

F6 (1980) 292 a

THESE

présentée pour l'obtention

du

DIPLOME de DOCTEUR de 3^{ème} CYCLE

à

L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE — PARIS VI —

Spécialité : SCIENCES NATURELLES

Mention : PALEONTOLOGIE DES VERTEBRES

PAR

Raymond GEZE



LES HIPPOPOTAMIDAE (MAMMALIA, ARTIODACTYLA) DU PLIO-PLÉISTOCÈNE DE L'ÉTHIOPIE (AFRIQUE ORIENTALE)

Soutenue le 14.11.80 devant la Commission d'Examen

composée de :

M. J.-J.	JAEGER	Président
M. Y.	COPPENS	Examineur
M. P.-Y.	SONDAAR	*
M. C.	GUERIN	*
M. M.	BEDEN	*
M. M.	BRUNET	*

F6 (1980) 292a

THESE

présentée pour l'obtention

du

DIPLOME de DOCTEUR de 3^{eme} CYCLE

à

L'UNIVERSITÉ PIERRE ET MARIE CURIE — PARIS VI —

Spécialité : SCIENCES NATURELLES

Mention : PALEONTOLOGIE DES VERTEBRES

PAR

Raymond GEZE



LES HIPPOPOTAMIDAE (MAMMALIA, ARTIODACTYLA) DU PLIO-PLÉISTOCÈNE DE L'ÉTHIOPIE (AFRIQUE ORIENTALE)

Soutenue le

devant la Commission d'Examen

composée de :

M. J.-J.	JAEGER	Président
M. Y.	COPPENS	Examineur
M. P.-Y.	SONDAAR	«
M. C.	GUERIN	«
M. M.	BEDEN	«
M. M.	BRUNET	«

AVANT-PROPOS : REMERCIEMENTS

Je ne saurais aborder l'exposé de ce travail sans exprimer toute ma reconnaissance aux très nombreuses personnes rencontrées au cours de son élaboration qui m'ont toujours témoigné leur sympathie profonde et fait profiter de leur compétence dans de nombreux domaines tant scientifiques que pratiques contribuant d'une manière ou de l'autre à la réalisation de cette thèse. A toutes je dis ma gratitude la plus sincère.

Je remercie en premier lieu M. le Professeur J.J. JAEGER, Directeur du laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie Humaine de l'Université Pierre et Marie Curie de Paris. Il a suivi mes recherches de près et m'a prodigué d'utiles conseils à chacune des étapes importantes de mon travail, m'ouvrant de nombreuses perspectives ; il me fait l'honneur d'accepter la présidence de cette thèse.

Toute ma reconnaissance va à M. Y. COPPENS, Directeur du Musée de l'Homme. Il est à l'origine de mon sujet d'étude ; me proposant un très important matériel fossile, il a assuré la direction de mes recherches, tout en me conseillant avec efficacité en toutes circonstances. Il est à l'initiative de plusieurs missions tant en Europe qu'en Afrique qui ont constitué des étapes essentielles dans mes observations. Je le remercie vivement d'accepter une place qui lui revient de droit dans ce jury, étant de plus rapporteur de cette thèse.

C'est à M. le Professeur P.Y. SONDAAR, de l'Institut de Géologie de l'Université d'Utrecht que j'adresse mes remerciements les plus vifs. Nos discussions passionnées poursuivies tant à Utrecht qu'à Toulouse sur les caractères des différentes espèces d'Hippopotamidés ont donné lieu à des confrontations pleines d'intérêt entre espèces insulaires et espèces continentales. Il m'honore d'accepter de faire partie de ce jury.

J'exprime ma profonde reconnaissance à M.C. GUERIN, de l'Université Claude-Bernard de Lyon, qui m'a prodigué de nombreux encouragements dans mon travail et fait d'utiles critiques pour sa réalisation. Grâce à ses conseils avisés, j'ai pu profiter de sa grande expérience en ce qui concerne les grands Mammifères. C'est avec grand plaisir que je le compte parmi les membres de mon jury.

Je remercie également M. M. BEDEN et M. BRUNET pour accepter de faire partie de mon jury. Leurs observations et conseils m'ont été des plus utiles au cours de ma rédaction.

Une mention toute particulière est réservée à M. MANGIN, Assistant au Laboratoire de Biologie et Géologie Souterraines du C.N.R.S. de Moulis pour la collaboration scientifique dont il m'a fait bénéficier. Grâce à son concours a pu être envisagée toute la partie morphométrique de cette thèse par suite de l'utilisation de méthodes de traitements analytiques de données élaborées. M'initiant à leurs concepts, il m'en a fait apprécier tout l'intérêt.

Je suis conscient de la grande dette de reconnaissance que je dois à M. le Professeur J.P. LEHMAN, Directeur de l'Institut de Paléontologie, qui m'a accueilli au Museum National d'Histoire Naturelle, me donnant libre accès aux collections ARAMBOURG. Il a facilité de son mieux mes recherches, et autorisé pour de nombreuses raisons

pratiques la présentation de ma thèse dans les locaux de son Institut.

Il m'est particulièrement agréable de pouvoir exprimer ici à Mlle C. SUDRE, Conservateur du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, ma profonde gratitude. Elle a en effet accepté pour son Muséum la lourde et encombrante charge de la partie la plus volumineuse de mon matériel d'étude, et ceci pour de nombreux mois, me donnant l'entière disposition d'un laboratoire. Elle m'a témoigné une constante sympathie, m'accordant de nombreux conseils et appuis dans la réalisation de mon mémoire.

J'ai reçu du Professeur R.J.G. SAVAGE, au cours successivement de deux missions d'étude dans son laboratoire de l'Université de Bristol, une attention chaleureuse, me permettant l'observation de l'important matériel d'Hippopotamidés fossiles précédemment mis à disposition de sa femme S.C. CORYNDON-SAVAGE, il a grandement élargi mes possibilités de recherches. Qu'il en soit ici vivement remercié.

C'est à M.J. CHAVAILLON, qui a facilité mon séjour en Ethiopie et m'a permis l'étude du matériel d'Hippopotamidés de Melka Kunturé, ainsi qu'à MM. H. FAURE et M. TAIEB, qui m'ont réservé le meilleur accueil au laboratoire de Géologie du Quaternaire du C.N.R.S. à l'Université de Marseille-Luminy pour y étudier une partie du matériel de l'Afar, que j'adresse également tous mes remerciements.

J'associe dans une même reconnaissance tous les personnels des Musées et Universités où j'ai poursuivi mes recherches et plus particulièrement ceux du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris (Institut de Paléontologie, Mammalogie, Anatomie Comparée, Musée de l'homme) et du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse pour toute la constante sympathie et la profonde amitié qu'ils m'ont voué tout au long de mes recherches me témoignant de celles-ci par leurs encouragements, leurs conseils et leur assistance très efficace. Que chacun et chacune trouve ici l'expression de ma gratitude la plus vraie.

Je remercie plus précisément les personnes ayant eu la charge de la réalisation pratique de cette thèse : M. D. SERRETTE, pour les photographies du matériel présent à Paris ; Mme FOUCHET pour la frappe de la thèse ; Miles J. FARRET et C. RIVIERE pour le tirage du texte et des figurés. La planche de couverture et la reliure ont été réalisées par M. PETIT.

Enfin, cette thèse n'aurait pu être envisagée dans son aspect présent sans l'assistance financière assurée pour les missions scientifiques grâce au concours de M. Y. COPPENS par le C.N.R.S. tant en Angleterre (Londres, Bristol, Cambridge) qu'au Kenya et en Ethiopie.

Je suis de même en devoir de remercier M. BAUDIS, Maire de Toulouse qui, grâce à l'appui de Mlle C. SUDRE, m'a octroyé un soutien financier partiel dans le but d'effectuer une rénovation dans le classement, la conservation et la présentation des collections paléontologiques et anthropologiques que contient le Muséum de Toulouse.

pratiques la présentation de ma thèse dans les locaux de son Institut.

Il m'est particulièrement agréable de pouvoir exprimer ici à Mlle C. SUDRE, Conservateur du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse, ma profonde gratitude. Elle a en effet accepté pour son Muséum la lourde et encombrante charge de la partie la plus volumineuse de mon matériel d'étude, et ceci pour de nombreux mois, me donnant l'entière disposition d'un laboratoire. Elle m'a témoigné une constante sympathie, m'accordant de nombreux conseils et appuis dans la réalisation de mon mémoire.

J'ai reçu du Professeur R.J.G. SAVAGE, au cours successivement de deux missions d'étude dans son laboratoire de l'Université de Bristol, une attention chaleureuse, me permettant l'observation de l'important matériel d'Hippopotamidés fossiles précédemment mis à disposition de sa femme S.C. CORYNDON-SAVAGE, il a grandement élargi mes possibilités de recherches. Qu'il en soit ici vivement remercié.

C'est à M.J. CHAVAILLON, qui a facilité mon séjour en Ethiopie et m'a permis l'étude du matériel d'Hippopotamidés de Melka Kunturé, ainsi qu'à MM. H. FAURE et M. TAIEB, qui m'ont réservé le meilleur accueil au laboratoire de Géologie du Quaternaire du C.N.R.S. à l'Université de Marseille-Luminy pour y étudier une partie du matériel de l'Afar, que j'adresse également tous mes remerciements.

J'associe dans une même reconnaissance tous les personnels des Musées et Universités où j'ai poursuivi mes recherches et plus particulièrement ceux du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris (Institut de Paléontologie, Mammalogie, Anatomie Comparée, Musée de l'homme) et du Muséum d'Histoire Naturelle de Toulouse pour toute la constante sympathie et la profonde amitié qu'ils m'ont voué tout au long de mes recherches me témoignant de celles-ci par leurs encouragements, leurs conseils et leur assistance très efficace. Que chacun et chacune trouve ici l'expression de ma gratitude la plus vraie.

Je remercie plus précisément les personnes ayant eu la charge de la réalisation pratique de cette thèse : M. D. SERRETTE, pour les photographies du matériel présent à Paris ; Mme FOUCHET pour la frappe de la thèse ; Miles J. FARRET et C. RIVIERE pour le tirage du texte et des figurés. La planche de couverture et la reliure ont été réalisées par M. PETIT.

Enfin, cette thèse n'aurait pu être envisagée dans son aspect présent sans l'assistance financière assurée pour les missions scientifiques grâce au concours de M. Y. COPPENS par le C.N.R.S. tant en Angleterre (Londres, Bristol, Cambridge) qu'au Kenya et en Ethiopie.

Je suis de même en devoir de remercier M. BAUDIS, Maire de Toulouse qui, grâce à l'appui de Mlle C. SUDRE, m'a octroyé un soutien financier partiel dans le but d'effectuer une rénovation dans le classement, la conservation et la présentation des collections paléontologiques et anthropologiques que contient le Muséum de Toulouse.

Cette thèse est dédiée à mes parents qui ont supporté la plus lourde charge financière et qui m'ont constamment encouragé tout au long de mes études et de mes recherches.

Je compte parmi ceux-ci MM et M^les L. GINSBURG, H. THOMAS, M. BATAILLE, J. ANTHONY, F. POPLIN, R. SABAN, GUILLEMOT, D. GERAADS, C. TARDIEU, B. SENUT, D. AMBROISE, M. FAURE, H. DINEUR, N. ZEIDAN (France) ; A.W. GENTRY, J. STUART, O. LINARES, J. HOOKER (Angleterre) ; G. AUMASSIP (Algérie) ; R. LEAKEY, M. PICKFORD, J. HARRIS (Kénya) ; ANFRAY, E. GODET (Ethiopie) pour les discussions scientifiques que j'ai pu poursuivre avec eux, et pour l'amical soutien qu'ils m'ont donné.

TABLE DES MATIERES

	<u>Pages</u>
Avant-propos : remerciements.	
Introduction	1
<u>CHAPITRE I</u> : Situation géographique et géologique des gisements d'Ethiopie	3
11 - Les gisements de l'Omo	3
12 - Les sites archéologiques de Melka Kunturé	4
13 - La dépression de l'Afar	5
<u>CHAPITRE 2</u> : Méthodes d'étude. Approche morphologique, mor- phométrique et taphonomique des Hippopotamidae..	7
21 - Les caractères crâniens	7
a. La région lacrymale	7
b. La région prémaxillaire	8
c. Position et développement des orbites	9
d. Région tympanique	10
e. Le télencéphale et les moulages endocrâniens.....	11
f. La mandibule	11
22 - Les caractères d'implantation des dents..	11
a. Implantation des incisives et canines supérieures	11
b. Implantation des rangées dentaires jugales supérieures	12
c. Implantation des incisives et canines inférieures	12
d. Implantation des rangées dentaires jugales inférieures	12

