

Proailurus, l'un des plus anciens Felidae (Carnivora) d'Eurasie : systématique et évolution

par S. Peigné

Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie humaine, CNRS EP 1596, Université de Poitiers,
40 avenue du Recteur Pineau, F-86022 Poitiers Cedex

ABSTRACT

Proailurus, one of the oldest Felidae (Carnivora) from Eurasia : systematics and evolution.

Proailurus is the largest feliform predator of its time. A systematic review of this genus allows to distinguish 3 species, 2 being created in this contribution : *P. bourbonnensis* and *P. major*. This is the relative size more than the anatomical features which is the main difference between them. A morphological and cladistic analyses using dental and front skull features suggest a sister-group relationships between *Proailurus* and *Stenogale* rather than between *Proailurus* and *Haplogale* as previously thought. Such a hypothesis is reinforced by recent works based on the auditory region of those genera.

Malgré les connaissances accumulées ces dernières années sur les familles actuelles de Carnivores, de nombreux problèmes subsistent, concernant notamment leurs origines profondes et leurs relations phylogénétiques. Au sein des Feliformia, l'un des deux sous-ordres de Carnivora, les Felidae, et d'une manière plus globale les formes hypercarnivores figurent en bonne place. Bien qu'ils présentent des caractères plus dérivés par rapport aux Feliformia généralistes, ce sont eux que l'on reconnaît en premier dans les écosystèmes de l'Oligocène. Les genres *Stenoplesictis*, *Palaeoprionodon*, *Stenogale*, *Haplogale* et *Proailurus* sont en effet déjà présents dans l'Oligocène du Quercy (voir FILHOL, 1879-1882, SCHLOSSER, 1888 ; TEILHARD DE CHARDIN, 1915 ; HUNT, 1998 ; PEIGNÉ & BONIS, 1999). L'étude des 4 premiers genres n'a pas permis de les placer précisément dans la phylogénie des Feliformia modernes ou de les intégrer dans l'un des familles actuelles connues. En revanche, le genre *Proailurus* peut être considéré comme l'un des plus anciens Felidae. Pourtant, si ses caractères dentaires et crâniens permettent d'identifier une évidente parenté avec nos félins modernes, ni ses origines, ni sa descendance ne sont précisément connues. C'est pourquoi, à la lumière des dernières dé-

couvertes (voir notamment MORLO, 1996 ; BONIS *et al.*, 1999), il semblait intéressant de réexaminer le matériel attribué à ce genre afin de répondre aux questions suivantes :

— existe-t-il une seule espèce de *Proailurus* ou des différences peuvent-elles être identifiées entre les spécimens trouvés dans le Quercy, l'Agenais, l'Allier et le bassin de Mayence (Allemagne) ?

— le genre *Haplogale* est-il distinct de *Proailurus* ? Si oui, quelles sont les relations entre ces deux taxons ?

— quelles sont les relations phylogénétiques entre *Proailurus* et les autres genres de Feloides oligocènes ?

— quelle est la place du genre dans les écosystèmes de l'époque ?

Un grand nombre de spécimens ont été étudiés dans les principales collections de France, d'Europe et d'Amérique du Nord. Des comparaisons morphométriques et anatomiques ont été effectuées, notamment entre *Haplogale* et *Proailurus*, ainsi que sur l'ensemble du matériel attribué à *Proailurus*. Enfin, une analyse cladistique a été effectuée afin de résumer les relations phylogénétiques de *Proailurus* avec l'ensemble des genres féloïdes connus à l'Oligocène supérieur et au Miocène inférieur : *Stenoplesictis* FILHOL, 1880, *Palaeoprionodon* FILHOL, 1880, *Stenogale* SCHLOSSER, 1888, *Viretictis* BONIS *et al.*, 1999, et *Haplogale* SCHLOSSER, 1888.

Communication présentée aux «Journées F. Crouzel», Muséum d'Histoire Naturelle, Toulouse, juillet 1999.

Correction:

In figure 1, please read *Proailurus bourbonnensis*, not *Proailurus bourbonnaisensis*.

In figure 2, the scale should be 1,77, not 1,16.

In figure 3, the scale should be 1,16, not 1,77.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Les études antérieures se sont surtout intéressées à l'anatomie crânienne et dentaire de ces carnivores, dont les caractères sont facilement identifiables sur le matériel fossile. L'anatomie basicrânienne a fait l'objet de plusieurs études récentes (HUNT, 1989, 1998) qui insistent sur le caractère ancestral du genre *Proailurus* au sein des Felidae. Aucun des spécimens crâniens étudiés n'ayant apporté d'éléments nouveaux, cette partie de l'anatomie ne sera pas traitée dans cette contribution. La masse des spécimens a été estimée grâce à la corrélation qui relie cette valeur à la surface de la section au collet de m1 (LEGENDRE & ROTH, 1988). Ces données et quelques tests statistiques permettent de rejeter l'hypothèse d'un dimorphisme sexuel pour expliquer les différences corporelles observées entre les espèces de St-Gérard, notamment entre *P. lemanensis* et *P. bourbonnensis* n.sp. Les données concernant quelques unes des espèces actuelles sont issues de LEGENDRE & ROTH (1988).

L'attribution de *Proailurus* aux Felidae s'appuie principalement sur l'étude de la région basicrânienne, en particulier de la région auditive (voir HUNT 1989, 1998), à laquelle s'ajoutent des caractères dentaires qui traduisent la tendance féline de *Proailurus*.

Les abréviations utilisées dans le texte sont les suivantes : FSL : collections du Centre des Sciences de la Terre, Faculté des Sciences de Lyon ; FSM : collections de paléontologie, Faculté des Sciences de Marseille ; FSP : collections de paléontologie, Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées de Poitiers ; MNHN : Muséum national d'histoire naturelle, Paris ; MHNG : Muséum d'histoire naturelle de Genève ; MHNL : Muséum d'histoire naturelle de Lyon ; MHNT : Muséum d'histoire naturelle de Toulouse ; NMB : Naturhistorische Museum, Bâle ; SMF : Forschungsinstitut Senckenberg, Francfort/M. ; YPM-PU : collections de Princeton University, maintenant au Peabody Museum of Natural History, Yale University, New Haven, USA.

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Ordre Carnivora BOWDICH, 1821

Famille Felidae HAY, 1931

Genre *Proailurus* FILHOL, 1879

Diagnose émondée. Carnivore féloïde européen dont la taille varie de celle de *Lynx rufus* à celle de *Lynx lynx*. Museau et mandibule courts ; pas de diastèmes entre les prémolaires. p1 absente sur un tiers des spécimens attribués au genre. p2 de taille nettement réduite par rapport à p3. p3 plus basse et plus courte que p4. Cingulum postérieur de p3 et p4 coupant et retroussé. Trigonide de m1 très ouvert avec un métaconide très réduit, très en arrière et situé très bas. Talonide de m1 très court (entre 10 et 15 % de la longueur totale de m1), non creux et coupant, distal au protoconide. m2 uniradiculée, au trigonide émoussé et bas, au talonide très réduit ou absent. P1 présente, minuscule. P3 plus basse que le paracône de P4, dépourvu de denticule interne et au

denticule accessoire postérieur développé. Parastyle de P4 coupant et très développé par rapport aux autres Feliformia de l'Oligocène. M1 réduite et étirée lingualement, dépourvue de conules. M2 absente. Crêtes sagittale et lambdaïdes développées. Région auditive dérivée par rapport aux Feliformia plus anciens : bulle auditive développée, divisée par un septum en deux parties inégales constituées notamment d'un ectotympanique osseux et d'un entotympanique caudal très développé probablement cartilagineux ; partie antéro-interne du pétreux formant une lamelle s'appuyant contre la face latérale du basicrâne (voir HUNT, 1998 pour plus de détails).

