

Article original

Ruminants (Mammalia, Artiodactyla : Tragulidae, Cervidae, Bovidae) des gisements du Miocène supérieur (Turolien) de Dytiko (Grèce)

Ruminants (Mammalia, Artiodactyla: Tragulidae, Cervidae, Bovidae) from the latest Miocene (Turolian) of Dytiko (Greece)

Geneviève Bouvrain^{a,*}, Louis de Bonis^b

^a UMR CNRS 5143, université Pierre-et-Marie-Curie Paris 6, case 106, 4, place Jussieu, 75005 Paris, France

^b Laboratoire de géobiologie, biochronologie et paléontologie humaine, UMR CNRS 6042, université de Poitiers, 40, avenue du recteur Pineau, 86022 Poitiers, France

Disponible sur Internet le 22 mai 2007

Résumé

Les trois gisements de vertébrés fossiles de Dytiko (Dytiko 1 = DTK, Dytiko 2 = DIT et Dytiko 3 = DKO) sur la rive droite de la basse vallée de l'Axios (Macédoine, Grèce) ont été datés du Miocène supérieur terminal (Turolien, MN 13). La faune a déjà été partiellement décrite dans plusieurs publications. Les ruminants y occupent une place importante et leur étude est ici complétée par la description de spécimens inédits dont une nouvelle espèce de Bovidae, *Dytikodorcas longicornis* n. g., n. sp.. À côté des girafes *Bohlinia attica* et *Palaeotragus rouenii*, on y trouve des Bovidae, des Cervidae et des Tragulidae. Chez les premiers il faut noter, parmi les Boselaphini, l'abondance de *Dystychoceras* et la rareté de *Tragoportax* alors que l'inverse est constaté pour les autres gisements du Miocène supérieur de Grèce. Cette particularité pourrait provenir d'un habitat différent, avec un couvert végétal boisé plus important. La même raison pourrait être invoquée pour la présence de Cervidae et de Tragulidae pour lesquels il faut signaler qu'il s'agit de la dernière apparition en Europe du genre *Dorcatherium*, une relique du Miocène moyen. L'ensemble de la faune de ruminants correspond à la province faunique gréco-iranienne mais on y retrouve des éléments de répartition plus septentrionale qui n'appartiennent pas seulement à cette province.

© 2007 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : bouvrain@ccr.jussieu.fr (G. Bouvrain).

Abstract

The fossil vertebrate bearing localities of Dytko (Dytiko 1 = DTK, Dytiko 2 = DIT and Dytiko 3 = DKO) on the right bank of the lower valley of Axios river (Macedonia, Greece) were dated to the end of the late Miocene (Turolian, MN 13). The fauna was partially described in several publications. Ruminants are a large part in this fauna and their study is completed here by the descriptions of original specimens among which there is a new species of Bovidae, *Dytikodorcas longicornis* n. g., n. sp. There is only two species of giraffids, *Bohlinia attica* and *Palaeotragus rouenii*, the first one was inhabitant of the Greco-Iranian faunal province, as were the bovids *Palaeoreas* and *Protragelaphus*. Among the Bovidae, Boselaphini are present through the two genera *Dystychoceras* and *Tragoportax*, the former being very abundant and the latter quite rare. The reverse is true in the other localities of the late Miocene of Greece probably because the palaeoenvironment of Dytko was a little different with more wooded areas. The presence of cervids and tragulids are certainly due to the same reason. Cervids are more forest dwellers than most of the bovids and nowadays tragulids deal with dense forested areas. Dytko is the last European occurrence in Europe of the tragulid *Dorcatherium* which is a fossil relict of the middle Miocene. Recent studies of the dental microwear of the late Miocene ruminants reach the same conclusion. It seems that, in Greece, the end of the late Miocene (MN 13) was more humid than the Vallesian (MN 10), the first interval of the continental late Miocene, and than the lower part of the Turolian (MN 11 and MN 12). The whole set of the Dytko fauna of ruminants belongs to the Greco-Iranian faunal province but it contains some taxa which dealt in more northern areas and did not belong to this province. *Hispanodorcas* was known from Spain to Ukraine, *Gazella schlosseri* was recovered in Ukraine and *Procapreolus* in Ukraine, Moldavia, Austria, Hungary, and Italy close to the Mio-Pliocene boundary. Finally, we can note that the Dytko ruminant fauna is close to that of the locality Vozarci, Tivkes basin (FYROM), with *Palaeoreas*, *Gazella*, *Palaeoryx*, *Dystychoceras* and *Hispanodorcas*.

© 2007 Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Miocène supérieur ; Grèce ; Mammalia ; Artiodactyla ; Ruminantia ; Bovidae ; Cervidae ; Tragulidae

Keywords: Late Miocene; Greece; Mammalia; Artiodactyla; Ruminantia; Bovidae; Cervidae; Tragulidae

Situés en Macédoine centrale (Grèce), les séries fossilifères de Dytko appartiennent à une formation sédimentaire continentale composée de grès fins, sables, graviers ou argiles et surmontée par les calcaires d'Agriossykia qui terminent le comblement miocène de la basse vallée de l'Axios (Mercier, 1968; Mercier et Sauvage, 1963; Bonis et al., 1988). Ce comblement a commencé par le dépôt de la formation de Nea Messimvria datée du Vallésien supérieur (MN 10) puis par celui de la formation de Vathylakkos (Turolien inférieur et moyen ou MN 11 et 12) qui repose en discordance sur la précédente. Les couches de Dytko se trouvent sur la rive droite de l'Axios, les deux autres formations affleurant sur la rive gauche. Trois gisements de mammifères fossiles ont été exploités à proximité du village de Dytko. L'étude de l'ensemble de la faune de mammifères a permis de situer ces sites dans le Turolien supérieur ou MN 13 (Bonis et Koufos, 1999). Parmi les artiodactyles, les tragulidés, les cervidés et certains des bovidés ont juste été signalés dans des listes fauniques alors que d'autres bovidés ont fait l'objet de description plus détaillée (Bouvrain, 1978, 1980, 1988, 1996; Bouvrain et Bonis, 1988). Bien que, surtout pour les deux premières familles, les restes soient fragmentaires, il nous a semblé nécessaire de donner quelques précisions sur ces fossiles.

Abréviations : DTK, Dytiko 1 ; DIT, Dytiko 2 ; DKO, Dytiko 3. (Université de Thessaloniki). Slq, Salonique (MNHN, Paris). DAP, diamètre antéropostérieur ; DT, diamètre transversal ; H, hauteur ; L, longueur. Sauf indication contraire, les mensurations sont données en millimètres (mm). L'indice d'hypsodontie correspond à : hauteur du deuxième lobe/longueur occlusale mesurées sur

des dents non usées. Les mensurations des os des membres sont prises selon les indications de Heintz (1970) et de Köhler (1993).

1. Bovidae Gray, 1821

Une espèce de Boselaphini, *Dystychoceras macedoniensis*, est présente dans les trois gisements (Bouvrain, 1988), d'autres bovidés se rencontrent dans seulement deux d'entre eux : *Protragelaphus theodori* (DTK et DKO), *Palaeoreas lindermayeri* (DTK et DIT), et *Gazella deperdita* (DTK et DIT) (Bonis et Koufos, 1999) (Tableau 1). D'autres taxons, moins bien représentés, sont encore inédits et leur description fait l'objet de cet article. Le gisement de Dytiko 1 ayant été fouillé plus longtemps que les deux autres, la faune en est bien sûr mieux connue.

1.1. Dytiko 1

Deux bovidés de grande taille sont représentés par quelques pièces dentaires et des os des membres dans le matériel de Dytiko 1.

1.1.1. *Tragoportax* sp.

À côté des nombreux restes de *Dystychoceras macedoniensis*, les Boselaphini sont représentés par quelques spécimens attribuables au genre *Tragoportax* Pilgrim, 1937.

Matériel :

DTK 12: Mandibule droite avec p3-m3: p3 = 14,6 × 9,8; p4 = 16,6 × 10,4; m1 = (18,2) × 11,7; m2 = 19,5 × 13,6 × 14,4; m3 = 27,5 × 14,2 × 13 × 8; m1-m3 = 66; p2-m3 = (112).

DTK 21 = Maxillaire droit avec D3-M3 (incluse): D3 = 17 × 13; D4 = 17,6 × 16,5 × 16,9; M1 = 21,2 × 18,8 × 18,6; M2 = 23,4 × 21,7 × 20,7 hauteur 2° lobe = 23,5.

Tableau 1

Liste des taxons de ruminants présents dans les trois gisements de Dytiko

Table 1

Distribution of represented ruminant taxa in the three fossil localities of Dytiko

	Dytiko 1 (DTK)	Dytiko 2 (DIT)	Dytiko 3 (DKO)
Tragulidae	–	<i>Dorcatherium</i> sp.	<i>Dorcatherium</i> sp.
Cervidae	? <i>Procapreolus</i> sp.	–	–
Giraffidae	<i>Bohlinia attica</i>	<i>Bohlinia attica</i>	–
	–	<i>Palaeotragus rouenii</i>	–
Bovidae	<i>Dystychoceras macedoniensis</i>	<i>Dystychoceras macedoniensis</i>	<i>Dystychoceras macedoniensis</i>
	<i>Tragoportax</i> sp.	<i>Tragoportax</i> sp.	–
	<i>Protragelaphus theodori</i>	–	<i>Protragelaphus theodori</i>
	<i>Palaeoreas lindermayeri</i>	<i>Palaeoreas lindermayeri</i>	–
	<i>Gazella deperdita</i>	<i>Gazella deperdita</i>	? <i>Gazella schlosseri</i>
	–	–	<i>Hispanodorcus orientalis</i>
	? <i>Palaeoryx</i> sp.	<i>Palaeoryx</i> sp.	–
	–	–	<i>Dytikodorcus longicornis</i>

DTK 265 : Mandibule avec m1-m3 incomplètes : $m2 = 21,5 \times 14,5 \times 15,7$.

La mandibule DTK 12 appartient à un individu très âgé. Le corps mandibulaire est conservé en partie, la hauteur de la branche horizontale est de 28,2 sous p4, 32 sous m1-m2 et 40,5 sous m3. DTK 265 appartient à un individu plus jeune. Les paraconides de p3 et de p4 sont obliques vers l'arrière. Sur p3, le métaconide est aussi dirigé vers l'arrière, la vallée antérieure reste donc ouverte lingualemment alors que sur p4 le métaconide rejoint le paraconide, la vallée antérieure étant fermée, en tout cas à cette hauteur de la couronne. L'émail est finement ridulé ; les molaires inférieures ont de très hautes colonnettes interlobaires, un pli caprin et une face linguale ondulée.

Le maxillaire DTK 21, fracturé, laisse voir les bourgeons des trois prémolaires. M3 se trouve encore partiellement dans son alvéole. D3 est fortement dissymétrique avec un lobe antérieur allongé et étroit. Les styles sont forts, surtout sur les dents déciduales ; le pilier du paracône est plus fort que celui du métacône ; les colonnettes interlobaires sont très petites, il y a un crochet dans le lobe postérieur des trois molaires. Tous ces caractères correspondent à ceux du genre *Tragoportax*, en outre l'hypsodontie, assez forte, est comparable à celle des grands *Tragoportax* (indice d'hypsodontie de $M2 = 100,4$).

Parmi les os des membres, une extrémité distale d'humérus (DTK 189) et une extrémité distale incomplète de tibia (DTK 118) peuvent être rattachées à *Tragoportax* sp. La tête articulaire distale de l'humérus est peu étirée transversalement ($DT = 45,5$; DAP niveau épitrochlée = 49) ; la gorge de la trochlée est bien marquée ; en vue médiale l'épitrochlée dépasse à peine le niveau de la trochlée.

Köhler et al. (1995) décrivent sous le nom de *Tragoportax* cf. *amalthea* quelques dents de Maramena (MN 13, Grèce) qui semblent très voisines des pièces de Dytiko.

Si l'attribution à un Boselaphini, et plus précisément à un *Tragoportax*, des fossiles décrits ci dessus nous semble peu discutable, en revanche une détermination spécifique nous paraît impossible en l'absence de reste crânien.

1.1.2. *Palaeoryx* sp.

Un maxillaire (DTK 30), malheureusement extrêmement usé, pourrait appartenir à *Palaeoryx* Gaudry, 1861 de même que quelques dents isolées, un fragment de mandibule et des os des membres.

