

**LES BOVIDAE (ARTIODACTYLA, MAMMALIA) DU MIOCÈNE
MOYEN DE LA FORMATION HOFUF
(PROVINCE DU HASA, ARABIE SAOUDITE)**

par
Herbert THOMAS*

SOMMAIRE

| | page |
|--|------|
| Résumé, Abstract | 158 |
| Introduction | 158 |
| Systematique | 159 |
| Genre <i>Pachytragus</i> SCHLOSSER | 159 |
| Genre <i>Caprotragoides</i> THENIUS | 166 |
| Genre <i>Protragocerus</i> DEPÉRET | 171 |
| Genre et espèce indét. 1 | 175 |
| Squelette postcrânien des Bovidés de taille moyenne | 176 |
| Conclusions à l'étude des os des membres | 194 |
| Genre <i>Homoiodorcas</i> THOMAS | 195 |
| Genre et espèce indét. 2 | 200 |
| Conclusions générales | 200 |
| Paléoenvironnement | 200 |
| Biostratigraphie | 202 |
| Origine du peuplement et échanges fauniques Asie-Afrique | 203 |
| Remerciements | 204 |
| Bibliographie | 204 |
| Légende des planches | 206 |

*Institut de Paléontologie, 8 rue de Buffon, 75005 Paris et Musée de l'Homme (LA. 49), Place du Trocadéro, 75016 Paris.

RÉSUMÉ

L'étude des Bovidés du gisement d'Al Jadidah (Formation Hofuf, Arabie Saoudite) confirme que l'âge de la faune de ce gisement est proche, sans être plus ancien, de celui de Fort Ternan (14 m.a.) ou de Beni Mellal. L'âge de la Formation Hofuf précède par ailleurs d'un intervalle de temps très court l'âge des dépôts les plus anciens de la Formation de Ngorora (Kenya). 7 à 9 espèces ont été dénombrées, dont 2 à 4 demeurent indéterminées. Si la grande diversité spécifique des Bovidés de ce gisement témoigne de l'existence d'immigrations en provenance de l'Asie antérieure (e.g. *Pachytragus ligabuei* sp. nov.), le peuplement des Bovidés d'Al Jadidah est en réalité la résultante d'une influence double, de l'Asie antérieure et surtout de l'Afrique (e.g. lignée des *Caprotragoides* et le Neotragini? *Homoiodorcas*). Les Bovidés d'Al Jadidah traduisent dans leur ensemble le caractère prédominant des milieux ouverts à très ouverts, conclusion qui s'était déjà dégagée des deux études préliminaires.

ABSTRACT

The study of the bovids from Al Jadidah (Hofuf Formation, Saudi Arabia) confirms that the fauna comes from a pre-*Hipparion* level. The Al Jadidah age is close to that of Fort Ternan (14 m.y.) and Beni Mellal, but cannot be older than that of Fort Ternan. The age of the Hofuf Formation is close to but slightly older than the oldest deposits of the Ngorora Formation (Kenya). 7 to 9 species have been recorded, of which 2 to 4 remain indeterminate. If the great specific diversity of the bovids from this locality gives evidence of immigrations from anterior Asia (Turkey) (e.g. *Pachytragus ligabuei* sp. nov.), the bovid assemblage of Al Jadidah results in fact from a double influence: from the anterior Asia and mainly from Africa (e.g. the *Caprotragoides* lineage and the Neotragini? *Homoiodorcas*). The Al Jadidah bovids reflect, on the whole, the predominant character of open to very open environment, which supports the conclusions drawn from our two preliminary studies.

INTRODUCTION

Les Bovidés qui font l'objet de cette étude proviennent des dépôts continentaux, attribués à la Formation Hofuf, qui affleurent à proximité de la zone côtière le long du golfe arabo-persique. Ayant exposé l'historique de la découverte des premiers restes de Vertébrés néogènes en Arabie Saoudite dans deux notes préliminaires (Thomas *et al.*, 1978 ; Sen & Thomas, 1979), je ne crois pas utile d'y revenir.

Dans la région de Al Hofuf, les dépôts continentaux de la Formation Hofuf constituent un vaste plateau gréseux, profondément entaillé par l'érosion. Au nord de Al Hofuf, ces dépôts forment un ultime escarpement vers l'Est et dominant des séries sédimentaires, principalement marines, attribuées aux Formations Dam et Hadruk.

En 1976, la découverte fortuite d'une centaine de restes de Vertébrés fossiles à quelque 20 km au N-NW de Barqā Rukbān, où Steineke et Koch (*in* Powers *et al.*, 1966) ont relevé la séquence-type de la Formation Hofuf, nous incita à effectuer une courte mission de reconnaissance et de fouilles en novembre 1977. Dans la note préliminaire (Thomas *et al.*, 1978) faisant état du matériel fossile récolté cette année-là, étaient mentionnés les Bovidés suivants : *Gazella* sp., *Protragocerus* sp. et *Pseudotragus* aff. *potwaricus*.

Le genre *Pachytragus*, reconnu ici, n'avait pas été signalé dans la liste faunique de la note préliminaire sur le gisement d'Al Jadidah (Thomas *et al.*, 1978), celle-ci ne faisant état que du matériel récolté en 1977. Les restes fossiles attribués à ce grand Bovidé ont été récoltés l'année suivante.

Cette année-là, une nouvelle campagne de fouilles à Al Jadidah, effectuée en février-mars 1978 en collaboration avec l'Université du Pétrole et des Minéraux à

Dhahran, permit la récolte de plus de 600 restes de Vertébrés, dont quelques restes de Rongeurs qui firent l'objet de la seconde note préliminaire (Sen & Thomas, 1979). L'âge du gisement d'Al Jadidah put dès lors être précisé : unité mammalienne MN 6 de Mein (1975). En 1980, durant la campagne de fouilles dans la région d'As Sarrar, située à quelque 250 km au N-W d'Al Hofuf et dont tous les affleurements appartiennent à la Formation Dam (Thomas *et al.*, 1982 ; Thomas, 1982), près d'une tonne de sédiment fut récoltée à nouveau à Al Jadidah où elle fut aussitôt lavée et tamisée. Le résidu traité par la centrifugeuse du laboratoire de physique de l'Université d'Amsterdam permit la découverte de nouveaux restes de micromammifères actuellement en cours d'étude par Sevket Sen.

Tous les restes de Vertébrés d'Al Jadidah proviennent d'un dépôt de chenal de très faible extension stratigraphique (moins de 50 cm) et latérale (sur 20 m environ). Tous les fossiles ont été recueillis en place dans des sables graveleux jaunes plus ou moins indurés. La fouille s'est limitée à la couche fossilifère accessible, située juste sous l'escarpement.

ABRÉVIATIONS

| | | |
|------|--|--------------------------------------|
| AJ | : Al Jadidah | Department of Antiquities & Museums, |
| AS | : As Sarrar | Riyadh (Arabie Saoudite). |
| BN | : Baringo Ngorora | National Museums of Kenya, Nairobi. |
| FT | : Fort Ternan | |
| MNHN | : Museum National d'Histoire Naturelle, Paris. | |
| D | : droit | |
| G | : gauche | |

SYSTÉMATIQUE

Famille **BOVIDAE**

Sous-famille ? **CAPRINAE** GILL, 1872

Genre **PACHYTRAGUS** SCHLOSSER, 1904

Diagnose du genre : in Gentry, 1971, p. 244.

Espèce-type : *Pachytragus crassicornis* Schlosser, 1904.

Gisement-type : Samos.

REMARQUES

En raison du matériel extrêmement réduit dont je dispose pour Al Jadidah, il n'est pas dans mon propos de discuter du bien-fondé de la proposition de Solounias (1981, p. 201) qui réunit le genre *Pachytragus* au genre *Protoryx* Major, 1891. Je ne discuterai pas non plus du rang supragénérique de ces deux genres, à propos desquels Solounias (*ibid.*) se garde précisément de prendre parti. Parallèlement au travail de Solounias, j'avais élevé quelques doutes (Thomas, 1981, p. 396-397) quant à la nécessité de séparer

ces deux genres malgré l'énumération faite par Gentry (1971) d'un petit nombre de caractères diagnostiques permettant, selon lui, de les séparer. Bien que sensible à la valeur des arguments avancés par Solounias, je préfère attendre les résultats des travaux du Pr U. Lehmann et de Mme Meike Köhler-Lopéz sur les Bovidés du groupe *Pachytragus-Protoryx* des gisements de Paşalar et de Çandır en Turquie, Bovidés dont Berg avait indiqué l'existence dans une note préliminaire (Berg, 1975).

Le genre *Pachytragus* réunit les formes suivantes :

1. *Pachytragus crassicornis* SCHLOSSER, 1904, p. 56.
Lectotype : frontal figuré par Schlosser 1904, pl. XI, fig. 11 ; actuellement à Munich.
Gisement-type : Samos (Grèce).
Diagnose : in Gentry, 1971, p. 254.
2. *Pachytragus laticeps* ANDREE, 1926, p. 153 (Pilgrim & Hopwood, 1928).
Holotype : crâne figuré par Andree, 1926, pl. 12, fig. 5 et 9 ; actuellement à Münster.
Gisement-type : Samos (Grèce).
Autre localité : Maragheh (Iran).
Diagnose : in Gentry, 1971, p. 245.
3. *Pachytragus solignaci* ROBINSON, 1972, p. 75.
Holotype : crâne T-3657, figuré par Robinson, 1972, p. 77, fig. 1.
Gisement-type : Bled Douarah, loc. 20 de la Formation Beglia (Tunisie), niveau inférieur.
Autre localité : loc. 2/11, membre D de la Formation de Ngorora (Thomas, 1981, p. 393).
Diagnose : in Robinson, 1972, p. 76.

Pachytragus ligabuei sp. nov.

(Pl. I, fig. 1-3 et fig.-texte 1b)

Holotype : mandibule gauche avec P/2-M/3 (AJ 70). Collections paléontologiques du Département of Antiquities & Museums, Riyadh (Arabie Saoudite). Pl. I, fig. 1-2 et fig.-texte 1b.

Autre matériel : un fragment d'une extrémité proximale de métacarpe (AJ 217) ; une extrémité proximale de radius (AJ 210) ; un os crochu (AJ 233) ; une extrémité proximale de fémur (AJ 554) ; une extrémité distale de fémur (AJ 580) ; un fragment d'extrémité distale de métapode (AJ 626) ; un fragment de phalange I (AJ 613) et quatre phalanges II dont une extrémité distale (AJ 172 ; AJ 251 ; AJ 616 ; AJ 635).

Localité-type : Al Jadidah, province du Hasa (Arabie Saoudite).

Niveau-type : Formation Hofuf.

Age : Miocène moyen (Thomas *et al.*, 1978 ; Sen & Thomas, 1979).

Dérivation de nom : nom d'espèce dédié à Giancarlo Ligabue, principal promoteur de toutes nos campagnes de fouilles en Arabie Saoudite (1977-1981).

Diagnose : grande antilope dont la taille est voisine de celle d'un Oryx. Dents hypso-

dontes ; profil des lobes en vue occlusale plus trapézoïdal que triangulaire ; faces labiales des lobes très carénées, présentant un contour ogival en vue occlusale ; rangée prémolaire relativement courte ; P/3 sans sillon latéral entre protoconide et hypoconide ; le paraconide bien développé s'infléchit vers l'arrière ; le métaconide est soudé à l'entoconide ; l'aile antérieure de l'entoconide de la P/4 est soudée vers l'avant au métaconide ; un sillon marqué sur la face labiale de la P/4 ; la branche montante de la mandibule est très inclinée vers l'arrière.

DENTURE INFÉRIEURE (Pl. 1, fig. 1-2 et fig.-texte 1b).

Les caractéristiques morphologiques de la denture inférieure sont les suivantes (fig. 1b) :

- dents hypsodontes ;
- profil des lobes en vue occlusale plus trapézoïdal (apomorphie) que triangulaire, affectant principalement la M/1 ;
- murailles linguales moyennement ondulées ; les cuspides principales ne présentent aucune saillie sur la face linguale ;
- faces labiales des lobes fortement carénées, présentant un contour ogival en vue occlusale ;
- ébauche de pli caprin sur la M/2 ;
- colonnette interlobaire présente sur la M/1 : celle-ci prend naissance à la base de chacun des deux lobes ; absente sur la M/2 (collet de la M/3 non accessible) ;
- troisième lobe de la M/3 bien développé ;
- séparation tardive des deux lobes de la M/3 du côté labial ;
- émail rugueux ;
- rangée prémolaire relativement courte, puisqu'elle ne représente que 52,5 % de la longueur molaire ;
- sur la P/3, le paraconide est bien développé et s'infléchit nettement vers l'arrière ; le métaconide est soudé à l'entoconide ; il subsiste un petit îlot d'émail dans l'ensemble métaconide-entoconide ; la vallée 4 (Heintz, 1970) séparant l'entoconide de l'entostylide est à peine ouverte ; il n'y a pas de sillon latéral entre le protoconide et l'hypoconide, mais le tiers postérieur de la face labiale présente toutefois une légère concavité (voir fig. 1b) ;
- sur la P/4 il semble que ce soit l'aile antérieure de l'entoconide qui s'est soudée au métaconide, lequel s'infléchit nettement vers l'avant. A l'emplacement de la vallée 3, obturée, subsiste un sillon assez net ainsi qu'un îlot d'émail ; en revanche la fermeture de la vallée 4 est complète, il n'en subsiste que deux petits îlots d'émail ; la face labiale présente ici un profond sillon entre le protoconide et l'hypoconide.
- la branche mandibulaire horizontale est moyennement élevée ; la branche montante est très inclinée vers l'arrière :

| | |
|--|-------|
| hauteur minimale derrière M/3 | 53 mm |
| hauteur minimale sous le milieu de la M/1 | 32 mm |
| hauteur minimale de la portion interdentaire | 21 mm |
| hauteur de la branche montante | 99 mm |
| rayon de l'angle de la mandibule | 81 mm |

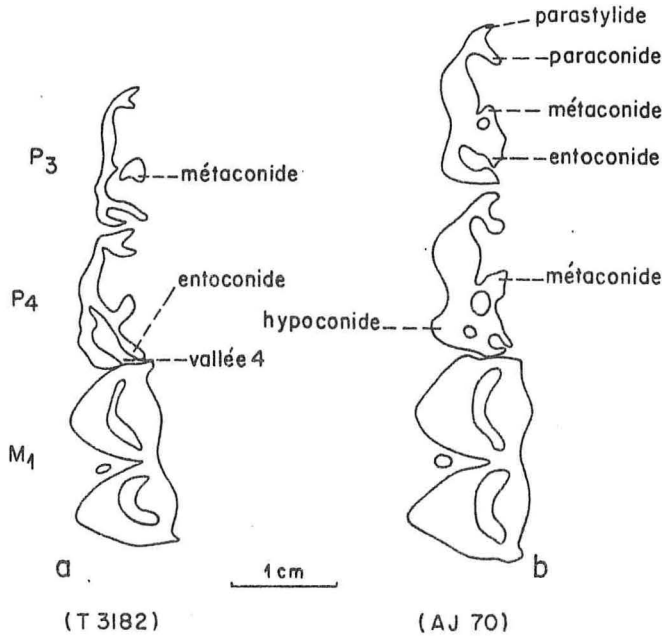


Fig. 1. — P/3-P/4 et M/1 inférieures de *Pachytragus solignaci* (a) de Bled Douarah et de *Pachytragus ligabuei* sp. nov. (b). Le sillon latéral sur la face labiale de la P/4 de T-3182 est ici à peine visible en vue occlusale, car il n'affecte guère la partie sommitale de la dent ; le sillon est bien prononcé par contre dans la partie basale.

| | P/2 | P/3 | P/4 | M/1 | M/2 | M/3 | P/2-P/4 | M/1-M/3 |
|-----|--------|----------|------|-----------|-----------|-------|---------|---------|
| L/1 | 11,4/- | 14,4/7,9 | 15/9 | 19,3/12,8 | 24,6/13,3 | 35/12 | 42 | 80 |

Tableau 1
Dimensions des dents inférieures de *Pachytragus ligabuei* sp. nov. (AJ 70).

SQUELETTE POSTCRÂNIEN

Seul le critère de la taille laisse supposer que quelques éléments postcrâniens appartiennent à la même espèce que celle représentée par la mandibule.

Radius : extrémité proximale AJ 210 (D)

La facette externe de l'extrémité proximale du radius AJ 210 est nettement déjetée vers le bas par rapport au plan formé par la facette articulaire interne. En vue frontale les deux condyles articulaires de l'humérus correspondant doivent donc former un angle assez net. D'autre part, le diamètre antéro-postérieur de la facette externe de l'extrémité proximale du radius est bien plus court que celui de la facette interne. Enfin la gorge médiane est large et relativement peu profonde. On peut donc supposer que la lèvre externe de l'humérus correspondant doit être large et mousse.

Dimensions :

| | |
|---|---------|
| D.T. Prox. | 39 mm |
| DAP maximal de la facette externe | 14,8 mm |
| DAP maximal de la facette interne | 20 mm |

Fémurs : extrémité proximale AJ 554 (D) (Pl. I, fig. 3) ; extrémité distale AJ 580 (G).

En vue dorsale, l'obliquité du grand trochanter par rapport à l'axe de la tête articulaire et du col du fémur AJ 554 est modérée. Bien que cette extrémité proximale soit sensiblement de la même taille que celle du fémur 62.2784 de Fort Ternan, que Gentry (1970, p. 289) se garde d'attribuer avec certitude à *Caprotragoides* (= *Pseudotragus*), l'échancrure entre la tête articulaire et le grand trochanter est plus basse que sur le fémur de Fort Ternan (voir Pl. I, fig. 3).

L'extrémité proximale du fémur d'Al Jadidah présente une tête de type nettement cylindrique. Comme l'a souligné Heintz (1970, p. 49), un « fémur dont la tête articulaire est cylindrique possède toujours une trochlée distale dissymétrique ». Or, l'extrémité distale du fémur AJ 580 présente les caractéristiques suivantes :

- la gorge trochléenne correspondant à l'articulation de la rotule est large ;
- le développement des deux lèvres de la trochlée semble assez similaire ; la trochlée présente de ce fait un profil assez symétrique.

Cette dernière observation contredirait donc l'hypothèse selon laquelle les deux épiphyses appartiennent au même taxon. En réalité, tandis que la lèvre externe est partiellement tronquée, la partie proximale de la lèvre interne fait totalement défaut, conférant ainsi une allure symétrique à une trochlée vraisemblablement dissymétrique initialement. Je ne retiens donc pas ici l'hypothèse de l'existence d'un second Bovidé de grande taille qui n'est d'ailleurs attesté par aucun autre reste osseux.

Dimensions de l'extrémité proximale AJ 554 :

| | |
|---|---------|
| largeur maximale | 68 mm |
| diamètre transverse de la tête articulaire | 33 mm |
| diamètre antéro-postérieur de la tête articulaire | 25,6 mm |

Dimensions de l'extrémité distale AJ 580 :

| | |
|---|-------|
| largeur maximale | 48 mm |
| écartement des deux lèvres trochléennes sur la face distale | 20 mm |

Phalanges II : AJ 172, AJ 251, AJ 616 et AJ 635.

Les tubérosités externe et interne qui bordent la face proximale des phalanges sont peu développées. Les facettes sur lesquelles s'articulent les sésamoïdes sont très réduites. En vue frontale, les phalanges ne sont pas rectilignes : elles présentent en effet un contour concave vers l'extérieur, caractère que l'on retrouve sur les phalanges des gazelles. Il n'est pas impossible que ce caractère corresponde à une adaptation à la locomotion rapide, du fait de l'écartement concomitant des phalangettes au sol.

Dimensions :

| | AJ 172 | AJ 251 | AJ 616 |
|---------------|--------|--------|--------|
| largeur | 54 | 48 | 52 |
| D.T. proximal | 15,8 | 16 | - |

DISCUSSION

Compte tenu de l'âge accordé à la Formation Hofuf (Thomas *et al.*, 1978), la présence à Al Jadidah d'un Bovidé de grande taille est assez surprenante. De tous les gisements anté-hipparions de l'Ancien Monde, seuls celui de Çandır et peut-être celui de Paşalar en Turquie (Berg, 1975) ont livré des Bovidés d'aussi grande taille, représentants du groupe *Pachytragus-Protoryx*. Or, précisément, tous les caractères dentaires observés sur la mandibule d'Al Jadidah se retrouvent, sans exception, chez une forme bien plus petite du genre *Pachytragus*, *P. solignaci*, qui provient du niveau inférieur anté-hipparions de Bled Douarah dans la Formation Beglia en Tunisie (Robinson, 1972). Certains de ces caractères sont apomorphes, notamment les structures très particulières des P/3-P/4 (voir fig. 1), la perte de la colonnette interlobaire à la M/2, le raccourcissement de la rangée prémolaire, et l'allure trapézoïdale de la M/1 en vue occlusale. Mais les synapomorphies concernant les P/3-P/4 témoignent, à elles seules, de l'étroite parenté phylétique entre le grand Bovidé d'Al Jadidah et *Pachytragus solignaci* de Bled Douarah. J'attribue donc ce grand Bovidé au genre *Pachytragus*. Bien que les prémolaires de *P. solignaci* n'aient pas été décrites par Robinson (*ibid.*), j'ai pu me rendre compte de l'étroite conformité de structure des prémolaires des deux formes, grâce à une mandibule inférieure de *P. solignaci* munie des P/3-M/3 (MNHN T. 3182 de la loc. 17 de Bled Douarah) — et ayant atteint le même degré d'usure —, dont Robinson avait généreusement fait don avec quelques autres pièces à l'Institut de Paléontologie (voir fig. 1a).