23 - Les caractères dentaires	13
a. Formule dentaire et particularités de la denture des Hippopotamidae	13
b. Les incisives supérieures	14
c. Les incisives inférieures	15
d. Les canines supérieures	17
e. Les canines inférieures	18
f. Les prémolaires supérieures	19
g. Les molaires -Molaires supérieures.. -Molaires inférieures.	21
h. La dentition lactéale	23
24 - Les mesures	24
a. Mesures sur le calvarium	25
b. Mesures sur la mandibule	26
c. Mesures sur les dents	27
d. Mesures sur les astragales	27
25 - Morphométrie	27
a. Les astragales : utilisation des Ana- lyses en Composantes Principales ...	29
b. Les molaires : comparaisons et Analy- ses en Composantes Principales	31
c. Conclusion sur la morphométrie	35
26 - Approche taphonomique et paléoécologique des Hippopotamidae	35
a. Problèmes posés par les restes d'Hip- popotamidae fossiles récoltés en Ethiopie	35
b. Etudes taphonomiques concernant les Hippopotamidae	36

c. Eléments de taphonomie fournis par les fossiles isolés	37
 <u>CHAPITRE 3</u> : Etude des Hippopotamidae des gisements de	
l'Omo, Melka Kunturé et de l'Afar	38
31 - Les Hippopotamidae de l'Omo	38
a. Genre <u>Hexaprotodon</u>	38
a1 - <u>Hexaprotodon protamphibius</u> ARAMBOURG 1944	38
- <u>Hexaprotodon protamphibius turkanensis</u> nov sub sp.	40
- <u>Hexaprotodon protamphibius protamphibius</u> ARAMBOURG 1944	44
a2 - <u>Hexaprotodon shungurensis</u> nov sp.	57
a3 - <u>Hexaprotodon cf karumensis</u> CORYNDON 1977	62
b - Genre <u>Hippopotamus</u>	65
b1 - <u>Hippopotamus gorgops</u> , DIETRICH 1928	65
b2 - <u>Hippopotamus amphibius</u> , LINNE 1758	67
b3 - <u>Hippopotamus aethiopicus</u> , CORYNDON et COPPENS 1975	69
c - Conclusion sur le matériel de l'Omo	74
 32 - Les Hippopotamidae de Melka Kunturé	74
a - Genre <u>Hexaprotodon</u>	74
Hexaprotodon sp ?	74
b - Genre <u>Hippopotamus</u>	75
b1 - <u>Hippopotamus gorgops</u> , DIETRICH 1928	75
b2 - <u>Hippopotamus cf aethiopicus</u> , CORYNDON et COPPENS 1975	77
c - Conclusion sur le matériel de Melka Kunturé	78
 33 - Les Hippopotamidae de l'Afar	78
a - Genre <u>Trilobophorus</u> nov gen.	79
<u>Trilobophorus afarensis</u> nov sp.	79
b - Genre <u>Hexaprotodon</u>	89

b1 - <u>Hexaprotodon</u> sp "Afar A"	89
b2 - <u>Hexaprotodon</u> sp "Afar B"	92
c - Genre <u>Hippopotamus</u>	93
<u>Hippopotamus amphibius</u> , LINNE 1758	93
d - Conclusion sur le matériel de l'Afar ...	94
<u>CHAPITRE 4</u> : Origine, Répartition, Phylogénie et Biologie des Hippopotamidae	96
41 - Origine des Hippopotamidae	96
42 - Répartition des Hippopotamidae	96
43 - Phylogénie des Hippopotamidae	97
44 - Biologie des Hippopotamidae	98
Conclusions générales	100
Bibliographie	102
<u>Annexes</u> :	
Liste des principales espèces d'Hippopotamidae citées.	
Tableaux de mesures et de traitement des données.	
Liste des planches photographiques.	
Planches photographiques.	

Liste des figuresPages :

Fig. 1 :	Situation des gisements étudiés.....	2'
Fig. 2 :	Les gisements de l'Omo. a. Situation géographique, b. Echelles stratigraphiques et paléomagnétiques....	2'1'
Fig. 3 :	Localisation et série chronologique des sites archéologiques de Melka Kunturé en Ethiopie	3'
Fig. 4 :	A, situation des principaux gisements fossilifères Plio-Pleistocènes de l'Afar central, B, séquences stratigraphique de la formation de Hadar	4'
Fig. 5 :	Morphologie de la région lacrymale dans différentes espèces d'Hippopotamidés	6'
Fig. 6 :	Tableau comparatif de la suture prémaxillaire-maxillaire dans plusieurs espèces d'Hippopotamidés	7'
Fig. 7 :	Morphologie comparée de la base du crâne dans plusieurs espèces d'Hippopotamidés fossiles	9'
Fig. 8 :	Principales variations de dispositions tuberculaires des molaires d'Hippopotamidés	20'
Fig. 9 :	Nomenclature utilisée pour les molaires	21'
Fig. 10 :	Principales mesures prises sur le calvarium	24'
Fig. 11 :	Principales mesures prises sur la mandibule	25'
Fig. 12 :	Mesures prises sur les molaires et les astragales .	26'
Fig. 13 :	Astragales de l'Omo, Distribution des différentes espèces suivant les mesures de hauteur et de largeur proximale	27'
Fig. 14 :	Astragales de <u>Hex. protamphibius</u> . Distribution suivant les mesures de hauteur centrale et de largeur proximale	28'
Fig. 15 :	Analyse en Composantes Principales des astragales de l'Omo	29'
Fig. 16 :	Distribution suivant les mesures de longueur et de largeur proximale des prémolaires et des molaires des Hippopotamidae d'Ethiopie	30'
Fig. 17 :	Graphique de JENTYS appliqué à la comparaison des espèces <u>Hex. protamphibius</u> et <u>Hex. karumensis</u> d'après leurs M 2/ et M 3/.....	31'
Fig. 18 :	Analyse en Composantes Principales des molaires supérieures de l'Omo	32'
Fig. 19 :	Analyse en Composantes Principales des molaires inférieures de l'Omo	33'

Fig. 20 : Distribution des Vertébrés suivant leurs affinités avec le milieu aquatique dans l'Est Turkana... 36'

Fig. 21 : Evolution de la région lacrymale dans l'espèce Hex. protamphibius de l'Omo 42'

Fig. 22 : Quelques variations morphologiques observables dans la région lacrymale de Hex. protamphibius 45'

Fig. 23 : Variations d'hypsodontie trouvées pour les molaires supérieures et inférieures de l'Omo 72'

Fig. 24 : Distribution des espèces fossiles d'Hippopotamidae dans les gisements de l'Omo en fonction de la stratigraphie 72'

Fig. 25 : Cladogramme des différents genres d'Hippopotamidae 95'

Fig. 26 : Tableau phylétique..... 96'

Liste des tableaux de mesures et traitement des données (en annexe)

	<u>pages</u> :
Tab. 1 : Mesures des astragales de l'Omo servant pour l'Analyse en Composantes Principales, IA à IG tableaux de l'A.C.P.	I
Tab. 2 : Mesures des molaires supérieures de l'Omo servant pour l'Analyse en Composantes Principales, 2A à 2G tableaux de l'A.C.P.	VI
Tab. 3 : Mesures des molaires inférieures de l'Omo servant pour l'Analyse en Composantes Principales, 3A à 3G tableaux de l'A.C.P.	IX
Tab. 4 : Mensurations (en millimètres) sur les calvariums de plusieurs espèces d'Ethiopie comparées à <u>Hip. amphibius</u>	XII
Tab. 5 : Mensurations (en millimètres) sur les mandibules de plusieurs espèces d'Ethiopie comparées à <u>Hip. amphibius</u>	XIV
Tab. 6 : Mesures des dents de <u>T. afarensis</u>	XV

INTRODUCTION

L'étude des Hippopotamidés fossiles d'Ethiopie qui est l'objet de cette thèse a nécessité pour être menée à terme de nombreuses observations réalisées au cours d'un certain nombre de missions tant en Europe qu'en Afrique. Tout en s'attachant plus particulièrement à considérer le matériel fossile provenant d'Ethiopie distribué entre l'Institut de Paléontologie de Paris, le Laboratoire d'Etude du Quaternaire du C.N.R.S. de Marseille-Luminy, l'Université de Bristol, les musées de Nairobi (Kénya) et Addis Abeba (Ethiopie), et le museum de Toulouse (envahi par approximativement trois tonnes de matériel) les observations d'autres collections fossiles notamment africaines (Nairobi) et asiatiques (Leiden, Londres) effectuées aussi fréquemment que possible ont conduit à d'utiles comparaisons et à l'établissement de caractères d'une grande portée dans l'étude synthétique de la famille des Hippopotamidés. Le matériel observé est pour une grande part original. Les Hippopotamidés de trois grandes régions fossilifères d'Ethiopie constituent l'objet de cette étude : l'Omo, Melka Kunturé et l'Arfar. Le premier à signaler des Hippopotamidés dans l'Omo est E. BRUMPT en 1906 à la suite de la mission du BOURG de BOZAS en 1903. C. ARAMBOURG (1947) a nommé l'espèce originale présente à l'Omo H. protamphibius d'après du matériel récolté en 1932-1933. A partir de 1967, des missions internationales dirigées par C. ARAMBOURG pour l'équipe française, puis par Y. COPPENS ont été l'occasion de récoltes de plusieurs tonnes de fossiles. Une stratigraphie fine des sédiments constituant les formations détritiques Plio-Pleistocènes fut établie en parallèle et ont donné lieu en ce qui concerne les Hippopotamidés à une note préliminaire en 1973 de CORYNDON S. et Y. COPPENS. Cette note fait mention d'une multiplicité de formes fossiles, et une note ultérieure a eu pour but la nomination de l'espèce naine de l'Omo Hip. aethiopicus en 1975 par CORYNDON S. et Y. COPPENS. La plus grande partie de ce matériel restait à étudier et dans certains cas nécessitait un dégagement plus poussé. Les Hippopotamidés de Melka Kunturé, beaucoup plus récents que ceux de l'Omo (puisque les plus anciens appartiennent à l'Oldowayen), sont d'une part représentés par peu d'espèces, d'autre part ils correspondent à des restes osseux très fragmentaires et essentiellement des dents isolées. D. GERAADS (sous presse) les a décrits dans l'ensemble de la faune de Melka Kunturé, mais propose des descriptions et des interprétations quelque peu différentes. Les Hippopotamidés des formations sédimentaires de l'Arfar sont l'occasion d'une étude entièrement originale, seules un très petit nombre de pièces étant figurées (M. TAIEB, thèse) ; ils permettent d'intéressantes observations et interprétations tant au niveau systématique que par leurs caractères évolutifs relatifs. HOOIJER (1950) et CORYNDON (ensemble des publications) ont montré que les caractères qui apparaissent fiables pour distinguer les deux genres Hippopotamus et Hexaprotodon ainsi que les différentes espèces sont très peu nombreux. En fait, ces caractères mêmes doivent être pris dans certaines acceptations précises car la variation morphologique observée dans chaque espèce est très importante. La nécessité de revoir l'ensemble des caractères morphologiques distinctifs pour en délimiter la validité et tenter de mieux les définir au sein de la famille des Hippopotamidae a conduit à centrer cette étude presque exclusivement sur les restes dentaires et crâniens qui constituent la part la plus importante du matériel fossile disponible.



Après un rappel des données géologiques et paléoécologiques sur les gisements d'Ethiopie, (à compter parmi les plus riches d'Afrique en fossiles, L. GINSBURG et Y. COPPENS 1961), les méthodes d'étude décrivent l'ensemble des caractères morphologiques qui sont retenus. Puis pour chaque gisement les différentes espèces présentes sont étudiées. Une synthèse des données morphologiques est envisagée dans un but phylogénique dans un dernier chapitre avant de conclure sur un aspect biostratigraphique basé sur les caractères relatifs évolutifs des différentes espèces d'Hippopotamidés dans les gisements considérés.

Cette étude des espèces de la famille des Hippopotamidae présentés dans les gisements fossilifères d'Ethiopie entre dans le cadre des nombreuses études entreprises sur les Mammifères fossiles d'Afrique Orientale, et participe en ce sens à la connaissance de l'écologie des Homminidés fossiles. L'existence de très nombreuses publications concernant l'Afrique Orientale tant individuelles que collectives (Y. COPPENS et Ali 1976, W.N. BISHOP, 1978, W.W. BISHOP et S.D. CLARK, 1967, L.S.B. LEAKEY, 1978...) a rendu nécessaire d'importantes recherches bibliographiques tant pour la géologie que pour les mentions ou études de matériels fossiles. Ces recherches sont cependant facilitées par certains ouvrages systématiques de bibliographie (HOPWOOD A.T. et J.P. HOLLYFIELD, 1954, MAGLIO V.J. et M.W. CROSS, 1975).

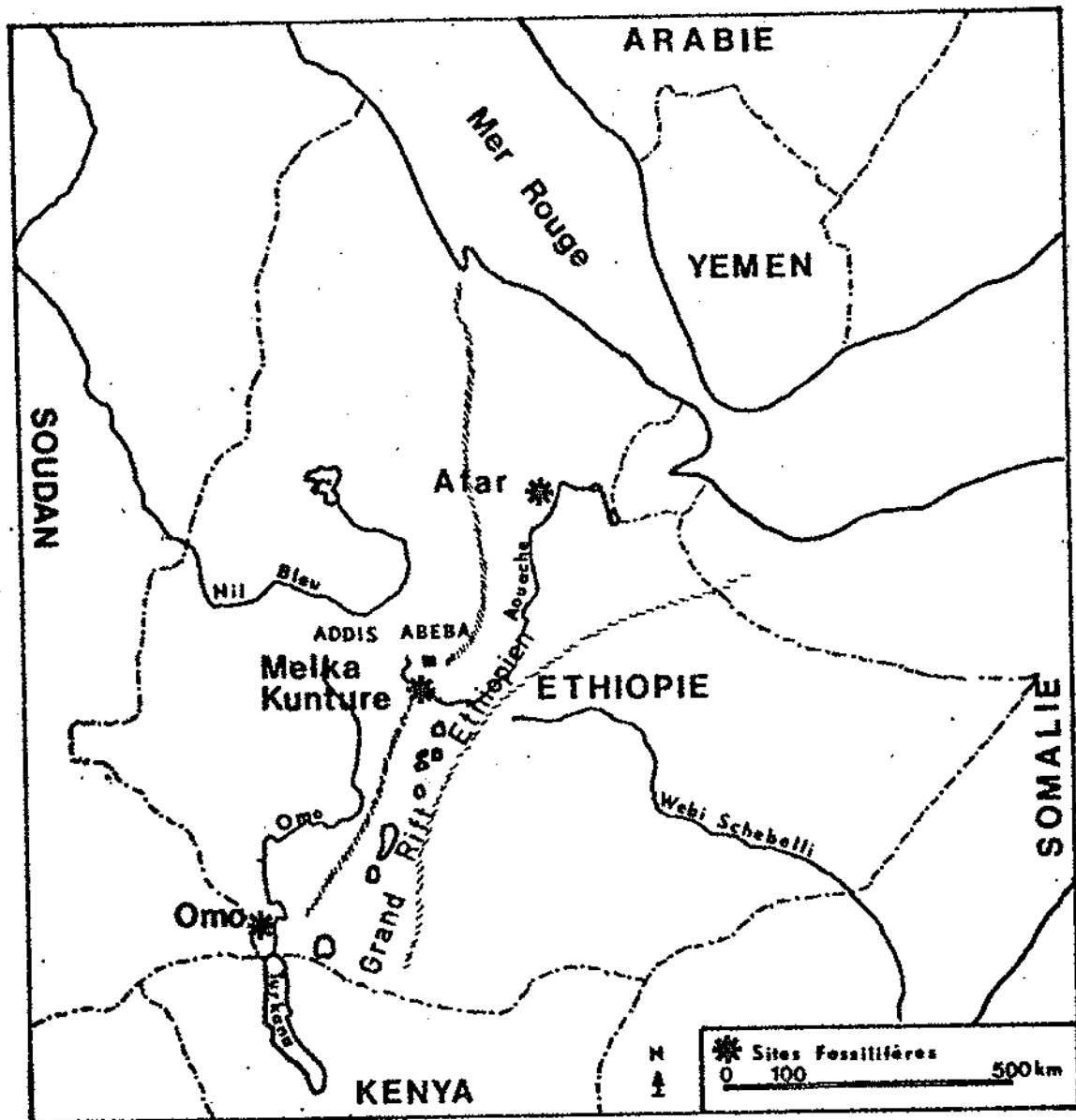


Fig. 1 : Situation des gisements étudiés.

