

***Eotragus clavatus* (Artiodactyla, Bovidae, Boselaphini) de Sansan**

Jan van der Made

Departamento de Paleobiología
Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC
C/ José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, Espagne
mcnjv538@mncn.csic.es

RÉSUMÉ

Les restes de Bovidae de Sansan appartiennent à une seule espèce, *Eotragus clavatus* (Gervais, 1850). *E. clavatus* n'est pas identique à « *Cervus* » *haplodon* Meyer, 1846. *Eotragus* est rangé parmi les Boselaphini, les Eotragini n'étant pas reconnus comme une tribu distincte. *Eotragus* est un des plus anciens Bovidae connus et apparaît en Europe au début du Miocène moyen (MN4) avec *E. artenensis*. *E. clavatus* du Miocène moyen (MN6) est un descendant direct de cette espèce et se caractérise par une taille supérieure. À la même époque existe une autre ligne évolutive européenne d'*Eotragus*, représentée par *E. cristatus*. Il n'y a pas d'éléments indiquant la présence du genre *Eotragus* après MN6; la majorité du matériel non européen attribué précédemment à *Eotragus* n'appartient pas à ce genre. *Eotragus* n'est probablement pas une forme souche pour les Boselaphini, tout comme les Boselaphini ne sont pas le groupe ancestral pour tous les Bovidae. Il doit y avoir eu une radiation des Bovidae antérieure aux plus anciens fossiles connus. *Eotragus clavatus* était un brouteur spécialisé au moment où d'autres Bovidae étaient déjà des pisseurs spécialisés; cette espèce était probablement un coureur relativement rapide. *Eotragus clavatus* était probablement territorial et préférait sans doute des habitats qui n'étaient pas entièrement ouverts.

ABSTRACT

***Eotragus clavatus* (Artiodactyla, Bovidae, Boselaphini) from Sansan.**

The material assigned to Bovidae at Sansan belongs to a single species, *Eotragus clavatus* (Gervais, 1850). This species is distinct from « *Cervus* » *haplodon* Meyer, 1846. The genus *Eotragus* is allocated to the Boselaphini; the Eotragini is not regarded as a distinct tribe. *Eotragus* is one of the earliest known bovids; it occurs in Europe in the early Middle Miocene (MN4) with *E. artenensis*. *Eotragus clavatus* from the Middle Miocene (MN6) is a direct offspring of this species and is characterized by a larger size. A second, contemporaneous European lineage is represented by *E. cristatus*. No evidence supports the survival of *Eotragus* after MN6; most of the non-European specimens assigned to this genus are not congeneric. *Eotragus* probably is not a stem species for the Boselaphini, and the Boselaphini is not the stem group of the Bovidae. There probably was a radiation earlier than the oldest known fossils. *Eotragus clavatus* was a specialized browser when other bovids were already specialized grazers. This species probably was a territorial rapid runner that preferred habitats that were not completely open.

The first version of this manuscript was submitted in English in February 1992. After some indications by L. Ginsburg, a slightly shortened version in French was submitted in 1994. In 2010 the manuscript was minimally revised following the indications of the reviewer C. Guérin and editor S. Peigné. The manuscript retains its original form and most of its original content. No attempt was made to extensively update the references or other aspects, which might be outdated. The most important changes with respect to the 1994 version are extensive corrections of the French by S. Peigné.

EXTENDED ABSTRACT

Introduction and taxonomy — A number of species names were based on bovid remains from Sansan: *Antilope clavata* Gervais, 1850, *Antilope sansaniensis* Lartet, 1851, *Antilope martiniana* Lartet, 1851, *Morelaphus sansaniensis* Filhol, 1891 and *Strogulognathus sansaniensis* Filhol, 1891; it has been suggested that some of these species are synonyms of *Cervus haplodon* Meyer, 1846. Genus names for these species include: *Eocerus* Schlosser, 1911, *Eotragus* Pilgrim, 1939, *Morelaphus* Filhol, 1891 and *Strogulognathus* Filhol, 1891. The tribe Eotragini was proposed by Viret (1961). There is only one species in Sansan, *Eotragus clavatus*. The name *Eotragus* is widely used and the synonymous names *Morelaphus* and *Strogulognathus* are *nomina oblita*, while the name *Eocerus* shouldn't be used because it is a junior homonym. *E. clavatus* is not a junior synonym of "*Cervus*" *haplodon*. The latter species differs morphologically from *E. clavatus* and was published without indication, description or diagnosis and thus is not an available name. *Eotragus* should be placed in the Boselaphini and not in a tribe of its own.

Description and comparison — Measurements and symbols are presented in Figure 1, dental terminology (Figures 2-8) follows that of Van der Made (1996). Variation in morphology is illustrated in Figures 9-117. Sizes and variation in size are shown in Tables 1-5 and the appendices. Variability in size is not greater than that in other bovids (Table 2). Selected skull measurements and sizes of cheek teeth and horn cores are compared to those of contemporary species in Figures 59-60, 74, 94-95, 112-113, 118-121 & 124-126. Decrease of the diameters of the horn cores in distal direction is greater than in many other species with simple straight horn cores (Figure 59).

Comparison: material not belonging to Eotragus — In several cases, fossils of bovids that belong to other subfamilies were assigned to *Eotragus*. These bovids are primitive for their subfamily and still look very much like *Eotragus* either in horn core or tooth morphology. The Hypsodontinae Köhler, 1987 (Hypsodontini, Caprinae for Dmitrieva 2007) are characterized by the early development of hypsodonty. *Turcoceros gracilis* has horn cores that resemble *Eotragus*, but that have a round section (Figures 42-58, 60), a lesser inclination (Figure 41) and torsion (which is not always clear) and taper less than those of *Eotragus* (Figure 59). From a number of localities, similar horn cores, but without torsion, were assigned to *Eotragus* and in some of these cases dentition was assigned to *Gazella*, whereas both might belong to a hypsodontine. Fossils from Gebel Zelten, the Halamagai Formation and the lower Manchar Formation, which were assigned to *Eotragus*, are more likely hypsodontine (Figures 42-60). A group of bovids was initially assigned to *Caprotragoides* and later to the genera *Tethytragus* and *Gentrytragus* (Azanza & Morales 1994). Primitive representatives of this group, such as *Tethytragus* from Paşalar and Çandır were brachyodont and had dentitions resembling that of *Eotragus*, but had long and curved horn cores. There are striking resemblances in the shape of the interlobular accessory stylid of the lower molars. Later *Caprotragoides*-like bovids have more hypsodont cheek teeth and relatively larger M3 and smaller premolars (Figure 121). A mandible with brachyodont teeth from Ad Dabtiyah (Gentry 1987) resembles *Eotragus* in the shape of the interlobular accessory stylid, but it differs in having short premolars (Figure 121) and might represent an early *Caprotragoides*-like bovid.

Comparison and phylogeny — The lineage *E. artensis* - *E. clavatus* is characterized by size increase (Figure 118). A different lineage represented by *E. cristatus* (Biedermann, 1873) differs by its longer horn cores (Figure 59) and small size compared to the contemporary stage in the other lineage. Horn cores from Montélar and Locle have been assigned to *E. clavatus* (or *E. sansaniensis*). These fossils may belong to *E. cristatus* and not to the *E. artensis* - *clavatus* lineage, because the horn cores are too long and placed close to the rim of the orbit (Figure 40). *Pseudoeotragus seegrabensis* is a species that has been taken for *Eotragus*, but differs in morphology, orientation and position of the horn cores (Figures 40-59) and in the teeth being more hypsodont (Appendix 7; Van der Made 1989). *Eotragus* resembles many Boselaphini in: 1) the elongate section of the horn core (Figures 42-58, 60), 2) the position and orientation of the horn core, 3) long premolars and short M3 (Figure 119), etc. Because of the resemblances, *Eotragus* is placed in the Boselaphini and not in a tribe of its own, the Eotragini. There appear to be two groups in the early Boselaphini: 1) *Eotragus*, *Miotragocerus*, *Tragoportax*, with horn cores that have the bases close together, are approximately parallel, are not much inclined (at least the basal part), do not have (much) torsion, and with skulls that have a narrow nuchal crest and that have a long and narrow parietal area; and 2) *Pseudoeotragus* Van der Made, 1989, *Protragocerus*, *Helicoportax* and *Sivoreas* have the horn cores wider apart, flaring out, more inclined and that may have torsion which tends to increase in geologically younger forms, their occiput is wider and lower, the parietals are shorter and wider and they may have a tendency for reduction of the premolars. The recent *Boselaphus* looks more like the first group and the Tragelaphini resemble the second group. Whether these resemblances are reliable indications for phylogenetic relations, is not yet clear. *Eotragus* was once considered as the earliest and most primitive bovid, but it becomes increasingly clear that it is only one of a diverse group of early bovids (Figure 122), which must have had a radiation that is older than the oldest bovid fossils we know.

Population structure — The dental material belong to at least 71 individuals, including at least 9 subadults (deciduous dentition). The horn cores of at least 72 individuals, include a similar proportion of short horn cores that are interpreted as subadult (Figures 36, 59). Two skull fragments show that the females did not have horns (Figures 38-39).

Ecology of *Eotragus* — There is a continuous range of types of dentition from brachyodont without cementum and with large elongate premolars and small M3 to hypsodont, often with cementum, with short and small premolars and enlarged M3. Browsers have the first and grazers the second type of dentition. In Figures 119-121, 124-126, the lengths of the cheek teeth of recent and fossil bovids is expressed as a percentage of the same tooth in *Eotragus* from Sansan. It appears that *Eotragus* was a browser. The dentition of *Eotragus* should not be considered as just primitive, because contemporaneous bovids had already hypsodont dentitions and because it has been shown that microwear indicates a browsing habit, whereas a cervid from Sansan was a mixed feeder (Solounias & Moelleken 1992). Long metapodials are considered as an adaptation for running. In Figure 123, the dentition (as a general measure of size), the sections and length of the metatarsal of various bovids are expressed as a percentage of *Eotragus* from Sansan. Body size does not seem to prevent animals from having long metapodials. There are only few species with relatively longer or more elongate metatarsals. *Eotragus* must have been a fairly rapid animal. The preorbital fossa indicates a territorial behavior. The body weight of *Eotragus clavatus* may have been 33 kg, calculated as by Legendre (1986), but the size of the dentition of *E. clavatus* is close to bovids with a body weight of 60 kg (Figures 119-121, 124-126). Both body weights are in Jarmans' (1974) Class B of recent bovids, which includes mainly territorial browsers. These data suggest that *Eotragus* preferred habitats that were not entirely open where food other than grass is available.

INTRODUCTION

Les noms d'espèces basés sur des Bovidae de Sansan sont : *Antilope clavata* Gervais, 1850, *Antilope sansaniensis* Lartet, 1851, *Antilope martiniana* Lartet, 1851, *Morelaphus sansaniensis* Filhol, 1891 et *Strogulognathus sansaniensis* Filhol, 1891. Certains auteurs ont suggéré que (quelques-unes de) ces espèces étaient des synonymes de *Cervus haplodon* von Meyer, 1846. D'autres auteurs ont également suggéré qu'*Antilope clavata* Biedermann, 1873, qui est fondé sur des fossiles de Veltheim, est un synonyme junior d'une des espèces de Sansan. Les noms génériques pour ces espèces sont : *Eocerus* Schlosser, 1911 (l'espèce type n'est pas indiquée), *Eotragus* Pilgrim, 1939 (espèce type *A. clavata*), *Morelaphus* Filhol, 1891 (espèce type *M. sansaniensis*) et *Strogulognathus* Filhol, 1891 (espèce type *S. sansaniensis*). *Eocerus* Schlosser, 1911 est un homonyme junior objectif d'*Eocerus* Sharp, 1907 (Pilgrim 1939). Depéret (1887) incluait les Bovidae de Sansan dans *Protragocerus* Depéret, 1887 (espèce type *P. chantrei*), mais il n'est pas suivi par les auteurs postérieurs. La tribu des Eotragini Viret, 1961 est considérée comme la tribu ancestrale de tous les Bovidae (Thenius 1979a), tandis que d'autres auteurs situent *Eotragus* parmi les Boselaphini Kottnerus-Meyer, 1907. Il est reconnu que quelques-uns de ces noms sont synonymes, sans qu'il y ait unanimité sur ce point. Un problème existe concernant l'année de publication d'*Antilope clavata*, le plus ancien binôme. Ce nom a été publié dans la première édition de « Zoologie et Paléontologie Françaises » de Gervais, qui apparaît en 20 livraisons pendant les années 1848-1852. Ginsburg & Heintz (1968) ont argumenté que la section introduisant le nom d'*Antilope clavata* avait été publiée après 1850, donc probablement après l'introduction du nom d'*A. sansaniensis* par Lartet (1851). Gentry (1994) établit que Wagner (1851) citait le nom *A. clavata* et qu'ainsi la création du nom devait être antérieure à 1851. Wagner (1851) parlait de huit livraisons pour la monographie de Gervais. Dans le journal « Bibliographie de la France » du 23 novembre 1850, il est effectivement mentionné la publication de ces huit livraisons. En outre, Pictet (1853) considérait *A. sansaniensis* comme synonyme junior d'*A. clavata*. En accord avec Gentry, le nom *E. clavatus* sera utilisé ici comme nom d'espèce valide pour le Bovidae de Sansan. Ginsburg & Heintz (1968) nommaient l'espèce *Eotragus artensis* pour des dents jugales d'Artenay, MN4 (Mein 1990; Bruijn *et al.* 1992) et considéraient cette espèce comme l'ancêtre d'*Eotragus* de Sansan. Dans cette étude, les fossiles de Bovidae de Sansan sont décrits comme *Eotragus clavatus* et sont comparés avec d'autres espèces du même genre et quelques-unes de la même tribu. Un aperçu sur les fossiles qui ont été attribués à tort à *Eotragus* est également proposé.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les Bovidae qui sont étudiés ici sont conservés dans les collections suivantes : Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München (BSPHGM); Institut de Paleontologia, Sabadell (IPS); Instituut Voor Aardwetenschappen, Utrecht (IVAU); Institute for Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica,

Beijing (IVPP); Muséum d'Histoire naturelle, Lyon (MGL); Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid (MNCN); Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN); Naturhistorisches Museum, Basel (NMB); Naturhistorisches Museum, Bern (NMBe); Naturwissenschaftliche Sammlungen der Stadt Winterthur (NSSW); Muséum d'Histoire naturelle, Toulouse (MHNT); Nationaal Natuurhistorisch Museum, Leiden (NNML); Naturhistorischen Museum in Wien (NMW); Steiermärkisches Landesmuseum Joanneum, Graz (SLJG); Departamento de Geología, Facultad de Ciencias, Universidad del País Vasco, Bilbao (UPV); Université Claude Bernard, Lyon-1 (UCBL); Université de Neuchâtel (UN); Zoölogisch Museum, Amsterdam (ZMA). Le matériel de Sansan est référencé par les préfixes suivants : « Sa » au MNHN, « San » au MHNT, « Ss » au NMB. De nombreux muséums et universités conservent des spécimens ou de petites collections d'*Eotragus* de Sansan, mais ces spécimens ne sont pas inclus ici.

Il existe différentes nomenclatures dentaires pour les différents groupes d'Artiodactyla, comme les ruminants, les anthracothères et les suidés. La nomenclature appliquée ici est applicable à ces trois groupes (Van der Made 1996). Les mesures (en mm) sont prises comme indiqué en Figure 1 et par Van der Made (1989) et Van der Made & Tong (2008) (Figures 2-8). L'angle p, indiqué en Annexe 1, est mesuré de la même manière que l'angle a (Figure 1); il correspond à l'angle entre le bord postérieur de la cheville osseuse et la partie postérieure du frontal, dans le plan médian.

SYSTÉMATIQUE

Ordre ARTIODACTYLA Owen, 1848

Famille BOVIDAE Gray, 1821

Sous-famille BOVINAE Gray, 1821

Tribu BOSELAPHINI Knottnerus-Meyer, 1907

Genre *EOTRAGUS* Pilgrim, 1939

Strogulognathus - Filhol 1891 : 262 - 265.

Morelaphus - Filhol 1891 : 265 - 268.

Eoceros - Schlosser 1911 : 502.

Eotragus - Pilgrim 1939 : 137.

Espèce type. *Eotragus clavatus* (Gervais, 1850).

DIAGNOSE — Bovidae pourvus de molaires brachyodontes, d'une boîte crânienne longue et non courbée vers le bas, et de chevilles osseuses droites sans torsion, courtes en comparaison de leur diamètre, de section ovale et ne divergeant pas, faisant un angle d'environ 40° avec les frontaux.

AUTRES ESPÈCES ATTRIBUÉES AU GENRE — *Eotragus noyei* Solounias, Barry, Bernor, Lindsay & Raza, 1995 (= ? *Eotragus minus* Ginsburg, Morales & Soria, 2001); diagnose: *Eotragus* très petit avec des chevilles osseuses très courtes. *Eotragus artenensis* Ginsburg & Heintz, 1968; diagnose: petit *Eotragus* avec des chevilles osseuses courtes. *Eotragus cristatus* (Biedermann, 1873); diagnose : petit *Eotragus* avec des chevilles osseuses relativement longues et avec un pédicule clair.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE — Sous-continent Indien, Moyen-Orient, Europe, de MN3 (Sous-continent Indien) / MN4 (Europe) à MN6.

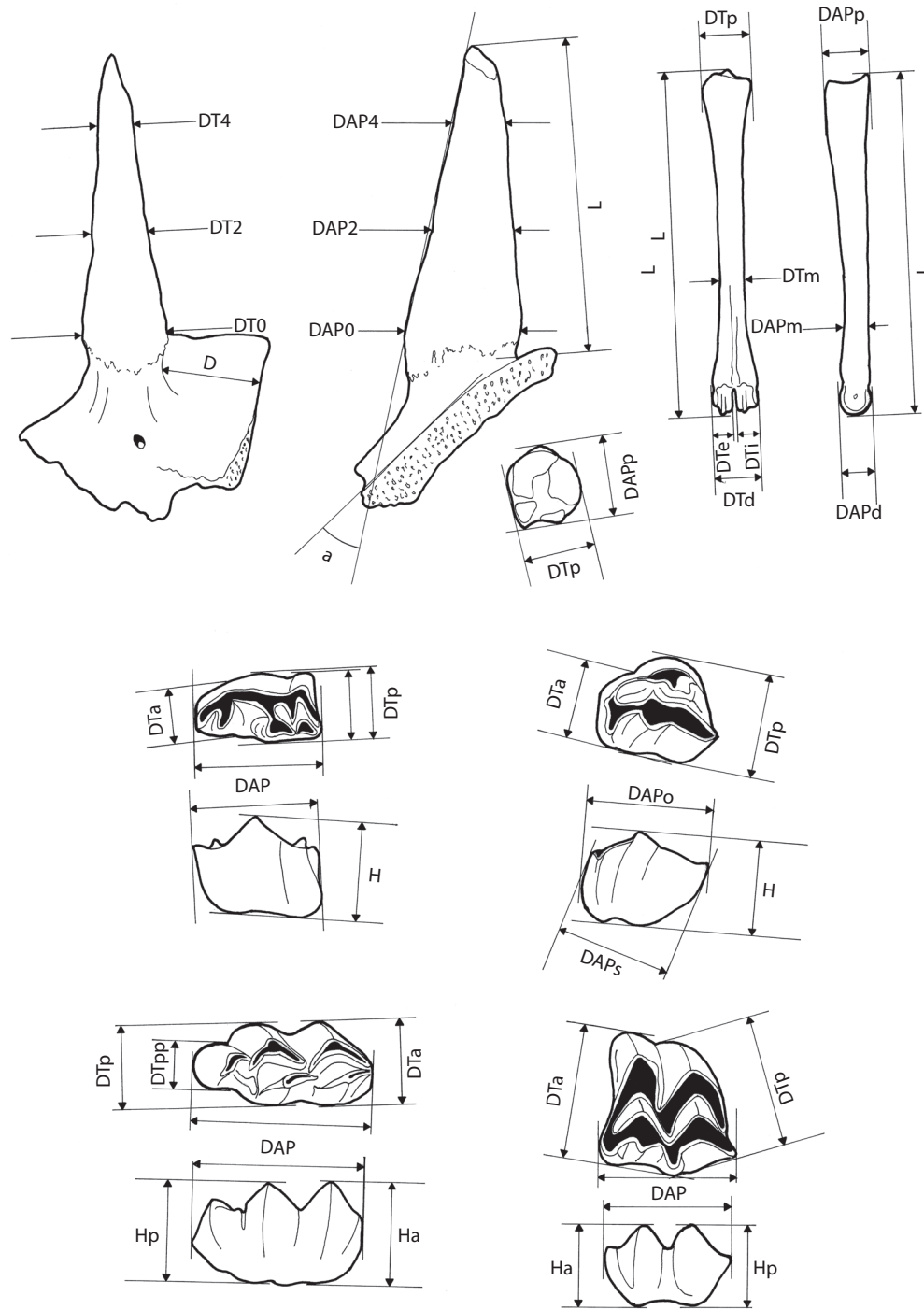
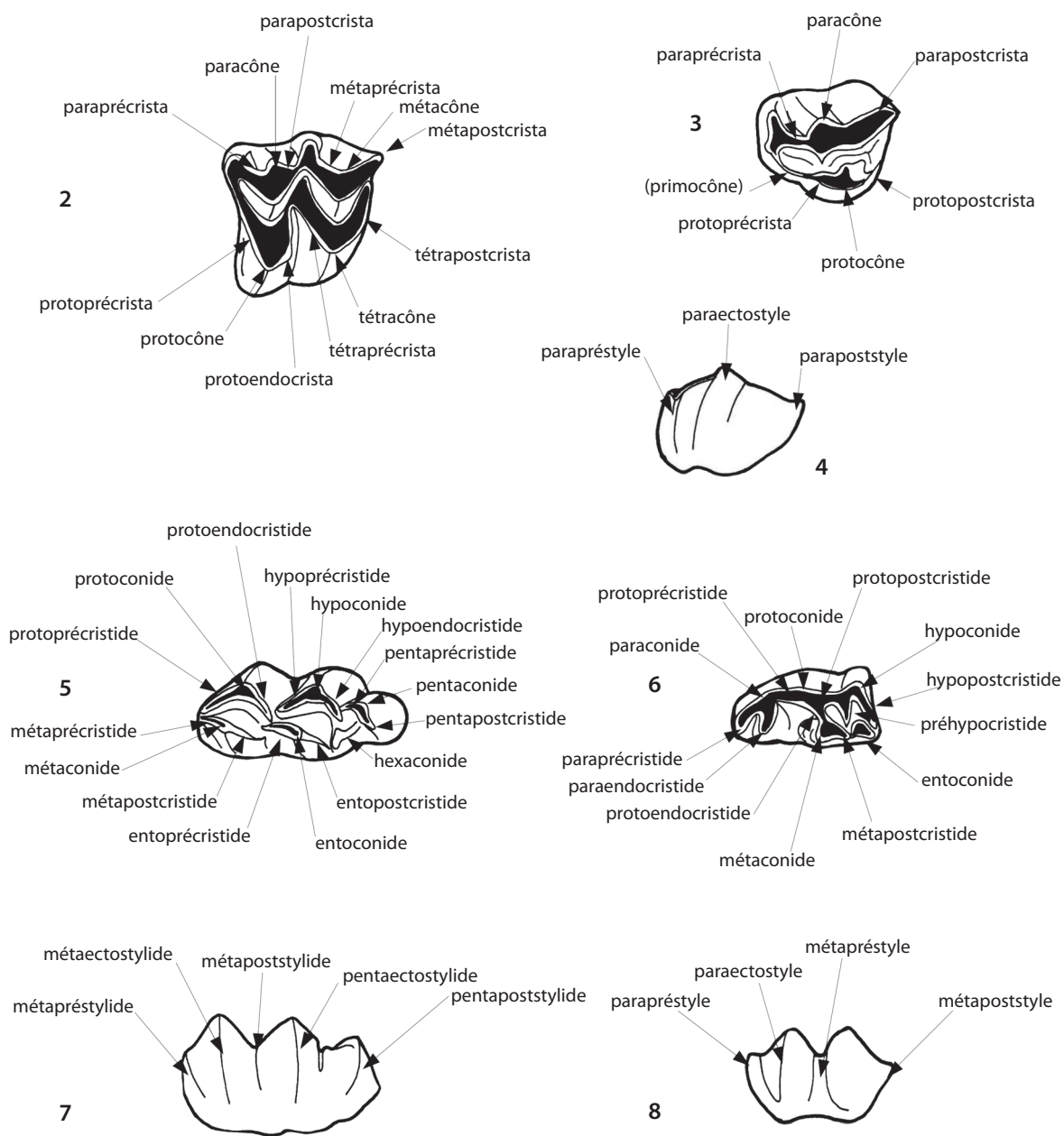


FIGURE 1

La méthode de mesure des dents, des chevilles osseuses et des métatarsiens. L'angle *a* est l'angle (arrondi à 2,5°) entre les projections sur le plan sagittal du crâne de la cheville osseuse et du frontal. DT = diamètre transversal; DAP = diamètre antéro-postérieur; a = antérieur; p = postérieur (dent) ou proximal (élément post-crânien); m = minimum; d = distal; L = longueur; H = hauteur; i = interne/médial; e = externe/latéral.

*The way of measuring teeth, horn cores and metatarsals. Angle *a* is the angle (rounded of at 2.5°) between the projections of the horn core and frontal on the median plane of the skull. DT = transverse diameter; DAP = anteroposterior diameter; a = anterior; p = posterior (tooth) or proximal (postcranial element); m = minimum; d = distal; L = length; H = height; i = internal/medial; e = external/lateral.*



FIGURES 2-8

Nomenclature des dents appliquée ici (d'après Van der Made 1996). **2, 8**, molaire supérieure; **3-4**, prémolaire supérieure; **5, 7**, troisième molaire inférieure; **6**, prémolaire inférieure.

*Nomenclature of the cheek teeth (after Van der Made 1996). **2, 8**, upper molar; **3-4**, upper premolar; **5, 7**, third lower molar; **6**, lower premolar.*

***Eotragus clavatus* (Gervais, 1850)**

Cervus haplodon Meyer, 1846 : 471 (non : *nomen nudum* ; n'appartient pas aux Bovidae).

Antilope clavata Gervais, 1850 : 78 - Pictet 1853 : 360 - Gervais 1859 : 140 - Filhol 1891 : 291-293, pl. 39, figs 1, 3, 6, pl. 41, fig. 12 - Mayet 1908 : 292 - 293, pl. 10, fig. 9 (aff.).

Antilope sansaniensis Lartet, 1851 : 36 - Filhol 1891 : 289 - 291, pl. 40, figs 1 - 3, pl. 41, fig. 11.

Antilope martiniana Lartet, 1851 : 36 - Pictet 1853 : 360 - Filhol 1891 : 286 - 289, pl. 40, figs 4, 5, pl. 41, fig. 10.

Protragocerus sansaniensis - Depéret 1887 : 253.

Protragocerus martinianus - Depéret 1887 : 253.

Cervus lunatus - Hofmann 1887 : 284 (aff.).

Antilope cristata - Hofmann 1888 : pl. 9, fig. 1 (aff. ; la denture inférieure appartient à *Pseudoeotragus*) - Hofmann & Zdarsky 1904 : pl. 15, fig. 18, pl. 16, figs 4 - 5, 15 - 17 (aff.) - Zdarsky 1909 : pl. 8, figs 14 - 15 (aff.).

Morelaphus sansaniensis - Filhol 1891 : 262 - 265, pl. 29, figs 1 (?), 4, 5.

Strogolognathus sansaniensis - Filhol 1891 : 265 - 268, pl. 30, figs 3, 4.

Dicrocerus furcatus - Hofmann 1893 : pl. 12, figs 16 - 17 (aff.).

Antilope sp. - *Cervus* sp. - Hofmann 1893 : pl. 13, figs 19 - 20 (aff.).

Protragocerus clavatus - Studer 1896 : 36, fig. 6 (non, = *Eotragus cristatus*)

Antilope cf. *sansaniensis* - Redlich 1898 : tabl. 2, figs 3-8 (non, = *Pseudoeotragus seegrabensis*).

Eocerus Martinianus - Schlosser 1911 : 502.

Eocerus sansaniensis - Schlosser 1911 : 502.

Eocerus clavatus - Schlosser 1911 : 502.

Cfr. *Strogolognathus sansaniensis* - Stromer 1926 : 115-117, pl. 40, figs 2-12 (non).

Eotragus clavatus - Pilgrim 1939 : 23, 24, 137, 146.

Eotragus sansaniensis - Pilgrim 1939 : 23, 137 - Thenius 1952a : fig. 5 (aff., non fig. 6, non figs 7-10, = *Pseudoeotragus seegrabensis*) - Dechaseaux 1961 : 56 - 58, figs 6 & 7 - Ginsburg 1963 : 12 - 13, fig. 4 - Bergounioux & Crouzel 1967 : 526 - Ginsburg 1971 : 162 (non, Castelnau-Barbarens) - Crouzel 1974 : 164, fig. 3 - Solounias & Moelleken 1992a : 113-120 - Solounias & Moelleken 1992b : 250 - 255, figs 1, 2 - Solounias & Moelleken 1994 : 203-219.

Eotragus martinianus - Pilgrim 1939 : 23, 137, 155.

Eotragus? *martinianus* - Sokolov 1949 : 1103, fig. 2 (non, = *Kubanotragus*).

Eotragus haplodon - Thenius 1952a : figs 55 - 58 (non, = "*Cervus haplodon*" Von Meyer, 1846) - Thenius 1952b : figs 1 - 4 (aff.) - Solounias & Moelleken 1992b : 252 - 253 (matériel de Göriach).

Eotragus cf. *sansaniensis* - Ginsburg 1967 : fig. 7 (aff.).

Eotragus aplodon - Moyà-Solà 1983 : 27 - 28 - Astibia 1985 : fig. S25d - Astibia 1985 : fig. S25a-c (non, = *Pseudoeotragus seegrabensis*) - Astibia 1987 : fig. 15a-c, pl. 3, fig. 9 (non, = *Pseudoeotragus seegrabensis*).

Eotragus aff. *aplodon* - Astibia 1985 : 82 - 99 (pars aff.) - Astibia 1987 : fig. 15d. Astibia 1987 : 26 - 28 (pars aff.).

Eotragus clavata - Gentry 1994 : 129 - 130.

Eotragus aff. *sansaniensis* - Badiola et al. 2001 : 72-75, figs 1-2, pl. 1 (aff.).

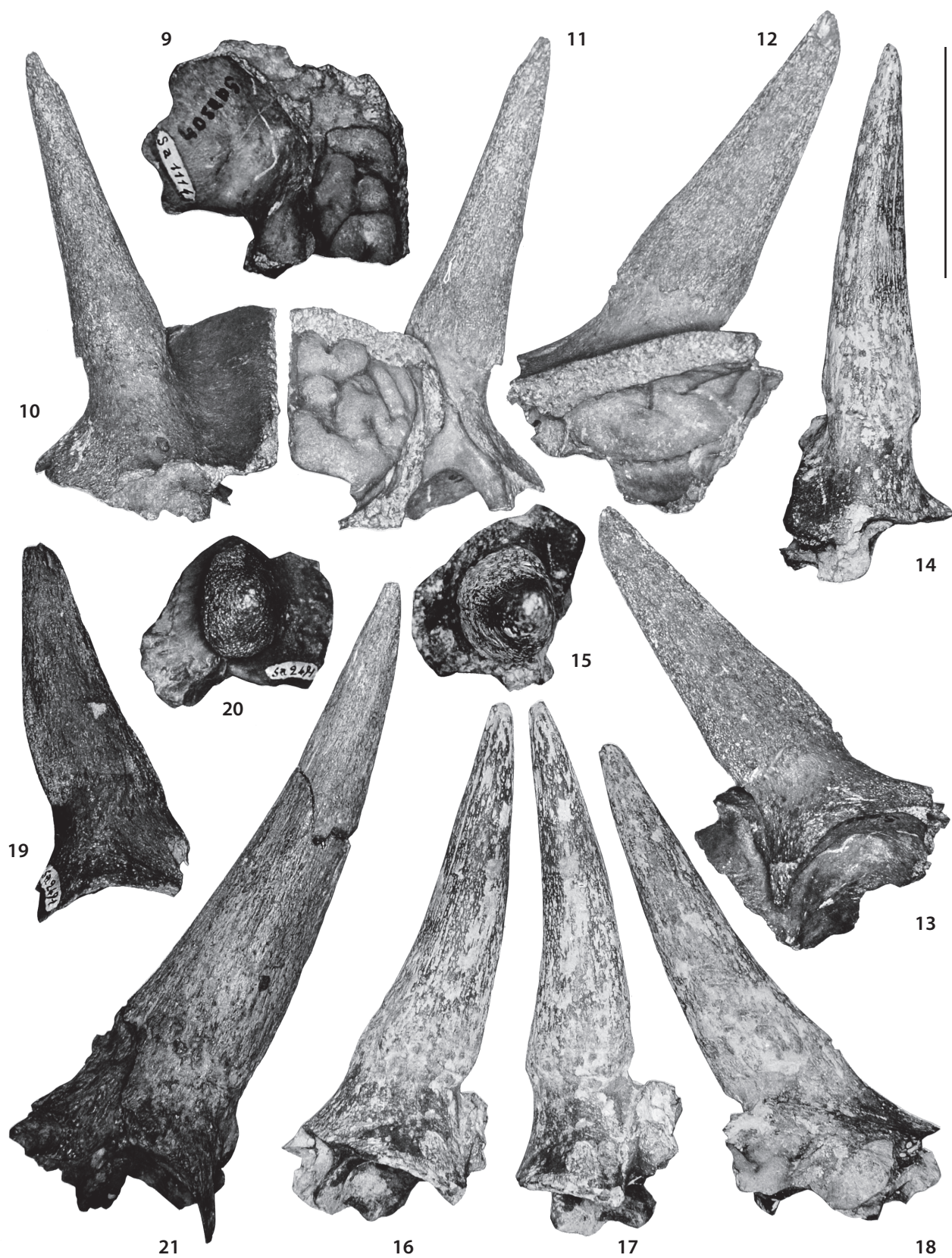
Bovidae - Badiola et al. 2001 : figs 7/2 - 7/6, pl. 2, figs 2-6 (aff.).

