

Zeitschrift:	Archives des sciences et compte rendu des séances de la Société
Herausgeber:	Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève
Band:	43 (1990)
Heft:	1
Artikel:	Contribution à l'étude du genre Nimravides kitts (Mammalia, Carnivora, Felidae) : l'espèce N. pedionomus (MacDonald) = Contribution to the study of the genus Nimravides kitts (Mammalia, Carnivora, Felidae) : the species N. pedionomus (MacDonald)
Autor:	Beaumont, Gérard de
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-740122

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: 31.01.2026

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

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DU GENRE *NIMRAVIDES* KITTS
(MAMMALIA, CARNIVORA, FELIDAE).
 L'ESPÈCE *N. PEDIONOMUS* (MACDONALD)

CONTRIBUTION TO THE STUDY
 OF THE GENUS *NIMRAVIDES* KITTS
(MAMMALIA, CARNIVORA, FELIDAE).
 THE SPECIES *N. PEDIONOMUS* (MACDONALD)

PAR

Gérard de BEAUMONT ¹

SOMMAIRE

Résumé – Abstract	126
Préface	126
Historique du genre <i>Nimravides</i>	127
Matériel	128
Descriptions	129
Denture	129
Crâne	132
Ostéologie post-crânienne	133
Remarques	135
Préambule	135
Problèmes relatifs à <i>N. pedionomus</i>	135
Rapports de <i>N. pedionomus</i> avec d'autres espèces de <i>Nimravides</i>	136
Rapports de <i>Nimravides</i> avec <i>Pseudaelurus</i>	138
Rapports de <i>Nimravides</i> avec <i>Machairodus</i>	140
Mesures	147
Bibliographie	149
Explication des Planches et Pl. I-V	151

¹ Muséum d'Histoire naturelle, route de Malagnou, CP 434, CH-1211 Genève 6.

Mots clés: Carnivores, Félidés, Formes machairodontes, USA, Miocène, Clarendonien, Anatomie, Systématique, Sous-espèce nouvelle, Phylogénie.

RÉSUMÉ

De nombreux restes de la denture et de l'ostéologie de l'espèce *Nimravides pedionomus* sont décrits et figurés. Ils proviennent de plusieurs localités du Clarendonien des USA et sont conservés en grande majorité à l'American Museum de New York (collection FRICK). Des considérations taxonomiques sont faites d'où il ressort la nécessité de créer une sous-espèce nouvelle *N. p. nebraskensis* pour les restes de grande taille les plus récents. *N. pedionomus* est ensuite comparé d'une part avec des *Nimravides* plus évolués de la fin du Clarendonien et de l'Hemphillien et, d'autre part, avec des grands *Pseudaelurus* plus anciens et plus primitifs. Il ressort que ces formes sont phylogénétiquement liées. Des pièces, intermédiaires surtout par la taille, sont signalées. Enfin, la possibilité d'une parenté évolutive entre *Nimravides* et les *Machairodus* plus tardifs du Nouveau Monde est longuement discutée, en comparaison avec l'idée généralement admise d'une élimination du premier par les seconds venus d'Eurasie.

ABSTRACT

Numerous remains of the dentition and of the osteology of the species *Nimravides pedionomus* are described and depicted. They come from a lot of localities of the Clarendonian of the US and are preserved in great majority at the American Museum (FRICK collection). Taxonomical considerations are made from which appears the necessity to create a new subspecies *N. p. nebraskensis* for the bigger and more recent remains. *N. pedionomus* is afterwards compared on one side with specimens of *Nimravides* more evolved from the end of the Clarendonian and from the Hemphillian and on the other side with great *Pseudaelurus*, older and more primitive. It appears that these forms are phylogenetically linked. Some remains, intermediate mainly by the size, are mentionned. Finally, the possibility of an evolutive kinship between *Nimravides* and the more recent *Machairodus* of the New World is discussed at great length, in comparison with the generally accepted idea of an elimination of the former by the latter coming from Eurasia.

PRÉFACE

En 1983, au cours de sept semaines de travail aux USA, j'ai pu voir une bonne partie des restes connus du genre *Nimravides* grâce à l'amabilité de R. H. TEDFORD (American Museum, New York), D. E. SAVAGE (Museum of Palaeontology, Berkeley) et R. HUNT (Department of Geology, Lincoln) ainsi que, par un prêt à New York, de S. D. WEBB (Florida State Museum, Gainsville). Je suis aussi redevable à ces collègues de diverses aides telles que: facilités de travail, renseignements écrits et verbaux, prêt de matériel, envois de moulages etc. Mon ami N. SOLOUNIAS, actuellement à Baltimore, m'a fait parvenir de précieuses informations et des photos concernant des pièces du Yale Peabody Museum. J'ai pu obtenir un moulage très utile du Department of Geology, Princeton, grâce à D. BAIRD. Que ces collègues américains ou travaillant aux USA veuillent bien trouver ici l'expression de mes plus vifs remerciements.

Ma gratitude va également à tous les «Européens» grâce auxquels j'ai examiné, depuis environ vingt-cinq ans, de très nombreux Félidés machairodontes dont je me suis servi ici, plus ou moins directement, dans un but de comparaison. Sans tenir compte des dates où ils m'ont reçu ou envoyé du matériel, il s'agit, par ordre alphabétique, des collègues suivants: J.-P. AGUILAR (Montpellier), A. AZZAROLI (Florence), †M. CRUSAFONT-PAIRÒ (Sabadell), L. DAVID (Lyon), R. DEHM (Munich), B. ENGESSER (Bâle), V. FAHLBUSCH (Munich), A. W. GENTRY (Londres), L. GINSBURG (Paris), R. HEIL (Darmstadt), W. VON KOENIGSWALD (Darmstadt), P. MEIN (Lyon), L. MICHAUX (Montpellier), J. MORALES (Madrid), M. PHILIPPE (Lyon), A. PRIEUR (Lyon), H. SCHAEFER (Bâle), N. SCHMIDT-KITTNER (Mayence), S. STUENES (Uppsala), E. THENIUS (Vienne), H. TOBIEN (Mayence), †J. VIRET (Lyon), M. WEIDMANN (Lausanne), H. ZAPFE (Vienne).

Je dois mentionner encore ici le nom de L. TOOHEY qui fut le premier (*fide* R. H. TEDFORD, *in verbis*) à déterminer et à classer à l'American Museum le très riche matériel de la collection FRICK relatif à la forme *N. pedionomus* en vue d'une publication qui ne vit jamais le jour. J'ai largement bénéficié de l'excellent travail qu'il avait accompli.

La stratigraphie utilisée sera celle de TEDFORD et *alia in* WOODBURNE (1987) avec bien des renseignements fournis *in verbis* par R. H. TEDFORD.

La systématique des Félidés suivra (avec l'adjonction de *Nimravides* dans les *Machairodontini!*), au niveau générique et au-dessus, celle que j'ai esquissée en 1964, sans préjuger de l'existence, maintenant fort probable (HUNT 1987), d'une famille des Nimravidés, regroupant Nimravinés et Hoplophonéinés et que j'avais envisagée alors et depuis (1978 *i.a.*)¹.

Les prises de vue des photographies sont de l'auteur; les agrandissements ont été faits par G. DAJOZ du Muséum de Genève que je remercie vivement ici.

HISTORIQUE DU GENRE *NIMRAVIDES*

Le genre *Nimravides* a été créé par KITTS (1958) pour l'espèce *Pseudaelurus thinobates* MACDONALD (1948b) du Clarendonien supérieur et de l'Hemphillien inférieur. Aucune autre forme n'était reconnue. En 1975, j'ai attiré l'attention sur la ressemblance de *Nimravides* avec les *Machairodus* primitifs eurasiens, surtout valésiens, groupés autour de *Machairodus aphanistus* (KAUP). Je soulignais de plus (p. 392) que la forme *pedionomus* décrite par MACDONALD (1948a) comme *Pseudaelurus* présentait des caractères intermédiaires entre ce genre et *Nimravides*.

¹ Les rapports avec l'un ou l'autre ensemble près du départ de certaines lignées restent cependant délicats à élucider en l'absence de la région auditive. C'est le cas du premier des genres liés *Afrosmilus*, *Syrtosmilus*, *Prosansanosmilus* et *Sansanosmilus* et nous y reviendrons.

En même temps, SCHULTZ et MARTIN (1975) ont fait une révision des restes nord-américains connus jusqu'alors. Ils ont entre autres montré (je l'avais aussi suggérée simultanément, 1975, p. 387) la proche parenté du type de l'espèce *Machairodus catocoris* COPE avec *Nimravides thinobates*, considérée par eux comme un synonyme probable et définitivement mis en évidence la séparation de cette forme d'avec *Machairodus coloradensis* COOK de l'Hemphillien moyen et supérieur avec lequel elle avait été jusqu'alors confondue (cependant, voir encore DE BEAUMONT, 1975, p. 384...). Ils attribuaient de plus à *N. catocoris* des pièces décrites et figurées sous des noms divers par BURT (1931), HESSE (1940) et SAVAGE (1941). En 1977 (addendum), j'insistais de nouveau sur la ressemblance entre *Machairodus* et *Nimravides* en me basant pour ce dernier sur une canine supérieure. En 1978, je suis même allé jusqu'à proposer de considérer *Nimravides* comme un sous-genre de *Machairodus*, suggestion sur laquelle je reviendrai plus loin.

En 1981, BASKIN décrivait le crâne et la denture de la nouvelle espèce *Nimravides galiani* du Clarendonien supérieur et proposait par suite de l'état du type de la forme *catocoris* de considérer cette dernière comme *nomen vanum*. De plus, il arrivait pratiquement aux mêmes conclusions que moi concernant l'espèce *pedionomus* qu'il laissait toutefois dans le genre *Pseudaelurus*. En 1983, HARRISON publiait de nombreuses comparaisons entre les squelettes de *Nimravides* et de *Machairodus*. En 1984, dans la version de sa thèse de 1980 diffusée par *University Microfilms International* et qui reprend entre autres intégralement son article de 1981, BASKIN décrivait aussi le squelette post-crânien de *N. galiani* et donnait ses idées sur la proche parenté des espèces *intrepidus* - *pedionomus* - *thinobates* - *galiani*. Il parlait de même des rapports évolutifs éventuels entre *Nimravides* et *Machairodus*, en fournissant une image qui sera discutée plus loin et qui semble être la version américaine «officielle»¹.

MATÉRIEL

L'holotype de l'espèce *Nimravides pedionomus* est la mandibule décrite et figurée sous le nom générique de *Pseudaelurus* par J. R. MACDONALD (1948a, p. 44, fig. 1), conservée au Muséum de Paléontologie de l'Université de Berkeley (Californie) avec le numéro 29186. Il provient du Clarendonien inférieur (Minnechaduza) de Niobrara Game Preserve, Cherry County, Nebraska (UC Mus. Pal. Loc. V 3325). Quelques os représentent des paratypes (figs 2 et 3) dont il faut exclure l'humérus fragmentaire (voir aussi WEBB 1969, p. 70) comme nous en discuterons plus loin. Le reste du matériel comprend surtout des pièces importantes pour la denture, le

¹ Parmi les matériaux déjà pris en considération, il conviendrait encore de rapporter à notre genre au moins la mandibule figurée par SINCLAIR (1915) comme Félidé gen. et sp. indet. et peut-être le groupe d'os, décrit par THORPE (1922) sous le même nom, qui n'a pas pu être examiné.

squelette des membres étant de même assez bien documenté et celui du crâne très mal sauf pour la mandibule. Il provient de localités presque toutes datées du Clarendonien supérieur.

