

**LE GENRE *MESEMBRIACERUS* (BOVIDAE, ARTIODACTYLA,
MAMMALIA) : UN OVIBOVINÉ PRIMITIF DU VALLÉSIEN
(MIOCÈNE SUPÉRIEUR) DE MACÉDOINE (GRÈCE)**

par

Geneviève BOUVRAIN* et Louis de BONIS**

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Summary	202
I. Le gisement du Ravin de la Pluie	203
II. Description	203
1. Crâne	203
2. Denture	208
3. Colonne vertébrale	212
4. Squelette appendiculaire	213
5. Dimorphisme sexuel et classes d'âge	215
6. Position systématique de <i>Mesembriacerus</i>	217
7. Comparaisons entre <i>Mesembriacerus</i> et les autres Ovibovinae du Miocène supérieur	218
8. Genres <i>incertae sedis</i> attribués aux Ovibovinae	220
9. Conclusions	221
Remerciements	222
Bibliographie	222
Légendes des planches	223

*Université Paris VI, Lab. de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, 4 place Jussieu, 75005 Paris Cedex.

**Université de Poitiers, Lab. de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, 40 av. du Recteur Pineau, 86022 Poitiers Cedex.
E.R.A. CNRS n° 963.

Mots-clés : BOVIDAE, OVIBOVINAE, CLADISTIQUE, VALLÉSIEN.

RÉSUMÉ

Le Bovidé *Mesembriacerus melentisi*, bien représenté dans le site vallésien du Ravin de la Pluie (Macédoine, Grèce), présente un certain nombre de caractères qui permettent de le regrouper avec d'autres formes miocènes et le genre actuel *Ovibos* dans la tribu des Ovibovini (Ovibovinae). Un cladogramme exprime les relations phylétiques entre les membres de cette tribu et montre que *Mesembriacerus*, un des genres les plus anciens, est également un des plus primitifs. Le squelette appendiculaire de *Mesembriacerus* évoque un animal de type coureur et concorde avec les éléments fournis par le reste de la faune pour indiquer un paléo-environnement ouvert.

SUMMARY

The bovid *Mesembriacerus melentisi*, the numerous skulls, teeth and limb bones of which are described from the locality Ravin de la Pluie (Macedonia, Greece), bears some features which allow us to put it in the tribe ovibovini (Ovibovinae) with several other Miocene genera and the Recent one *Ovibos*. A cladogram gives the phyletic relationships within this tribe. It shows that *Mesembriacerus* which is one of the oldest genera, is also the most primitive. The limb bones are as elongated as those of Recent cursorial bovinds and they show, as does the bulk of the fauna, an open environment for the locality.

La sous-famille des Ovibovinae constitue de nos jours un groupe assez restreint parmi les Bovidae. Elle est réduite au bœuf musqué (*Ovibos moschatus*) qui habite les plaines les plus septentrionales d'Amérique et quelques isolats en Europe du nord et, avec quelques doutes, au genre *Budorcas* des hauts plateaux himalayens. L'histoire paléontologique de la sous-famille révèle cependant une certaine richesse et de nombreux genres fossiles ont pu être décrits. Les plus anciens apparaissent au Miocène supérieur mais déjà ils présentent un certain nombre de caractères fortement spécialisés. La découverte, dans le gisement vallésien du Ravin de la Pluie en Macédoine grecque, du genre *Mesembriacerus*, permet de faire connaître un stade plus primitif dans l'évolution des Ovibovinae.

Mesembriacerus melentisi BOUVRAIN, 1975 a été brièvement décrit d'après un calvarium presque complet. Il était alors défini de la façon suivante : « Bovidé de la taille d'une chèvre, crâne à face allongée. Chevilles implantées en arrière des orbites, non spiralées, dépourvues de carène, obliques vers l'arrière et l'extérieur, à section transversale ovale. Face occipitale haute. Basioccipital fortement convexe. Longueur des prémolaires très réduite par rapport à celle des molaires. » Certains de ces caractères paraissaient alors rapprocher *Mesembriacerus* des Hippotraginés mais sa position systématique exacte était laissée ouverte. Depuis cette date, les nouvelles fouilles effectuées en Macédoine ont permis de recueillir un matériel abondant et de compléter notre connaissance de *Mesembriacerus*. L'étude des restes appartenant à au moins une trentaine d'individus a conduit à compléter et à modifier la diagnose et à placer le genre dans la sous-famille des Ovibovinae.

I. LE GISEMENT DU RAVIN DE LA PLUIE

Situé à une trentaine de kilomètres au nord-ouest de Thessalonique, ce gisement est surtout connu pour avoir livré la plus belle série de Primates hominoïdes fossiles jamais trouvée en Europe et une des plus importantes du monde. Ces Primates sont accompagnés d'une faune relativement variée dans laquelle les Artiodactyles tiennent une place importante. On peut noter toutefois l'absence des Suidés et des Cervidés, pourtant abondants dans les autres gisements vallésiens d'Europe occidentale, ainsi que celle des gazelles et des représentants du groupe des Miotragocères contrairement aux localités légèrement plus récentes dans la même région. Outre *Mesembriacerus*, deux autres bovidés ont pu être déterminés; *Samotragus* et *Prostrepsiceros* sont des animaux de petite taille dont l'un, *Samotragus*, est particulièrement abondant. Un quatrième bovidé n'est représenté que par un fragment de mandibule portant des dents lactéales et par une molaire inférieure isolée. Ces restes sont tout à fait insuffisants pour arriver à une détermination raisonnable, même au niveau générique, mais la forte taille de ces dents permet de les distinguer facilement de celles de *Mesembriacerus*.

Le défaut de Cervidés et de Suidés, l'abondance et la relative variété des Bovidés ainsi que la diversité des Giraffidés (trois genres et quatre espèces) paraissent de bons indicateurs d'un milieu ouvert. La présence de *Decennatherium pachecoi*, connu dans le Vallésien d'Espagne, et celle de *Progonomys cathalai*, caractéristique des niveaux vallésiens d'Europe et d'Afrique du Nord, permettent d'attribuer sans ambiguïté le gisement du Ravin de la Pluie à la première moitié du Miocène supérieur. En tenant compte du fait que les Muridés sont absents en Espagne (Nombrevilla) ou en Europe centrale (Rudabanya) dans les tous premiers niveaux du Vallésien (11-12 M.A.) on peut dater la localité de Macédoine de 9 à 10 M.A.

II. DESCRIPTION

Si les restes crâniens et dentaires de *Mesembriacerus* sont extrêmement fréquents dans le gisement, les éléments du squelette post-crânien sont plus rares. Les os des membres les plus abondants appartiennent au genre *Samotragus* dont nous avons récolté un squelette presque complet et plusieurs membres ou fragments de membres en connexion anatomique. Le genre *Prostrepsiceros* est représenté de façon plus modeste. Il est aisé, ne serait-ce que d'après la taille, de reconnaître les os appartenant à *Mesembriacerus*. Plus grands que ceux des deux genres cités ci-dessus, ils n'atteignent pas les dimensions du quatrième genre, encore indéterminé, du gisement.

1. CRANE (fig. 1 à 5)

Nous possédons sept crânes plus ou moins bien conservés ainsi que plusieurs fragments plus ou moins importants. La pièce la plus complète est l'holotype RPI 32 auquel il ne manque que la cheville droite et la partie tout à fait antérieure de la face. Ce crâne a subi une légère déformation. En considérant l'ensemble de ces pièces on peut se faire une idée assez précise de la structure crânienne de *Mesembriacerus* sauf pour les prémaxillaires qui ne sont conservés sur aucun crâne. Trois caractères frappent immédiatement lorsqu'on examine ces crânes : la longueur et la hauteur de la face, la réduction de l'arrière-crâne et l'épaisseur du basioccipital.

En décrivant de manière plus détaillée la structure de ces crânes, nous allons être amené à compléter ou modifier quelques points de la description donnée en 1975.

Les prémaxillaires sont absents sur tous les spécimens. Les maxillaires possèdent plusieurs caractères dérivés si on les compare au morphotype originel des Bovidés (Bouvrain, en préparation) : leur grande hauteur et la position très antérieure de la rangée dentaire (l'arrière de M3/ se situe très nettement en avant du bord antérieur de l'orbite). Le trou infra-orbitaire s'ouvre très haut sur le maxillaire au-dessus de l'arrière de P3/ et se prolonge vers l'avant par une dépression formant une sorte de gouttière atteignant l'avant de P2/. Il y a donc un léger recul de l'ouverture de ce trou par rapport à la disposition des Bovidés primitifs et des autres ruminants (au-dessus de la limite P2/-P3). Le contour exact du nasal est difficile à préciser ; la terminaison distale est absente sur toutes les pièces. Sur le spécimen le plus complet, il dépasse l'avant de P2/ de deux centimètres et il est remarquablement développé en largeur. Sur le même spécimen, on peut noter une fissure éthmoïdale courte et étroite.

Le lacrymal affecte une forme rectangulaire allongée. Situé principalement sur la face latérale, il ne déborde que très peu sur la face supérieure du crâne. Il est creusé d'une fosse vaste mais peu profonde.

Le jugal montre une large partie faciale qui ne semble pas bilobée. La crête faciale est assez faible et ne dépasse pas en hauteur le niveau du tiers inférieur de l'orbite.

La suture interfrontale est surélevée dans sa partie postérieure. Les foramens supra-orbitaires sont grands, largement séparés, ils s'ouvrent en avant du pivot de la cheville et sont bordés latéralement par un fort gonflement du frontal traduisant la présence d'un sinus supraorbitaire. Les bords des orbites ne sont pas proéminents. La surface du frontal est lisse. Le crâne le moins déformé (RP1 33) montre du côté droit une petite fosse postcornuale allongée, bordée antérieurement par une crête joignant la base de la cheville à la barre postorbitaire.

Les chevilles sont courtes par rapport à la taille du crâne. Elles sont largement séparées sur le frontal, divergentes dès la base, très inclinées vers l'arrière, et légèrement vers l'extérieur ; elles sont simples, ni torsadées ni spiralées, à section transversale ovale aplatie latéralement, sans carène ni sinus.

