

RÉPARTITION PALÉOÉCOLOGIQUE
ET RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES
DES *HIPPOPOTAMIDAE*
(MAMMALIA, ARTIODACTYLA)
DU NÉOGÈNE D'AFRIQUE ORIENTALE

par

Raymond GÈZE¹

RÉSUMÉ :

On définit plusieurs taxons nouveaux parmi les Hippopotames du Plio-Pléistocène d'Afrique de l'Est : une sous-espèce primitive, hexaprotodonte, de *Hexaprotodon protamphibius* dans la formation d'Usno à l'Omo; une nouvelle espèce du même genre, probablement forestière, également à l'Omo; une autre dans le Pliocène de l'Afar; enfin un genre nouveau de l'Afar, à région lacrymale très particulière. On donne une liste complète de tous les Hippopotames du Plio-Pléistocène d'Afrique de l'Est avec des indications sur leurs tendances évolutives et leur paléoécologie.

ABSTRACT:

Several new taxa of Plio-Pleistocene East-African Hippopotamids are described: a primitive, hexaprotodon subspecies of *Hexaprotodon protamphibius* from the Usno Formation in the lower Omo valley; a new species of the same genus, probably a forest-dweller, also from Omo; an other one from the Afar Pliocene and a new genus from Afar, with a very peculiar lacrymal area. A complete list of the Plio-Pleistocene East-African Hippos is given together with indications of their evolutionary trends and paleecology.

¹ Muséum d'Histoire Naturelle, Toulouse.

Introduction

Par ses publications de 1969 à 1978, S. C. Coryndon-Savage a apporté une contribution très importante à la connaissance des Hippopotamidae fossiles.

Ses publications posthumes de 1977 et 1978 précisent les caractères des espèces respectives des genres *Hippopotamus* et *Hexaprotodon* sans cependant définir de diagnose *sensu stricto*.

Notre étude, poursuivie sous l'autorité de Monsieur le Professeur Y. Coppens, a porté pour l'essentiel sur du matériel d'Afrique orientale étudié en France ainsi qu'au cours de missions en Ethiopie et au Kenya, financées par le C.N.R.S. Les gisements d'Ethiopie ont été spécialement étudiés. Le but primordial se situant dans une meilleure définition générique et spécifique du matériel disponible, il a été possible d'en déduire des corrélations biostratigraphiques et paléocologiques d'un certain poids si l'on considère la grande fréquence des restes d'Hippopotamidae dans les gisements miocènes et plio-pléistocènes du rift est-africain.

Au préalable, nous définirons certains éléments de phylogénie des Hippopotamidae, dont la courte description d'un genre nouveau. Cette base nous permettra de raisonner sur les données synthétiques concernant les principaux gisements d'Hippopotamidae d'Afrique orientale.

Genre *Hexaprotodon* et genre *Hippopotamus*

Les seuls survivants actuels de ces genres sont africains, respectivement *Hexaprotodon liberiensis* et *Hippopotamus amphibius*.

FIG. 1. — Distribution des Hippopotamidae en Afrique Orientale au Plio-Pléistocène.

Genre *Hexaprotodon* :

1. *Hex. sp. (aff. harvardi)* de Lukeino (6 incisives);
2. *Hex. harvardi* de Lothagam (6 incisives);
3. *Hex. harvardi* de Kanapoi (6 incisives);
- 4. *Hex. protamphibius turkanensis* de l'Omo (6 incisives);
5. *Hex. protamphibius protamphibius* de l'Omo (4 incisives);
- 6. *Hex. shungurensis* de l'Omo (6 incisives à 4 incisives?);
7. *Hex. cf. karumensis* de l'Omo (4 incisives);
8. *Hex. cf. karumensis* de l'Est Turkana (6 incisives);
9. *Hex. cf. karumensis* de l'Est Turkana (4 incisives);
10. *Hex. karumensis* de l'Est Turkana (2 incisives);

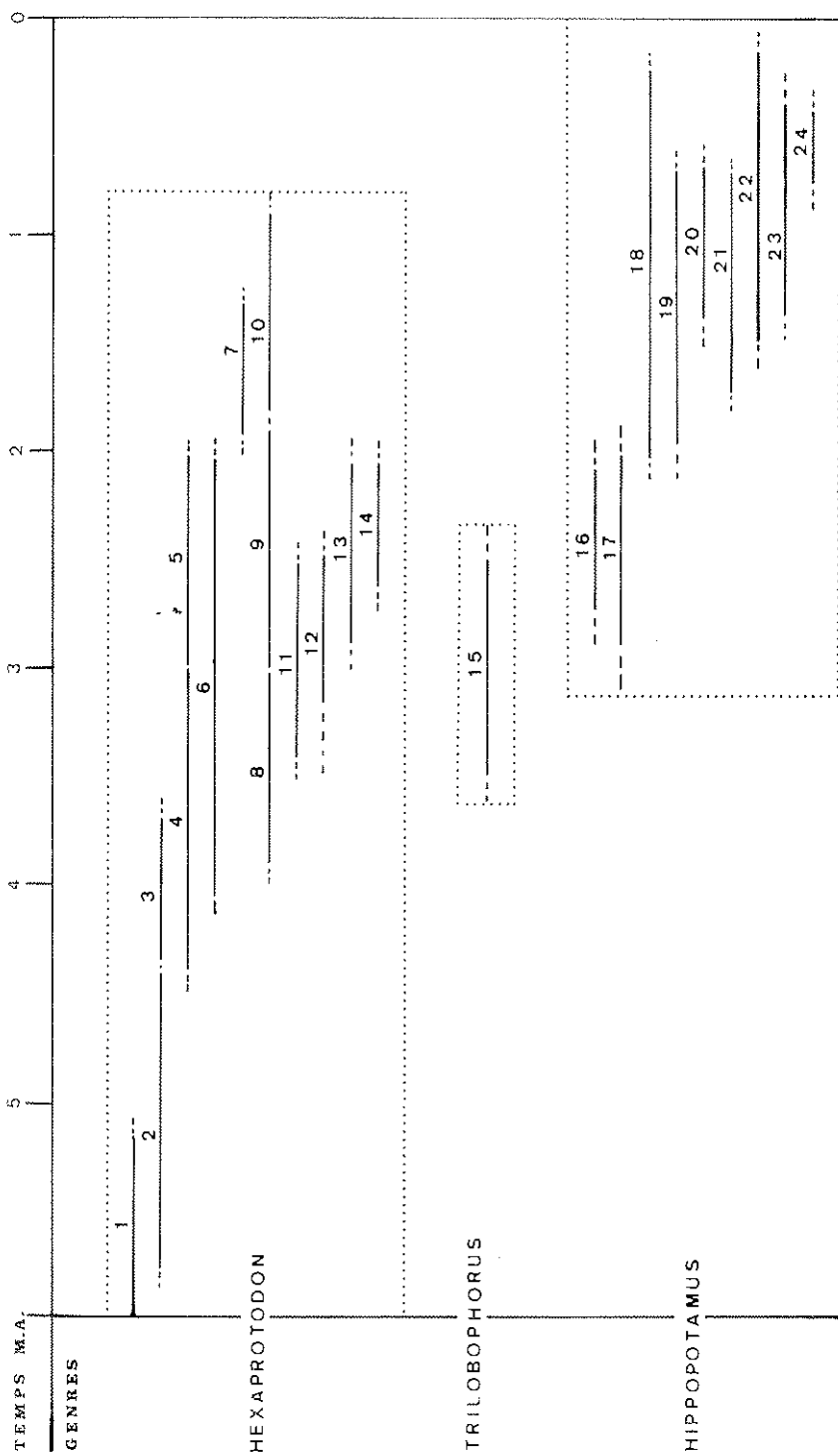
- 11. *Hex. coryndoni* de l'Afar (6 incisives);
- 12. *Hex. sp.* de l'Afar (4 incisives);
13. *Hex. sp.* de Chemeron (4 incisives?);
14. *Hex. immagunculus* / *Hex. sp.* de Kaise (4 incisives).