Matériel :

DTK 30 : Maxillaire gauche avec P3-M3 : $P3 = 16,3 \times 15,8$; $P4 = 15,5 \times 18$; $M1 = ?$; $M2 = 22,8 \times 26,9 \times 25,3$; $M3 = 25,5 \times 23,8 \times 21,6$; $M1-M3 = 65$.

DTK 235 : Mandibule avec p4-m2 gauches et p2-p3 droites : $p2 = 13 \times 7,7$; $p3 = 16,7 \times 10,6$; $p4 = 16,8 \times 12,5$; $m1 = 18,4 \times 12,1 \times 13,2$; $m2 = 23,3 \times 14,2$.

DTK 244 : m1 droite (même individu que DTK 235 ?) : $m1 = 18,5 \times 11,5 \times 12,9$.

DTK 247 : M2 gauche = $29,1 \times 25,2 \times 25,2$; hauteur 2° lobe = 25,5.

DTK 289 : Fragment m2 (même individu que DTK 247) = $27,8 \times - \times 15,8$; hauteur 2° lobe = 24,5.

Le maxillaire DTK 30 (Fig. 1) appartient à un individu très âgé, M1 est usée jusqu'aux racines et il ne subsiste que quelques millimètres des couronnes des autres dents. Le trou infra-orbitaire s'ouvre au-dessus de P3. Le contour occlusal des prémolaires est arrondi ; l'émail est finement ridulé ; le pilier du paracône, le parastyle et le mesostyle devaient être très développés, comme chez *Palaeoryx*, puisqu'ils sont encore visibles malgré l'usure ; il semble y avoir eu une petite colonnette interlobaire sur M3.

La mandibule DTK 235 est un peu petite pour un *Palaeoryx* ; p3 a un métaconide très développé qui rejoint l'entoconide fermant les vallées postero-linguales ; p4 a un métaconide en forme de



Fig. 1. *Palaeoryx* sp. Vue occlusale de P3-M3 gauche (DTK 30). Dytiko 1. Échelle = 3 cm.
 Fig. 1. *Palaeoryx* sp. Occlusal view of left P3-M3 (DTK 30). Dytiko 1. Scale = 3 cm.

colonne saillant lingualemment et à peine prolongé vers l'avant, la vallée antérieure reste largement ouverte ; il n'y a pas de gouttière sur la face labiale. Les molaires ont un émail finement ridulé avec des traces de ciment, elles sont dépourvues de pli caprin, la face linguale est plane.

La très grande taille des deux molaires DTK 247 et 289 atteint celle des grands *Palaeoryx* de Samos ou de Novaya Emetovka (Krakhmalnaya, 1996) ou des *Parabos* (Gromolard, 1981). La brachyodontie (indice d'hypsodontie de M2 = 87,6), l'émail ridulé et la présence d'un crochet dans le lobe postérieur de M2 se retrouvent dans le genre *Palaeoryx*, cependant le faible développement du parastyle et du pilier du paracône, comme l'absence de colonnette interlobaire font douter de cette attribution.

Quelques os des membres appartiennent à un bovidé de grande taille et de proportions robustes. *Palaeoryx* est le seul bovidé présent dans le gisement dont la taille puisse correspondre, ce qui conduit à une attribution possible mais non certaine.

Matériel :

DTK 122 : Extrémité distale d'humérus gauche : DAP d = 63,5 ; DT d = 59.

DTK 128 : Humérus droit : $L = (210)$; DAP d = 62 ; DT d = 59,5.

DTK 222 : Extrémité distale de radius gauche : DAP d = 32 ; DT d = 50.

DTK 223 : Carpe droit et extrémité proximale du métacarpien ; scaphoïde (DAP = 31 ; DT p = 19 ; DT d = 19) ; semi-lunaire (DAP = 31 ; DT = 21,5 ; hauteur antérieure = 22) ; pyramidal (DAP = 22 ; hauteur antérieure = 22) ; grand os (DAP = 26 ; DT = 24) ; métacarpien (DAP p = 42,5 ; DT = 42,5).

DTK 175 : Extrémité distale d'un métacarpien gauche et les deux premières phalanges ; métacarpien (DT d = 46) ; phalanges ($L = 49$; DAP p = 25,5 ; DT p = 22,5 ; DAP d = 18,5 ; DT d = 20,5).

L'humérus est court et trapu ; la crête deltoïdienne est très forte ; la gorge de la trochlée est peu profonde ; en vue médiale l'épitrochlée ne dépasse pas le niveau de la trochlée. Sur le radius, la coulisse pour l'extenseur distal du carpe est peu profonde et n'est pas bordée par des crêtes aiguës. Les carpiens sont allongés antéropostérieurement ; la face antérieure du semi-lunaire est dissymétrique et, sur la face distale la facette articulaire pour l'os crochu est un peu plus grande que celle pour le pyramidal. La face postérieure du métacarpien est plane ; la gouttière antérieure est à peine marquée dans la partie distale de l'os ; les quilles guides sont basses et peu saillantes (type A1 de Köhler, 1993, c'est-à-dire milieu plutôt boisé). Les premières phalanges sont courtes et trapues.

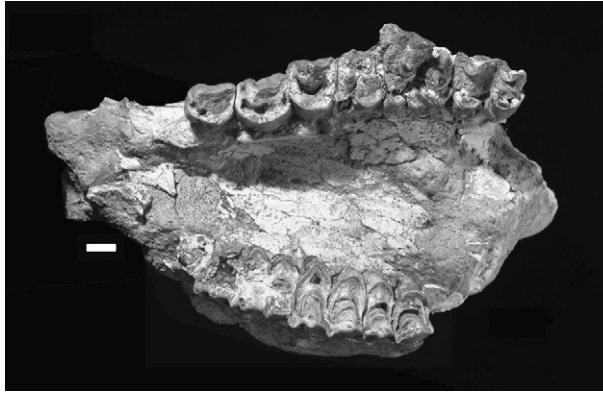


Fig. 2. *Palaeoryx* sp. Vue occlusale du palais (DIT 50). Dytiko 2. Échelle = 1 cm.

Fig. 2. *Palaeoryx* sp. Occlusal view of palate (DIT 50). Dytiko 2. Scale = 1 cm.

1.2. Dytiko 2

1.2.1. *Palaeoryx* sp.

Parmi les quelques restes de Bovidae provenant de Dytiko 2 se trouve un maxillaire avec les mandibules associées. Il s'agit d'un animal de grande taille.

Matériel :

DIT 50: Maxillaire droit: P4 = 16,3 × 20; M1 = 17,6 × 23,5; M2 = 25,9 × 26,4; M3 = 26,5 × 25,2; M1-M3 = 66,7. Maxillaire gauche: P2 = 17,2 × 15,8; P3 = 17 × 19,3; P4 = 16,4 × 19,7; P2-P4 = 52,3. Mandibule droite: p2 = 14,9 × 8,7; p3 = 17,5 × 11,9; p4 = 20,2 × 13,9; m1 = (18,8); m2 = 25,2 × 16,4; m3 = 33,9 × 15,4; p2-p4: 51; m1-m3 = 77; p2-m3 = 126,4. Mandibule gauche: p2 = 14,8 × 8,3; p3 = 17,9 × 11,7; p4 = ?; m1 = 20,5 × 14,7; m2 = 25,1 × 15,6; m3 = 35,1 × 15; p2-p4 = 50,8; m1-m3 = 79; p2-m3 = 126,2.

Il s'agit d'un animal âgé, les premières molaires sont très usées. Les maxillaires sont conservés sur une certaine hauteur au-dessus des rangées dentaires, mais assez fortement écrasés. La face semble avoir été haute. Le foramen infra-orbitaire est petit et situé haut, au-dessus de la limite P2-/P3/. La fosse lacrymale semble avoir été absente. La branche horizontale de la mandibule est nettement moins haute sous les prémolaires que sous les molaires (hauteur sous p2: 26,5; sous m3: 58,5); le diastème est court (distance entre p2 et le trou mandibulaire: 43).

Denture supérieure (Fig. 2): La rangée des prémolaires est plutôt longue par rapport à celle des molaires; P2 a une face linguale bilobée avec un sillon descendant jusqu'au collet, sa face labiale est presque plane; P3 est globuleuse en vue occlusale avec des styles développés; P4 a un contour symétrique. Les molaires ont un émail ridulé où subsistent des traces de ciment; il existe un bourrelet basal important surtout sur M2 et M3; Le pilier du paracone et les parastyle et mésostyle sont proéminents alors que le pilier du métacône et le métastyle sont à peine indiqués. L'usure étant très importante, l'hypsodontie est difficile à préciser cependant la différence de hauteur entre M1 et M3 laisse supposer qu'elle était forte (comme la grande hauteur de la branche horizontale de la mandibule sous les molaires). La soudure des lobes externes et internes des molaires est tardive car, malgré l'âge de l'animal, elle n'est pas totalement réalisée sur M3.

Denture inférieure (Fig. 3): p2 s'élargit vers l'arrière. La p3 possède un parastylide et un paraconide nettement séparés; de la base du paraconide se détache une petite aile basse qui ferme

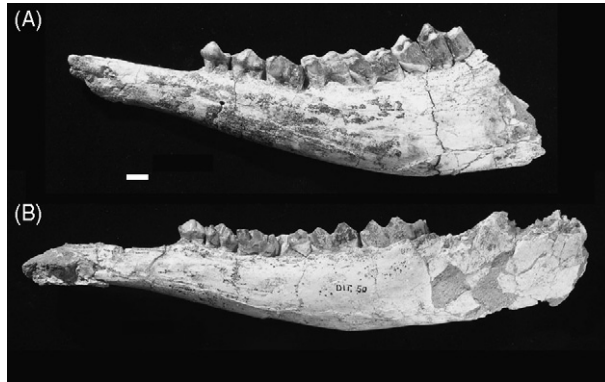


Fig. 3. *Palaeoryx* sp. **A**: vue latérale de la mandibule gauche ; **B**: vue médiale de la mandibule droite (DIT 50). Dytiko 2. Échelle = 1 cm.

Fig. 3. *Palaeoryx* sp. **A**: lateral view of left mandible; **B**: medial view of right mandible (DIT 50). Dytiko 2. Scale = 1 cm.

la partie inférieure de la vallée antérieure ; le métaconide forme une crête oblique vers l'arrière où il rejoint l'entoconide. La p4 a un contour occlusal rectangulaire ; le paraconide et le parastylide sont à peine distincts, et orientés transversalement. Le métaconide a la forme d'une colonne à section circulaire avec un petit diverticule postérieur ; l'entoconide est très allongé ; la face labiale est creusée d'une gouttière postérieure. Les molaires ont un émail ridulé, des colonnettes interlobaires fortes sur m1 et m2 et une face linguale ondulée ; il n'y a pas de pli caprin. Le troisième lobe de m3 a une section ronde et est séparé du deuxième lobe par un stylide aigu.

Dans le Miocène supérieur, les bovidés d'une taille comparable à celle de l'animal de Dytiko 2, peu nombreux, se réduisent à quelques gros *Tragoportax*, des Ovibovinae et *Palaeoryx*.

La taille de DIT 50 est supérieure à celle des plus grands *Tragoportax* ; de plus la forme de la mandibule est différente par la hauteur sous les molaires et par la plus petite longueur du diastème ; le trou infra-orbitaire s'ouvre en position plus reculée ; quelques caractères dentaires, comme la forme du métaconide de p4 ou l'absence de pli caprin s'opposent aussi à une attribution à *Tragoportax*.

Les Ovibovinae sont diversifiés en plusieurs genres à la fin du Miocène dans la région du Sud Est méditerranéen ; tous ces genres ont en commun un certain nombre de caractères, en particulier, dentaires qui ne se retrouvent pas sur les fossiles de Dytiko 2 : fort raccourcissement des prémolaires, face linguale des molaires inférieures planes, métastyle proéminent sur M3, prémolaires supérieures à contour arrondi, pas de bourrelet basal sur les molaires supérieures, soudures des lobes internes et externes des molaires supérieures plus précoces. Il est donc difficile de placer l'animal de Dytiko 2 parmi les Ovibovinae.