LECTOTYPE — MNHN Sa 1058, crâne d'un mâle avec M3 droite et une partie de ses chevilles osseuses. Aucun auteur n'a jusqu'à présent désigné de spécimen type pour cette espèce. Filhol (1891) figurait les spécimens de la série type d'*Antilope clavata*. Parmi ceux-ci, le spécimen le plus informatif, MNHN Sa 1058, est élevé au rang de lectotype, par présente désignation.

LOCALITÉ TYPE — Sansan, Gers, France.

DIAGNOSE — Espèce large d'*Eotragus* avec des chevilles osseuses courtes.

ÂGE DE LA LOCALITÉ TYPE — Miocène moyen, Aragonien moyen, MN6.



DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE ET STRATIGRAPHIQUE — Europe et Moyen-Orient, Miocène moyen, MN6 (MN5 pour *E. sp. aff. E. clavatus*).

AUTRE MATÉRIEL DE SANSAN ATTRIBUÉ À L'ESPÈCE — 136 mandibules avec plus d'une dent et 35 mandibules avec une dent seulement ou des prémolaires ou des m3 isolées, 23 m1 ou m2 isolées, 54 maxillaires et 14 molaires supérieures isolées, 17 mandibules et 2 maxillaires avec des dents de lait et 2 dents de lait inférieures isolées, indiquant un minimum de 71 individus dont au moins 9 juvéniles, et 142 chevilles osseuses, représentent au moins 72 mâles, fragments d'un crâne de mâle (Sa 10807), fragment d'un crâne de femelle (Sa 1034) conservant seulement les frontaux et les pariétaux, restes d'un crâne de femelle (Sa 1060) avec denture et moulage endocrânien (Sa 10143). L'ensemble du matériel est listé en annexes 1 à 10.

DESCRIPTION

Les mensurations des chevilles osseuses et des dents sont rassemblées dans les annexes 1-10, et les moyennes, numéros des mesures, écarts-types et coefficients de variation sont donnés en Tableaux 1-5. Ces mesures sont comparées dans les figures avec celles des autres espèces fossiles et récentes sélectionnées ; ces comparaisons ne sont pas discutées dans les descriptions.

CHEVILLE OSSEUSE ET CRÂNE — Le côté externe de la base de la cheville osseuse (Figures 9-37) se situe au-dessus des orbites et le côté interne se situe au-dessus de la boîte crânienne (Figures 9, 11, 27-29). Le bord de l'orbite dépasse latéralement de plus d'1 cm la base des chevilles osseuses. Les chevilles osseuses sont courtes et ont une section ovale ou presque, avec un angle postéro-interne peu prononcé (Figures 48-58). Vers l'avant, l'axe long de la section converge avec le plan médian du crâne. L'extrémité de la cheville osseuse est rectiligne ou légèrement courbée vers l'avant. Les chevilles osseuses peuvent être convergentes (Filhol 1891 : pl. 39, fig. 2) ou divergentes.

La longueur des chevilles osseuses est très variable. Quelques-unes ont une apparence gracile, d'autres sont courtes avec une base large et un diamètre antéro-postérieur (DAP) et un diamètre transversal (DT) décroissant rapidement distalement (Figure 59). En général, les chevilles osseuses longues et graciles ont des surfaces lisses et les chevilles osseuses courtes ont des surfaces plus rugueuses et l'os n'est pas si dense. Ces dernières sont interprétées comme des juvéniles et pas comme des femelles en raison : 1) de la texture de leur surface, qui suggère que ce sont des chevilles osseuses juvéniles ; 2) de l'absence fréquente, chez les Bovidae récents de cette taille, de cornes chez les femelles ; 3) de l'absence de bi-modalité dans la distribution des diamètres de cornes dans les échantillons étudiés (Figure 60) alors que c'est le cas chez les espèces où les femelles portent des cornes (Heintz 1975 ; Thenius 1951) ; et 4) de la présence, dans l'échantillon de Sansan, de deux fragments de crâne sans chevilles osseuses, qui indiquent que les femelles n'avaient pas de cornes.

Quelques chevilles osseuses portent des fragments de crâne. Les frontaux entre les chevilles osseuses sont plus hauts que le bord des orbites. Il y a peu ou pas de traces de sinus ; quand ils sont présents, ils sont antérieurs et ventraux à la base des chevilles osseuses et entre la boîte crânienne et l'orbite.

Le crâne d'un mâle (Figures 32-35) illustre l'orientation des chevilles osseuses. Les fosses pré-orbitaires sont grandes et très profondes (les deux fosses sont presque en contact). Le profil supérieur du crâne est presque droit. La longueur des parties préservées des frontaux est de 66 mm (mesurée dans le plan sagittal). Les frontaux s'étendent vers l'avant et il n'y a pas d'indication d'une suture avec les nasaux. La distance (dans le plan sagittal) entre les frontaux et l'extrémité postérieure du crâne est de 62,8 mm. La suture entre les pariétaux et les occipitaux n'est pas observable. La largeur

FIGURES 9-21

Eotragus clavatus de Sansan, crâne et chevilles osseuses. **9-13**, Sa 1114, cheville osseuse droite : **9**, vue inférieure ; **10**, vue antérieure ; **11**, vue postérieure ; **12**, vue médiale ; **13**, vue latérale. **14-18**, Sa 10802, cheville osseuse gauche : **14**, vue antérieure ; **15**, vue apicale ; **16**, vue latérale ; **17**, vue postérieure ; **18**, vue médiale. **19-20**, Sa 2491, cheville osseuse droite : **19**, vue latérale ; **20**, vue apicale. **21**, Sa 2529 (= Sa 2533), cheville osseuse droite en vue médiale. Échelle = 40 mm.

Eotragus clavatus from Sansan, skull and horn core. **9-13**, Sa 1114, right horn core : **9**, from below ; **10**, anterior view ; **11**, posterior view ; **12**, medial view ; **13**, lateral view. **14-18**, Sa 10802, left horn core : **14**, anterior view ; **15**, apical view ; **16**, lateral view ; **17**, posterior view ; **18**, medial view. **19-20**, Sa 2491, right horn core : **19**, lateral view ; **20**, apical view. **21**, Sa 2529 (= Sa 2533), right horn core in medial view. Scale = 40 mm.



maximale du crâne est transversale aux orbites et supérieure à 75,7 mm. La partie dorsale de l'occipital est étroite. En vue latérale, les surfaces dorsales et postérieures font un angle de presque 90°. Le basioccipital est long.

Des fragments du crâne d'un autre mâle (Sa 10807) incluent une cheville osseuse et un fragment postérieur portant les condyles. La largeur des condyles est d'environ 43,5 mm et la largeur du foramen magnum est de 23,5 mm. Un fragment de crâne d'une femelle (Sa 1034; Figures 38-39) montre une bosse très petite à l'endroit où les mâles ont une cheville osseuse. On peut voir, plus clairement que chez les mâles, que les orbites dépassent beaucoup. La longueur des pariétaux (en plan sagittal) est de 47,8 mm. Les mesures suivantes sont les distances entre le plan sagittal et : le bord antérieur de l'orbite (36,4 mm), le foramen supra-orbitaire (16,4 mm, mais 17 mm sur l'autre crâne femelle), le bord postérieur de l'orbite (42,2 mm) et la partie la plus latérale des pariétaux (27,5 mm). Un moulage endocrânien (Sa 10143) a été décrit et figuré par Dechaseaux (1961). Cette description ne sera pas répétée ici.

MANDIBULE — Le condyle mandibulaire est 26,5 mm au-dessus du plan occlusal chez Sa 1099 et 32 mm chez Sa 1110; la distance de la projection vers le plan occlusal du condyle vers la côté antérieur de la m1 est de 83 et 81 mm respectivement (mesures comme indiqué par Van der Made & Tong 2008 : fig. 5). La hauteur du condyle est comparable à ce que l'on observe chez les Cervidae et Bovidae qui ne sont pas très hypsodontes ; chez les Bovidae très hypsodontes, le condyle est souvent élevé. La longueur du diastème est comprise entre 33 et 50,2 mm.

DENTURE — Les p2 (Figures 62-70) et d2 (Figures 71-73) sont très semblables, mais de taille différente (Figure 74). L'entoconide de la d2 est plus haut que l'hypoconide, ce qui n'est pas le cas sur p2. Les p3 (Figures 61-70) et d3 (Figures 71-73) se ressemblent beaucoup, mais la d3 est plus allongée, relativement plus basse et étroite (Figure 74) et son métaconide n'est pas connecté avec le protoconide. Comme sur d2, la d3 a un entoconide haut. Il y a une série continue dans la morphologie des p3 de Sansan, du type 1 (Figures 75-76), type 2 (Figures 65-67), type 3 (Figures 77-78) au type 4 (Figures 68-70). Un type présente un métaconide isolé (Figures 79-81). On observe une série morphologique continue des p4, du type 1 (Figures 82-84), type 2 (Figures 62-64, 77-78), type 3 (Figures 68-70) au type 4 (Figures 86-87). Le type 2 est le plus commun et les types 4 et 5 existent chez un seul exemplaire. Les types « plus avancés » de p4 se trouvent chez les mêmes individus que les p3 « avancées ». En outre, une morphologie distincte existe (Figure 85). Les fosses des deux lobes antérieurs de la d4 (Figures 71-73, 88-90) sont séparées par la protoprécristide (une différence avec les Cervidae de Sansan).

Les m1 (Figures 88-90) et m2 (Figures 91-93) ont des dimensions qui se chevauchent (Figures 94-95). Le métapréstyle n'atteint jamais une orientation complètement verticale et souvent ne fait pas un angle avec la base de la couronne de plus de 45°. En général, le métapréstyle n'est pas parfaitement individualisé, mais ressemble plus à un léger pli sur la face linguale de la molaire. Le cingulum antérieur reste bas et ne forme pas de structure verticale (« goat fold »). La cristide accessoire inter-lobulaire est distincte mais s'efface rapidement avec l'usure, quand la métapostcristide fusionne avec l'entoprécristide. L'hypoprécristide et la protopostcristide fusionnent également consécutivement à l'usure. Il peut y avoir des colonnes inter-lobulaires buccales basses. Il n'y a pas de protopostcristide (pli-*Palaeomeryx*). Le troisième lobe de la m3 peut : 1) consister en un pentaconide et ses pré- et postcristides, un type qui ne présente pas de troisième fosse (Ginsburg 1963 : fig. 4d) ; 2) en plus de ces éléments, peut avoir une structure basse linguale, constituée de l'hexaconide et l'hexapostcristide (Figures 91-93, 96-98) ; 3) cette structure basse peut s'étendre vers l'arrière où elle fusionne avec la pentapostcristide, délimitant ainsi la troisième fosse (Figures 99-101).

FIGURES 22-31

Eotragus clavatus de Sansan, crâne et cheville osseuse. 22-24, Sa 2524, cheville osseuse gauche : 22, vue postérieure ; 23, vue apicale ; 24, vue médiale. 25-28, Sa 1115, frontaux droit et gauche et chevilles osseuses : 25, vue antérieure ; 26, vue latérale droite ; 27, vue postérieure ; 28, vue inférieure. 29-31, Sa 1116, cheville osseuse gauche : 29, vue inférieure ; 30, vue latérale ; 31, vue antérieure. Échelle = 30 mm.

Eotragus clavatus from Sansan, skull and horn core. 22-24, Sa 2524, left horn core: 22, posterior view; 23, apical view; 24, medial view. 25-28, Sa 1115, right and left frontals and horn cores: 25, anterior view; 26, right lateral view; 27, posterior view; 28, from below. 29-31, Sa 1116, left horn core: 29, from below; 30, lateral view; 31, anterior view. Scale = 30 mm.



FIGURES 32-33

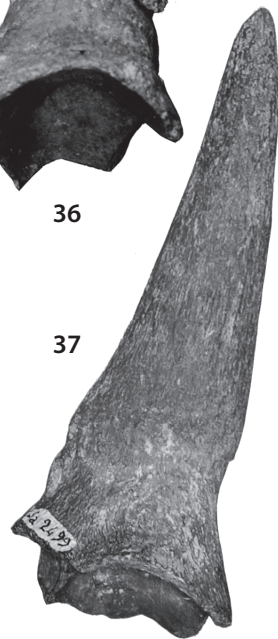
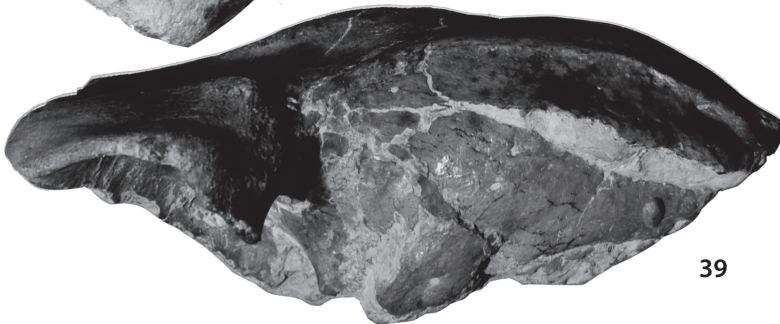
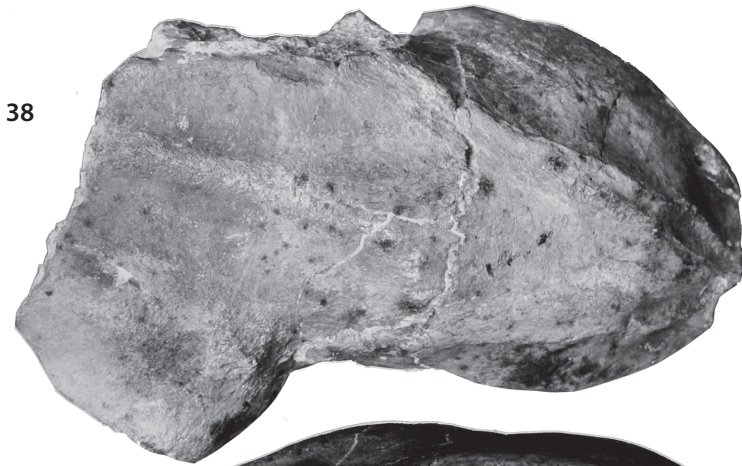
Eotragus clavatus de Sansan, Sa 1058, crâne d'un mâle. **32**, vue latérale droite; **33**, vue dorsale. Échelle = 30 mm.

Eotragus clavatus from Sansan, Sa 1058, skull of male. **32**, right lateral view; **33**, dorsal view. Scale = 30 mm.

FIGURES 34-39

Eotragus clavatus de Sansan, crâne et cheville osseuse. **34-35**, Sa 1058, crâne d'un mâle : **34**, vue antérieure ; **35**, vue postérieure. **36**, Sa 2526, cheville osseuse gauche, vue latérale. **37**, Sa 2499, cheville osseuse gauche, vue latérale. **38-39**, Sa 1034, fragment d'un crâne de femelle : **38**, vue dorsale ; **39**, vue latérale gauche. Échelle = 30 mm.

Eotragus clavatus from Sansan, skull and horn core. **34-35**, Sa 1058, skull of male: **34**, anterior view; **35**, posterior view. **36**, Sa 2526, left horn core, lateral view. **37**, Sa 2499, left horn core, lateral view. **38-39**, Sa 1034, fragment of skull of female: **38**, dorsal view; **39**, left lateral view. Scale = 30 mm.



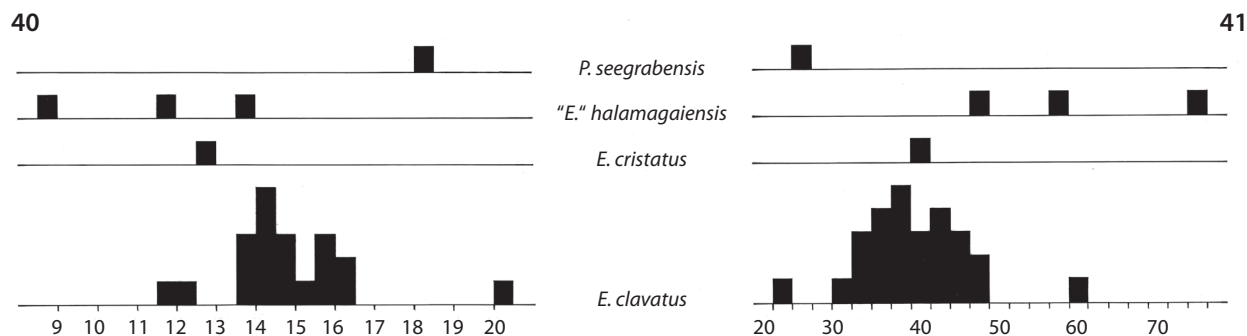


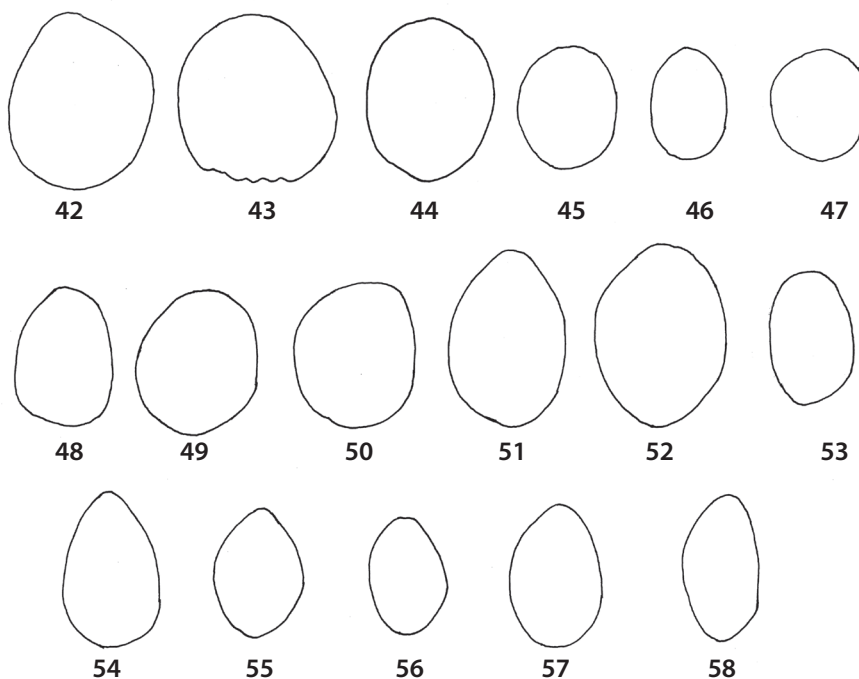
FIGURE 40-41

40, Histogramme de la distance (en mm) entre la base de la cheville osseuse et le plan sagittal du crâne chez *Eotragus clavatus* de Sansan, France, *Eotragus cristatus* de Veltheim, Suisse (NSSW), «*Eotragus*» *halamagaiensis* de la Formation d'Halamagai, Chine (IVPP) et *Pseudoeotragus seegrabensis* de Seegraben près de Leoben, Autriche (SLJG). **41**, Histogramme de l'inclinaison des chevilles osseuses (arrondies à 2,5°) chez *Eotragus clavatus* de Sansan, France, *Eotragus cristatus* de Veltheim, Suisse (NSSW), «*Eotragus*» *halamagaiensis* de la Formation d'Halamagai, Chine (IVPP) et *Pseudoeotragus seegrabensis* de Seegraben près de Leoben, Autriche (SLJG).

40, Histogram of the distance (in mm) of the basis of the horn core to the median plane of the skull in *Eotragus clavatus* from Sansan, France, *Eotragus cristatus* from Veltheim, Switzerland (NSSW), "Eotragus" *halamagaiensis* from the Halamagai Formation, China (IVPP) and *Pseudoeotragus seegrabensis* from Seegraben near Leoben, Austria (SLJG). **41**, Histogram of the inclination of the horn cores (rounded to 2.5°) in *Eotragus clavatus* from Sansan, France, *Eotragus cristatus* from Veltheim, Switzerland (NSSW), "Eotragus" *halamagaiensis* from the Halamagai Formation, China (IVPP) and *Pseudoeotragus seegrabensis* from Seegraben near Leoben, Austria (SLJG).

FIGURES 42-58

Contour de la section à la base des chevilles osseuses. Ces trois lignes illustrent grosso modo le changement d'un type primitif avec une section circulaire vers un type évolué avec une section ovale. **42**, «*Eotragus*» *halamagaiensis* de la Formation d'Halamagai, Chine (Ye Jie 1989: pl. 1, fig. 1). **43**, *Turcocerus gracilis* de Çandır, Turquie (Köhler 1987: fig. 23). **44**, *Pseudoeotragus seegrabensis* de Seegraben près de Leoben, Autriche (SLJ 59605). **45**, *Eotragus artensis* de Buñol, Espagne (IPS BN 20592; Moyà-Solà 1983: fig. 4). **46**, *Eotragus artensis* de Buñol (IPS BN 20591; Moyà-Solà 1983: fig. 4). **47**, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus* de Seegraben près de Leoben (SLJ 3745). **48-53**, *Eotragus clavatus* de Sansan: **48**, Sa 2491; **49**, Sa 2524; **50**, Sa 10802; **51**, Sa 1187; **52**, Sa 2498; **53**, San 645. **54-58**, *Miotragocerus* de Puente de Vallecas (Moyà-Solà 1983: fig. 17): **54**, Col. Rot. 1; **55**, Col. Rot. 2; **56**, Col. Rot. 3; **57**, IPS PV 20594; **58**, IPS PV 20596. Face antérieure vers le haut, face latérale vers la droite; 42, 44, 49 et 53 sont illustrées inversées; l'orientation n'est pas connue pour 54-58.



Outline of section of horn cores near the base. These three rows illustrate roughly the change from a primitive type with a round section to an evolved type of horn core with an oval section. **42**, "Eotragus" *halamagaiensis* from the Halamagai Formation, China (Ye Jie 1989: pl. 1, fig. 1). **43**, *Turcocerus gracilis* from Çandır, Turkey (Köhler 1987: fig. 23). **44**, *Pseudoeotragus seegrabensis* from Seegraben near Leoben, Austria (SLJ 59605). **45**, *Eotragus artensis* from Buñol, Spain (IPS BN 20592; Moyà-Solà 1983: fig. 4). **46**, *Eotragus artensis* from Buñol (IPS BN 20591; Moyà-Solà 1983: fig. 4). **47**, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus* from Seegraben near Leoben (SLJ 3745). **48-53**, *Eotragus clavatus* from Sansan: **48**, Sa 2491; **49**, Sa 2524; **50**, Sa 10802; **51**, Sa 1187; **52**, Sa 2498; **53**, San 645. **54-58**, *Miotragocerus* from Puente de Vallecas (Moyà-Solà 1983: fig. 17): **54**, Col. Rot. 1; **55**, Col. Rot. 2; **56**, Col. Rot. 3; **57**, IPS PV 20594; **58**, IPS PV 20596. Anterior side upward, lateral side to the right; 42, 44, 49 et 53 are illustrated reversed; the orientation is not known for 54-58.

La largeur augmente de la D2 (Figures 102-103) à P2 et P3 (Figures 104-111), avec des protocônes plus développés. Chez quelques P3, le protocône est si grand que le cône antéro-lingual (primocône) n'est plus visible comme une structure indépendante. Les P2 et P3 très grandes de la Figure 112 appartiennent au même individu (Sa 1096), qui a aussi P4 et M3 plus longues. La P4 (Figures 104-111) ne présente qu'un cingulum faiblement développé. La D3 (Figures 102-103) n'a pas de cingulum lingual distinct entre les deux lobes (une différence avec les cervidés de Sansan). Les molaires supérieures (Figures 104, 114-117) et D4 (Figures 102-103) diffèrent surtout par leur taille (Figure 94). La D4 est plus allongée à cause de son parapréstyle saillant. Les M1 ont tendance à être petites et les M3 ont tendance à avoir des lobes postérieurs étroits. Mais ces différences ne permettent que de distinguer les morphologies extrêmes. Il y a une tendance pour les métapoststyles à être orientés plus verticalement sur la M1 à la M3. Généralement, le paraectostyle est bien développé et le métaectostyle est absent. La colonne linguale interlobulaire est toujours basse. Il n'y a pas de protopostcrista (pli protocône) (une différence avec les cervidés de Sansan).

Quatre incisives, les i1 droite et gauche et les i2 et i3 gauches ont été retrouvées associées à des restes de (pré)molaires supérieures et des fragments d'os du crâne Sa 10794. Les incisives portent des facettes d'usure qui se correspondent. Les i1 sont presque deux fois plus larges que les i2. Le bord coupant des i1 s'étend très distalement, produisant une dent asymétrique. La largeur de i2 et i3 est presque identique. Chez les Bovidae, des i1 agrandies sont trouvées chez les Tragelaphini Jerdon, 1874, les Antilopini Gray, 1821 et les Neotragini Sclater & Thomas, 1894. Chez *Tragulus* Pallas, 1779, les i1 sont encore plus développées, mais ça ne semble pas être nécessairement le cas chez *Dorcatherium* Kaup, 1833. Chez les Cervidae, la i1 est généralement plus petite.

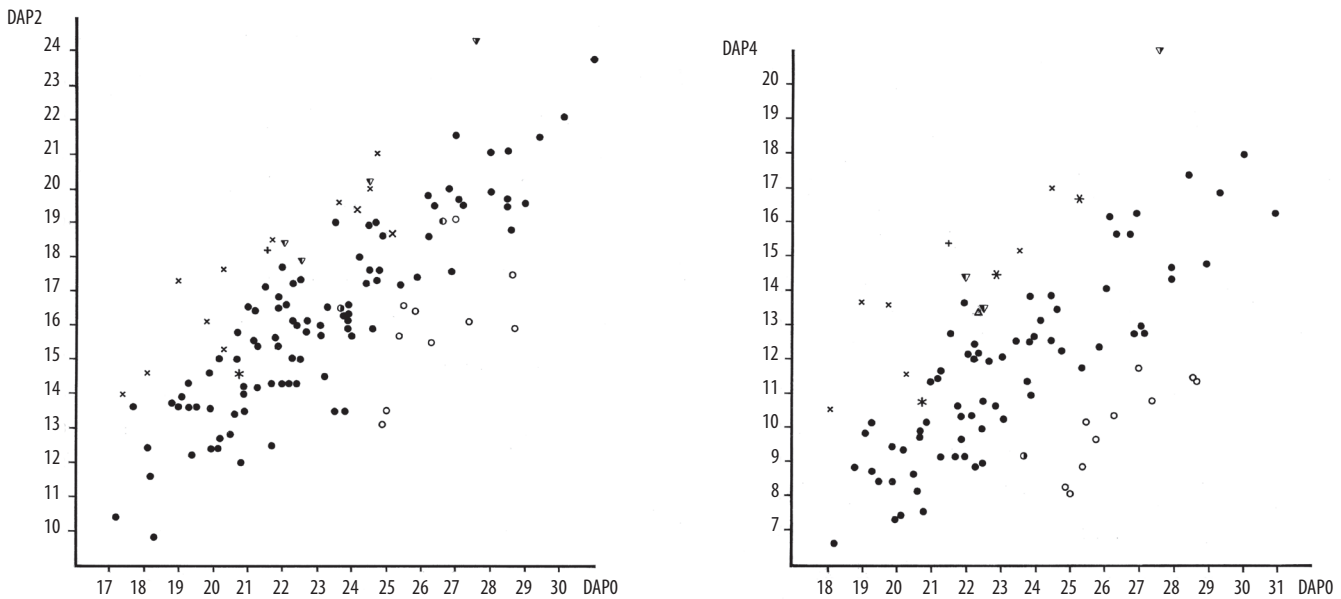


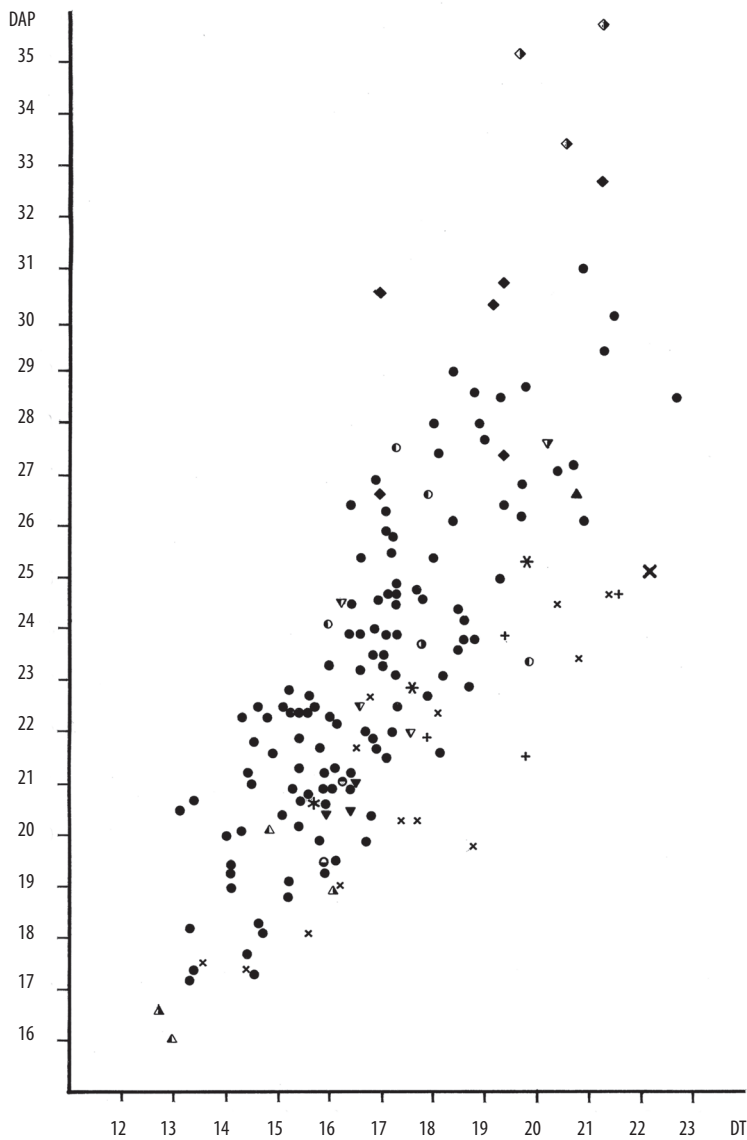
FIGURE 59

Diagrammes de dispersion pour le DAP pris à la base des chevilles osseuses (DAP0) et à une hauteur de 2 cm (DAP2) et 4 cm (DAP4). Pour les symboles, voir Figure 60, et : ronds noirs, *Eotragus clavatus*, Sansan, individus adultes (MNHN, MHNT, NMB) ; ronds blancs, *Eotragus clavatus*, Sansan, individus juvéniles (MNHN, MHNT, NMB).

