est abîmée) que chez le daim, l'axis et le cerf du Père David, et l'aire pour le muscle homonyme est relativement plus importante. L'apophyse temporale de l'autre fossile manque.

Usure dentaire (micro et mesowear)

L'analyse des microtraces d'usure sur les dents provenant de Saint-Vallier (7 images disponibles) indique une prévalence de petites cavités arrondies à marges irrégulières ou trous ovales (pits). Quelques cavités plus grandes et allongées (peut-être



Fig. 5. Héli-mandibule gauche d'*Eucladoceros ctenoides senezensis* de Senèze (FSL 96131): échelle 5 cm. Left horizontal ramus of *Eucladoceros ctenoides senezensis* from Senèze: scale bar 5 cm.

dues à la consommation de nourriture plus dure, i.e. graines ou tubercules) sont aussi présentes mais elles sont rares, tout comme les dépressions probablement déterminées par la confluence de plusieurs types d'empreintes. Les stries (scratches) sont plutôt minces, brèves et généralement pourvues d'un fond en forme de «U». Vraisemblablement, elles ont été produites par la consommation de feuilles ou d'herbes à faible pourcentage phytolithique. Les croisements sont fréquents et ils concernent des stries de générations différentes ainsi que de même génération. Parfois il est possible, à agrandissement approprié (x 500), de voir les cristaux polis d'émail, qui d'après Solounias & Moelleken (1992) ne seraient pas visibles sur les dents des tondeurs d'herbes. L'état de conservation des dents fossiles provenant de Senèze nous a permis seulement une observation limitée. Cependant, elle a été suffisante pour affirmer que, sur ces individus, les cavités et les dépressions (petites et grandes) sont plus fréquentes que sur ceux de Saint-Vallier.

L'analyse quantitative confirme l'impression de prévalence des trous: le pourcentage moyen des trous à Saint-Vallier est 56,08 (min = 52,28; Max = 58,77; écart type 2,24) sur 7 images. A Senèze il s'élève à 59,06 (min = 52,97; Max = 62,13; écart type 5,26) sur 3 images.

Fig. 6 nous montrons deux exemples (à agrandissements, x 200 et x 500) des microtraces d'usure sur les dents d'*Eucladoceros* de Saint-Vallier.

Les résultats de l'analyse du mesowear sont montrés Fig. 7 (pour l'explication des variables voir Fortelius & Solounias 2000). Ils sont compris dans les limites de variations des folivores.

4. Discussion

Le premier résultat qui découle de l'analyse est que les sous-espèces d'*Eucladoceros*, de Saint-Vallier et de Senèze, avaient la même morphologie fonctionnelle du crâne et de la mandibule, les petites différences rencontrées relevant de la variation individuelle. Par conséquent, on doit supposer qu'elles tenaient évidemment le même rôle dans leur milieu respectif.

La comparaison avec les taxons actuels nous montre que les *Eucladoceros* de Saint-Vallier et de Senèze étaient caractérisés par une morphologie plutôt similaire à celle des folivores, avec toutefois des caractéristiques moins nettes que celles des espèces typiquement liées à ce type de régime. Par exemple, on peut observer que l'aire d'origine du masseter sur le crâne reste confinée à la portion supérieure du maxillaire comme chez le chevreuil, alors que son orbite est légèrement plus reculée que celle de ce dernier. D'autre part, la symphyse mandibulaire, bien que plus allongée que chez les taxons typiques d'un régime mixte (daim et chital), est plus similaire à celle de quelques individus de cerf (wapiti ou élaphe); cependant elle est bien étroite à son extrémité antérieure, ce qui fait penser à un museau relativement pointu. L'apophyse angulaire est bien développée et le bord postérieur de la branche montante est concave comme chez les folivores, mais il faut observer que quelques taxons à régime mixte, comme l'axis et le sambar, ont la même conformation. Il faut cependant remarquer que l'extension antéro-postérieure de la branche montante de l'*Eucladoceros* et des folivores n'atteint pas le degré remarqué chez le sambar. L'aire d'insertion du masseter, sur la mandibule, présente un développement intermédiaire entre celui des espèces