Espèce-type. *Proailurus lemanensis* FILHOL, 1879.

Autres espèces attribuées au genre. *Proailurus bourbonnensis* nov. sp., *Proailurus major* nov. sp.

Taxon non valide. *Proailurus julieni* var *priscus* FILHOL, 1882.

Taxons attribués par erreur au genre. *Proailurus julieni* FILHOL, 1880, *Proailurus medius* FILHOL, 1880, *Proailurus* sp. de Mongolie (MELLETT, 1968 ; HUNT, 1998).

Distribution géographique et stratigraphique. En France : gisements des phosphorites du Quercy (? Oligocène supérieur), Coderet (MP 30), Paulhiac (MN 1), St-Gérard-le-Puy (MN 2a), Montaigu-le-Blin (MN 2a), Saulcet (MN 2a), Chavroches (MN 2a), Langy (MN 2a), Laugnac (MN 2b) ; en Allemagne dans le bassin de Mayence : gisement de Budenheim et de Wiesbaden-Amöneburg (MN 2a).

Discussion. C'est à FILHOL (1879) que nous devons la création du genre *Proailurus*, à partir du très beau matériel du bassin de St-Gérard-le-Puy (Allier). *P. lemanensis* est très tôt rapproché des félins par sa denture hypercarnivore et les caractéristiques de sa carnassière inférieure (dent coupante, au métaconide très réduit et réculé et au talonide très court). Contrairement aux autres Feloida oligocènes de position discutée (*Stenoplesictis*, *Palaeoprionodon*, *Haplogale*), la position systématique de *Proailurus* varie peu au sein des Feliformia, entre Viverridae (voir par exemple VIRET, 1929 ; LAVOCAT, 1952 ; BEAUMONT, 1961a) et Felidae (entre autres TROUËSSART, 1897 ; LYDEKKEK, 1885, PILGRIM, 1932 ; GINSBURG, 1961, 1983 ; HUNT, 1989, 1991, 1998). De rares mentions le placent au sein des Caniformia (SCHLOSSER, 1888, 1923 ; KRETZOI, 1945) mais dans des familles considérées comme féloïdes. Si aujourd'hui, sa place parmi les Felidae n'est guère remise en doute, les synapomorphies communes à *Proailurus* et aux Felidae restaient à déterminer.

L'étude et l'intégration de nouveaux spécimens permettent aujourd'hui de confirmer et de préciser l'hypothèse de GINSBURG (1983) selon laquelle une espèce plus petite serait présente à St-Gérard. Le diagramme de la Figure 1 permet de différencier deux nouvelles formes. Ce sont surtout des différences de taille qui distinguent les trois espèces attribuées au genre *Proailurus* dans ce travail.

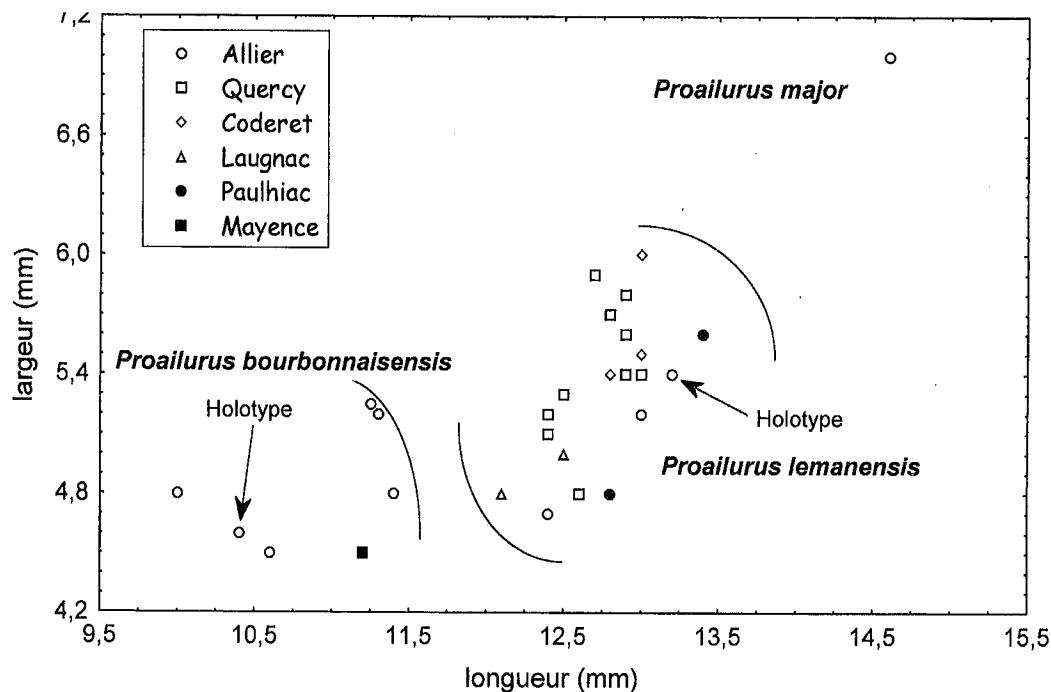


Figure 1. Diagramme bivarié des mesures de m1 chez les différentes espèces de *Proailurus*.

1. Espèces valides

- Proailurus lemanensis* FILHOL, 1879
- V* 1879- *Proailurus lemanensis* n.g. n.sp. FILHOL, p. 198, pl. 26, fig. 7-11.
- Vnon 1879- *Proailurus lemanensis* FILHOL : FILHOL, pl. 26, fig. 2-6.
1880a- *Proailurus lemanensis* FILHOL : FILHOL, p. 248, pl. 1-2.
- V 1915- *Proailurus lemanensis* FILHOL : TEILHARD, p. 176, pl. 9, fig. 18.
- Vpart 1928- *Proailurus lemanensis* FILHOL : HELBING, p. 72, fig. 49-61, pl. 4, fig. 16-18.
- Vnon 1929- *Proailurus lemanensis* FILHOL : VIRET, p. 159, pl. 10, fig. 1.
- V 1929- *Proailurus lemanensis* FILHOL : VIRET, p. 159, pl. 10, fig. 2-8.
- V 1929- *Proailurus* aff. *lemanensis* FILHOL : VIRET, p. 165, pl. 30, fig. 8.
- Vnon 1951- *Proailurus lemanensis* FILHOL : LAVOCAT, p. 104, pl. 17, fig. 5.
- Vpart 1951- *Proailurus lemanensis* FILHOL : LAVOCAT, p. 104, pl. 17, fig. 7, 8.
1952- *Proailurus lemanensis* FILHOL : LAVOCAT, p. 66-71.
- V 1961a- *Proailurus lemanensis* FILHOL : BEAUMONT, p. 26, pl. 3, fig. 1-3 et 5-12, pl. 4, fig. 1-3, text-fig. 3,4.
- ?V 1961b- *Proailurus lemanensis* FILHOL : BEAUMONT, p. 554, pl. 1, fig. 1-7.
- V 1973- *Proailurus lemanensis* FILHOL : BONIS, p. 118, pl. 12, fig. 3-4, pl. 13, fig. 1.
- 1983- *Proailurus lemanensis* FILHOL : GINSBURG, p. 131, fig. 1.
- ?V 1986- *Proailurus* cf. *lemanensis* FILHOL : BEAUMONT, p. 384, fig. 2.
- V 1989- *Proailurus lemanensis* FILHOL : HUNT, p. 7, tabl. 1 et 2, fig. 11, 12.
- Vnon 1996- *Proailurus lemanensis* FILHOL : MORLO, p. 205, pl. 1, fig. 5-7.
- V 1998- *Proailurus lemanensis* FILHOL : HUNT, p. 35, fig. 6f, 17, 18C, 32, 33e, tabl. 5, 6.
- V 1999- *Proailurus lemanensis* FILHOL : BONIS *et al.* sous presse.