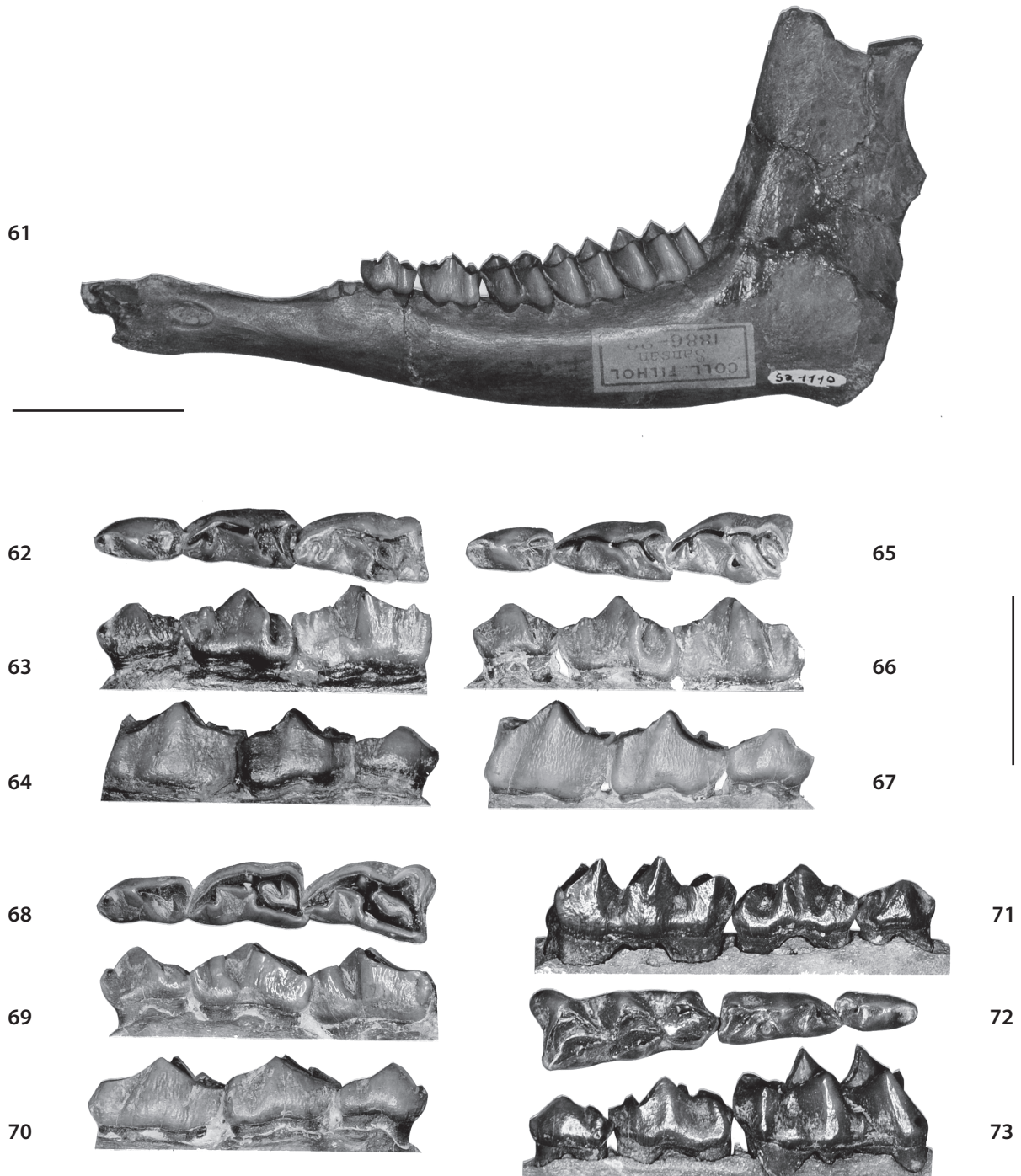
Scatter diagrams for the DAP of the horn cores taken at the basis (DAP0) and at a height of 2 cm (DAP2) and 4 cm (DAP4). Legend as in Figure 60, save for: black circles, *Eotragus clavatus*, Sansan, adults (MNHN, MHNT, NMB); white circles, *Eotragus clavatus*, Sansan, juveniles (MNHN, MHNT, NMB).

FIGURE 60

Diagrammes de dispersion du DAP et du DT (en mm) des chevilles osseuses. Ronds noirs, *Eotragus clavatus*, Sansan (MNHN, MHNT, NMB); ronds noir et blanc, noir en haut, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus*, Mancheson I, Espagne (MA I 5024; IVAU); ronds noir et blanc, noir en bas, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus*, Arroyo del Val IV, Espagne (AR IV 183; IVAU); ronds noir et blanc, noir à droite, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus*, Ste Maure (Faluns de Touraine et de l'Anjou), France (Fs 3315; MNHN); triangles noirs, pointe en bas, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus*, Seegraben près de Leoben, Autriche (3745; SLJG); triangles noirs, pointe en haut, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus*, Göriach, Autriche (3677; SLJG); ronds noir et blanc, noir à gauche, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus*, Labitschberg près de Gamitzl, Autriche (3676, 1615, 1612; SLJG); triangles noir et blanc, pointe en haut et noir à droite, *Eotragus artensis*, Buñol, Espagne (Moyà-Solà, 1983); triangles noir et blanc, pointe en haut et noir à gauche, *Eotragus artensis*, Córcoles, Espagne (Alfárez et al. 1981); triangles noir et blanc, pointe en bas et noir à gauche, *Eotragus cristatus*?, Crêt-du-Loche, Suisse (OSM 1000 - 1004; moulages NMB); triangles noir et blanc, pointe en bas et noir à droite, *Eotragus cristatus*?, Montélar (Faluns de Touraine et de l'Anjou), France (Fs 3239; MNHN); petites croix obliques, *Pseudoeotragus seegrabensis*, Seegraben près de Leoben, Autriche (3744, 59605; SLJG); astérisques droites, *Pseudoeotragus seegrabensis*, Tarazona, Espagne (TS.10; UPV); astérisques obliques, «*Eotragus*» *halamagaiensis*, Halamagai Formation, Chine (V 8595.1 - 3 & 5 - 7; V 8596.1 - 3; V 8597; V 8598; 2 pièces pas numérotées; IVPV); grandes croix obliques, *Turcocerus gracilis*, Çandir, Turquie (CA IV 59; IPS); croix, *Kubanotragus*, Formation de Chinji, Pakistan (CHB 60, IVAU; 3640, BSPHGM); losanges noirs, *Miotragocerus* sp., Puente de Vallecas, Espagne (Moyà-Solà 1983); losanges noir et blanc, noir à droite, *Protragocerus gluten*, Formation de Chinji, Pakistan (IVAU, BSPHGM).



Scatter diagram for DAP and DT (in mm) of the horn cores. Black circles, *Eotragus clavatus*, Sansan (MNHN, MHNT, NMB); black and white circles, black above, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus*, Manchones I, Spain (MA I 5024; IVAU); black and white circles, black below, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus*, Arroyo del Val IV, Spain (AR IV 183; IVAU); black and white circles, black to the right, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus*, Ste Maure (Faluns of Touraine and Anjou), France (Fs 3315; MNHN); black triangles, point downward, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus*, Seegraben near Leoben, Austria (3745; SLJG); black triangles, point upward, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus*, Görlich, Austria (3677; SLJG); black and white circles, black to the left, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus*, Labitschberg near Gamlitz, Austria (3676, 1615, 1612; SLJG); black and white triangles, point upward and black to the right, *Eotragus artensis*, Buñol, Spain (Moya-Solà, 1983); black and white triangles, point upward and black to the left, *Eotragus artensis*, Córcoles, Spain (Alfárez et al. 1981); black and white triangles, point downward and black to the left, *Eotragus cristatus*?, Crêt-du-Loche, Switzerland (OSM 1000 - 1004; casts NMB); black and white triangles, point downward and black to the right, *Eotragus cristatus*?, Montélar (Faluns of Touraine and Anjou), France (Fs 3239; MNHN); small oblique crosses, *Pseudoeotragus seegrabensis*, Seegraben near Leoben, Austria (3744, 59605; SLJG); asterisks, *Pseudoeotragus seegrabensis*, Tarazona, Spain (TS.10; UPV); oblique asterisks, "*Eotragus*" *halamagaiensis*, Halamagai Formation, China (V 8595.1 - 3 & 5 - 7, V 8596.1 - 3, V 8597, V 8598, 2 specimens not numbered; IVP); large oblique crosses, *Turcocerus gracilis*, Çandır, Turquie (CA IV 59; IPS); crosses, *Kubanotragus*, Chinji Formation, Pakistan (CHB 60, IVAU; 3640, BSPHGM); black diamonds, *Miotragocerus* sp., Puente de Vallecás, Spain (Moya-Solà 1983); black and white diamonds, black to the right, *Protragocerus glutin*, Chinji Formation, Pakistan (IVAU, BSPHGM).



FIGURES 61-73

Eotragus clavatus de Sansan, denture inférieure. **61**, Sa 1110, mandibule gauche avec p3-m3, vue buccale. **62-64**, Sa 1098, p2-p4 droites : **62**, vue occlusale ; **63**, vue linguale ; **64**, vue buccale. **65-67**, Sa 10824, p2-p4 droites : **65**, vue occlusale ; **66**, vue linguale ; **67**, vue buccale. **68-70**, Sa 1148, p2-p4 droites : **68**, vue occlusale ; **69**, vue linguale ; **70**, vue buccale. **71-73**, Sa 1051, d2-d4 gauches : **71**, vue linguale ; **72**, vue occlusale ; **73**, vue buccale. Échelles = 15 mm.

Eotragus clavatus from Sansan, lower dentition. **61**, Sa 1110, left mandible with p3-m3, buccal view. **62-64**, Sa 1098, right p2-p4: **62**, occlusal view; **63**, lingual view; **64**, buccal view. **65-67**, Sa 10824, right p2-p4: **65**, occlusal view; **66**, lingual view; **67**, buccal view. **68-70**, Sa 1148, right p2-p4: **68**, occlusal view; **69**, lingual view; **70**, buccal view. **71-73**, Sa 1051, left d2-d4: **71**, lingual view; **72**, occlusal view; **73**, buccal view. Scales = 15 mm.

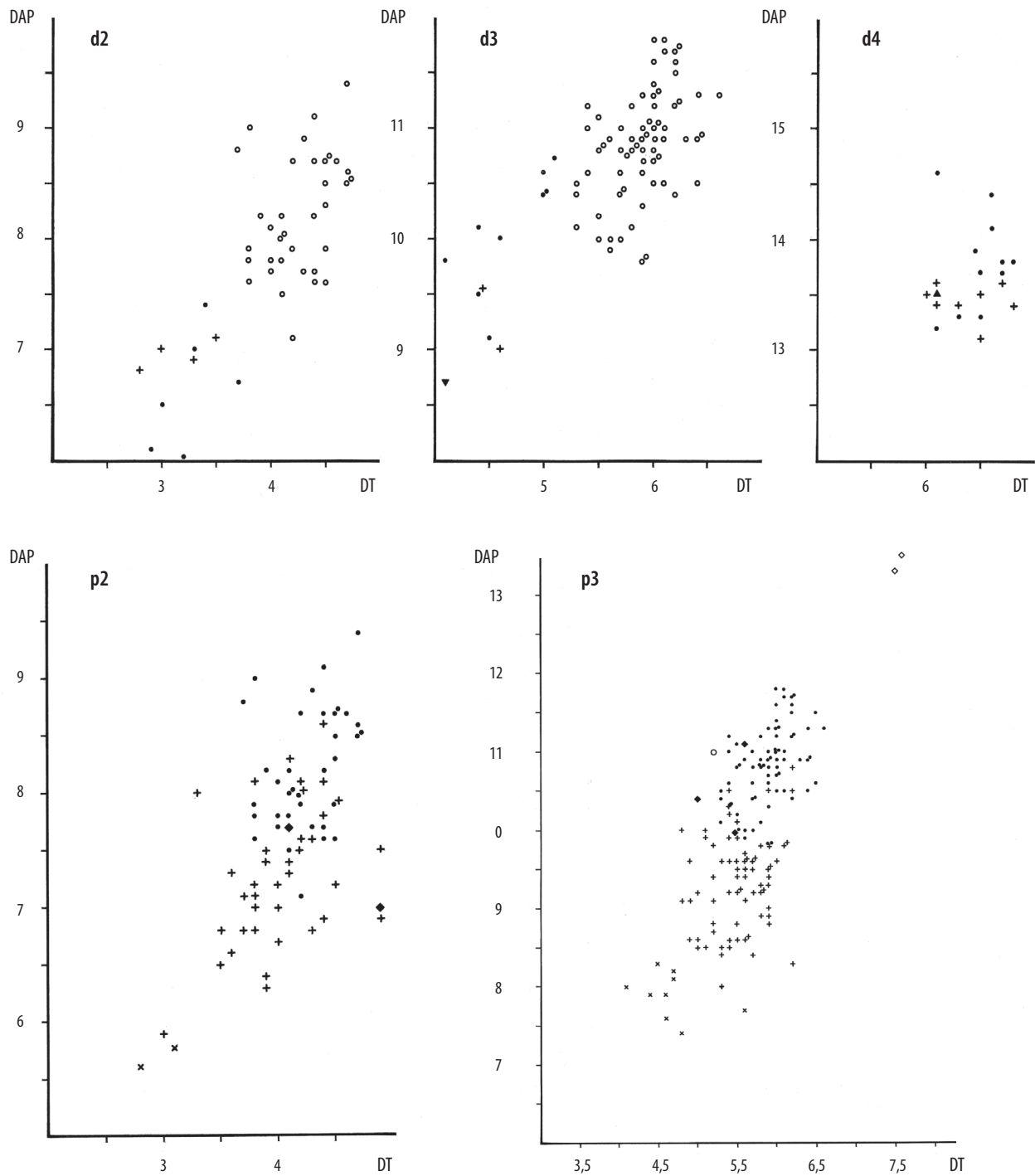


FIGURE 74

Diagrammes de dispersion du DAP et du DT (en mm) des dents de lait inférieures et des p2 et p3. Voir Figure 95 pour légende, sauf: ronds blancs, *Eotragus clavatus* de Sansan, p2 dans le diagramme pour d2 et p3 dans le diagramme pour d3.

Scatter diagrams for DAP and DT (in mm) of the lower deciduous teeth and p2 and p3. Legend as in Figure 95, save for: white circles, *Eotragus clavatus* from Sansan, p2 in the diagram for d2 and p3 in the diagram for d3.

TABLEAU / TABLE 1

Moyenne, nombre de spécimens mesurés, écart-type, coefficient de variation de la longueur, des diamètres (en mm, de la base à l'extrémité distale) et des angles a et p (°) mesurés sur les chevilles osseuses d'*Eotragus clavatus* de Sansan.

The averages, numbers of measured specimens, standard deviations and coefficients of variation of the length and diameters (in mm, from the basis to the distal end) and angles a and p (in °) of the horn cores of *Eotragus clavatus* from Sansan.

	L	Ø base		+ 2 cm		+ 4 cm		+ 6 cm		+ 8 cm		angle	
		DAP	DT	DAP	DT	DAP	DT	DAP	DT	DAP	DT	a	p
Moyenne	62,1	23,1	16,8	16,1	12,4	11,5	9,2	8,1	6,6	4,0	4,0	14,9	39,4
n	21	120	120	120	116	94	91	30	28	1	1	20	28
SD	7,7	3,0	2,0	2,7	2,0	2,6	1,9	2,5	1,8			1,8	7,0
CV	12,3	13,1	11,7	16,9	15,8	22,6	20,9	30,9	27,3			12,2	17,8

TABLEAU / TABLE 2

Moyenne, nombre de spécimens mesurés, écart-type, coefficient de variation des mesures relevées sur les (pré)molaires inférieures d'*Eotragus clavatus* de Sansan, comparés avec les mêmes paramètres chez *Pseudoeotragus seegrabensis* de Seegraben près de Leoben (SLJG) et *Tethytragus koehlerae*, *Turcocerus gracilis* et *Hypsodontus pronaticornis* de Çandır (IPS). Voir Figure 1 pour abréviations.

The averages, numbers of measured specimens, standard deviations and coefficients of variation of the lower permanent cheek teeth of *Eotragus clavatus* from Sansan, compared to *Pseudoeotragus seegrabensis* from Seegraben near Leoben (SLJG) and *Tethytragus koehlerae*, *Turcocerus gracilis* and *Hypsodontus pronaticornis* from Çandır (IPS). See Figure 1 for abbreviations.

	p2			p3			p4			m1			m2			m3			
	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DTpp
<i>Eotragus</i>																			
Moyenne	8,2	3,8	4,3	10,8	4,8	5,9	11,9	5,4	7,0	11,7	7,4	8,2	13,6	8,7	9,2	18,5	8,5	8,5	4,9
n	38	36	36	74	70	74	101	100	102	110	109	108	108	106	104	92	100	102	87
SD	0,6	0,3	0,3	0,5	0,3	0,3	0,6	0,5	0,5	0,7	0,4	0,6	0,8	0,5	0,6	1,0	0,6	0,5	0,5
CV	6,8	8,8	6,8	4,7	5,3	5,3	5,2	8,9	6,9	6,4	5,9	6,8	5,8	5,8	6,3	5,6	6,7	5,6	9,7
<i>Pseudoeotragus</i>																			
Moyenne	6,2	4,1	3,7	9,3	4,1	4,9	9,9	4,9	5,6	10,4	6,6	7,4	11,9	7,8	8,0	17,5	7,8	7,7	4,3
n	2	1	2	10	5	10	11	5	12	16	18	16	18	18	19	13	16	15	13
SD				0,8	0,6	0,3	0,6	0,6	0,5	0,4	0,3	0,4	0,5	0,5	0,4	0,7	0,5	0,4	0,4
CV				8,8	13,9	6,3	6,3	12,0	8,1	4,3	5,1	5,9	4,6	6,7	5,6	4,1	5,9	5,4	10,1
<i>Turcocerus</i>																			
Moyenne	5,7	3,0	2,7	7,9	4,2	4,7	9,4	5,0	5,2	9,6	6,0	7,0	11,7	7,1	7,6	17,2	7,4	7,2	4,5
n	2	2	3	9	10	9	9	11	9	13	11	13	17	15	17	12	17	15	11
SD				0,3	0,5	0,4	0,8	0,3	0,3	0,9	0,3	0,3	1,0	0,3	0,4	0,7	0,4	0,5	0,5
CV				3,6	11,1	8,7	8,2	6,8	5,4	9,4	5,6	4,4	8,6	4,7	5,5	4,1	5,8	6,7	11,9
<i>Hypsodontus</i>																			
Moyenne	10,7	4,9	6,2	12,3	6,5	7,9	14,7	7,9	9,6	19,7	10,0	11,4	22,2	12,3	12,9	36,7	13,3	12,9	8,5
n	2	2	2	4	4	4	6	7	6	19	14	14	17	15	15	11	13	12	11
SD							0,9	0,9	0,6	2,0	0,5	0,7	2,3	0,6	0,7	1,2	0,6	0,6	0,5
CV							6,1	10,9	6,4	10,1	4,8	6,1	10,4	5,1	5,1	3,2	4,9	4,7	5,6
<i>Tethytragus</i>																			
Moyenne	7,3	3,3	4,0	9,3	4,4	5,5	10,4	5,3	6,2	10,7	6,7	7,6	12,7	8,1	8,4	17,9	8,2	8,2	5,0
n	41	40	40	78	75	81	86	94	94	86	92	82	97	104	93	72	84	84	72
SD	0,6	0,2	0,4	0,6	0,3	0,4	0,6	0,3	0,3	0,6	0,4	0,4	0,6	0,4	0,5	0,7	0,5	0,5	0,5
CV	8,1	6,9	9,3	6,5	6,7	6,4	5,6	5,6	5,0	6,0	5,4	5,0	4,7	4,7	5,8	3,9	5,9	6,5	10,5

Les coefficients de variation des sections des chevilles osseuses sont plus petits pour les mesures concernant la base des chevilles, mais ces valeurs sont toujours presque deux fois plus grandes que celles des mesures dentaires (Tableaux 1-4). Sur les dents, le troisième lobe de la m3 et la p2 sont les structures les plus variables. Les coefficients de variation sont comparables à ceux des autres espèces étudiées (Tableau 2; les coefficients de variation des DAP des m1 et m2 d'*Hypsodontus* Sokolov, 1949 ont des valeurs hautes, parce que les DAP occlusaux sont plus variables pour les molaires hypsodontes).

Les métatarsiens seront décrits dans un autre article, mais leurs dimensions pour l'*Eotragus* de Sansan (Tableau 5) sont utilisées ici pour une comparaison avec d'autres espèces afin de comprendre l'écologie de cet animal (voir discussion sur l'écologie). Le coefficient de variation de la longueur des métatarsiens est remarquablement petit; en revanche les diamètres minimaux de la diaphyse sont plus variables (Tableau 5).

TABLEAU / TABLE 3

Moyenne, nombre de spécimens mesurés, écart-type, coefficient de variation de la longueur des mesures relevées sur la dentition déciduale inférieure d'*Eotragus clavatus* de Sansan. Voir Figure 1 pour abréviations.

The averages, numbers of measured specimens, standard deviations and coefficients of variation of the lower deciduous cheek teeth of Eotragus clavatus from Sansan. See Figure 1 for abbreviations.

	d2			d3			d4			
	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTm	DTp
Moyenne	6,6	2,9	3,3	10,1	3,8	4,6	13,8	4,7	5,7	6,5
n	6	6	6	10	10	11	12	12	11	13
SD	0,5	0,2	0,3	0,3	0,4	0,4	0,4	0,3	0,3	0,3
CV	8,1	7,5	8,9	5,0	7,3	7,9	3,1	5,4	5,6	4,5

TABLEAU / TABLE 4

Moyenne, nombre de spécimens mesurés, écart-type, coefficient de variation de la longueur des (pré)molaires supérieures d'*Eotragus clavatus* de Sansan. Voir Figure 1 pour abréviations.

The averages, numbers of measured specimens, standard deviations and coefficients of variation of the upper permanent cheek teeth of Eotragus clavatus from Sansan. See Figure 1 for abbreviations.

	P2				P3				P4			M1			M2			M3		
	DAPo	DAPs	DTa	DTp	DAPo	DAPs	DTa	DTp	DAPo	DAPs	DT	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp
Moyenne	10,5	9,8	7,0	8,1	10,7	9,9	7,6	9,6	9,1	8,7	11,6	12,2	13,1	12,7	13,9	14,8	13,8	13,2	14,2	12,5
n	23	23	21	19	31	31	24	29	31	31	32	34	36	37	38	35	33	37	33	32
SD	0,8	0,7	0,5	0,5	0,7	0,7	0,6	0,6	0,9	0,8	0,6	1,0	0,7	0,7	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,9
CV	7,2	7,7	7,3	7,3	6,1	6,7	7,6	6,5	9,5	8,9	4,8	7,9	5,6	5,3	5,9	5,1	5,7	5,8	5,9	7,0

TABLEAU / TABLE 5

Moyenne, nombre de spécimens mesurés, écart-type, coefficient de variation de la longueur des mesures faites sur les métatarsiens d'*Eotragus clavatus* de Sansan. Voir Figure 1 pour abréviations.

The averages, numbers of measured specimens, standard deviations and coefficients of variation of the metatarsals of Eotragus clavatus from Sansan. See Figure 1 for abbreviations.

	L	DAPp	DTp	DAPm	DTm	DTd	DAPi	DTi	DAPe	DTe
Moyenne	173,8	21,2	21,9	14,0	14,2	26,1	17,1	11,8	16,7	11,7
n	7	20	23	18	18	11	19	17	16	17
SD	3,4	0,8	0,9	1,6	1,2	0,9	0,9	0,7	1,0	0,6
CV	1,9	4,0	4,1	11,8	8,1	3,4	5,1	5,5	6,1	4,8

DISCUSSION

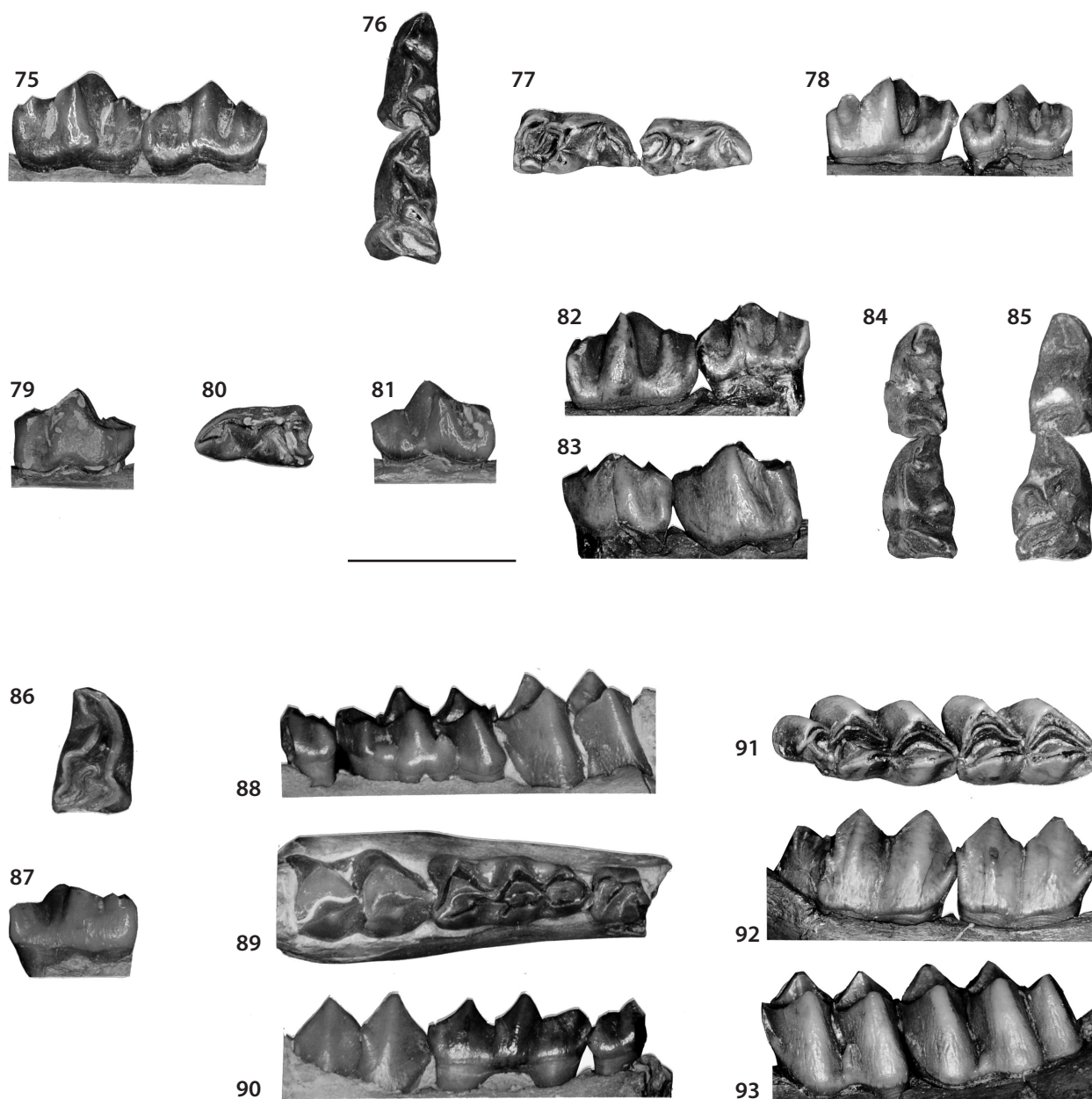
ATTRIBUTION DU MATÉRIEL DE SANSAN ET SYNONYMES D'*EOTRAGUS CLAVATUS* — Les variations de morphologie et de taille de la collection des Bovidae de Sansan sont graduelles et n'indiquent pas la présence de plus d'une espèce. Trois noms d'espèces ont été proposés pour les antilopes de Sansan et il apparaît (voir introduction) que le nom valide le plus ancien est *Antilope clavata* Gervais, 1850, espèce type d'*Eotragus* sous le nom *Eotragus clavatus*.

Les genres *Morelaphus* Filhol, 1891 et *Strogulognathus* Filhol, 1891 ont pour espèce type *Morelaphus sansaniensis* Filhol, 1891 et *Strogulognathus sansaniensis* Filhol, 1891, respectivement. Ces espèces sont fondées sur des mandibules de Sansan, considérées comme des mandibules de Cervidae par Filhol (1891). Cet auteur ne fournit pas de numéro de collection pour ces mandibules et ses planches ne sont pas très explicites à ce sujet. Cependant l'une des deux mandibules décrites comme *Morelaphus sansaniensis* possède une m3 pourvue d'une petite cuspide ou cingulum à l'arrière du troisième lobe. Ce spécimen doit être considéré comme l'holotype de l'espèce par monotypie, car le second spécimen n'est attribué à l'espèce que de manière incertaine (« je crois ... pouvoir rapprocher ... » ; Filhol 1891 : 263). La cuspide ou cingulum sur la m3 est une anomalie, ce qui a permis à Ginsburg (1963 : fig. 4b) d'identifier formellement cet exemplaire comme étant le spécimen Sa 1038 ; cet auteur a figuré la m3 et a montré que la mandibule représente bien le genre *Eotragus*. L'holotype de *Strogulognathus sansaniensis* est une mandibule presque complète. Dans les figures de Filhol (1891) on peut observer que le troisième lobe de la m3 de *Strogulognathus sansaniensis* n'a pas de fosse fermée lingualemment, au contraire des Cervidae de Sansan. Dans les collections du MNHN, seules quelques mandibules sont aussi complètes. Si l'holotype est toujours dans la collection du MNHN et tel qu'il a été figuré par Filhol, il s'agit presque certainement de Sa 1110, spécimen qui ressemble tout à fait à celui figuré par Filhol (1891 : pl. 30, figs 3-4). Les mesures (Annexe 2) et la morphologie (Figures 61, 77-78, 91-93) de cet exemplaire entrent dans la variation d'*Eotragus clavatus*. *Morelaphus sansaniensis* et *Strogulognathus sansaniensis* sont des synonymes juniors d'*Eotragus clavatus*, ce qui implique que *Morelaphus* Filhol, 1891 et *Strogulognathus* Filhol, 1891 sont des synonymes plus anciens d'*Eotragus* Pilgrim, 1939. Aucun autre auteur que Stromer (1926) a décrit du matériel en utilisant comme nom de genre valide l'un des deux genres les plus anciens. Pour cette raison, pour la stabilité de la classification, je considère *Morelaphus* et *Strogulognathus* comme *nomen oblitum*.

Moyà-Solà (1983) et Astibia (1985, 1987) attribuaient tous les Bovidae de Sansan à « *Eotragus aplodon* » et Ginsburg & Heintz (1968) et Thomas (1984) envisageaient une synonymie d'*E. haplodon* avec *E. sansaniensis* (et ainsi avec *E. clavatus*). Thenius (1952b), Ginsburg & Heintz (1968), Moyà-Solà (1983) et Thomas (1984) sont unanimes sur le fait qu'*Eotragus haplodon* a été créé par Meyer en 1846, Thenius (1952b) indiquant même la page 471 du travail de Meyer. Discutant des fossiles de Neudörfl (= Neudorf = Dvinska Nova Ves) sur cette page, Meyer mentionnait seulement le nom *Cervus haplodon* sans fournir d'indication de spécimens, de description ou de diagnose. L'indication d'une localité type n'est pas une indication suffisante pour valider l'espèce de Meyer, au sens du Code international de Nomenclature zoologique (Commission Internationale de Nomenclature Zoologique 1999 : article 12.3) : *Cervus haplodon* doit être considéré comme un *nomen nudum*. Par ailleurs, les molaires de Neudorf, décrites par Thenius (1952b) comme *Eotragus haplodon* et conservées dans le NMW, n'ont pas une morphologie de Bovidae.

LES ESPÈCES D'*EOTRAGUS*

Les dents d'*Eotragus* de MN5 sont intermédiaires en taille entre celles d'*E. artenensis* de MN4 et celle d'*E. clavatus* de MN6 (Figure 118) ; elles sont attribuées ici à *E. sp. aff. E. clavatus*. En raison de la grande variabilité de taille des chevilles osseuses, on ne peut utiliser ces structures pour différencier ces espèces. Le pédicule est cependant plus marqué chez les formes les plus anciennes. *E. artenensis* a des prémolaires longues et relativement étroites. Les P2 et P3 ont deux lobes plus distincts que chez *E. clavatus*. En moyenne, *E. artenensis* d'Artenay devait faire 87% de la taille d'*E. clavatus* de Sansan ; les dimensions des molaires de cette espèce plus ancienne sont nettement en dehors de l'étendue des variations observées chez *E. clavatus*, mais les prémolaires sont presque aussi grandes. Des changements graduels de taille et de morphologie suggèrent une lignée évolutive, ce que confirment les conclusions de Ginsburg & Heintz (1968).



FIGURES 75-93

Eotragus clavatus de Sansan, denture inférieure. **75-76**, Sa 1167, p3-p4 gauches: **75**, vue linguale; **76**, vue occlusale. **77-78**, Sa 1110, p3-p4 gauches: **77**, vue occlusale; **78**, vue linguale. **79-81**, Sa 1166, p3 droite: **79**, vue buccale; **80**, vue occlusale; **81**, vue linguale. **82-84**, Sa 1109, p3-p4 gauches: **82**, vue linguale; **83**, vue buccale; **84**, vue occlusale. **85**, Sa 1120, p3-p4 droites, vue occlusale. **86-87**, Sa 1162, p4 droite: **86**, vue occlusale; **87**, vue linguale. **88-90**, Sa 1045, d3-m1 gauches: **88**, vue buccale; **89**, vue occlusale; **90**, vue linguale. **91-93**, Sa 1110, m2-m3 gauches: **91**, vue occlusale; **92**, vue linguale; **93**, vue buccale. Échelle = 15 mm.

Eotragus clavatus from Sansan, lower dentition. **75-76**, Sa 1167, left p3-p4: **75**, lingual view; **76**, occlusal view. **77-78**, Sa 1110, left p3-p4: **77**, occlusal view; **78**, lingual view. **79-81**, Sa 1166, right p3: **79**, buccal view; **80**, occlusal view; **81**, lingual view. **82-84**, Sa 1109, left p3-p4: **82**, lingual view; **83**, buccal view; **84**, occlusal view. **85**, Sa 1120, right p3-p4, occlusal view. **86-87**, Sa 1162, right p4: **86**, occlusal view; **87**, lingual view. **88-90**, Sa 1045, left d3-m1: **88**, buccal view; **89**, occlusal view; **90**, lingual view. **91-93**, Sa 1110, left m2-m3: **91**, occlusal view; **92**, lingual view; **93**, buccal view. Scale = 15 mm.