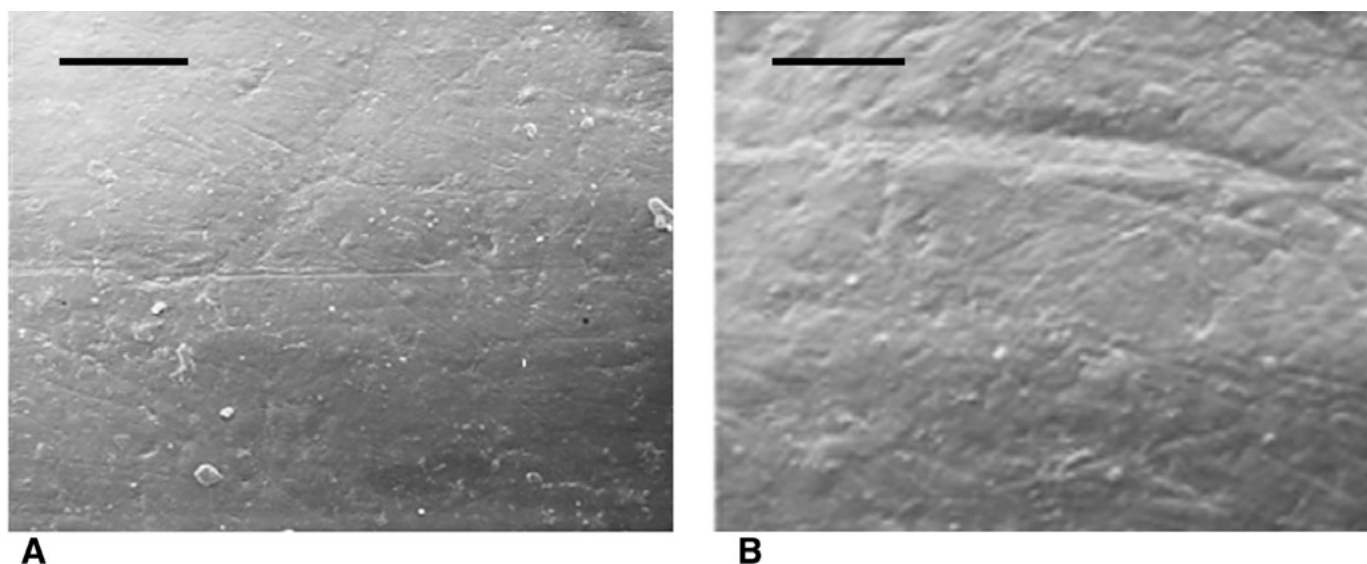


Fig. 6. Images des microtraces d'usure sur la M² droite d'*Eucladoceros ctenoides vireti* de Saint-Vallier (FSL 497901): (A) échelle 100 µm (x 200), (B) échelle 40 µm (x 500); les deux images ne représentent pas la même aire. Images of microwear on M² of *Eucladoceros ctenoides vireti* from Saint-Vallier (FSL 497901): (A) scale bar 100 µm (x 200), (B) scale bar 40 µm (x 500); the two images do not show the same area.

à régime typiquement folivore et mixte. Globalement, les aires d'insertion et d'origine du groupe du masseter/ptérygoïdien, par rapport à celles du temporal, semblent avoir une extension intermédiaire entre celle des folivores typiques (chez lesquels le muscle temporal est bien développé, et donc, occupe un volume plus grand) et celle des cervidés à régime mixte. Le développement relatif de ces trois groupes de muscles contribue à différencier le type de régime alimentaire chez les mammifères (Turnbull 1970).

Bien qu'aucun caractère analysé sur l'*Eucladoceros* de Saint-Vallier et de Senèze n'ait une valeur diagnostique sûre (il manque, par exemple, l'extrémité des prémaxillaires), l'ensemble de la morphologie fait pencher pour un régime principalement folivore. En effet, pour aucun des caractères examinés, nous n'avons trouvé chez *Eucladoceros* la morphologie typique des formes à régime mixte, bien que parmi celles-ci on puisse parfois retrouver une morphologie «folivore». Par exemple, la portion du maxillaire du wapiti antérieur de la P² est similaire à celle d'*Eucladoceros* aussi bien qu'à celle du chevreuil.

Compte tenu du fait que les *Eucladoceros* de Saint-Vallier et de Senèze ont une morphologie crânienne et mandibulaire assez proche de celle des folivores (cependant avec quelques caractères moins accentués que ceux des ces taxons) et que certains individus des espèces à grande plasticité alimentaire (cerf européen) montrent une morphologie similaire à celle d'*Eucladoceros*, il est possible d'en déduire que celui-ci ait eu un régime comparable à l'élan mais avec une tendance plus accentuée à se nourrir de feuillages et de pousses.