Dans un but de comparaison, nous signalerons ensuite brièvement des fossiles plus rares et généralement plus anciens faisant, au moins par la dimension, une transition morphologique avec les *Pseudaelurus* classiques du groupe *intrepidus*. Puis quelques autres pièces nous ouvriront la voie vers les *Nimravides* de plus grande taille du Clarendonien supérieur et de l'Hemphillien inférieur dont nous nous occuperons peu. Disons dès ici que nous n'avons pu faire de vraies investigations d'ordre systématique sur tout le genre *Nimravides*. Nous verrons cependant qu'il y a des problèmes pour l'espèce *pedionomus*, le type et les paratypes devant être séparés subspécifiquement de la quasi-totalité du reste du matériel ici attribué à cette forme.

DESCRIPTIONS

(Pl. I-V)

Denture. — Elle a une allure générale dont la tendance machairodonte repose principalement sur la canine supérieure. La formule dentaire est $\frac{3,1,3,1}{3,1,2-4,1}$. Une crénulation irrégulière mais bien distincte se remarque ça et là, surtout sur les arêtes des canines et celle de la partie postérieure de M_1 .

Les incisives inférieures ne sont visibles (et assez mal) que sur la pièce de White Fish Creek Clar C 22146. Ailleurs, la zone alvéolaire, en mauvais état quand elle est présente, confirme ce qui suit. La deuxième dent est bien reculée derrière le plan des deux autres qui sont approximativement au même niveau. La taille croît peu de 1_1 à 1_2 et plus nettement de cette dernière à 1_3 . 1_1 et 1_2 ont une pointe principale labiale et une autre plus basse et peu distincte en position linguale. 1_3 a un sommet principal plus net et asymétrique, avec une longue arête distale oblique, aboutissant à une petite pointe bien définie. En vue interne, la dent a un aspect grossièrement triangulaire caractéristique, l'extrémité du bas étant un peu émoussée.

La canine inférieure, présente sur 4 exemplaires en plus du type, est une dent plutôt forte dont la caractéristique principale réside dans un assez net aplatissement labio-lingual. Pas très haute, elle montre deux arêtes, une en position postérieure et l'autre dans la zone antéro-interne située au tiers approximativement depuis l'avant. Près de sa base, cette dernière tourne progressivement vers l'arrière, devenant parallèle à l'autre arête en vue interne. La face externe est divisée en deux pans mal définis de taille approximativement égale qui se rejoignent en créant un saillant vertical très émoussé. L'espace transverse occupé par cette dent est plus grand que celui qui est réservé aux incisives dans une proportion de 2/3-3/4 env.

Le bord supérieur de l'os entre C et P₃ est assez long avec une crête descendant faiblement vers l'arrière et concave vers l'extérieur en vue occlusale. Sur le type, cette région portait deux prémolaires, la première représentée par une petite dent uniradiculée en ellipse très faiblement allongée avec une vague élévation centrale et la seconde par un alvéole presque circulaire. La plus avancée se situe à égale distance entre C et P₃, l'autre au milieu de la distance séparant la première de P₃. Sur les six autres exemplaires où cette zone est visible, deux d'entre elles (Kat Quarry et White Fish Quarry) montrent un seul petit alvéole situé légèrement en arrière du milieu de l'espace CP₃.

La P₃ est relativement uniforme en taille chez les cinq exemplaires où on peut l'observer. Seule une pièce de Xmas Quarry semble indiquer d'après les alvéoles parfaitement nets une dent distinctement plus grande que les autres. Spécialement étroite chez le type, la partie antérieure présente à sa base, légèrement du côté interne, sauf pour deux exemplaires (type et White Fish Quarry), un denticule allant de très faible à assez distinct mais toujours peu élevé. La pointe principale, ogivale, haute et un peu inclinée en arrière culmine au milieu de la longueur. Très nette et arrondie en vue latérale, l'élévation postérieure atteint la mi-hauteur totale. Le sommet cingulaire qui la suit est assez mal défini. La largeur maximum de la dent se place très en arrière. On note un cingulum seulement sur le tiers postérieur, un peu plus développé sur le flanc interne. La racine postérieure est la plus forte.

La P₄ diffère de P₃ surtout par sa partie antérieure plus large portant toujours un denticule nettement plus fort, aussi haut que le sommet postérieur. Ce dernier se place légèrement plus près du bord externe et il culmine un peu plus haut par rapport à la pointe principale. A part ces quelques différences bien marquées, seule la taille sépare encore distinctivement les deux dents.

Connue par sept exemplaires, la M₁ a un paraconide à marge antérieure très inclinée en arrière, plus court et plus bas que le protoconide, ce dernier fort et passablement élevé. Le groupe métacönide + talonide, de taille relativement grande pour un Félidé, montre bien ses deux éléments étagés, soit en vue latérale un premier ressaut anguleux suivi en bas par un seuil plus arrondi. Sur un exemplaire (F: AM 25207) le premier sommet culmine à mi-hauteur du bord postérieur du protoconide; sur les autres, il n'en dépasse pas le tiers. Les deux reliefs se suivent bien dans l'axe de la longueur de la dent. Du côté externe, la limite inférieure de la couronne forme un gros lobe descendant sous la partie postérieure du paraconide. Du côté interne, la base de l'émail est plus rectiligne. La largeur maximum de la dent se situe à la rencontre des deux sommets principaux ou juste en avant de ce point. La racine postérieure est de loin la plus faible.

Il n'y a jamais de M₂.

Les incisives supérieures sont de taille réduite et disposées presque en ligne droite. Rarement présentes, on les connaît surtout sur l'exemplaire White Fish Quarry où elles sont cependant mal visibles. 1¹ et 1² sont subégales et 1³ n'est pas beaucoup

plus grande. Grossièrement cylindro-conique cette dernière présente une pointe principale assez émoussée avec une faible arête très verticale du côté distal et une autre bien plus nette et plus oblique sur le flanc mésial. La partie la plus avancée de celle-ci est reliée par une crête à un sommet accessoire mésio-lingual. Un autre exemplaire (F: AM 61855) présente une différence de taille plus nette entre 1^2 et 1^3 . En vue occlusale le bord du palais entre cette dernière et la canine montre une nette concavité.

Connue par deux exemplaires et distinctement machairodonte par sa couronne haute de 53 mm env. sur son côté postérieur chez l'un des exemplaires (F: AM 61855), la canine a toutefois un indice largeur/longueur assez élevé (0,58-0,60). La zone de courbure maximum de la face externe est avancée au tiers antérieur, alors qu'elle se situe très près du milieu sur le flanc interne un peu moins bombé. L'arête antérieure tourne de plus en plus vers l'intérieur en approchant du collet. Dans les deux cas observés, il y a du côté externe, en dédoublement, une côte nette mais pas très tranchante qui se rapproche peu à peu de l'arête proprement dite en avançant vers la pointe et ne dépasse pas la mi-hauteur.

La canine est séparée de P^3 par un espace compris entre la moitié et les 4/5^e de la longueur de cette dernière dent. Il y a un alvéole allongé pour une P^2 de position fort variable.

La P^3 n'est conservée nulle part de manière parfaite. Elle débute par un faible sommet antéro-interne. La pointe principale, forte, haute et un peu inclinée en arrière, a la verticale de son sommet près de la mi-longueur de la dent. Il y a un sommet postérieur faible et un cingulum peu développé termine la couronne en arrière. La largeur maximum se place au 3/4 postérieur à cause d'une grosse protubérance de la marge linguale à cet endroit, alors que le bord externe est plus rectiligne.

La carnassière a quatre sommets externes. Il y a un très faible préparastyle situé en position un peu linguale sur l'arête antérieure du parastyle et qui s'accompagne vers l'extérieur d'un lobe semi-circulaire. Celui-ci porte en avant une faible arête transverse qui dans un cas sur deux dépasse un petit peu en direction antérieure le préparastyle proprement dit. Le parastyle robuste et élevé précède un paracône dominant, faiblement incliné en arrière et qui présente une crête du deutérocône bien visible dirigée vers la partie postérieure du denticule interne. Le métacône a exactement la même longueur que le paracône. Le deutérocône, distinctement saillant en vue occlusale, se place de manière à ce que son sommet s'aligne dans le sens transverse sur celui du parastyle, mais reste un peu en retrait de la partie antérieure de la couronne. Il présente une arête postéro-interne nette rejoignant la crête du deutérocône et une autre très peu distincte vers l'avant¹.

La petite M^1 étirée en travers a une arête transversale dans sa partie externe qui tourne vers l'arrière au milieu de la largeur de la dent et aboutit à un sommet (?) para-

¹ Rappelons que, depuis environ vingt-cinq ans, les dénominations utilisées ici me servent, dans un sens purement morphologique, à désigner les reliefs de la P^4 des Carnivores.

cône) très peu distinct. De lui part une autre crête émuossée allant vers l'extrémité linguale pointue.

Crâne. — Très mal conservé chez cette espèce, il ne montre bien que la mandibule et n'apporte en plus que quelques connaissances très incomplètes de la région auditive.

L'os mandibulaire augmente de hauteur vers l'avant depuis le niveau de M_1 ; le menton est lourd, à l'arrondi bien développé, parfois exagéré encore par une concavité du bord inférieur. En avant, il y a création d'une face antéro-inférieure par suite de la présence d'une crête mentonnière émuossée. La séparation d'avec le flanc externe n'est toutefois pas toujours bien nette. Cette face est haute, plutôt étroite et bombée dans la partie supérieure où devait exister une dépression verticale et évasée, étirée sur la symphyse. La crête en bas de cette dernière descend presque toujours distinctement plus que la partie mentonnière externe; dans un cas toutefois, le niveau inférieur est pratiquement le même (Xmas Quarry, F: AM 25205). Par rapport à un Félidé actuel de taille comparable, la partie postérieure de la mandibule est un peu réduite; ce trait se remarque moins sur le type de l'espèce. Le procès coronoïdien est élevé mais court dans sa partie supérieure de sorte que ses bords antérieur et postérieur y sont presque parallèles sur une courte distance. Le fort procès articulaire n'est bien conservé chez aucun exemplaire. Le procès angulaire est robuste, disposition liée à l'abaissement net de la partie postérieure du bord inférieur. La fosse masséterique, très profonde et bien délimitée, va en avant jusque sous l'arrière de la M_1 . Il y a un gros foramen mentonnier, à mi-hauteur ou peu au-dessous, au niveau de l'espace $C-P_3$ et, derrière lui, un autre plus petit de situation précise assez variable. Chez le type, les deux foramen sont de taille plus semblable et de position plus voisine. Le foramen mandibulaire se situe à égale distance de M_1 et de la limite postérieure de l'os.

Ce qui reste du bord du palais et de la paroi latérale du museau ne justifie guère une description. Disons cependant que le foramen palatin se situe au niveau de P_3 et l'ouverture antérieure du canal infra-orbitaire au-dessus de l'extrémité antérieure de cette dent.

Des observations vraiment détaillées n'ont pas pu être faites sur la région auditive. La description se base sur l'exemplaire F: AM 61155 et se fera surtout par comparaison avec celle de *N. galiani* (BASKIN 1981 et 1984). La zone mastoïdienne n'indique qu'une relativement faible tendance machairodonte manifestée par un abaissement et une avancée plus forts que chez un *Panthera* de même taille; le relief rappelle bien *N. galiani* en un peu moins accusé. La région glénoïdienne est bien étirée en travers avec un procès post-glénoïdien peu recourbé vers l'avant. Très incomplète, la bulle présente deux chambres séparées par un septum oblique (largement crevé actuellement) dont l'aspect ne semble pas différer de celui des exemplaires de Floride, c'est-à-dire avec une nette convexité vers l'arrière et un appui sur la zone du promuntorium grâce à une marge recourbée vers l'avant et l'extérieur. La chambre postérieure

(entotympanique) devait être distinctement la plus spacieuse. Le méat auditif externe n'a aucun prolongement tubulaire externe et, à l'intérieur, on voit la crista tympanica. Le promunctorium a une morphologie qui apparaît distinctement féline. Rien n'est visible en arrière de la zone mastoïdienne.