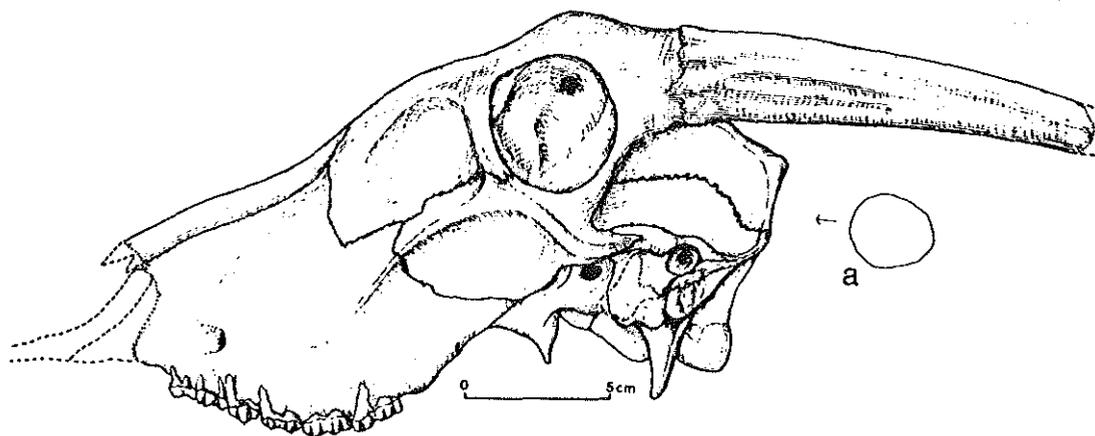


Fig. 1. — *Mesembriacerus melentisi* : calvarium en vue latérale gauche ; a : section de la base de la cheville droite (RP1 43). D'après les spécimens RP1 32 (holotype) et RP1 43 (Ravin de la Pluie, Macédoine).

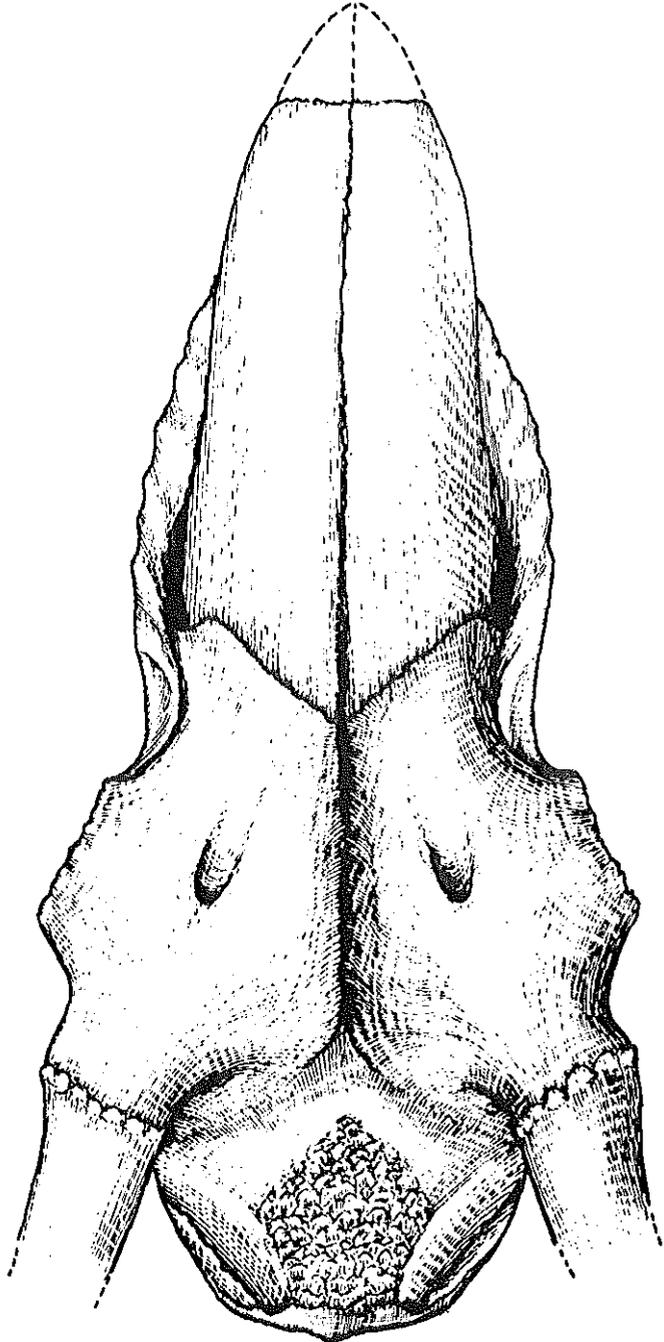


Fig. 2. — *Mesembriacerus meletisi*:
calvarium en vue supérieure.
D'après les spécimens RP1 32
(holotype) et RP1 43 (Ravin de la
Pluie, Macédoine).

0 5 cm

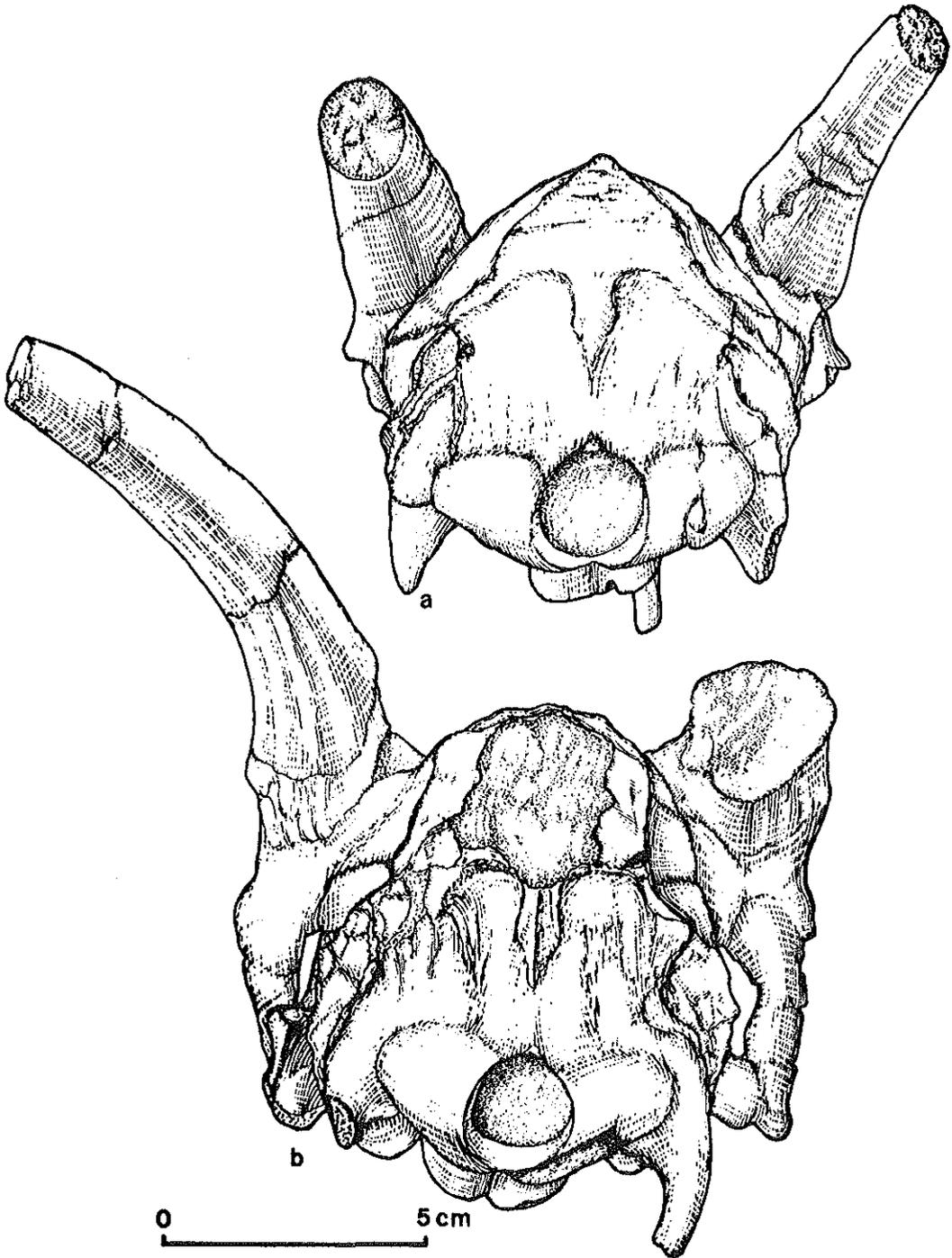


Fig. 3. — *Mesembriacerus melentisi*: calvarium en vue postérieure. a : RP1 43; b : RP1 32 (holotype) (Ravin de la Pluie, Macédoine).

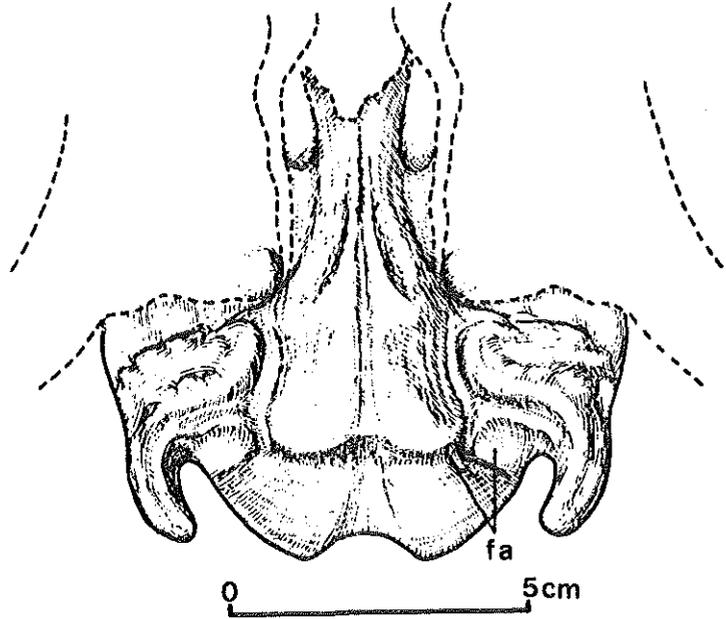


Fig. 4. — *Mesembriacerus melentisi*: région basi-crânienne postérieure en vue ventrale. D'après les spécimens RP1 32 (holotype) et RP1 43 (Ravin de la Pluie, Macédoine). f.a. : facettes d'articulation accessoires pour l'atlas.