Le genre *Palaeoryx* a été créé par Gaudry (1861) pour des fossiles provenant de Pikermi et décrits par Wagner (1857) sous le nom de *Antilope pallasi*. D'autres espèces seront placées dans ce genre ; alors que Gentry (1971) ne conserve que l'espèce *pallasi*, d'autres auteurs (Korotkevich et Krakhmalnaya, 1984 ; Krakhmalnaya, 1996) considèrent l'espèce *majori* Schlosser, 1904 comme valide. Le crâne PIK 2456 (MNHN), figuré par Gaudry (1862–1867), a conservé ses maxillaires ; la taille est voisine de celle de DIT 50 avec cependant des prémolaires un peu plus courtes par rapport aux molaires (M1-M3 : 68,3 ; P2-P4 : 51,9) et le foramen infra-orbitaire est plus postérieur, au-dessus de P4. Mais sur un autre maxillaire (PIK 2469), ce foramen s'ouvre au-dessus de la limite P2-P3 et les proportions des dents sont semblables à celles de DIT 50 (M1-M3 : 65,2 ; P2-

P4 : 52). *Palaeoryx* a été signalé dans plusieurs gisements, en particulier à Novaya Emetovka 1 et 2 (MN 12, Ukraine) d'où plusieurs crânes et restes dentaires sont figurés par Krakhmalnaya (1996) ; la taille générale de ces pièces semble un peu supérieure à celle de DIT 50, mais les variations individuelles sont fortes. Un fragment de mandibule portant les trois prémolaires (*Palaeoryx* sp., Fig. 69) est tout à fait semblable aux dents de Dytiko 2. Köhler (1987) figure sous le nom de *Palaeoryx pallasi* un palais et une mandibule provenant de Mahmutgazi (MN 12, Turquie) qui, par la taille comme par la morphologie, sont identiques aux fossiles de Dytiko 2 ; la seule différence est la longueur plus importante du diastème sur la mandibule de Mahmutgazi. Arambourg et Piveteau (1929) remarquent que le genre *Palaeoryx* est rare en Grèce du Nord et dans la région de Titov Veles ; ils lui attribuent deux maxillaires, sans doute d'un même individu, dont l'origine exacte est confuse (Ravin des Zouaves dans la description, Ravin X dans les listes fauniques). Ces pièces (Slq 712 et Slq 713) appartiennent à un individu moins âgé que celui de DIT. La taille (P2 = 17,2 × 15,1 ; P3 = 19 × 18,5 ; P4 = 15,9 × 19,4 ; M1 = 27,5 × 25,7 ; M2 = 27,5 × 25,7 ; M3 = 26,9 × 22,8) est voisine avec cependant une longueur plus importante de M1 et de M2 mais qui peut être due à la différence d'usure. Ces auteurs décrivent également un autre gros bovidé : *Parabos macedoniae*, provenant du Pliocène de Karabournou (Megalo Emvolon). M1, seule molaire connue, est d'une taille (29,1 × 22) très nettement supérieure à celle de DIT 50 avec des styles et des piliers beaucoup plus forts.

1.2.2. ?*Palaeoryx* sp.

La taille nous incite à rapprocher de l'animal décrit ci-dessus un carpe gauche complet à l'exception de l'os crochu.

Matériel :

DIT 32 : Carpe gauche. Scaphoïde (DAP = 30,7 ; DT p = 17,1 ; DT d = 17,6) ; semi-lunaire (hauteur face antérieure = 21 ; DAP = 32 ; DT = 19,5) ; pyramidal (hauteur antérieure = 18,3 ; DAP = 24) ; grand os (hauteur antérieure = 18,3 ; DAP = 20,5 ; DT = 17,2).

Les carpiens sont allongés antéropostérieurement ; le semi-lunaire a une face antérieure dissymétrique et deux facettes sub-égales pour le grand os et l'os crochu.

1.2.3. *Tragoportax* sp.

Une m3 gauche, DIT 51, ne peut appartenir à aucun des bovidés cités jusqu'à présent à Dytiko 2. Elle est d'assez grande taille (28,5 × 13,7 × 13,2 × 9,2) mais cependant nettement trop petite pour une m3 de *Palaeoryx*. Son émail est ridulé, elle possède une colonnette interlobaire haute, sa face linguale est ondulée. L'attribution la plus probable est *Tragoportax* sp.

1.2.4. Os des membres de ruminants indéterminés

- Une patte antérieure droite complète (DIT 18) à l'exception de l'extrémité proximale de l'humérus appartient à un bovidé de grande taille (Tableau 2 et Fig. 4).

Les proportions sont différentes de celles des os des membres de *Tragoportax*, avec en particulier un métacarpien plus long que le radius, ce qui s'observe actuellement chez les animaux coureurs (Antilopini) mais aussi chez quelques Reduncini et Tragelaphini. En revanche chez les Boselaphini (*Boselaphus*, *Tragoportax*, *Dystychoceras*, *Mesembriportax*...) le radius est plus long que le métacarpien.

La tête articulaire distale de l'humérus est peu étirée transversalement ; la gorge de la trochlée est profondément creusée. En vue médiale l'épitrôchlée est à peu près au même niveau que la trochlée. La face latérale du condyle est creusée d'une fosse profonde. En dehors du sommet de l'olécrane, l'ulna est conservé sur toute sa longueur. Le radius a subi un certain

Tableau 2

Mensurations de la patte antérieure de ruminant indéterminé DIT 18

Table 2

Measurements of the foreleg DIT 18

DIT 18	<i>L</i>	DAP p	DT p	DAP d	DT d
Humérus	–	–	–	52,5	46,7
Radius	250	30,4	49,6	35	42,8
Métacarpien	260	27,3	37,7	28,6	37,5
1 ^{re} phalange	63,3	26,5	19,7	15,7	17,4
2 ^e phalange	40,7	27,2	18,5	23,3	16,1
3 ^e phalange	50,5	<i>h</i> = 28,7	<i>l</i> = 16,5		

L : longueur totale ; DAP p : diamètre antéropostérieur proximal ; DT p : diamètre transversal proximal ; DAP d : diamètre antéropostérieur distal ; DT d : diamètre transversal distal ; *h* : hauteur ; *l* : largeur.

L : total length ; DAP p : anteroposterior diameter at proximal end ; DT p : transverse diameter at proximal end ; DAP d : anteroposterior diameter at distal end ; DT d : transverse diameter at distal end ; *h* : height ; *l* : width.

écrasement surtout dans sa partie distale ; la face articulaire proximale présente des reliefs importants et une forte tubérosité latérale. Les carpiens sont hauts et peu étirés antéropostérieurement (scaphoïde : DAP = 28,8 ; DT p = 16 ; DT d = 16,8 ; semi-lunaire : hauteur face antérieure = 20,7 ; DAP = 23,2 ; DT = 19,5 ; pyramidal : hauteur antérieure = 21 ; DAP = 26,2 ; DT = ? ; grand os : DAP = 25 ; DT = 23 ; os crochu : DAP 25,8 ; DT = 19,5). Le métacarpien est long, sa face antérieure est dépourvue de sillon sauf dans sa partie la plus distale. La face postérieure est plane ; les quilles guides sont peu proéminentes. Ce métacarpien et les trois phalanges correspondent plutôt au type A de Köhler (1993) c'est-à-dire de milieu boisé ou humide.

- Plusieurs os des membres appartiennent à un ruminant de très grande taille.

Matériel :

DIT 6 : Extrémité distale d'un humérus droit.

DIT 20 : Deux phalanges et deux phalangettes.

DIT 26 : Extrémité distale d'un fémur gauche.

DIT 29 : Une phalange et une phalangette.

DIT 34 : Carpe droit avec scaphoïde, semi-lunaire, pyramidal, pisiforme, grand os.

DIT 35 : Tibia, tarse et extrémité proximale d'un métatarsien, gauche.

Toutes ces pièces pourraient appartenir à un même individu.

L'articulation distale de l'humérus est basse et étirée transversalement (DAP : 63 ; DT : 66). La gorge médiale de la trochlée est profonde, l'épitrachlée est imparfaitement conservée mais devait être très développée. La trochlée et le condyle sont à peu près à la même hauteur. Comparée à une extrémité distale d'humérus de *Criotherium*, DIT 6 est nettement plus étirée transversalement, la gouttière médiane de la trochlée est plus profonde, la hauteur du condyle externe est supérieure. DIT 6 rentre dans les limites de variation de *Parabos cordieri* (Gromolard, 1981).

Le carpe droit (DIT 34) est complet à l'exception de l'os crochu. Le scaphoïde (DAP : 36,8 ; DT : 18,5 ; *H* : 30,5) est un os haut et étroit ; la concavité de la facette articulaire proximale est très accentuée. Le semi-lunaire (DAP : 36,5 ; DT : 28 ; *H* : 30) est remarquable par la présence sur sa face distale, d'une facette articulaire pour l'os crochu beaucoup plus petite que celle pour le grand os, cette disposition se rencontre chez les giraffidés (Geraads, 1974). Le pyramidal (DAP : 30,5 ; DT : 18,2 ; *H* : 32) possède une facette pour le pisiforme très étendue ; la face distale est très concave avec un fort prolongement postérieur. Le pisiforme est très fort. Le capito-trapézoïde (DAP : 37 ; DT : 33,4 ; *H* : 18) possède une facette articulaire pour le semi-lunaire très importante



Fig. 4. Patte antérieure droite d'un bovidé indéterminé (DIT 18). **A** : humérus, vue antérieure ; **B** : radio-cubitus vue latérale ; **C** : métacarpien vue antérieure. Dytko 2. Échelle = 3 cm.

Fig. 4. Right front leg of an undetermined bovid (DIT 18). **A**: humerus anterior view; **B**: radiocubitus lateral view; **C**: metacarpal anterior view. Dytko 2. Scale = 3 cm.

et nettement plus haute en vue antérieure que celle pour le scaphoïde. Les descriptions des carpiens sont rares. D'après les quelques mensurations données par Gromolard (1981) DIT 34 correspond à peu près pour la taille à *Parabos cordieri* ou à ?*Parabos macedoniae*.

L'extrémité distale du fémur, DIT 26, est écrasée (DAP environ 110, DT de la trochlée : 38,5). La fosse sus-condylienne est profonde et marquée de rugosités. La lèvre latérale de la trochlée est aiguë, la lèvre médiale émoussée. L'écrasement ne permet pas d'autres observations.

Le tibia, DIT 35, est conservé sur toute sa longueur mais complètement écrasé, aucun caractère n'est observable ; il est juste possible de donner une estimation de sa longueur environ 40 cm.

Le tarse, DIT 35, associé au tibia, est en revanche complet et bien conservé. L'astragale ($L : 65$; $DT p : 38,5$; $DT d : 39,8$) montre en vue plantaire une facette articulaire pour la partie médiale du cubo-naviculaire peu individualisée et n'atteignant pas la moitié de la hauteur de la face plantaire (Fig. 5). La lèvre latérale de la trochlée proximale est très nettement plus haute que la lèvre

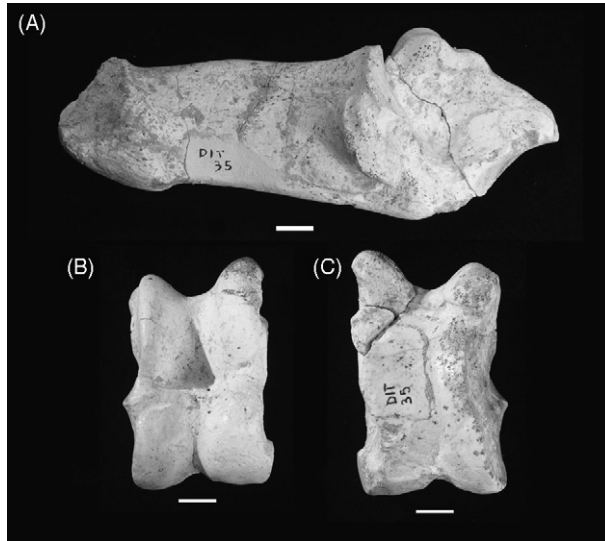


Fig. 5. Tarse gauche d'un ruminant indéterminé (DIT 35). **A** : calcaneum en vue médiale ; **B** : astragale en vue dorsale ; **C** : astragale en vue ventrale. Dytiko 2. Échelle = 1 cm.

Fig. 5. Left calcaneum and astragalus of an undetermined ruminant (DIT 35). **A**: medial view of calcaneum; **B**: dorsal view of astragalus; **C**: ventral view of astragalus. Dytiko 2. Scale = 1 cm.

médiale. Cet astragale rentre dans les limites de variation de *Parabos cordieri*. Le calcanéum (L : 134; H : 54; DT : 33) est complet à l'exception d'une petite partie du tuber; celui-ci est creusé d'une large gouttière pour le perforé. Le bord dorsal du corps du calcanéum est nettement convexe. La face articulaire pour l'astragale est divisée en deux parties, d'orientation distincte et séparée par une arête. Le sustentaculum tali est très petit, il n'atteint pas le bord ventral de l'os (Fig. 5). Le cubo-naviculaire (DT : 49,5) est incomplet sur sa face postérieure et a subi un écrasement antéropostérieur. Il est haut et fortement dissymétrique (Fig. 6). Le grand cunéiforme (DAP : 32; DT : 22; H : 12,8) a une face supérieure faiblement concave et une face inférieure presque plane.