Holotype. Fragments de crâne et mandibule d'un même individu: MNHN-SG 3509a : moitié postérieure de crâne ; MNHN-SG 3509b : maxillaire gauche portant I3, C, P3-M1 ; MNHN-SG 3509c : maxillaire droit portant P3-P4 ; MNHN-SG 3509d : mandibule gauche portant c, p1, p3-m1 ; MNHN-SG 3509e : mandibule droite portant p2-m1.

Diagnose éméndée. Espèce de *Proailurus* de taille intermédiaire entre *P. bourbonnensis* et *P. major*. m1 un peu plus allongée que celle des autres espèces, m2 plus réduite que chez *P. bourbonnensis*.

Localité-type. Saint-Gérard-le-Puy, Allier, France.

Autres localités. Phosphorites du Quercy, Laugnac, Paulhiac, bassin de St-Gérard (Coderet, Montaigu, Langy, Saulcet, Chavroches entre autres).

Distribution stratigraphique. Limite inférieure inconnue dans le Quercy; ailleurs, de l'Oligocène supérieur (MP 30) au Miocène inférieur (MN 2b).

Liste du matériel. Spécimens du Quercy : NMB-QB 777 : fragment de mandibule gauche avec p4-m1 (figurée par HELBING, 1928 : pl. 4, fig. 16, 17, 18) ; NMB-QB 778 : fragment de mandibule droite avec p2-m1 ; NMB-QB 706 : dp4 droite (figurée par HELBING, 1928 : p. 72, fig. 50a-b) ; MHNG-V 3145 : fragment de mandibule droite avec p3-p4 ; YPM-PU 11443 : fragment de mandibule droite avec p4-m1 ; MNHN-Qu 9437 : mandibule gauche avec i3-m1 (figurée par TEILHARD de CHARDIN, 1915 : pl. 9, fig. 18) ; MNHN-Qu 9438 : mandibule gauche avec p2-m2 (figurée en partie par LAVOCAT, 1951 : pl. 17, fig. 7) ; MNHN-Qu 9439 : fragment de mandibule gauche avec p3-m1 ; MNHN-Qu 9440 : fragment de mandibule droite avec p3-m1 ; spécimen non numéroté MHNM : mandibule gauche p3-m1 ; spécimen non numéroté MHNM : fragment de mandibule droite avec p3-m1 ; BMNH 1645 : fragment postérieur de mandibule gauche avec p3, p4 cassée, m1 ; BMNH 1646 : lot de deux fragments de maxillaires gauches, l'un avec P4, l'autre avec P3-P4. **Spécimens de Coderet-Bransat** : voir BONIS *et al.*, 1999. **Spécimens de Paulhiac** : NMB-Pa 1037 : fragment de mandibule gauche avec c, p3-m1 (figuré par BONIS, 1973 : pl. 12, fig. 3) ; NMB-Pa 11880 : fragment de mandibule droite avec p3-m2 ; NMB-Pa 1039 : m1 gauche ; NMB-Pa 1042 : canine inférieure gauche ; NMB-Pa 1077 : fragment de mandibule avec p3-p4 ; NMB-Pa 1043 : fragment de mandibule avec p3-m1 ; NMB-Pa 1038 : M1 droite ; NMB-Pa 11888 : fragment de p4 ; NMB-Pa 1040 : canine supérieure ; NMB-Pa 1041 : canine supérieure ; FSP-Ph 2063 : mandibule droite avec fragment de canine, p2-m1 ; FSP-Ph 2050 : fragment de mandibule droite avec c-p2, p4-m1 ; FSP-Ph 2051 : fragment de mandibule gauche avec p4-m1 ; FSP-Ph 2061 : fragment de maxillaire gauche avec P3-M1 ; FSP-Ph 390 : canine supérieure gauche (figurée par BONIS, 1973 : pl. 13, fig. 1). **Spécimens du bassin de St-Gérand** : MNHN-SG 3509 : holotype (voir détail ci-dessus) ; PLV 1557 : lot comprenant un fragment de mandibule gauche avec m1, et deux fragments de crâne (occipital et squamosal avec pétéreux) ; BMNH 2379 : fragment de mandibule droite avec c, p2-m1 ; FSL 213837 : mandibule gauche avec p3-m1 (figurée par FILHOL, 1879 : pl. 26, fig. 9, 10, 11 ; VIRET, 1929 : pl. 10, fig. 2) ; NMB-Sau 955 et 956 : fragments de mandibule gauche avec c, dp2-dp4 ; NMB-Sau 41 : fragments de crâne ; NMB-Sau 957 : fragment de mandibule droite avec p3-p4 ; NMB-Sau 958 : fragment de mandibule droite avec p3-p4 ; NMB-Qu 368 : fragment de mandibule droite avec p3-p4 ; NMB-Chr 3929 : canine supérieure droite ; NMB-Chr 3938 : mandibule droite avec m1 ; NMB-SG 5371 : fragment de mandibule gauche avec m1 ; NMB-Sau 29 : mandibule gauche avec c, p3-m2, et fragment de crâne sans museau ni basicrâne ; FSL 213838 (moulage) : fragment de maxillaire droit avec P3-M1 (figuré par VIRET, 1929 : pl. 10, fig. 7). Spécimens de LAUGNAC : FSM-Lg 20 : fragment de

mandibule droite avec p2-m2 (figuré par BONIS, 1973 : pl. 12, fig. 4) ; FSM-Lg 762 : fragment de museau avec C, P2-P3 gauches et P3-P4 droites ; FSM-Lg 759 : fragment de maxillaire gauche avec P1-P3 ; FSP-Lg 281 : fragment de mandibule droite avec c-m1 ; FSP-Lg 290 : P4 droite.

Discussion. *Proailurus lemanensis* est l'espèce la mieux représentée dans les collections et probablement la plus commune de son époque. L'espèce est présente à Coderet dès la fin de l'Oligocène, et bien que son apparition ne puisse être datée, le *Proailurus lemanensis* du Quercy lui est probablement contemporain ou antérieur. La présence du taxon est notée jusqu'à la biozone MN 2b à Laugnac. Cependant, l'origine géographique de certains spécimens découverts dans le bassin de Saint-Gérand (Allier) n'est pas connue avec précision. Les fossiles proviennent souvent de collections anciennes et aucune mention précise de la localité n'y figure. Une incertitude persiste donc quant à l'âge des spécimens provenant de cette zone, puisque le bassin comprend de nombreux gisements appartenant à la biozone MN 2a (Montaigu-le-Blin) aussi bien qu'à la MN 1 ou à la MP30 (Coderet). Depuis quelques années, de nombreux sites de l'Allier ont fait l'objet de nouvelles recherches qui ont permis de préciser leur stratigraphie relative. C'est le cas de Coderet-Bransat, étudié par HUGUENEY (1969) et dont la faune de carnivores est en cours d'étude (voir la première partie par BONIS *et al.*, 1999).

Proailurus bourbonnensis nov. sp.

