

Zeitschrift:	Archives des sciences [1948-1980]
Herausgeber:	Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève
Band:	28 (1975)
Heft:	3
Artikel:	Recherches sur les félidés (mammifères, carnivores) du Pliocène inférieur des sables à <i>Dinotherium</i> des environs d'Eppelsheim (Rheinhessen)
Autor:	Beaumont, Gérard de
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-739805

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 13.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

RECHERCHES SUR LES FÉLIDÉS
(MAMMIFÈRES, CARNIVORES)
DU PLIOCÈNE INFÉRIEUR
DES SABLES À DINOTHERIUM
DES ENVIRONS D'EPPELSHEIM (RHEINHESSEN)

PAR

Gérard de BEAUMONT

RÉSUMÉ

Les sables à *Dinotherium* du Pliocène inférieur des environs d'Eppelsheim renferment seulement deux Félidés pauvrement représentés mais bien caractéristiques, *Machairodus aphanistus* (Kaup) et *Paramachairodus ogygia* (Kaup) qui sont décrits et figurés ici sur la base des pièces déjà connues et de quelques documents inédits. Celui-là est de plus comparé avec des matériaux de Charmoille, Montredon et Soblay (les premiers légèrement plus primitifs, les autres un peu plus évolués) appartenant à la même espèce et stratigraphiquement très voisins, avec des restes plus récents du Pontien classique (niveau de Pikermi) et avec des formes proches du Pliocène et du Quaternaire eurasien et américain.

Machairodus aphanistus (= *Felis prisca* Kaup = *Agnotherium antiquum* Kaup, *partim*), d'origine mystérieuse, mais sans rapport direct avec *Sansanosmilus* s.l. du Miocène, représente l'espèce la plus primitive et la plus ancienne du genre. Il doit être séparé spécifiquement des restes plus évolués du Pontien classique. A ce dernier niveau, en Eurasie, une division de ces Félidés n'a pas lieu d'être retenue; *Machairodus giganteus* (Wagner), très variable, descendant de l'espèce précédente, est leur seul représentant. *Homotherium*, plus tardif et dérivant de *Machairodus*, est probablement la souche des « *Dinobastis* » de cette partie du monde.

La position systématique des formes américaines *Nimravides thinobates* (Macdonald) et de *Machairodus (Heterofelis) catocoris* Cope est discutée. La première, dérivant assez aisément de *Pseudaelurus* et bien qu'un peu plus récente que *Machairodus aphanistus*, paraît être pour bien des traits fort semblable à celui-ci et peut-être proche parente. Il se pourrait qu'elle ait donné naissance à la seconde, un peu plus évoluée qu'elle et ressemblant bien à *Machairodus giganteus*, puis, par là, aux « *Ischyrosmilus* » et « *Dinobastis* » du Quaternaire du Nouveau Monde.

Paramachairodus ogygia (= *Felis antediluviana* Kaup = *Felis pardus eppelsheimensis* Köppen ssp.) est proche de *Pseudaelurus quadridentatus* (Blainv.) du Miocène et surtout de *Paramachairodus orientalis* (Kittl) du Pontien classique. Il peut se rattacher phylogéniquement à un stade moyennement évolué du plus ancien et être considéré comme très voisin de la souche du plus récent.

INTRODUCTION

Ce travail se propose pour but principal de redécrire et tenter de réinterpréter les restes de Félidés des sables à *Dinotherium* des environs d'Eppelsheim. Ceux-ci posent bien des problèmes dont la solution définitive ne pourra être apportée qu'avec

un meilleur matériel, aussi bien des gisements considérés que des localités du même âge ou plus anciennes. Il m'a néanmoins paru utile de donner une analyse, même de caractère provisoire, avec les pièces dont nous disposons actuellement.

Pour le groupe que l'on pourrait qualifier de typiquement machairodonte, je prendrai en considération dans un but de comparaison de nombreuses formes pliocènes et quaternaires. En effet, j'ai pu à diverses occasions depuis une quinzaine d'années prendre dans divers musées de nombreuses notes sur ces fossiles et je profiterai de l'occasion pour en résumer une partie ici. J'espère pouvoir faire paraître dans un avenir pas trop éloigné des descriptions détaillées de ces derniers matériaux, comprenant aussi le squelette post-crânien, mais il m'est impossible de ne pas en tenir compte dès maintenant. Disons encore que les rapports stratigraphiques admis dans le Pliocène inférieur seront basés essentiellement sur les résultats obtenus par MEIN (1975).

Les responsables de divers musées ou collections dont les noms suivent voudront bien trouver ici l'expression de ma plus vive gratitude pour les services divers (autorisation de travailler dans les collections dont ils ont la charge, prêts de matériel, envois de moules ou de documents photographiques etc.) qu'ils ont bien voulu me rendre: BRÜNING, Mainz (Naturhistorisches Museum); DEHM, München (Bayerische Staatssammlung); GINSBURG, Paris (Muséum national); HEIL, Darmstadt (Naturhistorisches Museum); HURZELER et SCHAEFER, Bâle (Naturhistorisches Museum); SAASTRY, Calcutta (Geological Survey); SAVAGE, Berkeley (Museum of Palaeontology); SUTCLIFFE et BALL, London (British Museum); TEDFORD, New York (American Museum); THENIUS, Wien (Palaeontologisches Institut); †VIRET, MEIN et DAVID, Lyon (Muséum et Faculté des Sciences); WEIDMANN, Lausanne (Musée géologique); ZAPFE et KOLLMANN, Wien (Naturhistorisches Museum).

Machairodus aphanistus (Kaup)

(pl. I; pl. II, fig. 1 et 2 et fig. 1-5 du texte)

DESCRIPTIONS

Le matériel étudié comprend outre le type (KAUP 1832, pl. II, fig. 3-5), un fragment de mandibule avec P_3 - M_1 conservé au Musée de Darmstadt, une P^4 (KAUP 1833, pl. II, fig. 2) et une C_{inf} . (l.c. pl. I, fig. 3) dans la même Institution et, de plus, une mandibule relativement complète du British Museum brièvement signalée par PILGRIM (1931).

Rien d'utile ne peut être dit de l'os mandibulaire du type. On peut estimer la longueur du diastème $C-P_3$ à environ 30-35 mm.

La P_3 est une dent relativement forte et étroite en avant. En vue latérale, dans la région antérieure, on voit que le cingulum crée un faible ressaut de l'arête. Le

premier denticule est fort et bien dégagé. Le sommet principal est élevé et peu penché en arrière, sa marge antérieure présentant un faible rentrant. Le denticule postérieur est un peu plus fort que celui qui précède la pointe principale. L'élévation cingulaire postérieure est basse et son sommet peu marqué.

La P_4 est plus grande que P_3 , moins étroite en avant et sa largeur maximum est un peu plus avancée. Le premier denticule est fort et bien dégagé; sa marge antérieure a un aspect sinueux caractéristique. La pointe principale est un peu

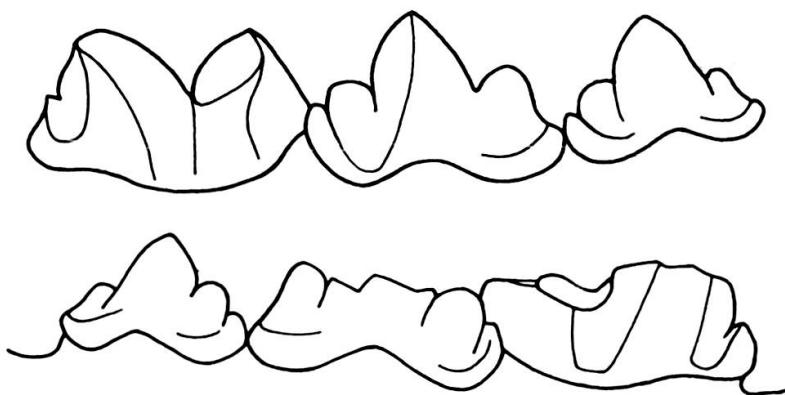


FIG. 1. — *Machairodus aphanistus* (Kaup).

Pliocène inférieur, Sables à *Dinotherium*. Série dentaire P_3 - M_1 , vue externe. $\times 1$.

En haut: Type (Darmstadt)

En bas: Exemplaire British Museum (Londres B.M. 49967a)

plus inclinée en arrière et ses bords délimitent une ogive plus régulière que chez P_3 . Le denticule postérieur est proportionnellement moins fort mais plus haut, de même que l'élévation du cingulum qui termine la dent.

La M_1 a une marge antérieure très oblique. Le paraconide n'est que légèrement plus court que le protoconide. Ce que j'appellerai désormais l'ensemble métacanide + talonide est relativement saillant et situé légèrement du côté lingual. Il culmine actuellement un peu en dessous de la mi-hauteur du protoconide. La largeur maximum de la dent se situe légèrement avant la mi-longueur. La marge externe est très régulièrement bombée, la face interne presque plane avec cependant un saillant émussé à la hauteur de la partie postérieure du paraconide. L'usure de cette carnassière se manifeste par un grand lobe subvertical réparti également sur les deux denticules principaux. L'arête postérieure du paraconide présente, de plus, une facette plus accentuée. Le frottement avec M^1 a entamé l'arête postérieure du protoconide, la faisant paraître plus oblique qu'elle ne devait être, et a aussi attaqué l'ensemble métacanide + talonide; la partie postérieure de P_4 a été de même usée subverticalement depuis le sommet du denticule principal.

On trouve des crénélures au moins sur les arêtes du denticule principal des deux prémolaires.

Sur la mandibule du British Museum, il manque toute la partie postérieure derrière M_1 . Cette pièce se présente de manière un peu différente de ce qu'en dit PILGRIM. En effet, P_3 est intacte et M_1 fort abîmée. Il s'agit cependant très probablement du même exemplaire.

La mandibule frappe par sa robustesse et sa hauteur. La crête mentonnier est fort arrondie, son point le plus inférieur est très légèrement abaissé par rapport à la région plus reculée et aussi par rapport à celle de la symphyse proprement dite. L'élévation de la zone d'implantation de la canine et des incisives est difficile à évaluer avec précision par suite de rabatages divers dans cette région. La face antérieure de l'os montre que la crête mentonnier était placée en position plus avancée que la

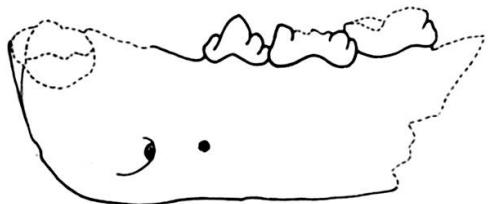


FIG. 2. — *Machairodus aphanistus* (Kaup).

Pliocène inférieur, Sables à *Dinotherium*. Mandibule,
vue externe. $\times 1/3$.
(Londres B.M. 49967a).

symphyse au moins sur la moitié inférieure. Au voisinage immédiat de cette dernière, il y a un rabattement de la surface vers l'arrière, ce qui devait créer une gouttière assez nette sur le plan sagittal lorsque les deux demi-mandibules étaient soudées. Le long de la dépression, il y a trois foramens superposés. En vue occlusale, on trouve un net changement de courbure de la face externe sous la P_4 . Les foramens mentonniers se situent un peu au-dessus du tiers de la hauteur et le premier n'est guère plus fort que le second. La fosse massétérique s'avance approximativement jusqu'au milieu de M_1 . Des incisives, on ne voit plus que les alvéoles sectionnées, disposés en triangle très net, de taille rapidement décroissante de I_3 à I_1 ; pour autant qu'on puisse le dire, ces dents étaient relativement faibles. La racine brisée de la canine indique que de toute manière celle-ci était forte pour un *Machairodus*, nettement comprimée transversalement et proche de la symphyse; ces dimensions en longueur et largeur peuvent être grossièrement estimées à 21-22 et 12-13 mm à la base de la couronne. Le diastème CP_3 vaut environ 35 mm. Il est concave vers l'extérieur et le bord supérieur de l'os forme une crête très nette. Il n'y a pas trace de P_2 .

La série P_3-M_1 est bien arquée. Par rapport au type, la P_3 est moins haute, son arête antérieure n'a pour ainsi dire pas de rentrant et la dent est un peu plus large en avant. La P_4 , à part l'arête antérieure du premier denticule moins sinuée, ne présente aucune différence notable en vue latérale si ce n'est qu'elle est plus courte. La M_1 pour autant qu'on puisse le dire est aussi très semblable; seule la silhouette de l'ensemble métacône + talonide est légèrement différente et un peu plus ramassée. Toutes les dents jugales sont implantées très obliquement. L'usure est faible et il y a des crénelures sur pratiquement toutes les arêtes, surtout pour P_3 .

La P^4 est la dent qui fut tout d'abord décrite par KAUP (1833, pl. II, fig. 2) comme *Felis prisca*. Son appartenance à *Machairodus aphanistus* sera discutée plus loin (voir p. 387). Il manque la presque totalité du paracône et on note de nombreuses marques d'usure et de rabotage.

Cette carnassière débute par un faible préparastyle qui, en vue occlusale, ne se situe pas tout à fait à son extrémité antérieure arrondie mais un peu à l'intérieur.

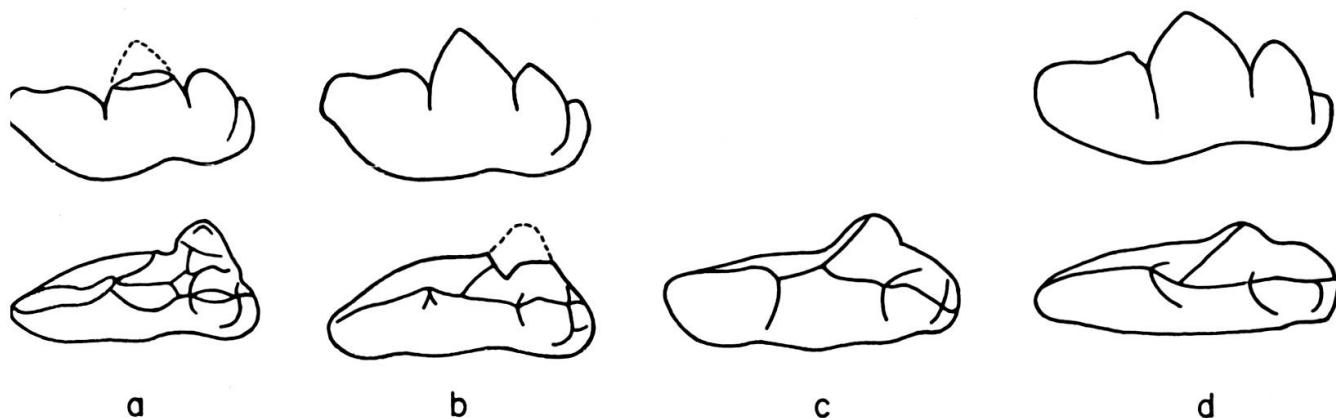


FIG. 3. — P^4 de divers *Machairodus*. Vues externe et supérieure. $\times 3/4$.

- a: *M. aphanistus* (Kaup). Pliocène inférieur, Sables à Dinotherium (Darmstadt).
- b: *M. aphanistus* (Kaup). Pliocène inférieur, Montredon (Lyon Faculté, 210189).
- c: *M. giganteus* (Wagner). Pliocène inférieur (? Pontien classique), Chine (redessiné d'après ZDANSKY 1924, pl. XXV, fig. 2; Uppsala).
- d: *M. giganteus* (Wagner). Pliocène inférieur (? Pontien classique), Chine (redessiné d'après ZDANSKY 1924, pl. XXIV, fig. 6, 7; Uppsala).