Genre *Trilobophorus* :

- 15. *T. afarensis* de l'Afar (6 incisives).

Genre *Hippopotamus* :

16. *Hip. kaisensis* de Kaise (4 incisives);
17. *Hip. sp.* de Chemeron (4 incisives?);
18. *Hip. gorgops* d'Olduvai (4 incisives);
19. *Hip. gorgops* de l'Omo (4 incisives);
20. *Hip. aethiopicus* de l'Omo (4 incisives);
21. *Hip. gorgops* de l'Est Turkana (4 incisives);
22. *Hip. gorgops* de Melka Kunturé (4 incisives);
23. *Hip. gorgops* du bassin du lac Baringo (4 incisives);
24. *Hip. gorgops* de Bodo (4 incisives).



Genre *Hexaprotodon*

ESPÈCE-TYPE : *Hexaprotodon sivalensis* Falconer et Cautley, 1847.

AUTRES ESPÈCES : voir liste correspondant à la figure 1 pour l'Afrique orientale.

DISTRIBUTION : dans les gisements d'Afrique orientale, voir figure 1.

DIAGNOSE ÉMENDÉE : région lacrymale déterminante par la présence d'une lame antéorbitaire de l'os frontal séparant le lacrymal du nasal².

Incisives et canines supérieures alignées en série parabolique continue³. Incisives supérieures proclives, courtes, à facettes d'usure terminales. Canines supérieures à sillon longitudinal postérieur vaste dont la face externe est dépourvue d'émail³. Cannelures espacées à estompées, distantes des incisives. Incisives inférieures cylindriques, proclives, isomorphes à facettes d'usure planes. Hexaprotodontie majoritaire. Canines inférieures arquées. Cannelures espacées à estompées non convergentes. Denture jugale brachyodonte. Os des membres élancés, épiphyses robustes à surfaces articulaires, limitées par des crêtes anguleuses. Mouvements articulaires amples. Doigts centraux III et IV dominants. Type marcheur.

OBSERVATIONS : L'espèce anciennement décrite comme *Choeropsis liberiensis* se rattache par ses caractères au genre *Hexaprotodon* tel que S. C. Coryndon-Savage, 1977, l'a noté. Le genre *Hexaprotodon* décrit en 1847 par Falconer et Cautley a priorité sur le genre *Choeropsis* décrit en 1853 par Leidy.

La diversité du genre *Hexaprotodon* est maximale dans le Plio-Pléistocène africain.

Hexaprotodon protamphibius turkanensis nov. subsp.

LOCALITÉ-TYPE : sables bruns de la formation d'Usno, bassin de la rivière Omo, Ethiopie.

DISTRIBUTION : Pliocène supérieur, holotype d'environ 3,2 millions d'années. Formation de Shungura jusqu'au membre B.

HOLOTYPE : Omo - BS - I. mandibule.

FIGURATION : voir S. C. Corydon et Y. Coppens, 1973, planches 2A et 2B; voir également le matériel des formations de Mursi, d'Usno et de Shungura jusqu'en B.

CONSERVATION : National Muséum d'Addis Abeba, Ethiopie.

DIAGNOSE : Hexaprotodontie. Calvarium à orbites peu proéminentes. Angulation dans le plan sagittal entre museau et crête sagittale. Boîte crânienne longue en proportion du museau. Symphyse mandibulaire longue et basse. Insertion proclive des incisives. Canines inférieures et incisives situées sur la même ligne frontale.

² Voir la figure 2.

³ Voir la figure 3.

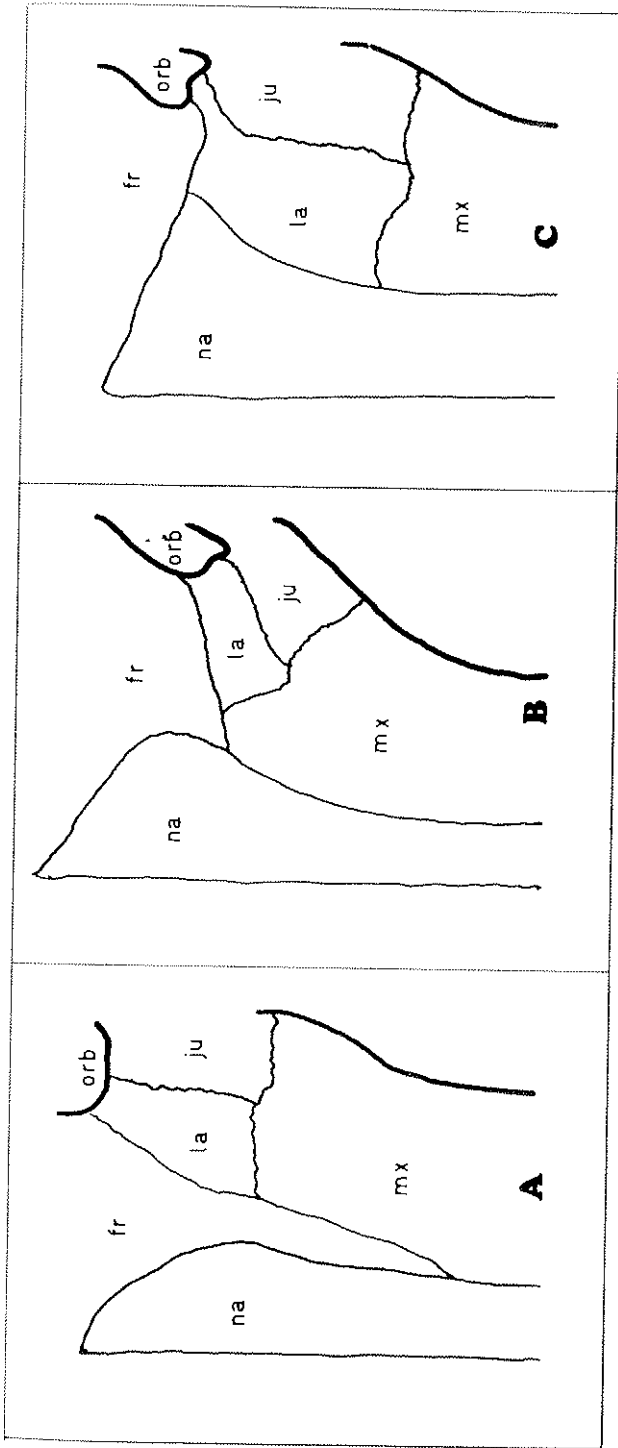


FIG. 2. — Structures de la région lacrymale des Hippopotamidae (A. Hexaprotodon; B. Trilobophorus; C. Hippopotamus; fr : frontal; ju : jugal; la : lacrymal; mx : maxillaire; na : nasal; orb : orbite).