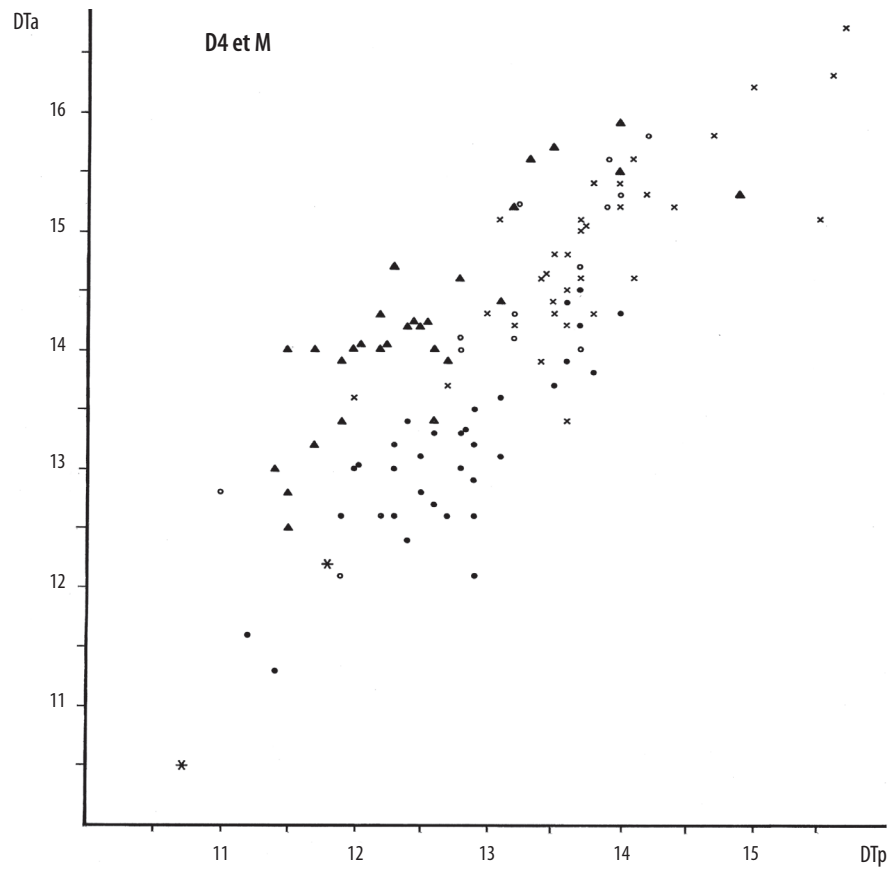
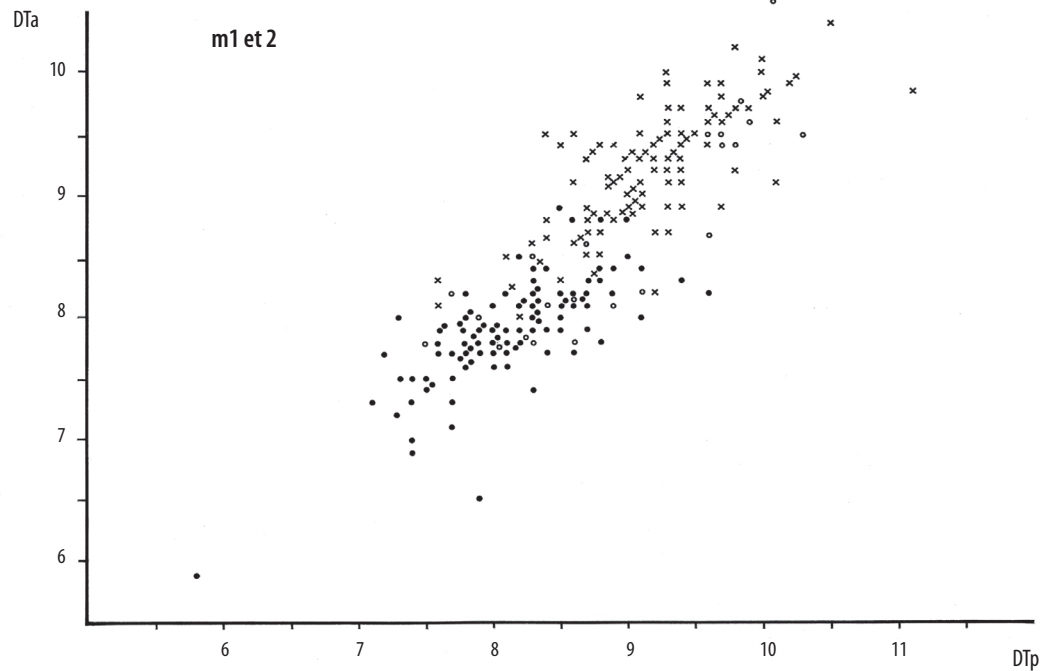
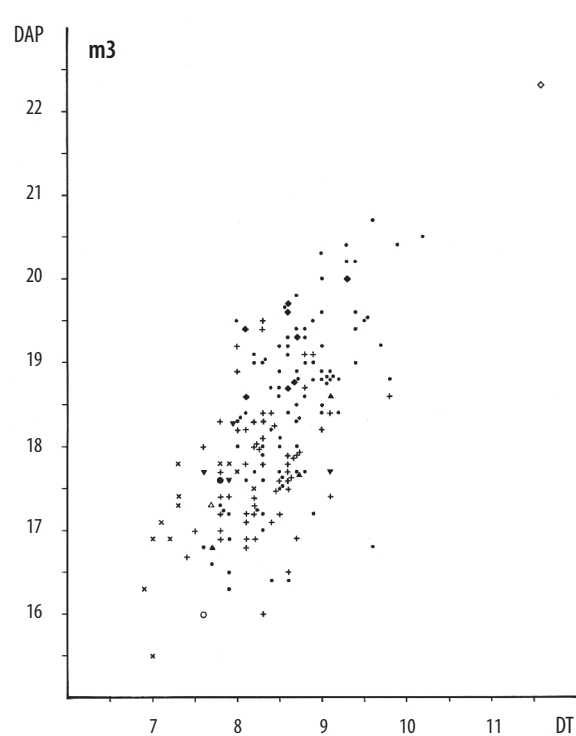
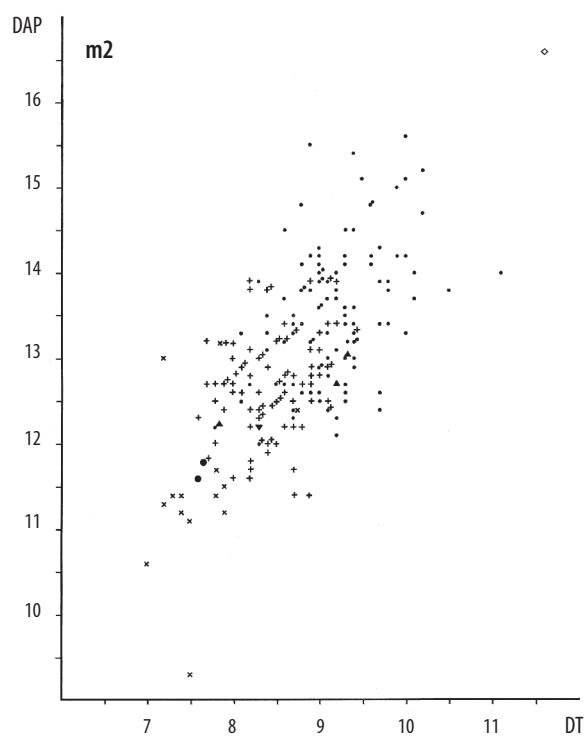
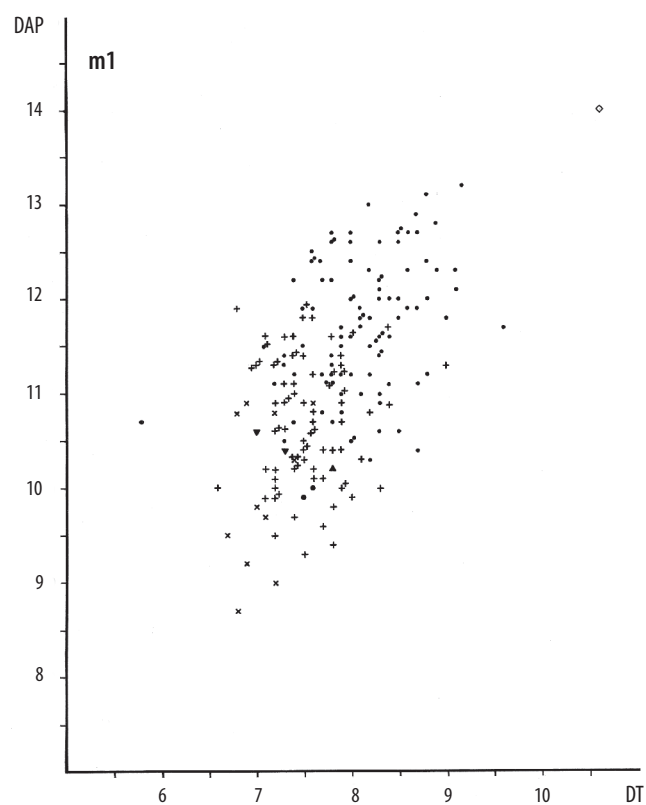
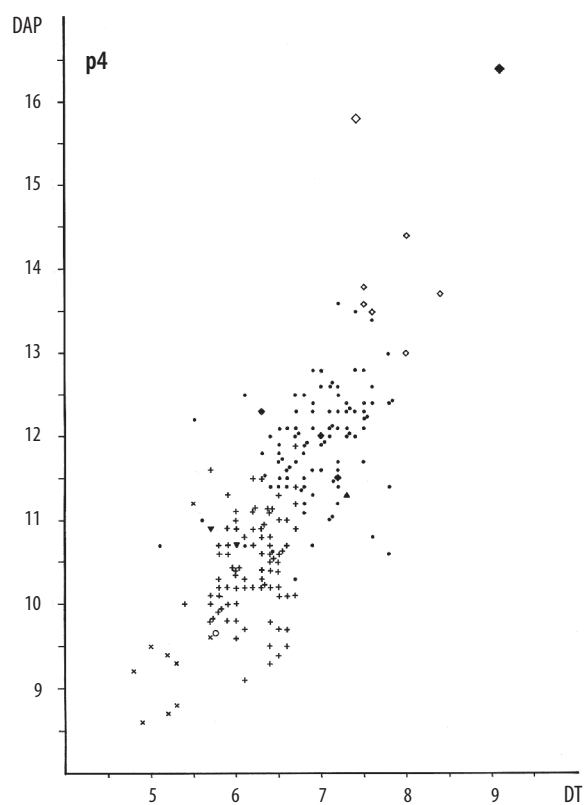


FIGURE 94

Diagrammes de dispersion du DTa et du DTp comparant les molaires et les D4 d'*Eotragus clavatus*. Légende figure du bas : points = m1 ; croix obliques = m2 ; cercles = molaires isolées. Légende figure du haut : astérisque = D4 ; points = M1 ; croix obliques = M2 ; triangles = M3 ; cercles = M isolées.

Bivariate plots (DTa versus DTp) comparing the molars and D4 of *Eotragus clavatus*. Legend lower figure: dots = m1; oblique crosses = m2; circles = isolated molars. Legend upper figure: asterisk = D4; dots = M1; oblique crosses = M2; triangles = M3; circles = isolated M.





Les fossiles du Negev, Israël, considérés comme d'âge MN3a (Tchernov *et al.* 1987) comprennent une cheville osseuse décrite comme *Eotragus* sp. cf. *E. sansaniensis* et qui ressemble beaucoup à celles de Sansan. Sa base est située à 11 mm du bord de l'orbite, cette grande distance étant très caractéristique d'*Eotragus clavatus* (Figures 10-11, 25, 27, 31). La cheville osseuse du Negev est plus grande (DAP x DT = 22,1 x 17,7) que toutes les chevilles osseuses attribuées à *E. artenensis*. Il est probable que cette cheville osseuse représente un *Eotragus clavatus* du MN5 tardif ou MN6. Deux dents du Negev ont été interprétées comme des p2 d'*Eotragus*. Cependant, ayant étudié une de ces dents (p4, AH1269), j'estime que cette dent ressemble davantage, morphologiquement et métriquement, aux prémolaires de *Turcoceros gracilis* Köhler, 1987 de Çandir et *Kubanotragus* Gabunia, 1973 de la Formation Chinji des Siwaliks. La mandibule type de *Gazella negevensis* Tchernov *et al.*, 1987 appartient peut-être au même taxon.

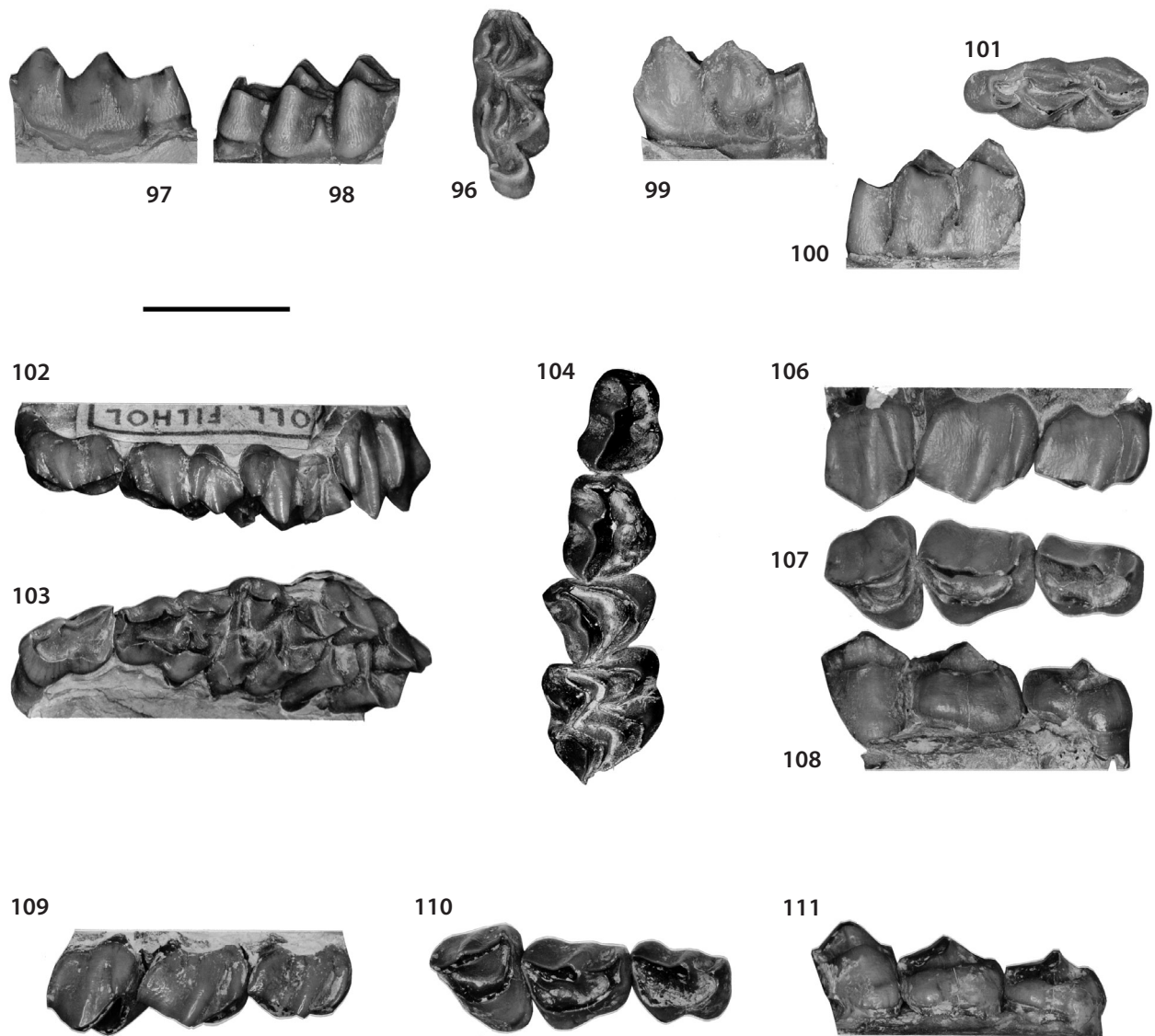
Solounias *et al.* (1995) décrivent du matériel de la Formation de Kamlial, Siwaliks du Pakistan, comme l'espèce nouvelle *Eotragus noyei* et Ginsburg *et al.* (2001) décrivent du matériel des Bugti comme une autre espèce nouvelle, *Eotragus minimus*. Les holotypes de ces espèces sont des chevilles osseuses de très petite taille (DAP x DT à la base = 14,7 x 12,6 et 12,3 x 10,1, respectivement) et ont une morphologie comparable à celle des exemplaires attribués à *Eotragus artenensis*. Je ne suis pas convaincu que ces deux espèces soient réellement différentes. Les restes attribués aux espèces *Eotragus noyei/minimus* - *E. artenensis* - *E. clavatus* pourraient représenter une lignée évolutive, qui s'est dispersée du Sous-continent indien vers l'Europe.

Les caractères que l'*Antilope cristata* Biedermann, 1873 de Veltheim (MN5 ou MN6 précoc) a en commun avec *E. clavatus* incluent : la denture brachyodonte, des prémolaires relativement longues et la structure particulière de la postmétacristide des molaires inférieures. Le crâne ressemble à celui d'*E. clavatus* : les pariétaux sont longs et étroits, les bases des chevilles osseuses sont un peu plus basses que les frontaux. L'inclinaison de la cheville osseuse et la largeur entre les chevilles osseuses sont comparables à ce que l'on observe chez *E. clavatus*, compte tenu des différences de taille entre ces espèces (Figures 40-41). Les rapports indiquent que cette espèce appartient au genre *Eotragus*. *Eotragus cristatus* diffère d'*E. clavatus* par une taille inférieure, une cheville osseuse relativement plus longue, qui se termine moins coniquement, et par une pédicule distinct. *E. cristatus* diffère d'*E. sp. aff. E. clavatus* contemporain par une taille inférieure (Figures 95, 112-113). L'espèce est certainement plus tardive qu'*E. artenensis* et peut-être encore plus petite, mais on ne connaît pas les limites de variation des deux espèces. Les chevilles osseuses d'*E. artenensis* paraissent être plus courtes, mais peu de spécimens sont connus. *Eotragus cristatus* pourrait être un second descendant d'*E. artenensis*, qui aurait conservé un pédicule distinct tout en ayant des chevilles osseuses plus longues, et dont la taille serait restée stable ou aurait encore diminuée. Si la diminution de taille se confirmait, il faudrait reconsidérer l'attribution spécifique du matériel de Córcoles, appartenant à une espèce également de très petite taille.

FIGURE 95

Diagrammes de dispersion pour p4-m3. Symboles : petits ronds noirs, *Eotragus clavatus* de Sansan (MNHN, MHNT, NMB) ; triangles noirs, pointe en haut, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus* de Göriach, Autriche (SLJG) ; triangles noirs, pointe en bas, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus* de Seegraben près de Leoben, Autriche (SLJG) ; grands ronds noirs, *Eotragus artenensis* de Artenay, France (MNHN) ; triangles blancs, *Eotragus cristatus* de Veltheim, Suisse (SMNS) ; grands ronds blancs, *Tethyragus koehlerae* de Castelnaud-Barbarens, France (MHNT) ; croix, *Tethyragus koehlerae* de Çandir, Turquie (IPS) ; croix obliques, *Turcoceros gracilis* de Çandir, Turquie (IPS) ; petits losanges noirs, *Miotragoceros* sp. de Puente de Vallecás, Espagne (Moyà-Solà 1983) ; petits losanges blancs, *Protragoceros chantrei* de La Grive, France (Moyà-Solà 1983) ; grands losanges noirs, *Miotragoceros panoniae* d'Eppelsheim, Allemagne (Moyà-Solà 1983) ; grands losanges blancs, *Miotragoceros* sp. aff. *M. monacensis* de Ballestar, Espagne (Moyà-Solà 1983).

Bivariate plots for p4-m3. Symbols : small black circles, *Eotragus clavatus* from Sansan (MNHN, MHNT, NMB) ; black triangles, point upward, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus* from Göriach, Austria (SLJG) ; black triangles, point downward, *Eotragus* sp. aff. *E. clavatus* from Seegraben near Leoben, Austria (SLJG) ; large black circles, *Eotragus artenensis* from Artenay, France (MNHN) ; white triangles, *Eotragus cristatus* from Veltheim, Switzerland (SMNS) ; large white circles, *Tethyragus koehlerae* from Castelnaud-Barbarens, France (MHNT) ; crosses, *Tethyragus koehlerae* from Çandir, Turkey (IPS) ; oblique crosses, *Turcoceros gracilis* from Çandir, Turkey (IPS) ; small black diamonds, *Miotragoceros* sp. from Puente de Vallecás, Spain (Moyà-Solà 1983) ; small white diamonds, *Protragoceros chantrei* from La Grive, France (Moyà-Solà 1983) ; large black diamonds, *Miotragoceros panoniae* from Eppelsheim, Germany (Moyà-Solà 1983) ; large white diamonds, *Miotragoceros* sp. aff. *M. monacensis* from Ballestar, Spain (Moyà-Solà 1983).



FIGURES 96-111

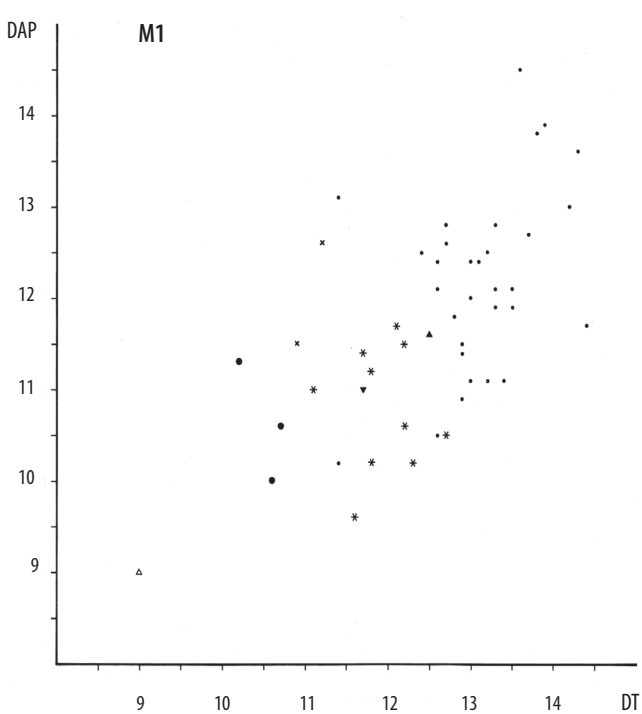
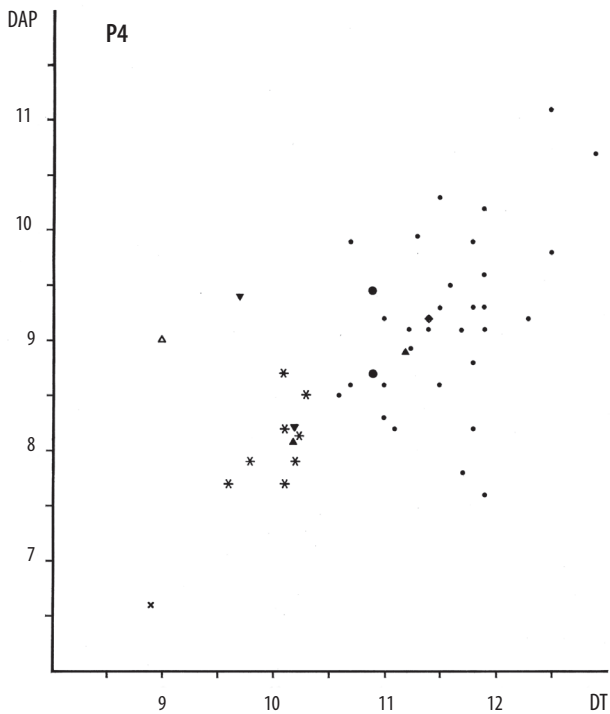
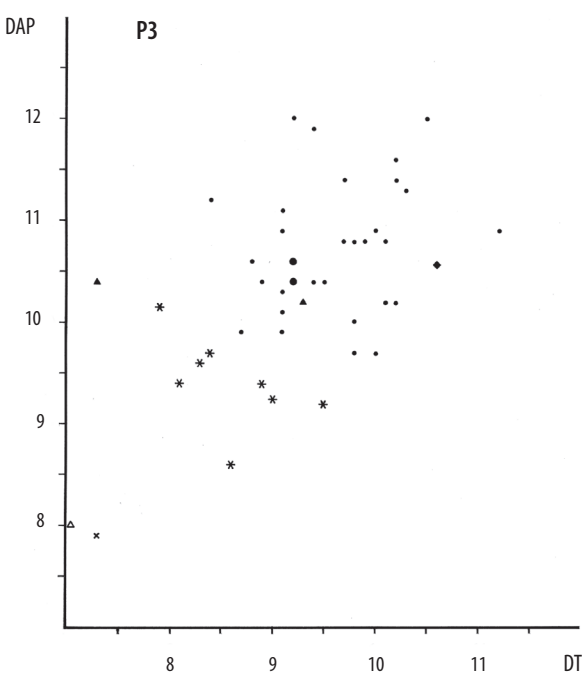
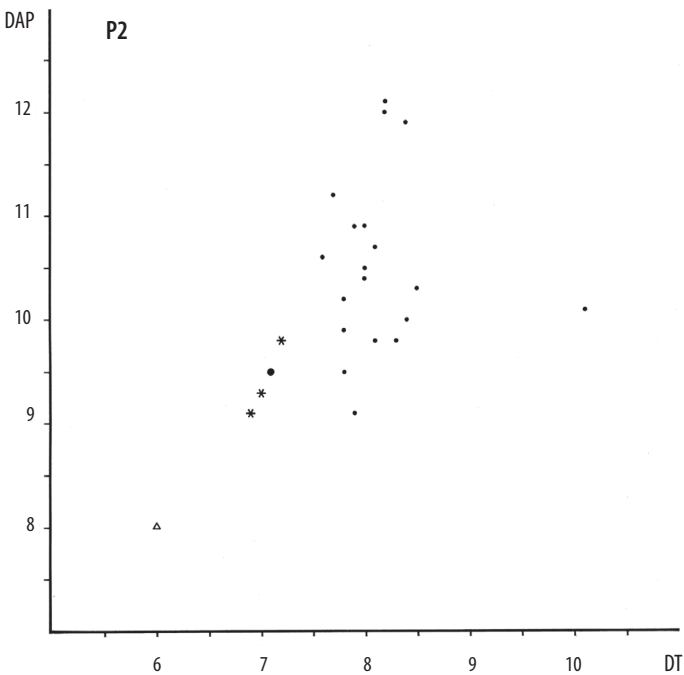
Eotragus clavatus de Sansan, denture. **96-98**, Sa 1162, m3 droite: **96**, vue occlusale; **97**, vue linguale; **98**, vue buccale. **99-101**, Sa 10824, m3 droite: **99**, vue linguale; **100**, vue buccale; **101**, vue occlusale. **102-103**, Sa 1072, D2-M1 gauches: **102**, vue buccale; **103**, vue occlusale. **104-105**, Sa 1069, P2-M1 droites: **104**, vue occlusale; **105**, vue buccale. **106-108**, Sa 1075, P2-P4 droites: **106**, vue buccale; **107**, vue occlusale; **108**, vue linguale. **109-111**, Sa 1083, P2-P4 gauches: **109**, vue buccale; **110**, vue occlusale; **111**, vue linguale. Échelle = 15 mm.

Eotragus clavatus de Sansan, dentition. **96-98**, Sa 1162, right m3: **96**, occlusal view; **97**, lingual view; **98**, buccal view. **99-101**, Sa 10824, right m3: **99**, lingual view; **100**, buccal view; **101**, occlusal view. **102-103**, Sa 1072, left D2-M1: **102**, buccal view; **103**, occlusal view. **104-105**, Sa 1069, right P2-M1: **104**, occlusal view; **105**, buccal view. **106-108**, Sa 1075, right P2-P4: **106**, buccal view; **107**, occlusal view; **108**, lingual view. **109-111**, Sa 1083, left P2-P4: **109**, buccal view; **110**, occlusal view; **111**, lingual view. Scale = 15 mm.

FIGURE 112

Diagrammes de dispersion des P2-M1. Légende comme en Figure 95 et: astérisque, *Pseudoeotragus seegrabensis* de Seegraben près de Leoben, Autriche (SLJG).

Bivariate plots of P2-M1. Symbols as in Figure 95 and: asterisk, *Pseudoeotragus seegrabensis* from Seegraben near Leoben, Austria (SLJG).



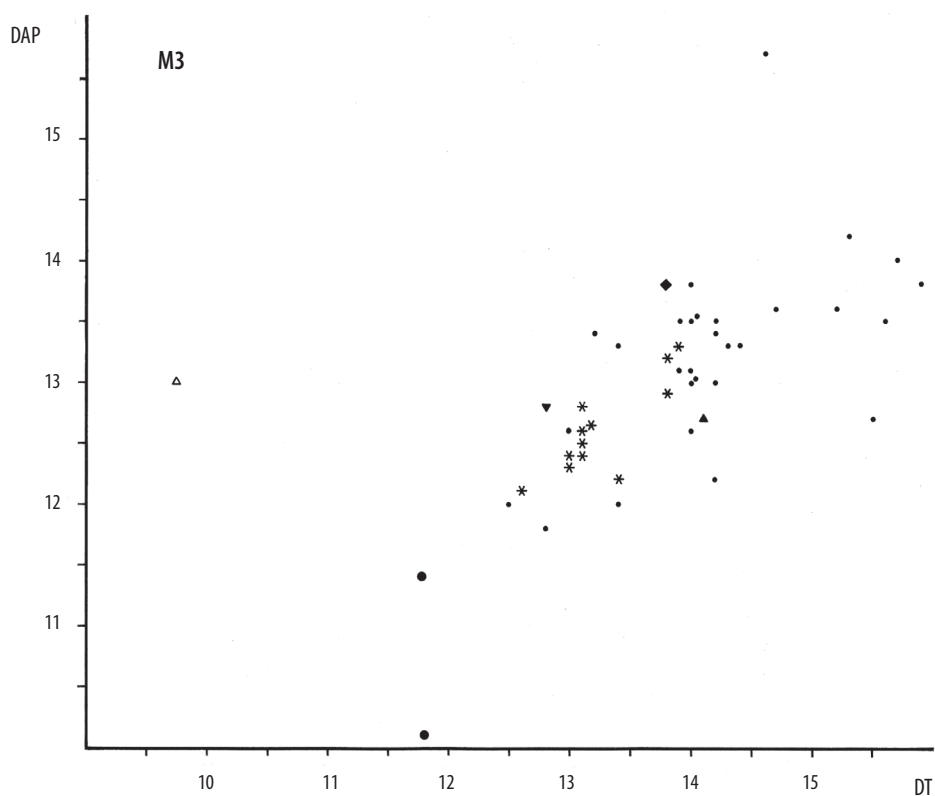
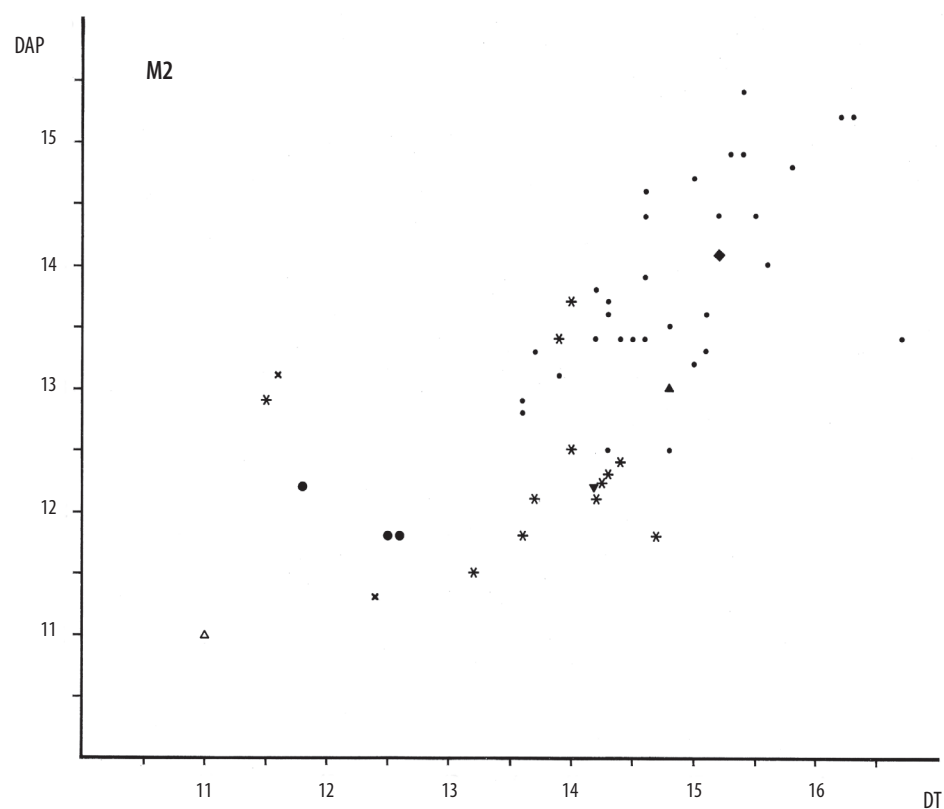


FIGURE 113

Diagrammes de dispersion des M2-M3. Légende comme en Figure 95 et: astérisques, *Pseudoeotragus seegrabensis* de Seegraben près de Leoben, Autriche (SLJG); petits losanges noirs, *Miotragocerus* sp. de Valdemoros IA, Espagne (IVAU).