Le parastyle, fort comprimé latéralement, devait être incliné en arrière. Ce dernier trait se retrouvait vraisemblablement sur le paracône pour autant qu'on en puisse juger avec le millimètre ou deux qui subsiste de ses arêtes antérieure et postérieure. Le métacône est très légèrement plus allongé que lui.

En vue occlusale, le deutérocône est bien saillant et assez pointu à son extrémité linguale. Son expansion la plus antérieure s'aligne sur celle du parastyle, son sommet devait être au même niveau que celui de ce dernier. Le point de rencontre de sa marge postérieure avec le flanc interne du paracône se situe sans doute en avant du sommet de ce denticule. Pour autant que la forte usure permette de le dire, ce deutérocône avait probablement un aspect surtout conique avec de faibles arêtes antéro-externe et postéro-externe.

Le bord externe de la dent est faiblement concave sous la marge antérieure du paracône et légèrement convexe sous le bord postérieur de ce dernier. L'usure est forte du côté interne. On note des facettes subverticales faibles atteignant presque le collet et, au-dessous, une zone beaucoup plus atteinte dont la marge supérieure déchiquetée parcourt le flanc interne du métacône et la partie postérieure du para-

cône. La partie antérieure de ce dernier denticule est marquée par un rabotage subvertical qui, en haut, entaille légèrement la partie postérieure du deutérocône. Entre ce dernier et le parastyle se voient encore en arrière et tout en avant des marques d'usure que l'on peut attribuer à la P_4 .

La racine placée sur le deutérocône a pratiquement la même section que celle qui se situe sur le parastyle; de plus, elle s'oriente obliquement vers l'avant.

La canine inférieure fut décrite et figurée par KAUP (1833, pl. I, fig. 3) comme *Agnotherium antiquum*. Sa pointe manque et la partie supérieure de la racine a été « améliorée » en plâtre. Il s'agit d'une dent relativement forte et son trait principal réside dans un net aplatissement labio-lingual. Bien que la limite entre la couronne et la racine ne soit nette nulle part, on peut lui attribuer une longueur de 22-23 mm pour une largeur de 13-14 mm. L'arête postérieure, assez grossièrement crénelée, est concave en vue latérale. L'autre, à serrations peu distinctes, se situe entre le tiers et le quart depuis l'avant, sur la face interne. Un peu plus en retrait, près du milieu de la couronne, il y a une angulation verticale émoussée sur le côté externe.

Disons encore que la canine supérieure fragmentaire, figurée par KAUP (1833, pl. I, fig. 5) semble avoir tôt disparu de la collection de Darmstadt puisque ce même auteur signale déjà son absence en 1861. Sa longueur au sommet de la couronne vaut environ 35 mm mais l'indice à cet endroit n'est pas déterminable. Sa hauteur devait être de 16-17 cm.

COMPARAISONS

Dans ce chapitre, je compareraï surtout avec soin, mais sans les décrire vraiment, des restes de diverses localités avec ceux des environs d'Eppelsheim.

Charmoille — Du Musée de Bâle, j'ai pu voir une canine supérieure très fragmentaire et une partie de mandibule portant P_3-M_1 en mauvais état, refaites par places de sorte que la figure donnée ici doit être considérée en partie comme une reconstitution (fig. 4 et 5). Les différences énumérées ci-dessous sont toutefois certaines.

P_3 , plus petite, est plus élargie en avant. Le denticule antérieur est plus faible, le sommet principal moins haut et moins incliné en arrière et le sommet postérieur plus bas. P_4 a un denticule antérieur plus bas, à marge moins sinuuse. La pointe



FIG. 4. — *Machairodus aphanistus* (Kaup).

Pliocène inférieur, Charmoille. Série dentaire P_3-M_1 , vue externe. $\times 1$.
(Bâle, Cm 244).

principale est plus longue et moins haute et le sommet postérieur plus faible. M_1 nettement plus petite est fort délicate à comparer par suite des mutilations subies, mais apparaît relativement semblable aux exemplaires d'Eppelsheim. Le protoconide est probablement plus court et le groupe métaconide + talonide, en tout cas mieux dégagé, laisse voir plus nettement ses deux composants.

Il n'y a nulle part de fortes crénulations mais par endroits les rugosités qui marquent les faces internes et externes s'accentuent nettement sur les arêtes.

La mandibule, bien que robuste, est plus basse que l'exemplaire du British Museum (36 mm environ sous l'espace P_3-P_4 contre 44 mm).

La canine est pratiquement réduite à la racine en fort mauvais état. Elle est plus petite que l'exemplaire figuré par KAUP (1833, pl. I, fig. 5). Son trait le plus

FIG. 5. — *Machairodus aphanistus* (Kaup).

Pliocène inférieur, Charmoille. Mandibule, vue externe. $\times 1/3$.
(Bâle, Cm 244).



important réside dans son faible aplatissement. A 1,5 cm au-dessus de la couronne, la longueur vaut approximativement 30-31 mm pour une largeur de 16,5 mm, ce qui revient à un indice voisin de 0,50. Disons encore que près du départ du bord postérieur de la couronne, il y a, en vue latérale, un net changement de courbure. A partir de ce point, la hauteur de la racine vaut environ 70 mm.

Pratiquement toutes ces différences indiquent un stade un peu plus primitif qu'à Eppelsheim.

Montredon — Le matériel à disposition comprend, outre quelques os de membres, cinq dents plus ou moins fragmentaires de la mâchoire supérieure, soit 3 P^4 , une P^3 et une canine; comme celui de Soblay, il est conservé à Lyon (Faculté).

Les P^4 se présentent de manière très diverse; chez la plus complète, il ne manque que le deutérocône, la seconde est réduite au paracône et au métacône, et la troisième est un fragment antérieur encore fiché dans un débris d'os.

L'exemplaire le plus complet (210189) diffère par les points suivants de la P^4 d'Eppelsheim (pl. I, fig. 4).

La longueur totale est un peu supérieure. Pour des paracônes égaux, le métacône est plus long de 1 mm environ et le parastyle de 2 mm environ. Le préparastyle est un peu mieux marqué en vue latérale. L'amorce subsistant du deutérocône paraît indiquer que ce denticule avait une marge antérieure légèrement plus reculée. Le cingulum antéro-externe est plus vallonné.

Il faut dire encore qu'une « crête du deutérocône » émuossée est nettement reconnaissable, alors que les mutilations de la P^4 d'Eppelsheim n'autorisaient pas une telle observation.

La dent fragmentaire 210165 (pl. I, fig. 3), conservée jusqu'en avant du sommet du paracône, est intéressante malgré son mauvais état. L'émail manque presque partout ainsi que des éclats de dentine plus ou moins parallèles à la surface, ce qui rend très délicat l'évaluation des dimensions et de la forme précise des denticules. Il est probable que l'ensemble préparastyle + parastyle était intermédiaire entre celui de la P^4 précédente et celle d'Eppelsheim. Le point le plus intéressant réside dans la présence du deutérocône qui, légèrement moins saillant en vue occlusale, formait néanmoins très probablement encore un faible sommet. Un petit peu moins avancé, son apex se situait franchement au niveau de l'encoche séparant le parastyle du paracône. La racine qui lui est rattachée est un peu plus faible et plus reculée.

Le fragment osseux où cette dent est encore fichée présente pour seul trait intéressant un petit bout de l'ouverture du canal infraorbitaire qui surplombe de 2,5 cm environ la partie la plus avancée de la dent.

Les différences énumérées ci-dessus indiquent surtout pour le premier exemplaire, mais aussi pour le second, une forme légèrement plus évoluée que celle d'Eppelsheim.

Non représentée dans cette dernière localité, la P^3 que nous classons encore ici, est réduite à sa partie postérieure. Elle montre le sommet principal relativement symétrique et peu acuminé, un sommet postérieur plus bas et une pointe cingulaire nette. Toute la zone inférieure manque du côté interne. Les très fortes rugosités s'accentuent un peu sur les arêtes mais ne se transforment en vraies crénélures que sur le bord antérieur du sommet principal.

La canine supérieure très fragmentaire a un indice largeur/longueur d'env. 0,48 (33,0; 16,0). Les arêtes sont crénelées et celle du bord antérieur présente un net dédoublement sur deux centimètres environ peu au-dessous de la racine.

Soblay — Le matériel de cette localité se compose de deux M_1 , et d'une canine inférieure décrites et très bien figurées par VIRET et MAZENOT (1948) de sorte que je serai très bref. Par rapport aux carnassières inférieures d'Eppelsheim, celles de Soblay, plus fraîches, ont un groupe métacönide + talonide un peu plus bas et plus compact, pratiquement aussi saillant en arrière et mieux séparé de la partie postérieure du trigonide par deux sillons obliques très nets sur les faces interne et externe. Le protoconide est un petit peu plus allongé et la largeur maximale de la dent très légèrement plus avancée. Il y a des crénélures sur le bord postérieur de la couronne.

La canine inférieure est un peu plus petite que celle d'Eppelsheim et la couronne est moins aplatie (19,7; 13,1). L'arête antérieure est très légèrement plus reculée; comme celle du bord postérieur, elle porte de très nettes crénélures. Il n'y a une usure nette qu'en avant.

Ici aussi, toutes les différences indiquent une forme un peu plus évoluée. L'aspect particulier du groupe métacönide + talonide par rapport aux M_1 précédentes évoque la possibilité de transformation de cette région dans une même espèce telle qu'elle

est documentée chez le *Pseudaelurus turnauensis* (Hoernes) de Wintershof-West par exemple (DEHM 1950).

Zillingdorf (pl. II, fig. 3) — La M_1 du Musée de Vienne (PIA et SICKENBERG 1934) est assez forte (30,6/13,9). Elle diffère de celles d'Eppelsheim par son groupe métacône + talonide plus court, plus bas et moins saillant et par la marge externe de son protoconide plus bombée en vue occlusale. Elle est aussi un peu plus haute, surtout dans la région du paraconide où la base de la couronne dessine un lobe spécialement accusé du côté externe. Le saillant de la face interne est plus aigu en vue supérieure. Cette dent doit figurer sous le nom de *Machairodus* sp.

Pontien classique eurasien (pl. III, fig. 2-4 et fig. 6, 7, 12 du texte) — Faute de mieux, nous désignerons sous ce nom les localités de Pikermi, Samos, Salonique, Maragha, Taraklia, Grebeniki etc. (MEIN 1975) et nous leur adjoindrons provisoirement celles du Pontien de Chine. Ici, les comparaisons avec les pièces d'Eppelsheim seront faites aussi à partir de données tirées de la littérature, bien que de très nombreux matériaux originaux ont pu être examinés. Nous décrirons de plus, ça et là, des régions du squelette non représentées dans les sables à *Dinotherium*, pour autant que celles-ci soient utiles à notre propos. Les pièces prises en considération présentent une variabilité considérable et nous verrons plus loin (page 388) la valeur taxonomique qu'il convient de lui attribuer; toutes les formes typiquement machairodontes de ces gisements seront donc prises en considération ensemble dans les lignes qui suivent.

Les incisives inférieures ne sont connues que par leurs alvéoles dans le matériel d'Eppelsheim. Au Pontien classique, elles se disposent en arc de cercle très net placé distinctement en avant de la canine. Il est très probable qu'elles occupaient un espace bien plus considérable et qu'elles étaient proportionnellement plus fortes et plus avancées.

La canine est toujours moins comprimée, moins haute et moins longue; en d'autres termes, elle est bien plus incisiviforme. Ainsi, chez le type de *Machairodus tingii* Zdansky (1924, pl. XXVII, fig. 3 et 4) et une mandibule inédite du Musée de Berne provenant de Samos, cette dent a respectivement 17,6/12,0 et 18,0/14,0. Ces pièces comptent parmi les plus fortes mandibules que je connaisse, plus robustes que celles d'Eppelsheim; elles ont de plus, pour la quinzaine environ dont je possède les mesures, les canines les plus grandes. Disons dès ici que la largeur de cette dent est toujours plus faible que l'espace qui la sépare de la symphyse alors que l'inverse est vrai à Eppelsheim.

A taille égale, le diastème CP_3 est très généralement plus long. Il y a toutefois des exceptions et cette distance présente une très forte variabilité. On ne trouve jamais non plus trace de P_2 .

La P_3 est extrêmement variable dans le Pontien classique. Sa longueur paraît osciller entre 15 (exemplaire BM.M 8958) et env. 23 (exemplaire de Berne). La taille

du denticule antérieur n'est pas constante; elle peut être très faible (exemplaire ZDANSKY 2, 1924, pl. XXVI, fig. 1 et 2) ou relativement forte (exemplaire AMNH 20606). Nous reviendrons plus loin sur le problème que pose cette dent (p. 390). Pour des exemplaires de taille comparable, elle est plus courte qu'à Eppelsheim.

La P_4 se distingue par ses denticules accessoires très souvent plus hauts et plus grêles. La marge antérieure du plus avancé de ceux-ci a très volontiers un aspect plus sinueux en vue latérale. Les trois sommets postérieurs sont souvent plus inclinés en arrière. Notons que deux exemplaires, le type de WAGNER (1857, pl. V, fig. 11) et une mandibule inédite de l'Institut paléontologique de Vienne, ont un très faible denticule supplémentaire en avant.

La M_1 se caractérise par un protoconide un peu plus allongé et moins renflé du côté postéro-externe, ce qui place la largeur maximum de la dent plus en avant. Le groupe métacône + talonide est plus réduit; fort variable, il peut manquer presque totalement.

Les seules dents supérieures comparables sont la canine et la P^4 . La première est très voisine en silhouette mais plus étroite (indice env. 0,38-0,45). La P^4 est fort différente. De taille très variable (de 37,2 à 45,0), elle montre un ensemble préparastyle + parastyle proportionnellement plus long et le premier de ses denticules est mieux individualisé et plus avancé. Le métacône est plus allongé lui aussi. Le deutérocône est nettement plus faible et plus reculé; il n'est jamais vraiment cuspidé et ne se manifeste parfois plus que par un léger bombement du bord interne.

La figure 6 montre, à la même réduction, la variabilité de la mandibule par de nombreux exemples pris dans la littérature ou à l'aide de spécimens que j'ai pu examiner. Outre la taille, les éléments qui changent le plus sont la forme, la profondeur et l'élévation de la symphyse et de la crête mentonnier, la hauteur de la branche horizontale, l'aspect de son bord inférieur et la longueur du diastème CP_3 . Par

FIG. 6. — *Machairodus giganteus* (Wagner).

Pliocène inférieur. Mandibules, vue externe. $\times 1/3$.

- a: Pontien classique, Pikermi (original WAGNER 1857, pl. V, fig. 11; Munich).
- b: ? Pontien classique, Chine (redessiné d'après ZDANSKY 1924, pl. XXVI, fig. 2; retourné; Uppsala).
- c: Pontien classique, Taraklia (redessiné d'après RIABININ 1929, pl. IX, fig. 1; retourné; Moscou).
- d: Pontien classique, Pikermi (Paris, collection GAUDRY).
- e: Pontien classique, Pikermi (Vienne, Institut de Paléontologie).
- f: Pontien classique, Samos (New York, AMNH 20606).
- g: Pontien classique, Pikermi (original ROTH et WAGNER 1854, pl. IX, fig. 1; retourné; Munich AS II 605).
- h: Pontien classique, Samos (Berne).
- i: ? Pontien classique, Chine (redessiné d'après ZDANSKY 1924, pl. XXVII, fig. 3; Uppsala).
- j: ? Pontien classique, Pavlodar (*M. cf. giganteus*; redessiné d'après ORLOV 1936, pl. I, fig. 3; retourné; Moscou 2413/115; décrit comme *M. irtyschensis*).