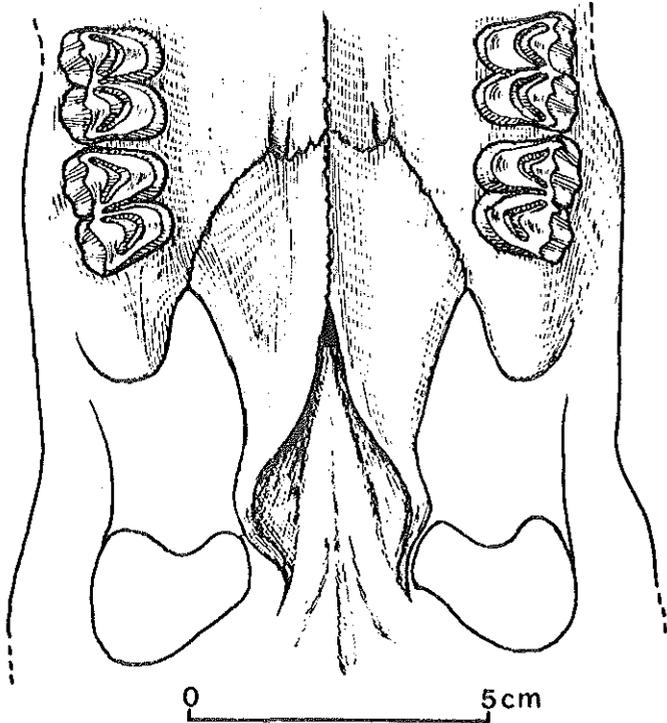


Fig. 5. — *Mesembriacerus melentisi*: région palatine postérieure en vue ventrale. D'après le spécimen RP1 32 (holotype).

Sur l'holotype, une gouttière peu profonde court sur la face externe des chevilles mais cette particularité ne se retrouve pas sur les autres spécimens.

Les pariétaux sont très courts, situés entièrement sur la face supérieure du crâne. Ils présentent de nombreuses rugosités surtout dans leur partie postérieure.

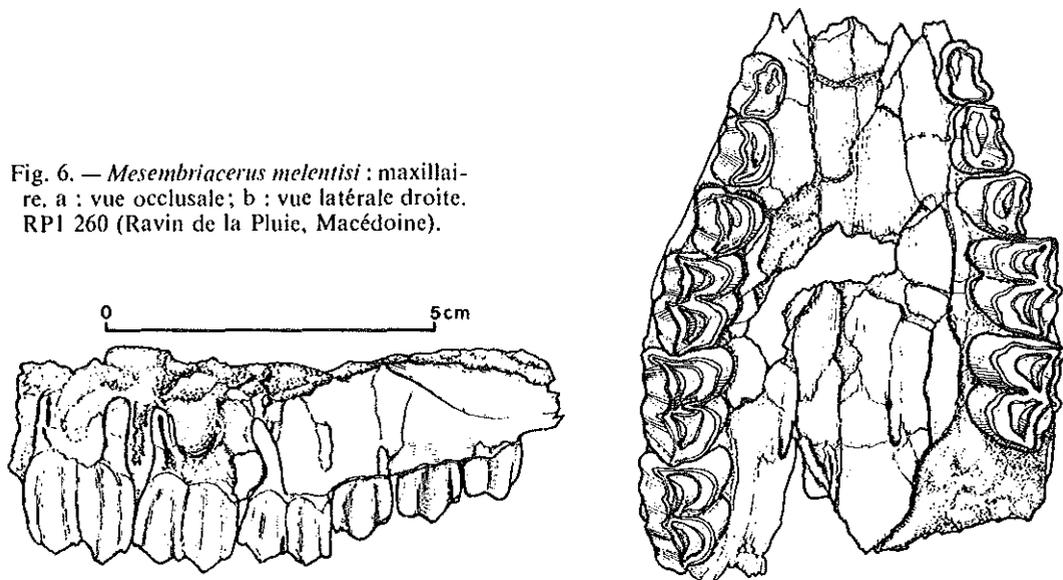
L'occipital est très élevé. La portion supérieure du supraoccipital est très redressée; sur l'holotype elle est presque située dans le même plan que la partie supérieure de l'exoccipital; sur les autres arrières-crânes, elle est un peu plus inclinée. Le supraoccipital est bordé de crêtes saillantes et montre dans sa partie centrale de fortes tubérosités.

Le foramen occipital, de petite taille, est situé en majeure partie dans le plan de la face occipitale. Les condyles sont divisés en deux parties par une carène sub-horizontale; ils ne sont pas très saillants et paraissent enfoncés entre les apophyses paroccipitales. Celles-ci ne sont pas particulièrement robustes. L'écaille du squamosal est haute. Elle est bordée en arrière par une mastoïde large qui ne touche pas le pariétal. La bulle tympanique affiche des dimensions modestes; peu étendue, elle n'atteint même pas, vers le bas, le niveau du plan inférieur du basioccipital. Celui-ci est très épaissi; il se termine postérieurement par une face réniforme presque verticale, haute d'environ 1 cm. Il est allongé, les tubérosités antérieures dépassant vers l'avant le niveau des foramens ovales, de forme triangulaire et divisé en deux parties par une petite gouttière longitudinale. Les tubérosités antérieures sont en forme de crêtes, parallèles dans leur partie antérieure elles divergent ensuite fortement et passent alors sur les faces latérales du basioccipital. Entre les condyles et la base des apophyses paroccipitales existent deux facettes articulaires accessoires pour l'atlas. Les foramens ovales sont de petite taille.

L'avant des palatins se situe au niveau du deuxième lobe des M2/. Les choanes s'ouvrent postérieurement par rapport aux fosses ptérygoidiennes. Les ailes palatines sont très épaissies avec une surface centrale plane qui se prolonge loin vers l'arrière.

2. DENTURE (fig. 6 à 8)

Fig. 6. — *Mesembriacerus melentisi* : maxillai-
re. a : vue occlusale; b : vue latérale droite.
RPI 260 (Ravin de la Pluie, Macédoine).



Lorsqu'on examine les séries dentaires de *Mesembriacerus*, on remarque immédiatement la petite taille de la série des prémolaires par rapport à celle des molaires :

		Dents inférieures				Dents supérieures			
		N	Min.	Max.	M	N	Min.	Max.	M
P2	L	21	5,8	7,6	6,7	12	8,9	10,7	10,1
	I	21	3,3	4,5	4,0	12	7,4	9,7	8,2
P3	L	31	8,6	10,7	9,9	15	9,3	11,4	10,3
	I	31	5,1	6,4	5,7	15	9,1	10,4	9,6
P4	L	33	10,9	13	11,9	15	8,4	10,7	9,4
	I	33	5,9	7,2	6,4	14	9,9	12	11,1
M1	L	37	10,4	14,7	12,3	15	12,3	15	14,1
	I	34	7,8	9,9	8,8	14	12,2	15,7	13,5
M2	L	41	14,2	17,7	15,8	20	14,9	17,7	16,5
	I	36	8,5	10,9	9,7	19	13,8	16,9	15,0
M3	L	36	20,1	29,9	21,9	21	16,5	18,4	17,1
	I	33	8,9	11,6	10,1	18	12,7	16,2	14,8
P2-P4		17	26,5	31,3	29,0	12	29,5	34,7	31,6
M1-M3		22	46,4	52,9	49,8	20	44,5	51,4	47,2
P2-M3		9	74,2	83,4	78,3	12	72,5	81,8	78,3
R	$\frac{P2-P4}{M1-M3} \times 100$	10	55,8	62,3	58,4	12	62,8	69,8	66,5

Tableau 1

Les maxillaires droit et gauche sont entièrement conservés sur deux des crânes; sur un troisième, seules les deux dernières molaires sont préservées. De plus nous possédons 14 rangées maxillaires gauches et 12 droites. L'émail est ridulé. Les deux premières prémolaires sont d'un type assez primitif: dissymétriques avec une trace de bilobation sur la face linguale. P3/ est plus semblable à P2/ qu'à P4/. Les molaires sont le plus souvent dépourvues de colonnettes interlobaires. Il peut y avoir un crochet dans le deuxième lobe, et un îlot central. Le mésostyle est bien développé.

Aucune mandibule n'a été trouvée associée à un crâne. Cependant *Mesembriacerus* étant le seul bovidé de cette taille dans le gisement il n'y a pas de doute à avoir quant à l'association maxillaire-mandibule. Nous possédons 30 mandibules gauches et 33 droites, plus un certain nombre de dents isolées ou de fragments de mandibules.

Le corps mandibulaire est bas, à peine plus haut sous les molaires que sous les prémolaires. La branche montante est très inclinée vers l'arrière, ce qui correspond à l'allongement de la face. La barre séparant P/2 de la canine est d'une taille comparable à

celle de la chèvre mais le trou dentaire s'ouvre un peu plus en avant que chez celle-ci.

I/1 est en forme de pelle, beaucoup plus grande que les deux autres incisives. P/4 est primitive à vallées antérieure et postérieure ouvertes, à paraconide beaucoup plus faible que le parastylide; les molaires possèdent un pli caprin et une colonnette interlobaire; sur M/3 un stylide sépare le deuxième lobe du troisième. En ce qui concerne les proportions des dents, P/3 est petite par rapport à P/4, il en est de même de M/1 par rapport à M/2 et M/3. Nous donnons à titre de comparaison la valeur de ces différents rapports chez *Mesembriacerus*, chez « *Miotragocerus* » du gisement du Ravin des Zouaves n° 5 (Bouvrain et de Bonis, 1984) et chez *Rupicapra* actuel. Dans chaque cas nous avons fait une moyenne sur dix individus.