Avant d'aborder le problème de l'attribution spécifique et ses conséquences biostratigraphiques, mentionnons brièvement les caractères morphologiques des P/3-P/4 sur la mandibule T. 3182 de *Pachytragus solignaci* :

— le processus de molarisation de la P/4 diffère de celui que l'on rencontre habituellement, par exemple chez les Miotragocères ou chez *Kabulicornis ahmadi* de Pul-e Charkhi en Afghanistan (Heintz & Thomas, 1981, p. 36-37), par le fait que l'aile antérieure de l'entoconide se détache complètement du conide médio-labial pour se souder vers l'avant au métaconide, créant ainsi une fosse médiane reliée directement à la vallée 4 (voir fig. 1a) ; le métaconide, quant à lui, s'infléchit nettement vers l'avant ;

— sur la P/3, l'entoconide est toujours en place, tandis que le métaconide n'est pas soudé dans sa partie sommitale à la face labiale (fig. 1a) ;

— le sillon latéral sur la face labiale est bien marqué sur la P/4 — caractère noté par Gentry (1971, p. 244) dans la diagnose du genre *Pachytragus* —, mais n'existe pas sur la P/3.

Notons au passage que la M/2 est munie d'une colonnette interlobaire qui prend naissance à la base des deux lobes (colonnette qui fait défaut dans la forme arabe), ainsi que sur la M/3. Ce caractère n'est pas propre au spécimen T. 3182 puisqu'il a déjà été souligné par Robinson (1972, p. 80) pour d'autres spécimens. La même observation concerne les molaires de la mandibule BN 926 de Ngorora (loc. 2/5 ; membre B 5) que j'ai attribuée d'une manière dubitative à *Pachytragus*, quoique la présence de ce genre soit certaine dans cette Formation de Ngorora (Thomas, 1981, p. 396).

On constate donc que le *Pachytragus* d'Arabie diffère de *P. solignaci* par un degré plus fort de molarisation des prémolaires, par un raccourcissement sensiblement plus important de la rangée pré-molaire, par la perte de la colonnette interlobaire à la M/2 (et très vraisemblablement à la M/3), et surtout par une taille bien plus grande. Ce dernier caractère, le plus remarquable, joint aux autres caractères distinctifs, justifie la création d'une nouvelle espèce, *Pachytragus ligabuei* sp. nov. L'indice PM X 100/M est égal à 57,9 chez *P. solignaci* d'après les mesures indiquées par Robinson (1972, p. 85, tab. 3) sur 5 spécimens. Il est égal à 52,5 pour le spécimen holotype de *P. ligabuei* sp. nov.

Les prémolaires de *P. ligabuei* sp. nov. se distinguent également de celles de *P. crassicornis* de Samos — dans la mesure où l'attribution à cette espèce de la rangée dentaire inférieure figurée par Schlosser (1904, pl. XI, fig. 4) est correcte — par leur degré de molarisation, ainsi que par leur raccourcissement par rapport à la rangée molaire. En revanche, selon Gentry (1971, p. 252), aucune rangée dentaire ne peut être attribuée avec certitude à *P. laticeps*. Tous les caractères dentaires distinctifs de *P. ligabuei* sp. nov. que j'ai énumérés ci-dessus laissent supposer que cette espèce est plus évoluée que *P. solignaci*, ce qui paraît a priori en contradiction avec les âges relatifs supposés des deux gisements. En effet, le gisement d'Al Jadidah est très certainement plus ancien que celui du niveau inférieur de Bled Douarah. D'une part, ce dernier est considéré, pour des raisons stratigraphiques et paléontologiques, proche dans le temps du niveau supérieur qui contient des restes d'*Hipparion* (Robinson, 1972, p. 89), d'autre part, l'âge d'Al Jadidah semble, quant à lui, proche de celui de Beni Mellal ou de Fort Ternan (Sen & Thomas, 1979). Ainsi *P. ligabuei* sp. nov. et *P. solignaci* appartiendraient à des lignées différentes : les deux formes auraient eu un ancêtre commun, la lignée aboutissant à la forme arabe ayant évolué plus rapidement que celle dont les formes ont colonisé par la suite l'Afrique du Nord (Bled Douarah) et l'Afrique orientale (Ngorora). Le schéma des relations phylogénétiques des formes anté-hipparions du groupe *Pachytragus-Protoryx*, que je propose, est résumé dans la figure 2. Les espèces du groupe *Pachytragus-Protoryx* de Turquie (gisement de Paşalar et de Çandır) appartiennent à la lignée asiatique. Les relations avec les formes plus tardives demeurent encore obscures. Suivant notre hypothèse, les représentants africains de ce groupe seraient donc originaires d'Asie et témoigneraient d'un échange entre l'Asie et l'Afrique, que l'on pourrait situer peu avant 13 m.a., dans l'état actuel de nos connaissances. Cette hypothèse, qui pourrait être corroborée ou réfutée par l'étude des Bovidés de Paşalar et de Çandır, est en contradiction avec celle formulée par Robinson (1972, p. 92), qui admettait une origine africaine pour le genre *Pachytragus*. Il est vrai qu'en 1972 l'existence des formes du groupe *Pachytragus-Protoryx*, à Paşalar et Çandır, n'était pas encore signalée. Leur étude permettra sans doute dans l'avenir de préciser les relations phylogénétiques entre toutes les formes anté-hipparions du groupe

Pachytragus-Protoryx de l'Asie du Sud-Ouest, modifiant le cas échéant la systématique du groupe.

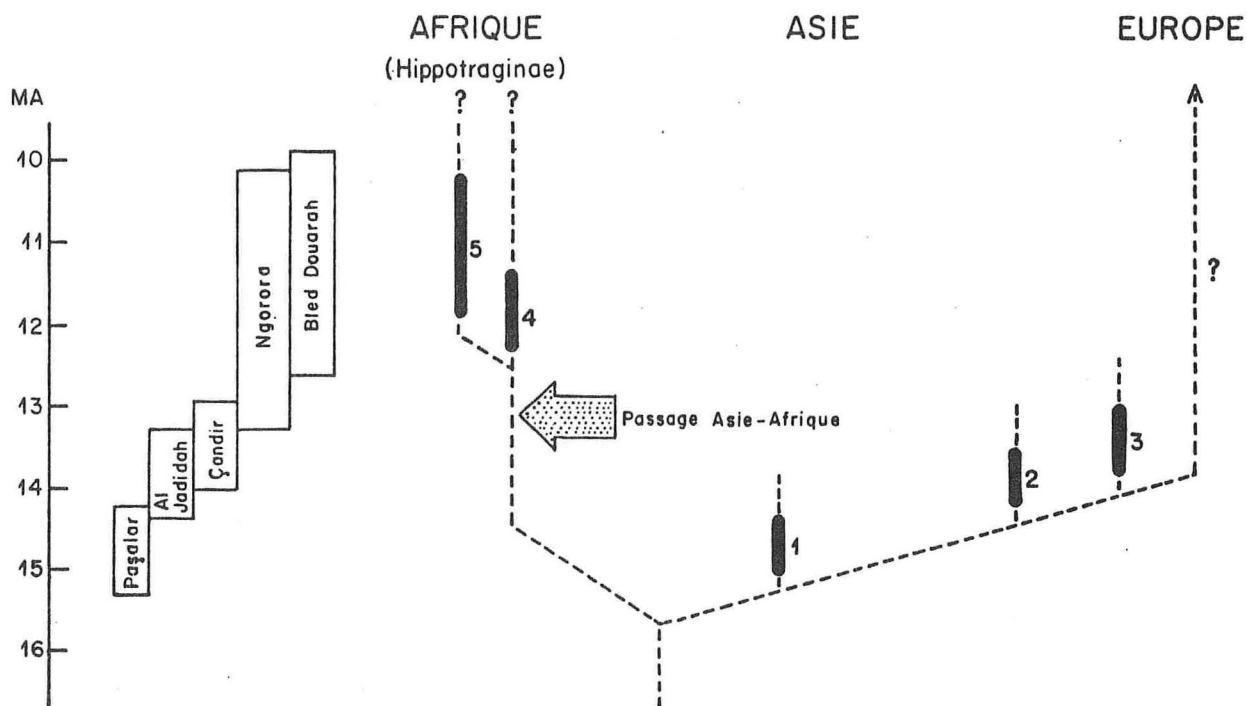


Fig. 2. — Répartition stratigraphique des formes anté-hipparions du groupe *Pachytragus-Protoryx* et leurs relations phylétiques.

1. *Protoryx* cf. *carolinae* ; 2. *Pachytragus ligabuei* nov. sp. ; 3. *Protoryx* cf. *carolinae* et *Pachytragus* cf. *laticeps* ; 4. *Pachytragus* aff. *solignaci* ; 5. *Pachytragus solignaci*.

Sous-famille ? CAPRINAE GILL, 1872

Genre CAPROTRAGOIDES THENIUS, 1979

Diagnose initiale du genre : in Thenius, 1979, p. 11.

Diagnose émondée : Antilopes de taille moyenne à grande. Chevilles osseuses implantées assez verticalement sur le plan frontal, recourbées régulièrement vers l'arrière et présentant une divergence modérée ; leur insertion est rapprochée, le pédicule est allongé à l'avant. Pas de torsion ni de carènes. La section des chevilles est elliptique avec compression médio-latérale variable mais généralement assez marquée. L'angle cranio-facial est modéré. Les fosses lacrymales sont très développées. Rebords orbitaires assez développés. Les trous sus-orbitaires, petits, sont situés à la base du pédicule. Absence de gouttières postcornuales. Les crêtes nuchales sont très développées. La denture est hypsodonte. Molaires supérieures à styles très développés, sans colonnettes interlobaires. Molaires inférieures à muraille linguale ondulée, sans plis caprins ;

sillons vestibulaires très profonds entre les deux lobes ; petites colonnettes interlobaires présentes, quelquefois absentes, fossettes internes avec compression vestibulo-linguale de type Alcelaphini. Prémolaires avec sillon vestibulaire profond entre hypoconide et protoconide. P/4 plus ou moins molarisées.

Espèce-type : *Caprotragoides potwaricus* (PILGRIM, 1939).

Gisement-type : Plateau du Potwar, près de la zone type du « Nagri » (Pakistan).

REMARQUES

En étudiant les Bovidés de la Formation de Ngorora (Thomas, 1981), j'estimais que les formes de la lignée afro-asiatique des « *Pseudotragus* » des Siwaliks, de Fort Ternan, d'Al Jadidah et de Ngorora ne pouvaient être rattachées au genre *Pseudotragus*, dont l'espèce type *P. capricornis* provenait de Samos (Grèce). Proposant de les désigner par un genre nouveau, que je m'abstenais de nommer, je maintins malgré tout provisoirement l'attribution au genre *Pseudotragus* ?, adoptant à mon tour l'attitude circonspecte de Gentry (1970) dans son étude des Bovidés de Fort Ternan. De son côté, Thenius (1979) parvenait à la même conclusion et proposait dès lors la création d'un nouveau genre, *Caprotragoides*, qui réunissait « *Gazella* » *stehlini* du Badénien de Klein - Hadersdorf et du Sarmatien de Nikolsburg dans le bassin de Vienne aux *Pseudotragus* ? *potwaricus* des Siwaliks et de Fort Ternan.

Caprotragoides aff. *potwaricus* (PILGRIM, 1939)

(Pl. I, fig. 4-8 et Pl. II, fig. 11)

Matériel : une cheville osseuse droite (GT 36) qui provient d'une localité différente de Al Jadidah : Ghār Ibn Taflān ; un fragment de cheville osseuse droite avec une portion du frontal (AJ 1428) ; un fragment de condyle occipital (AJ 468) ; un maxillaire droit avec P4/-M3/ (AJ 368) ; un fragment de M3/ droite (AJ 369) ; une M2/ gauche fragmentaire (non numérotée) ; une M2/ droite (AJ 267) ; une P4/ gauche (AJ 266) ; une mandibule droite avec P/4-M/3 (AJ 265) avec fragment d'apophyse coronoïde (AJ 68) ; un fragment de mandibule droite avec M/3 (AJ 367) et une I/2 gauche (AJ 131).

Les éléments postcrâniens étant très nombreux, il n'est pas question de les énumérer ici, d'autant que leur attribution présente très souvent des difficultés quasi insurmontables dues au fait que la taille de cette espèce est très voisine de celle du *Protragocère*.

DESCRIPTION DES CHEVILLES OSSEUSES (Pl. I, fig. 4).

La cheville osseuse (GT 36), seul élément crânien qui peut être rapporté avec certitude au genre *Caprotragoides*, provient en réalité d'une autre localité, Ghār Ibn Taflān, à 30 km au nord-ouest de Al Jadidah, comprise également dans la Formation Hofuf (Thomas *et al.*, 1978).

La cheville osseuse, insérée au-dessus de l'orbite, est implantée assez verticalement sur le plan frontal (voir Pl. I, fig. 4). Le pédicule est très développé à l'avant. La cheville est régulièrement recourbée vers l'arrière. Bien que la face postérieure de la cheville ne soit pas conservée, la section de celle-ci est très vraisemblablement ovale,

avec une compression médio-latérale nette. La face externe est relativement plate. Le trou sus-orbitaire, petit, est situé à la base du pédicule du côté antéro-interne. Aucune observation ne peut être faite quant à l'éventuel développement du rebord orbitaire, ni quant à l'existence d'une gouttière postcornuale. La divergence des chevilles osseuses en vue frontale semble avoir été très faible.

Le second spécimen, AJ 1428, que j'attribue à la même espèce, permet de compléter les observations précédentes. La face postérieure est arrondie et ne présente aucune gouttière postcornuale.

Dimensions :

| | GT 36 | AJ 1428 |
|----------|-------|---------|
| DAP base | - | - |
| DT base | 26 | 23 |

DENTURE

Tous les restes dentaires étant très usés, il est impossible de se faire une idée de l'hypsodontie des dents. Leurs caractéristiques morphologiques sont les suivantes :

Denture supérieure (Pl. I, fig. 5).

— molaires d'allure plutôt prismatique, en ce sens que les faces linguales et labiales sont subparallèles ;

— mésostyles très développés ainsi que le métastyle à la M3/ ;

— piliers des paracônes et des métacônes très peu développés ;

— disproportion modérée des deux lobes de chaque molaire ;

— faces linguales des lobes assez carénées ;

— présence d'une colonnette interlobaire à l'état d'ébauche (ou vestigiale ?) aux M1/-M2/, qui prend naissance à la base du lobe postérieur ;

— présence d'un petit îlot interne interlobaire du côté lingual ;

— fossettes internes des lobes disparaissant avec l'usure ;

— face linguale de la P4/ arrondie ; pas de trace de bilobation (cette observation effectuée sur deux P4/ très usées ne préjuge pas de l'allure de cette face quand la dent est fraîche) ;

— fossette interne asymétrique et excentrée sur la P4/ ;

— émail faiblement ridulé.

| | P4/ | M1/ | M2/ | M3/ | M1/-M3/ |
|--------|----------|---------|-----------|-----------|---------|
| AJ 368 | 9,2/ 9,8 | 10,4/13 | 16 /13,7 | 18,7/11,5 | 45 |
| AJ 267 | - | - | 14,9/14,2 | - | - |
| AJ 266 | 9,8/10,6 | - | - | - | - |

Tableau 2

Dimensions des dents supérieures.

Denture inférieure et mandibule (Pl. I, fig. 6-8).

- dents prismatiques ;
- muraille linguale des molaires modérément ondulée ;
- pas de plis caprins ;
- absence de colonnettes interlobaires ;
- faces labiales des lobes légèrement carénées, avec tendance à l'acquisition d'un contour arrondi ;
- liaison interlobaire transversale très étroite ;
- étranglement médio-latéral assez net des fossettes internes ;
- P/4 molarisée ; la fusion du métaconide avec le paraconide est achevée, avec présence d'un îlot résiduel ; fusion également de l'entoconide et de l'entostylide, mais la vallée 3 reste ouverte ;
- sillon latéral peu développé à la base de la P/4 entre hypoconide et protoconide ;
- raccourcissement assez net de la rangée prémolaire, puisqu'elle ne représente que 54 % de la rangée molaire ;
- branche montante de la mandibule peu élevée et dont le bord antérieur est très incliné vers l'arrière ;
- branche mandibulaire horizontale surbaissée ; ce caractère, joint au fait que la branche verticale est peu élevée, réduit considérablement la surface d'insertion du masseter ;
- portion interdendaire (diastème) de la branche horizontale, allongée.
 - hauteur minimale derrière M/3 27 mm pour AJ 265 et AJ 367 ;
 - hauteur minimale sous le milieu de la M/1 21 mm pour AJ 265
 - hauteur minimale de la portion interdendaire 12 mm pour AJ 265
 - hauteur de la branche montante (64) mm pour AJ 265

| | P/4 | M/1 | M/2 | M/3 | P/2-P/4 | M1/-M/3 |
|--------|--------|---------|---------|----------|---------|---------|
| AJ 265 | 10,5/6 | 11,3/11 | 15,9/11 | 21,6/9,2 | (27) | 50 |
| AJ 367 | - | - | - | 22,3/9,2 | - | - |

Tableau 3
Dimensions des dents inférieures.

Cheville osseuse

| | <i>Caprotragoides gentryi</i> | | | <i>Caprotragoides potwaricus</i> | | | <i>C. aff. potwaricus</i> | | |
|-----------|-------------------------------|-----------|-----------|----------------------------------|----------|------------|---------------------------|---------|--------|
| | NGORORA | | | FORT TERNAN POTWAR | | | RAMNAGAR | | ARABIE |
| | N | \bar{X} | min.-max. | FT 2748 | GST B630 | MNHN 96648 | GT 46 | AJ 1428 | |
| D.T. Base | 7 | 33,3 | 30 - 38 | 29,3 | 31 | 24,4 | 26 | 23 | |

Denture supérieure

| | <i>Caprotragoides gentryi</i> | | <i>Caprotragoides potwaricus</i> | | | <i>C. aff. potwaricus</i> |
|------------------|-------------------------------|---------|----------------------------------|---------|--------------|---------------------------|
| | NGORORA | | FORT TERNAN ¹ | | CHINJI/NAGRI | AL JADIDAH |
| | BN 100 (Holotype) | BN 1745 | 65.627 | 63.3424 | GS1 B632a | AJ 368 |
| longueur M1/-M3/ | 63,8 | 60 | 50,7 | 49,5 | 36,7 | 45 |

1. in Gentry (1970, p. 286).

Denture inférieure

| | <i>C. gentryi</i> | | <i>C. potwaricus</i> | | <i>C. aff. potwaricus</i> |
|------------------|-------------------|---|--------------------------|-------------|---------------------------|
| | NGORORA | | FORT TERNAN ¹ | | AL JADIDAH |
| | BN 1156 | N | \bar{X} | min. - max. | AJ 265 |
| longueur M/1-M/3 | 64,2 | 6 | 51,8 | 48,0 - 55,4 | 50 |
| longueur M/2 | 21,4 | 4 | 16,2 | 14,3 - 18,0 | 15,9 |

1. in Gentry (1970, p. 287).

Branche mandibulaire horizontale

| | <i>C. gentryi</i> | | <i>C. potwaricus</i> | | <i>C. aff. potwaricus</i> |
|--|-------------------|---|--------------------------|-------------|---------------------------|
| | NGORORA | | FORT TERNAN ¹ | | AL JADIDAH |
| | BN 245 | N | \bar{X} | min. - max. | AJ 265 |
| longueur depuis le bord ant. de la P/2 jusqu'au bord post. du trou mandibulaire | 30,7 | 5 | 27,9 | 23,7 - 34,5 | 25,6 |
| hauteur devant P/2 | 24,7 | 5 | 22 | 20 - 23,7 | 15,7 |
| hauteur min. de la por- tion interdentaire | 20 | 5 | 18,9 | 18,2 - 20 | 12 |

1. in Thomas (1981, p. 390).

SQUELETTE POSTCRÂNIEN

Les restes postcrâniens feront l'objet, plus loin, d'une étude comparative confrontant l'ensemble des éléments postcrâniens de tous les Bovidés de taille moyenne.