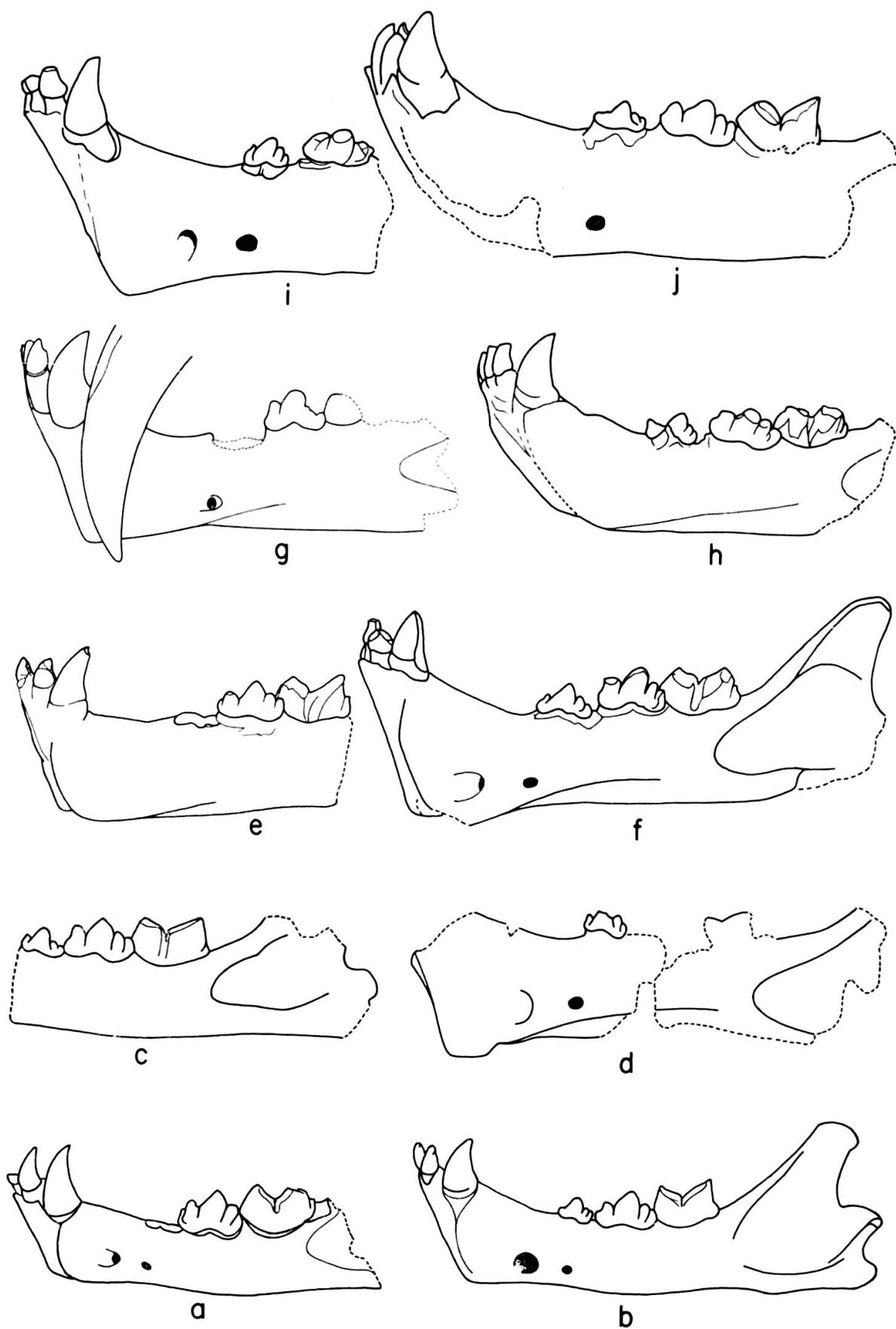


FIG. 6.

rapport au matériel d'Eppelsheim la crête mentonnière est plus anguleuse, mieux dessinée et volontiers plus abaissée. La face antérieure, située sous les incisives, est plus oblique de l'extérieur vers l'intérieur, plaçant la marge la plus avancée de la symphyse devant la crête mentonnière sur tout son parcours. La différence de taille des foramens mentonniers est plus accusée. La zone postérieure de la mandibule, assez longue pour une forme machairodonte, est néanmoins raccourcie par rapport à celle d'un Félin. La fosse massétérique est toujours profonde et bien délimitée surtout en haut. Certains exemplaires (AMNH 20606; ZDANSKY 1924, pl. XXVI, fig. 2; RIABININ 1929, pl. VII, fig. 1; CHANG HSI-CHIH, 1957, pl. IV, fig. 1 et 2) ont encore le procès coronoïdien conservé. Celui-ci apparaît plus fort qu'il n'est habituel chez ce type d'animal. Le condyle est robuste et la zone angulaire plus ou moins abaissée.

Disons encore que la mandibule de Pavlodar (ORLOV 1936) décrite comme *M. irtyschensis*, de taille gigantesque, figure ici provisoirement.

Pour le crâne, seul un jeune individu du Musée de Vienne, provenant de Samos, à dentition de lait encore fonctionnelle, a pu être étudié. A part cette pièce, il existe quatre exemplaires plus ou moins utilisables, c'est-à-dire ceux de PAVLOW (1913, pl. VII fig. 8), ZDANSKY (1924, pl. XXV), RIABININ (1929, pl. VII et VIII) et CHANG HSI-CHIH (1957, fig. 1 et pl. I et II). Ce dernier est le meilleur et permet de voir surtout son aspect plutôt primitif manifesté par sa relativement faible élévation en arrière, son palais long et sa région post-glénoïdienne assez courte. Notons aussi son étroitesse en vue supérieure. Par contre, le raccourcissement de l'arc jugal et son faible développement latéral sont des traits évolués. Les exemplaires de PAVLOW et de ZDANSKY paraissent pour ce dernier caractère moins spécialisés. La région auditive n'a pas encore été décrite avec précision. Une esquisse rapidement réalisée à partir de l'exemplaire juvénile de Vienne montre qu'ici aussi apparaît le caractère relativement peu spécialisé de cette forme (fig. 7).

Les bulles auditives sont volumineuses et assez espacées. La zone mastoïdienne est relativement faible et peu avancée. Vers le bas elle se divise plus ou moins nettement en deux régions; devant il y a une crête descendant en tournant vers l'avant et le centre en contrebas du méat auditif et, plus en arrière, se place une éminence grossièrement conique. Entre cette dernière et la bulle se trouve le foramen stylo-mastoïdien définitif. Peu en retrait se situe le procès paroccipital, descendant aussi bas que la zone mastoïdienne et à bord postérieur vertical. Les foramens condylare et lacerum posterius se logent dans une dépression commune. Le condyle est volumineux et peu rejeté en arrière. Le procès post-glénoïdien présente encore un fort développement. Tout l'intérieur de la bulle et le plafond de l'oreille moyenne sont inconnus. Disons encore à propos de cette pièce que la P^4 dont le flanc externe a été dégagé en sculptant l'os est exceptionnellement petite (37,2 mm).

Les exemplaires de ZDANSKY et CHANG HSI-CHIH malheureusement peu décrits et assez mal figurés sous ce rapport ne semblent pas montrer, à la lumière d'un

examen attentif de ce qui peut être vu, de différences notoires; le second pourrait être, ici aussi, un peu plus évolué, son procès paroccipital nettement présent étant plus reculé. Il se pourrait que l'exemplaire de RIABININ soit de même plus spécialisé avec une zone mastoïdienne plus grande et plus avancée vers le bas. La région paroccipitale présente des différences entre les figures de GROMOVA in ORLOV (1968, fig. 248) et celle de RIABININ. Notons cependant encore que s'il n'y a pas de déformation

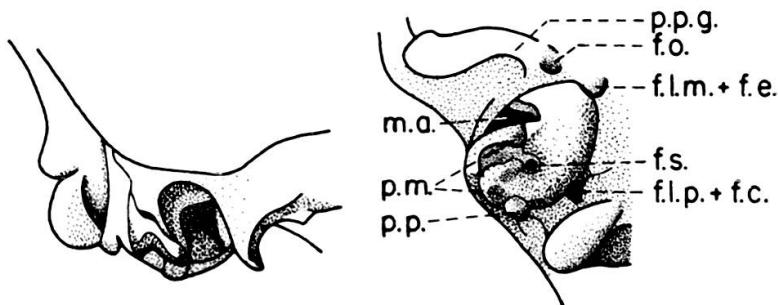


FIG. 7. — *Machairodus giganteus* (Wagner).
Pliocène inférieur (Pontien classique), Samos.
Crâne juvénile, esquisse de la région auditive. $\times 1/3$.
(Vienne Muséum, 1912 Samos 29).

A gauche: vue latérale.

A droite: vue inférieure.

Abréviations: f.l.m. + f.e.: foramen lacerum medius + foramen eustachien; f.l.p. + f.c.: foramen lacerum posterius + foramen condylare; f.o.: foramen ovale; f.s.: foramen stylomastoïdien; m.a.: méat auditif; p.m.: procès mastoïdien; p.p.: procès paroccipital; p.p.g.: procès post-glénoïdien.

trop forte, ce dernier exemplaire est par contre plus primitif par son assez faible élévation postérieure. Un ploientement amenant le rabattement de la partie arrière du crâne vers le bas pourrait aussi expliquer la forte avancée du procès mastoïdien...

Post-Pontien et Quaternaire eurasien (fig. 8) — Les rapides comparaisons évolutives faites ici se basent en plus grande partie que précédemment sur des renseignements tirés de la littérature. Des documents assez nombreux sous forme d'originaux ou de moulages ont cependant pu être examinés. Seuls les restes attribuables aux genres *Machairodus*, *Homotherium* et « *Dinobastis* » seront pris en considération.

Immédiatement après le niveau pontien classique tel qu'il est défini ci-dessus les *Machairodus* deviennent plus rares. Pour le gisement du Luberon, on connaît une mandibule figurée par GAUDRY (1863). Sa seule particularité notable réside dans la grande taille du denticule antérieur de P_3 . La canine paraît un peu plus faible que sur les documents précédents, sa hauteur ne dépassant pas celle des incisives.

A Polgárdi, en se basant sur le travail de KRETZOI (1952), la M_1 est absolument conforme à celles du Pontien classique alors que la canine inférieure apparaît plutôt faible.

Pour le gisement de Baltavar, deux moulages ont pu être examinés. La P^4 assez forte (env. 44 mm) ne se distingue en rien d'une dent correspondante du niveau précédent. Cet exemplaire a un deutérocône plutôt saillant en vue occlusale. Un fragment de maxillaire avec P^3 montre la très grande taille de cette dent (env. 26 mm), une racine indépendante et peu reculée sous le deutérocône de P^4 et la présence probable d'une P^2 . D'après ces restes rien n'indique que la forme de cette localité ait été plus évoluée qu'au Pontien classique.

Après cela et jusqu'aux abords immédiats du Quaternaire, les formes machairodontes deviennent très rares. En Europe, seuls quelques os de membres sont connus des gisements de Montpellier. En Turquie, le Sinap moyen a livré une mandibule décrite par OZANSOY (1965, pl. IV, fig. 8 et 9) comme *Megantereon piveteau* et attribuée avec doute par SCHULTZ, SCHULTZ et MARTIN (1970) à leur nouveau genre *Barbourofelis*. Cette dernière attribution paraît être justifiée; la pièce représente de toute manière une forme éloignée de celles qui sont l'objet de la présente étude. De Chine, il est probable que le *Machairodus horribilis* décrit par SCHLOSSER (1903) dont le niveau est incertain mais probablement Pliocène supérieur appartienne à l'ensemble dont il est question ici. On a cherché (entre autres ZDANSKY 1924) à écarter la P_4 des autres dents isolées attribuées à cette espèce. Cela n'est pas certain et il serait normal qu'une forme du Pliocène supérieur ait une quatrième prémolaire plus réduite qu'au Pontien.

Bornons-nous, pour les restes du Quaternaire à quelques remarques générales.

Le genre *Homotherium* (= *Epimachairodus*) connu sûrement à partir du niveau de Perrier ne présente par rapport aux *Machairodus* du Pontien classique que des différences le plus souvent aisément interprétables dans le sens d'une spécialisation. Les incisives inférieures sont très semblables; peut-être leur disposition en arc est-elle encore plus nette. La canine est plus réduite, plus incisiforme. La P_3 est nettement plus petite, à denticules accessoires très réduits ou absents; elle est variable de position. La P_4 est bien moins longue et moins haute, avec des denticules moins dégagés et une nette tendance à la suppression de la pointe cingulaire postérieure. La M_1 , volontiers plus étroite, voit sa largeur maximum se placer encore plus nettement au niveau du paraconide. Le groupe métacönide + talonide manque presque toujours. L'usure de cette dent paraît prendre elle aussi un aspect un peu différent en se manifestant surtout par des facettes parallèles aux arêtes supérieures (qui dessinent ensemble une courbe plus ou moins régulière) ceci sans qu'il y ait de lobe subvertical au moins pendant un certain temps.

Les incisives supérieures sont semblables (leur arc est naturellement aussi plus tendu). La canine a semble-t-il une certaine variété. La plupart des exemplaires sont peu différents de leurs prédecesseurs; par contre, certaines pièces du val d'Arno et de Perrier paraissent plus hautes et plus recourbées. La P^3 est très réduite. La P^4 a un deutérocône encore moins saillant (pour ainsi dire inexistant) en vue occlusale. Il semble bien qu'il puisse y avoir une disparition du préparastyle; ce fait paraît

s'expliquer par la réduction de la zone antagoniste sur P_4 . La M^1 est aussi plus petite.

La mandibule est plus évoluée avec une zone postérieure raccourcie et un procès coronoïdien plus faible. Il y a des exemplaires robustes à symphyse haute et zone des incisives bien surélevée (mandibules de Senèze, BALLESIO 1963, fig. 13 et Rocca-neyra, PIVETEAU 1961, fig. 175) et d'autres plus grêles (certaines pièces du val d'Arno, FABRINI 1890).

Le crâne est par son aspect général un peu plus spécialisé (plus large dans l'ensemble, zone postglénoïdienne et surtout partie moyenne du palais plus courtes, arc jugal encore plus réduit, rejet du condyle en arrière légèrement plus accusé).

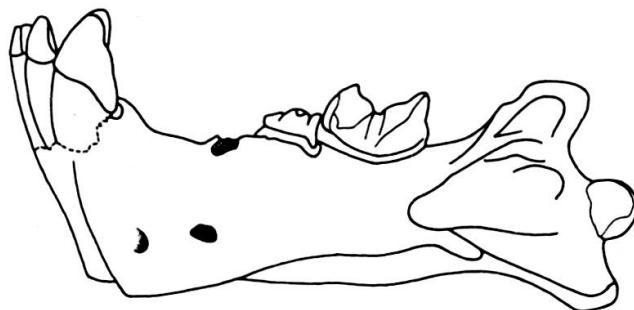


FIG. 8. — *Homotherium crenatidens* Fabrini. Villafranchien, Senèze.
Mandibule, vue externe. $\times 1/3$ (redessiné d'après BALLESIO 1963, fig. 13;
retourné; Lyon Faculté).

La région auditive observée sur l'exemplaire de Senèze est un peu plus évoluée. Elle rappelle assez bien celle que nous verrons chez un *Machairodus* nord américain (voir p. 385) avec cependant un septum bullae un peu plus reculé dans sa partie inférieure.