Ostéologie post-crânienne. — Bien représentée par les os des membres, cette partie du squelette sera surtout figurée, mesurée et rapidement décrite par comparaison avec celle d'un Tigre du Muséum de Genève (756/97) de taille voisine des grands exemplaires fossiles. Des ressemblances très nettes existent en tout cas avec des formes éteintes, surtout d'autres *Nimravides* mais aussi avec des représentants des genres *Machairodus* et *Pseudaelurus*. Les os de l'espèce *pedionomus* semblent tous être des trouvailles isolées de sorte que les proportions relatives ne peuvent être données. Toutefois des indications se trouvent chez des exemplaires d'autres espèces, plus grands et plus récents. C'est entre autres le cas d'un squelette partiel provenant de l'Hemphilien de F. Sébastien Place, déjà mis en œuvre par HARRISON (1983) et conservé à New York (F: AM 104.044). A propos des très nombreux restes du Clarendonien terminal du «Love Bone Bed» (Floride), je n'ai vu que l'astragale et le calcaneum et il est regrettable que malgré les bonnes descriptions et les nombreuses mesures rien n'ait été figuré (BASKIN, 1984). Rappelons que pour l'espèce *pedionomus*, il s'agit d'os déjà sélectionnés (par L. TOOHEY, voir Préface) et je n'ai fait aucune nouvelle recherche dans les collections new-yorkaises pour retrouver d'autres pièces. Le problème posé par la taille des éléments du squelette sera discuté plus loin (p. 135).

Par rapport à l'os correspondant du Tigre, l'extrémité supérieure de l'humérus, moins saillante et à diamètre antéropostérieur plus faible mais de largeur égale, présente une tête articulaire un peu plus forte, moins anguleuse vers le bas en avant et bien moins débordante en vue latérale. La grande tubérosité ne s'élève pas autant. La diaphyse est bien plus robuste d'un bout à l'autre; en vue latérale, la zone de courbure postérieure se situe un peu plus bas. L'extrémité inférieure ne diffère guère en volume et en relief. La crête ectépicondylienne se déploie moins. La zone inférieure de l'entépicondyle s'étire moins vers le bas, c'est-à-dire qu'elle présente une plus grande différence de niveau avec la poulie.

L'extrémité proximale du radius est plus volumineuse et la tubérosité un peu plus basse. La diaphyse, plus large, montre une zone de courbure moins élevée et moins étendue. Distinctement moins dégagée mais de largeur égale, l'extrémité distale a en vue latérale une zone postérieure bien plus anguleuse.

Le cubitus présente une distance supérieure entre les becs avec un olécrâne plus étendu dans le sens antéropostérieur, un peu moins haut et un peu moins déployé en travers. La diaphyse est nettement plus robuste d'une extrémité à l'autre et l'épiphyse distale s'avère plus forte mais moins saillante.

De l'autopode antérieur, seuls sont connus CIII et CIV, tous deux à diaphyse plus robuste et d'épaisseur moins constante avec des épiphyses moins fortes. CIII

ne présente que quelques légères différences dans l'extrémité proximale. CIV a une épiphyse distale moins asymétrique. Signalons (très rapidement!) que le métacarpe nommé III chez DE BEAUMONT et CRUSAFONTPAIRÒ, 1982, fig. 3 est en réalité un IV, très semblable comme relief mais plus grêle...

Les phalanges ne peuvent se répartir entre la main et le pied; seules les 1 et 2, typiquement félines, sont connues.

Toujours par rapport au Tigre, l'extrémité supérieure du fémur, moins élargie, présente un grand trochanter moins élevé, une tête probablement moins proéminente vers le bas, un col égal et un petit trochanter placé plus haut et moins saillant. Le troisième trochanter est très faible ou absent. La diaphyse est plus forte en bas et presque égale au tiers depuis le haut. L'extrémité inférieure s'avère plus faible.

Le tibia a une extrémité proximale moins robuste et moins saillante, une diaphyse plus forte dans sa partie supérieure surtout et une extrémité inférieure nettement plus faible et moins oblique. Le paratype est un peu moins massif et ses épiphyses sont un peu plus saillantes.

L'extrémité distale du péroné est mieux dégagée. La diaphyse, plus forte, n'a pas de lame sur son bord interne. Il y a une très forte rugosité sur sa face antérieure à quatre centimètres au-dessus de l'épiphysé.

Le calcanéum a une face antérieure et une construction générale moins oblique en vue supérieure. Le tuber est moins étendu dans le sens dorso-plantaire, un peu moins allongé et moins étroit sauf à l'extrémité proximale. La tubérosité externe s'étire davantage dans le sens antéro-postérieur et la fossette musculaire externe se révèle plus nette. Le paratype est distinctement plus petit et plus semblable.

L'astragale a une poulie aussi creusée mais moins asymétrique. La tête, un peu plus saillante, présente un aplatissement distinctement plus net dans le sens dorso-ventral. Les facettes calcanéennes sont moins séparées et l'antérieure se relie mieux à la tête. La dépression du ligament calcaneo-scaphoïdien est moins profonde.

Les seuls métatarses étudiés en plus du paratype V, sont le II et le IV. Les diaphyses de ces deux derniers se révèlent plus fortes. Sauf l'épiphysé proximale du II, les extrémités sont moins robustes. Le paratype V se remarque entre autres par sa légèreté et surtout le relief de l'épiphysé proximale rappelant beaucoup *Pseudaelurus* (voir GINSBURG 1961, fig. 61 et SCHMIDT-KITTLER 1976, fig. 108) et nettement moins le Tigre...

On peut résumer ce qui précède en disant que du point de vue strictement morphologique la différence principale avec la forme actuelle réside dans une plus grande robustesse de la diaphyse des os longs, constatée surtout au membre antérieur, avec des épiphyses un peu plus faibles, partant distinctement moins saillantes.

REMARQUES

Préambule. — Dans ce chapitre, nous discuterons tout d'abord des problèmes relatifs à *Nimravides pedionomus*, compris dans les limites que nous lui avons données implicitement dans la description ci-dessus. Puis, nous comparerons cette forme avec les autres espèces du genre, en prenant aussi en considération rapidement un certain nombre de pièces intermédiaires, pour la taille surtout, avec ces dernières. Enfin, nous considérerons *Nimravides* dans ses rapports avec les genres voisins, principalement *Pseudaelurus* s. l., plus primitif et souvent plus ancien et *Machairodus* s. l., plus évolué et volontiers plus récent. La rareté des pièces de transition et l'impossibilité de mettre en œuvre par une révision véritable tout le matériel retrouvé empêcheront parfois des conclusions taxonomiques et évolutives précises, englobant toutes les formes dont il sera question.

*Problèmes relatifs à *N. pedionomus*.* — Le matériel qui a été attribué à cette espèce par MACDONALD (1948a), TOOHEY (voir Préface) et dans ce travail présente une hétérogénéité certaine. Les restes proviennent de diverses localités étagées dans le Clarendonien et peuvent se répartir *grosso modo* par taille croissante en quatre dimensions.

Dimension 1: elle est représentée surtout par les paratypes (squelette post-crânien) de MACDONALD (1948a, figs 2 et 3). Disons d'emblée que WEBB (1969), sur la foi d'une remarque de MAWBY, a proposé d'écartier des autres pièces l'humérus fragmentaire (fig. 2c) et de l'attribuer à *Aelurodon*. Je suis en tout cas d'accord avec la première partie de cette observation. Même si cet os présente de rares traits félin (il y a une faible ressemblance, peut-être surtout «cursoriale», avec le Guépard), il s'écarte néanmoins de tous les humérus qu'il y a de très fortes raisons d'attribuer à *Nimravides* ou à de grands *Pseudaelurus*. En ce qui concerne la détermination comme *Aelurodon*, je n'ai rien à en dire, si ce n'est pour souligner des différences nettes avec *Osteoborus* (voir HARRISON 1983). Les autres os sont plus aisés à attribuer à *Nimravides* (surtout fémur, tibia et calcanéum). Signalons encore, malgré qu'ils n'appartiennent pas forcément au même individu, les dimensions très voisines du fémur et du tibia.

Les restes dentaires et crâniens se rattachant à ces paratypes sont peu nombreux. Signalons dès ici un crâne de White Fish Creek indiquant un animal un peu plus petit que le type de l'espèce. D'autres rares restes très proches et plus ou moins intermédiaires avec les grands *Pseudaelurus* seront discutés plus loin.

Dimension 2: type de MACDONALD (1948a, fig. 1). Cette pièce est plus petite que les restes du Clarendonien supérieur (voir mesures p. 148) mais plus délicate à séparer sur d'autres critères fondés (voir ci-dessous).

Dimension 3: crânes et surtout dentures de diverses localités du Clarendonien supérieur (Leptarctus Quarry «LPTQ», Kat Quarry, Xmas Quarry etc.). Disons dès

ici que ces pièces paraissent plus petites que celles du «Love Bone Bed» de Floride formant le matériel-type de *N. galiani* (BASKIN 1981, 1984) bien que de peu. Des os de membres peu nombreux des mêmes localités vont encore assez bien avec les autres restes.

Dimension 4: os de membres provenant presque toujours de gisements différents de ceux de la troisième (EKQC, Balanced Roc Quarry, John Wilson Quarry, Johnson Place, MCDQ etc.). Du même niveau que les précédentes, ces pièces sont volontiers les plus grandes, atteignant et parfois dépassant celles de Floride (voir ci-dessus).

Ces quatre dimensions sont relativement arbitraires, ce qui est dû en partie au fait qu'elles se fondent les unes sur des restes crâniens et dentaires et les autres sur des os de membres. Il n'y a pas d'exclusive entre deux grandeurs consécutives mais la première et la quatrième pourraient paraître délicates à réunir dans une même espèce. Ainsi, le fémur, paratype de MACDONALD (1948a), a une longueur de 246 mm alors qu'un os de «EKQC» mesure 344 mm, ce qui fait une différence de plus de 30%... Il est difficile aussi d'écartier arbitrairement les pièces des carrières où aucun reste crânien n'a été retrouvé. Par exemple à LPTQ, où ceux-ci sont nombreux, un fémur a une longueur de 320 mm soit une différence de 25% environ avec le paratype de MACDONALD mais seulement de 6% avec la pièce de «EKQC»!

Après réflexion, il me semble que les restes correspondant aux deux petites dimensions peuvent rester unis et ceux des deux plus grandes catégories assez peu distinctes l'une de l'autre mais mieux séparées au moins par la taille des deux premières doivent, elles, former ensemble un autre groupe. Il me paraît pour le moment plus raisonnable de ne différencier ces deux paires qu'à l'échelon subspécifique. Le clivage se remarque surtout pour la taille, accompagné seulement par des faibles distinctions morphologiques (dans le groupe plus ancien, possibilité de présence de P_1 , absence de denticule antérieur sur P_3 et ce même sommet plus faible sur P_4 , partie postérieure de la mandibule derrière M_1 un peu plus forte par rapport à P_3-M_1 , branche mandibulaire plus haute, foramens mandibulaires de taille plus semblable, aspect plus oblique du calcanéum en vue dorso-plantaire). Certains des critères pris isolément n'ont pas de valeur absolue comme c'est le cas de la présence de P_1 (voir *i. a.* DEHM 1950, pour ce problème de variabilité chez *Pseudaelurus turnauensis*).

La sous-espèce type du Clarendonien inférieur s'appellera donc *Nimravides pedionomus pedionomus* et je propose le nom de:

Nimravides pedionomus nebraskensis n. ssp.

pour la plus grande sous-espèce du Clarendonien supérieur. Son type sera la mandibule F: AM 25206 (Pl. I, fig. 2) provenant de Xmas Quarry.

Rapports de N. pedionomus avec d'autres espèces de Nimravides. — Les autres espèces attribuées à *Nimravides* ou décrites sous ce nom sont rares (KITTS 1958, SCHULTZ et MARTIN 1975, BASKIN 1981, 1984). Il s'agit des formes suivantes:

N. catocoris (COPE), *N. thinobates* (MACDONALD) et *N. galiani* BASKIN. Les types des deux dernières datent du Clarendonien supérieur et l'origine précise de celui de la première est inconnue. Bizarrement, il se trouve que l'écrasante majorité des restes provient de niveaux divers de l'Hemphillien inférieur mais ces pièces, surtout représentées dans la collection FRICK (American Museum), n'ont encore été que très peu étudiées (HARRISON 1983).