CONCLUSION

La présence de *Caprotragoides* en Arabie élargit l'aire de répartition de ce genre, connu jusqu'alors en Europe occidentale, à Chios (qui fait partie de la plate-forme anatolienne), dans les Siwaliks de l'Inde et du Pakistan, ainsi qu'en Afrique orientale. Comparée aux formes afro-asiatiques, l'espèce arabe est sensiblement de la taille de *Caprotragoides potwaricus* de Fort Ternan et des Siwaliks, à laquelle elle est sans aucun doute apparentée. Cependant la forme d'Arabie se distingue de celles-ci par la branche mandibulaire horizontale très surbaissée (voir tableau 4), caractère que je considère comme plésiomorphe. A cet égard, il eût été intéressant de connaître ce caractère chez l'espèce la plus primitive — et en même temps la plus ancienne — que j'ai signalée dans le gisement de Nyakach (cf. *Caprotragoides potwaricus*) (Thomas, sous presse a). Mais aucun reste mandibulaire appartenant à cette espèce n'a été retrouvé jusqu'à présent dans ce gisement.

Tribu BOSELAPHINI SIMPSON

Genre *PROTRAGOCERUS* DEPÉRET, 1887

Diagnose du genre : in Gentry 1970, p. 246.

Espèce-type : *Protragocerus chantrei* DEPÉRET, 1887.

Gisement-type : La Grive-Saint-Alban (France).

Protragocerus sp.

(Pl. II, fig. 1-5 et fig.-texte 3)

Matériel : un fragment de basioccipital AJ 379 ; un fragment de condyle occipital AJ 257 ; un maxillaire gauche très détérioré avec D2/-M2/ (AJ 652) ; un fragment de maxillaire gauche avec D2/-M1/ (AJ 203) ; une D4/ droite (AJ 270) ; une M1/ (AJ 271) ; une M3/ gauche (AJ 269) ; une mandibule droite avec P/4-M/3 (AJ 73) ; une M/2 droite (AJ 272) ; une M/3 gauche (AJ 599).

BASIOCCIPITAL

Le basioccipital AJ 379 étant brisé juste à l'avant des tubérosités postérieures, nos observations seront très limitées.

Tableau 4

Comparaisons entre les dimensions des chevilles osseuses, de la denture et de la mandibule de *Caprotragoides potwaricus* de Fort Ternan et des Siwaliks, de *Caprotragoides gentryi* de Ngorora et de la forme d'Al Jadidah.

Les tubérosités postérieures, étirées transversalement, sont moyennement développées. La portion préservée du basioccipital est en tous points comparable au basioccipital de *P. labidotus*. Le basioccipital d'Al Jadidah est légèrement plus grand que celui de *P. labidotus* de Fort Ternan.

| | <i>P. labitodus</i> | | |
|---|---------------------|--------------------|---------|
| | AJ 379 | FT 868 holotype | FT 869A |
| largeur bicondylienne | 40,5 | 38,3 | 37,7 |
| largeur du basioccipital au niveau des tubérosités postérieures | 24,5 | 23,3 | 21,4 |

Tableau 5
Dimensions du basioccipital de *P. labidotus* de Fort Ternan comparé à celui d'Al Jadidah.

DENTURE

Denture supérieure (Pl. II, fig. 2, 4-5 et fig.-texte 3).

Le maxillaire gauche AJ 652 avec D2/-M2/, très endommagé, ne permet aucune observation. En revanche la M1/ du maxillaire gauche AJ 203, la M1/ droite (AJ 271) ainsi que la M3/ gauche (AJ 269) présentent les mêmes caractéristiques morphologiques que les molaires homologues sur le crâne holotype de *Protragocerus labidotus*, à savoir (fig. 3) :

- dents brachyodontes ;
- le lobe antérieur de M1/, légèrement étranglé, est très raccourci par rapport au lobe postérieur. Ce caractère s'atténue sur les dents postérieures suivant un gradient de l'avant vers l'arrière. Le raccourcissement du lobe antérieur de la M3/ est donc bien plus modéré que celui du lobe antérieur de la M1/ ;
- l'aile postérieure du protocône n'est pas soudée à l'aile antérieure de l'hypocône, bien que les trois dents soient nettement entamées par l'usure (stade L III pour les M1/ et D III pour la M3/ suivant les classes d'âge définies par Thomas, 1981) ;
- présence d'un petit éperon sur l'aile postérieure de l'hypocône de la M1/ (AJ 203) et de la M3/ (AJ 269). Cet éperon fait défaut sur la M1/ (AJ 271) ;
- présence d'un pli protoconal sur la M3/ (suivant la terminologie employée par Heintz, 1970) ;
- absence de colonnettes interlobaires ; chez *Protragocerus labidotus* de Fort Ternan et de Ngorora, ces colonnettes sont quelquefois présentes, en particulier sur les deux dernières molaires ;
- faces linguales des lobes très carénées ;
- sur la face labiale le pilier du paracône est bien développé, alors que le pilier du métacône n'est que légèrement marqué ;
- les parastyles et mésostyles sont très développés ;
- l'émail des dents est finement ridulé.

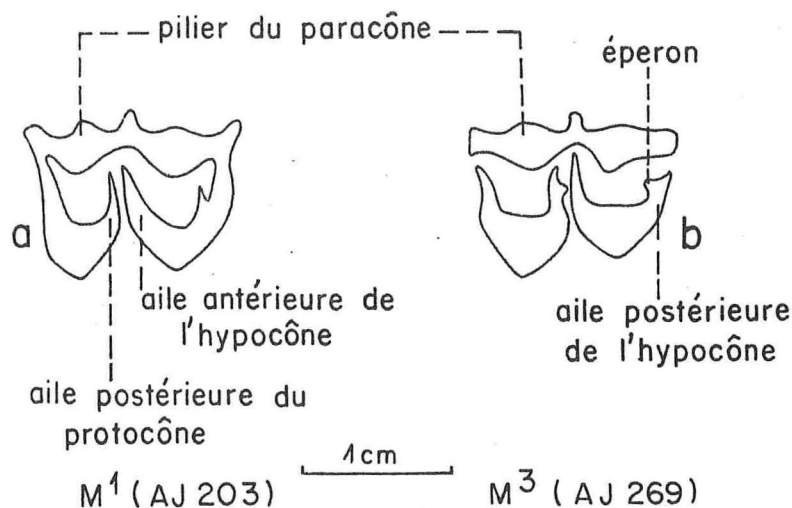


Fig. 3. — Vues occlusales des M1/ et M3/ supérieures de *Protragocerus* sp. d'Al Jadidah.

| | M1/ | | M3/ | <i>P. labidotus</i> NGORORA | | | | | |
|-----------------------------------|--------|--------|--------|--------------------------------|--|---|--------------------|--|---|
| | AJ 203 | AJ 271 | AJ 269 | M1/ min. - max. | | N | M3/ min. - max. | | N |
| longueur | 14,2 | 13,6 | 13,2 | 12 - 15,4 | | 5 | 16,3 - 17,8 | | 5 |
| largeur (base du lobe postérieur) | 14 | 13,4 | 12,4 | 13,5 - 14,8 | | 5 | - - - | | - |

Tableau 6

Dimensions comparées des molaires supérieures de *P. labidotus* de Ngorora et d'Al Jadidah.

Je n'ai pu comparer les dents de lait du *Protragocerus* d'Al Jadidah avec celles de *P. labidotus* de Fort Ternan. En revanche, un maxillaire droit inédit avec D2/-M2/, provenant de La Grive (Lgr 589), que j'attribue à *P. chantrei*, permet de formuler un certain nombre de remarques sur les dents de lait supérieures. La face postérieure du protocône de la D4/ de AJ 203 est sensiblement orientée dans le sens antéro-postérieur. Sur le spécimen de La Grive, la face postérieure du protocône présente une disposition identique à celle du protocône de la M1/. La face linguale du lobe postérieur de la D3/ de AJ 203 est plus arrondie que celle de la D3/ de La Grive. En outre les prémolaires de lait de La Grive présentent toutes un cingulum assez net, qui n'existe pas sur les dents de lait d'Al Jadidah.

| | AJ 203 | <i>P. chantrei</i> Lgr 589 |
|------------------|--------|-------------------------------|
| longueur D2/-D4/ | 35,5 | 41,3 |
| longueur M1/ | 14,2 | 15,8 |

Tableau 7
Dimensions des dents lactéales et de la M1/ de *P. chantrei*
de La Grive et de *Protragocerus* sp. d'Al Jadidah.

Denture inférieure (Pl. II, fig. 1 et 3).

L'attribution de la mandibule AJ 73 et de la M/3 (AJ 599) au genre *Protragocerus* est quasi certaine en raison de l'ensemble des caractéristiques morphologiques suivantes :

- branche mandibulaire horizontale basse, à peine plus élevée sous la M/3 que sous la P/4 ;
- profil des lobes en vue occlusale, caréné mais légèrement ogival ;
- petite colonnette interlobaire à la M/1, mais bien développée sur la M/3 isolée (AJ 599) ;
- pas de pli caprin ;
- muraille linguale des molaires moyennement ondulée ;
- troisième lobe de la M/3 lamellaire en «V» dans sa partie sommitale, devenant cylindrique vers la base ;
- P/4 non molarisée (stade jeune d'usure : classe d'âge D I) : l'entostylide et l'entoconide sont séparés ; la vallée 4 se fermera dans un stade d'usure plus avancé ; le métaconide est bien développé mais l'aile postérieure n'est que faiblement dirigée vers l'arrière ; les vallées 2 et 3 sont largement ouvertes ;
- sillon net sur la face labiale entre l'hypoconide et le protoconide.

| | NGORORA | | | | | | N | FORT TERNAN | | | AL JADIDAH | |
|----------------------|---------|---------|--------|--------|--------|---------|----|-------------|------|------|------------|------|
| | BN 299 | BN 1500 | BN 249 | BN 949 | BN 250 | BN 727 | | \bar{X} | min. | max. | | |
| classe d'âge | LII | DII | DII | DIII | DIII | DIII-IV | | | | | D-I | |
| hauteur derrière M/3 | - | - | - | 37 | - | - | 11 | 30,87 | 27,8 | 34,8 | 2,06 | 30,5 |
| hauteur sous M/1 | 19 | 22,5 | 21,5 | 22,5 | 24,6 | 25,4 | 14 | 21,75 | 19 | 23,7 | 1,06 | 18,7 |

Tableau 8
Dimensions de la branche horizontale des mandibules de *Protragocerus* de Ngorora, Fort Ternan et Al Jadidah.

| | <i>Protragocerus labidotus</i> | | | | | | | | <i>P. chantrei</i> <i>Protragocerus</i> sp. | | |
|------------------|--------------------------------|-----------|------|------|-------------|-----------|------|------|---|------------|--------|
| | NGORORA | | | | FORT TERNAN | | | | LA GRIVE | AL JADIDAH | |
| | N | \bar{X} | min. | max. | N | \bar{X} | min. | max. | Lgr 6000 | AJ 73 | AJ 272 |
| longueur M/1-M/3 | 6 | 47,9 | 46,6 | 49 | 30 | 45,1 | 41,5 | 49,6 | 46,9 | 45,9 | - |
| longueur M/2 | 7 | 16 | 15,5 | 17,8 | 41 | 14,4 | 12,8 | 16,4 | 13,3 | 14,3 | 14,2 |

Tableau 9

Comparaisons entre quelques dimensions de la denture de *Protragocerus labidotus* de Ngorora et de Fort Ternan, de *Protragocerus chantrei* de La Grive et de *Protragocerus* sp. d'Al Jadidah. Il m'a paru superflu d'indiquer l'écart-type et l'erreur standard sur l'écart-type, l'échantillon pour Ngorora étant trop faible.

CONCLUSIONS

La morphologie des dents supérieures et inférieures ne laisse aucun doute quant à l'appartenance de ces restes au genre *Protragocerus*. Ils ne peuvent être confondus ni avec *Eotragus*, chez qui par exemple les lobes des molaires inférieures ne sont pas soudés, ni avec *Oioceros tanyceras*. Chez ce dernier, le lobe antérieur des molaires supérieures ne présente pas cet aplatissement ou télescopage si typique chez *Protragocerus* mais que l'on trouve, il est vrai, également chez *Eotragus*. En outre, chez *Oioceros tanyceras*, les faces labiales des molaires inférieures sont moins carénées que chez *Protragocerus*. D'autre part, la partie postérieure de la P/4 (ensemble entoconide, protoconide et entostylide) chez *Oioceros* est toujours très réduit, réduction liée au raccourcissement de la rangée prémolaire.

En l'absence de toutes données sur les appendices frontaux, les affinités du *Protragocerus* d'Al Jadidah ne peuvent être précisées. Signalons toutefois que la taille du *Protragocerus* d'Arabie est très voisine de celle de *P. labidotus* de Fort Ternan.

INCERTAE SUBFAMILIAE

Gen. et sp. indet. 1
(Pl. I, fig. 9)

Matériel : une portion de crâne inerme (AJ 197) (Pl. I, fig. 9).

DESCRIPTION DU CRÂNE

A première vue, le crâne inerme AJ 197 pourrait appartenir à un Boselaphini en raison du développement des lignes pariétales, de l'absence de toute surélévation du frontal par rapport aux orbites, et de l'angle cranio-facial quasi nul (ce crâne n'ayant apparemment subi aucune déformation). Cependant l'aire pariéto-frontale est totalement lisse alors que chez les Boselaphini cette aire est généralement verruqueuse. En réalité, j'ai montré (Thomas, sous presse b) qu'il s'agit là d'un caractère sexuel qui

distingue les mâles adultes. Chez les mâles immatures, cette aire est également lisse. Les frontaux forment une large dépression entre les trous sus-orbitaires relativement petits. Ce type de dépression existe, par exemple, chez *Protragocerus labidotus*. Les trous sus-orbitaires se prolongent vers l'avant par une sorte de gouttière qui débouche à l'aplomb de la fosse préorbitaire. Mais les trous sus-orbitaires sont largement écartés, excluant toute appartenance à *P. labidotus*, chez qui ces orifices sont très rapprochés. Cela dit, le caractère le plus remarquable réside dans le fait que les orbites très proéminentes présentent une forte extension latérale (ce caractère est nettement visible bien que l'orbite soit brisée). Ce caractère rappelle évidemment la disposition si particulière des orbites chez *Oioceros*. Ce rapprochement est d'autant plus tentant que la suture pariéto-frontale est rectiligne comme chez *Oioceros tanyceras* de Fort Ternan (Gentry 1970, p. 263) et ne présente donc pas d'indentation médiane vers l'avant comme chez *P. labidotus*. Mais là encore ce rapprochement doit être exclu car les lignes pariétales (ou temporales), bien que très rapprochées, ne se joignent pas à l'arrière pour constituer une sorte de crête médiane, caractéristique d'*Oioceros*. Finalement, l'absence de toute flexure cranio-faciale permet d'écarter une appartenance à *Caprotragoides*. Les affinités de ce Bovidé d'assez grande taille (si l'on tient compte du fait qu'il s'agit d'un crâne ayant appartenu à un sujet femelle), supérieure en tout cas à celle de *Protragocerus*, demeurent énigmatiques.

Dimensions du crâne AJ 197 :

| | |
|---|---------|
| — longueur de la corde bregma-lambda | 49 mm |
| — longueur de la corde nasion-bregma | (72) mm |
| — largeur frontale entre les points les plus externes des rebords postérieurs des orbites) | 130 mm |
| — écartement des trous sus-orbitaires | 70 mm |

SQUELETTE POSTCRÂNIEN DES BOVIDÉS DE TAILLE MOYENNE

(Pl. II, fig. 9-12 et fig.-texte 4-10)

Près de 150 ossements postcrâniens de Bovidés d'Al Jadidah, appartenant à plusieurs formes de taille moyenne, feront l'objet ci-après d'une étude comparative d'ensemble. Jusqu'à présent trois espèces, dont deux sensiblement de même taille appartenant aux genres *Caprotragoides* et *Protragocerus* ainsi qu'à une forme énigmatique, ont été reconnues dans le gisement. L'éventualité d'un quatrième taxon, voire d'un cinquième — dont peut-être une gazelle que j'avais signalée dans la note préliminaire (Thomas *et al.*, 1978) — ne peut être écartée, bien qu'aucun reste crânien ou dentaire ne puisse leur être attribué à coup sûr. A première vue, il semble qu'il y ait eu une sélection d'apports dans le gisement (due par exemple à l'action de Carnivores), ou/et une conservation différentielle au profit des éléments du squelette appendiculaire, si l'on tient compte du fait que les restes crâniens rapportés à ces trois taxons sont peu nombreux — la récolte des restes osseux a été exhaustive dans toutes les parties accessibles du niveau fossilifère à Al Jadidah. Ne pouvant utiliser de critères dimensionnels ni d'autres critères distinctifs sûrs pour attribuer a priori tous ces restes

à l'un plutôt qu'à l'autre des deux genres, ou encore à la forme énigmatique, une analyse comparative d'ensemble s'impose. A ce jour, seul Gentry (1970) a tenté de la même manière de séparer les restes osseux postcrâniens de Bovidés voisins ou apparentés, en l'occurrence *Protragocerus labidotus* d'*Oioceros tanyceras* de Fort Ternan. L'auteur considère ainsi qu'il a pu séparer les os longs du membre postérieur et les radius, les autres éléments squelettiques lui paraissant beaucoup plus semblables. Des os longs, je ne dispose que des extrémités dans la presque totalité des cas, à l'exception d'un métacarpe complet (AJ 555), de trois fémurs (AJ 135, AJ 553, AJ 605) et de deux tibias (AJ 133, AJ 264). Je ne dispose d'aucune connexion. Par ailleurs aucun appariement n'a été possible, à part celui d'un astragale et d'un calcaneum (observation sur le terrain). Le nombre de chaque segment étant malgré tout trop restreint, aucune étude biométrique sérieuse ne peut être entreprise.

Ne mesurant pas l'influence du dimorphisme sexuel, du développement ontogénique et de la variation individuelle, je ne propose qu'avec réserves les éventuelles déterminations de ces restes très fragmentaires. Malgré tout, du fait que la denture de *Caprotragoides* aff. *potwaricus* est légèrement plus grande que celle de *Protragocerus* sp., j'aurais tendance à attribuer de préférence les plus grands restes osseux de cet échantillon à *Caprotragoides*, en dehors de quelques éléments qui confirmeraient l'existence d'un Bovidé dont la taille serait comprise entre celle de *Caprotragoides* aff. *potwaricus* et celle de *Pachytragus ligabuei* sp. nov.

OMOPLATES : AJ 109 (G), AJ 240 (G), AJ 236 (G) ; AJ 238 (D) (fig. 4).

Quatre fragments d'omoplate, dont deux réduits à la cavité glénoïde et une partie du col (AJ 109 et AJ 238), un troisième comprenant également une grande partie de l'extrémité proximale (AJ 236, mais dont l'épine est brisée) et un autre non épiphysé (AJ 240, sur lequel la cavité glénoïde manque) ne fournissent que très peu d'éléments de comparaison. Cependant, l'omoplate AJ 236 se distingue des deux autres par les caractères suivants (fig. 4) :

— la cavité glénoïde est plus allongée dans le sens antéro-postérieur : celle-ci est plutôt ronde sur les deux autres spécimens (voir fig. 4) ;

— cet étirement se retrouve également au niveau du col et l'apophyse coracoïde a une position plus avancée ;

— la face postérieure du col, située juste sous la cavité glénoïde comprimée transversalement, ne présente aucun méplat comme sur les deux autres spécimens (AJ 109 et AJ 238).

| | AJ 109 | AJ 238 | AJ 236 |
|-----------------------|--------|--------|--------|
| DAP cavité glénoïde | 21,5 | (21) | 22,5 |
| DT cavité glénoïde | 19,8 | 21 | 18,8 |
| DAP extrémité distale | - | - | 32,5 |

Tableau 10
Dimensions des omoplates.

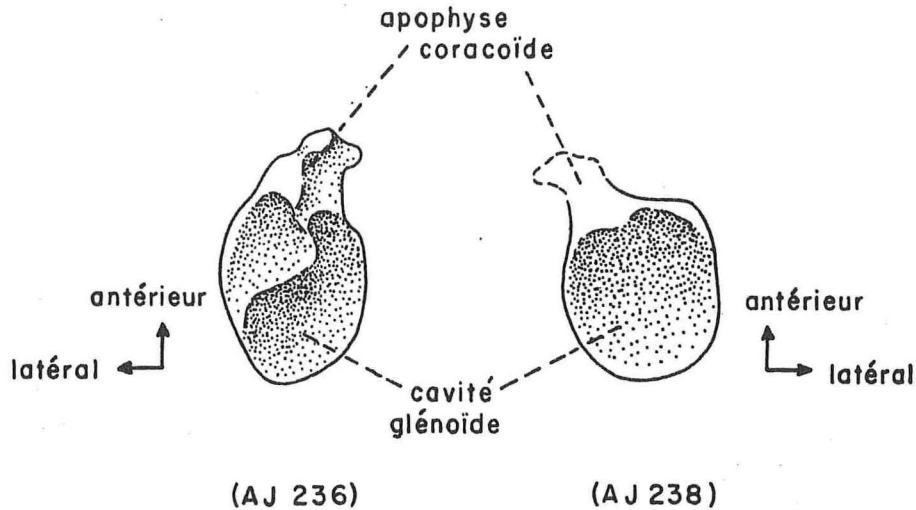


Fig. 4. Cavités glénoïdes des omoplates AJ 236 et AJ 238.