Donc, les sous-espèces d'*Eucladoceros* examinées devaient être plus inféodées aux aires boisées (ou au moins buisson-

neuses) que l'élan actuel. La quantité d'herbage qu'elles devaient assimiler devait être relativement faible, feuilles, pousses et écorces constituant la plus grande partie de leur alimentation. Ce type de régime devait leur permettre d'éviter la compétition avec les herbivores de taille comparable qui le côtoyaient tels qu'*Equus stenonis* COCCHI 1867 et les *Leptobos* RÜTIMEYER 1878. Les autres bovidés, *Gazella borbonica* DEPÉRET 1884, *Gazellospira torticornis* (AYMARD 1854), *Gallogoral meneghinii* (RÜTIMEYER 1878) à Saint-Vallier, *Gazellospira* et *Gallogoral* ainsi que *Pliotragus ardeus* (DEPÉRET 1884), *Procamptoceros brivatense* SCHAUB 1923 et *Megalovis latifrons* SCHAUB 1923 à Senèze (Heintz et al. 1974), bien que de taille moindre, étaient des formes de milieux plutôt ouverts (il faut cependant rappeler que les bovidés de Senèze, tout comme les cervidés, n'ont pas été retrouvés dans les mêmes amas et nous ne savons pas s'ils ont tous été contemporains). En revanche, il n'y avait pas de compétition directe entre l'*Eucladoceros* et les autres espèces de cervidés. Celles provenant du gisement de Saint-Vallier étaient trop petites et devaient donc occuper des niches différentes. Toutefois, à Senèze a aussi été retrouvé un élan, *Cervalces gallicus*, de taille comparable à celle d'*Eucladoceros* (Azzaroli 1952). Cependant, même s'ils ont été contemporains et si on attribue à *C. gallicus* un comportement comparable à celui de l'élan actuel, il n'y avait pas de compétition directe (Ludewing & Boyer 1985; Geist 1999).

L'analyse du microwear, bien que seulement indicative à cause du faible nombre d'exemplaires disponibles, est cohérente avec les données obtenues par la morphologie fonctionnelle. Elle indique que les deux formes se nourrissaient surtout de feuilles et de bourgeons, plus rarement de graines ou de tubercules.

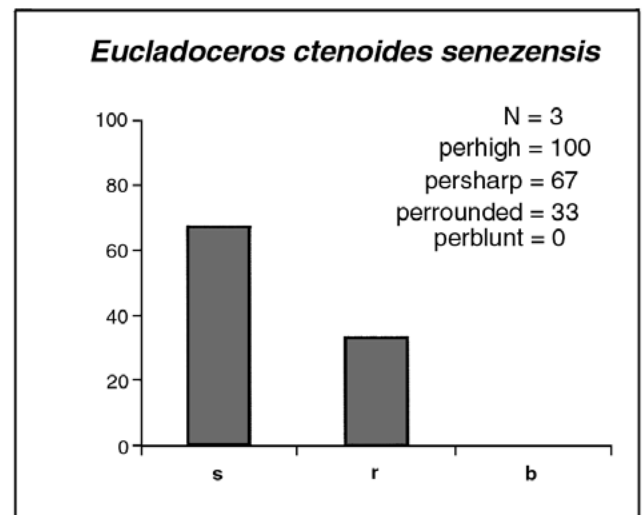
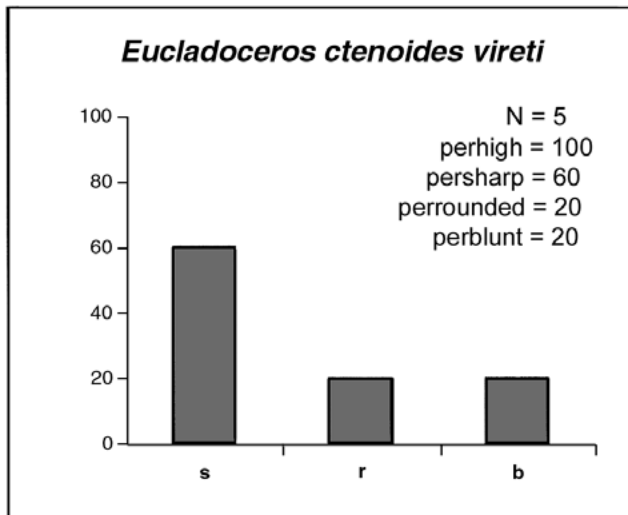


Fig. 7. Résultats du «mesowear» sur l'*Eucladoceros* de Saint-Vallier (A) et celui de Senèze (B): abréviations comme en Fortelius & Solounias (2000; table 1, pag. 4–5). «Mesowear» on the *Eucladoceros* from Saint-Vallier (A) and that from Senèze (B): abbreviations as in Fortelius & Solounias (2000; table 1, pag. 4–5).

Bien que les résultats de l'analyse du mesowear ne soient pas facile à interpréter à cause du nombre peu élevé d'individus (5 spécimens pour Saint-Vallier et 3 pour Senèze) nous les considérons comme compatibles avec une alimentation plutôt folivore. D'après un test du χ^2 pour deux échantillons (Wall 1996), les deux diagrammes ne sont pas significativement différents (en comparant les valeurs dans les barres des deux diagrammes fig. 7, χ^2 est égal à 0,75).