CHAPITRE I : SITUATION GEOGRAPHIQUE, GEOLOGIQUE et PALEOECOLOGIQUE DES GISEMENTS D'ETHIOPIE

L'Ethiopie, qui couvre une bonne part de l'Est de l'Afrique, est limitée au Nord par la Mer Rouge et est entourée par le Soudan, l'Ouganda, le Kenya et la Somalie. Les plus importants gisements fossilifères Plio-Pleistocènes jusqu'à Holocènes sont étroitement liés à son réseau hydrographique déterminé pour une bonne part par les grandes lignes de fractures qui entaillent profondément les zones constituées par de hauts plateaux où prennent naissance le Nil Bleu, et les rivières Aouache, Webi Schebelli et Omo (voir fig. 1). Trois zones principales sont retenues : du Nord au Sud le haut bassin de l'Aouache, avec les sites de Melka Kunturé ; la basse vallée de l'Aouache dans la zone de l'Afar ; et la basse vallée de l'Omo avec ses grandes formations sédimentaires. Chacune de ces grandes régions a donné lieu à des études aussi précises et spécialisées que possible dans les principales disciplines géologiques intéressant la Paléoanthropologie et la Paléontologie.

En géologie, la recherche de datations radiochronologiques précises a été l'une des principales préoccupations lors de l'étude des gisements. (ARONSON S.L. et Ali 1977 ; R. BONNEFILLE et Ali 1973 ; BROWN F.H. et Ali 1970, 1971, 1976 ; J. de HEINZELIN 1969 ; N. PAGE et Ali 1972 ; TAIEB et Ali 1978).

11 - Les Gisements de l'Omo :

La situation morphostructurale des gisements de l'Omo est déterminée par sa position sud dans l'ensemble du grand dôme éthiopien et se trouve dans le prolongement du grand Rift oriental vers le Nord ; le lac Turkana, où se jette la rivière Omo n'étant que l'un parmi les nombreux lacs de ces zones affaissées. Le grand Rift éthiopien prend le relais plus à l'Est se dirigeant vers la grande dépression de l'Afar. Trois principales formations sédimentaires d'âge Plio-Pleistocène peuvent se distinguer par leur étendue, leur position et leur âge relatif : les formations de Shungura, d'Usno et de Mursi (la formation de Kibish, la plus récente, n'est pas envisagée ici)(voir fig. 2).

D'importants mouvements tectoniques liés à une intense activité volcanique ont intéressé l'ensemble des compartiments du Rift donnant lieu à des phénomènes massifs d'érosion qui ont déterminé des accumulations détritiques volcano-sédimentaires d'une puissance de plusieurs centaines de mètres pendant cette période géologique relativement brève. Le caractère de granulométrie cyclique (cyclothèmes) visible fréquemment dans les dépôts des formations de l'Omo (avec passage de sédiments grossiers caillouteux à sableux fins puis argileux au cours d'un même cycle), permet, conjointement à un ensemble de datations radiochronologiques nombreuses ainsi que paléomagnétiques (F.H. BROWN et W.P. NASH, 1976), l'établissement d'une stratigraphie fine des gisements (J. DE HEINZELIN et AL 1976). Celle-ci est particulièrement utile dans les comparaisons paléogéographiques et paléoécologiques avec les autres gisements d'âges équivalents ou voisins de l'Est Africain (dont ceux de l'Est Turkana, ces derniers ayant donné lieu à des études comparables).

La formation de Mursi, située la plus au Nord, est datée comme la plus ancienne, la couche basaltique du sommet ayant donné comme âge radiométrique plus de 4 M.A. (4,1 à 4,4 M.A. pour

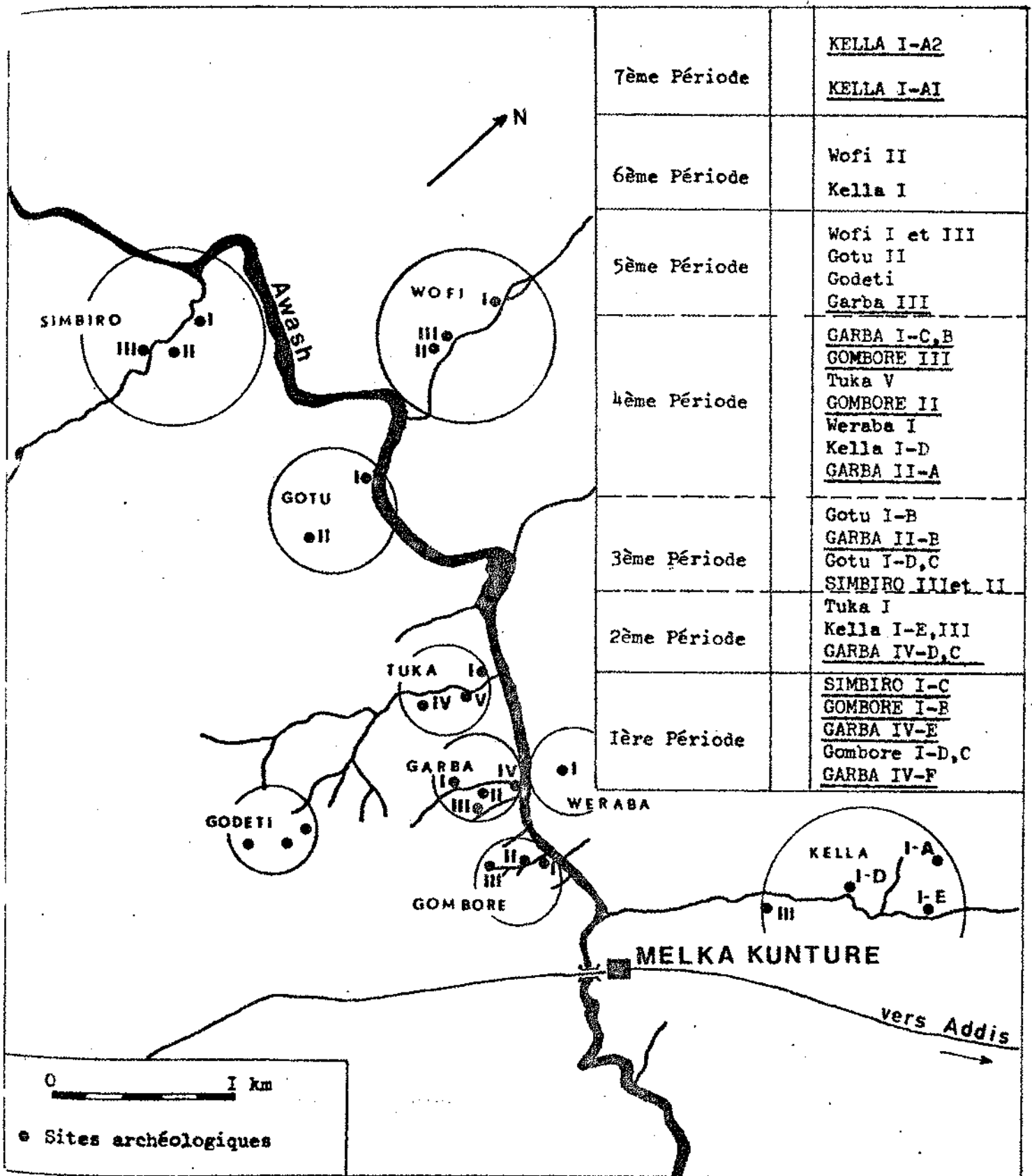


Fig. 2 : localisation et série chronologique des sites archéologiques de Melka Kunturé en Ethiopie (d'après J. CHAVAILLON, 1973 dans TAIEF, 1974).

F.J. FITCH et MILLER en 1973). Constituée de dépôts deltaïques et fluviaux à littoraux non cycliques, elle est divisée en quatre membres stratigraphiques dont seul le membre 2 a fourni des Vertébrés fossiles ; sa puissance totale est de 140 m (BUTZER, K. 1976).

La formation d'Usno, située au confluent des rivières Omo et Usno, a une puissance de près de 210 m (F.H. BROWN et SHUEY - 1976) et est divisée en 20 unités (DE HEINZELIN et Al - 1976) constituée de plusieurs séries d'affleurements (white sands, brown sands, gravel sands et flat sands). Sa sédimentation serait essentiellement fluviale à fluvio-deltaïque, et son âge équivalent au niveau basal et jusqu'au membre B de la formation de Shungura.

La formation de Shungura, la plus étendue et la plus riche de la basse vallée de l'Omo, se situe en rive droite de cette rivière. Un phénomène asymétrique de subsidence, a permis par érosion l'affleurement exceptionnel de l'ensemble des couches fossilifères classées d'Est en Ouest correspondant à une puissance totale de 850 m. L'ensemble de la formation est divisé en membres stratigraphiques comprenant un tuf basal marqueur et les couches détritiques sus-jacentes notés de A à L, ces membres étant sous-divisés en unités caractérisant un cycle ou une phase de sédimentation fine.

L'ensemble de ces dépôts a un très faible pendage vers l'Est et peut se suivre du Nord au Sud pour de nombreux affleurements sur plusieurs kilomètres (DE HEINZELIN et Al - 1976). Un épisode lacustre à eaux peu profondes caractérise le membre basal. Les membres successifs voient le passage de dépôts de plaine alluviale et de rivière (cheneaux) à des dépôts deltaïques dans le membre G et même lacustres (G terminal), pour faire place au-dessus principalement à des sols structurés, avec un épisode terminal en L lacustre. De nombreuses mesures radiochronologiques, faites sur les principaux tuffs volcaniques (BROWN et NASH 1976), ainsi que sur plusieurs des tuffs intermédiaires ont permis de comparer les colonnes stratigraphiques de l'Est Turkana et de l'Omo (ISAAC 1976). De même furent établies des échelles paléomagnétiques (BROWN et SHUEY 1976). Les sédiments sont datés d'un âge proche de 3 M.A. à la base pour le tuff B, et moins de 1 M.A. pour le tuff L (d'après V. COPPENS - Comm. pers.). Le site fossilifère classique de l'Omo est celui constitué par la formation de Shungura, où BRUMPT en 1902 et ARAMBOURG en 1933 ont recueilli les premiers fossiles. Une vitesse de sédimentation moyenne pour les dépôts de la formation de Shungura a été trouvée comme variant de 20 à 50 cm par 1000 ans (voir fig. 26).

12 - Les sites archéologiques de Melka Kunturé :

Les sites fossilifères de Melka Kunturé sont situés dans la haute vallée de l'Awash, à 60 km au Sud de la capitale Addis Abeba, en position latérale par rapport au grand Rift éthiopien. La situation morphostructurale est déterminée par un réseau de failles SSW-NNE délimitant un graben où se sont déposés les sédiments fluvio-lacustres quaternaires, la surrection de horsts en aval du cours de l'Aouache formant des lacs de barrage (M. TAIEB - 1974 thèse). Les anciennes lignes de rivage se repèrent par des dépôts de diatomites. Les gisements se retrouvent mis à jour le long d'affluents de l'Aouache, l'épaisseur des dépôts des séries sédimentaires et volcaniques dépassant 40 m. Les fouilles concernent d'anciens habitats anthropologiques. Ils comprennent des outils et des ossements humains associés à une faune importante. Plusieurs ensembles ont été définis et étudiés par J. CHAVAILLON (1969 à 1979). Il distingue sept