Si l'on compare ces dimensions avec celles des omoplates de *Protragocerus labiodotus* de Fort Ternan (Thomas 1981, p. 354), on constate que l'omoplate AJ 236 se différencie nettement de celles-ci par un étirement accentué dans le sens antéro-postérieur de la cavité glénoïde. En revanche, les autres spécimens pourraient être attribués au genre *Protragocerus*.

HUMÉRUS : ext. prox. AJ 199 (D), AJ 239 (D) ; AJ 448 (?) ; AJ 549 (G) ;
 ext. dist. AJ 116 (G) ; AJ 207 (D) ; AJ 209 (D) ; AJ 213 (D) ; AJ 215 (G) ; AJ 219 (D) ; AJ 239 (D) ; AJ 249 (G) ; AJ 252 (G) ; AJ 253 (D) ; AJ 256 (G) ; AJ 279 (D) ; AJ 552 (D) ; AJ 556 (D) ; AJ 558 (D) ; AJ 581 (G) et AJ 633 (G) (fig. 5).

L'échantillon examiné comprend 17 extrémités articulaires distales, dont près de la moitié sont très endommagées. En revanche, il n'y a que 4 extrémités proximales très fragmentaires, à l'exception de l'une d'entre elles (AJ 239) qui est associée à son extrémité distale (une petite partie de la diaphyse faisant défaut, on ne pourra préciser la longueur de cet humérus). Par son extrémité distale cet os est le mieux représenté dans l'échantillon après l'astragale. Les phalanges II, bien que plus nombreuses, sont moins bien représentées puisque chaque bovidé possède 8 phalanges II pour 2 humérus.

Trois extrémités distales d'humérus, deux gauches et une droite (AJ 239 ; AJ 252 et AJ 249), dont les dimensions sont sensiblement supérieures aux autres spécimens mesurables, semblent présenter à l'observation une légère différence de morphologie. Les caractères distinctifs sont les suivants (fig. 5) :

— en vue antérieure la gorge médiane paraît en dessous du niveau du condyle externe, alors que sur les autres spécimens celle-ci est plutôt en légère surélévation par rapport au condyle externe (fig. 5) ;

— la gorge médiane en vue antérieure semble également moins accusée, tandis que le condyle externe s'élève moins brusquement pour se raccorder à la lèvre externe (fig. 5);

— la lèvre externe apparaît corrélativement plus arrondie alors qu'elle est plutôt aiguë et tranchante sur les autres spécimens.

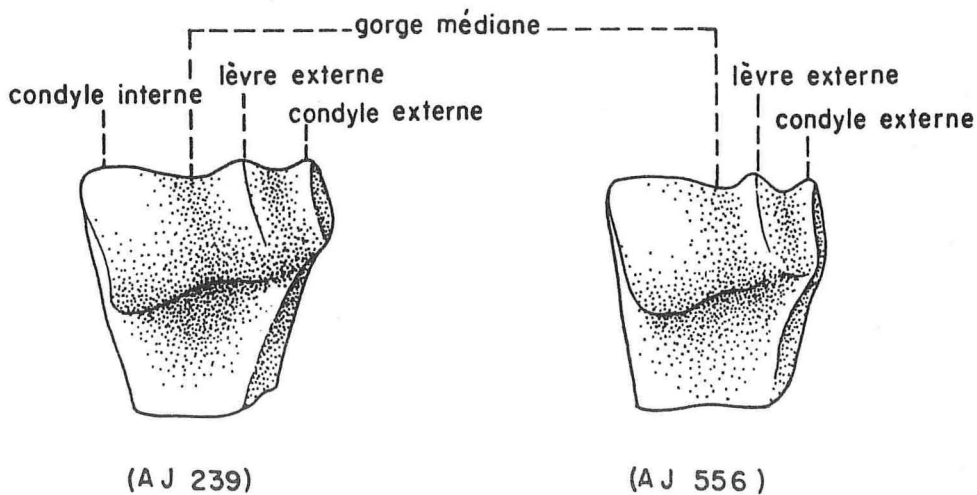


Fig. 5 — Extrémités distales des humérus AJ 239 et AJ 556 en vue antérieure.

D'autre part, si l'on compare les extrémités proximales, on s'aperçoit que la tête articulaire AJ 239, qui s'insère dans la cavité glénoïde de l'omoplate, est bien plus large que celle du spécimen AJ 549.

Il n'est donc pas impossible que la disproportion dans la taille soit plus importante pour la tête articulaire proximale que pour l'extrémité articulaire distale. En raison des différences de dimensions, j'attribuerai de préférence les spécimens AJ 239, AJ 252 et AJ 249 à *Caprotragoides* aff. *potwaricus*.

| | <i>Caprotragoides</i> aff. <i>potwaricus</i> ? | | | <i>Protragocerus</i> sp. ? | | | | | | | |
|---------------------|---|--------|--------|----------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | AJ 239 | AJ 249 | AJ 252 | AJ 116 | AJ 207 | AJ 213 | AJ 256 | AJ 279 | AJ 556 | AJ 558 | AJ 581 |
| DAP | 14,6 | 15,7 | 14 | 13,4 | 14 | 13,4 | 14 | 12,8 | 13,7 | 13,7 | 12,7 |
| DT | 28,7 | 27,3 | 27,3 | 24,4 | 24,6 | 24,7 | 25,3 | 23,3 | 26,3 | 24,9 | 25,4 |
| DAP condyle interne | 20 | (21) | 20,2 | 18,6 | 18,4 | 18 | 19 | 18 | 18 | 18,2 | 18 |
| Rapport DAP/DT | 0,51 | 0,58 | 0,51 | 0,55 | 0,57 | 0,54 | 0,55 | 0,55 | 0,52 | 0,55 | 0,50 |

Tableau 11

Dimensions des extrémités distales d'humérus (*Caprotragoides* aff. *potwaricus* et *Protragocerus* sp.) suivant la technique de mensuration de Heintz (1970).

En ne dénombrant que les extrémités distales droites (qui sont les plus nombreuses), on trouve un NMI (= nombre minimal d'individus) égal à 10, tous taxons confondus. Pour sa part, *Caprotragoides* aff. *potwaricus* est représenté par au moins 2 individus.

CUBITUS AJ 205 (G) ; AJ 206 (G) ; AJ 530 (D) ; AJ 557 (G).

Quatre extrémités proximales de cubitus pratiquement réduites aux olécrânes ne permettent que peu d'observations. Deux d'entre elles (AJ 530 et AJ 557), caractérisées par un olécrâne assez haut et large, sont semblables. Sur AJ 557, la surface articulée avec le radius, située sur le bord inférieur de l'échancrure sigmoïde, est bien développée. Ce cubitus semble donc pouvoir s'articuler avec les radius dont l'échancrure du bord postérieur sur l'épiphyse proximale est elle aussi développée (AJ 218 et AJ 537). En revanche, l'olécrâne de l'extrémité proximale du cubitus AJ 206, très aplatie transversalement (caractère non lié à un écrasement), est nettement plus petit et moins large ; le bord antérieur est également plus tranchant que sur les autres spécimens. Dans tous les cas le profil du bord antérieur est concave. Sans pouvoir préjuger de l'appartenance des spécimens AJ 530 et AJ 557 à l'un ou l'autre genre (*Protragocerus*/*Caprotragoides*), le cubitus AJ 206 pourrait en revanche être attribué au même taxon que le radius AJ 204.

| | Bovidé indét. <i>Protragocerus</i> / <i>Caprotragoides</i> | | |
|---------------------------|--|--------|--------|
| | AJ 206 | AJ 530 | AJ 557 |
| DAP minimal de l'olécrâne | 19,5 | 21,4 | 22,7 |

RADIUS ext. prox. AJ 204 (D) ; AJ 218 (G) ; AJ 261 (?) ; AJ 537 (G).
ext. dist. AJ 204 (D) ; AJ 214 (G) ; AJ 216 (D) ; AJ 650 (D).

Extrémité proximale (fig. 6).

Seules trois extrémités proximales de radius sont bien conservées. Les mesures du diamètre transverse — correspondant uniquement à la partie articulée avec l'humérus —, qui varient de 24 à 26 mm, indiquent qu'a priori ces extrémités sont susceptibles de pouvoir s'articuler avec les extrémités distales des humérus attribués avec réserves à *Protragocerus* sp. En effet le diamètre transverse de ces dernières (8 spécimens) varie de 23,3 à 26,3 mm. Cependant l'extrémité proximale du radius AJ 204, dont le DT est le plus faible (24 mm), se différencie par un certain nombre de caractères morphologiques (fig. 6) :

- la facette la plus externe, qui s'articule avec le condyle externe de l'humérus, est déjetée vers le bas ; elle n'est donc pas dans le même plan ou dans un plan parallèle à la facette interne qui s'articule avec le condyle interne de l'humérus (fig. 6) ;
- l'échancrure du bord postérieur qui se place dans l'axe de la gorge est bien moins développée que sur les deux autres extrémités proximales (fig. 6) ;

— la facette la plus externe est plus courte que celle des deux autres radius ;
 — la gorge dans laquelle se loge la lèvre externe de la trochlée humérale est plus étroite que sur les autres spécimens.

D'autre part, l'extrémité proximale du radius AJ 537 se distingue de celle du radius AJ 218 par une facette externe plus développée, une gorge médiane plus profonde avec une échancrure sur la face postérieure plus petite et une facette interne nettement plus concave.

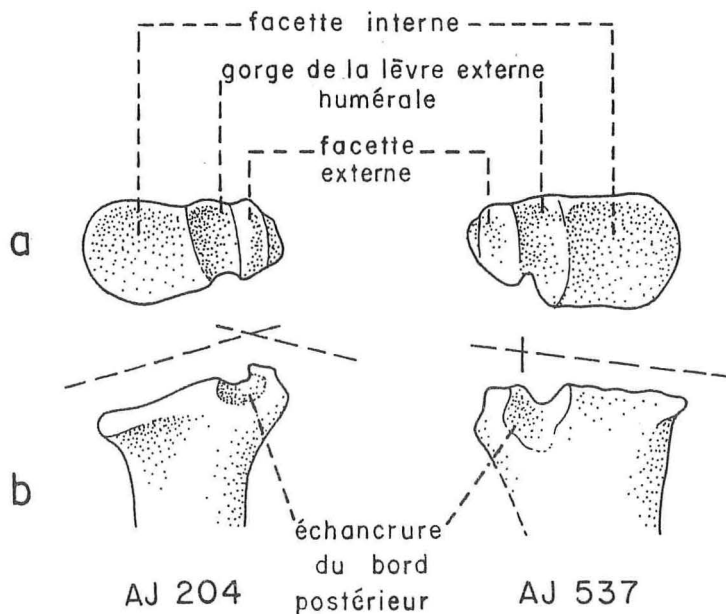


Fig. 6. — Extrémités proximales des radius AJ 204 et AJ 537 ; a. vue dorsale ; b. vue postérieure.

Extrémité distale.

Par chance, nous connaissons l'extrémité distale du radius AJ 204 (observations *in situ*, la diaphyse s'est brisée lors du dégagement). Celle-ci, bien que très endommagée — elle ne permet aucune observation morphologique —, est bien plus petite que les trois autres extrémités distales. Parmi ces dernières, le spécimen AJ 650 présente sur la face antérieure une coulisse médiane assez bien creusée. Les deux crêtes qui la bordent sont nettement plus prononcées que sur les autres spécimens.

Aucun autre caractère distinctif n'a pu être mis en évidence sur les différentes cavités glénoïdes des extrémités distales des radius.

En conclusion, j'estime que le radius AJ 204 appartient à un bovidé distinct de *Protragocerus* sp. et de *Caprotragoides* aff. *potwaricus*, mais dont les affinités ne peuvent être précisées. Les dimensions de ce radius correspondent sensiblement à celles d'un radius de *Gazella dorcas* ou de *Gazella rufifrons*, toutes deux des Gazelles de petite taille. Les autres restes peuvent être rapportés soit à *Caprotragoides* (AJ 537 ? ; AJ 650), soit à *Protragocerus* (AJ 218, AJ 214 et AJ 216).

| | <i>Protragocerus ?</i> AJ 218 | <i>Caprotragoides ?</i> AJ 537 | Bovidé indét. AJ 204 |
|-----|----------------------------------|-----------------------------------|-------------------------|
| DAP | (14,3) | 14,7 | 13,4 |
| DT | 25 | 26 | 24 |

Extrémités proximales

| | <i>Protragocerus ?</i> | | <i>Caprotragoides ?</i> |
|-----|------------------------|---------|-------------------------|
| | AJ 214 | AJ 216* | AJ 650 |
| DAP | 14,3 | 14,2 | 14 |
| DT | 20,8 | 21,6 | (23) |

*épiphyse.

Extrémités distales.

Tableau 12
Dimensions des radius.

OS DU CARPE

rangée proximale

Scaphoïde : AJ 5 (G) ; AJ 96 (G) ; AJ 202 (D).

Semi-lunaire : AJ 56 (G) ; AJ 260 (G) ; AJ 290 (D) ; AJ 291 (D).

rangée distale

grand os : AJ 201 (G) ; AJ 220 (G) ;

os crochu : AJ 288 (D) ; AJ 289 (D).

Aucune variation morphologique importante n'est visible sur les différents os du carpe. Aucun critère ne permet donc de les différencier. Seules quelques faibles différences de dimensions ont été observées.

| | scaphoïde | | | semi-lunaire | | | | grand os | | os crochu | |
|----------|-----------|-------|--------|--------------|--------|--------|--------|----------|--------|-----------|--------|
| | AJ 5 | AJ 96 | AJ 202 | AJ 56 | AJ 260 | AJ 290 | AJ 291 | AJ 201 | AJ 220 | AJ 288 | AJ 289 |
| hauteur | 12,5 | 13 | 11,3 | 13 | 11,2 | 11,7 | 11 | 11 | - | 9,3 | 10,5 |
| longueur | 17,4 | 17,4 | 16,5 | 16,3 | 15,4 | 16 | - | 16,5 | - | 14,8 | 15,2 |

Tableau 13
Dimensions de quelques os du carpe.

MÉTACARPES : métacarpe complet AJ 555 (D) (Pl. II, fig. 11 et fig.-texte 7) ;
 extrémité proximale AJ 652 bis (G) ;
 extrémités distales AJ 225 (?) ; AJ 649 (?) .

Sur la face proximale du métacarpe complet AJ 555, l'arête qui sépare les deux facettes articulaires est assez vive et présente un relief net dû à la différence de niveau entre ces deux facettes. La facette interne qui s'articule avec le grand os (+ trapézoïde) a un contour grossièrement carré ; celui de la facette externe est trapézoïdal (fig. 7a). L'échancrure d'insertion qui sépare, dans la région postérieure, les deux facettes est ouverte sur le bord postérieur. Mais le caractère le plus important se situe sur la face postérieure du métacarpe. En effet, cette face postérieure est très nettement creusée en gouttière dans la moitié proximale (fig. 7b) ; par suite, le DAP de la diaphyse est assez fort dans cette portion du métacarpe. En revanche, le sillon vasculaire médian sur la face antérieure est à peine visible.

L'examen comparatif des trois extrémités distales montre, outre une différence dans les dimensions, un dimorphisme net en vue frontale entre le spécimen AJ 649 et le spécimen AJ 265, ainsi que l'extrémité distale du métacarpe complet (AJ 555). En effet, alors que sur le spécimen AJ 649 le DT de l'extrémité distale s'élargit régulièrement, même en dessous de la suture de l'épiphyse, le DT sur les deux autres spécimens demeure sensiblement le même au niveau de la suture de l'épiphyse et au niveau des condyles interne et externe. En outre, sur AJ 649, les condyles interne et externe présentent une assez forte extension transversale.

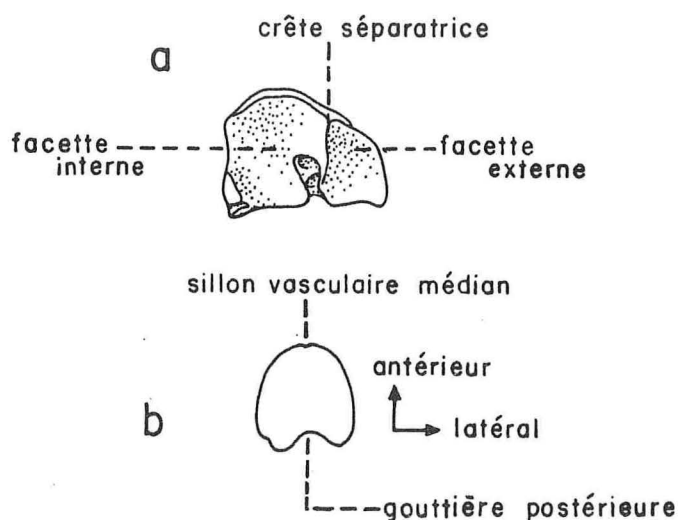


Fig. 7. — Métacarpe droit AJ 555 :
 a. face proximale ; b. section
 de la diaphyse à 7 cm sous la
 face proximale.

Comparé aux dimensions des métarpes et même des métatarses de *Protragocerus labidotus* de Fort Ternan (Thomas 1981, *ibid.*), on constate que le métacarpe AJ 555 est nettement plus grand. Il est donc tout à fait vraisemblable que le métacarpe complet, de même que le spécimen AJ 225, appartiennent à *Caprotragoides* aff. *potwaricus*. En

| | <i>Caprotragoides</i> aff. <i>potwaricus</i> | <i>Protragocerus labidotus</i> de Fort Ternan | |
|----------------------------------|---|--|---------------------|
| | MTC AJ 555 | MTC FT 895 | MTT (3 spécimens) |
| longueur totale des métapodes | 188 | 138,3 | min. 159 - max. 167 |

Tableau 14
Comparaisons des longueurs de quelques métapodes de *Protragocerus labidotus* de Fort Ternan avec le métacarpe AJ 555.

| | <i>Caprotragoides</i> aff. <i>potwaricus</i> AJ 555 | <i>Protragocerus</i> sp. AJ 652 bis |
|-----|---|--|
| DAP | 16 | 14 |
| DT | 21,6 | 19,2 |

Tableau 15
Dimensions des extrémités proximales des métacarpes AJ 555 et AJ 652 bis.

| | <i>Climacoceras</i> aff. <i>africanus</i> NC 7805 | AJ 649 | <i>Caprotragoides</i> aff. <i>potwaricus</i> | | <i>Protragocerus</i> <i>labidotus</i> FT 895 |
|--|---|--------|---|--------|--|
| | | | AJ 225 | AJ 555 | |
| DT ext. dist. | 27 | 27 | 21 | 21,3 | 19,5 |
| DAP ext. dist. (quilles-guides) | (16,8) | 16 | 13,9 | 15,2 | 12,3 |
| DAP condyles | 12,3 | 11,3 | 9,9 | 10,9 | 8,6 |
| distance minimale entre les quilles-guides | 14,5 | 14 | 10 | 9,9 | 10,3 |

Tableau 16
Dimensions des extrémités distales des métacarpes AJ 649, AJ 225 et AJ 555. Comparaisons avec les métacarpes de *Climacoceras* aff. *africanus* de Nyakach et de *Protragocerus labidotus* de Fort Ternan.

revanche, l'extrémité proximale AJ 652 bis, plus petite, appartiendrait au genre *Protragocerus*.

L'attribution de l'extrémité distale AJ 649 demeure, quant à elle, problématique. Elle semble trop petite pour pouvoir être attribuée au grand *Pachytragus*. En dehors des Bovidés, je suis également amené à envisager l'existence à Al Jadidah d'un Giraf-

foidea de petite taille, du genre *Climacoceras*. Le spécimen AJ 649 présente en effet des ressemblances avec l'extrémité distale du métacarpe NC 7805 de *Climacoceras* aff. *africanus* que j'ai décrit dans le gisement de Nyakach (Thomas, sous presse a). Cependant, sur le spécimen d'Al Jadidah il ne semble pas que le bord inférieur des condyles interne et externe, en vue frontale, soit légèrement déjeté vers le bas comme je l'ai observé sur les extrémités distales des métapodes de *Climacoceras*. L'hypothèse de l'existence d'un *Climacoceras* à Al Jadidah est donc provisoirement rejetée en attendant de pouvoir disposer d'un matériel moins fragmentaire.

CEINTURE PELVIENNE : régions acétabulaires AJ 250 (D) ; AJ 372 (D) ; AJ 373 (G) ; AJ 374 (G) ;
deux palettes iliaques AJ 375 (?).

Les restes de bassin très fragmentaires, limités à la région acétabulaire quelquefois associée à des fragments de branches du pubis et de l'ischion, ainsi que deux fragments isolés de palettes iliaques n'ont fourni aucun caractère diagnostique permettant de distinguer deux ou plusieurs types de bassin. Gentry (1970, p. 276) a fait état des mêmes difficultés pour les éléments de la ceinture pelvienne des Bovidés de Fort Ternan.