SCIENTIFIC PUBLICATIONS
 INSTITUT NATIONAL DE RECHERCHES SCIENTIFIQUES
 10, AVENUE DE LA LIBÉRATION, 2000 NANGHAKO

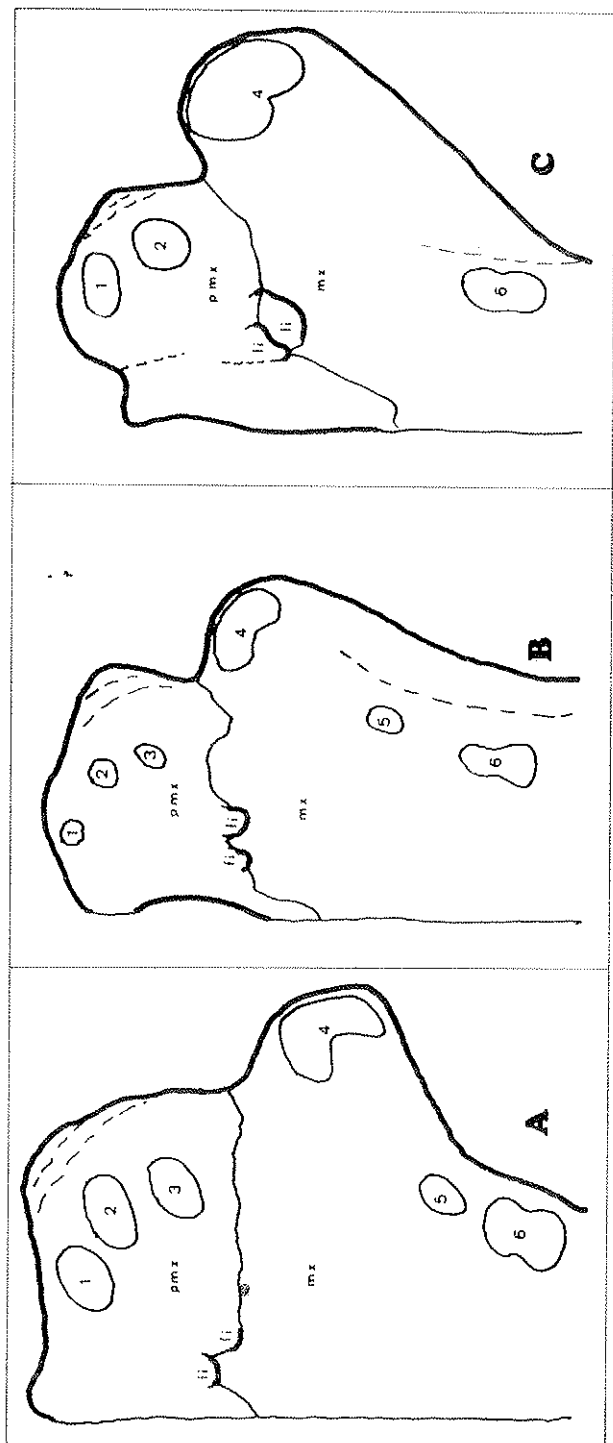


FIG. 3. — Structures de l'avant du palais des Hippopotamidae (A : Hexaprotodon; B : Triobophorus; C : Hippopotamus; 1 à 3 : incisives; 4 : canines; 5 et 6 : prémolaires; mx : maxillaires; p.m.x : prémaxillaire).

Canines supérieures à sillon longitudinal postérieur particulièrement profond. Denture jugale très brachyodonte.

OBSERVATIONS : la forme décrite initialement par C. Arambourg, 1944, est typiquement à 4 incisives et représente un stade évolué de la lignée de *Hexaprotodon protamphibius*; ce stade est donc nommé *Hexaprotodon protamphibius protamphibius* Arambourg, 1944. L'évolution marquant le passage d'une sous-espèce à l'autre réside principalement dans la réduction de 6 à 4 des incisives, l'allongement du museau corrélatif du raccourcissement de la boîte crânienne, le redressement des incisives, l'élévation des orbites, la tendance vers l'hypsodontie des rangées molaires, l'agrandissement du lacrymal sur la face.

DESCRIPTION : les spécimens autres que l'holotype sont trop fragmentaires pour confirmer de façon plus précise le passage de l'hexaprotodontie à la tétraprotodontie entre les membres B et C de la formation de Shungura.

LA MANDIBULE TYPE OMO - BS - 1

La symphyse est longue et basse présentant un large plateau sus-incisif triangulaire quasiment plan.

Les branches horizontales s'épaississent vers les dernières jugales. La largeur minimale de la mandibule se situe au niveau des P2-P3. Les branches montantes manquent. Les incisives vues de face sont alignées. Les canines sont déjà très latérales par rapport aux rangées dentaires jugales. Ces dernières sont parallèles et subrectilignes. Présence d'une échancrure sous les prémolaires. Les incisives proclives sont usées dans le plan des dents jugales. Les canines sont très comprimées latéralement et petites. La persistance de P1 à racines bilobées est un caractère archaïque dans la lignée. Les suivantes forment une rangée continue possédant un stylide linguo-distal. Le cingulum est bas. Les molaires présentent des vallées transverses nettes, un cingulum mésial et distal particulièrement bas et des tubercules bien individualisés.

Nous ne disposons pas encore d'un crâne complet associant les caractères d'hexaprotodontie aux autres caractères crâniens, mais la pièce L 1-8 du membre B rend assez bien compte de la tendance évolutive de l'espèce indiquée ci-dessus dans les observations : os lacrymal court distant du nasal, boîte crânienne allongée formant un angle obtus avec le museau, trous auditifs bas, orbites peu élevées.

DISCUSSION : toutes les observations indiquent une tendance évolutive de l'espèce *Hexaprotodon protamphibius* vers des habitudes potamophiles traduites sur le plan anatomique par l'élévation des orbites, des trous auditifs.

L'hypsodontie seulement partielle des dents jugales, et malgré la tendance à leur allongement, semble avoir contraint cette espèce à une alimentation surtout feuillue. Son habitat était lié à la présence de la forêt galerie.

Hexaprotodon shungurensis nov. sp.

LOCALITÉ-TYPE : formation de Shungura, vallée de l'Omo, Ethiopie.

DISTRIBUTION : ensemble des formations de la basse vallée de l'Omo. Holotype du membre C de la formation de Shungura.

HOLOTYPE : calvarium Omo 56-68-3100 et mandibule associée Omo 56-68-3101 (fig. 4a et b).

PARATYPE : calvarium L-28-55.

DIAGNOSE : longue apophyse antéorbitaire du frontal. Absence d'angulation sur le plan sagittal entre museau et crête sagittale. Longue symphyse mandibulaire.