Seule l'extrémité proximale et une partie de la diaphyse du métatarsien DIT 35 sont conservées, il est donc impossible d'estimer la longueur totale de cet os, la partie conservée atteint 25 cm.

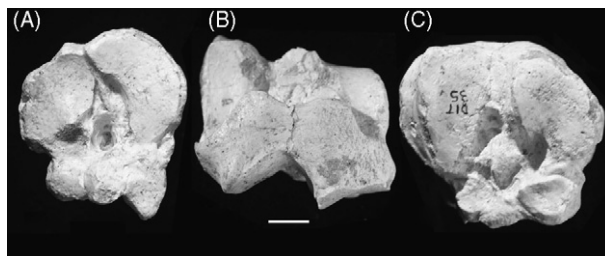


Fig. 6. Cubonaviculaire et métatarsien gauches d'un ruminant indéterminé (DIT 35). **A** : vue proximale du métatarsien ; **B** : vue antérieure du cubonaviculaire ; **C** : vue distale du cubonaviculaire. Dytiko 2. Échelle = 1 cm.

Fig. 6. Left naviculo-cuboid and metatarsal of an undetermined ruminant (DIT 35). **A**: proximal view of metatarsal; **B**: anterior view of naviculo-cuboid; **C**: distal view of naviculo-cuboid. Dytiko 2. Scale = 1 cm.

La surface articulaire proximale (DAP : 47,7 ; DT : 43,5) est pincée en arrière des facette pour le grand cunéiforme et pour la partie antérieure du cubo-naviculaire (Fig. 6). Ce pincement est dû à la présence d'une courte gouttière rugueuse du côté latéral (emplacement d'un rudiment de métatarsien V ?) et d'un petit stylet soudé (rudiment du métatarsien II ?) du côté médial. La facette pour la partie postérieure du cubo-naviculaire est fortement concave (caractère de cervidé pour Heintz, 1970), celle pour le petit cunéiforme est très petite. Le trou vasculaire est très large. La face postérieure du métatarsien est creusée d'une gouttière large et profonde ; la face antérieure est faiblement concave dans sa partie proximale et plus fortement dans sa partie distale. Ce métatarsien diffère de celui de *Parabos* par un DAP p nettement supérieur au DT p ; il est probable qu'il est également moins massif.

Quelques phalanges et phalangettes complètent ce matériel. Comparées aux types définis par Köhler (1993), les phalanges (DAP p : 28,5 ; DT p : 20,6 ; H : 46) se rapprochent du type A (milieu humide ou boisé) par la faible concavité de la facette d'articulation proximale en vue externe (médiale ou latérale) et la relative épaisseur de la diaphyse en vue dorsale. Mais d'autres caractères, fort processus rétro-articulaire de l'extrémité proximale, remontée de la facette articulaire distale jusqu'au tiers de la diaphyse en vue ventrale, rappellent le type B (milieu ouvert). Les phalangettes (L : 48,5 ; H : 32), hautes et étroites, conviennent aussi au type B.

1.3. Dytiko 3

Parmi les restes de bovidés de petite taille provenant de Dytiko 3, se trouvent, à côté de pièces attribuables à *Hispanodorcas* (Bouvrain et Bonis, 1988), plusieurs fossiles appartenant à deux autres genres.

1.3.1. *Dytikodorcas* : n. gen.

Derivatio nominis : Antilope du village de Dytiko (Grèce).

Espèce type : *Dytikodorcas longicornis* n. sp.

Diagnose : Antilope à chevilles longues, à torsion normale faible, avec une gouttière commençant sur le bord antéro-interne, pas de sinus, trous supra-orbitaires de grande taille, hypsodontie des molaires faible.

Autres espèces : *Dytikodorcas libycus* (Lehmann et Thomas, 1987).

Dytikodorcas longicornis n. sp.

Holotype : crâne DKO 107.

Derivatio nominis : Allusion à la longueur des cornes.

Gisement type : Dytiko 3, Grèce.

Niveau : Miocène supérieur, Turolien, MN 13.

Diagnose : *Dytikodorcas* de petite taille, trou infra-orbitaire au-dessus de P2, pivot des chevilles haut, bulle renflée, basioccipital long avec des tubérosités antérieures en forme de collines allongées et parallèles et des tubérosités postérieures plus écartées, p4 avec un métaconide bulbeux et une profonde gouttière postéro-externe.

Matériel :

DKO 107 : Crâne avec les mandibules associées.

DKO 112 : Mandibule gauche avec p3-m1, m3 ; p3 = 7,4 × 4,3 ; p4 = 8,3 × 4,8 ; m1 = 9,2 × 5,9 ; m3 = 14,8 × 7,2.



Fig. 7. Crâne de *Dytikodorcas longicornis* (DKO 107, holotype), vue latérale. Dytiko 3. Échelle = 3 cm.
 Fig. 7. Skull of *Dytikodorcas longicornis* (DKO 107, holotype), lateral view. Dytiko 3. Scale = 3 cm.

DKO 158 : Crâne incomplet et mandibule droite avec p3-m3 (m1 incomplète) ; p3 = 7,5 × 4,2 ; p4 = 8,6 × 4,9 ; m2 = 10,9 × 7,7 ; m3 = 15 × 7,3. Maxillaire avec P3-M3 ; P3 = 7,5 × 5,7 ; P4 = 6,7 × 7,7 ; M1 = 10 × 10,4 ; M2 = 11,7 × 12,5 ; M3 = 11,3 × 11,5.

DKO 169 : Cheville gauche et base de la cheville droite.

DKO 186 : Mandibule gauche avec p3-m3 ; p3 = 7,3 × 3,9 ; p4 = 8,8 × 4,3 ; m1 = 8,6 × 6,2 ; m2 = 11,6 × 6,9 ; m3 = 15,2 × 7,6.

Description :

Les crânes correspondent à ceux d'un animal de la taille d'une petite gazelle actuelle comme *Gazella dorcas*. L'état de conservation de ces pièces est mauvais, elles sont incomplètes, fortement déformées et fracturées (Fig. 7).

Très peu de caractères de la face sont observables ; elle semble courte, l'arrière de M3 se trouvant à peu près au niveau du tiers antérieur de l'orbite. Le trou infra-orbitaire est petit et s'ouvre au-dessus de l'avant de P2. Il doit y avoir eu une fosse lacrymale bordée vers le bas par une crête du jugal, mais dont on ne peut préciser ni la taille ni la profondeur. La terminaison postérieure des nasaux est en forme de V.

Les chevilles (Tableau 3 et Fig. 8) sont très longues par rapport à la taille du crâne, aucune n'est conservée sur toute sa longueur qui peut cependant être estimée à une valeur comprise entre 15 et 20 cm ; elles sont implantées au-dessus des orbites, mais du fait de l'écrasement, il est difficile d'apprécier leur orientation ; elles semblent cependant avoir été peu inclinées vers

Tableau 3

Mensurations des chevilles de *Dytikodorcas longicornis*

Table 3

Horn core dimensions of *Dytikodorcas longicornis*

		DAP	DT	<i>e</i>
DKO 169	g	23,8	17,5	–
DKO 107	d	23,6	20,8	28,3
	g	24,4	21,5	
DKO 158	d	26	20,5	–
	g	24	20,8	

DAP: diamètre antéropostérieur à la base; DT: diamètre transversal à la base; *e*: distance entre les bords latéraux des trous supra-orbitaires.

DAP: anteroposterior diameter at base; DT: transverse diameter at base; *e*: width across lateral edges of supraorbital foramina.

l'arrière et divergentes légèrement dès la base. Elles présentent une torsion normale faible, un demi-tour de spire de la base au sommet. Cette torsion est soulignée par une large gouttière de profondeur très variable, toujours mieux marquée vers l'apex de la cheville. Cette gouttière est située en position antéro-interne à la base de la cheville et en position antéro-externe au sommet. La section transversale à la base a la forme d'un ovale dissymétrique avec une face externe presque plate et une face interne fortement convexe; vers l'apex elle peut devenir presque triangulaire suivant le développement de la gouttière. Le bord postérieur de la cheville est marqué soit par une faible carène soit par un ou plusieurs sillons. Le pivot est haut. Il n'y a pas de sinus.

Le frontal n'est pas surélevé au niveau des chevilles. Les trous supra-orbitaires sont de grande taille, ovales et s'ouvrent dans des dépressions du frontal situées au pied des pivots. Les fosses postcornuales sont grandes et profondes. Les sutures frontopariétale et interfrontale sont ouvertes. Les bords orbitaires sont peu proéminents. Le supra-occipital est de petite taille. La

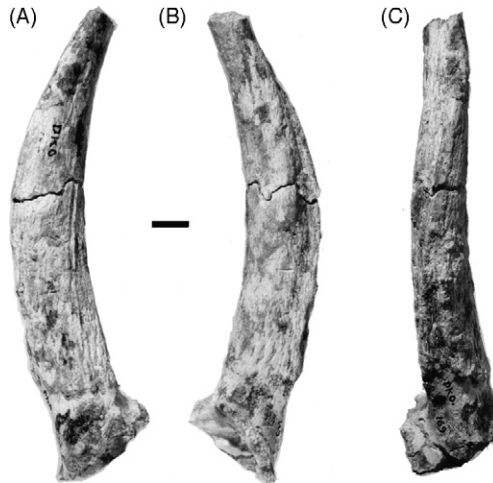


Fig. 8. Cheville gauche de *Dytikodorcas longicornis* (DKO 169). A: vue latérale; B: vue médiale; C: vue antérieure. Dytiko 3. Échelle = 3 cm.

Fig. 8. Left horn core of *Dytikodorcas longicornis* (DKO 169). A: lateral view; B: medial view; C: anterior view. Dytiko 3. Scale = 3 cm.

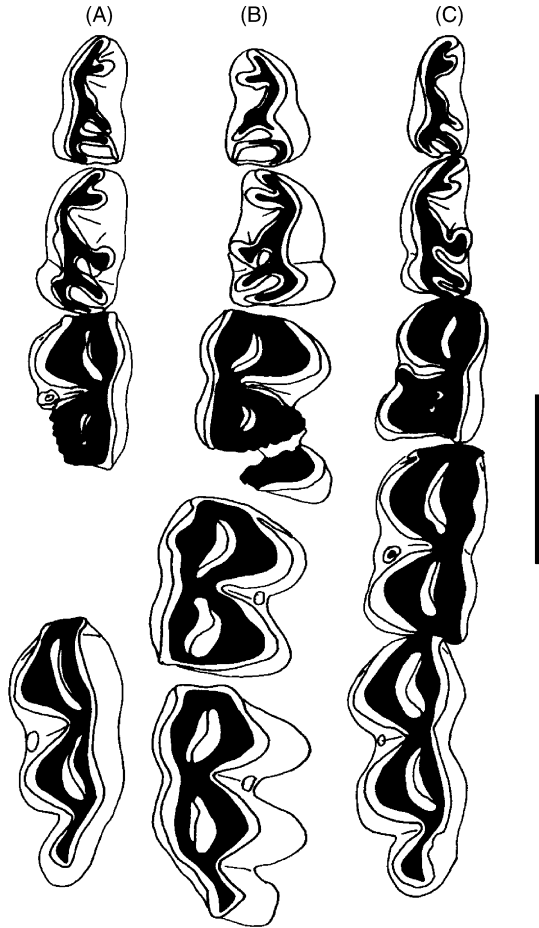


Fig. 9. Vue occlusale de dentures inférieures de *Dytikodorcas longicornis*. A : DKO 112 ; B : DKO 158 ; C : DKO 186. Dytiko 3. Échelle = 1 cm.

Fig. 9. Occlusal view of lower dentitions of *Dytikodorcas longicornis*. A: DKO 112; B: DKO 158; C: DKO 186. Dytiko 3. Scale = 1 cm.

face occipitale (hauteur = 27,5 ; largeur au niveau des mastoïdes = 58) est divisée par une crête médiane en deux plans orientés suivant un dièdre très ouvert, mais peut être accentué par la compression. La mastoïde est large et bordée par deux crêtes ; sa face médiale est creusée d'une large dépression pour la bulle auditive qui est renflée. Le basioccipital est long et étroit avec des tubérosités antérieures en forme de collines allongées, parallèles et séparées par une étroite vallée et des tubérosités postérieures assez développées latéralement (largeur au niveau des tubérosités antérieures = 14,5 ; des tubérosités postérieures = 24,6).