FÉMURS : fémurs complet AJ 553 (G), AJ 135 (D) (très endommagé) et AJ 605 (G) ; extrémités proximales AJ 195 (G) ; AJ 533 (G) (fig.-texte 8) ; fragments de tête articulaire AJ 139 (?) ; AJ 194 (?) ; extrémités distales AJ 78 (G) ; AJ 191 (D) ; AJ 192 (G) (Pl. II, fig. 9 et 10).

L'extrémité proximale des deux fémurs complets AJ 553 et AJ 605 présente une tête articulaire de type cylindrique (suivant les définitions de Heintz 1970, p. 49) (voir fig. 8). Soulignons que Gentry (1970, p. 278) a différencié le fémur de *Protragocerus labidotus* de celui d'*Oioceros tanyceras* par la morphologie de la tête articulaire. Selon lui, le diamètre antéro-postérieur de la partie latérale de la tête articulaire est plus large chez *Oioceros* que chez *Protragocerus*. Ce qui équivaut à dire que le fémur de *Protragocerus* présente une tête articulaire dont le type cylindrique serait moins achevé que celle du fémur d'*Oioceros*.

Bien que l'extrémité proximale du fémur AJ 195 soit endommagée, on observe que le col qui relie la tête articulaire au grand trochanter est plus étiré transversalement que sur les autres spécimens. Corrélativement, la tête articulaire, sans être du type hémisphérique, présente une réduction latérale rapide du diamètre antéro-postérieur. Grossièrement, deux types morphologiques de tête articulaire semblent donc pouvoir être distingués. Cependant, en vue frontale, le bord supérieur de la tête articulaire est dans tous les cas perpendiculaire à l'axe de la diaphyse.

Si la tête articulaire des deux fémurs complets est semblable, en revanche la position du grand trochanter en vue dorsale est très différente. Sur AJ 553 le grand trochanter, nettement incliné vers l'avant, présente une disposition fortement oblique par rapport à l'axe de la tête articulaire et du col : la fosse sous-trochantérienne en forme de fente est relativement fermée (voir fig. 8a). En revanche sur AJ 605, le grand trochanter, en vue dorsale, est orienté perpendiculairement à l'axe de la tête articulaire (fig. 8b). Dans

ce cas, la fosse sous-trochantérienne, importante, est largement ouverte vers l'arrière, entraînant probablement une insertion fémorale puissante des muscles adducteurs et rotateurs. Cette différence est sans aucun doute d'ordre générique, voire supra-générique. Il n'est pas sans intérêt de noter que cette disposition très particulière du grand trochanter rappelle celle du grand trochanter du fémur 62.2784 de Fort Ternan, si l'on en juge d'après la figure donnée par Gentry (1970, p. 289). Ce fémur de Fort Ternan, sur l'attribution duquel Gentry est très réservé, est cependant bien plus grand que le fémur dont j'ai parlé ci-dessus.

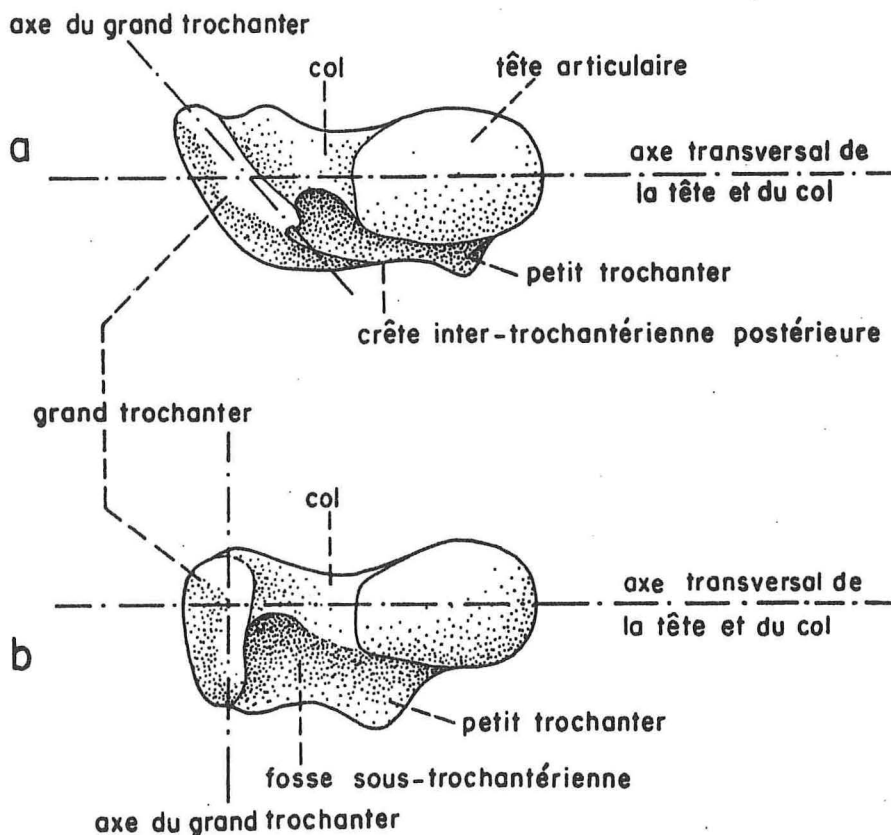


Fig. 8. — Extrémités proximales des fémurs AJ 553 (a) et AJ 605 (b), en vue dorsale.

Quant aux extrémités distales des deux fémurs d'Al Jadidah, elles ne présentent aucune différence notable, à l'exception du développement plus important, sur AJ 605, de la partie proximale de la lèvre interne. Si les extrémités distales de ces deux fémurs sont malgré tout semblables, en revanche la trochlée distale isolée AJ 192 semble se distinguer de toutes les autres trochlées (AJ 78, AJ 191, AJ 553 et AJ 605) par le fait qu'elle est légèrement plus large et moins profonde, et par son développement relativement symétrique des lèvres interne et externe, du moins dans leur partie distale (seule partie conservée sur AJ 192) (voir Pl. II, fig. 9). Selon Heintz (1970), ce type de trochlée

à tendance symétrique est toujours associé à une tête articulaire proximale de type sphérique (ou hémisphérique). Pour ma part, j'ai pu vérifier à maintes reprises la justesse de cette observation. En définitive, il semble donc qu'au moins trois taxons soient représentés par ces fémurs. Un quatrième pourrait même être représenté par la trochlée distale AJ 78, de type dissymétrique, qui est plus petite que les autres trochlées. Ses dimensions sont légèrement supérieures à celles d'une trochlée distale de fémur de *Gazella rufifrons* (voir Pl. II, fig. 10).

| | AJ 553 | AJ 605 |
|-----------------|--------|--------|
| Longueur totale | 191 | 187 |

| | AJ 195 | AJ 533 | AJ 553 | AJ 605 |
|----------------------|--------|--------|--------|--------|
| DT maximal | - | - | 48,5 | - |
| DT tête articulaire | (21) | 23,5 | 25,6 | 24,3 |
| DAP tête articulaire | 18 | 18,3 | 18,2 | 18,1 |

Extrémités proximales.

| | AJ 78 | AJ 191 | AJ 192 | AJ 553 | AJ 605 |
|---|--------|--------|--------|--------|--------|
| largeur maximale | 32 | 34 | 37 | 38,2 | 36,5 |
| DAP max. de la face interne | (44,5) | 48,2 | - | 48,5 | 47,4 |
| DAP max. de la face externe | 41,3 | 41,3 | - | 41 | 40 |
| écartement des 2 lèvres sur la face distale | 13,1 | 14,3 | 16,3 | 13,8 | 14,8 |

Extrémités distales.

Tableau 17
Dimensions des fémurs.

TIBIAS : tibias complets AJ 133 (G) ; AJ 264 (D) ; -
extrémités proximales AJ 4 (G) ; AJ 136 (D) ; AJ 138 (D) ; AJ 620 (D) ; -
extrémités distales AJ 79 (D) ; AJ 134 (G) ; AJ 137 (D) ; AJ 141 (G) ; AJ 142 (G) ;
AJ 143 (G) ; AJ 146 (D) ; AJ 563 (G).

Les deux seules extrémités proximales de tibia intactes sont celles des tibias complets AJ 133 et AJ 264. L'un de ces deux tibias (AJ 133) est légèrement plus grêle mais nettement plus court que l'autre. Ils appartiennent vraisemblablement à deux taxons distincts. Malgré tout les deux plateaux tibiaux sont très semblables. A l'exception d'une extension vers l'avant, légèrement plus importante, de la tubérosité antérieure sur le

plus petit des tibias, je n'ai observé aucune autre différence. Quant aux extrémités distales, la seule différence morphologique que j'ai pu mettre en évidence sur les 8 spécimens dont je dispose réside dans le fait que, sur deux d'entre elles (AJ 137 et AJ 264), la crête médiane qui sépare les deux gorges semble plus aiguë ; sur les autres cette crête médiane est nettement plus mousse. J'ignore bien entendu si ce caractère a une signification réelle ou s'il s'agit plutôt d'une variation individuelle.

| | AJ 133 | AJ 264 |
|-----|--------|--------|
| DAP | 41,8 | 43,5 |
| DT | 36,8 | 43,4 |

Extrémités proximales.

| | AJ 79 | AJ 133 | AJ 134 | AJ 137 | AJ 141 | AJ 143 | AJ 264 | AJ 563 |
|------------------------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| DAP max. | 19,8 | 17,4 | - | 18,2 | 18,3 | 18,5 | 19,4 | 19,5 |
| DT max. | 23,5 | 21,9 | 22,2 | 22 | 22,8 | 23 | 23,2 | 21,5 |
| indice DAP × 100/DT | 84,3 | 79,5 | - | 82,7 | 80,3 | 80,4 | 83,6 | 90,7 |

Extrémités distales.

Tableau 18

Dimensions des tibias :

longueur totale du tibia AJ 133 = 219 mm ; longueur totale du tibia AJ 264 = 242 mm.

OS MALLÉOLAIRES : droits AJ 63 et AJ 81 ;
gauches AJ 62 et AJ 302.

Aucune des faces supérieures des quatre os malléolaires n'est semblable. L'épine de la face supérieure de ces os offre un développement très variable. Il en va de même de la morphologie de chacune des facettes articulaires de la face supérieure. En revanche, la face inférieure, de structure plus simple, est nettement plus homogène.

Dimensions :

| | AJ 62 | AJ 63 | AJ 81 | AJ 302 |
|---|-------|-------|-------|--------|
| DAP face supérieure (limitée aux surfaces articulaires à l'exclusion de toute superstructure) | 12,8 | 16,3 | 14,5 | 12,5 |

ASTRAGALES : droits AJ 82 ; AJ 90 ; AJ 92c ; AJ 97a ; AJ 181, AJ 183 ; AJ 185 ; AJ 439 ; AJ 544 ; AJ 561 ; AJ 582 ; AJ 584, AJ 625 ;
gauches AJ 50 ; AJ 184 ; AJ 229 ; AJ 231 ; AJ 263 ; AJ 562 ; AJ 583.

L'astragale est l'os le plus fréquent et le mieux conservé dans le gisement d'Al Jadi-

dah. En dépit d'un examen très attentif des astragales — après avoir éliminé tous les astragales plus ou moins détériorés ou érodés — je n'ai pu trouver de critère morphologique différentiel qui aurait permis de les répartir en deux ou plusieurs lots. Bien entendu, plusieurs petits caractères distinguent tel ou tel astragale d'un autre. Mais je n'ai pu trouver deux caractères différentiels dont l'association soit constante. Quelles que soient les hypothèses formulées à l'égard de l'attribution de tous ces astragales, il est certain que les variations morphologiques aléatoires ne sont pas négligeables. Après avoir réalisé un diagramme de dispersion des longueurs et des DT distaux des astragales (fig. 9), il semble que, dans ce cas, le pouvoir de résolution soit supérieur aux observations purement morphologiques. Ainsi, l'astragale AJ 562 se distingue-t-il de tous les autres par ses dimensions beaucoup plus fortes. Par ailleurs, deux lots qui semblent se séparer assez nettement dans le diagramme sont susceptibles d'être distingués. L'un comprend les plus petits astragales (AJ 90 ; AJ 229 ; AJ 582 et AJ 584), dont les dimensions sont comparables à celles de l'astragale FT 896 de *Protragocerus labidotus* de Fort Ternan (Thomas, 1981). Ces astragales ne sauraient pour autant être attribués avec certitude au genre *Protragocerus*. Le second lot est représenté par 6 spécimens (AJ 92c ; AJ 97a ; AJ 183 ; AJ 185 ; AJ 561 ; AJ 625) : il réunit les astragales de taille moyenne. Malgré tout, les proportions de tous ces astragales sont semblables : en vue antérieure ils ont tous une allure élancée. La séparation de ces deux lots est justifiée a posteriori par le fait que les astragales de taille moyenne sont caractérisés par une échancrure bien développée sur la face externe, juste au-dessus du condyle externe, et bien visible en vue antérieure.

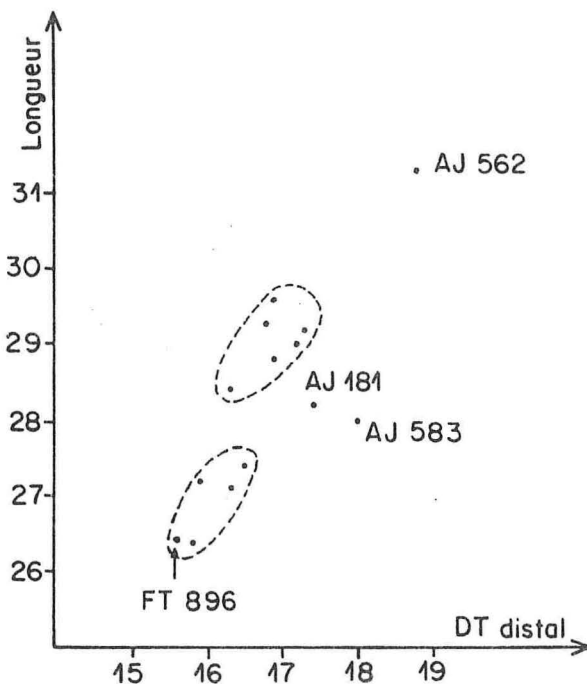


Fig. 9. — Diagramme de dispersion suivant les longueurs et les D.T. distaux des astragales.

Si l'attribution de l'astragale AJ 181 demeure problématique, en revanche l'astragale AJ 583 se distingue de tous les autres par son allure trapue et massive. Quoi qu'il en soit de l'attribution de ces restes, ces astragales semblent attester de l'existence de 4 Bovidés de taille moyenne à Al Jadidah.

| | sp. 1 | | | | sp. 2 | | | | | | ? | sp. 3 | sp. 4 |
|---|-------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | AJ 90 | AJ 229 | AJ 582 | AJ 584 | AJ 92c | AJ 97a | AJ 183 | AJ 185 | AJ 561 | AJ 625 | AJ 181 | AJ 583 | AJ 562 |
| Longueur | 27,4 | 26,4 | 27,1 | 27,2 | 29,3 | 29,2 | 29 | 28,4 | 28,8 | 29,6 | 28,2 | 28 | 31,3 |
| DT distal | 16,5 | 15,8 | 16,3 | 15,9 | 16,8 | 17,3 | 17,2 | 16,3 | 16,9 | 16,9 | 17,4 | 18 | 18,8 |
| Indice de massivité DT dist. × 100/L | 60,2 | 59,8 | 60,1 | 58,5 | 57,3 | 59,2 | 59,3 | 57,4 | 58,7 | 57,1 | 61,7 | 64,3 | 60 |

Tableau 19
Dimensions des astragales.

CALCANÉUMS AJ 97b ; AJ 186 (G) ; AJ 187 (G) ; AJ 610 (D).

Sur les quatre calcanéums, deux (AJ 186 et AJ 187) sont morphologiquement identiques, à quelques détails près : si l'on tient compte du diamètre transversal de la facette articulaire avec la face postérieure de l'astragale, ces calcanéums pourraient s'articuler avec le plus grand des astragales (AJ 562) (sp. 4). Quant au calcanéum AJ 97b — dont la suture de l'épiphyse est encore visible —, il est apparié avec l'astragale AJ 97a (sp. 2) ; celui-ci se distingue du calcanéum AJ 610, légèrement plus grand, par l'aspect plus grêle, plus court et la section hémicylindrique de la portion supérieure. La coulisse du perforé sur l'extrémité proximale n'est pas apparente. Ce dernier caractère est peut-être lié au fait que la croissance de cet os n'est pas totalement achevée.

Dimensions :

| | AJ 97 b | AJ 610 | AJ 186 | AJ 187 |
|----------|---------|--------|--------|--------|
| Longueur | 55 | 60 | 68,2 | 63,4 |
| Hauteur | 23,8 | 22,4 | 25 | 25,4 |

CUBO-NAVICULAIRES : droits AJ 61 ; AJ 114 ; AJ 177 ; AJ 259 ; AJ 567 ; AJ 585 ; AJ 586 ;
gauches AJ 174 ; AJ 176 ; AJ 469.

Les cubo-naviculaires se différencient assez nettement par leurs dimensions. Deux d'entre eux (AJ 114 et AJ 259) se distinguent par le fort diamètre transverse de la surface articulaire astragalienne (voir diagramme de la fig. 10). Comparés aux DT distaux des astragales, on constate que seul le plus grand des astragales (AJ 562) pourrait leur correspondre. Sur la face proximale de ces deux cubo-naviculaires, les tenons sont modérément développés, bien que le tenon médian soit plus élevé que le sommet de la facette calcanéenne. Sur la face postérieure, le foramen vasculaire est bien développé.

Sur la face distale, la facette articulaire métatarsienne antéro-externe présente une variation morphologique non négligeable que j'interprète cependant comme une variation individuelle. Dans les deux cas, les deux facettes métatarsiennes sont séparées par un sillon vasculaire assez large et profond.

A l'exception du cubo-naviculaire AJ 174 — caractérisé par une face externe proportionnellement élevée et surtout par un étranglement net de la région postérieure — qui pourrait appartenir à un petit Bovidé, les autres semblent pouvoir être associés aux astragales des deux espèces (sp. 1 et sp. 2) que j'ai distinguées dans le diagramme de la fig. 10. La comparaison des DT, dont les valeurs se chevauchent, n'est pas suffisante dans ce cas (fig. 10). Deux critères morphologiques permettent de les séparer aisément. Trois d'entre eux (AJ 177 ; AJ 469 et AJ 586) présentent en effet une face extérieure élevée due à un développement important du cuboïde. Corrélativement, la facette métatarsienne antéro-externe est bien développée. Ces deux caractères contrastent nettement avec le faible développement, tant du cuboïde que de la surface articulaire métatarsienne sur la face distale de cet os sur les trois autres cubo-naviculaires (AJ 61 ; AJ 176 et AJ 585).

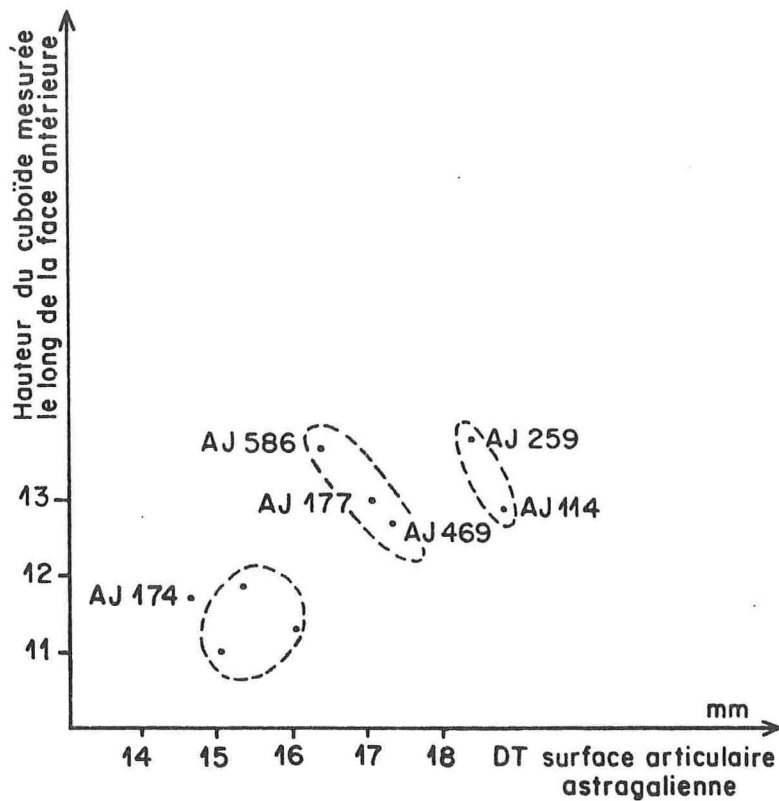


Fig. 10. — Diagramme de dispersion suivant les DT de la surface articulaire astragalienne et les hauteurs du cuboïde pour le cubo-naviculaire.

| | ? | sp. 1 | | sp. 2 | | | sp. 4 | | |
|--|--------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| | AJ 174 | AJ 61 | AJ 176 | AJ 585 | AJ 177 | AJ 469 | AJ 586 | AJ 114 | AJ 259 |
| DT surface articulaire astragaliennne | 14,6 | 15,3 | 15 | 16 | 17 | 17,3 | 16,3 | 18,8 | 18,4 |
| Hauteur du cuboïde mesurée le long de la face antérieure | 11,7 | 11,9 | 11 | 11,3 | 13 | 12,7 | 13,7 | 12,9 | 13,8 |
| DAP (suivant Heintz 1970) | 15,4 | 15,6 | - | 15,8 | 17,8 | - | - | 20,3 | 18,7 |

Les numéros des espèces indiqués correspondent aux numéros des espèces pour les astragales. L'espèce 3 n'est pas représentée ici.