Bivariate plots of M2-M3. Symbols as in Figure 95 and: asterisk, *Pseudoeotragus seegrabensis* from Seegraben near Leoben, Austria (SLJG); small black diamonds, *Miotragocerus* sp. from Valdemoros IA, Spain (IVAU).

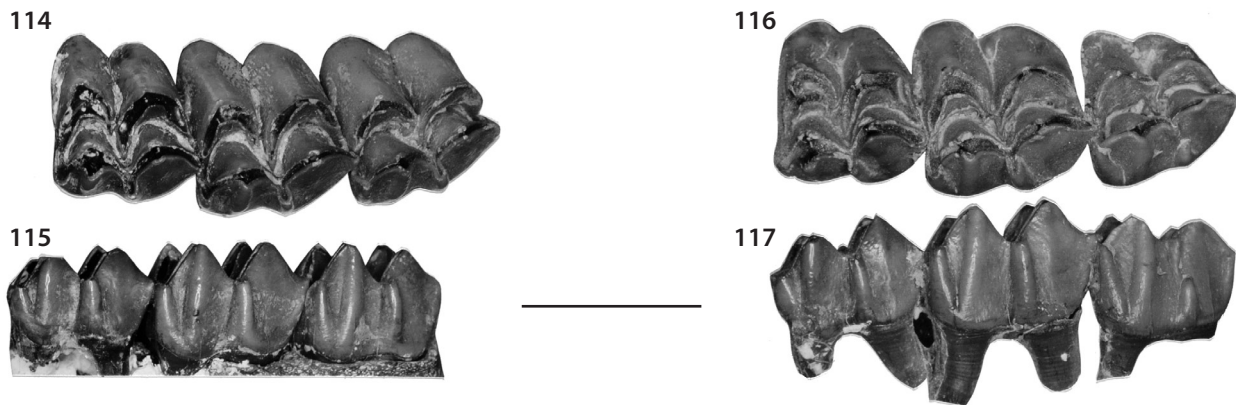
Des chevilles osseuses de Combes proche du Locle, Suisse, ont été attribuées à *Protragocerus clavatus* (Studer 1896: fig. 6), à *Antilope cristata* (Stehlin 1937) ou encore à *Eotragus sansaniensis* (Thenius 1952a: fig. 6). Ces chevilles osseuses (moulages au NMB, originaux à l'UN) et un exemplaire de Montélar (Faluns de Touraine et de l'Anjou, MN5; collections MNHN) ont le pédicule plus distinct, sont moins coniques que celles de Sansan et étaient probablement plus longues. La distance de la base des chevilles osseuses au bord de l'orbite est nettement inférieure à ce que l'on observe chez *E. clavatus* (cette partie est recouverte par du sédiment sur l'holotype d'*E. cristatus*). Il est possible que ces chevilles appartiennent à *E. cristatus*.

MATÉRIEL ATTRIBUÉ À *EOTRAGUS* MAIS QUI REPRÉSENTE D'AUTRES TAXONS

Pseudoeotragus seegrabensis Van der Made, 1989 de Seegraben près Leoben et de Gamlitz a été attribué à *Eotragus sansaniensis* (= *E. clavatus*), mais en diffère par : 1) des (pré)molaires plus petites (Figures 74, 95, 112-113); 2) des prémolaires plus petites par rapport aux molaires (Figure 119); 3) une hypsodontie plus prononcée; 4) des chevilles osseuses plus longues et moins coniques (Figure 59), plus écartées du plan sagittal et plus inclinées (Figures 40-41); 4) une boîte crânienne plus courte avec des pariétaux plus larges. Une cheville de Tarazona a été attribuée à *Eotragus* (Astibia 1987: fig. 15a-c; Badiola *et al.* 2001: fig. 7-1, pl. 2, fig. 1), mais ce spécimen doit être attribué à *Pseudoeotragus*.

La cheville osseuse de Fort Ternan, figurée par Gentry (1970: pl. 15, figs 6-7) paraît être plus comprimée que chez *Eotragus*. Il est difficile d'interpréter cette cheville osseuse, mais elle ne représente pas une preuve indiscutable de la présence d'*Eotragus* à Fort Ternan.

Dans un certain nombre de cas, des chevilles osseuses attribuées à *Eotragus* représentent plus probablement des Hypsodontinae Köhler, 1987 (tribu Hypsodontini, Caprinae pour Dmitrieva 2007), sous-famille qui inclut *Turcocerus* Köhler, 1987. Par ailleurs, des dentures provenant des mêmes gisements ont été attribuées à *Gazella* de Blainville, 1816, alors qu'elles pourraient tout aussi bien représenter des Hypsodontinae. Les caractéristiques importants de *Turcocerus* sont illustrées par *T. gracilis* Köhler, 1987 de Çandir: 1) des chevilles osseuses avec le DAP court par rapport au DT (Figure 60) et à la longueur (Figure 59); 2) des chevilles osseuses montrant des cannelures et une torsion (ce qui n'est pas toujours très clair); 3) un angle entre les chevilles osseuses et les frontaux («l'inclinaison») plus important que chez *Eotragus* (ce qui dépend probablement de l'inclinaison antérieure des frontaux); 4) des (pré)molaires plus hypsodontes que chez *Eotragus*; 5) des prémolaires plus petites par rapport aux molaires que chez *Eotragus* (Figure 120). Un moindre degré d'hypsodontie, des prémolaires plus grandes et l'absence de chevilles osseuses torsadées sont des caractères que l'on s'attend à trouver chez les Hypsodontinae les plus primitifs.



FIGURES 114-117

Eotragus clavatus de Sansan, denture supérieure. 114-115, Sa 1075, M1-M3 droites: 114, vue occlusale; 115, vue buccale. 116-117, Sa 1083, M1-M3 droites: 116, vue occlusale; 117, vue buccale. Échelle = 15 mm.

Eotragus clavatus from Sansan, upper dentition. 114-115, Sa 1075, right M1-M3: 114, occlusal view; 115, buccal view. 116-117, Sa 1083, right M1-M3: 116, occlusal view; 117, buccal view. Scale = 15 mm.

Sokolov (1949) a attribué une cheville osseuse de Belometschetskaia à *Eotragus martinianus*, mais Gabunia (1973) a créé le nouveau genre et la nouvelle espèce *Kubanotragus sokolovi* pour ce fossile. La cheville osseuse est longue, avec un pédicule distinct, une surface lisse et une faible torsion (Gabunia 1973: pl. 8, fig. 6).

Une cheville osseuse de Gebel Zelten, Libye, attribuée par Hamilton (1973: 127, pl. 13, fig. 1) à *Eotragus* diffère des espèces de ce genre en étant moins conique (c'est-à-dire, relativement plus longues) et en ayant un pédicule clair. Morphologiquement cet exemplaire est proche de *Kubanotragus*. La denture de Gebel Zelten attribuée à *Gazella* sp. est proche de *Turcocerus gracilis* dans ses proportions (Figure 120). La présence d'une espèce primitive d'Hypsodontinae à Gebel Zelten est donc probable.

Une cheville osseuse de la Formation de Manchar, Pakistan, provenant de couches supposées être du même âge que la Formation de Kamlial (Pilgrim 1939: 124, pl. 3, fig. 9), diffère de celle d'*E. clavatus* par la présence d'un pédicule. En outre, son diamètre ne diminue pas rapidement distalement. Thomas (1984) mentionnait un autre exemplaire et pensait que les deux pourraient représenter *Eotragus*. Cette cheville osseuse ressemble cependant à des spécimens de Gebel Zelten et d'Halamagai, Chine.

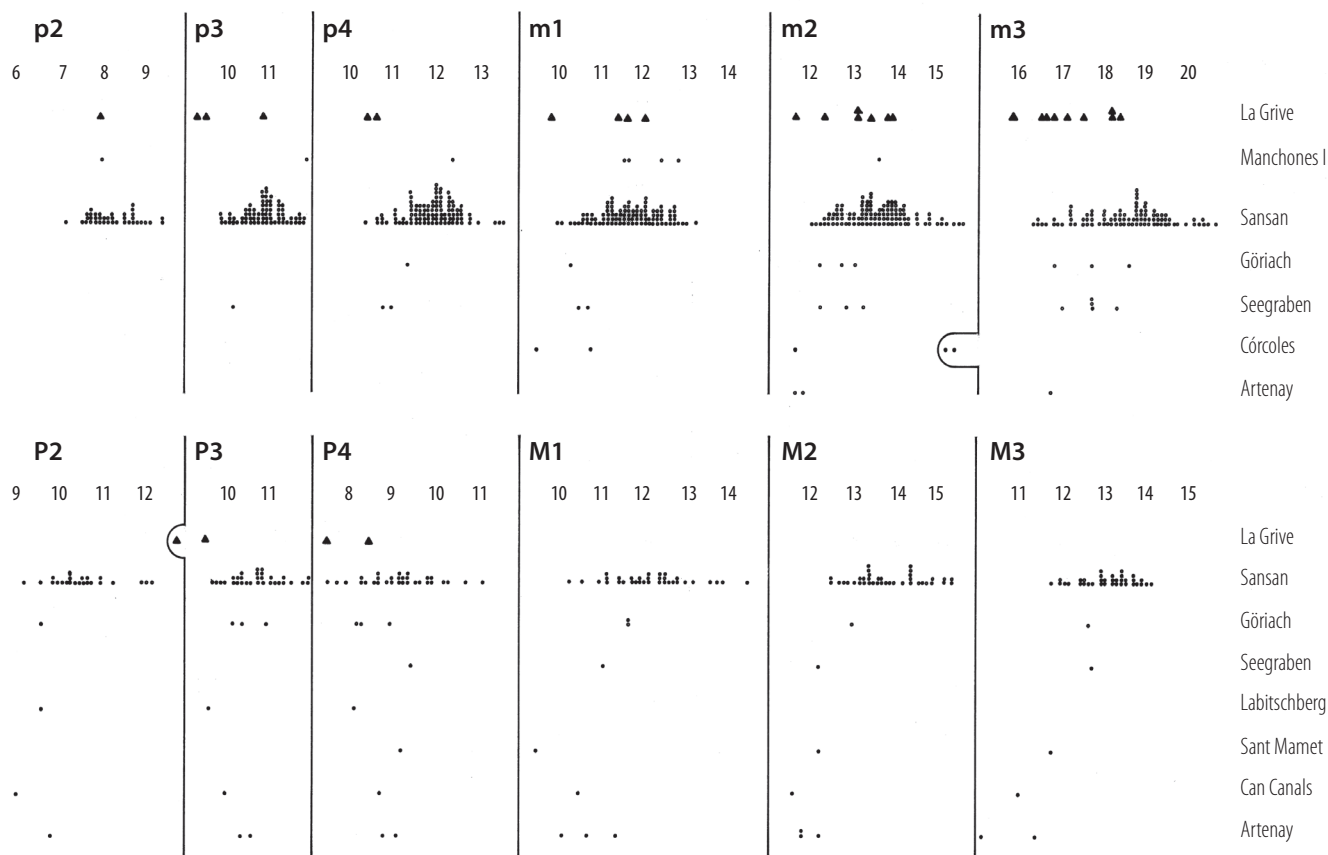


FIGURE 118

Augmentation du DAP des (pré)molaires de la lignée *Eotragus artenensis-clavatus* et comparaison avec *Tethyragus* de La Grive. Localités: Artenay, France (MNHN); Córcoles, Espagne (Alfárez et al. 1981); Can Canals, Espagne (Moyà-Solà 1983); Sant Mamet (Moyà-Solà 1983); Labitschberg près de Gamlitz (SLJG); Seegraben près de Leoben, Autriche (SLJG); Göriach, Autriche (SLJG); Sansan, France (MNHN, MHNT, NMB); Manchones I, Espagne (IVAU); *Tethyragus koehlerae* de La Grive (MGL, MNHN, UCBL).

Increase in length in the cheek teeth in the *Eotragus artenensis-clavatus* lineage and comparison with *Tethyragus* from La Grive. Localities: Artenay, France (MNHN); Córcoles, Spain (Alfárez et al. 1981); Can Canals, Spain (Moyà-Solà 1983); Sant Mamet (Moyà-Solà 1983); Labitschberg near Gamlitz (SLJG); Seegraben near Leoben, Austria (SLJG); Göriach, Austria (SLJG); Sansan, France (MNHN, MHNT, NMB); Manchones I, Spain (IVAU); *Tethyragus koehlerae* from La Grive (MGL, MNHN, UCBL).

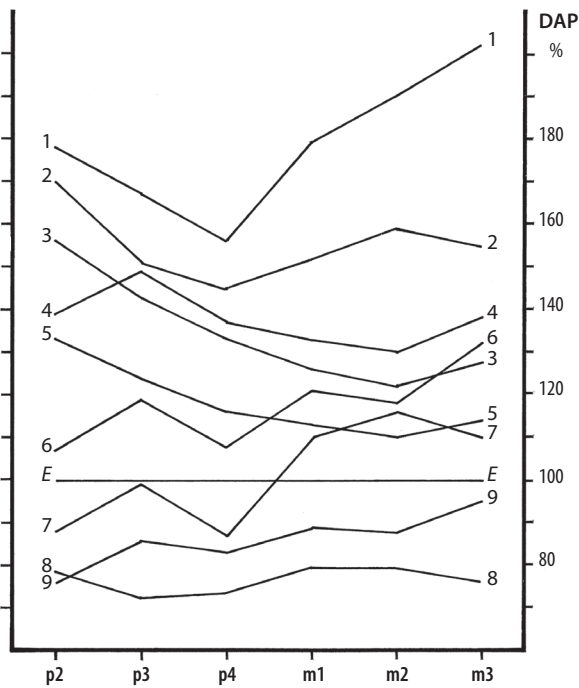


FIGURE 119

Longueur (DAP) des dents jugales inférieures d'espèces de Bovidae, indiquées comme pourcentage des moyennes des longueurs des mêmes dents d'*Eotragus clavatus* de Sansan (un spécimen pour chaque espèce récente). Sur le graphe: E = *Eotragus clavatus* de Sansan; 1 = *Boselaphus tragocamelus* (récent, NHM); 2 = *Tragoportax amalthea* de Pikermi, Grèce (moyenne; Moyà-Solà 1983); 3 = *Tragoportax gaudryi gaudryi* de Pikermi, Grèce (moyenne; Moyà-Solà 1983); 4 = *Miotragocerus* sp. aff. *M. panoniae* de Santiga, Espagne (IPS SA 20254; Moyà-Solà 1983); 5 = *Tragoportax gaudryi crusafonti* de Piera, Espagne (moyenne; Moyà-Solà 1983); 6 = *Protragocerus* sp. aff. *P. chantrei* de Can Llobateres (moyenne; Moyà-Solà 1983); 7 = *Protragocerus labidotus* de la Formation de Ngorora, Kenya (moyenne; Thomas 1981); 8 = *Paratragocerus caucasicus* (*Protragocerus* selon Köhler 1987) de Belometschetskaia (Sokolov 1949); 9 = *Pseudoeotragus seegrabensis* de Seegraben près de Leoben, Autriche (moyenne; Van der Made 1989).

Lengths (DAP) of the lower cheek teeth of bovid species expressed as a percentage of the average length of same tooth of *Eotragus clavatus* from Sansan (one specimen for each recent species). In the graph: E = *Eotragus clavatus* from Sansan; 1 = *Boselaphus tragocamelus* (recent, NHM); 2 = *Tragoportax amalthea* from Pikermi, Greece (average; Moyà-Solà 1983); 3 = *Tragoportax gaudryi gaudryi* from Pikermi, Greece (average; Moyà-Solà 1983); 4 = *Miotragocerus* sp. aff. *M. panoniae* from Santiga, Spain (IPS SA 20254; Moyà-Solà 1983); 5 = *Tragoportax gaudryi crusafonti* from Piera, Spain (average; Moyà-Solà 1983); 6 = *Protragocerus* sp. aff. *P. chantrei* from Can Llobateres (average; Moyà-Solà 1983); 7 = *Protragocerus labidotus* from the Ngorora Formation, Kenya (average; Thomas 1981); 8 = *Paratragocerus caucasicus* (*Protragocerus* according to Köhler 1987) from Belometschetskaia (Sokolov 1949); 9 = *Pseudoeotragus seegrabensis* from Seegraben near Leoben, Austria (average; Van der Made 1989).

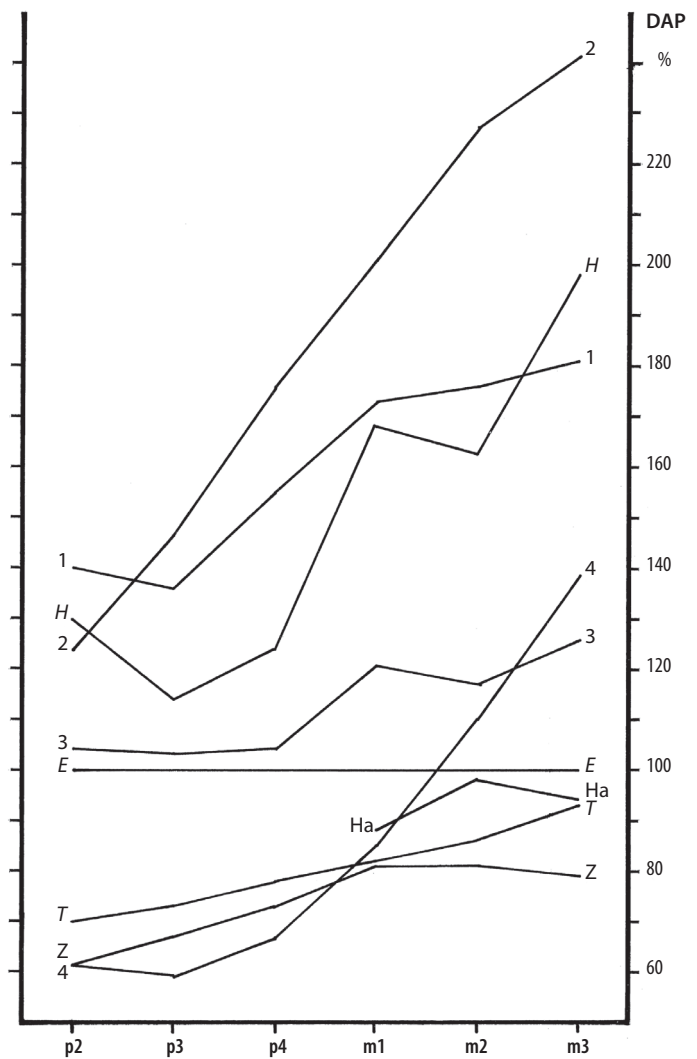


FIGURE 120

Longueurs (DAP) des dents jugales d'espèces de Bovidae, indiquées comme pourcentage des moyennes des longueurs des mêmes dents d'*Eotragus clavatus* de Sansan (un spécimen pour chaque espèce récente). Sur le graphe: E = *Eotragus clavatus* de Sansan; H = *Hypsodontus pronaticornis* de Çandir, Turquie (moyenne, IPS); Ha = «*Eotragus*» *halamagaiensis* de la Formation d'Halamagai, Chine (Ye Jie 1989); T = *Turcocerus gracilis* de Çandir, Turquie (moyenne, IPS); Z = «*Gazella* sp.» de Gebel Zelten, Libye (BM 26685; Hamilton 1973); 1 = *Soergelia minor* de Venta Micena, Espagne (moyenne; Moyà-Solà 1987); 2 = *Ovibos moschatus* (NNM); 3 = *Capricornis sumatraensis* (Cat. H, NNM); 4 = *Hemitragus jemlahicus* (2306, NNM).

Lengths (DAP) of the lower cheek teeth of bovid species expressed as a percentage of the average length of same tooth of *Eotragus clavatus* from Sansan (one specimen for each recent species). In the graph: E = *Eotragus clavatus* from Sansan; H = *Hypsodontus pronaticornis* from Çandir, Turkey (average, IPS); Ha = «*Eotragus*» *halamagaiensis* from the Halamagai Formation, China (Ye Jie 1989); T = *Turcocerus gracilis* from Çandir, Turkey (average, IPS); Z = «*Gazella* sp.» from Gebel Zelten, Libya (BM 26685; Hamilton 1973); 1 = *Soergelia minor* from Venta Micena, Spain (average; Moyà-Solà 1987); 2 = *Ovibos moschatus* (NNM); 3 = *Capricornis sumatraensis* (Cat. H, NNM); 4 = *Hemitragus jemlahicus* (2306, NNM).

Ye Jie (1989) décrit l'espèce *Eotragus halamagaiensis* de la Formation d'Halamagai. Les chevilles osseuses ont une section presque circulaire, sont larges (Figure 60) et longues (Figure 59) par rapport à ce que l'on trouve chez *Eotragus*. Elles ont des pédicules distincts et sont fortement inclinées (Figure 41). La distance entre les chevilles osseuses et le plan sagittal du crâne est plus petite que chez *Eotragus* (Figure 40). Les (pré)molaires semblent être plus hypsodontes que chez *Eotragus*. Cette espèce n'appartient donc probablement pas au genre *Eotragus*.

Le nom *Caprotragoides* Thenius, 1979 a été appliqué à des Bovidae portant des chevilles osseuses courbées vers l'arrière. Mais Azanza & Morales (1992) ont proposé de remplacer ce nom par les noms *Tethytragus* et *Gentrytragus*. Bien que l'essentiel du matériel d'Eurasie de *Tethytragus* est attribué à une seule espèce (Köhler 1987), ce genre comprend en réalité plusieurs espèces différant par la taille, le degré d'hypsodontie et la réduction de taille des prémolaires (Azanza & Morales 1992; Van der Made 1993, 1994; Van der Made & Ribot 1999). Les *Tethytragus* primitifs de Paşalar et Çandır sont semblables à *Eotragus* dont ils se distinguent néanmoins par une hypsodontie un peu plus prononcée, par la morphologie de p4, une P4 allongée et bilobée, des molaires inférieures avec la même structure de la postmétacristide et du métastylide, une m3 pouvant avoir une troisième fosse (Köhler 1987: figs 38-40; Gentry 1990: figs 5P-R). Les formes européennes (Morales & Soria 1985) et turques plus avancées sont plus grandes, un peu plus hypsodontes et ont des prémolaires plus courtes. Les échantillons d'Arabie et d'Afrique indiquent une évolution précoce vers des prémolaires petites et des M2 et M3 grandes (Figure 121).

Une mandibule d'Ad Dabtiyah, Arabie Saoudite, décrite comme «*Eotragus* sp.» (Gentry 1987) possède des prémolaires trop petites pour être attribuées à *Eotragus* ou *Pseudoeotragus* (Figure 121). Ce fossile pourrait représenter une forme plus ancienne de *Tethytragus* sur la base de sa morphologie primitive (vallée antérieure large et ouverte sur p4 et morphologie de la muraille linguale de m1).

Eotragus a été cité à La Grive (Moyà-Solà 1983). Cependant, j'ai identifié seulement deux Bovidae dans ce gisement: *Protragocerus chantrei* et un petit *Tethytragus* presque identique à l'espèce *Tethytragus koehlerae* de Çandır (Van der Made 1994). Les dents de ce *Tethytragus* sont remarquablement similaires à celles d'*E. clavatus*, mais sont en général plus petites (Figure 118) et légèrement plus hypsodontes. Une mandibule de Castelnau-Barbarens (MN7), attribuée à *Eotragus sansaniensis* (Ginsburg & Heintz 1968), est trop petite pour cette espèce. Une molaire inférieure d'Arrajegats près Simorre a également été attribuée à *E. clavatus* (Ginsburg & Heintz 1968). Ces deux spécimens pourraient représenter la même espèce de *Tethytragus* que celle de La Grive.

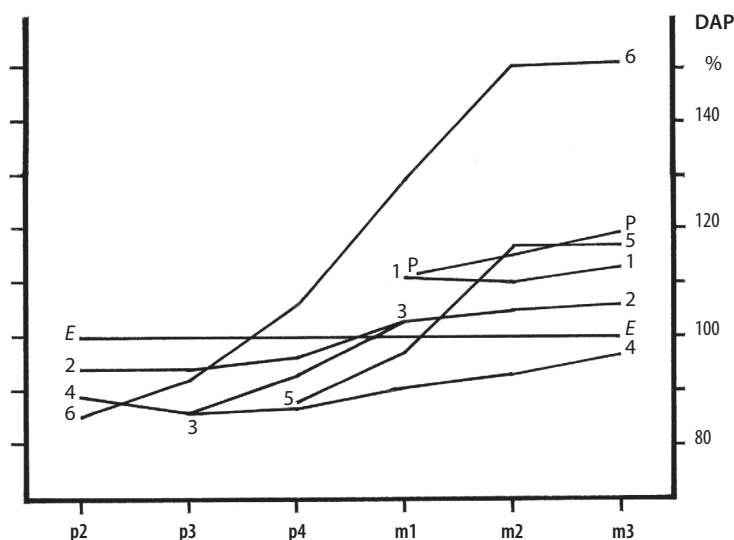


FIGURE 121

Longueurs (DAP) des dents jugales inférieures d'espèces de Bovidae, indiquées comme pourcentage des moyennes des longueurs des mêmes dents d'*Eotragus clavatus* de Sansan (un spécimen pour chaque espèce récente). Sur le graphe: E = *Eotragus clavatus* de Sansan; P = *Protoryx solignaci* d'Esme Akçaköy, Turquie (Köhler 1987); 1 = *Tethytragus* de Sari Çay (moyenne de 3-4 spécimens, IPS); 2 = *Tethytragus* d'Arroyo del Val et Manchones (moyenne, IVAU); 3 = «*Eotragus* sp.» d'Ad Dabtiyah (un spécimen; Gentry 1987); 4 = *Tethytragus* sp. de Çandır (moyenne, IPS); 5 = *Gentrytragus* d'Al Jadidah, Arabie Saoudite (Thomas 1983); 6 = *Gentrytragus gentryi* de la Formation de Ngorora, Kenya (moyenne; Thomas 1981).

Lengths (DAP) of the lower cheek teeth of bovid species expressed as a percentage of the average length of same tooth of *Eotragus clavatus* from Sansan (one specimen for each recent species). In the graph: E = *Eotragus clavatus* from Sansan; P = *Protoryx solignaci* from Esme Akçaköy, Turkey (Köhler 1987); 1 = *Tethytragus* from Sari Çay (average of 3-4 specimens, IPS); 2 = *Tethytragus* from Arroyo del Val and Manchones (average, IVAU); 3 = «*Eotragus* sp.» from Ad Dabtiyah (one specimen; Gentry 1987); 4 = *Tethytragus* sp. from Çandır (average, IPS); 5 = *Tethytragus* from Al Jadidah (Thomas 1983); 6 = *Gentrytragus gentryi* from the Ngorora Fm. (average; Thomas 1981).

LA POSITION D'*EOTRAGUS* ENTRE LES BOSELAPHINI ET LES BOVIDAE

Pilgrim (1939) et beaucoup d'autres auteurs ont placé *Eotragus* dans les Boselaphini, ou ont supposé qu'*Eotragus* s'apparentait à des espèces aujourd'hui classées parmi les Boselaphini. Viret (1961) et Thenius (1979b) reconnaissaient comme valide la tribu Eotragini et pensaient que cette tribu était à l'origine de tous les Bovidae. La Figure 122 présente l'ensemble des Bovidae aragoniens; elle est basée sur la littérature citée dans la liste de références et mes observations. L'existence de formes plus anciennes n'est pas exclue (voir, par exemple, Vislobokova 1997; Dmitrieva 2007). L'existence de Bovidae plus anciens a été considérée comme douteuse, mais cela tend à être accepté (Trofimov 1958; Barry *et al.* 2005). La présence d'une crête sagittale chez les Hypsodontinae (Chen 1988), un caractère primitif inconnu chez d'autres Bovidae, suggère que ni *Eotragus*, ni aucun autre bosélaphin ne peut être la forme ancestrale des Bovidae. Une cheville osseuse décrite de Brüttelen (Studer 1896) ressemble à celle de *Tethytragus* par sa courbure vers l'arrière. Ce gisement a livré également *Brachyodus* Depéret, 1895: il est donc au moins aussi ancien ou plus ancien qu'Artenay, le plus ancien gisement ayant livré *Eotragus* en Europe. Ce fossile n'a jusqu'à présent pas été retrouvé dans les collections du NMBe, qui comprend une partie de la collection de Brüttelen. Dans la zone MN5, il existe trois groupes de Bovidae bien distincts, les Hypsodontinae, (la forme ancestrale de) *Tethytragus*-*Gentrytragus* et les Boselaphini (*Eotragus* compris). Ces trois groupes se distinguent par la morphologie du crâne et des chevilles osseuses, mais les formes les plus primitives de ces groupes possèdent des dentures semblables. La radiation initiale des Bovidae doit être plus ancienne que ne le suggère le registre fossile connu des Bovidae: *Eotragus* ou une forme proche ne peut donc pas être l'ancêtre des Bovidae.

Les Boselaphini aragoniens ont des chevilles osseuses à section ovale ou triangulaire, non courbées fortement vers l'arrière, et des prémolaires longues. On peut distinguer deux groupes. Un groupe avec des chevilles osseuses divergentes, plus inclinées que chez *Eotragus*, qui peuvent présenter une torsion et qui tendent à être plus distantes l'une de l'autre que chez *Eotragus*. Ce groupe possède aussi des crânes avec des pariétaux courts et larges et qui sont, en vue postérieure, bas et larges. Tous ces caractères ne sont pas toujours bien développés (comme la torsion des chevilles) ou connus (comme les caractères du crâne) chez toutes les espèces. Ce groupe inclut les genres: *Pseudoeotragus*, *Paratragocerus* Sokolov, 1949, «*Miotragocerus*» sp. de Puente Vallecas, *Protragocerus*, *Sivoreas* Pilgrim, 1939 et *Helicoportax* Pilgrim, 1937. Les Tragelaphini présentent aussi ces caractères et, en outre, ressemblent aux Boselaphini miocènes par les caractères suivants: 1) un crâne avec l'axe de la boîte crânienne peu incliné, 2) des prémolaires longues, 3) des M3 petites, 4) une hypsodontie modérée, et 5) des proportions des membres similaires (Figure 123). Pilgrim (1939) classait d'ailleurs *Sivoreas* parmi les tragélaphins. Le second groupe présente l'état opposé pour tous ces caractères. Ce groupe inclut les genres: *Eotragus*, *Miotragocerus* Stromer, 1928, *Tragoceridus* Kretzoi, 1968, *Tragoportax* Pilgrim, 1937, *Duboisia* Stremme, 1911 et le *Boselaphus* de Blainville, 1816 récent.

Il reste beaucoup de travail à faire sur l'évolution des Bovidae qui traditionnellement sont inclus parmi les Boselaphini. Mais cet aperçu superficiel indique une séparation précoce en deux groupes, qui incluent des espèces récentes. *Eotragus* est un membre précurseur d'un de ces groupes. Considérant les relations d'*Eotragus* avec les Boselaphini, et le fait qu'il n'est pas l'ancêtre des Bovidae, il n'y a aucune raison de reconnaître la tribu des Eotragini.

LA STRUCTURE DE LA «POPULATION» DES BOVIDAE DE SANSAN

Les dentures indiquent un nombre minimum d'individus (NMI) de 8 juvéniles avec d4, dont la majorité ont la m1 et une partie a aussi la m2, mais pas la m3, sur un NMI total de 71 individus (11 %). Il y a peu de dents complètement usées: l'échantillon représente surtout des adultes, avec peu d'individus très âgés. Les chevilles osseuses interprétées comme appartenant à des individus juvéniles (Figure 59) représentent à peu près 10 % du total. Il n'y a pas de variation continue entre les chevilles courtes et les chevilles longues, ce qui suggère que certaines tranches d'âge ne sont pas représentées dans l'échantillon étudié. Il semble donc qu'il y ait eu une sélection liée à l'âge des individus, tandis que la sédimentation indique que la «population» résulte d'une accumulation sur une époque plus longue.