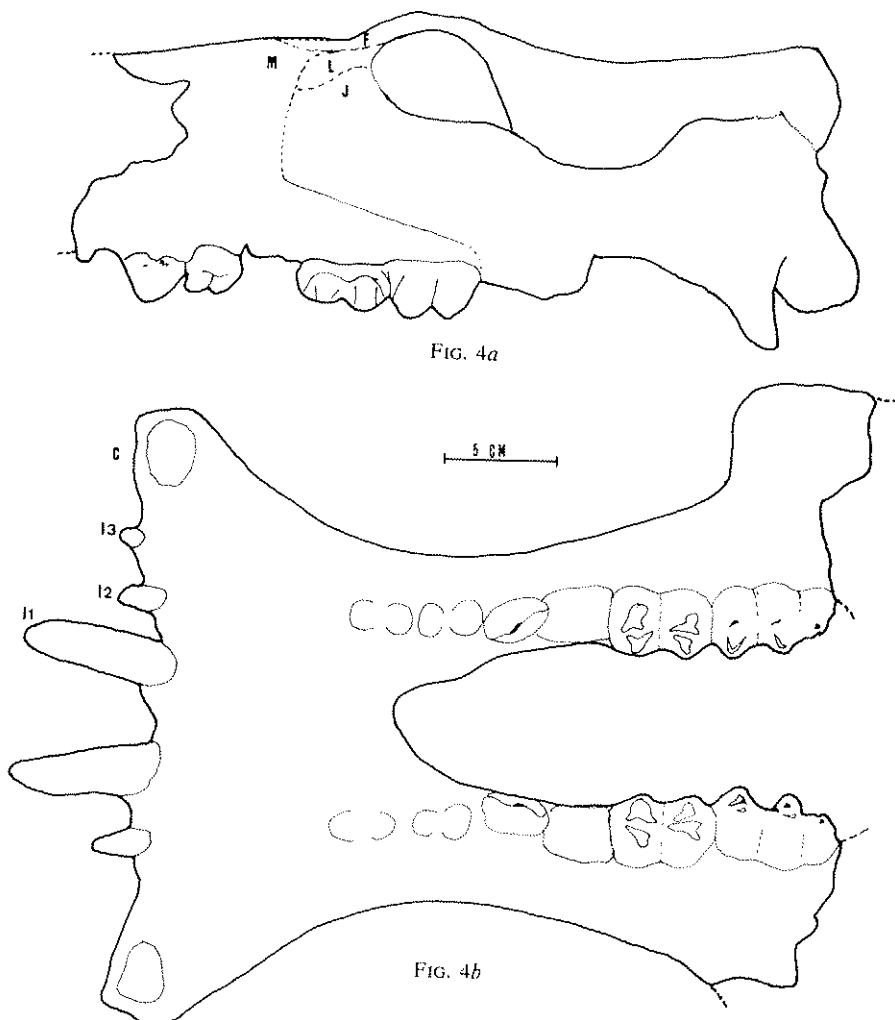


FIG. 4. — Holotype de *Hexaprotodon shungurensis* nov. sp. Omo 56-68-3100/3101; 4a : calvarium (vue latérale); 4b : mandibule (vue occlusale); C : canine; F : frontal; 11, 12, 13 : incisives; J : jugal; L : lacrymal; M : maxillaire.

Absence d'échancrure sous les prémolaires. Rangées dentaires jugales brachyodontes à bourrelet cingulaire bas.

OBSERVATIONS : le matériel montre une espèce plus petite que *Hexaprotodon protamphibius*, gardant des dents plus basses, des P⁴ bituberculées. Entre ces deux espèces, si la région lacrymale indique l'appartenance au même genre, la morphologie générale du crâne les distingue, notamment en vue de profil.

DESCRIPTION : Calvarium Omo 56-68-3100 (fig. 4 a) : les orbites sont basses, la boîte crânienne également. Cette dernière est moins courte que pour les crânes de *Hexaprotodon protamphibius* provenant de la même période. L'absence d'angulation entre museau et crête sagittale est le caractère le plus immédiat qui marque cette espèce de petite taille. Les prémolaires sont puissantes, les P⁴ ont deux tubercules sub-égaux, les molaires des tubercules arrondis et écartés au niveau des vallées transverses.

La mandibule 56-68-3101 (fig. 4 b) frappe par sa longue symphyse et la présence d'incisives et de canines de petite taille. Les branches horizontales sont basses et s'épaississent de manière rectiligne d'avant en arrière.

Les apophyses des canines sont très latérales aux rangées dentaires jugales mais moins amincies que chez *Hexaprotodon karumensis*. Les prémolaires sont grandes, en série contiguë. Les molaires sont particulièrement brachyodontes. Leurs tubercules sont séparés laissant de grandes vallées transverses, les cingulum mésial et distal sont bas.

DISCUSSION : cette espèce est nettement plus rare que *Hexaprotodon protamphibius*, ce qui pourrait indiquer qu'elle est située en marge de son habitat permanent contrairement à *Hexaprotodon protamphibius*. L'absence d'élévation notable des orbites, la brachyodontie persistante des dents jugales semblent indiquer un animal moins potamophile que *Hexaprotodon protamphibius* et encore plus lié à une alimentation feuillue. On peut proposer pour cette espèce des exigences très comparables à celles de l'actuel *Hexaprotodon liberiensis* vivant en forêt humide.

Hexaprotodon coryndoni nov. sp.

LOCALITÉ-TYPE : formation de Hadar, basse vallée de l'Awash, Ethiopie.

DISTRIBUTION : ensemble des formations pliocènes de l'Afar. Holotype du membre DD 1-2 de Hadar.

HOLOTYPE : Mandibule AL 170-1A (fig. 5 a), fragments crâniens AL 170-1B et 1C.

PARATYPES : AL 109-2 Calvarium jeune, AL 53-37 et AL 16-4, fragments mandibulaires.

DIAGNOSE : région lacrymale à processus antéorbitaire du frontal aussi large que le lacrymal. Tendance à la réduction des I₂ plus marquée que celle des I₃. Denture brachyodonte, tubercules distincts et larges vallées transverses. Canines et incisives de petite taille comparativement aux dents jugales.

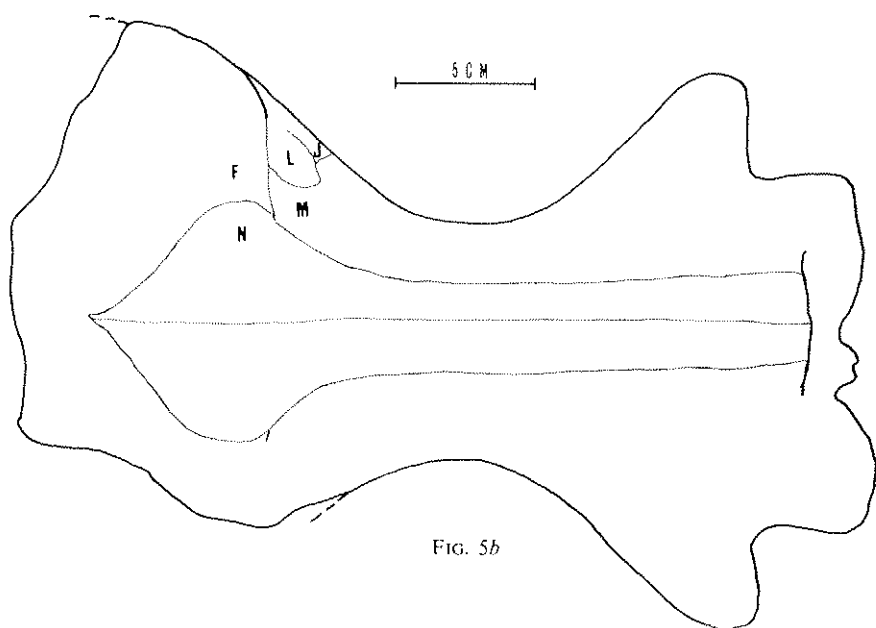
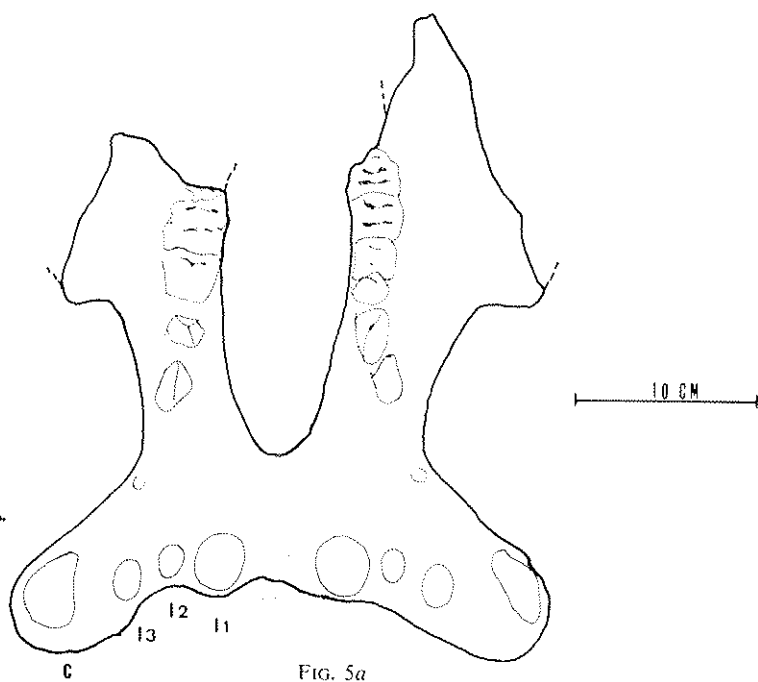


FIG. 5. — *a* : holotype de *Hexaprotodon corydoni* nov. sp. AL 170-I, mandibule en vue de face. *b* : holotype de *Trilobophorus afarensis* nov. gen. nov. sp., calvarium AL 74-20 en vue supérieure. Mêmes légendes que pour la figure 4; N : nasal.