5. Conclusions

L'analyse comparée des caractères crâniens et mandibulaires des cervidés actuels, dont le régime est connu, nous a permis d'établir que les espèces folivores ont généralement des museaux plus allongés et pointus que celles dont le régime comprend des herbages. Les aires d'origine et d'insertion du muscle masseter, respectivement sur le maxillaire et sur la mandibule, tendent à être plus vastes. Au contraire, la surface d'insertion du muscle temporal sur l'apophyse homonyme est relativement plus réduite. Les formes de la symphyse mandibulaire, liée à celle du museau, et du corps du dentaire sous les jugales, de l'apophyse angulaire et du bord postérieur de la branche montante de la mandibule, se révèlent aussi importantes mais pas discriminantes si elles sont utilisées sans autres critères. Les résultats plus fiables s'obtiennent par l'utilisation conjointe de tous les caractères, car chaque taxon doit adapter la morphologie acquise par l'évolution aux ressources disponibles. Naturellement la fiabilité est aussi liée à la taille de l'échantillon. L'examen d'un ou deux caractères sur un nombre réduit de spécimens peut amener à des résultats erronés. Si l'échantillon est peu nombreux, seul l'ensemble de la morphologie permet d'établir des affirmations sérieuses. Naturellement, entre les morphologies extrêmes on trouve des

formes intermédiaires qui témoignent d'une adaptation à l'exploitation de plusieurs types d'aliments aussi bien au sein de la même espèce que d'un taxon à l'autre.

Grâce à la comparaison avec les espèces actuelles il est possible de reconstituer le régime des taxons fossiles. Nous avons donc pu établir les tendances alimentaires des *Eucladoceros* de Saint-Vallier et Senèze, respectivement d'âge villafranchien moyen et supérieur. Notre analyse amène à la conclusion que les deux sous-espèces avaient un régime comparable, composé essentiellement de feuilles et de pousses. La consommation des herbes et graminées devait être moindre que celle de l'élaphe actuel. Probablement, grâce à ce type de régime, *Eucladoceros* évitait la compétition directe avec les bovins de l'époque, tel *Leptobos*.

L'étude morphologique du crâne et de la mandibule, appuyée par l'analyse des traces d'usure dentaire, suggère un régime généralement folivore pour les *Eucladoceros* de Saint-Vallier et de Senèze. Ceci impliquerait le maintien du même rôle et de la même niche écologique de ces deux sous-espèces, même dans un contexte environnemental peut-être différent.

L'étude de la morphologie générale crânio-mandibulaire, comme réaffirmé récemment par Solounias & Semperebon (2002), se révèle donc efficace pour la reconstitution des régimes des animaux disparus là où le nombre des restes est trop faible pour l'utilisation d'autres méthodes quantitatives.

Remerciements

Nous tenons à remercier les responsables et leur collaborateurs qui nous ont permis l'accès aux Collections: A. Prieur, Conservateur des Collections de Paléontologie de l'Université Claude-Bernard-Lyon 1 et ses collaborateurs D. Barbe et B. Sent; M. Philippe et J. Pacaud, Conservateurs du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon et leur collaborateurs F. Vigouroux, J. Cammaret,

D. Berthet et D. Besson; D. Robineau, Conservateur des Vertébrés au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et son collaborateur F. Renoux; R. Carlini et A. Ceccarelli du Museo Civico di Zoologia di Roma; P. Agnelli du Museo di Scienze Naturali di Firenze, Sezione di Zoologia, «La Specola»; A. Segre et E. Naldini-Segre de l'Istituto Italiano di Paleontologia Umana. Nous remercions aussi A. Mancini du CNR Istituto di Geologia Ambientale e Geofisica qui nous a apporté son aide avec le MEB, G. D'Arpino du Dipartimento di Scienze della Terra dell'Università degli Studi di Roma «La Sapienza», qui nous a tiré les photos des stries d'usure. Nous tenons enfin à exprimer notre obligeance à L. Costeur, C. Guérin, E.P.J. Heizmann et P. Mazza pour leurs commentaires qui ont contribué à améliorer notre manuscrit et à A. Neu qui a revu le texte français. Que tous puissent trouver ici l'expression de notre reconnaissance.