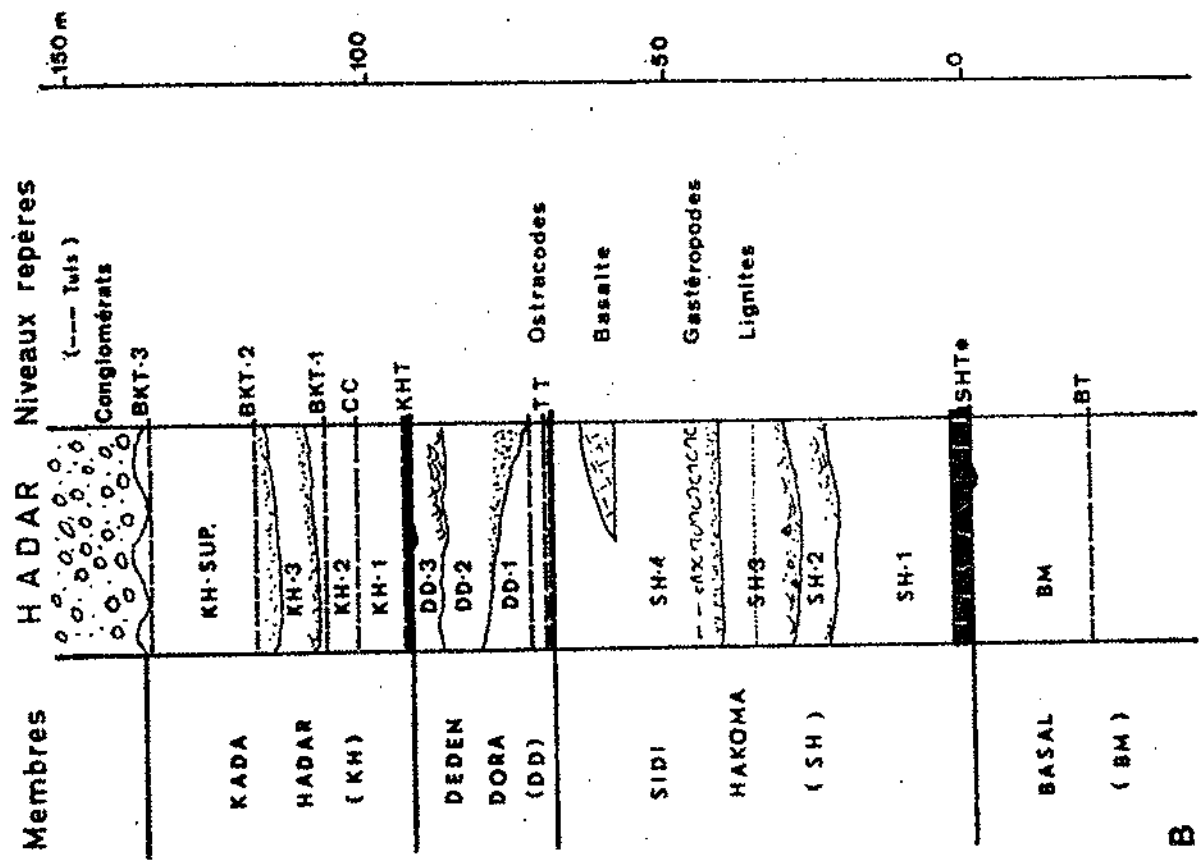
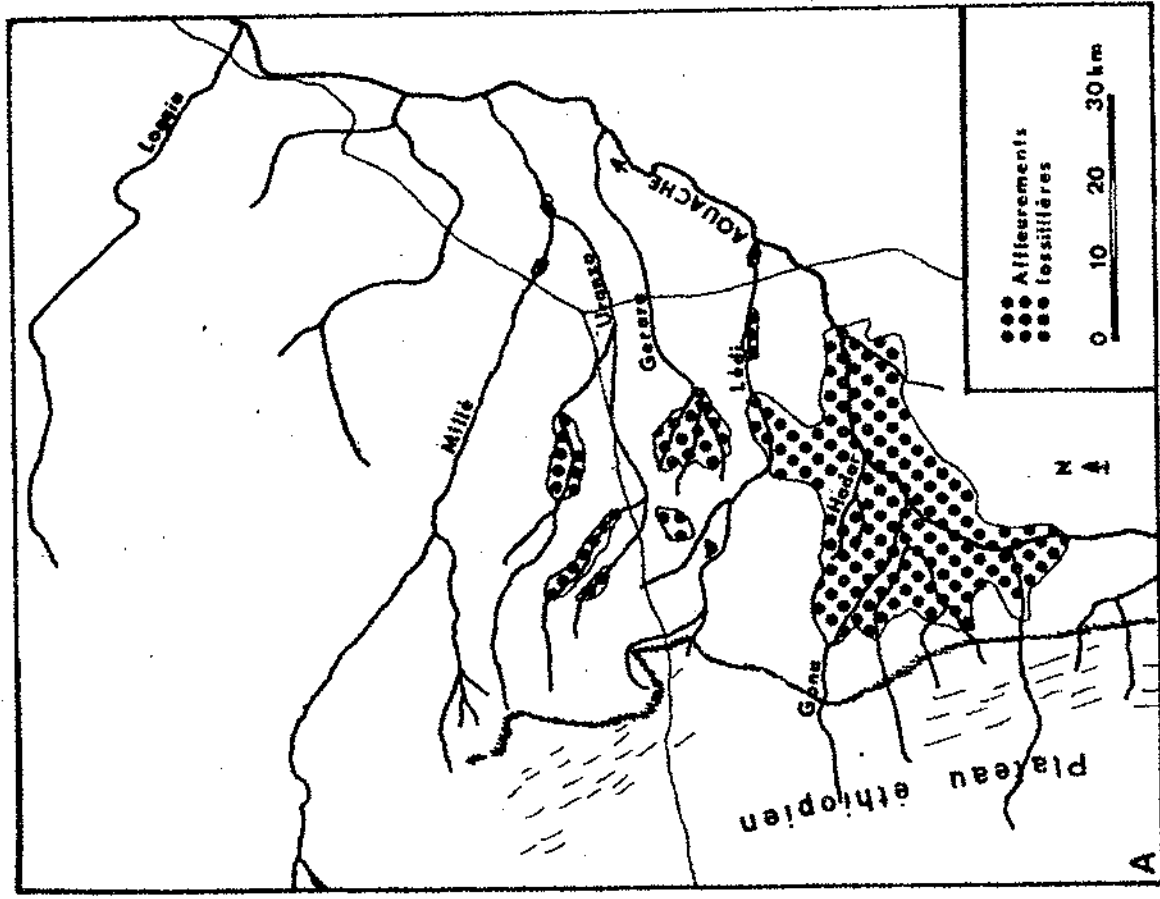


Fig.: 4 . A, Situation des principaux gisements fossilifères Plio-Pleistocènes de l'Afar central, B, Séquence stratigraphique de la formation de Hadar (TAIEB, comm. pers.) * 3,6 MA, Coppens (Comm. pers.).

périodes échelonnées de l'Oldowayen au "late stone age", correspondant à quatre cycles sédimentaires principaux Gomboréen, Garbien, Tabellien, Holocène (voir fig. 3). Selon R. BONNEFILLE (1972 - thèse) la présence de diatomées pélagiques au sein de tufs cinéritiques pourrait certifier la présence de lacs à certaines périodes privilégiées.

13 - La dépression de l'Afar :

La dépression de l'Afar correspond à une grande zone triangulaire d'effondrement formée depuis le Miocène et située à la jonction du grand Rift Ethiopien, prolongation septentrionale du Rift Est-africain, avec les fossés d'effondrements constitués par les Rifts de la Mer Rouge et du Golfe d'Aden. Plusieurs formations Plio-Pleistocènes très fossilifères y ont été reconnues dans la basse vallée de l'Aouache (voir fig. 4A), seule la formation de Hadar a fait l'objet actuellement d'études géologiques fines (ARONSON J.L. et Ali, 1977 ; FAURE H., 1975 ; JOHANSON D.C. et Ali, 1978 ; TAIEB M; 1974 1979). Quatre membres stratigraphiques, les trois supérieurs, repérés par un niveau marqueur basal volcanique (coulée basaltique, tuf) y sont distingués (voir fig. 4 B).

Le Membre Basal (BM) n'est reconnu que sur 15 m d'épaisseur alors que la puissance totale des formations détritiques volcano-sédimentaires de Hadar est de 160 m. Il est situé sous le Sidi Hakoma Tuff (SHT).

Le membre du Sidi Hakoma (SH), nommé d'après l'affluent de l'Awash où ces affleurements sont le plus étendus a une puissance de 40 à 90 m et repose sur le SHT daté de près de 4 M.A. (M. TAIEB, 1976). Le membre du Sidi Hakoma est subdivisé en quatre sous-unités constituées d'argilites et de niveaux sableux correspondant à des conditions de dépôts de plaine alluviale à deltaïque et terminé par un épisode lacustre en SH4 représenté par des niveaux carbonatés et à Gastéropodes.

Le membre du Deden Dora (DD) repose sur le Tuff Triple (TT) et a une puissance de 30 à 40 m ; il est divisé en trois sections et présente un passage de niveaux lacustres à deltaïques puis des sédiments de type alluviaux au sommet.

Le membre du Kada Hadar (KH) débute par le Tuff de Kada Hadar (KHT) ; d'extension latérale moindre que les tuffs précédents, une couche repaire d'argile verte sert de relais. La puissance de ce membre est de 60 à 80 mètres ; il se divise en quatre sections principales repérables par des tufs marqueurs, constituées d'argilites brunes et silteuses surmontées de conglomérats lenticulaires, l'ensemble indiquant un environnement lagunaire à lacustre, et sans stratification très développée, et peu fossilifère.

Des données paléomagnétiques viennent s'associer aux données stratigraphiques permettant une détermination probable de l'extension temporelle des sédiments de 3,3 MA à la base à 2,5 MA au sommet, pour la formation de Hadar. D'autres formations sédimentaires d'âge équivalent moins bien décrites mais ayant fourni des fossiles - au moins en ce qui concerne les Hippopotamidés - tout aussi intéressants que le site de Hadar, en rive droite de l'Awash, et de part et d'autre de l'Awash plus en aval que Hadar, sont également mises à jour par les affluents de l'Awash.

Les couches ayant fourni des Hippopotamidae se trouvent dans les membres SH, DD et KH principalement dans des niveaux sableux

plus ou moins grésifiés les plus riches en Mammifères, Reptiles et Oiseaux. La qualité de préservation des pièces fossiles est manifeste d'un transport réduit et d'un enfouissement rapide des restes osseux dans les sédiments.

La présence d'Hominidés fossiles dans les gisements de l'Afar (JOHANSON et Ali, 1978 ; M. TAIEB, M. TAIEB et Ali, 1974 à 1979) constitue l'un des plus grands stimulants pour les recherches dans cette région. Cela permet des progrès dans de nombreux domaines allant de problèmes de géologie stratigraphique à des problèmes de paléoenvironnements (H. FAURE, 1973).

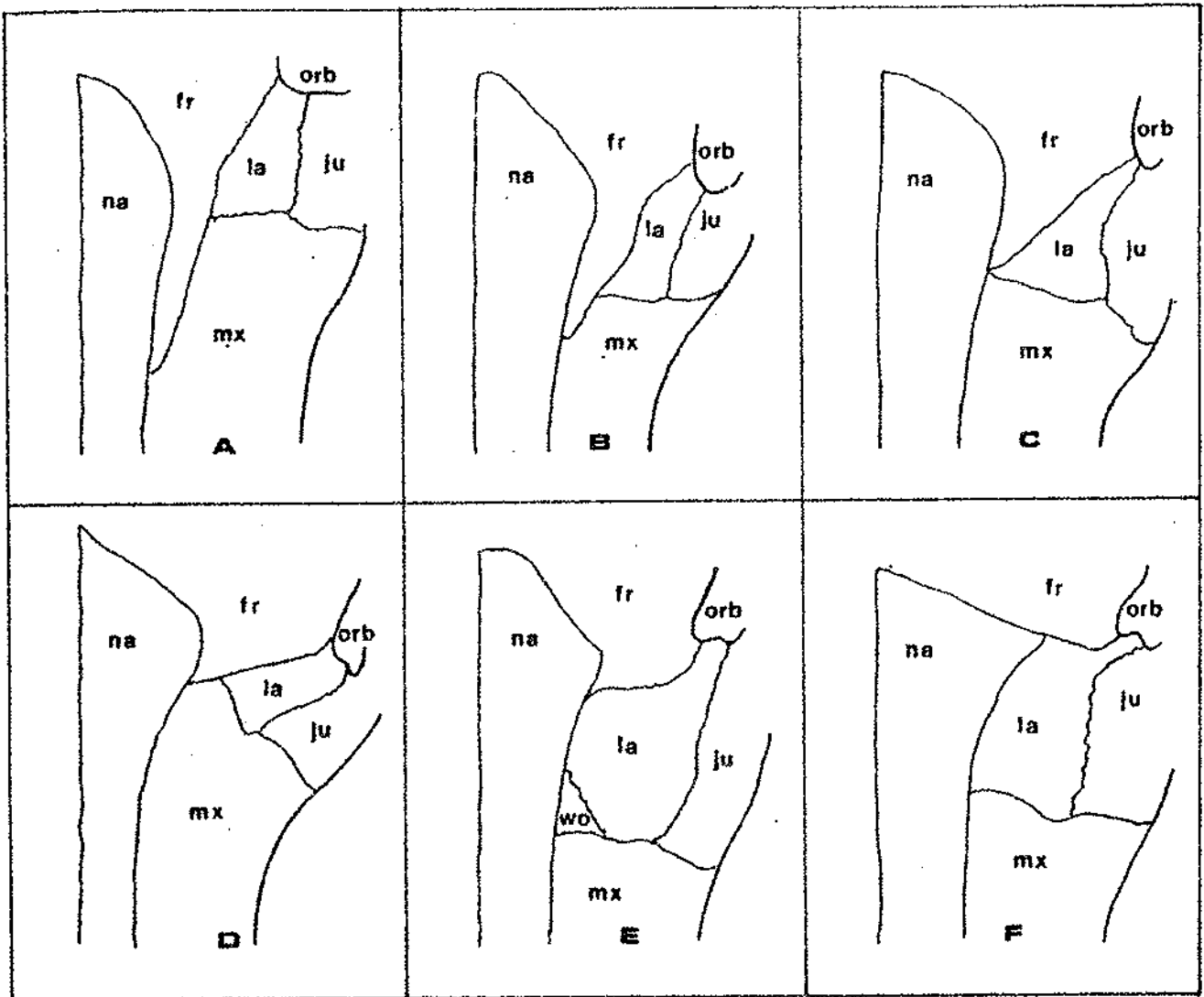


Fig.: 5. Morphologie de la région lacrymale dans différentes espèces d'Hippopotamidés. Légende: fr, frontal; ju, jugal, la, lacrymal; mx, maxillaire; na, nasal; orb, orbite; wo, os wormien. A, Hax. harvardi de Lothagam 57-67K; B, Hax. sivalensis coll. Dubois Leiden n° 3616; C, Hax. protamphibius de l'Omo L 79-I; D, Hax. afarensis de Gêraru AL 74-20; E, Hip. lemerlei échantillon MNHT; F, Hip. amphibius échantillon MNHT.