OBSERVATIONS : le nom donné à cette espèce est en hommage à Shirley Cameron Coryndon-Savage dont les recherches, vouées à l'étude des Hippopotamidae fossiles d'Afrique, furent interrompues par son décès en 1976.

Les renseignements, bien que partiels, fournis par les échantillons fossiles collectés indiquent que cette espèce est probablement située dans la lignée formant charnière entre Hippopotamidae d'Afrique et Hippopotamidae d'Asie. En effet, la présence d'I₂ plus réduites que les I₃ est xénomorphe pour toutes les autres espèces africaines et eumorphe pour l'espèce *Hexaprotodon sivalensis* et les lignées asiatiques d'Hippopotamidae.

DESCRIPTION : la mandibule holotype AL 170-1A (fig. 5 a) est très allongée et marquée par l'espacement des prémolaires antérieures. Par sa taille, elle est proche de *Hexaprotodon protamphibius*. Les canines et les incisives sont petites comparativement aux dents jugales. Les apophyses des canines sont très massives et latérales aux rangées dentaires jugales. Les canines sont de section arrondie antérieurement. Les rangées jugales sont presque parallèles. Les prémolaires sont petites en proportion des molaires. Les rangées mésiale et distale de tubercules sont disjointes sur les molaires laissant une vaste allée transverse. Les cingulums mésial et distal sont bas.

Le paratype AL 109-2 montre une région lacrymale où le processus antérieur du frontal sépare un lacrymal de petite taille du nasal. Les fragments crâniens de l'holotype indiquent un palais peu creusé. La P⁴ y est bituberculée, les molaires brachyodontes.

DISCUSSION : pour une taille comparable à *Hexaprotodon protamphibius*, l'espèce *Hexaprotodon coryndoni* s'en distingue bien par la région lacrymale, la morphologie des canines et des incisives, la forme de la mandibule. Sa denture indique plutôt une adaptation à une alimentation feuillue. Sa fréquence dans les gisements de l'Afar est nettement plus faible que celle de *T. afarensis* d'après les données dont nous disposons.

Genre *Hippopotamus*

ESPÈCE-TYPE : *Hippopotamus amphibius* Linné, 1758, actuellement présente en Afrique équatoriale et australe.

AUTRES ESPÈCES : voir liste correspondante de la figure 1 pour l'Afrique orientale.

DISTRIBUTION : dans les gisements d'Afrique orientale, voir figure 1.

DIAGNOSE ÉMENDÉE : région lacrymale caractérisée par une large suture entre os lacrymal et nasal. Absence de lame antéorbitaire du frontal⁴.

Maxillaires et prémaxillaires grands. Boîte crânienne raccourcie. Incisives et canines supérieures alignées en deux séries hyperboliques⁵. Hypsodontie allométrique et hétéromorphie des séries d'incisives et des canines. Tétraprotodontie

⁴ Voir la figure 2.

⁵ Voir la figure 3.

majoritaire. Canines supérieures à sillon longitudinal postérieur superficiel. Canines inférieures les plus puissantes à cannelures convergentes formant relief. Denture jugale hypsodonte avec occlusion des vallées transverses.

Os des membres trapus. Surfaces articulaires des épiphyses aplanies, aux contours émoussés. Doigts centraux III et IV à peine plus longs que les latéraux. Type porteur.

OBSERVATION : la structure des canines supérieures et inférieures permet à elle seule de reconnaître un fossile du genre *Hippopotamus*. Donnée capitale lorsque les restes fossiles sont très fragmentaires.

Genre *Trilobophorus* nov. gen.

ESPÈCE-TYPE : *Trilobophorus afarensis* nov. sp.

LOCALITÉ-TYPE : formation de Geraru, basse vallée de l'Awash, Ethiopie.

DISTRIBUTION : uniquement fossile du Pliocène de l'Afar (3,5 millions d'années).

HOLOTYPE : AL 74-20, calvarium, Musée d'Addis Abeba, Ethiopie.

PARATYPES : AL 109-3A et B, calvarium et mandibule; AL 118-1, calvarium de la formation de Hadar, basse vallée de l'Awash, Ethiopie.

DIAGNOSE : région lacrymale marquée par une suture entre os frontal et maxillaire. Lacrymal isolé du nasal par le maxillaire⁶. Museau massif, nasaux prédominants frontalement. Apophyses supraorbitaires des frontaux en surplomb sur les arcades zygomatiques.

Incisives supérieures et inférieures respectivement isomorphes et en séries régulières, usure plane dans le plan des dents jugales⁷. Canines supérieures à cannelures espacées, sillon longitudinal postérieur évasé, en coupe de section sub-ovale. Canines inférieures à cannelures non convergentes. Os des membres massifs à épiphyses présentant des crêtes interarticulaires tranchantes.

OBSERVATIONS : d'après les données de nombreux auteurs tels C. Arambourg, 1944; D. A. Hooijer, 1950; S. C. Coryndon, 1969 à 1978, la région lacrymale donne la clef de détermination des genres Hippopotamidae. *Trilobophorus afarensis* présente une structure d'organisation de la région lacrymale originale allée à d'autres caractères associés en séquence originale. Sur ces bases nous affirmons la validité d'un tel genre. Les descriptions comparatives des échantillons et l'argumentation feront l'objet d'une publication à part.

DESCRIPTION : l'holotype AL 74-20 (fig. 5b) est caractéristique pour sa région lacrymale. L'allongement des os maxillaires sur la partie supérieure du crâne s'est fait jusqu'au niveau des orbites. Le lacrymal est de petite taille et latéral. Le frontal

⁶ Voir la figure 2.

⁷ Voir la figure 3.

est développé plus latéralement que dans les espèces d'*Hippopotamus* et d'*Hexaprotodon*. De même les nasaux sont plus allongés vers l'avant sans masquer cependant les prémaxillaires. Le palais se rétrécit vers l'arrière des rangées jugales. Le long du plan sagittal le profil supérieur du crâne est subrectiligne. Ces caractéristiques sont retrouvées dans les paratypes. Denture supérieure : les incisives sont courtes et à usure terminale. Elles sont petites comparativement aux dents jugales. Les canines sont de section arrondie, avec un sillon longitudinal postérieur peu profond mais ouvert. Leur insertion est bien latérale aux rangées dentaires jugales. Les quatre prémolaires persistent et sont puissantes. Les molaires ont des caractères archaïques dans le développement réduit du cingulum malgré une élévation notable des tubercules. La mandibule AL 109-3A, très massive, n'a conservé que ses dents jugales, mais laisse voir les alvéoles de ses dents frontales et un fragment de racine de canine. Incisives et canines sont implantées sur une même ligne frontale. Les rangées jugales sont rapprochées dans leur partie arrière symétriquement au palais. Proportionnellement les incisives inférieures ont de grands alvéoles comparativement aux dents jugales. Les canines ont une section mésiale large, les cannelures d'émail, bien marquées sont non convergentes. Les prémolaires inférieures d'émail bien marquées sont non convergentes. Les prémolaires inférieures sont également puissantes. L'aspect globuleux des tubercules des molaires n'indique pas une hypsodontie marquée, mais il y a tendance à la fermeture des vallées transverses.