À la mâchoire inférieure, les prémolaires sont longues par rapport aux molaires (Fig. 9). Sur p3 le paraconide et le parastylide sont bien séparés, le métaconide est dirigé vers l'arrière et ferme la vallée postérieure, la crête de l'entoconide se développe transversalement au niveau du milieu de l'arête postérieure du protoconide. La p4 a une face labiale creusée d'un profond sillon postérieur, son métaconide est bulbeux. Les molaires inférieures ont un pli caprin, des

colonnettes interlobaires et une face linguale assez plane. Le troisième lobe de m3 est formé d'un seul tubercule. L'hypsodontie semble avoir été faible. Les molaires supérieures ont une face labiale avec des piliers faibles et des styles renflés, une colonnette interlobaire existe sur M1 et M2, les lobes internes se soudent rapidement aux lobes externes.

Comparaisons :

Un examen préliminaire superficiel nous avait fait placer ces pièces parmi les gazelles. Elles en diffèrent cependant par de trop nombreux caractères pour qu'il soit possible de soutenir cette attribution. Les chevilles présentent une torsion normale, faible certes, mais néanmoins nettement plus forte que celle des chevilles de gazelles. De plus aucune cheville de gazelle ne montre une large gouttière continue. Les deux crânes de DKO ont une mastoïde moins latérale que chez les gazelles, un trou infra-orbitaire s'ouvrant au-dessus de P2 et ils ne possèdent pas de lame postorbitaire du frontal. Le troisième lobe de m3 est formé d'un seul tubercule alors qu'il est formé de deux tubercules chez les gazelles.

Il existe à la fin du Miocène de nombreuses antilopes à chevilles spiralées dans le sens normal. Nous relèverons brièvement les principales différences entre ces genres et les deux crânes de DKO. Ces derniers se distinguent de *Nisidorcas* Bouvrain, 1979 par leurs chevilles moins comprimées médio-latéralement, le basioccipital plus allongé et plus étroit, des prémolaires moins allongées et le troisième lobe de m3 formé d'un seul tubercule, de *Palaeoreas* Gaudry, 1861 par la torsion plus faible de leurs chevilles, l'absence de carène aiguë comme de surélévation du frontal entre les chevilles, d'*Ouzocerus* Bouvrain et Bonis, 1986 par leurs chevilles non torsadées, sans carène aiguë, avec un pivot plus long, un trou supra-orbitaire plus petit, le paraconide de p4 ne tendant pas à fermer la vallée antérieure et enfin, de *Protragelaphus* Dames, 1883 par l'insertion moins postérieure des chevilles, une torsion plus faible, une bulle auditive plus renflée, un basioccipital plus long.

Une comparaison plus approfondie avec *Prostrepsiceros* Major, 1891 est nécessaire ; en effet ce genre qui regroupe de nombreuses espèces, présente certains points communs avec les fossiles de DKO : un basioccipital long et étroit, des chevilles implantées au-dessus des orbites, dépourvues de sinus, un troisième lobe de m3 formé d'un seul tubercule, mais la plupart de ces caractères sont plésiomorphes. Le grand nombre d'espèces regroupées dans le genre *Prostrepsiceros* a rendu très floue la diagnose générique. On peut cependant considérer que les deux crânes de DKO diffèrent de la plupart des espèces de *Prostrepsiceros* par leurs chevilles à spirale moins ouverte et à torsion nettement plus faible, plus longues par rapport à la taille du crâne, avec des pivots plus hauts, des trous supra-orbitaires plus petits, une fosse postcornuale plus profonde, une plus petite M3, des molaires moins hypsodontes. Mais une espèce attribuée au genre *Prostrepsiceros* semble plus proche des formes de Dytiko. *Prostrepsiceros libycus* Lehmann et Thomas, 1987 repose sur deux chevilles provenant de Sahabi (MN 13/14, Libye) ; par leur allure générale ces chevilles ressemblent à celles des crânes de DKO : elles sont longues avec une torsion faible et une gouttière commençant sur le bord antéro-interne ; les foramen supra-orbitaires sont grands dans les deux cas. Les différences principales portent sur la taille, beaucoup plus grande à Sahabi, et sur la longueur du pivot, court à Sahabi et long à DKO. Le reste de l'anatomie de *P. libycus* est malheureusement inconnu, à l'exception d'un fragment de maxillaire (P4-M3) qui lui est attribué. Les molaires supérieures se rapprochent de celles de Dytiko 3 par la présence d'un îlot central et de petites colonnettes interlobaires. Si les deux formes de Sahabi et de Dytiko 3 semblent proches l'une de l'autre, elles sont en revanche plus éloignées des autres espèces de *Prostrepsiceros*, et on peut se demander si leur classification à l'intérieur de ce genre se justifie. Nous placerons donc les fossiles de Dytiko 3 dans un nouveau taxon dans lequel *P. libycus* pourrait également être placé.



Fig. 10. Cheville droite de *Gazella schlosseri* (DKO 162). **A** : vue médiale ; **B** : vue antérieure. Dytiko 3. Échelle = 3 cm.
 Fig. 10. Right horn core of *Gazella schlosseri* (DKO 162). **A** : medial view ; **B** : anterior view. Dytiko 3. Scale = 3 cm.

1.3.2. *Gazella schlosseri*

Matériel :

DKO 100 : Crâne d'un individu très âgé avec les mandibules et l'atlas en connexion. Chevilles : DAP = 17,2 ; DT = 16,8 ; $L = (70)$. P2-M3 = 46,5 ; P2-P4 = 20,5 ; M1-M3 = 26,4 ; M3 = $9 \times 7,5$; M2 = $8,9 \times 7,8$; P4 = $5,4 \times 6,5$; P3 = $6,4 \times 4,7$; P2 = $7 \times (6)$.

DKO 151 : Crâne dépourvu de la face, avec l'atlas et l'axis en connexion (jeune ?). Cheville droite : DAP = 18,5 ; DT = 17,8 ; $L = 80$. Cheville gauche : DAP = 17,5 ; DT = 16 ; $L = 80$. Distance entre les faces antérieures des pivots = 44,5. Face occipitale : largeur = 53 ; Hauteur = (26,5).

DKO 162 : Chevilles droite et gauche. Cheville droite : DAP = 23,7 ; DT = 21 ; $L = 100$. Cheville gauche : DAP = 23 ; DT = 20,8 ; $L = 100$.

Description :

Ces restes, très fragmentés et déformés, appartiennent à une antilope de petite taille, semblable à celle de *Dytikodorcas longicornis*.

La face est très peu inclinée sur l'arrière crâne. La branche montante du prémaxillaire est large. Le trou infra-orbitaire s'ouvre au-dessus de P2. Le nasal devait être assez long, bien qu'incomplètement conservé, il dépasse vers l'avant le niveau de P2. La fosse lacrymale semble avoir été vaste et peu profonde.

Les chevilles sont courtes, coniques et dépourvues de torsion (Fig. 10). Elles sont insérées au-dessus des orbites et largement séparées sur le frontal. Il n'y a aucune courbure de la face postérieure ; la section transversale est presque ronde ; il n'y a ni carène ni gouttière, seuls quelques sillons discontinus marquent la face postérieure. Du fait du mauvais état de conservation, l'inclinaison des chevilles vers l'arrière est difficile à préciser, elle semble plus forte sur le crâne de l'individu âgé (DKO 100) que sur celui attribué à un jeune (DKO 151). Le pivot

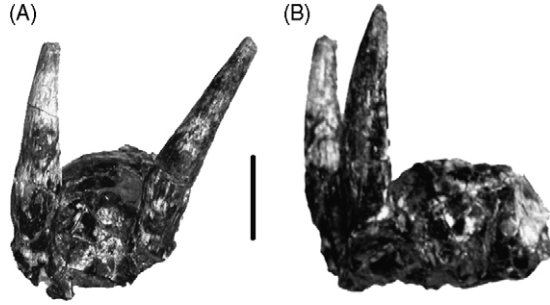


Fig. 11. Arrière crâne de ?*Gazella schlosseri* (DKO 151). **A** : vue antérieure ; **B** : vue latérale. Dytiko 3. Échelle = 3 cm.
Fig. 11. Cranium of ?*Gazella schlosseri*. **A**: anterior view; **B**: lateral view. Dytiko 3. Scale = 3 cm.

est bas et dépourvu de sinus. Les trous infra-orbitaires sont petits, ronds et s'ouvrent dans une fosse peu profonde du frontal. Le frontal n'est ni surélevé, ni épaissi entre les chevilles ; la fosse postcornuale est peu profonde. Les sutures interfrontale et fronto-pariétale sont ouvertes.

L'arrière crâne est long (Fig. 11). L'occipital occupe une large surface rectangulaire sur la face supérieure ; l'écaïlle du squamosal est haute ; la mastoïde est large, principalement orientée vers l'arrière et entre en contact avec le pariétal. Le processus post-tympanique du squamosal est très réduit. La bulle auditive est globuleuse ; le basioccipital semble dépourvu de tout relief important.

La dentition n'est connue que sur le crâne DKO 100, mais l'usure très importante ne permet que très peu d'observations. Le caractère le plus frappant est la très petite taille des molaires supérieures par rapport à la taille générale de l'animal ; les prémolaires sont en revanche, assez longues.

Comparaisons :

Les chevilles, courtes, épaisses à la base et diminuant rapidement vers l'apex, évoquent des chevilles de *Reduncinè*. Cependant l'absence d'épaississement du frontal intercornual, les tubérosités antérieures du basioccipital à peine indiquées, la fosse postcornuale peu profonde et la longueur de la rangée des prémolaires rendent peu probable une attribution à cette sous-famille.

Ces fossiles diffèrent également de la plupart des gazelles par de nombreux caractères : écaïlle du squamosal plus haute, processus post-tympanique du squamosal réduit, mastoïde principalement postérieure et non latérale, absence de courbure de la face postérieure des chevilles, pivot bas, fosse postcornuale peu marquée. Le contact entre la mastoïde et le pariétal n'existe généralement pas chez les gazelles mais a été signalé sur quelques crânes d'une gazelle du Miocène supérieur (Pliocène inférieur ?) de Chine : *Gazella gaudryi* (Schlosser, 1903) par Bohlin (1935). Cette espèce a également des chevilles courtes, à section transversale presque circulaire. La taille est voisine de celle des fossiles de Dytiko pour les chevilles ; en revanche la dentition est nettement plus grande par rapport à la taille du crâne sur la forme chinoise avec des prémolaires plus courtes. Les chevilles sont implantées plus postérieurement par rapport aux orbites et ont une face postérieure plus courbée. Une autre gazelle, *Gazella schlosseri*, possède aussi des chevilles courtes à section ronde. Cette gazelle a été définie par Pavlow (1913) sur des pièces provenant de Grebeniki (Ukraine, MN 11/12). Ses chevilles sont d'une taille légèrement supérieure à celle des chevilles de Dytiko 3, et sont creusées de profonds sillons sur toute leur surface. Les dents sont plus grandes avec une rangée des prémolaires plus courte (Krakhamalnaya, 1996).

On ne peut exclure que les trois pièces décrites ici appartiennent à des femelles d'une espèce dont les mâles n'auraient pas été retrouvés dans le gisement, le petit nombre de fossiles recueillis à Dytiko 3 rend possible une telle hypothèse.

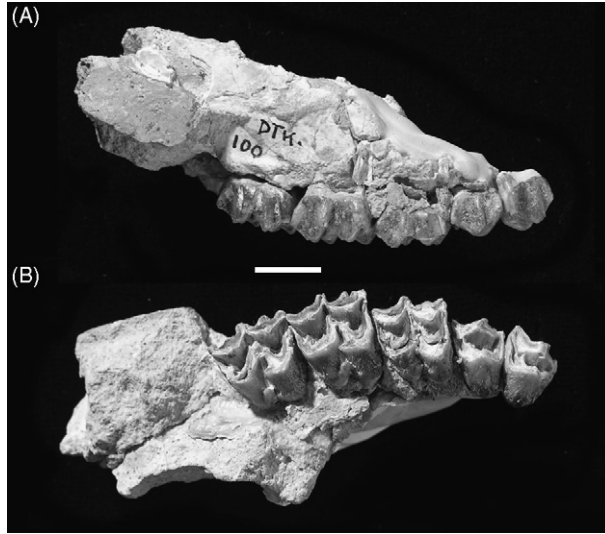


Fig. 12. Maxillaire droit de *Procacpreolus* sp. (DTK 100). **A** : vue latérale ; **B** : vue occlusale. Dytiko 1. Échelle = 1 cm.
 Fig. 12. Right upper tooth row of *Procacpreolus* sp. (DTK 100). **A** : lateral view ; **B** : occlusal view. Dytiko 1. Scale = 1 cm.