- | | |
|-------|---|
| V | 1879- <i>Proailurus lemanensis</i> FILHOL : FILHOL, pl. 26, fig. 2-6. |
| V | 1951- <i>Proailurus lemanensis</i> FILHOL : LAVOCAT, p. 104, pl. 17, fig. 5. |
| Vpart | 1983 - <i>Proailurus</i> sp. : GINSBURG, fig. 1, F2. |
| V | 1996 - <i>Proailurus lemanensis</i> FILHOL : MORLO, p. 205, pl. 1, fig. 5, 6. |
| ?V | 1996 - <i>Proailurus lemanensis</i> FILHOL : MORLO, p. 205, pl. 1, fig. 7. |

Holotype. MNHN-SG 9686, mandibule gauche avec p3-m2 (Fig. 2).

Diagnose. Espèce de *Proailurus* qui se caractérise par sa petite taille, entre 7 et 10 kg, ce qui correspond à la taille de *Lynx rufus* (mâles et femelles confondus). p1 absente chez tous les spécimens. m1 un peu moins allongée et m2 proportionnellement moins réduite que chez *P. lemanensis*.

Localité-type. Bassin de St-Gérand-le-Puy, Allier-France.

Autre localités. Wiesbaden-Amöneburg et Budenheim dans le bassin de Mayence, Allemagne.

Distribution stratigraphique. Miocène inférieur (MN 2a) des bassins de St-Gérand et de Mayence.

Liste du matériel. MNHN-Lim 593, mandibule droite avec c, p3-m2 (figurée par LAVOCAT, 1951 : pl. 17, fig. 5) ; MHNL-StG 826, mandibule gauche avec p3-m1 ; MNHN-SG 9685, mandibule droite avec p3-m2 ; MNHN-SG 9686, mandibule gauche avec p3-m2 (Fig. 2, et dans FILHOL, 1879 :

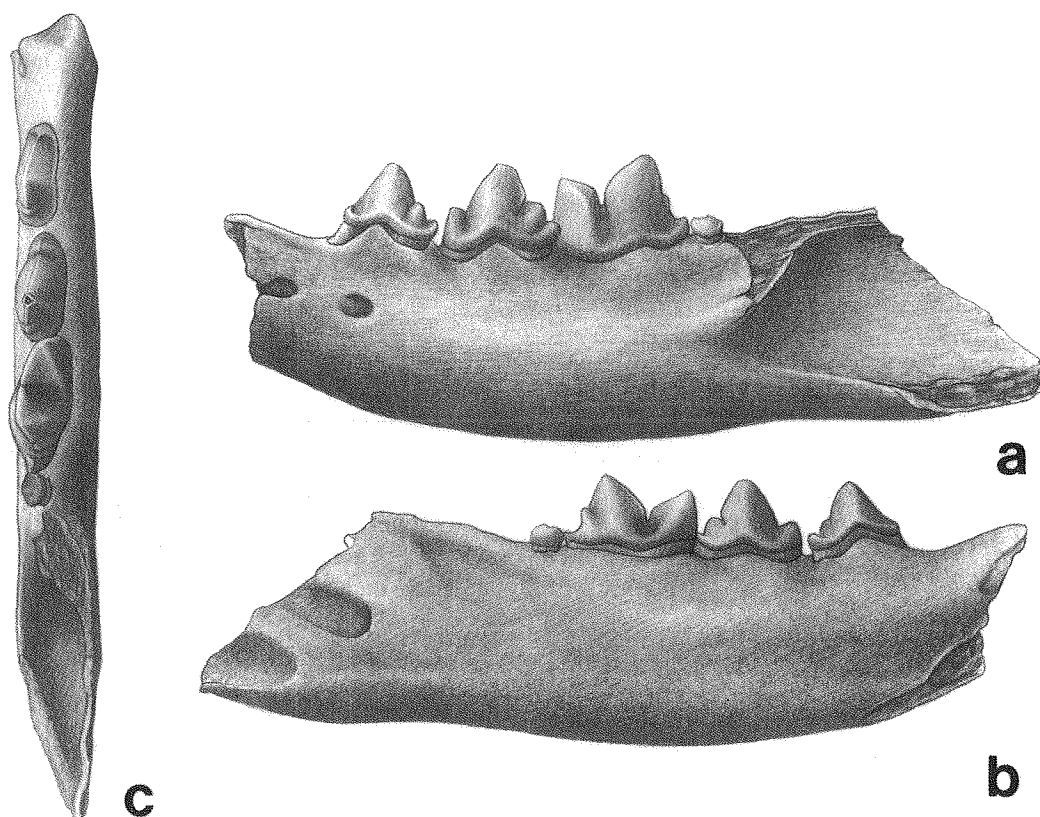


Figure 2. *Proailurus bourbonnensis* n. sp., holotype, MNHN-SG 9686, mandibule gauche avec p3-m2. a : vue interne ; b : vue latérale ; c : vue occlusale. x 1.16.

pl. 26, fig. 4-6); MNHN-SG 9687, mandibule droite avec p4-m1 (figurée par FILHOL, 1879 : pl. 26, fig. 2, 3) ; NMB-Ma 7708, fragment de mandibule du même individu avec c, p4-m2 gauches et p3-m1 droites ; SMF 5593, c, p3-m1 isolées appartenant au même individu (figurées par MORLO, 1996 : pl. 1, fig. 5) ; SMF 5779, canine inférieure gauche ; SMF 5782, p2 ; SMF 1716, m2 gauche (figurée par MORLO, 1996 : pl. 1, fig. 7) ; SMF 5749, fragment de maxillaire gauche avec P2-P3 (figuré par MORLO, 1996 : pl. 2, fig. 6).

Etymologie. Du Bourbonnais, région du Massif Central où ont été trouvés l'holotype ainsi qu'une grande partie du matériel attribué à l'espèce.

Discussion. La présence d'une espèce plus petite que *P. lemanensis* a déjà été envisagée par GINSBURG (1983). Le matériel étudié dans ce travail confirme cette hypothèse. Cependant, l'existence de deux espèces écologiquement proches dans un même bassin pose un problème. En effet, selon le principe d'exclusion, deux espèces écologiquement similaires (qui appartiennent à un même genre dans le cas présent) ne peuvent coexister de façon durable. *P. bourbonnensis* et *P. lemanensis* ne pourraient-elles pas être les deux formes d'une même espèce que seul différencie un dimorphisme sexuel ? Un test de Student de comparaison de moyennes effectué sur les mesures de m1 montre que les

deux formes sont significativement différentes (pour la longueur : $t = 12$, $p < 0,000$; pour la largeur : $t = 3,25$, $p < 0,003$). Par ailleurs, le bassin de St-Gérand offrait à cette époque une mosaïque de paysage qui permet d'envisager la présence de deux espèces de morphologie proche. Cependant, notons que cette sympatrie n'existe qu'à St-Gérand. En effet, les faunes trouvées plus au sud (Quercy, Agenais) ne comprennent qu'une seule espèce de *Proailurus* (*P. lemanensis*) tandis que l'on ne trouve que *P. bourbonnensis* dans le bassin de Mayence. Nombre de cas similaires de sympatrie existent dans les faunes actuelles. Ainsi, on retrouve une telle similitude écologique parmi les espèces du genre *Leopardus*, en Amérique du Sud. L'ocelot (*Leopardus pardalis*), le margay (*Leopardus wiedi*) et l'oncille (*Leopardus tigrinus*) se ressemblent beaucoup, partagent le même habitat forestier et sont très difficiles à distinguer. Outre quelques caractéristiques du pelage, des proportions un peu différentes, ces espèces se différencient avant tout par leur taille. D'une moindre façon, les espèces de petits félins du genre *Prionailurus* en Asie du Sud-Est sont écologiquement proches.

Une distinction spécifique entre *P. lemanensis* et une espèce plus petite, *P. bourbonnensis*, se justifie donc, même si la découverte de nouveaux spécimens serait souhaitable pour confirmer cette hypothèse.