Disons dès ici que le squelette postcrânien est plus spécialisé, au moins dans le modèle de la plupart des os qui ont été examinés. On peut, à titre d'exemple (donné ici en avant-première) comparer l'astragale du squelette complet de Senèze (BALLESIO 1963, fig. 49) avec celui d'un *Machairodus* du Pontien classique de Samos conservé au Musée géologique de Lausanne (pl. III, fig. 4).

Considérés parfois comme représentant un genre différent du précédent, les « *Dinobastis* » post-villafranchiens d'Eurasie exagèrent certaines tendances de leurs prédecesseurs immédiats. La réduction de la canine supérieure (par exemple restes de Kents Hall, DAWKINS et SANFORD 1872) semblant aller de pair avec un crâne peu spécialisé (Chou-Kou-Tien, TEILHARD DE CHARDIN 1939) est cependant fort étrange et mériterait une recherche plus approfondie.

Pliocène et Quaternaire nord-américains (pl. III, fig. 1 et fig. 9-11 du texte) — Le Pliocène de ce continent a livré des restes comparables à ceux d'Eurasie. Ici aussi, je n'ai pu voir que peu de spécimens et je me bornerai à quelques remarques.

Le matériel intéressant paraît se séparer en deux groupes qui sont le plus souvent bien distincts. Le premier comprend les pièces qui ont été rassemblées par KITTS (1958) sous le nom de *Nimravides thinobates* (Macdonald). Leur niveau se situe dans le Clarendonien terminal ou l'Hemphillien de base d'après ce dernier auteur. Le second ensemble est connu surtout par les travaux de COOK (1922) et de BURT (1931) sous le nom de *Machairodus catocoris* Cope et le sous-genre *Heterofelis* proposé par COOK est peut-être valable (voir p. 392). Son niveau est certainement un peu plus récent.

Les représentants du premier groupe, comprenant quelques mandibules et un crâne très déformé, ont des traits fort primitifs qui les rapprochent bien de ceux du niveau d'Eppelsheim. La mandibule provenant de Higgins, Hemphill County (UCMP 30296), brièvement signalée par BURT (1931) et KITTS (1958) a pu être examinée.

Pour la dentition, seule la canine très rabotée est présente. Malgré son état elle rappelle beaucoup la dent correspondante des sables à *Dinotherium*. Je ne suis pas tout à fait d'accord avec les dimensions (trop précises!...) de longueur et largeur données par les auteurs américains; à mon avis, celles-ci peuvent être estimées à $24,5 \pm 1$ et $14,5 \pm 1$. Il est impossible de dire s'il y avait des crénelures sur les arêtes, celle du côté antéro-interne a d'ailleurs complètement disparu. L'espace CP_3 est plus long (42-43 mm), les alvéoles de I_2 et I_3 sectionnés horizontalement rappellent bien ceux de la pièce du British Museum. A 11 mm devant le seul alvéole conservé de P_3 , il y a un petit alvéole elliptique (4;2,5).

Un petit peu moins robuste, la partie conservée de la mandibule est presque en tous points identique à celle d'Eppelsheim; seul le foramen mentonnier postérieur

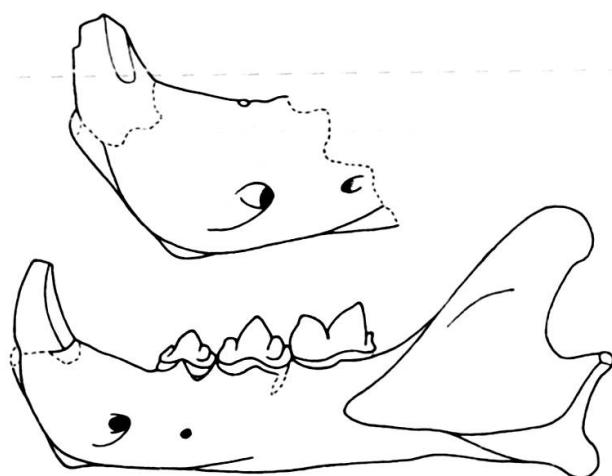


FIG. 9. — *Nimravides thinobates* (Macdonald).

Clarendonien terminal ou Hemphillien basal. Mandibules, vue externe. $\times 1/3$.

En haut: Higgins (Berkeley UCMP 30296).

En bas: Arnett (redessiné d'après KITTS 1958, pl. I, fig. b; Norman O.U.S.M. 36-4-S 13).

est plus reculé et le premier un peu plus fort. De plus, on note une apophyse symphysaire descendant légèrement au-dessous du niveau de la crête mentonnière alors que l'inverse est vrai pour l'exemplaire du British Museum.

D'après les figures et les descriptions de BURT (1931), MACDONALD (1948b) et KITTS (1958), il paraît très probable que toutes les pièces attribuées par ce dernier à *Nimravides thinobates* (Macdonald) appartiennent bien à cette espèce. Les différences signalées ci-dessus avec la forme européenne ne sont même pas valables pour tous les exemplaires. Surtout pour la taille, les dentitions décrites et figurées se rapprochent parfois plus de l'exemplaire de Charmoille avec toutefois pour M_1 un groupe métacône + talonide peut-être un peu plus réduit. D'après ce que l'on voit de la P^4 du crâne (UCMP 34512), sa seule différence avec celle d'Eppelsheim paraît résider dans son deutérocone légèrement plus avancé. La taille est fort semblable (33,3 contre 34,3). Le changement de courbure de la face externe sous la P_4 se distingue aussi nettement sur la mandibule (MACDONALD 1948b, fig. 13).

Par l'ensemble des caractères, ces restes américains peuvent passer pour légèrement plus primitifs que ceux d'Eppelsheim avec une P_3 et une M_1 un peu plus courtes. Disons dès ici, mais nous y reviendrons (voir p. 392), que ces ressemblances frappantes soulèvent bien des problèmes non seulement sur les plans évolutif et taxonomique, mais aussi peut-être stratigraphique.

Le second groupe tel qu'il a été défini ci-dessus est bien représenté par de nombreux éléments du crâne et de la dentition. Comparée à celle des formes eurasiennes du Pontien classique, cette dernière paraît être fort semblable avec une canine inférieure parfois plus forte et plus aplatie; de plus, on note ça et là la présence d'une P_2 . Comme pour le premier ensemble, la canine supérieure est inconnue. Par suite de la très forte variabilité dans les deux groupes d'échantillons, des comparaisons précises sont très délicates. Il semble qu'il n'y ait guère de mandibule aussi robuste qu'en Eurasie et seul l'exemplaire figuré par MATTHEW (1924, fig. 39) représente une exception. Notons encore, sur ce dernier, la force du procès coronoïdien et signalons que la partie antérieure est inutilisable sur le dessin de MATTHEW (communication personnelle de TEDFORD). L'aspect général de la tête osseuse est aussi fort semblable (COOK 1922, p. 22).

L'arrière-crâne figuré par BURT (1931, pl. XLIII) a pu être examiné. Par l'ensemble des traits, il est un peu plus évolué, au moins par rapport à l'exemplaire de Vienne vu ci-dessus. Malheureusement, la zone entotympanique de la bulle et la région du procès paroccipital manquent.

La partie antérieure de la bulle montre le foramen lacerum medius et le foramen eustachien et, juste à côté de ce dernier, la fissure de Glaser. Au-dessous de ceux-ci, la paroi est marquée de fortes côtes et d'une nette dépression. Il y a, plus à l'extérieur, après un net éperon de l'ectotympanique plaqué sur le squamosal, un très faible foramen post-glénoidien. Juste en avant de l'extrémité mésiale du septum, on trouve, entre l'ectotympanique et le basioccipital, un petit

foramen où aboutit un canal venant de l'arrière; il pourrait s'agir du passage de la carotide. Le procès mastoïdien est moins nettement divisé mais plus avancé et légèrement plus abaissé que sur l'exemplaire de Vienne. En vue latérale, sa partie inférieure se trouve sur une ligne joignant le procès post-glénoïdien peu descendu, légèrement

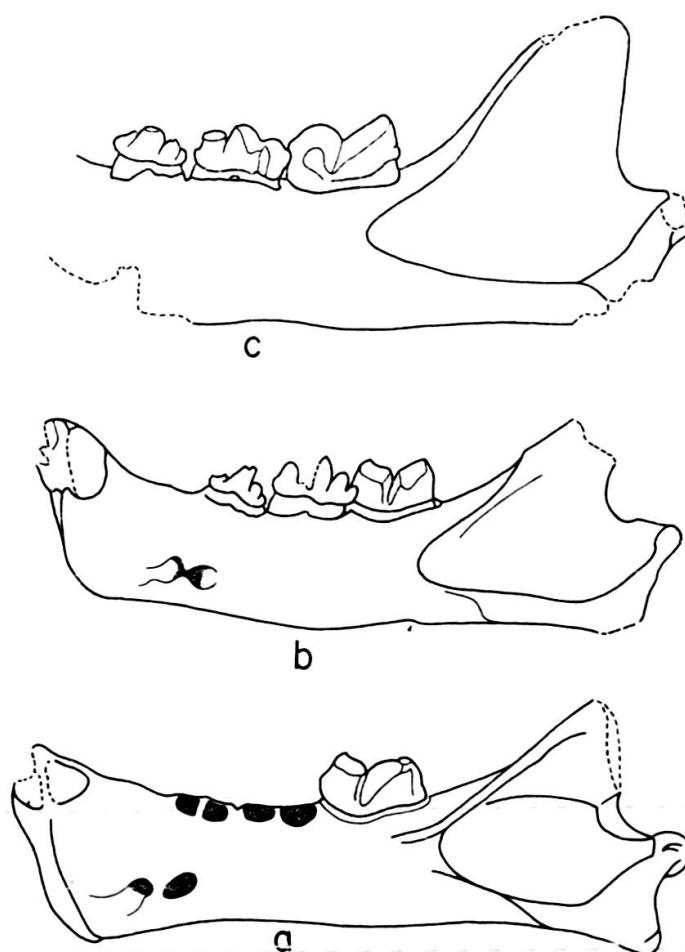


FIG. 10. — *Machairodus catocoris* Cope. Hemphillien.
Mandibules, vue externe. $\times 1/3$.

a: Canadian (redessiné d'après BURT 1931, pl. 48; Berkeley U.C.M.P. 30182).

b: Wray (redessiné d'après COOK 1922; retourné; New York CMNH 20).

c: Republican River (redessiné d'après MATTHEW 1924, fig. 39; retourné; New York AMNH 18920).

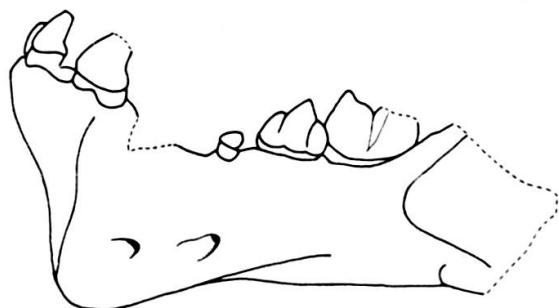
recourbé vers l'avant et le condyle très robuste et peu rejeté en arrière. Presque vertical par rapport à la surface basicrânienne, le septum bullae se dirige obliquement vers le plan sagittal et l'avant depuis le procès mastoïdien; tout en haut, il se recourbe brusquement en direction antérieure et s'applique sous le promuntorium. Le canal du nerf facial se distingue nettement sur la partie postéro-interne du procès mastoïdien. La face cérébelleuse du rocher montre l'ouverture ovale du conduit auditif interne et, plus haut et légèrement en retrait, la profonde fosse flocculaire.

Il faut encore dire que la mandibule type de COPE (1887), hélas non figurée, paraît présenter d'après la description, avec sa canine forte, aplatie et proche de la dent symétrique, ses faibles incisives et sa dépression le long de la symphyse, des traits au moins primitifs... pour ne pas dire rappelant « *Nimravides* »!

En ce qui concerne les restes plus récents du même ensemble, il y a au Villafranchien de rares représentants du « genre » *Ischyrosmilus* (emend. SCHULTZ,

FIG. 11. — « *Ischyrosmilus* » *ischyrus* Merriam.

Quaternaire inférieur, Asphalt.
Mandibule, vue externe. $\times 1/3$.
(Redessiné d'après MERRIAM 1905, fig. 1;
Berkeley UCMP 38140).



SCHULTZ et MARTIN 1970). En regard des formes précédentes, ils semblent avoir subi les mêmes modifications que les *Homotherium* eurasiens par rapport aux *Machaerodus* du Pontien classique. Ils se distinguent peut-être par une crête mentonnier plus développée et plus avancée.

Le post-Villafranchien voit apparaître le « genre » *Dinobastis* dont le degré de parenté avec ses contemporains eurasiens est difficile à évaluer (MEADE 1965).

REMARQUES

Matériel d'Eppelsheim — Si l'on se base sur le travail classique de PILGRIM (1931), le genre *Machaerodus* est représenté dans les sables à *Dinotherium* par deux mandibules, une canine inférieure et une canine supérieure qui a disparu. Pour cet auteur, un autre grand Félin, « *Felis* » *prisca* Kaup, connu par une P^4 , devrait se rencontrer dans ces gisements. Les raisons qui paraissent militer en faveur de la réunion de cette dernière dent avec les autres restes dans une même espèce sont données ci-dessous.

La P^4 à première estimation pourrait sembler trop courte (34,3) par rapport aux deux M_1 à notre disposition (30,1 et 30,3). Si l'on considère les formes du Pontien classique, on constate que la majorité se situe entre 30 et 32 pour la M_1 (extrêmes 28,8-35,5) et entre 40 et 43 pour la P^4 (extrêmes 37,2-45). Il faut cependant se rappeler que dans les lignées des Félidés le rapport longueur M_1 /longueur P^4 a tendance à décroître avec l'évolution (voir DE BEAUMONT 1961). De plus, pour appareiller une P^4 et une M_1 isolées, les dimensions importantes sont celles qui jouent un rôle dans l'occlusion entre ces deux dents, c'est-à-dire l'espace séparant d'une part les som-

mets du métacône et du paracône et, d'autre part, les apex du paraconide et du protoconide. Selon ces mesures, malgré la brisure du paracône sur la pièce d'Eppelsheim, il est probable que cette dernière n'est qu'environ 5% trop petite pour les deux M_1 que nous connaissons; d'après la taille, rien n'empêche donc qu'elle ait pu appartenir à la même espèce.

Ce fait montre encore bien que le grand allongement de la P^4 des formes du Pontien classique est dû surtout à un accroissement de la zone antérieure (préparastyle + parastyle) comme nous l'avions déjà dit plus haut.

Des arguments allant dans le même sens peuvent être tirés des P^4 de Montredon. Ces dernières, bien qu'encore voisines de celle des sables à *Dinotherium*, sont déjà plus évoluées dans la direction qui mène vers les formes du Pontien classique. Elles sont plus petites que ces dernières et le saillant fort net de leur deutérocône permet bien d'expliquer la disposition très primitive de ce denticule sur l'exemplaire d'Eppelsheim.

Considérations systématiques — Malgré la pauvreté du matériel, *Machairodus aphanistus* (Kaup) des sables à *Dinotherium* et des niveaux très voisins peut se caractériser, pour la dentition mandibulaire, par des incisives assez faibles, une canine forte, aplatie et proche de la dent symétrique, un diastème CP_3 court, une P_3 plutôt longue, des prémolaires à denticules accessoires peu inclinés en arrière et relativement faibles, une M_1 à groupe métacône + talonide encore fort, avec un protoconide assez large et court. De plus, la P^4 relativement petite a un deutérocône cuspidé, nettement saillant en vue occlusale et encore avancé. Le groupe préparastyle + parastyle est faible, surtout le premier de ces denticules qui est placé encore un peu en retrait de l'extrémité antérieure, du côté interne. La canine supérieure a un indice élevé (voisin de 0,50). Il peut probablement y avoir des crénélures sur toutes les dents. L'os mandibulaire est robuste et élevé, la crête mentonnière relativement faible et arrondie, très peu abaissée mais débordant légèrement vers l'avant à la base de la face antérieure qui devait présenter une dépression le long de la symphyse. Cette dernière n'était probablement pas très haute.