Tableau 20
Dimensions des cubo-naviculaires.

MÉTATARSES : extrémités proximales AJ 140 (D) ; AJ 243 (D) ;
extrémité distale AJ 87 (?).

Les deux fragments d'extrémités proximales ne permettent aucune observation, une bonne partie de la région postérieure étant brisée. Le fragment de diaphyse conservé sur AJ 140 permet de constater que celle-ci est sensiblement de la même taille que la diaphyse du métacarpe AJ 555. En revanche, l'extrémité distale est nettement plus grande que les extrémités distales des métarpes, à l'exception de AJ 649 dont j'ai déjà souligné la difficulté pour l'attribuer. Or manifestement les deux extrémités distales de métacarpe et de métatarse appartiennent à une même espèce. Compte tenu du fait que nous avons déjà mis en évidence l'existence d'un Bovidé de taille moyenne (sp. 4), j'estime finalement que ces deux fragments de métapodes pourraient également y être rapportés.

Dimensions de l'extrémité distale AJ 87 :

| | |
|---|---------|
| DT ext. distale | 25,3 mm |
| DAP ext. distale (quilles-guides) | 15,9 mm |
| DAP condyles | 10,7 mm |
| Distance minimale entre les quilles-guides | 12,8 mm |

PHALANGES :

- phalanges I — complètes : (AJ 85 ; AJ 92b ; AJ 164 ; AJ 166 ; AJ 167 ; AJ 169 ; AJ 170 ; AJ 171 ; AJ 227 ; AJ 228 ; AJ 235 ; AJ 458 ; AJ 475 ; AJ 601 ; AJ 612) ;
 - non épiphysées : AJ 157 ; AJ 163 ; AJ 565 ; AJ 588 ;
 - ext. prox. : AJ 9 ; AJ 158 ; AJ 168 ; AJ 226 ;
 - ext. dist. : AJ 153 ; AJ 165 ; AJ 285 ; AJ 465 ; AJ 651 ;
- phalanges II : AJ 10, AJ 11, AJ 49 ; AJ 83 ; AJ 92a ; AJ 152 ; AJ 154 ; AJ 155 ; AJ 156 ; AJ 160 ; AJ 254 ; AJ 255 ; AJ 589 ; AJ 590 ; AJ 615 ;
- phalanges III : AJ 12, AJ 84 ; AJ 144 ; AJ 147 ; AJ 232 ; AJ 472.

| | AJ 85 | AJ 92b | AJ 164 | AJ 166 | AJ 167 | AJ 169 | AJ 170 | AJ 171 | AJ 227 | AJ 228 | AJ 235 | AJ 458 | AJ 475 | AJ 601 | AJ 612 |
|---|-------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Longueur | 36 | 33 | 35,2 | 36 | 36,9 | 35,4 | 40 | 37,3 | 36,6 | 37 | 37,5 | 37,3 | 39,7 | 37,4 | 35,3 |
| DT extr. proximale | 11,5 | 10,5 | 9,8 | 11,5 | 11 | 11,8 | 11,2 | 12,3 | - | 11,5 | 11,8 | - | - | 11,8 | 11,2 |
| Indice de massivété DT prox. × 100/L | 31,9 | 31,8 | 27,8 | 31,9 | 29,8 | 33,3 | 28 | 33 | - | 31 | 31,5 | - | - | 31,5 | 31,7 |

• Phalanges I

| | AJ 11 | AJ 49 | AJ 83 | AJ 154 | AJ 155 | AJ 156 | AJ 254 | AJ 255 | AJ 615 |
|--------------------|-------|-------|-------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| Longueur | 22,2 | 20,4 | 20 | 17,2 | 20,5 | 20,9 | 22,3 | 22,9 | 19,7 |
| DT extr. proximale | 9,7 | 9 | 9 | 8,4 | 10,3 | 9,4 | 9,4 | 9,7 | 9 |

• Phalanges II

| | AJ 84 | AJ 144 | AJ 147 | AJ 232 |
|----------|-------|--------|--------|--------|
| Longueur | 25 | 23,3 | 30,3 | 19,5 |
| Hauteur | 13,6 | 15,7 | 20,4 | 13 |

• Phalanges III

Tableau 21
Dimensions des phalanges.

L'impossibilité de distinguer dans notre cas les phalanges antérieures des homologues postérieures, joint au fait qu'il y a 3 — voire 4 — taxons de taille moyenne à Al Jadidah, rendent totalement aléatoire toute tentative de différenciation. Je me bornerai donc à indiquer les dimensions, pour les spécimens les mieux conservés, qui expriment les différences apparentes de massivité et de longueur.

CONCLUSIONS A L'ÉTUDE DES OS DES MEMBRES

Dans tous les cas où les os des membres, suffisamment bien représentés dans l'échantillon examiné, se prêtent à des comparaisons morphologiques, j'ai pu mettre en évidence un ou plusieurs critères discriminants qui ne relèvent apparemment pas de la variation individuelle ou sexuelle. Sur les os longs, les caractères différentiels concernent aussi bien les extrémités proximales que distales. D'une certaine manière, cette constatation contredit les observations faites par Hopwood (1936) sur des humérus et des fémurs de diverses antilopes africaines actuelles. En effet, selon lui, d'une part les humérus de ces espèces présenteraient plus de différences morphologiques que les fémurs, d'autre part les extrémités proximales, étant plus rapprochées du tronc de l'animal, seraient plus caractéristiques que les extrémités distales. Si les différents segments du squelette appendiculaire d'Al Jadidah présentent des dissemblances, contrairement à ce qu'avait observé Gentry (1970) sur les os des membres du groupe *Protragocerus/Oioceros*, c'est que dans le cas d'Al Jadidah nous avons affaire à plus de deux taxons. Si les attributions des nombreux restes postcrâniens présentent dans la plupart des cas des difficultés incontournables, le résultat le plus intéressant concerne le nombre élevé de taxons présents à Al Jadidah. C'est ainsi que l'ensemble de ces restes témoigne de l'existence dans ce gisement de quatre taxons, éventuellement d'un cinquième, parmi les seuls Bovidés de taille moyenne, à l'exclusion donc du grand Bovidé *Pachytragus ligabuei* nov. sp. et des très petits Bovidés. Ce résultat est quelque peu inattendu, puisque l'on dénombrerait dès lors 7 à 9 Bovidés à Al Jadidah. Compte tenu de l'âge attribué à ce gisement, ce chiffre n'est pas négligeable si l'on se réfère au nombre d'espèces connues pour des gisements d'âge voisin : Arrisdrift (1 à 2) ; Nyakach (3) ; Oron et Anthracothere Hill (3) ; Paşalar (2) ; Fort Ternan (4 à 5) ; Çandır (5 à 6) et Ngorora (9). Le chiffre de Ngorora n'est pas strictement comparable aux autres gisements puisqu'il répond à l'ensemble de la Formation de Ngorora, qui correspond à un intervalle de temps de 2 à 3 millions d'années. Bien que la plupart de ces chiffres doivent encore être utilisés avec beaucoup de prudence (à l'exception de celui de Fort Ternan), j'estime toutefois qu'ils ne sont pas sans signification, signification sur laquelle je reviendrai dans les conclusions générales.

Si l'on associe les critères de taille et les critères morphologiques, l'astragale est l'os le plus discriminant. La capacité discriminante de l'astragale n'est pourtant que relative puisqu'il s'agit de l'os le mieux représenté numériquement. Dans la mesure où cet échantillon représentait 4 taxons, il était normal d'observer d'importantes variations d'ordre biométrique. Si l'on se limite aux critères morphologiques, il semble que ce soit le fémur le plus discriminant, suivi du radius et du cubo-naviculaire. Le tibia, en

revanche, est moins satisfaisant pour distinguer les différentes espèces. Il est vrai que l'extrémité proximale est rarement intacte.

En définitive, l'étude comparative des éléments du squelette appendiculaire des Bovidés de taille moyenne suggère l'existence des taxons suivants (dans l'ordre décroissant de taille) :

1. Un grand Bovidé représenté notamment par l'extrémité distale du métacarpe AJ 649, l'astragale AJ 562, les calcanéums AJ 186 et AJ 187 et l'extrémité distale de métatarse AJ 87 qui pourrait, peut-être, être associé au crâne AJ 197 (gen. et sp. indet.).
2. Un Bovidé dont la taille serait équivalente à celle de *Caprotragoides* aff. *potwaricus*, représenté uniquement par l'astragale AJ 583 et peut-être par le fémur AJ 605.
3. *Caprotragoides* aff. *potwaricus* } La majorité du matériel appartient vraisemblablement à ces deux espèces sans que l'on puisse savoir dans quelle proportion.
4. *Protragocerus* sp.
5. Une gazelle représentée peut-être par une extrémité proximale de radius AJ 204, un olécrâne de cubitus AJ 206 et une trochlée distale de fémur AJ 78.
6. La mise en évidence d'un sixième taxon repose uniquement sur le cubo-naviculaire AJ 174.

Enfin, bien que je ne dispose d'aucune donnée sûre relative aux proportions des différents segments du squelette appendiculaire, il semble qu'en tout état de cause les tibias de *Protragocerus* et de *Caprotragoides* soient nettement plus longs que les fémurs correspondants. Le rapport des longueurs fémur/tibia pourrait être, au plus, égal à 0,87 (en choisissant le couple AJ 553/AJ 133) ou au moins égal à 0,79 (pour le couple AJ 553/AJ 264). Or, selon Gromolard (1981), un tibia plus long que le fémur traduirait une meilleure adaptation à la course. A priori, ce résultat n'est guère significatif, car il semble bien que chez presque tous les Bovidés le tibia est plus long que le fémur, à l'exclusion de celui de certains Bovidés (cf. Gromolard, *ibid.*, p. 176). Soulignons cependant que, quel que soit le rapport des longueurs fémur/tibia choisi, celui-ci est faible : ce rapport est voisin de celui que l'on trouve chez les Alcelaphini, les Antilopinae et les Neotragini (Gromolard, 1981 et Hopwood, 1936), tous Bovidés de milieux très ouverts.

Tribu ? NEOTRAGINI

Genre *HOMOIODORCAS* THOMAS, 1981

Diagnose du genre : le genre étant monospécifique, voir la diagnose de l'espèce-type.

Espèce-type : *Homoiodorcas tugenium* Thomas, 1981.

Gisement-type : Ngorora.

Diagnose de l'espèce : Bovidé de très petite taille, voisine de celle du Steenbok (*Raphicerus campestris*). Cornes présentes chez les mâles seulement. Dimorphisme sexuel important de la taille de ces antilopes. La femelle est nettement plus petite. Chevilles osseuses assez courtes, recourbées vers l'arrière et se prolongeant en quelque sorte dans le plan de la face. Section des chevilles, convexe sur la face externe, presque plate sur la face postéro-interne. Grand axe de la section à la base, oblique par rapport au

plan sagittal. Fosses lacrymales importantes. Sutures inter-frontales et fronto-pariétales assez compliquées. Murailles externes des molaires supérieures et murailles linguales des molaires inférieures, assez planes. Structure des prémolaires inférieures du type de *Gazella deperdita*.

Homoiodorcas ? n. sp.

(Pl. II, fig. 6-8, 12 et fig.-texte 11)

Matériel : une cheville osseuse gauche (AJ 198) ; un fragment de fronto-pariétal (AJ 212) ; un maxillaire droit avec D2/-M3/ (AJ 608) ; une mandibule droite avec P/3-M/3 (AJ 541) ; un fragment de mandibule gauche sans dents (AJ 286) ; une canine incisiforme gauche (AJ 595) ; deux extrémités distales d'humérus droits (AJ 208 et AJ 542) ; un fragment d'extrémité distale de fémur (AJ 69) ; trois astragales : AJ 179 (D), AJ 180 (G) ; AJ 510 (D) ; un métatarse complet gauche (AJ 223) ; une extrémité proximale gauche de métatarse (AJ 224) ; deux phalanges I (AJ 162 ; AJ 539) ; deux phalanges II (AJ 13 ; AJ 151) et deux phalanges III (AJ 148 ; AJ 149).

DESCRIPTION DE LA CHEVILLE OSSEUSE (Pl. II, fig. 6 et fig.-texte 11).

La cheville osseuse gauche AJ 198, très courte, est conservée sur 40 mm environ. L'apex est brisé. La cheville s'insère sur le toit de l'orbite. Elle ne présente pas de courbure vers l'arrière. Le diamètre antéro-postérieur décroît assez brusquement et non pas régulièrement ; le bord postérieur de la cheville en vue latérale étant rectiligne — du moins à sa base — le bord antérieur est convexe. Si l'orientation et le mode d'insertion ne peuvent être précisés, en revanche il semble bien que la cheville osseuse ait été fortement inclinée vers l'arrière sur le plan frontal. Le pédicule est assez allongé à l'avant. Le trou sus-orbitaire est situé à la base du pédicule du côté interne. Il n'y a pas de sinus dans le pédicule. La compression médio-latérale de la cheville est faible. Du point de vue de la section de la cheville, la face externe est convexe, la face postéro-interne est légèrement aplatie. Le bord postérieur est caréné (voir fig. 11).

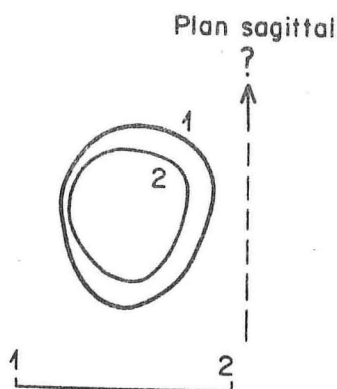


Fig. 11. — Sections de la cheville osseuse gauche AJ 198 cf. *Homoiodorcas*. $\times 1$.

Dimensions :

| | |
|------------------------------|---------|
| DAP base | 23,4 mm |
| DT base | 19,7 mm |
| DT base × 100/DAP base | 84,2 |

DENTURE SUPÉRIEURE

- dents brachyodontes ;
- lobes assez carénés ;
- séparation tardive des deux lobes ;
- pilier du paracône bien développé ; celui du métacône est à peine esquissé ;
- petites colonnettes interlobaires aux molaires, prenant naissance sur le lobe postérieur légèrement au-dessus du collet ;
- mésostyles assez développés, parastyles et métastyles modérément développés.

DENTURE INFÉRIEURE (Pl. II, fig. 7 et 8)

- contour des lobes des molaires en vue occlusale légèrement ogival ;
- muraille interne ondulée ; piliers du métaconide et de l'entoconide assez nets ;
- petites colonnettes interlobaires aux molaires prenant naissance à la base de chacun des deux lobes ;
- prémolaires non molarisées : le métaconide de la P/4 est légèrement étiré dans le sens antéro-postérieur, avec une petite aile antérieure et une petite aile postérieure ;
- d'après la racine postérieure de la M/3, le lobe postérieur de la M/3 semble avoir été très développé ;
- la branche mandibulaire horizontale est très basse : hauteur sous la M/2 = 12,7 ; hauteur devant P/2 = 9,7 ; hauteur minimale de la portion interdentaire = 7,6.

Dimensions des dents :

- Denture supérieure AJ 608 (la M3/ dans son alvéole n'a pas été mesurée)

| | D2/ | D3/ | D4/ | M1/ | M2/ |
|------------------|-----|-------|-------|---------|--------|
| Longueur/largeur | 6/5 | 7/5,4 | 7/6,5 | 8,3/8,8 | 9,8/10 |

Longueur D2/-D4/ : 20,5

Longueur D2/-M3/ : 44,8

- Denture inférieure AJ 541 (le troisième lobe de la M/3 est brisé)

| | P/3 | P/4 | M/1 | M/2 |
|------------------|-------|---------|-------|--------|
| Longueur/largeur | 7/3,8 | 7,8/4,5 | 8,1/- | 10/7,3 |

Estimation de la longueur P/2-M/3 : (52)

Estimation de la longueur P/2-P/4 : (20,5)

SQUELETTE POSTCRÂNIEN

— *Humérus* : ext. dist. AJ 208 (D) ; AJ 542 (D) :

Seule l'extrémité distale de l'humérus AJ 208 est bien conservée. En vue antérieure, la gorge médiane est assez profonde ; elle est située en dessous du niveau du condyle externe. La lèvre externe est assez aiguë.

Dimensions :

| | AJ 208 | AJ 542 |
|---------------------|--------|--------|
| DAP | 9 | 9,8 |
| DT | 16 | 17 |
| DAP condyle interne | 12 | 13,2 |

— *Astragales* :

Dimensions :

| | AJ 180 | AJ 510 |
|-----------|--------|--------|
| longueur | 19,8 | 21,3 |
| DT distal | 11,2 | 11,3 |

Métatarse complet AJ 223 (Pl. II, fig. 12)

Sur la face proximale du métatarse, la facette articulaire du petit cunéiforme est courte et triangulaire. La facette postérieure du cubo-naviculaire ainsi que la facette diarthrodiale sont réduites. La facette postérieure du cubo-naviculaire est située sur une éminence peu élevée par rapport aux facettes du grand cunéiforme et du cubo-naviculaire antérieur. La moitié proximale de la face postérieure du métatarse est creusée en une gouttière assez profonde. Une large gouttière médiane parcourt toute la face antérieure du métatarse. Sur l'extrémité distale, les quilles-guides sont relativement aiguës.

Dimensions du métatarse AJ 223 :

| | |
|--|---------|
| Longueur | 119 mm |
| DAP ext. prox. | 13,5 mm |
| DT ext. prox. | 12,9 mm |
| DAP ext. dist. | 10 mm |
| DT ext. dist. | 15,3 mm |
| DAP condyles | 6,7 mm |
| Distance minimale entre les quilles-guides ... | 7,5 mm |

Phalanges.

Dimensions :

| | phalanges I | | phalanges II | |
|---------------|-------------|--------|--------------|--------|
| | AJ 162 | AJ 539 | AJ 13 | AJ 151 |
| longueur | 24,6 | 23,3 | 12,5 | 13,7 |
| DT ext. prox. | 7 | 7,3 | 6,7 | 6,5 |

DISCUSSION

Par sa morphologie et ses petites dimensions, la cheville osseuse d'Al Jadidah rappelle les chevilles osseuses d'*Homoiodorcas tugenium*, petite antilope abondamment représentée dans les niveaux anté-hipparions de la Formation de Ngorora. Elle en diffère néanmoins par le fait qu'elle n'est pas recourbée vers l'arrière et que la face postéro-interne est moins aplatie. Le caractère apomorphe qui permettait d'exclure toute parenté phylogénétique entre *H. tugenium* et les gazelles, concernait l'orientation et le mode d'insertion très particulier des chevilles osseuses sur le plan frontal (Thomas 1981, p. 372-373). Bien que ce caractère ne soit pas connu sur la cheville osseuse d'Al Jadidah, les proportions et l'allure de celle-ci ne sont en rien comparables à celles d'une cheville osseuse de gazelle. En revanche, dans l'ignorance du mode d'insertion, la cheville osseuse d'Al Jadidah ne peut être à coup sûr attribuée au genre *Homoiodorcas*, quoique la présomption soit forte en faveur d'une telle attribution. De plus, les caractères odontologiques, pour la plupart primitifs, des restes qui lui sont associés, ne viennent pas corroborer une telle hypothèse. En effet, sur ces restes, le pilier des paracônes des molaires supérieures et le pilier des métaconides et des entoconides des molaires inférieures sont bien développés. En outre les molaires supérieures présentent de petites colonnettes interlobaires. Cette denture contraste donc très nettement par ces caractères plésiomorphes avec celle d'*Homoiodorcas tugenium* chez qui le pilier du paracône est à peine marqué, où les colonnettes interlobaires font défaut sur les molaires supérieures et où la muraille linguale des molaires inférieures est pratiquement plane. Malgré tout, cette dissemblance n'exclut pas toute filiation entre les deux formes. Quoi qu'il en soit de cette hypothèse, la cheville osseuse d'Al Jadidah ne peut en aucun cas être confondue avec celle d'*Eotragus*. Chez ce dernier, la cheville, faiblement recourbée vers l'avant, présente en outre une forte compression médio-latérale, avec deux carènes antérieure et postérieure plus ou moins marquées. La section et la courbure sont donc très distinctes de celles de la cheville d'Al Jadidah, laquelle est parfaitement arrondie à l'avant tout comme chez *H. tugenium*. Aucun rapprochement ne semble donc pouvoir être fait avec la cheville osseuse 63.3401.4 de Fort Ternan, décrite par Gentry (1970, pl. 15, fig. 6,7) sous le nom d'*Eotragus* sp.