Proailurus major nov. sp.

V 1929 - *Proailurus lemanensis* FILHOL: VIRET, pl. 10, fig. 1.

Holotype. MHNT-GER 263, mandibule gauche avec p3-m1 (Fig. 3)

Diagnose. Espèce de *Proailurus* se distinguant des autres par sa grande taille (pour une masse d'environ 23 kg) qui atteint celle du lynx d'Europe (*Lynx lynx*). Par rapport à *P. lemanensis*, p4 significativement plus forte (rapport longueur/largeur moins élevé) et m1 moins allongée.

Localité-type. Bassin de St-Gérard-le-Puy, Allier-France.

Autres localités. Localité-type uniquement.

Distribution stratigraphique. Miocène inférieur (MN 2a).

Liste du matériel. Uniquement l'holotype.

Discussion. La distinction morphologique de cette espèce par rapport à *Proailurus lemanensis* n'est pas aisée. Seuls une taille nettement supérieure chez *P. major* et quelques détails morphologiques suggèrent une coupure spécifique. Les mesures dentaires sont largement au-delà de la variation attribuée au dimorphisme sexuel que l'on connaît chez les espèces actuelles de lynx.

2. Taxon non valide

Proailurus julieni var *priscus* FILHOL, 1882

* 1882- *Proailurus julieni* var *priscus* n. var. FILHOL, p. 82.

p 1888- *Haplogale* n.g. *media* (FILHOL): SCHLOSSER, p. 149.

1891-93- *Haplogale Julieni* var. *prisca* (FILHOL): ZITTEL, p. 646.

Holotype. "Portion de face" (FILHOL, 1882 : p. 82).

Localité-type. Phosphorites du Quercy, localité précise inconnue.

Discussion. Cette variété a été créée d'après "une portion de face" (FILHOL, 1882 : p. 82) provenant du Quercy. Ce matériel comprenait, semble-t-il, quelques dents inférieures puisque la description de FILHOL mentionne la présence d'une petite m2 uniradiculée et note l'"identité absolue dans les mesures relatives à la face et aux dents des *Proailurus Julieni* de Saint-Gérard-le-Puy et des Phosphorites" (FILHOL, 1882 : p. 83). Elle est placée dans le nouveau genre *Haplogale* par SCHLOSSER (1888), suivi par ROGER (1896), TROUËSSART (1897, 1904), et GAILLARD (1899). Cependant, la pièce n'a jamais été figurée et aucun des spécimens observés dans les collections ne correspond à la description de FILHOL. Par conséquent, l'holotype et unique spécimen doit être perdu et cette variété peut être considérée comme un nomen nudum.

3. Taxons exclus du genre

Viretictis julieni (FILHOL, 1879)

V* 1879- *Proailurus julieni* n. sp. FILHOL, p. 192, pl. 27, fig. 5-13.

1915- *Stenogale julieni* (FILHOL) : TEILHARD, p.170, note (1).

V 1929- *Stenogale Julieni* (FILHOL) : VIRET, p. 153, pl. 12, fig. 5-9.

V 1952- *Proailurus julieni* FILHOL : LAVOCAT, p. 66-71, fig. 2.

1989- *Stenogale julieni* (FILHOL) : HUNT, p. 21-23.

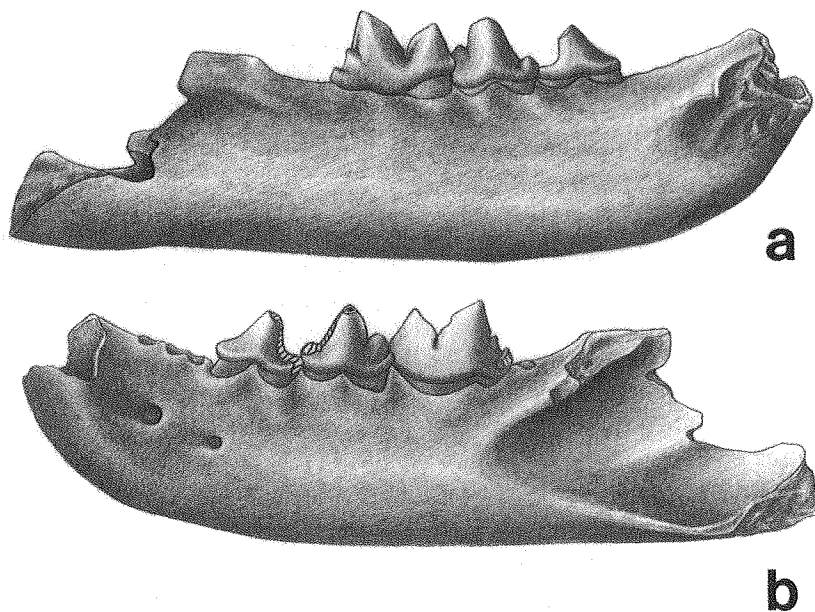


Figure 3. *Proailurus major* n. sp., holotype, MHNT-GER 263, mandibule gauche avec p3-m1. a : vue interne ; b : vue latérale. x 1.77.

- V 1991- *Stenogale julieni* (FILHOL) : HUNT, p. 31, fig. 16A.
 V 1998- *Stenogale julieni* (FILHOL): HUNT, p. 30, fig. 5, 16, 18B, 31, 33d, tabl. 7.
 1999- *Viretictis* n.g. *julieni* (FILHOL) : BONIS *et al.*, sous presse.

Holotype. Crâne et mandibule gauche (MNHN-SG 3210) et mandibule droite (MNHN-SG 3209) appartenant à un même individu.

Localité-type. Saint-Gérand-le-Puy (Allier, France).

Discussion. Initialement, FILHOL créé les espèces *Proailurus lemanensis* et *P. julieni*. Ce n'est qu'en 1880 que FILHOL désigne clairement la première comme espèce-type du genre lorsqu'il en décrit le squelette. *Proailurus julieni* sera maintenu dans le genre par tous les auteurs du siècle dernier. TEILHARD (1915 : p. 170, note 1) souligne le premier les ressemblances entre *Proailurus julieni* et les espèces de *Stenogale* (*S. gracilis* et *S. intermedia*) ; pour cette raison il nomme *Stenogale julieni* le petit carnivore de St-Gérand, nom largement admis jusqu'à ce que BONIS *et al.* (1999) le placent dans le nouveau genre *Viretictis*, en insistant sur les similitudes existant entre cette espèce et le *Stenogale gaillardi* de VIRET (1929).

Haplogale media (FILHOL, 1880)

- * 1880b- *Proailurus medius* n.sp. FILHOL, p. 122.
 V 1882- *Proailurus medius* FILHOL : FILHOL, p. 75, pl. 4, fig. 6-8.
 1888- *Haplogale* n.g. *media* (FILHOL): SCHLOSSER, p. 149.
 1915- *Proailurus media* FILHOL : TEILHARD de CHARDIN, p. 174.
 1983- *Haplogale media* (FILHOL) : GINSBURG, p. 131, fig. 1, E.
 1998- *Haplogale media* (FILHOL): HUNT, fig. 2c, 5, 6e, 7c, 8c, 9, tabl. 5, 6.

Holotype. MNHN-Qu 9422, hémimandibule gauche portant p3-m1, alvéoles de c-p2, m2.

Localité-type. Phosphorites du Quercy, localité précise inconnue.