	<i>Mesembriacerus</i>	<i>Miotragocerus</i> RZO	<i>Rupicapra</i>
P3/P4 × 100	83,9	94,6	85,7
M1/M2 × 100	73,2	82,4	81,0
M2/M3 × 100	72,9	77,0	78,7

Tableau 2

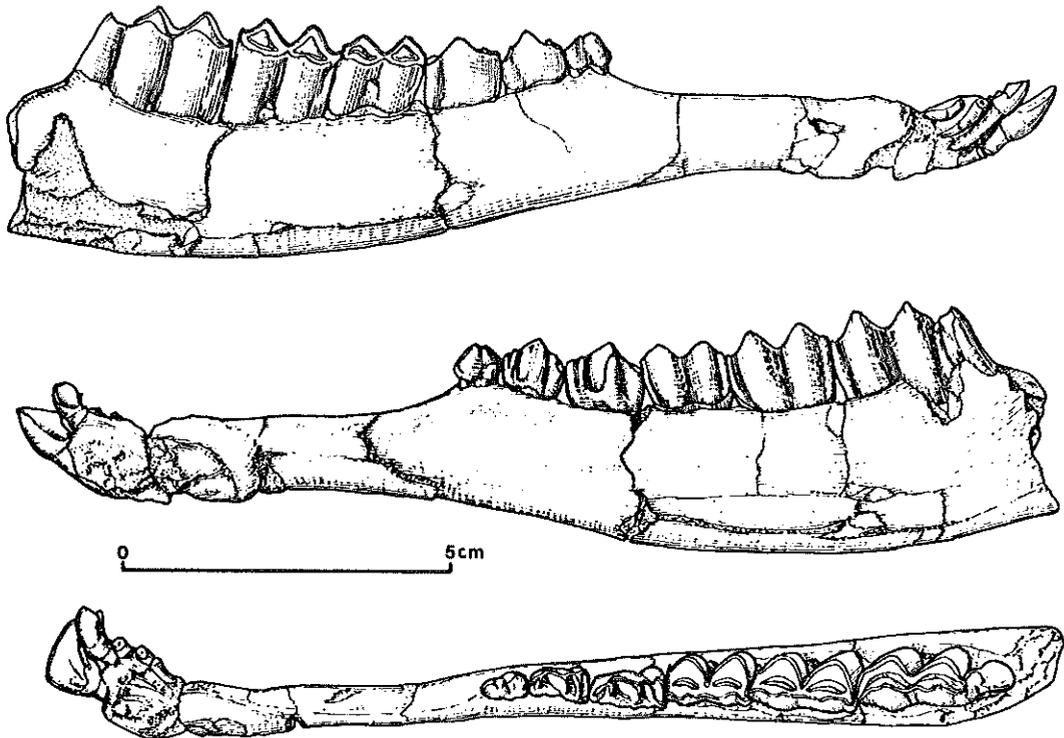


Fig. 7. — *Mesembriacerus melentisi* : héli-mandibule droite. a : vue latérale ; b : vue médiale ; c : vue occlusale. RPI 10 (Ravin de la Pluie, Macédoine).

Toujours plus faibles chez *Mesembriacerus*, ces indices correspondent à un accroissement de taille des dents de l'avant vers l'arrière mieux marqué que chez *Miotragocerus* ou *Rupicapra*.

Nous avons calculé le degré d'hypsodontie (hauteur du deuxième lobe / Longueur de la dent $\times 100$) des quelques dents non usées :

M/1 : 87,8 ; 87,1

M/2 : 104,0 ; 103,2 ; 94,3 ; 97,1 ; 97,7

M/3 : 75,9 ; 74,6 ; 74,0 ; 79,7 ; 77,8

M1/ : 81,9 ; 94,7

M3/ : 101,4 ; 99,4

Ces indices ne sont donc pas très élevés, ils sont plus faibles que ceux calculés sur les dents d'*Oioceros* du même gisement.

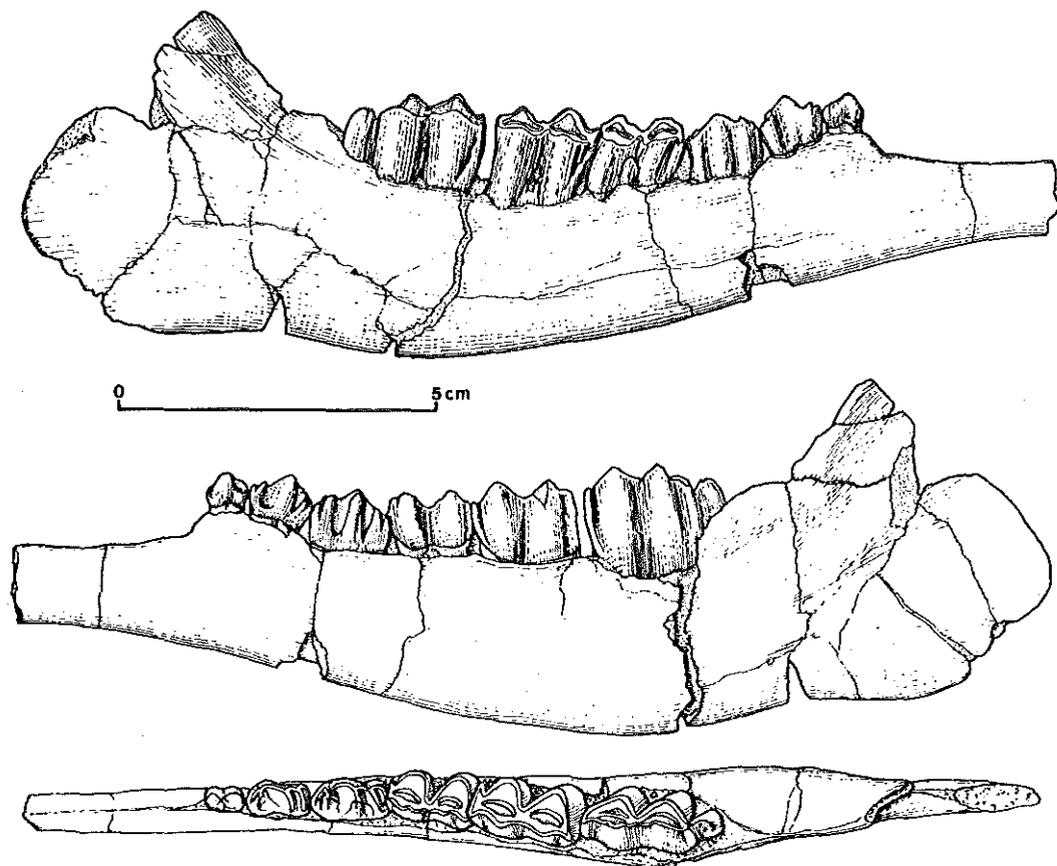


Fig. 8. — *Mesembriacerus melentisi* : héli-mandibule droite. a : vue latérale ; b : vue médiale ; c : vue occlusale. RP1 388 (Ravin de la Pluie, Macédoine).

3. COLONNE VERTÉBRALE (Pl. 1)

Parmi les restes post-crâniens attribuables à *Mesembriacerus* se trouvent plusieurs vertèbres : un segment de colonne vertébrale allant de l'axis à la dixième vertèbre thoracique, un autre comprenant les cinq premières vertèbres cervicales et deux atlas isolés. L'atlas est large et massif; l'arc ventral est épaissi et les ailes transverses sont peu développées. En vue antérieure (cranio-ventrale) les bords des cavités articulaires sont nettement moins hauts que chez la chèvre, la gazelle ou le Tragocère, ce qui correspond à des condyles occipitaux moins saillants. De plus l'arc ventral de l'atlas de *Mesembriacerus* porte quatre facettes articulaires supplémentaires dont sont dépourvus les animaux cités précédemment. Deux de ces facettes, situées de part et d'autre de la ligne médiane de l'arc ventral, sont obliques vers l'arrière, de contour triangulaire et correspondent à la face postérieure du basioccipital. Latéralement à celles-ci, deux autres facettes de taille plus réduite, s'articulent avec les surfaces articulaires situées entre les condyles et la base des apophyses paroccipitales. Cette disposition bien particulière se retrouve plus accentuée encore chez les Ovibovinae : *Urmiatherium*, *Plesiaddax* et *Ovibos*.

Le bord antérieur (cranial) de l'arc dorsal est régulièrement et faiblement concave. Il n'y a pas d'échancrure en V comme chez la chèvre, le Tragocère ou le bœuf. Le tubercule dorsal est fort, les trous de conjugaison et les trous alaires ont des ouvertures bien séparées. Les extrémités caudales des ailes transverses dépassent à peine le plan des surfaces articulaires avec l'axis comme chez le bœuf ou la gazelle alors que chez le Tragocère et chez la chèvre elles s'étendent plus loin vers l'arrière.

En vue postérieure (caudale) on observe sur le bord ventral du trou vertébral une nette dénivellation (fovea dentis) correspondant à l'apophyse odontoïde de l'axis. Le tubercule ventral est proéminent.

La concavité ventrale des ailes transverses est faible comme chez la gazelle, alors qu'elle est beaucoup plus prononcée chez la chèvre, le bœuf ou le Tragocère.

Les deux spécimens d'axis sont malheureusement mal conservés. Ils sont hauts par rapport à leur longueur. Le corps est très massif, le trou vertébral réduit. La surface articulaire avec l'atlas est régulièrement arrondie dépourvue de l'échancrure ventrale présente chez la chèvre et la gazelle.

La troisième vertèbre cervicale a un corps épais, faisant fortement saillie dans le trou médullaire, et réduisant d'autant ce dernier. Comme chez la chèvre la face ventrale du corps cérébral est dépourvue de la carène aiguë existant chez la gazelle ou le bœuf. Sa facette articulaire postérieure est trifoliée. Chez la chèvre ou la gazelle le trou artériel vertébral s'ouvre juste en arrière du bord dorsal de la surface articulaire antérieure alors que chez *Mesembriacerus* comme chez le bœuf il s'ouvre au niveau du tiers le plus dorsal du corps cérébral. L'échancrure du bord caudal de l'arc neural, entre les deux zygapophyses postérieures, est très évasée et diffère ainsi de la forme en V existant chez le bœuf, la gazelle et la chèvre. Les facettes articulaires des zygapophyses postérieures sont très étendues. Alors que chez la gazelle, la chèvre et dans une moindre mesure le bœuf elles sont très redressées, dirigées antéro-postérieurement, elles sont chez *Mesembriacerus* obliques et se prolongent par une zone déprimée jusqu'au trou cérébral. L'épine neurale est moins développée que chez le bœuf mais plus forte que chez la gazelle ou la chèvre. La face dorsale de l'arc neural est bordée latéralement par un bombement reliant la zygapophyse antérieure à la postérieure, l'épine neurale se trouvant ainsi entourée de deux dépressions. Cette disposition, absente chez la chèvre et la gazelle, existe chez le bœuf mais y est nettement moins marquée.

La quatrième vertèbre cervicale ressemble à la troisième, l'épine neurale y est simplement plus développée. La cinquième vertèbre cervicale, en plus des caractères déjà cités précédemment, possède un certain nombre de particularités. En vue antérieure la face articulaire du corps vertébral ne fait pas fortement saillie comme chez la chèvre et surtout le bœuf et la gazelle, elle est entourée latéralement de fortes crêtes reliant les zygapophysies antérieures aux tubercules ventraux, le trou artériel s'ouvrant ainsi dans une dépression. Une telle structure est absente chez la chèvre, la gazelle et le bœuf. La disposition de l'apophyse transverse ressemble plus à celle du bœuf qu'à celle de la chèvre ou de la gazelle. Cependant le tubercule ventral est moins saillant que chez le bœuf mais comparable à celui de la gazelle et de la chèvre. Par contre le tubercule dorsal occupe une position haute et transversale très différente de celle de la chèvre ou de la gazelle, mais plus proche de celle du bœuf.