OBSERVATIONS : la bonne conservation du matériel crânien montre une morphologie globale du crâne qui ressemble extérieurement à *Hippopotamus amphibius* dans le grand développement relatif du museau.

Mais l'étude morphologique montre qu'il s'agit d'un phénomène de parallélisme évolutif. En effet, la région lacrymale, le développement des nasaux et des frontaux, la morphologie des incisives et des canines démontrent une lignée indépendante issue d'une lignée archaïque jumelle de *Hexaprotodon harvardi*.

Les dimensions des échantillons indiquent une grande variabilité intraspécifique et une dissemblance des mesures en de nombreux points avec *Hippopotamus amphibius*.

Mesures comparées du calvarium du type et des paratypes de *Trilobophorus afarensis* et *Hippopotamus amphibius*.

	1942	AL 109-3B	AL 118-1	AL 74-20
Largeur maximale basilaire	685	698	—	—
p ² -M ³	260	251	—	189
M ¹ -M ³	140	129	—	104
Largeur maximale aux canines	345	—	261	248
Largeur du palais entre M ²	175	163	C 154	132
Largeur minimale du museau	116	130	122	107
Largeur à l'extérieur des condyles crâniens	175	150	141	—
Hauteur du crâne aux M ²	C 180	168	C 135	—
Hauteur du plan occipital	227	218	176	—

L'ouverture très frontale de l'orifice des narines, les apophyses supraorbitaires des frontaux, et les rares éléments de post-crânien apparaissent indiquer un animal moins potamophile qu'*Hippopotamus amphibius* mais cependant possédant une charpente massive. Il devait de ce fait soit rester à proximité de lieux humides, soit bénéficier du couvert d'une forêt galerie pour réguler les pertes hydriques.

Jusqu'à plus amples documents fossiles, *Trilobophorus afarensis* endémique du Pliocène supérieur de la basse vallée de l'Awash.

Les Hippopotamidae comme marqueurs biochronologiques et indicateurs de milieu

De nombreux gisements d'Afrique orientale montrent une association de plusieurs espèces d'Hippopotamidés. Plusieurs espèces peuvent être synchrones dans un même gisement. Dans ce cas une seule est toujours beaucoup mieux représentée que les autres. Une même lignée comme *Hexaprotodon protamphibius* pour l'Omo ou *Hexaprotodon karumensis* pour l'Est Turkana peut présenter différents stades évolutifs dans le même gisement. Enfin une espèce n'ayant pas forcément la même niche écologique peut en remplacer une autre dans les membres supérieurs d'une même formation stratigraphique. Certaines espèces, par leur morphologie (yeux télescopiques, trous auditifs élevés, orifices des narines ouverts vers le haut), indiquent leurs affinités avec l'eau (potamophilie). Une alimentation de graminées caractérise l'espèce potamophile *Hippopotamus amphibius* aux dents jugales hautes et puissantes (hypsodontes). Une alimentation feuillue caractérise l'espèce de forêt humide *Hexaprotodon liberiensis* aux dents jugales basses et tubercules simples (brachyodontes). Les notions d'évolution et d'adaptation des Hippopotamidés comme apport à des repères biochronologiques et écologiques concernant les principaux gisements d'Afrique orientale sont détaillées en fonction de la figure 1.

Considérations générales

1. Jusque vers 3 millions d'années ne sont trouvés que des Hippopotamidés à 6 incisives (hexaprotodontes) :

- Hexaprotodon* sp. (aff. *harvardi*) de Lukeino;
- Hexaprotodon harvardi* Coryndon, 1977, de Lothagam et Kanapoi;
- Hexaprotodon protamphibius turkanensis* nov. subsp. de l'Omo;
- Hexaprotodon shungerensis* nov. sp. de l'Omo;
- Hexaprotodon* cf. *karumensis* de l'Est Turkana;
- Trilobophorus afarensis* nov. gen. nov. sp. de l'Afar.

2. Aux environs de 3 millions d'années et dépassant peu 2 millions d'années sont rencontrées des formes évoluées à 4 incisives (tétraprotodontes) :

- Hexaprotodon protamphibius protamphibius* Arambourg, 1944, de l'Omo;
- Hexaprotodon shungurensis* nov. sp. de l'Omo;
- Hexaprotodon* cf. *karumensis* de l'Est Turkana;
- Hexaprotodon* sp. de l'Afar;

Hexaprotodon sp. de Chemeron;

Hexaprotodon sp. de Kaiso;

alors que disparaissent les derniers hexaprotodontes :

Hexaprotodon coryndoni nov. sp. de l'Afar;

Trilobophorus afarensis de l'Afar;

et qu'apparaît le genre *Hippopotamus*, à canines caractéristiques :

Hippopotamus kaisensis Hopwood, 1926, de Kaiso;

Hippopotamus sp. de Chemeron.

3. A moins de 2 millions d'années disparaît progressivement le genre *Hexaprotodon* :

Hexaprotodon cf. *karumensis* de l'Omo;

Hexaprotodon karumensis Coryndon, 1977, de l'Est Turkana;

et devient majoritaire le genre *Hippopotamus* :

Hippopotamus gorgops Dietrich, 1928, d'Olduvai, de l'Omo, de l'Est Turkana, de Melka Kunturé, du bassin du lac Baringo, de Bodo;

Hippopotamus aethiopicus Coryndon et Coppens, 1975 de l'Omo;

Hippopotamus amphibius Linné, 1758, seul survivant actuel.

Ce schéma de successions en Afrique de l'Est n'est pas généralisable à toutes les lignées d'Hippopotamidae de façon synchrone. Ainsi *Hexaprotodon crusafonti* du Miocène terminal de Catalogne pourrait être tétraprotodonte (Villalta, communication orale) tandis que les espèces du genre *Hexaprotodon* ont survécu jusqu'au Pléistocène dans leur branche asiatique avec 6 incisives.

Description des tendances évolutives et écologiques

Concernant les Hippopotamidés du Kenya et de Tanzanie, nous nous reportons aux publications de S. C. Coryndon-Savage et à nos observations personnelles. Une contribution personnelle sera plus importante pour les Hippopotamidés d'Ethiopie. Dans les gisements où ils sont présents, les Hippopotamidés sont le plus souvent représentés en grande quantité. Les premiers Hippopotamidés caractéristiques sont rencontrés dans la formation de Ngorora dont l'âge varie entre 12 et 9 millions d'années. La brachyodontie des dents jugales est particulièrement marquée. KNM-BN 1862 est une P⁴ typiquement bituberculée. KNM-BN 1717 correspond à une P¹ déjà uniradiculée. L'incisive supérieure KNM-BN 127 par sa facette terminale d'usure et sa section arrondie se rapporte à un *Hexaprotodon*.

1. *Hexaprotodon* sp. (aff. *harvardi*) de Lukeino (proche de GMA) est connu par de nombreuses pièces isolées.

Les P¹ sont soit biradiculées pour KNM-LU 014, KNM-LU 911 et KNM-LU 963 soit évoluées vers une racine unique pour KNM-LU 971 et KNM-LU 912. Les P¹ sont seulement uniradiculées dans les espèces plus récentes.