En l'absence de toutes données sur les appendices frontaux du petit Bovidé (gen. et sp. indé.), recueilli dans la région d'As Sarrar, à quelque 250 km au NW d'Al Hofuf et dont tous les affleurements appartiennent à la Formation Dam (Thomas *et al.*, 1982), les parentés phylogénétiques des deux Bovidés des Formations Dam et Hofuf, sans

être exclues, demeurent problématiques. La forme la plus ancienne, indéterminée, d'As Sarrar est à certains égards plus primitive que la forme d'Al Jadidah, en particulier par la suture tardive entre la face postérieure de l'hypocondyle et de l'entostylide sur les molaires inférieures et les lobes très carénés, en forme de «V» en vue occlusale. Cela dit, la solution la plus simple et la plus vraisemblable consiste à envisager une étroite relation de parenté entre *Homoiodorcas tugenium*, espèce très dérivée, et la forme arabique plus primitive.

INCERTAE SUBFAMILIAE

Gen. et sp. indet. 2

Matériel : un fragment d'arrière crâne (supraoccipital) (AJ 414) ; une extrémité distale de métacarpe (AJ 14) ; une extrémité distale de fémur (AJ 94) ; un astragale (AJ 178, et un fragment de phalange I (AJ 161).

Ces quelques restes fragmentaires, en général très endommagés, n'appellent aucun commentaire particulier. Ils témoignent cependant de l'existence, à Al Jadidah, d'un très petit Bovidé dont la taille est voisine de celle d'un Dik-dik actuel.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

PALÉOENVIRONNEMENT

J'ai évoqué à plusieurs reprises (Thomas *et al.*, 1978 ; Thomas, 1982) la grande cohérence écologique du peuplement faunique d'Al Jadidah, qui témoignait de l'existence d'un paléomilieu ouvert à très ouvert. En ce qui concerne les Bovidés et les autres Ruminants, mon argumentation reposait principalement sur les observations suivantes :

- prédominance des Gazelles et de *Caprotragoides* (= *Pseudotragus*) ;
- existence d'un Bovidé à denture très hypsodonte ;
- les membres grêles et allongés du Paléotraginé ;
- la rareté ou l'absence des Chevrotains aquatiques ;
- l'absence des Cervidés.

Or, l'étude des Bovidés récoltés en 1978 et le tri de l'ensemble du matériel m'amènent aujourd'hui à atténuer, voire modifier, certaines des assertions antérieures qui reposaient uniquement sur l'examen préliminaire du matériel très restreint récolté en 1977. Ainsi, si l'existence des Gazelles à Al Jadidah est probable, elle n'est cependant pas démontrée. En outre, aucun spécimen n'a pu être attribué à un Chevrotain aquatique. Si l'absence des Cervidés est confirmée, celle-ci ne corrobore pas pour autant l'existence d'un paléomilieu ouvert, leur absence étant également notée dans les Siwaliks du sous-continent indien ainsi qu'en Afrique durant tout le Néogène. En revanche, un seul reste, une extrémité distale de tibia (AJ 432) appartient à un Anthracotheriidé.

A l'issue de l'étude des Bovidés de la Formation de Ngorora, j'avais adopté une attitude plus circonspecte à l'égard de la reconstitution des paléomilieus du Miocène

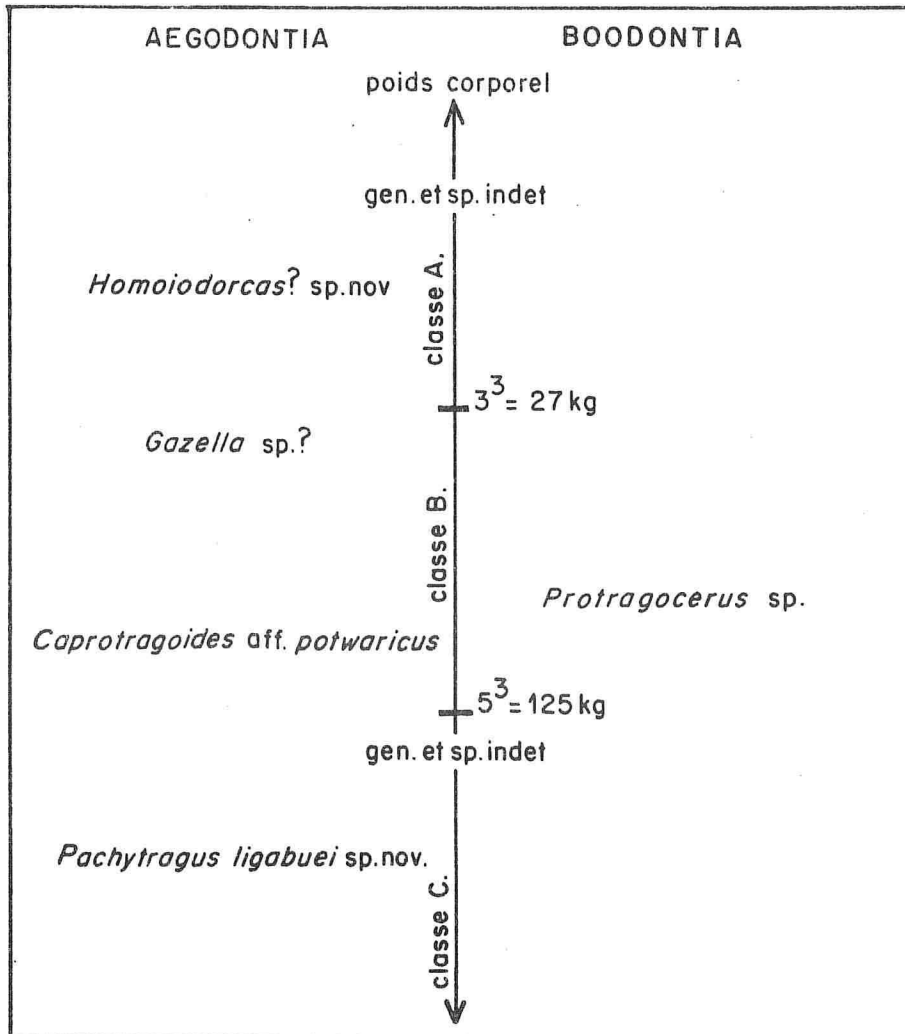


Fig. 12. — Répartition des Bovidés d'Al Jadidah (Formation Hofuf) suivant trois classes de poids corporel (A et C) et la dichotomie Aegodontia-Boodontia.

Les espèces indéterminées identifiées sur la base d'un ou deux éléments postcrâniens, dont la présence à Al Jadidah est trop conjecturale, n'ont pas été mentionnées sur ce diagramme.

moyen. Pour ce faire, j'avais utilisé, d'une manière nuancée, la subdivision des Bovidés en deux sous-groupes : les Boodontia et les Aegodontia, dont je ne rappellerai pas ici les définitions (Thomas, 1981). Selon Vrba (1980), les Aegodontia (Alcelaphinae - Caprinae - Antilopinae) exploiteraient de préférence les milieux « ouverts » et plus ou moins secs, alors que les Boodontia (Bovinae - Cephalophinae - Hippotraginae) seraient plutôt des animaux de milieux « fermés » et plus ou moins humides. J'avais donc réparti les Bovidés de la Formation de Ngorora en trois catégories de poids corporel

(classes A à C) d'après une estimation très grossière et empirique et selon la dichotomie Aegodontes/Boodontes. J'avais abouti dès lors à la conclusion que les formes d'habitats ouverts étaient prédominantes dans la Formation de Ngorora. La répartition des Bovidés d'Al Jadidah de la Formation Hofuf (voir fig. 12), comparée à celle des Bovidés de Ngorora, présente de nombreuses similitudes. Il semble toutefois qu'à Al Jadidah les espèces aegodontes, en terme de richesse spécifique et non d'effectif de chaque espèce, dominent nettement sur les espèces boodontes. Sans exclure l'existence de formations forestières, il en résulte que les Bovidés d'Al Jadidah traduisent dans leur ensemble le caractère prédominant des milieux ouverts à très ouverts, conclusion qui s'était déjà dégagée des deux études préliminaires. Ceci ne préjuge pas bien entendu de la complexité ou de la diversité des types d'habitats (savanes herbeuses, arbustives, boisées, buissons et bosquets). Bien que notre connaissance du peuplement des Bovidés soit partielle — plusieurs espèces (2 à 4) demeurent indéterminées —, il est peu probable que cette conclusion doive être altérée dans l'avenir.

BIOSTRATIGRAPHIE

L'examen préliminaire des grands Mammifères et de quelques restes de Rongeurs, récoltés en 1977 à Al Jadidah, avait permis de démontrer que cette faune provenait d'un niveau anté-hipparions dont l'âge devait être proche, sans être plus ancien, de celui de Fort Ternan (14 m.a.) ou de Beni Mellal (Thomas *et al.*, 1978 ; Sen & Thomas, 1979 ; Thomas, 1982). Jaeger (1977) s'appuyant sur les Rongeurs de Pataniak 6 (Maroc), estimait que l'âge de Beni Mellal était en effet compris entre 13 et 14 m.a. J'avais dès lors suggéré de situer Al Jadidah de préférence dans l'unité mammalienne MN 6 de Mein (1975). L'étude exhaustive des Bovidés d'Al Jadidah confirme grosso modo l'hypothèse initiale. Elle permet toutefois de préciser que l'âge de la Formation Hofuf précède d'un intervalle de temps très court l'âge des dépôts les plus anciens de la Formation de Ngorora (Kenya). Je situerais donc de préférence Al Jadidah à la limite des zones MN6/MN7. A cet égard, on peut tirer arguments des faits suivants :

- présence d'un *Caprotragoides* étroitement apparenté à *C. potwaricus* de Fort Ternan. *C. gentryi* de Ngorora constitue la forme la plus évoluée de la lignée afro-asiatique des *Caprotragoides* (Thomas, 1981) ;
- présence d'un Boselaphini du genre *Protragocerus* ;
- présence à Al Jadidah d'un grand Caprinae (?), *Pachytragus ligabuei* sp. nov. plus évolué que la forme nord-africaine *P. solignaci* de Bled Douarah. Cette observation est a priori en contradiction avec les âges relatifs supposés des deux gisements. En réalité je considère que *P. ligabuei* sp. nov. et *P. solignaci* appartiennent à deux lignées distinctes : les deux formes auraient eu un ancêtre commun, la lignée aboutissant à la forme arabe ayant évolué plus rapidement que celle dont les formes ont colonisé par la suite l'Afrique du Nord (Bled Douarah) et l'Afrique orientale (Ngorora). J'ai résumé d'une manière schématique dans la fig. 2 les relations phylogénétiques des formes anté-hipparions du groupe afro-asiatique *Pachytragus-Protoryx* ;
- sans calculer les indices de similitudes des Bovidés pour les quatre gisements (Fort Ternan, Ngorora, Al Jadidah et la Formation Chinji des Siwaliks — voir Thomas, sous presse b), on constate que Ngorora et Al Jadidah ont en commun au moins 4

taxons de rang générique. Cette similitude n'est pas sans signification. Bien qu'elle ne prenne pas en compte la fréquence des différents taxons, elle n'en reflète pas moins la forte corrélation stratigraphique de ces deux derniers gisements ;

- la grande richesse spécifique (7 à 9 taxons) traduit l'existence d'une importante radiation qui n'avait affecté que modérément le peuplement des Bovidés à Fort Ternan ;

- la petite Antilope d'Al Jadidah, rapportée avec quelques doutes au genre *Homoiodorcas*, genre qui n'est connu qu'à Ngorora et, peut-être, à Beni Mellal (matériel inédit), est nettement plus primitive que l'espèce-type du genre, *Homoiodorcas tugenium*, particulièrement bien représentée dans les niveaux anté-hipparions de la Formation de Ngorora (Thomas, 1981) ;

- l'absence de tout Caprinae du genre *Oioceros* dans la Formation de Ngorora, en revanche abondamment représenté (*O. tanyceras*) à Fort Ternan (Gentry, 1970 et Shipman *et al.*, 1981) et signalé (cf. *Oioceros* sp.) dans le Miocène inférieur de la Formation Hadruk près de Jabal Midra ash-Shamali sur la côte orientale de l'Arabie Saoudite (Whybrow *et al.*, 1982) ;

- l'absence du Bovidé primitif *Eotragus*, connu en Afrique orientale à Maboko (Thomas, 1979), sans doute à Fort Ternan (Gentry, 1970) et au Djebel Zelten (Libye), ainsi que dans le Miocène inférieur du Negev (« Anthracothere Hill ») (Goldsmith *et al.*, 1982).

ORIGINE DU PEUPEMENT ET ÉCHANGES FAUNIQUES ASIE-AFRIQUE

Les dépôts continentaux de la région d'As Sarrar, dans la Formation Dam, sous-jacente à la Formation Hofuf, ont livré jusque-là un unique Bovidé d'assez petite taille, proche de l'espèce d'Arrisdrift en Namibie (gen. et sp. indet.) (Hendey, 1978 ; Thomas *et al.*, 1982), mais dont les relations de parenté demeurent énigmatiques. Ainsi, aucun des Bovidés connus à Fort Ternan et à Al Jadidah n'a été retrouvé à As Sarrar. Compte tenu de la richesse spécifique (7 à 9 taxons) des Bovidés à Al Jadidah, il ne fait aucun doute que l'on assiste, entre les niveaux d'As Sarrar et d'Al Jadidah, à un renouvellement faunique, comparable sinon supérieur à ce que l'on observe en Afrique orientale entre les faunes « rusingiennes » et celles de Fort Ternan (Thomas, 1979). La simultanéité manifeste du renouvellement faunique, à la fois dans la péninsule Arabique et en Afrique orientale, n'est certainement pas fortuite, tandis qu'une évolution indigène ne saurait à elle seule rendre compte de ce phénomène. Dès lors, il y a tout lieu de penser que le renouvellement faunique est dû en partie à des immigrations en provenance d'Asie ou d'Eurasie, peu avant Fort Ternan ou Al Jadidah, et postérieures aux dépôts d'As Sarrar. D'ores et déjà, suivant mon hypothèse des relations phylogénétiques des formes anté-hipparions du groupe *Pachytragus-Protoryx*, illustrée par la fig. 2, on peut admettre que les représentants africains de ce groupe sont originaires d'Asie. Ils témoignent d'un échange entre l'Asie antérieure et l'Afrique, via la péninsule Arabique, peu avant 13 m.a. En revanche, il n'est pas exclu que les formes afro-asiatiques de la lignée des *Caprotragoides* soient bien originaires d'Afrique, comme le laisse penser l'existence, dans le gisement de Nyakach, d'un Capriné (?) proche de *Caprotragoides potwaricus*. Quant aux autres Bovidés, leur origine demeure encore problématique.

Quoi qu'il en soit, il semble bien qu'à l'époque des dépôts de la Formation Hofuf les relations terrestres entre la péninsule Arabique, l'Asie antérieure et l'Afrique ont été privilégiées par rapport à celles du sous-continent Indien qui n'en existent pas moins (passage d'une forme affine de *Sivoreas eremita* de la Formation de Chinji, en Afrique orientale ; - Thomas, 1981). Le peuplement des Bovidés d'Al Jadidah est donc la résultante d'une influence double de l'Asie antérieure et de l'Afrique. Mais, du fait de la relative ancienneté du gisement d'Al Jadidah par rapport à la Formation de Ngorora, on n'observe aucune immigration de taxons que l'on qualifiera plus tard d'éthiopiens, tels que les Reduncini ou les *Antidorcas* qui se mettent progressivement en place en Afrique orientale, à l'exception cependant d'*Homoiodorcas* que j'ai considéré comme un Neotragini (?) (Thomas, 1981).

REMERCIEMENTS.

Je remercie très chaleureusement le Centro Studi di Ricerche Ligabue à Venise, en la personne de son Président, le Dr Giancarlo Ligabue, qui m'a généreusement accordé son appui financier, et assisté dans l'organisation de mon expédition de 1978 en Arabie Saoudite. Le matériel décrit ici appartient aux collections du Department of Antiquities & Museums à Riyadh ; je remercie le Dr Abdullah H. Masry, Assistant Deputy Minister of Education for Cultural Affairs, d'avoir permis la poursuite de nos recherches en Arabie Saoudite.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDREE J., 1926. — Neue Cavicornier aus dem Pliocän von Samos. *Palaeontographica*, Bd LXVII, p. 135-175, pl. X-XVI.
- BERG D.E., 1975. — Miozäne Boviden (excl. Ovibovinen) aus der Türkei. In O. Sickenberg *et al.* Die Gliederung des höheren Jungtertiärs und Altquartärs in der Türkei nach Vertebraten und ihre Bedeutung für die internationale Neogen - Stratigraphie. *Geol. Jahrb.*, Hannover, B, hft. 15, p. 157-158.
- GENTRY A.W., 1970. — The Bovidae (Mammalia) of the Fort Ternan fossil fauna. *Fossil Vertebrates of Africa*, London, vol. 2, p. 243-323, 17 pl.
- GENTRY A.W., 1971. — The Earliest Goats and other Antelopes from the Samos *Hipparion* fauna. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.* (Geol.), vol. 20, n° 6, p. 231-296, 6 pl.
- GOLDSMITH N.F., TCHERNOV E., GINSBURG L., TASSY P., VAN COUVERING J.A., 1982. — Ctenodactylid rodents in the Miocene Negev fauna of Israel. *Nature*, vol. 296, n° 5858, p. 645-647.
- GROMOLARD C., 1981. — Les grands Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Pliocène d'Europe occidentale, Biostratigraphie, Paléoneurologie, Systématique, Evolution, Paléoécologie. Thèse 3^e cycle, Université Claude Bernard-Lyon I, n° d'ordre 1036, 271 p., 5 pl.
- HEINTZ E., 1970. — Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mém. Mus. natn. Hist. nat.*, N.S., sér. 5, Sci. Terre, Paris, 32, 303 p., 319 fig., 131 tabl., 40 pl.
- HEINTZ E., THOMAS H., 1981. — Un nouveau Bovidé, *Kabulicornis ahmadi* gen. nov., sp. nov., dans le gisement pliocène de Pul-e Charkhi, bassin de Kabul, Afghanistan. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e sér., 3, sect. C, n° 1, p. 31-44.
- HENDEY Q.B., 1978. — Preliminary report on the miocene Vertebrates from Arrisdrift, South West Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, vol. 76, pt. 1, p. 1-41, 13 fig., 11 tabl.
- HOPWOOD A.T., 1936. — Contributions to the study of some African mammals. I. The humerus and femur of certain East African antelopes. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, London, vol. 40, p. 71-92, 6 fig.
- JAEGER J.J., 1977. — Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Miocène de Beni-Mellal. *Palaeovertebrata*, Montpellier, vol. 7, fasc. 4, p. 91-125, 10 fig., 2 pl.