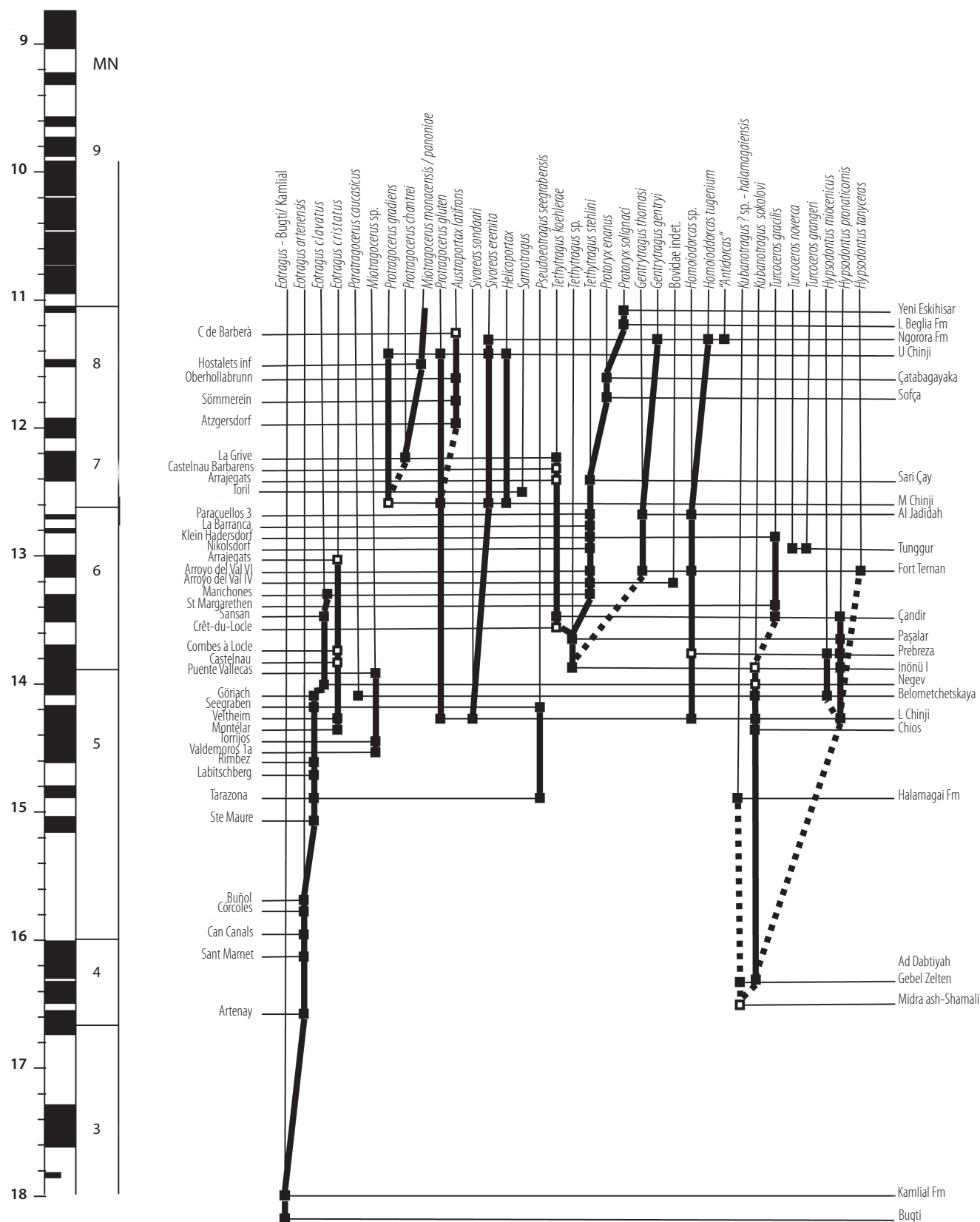


FIGURE 122

Distribution stratigraphique des Bovidae aragoniens. Voir texte pour discussion et justification du diagramme. Carrés noirs : présence de l'espèce ; carrés blancs : présence possible (?) ou d'une forme semblable (aff., cf. ou sp.)

Stratigraphical distribution of the Aragonian Boselaphini. See the relevant sections in the text for discussion and the justification of the diagram. Black squares: presence of the species; white squares: possible presence (?) or presence of a similar form (aff., cf. or sp.)

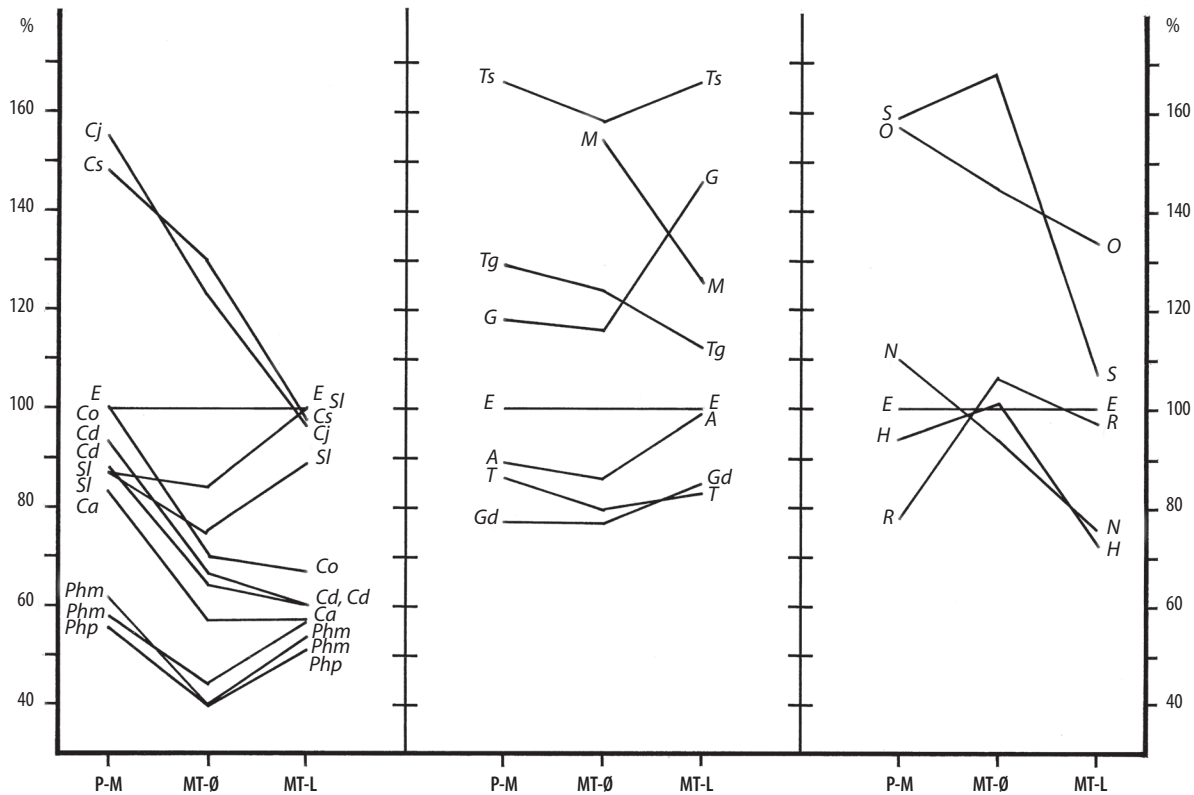


FIGURE 123

Mesures des métatarsiens de Bovidae récents et fossiles comparés avec la moyenne des mesures des métatarsiens d'*Eotragus clavatus* de Sansan (100%). La valeur pour P-M est tout d'abord calculée en exprimant chaque DAP, DTa, DTp et DTpp (ou DT) de chaque prémolaire et molaire inférieure (et pour certains cas, des dents de laits) comme pourcentage de la même dent chez *Eotragus*, puis en calculant la moyenne de ces valeurs (qui sont au maximum de 19). Le MT-Ø est calculé de la même manière pour toutes les valeurs de DAP et DT du métatarsien, et le MT-L indique la longueur comme pourcentage de la valeur chez *Eotragus*. P-M est considéré comme une indication de la taille générale d'une espèce. Un seul spécimen est utilisé pour chaque espèce récente; les moyennes d'échantillons sont utilisées pour les espèces fossiles. Sur les graphes: A = *Antelope cervicapra* (NNM); C = *Capricornis sumatraensis* (cat. h, NNM); Ca = *Cephalophus doria* (NNM); Cd = *Cephalophus dorsalis* (cat. c & d, NNM); Cj = *Cephalophus jentinki* (cat. b, NNM); Co = *Cephalophus ogilbyi* (cat. a, NNM); Cs = *Cephalophus silvicultor* (cat. f, NNM); Gd = *Gazella deperdita* de Mont Lubéron, France (moyenne; Heintz 1971); G = *Gazella dama* («*Gazella mhorri*» cat. b, NNM); H = *Hemitragus jemlahicus* (2306, NNM); N = *Naemorhedus goral* (NNM); M = *Miotragocerus panoniae* d'Höwenegg, Allemagne (un spécimen; Moyà-Solà 1983); O = *Oryx dammah* (ZMA 18326); Phm = *Philantomba maxwelli* (NNM); Php = *Philantomba maxwelli* («*Cephalophus pygmaeus*» or «*C. coeruleus*» cat. a & c, NNM); R = *Rupicapra rupicapra* (NNM); S = *Soergelia minor* de Venta Micena, Espagne (moyenne; Moyà-Solà 1987); Sl = *Silvicapra grima* («*Cephalophus leucoprosopus*», NNM); T = *Tragelaphus scriptus* («*Tragelaphus decula*», NNM); Tg = *Tragoportax gaudryi crusafonti* de Piera, Espagne (moyenne; Moyà-Solà 1983); Ts = *Tragelaphus strepciceros* (NNM).

Dimensions of metatarsals of recent and fossil bovids compared to the average of *Eotragus clavatus* from Sansan (100%). The value for P-M is calculated by first expressing each individual DAP, DTa, DTp and DTpp (or DT) value for each lower cheek tooth (in some cases deciduous teeth are used) as a percentage of the same tooth in *Eotragus* and then taking the average of all these values (a maximum of 19). MT-Ø is calculated in the same way for all DAP and DT values of the metatarsal and MT-L indicates the relative length of the metatarsal. P-M is taken as an indication of the general size or body size of a species. For recent species one individual is used; for fossils means of samples are used. In the graphs: A = *Antelope cervicapra* (NNM); C = *Capricornis sumatraensis* (cat. h, NNM); Ca = *Cephalophus doria* (NNM); Cd = *Cephalophus dorsalis* (cat. c & d, NNM); Cj = *Cephalophus jentinki* (cat. b, NNM); Co = *Cephalophus ogilbyi* (cat. a, NNM); Cs = *Cephalophus silvicultor* (cat. f, NNM); Gd = *Gazella deperdita* from Mont Lubéron, France (average; Heintz 1971); G = *Gazella dama* («*Gazella mhorri*» cat. b, NNM); H = *Hemitragus jemlahicus* (2306, NNM); N = *Naemorhedus goral* (NNM); M = *Miotragocerus panoniae* from Höwenegg, Germany (one specimen; Moyà-Solà 1983); O = *Oryx dammah* (ZMA 18326); Phm = *Philantomba maxwelli* (NNM); Php = *Philantomba maxwelli* («*Cephalophus pygmaeus*» or «*C. coeruleus*» cat. a & c, NNM); R = *Rupicapra rupicapra* (NNM); S = *Soergelia minor* from Venta Micena, Spain (average; Moyà-Solà 1987); Sl = *Silvicapra grima* («*Cephalophus leucoprosopus*», NNM); T = *Tragelaphus scriptus* («*Tragelaphus decula*», NNM); Tg = *Tragoportax gaudryi crusafonti* from Piera, Spain (average; Moyà-Solà 1983); Ts = *Tragelaphus strepciceros* (NNM).

L'ÉCOLOGIE D'*EOTRAGUS*

Pour mieux comprendre l'écologie d'*Eotragus clavatus* il faut considérer différents types de caractères : la denture, la taille du métatarsien, la fosse pré-orbitaire et la taille générale de l'animal.

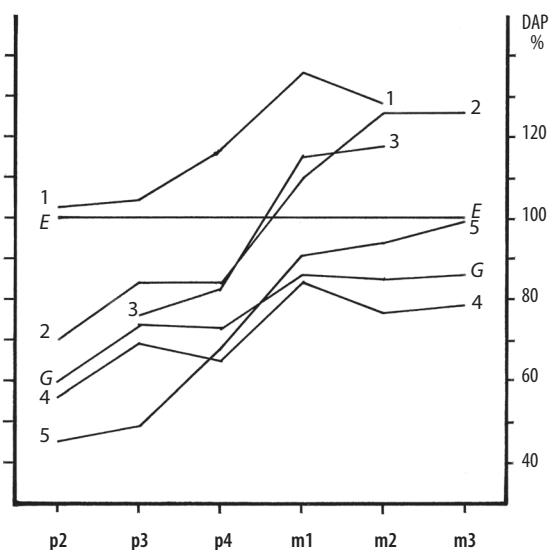
La denture montre des adaptations qui sont relativement facile à interpréter : 1) l'hypsodontie, souvent accompagnée par la présence de cément, indique une alimentation abrasive, généralement basée sur les graminées ; 2) des M3 agrandies (par rapport aux M1) sont souvent associées à l'hypsodontie et indiquent la même tendance, ou seulement l'ingestion d'une plus grande quantité d'aliments (d'une qualité médiocre) ; et 3) les paisseurs tendent à avoir des prémolaires réduites, alors que les brouteurs conservent des prémolaires plus grandes ou plus allongées. Les Figures 119-121, 124-126 montrent qu'il y avait dès les zones MN5 et 6 des espèces avec des M3 développées et des prémolaires réduites. Il existait aussi des espèces hypsodontes (de très hypsodontes à un peu plus hypsodontes qu'*Eotragus* : les espèces appartenant à *Hypsodontus*, *Turcocerus*, *Gentrytragus*, *Tethytragus* et *Pseudoeotragus*). Cela indique que l'absence de ces spécialisations chez une espèce est une adaptation à une niche et ne constitue pas seulement un grade évolutif primitif. La seule espèce vivante qui est aussi brachyodonte qu'*Eotragus clavatus* est *Litocranius walleri* (Brooke, 1879), un brouteur qui ne semble pas se nourrir de graminées (Haltenorth *et al.* 1979). Solounias & Moelleken (1992 a, b) ont étudié la micro-usure des molaires d'*Eotragus* et de *Dicrocerus* Lartet, 1837 de Sansan et ont conclu qu'*Eotragus* était un brouteur comparable à *Taurotragus strepciceros* (Pallas, 1766) et que *Dicrocerus* était un mangeur mixte. La morphologie des dents et la micro-usure indiquent donc qu'*Eotragus clavatus* était un brouteur spécialisé.

Le squelette postcrânien ne sera pas étudié en détail ici, mais des mesures du métatarsien sont utilisées pour inférer le système de locomotion d'*Eotragus clavatus*. Chez les mammifères, les dimensions des éléments proximaux des membres sont corrélées au poids du corps, alors que les éléments distaux tendent à s'allonger chez les espèces adaptées à la course rapide. Dans mes analyses, les dimensions des (pré)molaires et du métatarsien sont indiquées comme des pourcentages de la moyenne de ces paramètres chez *Eotragus clavatus*, pris comme étalon (*i.e.* 100 % ; Tableaux 2, 5). Les moyennes des pourcentages des molaires et prémolaires, les moyennes des DT et DAP du métatarsien et la longueur du métatarsien sont utilisées en Figure 123. La denture inférieure est prise comme proxy (approximatif) de la taille corporelle et les autres valeurs indiquent si les métatarsiens des autres espèces sont robustes (DAP, DT) et longs (L). Des Bovidae plus grands (pour leur denture) peuvent avoir des métatarsiens plus larges ou plus courts (L) et plus robustes ou plus grêles (DAP, DT), que les métatarsiens d'*Eotragus clavatus* (Figure 123). Cela indique que la longueur et la robustesse des métatarsiens

FIGURE 124

Longueurs (DAP) des dents jugales inférieures d'espèces de Bovidae, indiquées comme pourcentage des moyennes des longueurs des mêmes dents d'*Eotragus clavatus* de Sansan (un spécimen pour chaque espèce récente). Sur le graphe : E = *Eotragus clavatus* de Sansan ; G = *Gazella deperdita* de Mont Lubéron, France (moyenne ; Heintz 1971) ; 1 = *Gazella dama* («*Gazella mhor*» cat. b ; NNM) ; 2 = *Aepyceros melampus* (1302, NNM) ; 3 = *Antilope cervicapra* (NNM) ; 4 = *Litocranius walleri* (NNM) ; 5 = *Pelea capreolus* (NNM).

Lengths (DAP) of the lower cheek teeth of bovid species expressed as a percentage of the average length of same tooth of *Eotragus clavatus* from Sansan (one specimen for each recent species). In the graph : E = *Eotragus clavatus* from Sansan ; G = *Gazella deperdita* from Mont Lubéron, France (average ; Heintz 1971) ; 1 = *Gazella dama* ("Gazella mhor" cat. b ; NNM) ; 2 = *Aepyceros melampus* (1302, NNM) ; 3 = *Antilope cervicapra* (NNM) ; 4 = *Litocranius walleri* (NNM) ; 5 = *Pelea capreolus* (NNM).



ont été influencées par l'adaptation et pas, ou seulement légèrement, par le poids du corps pour les Bovidae étudiés. Des métatarsiens plus longs et plus grêles, comme chez *Gazella* et *Sylvicapra* Ogilby, 1837 paraissent être une adaptation à la course rapide dans un milieu ouvert. Des métatarsiens courts et petits, comme chez *Cephalophus* Smith, 1827 et *Naemorhedus* Smith, 1827 paraissent être une adaptation à des habitats fermés. Des métatarsiens larges et robustes, comme chez *Rupicapra* de Blainville, 1816 et *Hemitragus* Hodgson, 1841 paraissent être une adaptation à des milieux montagneux. Du point de vue de la locomotion, *Tragelaphus* est probablement l'homologue actuel d'*Eotragus*. *Gazella deperdita* (Gervais, 1847) est semblable à *Eotragus clavatus*, ce qui suggère que les espèces turoliennes de *Gazella* n'étaient pas aussi bien adaptées à la course rapide que les espèces récentes de ce genre. *Eotragus clavatus* pourrait avoir été l'un des animaux les plus rapides de son temps.

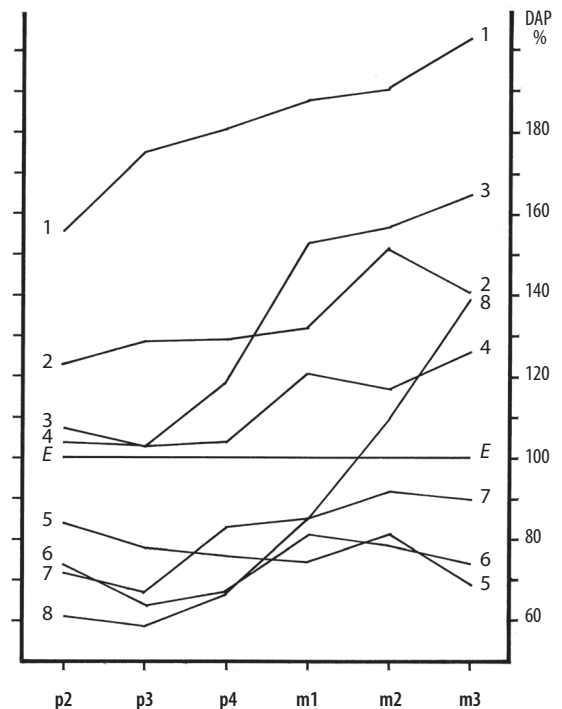
Eotragus a une profonde fosse pré-orbitaire. Les Bovidae récents avec une telle fosse ont des glandes odoriférantes développées qu'ils utilisent pour démarquer leur territoire.

Le poids d'*E. clavatus* est estimé à 33 kg (en utilisant la formule de Legendre 1986, qui se base sur la surface de la m1), mais les dimensions de la denture d'*E. clavatus* (Figures 119-121, 124-126) sont plus proches de celles d'espèces actuelles de 60 kg. Le poids corporel est un des paramètres des classes écologiques de Jarman (1974). Cinq groupes (A à E) sont reconnus. Ils forment un continuum de petit à grand, pisseur à brouteur, territorial à migrateur, petits à grands groupes sociaux, etc. *Eotragus* appartient à la classe B de Jarman (15-100 kg). Les Bovidae actuels de cette classe incluent des brouteurs. Chez la plupart des espèces actuelles de la classe B, les mâles sont territoriaux permanents et les femelles et les jeunes vivent au sein de petits groupes dans des domaines vitaux qui chevauchent le territoire de plusieurs mâles. Pour se défendre contre les prédateurs, ces espèces restent immobiles («freezing») ou fuient sur de courtes distances et se cachent dans ou près de leur territoire. Ce comportement implique l'existence d'une végétation suffisante pour se dissimuler. Les Bovidae qui vivent dans des groupes sociaux plus vastes ont tendance à posséder des cornes plus grandes et plus compliquées (classes C, D et E de Jarman 1974). Les chevilles osseuses petites et simples d'*Eotragus* indiquent plutôt une organisation assez primaire, semblable à celle d'espèces actuelles appartenant aux classes A et B de Jarman (1974).

FIGURE 125

Longueurs (DAP) des dents jugales inférieures d'espèces de Bovidae, indiquées comme pourcentage des moyennes des longueurs des mêmes dents d'*Eotragus clavatus* de Sansan (un spécimen pour chaque espèce récente). Sur la graphe: E = *Eotragus clavatus* de Sansan; 1 = *Bos gaurus* (cat. a, NNM); 2 = *Cephalophus silvicultor* (cat. f, NNM); 3 = *Alcelaphus buselaphus* («Antilope caama», NNM) (aussi représentative pour *Hippotragus*, *Addax*, *Damaliscus* et *Connochaetes*, qui ont tous des dentures avec des proportions semblables); 4 = *Capricornis sumatraensis* (cat. h, NNM); 5 = *Cephalophus dorsalis* (cat. ost. c, NNM); 6 = *Cephalophus doria* (NNM); 7 = *Redunca fulvorufula* (17910, NNM); 8 = *Hemitragus jemlahicus* (2306, NNM).

Lengths (DAP) of the lower cheek teeth of bovid species expressed as a percentage of the average length of same tooth of *Eotragus clavatus* from Sansan (one specimen for each recent species). In the graph: E = *Eotragus clavatus* from Sansan; 1 = *Bos gaurus* (cat. a, NNM); 2 = *Cephalophus silvicultor* (cat. f, NNM); 3 = *Alcelaphus buselaphus* ("Antilope caama", NNM) (representative for *Hippotragus*, *Addax*, *Damaliscus* and *Connochaetes*, which all have dentitions of roughly the same proportions); 4 = *Capricornis sumatraensis* (cat. h, NNM); 5 = *Cephalophus dorsalis* (cat. ost. c, NNM); 6 = *Cephalophus doria* (NNM); 7 = *Redunca fulvorufula* (17910, NNM); 8 = *Hemitragus jemlahicus* (2306, NNM).



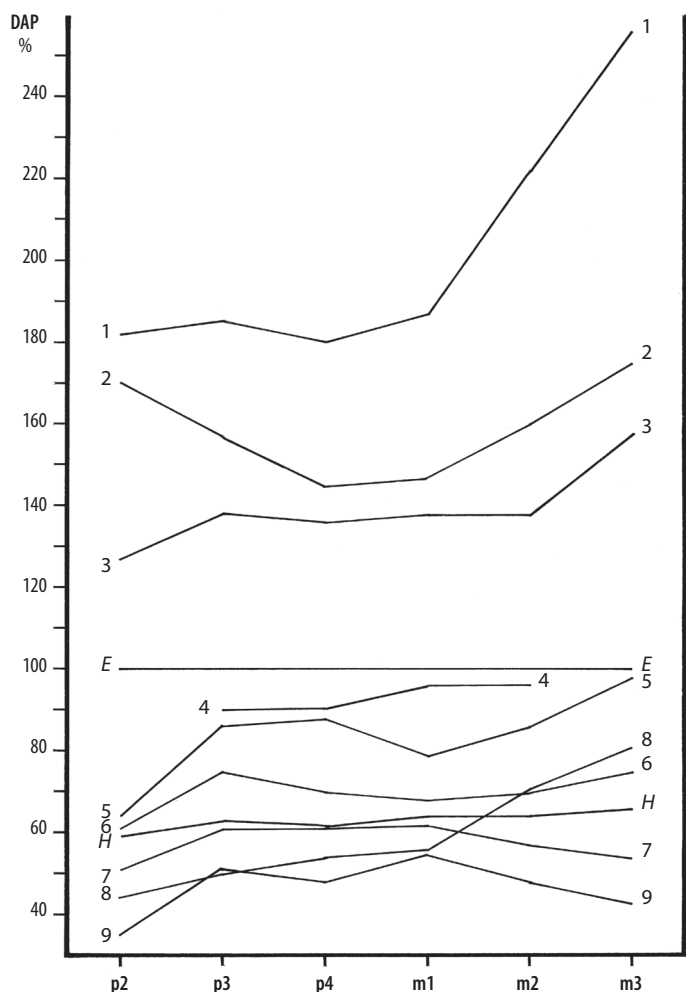


FIGURE 126

Longueurs (DAP) des dents jugales inférieures d'espèces de Bovidae, indiquées comme pourcentage des moyennes des longueurs des mêmes dents d'*Eotragus clavatus* de Sansan (un spécimen pour chaque espèce récente). Sur le graphe: E = *Eotragus clavatus* de Sansan; H = *Homoiodorcas tugenium* de la Formation de Ngorora, Kenya (Thomas 1981); 1 = *Taurotragus oryx* (3076, NNM); 2 = *Tragelaphus strepciceros* (NNM); 3 = *Tragelaphus angasi* (36390, NNM); 4 = *Tragelaphus scriptus* (en collection comme «*T. decula*»); 5 = *Tragelaphus scriptus* (NNM); 6 = *Raphicerus melanotis* (NNM, en collection comme «*Pediotragus tragulus*»); 7 = *Neotragus moschatus* (NNM); 8 = *Ourebia ourebi* (ZMA 17935); 9 = *Madoqua* sp. cf. *M. swaynei* (ZMA 17919).

Lengths (DAP) of the lower cheek teeth of bovid species expressed as a percentage of the average length of same tooth of *Eotragus clavatus* from Sansan (one specimen for each recent species). In the graph: E = *Eotragus clavatus* from Sansan; H = *Homoiodorcas tugenium* from the Ngorora Formation, Kenya (Thomas 1981); 1 = *Taurotragus oryx* (3076, NNM); 2 = *Tragelaphus strepciceros* (NNM); 3 = *Tragelaphus angasi* (36390, NNM); 4 = *Tragelaphus scriptus* (in the collection under «*T. decula*»); 5 = *Tragelaphus scriptus* (NNM); 6 = *Raphicerus melanotis* (NNM, in collection under «*Pediotragus tragulus*»); 7 = *Neotragus moschatus* (NNM); 8 = *Ourebia ourebi* (ZMA 17935); 9 = *Madoqua* sp. cf. *M. swaynei* (ZMA 17919).

Au sujet de l'interprétation de l'écologie d'*Eotragus clavatus*, il faut garder à l'esprit qu'à l'époque la plupart des adaptations n'étaient peut-être pas aussi extrêmes qu'aujourd'hui. *Eotragus clavatus* aurait ainsi pu être un brouteur folivore territorial avec une organisation sociale du type de la classe B de Jarman, et préférant des habitats incomplètement ouverts.

CONCLUSIONS

Les conclusions de cette contribution sont d'ordre taxonomique, phylogénétique, paléobiogéographique, stratigraphique et écologique.

D'un point de vue taxonomique: 1) il n'y a qu'une seule espèce en Sansan, *Eotragus clavatus*; 2) «*Cervus*» *haplodon* Meyer, 1846 n'est pas synonyme d'*Eotragus clavatus*; ce nom n'est pas valide; 3) «*Antilope*» *cristata* Biedermann, 1873 est un *Eotragus*; 4) *Eotragus* appartient aux Boselaphini; 5) «*Eotragus*» *halamagaiensis* Ye, 1989 n'est pas un *Eotragus*, mais ressemble plus aux Hypsodontinae, en particulier à *Kubanotragus*.

Concernant les aspects phylogénétiques, ce travail suggère que: 1) *Eotragus artensis* et *Eotragus clavatus* constituent une lignée, comme le proposaient Ginsburg & Heintz (1968), qui pourrait dériver des *Eotragus* de Bugti et de la Formation Kamlial; 2) *Eotragus cristatus* aurait divergé de cette lignée au cours de la zone MN5; 3) les Boselaphini plus anciens se séparent probablement en deux groupes majeurs: *Eotragus*, *Miotragocerus*, *Tragocericus* et *Tragoportax*, d'une part, et *Pseudoeotragus*, *Paratragocerus*, *Protragocerus*, *Helicoportax* et *Sivoreas*, d'autre part; 4) les Boselaphini ne sont pas les Bovidae les plus primitifs et ne constituent pas un «groupe d'origine» pour les autres Bovidae; 5) une radiation des Bovidae plus ancienne que les Bovidae les plus anciens actuellement connus est probable.

Les principales conclusions biogéographiques sont: 1) que la plupart des fossiles d'Asie et d'Afrique attribués à *Eotragus* ne représentent probablement pas ce genre, mais 2) qu'*Eotragus* a existé dans le Sous-continent Indien, au Moyen-Orient et en Europe.

La distribution stratigraphique connue des espèces européennes d'*Eotragus* est: *E. artensis*, de MN4 à MN5; *E. sp. aff. E. clavatus*, de MN5; *E. clavatus*, de MN6; *E. cristatus*, de MN5.

D'un point de vue écologique, *Eotragus clavatus*: 1) présente des adaptations modérées pour la course; 2) était un brouteur spécialisé au moment où d'autres Bovidae étaient des pisseurs spécialisés; 3) pourrait avoir été territorial dans un milieu incomplètement ouvert.

REMERCIEMENTS

Je remercie L. Ginsburg de m'avoir donné l'occasion d'étudier les Bovidae de Sansan et H. Astibia, B. Azanza, P. J. H. van Bree, E. Büttiker, G. Daxner-Höck, B. Engesser, V. Fahlbusch, C. Guérin, K. Heissig, H. Mayr, J. Morales, S. Moyà-Solà, R. Niederl, S. Peigné, M. Philippe, J. Remane, H. K. Schmutz, S. Sen, C. R. Smeenk, N. Solounias, P. Y. Sondaar, K. Steensma, E. Thenius et Ye Jie de m'avoir permis d'étudier du matériel conservé dans leur institutions et/ou m'avoir aidé d'une façon ou d'une autre, et S. Peigné et M. van Oudheusden de m'avoir aidé avec la traduction française.

Je remercie S. Peigné pour son aide et ses corrections du manuscrit.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALFÉREZ F., VILLALTA J. F. & MOYÀ S. 1981 — Primera cita en España del antilope más antiguo de Europa, *Eotragus artensis*, Ginsburg & Heintz, 1968 (Mammalia, Bovidae), procedente del Orleanense de Córcoles (Guadalajara). *Coloquios de Paleontología* 36: 41-51.
- ASTIBIA H. 1985 — *Los macromamíferos del Mioceno Medio de Tarazona de Aragón (depresión del Ebro, provincia de Zaragoza)*. Thèse non publiée, Universidad del País Vasco, Bilbao, 265 p.
- ASTIBIA H. 1987 — Los macromamíferos del Mioceno medio de Tarazona de Aragón (Depresión del Ebro, Provincia de Zaragoza). *Paleontología y Evolución* 21: 11-42.
- AZANZA B. & MORALES J. 1992. — *Tethytragus* nov. gen. et *Gentrytragus* nov. gen. deux bovidés (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène moyen. Relations phylogénétiques des bovidés ante-Vallésiens. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Series B* 97(3): 249-282.
- BADIOLA A., ASTIBIA H., MORALES J., SORIA D., MURELAGA X. & PEREDA-SUBERBIOLA X. 2001 — Bovidae (Artiodactyla, Mammalia) del Mioceno Medio de Tarazona de Aragón (depresión del Ebro, provincia de Zaragoza). *Estudios Geológicos* 57: 71-88.
- BARRY J.C., COTE S., MACLATCHY L., LINDSAY E.H., KITYO R. & RAJPAR A.R. 2005. Oligocene and Early Miocene Ruminants (Mammalia, Artiodactyla) from Pakistan and Uganda. *Palaeontologia Electronica* 8(1), 22A: 29 p.
- BERGOUNIOUX F. M. & CROUZEL F. 1967 — Sansan et l'évolution de quelques groupes de mammifères. *Colloque International du Centre National de la Recherche Scientifique* 163: 523-527.
- BRUIJN H. DE, DAAMS R., DAXNER-HÖCK G., FAHLBUSCH V., GINSBURG L., MEIN P., MORALES J., VAN DER MEULEN A., SCHMIDT-KITTLER N. & TELLES-ANTUNES M. 1992 — Report of the RCMNS working group on fossil mammals, Reischensburg, 1990. *Newsletters on Stratigraphy* 26: 65-118.
- CHEN GUANFANG 1988 — Remarks on the *Oioceros* species (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) from the Neogene of China. *Vertebrata Palasiatica* 26 (3): 157-172.
- COMMISSION INTERNATIONALE DE NOMENCLATURE ZOOLOGIQUE 1999 — *Code International de Nomenclature Zoologique*. Quatrième Édition. International Trust for Zoological Nomenclature, London, 306 p.
- CROUZEL F. 1974 — Sur les squelettes entiers et les ensembles d'ossements en connection trouvés à Sansan (Helvétien moyen du Gers). *Comptes Rendus du 96^{ème} Congrès National des Sociétés Savantes* 5: 157-170.
- DECHASEAUX C. 1961 — Moulages endocrâniens des Bovidés fossiles. *Annales de Paléontologie* 47: 1-25.
- DEPÉRET C. 1887 — Recherches sur la succession des faunes de vertébrés miocènes de la vallée du Rhône. *Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 4: 45-313.
- DMITRIEVA E. 2007 — Caprinae (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) from the Neogene of Mongolia. *Paleontological Journal* 41(6): 671-682.
- FILHOL H. 1891 — Études sur les Mammifères fossiles de Sansan. *Annales des Sciences géologiques* 21: 1-305.
- GABUNIA L. K. 1973 — *La Faune des Vertébrés fossiles de Belometchetskaia*. Akademia Nauk Grusinsk SSR, 138 p.
- GENTRY A.W. 1970 — The Bovidae (Mammalia) of the Fort Ternan fossil fauna. *Fossil Vertebrates of Africa* 2: 243-324.
- GENTRY A.W. 1987 — Ruminants from the Miocene of Saudi Arabia. *Bulletin of the British Museum Natural History (Geology)* 41 (4): 433-439.
- GENTRY A. W. 1990 — Ruminant artiodactyls of Paşalar, Turkey. *Journal of Human Evolution* 19: 529-550.
- GENTRY A. W. 1994 — The Miocene differentiation of old world Pecora (Mammalia). *Historical Biology* 7: 115-158.
- GERVAIS P. 1848-1852 — *Zoologie et paléontologie françaises*. Arthus Bertrand Editeur, Paris, 271 p.
- GERVAIS P. 1859 — *Zoologie et paléontologie françaises*. Deuxième Édition. Arthus Bertrand Editeur, Paris, 538 p.
- GINSBURG L. 1963 — Les Mammifères fossiles récoltés à Sansan au cours du XIX^e siècle. *Bulletin de la Société géologique de France* 7^{ème} série, 5: 3-15.
- GINSBURG L. 1967 — Une faune de Mammifères dans l'Helvétien marin de Sos (Lot et Garonne) et de Rimbez (Landes). *Bulletin de la Société géologique de France* 7^{ème} série, 9: 5-18.
- GINSBURG L. 1971 — Les faunes de Mammifères burdigaliens et vindoboniens des bassins de la Loire et de la Garonne. *Mémoires du Bureau de Recherches géologiques et minières* 78(1): 153-167.