N. galiani du «Love Bone Bed» de Floride est la forme décrite de loin la mieux documentée si l'on se base sur l'échantillon type (BASKIN 1981, 1984). La taille des restes dentaires indique une espèce légèrement plus grande que *N. pedionomus* (longueur M_1 24,6-28,8; longueur P^4 31,7-36,2). On a déjà dit que les os de membres étaient très distinctement plus forts par rapport aux paratypes de MACDONALD (1948a) mais relativement plus voisins, voire égaux par rapport aux dimensions 3 et 4 (voir ci-dessus). À part ce problème de taille, il n'y a que des différences assez faibles. En se basant sur l'exemplaire représenté par BASKIN (1981, fig. 7a et b), le deutérocône (protocône pour BASKIN) de P^4 est plus reculé chez la forme de Floride où les prémolaires inférieures paraissent un peu moins inclinées en arrière et le menton légèrement plus anguleux. L'espace CP_3 (non mesuré) est aussi relativement court sur l'exemplaire de la figure 7 et il n'y a très probablement pas de P^2 . La C^s est un peu plus étroite.

Le matériel de *N. thinobates* du Black Hawk Ranch de Californie décrit par MACDONALD (1948b) comprend la mandibule type (UC Mus. Pal. 34513), une autre mandibule, un crâne, une extrémité inférieure d'humérus (*non vidi*) et une canine inférieure (*non vidi*), ces deux derniers restes semblant très petits d'après les chiffres donnés par MACDONALD (1948b)!... Il y a encore très probablement un calcaneum (34816) et un métatarsé III (33719). Pour les mandibules, il s'agit d'une forme plus évoluée que *N. pedionomus* et distinctement plus grande (M_1 : 28,3 et 30,9 de longueur). Toutefois, le crâne mal conservé avec une P^4 de 33,0 indique probablement un animal plus petit et ne dépassant que de très peu *N. pedionomus*! Le deutérocône de la carnassière est cependant plus avancé chez ce dernier. Rappelons rapidement ici qu'un problème identique de taille se retrouve chez *Machaerodus aphanistus* (très semblable, pour la localité d'Eppelsheim surtout, à *thinobates* comme nous le verrons) et nous n'y reviendrons pas (voir DE BEAUMONT 1975 *i. a.*). La séparation avec *N. galiani* n'est pas d'une clarté évidente en ce qui concerne le matériel type, très peu abondant et pas très bien conservé au Black Hawk Ranch. Les différences les plus nettes pourraient se situer au niveau des prémolaires inférieures, plus évoluées chez *N. thinobates* (denticules accessoires plus forts et sommet principal plus incliné).

Le type de *N. catocoris* (COPE) est une symphyse mandibulaire avec une canine fragmentaire provenant de l'Hemphillien? des Republican River Beds de Philipps County (COPE 1887, MARTIN ET SCHULTZ 1975). Il est très délicat de se servir d'une telle pièce comme holotype, ce qu'a bien vu BASKIN (1984) qui propose de considérer cette espèce comme *nomen vanum*. Il n'est pas du tout exclu qu'au moins une bonne

partie des restes de l'Hemphillien inférieur appartienne à la même forme, ce qui sera cependant toujours difficile à démontrer. Il y a théoriquement trois solutions pour ce problème. La première consisterait à garder le nom de *catocopis* en choisissant un néotype. La seconde serait de donner un ou plusieurs nouveaux noms aux restes de l'Hemphillien. La troisième verrait une tentative de mettre en synonymie *catocopis* avec une autre espèce déjà décrite. Disons seulement qu'il me semble probable que les restes de l'Hemphillien doivent se ranger dans une ou plusieurs espèces différentes de *galiani* et de *thinobates* mais je ne pense pas, au moins pour le moment, me lancer dans ce problème bien que j'aie pu observer, mesurer et souvent photographier une bonne partie du matériel de l'American Museum. Au cas où les deux formes du Clarendonien supérieur considérées ci-dessus seraient bien différentes l'une de l'autre et où les restes hemphilliens devraient appartenir à l'une ou l'autre de celles-ci, c'est vraisemblablement avec *thinobates* que l'on serait amené à les réunir.

Recensons encore rapidement, par taille croissante, quelques trouvailles probablement en partie hemphilliennes et généralement isolées qui sont par leurs dimensions très voisines de *galiani* et, par là, parfois seulement un peu plus grandes que *pedionomus*. Les deux pièces signalées et figurées par MARTIN et SCHULTZ (1975, fig. 3B et F) de Smith County sont très proches l'une de l'autre; la seule M_1 mesurable vaut 25,4 mm. Ensuite on passe peut-être à la partie antérieure de mandibule décrite par SINCLAIR (1915, fig. 6) de Sioux County. Deux mandibules de P. E. Pit de l'American Museum ont des M_1 de 27,0 et 27,1. Une superbe mandibule inédite du Musée de l'état de Nebraska à Lincoln, provenant de la localité Kh102, Keith County, Nebraska (Clarendonien supérieur) a aussi une M_1 de 27,1 mm et précède de peu une des pièces de Arnett (= P. E. Pit) figurée par KITTS (1958, Pl. I, fig. b) où cette dent mesure 27,4. A partir de 28-29 mm commence la très grande série des formes «normales» de l'Hemphillien dont la taille de M_1 peut s'élever jusqu'à 35 mm environ.

En résumé, pour terminer, il semble que les espèces clarendoniennes du genre sont de plus en plus évoluées en passant de *pedionomus* à *thinobates* par *galiani*, ce qui ne préjuge pas d'éventuelles synonymies!...

Rapports de Nimravides avec Pseudaelurus. — Une proche parenté, surtout évolutive, de *Nimravides* avec les grands *Pseudaelurus* apparaît certaine. En Amérique du Nord, ces derniers appartiennent à diverses faunes (Hemingfordien supérieur-Clarendonien inférieur). Le type de *P. intrepidus* LEIDY (1869, Pl. I, fig. 8) a une M_1 qui vaut environ 19,5 mm de long, ce qui fait une différence de près de 15% avec celle du type de *N. pedionomus*. Le premier se signale en outre par le menton moins arrondi, le bord inférieur de l'os moins concave, le procès coronoïdien plus fort, le procès angulaire moins déployé, le groupe métacône plus talonide de la carnassière mieux étagé, les denticules accessoires de P_4 moins forts et les dents plus grandes par rapport à l'os qui les porte. Telles qu'elles existent sur les types, ces distinctions paraissent suffisantes pour justifier une séparation au moins spécifique et

probablement générique. Pour la taille, des différences assez considérables existent chez *P. intrepidus*, que celui-ci englobe ou non l'«espèce» *marshi*. Les autres pièces semblent souvent plus petites que le type (STOCK 1934) mais il y a des exceptions, comme par exemple une mandibule de l'Institut de Géologie de Lincoln provenant du Barstovien moyen de Norden Bridge Quarry (83981) où la M_1 vaut aussi 19,4.

Diverses pièces de niveaux variés dans le Clarendonien sont plus ou moins intermédiaires, au moins par la taille et parfois par la morphologie, entre les types des espèces *intrepidus* et *pedionomus* et nous en citerons ici cinq par longueur de M_1 décroissante. Malheureusement, ces fossiles sont souvent mal conservés; sauf indication contraire ils font partie des collections de l'American Museum. Le plus grand d'entre eux est un fragment de mandibule écrasé avec P_3 et M_1 provenant du gisement appelé «Petrified Forest». La carnassière a une longueur de 21,9, mais le niveau semble être Clarendonien supérieur et le fossile serait de ce fait plus jeune que le type de *pedionomus*.

Ensuite, on trouve une mandibule probablement presque de même taille ($M_1 \sim 21,7$) du Clarendonien inférieur de Lower Santa Clara Canyon, assez écrasée elle aussi avec la série I_2 - M_1 mal conservée. L'espace CP_3 avait aussi deux prémolaires mais semble avoir été plus court que chez *N. pedionomus*. La longueur P_3 - M_1 vaut 51 mm.

Une assez belle mandibule de Midway Quarry a malheureusement une M_1 mal conservée (~ 21 mm). Cette pièce est très probablement la plus ancienne de celles dont nous sommes en train de parler. P_3 - M_1 vaut 49 mm et l'espèce CP_3 environ 21 mm.

Une M_1 isolée, en très bon état, du Clarendonien inférieur de Big Spring Canyon conservée à Berkeley a une longueur de 20,6. Le groupe métacönide + talonide paraît être un peu plus faible et la dent plus basse que chez le type d'*intrepidus*.

Enfin, ce dernier est rejoint par une mandibule de Lewis Place ($M_1 \sim 20$ et P_3 - M_1 44).

Le niveau géologique de certaines de ces pièces pourrait laisser supposer qu'elles sont des exemplaires attardés, à morphologie primitive, à une époque où l'espèce *pedionomus* était déjà présente. Disons enfin que les rapports de cette dernière sont bien entendu aussi très nets avec *P. quadridentatus* de l'Ancien Monde qui semble extrêmement voisine d'*intrepidus* d'après tous ceux qui s'en sont occupés (par exemple VIRET 1951). Il est délicat de dire sans recherches nouvelles laquelle des deux espèces de *Pseudaelurus* serait morphologiquement la plus apte à avoir engendré *Nimravides* par *N. pedionomus*, la forme la plus ancienne. Que BASKIN (1984) ait laissé ce dernier dans les *Pseudaelurus* se justifiait bien, surtout pour les os de membre de petite taille (MACDONALD 1948a, figs 2 et 3), quand on n'avait pas la connaissance du matériel du Clarendonien supérieur.

Redisons encore pour terminer l'absence de parenté spéciale de *Nimravides* avec l'un quelconque des *Metailurini* (*sensu* DE BEAUMONT 1965, 1978 *i. a.*).

Rapports de Nimravides avec Machairodus. — Bien qu'évidentes pour la morphologie, ces relations se révèlent complexes pour ce qui touche à l'évolution. Rappelons tout d'abord quelques données de base. Tel que nous l'envisageons provisoirement ici, le genre *Machairodus* est connu depuis l'Astaracien supérieur jusqu'à la fin du Turolien dans l'Ancien Monde. Pour notre propos, dans ces régions, nous reconnaîtrons seulement deux espèces, soit *M. aphanistus* surtout vallésien et *M. giganteus* turolien (DE BEAUMONT 1975 *i. a.*). Le second plus spécialisé descend du premier qui comprendra aussi un peu provisoirement ici les «espèces» *pseudailuroides*, *robinsoni* et *alberdiae*. La date du passage n'est pas connue exactement. *M. aphanistus* s'enracine très vraisemblablement dans une forme eurasienne de *Pseudaelurus* s. l. *M. giganteus* semble passer insensiblement aux premiers représentants du genre *Homotherium* au cours du Ruscinien bien que certains restes africains puissent poser quelques problèmes (HENDEY 1974). On retrouve *Machairodus* s. l. dans le Nouveau Monde avec l'espèce *coloradensis* dès l'Hemphillien inférieur (Late early Hemphill pour TEDFORD *et alia* 1987). Son destin dans cette partie du monde ne nous intéressera pas ici.

Nous venons de voir que *Nimravides* débute au Clarendonien inférieur par *N. pedionomus* qui est remplacé probablement évolutivement par d'autres formes au cours du Clarendonien supérieur où en ont été décrites deux, soit *N. galiani* et *N. thinobates*. Plus tard, à l'Hemphillien inférieur, on trouve des restes abondants indiquant une ou plusieurs espèces de grande taille. Le genre ne dépasse pas la fin de la première partie de cet étage. *Nimravides* dérive très probablement d'une forme (?nord-américaine) du genre *Pseudaelurus* s. l. et son devenir éventuel constitue un des problèmes dont nous allons débattre.