Les deux dernières vertèbres cervicales sont beaucoup moins bien conservées. La sixième montre une très forte extension de l'apophyse transverse de l'arc neural beaucoup plus importante que chez la chèvre, comparable à celle du bœuf. La septième a un corps bas dont la face inférieure est moins oblique par rapport à l'axe médullaire que chez la chèvre.

4. SQUELETTE APPENDICULAIRE (Pl. 2 et 3)

Il y a relativement peu de restes du squelette appendiculaire, comparé au nombre de pièces dentaires, et le plus souvent en mauvais état de conservation. Nous avons vu en examinant la dentition, qu'à l'exception de deux fragments de mandibules appartenant à un bovidé de grande taille, toutes les autres pièces dentaires pouvaient être attribuées avec une quasi certitude à *Mesembriacerus*. Il était donc logique de penser que tous les os de bovidé de taille moyenne appartenaient à ce genre. Cependant en examinant ces os on s'aperçoit tout de suite qu'ils se répartissent en deux groupes de taille nettement différente avec un nombre d'individus à peu près équivalent dans chaque groupe, l'ensemble de plus grande taille est cependant trop petit pour pouvoir être attribué au grand bovidé dont on ne connaît que deux fragments dentaires. Il y a donc deux possibilités : soit il existe au Ravin de la Pluie deux bovidés de taille moyenne ne se distinguant pas par la dentition mais uniquement par les os des membres, soit il y avait au niveau du squelette appendiculaire une forte différenciation sexuelle chez *Mesembriacerus*. La deuxième hypothèse nous paraît la plus vraisemblable d'une part parce qu'on peut rencontrer chez les bovidés actuels des différences sexuelles de cet ordre et, d'autre part, parce que cette hypothèse est plus simple. Bohlin (1935) a été confronté au même problème pour les os de *Plesiaddax depereti* : il possédait une cinquantaine de restes crâniens de la localité 114, et il n'y avait aucun indice de la présence d'un autre bovidé de taille comparable dans cette localité; cependant les os des membres se répartissaient en deux ensembles de taille encore plus nettement différente qu'au Ravin de la Pluie. Bohlin attribuait ces deux groupes aux mâles et aux femelles de *Plesiaddax* avec, bien sûr, une prudente réserve. Nous ferons de même pour les os du Ravin de la Pluie.

a/ *Humérus*

— mâles(?)	en connexion RPI 704
	isolés RPI 347 - 516
— femelles(?)	en connexion RPI 518
	isolés RPI 348

Tous ces humérus sont fragmentaires et réduits à l'extrémité distale — à part la taille il n'y a pas de différence de structure entre les deux groupes. L'extrémité distale de l'humérus de *Mesembriacerus* est nettement dissymétrique avec un condyle large — la fosse d'insertion du ligament latéral huméro-radial est profonde, et la crête marquant l'origine du muscle extensor carpi radialis est forte.

b/ Radius - cubitus

— mâles(?) en connexion RP1 704

— femelles(?) en connexion RP1 518

Ces deux pièces sont presque complètes, elles sont associées avec des métacarpiens complets également. On peut ainsi calculer le rapport Longueur du métacarpien / Longueur du radius :

RP1 704 = 178 / 179,2 = 0,99

RP1 518 = 162,8 / 154,3 = 1,06

Ce rapport est donc voisin de 1 ; chez les bovidés actuels ce rapport dépasse 1 chez les antilopini et reste inférieur chez les autres bovidés. Sur deux spécimens la tubérosité latérale du radius est très forte comme chez la gazelle mais elle est située en dessous du niveau de la surface articulaire comme chez la chèvre. L'extrémité proximale du cubitus est conservée sur RP1 704; alors que le radius a une longueur comparable à celui de la chèvre, l'olécrâne est plus large mais moins haut. A l'extrémité distale de la face antérieure la coulisse pour l'extenseur radial du carpe est marquée par deux crêtes parallèles.

c/ Carpe

— mâles(?) en connexion RP1 704
isolé scaphoïde RP1 706

— femelles(?) en connexion RP1 518, 705

Comparé à celui de la chèvre le carpe de *Mesembriacerus* est proportionnellement moins large médio-latéralement et plus étiré antéro-postérieurement, il se rapproche plus par ces caractères de celui de la gazelle.

d/ Métacarpien

— mâles(?) en connexion RP1 704
isolé RPL 380, 95, 316

— femelles(?) en connexion RP1 518

Trois de ces métacarpiens sont complets, bien qu'en assez mauvais état. La face dorsale est creusée d'une gouttière sur les deux tiers les plus proximaux de sa longueur. Un des spécimens (RP1 518) a conservé des fragments des rudiments des métapodes latéraux sur une longueur d'environ six centimètres.

e/ Fémur

— mâles(?) RP1 164, 166

Nous ne possédons que deux extrémités proximales incomplètes. La tête articulaire est de type cylindrique.

f/ Tibia

— mâles(?) en connexion RP1 210, 709

— femelles(?) isolés RP1 582

Il s'agit d'extrémités distales. La malléole médiale est très forte, plus proportionnellement que chez la chèvre. En arrière de cette malléole, sur la face médiale se trouve une gouttière nettement délimitée par deux crêtes parallèles.

g/ Tarse

- mâles(?) en connexion RPI 210 (calcanéum, cubonavculaire, astragale, grand cunéiforme), RPI 709 (astragale, cubonavculaire, grand cunéiforme, fragment du calcanéum)
isolé RPI 708 (cubonavculaire)
- femelles(?) en connexion RPI 392 (cubonavculaire, grand cunéiforme), RPI 672 (astragale, cubonavculaire, grand et petit cunéiforme, fragment du calcanéum)
isolés RPI 707 (calcanéum), RPI 187 et RPI 392 (cubonavculaires).

Le calcanéum est trapu, la gouttière pour le perforé est large et peu profonde. Le sustentaculum tali est d'un développement comparable à celui de la chèvre.

Sur l'astragale la lèvre latérale de la trochlée proximale est nettement plus haute que la lèvre médiale; sur la face plantaire les encoches bloquant les mouvements respectifs de l'astragale et du cubo-navculaire sont faibles. Sur le cubo-navculaire la gorge médiane d'articulation avec l'astragale est plus élevée que la latérale; la facette articulaire métatarsienne postérieure est étroite et très redressée.

h/ Métatarsien

- mâles(?) en connexion RPI 210
- femelles(?) en connexion RPI 392, 672
isolé RPI 710

Le métatarsien que nous attribuons à un mâle de *Mesembriacerus* est nettement plus long et plus robuste que les trois autres, mais sa structure est identique. Ces métatarsiens possèdent une gouttière tout le long de leur face antérieure et également le long des deux tiers les plus proximaux de la face postérieure.

L RPI 392 : 160	L Mc/Mt = 1,02
RPI 210 : 183	= 0,97

Bien que les métacarpiens et les métatarsiens que nous possédons n'appartiennent pas aux mêmes individus, nous avons calculé à titre indicatif le rapport de leurs longueurs. Ce rapport est voisin de 1 comme chez les *Antilopini*, *Boselaphus*, *Hippotragus*, *Kobus*...

Ces quelques os des membres que nous venons d'étudier rapidement, à côté de caractères sans doute primitifs comme la gouttière de la face antérieure du métatarsien, possèdent des caractères d'animaux de type coureur : métapodes très allongés, carpe relativement étroit médio-latéralement mais long antéro-postérieurement, profonde fosse d'insertion du ligament latéral huméro-radial, tubérosité latérale du radius très forte, facettes articulaires de la surface proximale du métatarsien incurvées... De plus les os longs posent le problème de la différenciation sexuelle chez *Mesembriacerus*; dans l'hypothèse que nous avons adopté ici, elle aurait été forte.

5. DIMORPHISME SEXUEL ET CLASSES D'ÂGE

Les sept crânes ou fragments de crânes en notre possession sont tous pourvus de chevilles. De plus la structure du basioccipital est identique sur toutes ces pièces. Parmi les ovibovinae de la fin du Miocène *Urmiatherium intermedium* possède selon Bohlin des appendices frontaux dans les deux sexes alors que les femelles de *Plesiaddax depereti*

seraient internes. Tant chez *Urmiatherium* que chez *Plesiaddax* la femelle aurait un basioccipital « normal » pour un bovidé, c'est-à-dire non épaissi. Si on admet qu'il en est de même pour *Mesembriacerus*, dans ce cas tous les crânes seraient des crânes de mâles, et les crânes de femelles seraient inconnus. Cependant la part d'incertitude est beaucoup trop grande et nous pensons qu'il est impossible de savoir pour l'instant si ces pièces correspondent uniquement à des mâles, uniquement à des femelles ou encore à des mâles et des femelles semblables.

A partir des mandibules nous avons tenté une répartition en classe d'âges en nous basant sur les bovidés actuels de taille comparable (tab. 3).