BIBLIOGRAPHIE

- AZZAROLI, A. 1952: L'alce di Senèze. *Paleontogr. Ital.*, 47, 133–141.
- AZZAROLI, A. 1977: The Villafranchian stage in Italy and the Plio-Pleistocene boundary. *Giorn. Geol.*, 41, 61–79.
- AZZAROLI, A. 1979: On the occurrence of the Cervid genus *Libralces* in the Pleistocene of Italy. *Paleontogr. Ital.*, 71, 48–54.
- AZZAROLI, A., COLALONGO, M.L., NAKAGAWA, H., PASINI, G., RIO, D., RUGGERI, G., SARTORI, S. & SPROVIERI, R. 1997: The Plio-Pléistocène boundary in Italy. In: VAN COUVERING, J.A. (Ed.): *The Pléistocène boundary and the beginning of the Quaternary*. Cambridge University Press, 141–155.
- AZZAROLI, A., DE GIULI, C., FICCARELLI, G. & TORRE, D. 1988 Late Pliocene to early Mid-Pleistocene Mammals in Eurasia: Faunal Succession and Dispersal events. *Palaeogeogr., Paleoclim., Palaeoecol.*, 66, 77–100.
- BIDDITTU, I., CASSOLI, P.F., RADICATI DI BROZOLO, F., SEGRE, A.G., SEGRE-NALDINI, E. & VILLA, I. 1979: Anagni a K:Ar dated Lower Middle Pleistocene site, Central Italy: preliminary report. *Quaternaria*, 21, 53–71.
- BŒUF, O. 1997: A propos de Chilhac, Senèze, Blassac-la-Girondie (Haute-Loire, France), gisements du Pliocène terminal, leur intérêt biochronologique. In: AGUILAR, J.-P., LEGENDRE, S. & MICHAUX, J. (Eds.): *European Neogene Mammal Chronology*. *Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier*, 661–668.
- BONIFAY, M.F. 1992: Apport des grandes faunes villafranchiennes du Massif Central français dans le cadre général du plio-Pléistocène. *Proc. 117^e Congr. nat. soc. sav.*, 55–64.
- BOUCHEZ, R., LOPEZ CARRANZA, E., MA, J.-L., AMOSSE, J., PIBOULE, M., CORNU, A., DIEBOLT, J., GALLAND, D., REY, P., DE LUMELEY, H. & GUÉRIN, C. 1984: Datation par résonance paramagnétique électronique d'émail fossile provenant des sites d'Ayusbamba, Pérou, de Saint-Vallier et de la Caune de l'Arago (France). 1^{er} Symp. internat. Archéologie africaine et Sciences de la Nature appliquées à l'Archéologie, Bordeaux, septembre 1983, *Rev. Archéom.*, 8, 70–79.
- BOUCHEZ, R., BRUADET, J.F., MA, J.-L., PIBOULE, M., AMOSSE, J., POUPÉAU, G., NICKEL, B. & REY, P. 1986: Caractérisation et datation d'émail dentaire de Vertébrés par des méthodes radionucléaires. In: RUSSELL D.E., SANTORO, J.-P. & SIGONEAU-RUSSELL, D. (Ed.): *Proceeding of the VII International Symposium on dental morphology*, *Mém. Mus. natl. hist. nat.*, 53, 169–176.
- CALOI, L. & PALOMBO, M.R. 1995: Il Megacerino di Dragonara: interpretazione di alcuni caratteri cranici. *Geologica Romana*, 31, 443–457.
- CORNELLUS, J., CASAER, J. & HERRY, M. 1999: Impact of season, habitat and research techniques on diet composition of Roe Deer (*Capreolus capreolus*): a review. *J. Zool. London*, 248, 195–207.
- CRANSAC, E., CIBIEN, C., ANGBAULT, J.-M., VINCENTI, J.-M. & HEWISON, A.J.M. 2001: Variation saisonnière du régime alimentaire du Chevreuil (*Capreolus capreolus*) selon le sexe en milieu forestier à forte densité (forêt demaniale de Dourdan). *Mammalia*, 65, 1–12.
- CROITOR, R. 2001: Functional morphology and ecology of fossil deer of Italy in conditions of climate aridisation. *J. Morph.*, 248.
- DE BRUIJN, H., DAAMS R., DAXER-HOCK, G., FAHLBUSCH, V., GINSBURG, L., MEIN, P. & MORALES, J. 1992: Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reisensburg 1990. *News. Stratigr.*, 26, 65–118.
- DE VOS, J., MOL, D. & REUMER, J.W.F. 1995: Early Pleistocene Cervidae (*Mammalia, Artiodactyla*) from the Oosterschelde (the Netherlands), with a revision of the cervid genus *Eucladoceros* Falconer, 1868. *Deinsea*, 2, 95–121.
- DI STEFANO, G. & PETRONIO, C. 2002: Systematics and evolution of the Eurasian Plio-Pleistocene tribe Cervini (*Artiodactyla, Mammalia*). *Geologica Romana*, 36, 311–334.