Discussion. En 1880, FILHOL décrit une nouvelle espèce de *Proailurus* à partir de spécimens du Quercy. *P. medius* est caractérisé par une mandibule élancée, une denture peu robuste, et une m1 au métaconide très réduit, bas et reculé, au talonide court mais large, creusé en son centre d'une vallée peu profonde. Ces différences par rapport aux caractères de *Proailurus lemanensis* justifient tout à fait la création du nouveau genre *Haplogale* par SCHLOSSER (1888) pour désigner cette espèce du Quercy. Le rapprochement des deux taxons sera néanmoins fréquent, et se traduira soit par l'utilisation du nom de genre *Proailurus* pour désigner l'espèce, soit par l'établissement de *Haplogale* comme ancêtre de *Proailurus*. Cependant, rien ne justifie cette relation de parenté. En effet, les différences morphologiques existant entre

les deux genres rendent difficile une telle proximité, comme le suggère le Tableau 1 qui résume les principales différences existant entre les deux genres. Pourtant, dans le Quercy où l'on trouve les deux genres, la matériel qui leur est attribué n'est pas daté avec précisions si bien qu'on ignore l'écart temporel qui existe entre *Haplogale* et *Proailurus*. Si les caractères qui différencient *Haplogale* sont pour la plupart des plésiomorphies, la morphologie de sa mandibule suggère aussi une biomécanique mandibulaire très différente de celle de *Proailurus*, avec l'arête antérieure de la branche montante plus proche de la verticale et un muscle masséter situé plus en arrière, postérieur au niveau de m2.

Proailurus sp. FILHOL, 1879

1968- *Proailurus* sp. : MELLETT, p. 11.

1998- *Proailurus* sp. : HUNT, p. 48, fig. 22.

Spécimen. AMNH 21674, fragment d'hémimandibule droite avec m1, alvéole de m2, figuré par HUNT (1998 : fig. 22).

Localité. Tatal Gol (Grand Canyon), localité de la Formation Hsanda Gol, située au nord de Tsagan Nor, Mongolie.

Discussion. Ce spécimen est l'unique représentant du genre en Asie (cf. *Proailurus* sp., MELLETT, 1968 : p. 11 ; HUNT, 1998 : p. 48, fig. 22). Il s'agit d'un fragment d'hémimandibule droite portant une m1. Un examen de la denture suggère plutôt une attribution aux Nimravidae. Tous les spécimens observés attribués à *Proailurus*, ainsi que les spécimens observés aux *Pseudaelurus* les plus primitifs portent un métaconide. Au contraire, ce spécimen asiatique n'en présente pas (voir HUNT, 1998 : fig. 22). Ce caractère ainsi que la morphologie de sa m1 le rapprochent plutôt du genre *Eofelis*, petit Nimravidae trouvé dans le Quercy mais dont l'origine est toujours inconnue.

CONCLUSIONS

Trois espèces peuvent être attribuées au genre *Proailurus*. En plus de l'espèce-type *P. lemanensis*, cette étude permet de différencier deux nouvelles formes dans la biozone MN 2a : *P. bourbonnensis* et *P. major*. La première de ces formes est également présente en Allemagne, dans le bassin de Mayence. Cependant, les liens de parenté entre les différentes espèces de *Proailurus* ne peuvent être évalués avec aussi peu de spécimens, surtout qu'aucun reste crânien ni post-crânien attribuable à ces nouveaux taxons n'a été trouvé.

Les genres *Proailurus* et *Haplogale* sont aisément discernables par la morphologie de leurs dents, de leur mandibule et par les proportions de leur museau (voir Tabl. 1). Pour tester cette hypothèse, une analyse phylogénétique a été effectuée sur l'ensemble des genres de Feloidea à l'aide du programme Hennig86 (FARRIS, version 1.5, 1988). La matrice de caractères qui a été traitée est résumée dans le Tableau 2. Contrairement à Hunt (1998), les caractères de la région au-

<i>Haplogale</i>	<i>Proailurus</i>
mandibule et museau allongés , prémolaires séparées par un diastème	mandibule et museau courts , prémolaires resserrées
cingulum postérieur des prémolaires peu coupant et non retroussé	cingulum postérieur coupant et retroussé
m1 allongée , au trigonide très ouvert avec métaconide très reculé et bas	m1 moins allongée , et métaconide plus reculé et plus bas , à peine plus réduit
talonide de m1 large et peu creusé	talonide plus court, étroit et plus coupant
m2 au trigonide ouvert et bas	m2 en bouton, avec une simple crête longitudinale
P3 aussi haute que le paracône de P4 ; denticule accessoire postérieur réduit	P3 plus basse que le paracône de P4 ; denticule accessoire postérieur développé

Tableau 1. Principales différences morphologiques existant entre *Haplogale* et *Proailurus*.

ditive n'ont pas été utilisés puisque cette partie du crâne n'est pas conservée chez la moitié des genres étudiés. La liste des caractères est donc la suivante :

1 : longueur du museau et, corrélativement, présence ou non de diastème entre les prémolaires. Polarité : 0, museau allongé, diastème présent ; 1, museau raccourci, pas de diastème entre les prémolaires.

2 : taille de p2. Polarité : 0, biradiculée et de taille importante ; 1, nettement plus réduite que p3.

3 : hauteur de p3 et de p4. Polarité : 0, p3 de même hauteur que p4 ; 1, p3 plus basse que p4.

4 : cingulum postérieur de p3 et p4. Polarité : 0, peu coupant et non retroussé ; 1, coupant et retroussé.

5 : longueur de p3 et p4. Polarité : 0, p3 à peine moins allongée que p4 ; 1, p3 nettement plus courte que p4.

6 : trigonide de m1. Polarité : 0, peu ouvert ; 1, très ouvert.

7 : métaconide de m1. Polarité : 0, haut placé et peu reculé ; 1, très en arrière et bas ; 2, très en arrière et très bas.

8 : réduction du métaconide de m1. Polarité : 0, assez peu réduit ; 1, réduit ; 2, très réduit.

9 : proportion du trigonide de m1. Polarité : 0, entre 75 et 80 % de la longueur totale de m1 ; 1, entre 80 et 85 % ; 2, entre 85 et 90 %.

10 : morphologie du talonide de m1. Polarité : 0, très creux en son centre ; 1, peu creusé ; 2, non creux et coupant.

11 : largeur du talonide de m1. Polarité : 0, large ; 1, étroit, dans le prolongement du protoconide.

12 : nombre de racine de m2. Polarité : 0, deux racines pouvant être en partie fusionnées ; 1, une seule racine.

13 : trigonide de m2. Polarité : 0, trigonide groupé, avec 3 cuspidés parfaitement distinctes ; 1, trigonide ouvert et cuspidés encore distinctes ; 2, trigonide ouvert, cuspidés très émoussés et basses.

14 : talonide de m2. Polarité : 0, distinct et de forme comparable au talonide de m1 ; 1, réduit à une cuspidé coupante ; 2, très réduit voire absent sur certains spécimens.

15 : taille de P3. Polarité : 0, de même hauteur que le paracône de P4 ; 1, plus basse que le paracône de P4.

Taxons	Caractères																				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1
Outgroup	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stenoplesictis</i>	0	1	0	0	1	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0	0	0
<i>Palaeoprionodon</i>	0	1	0	0	1	1	1	2	0	0	1	1	1	1	?	0	1	0	?	?	0
<i>Stenogale</i>	1	1	0	1	1	1	0	1	1	2	1	1	1	1	0	0	1	1	?	?	?
<i>Viretictis</i>	1	1	1	0	1	1	0	1	0	0	0	1	?	?	1	1	1	1	0	0	2
<i>Haplogale</i>	0	0	0	0	0	1	1	2	1	1	0	1	1	2	0	0	1	1	0	0	1
<i>Proailurus</i>	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	1	1	2	2	1	0	2	2	1	1	2

Tableau 2. Matrice des caractères utilisés dans l'analyse cladistique. Se rapporter au texte pour la définition des caractères.