Disons rapidement que ce n'est pas le lieu de rappeler encore une fois ici les modalités de la «tendance machairodonte» et de ses manifestations plus ou moins poussées (DE BEAUMONT 1964 *i. a.*). Nous nous occuperons surtout des modifications crâniennes et dentaires liées à l'allongement de la canine supérieure. Rappelons aussi que ces manifestations interfèrent plus ou moins avec celles qui se remarquent dans l'évolution de tous les Félidés (ou formes félinoides).

Les genres *Nimravides* et *Machairodus* évoluent donc séparément jusqu'à une date correspondant au milieu de l'Hemphillien et il importe de suivre avec encore plus de détails les faits et la chronologie relatifs à leur histoire. Les premiers représentants du genre *Machairodus* voisins de la limite Astaracien-Vallésien sont des formes de petite taille mais déjà assez caractéristiques que j'ai proposé (DE BEAUMONT 1988a) de nommer provisoirement *M. cf. aphanistus*. Ils précèdent les plus anciens *Nimravides* certains et, bien que mal connus, apparaissent plus évolués que les formes intermédiaires entre le genre nord-américain et les *Pseudaelurus* (voir ci-dessus). Au cours du Vallésien, *M. aphanistus* s'établit avec des caractéristiques plus accusées (sud de l'Allemagne, Espagne, Suisse et devenant encore plus nettes plus tard *i. a.* en France, soit à Soblay-Montredon). A la même époque, c'est-à-dire environ au

tiers moyen du Clarendonien, en Amérique du Nord, *Nimravides* n'est représenté que par la forme *pedionomus*, à tendance machairodonte plus faible mais cependant distincte. A la fin du Vallésien et au début du Turolien, les trouvailles de *Machairodus* sont rares tandis que les *Nimravides* atteignent alors seulement avec *N. galiani* et *N. thinobates* un niveau évolutif presque équivalant à celui qu'avait auparavant l'espèce *M. aphanistus*. La ressemblance est tout à fait spéciale entre les restes du Black Hawk Ranch (MACDONALD 1948b) et ceux d'Eppelsheim (DE BEAUMONT 1975, 1987). L'une des deux mandibules américaines (34514) rappelle plus les exemplaires d'Allemagne qu'elle n'est proche de l'autre pièce... Il y a aussi les plus grandes similitudes (surtout P⁴) avec les fossiles de Soblay et Montredon, un peu plus récents et évolués. Ce n'est qu'au Turolien moyen (= Pontien classique) que s'établit en force *M. giganteus*, plus spécialisé que les restes vallésiens de la forme dont il descend. A ce moment règnent en Amérique du Nord des *Nimravides* de grande taille certes plus avancés que leurs prédecesseurs mais distinctement plus primitifs que leurs contemporains de l'Ancien Monde. Ils rappellent encore plus les *aphanistus* évolués de Soblay-Montredon.

Après le «Pontien classique» eurasiatique, soit au dernier tiers du Turolien, les *Machairodus* redeviennent plus rares dans l'Ancien Monde; ce qui se passe alors en Amérique du Nord est spécialement intéressant et nous allons y revenir. Disons encore ici, comme il ressort nettement de ce qui précède, que pendant tout l'espace de temps considéré, les formes nord-américaines ont eu par rapport aux eurasiennes un décalage continu dans leur évolution et spécialement un retard dans l'établissement de leurs tendances machairodontes. L'avance des formes de l'Ancien Monde d'après ce que nous savons de la stratigraphie n'a peut-être pas été régulier (elle est de toute manière difficile à quantifier!) mais elle se manifeste au moins sur la plus grande partie du temps considéré, soit de l'Astaracien supérieur au Turolien moyen, c'est-à-dire sur environ six millions d'années. Si l'on admet une évolution des *Pseudaelurus* de l'Ancien Monde jusqu'à *M. giganteus* (Orléanien supérieur-Turolien) d'une part et des *Pseudaelurus* du Nouveau Monde jusqu'aux *Nimravides* évolués (Hemingfordien-Hemphillien) d'autre part, cela représente pendant bien des millions d'années une transformation parallèle d'une précision remarquable.

Insistons encore ici sur le fait que *Nimravides* est connu presque d'un bout à l'autre de son histoire (surtout grâce à la collection FRICK!) par des restes bien plus nombreux et beaucoup mieux conservés que ceux de *Machairodus* au cours de la même période. C'est seulement pendant le bref espace de temps correspondant au «Pontien classique» que *Machairodus* est aussi bien représenté. Ce fait est gênant pour des recherches évolutives comparées comme nous allons le voir.

Venons-en au problème important posé maintenant et qui se résume à essayer de savoir si, au Nouveau Monde, *Nimravides* a donné naissance aux *Machairodus* de ce continent ou si ces derniers sont des envahisseurs venus de l'Ancien Monde au «late early Hemphillian» et qui ont provoqué (ou contribué à provoquer) l'élimina-

tion de la forme autochtone. Disons dès ici que la seconde possibilité est l'avis de BASKIN (1984) et de R. H. TEDFORD *et alia* (1987).

Répondre à ce genre de question est toujours très délicat. Des points touchant à l'évolution, à la taxonomie (il s'agit ici de formes très voisines), aux changements de faunes doivent être pris en considération et, de toute manière, la solution proposée peut toujours être rejetée comme mal fondée! Nous allons néanmoins essayer d'apporter quelques éléments de réflexion en posant le problème le mieux possible.

Tirées des diagnoses d'après MARTIN et SCHULTZ (1975), les différences entre *Machairodus coloradensis* et *Nimravides catocoris* (= *thinobates* pour les auteurs) seraient les suivantes:

Machairodus coloradensis

- 1 P^4 avec préparastyle fort
- 2 Foramen mentonnier antérieur grand
- 3 Incisives (supérieures?) déployées et fortes
- 4 M_1 grande et placée assez en arrière
- 5 P^4 et M_1 à encoche carnassière profonde
- 6 Procès coronoïdien bas à base courte et peu recourbé en arrière
- 7 Marge antérieure de la mandibule distinctement prognathe
- 8 Métaconide de M_1 réduit ou absent
- 9 M^1 petite

Nimravides catocoris

- P^4 avec préparastyle faible ou absent
- Foramen mentonnier antérieur plus petit
- Incisives (supérieures) rassemblées et faibles
- M_1 plus petite et plus avancée
- P^4 et M_1 à encoche carnassière plus faible
- Procès coronoïdien plus haut à base plus longue et plus recourbé en arrière
- Marge antérieure de la mandibule moins prognathe
- Métaconide de M_1 présent
- M^1 absente

Disons tout d'abord que la diagnose de *M. aphanistus* donnée par les auteurs ne convient pas, en partie par suite de la non distinction des formes surtout valléennes (*aphanistus*) et surtout turoliennes (*giganteus*) (DE BEAUMONT 1975, *i. a.*).

Les différences ci-dessus suscitent de nombreuses remarques. Tout d'abord, le critère de séparation No. 9 n'est pas valable tel qu'il est exprimé bien qu'il faille constater chez *Nimravides*, à l'Hemphillien, une réduction poussée du «couple» M^1 -groupe métaconide + talonide de M_1 , ce qui touche aussi le point 8. Les sept autres critères indiquent surtout plus ou moins nettement que *M. coloradensis* est plus évolué que *N. «catocoris»* et ne sauraient avoir d'influence sur la possibilité de passage de l'un à l'autre. Un autre problème se pose par suite du fait qu'aucune de ces distinctions ne serait vraiment valable pour tenter de séparer les *Machairodus aphanistus* classiques de l'Ancien Monde des grands *Nimravides* de la fin du Clarendonien et encore de l'Hemphillien. La mauvaise connaissance que nous avons des premiers est toutefois gênante dans cette perspective mais il est probable que certains traits auraient seulement dans ce dernier cas un caractère de nuance qui se remarque-

rait aussi si l'on prenait en considération les petits *Machairodus* cf *aphanistus*, plus anciens et plus primitifs que les restes des niveaux d'Eppelsheim ou de Soblay-Montredon. En se basant sur les critères 1-8 ci-dessus, *M. aphanistus* serait morphologiquement bien plus proche de *N. «catocoris»* ou *thinobates* que de *M. coloradensis* lequel ne se distinguerait que très mal, d'après ceux-ci, de *M. giganteus*.

Voyons s'il existerait d'autres critères de différenciation qui excluraient un des *Nimravides* des ancêtres de *M. coloradensis*. Ici, je dois tout d'abord faire appel à un trait qui m'a été signalé *in verbis* par R. H. TEDFORD et H. GALIANO. Si j'ai bien compris ce que ces collègues voulaient dire, une distinction résiderait dans le fait que chez *Nimravides*, à la partie antéro-inférieure de la mandibule, la crête symphysaire (à l'intérieur, sur la jonction des deux branches) descendrait plus bas, en vue antérieure (symphyse verticale), que la crête mentonnière (située plus à l'extérieur, approximativement sous la canine) alors que le contraire serait vrai chez *Machairodus*. Ce trait fait d'ailleurs peut-être partie de la distinction 7 ci-dessus («prognathisme» pour MARTIN et SCHULTZ 1975). Il faut voir ceci plus en détail et on peut considérer trois groupes de formes:

- 1) Celles qui se rattachent à *M. aphanistus* (Ancien Monde)
- 2) Celles qui se rattachent aux *Nimravides* de l'Hemphillien (Nouveau Monde)
- 3) Celles qui se rattachent au groupe *M. giganteus-coloradensis* (Ancien et Nouveau Monde).

1) Malheureusement, les exemplaires à zone symphysaire conservée sont rares et je n'en connais que 3 qui sont: une mandibule de Los Vallés de Fuentidueña décrite par GINSBURG, MORALES et SORIA (1980), une d'Eppelsheim décrite par DE BEAUMONT (1975) et une de Montredon (DE BEAUMONT 1988b). Chez la seconde, la crête mentonnière descend un peu plus bas; chez les deux autres c'est le contraire qui est vrai, bien que l'on soit proche de l'égalité.

2) Le matériel à disposition est très abondant. Dans presque tous les cas, la crête symphysaire s'abaisse assez distinctement plus bas que l'autre, mais chez quelques-uns des exemplaires on va vers l'égalité, on l'atteint ou il y a un très léger renversement de tendance. Ces dernières dispositions se remarquent plus ou moins nettement chez le type de *N. catocoris* de Philips county, Kansas et les mandibules Hig. 36-592 de P. E. Pit, Hig. 226 VVP de V. V. Parker, Kan. 93-60 de Jack Swaize Quarry (toutes les quatre de l'American Museum) et UCMP 30226 de Higgins (Berkeley).

3) Les restes sont très nombreux. Chez pratiquement toutes les pièces connues, la crête mentonnière s'abaisse davantage, parfois il est vrai d'assez peu. Je ne connais pas d'exception pour *giganteus*. Pour *coloradensis* la seule difficulté vient de la localité de Wray où il semble que l'on a (*fide* TEDFORD *in verbis*) plusieurs carrières d'âge différent ayant livré (les plus anciennes) des *Nimravides* et (les plus récentes, après l'invasion?) des *Machairodus*!... Cependant, chez un des paratypes de *M. coloradensis* (COOK 1922, Col. Mus. 207) les deux crêtes descendent rigoureusement aussi bas l'une que l'autre!

De toute manière, il s'agit sans doute dans le cas 3 ci-dessus d'une disposition évoluée (apomorphe) théoriquement absente chez la forme ancestrale. La présence possible de la configuration primitive chez *M. aphanistus* et cf. *aphanistus* du Vallésien de l'Ancien Monde paraît de plus indiquer que le passage de l'une à l'autre était réalisable si l'on admet que cette dernière forme a donné naissance à *M. giganteus*. Il semble donc que l'on ne puisse guère se servir de cette différence pour nier une évolution de *Nimravides* vers certains *Machairodus*. Il va bien sans dire que *Pseudaelurus* a toujours la disposition plésiomorphe... comme *N. pedionomus*!