- FAURE, M. 2004: Le *Sus strozzi* du Pliocène final de Saint-Vallier (Drôme). In: FAURE M. & GUÉRIN C. Eds., *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier*, *Geobios* 37, *Mém. sp.* 26, 189–190.
- FAURE, M. & GUÉRIN, C. 2004: Présentation du site et historique des recherches. In: FAURE M. & GUÉRIN C. Eds., *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier*, *Geobios* 37, *Mém. sp.* 26, 1–16.
- FAURE, M., GUÉRIN, C., DELSON, E. et coll. 2004: Rapport sur l'opération de fouille programmée annuelle dans le gisement paléontologique villafranchien supérieur de Senèze à Domeyrat, Haute-Loire. D.R.A.C., Lyon, 98 p.
- FORTELIUS, M. & SOLOUNIAS, N. 2000: Functional characterisation of ungulate molars using the abrasion-attribution wear gradient: a new method for reconstructing paleodiets. *Am. Mus. novit.*, 3301, 1–36.
- GEIST, V. 1999: Deer of the world – Their evolution, behaviour and ecology. Swan Hill Press, Shrewsbury (Angleterre), 421 p.
- GLOZZI, E., ABBAZZI, L., AMBROSETTI, P., ARGENTI, P., AZZAROLI, A., CALOI, L., CAPASSO BARBATO, L., DI STEFANO, G., ESU, D., FICCARELLI, G., GIROTTI, O., KOTSAKIS, T., MASINI, F., MAZZA, P., MEZZABOTTA, C., PALOMBO, M.R., PETRONIO, C., ROOK, L., SALA, B., SARDELLA, R., ZANALDA, E. & TORRE, D. 1997: Biochronology of selected Mammals, Molluscs, Ostracods from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Italy. The state of the art. *Riv. It. Paleont. Stratigr.*, 103, 369–388.
- GROOT BRUINDERINK, G.W.T.A. & HAZABROCK, E. 1995: Ingestion and diet of red deer (*Cervus elaphus* L.) in the Netherlands from 1954 till 1992. *Mammalia*, 59, 187–196.
- GUÉRIN, C. 1980: Les Rhinocéros (*Mammalia, Perissodactyla*) du Miocène terminal au Pléistocène Supérieur en Europe Occidentale. *Doc. Lab. géol. Lyon*, 79 (3 vol.), 1–1185.
- GUÉRIN, C. 1998: Mammifères, datations et paléoenvironnements en préhistoire. *Quaternaire*, 9, 249–260.
- HAYEK, L.A., BERNOR, R.L., SOLOUNIAS, N. & STEIGERWALD P. 1991: Preliminary studies of hipparionine horse diet as measured by tooth microwear. In: FORSTEN, A. (Ed.): *Björn Kurtén memorial Volume*, *Ann. Zool. Fenn.*, 28, 187–200.
- HEINTZ, E. 1970: Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Bull. Mus. natl. hist. nat.*, 22, 1–303.
- HEINTZ, E., GUÉRIN, C., MARTIN, P. & PRAT, F. 1974: Principaux gisements villafranchiens de France: listes fauniques et biostratigraphie. Vth cong. Néogène méditerranéen-Lyon, 1971. *Mém. B.R.G.M.*, 78, 411–417.
- HOFMANN, R.R. 1989: Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78, 443–457.
- JANIS, C.M. 1986: An estimation of tooth volume and hypsodonty indices in ungulate mammals, and the correlation of these factors with dietary preference. In: RUSSELL D.E., SANTORO, J.-P. & SIGOGNEAU- RUSSELL D. (Eds.): *Proceeding of the VII International Symposium on dental morphology*, *Mém. Mus. natl. hist. nat.*, 53, 367–387.
- JANIS, C.M. 1995: Correlations between craniodental morphology and feeding behavior in ungulates: reciprocal illumination between living and fossil taxa. In: THOMASON, J. J. (Ed.): *Functional morphology in vertebrate paleontology*, Cambridge University press. 76–97.
- KAHLKE, H.D. 1970: On the evolution, distribution and taxonomy of the fossil Elk/Moose. *Quatärpaläontologie*, 8, 83–106.
- KAISER, T.M. 2003: The dietary regimes of two contemporaneous populations of *Hippotherium primigenium* (*Perissodactyla, Equidae*) from the Vallesian (Upper Miocene) of Southern Germany. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.*, 198:381–402.
- KAISER, T.M., SOLOUNIAS, N., FORTELIUS, M., BERNOR, R.L. & SCHRENK, F. 2000: Tooth mesowear analysis on *Hippotherium primigenius* from the Vallesian Dinotherien-sande (Germany) – A blind test. *Carolinea*, 58, 104–114.
- LUDEWING, H.A. & BOWYER, R.T. 1985: Overlap in winter diets of sympatric moose and white-tailed deer in Maine. *J. Mammal.*, 66, 396–399.