Il paraît extrêmement difficile de continuer à envisager comme l'ont fait tous les auteurs jusqu'à maintenant que cette forme puisse entrer dans la même espèce que tout ou partie des matériaux rencontrés dans le Pontien classique eurasien. L'opposition la plus nette se place dans la P^4 et les deux canines. Les autres différences vues plus haut sont peut-être moins constantes, la variabilité des restes plus récents ne permettant guère ici de conclusion assurée. Il paraît toutefois très douze qu'au niveau de Pikermi on puisse trouver une M_1 avec un groupe métacône + talonide aussi saillant que dans les sables à *Dinotherium* (pour ne pas parler de l'exemplaire de Charmoille). Les deux ensembles vont donc devoir porter des noms spécifiques différents. On doit laisser la dénomination de *Machairodus aphanistus* (Kaup) pour les restes des environs d'Eppelsheim auxquels on peut adjoindre

au moins ceux de Charmoille, Montredon et Soblay. En ce qui concerne les *Machairodus* du Pontien classique, pour lesquels nous allons voir ci-après que la division en deux espèces rangées dans deux genres distincts, parfois reconnue à la suite de SCHAUB (1925) et PILGRIM (1931), n'a très probablement pas lieu d'être retenue, le nom à donner paraît être *Machairodus giganteus* (Wagner 1848).

PILGRIM (1931) a tenté de systématiser les idées rapidement exprimées par SCHAUB (1925) concernant les *Machairodus* pontiens. Il reconnaît pour les restes européens deux genres avec chacun une espèce, soit *Machairodus aphanistus* (Kaup) et *Epimachairodus* (?) *taracliensis* (Riabinin). Cette dernière est placée avec doute dans le genre *Epimachairodus* Kretzoi qui regroupe surtout des espèces quaternaires (nous nous en tiendrons ici à la nomenclature donnée par PILGRIM même si nous considérons *Epimachairodus* comme synonyme d'*Homotherium*).

Il n'est pas très facile de résumer ce qui pouvait distinguer aux yeux de PILGRIM les deux groupes de formes dans les gisements du niveau de Pikerme. En ce qui concerne les genres, il inclut des différences certes valables mais pour les formes quaternaires du second (par exemple l'espèce *crentidens*). De plus, pour le premier, il ne fait naturellement pas de distinction entre les restes anciens (*M. aphanistus*) et les documents plus récents (*M. giganteus*), ces derniers seuls importants ici étant donné la séparation préalable reconnue ci-dessus. On peut énoncer ainsi ces critères:

Machairodus

Canine inférieure robuste assez comprimée et ovale en section.
Mandibule avec une symphyse profonde.
Canine et incisives inférieures considérablement élevées au-dessus des dents jugales.
 P^3 et P_3 peu réduites.
 P^4 avec faible protocône.
Membres probablement robustes.

Epimachairodus

Canine inférieure très réduite.
Mandibule avec une symphyse peu profonde.
Canine et incisives inférieures peu élevées au-dessus des dents jugales.
 P^3 et P_3 tendant à se réduire.
 P^4 sans protocône.
Membres longs et grêles.

On peut ajouter à cela les différences suivantes entre les espèces pontiennes.

Machairodus aphanistus

Diastème CP_3 long.
 M_1 à arêtes non crénelées.
Canines ne fonctionnant pas en opposition.

Epimachairodus (?) *taracliensis*

Diastème CP_3 court.
 M_1 à arêtes crénelées.
Canines fonctionnant en opposition.

Il faut tenter de voir cela de plus près pour les restes du Pontien classique.

Il est inexact de dire que la canine inférieure est plus forte chez *Machairodus*, cette dent ayant une longueur de 14 mm sur le type de ROTH et WAGNER (1854) et de 15 sur le type de WAGNER (1857). Ces deux exemplaires peuvent passer pour

très caractéristiques, le premier de *Machairodus* et le second d'« *Epimachairodus* ». La canine de la mandibule AMNH 20606, très voisine du type de ROTH et WAGNER (1854) par bien des traits, a une longueur de 16 et elle présente de plus une facette d'usure très forte due à la canine supérieure.

La profondeur de la symphyse et l'élévation de la canine et des incisives inférieures au-dessus du niveau des dents jugales sont extrêmement variables (voir figure 6). Il n'est vraiment pas possible de se servir de ce critère de manière objective.

On peut bien penser qu'entre des P^3 et P_3 peu réduites et des P^3 et P_3 tendant à se réduire, la distinction n'est pas aisée à faire. La P^3 de l'exemplaire de ROTH et WAGNER (1854) mesure 23 de longueur; celle d'une des pièces de Taraklia 25 de sorte que ce critère n'est pas très bien choisi. Pour P_3 le problème pourrait paraître plus

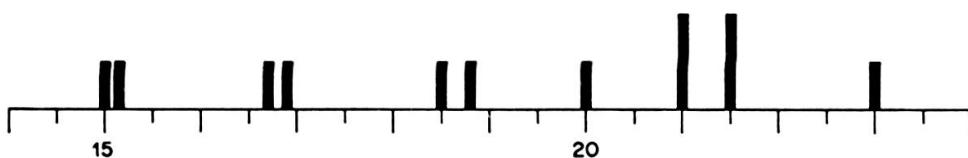


FIG. 12. — *Machairodus giganteus* (Wagner). Longueur de la P_3 .

ardu par suite de sa très forte variabilité. La répartition de 12 exemplaires se fait de la manière indiquée sur la figure 12. Il est absolument impossible de constater une division en deux groupes.

L'examen attentif de nombreuses figures et pièces originales convainc aisément qu'il y a tous les stades entre les P^4 avec faible « protocône » et les P^4 sans « protocône ».

SCHAUB (1925), se fondant sur la distinction très nette qu'il a justement établie entre les squelettes de *Megantereon* et d'*Homotherium* au Villafranchien, a voulu transposer ce critère aux formes pontiennes. Pour lui, comme pour PILGRIM il y a des exemplaires à squelette « lourd » et d'autres où il est « léger ». Ces derniers seraient représentés par les os de membres décrits par GAUDRY (1862) et PILGRIM (1931) lui-même, la seule pièce attribuable à une forme massive étant l'extrémité de cubitus figurée par KITTL (1887) de Maragha (pl. III, fig. 2). Cette dernière pièce a pu être examinée; il est impossible de se rendre compte de la longueur exacte de l'os et, partant, de sa lourdeur. De plus, sur ce qui peut être mesuré, les différences sont insignifiantes avec la pièce correspondante du matériel de GAUDRY. Il y a certes une extrémité de cubitus assez nettement plus volumineuse: c'est celle que WAGNER a décrite en 1848 comme *Felis gigantea* (pl. III, fig. 3). Il paraît très probable qu'elle a appartenu à un plus grand individu...

La longueur du diastème CP_3 n'est pas non plus un critère valable. Des crénelures sur les arêtes de M_1 ne sont visibles que chez des exemplaires très frais.

Si les considérations qui précèdent ne nous ont pas permis de reconnaître deux espèces distinctes (à plus forte raison deux genres) au Pontien classique, elles montrent

une fois de plus l'extrême variabilité de *Machairodus giganteus* (Wagner). Il paraît probable qu'en plus d'un fort dimorphisme sexuel et d'une grande instabilité géographique, certains exemplaires tendent plus nettement que d'autres vers une morphologie plus moderne, sans qu'ils soient séparables à l'échelon spécifique. Les formes *leoninus*, *copei*, *palanderi*, *taracliensis* et très probablement *tingii* sont donc des synonymes de *giganteus*.

Il est clair que l'on ne peut pas encore fixer un point précis de séparation entre les espèces *aphanistus* et *giganteus*, par suite de la rareté des documents entre le niveau de Soblay et le Pontien classique. De ce fait, la M_1 de Zillingdorf (voir p. 377) n'est guère attribuable spécifiquement. Il en va de même entre *Machairodus* et *Homotherium*. Disons encore que ni *Ischyrosmilus* ni *Dinobastis* ne semblent être au maximum autre chose que des sous-genres d'*Homotherium*, mais ceci, avec le cas de *Nimravides* et d'*Heterofelis*, sera abordé ci-après.

Considérations évolutives — En partant du matériel d'Eppelsheim et de Charmoille, il est difficile de trouver un ancêtre précis pour *Machairodus aphanistus*. S'il peut sembler logique d'essayer de le faire dériver d'un grand *Pseudaelurus* (ou d'une forme très semblable) du Miocène eurasien, presque rien chez ce dernier genre n'indique un début d'évolution dans ce sens. L'aspect légèrement machairodonte de la canine supérieure n'est pas suffisant pour suggérer clairement une parenté. Tous les exemplaires connus sont trop petits et trop primitifs pour que se dégage un indice permettant d'orienter sérieusement les conclusions dans ce sens. De plus, les tout derniers *Pseudaelurus* ont déjà volontiers un groupe métacarénide + talonide au moins aussi réduit à la M_1 (voir aussi HEIZMANN 1973).

D'autres formes peuvent-elles entrer en ligne de compte? D'éventuelles relations phylogéniques avec «*Afrosmilus*» Kretzoi et «*Sivasmilus*» Kretzoi sont bien préthéorées par la mauvaise connaissance que nous avons de ces «genres» à légères tendances machairodontes.

En dépit de ceux qui se sont fait un dogme immuable d'une évolution des Félidés par deux radiations successives sans rapport l'une avec l'autre (dans ce cas, d'où peut bien sortir la plus tardive?...), l'idée d'une parenté avec *Dinictis* par exemple ne peut être à priori exclue et doit être examinée. Ce dernier genre n'offre comme avantage sur *Pseudaelurus* que d'avoir ses canines supérieure et inférieure plus machairodontes avec une apophyse mentonnière. C'est assez maigre à côté des désavantages d'ordre stratigraphique et morphologique (surtout en ce qui regarde les prémolaires et certaines spécialisations déjà trop accusées). *Nimravus* ne semble guère en meilleure position que *Pseudaelurus* pour des raisons semblables.

On peut profiter de l'occasion pour dire qu'il faudrait comparer sérieusement les soi-disant «Nimravidés» signalés du Quaternaire de Madagascar et d'Afrique du sud par JOLÉAUD (1922) et EWER (1955) avec *Cryptoprocta* pour les premiers et *Ailuraena* (= *Chasmaporthetes*?) pour le second...

Il faut maintenant reparler de *Nimravides* Kitts qui représente un véritable casse-tête! Plus haut, la ressemblance des restes connus avec ceux d'Eppelsheim a été soulignée. Il est même apparu que la forme nord-américaine pouvait passer, par la majorité des traits, pour légèrement plus primitive. Or, elle appartient à un niveau que les études classiques de corrélation stratigraphique entre le Pliocène nord-américain et celui d'Europe font apparaître comme un peu plus récent.

Il ne faut toutefois pas oublier que certains traits importants, entre autres l'aspect de la canine supérieure, ne nous sont pas connus chez *Nimravides*. D'après l'exemplaire de MACDONALD (1948b, fig. 16), la longueur de cette dent ne semble guère avoir pu dépasser 28 mm¹; c'est tout de même autre chose que les 35 mm environ que l'on mesure sur la figure de KAUP (1833), mais déjà plus voisin des dimensions de l'exemplaire de Charmoille. Il faut dire aussi que les 24,5 mm environ de la canine inférieure de la pièce de Higgins paraissent exiger une canine supérieure plus longue de quelques mm... Enfin, si la présence ou l'absence de crénulations sur les dents conservées de *Nimravides* n'a pas été décrite, leur manque d'accentuation vue sur la mandibule de Charnoille confère à ce trait une valeur relative.

On peut envisager ces ressemblances de deux manières. S'il ne s'agit que d'une convergence, elle est telle que même une mandibule entière aurait probablement quelque peine à être attribuée avec certitude autrement que par son niveau stratigraphique et sa localisation géographique. Si l'on a affaire à deux formes très voisines, on doit admettre que les restes nord-américains sont des survivants attardés à une époque correspondant au Pontien classique eurasien. On pourrait même alors se demander si les pièces attribuées à *Nimravides* sont génériquement séparables de celles de *Machairodus aphanistus*. L'étude de la position évolutive de celles-là serait alors intéressante et il faudrait essayer de savoir si ce sont elles qui ont donné naissance aux *Machairodus* du Pliocène supérieur du Nouveau Monde. Ces derniers paraissent être bien semblables à ceux du Pontien classique d'Eurasie mais ils sont un peu plus tardifs. L'évolution en Amérique du Nord retardée au départ, aurait été ensuite plus rapide. L'adoption de cette hypothèse aurait une influence sur le statut du « genre » *Heterofelis* Cook.

Il n'est pas légitime de répondre à ces questions actuellement. S'il fallait absolument donner une opinion, il semblerait alors un peu plus raisonnable de dire que le groupe *Nimravides-Heterofelis* est un rameau parallèle aux *Machairodus* eurasiens mais attardé. Les représentants de ce dernier phylum auraient alors passé en Amérique du Nord seulement au Quaternaire, ce qui n'est d'ailleurs même pas certain.

Il est aussi intéressant de constater que l'origine de *Nimravides* semble plus aisée à retrouver que celle de *Machairodus*. Il existe dans le Clarendonien d'Amérique du Nord des Félidés de taille moyenne tels *Pseudaelurus pedionomus* Macdonald par exemple qui, dérivant aisément de formes du Miocène supérieur, paraissent aptes à avoir donné naissance à *Nimravides* (MACDONALD 1948a, KITTS 1958).

¹ Alvéole: 28,0; 13,5. Estimation D. E. SAVAGE (lettre du 13.X.75).

Sans vouloir augmenter à plaisir le nombre des hypothèses que l'on peut faire vis-à-vis de cette forme, il faudrait peut-être encore envisager des relations avec *Dinofelis* qui semble à peu près au même stade du point de vue des tendances machairodontes et se trouve assez bien placé stratigraphiquement?

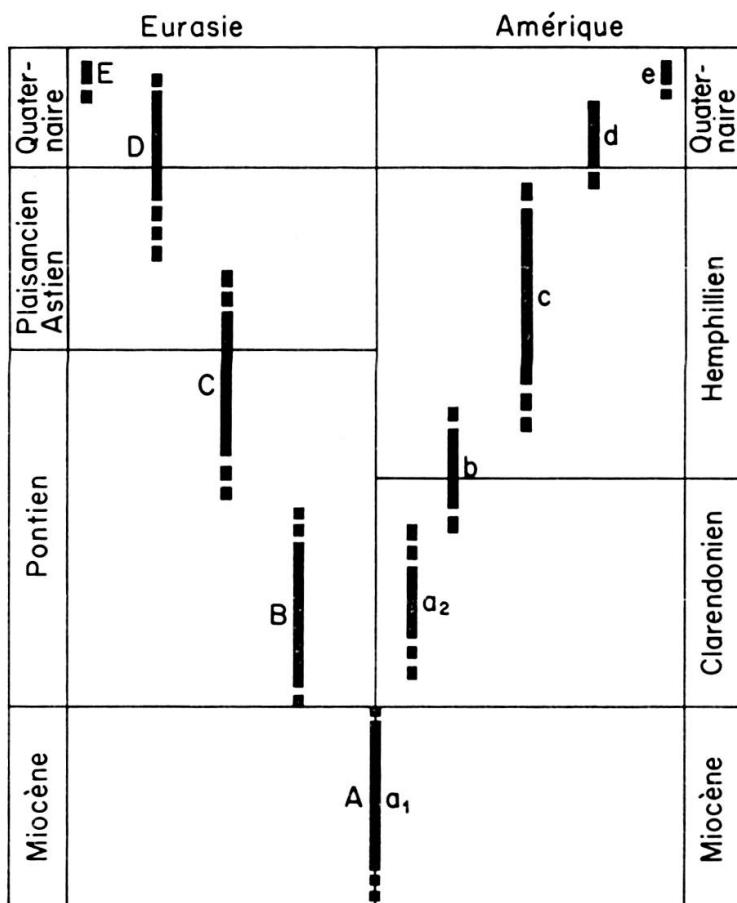


FIG. 13. — Essai de répartition stratigraphique comparée de quelques Félidés en Eurasie et en Amérique du Nord.