2. Cervidae Goldfuss, 1820

Procacpreolus sp.

Les quelques fossiles attestant de la présence d'un cervidé proviennent du gisement de Dytiko 1. Il s'agit d'un cervidé de taille moyenne. Malheureusement aucun reste crânien n'a été retrouvé.

Matériel :

DTK 32 : Mandibule droite avec p2-m3 : p2=8,2 × 4,4 ; p3=10,5 × 5,6 ; p4=10,3 × 6,7 ; m1=11,5 × 7,8 × 8,9 ; m2=12,7 × 9,8 × 9,7 ; m3=18,7 × 9,3 × 8,2 × 5,4 ; p2-p4=28,8 ; m1-m3=43,6 ; p2-m3=72,3.

DTK 62 : Mandibule gauche avec p2-m3 : p2=8,8 × 5,3 ; p3=— × 6,3 ; p4=9,6 × 6,4 ; m1=11,3 × 7,4 × 8,1 ; m2=13 × 9 × 9 ; m3=18,3 × 9,3 × — × 6,1 ; p2-p4=30,3 ; m1-m3=43,5 ; p2-m3=73.

DTK 100 : Maxillaire droit avec P3-M3 : P3=9,5 × 10,9 ; P4=8,7 × 11,4 ; M1=11,7 × 12,8 × 12 ; M2=13,2 × 14,3 × 13,8 ; M3=14 × 14,2 × 13. M1-M3=38,9.

Description :

Les dents sont basses avec un émail finement ridulé.

Le maxillaire DTK 100 (Figs. 12 et 13) appartient à un jeune adulte. P3 est dissymétrique avec une forte projection labiale du métastyle ; les faces linguales de P3 et de P4 ne sont pas bilobées. Les trois molaires possèdent des styles et le pilier du paracône saillants, un pli protoconal et un éperon hypoconal forts. Il existe sur les faces linguales des trois molaires un petit bourrelet basal et une colonnette interlobaire.

La mandibule DTK 32 appartient à un adulte âgé, DTK 62 à un jeune adulte (Fig. 14). Le corps mandibulaire est préservé sur DTK 62, il est à peine plus haut sous les molaires que sous les prémolaires (hauteur sous p2 : 21 ; sous p4-m1 : 22 ; sous m3 : 22). Le diastème est long, la distance entre l'avant de p2 et le trou mandibulaire est de 34.



Fig. 13. Vue occlusale de la dentition de *?Procacpreolus* sp. **A**: dentition supérieure P3-M3 (DTK 100); **B**: dentition inférieure p2-m3 (DTK 62). Dytiko 1. Échelle = 1 cm.

Fig. 13. Occlusal view of *?Procacpreolus* sp. dentition. **A**: upper dentition P3-M3 (DTK 100); **B**: lower dentition p2-m3 (DTK 62). Dytiko 1. Scale = 1 cm.

La p2 a une structure un peu plus compliquée sur DTK 62 que sur DTK 32; en effet elle possède sur la première, un parastylide et un paraconide distincts et le métaconide est nettement plus fort. La p3 est incomplète sur les deux spécimens; p4 montre une forte gouttière postérieure sur la face labiale, le métaconide est étalé lingualement et rejoint le paraconide sur DTK 62 mais pas sur DTK 32. Sur la face labiale des molaires on observe un faible bourrelet basal antérieur et de fortes colonnettes interlobaires; un très faible pli *Palaeomeryx* n'est visible que dans la partie haute de la couronne et disparaît donc avec l'usure (Fig. 13). En arrière de m3 sur DTK 62 existe un petit bourgeon dentaire surnuméraire.

Le cervidé de Dytiko a donc une dentition plutôt primitive: dents basses, prémolaires supérieures sans indice de bilobation, pli protoconal fort, prémolaires inférieures peu molarisées, pli *Palaeomeryx* conservé au moins dans la partie supérieure de la couronne.

Comparaisons :

L'absence de bois et de crâne rend très difficile, la détermination précise de ces fossiles.

Au Miocène supérieur, les faunes du sud-est de la Méditerranée sont très riches en Ruminants, mais il s'agit presque exclusivement de bovidés et de giraffidés. Très peu de cervidés ont été retrouvés.

Gaudry (1862–1867) signalait à Pikermi deux cervidés, chacun représenté par une mandibule; un peu plus tard, Dames (1883) figurait des bois provenant du même gisement. Lors de l'étude des cervidés de Maramena (Miocène terminal, Grèce), Azanza (1995) créait une nouvelle espèce: *Pliocervus graecus* dans laquelle elle plaçait également le plus grand cervidé de Pikermi ainsi que celui d'*Halmyropotamos* (Miocène supérieur, Grèce) figuré par Melentis (1967). Les caractères

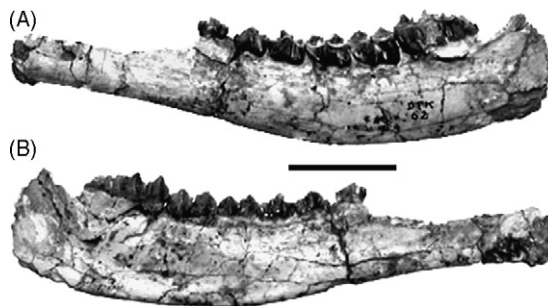


Fig. 14. Mandibule gauche de *?Procacpreolus* sp. (DTK 62). **A**: vue latérale; **B**: vue médiale. Dytiko 1. Échelle = 1 cm.

Fig. 14. Left mandible of *?Procacpreolus* sp. (DTK 62). **A**: lateral view; **B**: medial view. Dytiko 1. Scale = 1 cm.

dentaires, seuls utilisables ici, ne permettent pas d'attribuer les fossiles de Dytiko 1 avec certitude à cette espèce ; en effet, la taille du cervidé de Maramena est légèrement inférieure, mais les différences ne dépassent peut-être pas les limites de variation spécifique, sauf pour M3 et m3 nettement plus longues à Dytiko. De plus le pli protoconal est plus fort à Dytiko, le pli *Palaeomeryx*, absent à Maramena, existe quoique très faible sur les fossiles décrits ici, les prémolaires supérieures n'ont pas de murailles linguales bilobées comme à Maramena.

Dans le même article, Azanza rapproche avec doute le cervidé de Chomateri (Miocène supérieur, Grèce) figuré par Symeonidis (1973) du genre *Procapreolus* Schlosser, 1924. Abbazzi (2001) retrouve ce genre dans la Formation V-3 de Baccinello (Miocène supérieur, Italie) à côté de *Paracervulus* Teilhard de Chardin et Trassaert, 1937 ; si *Paracervulus* cf. *australis* semble différer du cervidé de Dytiko (taille inférieure, absence du pli protoconal sur M1, styles peu développés, cingulum plus faible), la dentition de *Procapreolus* cf. *lőczyi* présente de nombreux points communs avec les pièces décrites ici : même taille, pli protoconal et éperon hypoconal forts, styles et cingulum développés, pli *Palaeomeryx* présent mais sans doute plus fort qu'à Dytiko. Croitor (1999) redéfinit *Procapreolus moldavicus* Janovskaya, 1954 du Pliocène de Moldavie. Ce cervidé se rapproche de celui de Dytiko par la présence d'un pli protoconal, d'un éperon hypoconal et d'un faible pli *Palaeomeryx*, mais le diastème mandibulaire est plus long à Dytiko, le cingulum est plus fort, p3 et p4 sont moins molarisées ; de plus la taille générale est inférieure.

Tobien (1980) décrit sous le nom de cf. *Pliocervus* sp. un fragment de bois et une mandibule provenant d'une même lentille fossilifère des couches du Miocène supérieur de Maragha (Iran). Il s'agit d'un animal d'une taille un peu supérieure à celle du cervidé de Dytiko. Le trou mandibulaire accessoire n'est pas situé un peu en avant de p2 comme à Dytiko mais à la hauteur de l'avant de p3. Les caractères dentaires semblent identiques à l'exception de la hauteur des dents qui semblent inférieures à Dytiko. L'absence de pli *Palaeomeryx* signalé par Tobien peut n'être due qu'au stade d'usure assez avancée de la mandibule de Maragha.

Vislobokova (1980) crée le nouveau genre *Pavlodaria* pour un cervidé provenant de Pavlodar (Miocène supérieur/Pliocène inférieur de Pavlodar, Kazakhstan). Par la taille comme par leurs caractères dentaires, les fossiles de Dytiko ne diffèrent pas des pièces décrites comme *Pavlodaria orlovi*. La seule différence semble être les proportions des deux premières molaires : elles sont presque de même longueur chez *Pavlodaria*, alors que la première est nettement plus courte que la deuxième à Dytiko.

Les cervidés sont plus nombreux et plus diversifiés en Europe occidentale et centrale (Vislobokova, 1992; Azanza et Menendez, 1990). En Espagne, Azanza et Montoya (1995) créent le genre *Lucentia* pour des fossiles provenant de Crevillente 2 et de Piera (MN 11). Il s'agit également d'un cervidé de taille moyenne, mais différant nettement de la forme de Dytiko par la bilobation fréquente de la muraille linguale de P3 et de P4, par le pli protoconal faible ou absent, par des prémolaires inférieures plus molarisées et par un pli *Palaeomeryx* plus fort.

Après ces rapides comparaisons, il nous semble évident qu'une détermination basée uniquement sur les dents serait peu étayée. On peut cependant observer que le cervidé de Dytiko est plus proche de *Pavlodaria* et de *Procapreolus* pour les caractères dentaires.

3. Tragulidae Milne-Edwards, 1864

En Europe, les tragulidés, abondants et diversifiés durant le Miocène moyen, deviennent plus rares au Miocène supérieur. Leur présence dans ce niveau en Grèce du Nord est connue depuis les travaux d'Arambourg et Piveteau (1929) qui ont décrit sous le nom de *Dorcatherium puyhauberti* quelques restes dentaires provenant de Vathylakkos 3 (MN 11/12). Les pièces décrites ci dessous

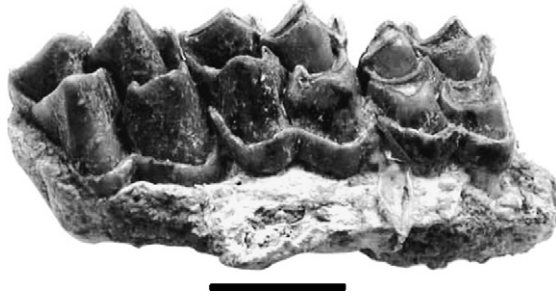


Fig. 15. Vue linguale des M1-M3 de *Dorcatherium* sp. (DIT 83). Dytiko 2. Échelle = 1 cm.

Fig. 15. Lingual view of M1-M3 of *Dorcatherium* sp. (DIT 83). Dytiko 2. Scale = 1 cm.

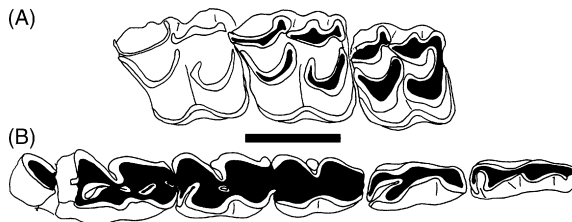


Fig. 16. Vue occlusale des dents supérieure et inférieure de *Dorcatherium* sp. **A**: M1-M3 (DIT 83) Dytiko 2; **B**: p3-m3 (DKO 235) Dytiko 3. Échelle = 1 cm.

Fig. 16. Occlusal view of upper and lower dentitions of *Dorcatherium* sp. **A**: M1-M3 (DIT 83) Dytiko 2; **B**: p3-m3 (DKO 235) Dytiko 3. Scale = 1 cm.

proviennent des gisements de Dytiko 2 et de Dytiko 3 et appartiennent à un *Dorcatherium* de taille moyenne.

Matériel :

DIT 83 : Maxillaire droit avec M1-M3 : M1 = 10,2 × 11,1 × 11,8 ; M2 = 12,3 × 12,4 × 12,5 ; M3 = 12,9 × 12,4 × 11,8 ; M1-M3 = 36,2.