CHAPITRE II : METHODES D'ETUDE, APPROCHE MORPHOLOGIQUE ET MORPHOMETRIQUE DES HIPPOPOTAMIDAE

Les principales études faites sur les Hippopotamidae fossiles sont celles de REYNOLDS S.H. en 1920, C. ARAMBOURG en 1947, HOOIJER D.A. en 1950 et S.C. CORYNDON de 1969 à 1978. L'observation des différentes collections nous a conduit à compléter ou même à modifier les conclusions auxquelles sont parvenus ces auteurs surtout en ce qui concerne les caractères les plus importants. Les variations morphologiques observées dans les espèces fossiles d'Hippopotamidae posent des problèmes très particuliers car elles comprennent une proportion très élevée de parallélismes évolutifs. Ces parallélismes évolutifs sont pour une part mis en évidence entre les lignées car les caractères évoluent fréquemment suivant des séquences différentes pour chaque lignée. Ce chapitre a pour but d'analyser la validité des distinctions génériques et spécifiques et de proposer les caractères qui paraissent les plus fiables au niveau dentaire et du crâne. L'idée de départ a été de rechercher la meilleure séparation des genres Hippopotamus et Hexaprotodon. Nous utilisons en ce sens une démarche semblable à celle choisie par D.A. HOOIJER (1950) mais sur un matériel fossile plus important et d'origines diverses, le matériel de comparaison comprenant aussi bien du matériel d'Afrique Orientale, d'Europe que d'Asie.

21 - Les caractères crâniens :

Ce chapitre veut être plus qu'une simple mention bibliographique des structures caractéristiques du crâne des Hippopotamidae, sans reprendre l'analyse complète des caractères comme celles envisagées par P. GRATIOLET (1867) ou MILNE-EDWARDS (1868-1874). Il tente d'établir le bilan des structures pouvant être considérées comme significatives tant au niveau générique que spécifique, S.C. CORYNDON (1977) va dans ce sens en établissant du mieux possible la délimitation des genres Hexaprotodon et Hippopotamus. D'après une distinction des caractères ancestraux et dérivés à l'échelle de la famille des Hippopotamidae, ceci est possible sur plusieurs niveaux : la région lacrymale et les relations osseuses préorbitaires du toit crânien ; la région prémaxillaire avec les sutures qui la concernent ; la position et le développement des orbites en relation avec la boîte crânienne ; la région de la bulle tympanique et les modalités de sa compression ; l'apport des moulages endocrâniens et du télencéphale des espèces actuelles, les caractères symphysaires et des branches horizontales et montantes de la mandibule.

a) La région lacrymale : (voir fig. 5)

W.K. GREGORY (1920) par une étude systématique, a montré l'importance de l'étude du lacrymal des Vertébrés. D'après S.C. CORYNDON (1977), c'est la région la plus significative pour la distinction générique Hexaprotodon-Hippopotamus. S.G. MORTON (1849) signale la petitesse relative du lacrymal chez Hex. liberiensis. Il faut attendre C. ARAMBOURG (1944 et 1947) qui, reprenant les observations de H. FALCONER et P.T. CAUTLEY (1836 et 1845-1849) sur les hexaprotodontes asiatiques, compare les espèces actuelles et fossiles connues pour voir définir une grande coupure dans les Hippopotamidae d'après les associations osseuses de cette région, suivant que le lacrymal vient ou non au contact du nasal.

Dans l'espèce actuelle, Hippopotamus amphibius, l'os lacrymal est toujours de grande taille sur la face et présente un large contact avec le nasal séparant ainsi le frontal du maxillaire. Le

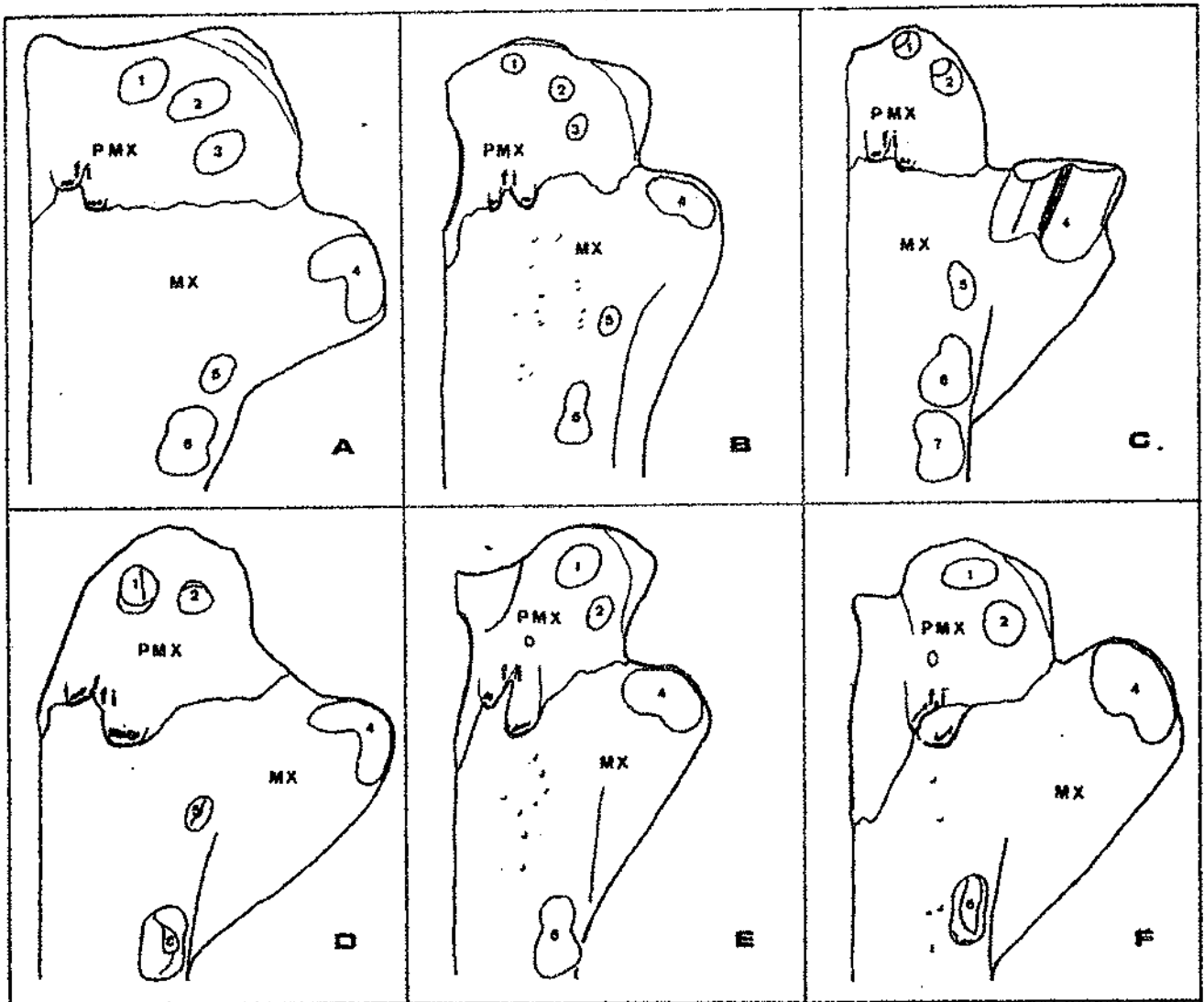


Fig: 6. Tableau comparatif de la suture prémaxillaire-maxillaire dans plusieurs espèces d'Hippopotamidés. Légende: fi, foramens incisifs; MX, maxillaire; PMX, prémaxillaires; 1, I 1/; 2, I 2/; 3, I 3/; 4, C sup; 5, P 1/; 6, P 2/; 7, P 3/. A, Hex. sivalensis (coll. Dubois Leiden 2914); B, Hex. afarensis (AL II8-I Hadar); C, Hex. liberiensis (actuel); D, Hex. protamphibius (I933-9-340 de l'Omo); E, Hip. lemerlei (subfossile exemplaire MNHT); F, Hip. amphibius (actuel).



frontal y est court ne dépassant pratiquement pas le niveau antéorbital.

L'espèce également actuelle Hexaprotodon liberiensis possède au contraire un lacrymal de petite taille sur la face séparé du nasal. La séparation se fait par le développement d'un processus antéorbitaire du frontal le long du nasal et rejoignant le maxillaire.

L'observation directe du matériel montre que le développement du frontal en direction du maxillaire paraît constituer un caractère plésiomorphe dans la famille des Hippopotamidés si l'on considère les espèces fossiles comme Hex. protamphibius, et à un degré encore plus grand de développement chez Hex. harvardi de Lothagam. Pour les mêmes raisons, le lacrymal de petite taille est aussi un caractère archaïque dans la famille, à l'origine prenant largement part à la constitution du bord orbitaire pour tendre vers une exclusion plus ou moins grande, étant totale dans les formes fossiles tardives de Hip. gorgops : P.E.P. DERANYAGALA (1951). Le nouveau matériel de l'Afar (Ethiopie) montre pour l'une de ses espèces une structure de la région lacrymale originale par rapport aux deux dispositions classiques, invitant à nuancer les critères de distinction générique.

La variation individuelle à l'intérieur d'une même espèce observée sur l'espèce actuelle Hip. amphibius par D.A. HOOIJER (1950) est aussi très importante dans un intervalle donné pour les espèces sub-fossiles. Un aspect intéressant est semble-t-il presque exclusif de l'espèce Hip. lemerlei de Madagascar, forme naine insulaire ; il consiste en la présence d'os vormiens situés à la jonction maxillaire-nasal-lacrymal. De tels os, non constants mais fréquents ont pu être observés sur du matériel mis à disposition, tant dans les muséums de Londres que de Paris et Toulouse, et participent à l'expression d'un maximum de variation morphologique de cette région dans cette espèce. L'acquisition de la structure observée chez Hip. amphibius semble devoir dériver d'une réduction du processus antéorbitaire du frontal associée au développement du lacrymal. La structure de la région lacrymale est un des points qui rapprochent le plus les genres Hippopotamus et Phanourfos.

b) La région prémaxillaire : (voir fig. 6)

Cette région est intéressante, car, comme pour la région lacrymale, certains des caractères sont déjà bien différenciés sur les foetus et les très jeunes individus de Hip. amphibius et de Hex. liberiensis, dont les calvariums sont observables au laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum de Paris. En particulier la disposition des sutures est dans une certaine mesure indépendante de l'âge et de la croissance des individus. CORYNDON (1977) propose un caractère de différenciation générique sur le développement de la suture symphysaire des prémaxillaires existant pour Hex. liberiensis et absente antérieurement pour Hip. amphibius déjà décrit dans GRATIOLET (1867) pour ces deux espèces. De fait, ce caractère semble être un caractère évolutif si l'on observe des espèces comme Hex. harvardi de Lothagam ou de Hex. fuchsi récolté dans l'Ouest Turkana ; cependant il ne présente pas une validité de distinction générique. En effet, un calvarium de Hex. protamphibius montre des prémaxillaires non soudés vers

l'avant sur leur symphyse. Les hexaprotodontes asiatiques pour leur part semblent indiquer une certaine persistance de cette suture, et une espèce naine insulaire : Phanourios minor montre une telle suture.

Bien que ne présentant pas de valeur tranchée au niveau générique, une autre suture est très intéressante pour les variations observables. Il s'agit de la suture prémaxillaire-maxillaire. La forme de celle-ci varie beaucoup suivant les espèces. Elle peut être pratiquement linéaire pour Hex. harvardi de Lothagam, soit perpendiculaire au plan sagittal, les foramens incisifs étant placés pratiquement sur la même ligne, les apophyses des canines ne dépassant pas le niveau antérieur de la suture. Avec le développement plus latéral des apophyses des canines comme pour Hex. protamphibius, et Hex. karumensis, la suture entre les maxillaires s'ouvre vers l'avant mais ne dépasse pas vers l'arrière en général le niveau postérieur des alvéoles des canines. La même structure s'observe pour Hex. afarensis, et également pour Hex. sivalensis. La disposition est autre lorsqu'il s'agit de Hip. amphibius et des espèces du genre Hippopotamus en général. Le développement très latéral des apophyses des canines est associé à une large ouverture de la suture des maxillaires qui dépasse largement vers l'arrière le niveau postérieur des alvéoles des canines. Les foramens incisifs sont en position nettement plus antéropostérieure. Les apophyses des canines se développent nettement plus antérieurement que le niveau antérieur de la suture prémaxillaire-maxillaire. Des espèces naines comme Hip. lemerlei, et surtout Phanourios minor de Chypre présentent une structure relativement plus archaïque, primaire ou secondaire, à ce niveau comparativement à la disposition observée pour Hip. amphibius.

c) Position et développement des orbites :

Les espèces anciennes les mieux connues montrent des orbites en position basse et sur le crâne. Cette structure s'observe pour Hex. harvardi, Hex. karumensis (ainsi que Hex. liberiensis). Leur élévation s'observe à des degrés divers dans plusieurs lignées dont Hip. amphibius, Hip. lemerlei, Hex. protamphibius et Hex. sivalensis, soit indépendamment du genre d'Hippopotamidé considéré. L'élévation maximale s'observe pour Hip. gorgops où elles s'élèvent entièrement au-dessus du niveau du museau, suivant une convergence d'adaptation à la vie aquatique avec certains crocodiles : P.E.P. DERANYAGALA (1951), S.C. CORYNDON (1977) note l'importance de la position antéro-postérieure des orbites sur le crâne indiquant une position médiane pour Hexaprotodon. S.G. MORTON (1849) a noté ce caractère pour Hex. liberiensis. Si cette position médiane se constate pour plusieurs espèces du genre Hexaprotodon, comme Hex. harvardi, ce n'est plus le cas pour Hex. protamphibius et Hex. sivalensis où le museau atteint un développement bien plus important que l'arrière du crâne. Divers degrés s'observent entre un développement plus ou moins grand du museau et une compression antéro-postérieure variable de la boîte crânienne. Les espèces du genre Hippopotamus présentent toutes un long museau et une boîte crânienne courte. De ce qui précède, il découle que la position antéro-postérieure des orbites ne peut être retenue prise dans un sens large comme un critère de distinction générique précis.