Les P³ sont très molariformes à deux tubercules semblables pour KNM-LU 397, KNM-LU 389, KNM-LU 017, KNM-LU 146, KNM-LU 905 et KNM-LU 908.

L'évolution ira vers la réduction du tubercule labial. Les canines supérieures de cette espèce très ancienne ont un sillon longitudinal postérieur particulièrement profond, pour KNM-LU 452, KNM-LU 453, KNM-LU 421, KNM-LU 435; l'évolution ira vers un sillon moins profond dans les autres espèces. Les canines inférieures ne présentent pas de cannelures pour KNM-LU 016, KNM-LU 977, KNM-LU 443. L'évolution se fera vers des cannelures marquées surtout dans plusieurs espèces de grande taille. Les crêtes interarticulaires saillantes des épiphyses osseuses massives indiquent également un *Hexaprotodon*.

2-3. *Hexaprotodon harvardi* Coryndon, 1977, de Lothagam puis de Kanapi possède une formule dentaire complète 3143/3143. La réduction dans les lignées phylétiques se fera avec réduction du nombre des incisives et des prémolaires. La région lacrymale est caractérisée par un long processus antéorbitaire du frontal rejetant le lacrymal de petite taille sur le côté du crâne. L'évolution se fera vers un raccourcissement du frontal, un élargissement du lacrymal passant sur le dessus du crâne. La partie supérieure du crâne est remarquable par son profil rectiligne. Les orbites restent basses et latérales. Le crâne est relativement étroit. Le museau est aussi long que la boîte crânienne et le plan occipital est élevé. Les incisives supérieures et inférieures sont respectivement isomorphes. Les dents jugales sont brachyodontes mais puissantes. Les prémolaires molarisées sont grandes.

Tous ces caractères se retrouvent plus ou moins diversifiés dans les espèces plus tardives. *Hexaprotodon harvardi* était probablement une espèce peu potamophile liée à un biotope forestier.

Hexaprotodon protamphibius Arambourg, 1944, de l'Omo est actuellement divisé en deux sous-espèces (voir première partie) marquant une évolution vers des formes plus potamophiles liées à un domaine forestier probablement de forêt riveraine. Cette espèce est majoritaire à l'Omo jusque dans le membre G de la formation de Shungura dans un rapport supérieur à 100/1.

Hexaprotodon shungurensis nov. sp. de l'Omo (voir première partie) accompagne *Hexaprotodon protamphibius* dans les gisements sous forme disséminée, son crâne bas, la brachyodontomorphie de ses dents jugales pourraient correspondre à un animal de biotope plus forestier. La disparition de ces deux espèces de l'Omo et leur remplacement par d'autres espèces paraît être liée à de profondes modifications de l'environnement notamment la disparition de la forêt et son remplacement par la savane.

Hexaprotodon cf. *karumensis* de l'Omo et de l'Est Turkana et *Hexaprotodon karumensis* Coryndon, 1977, de l'Est Turkana correspondent à une même lignée dérivée probablement de *Hexaprotodon harvardi* ayant subi une évolution parallèle à la lignée de *Hexaprotodon protamphibius*.

Les premiers représentants sont de petite taille, hexaprotodontes puis tétraprotodontes. Les quelques échantillons présents à l'Omo Omo 2-1967-177, Omo 2-1968-3106, Omo 75-425 indiquent une grande taille; les alvéoles des I₂ sont jointifs à ceux des I₁ et tendent à se réduire. Les apophyses des canines commencent à être étroites et latérales comme dans l'espèce typique.

Hexaprotodon karumensis décrite par S. C. Coryndon 1977 est typiquement diprotodonte. Espèce massive, elle est interprétée par son auteur comme moins potamophile que *Hippopotamus gorgops* et associée à une forêt riveraine. Ces deux espèces se partagent des parts presque équivalentes dans les gisements tardifs de l'Est Turkana. Les dents jugales ont une forte tendance hypsodonte qui n'atteint pas l'hypsodontie de *Hippopotamus amphibius* mais qui a peut-être permis à cette espèce de survivre dans des conditions climatiques générales moins humides.

Hexaprotodon corydoni nov. sp. de l'Afar (voir première partie) semble peu représentée et liée pour son alimentation à un couvert forestier.

Hexaprotodon sp. de l'Afar est une forme de taille comparable à *Hexaprotodon corydoni* mais qui voit la réduction totale des I₃, cette espèce étant tétraprotodonte. La canine y est de type *Hexaprotodon*. Cette petite espèce, assez rare devait également être inféodée à un domaine forestier.

Hexaprotodon sp. de Chemeron est caractérisée par ses canines supérieures et inférieures. Il lui correspond probablement les P⁴ bituberculées KNM-BC 1565, KNM-BC 565, KNM-BC 763, KNM-BC 910 et peut-être quelques unituberculées. Les indices sont trop fragmentaires mais la présence de *Hippopotamus* sp. dans les mêmes gisements pourrait indiquer une diversité de niches écologiques.

Hexaprotodon imagunculus / *Hexaprotodon* de Kaiso est une espèce de petite taille, aux canines inférieures lisses comparables à celles de *Hexaprotodon liberiensis*. Cette espèce est minoritaire par rapport à *Hippopotamus kaisensis*. La brachyodontie des dents jugales indique une alimentation à base de feuilles.

Trilobophorus qfarensis nov. gen. nov. sp. de l'Afar (voir première partie) est l'espèce majoritaire à l'Afar.

Il s'agit d'une espèce généralement de grande taille, peu potamophile et de biotope forestier probable (comme *Hexaprotodon corydoni* et *Hexaprotodon* sp. des mêmes gisements). Individualisée probablement d'une souche Hippopotamidae antérieure à *Hexaprotodon harvardi*, il semble que cette espèce ait subi une évolution endémique dans l'Afar, donnant une forme très évoluée par de nombreux aspects.

Hippopotamus kaisensis Hopwood, 1926, de Kaiso. Avec cette espèce nous abordons le genre *Hippopotamus* aux canines supérieures et inférieures caractéristiques.

Les caractères osseux crâniens des formes ancestrales sont peu connus et les pièces du genre *Hippopotamus* ne présentent que des éléments mineurs d'évolution; passage des P⁴ bituberculées de *Hippopotamus kaisensis* à monotuberculées, complexité croissante dans l'hypsodontie des dents jugales, élévation des foramens auditifs et des orbites, allongement de museau.

Hippopotamus sp. de Chemeron présente une canine inférieure KNM-BC 766 typique ainsi que deux astragales trapus, KNM-BC 26 et KNM-BC 1369. D'après les échantillons, ce serait une espèce minoritaire par rapport à *Hexaprotodon* sp. de Chemeron.

Hippopotamus gorgops Dietrich, 1928, d'Olduvai est particulièrement bien représenté. S. C. Coryndon-Savage en 1969 décrit l'évolution du crâne dans cette espèce.

A partir d'un crâne aux orbites moyennement élevées et un museau court dès le Bed I, on observe :

- des orbites en position périscopique, tournées vers l'avant et situées au-dessus du plan supérieur du museau. Elles permettent une vision binoculaire augmentée;
- un allongement du museau. Des apophyses des canines aussi écartées que les arcades zygomatiques;
- un raccourcissement corrélatif de la boîte crânienne et une élévation plus marquée de plan occipital;
- les prémolaires antérieures s'écartant des suivantes situées en séries parallèles;
- une région lacrymale où l'os lacrymal s'étend largement sur le dessus du crâne au contact du nasal alors qu'il tend à ne plus participer au bord orbitaire;
- la mandibule très lourde porte des incisives centrales rapprochées et des canines gigantesques en comparaison des dents jugales.