	Age	Nombre de spécimens
1. D/2, D/3, D/4	1 mois	00
2. D/2, D/3, D/4, M/1	8 - 12 mois	00
3. D/2, D/3, D/4, M/1, M/2	1 an - 2 ans	06
4. P/2, P/3, D/4, M/1, M/2, M/3	2 ans - 2 ans 1/2	01
5. P/2, P/3, P/4, M/1, M/2, M/3 - Prémolaires peu usées - Talonide de M/3 peu ou pas usée	2 ans 1/2 - 3 ans 1/2	12
6. P/2 P/3 P/4 M/1 M/2 M/3 - Prémolaires usées - Talonide de M/3 usé - M/1 avec deux vallées	3 ans 1/2 - 4 ans 1/2	19
7. Usure plus forte vallées de M/1 effacées	4 ans 1/2 - 5 ans 1/2	16
8. M/1 usée jusqu'à la racine vallées de M/2 fermées	+ 5 ans 1/2	07

Tableau 3

Ces conclusions sur l'âge de la population du Ravin de la Pluie ne peuvent être avancées qu'avec prudence car il existe des variations importantes dans l'âge d'apparition des dents chez les Bovidae actuels de taille comparable. On peut cependant supposer une durée moyenne de vie ne dépassant guère 6 ou 7 ans pour *Mesembriacerus*. On remarque également l'absence des deux premiers stades d'apparitions dentaires c'est-à-dire des animaux âgés de moins d'un an. Il est possible que les pièces correspondantes, trop fragiles, n'aient pas été conservées dans le gisement. Mais on peut aussi avancer au moins deux autres types d'explication. Dans l'hypothèse d'une formation rapide du gisement, à la suite par exemple d'une inondation de la plaine, on n'obtient qu'une représentation à la fois partielle et instantanée de la faune locale. Dans ce cas l'absence de jeunes pourrait être liée à la saison, *Mesembriacerus* n'aurait eu qu'une seule période de mise bas et le gisement se serait formé peu de temps avant cette période. On peut aussi penser que le troupeau de *Mesembriacerus* n'était composé que d'individus de sexe mâle, les femelles et les jeunes de moins d'un an formant un troupeau séparé en dehors des périodes de reproduction n'ayant pas été fossilisés dans ce gisement. Mais cette dernière hypothèse serait en contradiction avec les conclusions relatives à l'étude des os des membres et qui semblent montrer la présence des deux sexes à la fois.

6. POSITION SYSTÉMATIQUE DE *MESEMBRIACERUS*

En conclusion de cette partie descriptive il est possible de choisir un certain nombre de caractères utilisables pour préciser les affinités de *Mesembriacerus*.

Tableau 4

- 1 - Face longue;
- 2 - Face haute;
- 3 - Rangée dentaire très antérieure (bord postérieur de M3/ situé nettement en avant du bord orbitaire antérieur);
- 4 - Foramen infra-orbitaire s'ouvrant dans une position élevée au-dessus des prémolaires;
- 5 - Partie faciale du jugal bien développée;
- 6 - Lacrymal rectangulaire allongé;
- 7 - Cheville implantées en arrière des orbites;
- 8 - Chevilles très inclinées vers l'arrière;
- 9 - Chevilles obliques vers l'extérieur;
- 10 - Pariétaux courts;
- 11 - Présence de rugosités sur les pariétaux;
- 12 - Foramen supra-orbitaire de grande taille;
- 13 - Condyles occipitaux non saillants sur la face occipitale;
- 14 - Basioccipital épais avec face postérieure haute;
- 15 - Tubérosités antérieures du basioccipital passant sur les faces latérales de l'os;
- 16 - Présence de facettes accessoires pour l'atlas entre les condyles et la base des apophyses paroccipitales;
- 17 - Ailes palatines bien développées avec surface inférieure plane;
- 18 - Bulles tympaniques petites;
- 19 - Atlas avec six facettes d'articulation craniales;
- 20 - Vertèbres cervicales épaissies;
- 21 - Vertèbres cervicales à trou médullaire réduit;
- 22 - Rangées de prémolaires courtes par rapport à celles des molaires;
- 23 - Incisives inférieures centrales (I/1) élargies en pelle;
- 24 - Prémolaires à un stade morphologique encore primitif.
- 25 - Elargissement considérable du nasal.

Ces caractères nous permettent de préciser la place du fossile étudié à l'intérieur de la famille des Bovidés. Certains d'entre eux (18, 24) peuvent être considérés comme primitifs et ne sont d'aucun secours dans une étude phylogénique à ce niveau. D'autres sont de polarité incertaine (12, 23) ou apparaissent par parallélisme dans des sous-familles distinctes de Bovidés (1, 2, 3, 7, 10, 11, 15, 17, 22). Mais plusieurs (13, 14, 16, 19, 20, 21) sont particuliers aux Ovibovinae et ne se rencontrent que chez des représentants de cette sous-famille. Il s'agit de caractères dérivés propres à certains genres de ce groupe. La position systématique d'*Ovibos* a donné lieu à de multiples controverses. Si les auteurs les plus anciens ont eu tendance à le placer parmi les Bovinae, la plupart des auteurs récents ont préféré suivre Simpson et l'ont rangé dans les Caprinae (Sokolov, 1954; Ansell, 1971; Gentry, 1978). En revanche Haltenorth (1963) considère qu'il appartient à une sous-famille particulière, distincte d'ailleurs de celle où se trouve *Budorcas*. Déjà Pilgrim (1939), en s'appuyant sur les formes fossiles, rejetait l'inclusion d'*Ovibos* dans les Bovinae ou les Caprinae. C'est aussi la conclusion à laquelle entraîne l'étude de la face endocrânienne (G. Bouvrain, en préparation); *Ovibos* diffère des Bovinae par un caractère dérivé, l'extension du jugal sur la face, qu'il partage avec les Alcelaphinae, les

Hippotraginae et les Caprinae. Mais ces deux dernières sous-familles se distinguent par la réduction de la face cérébrale du rocher, *Ovibos* restant à un stade plésiomorphe pour ce caractère. Nous considérerons donc les Ovibovinae comme une sous-famille à part entière à laquelle nous rattacherons *Mesembriacerus*.

7. COMPARAISONS ENTRE *MESEMBRIACERUS* ET LES AUTRES OVIBOVINAE DU MIOCÈNE SUPÉRIEUR

Au Miocène supérieur, les Ovibovinae occupaient parmi la faune d'herbivores une place plus importante qu'à l'époque actuelle. Ainsi une dizaine de genres leur ont été attribués, parfois sur des critères indiscutables, parfois de manière beaucoup moins bien argumentée. Ces bovidés étaient particulièrement abondants en Chine; Bohlin (1935a, 1935b) a regroupé en trois genres *Urmiatherium*, *Plesiaddax* et *Tsaidamotherium* les dizaines de spécimens recueillis; il en donne une étude remarquable sur laquelle nous aurons l'occasion de revenir à plusieurs reprises. Ces formes chinoises proviennent de plusieurs gisements: Tossun Nor pour *Tsaidamotherium* et une dizaine de localités du Shansi et du Kansu pour les deux autres. Bien qu'on ait essayé de donner une position stratigraphique précise pour certains sites qui s'étageraient du Vallésien au Turolien, ces datations n'en demeurent pas moins assez incertaines. Absents de la faune des Siwaliks, les Ovibovinae se retrouvent à Samos avec les genres *Parurmiatherium* et *Criotherium*, à Maragha avec *Urmiatherium*, à Garkin avec *Plesiaddax*. D'autre part Thomas (1980) signale la présence d'un Ovibovinae dans le gisement d'Injana (Irak) qui daterait du Vallésien (10-9 M.A.). A plusieurs reprises des Ovibovinae ont été simplement cités dans des listes fauniques des sites de Turquie (Becker-Platen, Sickenberg et Tobien, 1975). En l'absence de tout autre renseignement nous n'en tiendrons pas compte. En Afrique cette sous-famille semble absente au Miocène supérieur; il en est de même en Europe occidentale.

Bohlin (1935a) a le premier mis en évidence les rapports étroits existant entre *Urmiatherium*, *Parurmiatherium*, *Plesiaddax*, *Tsaidamotherium* et *Criotherium*. Il les caractérise ainsi (p. 60): «Les condyles sont courts, leur base est, chez les individus mâles adultes, un peu enfoncée par rapport à la base des apophyses paroccipitales. Entre les condyles et les apophyses paroccipitales se trouve une facette articulaire accessoire pour l'atlas. La base du crâne est épaissie. A partir des bases des chevilles sur la portion supérieure du crâne se trouve une zone rugueuse qui devait jouer un rôle dans la fixation des étuis cornés très épaissis. Le corps des vertèbres cervicales est épaissi et les facettes articulaires sont compliquées. Les dents sont semi-hypsodontes à hypsodontes... Nous avons vu dans la première partie de cet article que *Mesembriacerus* possède tous ces caractères à un stade plus ou moins développé. Nous le placerons donc sans hésitation à côté de ces cinq genres, et nous allons essayer de voir de manière plus précise quelle est sa position à l'intérieur de ce groupe.

Le genre *Urmiatherium* a été créé par Rodler en 1888 pour l'espèce *Urmiatherium polaki* reposant sur un fragment de crâne de Maragha. De Mecquenem (1924) attribuera à cette espèce un autre arrière-crâne, quelques vertèbres cervicales et avec doute quelques dents. Cette espèce demeure mal connue puisque toute la partie faciale manque. La deuxième espèce de ce genre *V. intermedium* (Schlosser, 1903) provient du Shansi et du Kansu (Chine) et est beaucoup mieux connue: Bohlin (1935a) cite une vingtaine de crânes et en donne une description très complète.

Le genre *Criotherium* MAJOR, 1891 ne comprend qu'une seule espèce *Criotherium argalioides* provenant de Samos. Décrit à plusieurs reprises d'abord par Major puis par

Pilgrim et Hopwood (1928) et Bohlin (1935), il est connu par plusieurs crânes, dentitions et vertèbres cervicales.

Plesiaddax, genre créé par Schlosser (1903) sur l'espèce *P. depereti* du Miocène supérieur de Chine, a été particulièrement bien étudié par Bohlin (1935a) qui cite la présence d'une cinquantaine de restes crâniens. Récemment Erdbrink (1978) a placé dans ce genre une nouvelle espèce *P. inundatus* reposant sur quelques restes crâniens et dentaires et sur des éléments du squelette post-crânien du gisement de Garkin (Turquie).

Les deux derniers genres sont très imparfaitement connus : *Parurmiatherium* SICKENBERG, 1932 avec une seule espèce *P. rugosifrons* de Samos et *Tsaidamotherium* BOHLIN, 1935(b) avec une seule espèce également *T. hedini* de Tossun Nor (Chine) ne reposent chacun que sur deux ou trois restes crâniens (la face est inconnue dans les deux genres) et, pour le dernier, sur quelques vertèbres...

Mesembriacerus possède tous les caractères cités par Bohlin auxquels on peut ajouter la longueur de la face, le développement de la partie faciale du jugal et celui du lacrymal, les pariétaux raccourcis, la position des chevilles en arrière des orbites, le passage sur la face latérale des tubérosités antérieures du basioccipital et l'aspect des crêtes palatines. Tous ces caractères le placent sans ambiguïté aux côtés des autres genres que nous rangeons dans les Ovibovini. L'avancement considérable de la rangée dentaire supérieure qui place M3/ bien en avant du bord antérieur de l'orbite semble constituer une autapomorphie qui le distingue des autres genres. *Criotherium* partage avec les formes suivantes une réduction plus accentuée des prémolaires, l'oblitération de la fosse ethmoïdale et la réduction de la fosse lacrymale. Quelques caractères lui appartiennent en propre comme le fort recul des chevilles et leur aspect torsadé, à torsion hétéronyme avec une carène nette ou l'avancement du foramen infra-orbitaire jusqu'au niveau de P2/.