Les lettres identiques (majuscule et minuscule) indiquent des niveaux évolutifs comparables.

- | | |
|-----------------------------------|---|
| A: <i>Pseudaelurus</i> | a ₁ , a ₂ : <i>Pseudaelurus</i> |
| B: <i>Machairodus aphanistus</i> | b: <i>Nimravides thinobates</i> |
| C: <i>Machairodus giganteus</i> . | c: <i>Machairodus catocopis</i> . |
| D: <i>Homotherium</i> . | d: <i>Ischyrnosmilus</i> . |
| E: <i>Dinobastis</i> . | e: <i>Dinobastis</i> . |

Il y a diverses possibilités évolutives que l'on peut résumer de la manière suivante, dans l'hypothèse d'une origine à partir de *Pseudaelurus*, en se servant des lettres figurant sur l'essai de répartition stratigraphique donné ici (figure 13)¹.

1. A-B-C-D-E; a₁-a₂-b-c-d-e
2. Aa₁-Bb-Cc-Dd-Ee; a₁-a₂
3. A-B-Cc-Dd-Ee; a₁-a₂-b
4. A-B-C-Dd-Ee; a₁-a₂-b-c

¹ D'après des datations absolues, il semble toutefois que les trouvailles américaines devraient être un peu vieillies par rapport aux eurasiennes (EVERNDEN et coll., 1964).

Ces incertitudes évolutives influent qu'on le veuille ou non sur la nomenclature des formes quaternaires. Il n'est pas possible de dire actuellement si par exemple les *Homotherium* (inclus *Ischyrosmilus*) et les « *Dinobastis* » des deux continents sont le produit d'une évolution séparée depuis le début du Pliocène ou si, soit au Quaternaire, soit déjà juste au-dessus du niveau du Pontien classique, il y a des formes communes aux deux continents. Le fait que la faune de Carnivores en général soit fort différente dans les deux continents au Pliocène n'est peut-être pas un argument décisif.

Les phylogénies de genre à genre pour les formes rencontrées au-dessus du Pontien classique doivent toutefois être considérées avec une certaine prudence car, pour diverses raisons sur lesquelles il est inutile d'insister ici, il a été difficile de se renseigner sur les restes d'Afrique. Ceux-ci ne concernent toutefois à ma connaissance que des matériaux de la fin du Pliocène et du Villafranchien. De loin les plus intéressants paraissent être ceux du Pliocène terminal de Langenbaanweg décrits récemment (HENDEY 1974). S'ils appartiennent vraiment au genre *Machairodus*, on peut simplement dire qu'ils montrent un curieux mélange de traits fort primitifs et évolués. Des restes approximativement contemporains ou un peu plus récents, que l'on est tenté d'attribuer à des *Homotherium*, ont été signalés par BROOM (1939), ARAMBOURG (1947), EWER (1955) et COLLINGS (1972).

Pour être complet, il faut mentionner qu'aucune forme prépléistocène des Siwaliks ne semble se rapprocher de celles qui font l'objet de cette étude. Seul *Megantereon* (?) *praecox* Pilgrim (dont l'appartenance à ce genre est vraiment très douteuse) du Nagri pourrait être une exception mais notre documentation à son propos est beaucoup trop mauvaise pour permettre quelque conclusion que ce soit (PILGRIM, 1932).

Enfin, disons que la P^4 de la formation Tung Gur de Mongolie, décrite et figurée par COLBERT (1939-40) est d'interprétation fort délicate, mais il semble très douteux qu'elle ait pu appartenir à une forme voisine de celle d'Eppelsheim.

Paramachairodus ogygia (Kaup)

(fig. 14-18)

DESCRIPTIONS

Le matériel étudié comprend 4 mandibules, une P^3 et une P^4 en assez mauvais état et quelques fragments de dents. Certains de ces restes étaient connus sous divers noms. Outre le type de KAUP (1832, pl. II, fig. 6-8) conservé au Muséum de Darmstadt, deux mandibules dont l'une, dans cette même Institution, fut décrite comme *Felis antediluviana* Kaup (1832, pl. II, fig. 9-12) et l'autre (étudiée sur un moulage)

comme *Felis pardus eppelsheimensis* Köppen ssp. (1869, fig. 1) sont rattachées ici à la même espèce. Le reste du matériel, conservé à Mayence, est inédit. On peut dire qu'il existe encore fort probablement des restes très fragmentaires qui n'ont pas pu être étudiés à fond dans cette dernière collection mais il est douteux qu'ils puissent modifier les conclusions apportées ici. Il faut souligner dès maintenant que les

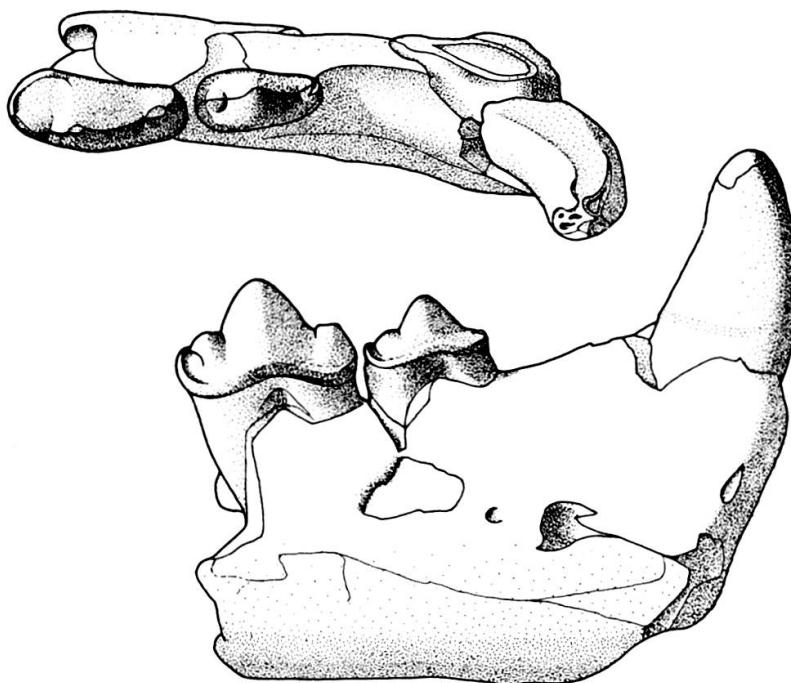


FIG. 14. — *Paramachairodus ogygia* (Kaup). Type.
Pliocène inférieur, Sables à *Dinotherium*. Mandibule. $\times 1,5$.
(Darmstadt).

En haut: vue supérieure.

En bas: vue externe.

recherches comparatives et évolutives à propos de cette forme seront bien plus brèves que pour l'espèce précédente.

Le type montre en place la canine et les deux prémolaires. On ne peut rien voir de la région des incisives. La canine un peu sortie de son alvéole est fort usée et rabotée; de plus, sa pointe manque. De section elliptique à grand axe oblique, elle devait être assez haute. Il ne subsiste rien de son arête postérieure. L'autre, dont un petit bout se distingue encore, est placée nettement en position interne et on n'y remarque pas de crénélures. La partie conservée de la face externe ne montre ni crête ni sillon verticaux. La longueur du diastème CP_3 peut seulement être estimée à $17 \text{ mm} \pm 0,5$. La crête de l'os entre la canine et la P_3 , conservée en arrière, est faiblement concave vers l'extérieur. Il n'y a pas trace de P_2 .

Légèrement surélevée, la partie antérieure de P_3 ne forme pas un vrai denticule. La pointe principale, courte et basse, s'incline un peu vers l'arrière. Le sommet

postérieur bien net culmine au milieu de la largeur. Derrière lui, le cingulum est très net; sa partie la plus élevée se place en position légèrement plus linguale. En silhouette occlusale, le bord externe est, sauf près des extrémités, relativement rectiligne. La limite interne par contre est légèrement concave tout en avant et largement convexe en arrière. La largeur maximum se situe entre les $\frac{2}{3}$ et les $\frac{3}{4}$ depuis l'avant. L'implantation de la dent se situe nettement du côté externe par rapport au faîte de l'os.

La P_4 se distingue de la précédente par sa taille supérieure, par un net denticule antérieur, par sa pointe principale plus inclinée en arrière, par son denticule postérieur un peu plus proche du bord externe, par sa largeur maximum placée plus en arrière et par son bord labial moins rectiligne. L'implantation de la dent montre que son axe vertical est assez oblique.

La faiblesse du denticule principal paraît être le trait le plus important de ces deux prémolaires.

L'os mandibulaire est robuste et son bord inférieur très légèrement concave jusqu'à la brisure. Il est probable que le menton était anguleux et la limite antérieure de la symphyse presque rectiligne. Par ailleurs, une faible crête mentonnier délimite nettement une face antérieure. Elle décrit une courbe qui vient mourir sous le début

de P_3 . Un gros foramen mentonnier se place à mi-hauteur sous le $\frac{1}{4}$ postérieur du diastème $C-P_3$; il est suivi d'un autre beaucoup plus petit.

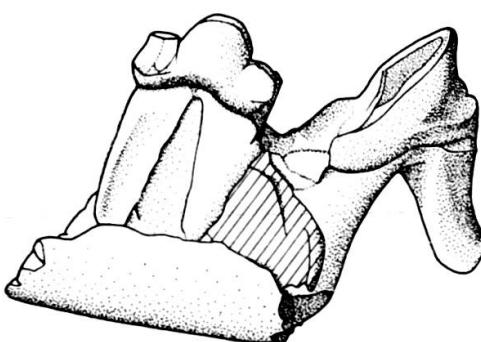


FIG. 15. — *Paramachairodus ogygia* (Kaup).
Pliocène inférieur, Sables à *Dinotherium*.
Mandibule, vue externe. $\times 1,5$. (Darmstadt).

La pièce décrite par KAUP (1832, pl. II, fig. 9-12) comme *Felis antediluviana* est un fragment de mandibule avec P_4 et M_1 usées et très incomplètes. La carnassière est actuellement recollée en position non naturelle et l'os se trouve aussi en fort mauvais état (fig. 15).

La P_4 débute par un denticule aussi long mais très légèrement plus large que celui de la dent homologue de la pièce précédente. Ce qui reste du denticule principal indique qu'il devait être très semblable lui aussi. La pointe postérieure ne se voit presque plus et, derrière, la dent est brisée. La silhouette occlusale présente en avant et du côté externe une concavité plus nette que sur le type. De plus, en arrière, ce même bord est plus rectiligne.

Il ne subsiste que la partie postérieure de la couronne de M_1 . On peut dire, avec réserve, que le paraconide devait être un peu plus court que le protoconide. La marge postérieure de ce dernier, concave, montre au $\frac{1}{3}$ de sa hauteur, un très

léger renflement représentant un reste de métacönide. Juste au-dessous, le talonide, bien que très petit est nettement mieux dessiné. L'usure a créé un pan oblique sur la face antérieure du protoconide. La vue occlusale montre que la largeur maximum se situait approximativement sous le point de rencontre des deux denticules principaux et que la face externe était fortement et assez régulièrement bombée. L'os mandibulaire sous la P_4 est moins élevé que sur le type mais sa section est par contre remarquablement semblable.

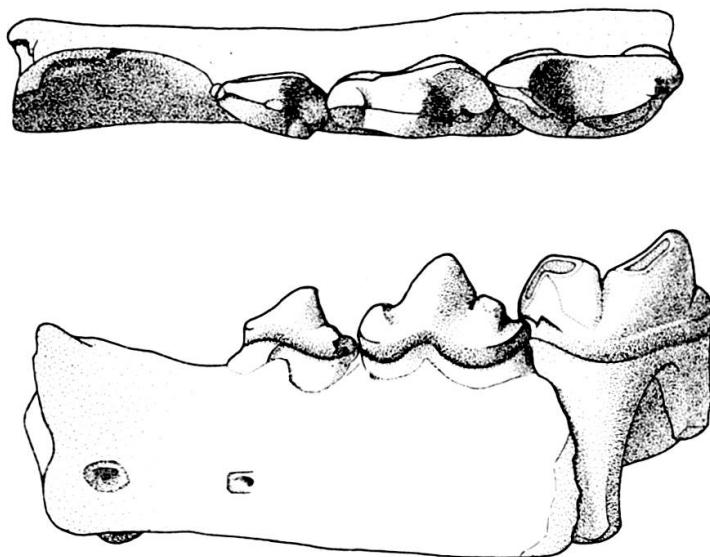


FIG. 16. — *Paramachairodus ogygia* (Kaup).
Pliocène inférieur, Sables à Dinotherium. Mandibule. $\times 1,5$.

En haut: vue supérieure.

En bas: vue externe.

Un moulage de la mandibule fragmentaire, portant P_3 , P_4 et M_1 en bon état, décrite par KÖPPEN (1869) a été examiné (fig. 16).

La partie postérieure de l'alvéole de la canine se voit encore. La longueur du diastème peut être estimée à environ 18 mm. La P_3 est plus petite que sur le type mais en diffère extrêmement peu comme morphologie. L'ébauche du denticule antérieur paraît encore moins nette et, en vue occlusale, il n'y a pas de concavité dans la partie antérieure de la face interne. La P_4 est aussi plus réduite mais moins nettement que P_3 . La seule différence réside, comme pour la pièce qui vient d'être décrite, dans la partie antérieure de la couronne en vue occlusale. De plus, elle est implantée un peu moins obliquement.

La marge antérieure du paraconide de M_1 s'incline en arrière. Ce denticule est un peu plus court que le protoconide dont la silhouette rappelle bien celui de la pièce précédente. Ici, il y a eu fusion du dernier reste du métacönide avec le talonide. Le point précis de largeur maximum de la dent est difficile à indiquer, le bord externe

est régulièrement convexe et la face interne présente en son milieu une faible concavité. Il semble qu'il y ait deux zones d'usure différente. L'une rappelle celle de la pièce décrite ci-dessus; elle se voit aussi sur le paraconide devant et derrière le sommet. De plus, il y a un grand lobe subvertical félin.

Les foramens mentonniers diffèrent de ceux du type en ce sens que le premier est plus petit et le second plus grand et plus reculé.

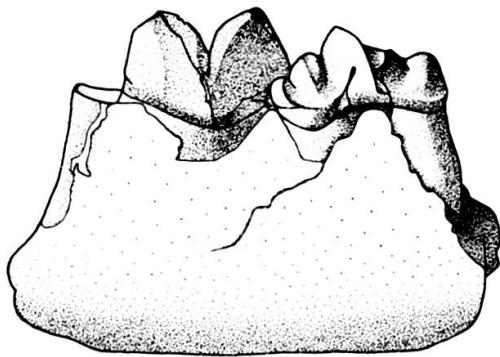


FIG. 17. — *Paramachairodus ogygia* (Kaup).
Pliocène inférieur, Sables à *Dinotherium*.
Mandibule, vue externe. $\times 1,5$.
(Mayence, 1934/694).