- MEIN P., 1975. — Report on Activity of the R.C.M.N.S. Working Groups (1971-1975). Bratislava: Vertebrata. I.U.G.S. Commission on Stratigraphy. Subcommission on Neogene Stratigraphy. J. Senes (ed.), p. 77-81.
- PILGRIM G.E., HOPWOOD A.T., 1928. — Catalogue of the Pontian Bovidae of Europe. *British Mus. (Nat. Hist.)* London, 106 p., 9 pl.
- POWERS R.W., RAMIREZ L.F., REDMOND C.D., ELBERG E.L. Jr., 1966. — Geology of the Arabian Peninsula. Sedimentary Geology of Saudi Arabia. *U.S. Geol. Survey Prof. Paper*, 560-D, 147 p.
- ROBINSON P., 1972. — *Pachytragus solignaci*, a new species of caprine bovid from the late Miocene Béglia formation of Tunisia. *Notes Serv. Geol. Tunisie*, n° 37, 94 p., 7 fig.
- SCHLOSSER M., 1904. — Die Fossilen Cavicornia von Samos. *Beit. Pal. Geol. Oesterr.-Ung.*, Bd XVII, p. 21-118, 4 fig., pl. IV-XIII.
- SEN S., THOMAS H., 1979. — Découverte de Rongeurs dans le Miocène moyen de la Formation Hofuf (Province du Hasa, Arabie Saoudite). *C.R. Somm. Soc. géol. Fr.* n° 1, p. 34-37, 2 fig.
- SHIPMAN P., WALKER A., VAN COUVERING J.A., HOOKER P.J., MILLER J.A., 1981. — The Fort Ternan Hominoid site, Kenya: Geology, Age, Taphonomy and Paleoecology. *Jr. of Human Evol.*, vol. 10, n° 1, p. 49-72.
- SOLOUNIAS N., 1981. — The Turolian Fauna from the Island of Samos, Greece with special Emphasis on the Hyaenids and the Bovids. *Contr. Vertebrate Evolution*, vol. 6, 232 p., 67 fig., 42 tabl.
- THENIUS E., 1979. — Zur systematischen Stellung und Verbreitung von «*Gazella*» *stehlini* (Bovidae, Mammalia) aus dem Miozän Europas. *Anz. Österr. Akad. Wiss. math.-naturwiss.*, vol. 116, n° 1, p. 9-13.
- THOMAS H., 1979. — Les Bovidés miocènes des rifts est-africains : Implications paléobiogéographiques. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, Paris, 7^e sér., t. XXI, n° 3, p. 295-299.
- THOMAS H., 1981. — Les Bovidés miocènes de la Formation de Ngorora du bassin de Baringo (Kenya). *Proc. Konink. Nederl. Akad. van Wetenschappen*, Amsterdam, I et II, B. 84 (3), p. 335-375 ; III et IV, B. 84 (4), p. 376-409.
- THOMAS H., 1982. — La péninsule Arabique et l'expansion des Primates hominoïdes miocènes. In E. Montanaro-Gallitelli Ed., *Palaeontology, Essential of Historical Geology* (Proc. Intern. Meeting, Venice). STEM Mucchi Modena Press, p. 215-227.
- THOMAS H., sous presse a. — Les Giraffoidea et les Bovidae miocènes de la Formation Nyakach (Rift Nyanza, Kenya). *Palaeontographica*.
- THOMAS H., sous presse b. — Les Bovidae anté-hipparions des Siwaliks inférieurs (Plateau du Potwar, Pakistan). *Mém. Soc. Géol. Fr.*, Paris.
- THOMAS H., TAQUET P., LIGABUE G., DEL'AGNOLA C., 1978. — Découverte d'un gisement de Vertébrés dans les dépôts continentaux du Miocène moyen du Hasa (Arabie Saoudite). *C.R. Somm. Soc. géol. Fr.*, n° 2, p. 69-72, 2 fig.
- THOMAS H., SEN S., KHAN M., BATTAIL B., LIGABUE G., 1982. — The Lower Miocene Fauna of As Sarrar (Eastern province, Saudi Arabia). *Atlat, The Journal of Saudi Arabian Archaeology*, vol. 5, part III, p. 109-136, pl. 115-116.
- VRBA E.S., 1980. — The significance of Bovid remains as indicators of Environment and predation patterns. In: A.K. Behrensmeyer & A.P. Hill (eds). *Fossil in the Making: Vertebrate Taphonomy and Paleoecology*, Chicago, vol. 14, p. 247-271.
- WHYBROW P.J., COLLINSON M.E., DAAMS R., GENTRY A.W., McCLURE H.A., 1982. — Geology, fauna (Bovidae, Rodentia) and flora from the early Miocene of eastern Saudi Arabia. *Tertiary Res.*, vol. 4, n° 3, p. 105-120.

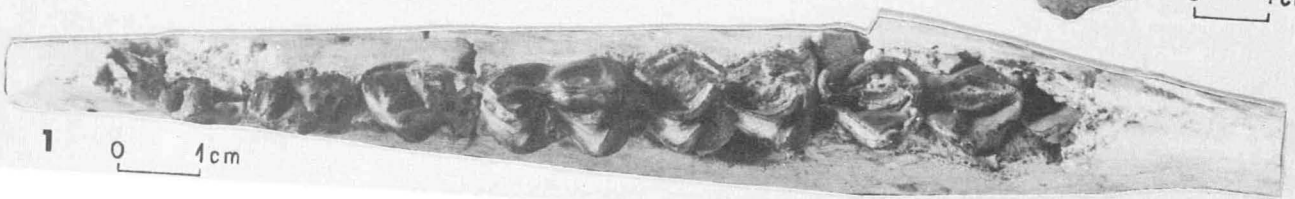
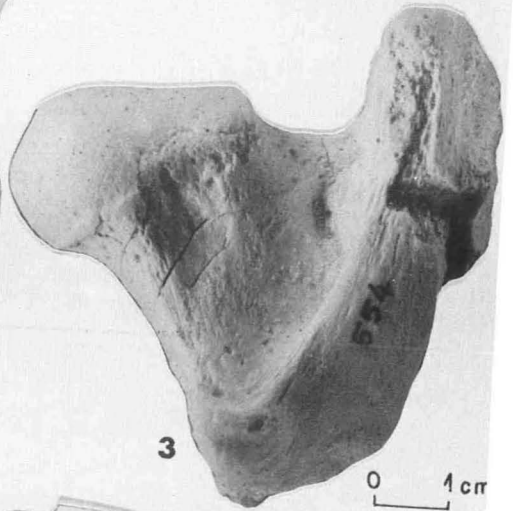
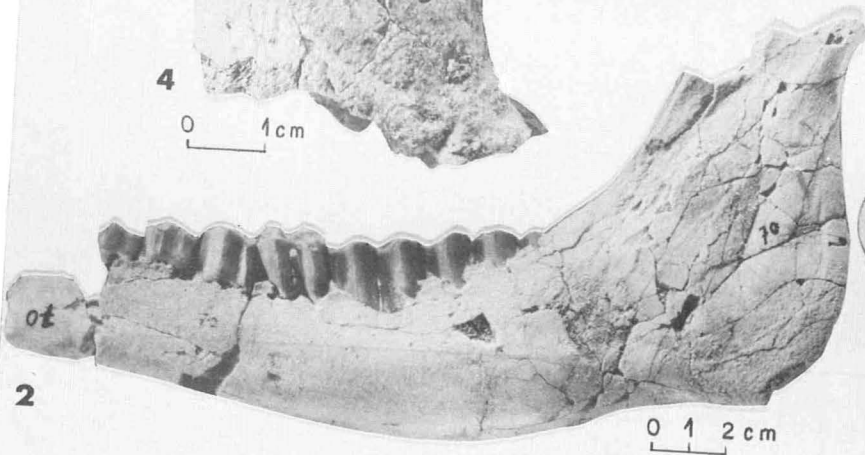
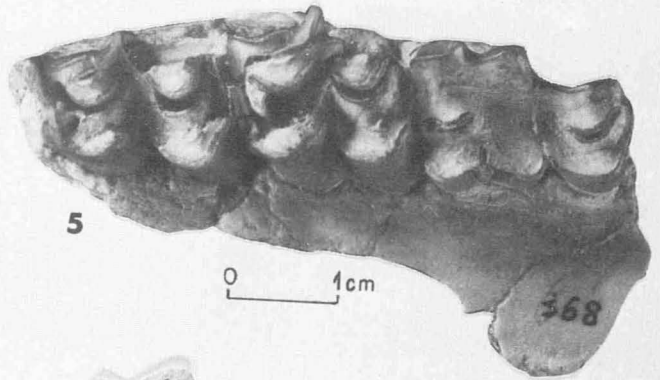
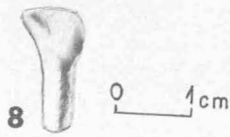
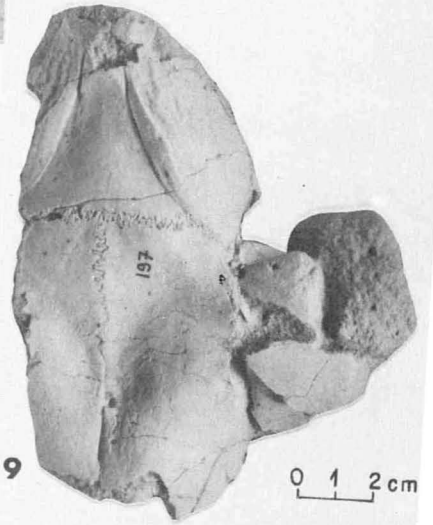
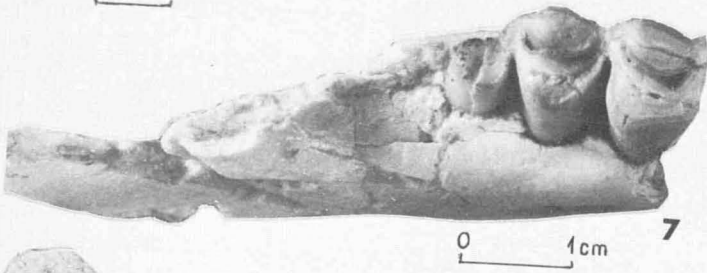
LÉGENDES DES PLANCHES

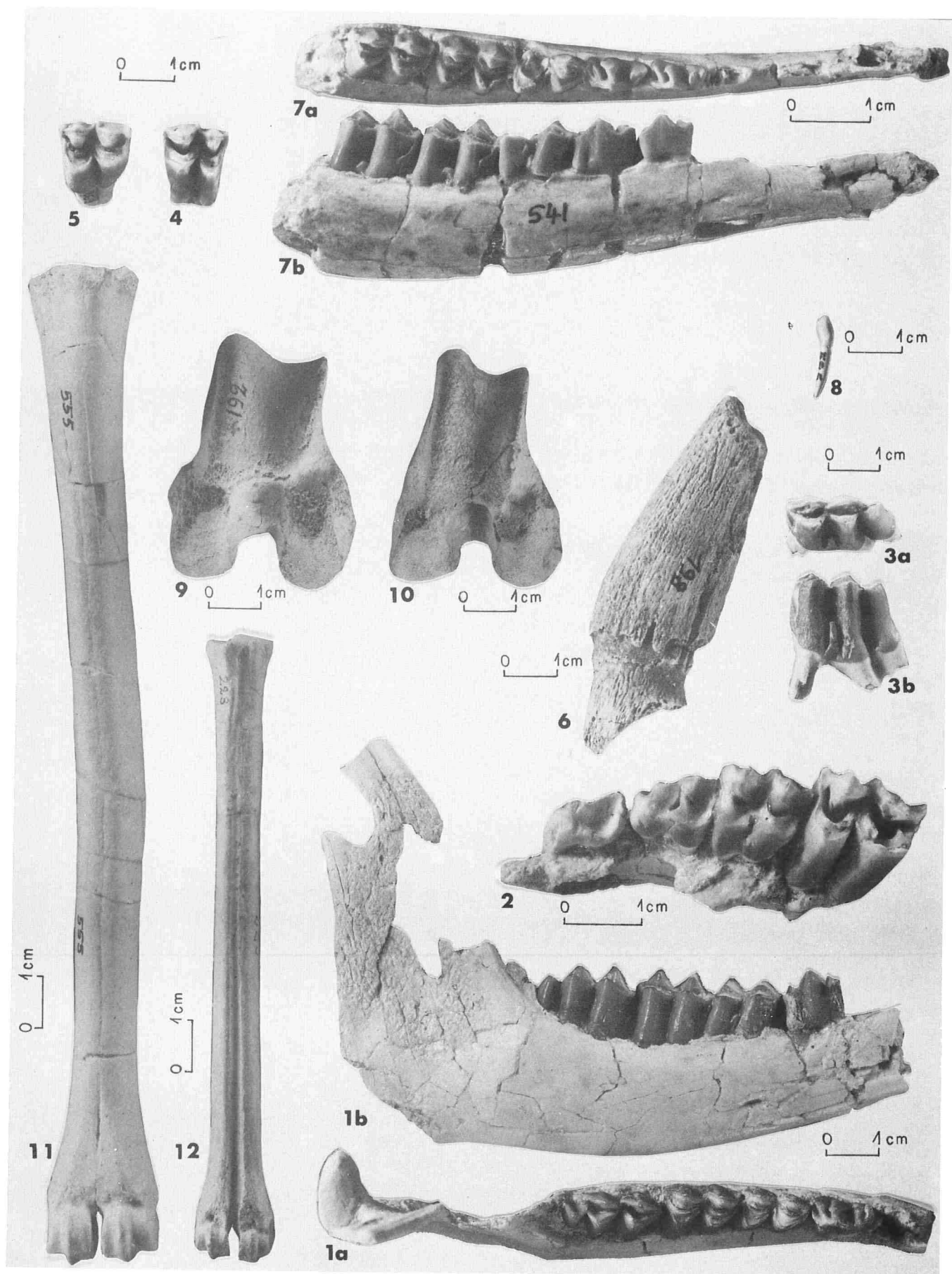
PLANCHE 1

- Fig. 1-3. : *Pachytragus ligabuei* sp. nov.
1. Holotype : mandibule gauche avec P/2-M/3 (AJ 70), vue occlusale.
 2. Holotype : mandibule gauche avec P/2-M/3 (AJ 70), vue latérale.
 3. Extrémité proximale du fémur droit (AJ 554), vue postérieure.
- Fig. 4-8. : *Caprotragoides* aff. *potwaricus* (PILGRIM, 1939)
4. Cheville osseuse droite (GT 36), vue latérale.
 5. Maxillaire droit avec P4/-M3/ (AJ 368), vue occlusale.
 6. Mandibule droite avec P/4-M/3 (AJ 265), vue occlusale.
 7. Fragment de mandibule droite avec M/3 (AJ 367), vue occlusale.
 8. I/2 gauche (AJ 131), vue linguale.
- Fig. 9. : Gen. et sp. indet. 1
9. Portion de crâne inerme (AJ 197), vue dorsale.

PLANCHE 2

- Fig. 1-5. : *Protragocerus* sp.
1. Mandibule droite avec P/4-M/3 (AJ 73)
 - a. vue occlusale
 - b. vue latérale.
 2. Maxillaire gauche avec D2/-M1/ (AJ 203), vue occlusale.
 3. M/3 gauche (AJ 599)
 - a. vue occlusale
 - b. vue latérale.
 4. M1/ droite (AJ 271), vue occlusale.
 5. M3/ gauche (AJ 269), vue occlusale.
- Fig. 6-8. : *Homoiodorcas?* n. sp.
6. Cheville osseuse gauche (AJ 198), vue latérale.
 7. Mandibule droite avec P/3-M/3 (AJ 541)
 - a. vue occlusale
 - b. vue latérale.
 8. Canine gauche (AJ 595), vue linguale.
- Fig. 9-10. : Bovidae indet.
9. Extrémité distale du fémur gauche (AJ 192), vue distale.
 10. Extrémité distale du fémur gauche (AJ 78), vue distale.
- Fig. 11. : *Caprotragoides* aff. *potwaricus* (PILGRIM, 1939)
11. Métacarpe droit (AJ 555), vue antérieure.
- Fig. 12. : *Homoiodorcas?* n. sp.
12. Métatarse gauche (AJ 223), vue antérieure.





PALAEOVERTEBRATA

Fascicules parus, disponibles à PALAEOVERTEBRATA - DIFFUSION :

- Vol. 1 (1967), 1. J.A. RÉMY. — Les Palaeotheridae (Perissodactyla) de la faune de Mammifères de Fons 1 (Eocène supérieur), 1-46, 20 fig., 8 pl.
- Vol. 1 (1967), 2. J.L. HARTENBERGER. — Contribution à l'étude de l'anatomie crânienne des Rongeurs. 1. Principaux types de Cricétodontinés, 47-64, 2 fig., 4 pl.
- Vol. 1 (1968), 2. B. SIGÉ. — Les Chiroptères du Miocène inférieur de Bouzigues. I. Etude systématique, 65-133, 28 fig.
- Vol. 1 (1968), 4. J. MICHAUX. — Les Paramyidae (Rodentia) de l'Eocène inférieur du Bassin de Paris, 135-194, 4 fig., 10 pl.
- Vol. 2 (1968), 1. M. HUGUENEY. — Les Gliridés (Rodentia) de l'Oligocène supérieur de St-Victor-la-Coste (Gard), 1-16, 3 pl.
- Vol. 2 (1968), 2. J.E. GUILDAY, H.W. HAMILTON and A.D. Mc CRADY. — Pleistocene vertebrate fauna of Robinson Cave, Overton County, Tennessee, 25-75, 15 fig., 28 tab.
J. de PORTA. — Les Vertébrés fossiles de Colombie et les problèmes posés par l'isolement du continent sud-américain, 77-94, 2 fig.
- Vol. 2 (1969), 3. J. SUDRE. — Les gisements de Robiac (Eocène supérieur) et leurs faunes de Mammifères, 95-156, 21 fig.
- Vol. 2 (1969), 4. M.R. DAWSON. — Osteology of *Prolagus sardus*, a Quaternary ochotonid (Mammalia, Lagomorpha), 157-190, 38 fig., 1 pl.
- Vol. 2 (1969), 5. L. THALER. — Rongeurs nouveaux de l'Oligocène moyen d'Espagne, 191-207, 9 fig.
M. VIANEY-LIAUD. — Rongeurs de l'Oligocène moyen provenant de nouvelles fouilles dans les Phosphorites du Quercy, 209-239, 16 fig.
- Vol. 3 (1969), 1. J. MICHAUX. — Muridae (Rodentia) du Pliocène supérieur d'Espagne et du Midi de la France, 1-25, 1 fig., 2 pl.
- Vol. 3 (1969), 2. J.L. HARTENBERGER. — Les Pseudosciuridae (Mammalia, Rodentia) de l'Eocène moyen de Bouxwiller, Egerkingen et Lissieu, 27-61, 6 fig., 4 pl.
- Vol. 3 (1970), 3. J.J. JAEGER. — Pantolestidae (Mammalia, Insectivora) de l'Eocène moyen de Bouxwiller (Alsace), 63-82, 7 fig., 3 pl.
- Vol. 3 (1970), 4. D.E. RUSSELL et B. SIGÉ. — Révision des Chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne), 83-182, 29 fig., 6 pl.
- Mém. extr. (1970). H. CAPPETTA. — Les Sélaciens du Miocène de la région de Montpellier, 1-139, 27 pl.
- Vol. 4 (1971), 1. B. SIGÉ. — Anatomie du membre antérieur chez un Chiroptère molossidé (*Tadarida* sp.) du Stampien de Cèreste (Alpes de Haute-Provence), 1-38, 9 fig., 1 pl.
- Vol. 4 (1971), 2. R. MARTIN. — Les affinités de *Nyctereutes megamastoides* (Pomel), canidé du gisement villafanchien de Saint-Vallier (Drôme, France), 39-58, 8 fig.
M. CRUSAFONT et P. SONDAAR. — Une nouvelle espèce d'*Hipparion* du Pliocène terminal d'Espagne, 59-66, 1 pl.
- Vol. 4 (1971), 3. J. SUDRE. — Etude de la variabilité chez *Lophiodon lautricense* Noulet, 67-95, 11 fig., 4 pl.
- Vol. 4 (1971), 4. J.L. HARTENBERGER. — Contribution à l'étude des genres *Gliravus* et *Microparamys* (Rodentia) de l'Eocène d'Europe, 97-135, 18 fig., 5 pl.
- Vol. 4 (1971), 5. J. MICHAUX. — Arvicolinae (Rodentia) du Pliocène terminal et du Quaternaire ancien de France et d'Espagne, 137-214, 31 fig.
- Vol. 5 (1972), 1. M. VIANEY-LIAUD. — Contribution à l'étude des Cricétidés oligocènes d'Europe occidentale, 1-44, 12 fig., 5 pl.
- Vol. 5 (1972), 2. J.A. RÉMY. — Etude du crâne de *Pachynolophus lavocati* n. sp. (Perissodactyla, Palaeotheriidae) des Phosphorites du Quercy, 45-78, 14 fig., 5 pl.
- Vol. 5 (1972), 3. D. SIGOGNEAU et P.K. TCHUDINOV. — Reflection on some Russian Eotheriodonts (Reptilia, Synapsida, Therapsida), 79-109, 29 fig.
- Vol. 5 (1972), 4. J. SUDRE. — Révision des Artiodactyles de l'Eocène moyen de Lissieu (Rhône), 115-156, 17 fig.
C. VERGNEAUD-GRAZZINI et R. HOFFSTETTER. — Présence de Palaeobatrachidae (Anura) dans des gisements tertiaires français. Caractérisation, distribution et affinités de la famille, 155-177, 2 fig., 2 pl.
- Vol. 5 (1972), 5. H. CAPPETTA. — Les poissons crétacés et tertiaires du bassin des lullemeden (République du Niger), 179-251, 10 fig., 13 pl.
M. CRUSAFONT. — Les *Ischyriactis* de la transition Vindobonien-Vallésien, 253-259, 1 fig., 1 pl.
G. HAAS. — The Microfauna of the Djebel Qafze Cave, 261-270, 2 tab., 1 pl.
- Mém. extr. (1972). P. ELLENBERGER. — Contribution à la classification des pistes de Vertébrés du Trias : les types du Stormberg d'Afrique du Sud (I), 150 p., 18 pl., 2 tab.
- Vol. 6 (1974), 1-2. Table ronde sur les phosphorites du Quercy. Géologie, carnivores, insectivores, ongulés, 1-159, 3 pl.
- Vol. 6 (1974), 3-4. Table ronde sur les phosphorites du Quercy. Taphonomie, squamates, chiroptères, rongeurs, primates et lagomorphes, 161-303, 44 fig., 5 pl.