Pour la denture, signalons encore quelques différences entre *Nimravides* et les *Machairodus* évolués. La canine supérieure du premier, inconnue de MARTIN et SCHULTZ (1975), est moins spécialisée que chez le second mais elle a, à l'Hemphillien inférieur surtout, un aspect bien machairodontoïde avec possibilité d'un net dédoublement de l'arête antérieure. La canine inférieure est plus forte avec un aplatissement labio-lingual marqué. La P³ est plus élargie en arrière et la P⁴ a un deutérocône à faible relief, avancé et surtout nettement saillant en vue occlusale sur le bord interne de la dent alors que cette structure a presque totalement disparu chez la forme plus récente où le peu qui en reste est distinctement reculé, caractère accentué par le préparastyle bien plus robuste. Les denticules accessoires des prémolaires sont moins forts. Une fois de plus, tous ces caractères de *Nimravides* se retrouvent chez *Machairodus aphanistus* ou cf. *aphanistus*... (SCHMIDT-KITTLER 1976, DE BEAUMONT 1975 i. a., DE BEAUMONT et CRUSAFONT-PAIRÒ 1982, GINSBURG, MORALES et SORIA 1981). Sauf pour certaines particularités des canines (aplatissement en bas, possibilité de net et long dédoublement de l'arête antérieure en haut), il s'agit de dispositions plésiomorphes vis-à-vis des *Machairodus* plus récents.

Le caractère primitif de certains autres traits se voit encore chez *Nimravides* par rapport aux *Machairodus* évolués. Il s'agit par exemple de l'aspect de la face antérieure de la branche mandibulaire, bombée avec une nette tendance à la création d'une dépression étirée sur la partie supérieure de la symphyse chez le premier alors qu'elle est plane, plus large et rectangulaire chez *Machairodus*. La disposition primitive, liée à la taille assez forte et à l'aplatissement de la canine et à la relative faiblesse des incisives, se retrouve aussi (sauf à Montredon) chez *M. aphanistus* de l'Ancien Monde (DE BEAUMONT 1975, 1988b)...

La région auditive est mal connue chez *N. pedionomus* (voir ci-dessus p. 132). Elle a été bien étudiée par BASKIN (1981, 1984) sur *N. galiani* où elle paraît fort semblable. Elle montre une disposition interne bicamérale primitive (féline) mais la comparaison ne peut être faite avec *Machairodus* où cette zone n'est connue que de l'extérieur. D'après le seul aspect général, ce dernier genre est distinctement plus évolué mais les quelques crânes de *Nimravides* de l'Hemphillien, encore qu'ils montrent une certaine variabilité, apparaissent quelque peu intermédiaires au moins pour les tendances machairodontes dans la morphologie globale de cette région.

Le rapide examen que j'ai pu faire du squelette post-crânien des *Nimravides* de l'Hemphillien montre leurs traits un peu plus progressifs que *N. pedionomus* mais moins évolués que dans le groupe *giganteus-coloradensis* dont la tendance culmine au début du Quaternaire avec *Homotherium* et il en va de même pour bien des traits crâniens (surtout BALLESIO 1963). Cette partie de l'ostéologie est mal représentée dans le Vallésien de l'Ancien Monde. Les os connus proviennent presque uniquement du Vallès Panadès (DE BEAUMONT et CRUSA FONT-PAIRÒ 1982); ils ont aussi des traits primitifs par rapport aux restes turoliens plus tardifs et, par là, ils rappellent *Nimravides*...

Venons-en maintenant à ce qui serait éventuellement la seule caractéristique évoluée (apomorphe) de *Nimravides* qui pourrait ne pas se trouver au moins chez certains *Machairodus*. Il s'agit chez les formes avancées du premier de l'absence de P^2 , ± liée à une réduction de l'espace CP^3 (et CP_3) et, par là, à un raccourcissement du museau. Disons d'emblée que cette distinction n'est pas valable pour *N. pedionomus* où la seconde prémolaire supérieure est présente. En ce qui concerne les espèces *thionbates* et *galiani* on n'a pas décrit cette région avec précision. Sur le crâne de Berkeley (MACDONALD 1948b) il n'y a en tout cas pas de P^2 comme cela semble bien être le cas aussi sur l'exemplaire figuré par BASKIN (1981, fig. 7 et 1984, fig. 7). Je n'ai vu cette dent chez aucun des cinq exemplaires de *Nimravides* de l'Hemphillien inférieur connus à l'American Museum. Par contre, elle pourrait être présente chez les *Machairodus* plus tardifs (groupe *coloradensis-giganteus*).

Il faut noter cependant que: 1) Le crâne de Wray du matériel-type de COOK (1922, *non vidi*) n'a pas de P^2 d'après cet auteur. Quelles que soient les incertitudes stratigraphiques liées à cette localité (voir plus haut), il s'agit d'un exemplaire nettement du côté *Machairodus*. Il y a peut-être une autre exception au Coffee Ranch mais les données sont ici contradictoires (BURT 1931, DALQUEST 1969). 2) Cette petite dent aurait pu tomber assez aisément et son alvéole se colmater. 3) La disposition nettement plus machairodonte du crâne dans le groupe *coloradensis-giganteus* par rapport à *Nimravides* doit se manifester par une longueur supérieure du palais, sensible surtout dans la région antérieure et cette conformation, dans ce cas évoluée et liée à l'aspect de la canine, aurait pu favoriser la présence d'une P^2 dans un espace CP^3 secondairement agrandi. 4) Chez *M. giganteus*, on connaît bien des exemplaires sans P^2 , par exemple à Pikermi (ROTH et WAGNER 1955), Mahmutgazi (SCHMIDT-KITTNER 1976) et Samos (un palais du Naturhistorisches Museum de Vienne). Il semble que pour PILGRIM (1931) on puisse déduire des diagnoses comparées qu'il en était de même pour la plus grande partie des restes «pontiens» européens, ce qui n'est pas vrai toutefois pour ceux plus nombreux de Chine (voir ZDANSKY 1924, TEILHARD DE CHARDIN et LEROY 1945 et CHANG 1957).

Diviser sur ce critère les formes turoliennes ne paraît pas possible bien que les restes asiatiques soient plus voisins de ceux d'Amérique, morphologiquement et... géographiquement! Je dois bien reconnaître une certaine faiblesse dans ces arguments

mais ne les élimine pas automatiquement pour autant. Disons enfin que cette région est connue, chez *M.* cf. *aphanistus*, seulement sur le museau de Santiga en trop mauvais état pour avoir une certitude (mais la P^2 n'y était en tout cas pas sûrement présente, l'espace CP^3 étant fort réduit) et sur la pièce de Esme-Akçaköy où l'alvéole de cette dent, extrêmement petit, est visible dans un espace CP^3 ici certes plus étendu mais dont la longueur exacte ne peut être précisée par suite de la déformation de l'os (SCHMIDT-KITTLER 1976, DE BEAUMONT et CRUSA FONT-PAIRÒ 1982).

En ce qui regarde un éventuel passage *Nimravides-Machairodus*, il y aurait fallu (pour autant que cela soit possible) étudier tous les *Nimravides* de la totalité de l'Hemphillien inférieur avec une stratigraphie très précise pour voir si au cours du temps se développent des traits rappelant de plus en plus *Machairodus*. En ce qui me concerne, je n'ai pu le faire... Une étude très poussée des tout premiers *coloradensis* certains est aussi nécessaire pour savoir si ils peuvent se rattacher aux formes contemporaines de l'Ancien Monde sans retour en arrière mais la rareté de ces derniers dans les terrains suivant de peu le Pontien classique et précédant immédiatement l'invasion supposée rend cette investigation presque impossible.

Il y a aussi une très grande difficulté à régler les problèmes des rapports de nos deux genres sur le plan purement systématique où il est évident que *Machairodus aphanistus* a infiniment plus de caractères communs (il est vrai plésiomorphes!) avec les *Nimravides* qu'avec n'importe lequel des *Machairodus* plus tardifs. Pourrait-on envisager de réunir génériquement la forme de l'Ancien Monde (hélas, type du genre!...) avec une ou plusieurs de celles du Nouveau Monde? Ce n'est pas ici le lieu de répondre à cette question et il faut bien aussi reconnaître que la proposition faite en 1978 d'introduire des sous-genres pour apporter quelque assouplissement au problème doit attendre des connaissances plus précises dont devraient naître un consensus raisonnable et indispensable entre toutes les personnes intéressées par ce sujet. *In cauda venenum* disons toutefois que ce n'est en tout cas pas pour des raisons théoriques (présence d'envahisseurs certains à l'époque cruciale) que l'on va se prononcer «magistralement» sur l'absence éventuelle d'avenir évolutif de *Nimravides*! Rappelons que le même problème pourrait, suivant un tel critère, se poser pour l'origine d'une part de *Nimravides* et, d'autre part, des *Homotherium* du Nouveau Monde (évolution sur place ou invasion)!... En conclusion, et l'on va sûrement me le reprocher, je ne trancherai pas ici pour le moment.

MESURES

N. pedionomus
denture

<i>Niobrara Game Preserve (Type)</i> UCMP 29186	<i>White Fish Creek</i> Clar. C22 146	<i>Xmas Quarry</i> F:AM 61854	<i>Xmas Quarry</i> F:AM 25205	<i>Xmas Quarry</i> F:AM 25206	<i>Xmas Quarry</i> F:AM 25208	<i>Kat Quarry</i> F:AM 25207
C _i 13,9;—	—	—	18,0;11,0 (17,4;6,3)	16,1;9,9 20,0;9,8	16,3;10,1 24,1;11,0	— 55
P ₃ 13,2;6,4	13,2;5,9	—	(19,8;8,8)	15,1;7,5 19,8;9,3	15,2;7,7 23,6;10,1	16,0;7,7 23,6;10,2
P ₄ 17,0;9,0	17,8;9,0	—				20,3;9,9
M ₁ 22,5;9,5	22,0;~9,5	23,9;10,2	24,3;10,3	24,1;11,0	23,6;10,1	23,6;10,2
P ₃ -M ₁ 51,5	~53	—	61	55,5	55	57
CP ₃ 19,0	20	—	22	23	21	21
a 153	—	—	162	154	—	—
b 30,5	30,5	33,5	29,5	31	30,5	32,5
c 50	—	55	53	48	—	—
	<i>White Fish Creek</i> Clar. C22 146	<i>LPTQ</i> F:AM 61582	<i>LPTQ</i> F:AM 61853	<i>Niobrara River</i> <i>Upper Zone</i> F:AM 61855		
I ¹	—	(2,1,3,8)	—	3,8;6,1		
I ²	—	(3,4;4,9)	—	3,7;5,9		
I ³	—	7,5;9,0	—	6,2;7,8		
C ^s	~23,0;—	21,3;12,8	—	22,5;13,0		
P ²		(4,4;3,0)	(4,1;2,9)	6,0;2,6		
P ³	~17,0;—	(—;10,2)	20,2;9,0	18,0;10,9		
P ⁴	~26,0;—	29,2;16,0	32,0;17,0	27,8;14,2		
M ¹	—	—	6,5;12,9	6,8;12,4		

Niobrara Game Preserve et White Fish Creek: Clarendonien inférieur les autres: Clarendonien supérieur

a: ant.-extr. post. os; b: hauteur sous M₁; c: M₁ post.-base procès coron. post.