DKO 235 : Mandibule gauche avec p3-m3 : p3 = (11,5) × 4 ; p4 = 10,8 × 4,4 ; m1 = 9,4 × 6,4 × 7 ; m2 = 10 × 7,1 × 7,8 ; m3 = (17,2) × 7 × 7,5 ; m1-m3 = 36,2.

Description :

Le maxillaire DIT 83 appartient à un individu jeune, en effet M3 est totalement sortie mais non usée ; la hauteur de son deuxième lobe est de 9,3, l'indice d'hypsodontie est donc de 72,1. Le pilier du paracône est très fort, celui du métacône beaucoup moins ; les parastyle et mesostyle sont bien développés, le métastyle est à peine marqué sauf sur M3. Un bourrelet basal continu borde les tubercules linguaux (Figs. 15 et 16).

La mandibule DKO 235 appartient à un individu très âgé. La branche horizontale augmente de hauteur sous les molaires (hauteur sous p3/p4 = 15 ; sous m1/m2 = 19). Du fait de l'usure, presque aucun caractère dentaire n'est observable. La face linguale des molaires est fortement ondulée, il n'y avait sans doute pas de colonnette interlobaire sur la face labiale ; p4 montre le sillon postérieur caractéristique des tragulidés (Fig. 16).

Comparaisons :

La systématique des *Dorcatherium* est en grande partie basée sur la taille ; celle des animaux décrits ici rentre dans les limites de variation inférieure de *Dorcatherium naui* Kaup, 1833. Cette espèce, type du genre, a pour gisement type Eppelsheim (MN 9, Allemagne) et a une vaste

répartition géographique couvrant l'Europe occidentale et centrale durant le Miocène moyen et supérieur. Deux autres espèces, sensiblement de même taille ont été décrites dans le Miocène supérieur européen. *Dorcatherium jourdani* (Depéret, 1887) repose sur un individu non adulte provenant de La Croix Rousse (MN 10, France) ; Depéret (1887) insiste sur les caractères des dents de lait, plus évoluées selon lui, ainsi que sur les proportions plus grêles et la taille un peu plus faible de ce nouveau taxon par rapport au *Dorcatherium crassum* de Sansan. *Dorcatherium jourdani* a été retrouvé dans d'autres gisements vallésiens en France (Soblay, St Jean-de-Bournay...) (Guérin et Mein, 1971), en Espagne (Valles-de-Fuentiduena) (Morales et al., 1999) et en Thrace orientale (Kuçukçekmece, Ramiz, Yulafli) (Geraads et al., 2005). *Dorcatherium puyhauberti* Arambourg et Piveteau, 1929 du Miocène supérieur de Grèce du Nord, diffère, d'après ses auteurs, de *D. crassum* par une taille légèrement inférieure et « un aspect plus grêle des dents inférieures » et serait donc plus proche de *D. jourdani* dont il se distinguerait néanmoins par un mesostyle moins fort. Arambourg et Piveteau concluaient prudemment : « Quant aux rapports qui peuvent exister entre *D. nauii*, *D. jourdani* et *D. puyhauberti*, l'insuffisance des documents recueillis jusqu'ici ne permet pas de les établir avec précision ». Des dizaines d'années plus tard, cela reste vrai et ce ne sont pas les deux fossiles décrits ici qui permettront de résoudre ces problèmes de synonymies éventuelles, leur intérêt principal est d'attester de la présence tardive, au sommet du Miocène, d'un *Dorcatherium* en Europe du Sud-Est.

4. Conclusion

Comme dans une grande partie de l'Europe, les gisements de la fin du Turolien sont rares en Grèce ; certains ont livré une faune constituée presque exclusivement de micromammifères (Monasteri, Silata) et ne peuvent donc être comparés aux gisements de Dytiko. D'autres ont livré quelques restes de ruminants mais qui ne sont pas encore décrits (Chomateri, Ano Metochi). Seuls les ruminants de Maramena (vallée du Strimon, Macédoine, Grèce) ont fait l'objet d'une étude approfondie. Bien que les fossiles de Maramena se soient déposés dans des sédiments deltaïques dans un environnement marécageux, les tragulidés sont absents. Les bovidés sont diversifiés (5 genres) mais représentés par des restes très fragmentaires ; à côté de deux boselaphini (*Dystychoceras* et *Tragoptax*) comme à DTK et DIT, Köhler et al. (1995) décrivent sous le nom d'*Ouzocerus* aff. *gracilis* un fragment de crâne très écrasé et une mandibule (la mandibule ne nous semble pas appartenir à *Ouzocerus*, la p4 et la m3 étant trop différentes). Ils attribuent à *Gazella* sp. quelques restes qui ne semblent pouvoir appartenir ni à *Gazella deperdita* de DTK et DIT (chevilles plus trapues et section transversale plus ronde) ni à ?*Gazella schlosseri* de DKO (taille supérieure, courbure de la face postérieure des chevilles). *Norbertia hellenica* ne correspond à aucun bovidé des gisements de Dytiko. Les giraffidés ne sont représentés que par une m1 ou m2 (non figurée) que Köhler et al. attribuent à *Samotherium* cf. *boissieri*, girafe qui n'est pas présente à Dytiko. Mais le point le plus remarquable des ruminants de Maramena est l'abondance des cervidés, les nombreux spécimens appartiennent tous à la même espèce : *Pliocervus graecus* Azanza, 1995. Ainsi, bien que proche, géographiquement, les gisements de Dytiko et celui de Maramena sont nettement différents en ce qui concerne leurs ruminants. Cela pourrait correspondre à un environnement plus marécageux à Maramena mais aussi à une différence dans le temps.

Un peu plus au Nord, en Bulgarie et en Macédoine yougoslave (FYROM), quelques gisements ont été placés dans le Turolien supérieur. Les gisements de Macédoine yougoslave ont été étudiés depuis Schlosser (1921). Les hipparions du gisement de Vozarci (bassin de Tivkès) ont été étudiés par Forsten et Garevski (1989) mais les bovidés du même gisement n'ont pas fait l'objet d'étude. On retrouve parmi eux un certain nombre de formes présentes aussi à Dytiko : *Palaeoreas*,

Gazella, *Palaeoryx*, *Dystychoceras*, *Hispanodorcas* (observation personnelle) mais on peut noter aussi la présence d'un *Prostrepsiceros* et d'une forme plus évoluée proche de *Parastrepsiceros*. Un cervidé est aussi présent parmi les ruminants de Vozarci. Il est donc possible que la faune de Vozarci soit proche de celle de Dytiko, mais une description de ce matériel serait nécessaire. En Bulgarie, deux gisements ont été placés dans la partie supérieure du Turolien : Ezerovo 1 et Kalimanci 4. Aucun ruminant n'a été décrit pour l'instant à Ezerovo 1, Kostopoulos et al. (2001) rapprochent le *Microstonyx* de ce gisement de la forme évoluée trouvée à DTK. Dans la liste faunique de Kalimanci 4, Spassov (2002) ne cite comme ruminant que deux espèces de *Palaeoryx*, toutefois la liste faunique est très courte et sans doute peu représentative. Plus au nord, dans le domaine pannonien, deux gisements Baltavar et Polgardi ont été attribués au Turolien supérieur (Mészáros, 1999). L'étude des ruminants de Baltavar n'a pas été reprise depuis la fin du XIX^e siècle, Pethö (1885) citait, parmi les ruminants, un cervidé (*Procapreolus*), une girafe (*Helladotherium* et non *Bohlinia* ou *Palaeotragus* comme à Dytiko) et seulement deux bovidés : une gazelle et un boselaphini. La faune des gisements de Polgardi (plusieurs fissures karstiques) est en cours de révision. D'après les anciennes listes fauniques (Kretzoi, 1952), les ruminants seraient les mêmes qu'à Baltavar.

En dehors de *Dorcatherium*, les ruminants présents dans les trois gisements de Dytiko peuvent se répartir en trois groupes : les formes à très vaste extension géographique (Boselaphini, gazelles et *Palaeotragus*), les formes endémiques de la province gréco-iranienne (*Bohlinia*, *Palaeoreas* et *Protragelaphus*) et enfin les formes qui s'étendent sur un domaine plus septentrional (*Palaeoryx*, *Hispanodorcas* et *Procapreolus*).

Dorcatherium étant très proche anatomiquement des tragulidés actuels, on a supposé que son mode de vie était voisin de ceux ci, c'est-à-dire celui d'un animal principalement frugivore, vivant à proximité d'une rivière, s'abritant sous un couvert épais durant la journée mais pouvant s'aventurer dans des endroits plus ouverts la nuit.

Parmi les bovidés plus ubiquistes, à vaste répartition géographique, les Boselaphini sont représentés par deux genres *Tragoportax* (très rare) et *Dystychoceras* (très abondant). Les proportions sont inverses dans les autres gisements du Turolien de Grèce (Ravin des Zouaves 5, Prochoma, Pikermi. . .). Les *Dystychoceras* sont associés à un milieu plus boisé que les *Tragoportax*. Les gazelles appartiennent à deux espèces. Le gisement type de *Gazella deperdita* est le Mont Lubéron, elle a été citée dans de nombreuses listes fauniques d'Espagne, Grèce, Turquie, Kazakhstan, Kirghizistan. . .), beaucoup de ces déterminations nécessiteraient d'être vérifiées. *Gazella schlosseri* est une forme plus nordique, le gisement type est Grebeniki, les autres gisements dans lesquels cette espèce est citée se situent aussi en Ukraine.

Parmi les ruminants endémiques de la province gréco-iranienne, on peut noter la forte association entre *Bohlinia* et *Palaeoreas*, en effet 64 % des gisements à *Bohlinia* contiennent aussi des *Palaeoreas*. Ces deux animaux sont principalement turoliens bien que quelques *Bohlinia* ont été signalées dans le Vallésien supérieur (Ravin de la Pluie, Ravin des Zouaves 3, Nikiti 1 en Macédoine grecque et de Kuçükçekmece en Turquie) et quelques *Palaeoreas* dans le Vallésien du Sinap. Leur extension géographique est la même : Grèce, sud de la Bulgarie, Macédoine yougoslave et Turquie. *Protragelaphus* est plus rare mais s'étend plus à l'est puisqu'il se retrouve à Maragha (Iran).

Les autres ruminants ont une extension plus nordique. *Palaeoryx* a été signalé en Grèce, Bulgarie, Turquie, Ukraine, Moldavie, mais aussi à Cerro de la Garita (Espagne). Il s'agit d'une antilope principalement turolienne avec cependant une apparition plus précoce dans les gisements vallésiens du Ravin de la Pluie et du Ravin des Zouaves 3 (Macédoine, Grèce). Gentry et Heizmann (1996) ont proposé d'inclure dans le genre *Hispanodorcas*, dont l'espèce type provient

de Cerro de la Garita, Espagne, des formes décrites sous le nom de *Gazella rodleri*. Ainsi compris, *Hispanodorcas* a une extension géographique comprenant d'une part l'Espagne et d'autre part l'Ukraine, la Moldavie, l'Iran et le nord de la Grèce, Dytiko se situant sur la bordure méridionale de ce territoire. *Procapreolus* est également une forme nordique (Ukraine, Moldavie, Autriche, Hongrie); si le cervidé de Dytiko appartient bien à ce genre, cela constituerait aussi la limite sud de son domaine d'extension, bien qu'un peu plus tardivement *Procapreolus* se retrouve à Baccinello V3 (MN 13/14, Italie).

L'ensemble de la faune des ruminants des sites de Dytiko diffère essentiellement de celles des autres gisements de la basse vallée de l'Axios par l'abondance des restes de *Dystychoceras* et la présence de cervidés et de tragulidés. Ces formes semblent correspondre à un milieu plus boisé et donc probablement plus humide que celui des autres localités. L'étude comparative de la micro-usure dentaire (Merceron et al., 2005) confirme ce diagnostic en montrant que le régime alimentaire de ces ruminants atteste de la présence de régions boisées ou buissonneuses alternant avec des zones plus découvertes. Cela montre un changement climatique vers un milieu moins ouvert à la fin du Miocène.