MAUL, L., MASINI, F., ABBAZZI, L. & TURNER, A. 1998: The use of different morphometric data for absolute age calibration of some South and Middle European arvicolid populations. *Paleontogr. Ital.*, 85, 111–151.

MEIN P. 1975: Résultats du groupe de travail des Vertébrés. In: SENES, J. Ed., Report of activity of the R.C.M.N.S. working groups (1971–1975), IUGS, regional committee on Mediterranean Neogene stratigraphy, 78–81.

MENDOZA M., JANIS C.M. & PALMQVIST P. 2002: Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. *J. Zool., Lond.*, 258:223–256.

PALOMBO, M.R., CAPOZZA, M. & CUIEL, V. sous presse: L'analisi delle microtracce di usura nei molari di *Elephas antiquus*: Un approccio metodologico. In: CHILARDI, S. (Ed.): Actes 3^e Congr. Inter. Archeozoologia, Siracusa, nov. 2000.

PÉREZ-BARBERÍA, F.J. & GORDON, I.J. 1999: The functional relationship between feeding type and jaw and cranial morphology in ungulates. *Oecologia*, 118, 157–165.

ROGER, S., COULON, C., THOUVENY, N., FÉRAUD G., VAN VELZEN, A., FAUQUETTE, S., COCHEMÉ, G.G., PRÉVOT, M. & VEROSUB, K.L. 2000: ⁴⁰Ar/³⁹Ar dating of tephra layer in the Pliocene Senèze maar lacustrine sequence (France, Massif Central): constraint on the age of the Réunion-Matuyama transition and implications on paleoenvironment archives. *Earth and Planetary Science Letters*, 183, 431–440.

SOLOUNIAS, N. & DAWSON-SAUNDERS, B. 1988: Dietary adaptations and paleoecology of the late Miocene ruminants from Pikermi and Samos in Greece. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 65, 443–457.

SOLOUNIAS, N., TEAFORD M.F. & WALKER A. 1988: Interpreting the diet of extinct ruminants; the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology*, 14, 443–457.

SOLOUNIAS, N. & MOELLEKN, S.M.C. 1992: Tooth microwear analysis of *Eotragus sansaniensis* (Mammalia: Ruminantia) one of the oldest known bovid. *J. Vertebr. Paleontol.*, 12, 113–121.

SOLOUNIAS, N. & MOELLEKN, S.M.C. 1993a: Dietary adaptation of some extinct ruminants determined by premaxillary shape. *J. mammal.*, 74, 1059–1071.

SOLOUNIAS, N. & MOELLEKN, S.M.C. 1993b: Tooth microwear and premaxillary shape of an archaic antelope. *Lethaia*, 26, 261–268.

SOLOUNIAS, N. & MOELLEKN, S.M.C. 1999: Dietary determination of extinct bovids through cranial foramina analysis, with radiographic application. *Ann. Mus. Goulandris*, 10, 267–290.

SOLOUNIAS, N., MOELLEKN, S.M.C. & PLAVEAN J.M. 1995: Predicting the diet of the extinct bovids using masseteric morphology. *J. Vertebr. Paleontol.*, 15, 795–805.

SOLOUNIAS, N. & SEMPBEON G. 2002: Advances in the Reconstitution of Ungulate Ecomorphology with Application to Early Fossil Equids. *Am. Mus. novit.*, 3366, 1–49.

STEWART, K.M., BOWEY, R.T., KIE, J.G., CIMON, N.J. & JOHNSON, B.K. 2002: Termospatial disposition of elk, mule deer and cattle: resource partition and competitive displacement. *J. mammal.*, 83, 229–244.

TEAFORD, M.F. 1988: A review of dental microwear and diet in modern mammals. *Scanning microsc.*, 2, 1149–1166.

TORRE, D., FICCARELLI, G., MASINI, F., ROOK, L. & SALA, B. 1992: Mammal dispersal events in the early Pleistocene of western Europe. *Courier Forsch.-Inst. Senckenberg*, 153, 51–58.

TURNBULL, W.D. 1970: Mammalian masticatory apparatus. *Fieldiana Geology*, 18, 149–356.

UNGAR, P.S. 2001: Microwear software, Version 4.0. A semi-automated image analysis system for the quantification of dental microwear, Unpublished (available on web), Fayetteville, USA.

VALLI, A.M.F. 2001: Le gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme): nouvelles données taxonomiques (Cervidae, Bovinae) et taphonomiques. *Doc. Lab. géol. Lyon*, 153, 1–275.