16 : denticule lingual de P3. Polarité : 0, absent ; 1, présent, soutenu par une troisième racine plus ou moins complètement individualisée.

17 : denticule accessoire postérieur de P3. Polarité : 0, absent ; 1, présent mais réduit ; 2, développé.

18 : parastyle de P4. Polarité : 0, absent ou très réduit ; 1, peu développé ; 2, très développé et coupant.

19 : morphologie de M1. Polarité : 0, triangulaire, peu étirée lingualement ; 1, réduite, très étirée lingualement.

20 : conules sur M1. Polarité : 0, quelquefois présents ; 1, pas de conule.

21 : M2. Polarité : 0, présente et biradiculée ; 1, présente et uniradiculée ; 2, absente.

Six arbres également parcimonieux (41 pas ; CI= 0,70 ; RI= 0,52) ont été obtenus (Fig. 4). Malheureusement, dans le programme Hennig86, l'option " n " (consensus nelsen) n'a donné aucun résultat satisfaisant concernant les liens de parenté de *Proailurus* avec les autres genres féloïdes. Toutefois, une analyse des cladogrammes indique que dans cinq d'entre eux, *Proailurus* est le taxon frère de *Stenogale*, clade soutenu par 5 ou 6 apomorphies selon les cas, dont 3 (caractères 4, 10, 11) sont communs à tout ces arbres. Un seul cladogramme indique une telle relation entre *Haplogale* et *Proailurus* (clade soutenu par 3 apomorphies seulement) soulignant ainsi la faible probabilité d'une parenté proche entre ces deux taxons, pourtant longtemps associés. Une relation privilégiée entre *Proailurus* et *Stenogale* peut donc être retenue. Genres auxquels s'ajoutent *Viretictis* et *Haplogale*, les plus fréquemment rapprochés du clade *Proailurus-Stenogale* dans les cladogrammes obtenus.

Dans l'analyse précédente sont réunis tous les Feloidea oligocènes. Tous ont des caractères dentaires liés à une adaptation de type hypercarnivore. Il faut attendre le début du Miocène pour voir apparaître le premier Feloidea généraliste : *Herpestides antiquus*. Les Feliformia d'Europe sont donc restés longtemps inféodés à des niches écologiques de type hypercarnivore. Ainsi, aux genres traités dans ce travail, il faut ajouter les Nimravidae, prédateurs très féloïdes eux-aussi et qui ont disparu après le niveau MP 26, Carrascosa en Espagne étant le dernier gisement où ils sont signalés (LACOMBA & MORALES, 1987). *Proailurus* est le plus grand carnivore hyperprédateur de l'Oligocène supérieur et du Miocène inférieur, jusqu'à la biozone MN 2b. Il a probablement occupé, en partie, la niche écologique de superprédateur laissée vacante par la disparition des Nimravidae. Cependant, il ne pouvait s'attaquer à de très grosses proies, laissées aux amphicyons et autres ursoides de grande taille. Bien qu'il n'atteigne ni la taille ni la puissance de ces prédécesseurs Nimravidae, la faible variation de taille et de morphologie au sein de ce genre sur plusieurs millions d'années, ainsi que l'absence de formes hyperprédatrices de même taille à la même époque suggèrent une compétition réduite dans cette niche, une hypothèse avancée par BONIS *et al.* (1999).

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer toute ma reconnaissance aux conservateurs des collections appartenant aux institutions citées en introduction pour m'avoir permis d'étudier les spécimens dont ils ont la charge. Je remercie le lecteur anonyme de ce manuscrit pour ses critiques et commentaires constructifs qui ont permis d'améliorer ce travail. Mes remerciements vont également à Louis de BONIS pour son aide et la relecture critique du manuscrit, à Pierre-Olivier ANTOINE pour le moulage du spécimen-type de *P. major*, à Sabine RIFFAUD pour les dessins et à Véronique BELLEFET pour les photographies.

BIBLIOGRAPHIE

- Beaumont (G. de). 1961a. — Recherches sur *Felis attica* WAGNER du Pontien eurasiatique avec quelques observations sur les genres *Pseudaelurus* GERVAIS et *Proailurus* FILHOL. *Nouvelles archives du Muséum d'histoire naturelle de Lyon*, 6 : 17-45.
- Beaumont (G. de). 1961b. — Note sur la dentition de lait de *Nimravus* COPE et de *Proailurus* FILHOL (Carnivora). *Eclogae geologicae Helvetiae*, 54 (2) : 553-558.
- Beaumont (G. de). 1986. — La patte postérieure de *Felis attica* WAGN. (Mammifères, Carnivore) du Turolien de Grèce. *Archives des Sciences*, 39 (3) : 377-386.
- Bonis (L. de). 1973. — Contribution à l'étude des mammifères de l'Aquitainien de l'Agenais. Rongeurs, Carnivores, Périssodactyles. *Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle, Paris*, n.s., C, 28 : 192 p.
- Bonis (L. de), Peigné (S.) & Huguency (M.) 1999. — Carnivores féloïdes de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier, France). *Bulletin de la Société géologique de France*, 170 (6) : sous presse.
- Filhol (H.). 1879. — Etudes des mammifères fossiles de Saint-Gérard-le-Puy (Allier). *Annales des sciences géologiques*, Paris: 253 p.
- Filhol (H.). 1880a. — Observations sur le genre *Proailurus*. *Annales de la société des sciences physique et naturelle*, Toulouse: 248-293.
- Filhol (H.). 1880b. — Découverte de mammifères nouveaux dans les dépôts de phosphate de chaux du Quercy (éocène supérieur). *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Paris*, 91: 344-346.
- Filhol (H.). 1882. — Mémoire sur quelques mammifères fossiles des Phosphorites du Quercy. *Annales de la société des sciences physiques et naturelles de Toulouse* : 140 p.
- Gaillard (C.). 1899. — Mammifères miocènes nouveaux ou peu connus de La Grive-Saint-Alban (Isère). *Archives du Muséum de Lyon*, 7 (2) : 79 p.
- Ginsburg (L.). 1961. — La faune des Carnivores miocènes de Sansan (Gers). *Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle, Paris*, n. s., C, 9 : 190 p.
- Ginsburg (L.). 1983. — Sur les modalités d'évolution du genre néogène *Pseudaelurus* Gervais (Felidae, Carnivora, Mammalia). In : CHALINE J. (ed.): Modalités, rythmes et mécanismes de l'Evolution biologique. *Colloques internationaux du CNRS*, 330 : 131-136.
- Helbing (H.). 1928. — Carnivoren des oberen Stampien. *Abhandlungen der Schweizerischen Palaeontologischen Gesellschaft*, 47 : 83 p.
- Huguency (M.). 1969. — *Les rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Bransat (Allier)*. Thèse Faculté de Lyon : 227 p.
- Hunt (R.M.Jr.). 1989. — Evolution of the Aeluroid Carnivora : significance of the ventral promontorial process of the petrosal, and the origin of basicranial patterns in the living families. *American Museum Novitates*, 2930 : 32 p.
- Hunt (R.M.Jr.). 1991. — Evolution of the Aeluroid Carnivora : viverrid affinities of the Miocene carnivoran *Herpestides*. *American Museum Novitates*, 3023 : 34 p.
- Hunt (R.M.Jr.). 1998. — Evolution of the Aeluroid Carnivora : diversity of the earliest Aeluroids from Eurasia (Quercy, Hsanda-Gol) and the origin of felids. *American Museum Novitates* : 65 p.
- Kretzoi (M.). 1945. — Bemerkungen über das Raubtiersystem. *Annales historico-naturales Musei nationalis hungarici*, 38 (4) : 59-83.
- Lacomba (J.I.) & Morales (J.). 1987. — Los mamíferos del Oligoceno superior de Carrascosa del Campo (Prov. Cuenca, Espana). *Münchener geowissenschaftliche Abhandlungen A*, 10 : 289-300.
- Lavocat (R.). 1951. — *Révision de la faune des mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay*, 153 p., Sciences et Avenir, Paris.
- Lavocat (R.). 1952. — Sur les affinités de quelques carnassiers de l'Oligocène d'Europe, notamment du genre *Plesictis* POMEL et du genre *Proailurus* FILHOL. *Mammalia*, 16 (2) : 62-72.