Ostéologie des membres

<i>os, localité, numéro</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>os, localité, numéro</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>
Humérus Bal. Rock Quarry F:AM 62156	299	61	74	27	Fémur EKQC F:AM	344	76	60	29
Humérus Bal. Rock Quarry F:AM 62156 A	303	63	75	26	Fémur LPTQ F:AM 62153 B	320	66	56	27
Humérus LPTQ F:AM 62156 B	284	61	75	26	Tibia Bal. Rock Quarry F:AN 62152 A	330	—	50	30
Humérus Xmas Quarry F:AM 62156 C	—	—	67	—	Tibia Bal. Rock Quarry F:AM 62152 B	327	71	—	30
Humérus LPTQ Quarry F:AM 62156 D	—	—	75	—	Tibia LPTQ F:AM 62152 C	307	65	48	28
Humérus Xmas Quarry F:AM 62156 E	—	—	~83	—	Tibia JWQ F:AM 62252 D	288	63	47	27
Humérus? Xmas Quarry F:AM 62156 F	—	—	67	—	Mt 11 EKQC F:AM 62160	107	19	24	14
Humérus EKQC F:AM 62156 G	—	—	74	—	Mt IV Dime Creek F:AM 22524 B	117	19,5	21	14
Humérus Johnson Place F:AM 62156 H	—	—	72,5	—		<i>a</i>	<i>e</i>	<i>f</i>	<i>g</i>
Radius LPTQ F:AM 62154	241	37	52	30	Calcanéum MCDQ F:AM 62158	96	7	26	43,5
Radius LPTQ F:AM 62154 A	251	—	48	28		<i>a</i>	<i>e</i>	<i>h</i>	<i>i</i>
Radius Bal. Rock Quarry F:AM 62154 B	260	37	52	30		45	46	22	28
Radius Bal. Rock Quarry F:AM 62754 C	260	36	52	30		52	53	24,5	30
Cubitus Bal. Rock Quarry F:AM 62155 A	322	—	—	—	Astragale Xmas Quarry F:AM 62157	53	54	24	30,5
Mc III LPTQ F:AM 62160 A	103	22,5	22	14,5	Astragale F:AM 62157 A				
Mc IV TSXQC F:AM 62160 B	98	18	~20	13	Astragale WLKQC F:AM 62157 B				
Mc IV JWC F:AM 62160	98	18,5	19	13,5					

Toutes les pièces Clarendonien supérieur

a: longueur
 b: largeur extr. proximale
 c: largeur extr. distale
 d: largeur milieu diaphyse

e: diamètre transverse maximal
 f: diamètre transverse surface artic. dosale
 g: longueur tuber au-dessus surface astragalienne
 h: largeur poulie i: largeur tête

BIBLIOGRAPHIE

- BALLESIO, R. (1963). Monographie d'un *Machairodus* du gisement villafranchien de Senèze: *Homotherium crenatidens* FABRINI. *Trav. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon*, n.s. 9: 1-130.
- BASKIN, J. A. (1981). *Barbourofelis* (*Nimravidae*) and *Nimravides* (*Felidae*), with a description of two new species from the late Miocene of Florida. *Journ. Mammal.* 62: 122-139.
- (1984). *Carnivora* from the late Clarendonian Love Bone Bed, Alachua County, Florida. Thèse, University of Florida 1980. University Microfilms International: 1-228.
- BEAUMONT, G. de (1964). Remarques sur la classification des *Felidae*. *Eclogae geol. Helv.* 57: 837-845.
- (1975). Recherches sur les Félidés (Mammifères, Carnivores) du Pliocène inférieur des sables à *Dinotherium* des environs d'Eppelsheim (Rheinhessen). *Arch. Sci.* 28: 369-405.
- (1977). Note sur une canine machairodonte du Pliocène du Grand-Serre (Drôme). *Arch. Sci.* 30: 465-469.
- (1978). Notes complémentaires sur quelques Félidés (Carnivores). *Arch. Sci.* 31: 219-227.
- (1987). Deux nouvelles dents de *Machairodus aphanistus* (Kaup), Mammifère Carnivore, du Vallésien des sables à *Dinotherium* de Rheinhessen. *Arch. Sci.* 40: 225-229.
- (1988a). Note sur certains petits *Machairodus* (Mammifère Carnivore) voisins de la limite Astaracien-Vallésien. *Arch. Sci.* 41: 295-301.
- (1988b). Contribution à l'étude des Carnivores (Mammifères) du gisement miocène supérieur de Montredon (Hérault). *Palaeovertebrata*; Mémoire extraordinaire: 16-41.
- BEAUMONT, G. de et M. CRUSAFONT-PAIRÒ (1982). Les Félidés (Mammifères, Carnivores) du Vallésien du Vallès, Catalogne, Espagne. *Arch. Sci.* 35: 41-64.
- BURT, W. H. (1931). *Machaerodus catocoris* COPE from the Pliocene of Texas. *Univ. California Publ. Bull. Depart. geol. Sci.* 20: 261-292.
- CHANG, H.-C. (1957). On new material of some Machairodonts of pontian age from Shansi. *Vertebr. Palasiat.* 1: 192-200.
- COOK, H. J. (1922). A pliocene Fauna from Yuma County, Colorado. *Proceed. Colorado Mus. nat. Hist.* 4: 3-30.
- COPE, E. D. (1880). On the extinct cats of North America. *Amer. Nat.* 14: 833-858.
- (1887). A saber-tooth Tiger from the Loup Fork, *Amer. Nat.* 21: 1019-1020.
- DALQUEST, W. W. (1969). Pliocene Carnivores of the Coffee Ranch (Type Hemphill) local Fauna. *Bull. Texas Memorial Mus.* 15: 9-44.
- DEHM, R. (1950). Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Echstätt in Bayern. *Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math-nat. Abt.* 58: 1-141.
- GINSBURG, L. (1961). La Faune des Carnivores miocènes de Sansan (Gers). *Mém. Mus. nation. Hist. nat. n.s.C* 9: 1-190.
- GINSBURG, L., G. MORALES et D. SORIA (1981). Nuevos datos sobre los Carnivoros de Los Vallès de Fuentidueña (Segovia). *Estud. geol.* 37: 383-415.
- HARRISON, J. A. (1983). The *Carnivora* of the Edson local Fauna (Late Hemphillian), Kansas. *Smithsonian Contr. Palaeobiol.* 54: 1-42.
- HEIZMANN, E. P. J. (1973). Die Carnivoren des Steinheimer Beckens. B. *Ursidae, Felidae, Viverridae*. *Palaeontogr. Suppl.* 8: 1-95.
- HESSE, C. J. (1940). A Pliocene vertebrate Fauna from Higgins, Lipscomb County, Texas. *Univ. Tex. Publ.* 3945: 671-689.
- HUNT, R. M. (1987). Evolution of the Aeluroid *Carnivora*: Significance of Auditory Structure in the Nimravid Cat *Dinictis*. *Amer. Mus. Novit.* 2886: 1-74.

- KAUP, J.-J. (1833). Description d'Ossements fossiles de Mammifères inconnus jusqu'à présent qui se trouvent au Muséum grand-ducal de Darmstadt. Darmstadt: 1-119.
- KITTS, D. B. (1958). *Nimravides*, a new genus of *Felidae* from the Pliocene of California, Texas and Oklahoma. *Journ. Mammal.* 39: 368-375.
- KRETZOI, N. (1929). Materialien zur phylogenetischen Klassifikation der Aeluroideen. 10th International Zoological Congress Budapest, 1927: 1293-1355.
- KURTEN, B. (1976). Fossil *Carnivora* from the late Tertiary of Bled Douarah and Cherchira, Tunisia, *Notes Serv. géol. Tunisie* 42: 177-214.
- LEIDY, J. (1869). The extinct mammalian Faunas of Dakota and Nebraska. *Jour. Acad. nat. Sci. Philadelphia, 2nd ser.*, 7: 1-472.
- MACDONALD, J. R. (1948a). A new species of *Pseudaelurus* from the Lower Pliocene of Nebraska. *Univ. Calif. Publ. geol. Sci.* 28: 45-52.
- (1948b). The Pliocene Carnivores of the Black Hawk Ranch Fauna. *Univ. Calif. Publ. geol. Sci.* 28: 53-80.
- MARTIN, L. D. et C. B. SCHULTZ (1975). Scimitar-toothed cats, *Machairodus* and *Nimravides*, from the Pliocene of Kansas and Nebraska. *Bull. Univ. Nebr. St. Mus.* 10: 55-63.
- PAVLOW, M. (1908). Quelques Carnivores du gouvernement de Kherson et de Bessarabie. *Mém. Soc. Nat. Nouvelle Russie* 32: 27-48.
- PILGRIM, G. E. (1931). Catalogue of the pontian *Carnivora* of Europe, London. 274 p.
- PIVETEAU, J. (1961). *Carnivora*, in: Traité de Paléontologie (ed. J. PIVETEAU) 6: 641-820.
- ROTH, J. et A. WAGNER (1855). Die fossilen Knochenüberreste von Pikermi. *Abh. bayer. Akad. Wiss.* 7: 373-464.
- SAVAGE, D. E. (1941). Two new middle Pliocene Carnivores from Oklahoma with notes on the Optima Fauna. *Amer. Midland Naturalist* 25: 692-710.
- SAVAGE, D. E. et D. E. RUSSELL (1983). Mammalian Paleofaunas of the World. Addison-Wesley Publishing Company, Amsterdam, 432 p.
- SCHMIDT-KITTLER, N. (1976). Raubtiere aus dem Jungtertiär Kleinasiens. *Palaeontogr., Abt. A* 155: 1-131.
- SINCLAIR, W. J. (1915). Additions to the Fauna of the Lower Pliocene Snake Creek beds. *Proc. Amer. Phil. Soc. Philadelphia*, 54: pp. 73-95.
- STOCK, C. (1934). Skull and dentition of the american miocene Cat *Pseudaelurus*. *Bull. Geol. Soc. Amer.* 45: 1050-1058.
- TEDFORD, R. H., M. F. SKINNER, R. W. FIELDS, J. M. RENNSBERGER, D. P. WHISTLER, T. GALUSHA, B. E. TAYLOR, J. R. MACDONALD et S. D. WEBB (1987). Faunal Succession and Biochronology of the Arikarean through Hemphillian interval (Late Oligocene through earliest Pliocene epochs) in North America. In: WOODBURN edit.: Cenozoic Mammals of North America: 153-210. Univ. Calif. Press.
- TEILHARD de CHARDIN, P. et P. LEROY (1945). Les Félidés de Chine. Les formes fossiles. *Publ. Inst. Geobiol.* 11: 3-36.
- THORPE, M. R. (1922). Some Tertiary Carnivora in the Marsh Collection, with Descriptions of new Forms. *Amer. Journ. Sci. 5 ser.* 3: 423-455.
- VIRET, J. (1951). Catalogue critique de la Faune des Mammifères miocènes de La Grive-Saint-Alban (Isère). *N. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon* 3: 1-102.
- WEBB, S. D. (1969). The Burge and Minnechaduza Clarendonian mammalian Faunas of north-central Nebraska. *Univ. Calif. Publ. geol. Sci.* 78: 1-191.
- ZDANSKY, O. (1924). Jungtertiäre Carnivoren Chinas. *Pal. Sinica, C* 2: 1-149.

PLANCHE I.

Nimravides pedionomus

1. — Mandibule gauche avec P_1 , P_3 - M_1 . Niobrara Game Preserve (V3327). Vue interne. UCMP 29186. Type sp. (voir MacDonald 1948a, fig. 1). 2. — Mandibule droite avec C - M_1 . Xmas Quarry. Vue externe. F: AM 25206. Type n. ssp. 3. — Mandibule droite avec P_3 - M_1 . Kat Quarry. Vue externe. F: AM 25207. 4. — Mandibule gauche avec C , M_1 . Xmas Quarry. Vue interne. F: AM 25205. 5. — Mandibule gauche avec P_3 - M_1 . Xmas Quarry. a, vue occlusale; b, vue interne. F: AM 25208. 6. — Maxillaire droit avec I^3 - P^4 . LPTQ. Vue interne. F: AM 61852. 7. — Maxillaire droit avec I^3 - M^1 . Upper Zone, S. of Nenzel, Niobrara River. Vue occlusale. F: AM 61855.

FIG. 1. — Clarendonien inférieur. *N. pedionomus pedionomus*.

FIGS 2-7. — Clarendonien supérieur. *N. pedionomus nebraskensis* n. ssp.