L'évolution observée pour cette espèce vers la tendance potamophile a été plus loin en ce qui concerne les superstructures osseuses que dans l'espèce actuelle *Hippopotamus amphibius*. Mais les tubercules des molaires de forme encore simple malgré leur hauteur, le cingulum bas, les trous auditifs bas indiquent un stade antérieur et non franchi.

Hippopotamus gorgops de l'Omo devient espèce dominante au delà du membre G et dans la formation de Kalam.

Ce fait traduit l'évolution du milieu favorisant par le développement de la savane cette espèce potamophile et à denture hypsodonte.

Hippopotamus aethiopicus Coryndon et Coppens, 1975, de l'Omo est une espèce naine aux molaires à tendance lophodonte et aux canines à émail rugueux. Ces caractères peuvent être liés au nanisme qui détermine également la forme globuleuse du calvarium K7-69-2760. L'hypsodontie relative des molaires indique une forme évoluée et qui selon ses auteurs devait avoir un mode de vie plus terrestre que *Hippopotamus gorgops* typiquement potamophile.

Hippopotamus gorgops Dietrich, 1928, de l'Est Turkana. Sans présenter une série évolutive aussi complète qu'à Olduvai, cette espèce est très bien représentée par des formes massives à l'Est Turkana alliant la présence d'eaux profondes à des pâturages de graminées.

Hippopotamus gorgops et *Hexaprotodon karumensis* étant toutes deux bien représentées indiquent une association de forêt riveraine et de steppe ouverte.

Hippopotamus gorgops de Melka Kunturé, du bassin du lac Baringo et de Bodo, montre la grande extension prise par cette espèce adaptée à un paysage dégradé par la sécheresse saisonnière en steppe à graminées, mais comportant cependant des cours d'eau de gros débits et des zones lacustres.

Conclusion

Ce tour d'horizon des principales espèces d'Hippopotamidés présentes dans l'Est Africain, de certains traits marquants de leur morphologie, de leur évolution et des déductions logiques concernant leurs habitats respectifs nous a permis de montrer la contribution que peuvent apporter les Hippopotamidés dans les domaines biochronologiques et paléoécologiques. Certains caractères évolutifs précis, les associations d'espèces permettent d'assurer ou de confirmer des corrélations entre divers gisements. Des espèces de taille très différentes et d'habitats distincts coexistent comme *Hippopotamus gorgops*, *Hexaprotodon cf. karumensis* et *Hippopotamus aethiopicus* dans les membres supérieurs de la formation de Shungura et de Kalam. Les espèces naines restent souvent discrètes dans les échantillons des différents gisements mais une étude détaillée des matériels est en mesure de les mettre en évidence et de mieux définir leur place dans les associations spécifiques.

En ce qui concerne les gisements à Hippopotamidés de l'Est Africain nous disposons donc de trois critères principaux pour définir des corrélations : générique et stade évolutif pour les échelles biochronologiques, générique et éthologie pour définir les milieux optimaux, fréquence des espèces pour définir l'homogénéité des milieux et les niches écologiques possibles.

Les coupures biochronologiques principales données par les Hippopotamidae sont environ à 3 millions et 2 millions d'années.

BIBLIOGRAPHIE

- ARAMBOURG C., 1944. — Les Hippopotames fossiles d'Afrique. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 218 : 602-604.
- CORYNDON S. C., 1969. — Evolutionary trends in East African Hippopotamidae. 8^e Cong. INQUA, Paris, 473-478.
- CORYNDON S. C., 1970. — Evolutionary trends in East African Hippopotamidae. *Bull. liais. Ass. Sénégal et Quat. Ouest Af.*, Dakar, 25, 107-116.
- CORYNDON S. C., 1970. — The extent of variation in fossil *Hippopotamus* from Africa. In : *Variation in Mammalian populations*, Berry R. J. et H. N. Southern eds. *Symp. Zool. London*, 26 : 135-147.
- CORYNDON S. C., 1976. — Fossil Hippopotamidae from Plio-Pleistocene successions of the Rudolf Basin. In : Coppens *et al.*, *Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin*, 238-250, University of Chicago Press.
- CORYNDON S. C., 1977. — The taxonomy and nomenclature of the Hippopotamidae (Mammalia, Artiodactyla) and a description of two, new fossil species. *Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch.*, Amsterdam, série B, 80-2, 61-88.
- CORYNDON S. C., 1978. — Fossil Hippopotamidae from the Baringo Basin and relationships with in the Gregory Rift, Kenya. In : *Geological Background to fossil Man*, ed. W. W. Bishop, 279-292.
- CORYNDON S. C., 1978. — Hippopotamidae. In : *Evolution of African Mammals*, V. J. Maglio et H. B. S. Cooke eds., Harvard University Press, pp. 483-495.
- CORYNDON S. C. et SAVAGE R. J. G., 1973. — The origin and affinities of African mammal faunas. In : *Organisms and Continents through time*, Spec. Pap. Palaeontolog. Ass. London, 12, 121-135.



- CORYNDON S. C. et COPPENS Y., 1973. — Preliminary report on Hippopotamidae (Mammalia, Artiodactyla) from the Plio-Pleistocene of the Lower Omo Basin, Ethiopia. In : *Fossil Vertebrates of Africa*, eds. L. S. B. Leakey et R. J. Savage et S. C. Coryndon, Academic Press, London, 3, 139-157.
- CORYNDON S. C. et COPPENS Y., 1975. — Une espèce nouvelle d'Hippopotame nain du Plio-Pléistocène du Bassin du lac Rodolphe (Ethiopie, Kenya). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 280, 1777-1780.
- DIETRICH W. O., 1928. — Pleistocene denschostafrikanische *Hippopotamus* reste. *Wiss. Ergebn. Oldoway Exped. 1913*, 3, 3-41.
- FALCONER H. et CAUTLEY P. T., 1845-1849. — Fauna Antica Sivalensis.
- HOOIJER D. A., 1950. — The fossil Hippopotamidae of Asia with notes on the recent species. *Rijks Mus. Natur. Hist.*, Leiden, 124, 5 pages.
- HOPWOOD A. T., 1926. — The Geology and Paleontology of the Kaiso bone beds. 2. Fossil Mammalia, Uganda, *Protect Geol. Surv. Dep. Occasional paper n° 2*, (2), 13-36.
- LEIDY J., 1953. — On the osteology of the head of *Hippopotamus* and a description of the osteological characters of a new genus of Hippopotamidae. *S. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, (2), 207-224.

DISCUSSION

M. Yves Coppens. — Avez-vous une idée de la phylogénie de ce *Trilobophorus* ?

M. Raymond Gèze. — Je pense qu'il dérive d'une forme bien plus ancienne que *Hexaprotodon harvardi* de Lothagam. Le problème est que l'on ne dispose pas de restes crâniens dans les gisements les plus anciens.

M. Yves Coppens. — Serait-ce la fin d'un phylum ?

M. Raymond Gèze. — Oui, je pense que ce pourrait être la fin d'un phylum.

M. Yves Coppens. — Merci. Avez-vous une idée sur son écologie ?

M. Raymond Gèze. — C'est une forme très lourde, d'après les dimensions de ses restes, probablement liée au milieu aquatique, mais je n'ai pas assez d'éléments, notamment au niveau post-crânien, pour connaître le degré de gracilité des membres...

M. Yves Coppens. — A dents brachyodontes ?

M. Raymond Gèze. — Les dents sont brachyodontes, oui relativement brachyodontes comparativement au genre *Hippopotamus*.