Remerciements

Ce travail est un des résultats de recherches conduites en Grèce septentrionale depuis de nombreuses années avec nos collègues de l'université de Thessaloniki, le regretté Prof. J. Melentis puis le Prof. G. Koufos et ses collaborateurs parmi lesquels nous mentionnerons spécialement D. Vlachou, I. Sylvestrou et D. Kostopoulos. Nous remercions également les collègues et les étudiants des universités de Poitiers, de Paris et de Thessaloniki ainsi que du Muséum national d'Histoire naturelle qui participèrent aux campagnes de terrain. Pour l'illustration nous avons été assistés par S. Riffaut (université de Poitiers). Nous avons bénéficié du soutien matériel de l'université de Poitiers (UMR 6042 du CNRS) et de l'appui financier de la *National Science Foundation, USA* (Projet RHOI). Nous remercions également un correcteur anonyme dont les remarques pertinentes nous ont permis d'améliorer le manuscrit.

Références

- Abbazzi, L., 2001. Cervidae and Moschidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Baccinello V-3 assemblage (Late Miocene, Late Turolian, Grosseto, Italy). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 107, 107–123.
- Arambourg, C., Piveteau, J., 1929. Les Vertébrés du Pontien de Salonique. *Annales de Paléontologie* 18, 59–138.
- Azanza, B., 1995. The Vertebrate Locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian-Ruscinian Boundary (Neogene). 14 Cervidae (Artiodactyla, Mammalia). *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 28, 157–166.
- Azanza, B., Menendez, E., 1990. Los ciervos fósiles del neógeno español. *Paleontología i Evolució* 23, 75–82.
- Azanza, B., Montoya, P., 1995. A new deer from the lower Turolian of Spain. *Journal of Paleontology* 69, 1163–1175.
- Bohlin, B., 1935. Cavicornier der Hipparion-Fauna Nord Chinas. *Palaeontologia Sinica* 9, 1–166.
- Bonis, L. de, Bouvrain, G., Koufos, G.D., 1988. Late Miocene Mammal Localities of the Lower Axios Valley (Macedonia, Greece) and their stratigraphic significance. *Modern Geology* 13, 141–147.
- Bonis, L. de, Koufos, G.D., 1999. The Miocene large mammal succession in Greece. In: Agustí, J., Rook, L., Andrews, P. (Eds.), Vol. I: The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 205–237.
- Bouvrain, G., 1978. *Protagelaphus theodori* n. sp. (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae) du Miocène de Macédoine. *Géologie méditerranéenne* 5, 229–236.
- Bouvrain, G., 1979. Un genre nouveau de Bovidé de la fin du Miocène. *Bulletin de la Société géologique de France* 21 (4), 507–511.
- Bouvrain, G., 1980. Le genre *Palaeoreas* (Mammalia, Artiodactyla, Bovidae), systématique et extension géographique. *Paläontologische Zeitschrift* 54, 55–65.

- Bouvrain, G., 1988. Les *Tragoptax* (Bovidae, Mammalia) des gisements du Miocène supérieur de Dytiko (Macédoine, Grèce). *Annales de Paléontologie* 74, 43–64.
- Bouvrain, G., 1996. Les gazelles du Miocène supérieur de Macédoine, Grèce. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen* 199, 111–132.
- Bouvrain, G., Bonis, L. de, 1986. *Ouzocerus gracilis* n. g., n. sp., Bovidae (Artiodactyla, Mammalia) du Vallésien (Miocène supérieur) de Macédoine (Grèce). *Geobios* 19, 661–667.
- Bouvrain, G., Bonis, L. de, 1988. Découverte du genre *Hispanodorcas* (Bovidae, Mammalia) dans le Turolien de Grèce septentrionale. *Annales de Paléontologie* 74, 97–112.
- Croitor, R., 1999. On systematic position of “moldavian sambar deer” from the Pliocene of Moldova. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 38, 87–96.
- Dames, W., 1883. Hirsche und Mäuse von Pikermi in Attica. *Zeitschrift der Deutschen geologischen Gesellschaft* 35, 92–100.
- 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, 1–269.
- Forsten, A., Garevski, R., 1989. Hipparions, Mammalia, Perissodactyla from Macedonia, Yugoslavia. *Geologica Macedonica* 3, 159–206.
- Gaudry, A., 1861. Résultats des fouilles entreprises en Grèce sous les auspices de l’Académie. *Comptes Rendus de l’Académie des Sciences de Paris (7)* 52, 238–241.
- Gaudry, A., 1862–1867. Animaux fossiles et Géologie de l’Attique. Éditions F. Savy, Paris.
- Gentry, A.W., 1971. The earliest goats and other antelopes from the Samos Hipparion fauna. *Bulletin of the British Museum (Natural History) Geology* 20, 231–296.
- Gentry, A.W., Heizmann, E.P.J., 1996. Miocene Ruminants of the Central and Eastern Tethys and Paratethys. In: Bernor, R.L., Fahlbusch, V., Mittmann, H.W. (Eds.), *The evolution of western Eurasian Neogene mammal faunas*. Columbia University Press, New York, pp. 378–391.
- Geraads, D., 1974. Les giraffidés du Miocène supérieur de la région de Thessalonique (Grèce). Thèse de 3^e cycle de l’université Pierre-et-Marie-Curie, Paris.
- Geraads, D., Kaya, T., Mayda, S., 2005. Late Miocene large mammals from Yulafli, Thrace region, Turkey, and their biogeographic implications. *Acta Palaeontologica Polonica* 50, 523–544.
- Goldfuss, G.A., 1820. *Handbuch der Zoologie*. Schrag, J.L., Nürnberg, 2 Teil.
- Gray, J.E., 1821. On the natural arrangement of vertebrate mammals. *London Medical Repository* 15, 296–310.
- Gromolard, C., 1981. Les grands Bovidae (Mammalia, Artiodactyla) du Pliocène d’Europe occidentale. *Biostratigraphie, paléoneurologie, systématique, évolution, paléoécologie*. Thèse de 3^e cycle de l’université Claude-Bernard Lyon 1.
- Guérin, C., Mein, P., 1971. Les principaux gisements de mammifères miocènes et pliocènes du domaine rhodanien. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon, hors série*, pp. 131–171.
- Heintz, E., 1970. Les Cervidés villafranchiens de France et d’Espagne. Vol. I: texte et planches. *Mémoires du Muséum national d’Histoire naturelle* 22, 1–292.
- Janovskaya, N.M., 1954. Un nouveau cervidé du Pliocène moyen de Moldavie. *Trudy paleontologiceskogo Instituta* 47, 163–171 (en Russe).
- Kaup, J.-J., 1832–1839. Description d’ossements fossiles de mammifères inconnus jusqu’à présent qui se trouvent au Muséum grand ducal de Darmstadt. Heyer, J.G., Darmstadt.
- Köhler, M., 1987. Boviden des türkischen Miozäns (Känozoikum und Braunkohlen der Türkei). *Paleontologia i Evolució* 21, 133–246.
- Köhler, M., 1993. Skeleton and habitat of recent and fossil Ruminants. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 25, 1–88.
- Köhler, M., Moyà-Solà, S., Morales, J., 1995. The vertebrate locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian-Ruscinian boundary (Neogene). 15. Bovidae and Giraffidae (Artiodactyla Mammalia). *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* 28, 167–180.
- Korotkevich, E.L., Krakhmalnaya, T., 1984. *Palaeoryx pallasii* (Artiodactyla Bovidae) de la faune à Hipparion de Novaya Emetovka. *Vestnik Zoologii* 4, 39–45 (en Russe).
- Kostopoulos, D.S., Spassov, N., Kovachev, D., 2001. Contribution to the study of *Microstonyx*: evidence from Bulgaria and the SE European populations. *Geodiversitas* 23, 411–437.
- Krakhmalnaya, T., 1996. Faune à Hipparion du nord de la mer Noire. *Naukova Dumka Kiev*, 1–225 (en Russe).
- Kretzoi, M., 1952. Die Raubtiere der Hipparion fauna von Polgardi. *Annales Instituti Geologici Publici Hungarici* 40, 1–42.

- Lehmann, U., Thomas, H., 1987. Fossil Bovidae (Mammalia) from the Mio-Pliocene of Sahabi, Libya. In: Boaz, N.T., El-Arnauti, A., Gaziry, A.W., Heinzelin, J.de, Dechant Boaz, D. (Eds.), *Neogene Paleontology and Geology of Sahabi*. Alan Liss, New York, pp. 323–335.
- Major, F.C.I., 1891. Considérations nouvelles sur la faune des Vertébrés du Miocène supérieur de l'île de Samos. *Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des Sciences* 113, 608–610.
- Melentis, J., 1967. Studien über fossile Vertebraten Griechenlands 19. Die Pikermifauna von Halmyropotamos (Euböa, Griechenland). I Teil: Odontologie und Kraniologie. *Annales géologiques des Pays Helléniques* 19, 283–411.
- Merceron, G., Bonis, L., Viriot, L.de, Blondel, C., 2005. Dental microwear of fossil bovids from northern Greece: paleoenvironmental conditions in the eastern Mediterranean during the Messinian. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 217, 173–185.
- Mercier, J., 1968. Étude géologique des zones internes des Hellénides en Macédoine centrale (Grèce). Contribution à l'étude du métamorphisme et de l'évolution magmatique des zones internes des Hellénides. *Annales géologiques des Pays Helléniques* 20, 1–792.
- Mercier, J., Sauvage, J., 1963. Remarques sur la géologie de la Macédoine centrale : les calcaires à pollens et spores de la basse vallée de l'Axios. *Annales géologiques des Pays Helléniques* 14, 330–338.
- Mészáros, L.G., 1999. An exceptionally rich Soricidae (Mammalia) fauna from the upper Miocene localities of Polgárdi (Hungary). *Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis, Sectio Geologica* 32, 5–34.
- Milne-Edwards, A., 1864. Recherches anatomiques, zoologiques et paléontologiques sur la famille des chevrotains. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie* 5, 49–164.
- Morales, J., Nieto, M., Köhler, M., Moyà-Solà, S., 1999. Large mammals from the Vallesian of Spain. In: Agustí, J., Rook, L., Andrews, P. (Eds.), Vol. I: The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 113–126.
- Pavlov, M., 1913. Mammifères Tertiaires de la Nouvelle Russie. 1^{ère} Partie : Artiodactyla Perissodactyla (*Aceratherium Kowalevskii* n. s.). *Nouveaux Mémoires de la Société impériale des Naturalistes de Moscou* 17, 1–67.
- Pethő, J., 1885. Über die fossilen Säugethier-Überreste von Baltavár Jahresbericht der kön Ung. Geologischen Anstalt für 1884, 455–465.
- Pilgrim, G.E., 1937. Siwaliks Antelopes and Oxen in the American Museum of natural History. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 72, 729–874.
- Schlosser, M., 1903. Die fossilen Säugethiere Chinas nebst einer Odontographie der recenten Antilopen. *Abhandlungen Bayerische Akademie der Wissenschaften Mathematisch naturwissenschaftliche Klasse* 22, 1–221.
- Schlosser, M., 1904. Die fossilen Cavicornia von Samos. *Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich Ungarns und des Orients* 17, 21–118.
- Schlosser, M., 1921. Die Hipparionenfauna von Veles in Mazedonien. *Abhandlungen Bayerische Akademie der Wissenschaften Mathematisch naturwissenschaftliche Klasse* 29, 3–54.
- Schlosser, M., 1924. Über die systematische Stellung jungtertiärer Cerviden. *Zentralblatt für Mineralogie, Geologie und Paläontologie* 20, 634–640.
- Spassov, N., 2002. The Turolian Megafauna of West Bulgaria and the character of the Late Miocene "Pikermian biome". *Bollettino della Società Paleontologica Italiana* 41, 69–81.
- Symeonidis, N.K., 1973. Ein Vollständiges geweih von *Pliocervus pentelici* (Gaudry) aus Pikermi (Griechenland). *Annales géologiques des Pays Helléniques* 25, 308–316.
- Teilhard de Chardin, P., Trassaert, M., 1937. The Pliocene Camelidae, Giraffidae, and Cervidae of South Eastern Shansi. *Palaeontologia Sinica* 1, 1–68.
- Tobien, H., 1980. Cerviden-Reste (Ruminantia Mammalia) aus dem Obermiozän von Maragheh (Iran). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* 83, 329–341.
- Vislobokova, I.A., 1980. The systematic position of a Deer from Pavlodar and the Origin of Neocervinae. *Paleontological Journal* 14, 97–112.
- Vislobokova, I.A., 1992. Neogene deer in Eurasia. *Paleontologia i Evolució* 24/25, 149–154.
- Wagner, A., 1857. Neue Beiträge zur Kenntnis der fossilen Säugethier-Ueberreste von Pikermi. *Abhandlungen der königlich bayerischen Akademie der Wissenschaften Mathematisch-Physikalische Klasse* 8, 111–158.