La boîte crânienne, par la longueur de la crête sagittale et le développement des surfaces d'insertion des ptérygoïdes rend

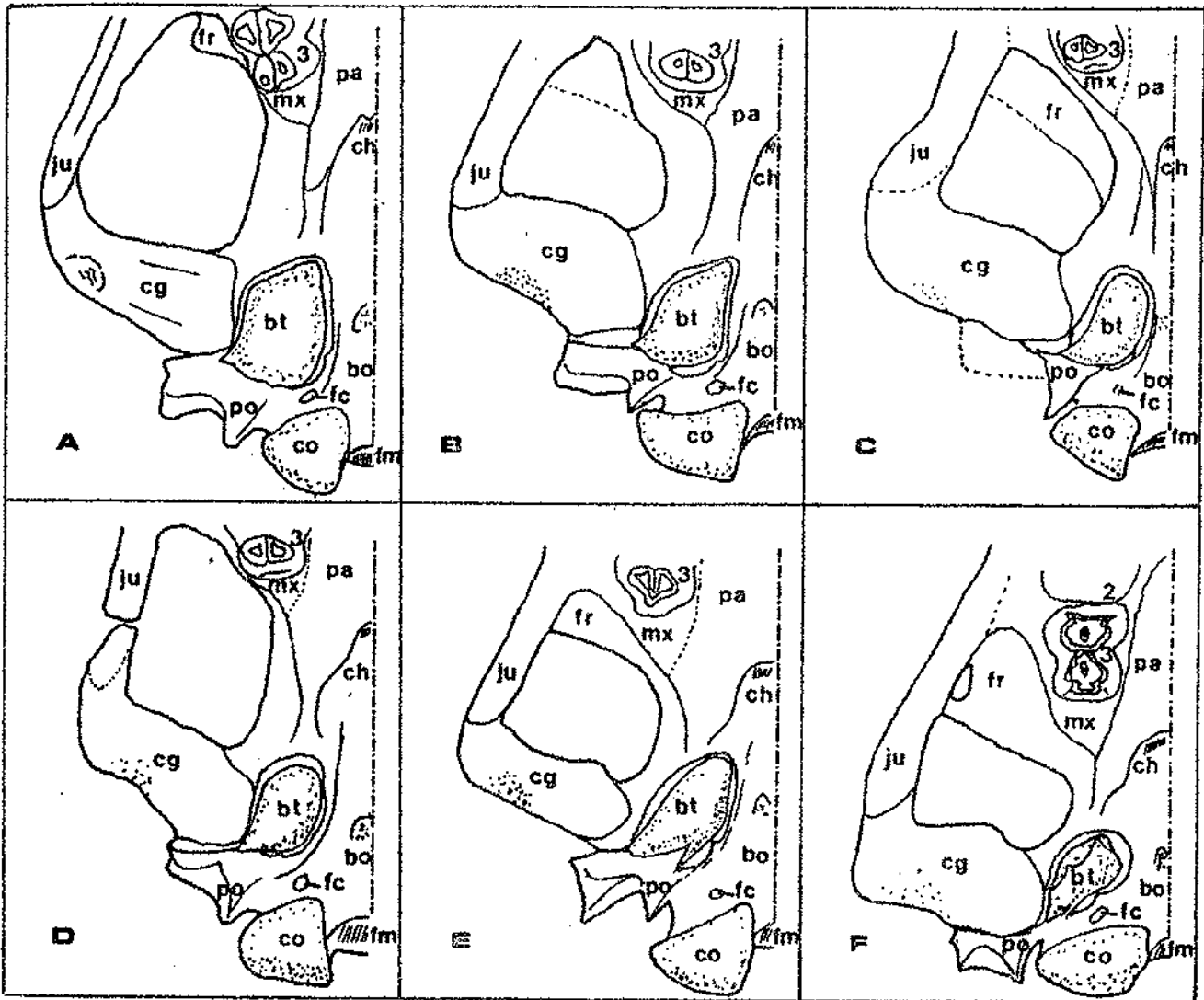


Fig: 7. Morphologie comparée de la base du crâne dans plusieurs espèces d'Hippopotamidés fossiles. Légenda: 2, M 2/; 3, M 3/; bo, basioccipital; bt, bulle auditive tympanique; cg, cavité glénoïde d'articulation de la mandibule sur la branche zygomatique du squamosal; ch, choanes; co, condyle occipital; fc, foramen condylien; fm, foremen magnum; fr, frontal; ju, jugal; mx, maxillaire; pa, palatin; po, apophyse paroccipitale de l'exoccipital. A, *Hex. liberiensis* (d'après MILNE-EDWARDS 1868-1874); B, *Hex. protamphibius*, exemplaire Omo L 79-I; C, *H. afarensis* de l'Afar AL 109-3B; D, *Hex. karumensis* de Koobi Fora; E, *Hip. lemerlei* de Madagascar (exemplaire MNHT); F, *Hip. amphibius* (exemplaire MNHT).

compte partiellement de la compression de l'arrière du crâne mais n'est pas plus valable comme critère de distinction générique que la position des orbites, car si elle est nettement longue pour de nombreuses espèces du genre Hexaprotodon, elle se retrouve très courte pour Hex. protamphibius et Hex. karumensis, au même titre que pour Hip. amphibius. Le développement vers le haut de la crête sagittale comparativement au développement des orbites varie d'une espèce à l'autre ainsi que sa forme.

Le développement du pariétal en fonction du genre peut varier d'une position dépassant le bord de la gouttière du nerf optique, à une position nettement séparée de ce bord. Les sutures osseuses de cette région sont fusionnées bien plus tôt que celles de la partie supérieure du museau ce qui fait que la différence a pu être observée entre des crânes juvéniles de Hip. amphibius et Hex. liberiensis sans avoir pu la compléter par des crânes fossiles en raison de sa non conservation sur des crânes fossiles juvéniles. Pour Hip. amphibius, le pariétal ne reste pas éloigné de la gouttière du nerf optique, en constituant en partie le bord mais reste généralement séparé de l'orbitosphénoïde par l'aile de l'alisphénoïde. Pour Hex. liberiensis, le pariétal plus court reste séparé de la gouttière du nerf optique et rentre en contact simultanément avec l'orbitosphénoïde et l'alisphénoïde (ce dernier surtout atteignant un grand développement latéral).

d) Région tympanique (voir fig. 7) :

Une observation sur le matériel actuel et fossile montre que les orbites surplombent de façon assez constante la dernière dent sortie, ce qui permet de repérer les dimensions relatives de l'arrière du crâne par rapport aux M 3/ S.C. CORYNDON (1977) distingue la longueur post-orbitaire courte de Hip. amphibius à celle proportionnellement longue pour Hexaprotodon. Une constatation est que cette longueur varie de façon importante avec l'âge de l'animal considéré. M.G. PEARSON (1929) étudiant les affinités possibles entre Anthracotheridae et Hippopotamidae indique en proportion pour Hippopotamus une compression très sensible. Cette compression s'effectue sur plusieurs structures : sur le tympanique, sur le développement et l'angulation des cavités glénoïdes, sur l'emboutissement des condyles entre les apophyses paroccipitales. Suivant l'espèce considérée, la position des forams condyliens tend à passer de postérieurs au niveau des apophyses paroccipitales à intermédiaire ou même antérieure à celles-ci. La hauteur des arcades zygomatiques, en relation avec la puissance des cavités glénoïdes, est très variable suivant les espèces mais ne constitue pas de caractère différentiateur des genres entre eux malgré des modifications sensibles d'écartement et d'inclinaison des branches entre elles.

La pneumatisation crânienne est visible sur plusieurs crânes actuels et fossiles surtout brisés au niveau du frontal ; elle est très développée pour Hip. amphibius et aussi pour Hex. liberiensis. Pour les fossiles, la pneumatisation du frontal et à un degré moindre du pariétal est bien visible sur un calvarium de Hex. protamphibius. Elle est donc développée dans les différentes lignées sans présenter de particularité générique bien tranchée.

e) Le télencéphale et les moulages endocrâniens :

M. FRIANT (1937, 1940) a entrepris l'étude du télencéphale des Hippopotamidés et J. ANTHONY (1948) pour sa part s'est tourné vers celle des moulages endocrâniens plus abordables dans le cas des fossiles. C. DECHASEAUX (1961) reprend les points essentiels de l'observation de J. ANTHONY (1948). Malgré tout l'intérêt que les moulages endocrâniens représentent, cette méthode est notée pour mémoire ici mais n'a pas été plus approfondie. Les éléments importants étant liés à l'étude de Hex. protamphibius sont étudiés avec cette espèce.

f) La mandibule :

La symphyse mandibulaire est typiquement très massive et très longue dans les espèces fossiles archaïques comme Hex. harvardi, Hex. protamphibius turkanensis. Elle tend à se réduire et à se redresser dans les différentes lignées. Les deux espèces actuelles ont ainsi une symphyse courte et redressée comme le décrit P. GRATIOLET (1867). A l'origine, le plan symphysaire est très aplani au-dessus des incisives et très vaste, bordé par les rangées prémolaires. Avec le redressement de la symphyse s'observe généralement une incurvation transversale très prononcée associée à un bord post-symphysaire moins anguleux, plus arrondi. Le développement des apophyses des canines tend à devenir plus latéral et elles tendent à devenir plus haut qu'entre les incisives. Cette forme de la symphyse se montre plus significative qu'il ne paraît au premier abord à l'observation de foetus ou de très jeunes individus. En effet, ceux-ci présentent déjà l'aspect global visible pour l'adulte, et ceci ne paraît pas devoir être lié directement à la taille de l'individu adulte. La symphyse non encore soudée au stade jeune présente une surface de contact entre les deux hémimandibules bien plus développée que latéralement et qui croît proportionnellement moins lors de la croissance de l'individu. L'aspect de la symphyse a un intérêt spécifique, ainsi Hex. Karumensis est caractérisé par sa symphyse verticale antérieurement. Les branches horizontales apparaissent beaucoup plus sensiblement à la taille de l'espèce considérée, croissant le plus généralement de hauteur du niveau symphysaire au niveau des dernières molaires pour les espèces de petite à moyenne taille comme Hip. lemerlei de Madagascar, étant de hauteur constante à rétrécie dans les espèces de grande taille comme Hip. gorgops. Les branches montantes présentent des proportions variables mais gardent toujours des processus angulaires et des apophyses coronaïdes importants. Les branches montantes s'écartent vers le bas et l'arrière. Cet écartement est variable suivant les espèces. Dans une même espèce il augmente avec l'âge de l'individu. Les branches montantes les plus écartées vers le bas ont été observées pour un vieil individu de l'espèce Hip. major au British Museum (Natural History). Au niveau des proportions relatives des mandibules, les distinctions trouvées ne fournissent que des éléments ayant valeur spécifique. Elles donnent donc moins de renseignements marqués que les calvariums.

Intervenant simultanément sur la morphologie osseuse et sur le mode d'usure des dents, l'implantation des dents sur le calvarium comme sur la mandibule donnent lieu à d'intéressantes constatations utiles dans les distinctions entre espèces, et dans une même espèce pour discerner divers stades évolutifs.

22 - Les caractères d'implantation des dents :

D'une part sont considérées les dents antérieures ; incisives et canines situées pratiquement sur une même ligne frontale,

surtout en ce qui concerne les inférieures ; d'autre part les dents jugales : molaires de lait, prémolaires et molaires définitives dans la forme des rangées dentaires et leurs rapports avec les dents antérieures.

- Les dents antérieures supérieures : incisives et canines :

S.C. CORYNDON (1977) prend en compte comme caractère d'importance générique la disposition des incisives supérieures, s'attachant à l'inclinaison de l'arc dentaire : l'axe des incisives se disposant à 45° de la ligne sagittale pour le genre Hippopotamus, et une disposition plus frontale pour le genre Hexaprotodon. En fait, cette disposition n'est pas constante dans chacun des genres, ainsi pour le genre Hexaprotodon la disposition varie d'un grand rayon de courbure comme pour Hex. harvardi de Lothagam à court rayon de courbure comme pour Hex. sivalensis, elle peut même devenir linéaire et symétrique pour Hex. fuchsi de l'Ouest Turkana. Cependant ces caractères gardent une valeur relative si l'on considère également les diastèmes entre les incisives d'une part et entre incisives et canines d'autre part. Typiquement les diastèmes dans le genre Hexaprotodon sont courts d'une incisive à la suivante d'une même rangée dentaire, et proportionnellement, dans les espèces typiques de Hippopotamus, est beaucoup plus développé entre les incisives centrales et latérales. Une exception doit être faite pour les espèces naines comme Phanourios minor où la disposition rappelle plus le genre Hexaprotodon. La position des alvéoles des incisives par rapport à celle des alvéoles des canines est très dissemblable entre les deux genres, le diastème étant proportionnellement nettement plus développé dans le genre Hexaprotodon où la position latérale des canines varie beaucoup d'une espèce à l'autre alors que dans le genre Hippopotamus les canines sont constamment très latérales aux rangées dentaires jugales. Ainsi pour Hex. harvardi, les canines sont à peine latérales aux rangées dentaires jugales alors que pour Hex. karumensis elles dépassent latéralement en proportion la position des canines observable sur Hip. amphibius.