La dernière mandibule examinée, conservée à Mayence, montre P_4 et M_1 plus ou moins abîmées. Elle n'apporte presque plus rien de neuf. La P_4 dont manque une partie du denticule principal rappelle tellement celle du type que rien ne vaut la peine d'en être dit si ce n'est que sa largeur maximum se situe un peu plus en arrière.

La M_1 est brisée de manière à ce que manque toute la partie postérieure du protoconide. La cassure en bas se situe horizontalement juste au-dessous du collet de sorte que la racine postérieure est pratiquement intacte, ce qui permet d'évaluer

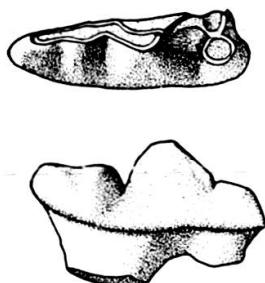


FIG. 18. — *Paramachairodus ogygia* (Kaup).
Pliocène inférieur, Sables à *Dinotherium*. P^4 . $\times 1,5$.
(Mayence, 1939/644).

En haut: vue supérieure.
En bas: vue externe.

la longueur de la dent. Celle-ci était légèrement plus grande que les deux exemplaires vus précédemment. L'os mandibulaire a pratiquement même hauteur que chez « *Felis antediluviana* ».

La seule P^4 conservée pose quelques problèmes dont nous parlerons plus loin (p. 399). Elle est abîmée dans la région du deutérocône qui manque presque totalement. Le parastyle est fort; son sommet est coupé par une facette d'usure oblique à 45° environ, sa marge antérieure était probablement assez sinuuse en vue latérale. Le paracône est légèrement plus court que le métacône. L'usure est forte et bien que relativement verticale elle s'accompagne d'arrachement. Il y a une crête du deutérocône nette bien qu'elle soit un peu accentuée par l'usure. Le deutérocône dont

on ne voit que l'amorce dans sa partie antérieure est dans cette région en retrait du parastyle dont le sépare une nette concavité. On peut estimer que son sommet devait se placer au niveau de la limite entre le parastyle et le paracône.

La partie arrière de la P^3 a subi des dommages. Il y a une nette arête antéro-interne portant, au $\frac{1}{3}$ de la hauteur, un faible denticule qui n'est qu'un ressaut de cette crête. Le sommet principal est robuste de même que le denticule qui le suit. En vue occlusale le bord interne présente une concavité sous la partie antérieure du denticule principal et la largeur maximum se place fort en arrière.

COMPARAISONS ET REMARQUES

Le matériel fragmentaire à notre disposition pour *Paramachairodus ogygia* pose quelques problèmes. Il faut tout d'abord se demander si tous les restes appartiennent bien à la même espèce comme nous le suggérons ici. Les pièces décrites par KAUP comme *Felis antediluviana* et par KÖPPEL comme *Felis pardus eppelsheimensis* avaient déjà été mises en synonymie par HAUPT (1935). L'idée de l'appartenance de ces deux dernières pièces à *Paramachairodus ogygia* est basée sur la construction et la taille des prémolaires. Ces dernières ont comme trait caractéristique la faiblesse en hauteur et en longueur et l'inclinaison du denticule principal, allant de pair avec des sommets accessoires assez étalés et écrasés. L'implantation des dents est relativement semblable. La variabilité dans l'architecture de la couronne ne dépasse en tout cas pas celle qui a pu être observée chez des Félidés actuels de la même espèce. Bien qu'il ne soit pas possible de dire si les autres mandibules présentaient les légères tendances machairodontes dans la construction du menton reconnaissables chez le type, il paraît logique au moins provisoirement d'enregistrer tout le matériel dans la même espèce.

La P^4 suscite d'autres difficultés. VIRET (1951, p. 89) avait déjà souligné les ressemblances que présente cette dent chez les genres *Progenetta* et *Pseudaelurus*. Les critères distinctifs selon cet auteur sont à rechercher dans l'absence de bourrelet basal interne et la présence d'une crête reliant le deutérocône au sommet du paracône chez le Félidé. D'après ces conclusions et en se fondant sur la position probablement assez reculée du denticule interne, la carnassière supérieure d'Eppelsheim est plutôt féline mais vu son état de conservation on peut avoir quelques doutes à ce sujet, d'autant plus qu'il existe, dans ces mêmes gisements, un *Ictitherium* (très primitif) dont la taille pourrait assez bien convenir à cette dent (voir VON KOENIGSWALD 1928). Il ne sera donc plus fait appel à celle-ci qu'avec une certaine prudence dans les lignes qui vont suivre.

La carnassière et la canine de Gravitelli (SEGUENZA 1902) pourraient bien avoir appartenu à cette forme et il en va de même de la P_4 de Melchingen (SCHLOSSER 1902). Par contre, la mandibule de La Tarumba (DE VILLALTA et CRUSAFOINT 1943) paraît plus petite que celles d'Eppelsheim bien qu'elle en ait certains traits.

La forme avec laquelle *Paramachairodus ogygia* se compare le plus utilement est sans contredit *Pseudaelurus quadridentatus* du Miocène. Malgré la variabilité de celui-ci, on peut dire que les prémolaires du premier, à côté d'incontestables ressemblances, sont plus basses, avec une pointe principale plus courte et plus inclinée en arrière et, au moins pour P_3 , des denticules accessoires occupant plus de place dans la longueur. La M_1 est très semblable avec, pour la forme plus récente, un ensemble métacône + talonide un peu plus réduit.

A Eppelsheim, la seule P^4 connue est courte par rapport aux M_1 . A la Grive, par exemple, cette dent mesure de 21 à 22 mm pour une carnassière inférieure (d'après HEIZMANN 1973) de 16 à 18 mm avec un exemplaire exceptionnel de 20,5. A Sansan toutefois, les M_1 ont pratiquement même taille qu'à la Grive avec 2 P^4 de 19,3 (d'après GINSBURG 1961). Dans la localité plus ancienne, le rapport longueur M_1 /longueur P^4 est donc très semblable à ce que l'on peut voir à Eppelsheim. La morphologie de la carnassière supérieure y est aussi plus voisine par l'absence de denticule devant le parastyle alors qu'à la Grive ce dernier, bien que très petit, existe toujours. Elle en diffère toutefois par son deutérocône plus avancé que ne le laisse supposer l'amorce de ce denticule sur le fossile pliocène.

Pseudaelurus n'a pas le menton aussi anguleux que *Paramachairodus* et il ne semble pas qu'il y ait d'ébauche de crête mentonnier (exemplaires de Steinheim et de Sansan, cette zone n'étant pas observable à la Grive).

Il existe dans le Miocène des restes fragmentaires avec une disposition de la partie antérieure de la mandibule rappelant celle de *Paramachairodus ogygia*. Le type de « *Sivasmilus* » *copei* Kretzoi du niveau inférieur des Sivaliks a pu être étudié d'après un moulage. L'espace CP_3 est nettement plus long avec un alvéole de P_2 au milieu et une P_3 bien plus réduite.

Le type d'« *Afrosmilus* » *africanus* (Andrews 1914) a aussi été examiné. Par certains traits, il rappelle la pièce précédente. La P_3 y est toutefois plus longue, plus haute et à denticules mieux marqués; elle est aussi nettement plus volumineuse par rapport à P_4 . La hauteur de tous les sommets exclut un rapprochement avec *Paramachairodus ogygia*.

Ces deux pièces sont trop fragmentaires pour pouvoir entrer sérieusement en ligne de compte comme ancêtres possibles de la forme pliocène.

Les ressemblances de *Paramachairodus ogygia* sont évidentes avec *Paramachairodus orientalis* (Kittl), du Pontien classique, compris dans le sens de PILGRIM (1931). La forme d'Eppelsheim est plus petite; le type a une P_3 plus basse et légèrement plus pointue en avant. Ces différences sont bien atténues avec la mandibule de KÖPPEN. Le diastème CP_3 n'est en tout cas pas proportionnellement plus court sur ce dernier. La P^4 est bien entendu plus primitive que sur le type de KITTL (1887) qui a un net préparastyle et un deutérocône plus reculé. Le menton a presque même angulation et si la crête mentonnier est moins marquée c'est de peu. Il n'est bien sûr pas question de mettre en synonymie les espèces *ogygia* et *orientalis*. Celles-ci présentent

RECHERCHES SUR LES FÉLIDÉS (MAMMIFÈRES, CARNIVORES) DU PLIOCÈNE INFÉRIEUR

PLANCHE I

Machairodus aphanistus (Kaup). Pliocène inférieur.

Fig. 1: Type; Sables à *Dinotherium* (Darmstadt). a, vue interne; b, vue supérieure.

Fig. 2: P^4 ; Sables à *Dinotherium* (Darmstadt). a, vue supérieure; b, vue interne.

Fig. 3: P^4 ; Montredon (Lyon Faculté, 210165). Vue supérieure.

Fig. 4: P^4 ; Montredon (Lyon Faculté, 210189). a, vue supérieure; b, vue interne.

Toutes les figures en grandeur naturelle (moulages).

PLANCHE II

Fig. 1 et 2. *Machairodus aphanistus* (Kaup). Pliocène inférieur, Sables à *Dinotherium*.

Fig. 3. *Machairodus* sp. Pliocène inférieur, Zillingdorf.

Fig. 1: mandibule (Londres, B.M. 49967a). a, vue interne; b, vue externe; c, vue supérieure.

Fig. 2: canine inférieure (Darmstadt). Vue externe.

Fig. 3: M_1 (Vienne, Muséum). a, vue externe; b, vue interne.

Toutes les figures $\times 2/3$ (fig. 1c, 2: moulages).

PLANCHE III

Fig. 1. *Nimravides thinobates* (Macdonald).
Clarendonien terminal ou Hemphillien de base, Higgins.

Fig. 2-4. *Machairodus giganteus* (Wagner).
Pliocène inférieur (Pontien classique).

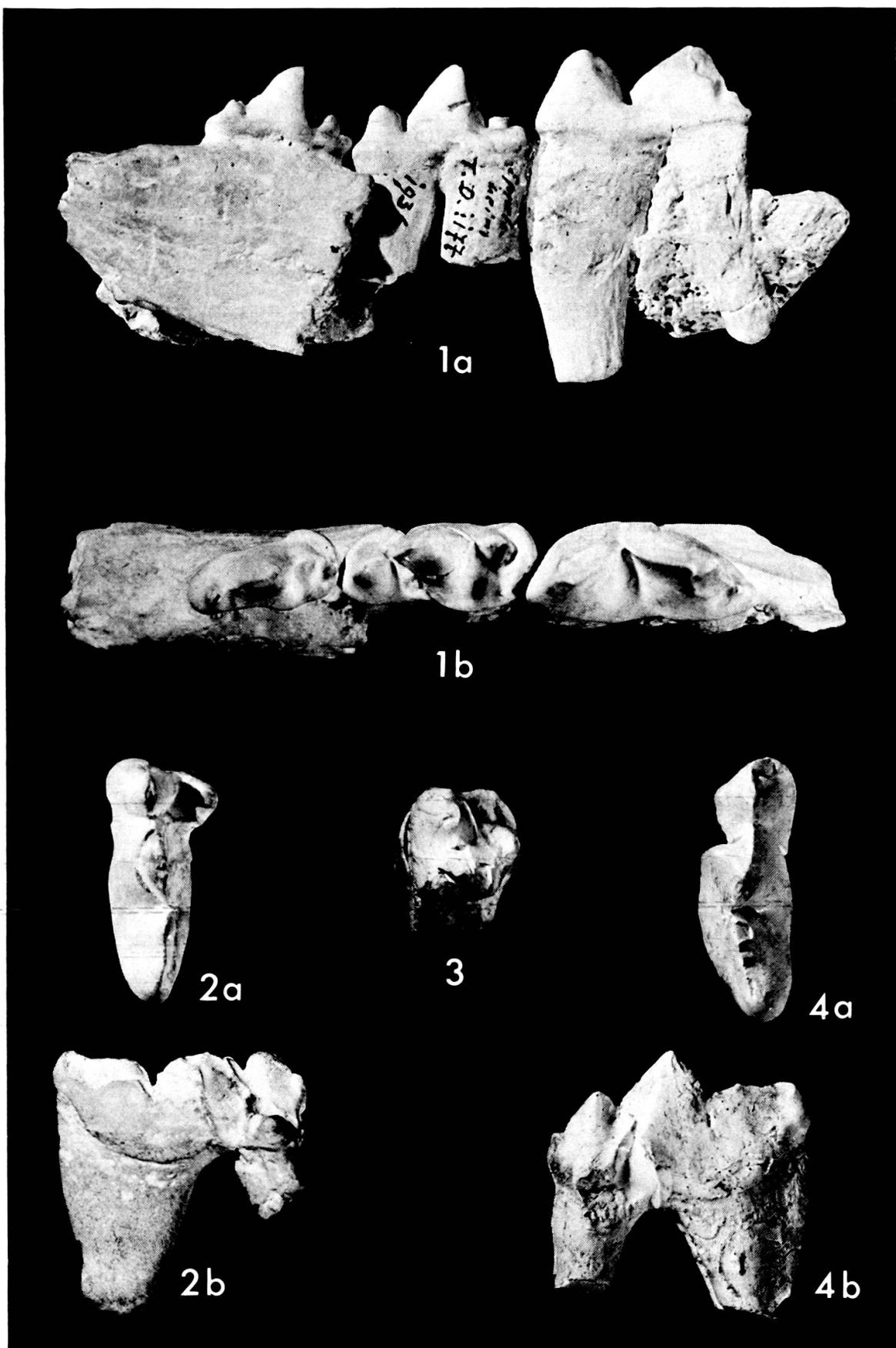
Fig. 1: mandibule (Berkeley, UCMP, 30296). a, vue externe; b, vue interne.

Fig. 2: cubitus; Maragha (Vienne, Muséum). Vue externe.

Fig. 3: cubitus; Pikermi (Munich). Vue externe. Holotype.

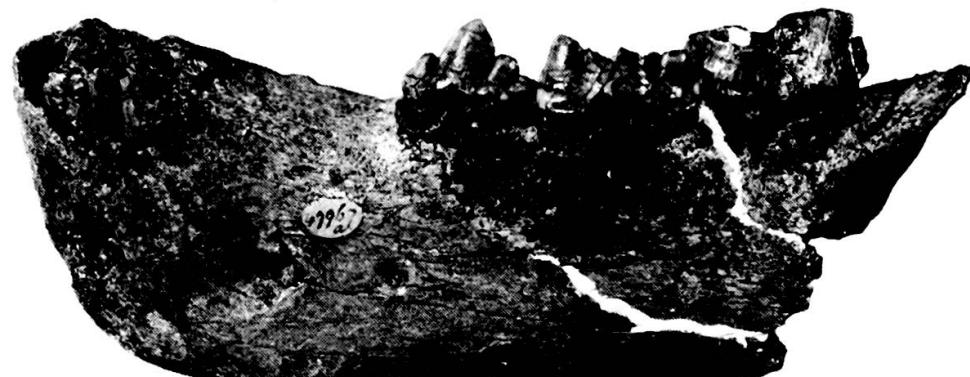
Fig. 4: astragale; Samos (Lausanne, 500 S). a, vue dorsale; b, vue plantaire.

Toutes les figures $\times 2/3$.





1a



1b



1c



2



3a



3b



entre elles des différences du même ordre que celles qui séparent *Machairodus aphanistus* et *Machairodus giganteus* (voir plus haut).