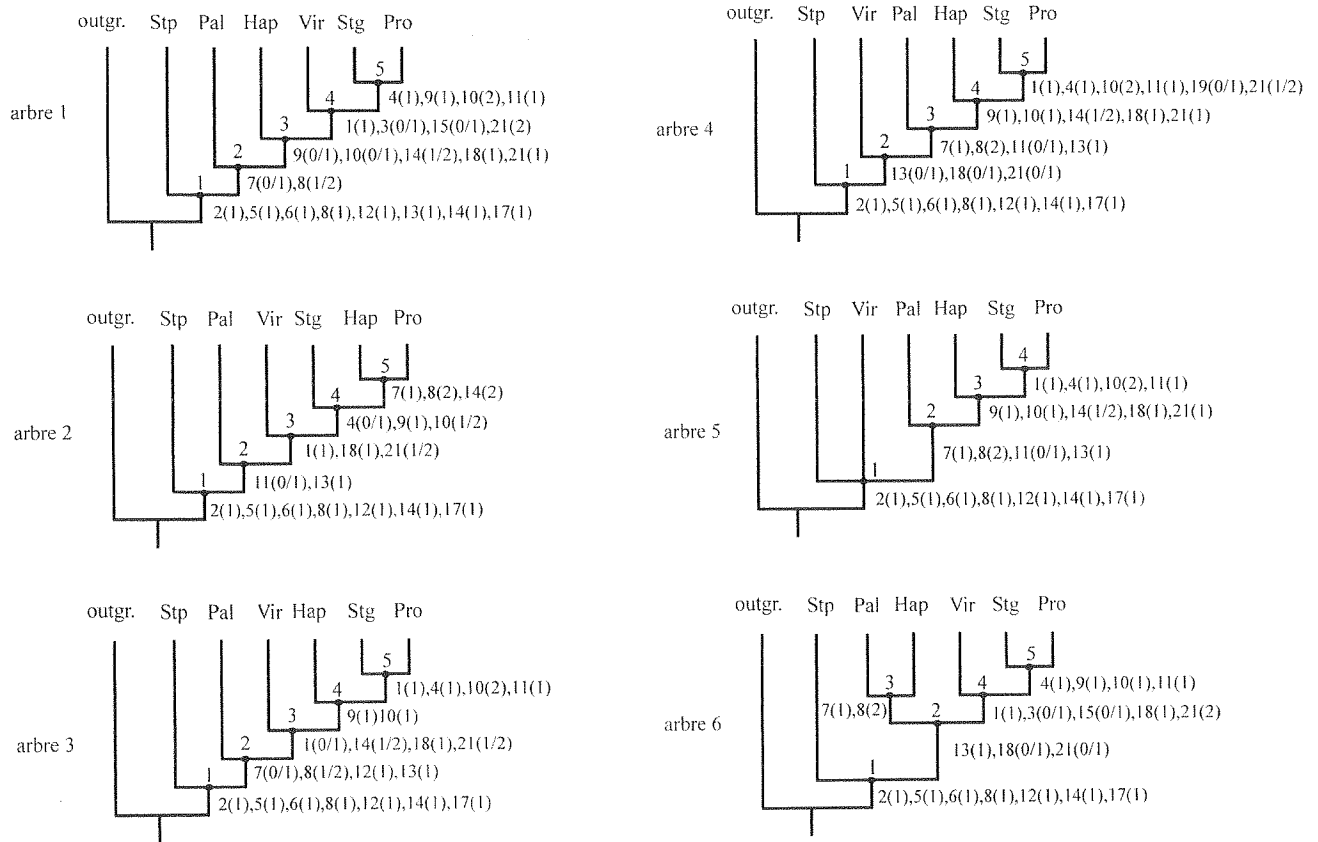


Figure 4. Cladogrammes obtenus en utilisant Hennig86 sur la matrice donnée en Tabl. 2. Outgr. = outgroup ; Stp = *Stenoplesictis* ; Pal = *Palaeoprionodon* ; Hap = *Haplogale* ; Vir = *Viretictis* ; Stg = *Stenogale* ; Pro = *Proailurus*. Le numéro des caractères dont l'état dérivé apparaît dans la phylogénie est indiqué à chaque nœud. Entre parenthèses sont précisés les différents états dérivés acquis à ce nœud (état 1 ou état 2, et état 0/1 ou 1/2 quand l'analyse n'a pas permis de trancher).

- Legendre (S.) & Roth (C.). 1988. — Correlation of carnassial tooth size and body weight in recent carnivores (Mammalia). *Historical Biology*, 1 : 85-98.
- Lydekker (R.). 1885. — *Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum. Part I : Primates, Chiroptera, Insectivora, Carnivora and Rodentia*, 268 p., London.
- Mellett (J.S.). 1968. — The Oligocene Hsanda Gol Formation, Mongolia : a revised fauna list. *American Museum Novitates*, 2318 : 16 p.
- Morlo (M.). 1996. — Carnivoren aus dem Unter-Miozän des Mainzer Beckens (2. Mustelida, Pinnipedia, Feliformia, Palaeogale). *Senckenbergiana lethaea*, 76 (1/2) : 193-249.
- Peigné (S.) & Bonis (L. de). 1999. — The genus *Stenoplesictis* FILHOL (Mammalia, Carnivora) from the Oligocene deposits of the Phosphorites of Quercy, France. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 19 (3) : 566-575.
- Pilgrim (G.E.). 1932. — The fossil Carnivora of India. *Palaeontologica Indica*, n. s., 18 : 232 p.
- Roger (O.). 1896. — Verzeichniss der bisher bekannten fossilen Säugethiere. Neu zusammengestellt. 272 p.

- Schlosser (M.). 1888. — Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs, 2 Teil. 162 p., Alfred Holder, Vienna.
- Schlosser (M.). 1923. — Mammalia. In : ZITTEL K. A. (ed.) : *Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie)*, part II (Vertebrata) : 402-689. R. Oldenbourg, Munich & Berlin.
- Teilhard de Chardin (P.). 1915. — Les carnassiers des phosphorites du Quercy. *Annales de Paléontologie*, 9 (3/4) : 103-192.
- Trouessart (E.L.). 1897. — *Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium. Nova editio (prima completa)*, 664 p., R. Friedländer und Sohn, Berlin.
- Trouessart (E.L.). 1904. — *Catalogus mammalium tam viventium quam fossilium. Quinquennale supplementum*. Vol. I, 546 p., R. Friedländer und Sohn, Berlin.
- Viret (J.). 1929. — Les faunes de mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne bourbonnaise. *Annales de l'Université de Lyon*, n. s., Sc., Med., 47 : 328 p.
- Zittel (K.A.). 1891-1893. — *Handbuch der Palaeontologie. Abteilung I. Palaeozoologie. Band IV, Vertebrata (Mammalia)*. 799 p. R. Oldenbourg, Munich & Berlin.