- Les rangées dentaires jugales supérieures :

La disposition des rangées dentaires jugales supérieures n'intervient que pour une distinction entre espèces. Toute l'importance de ce caractère réside dans le fait que la disposition observable sur la denture juvénile se poursuit dans celle de la denture définitive ainsi que des crânes de jeunes individus des deux genres Hippopotamus et Hexaprotodon tant actuels que fossiles ont pu le montrer. L'essentiel est dans l'appréciation pour ce caractère du parallélisme relatif ou de la divergence vers l'avant des rangées prémolaires. Hex. harvardi et Hex. sivalensis présentent des rangées prémolaires nettement divergentes vers l'avant en direction des canines. Des Hippopotamidae du Tchad (ABADIE J., J. BARBEAU et Y. COPPENS, 1959 ; Y. COPPENS, 1962) présentent une telle structure. D'autres espèces telles que Hex. karumensis, Hex. protamphibius acquièrent une disposition très semblable à Hip. amphibius avec des rangées prémolaires pratiquement parallèles. Cette disposition ne concerne pas les P₂, qui sauf pour Hex. imagunculus ont presque toujours un diastème marqué avec les suivantes, et tendent à se réduire totalement par parallélisme évolutif dans les différentes lignes.

- Les dents antérieures inférieures : incisives et canines :

Les dents antérieures inférieures sont dans la plupart des espèces disposées sur une même ligne en vue occlusale. Une évolution

s'observe dans certaines des espèces lorsque les canines se développent à la fois plus latéralement et plus antérieurement comme c'est le cas pour Hex. karumensis et Hip. gorgops et à un degré moindre pour Hip. amphibius. En vue de face les incisives se disposent en deux arcs symétriques, les incisives moyennes restant en position la plus élevée. Les diastèmes entre incisives inférieures n'ont pas d'intérêt générique mais spécifique et également évolutif dans certaines lignées. Ainsi les espèces Hex. karumensis et Hex. liberiensis expriment par la position répartée très latéralement de leurs incisives centrales un aspect évolutif original qui ne se retrouve pas dans les séries incisives très resserrées de Hex. harvardi ou de Hex. sivalensis.

Les canines inférieures, de position latérale comparable aux supérieures sont portées sur des apophyses d'épaisseur et d'inclinaison de l'alvéole variables. Les apophyses les plus fines proportionnellement sont celles de Hex. karumensis au stade diprotodonte, les plus massives s'observant pour Hip. gorgops. Leur taille est pour une bonne part due aux dimensions relatives des canines.

- Les rangées dentaires jugales inférieures :

Les rangées dentaires jugales inférieures qui assurent une occlusion avec les supérieures leur sont correspondantes, en particulier la divergence des rangées prémolaires ou leur parallélisme suit les mêmes règles pour les inférieures que pour les supérieures.

23 - Les caractères dentaires :

Les dents isolées ou en séries dentaires constituent l'essentiel des récoltes effectuées sur les sites fossilifères de l'Est Africain. De ce fait les caractères dentaires ont une très grande importance dans la mesure où ils permettent des différentiations tant génériques que spécifiques. Associés aux caractères crâniens, ils rendent possibles des distinctions de stades évolutifs au sein d'une même espèce. Cependant certaines distinctions restent difficiles pour des dents isolées dans des gisements où plusieurs espèces existent, et il est plus efficace de considérer des séries dentaires d'un double point de vue morphologique et morphométrique. Chacune des dents est bien reconnaissable et individualisable malgré toute la plasticité morphologique rencontrée. Les critères de reconnaissance sont constitués par la courbure ou l'inclinaison des tubercules, le développement des formations cingulaires et vient souvent se confirmer par l'angulation des facettes d'usure et leur disposition. Des espèces comme Hex. hipponensis, Hex. imaunculus, Hex. primaevus sont presque uniquement fondées sur du matériel dentaire, et leurs auteurs respectifs : A. GAUDRY (1876 - a et 6), A.T. HOPWOOD (1926) et N. CRUSAFONT PAIRO et Al (1963) se sont attachés à une étude détaillée des restes dentaires.

a) Formule dentaire et particularités de la denture des Hippopotamidae :

La formule dentaire des Hippopotamidae est complète à l'origine soit $3/3 I, I/I C, 4/4 P, 3/3 M$, dans de nombreuses lignées elle tend à se simplifier avec pour Hip. amphibius $2/2 I, I/I C, 3-4/3-4 P, 3/3 M$. Pour Hex. liberiensis on trouve : $2/I I, I/I C, 4/4 P, 3/3 M$. La simplification de la formule dentaire peut atteindre un degré plus avancé pour des formes terminales de Hex. karumensis avec $2/I I, I/I C, 2/2 P, 3/3 M$. Dans ce dernier cas, les deux premières prémolaires sont absentes. Une autre espèce a une formule

dentaire particulière, c'est Phanourios minor avec 2/2 I, I/I C, 2-3/3-4 P, 3/3 M, l'originalité y étant l'absence de P4/ avec perte de D4/ chez l'adulte. Des variations existent au sein d'une même espèce, ainsi pour Hip. amphibius la réduction des incisives peut être plus importante sur la mandibule avec uni ou bilatéralement une perte de l'incisive latérale. D'autres variations se rencontrent pour les fossiles avec notamment des dents surnuméraires aussi bien supérieures qu'inférieures ; elles restent exceptionnelles.

Ce qui caractérise les dents frontales des Hippopotamidae dès les plus anciens représentants connus est leur croissance continue toute la vie de l'individu visible par les racines largement ouvertes. Leur taille relative entre elles et par rapport aux dents jugales varient beaucoup d'une espèce à l'autre et dans une même espèce d'un sexe à l'autre, ainsi que le décrit S.C. CORYNDON (1976) pour l'espèce Hex. karumensis, reliant ce phénomène principalement au dimorphisme sexuel.

b) Les incisives supérieures :

De façon typique les six incisives supérieures des Hexaprotodon sont des dents petites à courbure régulière en fragment de tore et originellement de taille semblable dans les séries ; elles portent au moins une bande latérale d'émail finement strié longitudinalement. Leur implantation sur le prémaxillaire est verticale et S.C. CORYNDON (1970) précise leur mode d'usure comme étant terminal ; elles sont généralement courtes et leur facette d'usure est plus ou moins plane. S.C. CORYNDON (1978) précise le mode d'usure "direct tip-to-tip occlusion" des incisives supérieures sur les inférieures bien différente dans le genre Hexaprotodon, distincte de l'usure en position croisée "scissorlike" observable pour Hip. amphibius. H. FALCONER et P.T. CAUTLEY (1845-1849) ont défini les genres Hexaprotodon et Tetraprotodon d'après le nombre d'incisives. Il n'apparaît pas que cette distinction soit valide au niveau générique sur le seul nombre d'incisives car il s'observe des formes tétraprotodontes dans plusieurs lignées comme celle de Hex. protamphibius, Hex. karumensis, Hex. sivalensis et Hip. amphibius dans certains cas selon des modalités distinctes qui n'expriment qu'un parallélisme évolutif. Il apparaît cependant que pour la dentition supérieure l'incisive réduite soit l'incisive latérale, dernière de la série dentaire pour l'ensemble des espèces tétraprotodontes qu'elles appartiennent au genre Hexaprotodon ou Hippopotamus.

Un prémaxillaire gauche isolé KNM-LU 143 de Lukeino au Kenya d'Hex. sp présente une structure probablement ancestrale dans la famille des hippopotamidae. Les trois incisives de section semblable se projettent vers l'avant. Leur implantation normale est verticale dans la famille. Malgré cette position, les facettes d'usure sont régulières, planes et terminales, ce qui infirme l'hypothèse d'une implantation tératologique, et qui vient appuyer celle d'une implantation de caractère ancestral.

Les incisives de Hip. amphibius ont une moindre courbure, et sont d'aspect plus conique par la double action de l'usure et de la croissance, elles sont implantées verticalement, et présentent en outre une bande étroite d'émail et des cannelures longitudinales. H.M.D. de BLAINVILLE (1839-1864) note que les incisives supérieures centrales sont sub-tétragones tandis que les latérales en position plus reculée sont cylindriques. Les incisives centrales de Hip.

amphibius sont fréquemment plus puissantes que les latérales et proportionnellement aux dents jugales assez puissantes. Ce qui n'est pas le cas pour les espèces du genre Hexaprotodon les incisives supérieures pouvant tendre vers une réduction de taille très avancée dans une espèce comme Hex. karumensis.

Il est possible de résumer les caractères indiqués ci-dessus dans un tableau :

<u>CARACTERES</u>	<u>HEXAPROTODON</u>	<u>HIPPOPOTAMUS</u>
Incisives sup.		
Nombre	6 à 4	4
Forme	fragment de tore	coniques, peu courbes
Cannelures longitu- dinales	généralement absentes	présentes
Hauteur de la couronne	réduite	généralement longue
Biseau d'usure	terminal, plan	tangentiel, irrégulier
Diastèmes dans la rangée	réduits	marqués
Taille relative dans la série	subégales	les centrales plus développées
taille relative aux autres dents	petites à très petites	relativement puis- santes.

Bien que rares dans les collections de fossiles, les incisives supérieures fournissent pour chaque espèce des caractères intéressants. Elles sont plus souvent isolées que présentes sur les calvariums. La suture prémaxillaire-maxillaire, très tardivement fusionnée chez les Hippopotamidés, joue aussi un rôle pour expliquer que leur présence est exceptionnelle sur les calvariums.

c) Les incisives inférieures :

Les incisives inférieures ont toujours une taille plus importante que les supérieures et présentent entre elles une diversification plus marquée. Les espèces du genre Hexaprotodon disposent de six à deux incisives inférieures proclives disposées en une même ligne frontale qui leur donne l'aspect d'un rateau. La diversification entre les incisives a permis à C. ARAMBOURG (1944) de démontrer l'hexaprotodontie de Hex. hipponensis sur une série d'incisives isolées de leur symphyse. Les incisives centrales dans la plupart des lignées tendent à devenir dominantes ou sont même les seules conservées comme c'est le cas pour Hex. karumensis de Koobi-Fora, ou pour l'espèce actuelle Hex. liberiensis de l'Afrique Occidentale sans qu'un lien phylétique direct paraisse les relier vu leurs nombreuses divergences morphologiques. Dans les espèces archaïques comme Hex. harvardi de Lothagam et les espèces plus tardives comme Hex. sivalensis, les incisives inférieures restent beaucoup plus comparables et de forme plus cylindrique que conique, leur forme étant nettement plus conique pour Hex. protamphibius et Hex. karumensis. Une importante coupure se dessine dans l'évolution du genre Hexaprotodon en Afrique comparativement à l'Asie ; en effet, la tétraprotodontie développée sur les lignées africaines s'opère par la disparition des incisives inférieures latérales, tandis que les lignées asiatiques ainsi qu'une espèce particulière de l'Afar

démontrent une tendance évolutive de réduction des incisives moyennes, les I/2 D.A. HOOIJER (1942 et 1950) indique que l'étude d'embryons d'Hippopotamus amphibius ne permet pas de trancher la question pour cette espèce, excepté pour la lignée asiatique. Des arguments de position en vue frontale des incisives et l'observation des modalités de réduction des incisives inférieures latérales dans plusieurs espèces du genre Hexaprotodon permettent de trancher en faveur de la réduction des I/3 même dans le genre Hippopotamus sans suivre l'opinion de L. JOLEAUD (1920) ainsi que celle de KLYDEKKER en 1885 remises en cause par D.A. HOOIJER (1950).

Exceptionnellement (R.L. HARGER, 1932 ; P.E.P. DERANIYAGALA, 1951) ont été observées six incisives pour Hippopotamus amphibius, elles sont alors très rapprochées. Les incisives inférieures à l'état jeune et isolées se présentent comme un tubercule unique recouvert d'émail chagriné et pustuleux avec une crête interne courbe. Leur aspect global les a fait désigner comme dents de crocodiles dans plusieurs attributions, l'aspect de l'émail, des crêtes ainsi que des racines à craquelures rayonnantes sans cercles concentriques de croissance les déterminent cependant bien comme Hippopotamus. S.C. CORYNDON (1970) décrit l'usure des incisives inférieures d'Hexaprotodon comme terminale, supérieure suivant une facette plane et courte, elles varient cependant dans une même espèce dans le détail, notamment pour Hex. sivalensis. Ce type d'usure tient à leur proclivité très marquée dans les espèces comme Hex. harvardi et tend à se modifier avec le redressement des incisives consécutif à celui de la symphyse mandibulaire comme c'est le cas de façon bien marquée pour Hex. karumensis et Hex. liberiensis. La section des incisives est généralement moindre même pour les centrales que celle des canines, le rapport s'inversant pour Hex. karumensis.

Les incisives inférieures dans le genre Hippopotamus sont proclives à redressées, de forme conique et de taille très diversifiée entre les incisives centrales les plus massives et les incisives latérales généralement très réduites. Une exception s'observe pour l'espèce Hip. lemerlei de Madagascar où la taille des incisives inférieures peut être très ressemblante et pour une symphyse naine d'Olduvai où les quatre incisives sont de tailles très proches. L'émail disparaît chez l'adulte et des cannelures longitudinales se développent. L'usure est rarement plane, plutôt suivant une facette hélicoïdale de supérieure à latérale ou uniquement latérale.

Les caractères des incisives inférieures peuvent se résumer dans le tableau suivant :

<u>CARACTERES</u>	<u>HEXAPROTODON</u>	<u>HIPPOPOTAMUS</u>
Incisives inférieures		
Nombre	6 à 2	4 généralement
Email	lisse ou finement strié	absent (adulte)
Cannelures longitudinales	absentes à peu marquées	marquées
Forme de la couronne	cylindrique à conique	conique
Biseau d'usure	supérieur et terminal	incurvé, latéral
Diastème entre les centrales	réduit à très développé	réduit
Tailles relatives dans la série	proches à contrastées	très contrastées
Taille relative aux autres dents	souvent contrastée	proche des C inf. en section.