Du point de vue évolutif, en se basant sur les maigres restes à disposition, *Paramachairodus ogygia* pourrait dériver de *Pseudaelurus quadridentatus* à condition d'admettre que ce ne soit pas des formes terminales (La Grive) de cette espèce mais plutôt d'un type morphologique tel qu'on le rencontre à Sansan par exemple. Seul le léger affaissement des prémolaires, sensible presque seulement sur le type, pourrait empêcher notre forme de se situer exactement sur la lignée menant à *Paramachairodus orientalis*.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les deux formes dont il a été question dans ce travail vont être brièvement cernées dans le cadre de la famille des Félidés en se basant sur l'essai publié en 1964.

Machairodus aphanistus Kaup tel qu'il a été défini est le plus ancien représentant connu du genre *Machairodus*. C'est aussi la plus vieille forme et la plus primitive que l'on puisse rattacher sûrement au grand groupe des *Machairodus* les plus caractéristiques du Plio-Pléistocène (*Machairodontini*). Son origine, partant celle de l'ensemble dont il fait partie, reste mystérieuse. Il est probablement la souche de *Machairodus giganteus* (Wagner) (= *leoninus*, etc., voir p. 391) du Pontien classique et par là même des *Homotherium* et « *Dinobastis* » du Quaternaire eurasien. Son degré de parenté avec les formes américaines « *Heterofelis* » et « *Ischyrnosmilus* » est difficile à apprécier en partie par suite de la présence du genre *Nimravides* un peu plus primitif mais légèrement plus tardif.

Toutes ces formes n'ont pas de rapport direct avec les *Machairodus* les plus répandus au Miocène et que l'on peut ranger dans le genre *Sansanosmilus* s.l. Ce dernier groupe continue au Pliocène avec les *Barbourofelini* connus surtout d'Amérique du Nord (SCHULTZ, SCHULTZ et MARTIN 1970). Il est intéressant de constater qu'à Saint-Jean de Bournay, localité exactement contemporaine d'Eppelsheim d'après MEIN (1975), il y a des restes d'un Félidé que l'on doit rapprocher de *Sansanosmilus* s.l.

La situation est confuse en ce qui concerne *Paramachairodus* et ne peut être clarifiée ici. *Paramachairodus ogygia* (Kaup) est vraisemblablement très voisin de *Paramachairodus orientalis*. La position systématique du « genre » se révèle aussi délicate à préciser. Par ses caractéristiques morphologiques, il représente, avec *Dinictis*, *Dinofelis* (inclus *Therailurus*) et peut-être *Nimravides*, la forme la plus intermédiaire suffisamment bien connue entre Chats et *Machairodus*. Comme ses rapports évolutifs avec le genre *Machairodus* ne semblent pas spécialement étroits, on pourrait envisager que l'« ensemble » qu'il représente (avec *Sivasmilus*, *Afrosmilus*, *Propontosmilus* etc.) soit attribué aux Félinés. S'il descend de *Pseudaelurus*, ce dernier genre prendrait alors dans la sous-famille un rôle évolutif extrêmement important.

Deux points pour terminer. CRUSAFONT et AGUIRRE (1972) ont créé une sous-famille des Métailurinés. Sans se prononcer sur la valeur de cette opération, il faut dire qu'une telle proposition ne devrait se faire qu'en prévoyant conjointement une classification précise, équilibrée et raisonnée de toute la famille. D'autre part, et il s'agit en partie du même problème à l'échelon supérieur, une division des formes félines en Paléofélidés et Néofélidés selon les normes utilisées jusqu'à maintenant, outre qu'elle serait prématuée et génératrice de confusions (*Barbourofelis* du Pliocène présente un mélange de traits des deux « groupes »), aurait trop de conséquences sur l'arrangement de l'ensemble des Carnivores pour être employée sans autre, un traitement semblable pouvant, avec des critères analogues, être appliqué à bien des familles classiques de l'ordre.

MESURES

Machairodus aphanistus (Kaup)

Sables à Dinothereum

Type (Darmstadt) P_3 : 20,6; 9,9 P_4 : 27,3; 12,0 M_1 : 30,3; 14,2

C_{inf} (Darmstadt): 22-23; 13-14

Mandibule (Londres B.M. 49967a) C : (21-22; 12-13) P_3 : 20,2; 9,6 P_4 : 26,0;
12,1 M_1 : 30,1; 14,5

P^4 (Darmstadt): 34,3; 15,8

Charmoille

Mandibule (Bâle Cm. 244) P_3 : 18-19; 8,2 P_4 : 25,5; 12,6 M_1 : 27-28; 12,9

C^{sup} (Bâle Cm. 316): 30-31; 16,5 (racine, voir p. 375).

Montredon

P^4 (Lyon Faculté 210189): 36,9; —

P^4 (Lyon Faculté 210165): —; 15,9

Soblay

M_1 (Lyon Faculté): 30,4; 13,3

C_{inf} (Lyon Faculté): 19,7; 13,1

Paramachairodus ogygia (Kaup)

Sables à Dinothereum

Type (Darmstadt) C : 10-11; 7,0 P_3 : 10,3; 5,4 P_4 : 15,2; 6,5

Mandibule (Darmstadt) P_4 : 14-15; 6,5 M_1 : 17-18; 7,5

Mandibule (moulage Darmstadt) P_3 : 10,0; 5,0 P_4 : 14,5; 6,5 M_1 : 16,5; 7,0
 Mandibule (Mayence, 1934/694) P_4 : 14,6; 6,9 M_1 : 18,0; 6,9
 ? P^4 (Mayence, 1939/644): 19,6; —

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREWS, C. W. (1914). On the lower miocene Vertebrates from British East Africa. *Quart. Journ. geol. Soc. London* 70.
- ARAMBOURG, C. (1947). Contribution à l'étude géologique et paléontologique du bassin du lac Rodolphe et de la basse vallée de l'Omo. 2^e partie. Paléontologie. Mission scientifique de l'Omo. Tome 1, fasc. 3.
- BALLESIO, R. (1963). Monographie d'un Machairodus du gisement villafranchien de Senèze: *Homo-therium crenatidens* Fabrini. *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon, N.S.* 9.
- BEAUMONT, G. DE (1961). Recherches sur *Felis attica* Wagner... *N. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon* 6.
 — (1964). Remarques sur la classification des Felidae. *Eclog. geol. Helv.* Bâle 57.
- BROOM, R. (1939). A preliminary account of the Pleistocene Carnivores of the Transvaal caves. *Ann. Transv. Mus.* 19.
- BURT, W. H. (1931). *Machaerodus catocoris* Cope from the Pliocene of Texas. *Univ. Calif. Public. Bull. Depart. Geol. Sci.* 20.
- CHANG HSI-CHIH (1957). On new material of some Machairodonts of Pontian age from Shansi. *Vertebr. Palasiatica* 1.
- COLBERT, E. H. (1939-40). Carnivora of the Tung Gur Formation of Mongolia. *Bull. amer. Mus. nat. Hist.* 76.
- COLLINGS, G.E. (1972). A new species of Machaerodont from Makapansgat. *Palaeont. afric.* 14.
- COOK, H. J. (1922). A pliocene Fauna from Yuma County, Colorado. *Proceed. Colorado. Mus. Nat. Hist.* 4.
- COPE, E. D. (1887). A saber-tooth Tiger from the Loup Fork Beds. *Amer. Natural.* 21.
- CRUSAFOINT-PAIRO, M. et E. AGUIRRE (1972). *Stenailurus*, Félidé nouveau du Turolen d'Espagne. *Ann. Paléont. (Vertébrés)* 63.
- DAWKINS, W. B. and A. SANFORD (1872). British Pleistocene Felidae. *Palaeontogr. Soc. Mon.* 27.
- DEHM, R. (1950). Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. *Abh. bayer. Akad. Wiss. Math.-nat. Kl. N. F.* 58.
- EWER, R.F. (1955). The fossil Carnivores of the Transvaal Caves: *Machairodontinae*. *Proceed. zool. Soc. London* 125.
- FABRINI, E. (1890). I Machairodus del Valdarno superiore. *Boll. Com. Geol. Ital.* 21.
- GAUDRY, A. (1862-3). Animaux fossiles et Géologie de l'Attique. Carnivores, Paris.
 — (1873). Animaux Fossiles du Mont Léberon, Paris.
- GINSBURG, L. (1961). La faune des Carnivores miocènes de Sansan (Gers). *Mém. Mus. nation. Hist. nat., Ser. C* 9.
- GROMOVA, V. (1968). Mammals in: Fundamentals of Paleontology vol. 13 (Edit. YU A. ORLOV).
- HAUPT, O. (1935). Andere Wirbeltiere des Neozoicums. In: Salomon-Calui Oberrheinischer Fossil-katalog, Berlin (*non vidi*).
- HEIZMANN, E. (1973). Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. B. *Ursidae, Felidae, Viverridae*. *Palaeontogr. Suppl.* 8.
- HENDEY, Q. B. (1974). The late Cenozoic *Carnivora* of the South-Western Cape Province. *Ann. south Afric. Mus.* 63.
- HENSEL, R. (1862). Über die Reste einiger Säugethierarten von Pikermi in der Münchener Sammlung. *Monatsb. k. preuss. Akad. Wiss. Berlin*.
- JOLEAUD L. (1924). Un curieux exemple de survivance d'un type de Mammifère à travers les temps géologiques: le petit *Ailurictis* de Madagascar, *Bull. Soc. Zool. France* 49.

- KAUP, J.-J. (1832). Vier neue Arten urweltlicher Raubthiere welche im zoologischen Museum zu Darmstadt aufbewart werden. *Archiv f. Min.* 5.
- (1833). Description d'Ossements fossiles de Mammifères inconnus jusqu'à présent qui se trouvent au Muséum grand-ducal de Darmstadt. Second Cahier. Darmstadt.
- (1859). Über *Machaerodus cultridens*, Kaup. *Neues Jahrb.* Stuttgart.
- (1861). Beiträge zur näheren Kenntnis der urweltlichen Säugetiere. Darmstadt und Leipzig, Heft 5.
- KITTL, E. (1887). Beiträge zur Kenntnis der fossilen Säugetiere von Maragha in Persien. I. Carnivoren. *Ann. naturh. Hofmus. Wien* 2.
- KITTS, D. B. (1958). *Nimravides*, a new genus of *Felidae* from the Pliocene of California, Texas and Oklahoma. *Journ. Mammalogy* 39.
- KOENIGSWALD, G. H. R. von (1928). *Ictitherium* aus dem Unterpliozän von Eppelsheim und Frohnstetten. *Central-Bl. Min. Geol. Pal. B* 12.
- KÖPPEN, W. (1869). Über das Kieferfragment einer fossilen Katze aus Eppelsheim. *Palaeontogr.* 17.
- KRETZOI, N. (1929). Materialien zur phylogenetischen Klassifikation der Aeluroideen. X International Zoological Congress Budapest, 1927.
- (1952). Die Raubtiere der Hipparrionfauna von Polgárdi. *Ann. Inst. geol. Hongrie* 40.
- MACDONALD, J. R. (1948a). A new species of *Pseudaelurus* from the Lower Pliocene of Nebraska. *Univ. Calif. Public. Bull. Depart. Geol. Sci.* 28.
- (1948b). The Pliocene Carnivores of the Black Hawk Ranch Fauna. *Univ. Calif. Public. Bull. Depart. Geol. Sci.* 28.
- MATTHEW, W. D. (1924). Third contribution to the Snake Creek Fauna. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 50.
- MEADE, G. E. (1961). The Saber-toothed Cat *Dinobastis serus*. *Bull. Texas Memor. Mus.* 2.
- MEIN, P. (1975). Biozonation du Néogène méditerranéen à partir des Mammifères. Congrès de Bratislava (pré-tirage).
- ORLOV, YU. A. (1936). Tertiäre Raubtiere des Westlichen Sibiriens. *Trav. Inst. geol. Acad. Sci. URSS.* 5.
- OZANSOY, F. (1965). Etude des gisements continentaux et des Mammifères du Cénozoïque de Turquie. *Mém. Soc. géol. France, N.S.* 44.
- PAVLOW, M. (1914). Mammifères Tertiaires de la Nouvelle Russie, II^e partie. *N. Mém. Soc. Nat. Moscou* 17.
- PIA, J. und O. SICKENBERG (1934). Catalog der in der österr. Sammlungen befindlichen Säugetierreste des Jungtertiärs Oesterreichs und der Randgebiete. *Denkschr. Nat. Hist. Mus. Geol.-Pal. Reihe* 4.
- PILGRIM, G. E. (1916). Note on the new Feline genera, *Sivaelurus* and *Paramachaerodus* and on the possible survival of the subphylum in modern times. *Rec. Geol. Surv. India* 45.
- (1931). Catalogue of the Pontian Carnivora of Europe, London.
- (1932). The fossil Carnivora of India. *Palaeontologia indica N.S.* 18.
- PIVETEAU, J. (1960). Carnivores in: Traité de Paléontologie. T. 6, fasc. 1.
- RIABININ, A. (1929). Faune de mammifères de Taraklia. Carnivora vera, Rodentia, Subungulata. *Trav. Mus. Géol. Leningrad* 5.
- ROTH, J. und A. WAGNER (1855). Die fossilen Knochenüberreste von Pikermi. *Abh. bayer. Akad. Wiss. München* 7.
- SCHAUB, S. (1925). Über die Osteologie von *Machairodus cultridens* Cuv. *Eclog. geol. Helv.* 19.
- SCHLOSSER, M. (1903). Die fossilen Säugetiere Chinas nebst einer Odontographie der recenten Antilopen. *Abh. bayer. Akad. Wiss. München* 22.
- SCHULTZ, C. B., M. R. SCHULTZ and L. D. MARTIN (1970). A New Tribe of Saber-Toothed Cats (*Barbourofelini*) from the Pliocene of North America. *Bull. Univ. Nebraska State Mus.* 9.
- SEGUENZA, L. (1902). I Vertebrati fossili de la Provincia di Messina. Parte secunda. *Boll. Soc. geol. ital.* 21.
- SENYUREK, M. (1957). A new species of *Epimachairodus* from Küçükkyozgar. *Bulleten* 21.
- TEILHARD DE CHARDIN, P. (1939). On two skulls of *Machairodus* from the Lower Pleistocene beds of Choukoutien. *Bull. geol. Soc. China* 19.

- VILLALTA, J. F DE et M. CRUSAFONT (1943). Tres nuevas localidades de Mamiferos del Pontiense del Vallès-Panadès (Provincia de Barcelona). *Bol. real. Soc. espan. Hist. nat.* 41.
- VIRET, J. (1951). Catalogue critique de la faune des Mammifères miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère) I. *N. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon* 3.
- et G. MAZENOT (1948). Nouveaux restes de Mammifères dans le gisement de lignite Pontien de Soblay. *Ann. Paléont.* 34.
- WAGNER, A. (1848). Urweltliche Säugetierreste aus Griechenland. *Abh. bayer. Akad. Wiss. München* 5.
- (1857). Neue Beiträge zur Kenntnis der fossilen Säugetier-Überreste von Pikermi. *Abh. bayer. Akad. Wiss. München* 8.
- WEITHOFER, K. A. (1888). Beiträge zur Kenntnis der Fauna von Pikermi bei Athen. *Beitr. Paläont. Oest.-Ung.* Wien 6.
- ZDANSKY, O. (1924). Jungtertiäre Carnivoren Chinas. *Pal. Sinica*, Peking, ser C. 2.

Manuscrit reçu le 24 avril 1975

Adresse de l'auteur :

Muséum d'Histoire naturelle
Genève.