- GINSBURG L. & HEINTZ E. 1968 — La plus ancienne antilope d'Europe, *Eotragus artemensis* du Burdigalien d'Artenay. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* 2^e série, 40 (4): 837-842.
- GINSBURG L., MORALES J. & SORIA D. 2001 — Les Ruminantia (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène des Bugti (Balouchistan, Pakistan). *Estudios Geológicos* 57(3-4): 155-170.
- HALTENORTH T., DILLER H. & SMEENK C. 1979 — *Elseviers gids van de Afrikaanse Zoogdieren*. Elsevier, Amsterdam & Brussel, 374 p.
- HAMILTON W. R. 1973 — The Lower Miocene ruminants of Gebel Zelten, Libya. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology* 21 (3): 73-150.
- HEINTZ E. 1971 — *Gazella deperdita* (Gervais) 1847 (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) du Pontien du Mont Lubéron Vaucluse, France. *Annales de Paléontologie (Vertébrés)* 57 (2): 209-229.
- HEINTZ E. 1975 — *Gazella borbonica* (Bovidae, Mammalia) et l'âge pliocène du gisement de Las Higueruelas (alcolea de Calatrava, Ciudad Real, Espagne). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, series B* 78: 219-224.
- HOFMANN A. 1887 — Neue Funde tertiärer Säugetiere aus der Kohle des Labitschberges bei Gamlitz. *Verhandlungen der Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt* 15: 284-284.
- HOFMANN A. 1888 — Beiträge zur Säugetierfauna der Braunkohle des Labitschberges bei Gamlitz in Steiermark. *Jahrbuch der Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt* 38: 545-562.
- HOFMANN A. 1893 — Die Fauna von Göriach. *Abhandlungen der Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt* 15 (6): 1-87.
- HOFMANN A. & ZDARSKY A. 1904 — Beitrag zur Säugetierfauna von Leoben. *Jahrbuch der Kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt* 54: 577-594.
- JARMAN P. J. 1974 — The social organisation of antelope in relation to their ecology. *Behaviour* 58: 215-267.
- KÖHLER M. 1987 — Boviden des Türkischen Neogens. *Paleontología y Evolución* 21: 133-247.
- LARTET E. 1851 — *Notice sur la Colline de Sansan, suivie d'une récapitulation des diverses espèces d'animaux vertébrés fossiles trouvés soit à Sansan, soit dans d'autres gisements du terrain tertiaire miocène dans le Bassin Sous-Pyrénéen*. J. A. Portes, Auch, 45 p.
- LEGENDRE S. 1986 — Analysis of mammalian communities from the Late Eocene and Oligocene of southern France. *Palaeovertebrata* 16 (4): 191-212.
- MAYET L. 1908 — Étude des Mammifères miocènes des Sables de l'Orléanais et des Faluns de la Touraine. *Annales de l'Université de Lyon, nouvelle série* 1 (24): 1-336.
- MEIN P. 1990 — Updating of MN zones, in LINDSAY E. H., FAHLBUSCH V. & MEIN P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York & London: 73-90.
- MEYER H. VON 1846 — Mittheilung an Prof. Bronn gerichtet. *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 1846: 462-476.
- MORALES J. & SORIA D. 1985 — Carnívoros y Artiodactylos de la provincia de Madrid, in ALBERDI M. T. (ed.), *Geología y paleontología del Terciario continental de la provincia de Madrid*. C.S.I.C., Madrid: 81-97.
- MOYÀ-SOLÀ S. 1983 — Los Boselaphini (Bovidae Mammalia) del Neogeno de la península Ibérica. *Universitat Autònoma de Barcelona, Publicacions de Geologia* 18: 1-237.
- MOYÀ-SOLÀ S. 1987 — Los bóvidos (artiodactyla, Mammalia) del yacimiento del Pleistoceno inferior de Venta Micena (Orce, Granada, España). *Paleontología i Evolució Memòria Especial* 1: 181-236.
- PICTET F. J. 1853 — *Traité de Paléontologie*, 1. 2^{ème} édition. Ballière, Paris, 584 p.
- PILGRIM G. E. 1939 — The fossil Bovidae of India. *Memoirs of the Geological Survey of India, new series* 26 (1): 1-356.
- REDLICH K. A. 1898 — Eine Wirbelthierfauna aus dem Tertiär von Leoben. *Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften der mathematisch naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I* 107: 444-460.
- SCHLOSSER M. 1911. — 5. Klasse. Mammalia. Säugetiere, in ZITTEL K. A. von (ed.), *Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie)*. II. Abteilung: Vertebrata. R. Oldenbourg, Berlin: 325-585.
- SOKOLOV I. I. 1949 — Remains of Bovidae (Mammalia) from the Middle Miocene of the North Caucasus. *Doklady Akademii Nauk SSR* 47 (6): 1101-1104 (en russe).
- SOLOUNIAS N., BARRY J. C., BERNOR R. L., LINDSAY E. H. & RAZA S. M. 1995 — The oldest bovid from the Siwaliks, Pakistan. *Journal of Vertebrate Paleontology* 15(4): 806-814.
- SOLOUNIAS N. & MOELLEKEN S. M. C. 1992a — Tooth microwear analysis of *Eotragus sansaniensis* (Mammalia: Ruminantia), one of the oldest known bovids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12 (1): 113-121.
- SOLOUNIAS N. & MOELLEKEN S. M. C. 1992b — Cranial restoration of *Eotragus sansaniensis* (Mammalia: Ruminantia), one of the oldest known bovids. *Journal of Vertebrate Paleontology* 12 (2): 250 - 255.
- SOLOUNIAS N. & MOELLEKEN S. M. C. 1994 — Differences between two archaic ruminant species from Sansan, France. *Historical Biology* 7: 203-220.
- STROMER E. 1926 — Reste Land- und Süßwasser-bewohnender Wirbeltiere aus den Diamantfeldern Deutsch-Südwestafrikas, in KAISER E. (ed.), *Die Diamantwüste Südwestafrikas*. D. Reimer, Berlin: 107-153.
- STUDERT. 1896 — Die Säugetierreste aus den marinen Molasseablagerungen von Brüttelen. *Abhandlungen der Schweizerischen paläontologischen Gesellschaft* 22: 1-45.
- TCHERNOV E., GINSBURG L., TASSY P. & GOLDSMITH N. F. 1987 — Miocene mammals of the Negev (Israel). *Journal of Vertebrate Paleontology* 7 (3): 284-310.
- THENIUS E. 1951 — *Gazella* cf. *deperdita* aus dem Mitteleuropäischen Vindobonien und das Auftreten der Hipparionfauna. *Eclogae Geologicae Helvetiae* 44 (2): 381-394.
- THENIUS E. 1952a — Die Boviden des steirischen Tertiärs. Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste des steirischen Tertiärs VII. *Sitzungsberichte der Österreichischen Akademie der Wissenschaften der mathematisch naturwissenschaftliche Klasse, Abteilung I* 161 (7): 409-439.
- THENIUS E. 1952b — Die Säugetierfauna aus dem Torton von Neudorf an der March (CSR). *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* 96 (1): 27 -136.
- THENIUS E. 1979a — *Die Evolution der Säugetiere*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart-New York, 294 p.
- THENIUS E. 1979b — Zur systematische Stellung und Verbreitung von "*Gazella*" *stehlini* (Bovidae, Mammalia) aus dem Miozän Europas. *Anzeiger der mathematisch naturwissenschaftliche Klasse Österreichische Akademie der Wissenschaften* 1: 1-6.
- THOMAS H. 1981 — Les Bovidés miocènes de la formation de Ngorora du Bassin de Baringo (Rift Valley, Kenya). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen, Series B* 84 (3/4): 335 -410.
- THOMAS H. 1983 — Les Bovidae (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène moyen de la Formation Hofuf (Province du Hasa, Arabie Saoudite). *Palaeovertebrata* 13 (5): 157-206.

- THOMAS H. 1984 — Les Bovidés anté-hipparions des Siwaliks inférieurs (plateau du Potwar, Pakistan). *Mémoires de la Société Géologique de France*, NS 145: 1-68.
- TROFIMOV B. A. 1958 — New Bovidae from the Oligocene of Central Asia. *Vertebrata Palasiatica* 2 (4): 243-247.
- VAN DER MADE J. 1989 — The bovid *Pseudoeotragus seegrabensis* nov. gen., nov. sp. from the Aragonian (Miocene) of Seegraben near Leoben (Austria). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Series B 92 (3): 215-240.
- VAN DER MADE J. 1993 — Artiodactyla and the timing of a Middle Miocene climatical change. *Premier Congrès Européen de Paléontologie*, Lyon, 7-9/7/1994: 128.
- VAN DER MADE J. 1994 — The antelope *Caprotragoides* in Europe and Turkey. *Neogene and Quaternary Mammals of the palaearctic*. Kraków, 17-21/5/1994, Abstracts: 77-78.
- VAN DER MADE J. 1996 — Listriodontinae (Suidae, Mammalia), their evolution, systematics and distribution in time and space. *Contributions to Tertiary and Quaternary Geology* 33(1-4): 3-254.
- VAN DER MADE J. & RIBOT F. 1999 — Additional hominoid material from the Miocene of Spain and remarks on hominoid dispersals into Europe. *Contributions to Tertiary and Quaternary Geology* 36(1-4): 25-39.
- VAN DER MADE J. & TONG H.W. 2008 — Phylogeny of the giant deer with palmate brow tines *Megaloceros* from west and *Sinomegaceros* from east Eurasia. *Quaternary International* 179: 135-162.
- VIRET J. 1961 — Artiodactyla, in PIVETEAU J. (ed.), *Traité de Paléontologie*, tome 6, fascicule 1. Masson & Cie, Paris: 363-410.
- VISLOBOKOVA I. 1997 — Eocene - Early Miocene Ruminants in Asia. *Mémoires et Travaux EPHE* 21: 215-223.
- WAGNER A. 1851 — Bericht über die Leistungen in der Naturgeschichte der Säugethiere während des Jahres 1850. *Archiv für Naturgeschichte* 17 (2): 1-32.
- YE JIE 1989 — Middle Miocene Artiodactyls from the Northern Junggar Basin. *Vertebrata Palasiatica* 27 (1): 37-52.
- ZDARSKY A. 1909 — Die miocäne Säugetierfauna von Leoben. *Jahrbuch der kaiserlich-königlichen geologischen Reichsanstalt* 59: 245-288.

ANNEXE / APPENDIX 1

Longueur, diamètre (en mm) et angles a et p (en °, arrondi à 2,5° près) des chevilles osseuses d'*Eotragus clavatus* de Sansan. Voir Figure 1 pour abréviations. --, non mesurable car cassé/endommagé; .., non mesuré car partie recouverte de sédiment ou autre raison.

Length, diameters (in mm) and angles a and p (in ° rounded off at 2.5°) of the horn cores of *Eotragus clavatus* from Sansan. See Figure 1 for abbreviations. --, means that a measurement could not be taken because of damage; .., means that a measurement was not taken because of sediment or some other reason.

n°		L	Ø base		+ 2 cm		+ 4 cm		+ 6 cm		+ 8 cm		D	angle	
			DAP	DT	DAP	DT	DAP	DT	DAP	DT	DAP	DT		a	p
Sa 1036	s	--	24,8	--	17,8	--	11,8	9,0							
Sa 1058	s	--	--	--									≥13,2		
idem	d	--	≥24,7	18,0	21,5	14,9							15,5	45	57,5
Sa 1113	s	68,8	24,8	17,7	17,6	13,7	12,2	10,3	6,9	6,5					
Sa 1114	d	55,7	20,2	15,4	15,0	10,7	9,3	7,0					14,2	35	52,5
Sa 1115	s	>59	22,4	15,4	15,2	12,4	9,6	8,7					15,0	35	50
idem	d	--	20,9	15,3	15,1	12,1	10,8	9,4					14,3	35	47,5
Sa 1184	s	--	23,2	18,1	15,1	13,9							15,9	45	57,5
idem	d	≈54,5	23,6	18,5	15,2	14,3	17,4	8,4					≈14,5	42,5	57,5
Sa 1176	s	60,9	26,4	16,4											
Sa 1183	s	>59,2	27,2	20,7	19,5	15,3	12,7	10,9					≈11,2	35	57,5
idem	d	71,8	27,1	20,4	19,7	14,7	12,9	10,9	7,3	6,7			≈12,7	32,5	60
Sa 1185	s	--	24,5	16,4	18,9	14,0	13,8	10,1					≈15,6	47,5	62,5
Sa 1186	s	>63,4	22,7	17,9	16,1	13,4	11,9	10,3							
Sa 1187	s	67,6	25,9	17,1	17,4	13,2	12,3	9,7	6,9	6,3					
Sa 1188	s	>44,3	20,1	14,3	12,4	11,1	7,4	6,1							
Sa 1189	d	>54,4	21,9	15,4	15,4	10,8	10,3	8,8							
Sa 1190	s	--	22,7	15,6	15,8	10,9									
Sa 1191	s	--	18,2	13,3	11,6	9,2	6,6	5,2							
Sa 1192	s	--	22,4	15,3	14,3	10,5									
Sa 1193	d	--	24,5	17,3	17,6	12,6	12,5	10,2	6,3	6,2					
Sa 1194	d	55,7	22,3	14,3	15,0	11,1	8,8	7,1							
Sa 1195	d	66,5	22,9	18,7	16,5	13,1	10,6	9,2							
Sa 1196	d	>65,0	23,9	16,4	16,2	11,6	10,9	8,7	7,0	6,2					
Sa 1197	d	>74,3	26,1	18,4	>19,9	15,4	14,0	10,6	10,6	8,5					
Sa 1198	s	58,9	24,9	17,0	13,1	10,5	8,2	6,8							
Sa 1199	d	--	23,9	16,6	17,0	12,7	12,5	10,1							
Sa 2490	d	--	21,6	18,1	16,5	14,0	12,7	10,9							
Sa 2491	d	>45,1	20,0	14,0	12,4	9,7	7,3	5,3							
Sa 2493	s	--	28,5	22,7	21,1	17,3	17,3	14,1	12,0	10,3			15,7	32,5	52,5
Sa 2494	s	..	..	..	16,4	10,9	13,2	9,0	8,6	6,0					
idem	d	..	..	..	17,2	11,6	12,9	9,1							
Sa 2495	d	--	23,5	17,0	19,0	13,8	12,5	9,8							
Sa 2496	d	>80,0	31,0	20,9	23,8	15,9	16,2	11,9	11,8	9,3					
Sa 2497	d	>78,0	26,2	20,9	19,8	16,6	16,1	13,3	10,5	8,9					

n°		L	Ø base		+ 2 cm		+ 4 cm		+ 6 cm		+ 8 cm		D	angle	
			DAP	DT	DAP	DT	DAP	DT	DAP	DT	DAP	DT		a	p
Sa 2498	d	..	..	..	26,1	19,4	18,3	13,9	13,1	11,1					
Sa 2499	s	>65,8	25,4	18,0	17,2	13,0	11,7	10,3	5,9	--					
Sa 2500	d	58,7	23,2	16,6	14,5	9,3									
Sa 2501	d	68,0	22,4	15,6	16,0	12,4	12,1	9,6	5,8	4,3			14,2	32,5	50
Sa 2502	s	--	21,2	15,9	15,5	11,6	11,4	8,6							
Sa 2503	s	52,4	20,6	15,9	13,4	11,8	8,1	6,9							
Sa 2504	s	--	24,9	17,3	18,6	13,0									
Sa 2505	d	>63,7	24,7	17,2	19,0	11,8	13,4	8,7	--	7,5					
Sa 2506	d	>65,4	23,8	18,6	16,3	14,7	11,3	10,2	6,3	6,2			11,5	40	57,5
Sa 2507	s	>59,0	20,4	16,8											
Sa 2509	d	--	24,2	18,6	18,0	13,9	13,1	9,8							
Sa 2510	d	62,0	19,3	15,9	14,3	11,0	8,7	7,4							
Sa 2511	s	>49,4	20,4	15,1											
Sa 2512	s	55,4	21,7	16,9	14,3	11,3	9,1	8,0							
Sa 2513	d	--	>18,8	14,3	13,8	10,5	8,5	--							
Sa 2514	s	61,6	21,3	16,1	14,2	11,2	9,1	7,3							
Sa 2515	s	>67,5	22,3	16,0	16,1	12,1	12,0	9,3	7,2	6,6					
Sa 2516	d	>51,8	20,8	15,6	12,0	10,1	7,5	6,3							
Sa 2517	d	58,4	19,5	16,1	13,6	10,7	8,4	6,9							
Sa 2518	d	--	22,5	15,1	15,0	10,0	9,9	7,5					12,2	40	60
Sa 2520	d	62,7	21,9	16,8	14,8	13,3	9,6	9,3							
Sa 2521	d	>63,0	30,1	21,5	22,1	16,5	17,9	13,7	12,4	--					
Sa 2522	s	--	29,4	21,3	21,5	16,3	16,8	12,8							
Sa 2524	s	>45	20,2	16,4	12,7	11,7									
Sa 2525	s	>52	27,4	18,1	16,1	13,5	10,7	9,1							
Sa 2526	s	52,1	25,0	19,3	13,5	11,5	8,0	7,6					14,6	37,5	62,5
Sa 2527	s	64,0	20,7	15,5	15,8	11,7	9,7	8,2	4,1	4,0			14,0	37,5	57,5
Sa 2528	s	--	23,9	17,1	16,3	13,3	13,8	11,7							
Sa 2529 (=Sa 2533)	d	85,0	26,8	19,7	20,0	14,9	15,6	12,2	10,3	8,6	4,0	4,0			
Sa 2530	s	--	21,7	15,8	12,5	10,5									
Sa 2532	d	>72,1	--	--	16,3	12,3	11,3	9,4	7,3	6,4					
Sa 2534	d	>55	22,5	17,3	15,8	13,4	10,7	9,6							
Sa 2535	s	63,3	28,7	19,8	15,9	13,8	11,3	9,7	5,6	4,8					
Sa 2579	d	--	21,3	15,4	15,4	11,8	11,6	--					14,4	37,5	50
Sa 2636	s	>62,2	20,7	13,4	15,0	11,3	9,8	7,4	4,7	4,0					
idem	d	>67,5	≈21,8	--	14,9	11,5	10,2	8,3	6,2	4,6			16,0		
Sa 2995	s	--	24,7	17,3									15,0	37,5	≈47,5
Sa 9947	s	>49,2	19,3	14,1	13,6	10,2	10,1	8,3					15,6	37,5	52,5
Sa 9948	s	>34	18,3	14,6	9,8	8,5									

n°		L	Ø base		+ 2 cm		+ 4 cm		+ 6 cm		+ 8 cm		D	angle	
			DAP	DT	DAP	DT	DAP	DT	DAP	DT	DAP	DT		a	p
Sa 9949	?	--	--	--											
Sa 10775	d	--	22,5	15,7	17,9	12,6	8,9	8,2							
Sa 10776	d	--	20,5	13,1	12,8	10,0	8,6	7,3							
Sa 10777	d	--	26,9	16,9	17,6	13,1	12,7	9,6					--	42,5	62,5
Sa 10778	d	--	19,4	14,7	12,2	8,7							--	47,5	67,5
Sa 10781	s	--	18,8	15,2	13,7	10,8	8,8	7,8							
Sa 10782	d	--	20,9	15,9	13,5	10,3									
Sa 10783	d	--	17,3	14,5											
Sa 10784	s	--	24,4	18,5	17,2	14,5									
Sa 10785	s	--	26,2	19,7	18,6	14,8									
Sa 10786	s	--	18,1	14,7	12,4	11,0									
Sa 10787	s	--	21,5	17,1	13,3	11,6									
Sa 10788	s	--	23,5	16,9	13,5	11,4									
Sa 10789	s	--	28,5	19,3	19,5	13,8									
Sa 10790	s	--	17,4	13,4											
Sa 10791	d	..	..	..	23,2	19,0	16,3	14,3	10,1	8,8					
Sa 10793a	s	--	28,5	--	19,7	--									
idem	d	--	28,6	18,8	17,5	11,7	11,4	8,2							
Sa 10798	s	--	19,0	14,1	13,6	11,7									
idem	d	--	20,9	--	14,2	--									
Sa 10799	s	--	27,0	--	21,6	15,5	16,2	12,4							
idem	d	--	28,0	18,0	21,1	14,9	14,6	9,6	9,0	6,2					
Sa 10800a	s	--	22,1	--	16,6	--	12,1	11,1	8,1	6,3					
Sa 10800b	d	--	23,1	≤18,3	15,7	11,2	12,0	9,2							
Sa 10801	d	>60,3	19,1	15,2	13,9	11,3	9,8	7,9					--	40	52,5
Sa 10802	s	--	19,9	16,7	13,6	12,5	9,4	8,5							
Sa 10803	s	--	23,8	18,8	13,5	10,3									
Sa 10804a	d	>63,3	25,5	17,2	16,6	12,0	10,1	8,1							
Sa 10804b	s	>57,5	26,3	17,1	15,5	11,5	10,3	7,7							
Sa 10805a	d	>72,7	24,0	16,9	15,7	12,1	12,6	10,0	8,3	6,4					
Sa 10807	s	>74,8	22,3	14,8	17,2	10,9	12,4	8,4	5,8	4,2			--	60	77,5
Sa 10808	s	--	.22	--	17,8	--	12,8	9,5							
idem	d	--	21,2	16,4	17,3	12,1									
Sa 10813	s	--	27,0	19,0	19,1	15,3	11,7	10,4					--	22,5	37,5
Sa 13594	d	--	21,8	14,5	15,6	10,1	10,6	7,9					20,5	30	45
Sa --	s	>69,3	22,5	14,6									13,5	≈32,5	≈40
idem	d	--	22,8	15,2									13,8	≈27,5	≈42,5
San 645	s	--	21,2	14,4	16,3	10,7									
San 674	s	--	>24,0	21,0	>18,5	13,5	12,7	9,9	8,7	6,3					
San 676	d?	--	23,3	16,0											

n°		L	Ø base		+ 2 cm		+ 4 cm		+ 6 cm		+ 8 cm		D	angle	
			DAP	DT	DAP	DT	DAP	DT	DAP	DT	DAP	DT		a	p
San 677	s	>47	25,8	17,2	16,4	11,5	9,6	7,3							
San 678	d	--	24,6	18,7	15,9	13,1									
San 679	s	>45	≈25,4	17,6	15,7	12,3	11,1	7,7							
San 680	s	--	17,2	13,3	10,4	9,1									
San 681	d	--	25,4	16,6	15,7	11,3	8,8	6,8							
San 682	d	--	17,7	14,4	13,6	11,1									
San 683	s	--	≥23,8	18,2	14,7	12,6	10,8	--							
San 684	d	>45,4	--	15,4	14,1	11,1	7,8	7,0							
San 685	d	>77	22,0	17,2	17,7	14,2	13,6	11,3	8,9	7,6					
San 686	s	>41	19,9	15,8	14,6	11,0	8,4	7,8							
San 687	s	--	--	15,0									--	35?	--
San 688	s	>67	26,4	19,4	19,5	15,2	15,6	13,4	11,7	10,2			--	45	65
San 689	d	>59,5	23,1	17,3	16,0	12,1	10,2	7,5							
San 690	d	>63	20,9	16,0	14,0	10,8	10,1	8,2	4,8	4,4			14,5	45	57,5
Ss 47	d	..	22,2	16,1	14,3	12,5	10,3	9,0							
Ss 48	s	..	21,0	14,5	16,5	9,6	11,3	6,9							
Ss 75	d	..	23,3	17,0	16,5	13,6									
Ss 76	s	..	23,9	17,3	15,9	..									
Ss 77	s	..	21,6	14,9											
Ss 710	s	..	29,0	18,4	19,6	14,2	14,7	12,2					16,2	42,5	≈55
idem	d	..	28,0	18,9	19,9	14,3	14,3	10,8					16,2	42,5	≈60

ANNEXE / APPENDIX 2

Dimensions (en mm) des prémolaires et molaires inférieures d'*Eotragus clavatus* de Sansan. Voir Figure 1 pour abréviations.

Measurements (in mm) of the lower cheek teeth of *Eotragus clavatus* from Sansan. See Figure 1 for abbreviations.

n°		p2			p3			p4			m1			m2			m3			
		DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DTpp
Sa 1024	s							12,0	..	..	12,4	7,3	8,0	14,5	8,6	8,6				
Sa 1035	d	7,9	..	3,8	10,0	..	5,5	11,4	..	6,4	12,4	6,6	7,7	13,9	7,9	8,3	16,9	7,7	7,9	4,3
Sa 1038	d				10,1	4,7	5,3	11,7	5,6	6,5	12,2	6,8	7,4	13,7	8,1	8,6	19,3	8,4	8,6	6,0
Sa 1039	s				11,2	..	..	11,9	..	..	10,5	7,1	8,0	12,9	8,3	9,0	19,2	8,2	8,5	5,1
Sa 1039	s				11,4	4,9	6,0	12,1	5,5	7,3	12,6	7,4	7,8	14,1	8,8	8,7	18,4	8,7	8,6	4,6
Sa 1043	s							12,1	5,0	6,9	--	--	--	--	--	--	17,2	7,8	7,7	4,0
Sa 1044	.										12,2	7,5	8,3	14,1	8,8	9,0	19,0	8,3	8,1	4,8
Sa 1046	s										--	--	7,6	13,3	7,7	8,1	17,2	7,3	7,9	4,6
Sa 1048	d													14,5	9,2	9,3	18,8	9,2	9,0	4,8
Sa 1053	s																18,4	8,6	9,2	5,1
Sa 1059	d				10,7	4,8	6,0	11,4	5,3	6,5	11,6	6,9	8,3	13,2	8,4	--	16,4	7,3	8,4	4,1
Sa 1084	s				11,6	5,0	6,0	12,8	5,6	7,4	11,8	7,6	8,5	13,3	9,2	9,4	18,6	8,6	8,8	5,3
Sa 1085	s	8,5	3,8	4,7	10,9	5,0	6,4	12,3	5,7	7,1	11,7	7,2	7,9	13,2	8,9	9,4	18,8	8,8	9,1	5,2
Sa 1096	s	9,4	4,9	≥5,4	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..
Sa 1097	d				10,4	4,8	6,2	11,4	6,8	7,8	12,3	7,9	9,1	14,0	9,6	11,1	16,8	9,6	9,4	5,5
Sa 1098	d	7,8	3,5	3,8	11,2	4,5	5,4	12,5	5,0	6,1	11,2	6,4	7,4	12,7	7,5	8,2	--	--	8,1	--
Sa 1099	d				10,9	5,1	6,1	12,3	5,6	7,4	12,7	7,7	8,6	13,7	8,9	9,2	16,5	7,9	7,9	4,0
Sa 1100	s	8,7	3,6	4,4	11,5	5,0	6,2	12,6	5,5	7,0	12,7	7,3	8,0	15,1	9,0	9,5				
Sa 1101	d				11,0	4,7	5,9	11,4	4,9	6,8	11,8	7,2	8,1	..	..	..	17,2	8,0	8,2	4,9
Sa 1102	s	7,6	3,5	3,8	10,8	4,8	5,9	12,0	5,6	7,0	12,0	7,6	8,0	13,0	8,8	9,4	19,2	8,3	8,6	4,4
Sa 1103	d				10,8	4,9	6,0	10,7	5,2	6,9	10,3	7,6	8,2	13,4	8,8	8,7	18,6	8,3	8,5	5,2
Sa 1104	d										12,0	--	--	13,7	8,6	9,3	19,0	8,0	8,2	5,3
Sa 1105	d										11,9	6,9	7,5	13,2	8,1	8,6	17,6	7,9	8,1	4,7
Sa 1106	d	7,8	3,7	4,1	10,1	4,4	5,8	12,5	5,0	6,8	11,3	7,1	≈8,7	13,0	8,2	9,3	17,9	8,0	8,3	4,6
Sa 1107	d	8,2	3,6	3,9	10,5	4,6	5,3	10,7	5,5	6,1	10,2	--	--	12,7	7,8	8,5	17,5	7,9	8,5	5,2
Sa 1108	d	7,7	3,6	4,4	10,5	4,7	6,0	10,8	5,1	7,6	12,1	7,5	9,1	14,8	8,9	9,6	16,4	8,2	8,6	3,7
Sa 1109	s							11,6	5,1	6,6	11,9	7,2	7,6	12,4	8,3	8,7	≈20,4	8,3	8,0	≥4,4
Sa 1110	s				10,2	4,2	5,5	10,6	4,9	6,4	11,5	6,8	7,1	12,5	8,0	8,1	16,3	7,9	7,7	4,2
Sa 1111	s				10,6	4,7	5,4	11,6	5,2	6,9	10,8	7,4	7,9	13,3	8,8	9,1	18,1	8,5	8,1	4,4
Sa 1112	d																19,1	8,6	8,5	..
Sa 1117	d							12,2	5,4	7,5	12,6	7,6	8,5	15,6	9,5	10,0				
Sa 1118	s										--	--	--	13,6	9,0	8,4	--	--	--	--
Sa 1119	d							12,4	5,7	6,9	11,4	7,4	8,3	12,9	8,7	9,4	18,9	8,4	8,7	5,0
Sa 1120	d				11,3	5,2	6,0	12,1	5,8	7,2	11,3	7,4	7,8							
Sa 1121	d							12,1	5,3	7,5	--	7,5	--							
Sa 1122	d				--	--	5,5	11,0	5,1	7,1										
Sa 1123	s							11,8	5,1	6,8	10,5	6,7	7,3	13,5	8,3	8,4				
Sa 1125	s										11,6	7,4	7,9	13,8	9,2	9,8	19,2	8,9	9,0	4,9
Sa 1126	s										12,4	7,4	7,6	14,2	9,4	9,6				
Sa 1127	d							12,0	5,6	7,3	12,0	7,6	8,3	13,9	9,3	9,7	--	9,0	8,9	--
Sa 1128	d				11,5	5,4	6,5	12,4	6,1	7,8	12,3	7,6	8,6	15,4	8,4	9,4	20,0	9,0	8,5	5,4
Sa 1129	s				10,5	5,1	6,1	12,1	5,6	7,1										
Sa 1130	s							12,0	5,9	7,3	12,6	--	8,2	13,9	9,0	8,6				
Sa 1131	d	8,7	3,7	4,6	11,6	--	6,2													
Sa 1132	s	7,7	--	--	9,8	--	--	11,4	5,5	7,2	10,6	--	--	13,1	--	--	19,3	--	--	--