Les autres genres cités, ainsi qu'*Ovibos*, sont marqués par l'augmentation des rugosités à la base des chevilles, la disparition de la fissure ethmoïdale et l'augmentation de la surface des facettes accessoires entre l'occipital et l'atlas. *Ovibos* présente un certain nombre d'autapomorphies comme l'allongement et la torsion homonyme des chevilles, le recul du foramen infra-orbitaire jusqu'au niveau de P4/, la réduction de la saillie du basioccipital et le raccourcissement de la face. Chez les quatre derniers genres, la taille des chevilles se réduit. *Plesiaddax* est le seul genre pour lequel nous n'avons pas pu relever d'autapomorphies bien nettes. On note ensuite un accroissement spectaculaire de la complexité des supports des tissus osseux qui envahissent presque toute la face supérieure de l'arrière-crâne. *Tsaidamotherium* se distingue par la disparition à peu près totale de la cheville gauche. *Urmiatherium* et *Parurmiatherium* exhibent des basioccipitaux particulièrement saillants sur la face ventrale. Le premier possède des chevilles fusionnées et le second a des chevilles qui présentent une torsion homonyme.

Cette analyse phylogénique fait appel à un parallélisme dans l'acquisition de la torsion homonyme, bien que le résultat final soit très différent entre les longues chevilles d'*Ovibos* et les chevilles raccourcies de *Parurmiatherium*. Elle fait appel également à deux réversions, le raccourcissement de la face et la diminution du saillant du basioccipital chez *Ovibos*. Les genres étudiés constituent la tribu des Ovibovini (fig. 9).

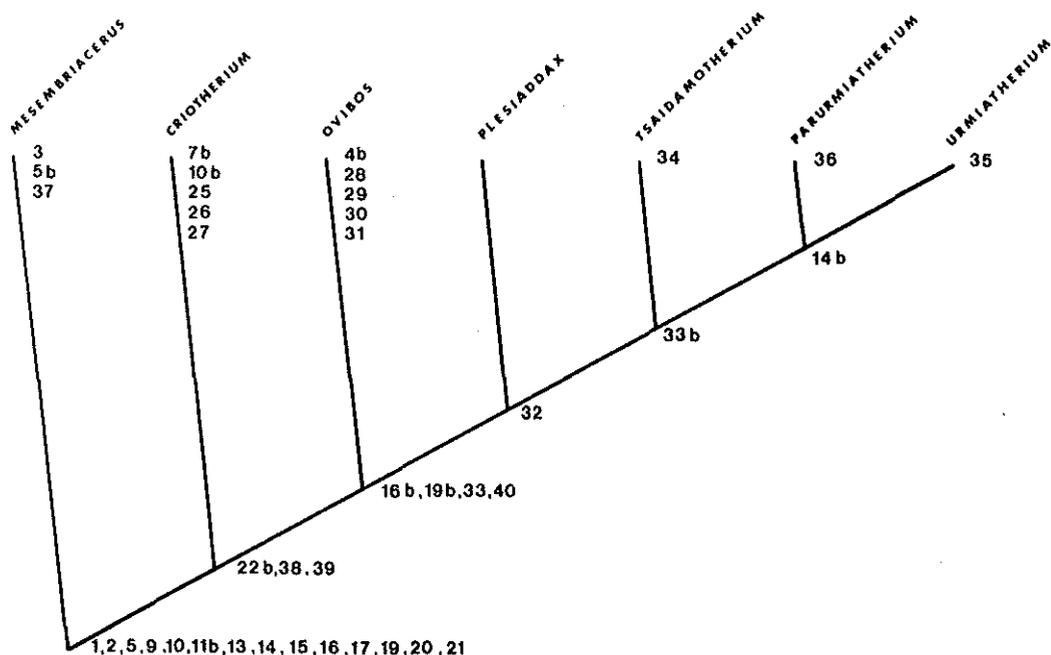


Fig. 9. — Phylogénie des Ovibovini :

1 à 24 : voir tableau 4; 25 : chevilles spirales, carénées, hétéronymes; 26 : frontal fortement surélevé au niveau des chevilles; 27 : foramen infraorbitaire avancé jusqu'au niveau de P2/; 28 : foramen infraorbitaire reculé jusqu'au niveau de P4/; 29 : raccourcissement de la face; 30 : diminution de la saillie formée par le basi-occipital; 31 : allongement des chevilles; 32 : réduction de la longueur des chevilles; 33 : augmentation de la complexité de la base des chevilles; 34 : forte réduction de la cheville gauche; 35 : chevilles très rapprochées et plus ou moins fusionnées sur la ligne médiane; 36 : torsion homonyme des chevilles; 37 : élargissement du nasal; 38 : disparition de la fissure ethmoïdale; 39 : réduction de la fosse lacrymale; 40 : disparition de la fosse lacrymale.

La lettre b indique une accentuation du caractère.

8. GENRES INCERTE SEDIS ATTRIBUÉS AUX OVIBOVINAE

Gentry (1970) place parmi les Ovibovinae certaines formes plio-quaternaires (*Makapania*, *Boopsis*, *Megalovis* et *Lyrocerus*) qui sont pourtant dépourvues de la plupart des caractères dérivés présents chez les formes plus anciennes. Le même auteur (Gentry, 1971) attribue aussi aux Ovibovinae, avec quelques doutes, les genres du Miocène supérieur *Palaeoreas*, *Palaeoryx* et *Damalavus*.

Palaeoryx et *Palaeoreas* sont connus par un nombre de spécimens importants dont plusieurs crânes. Ils ne possèdent aucun des caractères dérivés propres aux Ovibovinae et il n'y a aucune raison de les rapprocher de l'ensemble précédent. *Damalavus borocoi* créé en 1959 par Arambourg sur un fragment de crâne provenant de Bou Hanifia est plus difficile à situer. L'unique spécimen est en effet dépourvu de sa partie faciale ainsi que de l'occipital et de la base du crâne. Il a de plus subi une compression latérale. La longueur du frontal est d'environ 81 mm donc tout à fait comparable à celle de *Mesembriacerus* (82 mm). Par contre le pariétal avec une longueur de 46,5 mm est nettement plus long que celui de *Mesembriacerus* (36,5). La réduction de l'arrière-crâne est donc

beaucoup moins forte chez *Damalavus* que chez *Mesembriacerus*. Les chevilles sont plus robustes chez *Damalavus* que chez *Mesembriacerus*. Le seul caractère dérivé observable chez *Damalavus* semble être la présence de sinus dans les pivots des chevilles. Toutefois ce caractère apparaissant par parallélisme dans de nombreuses sous-familles de bovidés, il ne permet pas une attribution taxonomique. Ce genre ne nous paraît pas pouvoir être placé pour l'instant dans une sous-famille plutôt que dans une autre.

9. CONCLUSIONS

Mesembriacerus est le plus ancien représentant des Ovibovinés connu en Europe. C'est aussi, avec dans une certaine mesure *Criotherium*, le plus primitif. L'âge des formes asiatiques de la sous-famille est difficile à préciser. Les gisements qui les contiennent sont attribués tantôt au Vallésien, tantôt au Turolien; les termes de comparaison et les jalons radio-chronologiques font défaut. L'âge Miocène supérieur paraît toutefois certain.

Tous ces animaux ont cependant atteint des stades morphologiques plus dérivés que ceux que présente *Mesembriacerus*.

La structure du crâne de *Mesembriacerus* montre que contrairement à ce qui était écrit jusqu'à présent, les modifications de la base du crâne et des vertèbres cervicales caractéristiques des Ovibovinae, ne sont pas des conséquences du développement d'un lourd appareil cornual. Cette hypothèse paraissait vraisemblable en considérant un genre comme *Urmitherium*, mais l'épaississement du basioccipital, la position des condyles, l'existence d'une facette accessoire pour l'atlas, les transformations correspondantes de la face antérieure de l'atlas, ainsi que la petite taille du trou médullaire et la grande épaisseur du corps des vertèbres cervicales précèdent l'apparition d'un système « chevilles et plaque osseuse » compliqué et volumineux.

Malgré son crâne massif et ses vertèbres cervicales puissantes, *Mesembriacerus* possédait un squelette appendiculaire relativement gracile et allongé par ses extrémités distales, rappelant quelque peu par ses proportions celui des Antilopini actuels. Cette adaptation aux grands espaces ouverts concorde parfaitement avec les données fournies par le reste de la faune et qui indiquent un paysage dégagé et relativement peu boisé.

FAMILLE DES BOVIDAE SOUS-FAMILLE DES OVIBOVINAE TRIBU DES OVIBOVINI

Antilopes de taille moyenne à grande face longue et haute; chevilles situées en arrière des orbites; rugosités sur la face supérieure du crâne; pariétaux courts; condyles occipitaux non saillants; basioccipital épaissi faisant une saillie très nette sur la face ventrale; tubercule antérieur du basioccipital obliques vers l'extérieur; facettes articulaires pour l'atlas entre le basioccipital et les apophyses paroccipitales; vertèbres cervicales à corps épaissi et canal médullaire réduit; ailes palatines longues et à bord ventral élargi; rangée des prémolaires courte par rapport à celle des molaires.

Genre *MESEMBRIACERUS* BOUVRAIN, 1975

Espèce type : *M. melentisi* BOUVRAIN, 1975.

Holotype : RPI 32, crâne.

Gisement type : Ravin de la Pluie, Vallésien.

Diagnose : Ovibovini primitif de la taille d'une chèvre, fosse lacrymale bien développée, fissure ethmoïdale présente; pas de rugosités frontales; rugosités pariétales présentes; chevilles implantées en arrière des orbites, de longueur moyenne, simples, dirigées vers l'arrière et courbes vers l'extérieur, présence possible d'une gouttière externe; bulle petite; basioccipital à saillant postérieur bien marqué; rangée dentaire supérieure très antérieure (M3/ en avant du bord antérieur de l'orbite); prémolaires primitives, réduites par rapport aux molaires mais moins que chez les autres Ovibovini, hypsodontie faible.