FIG. 5a. — $\times 1$. Toutes les autres $\times 2/3$.

FIG. 1. — University of California, Berkeley.

FIGS 2-7. — American Museum, New York.

PLANCHE II.

Nimravides et formes voisines

1. — Mandibule gauche avec c - M_1 . Clarendonien inférieur; White Fish Creek. a, vue externe; b, vue interne. Clar C 22 146. 2. — Mandibule droite avec P_3 , M_1 . Clarendonien supérieur. Petrified Forest. Vue externe. 3. — M_1 gauche. Clarendonien inférieur; Big Spring Canyon. Vue interne. UCMP 33495. 4. — Mandibule gauche avec C - M_1 ? Clarendonien; Midway Quarry. Vue interne. F: AM 61851. 5. — Mandibule droite avec C - M_1 . Clarendonien; Lewis Place, Clarendon. a, vue interne; b, vue externe. F: AM 62172. 6. — Mandibule gauche avec C - M_1 . Clarendonien inférieur; Lower Santa Clara Canyon. Vue externe. F: AM 62130. 7. — Mandibule gauche avec C , M_1 . Clarendonien supérieur. Kh 102, Keith County, Nebraska. Vue externe. KR 69-93, 2663.

FIG. 1. — *Nimravides pedionomus*.

FIGS 2-6. — *Nimravides* sp. ou *Pseudaelurus* sp.

FIG. 7. — *Nimravides* sp.

Toutes les figures $\times 2/3$.

FIG. 3. — University of California, Berkeley.

FIG. 7. — Institute of Geology, Lincoln.

FIGS 1, 2, 4-6. — American Museum, New York.

PLANCHE III.

Nimravides pedionomus pedionomus
paratypes (UCMP 29186)

1. — Fémur droit. Vue postérieure. 2. — Calcanéum droit. a, vue interne; b, vue externe. 3. — Tibia gauche. a, vue postérieure; b, vue antérieure.

Clarendonien inférieur

Niobrara Game Preserve V3327

FIGS 1, 3: $\times 2/3$; FIG. 2: $\times 1$.

University of California, Berkeley.

PLANCHE IV.

Nimravides pedionomus nebraskensis

1. — Humérus droit. Balanced Rock Quarry. a, vue antérieure; b, vue interne; c, vue postérieure. F: AM 62156. 2. — Cubitus droit. Balanced Rock Quarry. a, vue antérieure; b, vue externe; c, vue interne. F: AM 62155a. 3. — Radius gauche. Balanced Rock Quarry. a, vue postérieure; b, vue antérieure; c, vue interne. F: AM 62154b. 4. — Métacarpe IV droit. TSXQC. Vue plantaire. F: AM 62160B. 5. — Métacarpe III gauche. LPTQ. Vue plantaire. F: AM 62150 A.

Clarendonien supérieur.

FIGS 1-3: $\times 1/3$; FIGS 4-5: $\times 1/2$.

American Museum, New York.

PLANCHE V.

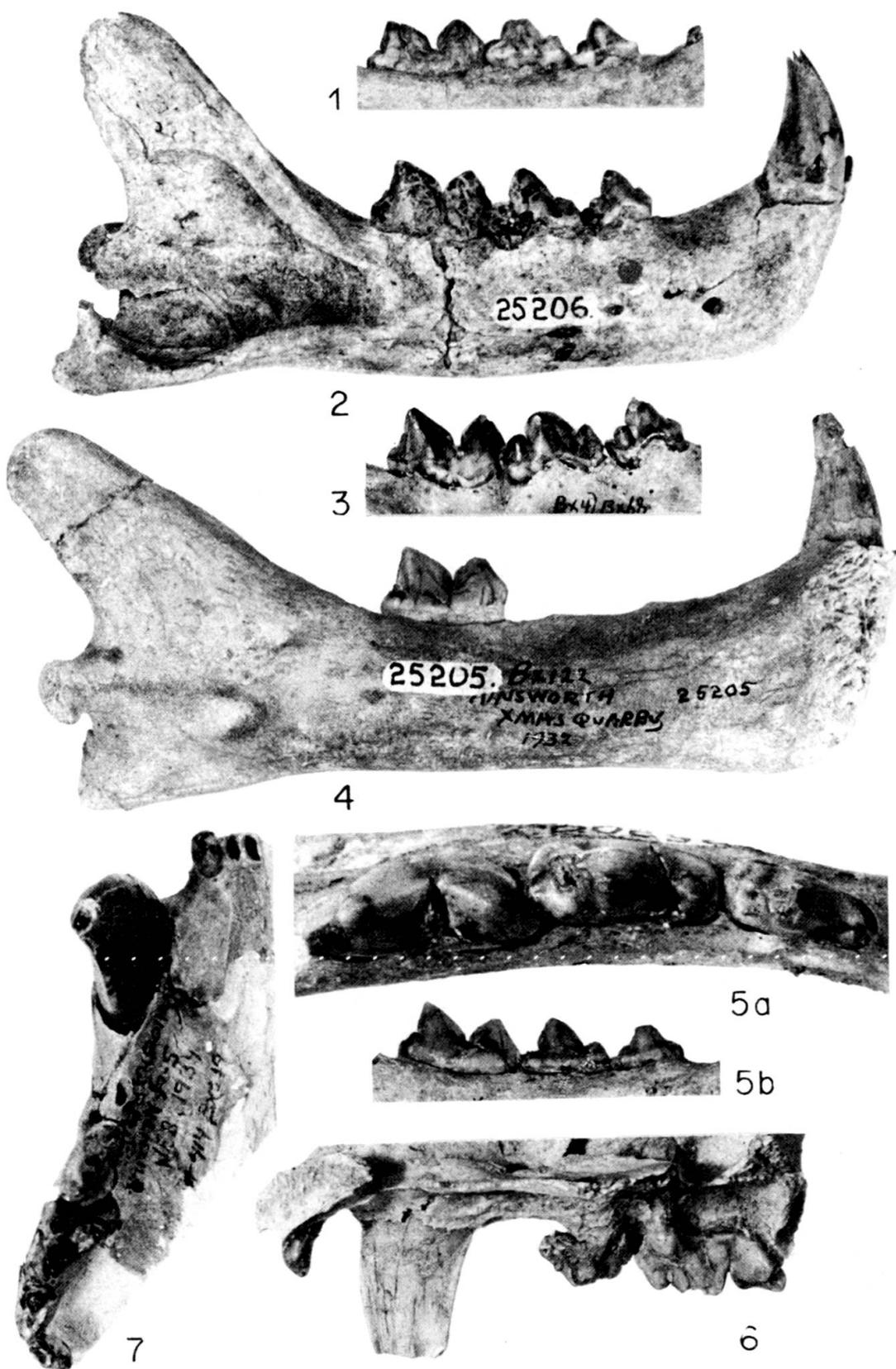
Nimravides pedionomus nebraskensis

1. — Fémur droit. LPTQ. a, vue interne; b, vue postérieure. F: AM 62153B. 2. — Péroné droit. MCQD. Vue interne. F: AM 62159A. 3. — Tibia droit. J. W. Q. a, vue antérieure; b, vue postérieure. F: AM 62152D. 4. — Calcanéum gauche. MCDQ. a, vue dorsale; b, vue externe. F: AM 62158. 5. — Astragale gauche. Xmas Quarry. a, vue plantaire; b, vue dorsale. F: AM 62157B. 6. — Astragale droit. WLKQC. Vue plantaire. F: AM 62157. 7. — Calcanéum droit. Amarillo. a, vue dorsale; b, vue externe. 8. — Métatarsse IV gauche. Dime Creek. a, vue plantaire; b, vue interne. F: AM 22524 B. 9. — Métatarsse II droit. EKQC. a, vue plantaire; b, vue externe. F: AM 62160. 10. — Phalange I. HJQ. Vue dorsale. 11. — Phalange 1. EKQC. Vue dorsale. 12. — Phalange 2. HJQ. Vue dorsale. 13. — Phalange 2. EKQC. Vue dorsale.

Clarendonien supérieur.

FIGS 1-3: $\times 1/3$; FIGS 4-13: $\times 1/2$.

American Museum, New York.



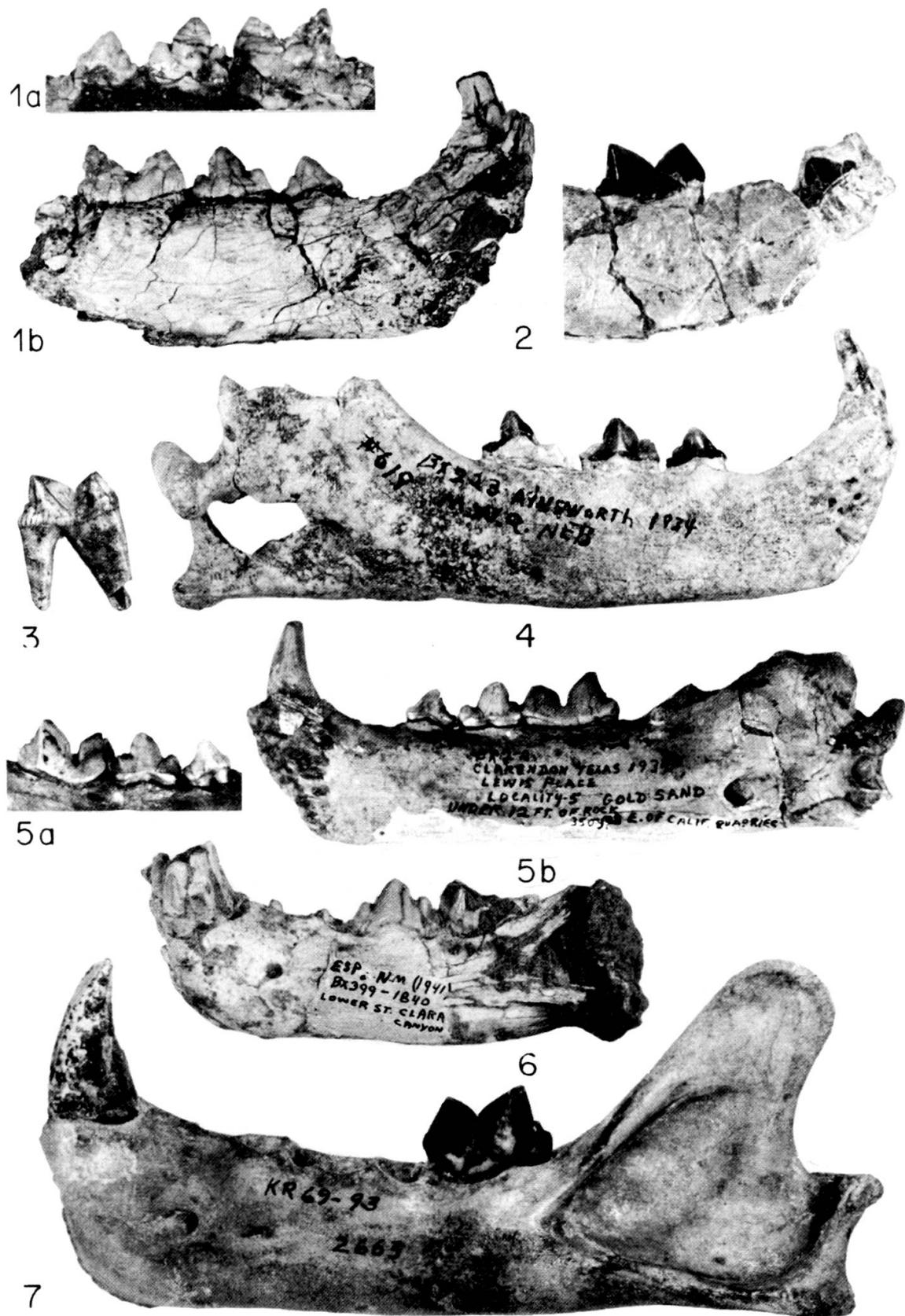




PLANCHE III



PLANCHE IV