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.

WALL, J.V. 1996: Practical statistics for astronomers: II. Correlation, data-modelling and sample comparison. *Q. J. R. astron. Soc.* 37, 519–563.

ANNEXE

Liste des spécimens fossiles et actuels considérés:

Spécimens d'*Eucladoceros ctenoides vireti* provenant de Saint-Vallier:
 FSL 495991, portion de dentaire gauche au-dessous de P₂-M₃.
 FSL 497639, héli-mandibule gauche légèrement plus complète que la précédente ayant la base de la branche montante et l'apophyse angulaire cassée.
 FSL 497901, crâne incomplet manquant des extrémités des prémaxillaires et de la portion postérieure aux orbites.
 ML 20.162082, crâne déformé manquant des extrémités des prémaxillaires et endommagé à partir des orbites.
 ML 20.162084, palais avec une portion importante des maxillaires.
 ML 20.162107 et 20.162116, portions de dentaires droits au-dessous de P₂-M₃.
 ML 20.162114, héli-mandibule gauche manquant de la partie supérieure de la branche montante avec l'apophyse articulaire et l'apophyse temporale.

Spécimens d'*Eucladoceros ctenoides senezensis* provenant de Senèze:
 FSL 96128 et 96131, crânes et mandibules complets, bien que certaines parties aient été restaurées; ils manquent seulement les extrémités des prémaxillaires.
 FSL 210766, mandibule complète.

Spécimens actuels de comparaison. Ils sont listés ci-dessous avec leur numéro de référence et leur sexe (certains sont incomplets, seulement le crâne ou la mandibule étant présents; ceci a été mis en évidence lorsque la partie anatomique étudiée est entre parenthèse):
 Cerf européen ou élaphe, *Cervus elaphus* LINNAEUS 1758: ML 50.002198, 50.002228, MNHN 1878-604, UR 22677, MSNS 1328, 11932, 12071, 12453, 12966, 12967, 12968, 12982 (les 4 derniers crâne seulement), 18855 mâles; ML 50.002209, MSNS 11928 femelle.
 Wapiti *Cervus canadensis* EXLEBEN 1777: ML 50.002211 (crâne), 50.002212, MNHN 1896-184, A 8010 mâles; MNHN 1880-1046, 1893-655, MR 117 femelles.
 Chevreuil, *Capreolus capreolus* (LINNAEUS 1758): ML 50.002244, MNHN 1924-112 (crâne), MR Ma86 (sans prémaxillaires), Ma95, Ma114, MSNS 9731, 12456, 10013, mâles; ML 50.002245, MNHN 1838-84, 1902-811, 1902-815, 1902-816 (crâne), 1933-192, 1933-193, MR Ma96, Ma101, Ma177 (sans prémaxillaires), MSNS 4164 femelles.
 Daim européen, *Dama dama* (LINNAEUS 1758): ML 50.002156, 50.002169 (crâne), MNHN 1873-327, 1882-128, 1907-136, I-2156 (crâne), UR s.n., MR 183 (sans prémaxillaires), MSNS 12059 (crâne), 12061, 12062 (crâne), 12078, 12983 (crâne), IIPU 398 mâles; MNHN 1883-452, 1905-110, I-2156, UR 8555 (crâne), MR Ma74 (sans prémaxillaires), 112, MSNS 1593 femelles.
 Elan, *Alces alces* (LINNAEUS 1758): ML 50.002243 mâle; MNHN 1887-742, 1962-24 femelles.
 Sambar, *Rusa unicorn* (KERR 1792): ML 50.002172, 50.002177, 50.002183, 50.002193, MNHN 1880-1051, MR 6448 mâles; ML 50.002176 femelle; *R. timorensis* (BLAINVILLE 1822): MR 126 femelle; *Rusa* sp. (probablement *R. unicorn*) MR 6475 mâle, MR 176 (crâne avec le museau mal ossifié), MSNS 12078, 12079 (les 2 derniers crâne seulement).
 Cerf de Virginie, *Odocoileus virginianus* (ZIMMERMANN 1780): ML 50.002224, 50.002225, MNHN 1845-251, 1884-2, 1896-121, 1944-208, 1945-136 (crâne) mâles.
 Chital, *Axis axis* (EXLEBEN 1777): MNHN 1861-45 (mandibule), 1923-2153, MSNS 12075 (crâne sans prémaxillaires), 12089 (crâne) mâles; MNHN 1904-84, 1901-547, MR Ma202 (sans prémaxillaires) femelles.
 Cerf du Père David, *Elaphurus davidianus* MILNE EDWARDS 1899: MNHN 1870-66, MR Ma37 mâles; MNHN 1972-67, 1870-66, femelles.