REMERCIEMENTS

Les campagnes sur le terrain en Grèce septentrionale ont été rendues possibles grâce à l'aide du Centre National de la Recherche Scientifique (E.R.A. 963), de la Leakey Foundation for Anthropological Research et de la Fondation Singer-Polignac. Elles ont été effectuées en collaboration avec le laboratoire de Géologie et Paléontologie de l'Université de Thessalonique.

Les dessins et les photos sont dus à C. Sicard. Le manuscrit a été préparé par G. Florent.

BIBLIOGRAPHIE

- ANSELL W.F.H., 1975. — Artiodactyla. In: Meester J. et Setzer H.W. edit. The Mammals of Africa: an identification manual part. 15: 1-93. *Washington Smithsonian Institution Press*.
- ARAMBOURG C., 1959. — Vertébrés continentaux du Miocène supérieur d'Afrique du Nord. *Serv. Cart. geol. Algérie*, n. s. Paléontologie, mém. 4 : 1-159, 52 fig., 18 pl.
- BECKER-PLATEN I.D., SICKENBERG O., TOBIEN H., 1975. — Vertebraten Lokalfaunen der Türkei und ihre Alterstellung. In: Sickenberg O. Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen - Stratigraphie. *Geol. Jahrb.*, 15, ser. B : 47-100.
- BOHLIN B., 1935(a). — Cavicornier der Hipparion. Fauna Nord-Chinas. *Pal. Sin.*, ser. C, IX (4) : 1-166, 142 fig., 20 pl.
- BOHLIN B., 1935(b). — *Tsaidamotherium hedini* n.g. n. sp. *Geografiska Annaler* : 66-74, 11 fig.
- BOHLIN B., 1935(c). — Über die Verwandtschaftlichen Beziehungen von *Criotherium argalioides* FORSYTH MAJOR. *Bull. Geol. Inst. Uppsala*, XXV : 1-12, 6 fig.
- BOUVRAIN G., 1975. — Un nouveau bovidé du Vallésien de Macédoine (Grèce). *C.R. Acad. Sc. Paris*, 280, D : 1357-1359, 1 fig.
- BOUVRAIN G. et BONIS L. de, 1984. — Etude d'un Miotragocère du Miocène supérieur de Macédoine (Grèce). Colloque Cuvier, Montbéliard (sous presse).
- ERDRINK B.D.P., 1978. — Fossil Ovibovines from Garkin near Afyon, Turkey (1 et 2). *Proc. Kon. Neder. Akad. Wet. Amsterdam*, ser. B, 81 (2) : 145-185, 5 pl.
- GENTRY A.W., 1970. — Revised classification from *Makapania broomi* WELLSAND COOKE (Bovidae, Mammalia). *Paleontologia Africana*, 13 : 63-67, 4 fig.
- GENTRY A.W., 1971. — The earliest goats and other antelopes from the Samos Hipparion fauna. *Bull. Brit. Mus. (nat. hist.)*. *Geology*, 20 (6) : 229-296, 16 fig., 6 pl.
- GENTRY A.W., 1978. — Bovidae. In: Maglio V.J. and Cooke H.B. ed. Evolution of African Mammals. *Harvard Univ. Press*, 27 : 540-572, 10 fig.
- HALTENORTH T., 1963. — Klassifikation der Säugetiere. Artiodactyla I (18). In: *Handbuch der Zoologie*, Berlin, 8-32 I (18) : 1-167, 16 pl.
- MAJOR F., 1891. — Considérations nouvelles sur la faune des Vertébrés du Miocène supérieur de l'Ile de Samos. *C.R. Acad. Sc. Paris*, CXIII : 608-610.

- MECQUENEM R. (de), 1924-25. — Contribution à l'étude des fossiles de Maragha. *Ann. Pal.*, 13 : 135-160, 4 pl. : 1-36, 5 pl.
- PILGRIM G.E., HOPWOOD A.T., 1928. — Catalogue of the Pontian Bovidae of Europe. *British Museum* (nat. hist.), Londres : 1-106, 3 fig., 9 pl.
- PILGRIM G.E., 1939. — The fossil Bovidae of India. *Pal. Ind.*, n. s., XXVI (1) : 1-356, 35 fig., 8 pl.
- RODLER A., 1888. — Schädelfragment eines Sivatheriden. *Anz. d. Akad. Wiss. Wien, Math. Naturw. Kl.*, 12 : 114-115.
- SCHLOSSER M., 1903. — Die fossilen Säugethiere Chinas nebst einer Odontographie der recenten Antilopen. *Abh. Math. Physk. Cl. K. Bay. Akad. Wiss.*, 33 : 1-221, 32 fig., 14 pl.
- SICKENBERG O., 1932. — Eine neue Antilope, *Parurmiatherium rugosifrons* n. g. n. sp. aus dem Unterpliozän von Samos. *Ak. Anzeiger*, 1, *Akad. d. Wiss. Math. naturw. Abt. Wien* : 10-11.
- SOKOLOV I.I., 1954. — Versuch einer natürlichen Klassifikation der Horntiere (Bovidae). *Tr. Zool. Inst. Akad. Nauk., URSS*, 14 : 1-294.
- THOMAS H., SEN S., LIGABUE G., 1980. — La faune miocène de la formation Agha Jari du Jebel Hamrim (Irak). *Proc. Kon. Neder. Akad. Wet.*, ser. B, 83 (3) : 269-287, 2 pl., 1 fig.

LÉGENDES DES PLANCHES

PLANCHE 1

Mesembriacerus melentisi

- 1 : Atlas - a : vue cranio-ventrale; b : vue caudale (RP1 307);
- 2 : Axis - a : vue latérale gauche; b : vue latérale droite (RP1 376);
- 3 : Troisième vertèbre cervicale - a : vue craniale; b : vue caudale (RP1 376);
- 4 : Cinquième vertèbre cervicale - vue crâniale (RP1 376); f.a : facettes accessoires; Ravin de la Pluie, Macédoine.

PLANCHE 2

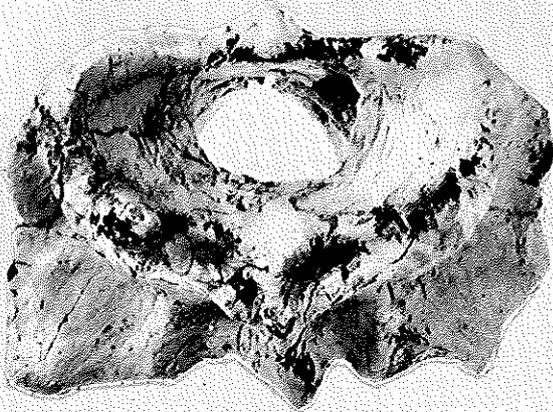
Mesembriacerus melentisi

- 1 : Humérus droit, extrémité distale en vue antérieure (RP1 347);
- 2 : Humérus droit, extrémité distale en vue antérieure (RP1 348);
- 3 : Humérus et radio-cubitus gauches en vue latérale (RP1 518);
- 4 : Carpe et métacarpe gauches - a : vue latérale; b : vue antérieure; c : vue postérieure. Notez la présence des métacarpiens II et V (RP1 518); Ravin de la Pluie, Macédoine.

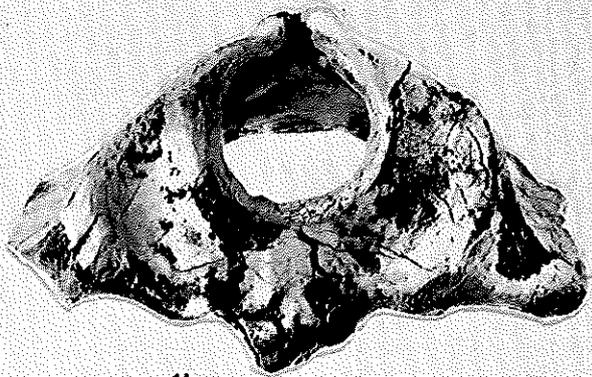
PLANCHE 3

Mesembriacerus melentisi

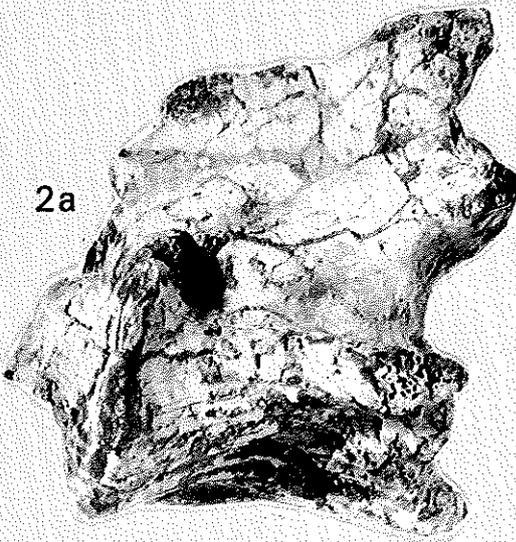
- 1 : Métatarsiens III-IV et phalanges droits - vue antérieure (RP1 392);
- 2 : Métatarsiens III-IV droits - vue antérieure (RP1 210);
- 3 : Humérus et radio-cubitus droits - vue médiale (RP1 704);
- 4 : Métacarpiens III-IV droits - a : vue médiale; b : vue antérieure (RP1 704); Ravin de la Pluie, Macédoine.



1a



1b



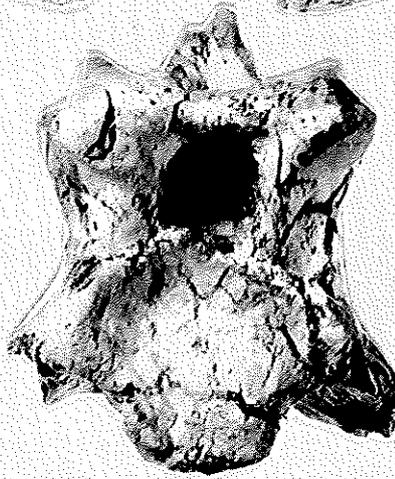
2a



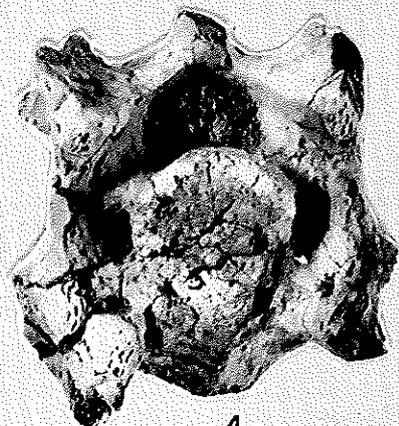
2b



3a



3b



4