n°		p2			p3			p4			m1			m2			m3			
		DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DTpp
Sa 1134	d							--	--	--	12,4	7,8	8,8	14,2	9,2	9,9	19,6	8,3	9,0	--
Sa 1135	d							11,9	5,2	6,8	--	--	--	--	--	--	--	--	8,9	4,7
Sa 1137	d				10,8	4,5	5,5	11,5	5,0	6,8	11,6	--	8,8	14,0	8,4	9,0	19,1	8,2	8,1	4,6
Sa 1138	d				10,5	..	..	11,4	..	..	11,4	7,5	8,3	13,2	8,9	9,4	18,8	8,8	9,1	5,2
Sa 1139	d				10,4	4,7	5,7	11,3	5,4	6,9	11,2	7,3	<8,0	12,6	9,1	9,7	19,0	8,9	8,3	4,1
Sa 1140	d				≥11,1	4,8	5,7	11,9	5,0	7,0	10,8	7,0	7,7	13,0	8,4	9,1				
Sa 1141	s	8,0	3,4	4,1	10,9	4,7	5,6	11,9	5,5	6,5	11,3	7,5	7,3	13,8	8,9	9,8	19,8	8,5	8,7	5,3
Sa 1142	d													12,3	8,2	8,7	18,8	9,1	8,7	4,6
Sa 1143	d										..	..	..	..	..	..				
Sa 1144	s																17,6	8,2	8,3	4,4
Sa 1146	d													14,3	9,1	9,7	≥16,9	8,4	8,0	--
Sa 1147	d							11,6	5,4	6,6	10,5	7,0	≥7,6	13,4	8,3	8,7	18,3	8,0	8,0	4,6
Sa 1148	d	8,3	4,8	4,5	11,2	5,1	6,2	11,7	5,1	7,2	11,6	7,4	8,4	13,4	8,7	9,3	≈18,8	8,1	8,3	--
Sa 1149	d													13,6	9,0	9,4	17,0	≥8,1	8,3	4,7
Sa 1150	d							12,0	5,2	6,7	12,2	7,1	7,8	14,2	8,4	9,0	18,5	8,4	9,0	5,3
Sa 1151	d							12,3	5,6	6,9	10,4	7,4	8,7	13,4	9,4	9,7				
Sa 1152	d													14,0	8,7	9,0	18,7	8,4	8,4	4,7
Sa 1154	d							12,4	5,5	7,5	12,0	7,3	8,0	13,3	8,4	8,7	18,3	8,7	8,6	5,4
Sa 1155	d																18,8	8,9	9,8	4,8
Sa 1156	s				9,8	4,8	5,9	11,6	..	7,0	12,3	7,4	8,2							
Sa 1157	d													15,5	8,9	8,5	20,7	9,6	--	≥4,8
Sa 1158	d				9,9	4,7	5,6													
Sa 1159	d	8,7	3,9	4,5	11,3	4,9	6,4													
Sa 1160	s							11,7	5,5	7,5	12,8	7,9	8,9	14,8	9,1	9,6				
Sa 1160	d																19,5	8,9	8,7	5,0
Sa 1162	d							12,6	..	7,1	13,2	7,4	--	15,0	8,9	8,9	19,5	8,0	7,5	4,7
Sa 1163	s							12,0	--	7,4	11,6	7,2	8,0	13,2	8,3	8,9	>17,5	8,3	8,4	5,2
Sa 1164	d							12,3	5,3	6,7	11,7	7,1	8,1	13,8	8,3	8,8	--	--	8,0	--
Sa 1165	d							12,0	5,5	6,4	11,5	7,4	7,9	13,4	8,6	9,4	18,0	8,3	8,3	5,3
Sa 1166	d				10,8	4,6	5,8				--	--	8,1	13,2	8,6	8,9	18,7	8,0	8,5	4,5
Sa 1167	s				11,0	4,5	6,0	12,0	4,6	7,0										
Sa 1168	d							12,0	5,6	7,1	11,1	7,8	--							
Sa 1169	s				≤12	--	6,3	12,6	5,5	7,2	11,5	7,5	8,2	13,4	8,8	9,2				
Sa 1170	d							11,4	5,2	6,6	11,0	7,3	8,1	12,8	8,5	9,1				
Sa 1172	s							--	--	7,2	11,8	7,7	8,1	13,9	8,8	9,0				
Sa 1173	d	9,1	4,0	4,4	11,3	4,8	5,9													
Sa 1174	d							11,5	5,6	7,2	11,3	7,4	--	13,4	9,0	--	18,8	8,7	8,3	4,7
Sa 1175	s										--	--	8,0	14,1	9,3	9,1	18,5	8,7	8,2	5,0
Sa 1176	d							--	--	6,8	11,2	7,3	8,8	13,8	8,6	8,9				
Sa 1177	s				10,4	4,9	5,3													
Sa 1178	d													13,9	9,0	9,1	18,0	8,7	8,2	5,0
Sa 1179	s										10,6	7,6	8,3	12,6	8,5	9,0	18,2	≥8,3	8,6	≥4,6
Sa 1181	s				11,7	4,8	6,1	≥11,5	4,4	≥7,0	11,1	7,2	7,8	13,7	8,8	9,1	17,5	8,4	8,5	4,6
Sa 1182	d	8,7	3,8	4,5	10,9	4,9	6,3	12,5	5,4	7,2	11,4	7,5	7,8							
Sa 1532	d				10,9	5,0	6,0													
Sa 3119	d	8,8	4,2	3,7	10,6	5,2	5,7	11,1	5,6	6,8	<12,5	8,3	8,6	13,9	9,7	9,8	19,5	9,5	9,0	5,3
Sa 9201	s	8,2	3,8	4,4	10,9	4,8	5,8													
Sa 9210	s							12,2	5,3	7,5	--	7,6	--							
Sa 9222	s							11,0	4,4	5,6										

n°		p2			p3			p4			m1			m2			m3			
		DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DTpp
San --	d							11,7	4,9	6,7										
San --	d										12,7	7,5	8,5	15,2	9,4	10,2	20,2	9,3	9,1	5,0
San --	s							12,6	5,2	7,6										
San --(48)	s							12,4	5,4	7,6	12,3	7,7	8,9							
San --	s							12,8	5,8	6,9										
San --	s							≈11,4	5,8	--										
San --	d																>15,0	8,9	8,4	--
San --	s																18,5	9,5	8,4	4,5
San --	d																19,0	8,4	8,4	5,2
San --	d							≈12,0	--	7,1										
San --	d							12,1	6,1	6,7										
Ss 21	s										11,6	7,7	8,3	14,0	8,7	9,2	19,0	8,3	8,0	4,8
Ss 711	d										12,6	7,4	8,3	14,3	8,5	9,0	--	8,2	8,0	--
Ss 5189	d							11,8	5,4	6,5	12,0	7,2	8,4	13,4	8,7	9,8	19,4	8,3	8,7	5,4
Ss 5191	s										11,2	7,7	7,8	13,8	8,9	9,2				
Ss 5192	s				11,0	4,5	5,7	12,0	5,0	6,7	11,9	7,4	8,1							
Ss 5193	d	8,7	3,7	4,2	11,2	5,0	6,2	12,8	5,6	7,0	12,7	7,6	8,7							
Ss 5194	d				10,7	5,0	6,0	12,3	5,7	7,3	11,8	8,0	9,0							
Ss 5195	s																17,7	8,5	8,8	5,3
Ss 5196	d																19,0	8,6	8,8	4,8
Ss 5197	s																--	8,8	8,7	--
Ss 5198	s																19,4	8,8	9,4	5,6
Ss 5199	s																18,4	8,1	8,0	≈4,5
Ss 5200	d																18,9	8,3	8,5	5,1

ANNEXE / APPENDIX 3

Dimensions (en mm) des molaires inférieures déciduales et des molaires permanentes associées d'*Eotragus clavatus* de Sansan. Voir Figure 1 pour abréviations.

Measurements (in mm) of the lower decidual and associated permanent molars of *Eotragus clavatus* from Sansan. See Figure 1 for abbreviations.

[illegible]

ANNEXE / APPENDIX 4

Dimensions (en mm) des prémolaires et molaires supérieures d'*Eotragus clavatus* de Sansan. Voir Figure 1 pour abréviations.

Measurements (in mm) of the upper cheek teeth of *Eotragus clavatus* from Sansan. See Figure 1 for abbreviations.

n°		P2				P3				P4			M1			M2			M3		
		DAPo	DAPs	DTa	DTp	DAPo	DAPs	DTa	DTp	DAPo	DAPs	DT	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp
Sa 1033	s	10,3	9,6	7,4	8,5	--	≈9,3	--	--	8,6	8,6	11,5	11,9	13,5	12,6	14,4	--	--	13,1	14,0	11,5
idem	d	10,5	9,3	--	--	10,5	10,0	--	--	--	--	--	11,7	--	--	--	--	--	12,8	--	--
Sa 1036	s												--	--	--	--	--	--	13,4	13,2	11,7
idem	d	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	--	13,2	--	--	13,8	--	--
Sa 1040	d												--	13,0	11,8	13,5	14,8	13,5	≥13,6	--	--
Sa 1057	d	10,9	8,9	6,8	7,9	10,8	8,9	7,5	9,9	9,1	8,6	11,2	12,4	12,6	12,3	13,3	13,7	12,7	11,8	12,8	11,5
Sa 1058	d																		13,9	--	--
Sa 1060	s															13,6	14,3	13,5	13,1	13,9	≈12,4
idem	d									≈8,9	--	10,7	≈11,4	--	12,5	≈12,9	--	--	--	--	--
Sa 1061	d					11,1	10,0	7,6	9,1	9,9	9,9	11,8	12,0	13,0	12,0	13,6	15,1	13,7	13,5	14,2	12,4
Sa 1062	s	10,6	9,6	6,8	--	10,4	9,7	7,5	9,4	8,6	8,0	10,7	12,4	13,1	12,5	14,4	14,6	13,7	13,5	14,0	12,0
Sa 1063	s	--	--	--	--	10,3	9,8	--	9,1	8,9	--	11,9	13,6	14,3	14,0	14,9	15,4	13,8	13,5	15,6	13,3
Sa 1064	s												≈11,8	--	13,7	15,2	16,2	15,0	13,8	15,9	14,0
Sa 1065	d					10,2	9,7	--	10,1	9,1	8,5	11,7	12,6	12,7	12,6	14,0	15,6	14,1	--	15,3	--
Sa 1066	d									9,5	9,2	11,6	14,5	13,6	13,1						
Sa 1067	d	12,1	11,5	6,8	8,2	11,9	10,8	7,8	9,4	10,2	9,9	11,9	--	--	--						
Sa 1068	s												12,1	12,6	12,2	13,9	14,6	13,4	13,3	14,3	12,2
Sa 1069	d	10,4	9,3	6,4	8,0	10,1	9,9	±6,7	9,1	8,5	8,0	10,6	12,5	12,4	12,4						
Sa 1073	d	9,1	8,7	6,9	7,9	9,9	9,3	≤8,0	9,1	9,2	8,8	11,0	10,5	12,6	11,9	12,8	13,6	12,0	12,6	13,0	11,4
Sa 1074	d									9,2	8,8	12,3	13,9	13,9	13,6	15,2	16,3	15,6	14,0	15,7	13,5
Sa 1075	d	11,2	10,9	7,1	7,7	11,4	10,8	7,8	9,7	9,3	8,7	11,5	12,8	13,3	12,8	14,7	15,0	13,7	13,0	±13,3	11,2
Sa 1076	d															13,4	14,6	14,1	13,4	14,2	12,4
Sa 1079	s																		12,0	12,5	11,5
Sa 1081	s															13,3	15,1	13,1	13,6	14,7	12,3
Sa 1082	s					10,6	10,4	7,2	8,8	9,9	8,5	10,7	12,4	13,0	12,3	14,6	14,6	13,4	13,3	13,4	12,6
Sa 1083	d	10,5	9,4	6,7	8,0	10,9	9,9	7,2	9,1	8,6	8,2	11,0	12,1	13,3	12,6	13,4	14,5	13,6	12,5	14,0	12,6
Sa 1093	s					10,9	9,8	7,0	10,0	--	--	--	--	--	12,5	13,8	14,2	13,6	13,0	14,2	12,5
Sa 1091	s	9,8	8,9	7,2	8,1	9,7	8,5	7,6	10,0	8,3	7,7	11,0	11,4	12,6	12,9	13,7	14,3	13,8	13,0	14,0	11,7
Sa 1094	d	10,0	10,0	7,1	8,4	11,3	10,9	7,5	10,3	9,6	9,0	11,9	≥11,8	--	--				13,8	14,0	12,0
Sa 1096	s	10,2	9,7	8,1	--	10,9	10,4	8,8	11,2	10,7	10,1	12,9	11,7	14,4	13,6	14,4	15,2	14,0	15,7	14,6	12,8
idem	d	10,1	9,7	8,4	10,1	11,4	11,2	8,7	10,2	11,1	10,3	12,5	12,5	13,7	--	14,2	15,6	--	--	--	--
Sa 1192	s					12,0	10,0	7,6	9,2	10,3	9,4	11,5	12,5	13,2	12,9	15,4	15,4	14,0	13,5	13,9	12,7
(+Sa 1080)																					
Sa 9718	s	10,9	10,6	6,7	8,0	11,6	11,0	7,5	10,2	9,3	8,5	11,8	13,0	14,2	13,7	14,9	15,3	14,2	13,3	14,4	13,1
idem	d	10,7	10,0	6,9	8,1	10,8	10,4	7,4	10,1	8,8	7,8	11,8	12,7	13,7	13,5	14,8	15,8	14,7	13,6	15,2	13,2
Sa 9723	d					10,4	9,6	7,2	8,9	9,3	8,4	11,9	10,9	12,1	12,9	12,5	14,3	13,0	12,6	14,0	12,2
Sa 9921	s	10,2	9,6	6,5	7,8	10,8	10,0	7,1	9,7	8,9	8,5	11,2	11,1	13,4	12,4	13,2	15,0	13,7	--	--	--
Sa 9925	s									8,2	7,9	11,8	11,1	13,2	12,3	13,4	14,4	13,5	12,0	13,4	11,9
Sa 10152	s									9,8	9,0	12,5	11,1	13,0	12,0	13,1	13,9	13,4	≥13,9	14,8	13,6
Sa 10678	d	10,6	9,8	6,4	7,6	9,9	8,8	--	8,7	8,2	8,1	11,1	11,8	12,8	12,5	13,4	14,2	13,2	12,1	--	11,8
Sa 10793b	s	12,0	10,7	7,0	8,2	12,0	10,0	8,7	10,5	--	--	11,7	<13,2	12,7	≈11,9	≈14,0	15,2	14,4	14,1	>15,5	
Sa 10793c	d												12,8	12,6	12,7	13,7	≤15,2	14,2	14,2	15,3	14,9
Sa 10793d	d	11,9	11,2	7,4	8,4																
Sa 10797c	s	9,5	9,0	6,6	7,8	10,4	9,7	7,6	9,5	--	--	--	11,5	12,9	12,9	12,9	13,4	13,6	12,2	14,2	12,5
Sa 10797d	d	9,9	9,4	6,9	7,8	10,0	9,1	8,0	9,8												
Sa 10799	d												11,4	13,1	13,1	12,7	14,5	--	12,5	--	--
Sa 10805b	d															15,4	--	--	14,0	--	--
Sa 13594	s	9,8	9,4	6,5	8,3	10,8	9,0	7,0	9,8	7,6	7,5	11,9	--	11,6	11,2	≥13,0	--	--	13,0	14,0	12,2
idem	d					9,7	9,4	6,9	9,8	7,8	7,6	11,7	10,2	11,3	11,4	12,5	14,8	13,6	≥12,4	13,9	11,9
San --	d					10,2	9,8	7,7	10,2	9,8	9,3	11,3									
San -(61)	d												--	--	12,3	14,4	14,4	--	≥12,4	13,5	--
San --	s					11,2	10,5	6,4	8,4												
San --	s									9,1	9,1	11,4									
SS 100	d	10,2	9,4	≤8,7	≤10,5	10,3	9,6	≤10,6	≤12,1	7,4	7,4	≤13,7	12,1	14,5	13,7	13,4	16,7	15,7	12,7	15,5	14,0
SS 5308	d												11,9	13,3	12,8	14,4	15,1	15,5			

ANNEXE / APPENDIX 5

Dimensions (en mm) des molaires supérieures déciduales et permanentes associées d'*Eotragus clavatus* de Sansan. Voir Figure 1 pour abréviations.
Dimensions (in mm) of the upper decidual and associated permanent molars of Eotragus clavatus from Sansan. See Figure 1 for abbreviations.

n°		D2			D3			D4			M1		
		DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp	DAP	DTa	DTp
Sa 1072	s	8,8	5,9	6,5	10,6	6,8	9,0	12,0	12,2	11,8	13,3	14,3	≥13,0
Ss 8	s	11,4	5,7	7,0	11,9	5,8	8,5	11,8	10,5	10,7	13,8	13,8	13,8

ANNEXE / APPENDIX 6

Dimensions (en mm) des premières ou deuxièmes molaires inférieures isolées d'*Eotragus clavatus* de Sansan. Voir Figure 1 pour abréviations.
Dimensions (in mm) of the isolated first or second lower molars of Eotragus clavatus from Sansan. See Figure 1 for abbreviations.

n°		DAP	DTa	DTp
Sa 10710	d	14,9	10,1	10,1
Sa 11126	s	13,0	7,8	8,7
Sa 13993	d	12,6	7,3	>8,4
Sa 13935	d	12,3	7,6	8,6
San --	s	13,4	9,0	9,7
San --	d	14,0	9,0	9,6
San --	d	12,2	7,2	8,0
San --	d	12,0	7,7	9,1
San --	s	12,9	7,6	8,4
San --	s	12,6	7,3	8,6
San --	d	>11,8	8,2	9,6
San --	s	15,1	9,1	9,9
San --	s	12,4	7,3	7,5
Ss 5201	d	14,6	9,2	9,8
Ss 5202	s	14,0	9,0	10,3
Ss 5203	d	14,1	8,9	9,8
Ss 5204	d	12,3	7,5	7,9
Ss 5205	d	13,4	8,9	9,7
Ss 5206	d	10,9	7,3	8,3
Ss 5208	d	12,5	8,0	8,3
Ss 5210	s	12,5	8,1	8,7
Ss 5211	d	12,4	7,6	8,9

ANNEXE / APPENDIX 7

Hypsodontie d'*Eotragus clavatus* de Sansan comparée avec l'hypsodontie de quelques autres Bovidae - prémolaires et molaires inférieures : *Eotragus* de Sansan, Artenay (MNHN), Faluns de la Touraine et de l'Anjou (MNHN), Göriach (SLJG), Veltheim (NSSW) et Manchones I (IVAU); *Pseudoeotragus seegrabensis* de Seegraben près Leoben (SLJG); *Tethytragus koehlerae* de La Grive (UCBL) et de Çandir (IPS); *Tethytragus? stehlini* d'Arroyo del Val III, IV et VI, de Manchones I (IVAU) et de Paracuellos III (MNCN); *Turcocerus gracilis* de Çandir (IPS) et *Hypsodontus pronaticornis* de Çandir (IPS).

Hypsodonty of Eotragus clavatus from Sansan compared to the hypsodonty of selected other bovids - lower cheek teeth: Eotragus from Sansan, Artenay (MNHN), Faluns de la Touraine et de l'Anjou (MNHN), Göriach (SLJG), Veltheim (NSSW) and Manchones I (IVAU); Pseudoeotragus seegrabensis from Seegraben near Leoben (SLJG); Tethytragus koehlerae from La Grive (UCBL) and Çandir (IPS); Tethytragus? stehlini from Arroyo del Val III, IV and VI and Manchones I (IVAU) and from Paracuellos III (MNCN); Turcocerus gracilis from Çandir (IPS) and Hypsodontus pronaticornis from Çandir (IPS).

taxon	gisement	numéro		H	DAP	DT	100 x H/DAP	100 x H/DT
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1035	p2	5,5	7,9	3,8	70	145
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 9951	p2	4,9	8,9	4,3	55	114
<i>Turcocerus gracilis</i>	Çandir	CAI/24	p2	3,7	5,6	2,8	66	132
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1035	p3	7,5	10,0	5,5	75	136
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1099	p3	7,9	10,9	6,1	72	130
<i>Eotragus clavatus</i>	Manchones I	MA I 5052	p3	8,2	11,9	5,6	69	146
<i>Tethytragus koehlerae</i>	Çandir	CA 5/35	p3	7,0	9,2	5,0	76	140
<i>Tethytragus stehlini</i>	Arroyo del Val IV	AR IV 128	p3	>7,8	10,2	7,1	>76	>110
<i>Eotragus clavatus</i>	Faluns	Fs 2366	p4	≥8,0	11,0	6,7	≥73	≥119
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1035	p4	9,7	11,4	6,4	85	152
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1043	p4	9,5	12,1	6,9	79	138
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	San --	p4	10,2	12,1	6,7	84	152
<i>Eotragus clavatus</i>	Manchones I	MA I 5052	p4	9,5	≥12,4	6,7	≤77	142
<i>Turcocerus gracilis</i>	Çandir	C1/23	p4	>9,5	9,6	5,7	>99	>167
<i>Hypsodontus pronaticornis</i>	Pasalar	H 889	p4	>12,1	15,6	8,5	>78	>142

				Ha	Hp	DAP	DAPb	DTa	DTp	100 x Ha/DAP	100 x Hp/DAP	100 x Ha/DTa	100 x Hp/DTp
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1042	m1	9,8	9,2	12,7	7,5	7,8	77	72	131	118	
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 13935	m1	10,1	10,0	12,3	11,8	7,6	8,6	82	81	133	116
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	San --	m1	>8,5	9,1	12,3		8,3	9,0	>69	74	>102	101
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	San --	m1	--	10,0	13,2		7,8	9,4	--	76	--	106
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	San --	m1	9,0	9,3	12,2		7,2	8,0	74	76	125	116
<i>Pseudoeotr. seegrabensis</i>	Seegraben	3742	m1	..	8,3	10,7		6,0	6,6	..	76	..	126
<i>Hypsodontus pronaticornis</i>	Çandir	CA	m1	>18,4	>20,0	19,8	17,1	9,3	10,9	>93	>101	>198	>183
<i>Hypsodontus pronaticornis</i>	Çandir	CA V/7	m1	22,6	21,3	19,9	17,3	10,7	11,7	114	107	211	182
<i>Hypsodontus pronaticornis</i>	Pasalar	H111	m1	>12,7	>12,4	15,8	15,7	10,0	9,7	>80	>78	>127	>128
<i>Tethytragus koehlerae</i>	Çandir	CA V/50	m1	>9,9	>9,2	11,4		6,5	7,4	87	81	152	124
<i>Tethytragus stehlini</i>	Arroyo del Val VI	AR VI 148	m1	>12,7	12,0	13,6	12,5	8,2	8,5	--	88	--	141
<i>Eotragus aff. clavatus</i>	Göriach	2022	m2	..	≥10,4	13,0		8,8	9,3	..	≥80	..	≥112
<i>Eotragus aff. clavatus</i>	Faluns	Fs 1028	m2	10,1	9,7	12,3		8,5	8,8	82	79	119	110
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 10710	m2	11,4	11,0	14,9	13,4	10,1	10,1	77	74	113	109
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 13800	m2	11,4	--	14,8		8,2	8,8	77	--	130	--
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Ss 5210	m2	8,8	9,7	12,5		8,1	9,7	70	78	109	100
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Ss 5211	m2	..	9,2	12,4		7,6	8,9	..	74	..	103
<i>Pseudoeotr. seegrabensis</i>	Seegraben	3715	m2	..	>9,2	12,1		7,9	8,0	..	>76	..	>115
<i>Turcocerus gracilis</i>	Çandir	CA --	m2	15,2				6,7				227	
<i>Turcocerus gracilis</i>	Çandir	C1/23	m2	>14,4	>13,9	13,2	11,8	7,3	7,9	>109	>105	>197	>176

				Ha	Hp	DAP	DAPb	DTa	DTp	100 x Ha/DAP	100 x Hp/DAP	100 x Ha/DTa	100 x Hp/DTp
<i>Hypsodontus pronaticornis</i>	Çandır	CA I/16	m2	≥29,6	--	--	--	11,8	--	--	--	≥251	--
<i>Bovidae indet.</i>	Arroyo de Val IV	?AR IV 301	m2	21,0	20,7	≈18,9	--	≈10,5	≈11,3	≈111	≈110	≈200	≈183
<i>Tethytragus koehlerae</i>	Çandır	C	m2	11,7	11,9	12,4		7,9	7,8	94	96	148	153
<i>Tethytragus koehlerae</i>	Çandır	CA 1/2	m2	--	11,2	12,2		7,2	7,9	--	92	--	142
<i>Tethytragus koehlerae</i>	Çandır	CA I/9	m2	>12,6	..	13,3		8,6	9,4	>95	..	>147	..
<i>Tethytragus koehlerae</i>	Çandır	--	m2	11,4	>10,5	13,1		8,3	9,0	87	>80	137	>117
<i>Tethytragus koehlerae</i>	Çandır	CA V/50	m2	11,6	10,6	13,4		8,1	8,7	87	79	143	122
<i>Tethytragus koehlerae</i>	Çandır	CA I/50	m2	12,5	11,7	12,6	12,1	7,8	7,6	99	93	160	154
<i>Tethytragus koehlerae</i>	Çandır	CA V/1	m2	10,1	10,5	13,1		7,3	8,0	77	80	138	131
<i>Tethytragus koehlerae</i>	La Grive	UCBL	m2	11,9	..	13,4		8,4	9,2	89	..	142	..
<i>Tethytragus stehlini</i>	Arroyo del Val IV	AR IV 298	m2	..	14,1	15,1		9,2	9,2	..	93	..	153
<i>Tethytragus stehlini</i>	Arroyo del Val VI	AR VI 145	m2	15,6	15,1	16,6	15,2	--	--	94	91	--	--
<i>Tethytragus stehlini</i>	Manchones I	MA I 5067	m2	14,7	14,0	16,3	15,0	..	..	90	86	..	..
<i>Tethytragus stehlini</i>	Manchones I	MA I 5124	m2	15,6	14,6	16,1	14,1	8,9	8,9	97	91	175	164
<i>Tethytragus stehlini</i>	Manchones I	MA I 5129	m2	13,6	13,5	14,6	12,9	7,6	8,4	93	92	179	161
<i>Tethytragus stehlini</i>	Manchones I	MA I 5147	m2	14,5	14,6	15,4	14,3	8,9	8,9	94	94	163	164
<i>Eotragus aff. clavatus</i>	Göriach	2022	m3	..	10,3	17,7		8,5	8,7	..	58	..	118
<i>Eotragus aff. clavatus</i>	Göriach	3734	m3	..	>10,3	16,8		7,3	7,7	..	>61	..	>134
<i>Eotragus aff. clavatus</i>	Faluns	Fs 6180	m3	10,9	11,3	20,3		9,6	9,1	54	56	114	124
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1035	m3	10,4	10,7	16,9		7,7	7,9	61	63	135	135
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1043	m3	11,0	--	17,2		7,8	7,7	64	--	141	--
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1044	m3	--	11,2	19,0		8,3	8,1	--	59	--	138
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1046	m3	10,5	10,9	17,2		7,3	7,9	61	63	144	--
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1053	m3	10,2	..	18,4		8,6	9,2	55	--	119	--
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1101	m3	10,4	..	17,2		8,0	8,2	60	..	127	..
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1105	m3	10,2	>9,0	17,6		7,9	8,1	58	>51	129	>111
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1110	m3	9,5	>9,4	16,3		7,9	7,7	58	>58	120	>122
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1128	m3	11,4	..	20,0		9,0	8,5	57	--	127	..
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Ss 711	m3	11,2	10,9	--		8,2	8,0	--	--	137	136
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Ss 5198	m3	10,0	10,2	19,4		8,8	9,4	52	53	114	109
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Ss 5200	m3	10,8	10,9	18,9		8,3	8,5	57	58	130	128
<i>Eotragus cristatus</i>	Veltheim	468	m3	9,4	..	16,7		..	..	56	..	..	..
<i>Pseudoeotr. seegrabensis</i>	Seegraben	3715	m3	..	>11,1	17,0		7,7	7,5	--	>65	--	>148
<i>Turcocerus gracilis</i>	Çandır	C1/23	m3	>16,2	>15,5	17,3	16,4	7,3	7,1	>94	>90	>222	>218
<i>Hypsodontus pronaticornis</i>	Çandır	CA --	m3	>>33,4	--	--	--	12,5	--	--	--	>>267	--
<i>Tethytragus sp.</i>	Pasalar	H 300	m3	24,8	22,6	--	--	13,1	13,1	--	--	189	173
<i>Tethytragus sp.</i>	Pasalar	H 923	m3	30,4	31,9	38,7	35,4	13,1	12,8	79	82	232	249
<i>Tethytragus koehlerae</i>	Çandır	--	m3	10,6	..	16,9		8,3	8,7	63	..	128	..
<i>Tethytragus koehlerae</i>	Çandır	C	m3	11,6	≥11,5	17,5		8,3	8,5	66	≥66	140	135
<i>Tethytragus koehlerae</i>	Çandır	C 5/35	m3	12,1	12,7	--		8,8	--	--	--	138	--
<i>Tethytragus koehlerae</i>	Çandır	--	m3	11,9	..	18,1		..	..	66	..	..	..
<i>Tethytragus koehlerae</i>	Çandır	C	m3	12,2	12,6	--		9,0	9,9	--	--	136	127
<i>Tethytragus koehlerae</i>	La Grive	UCBL	m3	12,1	..	16,2		7,4	7,4	75	..	164	..
<i>Tethytragus stehlini</i>	Paracuellos	PA 1240	m3	13,9	13,0	19,2		8,8	7,9	72	68	158	165
<i>Tethytragus stehlini</i>	Arroyo del Val IV	AR IV 298	m3	155	14,2	19,1	19,0	9,1	8,8	81	74	170	161
<i>Tethytragus stehlini</i>	Arroyo del Val IV	AR IV 300	m3	..	14,4	19,8		9,0	8,7	..	73	..	166
<i>Tethytragus stehlini</i>	Manchones I	MA 5125	m3	>14,3	13,6	--	--	9,0	8,5	--	--	>159	160

ANNEXE / APPENDIX 8

Hypsodontie d'*Eotragus clavatus* de Sansan comparée avec l'hypsodontie de quelques autres bovidés - molaires supérieures. Voir Annexe 7 pour la provenance des spécimens.

Hypsodonty of Eotragus clavatus from Sansan compared with the hypsodonty of some other bovids - upper molars. See Appendix 7 for the provenance of the specimens.

				Ha	Hp	DAP	DAPb	DTa	DTp	100 x Ha/DAP	100 x Hp/DAP	100 x Ha/DTa	100 x Hp/DTp
<i>Eotragus artenensis</i>	Artenay	AR 28	M1	>8,4	7,8	11,1		10,5	9,8	>76	70	80	80
<i>Tethytragus stehlini</i>	Manchones I	MA I 5107	M1	12,1	13,5	14,5	12,7	12,9	13,0	83	93	94	104
<i>Eotragus artenensis</i>	Artenay	AR 23	M2	9,7	8,3	12,4		11,8	10,9	82	67	82	76
<i>Turcocerus gracilis</i>	Çandır	CA --	M2	>13,7	>14,4	13,1	11,3	11,6	11,3	>105	>110	>118	>127
<i>Tethytragus stehlini</i>	Manchones I	MA I 5086	M2	15,9	15,3	16,2	14,4	15,1	14,2	98	94	105	108
<i>Tethytragus stehlini</i>	Manchones I	MA I 5087	M2	15,3	14,5	16,4	14,8	14,5	14,0	93	88	106	104
<i>Eotragus clavatus</i>	Sansan	Sa 1063	M3	>11,2	10,5	13,5		15,6	13,3	>83	78	>72	79
<i>Turcocerus gracilis</i>	Çandır	CA --	M3	15,2	14,7	>12,4	--	10,9	--	<123	<119	139	--
<i>Tethytragus koehlerae</i>	La Grive	MNCN	M3	10,2	10,4	12,0		12,0	10,5	85	87	85	99
<i>Tethytragus stehlini</i>	Paracuellos III	PA 1183	M3	12,6	12,6	14,2	12,1	13,8	12,6	89	89	91	100
<i>Tethytragus stehlini</i>	Arroyo del Val III	AR III --	M3	>14,8	14,1	16,2	16,2	14,7	14,2	>91	87	>101	99
<i>Tethytragus stehlini</i>	Arroyo del Val VI	AR VI 167	M3	14,0	13,1	15,1	14,3	14,1	12,9	93	87	99	102

ANNEXE / APPENDIX 9

Longueur (mm) du diastème c-p2 chez *Eotragus clavatus* de Sansan.

Length (mm) of the diastema c-p2 in Eotragus clavatus from Sansan.

Sa 1098	38,5
Sa 1106	38,3
Sa 1110	33
Sa 1135	>29
Sa 1137	>31
Sa 1138	>31,5
Sa 1140	>35,5
Sa 1158	>36
Sa 1170	>33,4
Sa 9940	34
Sa 10171	>50,2
Sa 11005	>38,1
Sa 11285	41,6
Sa --	>45

ANNEXE / APPENDIX 10

Profondeur (en mm) de la mandibule en dessous des dents jugales et 10 mm et 20 mm en avant de la p2 chez *Eotragus clavatus* de Sansan.

Depth (in mm) of the mandible below the cheek teeth and 10 mm and 20 mm anteriorly to p2 in Eotragus clavatus from Sansan.

n°	20 mm	10 mm	p2	p3	p4	m1	m2	m3
Sa 1532		11,8	17,5	17,5				
Sa 1106				18,2	18,0	20,5	21,5	>24,7
Sa 1141				18,4	18,5			
Sa 9201			18,0	17,3				
Sa 9210			17,7	16,6	18,9			
Sa 9902	11,9	12,4						
Ss 5189							21,2	22,7
Ss 5192				18,2	17,5	19,9		
Ss 5191						19,7	21,1	
Ss 5193		12,6	17,8	17,8	18,0			
Ss 5194		11,9	16,8	17,6	18,3			