X. MISONNE (1952) a proposé un diagramme phylétique sur les seules tailles relatives des incisives supérieures et inférieures entre elles. Ce seul critère est cependant incomplet pris isolément pour distinguer de nombreuses espèces entre elles et même les genres Hippopotamus et Hexaprotodon. Les autres dents sont nécessaires pour compléter les déterminations.

d) Les canines supérieures :

Les canines supérieures constituent classiquement avec la région lacrymale l'un des critères de distinction générique majeurs dans la famille des Hippopotamidae. S.G. MORTON, dans sa description originale de 1849 de l'espèce Hex. liberiensis décrit une gouttière large et profonde à la canine supérieure, caractère également signalé par MILNE-EDWARDS (1868-1874). Ce n'est qu'en 1946 pour J. ANTHONY au sujet de Hex. protamphibius et pour D.A. HOOIJER au sujet de Hex. siculus et Hex. sivalensis qu'est envisagée de façon plus généralisée l'importance de ce caractère dont S.C. CORYNDON (1977) fait un caractère de base dans la distinction générique Hexaprotodon-Hippopotamus. La section des canines supérieures varie d'une forme s'inscrivant dans un triangle pour Hex. liberiensis à un aspect réniforme visible pour Hex. sivalensis. Le sillon longitudinal postérieur qui creuse profondément les canines supérieures d'Hexaprotodon devient à la fois étroit et superficiel pour Hippopotamus. L'émail est en couche finement striée longitudinalement étant généralement absent du côté antéro-interne et pour le genre Hexaprotodon fréquemment réduit du côté externe du sillon longitudinal postérieur sur une large bande. Ceci s'observe pour Hex. protamphibius, Hex. harvardi, et Hex. karumensis. Elles sont généralement grandes comparativement aux dents jugales, mais leur section peut se réduire très sensiblement comme pour Hex. karumensis. Leur taille peut être importante même dans le genre Hexaprotodon pour Hex. sivalensis. L'usure est frontale, en face plane et courte de position verticale par rapport au crâne.

Le biseau d'usure des canines est généralement plus court dans les espèces du genre Hexaprotodon que dans les espèces du genre Hippopotamus. La section des canines dans le genre Hexaprotodon reste constante une fois atteint l'âge adulte. Par contre, dans le genre Hippopotamus, cette section tend à augmenter avec l'âge des individus. Les espèces du genre Hippopotamus ont des canines de section fréquemment arrondie ; le sillon longitudinal postérieur étroit montre des flancs généralement biconvexes contrastant avec ceux beaucoup plus évasés visibles sur les canines supérieures de nombreuses espèces du genre Hexaprotodon.

Tableau résumé :

<u>CARACTERES</u>	<u>HEXAPROTODON</u>	<u>HIPPOPOTAMUS</u>
Canines supérieures		
Sillon long. post.	large et profond	étroit et superficiel
Section	triangulaire à ré- giforme	arrondie
Email	fine striation	striations et cannelures
	absent antérointerne et côté externe du sillon	absent antérointerne
Position	adjacente à latérale aux rangées jugales	latérale à très latérale aux rangées jugales
Usure tangentielle frontale	courte, plane	longue
Taille relative aux dents jugales	réduite à grande	grande à très grande.

A l'échelle spécifique, de nombreuses variations interviennent, notamment dans l'implantation des canines, qui généralement verticale devient inclinée vers l'extérieur pour des espèces naines comme Hip. lemerlei de Madagascar ou bien Phanourios minor de Chypre déterminant le croisement au lieu d'une opposition entre les canines inférieures et supérieures avec pour résultat des facettes d'usure non planes.

e) Les canines inférieures :

Une grande distinction entre les genres Hexaprotodon et Hippopotamus est définie par CORYNDON (1977) sur l'aspect de l'émail des canines inférieures suivant qu'il est cannelé ou lisse. L'émail des canines inférieures est finement strié longitudinalement sauf pour quelques espèces archaïques comme Hex. imagunculus mais peut présenter des cannelures plus ou moins marquées dans plusieurs espèces comme Hex. protamphibius et Hex. karumensis. Ce n'est pas l'existence ou non de cannelures qui différencie les deux genres mais les caractéristiques de position de ces cannelures. Dans le genre Hexaprotodon les cannelures, comme celle présentes dans les espèces citées plus haut ou également pour Hex. sivalensis, sont disposées longitudinalement et toutes parallèles ; dans le genre Hippopotamus, en plus de cannelures longitudinales, s'observent des cannelures disposées transversalement "en chevrons" fusionnant les unes avec les autres, et fréquemment de telles cannelures se disposent également sur la face interne de la dent. Toutes les canines inférieures affectent le même développement suivant une forte courbure leur donnant la forme d'une section de tore, comme cela est visible dans quelques cas tératologiques décrits par MATTHES (1939). Les canines inférieures d'Hip. amphibius sont décrites dans DE BLAINVILLE (1839-1864) et REYNOLDS (1920) comme des dents coniques, puissantes et très proéminentes, à émail cannelé absent postérieurement, de forme convexe. L'émail est également absent postérieurement pour les canines de la plupart des espèces du genre Hexaprotodon. Le biseau d'usure est situé verticalement et postérieurement, très développé. Il est généralement plan et beaucoup plus tangentiel qu'aux canines supérieures.

f) Les prémolaires supérieures :

Le nombre des prémolaires est variable suivant les espèces et présente une certaine variabilité entre les individus d'une même espèce. Leur morphologie varie également de façon marquée.

Les P I/ sont trouvées biradiculées chez Hex. harvardi de Lot-hagam, présentant la structure la plus archaïque. Ce biradiculisme évolue vers le monoradiculisme de façon progressive dans l'espèce Hex. harvardi. La plupart des espèces décrites sont à P I/ monoradiculées, notamment Hex. protamphibius et Hex. karumensis. Leur présence est rare chez Hip. amphibius et Hip. lemerlei. Hip. madagascariensis, GULDBERG (1883) serait différente de Hip. lemerlei et conserverait fréquemment des P I/ biradiculées (S. STUENES, comm/ orale). L'espèce actuelle Hex. liberiensis présente le plus souvent des P I/ monoradiculées. Sauf à un stade de simplification extrême, elles se distinguent des inférieures par leur racine plus renflée et recourbée, et la présence de cingulum mésial de forme triangulaire.

Les P 2/ et P 3/ se ressemblent beaucoup par leur taille et leur forme. Un talon linguo-distal est reconnaissable pour des espèces comme Hex. harvardi. Les P 4/ présentent la variation maximale d'aspect. Deux tubercules de même taille sont visibles pour les P 4/ des espèces Hex. harvardi, Hex. immagunculus et Hip. kaisensis. Le tubercule principal possède quatre à cinq crêtes, le secondaire, situé en position linguale par rapport au premier reste plus simple. Ce dernier se réduit et peut disparaître de manière irrégulière dans la plupart des espèces. Ce bituberculisme ou monotuberculisme de la P 4/ n'a une valeur spécifique que statistiquement ; une variation importante pouvant s'observer même entre P 4/ gauche et droite.

La crête mésiale portée par les prémolaires est plus décalée lingualement pour des espèces comparables à Hex. harvardi. Les crêtes mésiales y sont également plus nombreuses et plus rugueuses.

La P 4/ ne se développe pas dans l'espèce Phanourios minor ; elle disparaît irrégulièrement chez Hex. sivalensis, n'y étant pas développée (D.A. HOOIJER, 1950). Dans ces cas la D 4/ peut persister longtemps. Des crânes de Hip. amphibius perdent leurs prémolaires complètement par usure.

Seuls des caractères archaïques à progressifs peuvent être résumés dans le tableau suivant :

<u>CARACTERES</u>	<u>ARCHAIQUES</u>	<u>PROGRESSIFS</u>
Prémolaires supérieures		
P I/	biradiculées à monoradiculées	absentes
P 2/ et P 3/	très développées, constriction médiane, bourrelet cingulaire, talon linguo-distal fort, crête mésio-linguale, jointives (facettes d'usure),	rectangulaires, sub-égales, cingulum réduit côté labial, crête mésiale, non jointives,
P 4/	bituberculée, puissante, bourrelet cingulaire fort,	monotuberculée, arrondie, petite, cingulum labial réduit.
Rangées prémolaires	divergentes vers l'avant, série longue molarisée,	parallèles, série courte simple.

- Les Prémolaires inférieures :

La persistance des P/I, de manière semblable aux P I/ est un caractère archaïque dans la famille des Hippopotamidae ; c'est le cas pour Hex. liberiensis et S.G. MORTON (1849) et P. GRATIOLÉ (1867) en signalant la présence. Elle ne peut être prise en considération vu la variabilité de son développement pour Hip. amphibius. Sa taille est toujours plus réduite que la P I/ et dans les spécimens anciens de Hex. sp de Lukeino, elle se présente déjà uniradiculée avec un alvéole à deux crêtes rappelant un stade antérieur biradiculé. Plus fine, moins pustuleuse et à une seule crête mésiale, un angle marqué existe entre la couronne dentaire et la racine ; le cingulum est pratiquement estompé. La couronne dentaire tend à s'arrondir totalement et à perdre ses granulations qui la distinguent nettement d'une D /I.

Les P /2 et P/3 sont comparables et proportionnellement à émail beaucoup moins grenu que leurs homologues supérieurs et d'aspect plus tranchant par une compression linguo-labiale plus marquée. Leur stade archaïque se distingue par une crête mésiale légèrement plus dirigée lingualement et plusieurs crêtes distales plus pustuleuses ainsi qu'un talonide réduit linguo-distal en position basse. A l'origine, le cingulum reste bien marqué, et un ou plusieurs tubercules accessoires sont développés, du côté lingual. Leur stade progressif voit la réduction du talonide, un tubercule principal plus court et plus haut.

La P/4 présente d'une façon équivalente à la P 4/ un bituberculisme originel ; les tubercules se soudent l'un à l'autre sur une partie de leur hauteur ; le tubercule labial restant toujours dominant sur le lingual. Le tubercule lingual est situé en position centrale sur la face linguale pour de nombreuses espèces archaïques de Chemeron, Kaperyon et Lukeino de hauteur équivalente au tubercule principal ; il tend à s'abaisser et à devenir plus distal en fusionnant plus nettement avec le principal pour la plupart des autres espèces. Il peut être soit distinct, soit fusionné et déterminant une crête linguale du tubercule restant avec une certaine variabilité pour Hip. amphibius. Le matériel étudié par C. ARAMBOURG (1947-1948) l'a conduit à décrire des "prémolaires inférieures simples, sans tubercules postéro-internes" dans sa diagnose de Hex. protamphibius, le nouveau matériel de l'Omo mène à une révision de cette diagnose.

Les prémolaires inférieures peuvent atteindre une simplification importante comme c'est le cas pour Hex. liberiensis où celles-ci sont très courtes et leur tubercule de forme simple. Une réduction totale des P/2 intervient pour plusieurs spécimens de Hex. karumensis (notamment KNM ER 2246). Le cas extrême de simplification des prémolaires inférieures est présenté par Phanourios minor avec de manière variable les P/2 et les P/4 devenant uniradiculées. Le tubercule prend alors une forme conique simple, ceci est partiellement visible sur les illustrations concernant cette espèce dans G.S. BOEKSCHOTEN et P.M. SONDAAR (1972), et tous les intermédiaires peuvent s'observer d'un biradiculisme à un monoradiculisme.

<u>CARACTERES</u>	<u>ARCHAIQUES</u>	<u>PROGRESSIFS</u>
Prémolaires inférieures		
P/I	monoradiculisme, fréquentes,	racine vestigiale, peu fréquentes,
P/2	plateau distal marqué, cingulum bas symétrique, pustuleux,	fines, compression linguo-labiale, simplification,
P/3	la plus longue, très pustuleux, crête mésiale dirigée lingualement,	molarisée partiellement cingulum mésial et distal développé. crête mésiale tranchant
P/4	bituberculée, triradiculée, tubercules diffé- rentiés	tendance au monoradi- cume,
Rangées prémolaires	divergentes vers l'avant, longueur proche molaires,	parallèles, longueur raccourcie, simplifications.

g) Les molaires (voir fig. 8 et 9)

Les molaires supérieures et inférieures sont constituées de quatre tubercules (sauf les M/3 qui en ont cinq) ; ceux-ci sont opposés deux à deux et séparés par une vallée transverse. Chaque tubercule se divise en trois lobes plus ou moins invaginés suivant les espèces. Dans les espèces naines, la figure d'usure est souvent triangulaire. Hip. amphibius et Hex. sivalensis présentent des tubercules à figure d'usure en forme de trèfle. Les sillons qui marquent les tubercules sont dans la plupart des espèces peu profonds. Le cingulum varie très sensiblement des molaires supérieures à inférieures ; son aspect change suivant les espèces, il est le plus modifié pour Hip. amphibius.

- Molaires supérieures :

Les molaires supérieures se distinguent entre elles par leurs dimensions relatives qui sont très discriminantes. Les M I/ de Hip. amphibius dans de nombreux cas présentent un caractère qui peut se retrouver aussi sur les M 2/ et les M 3/ d'espèces fossiles et apparaît comme archaïque. C'est la présence de crêtes cingulaires très grenues occupant l'intérieur des vallées transverses et rejoignant les divers tubercules. Ces crêtes cingulaires iraient en faveur d'une origine bunog-sélénodonte des dents d'Hippopotamidés. Dans de nombreuses espèces seuls des styles arrondis ou formés à partir d'un repli du cingulum périphérique sont visibles. Les espèces archaïques, avec des tubercules bas, présentent un cingulum épais en bourrelet peu élevé sur la périphérie de la dent. Plus récemment (Pliocène supérieur à Pleistocène), les tubercules augmentent de hauteur, et leurs lobes s'individualisent mieux. La couronne dentaire déborde sur les racines mésialement et distalement par épaissement et élévation du cingulum. Le cingulum

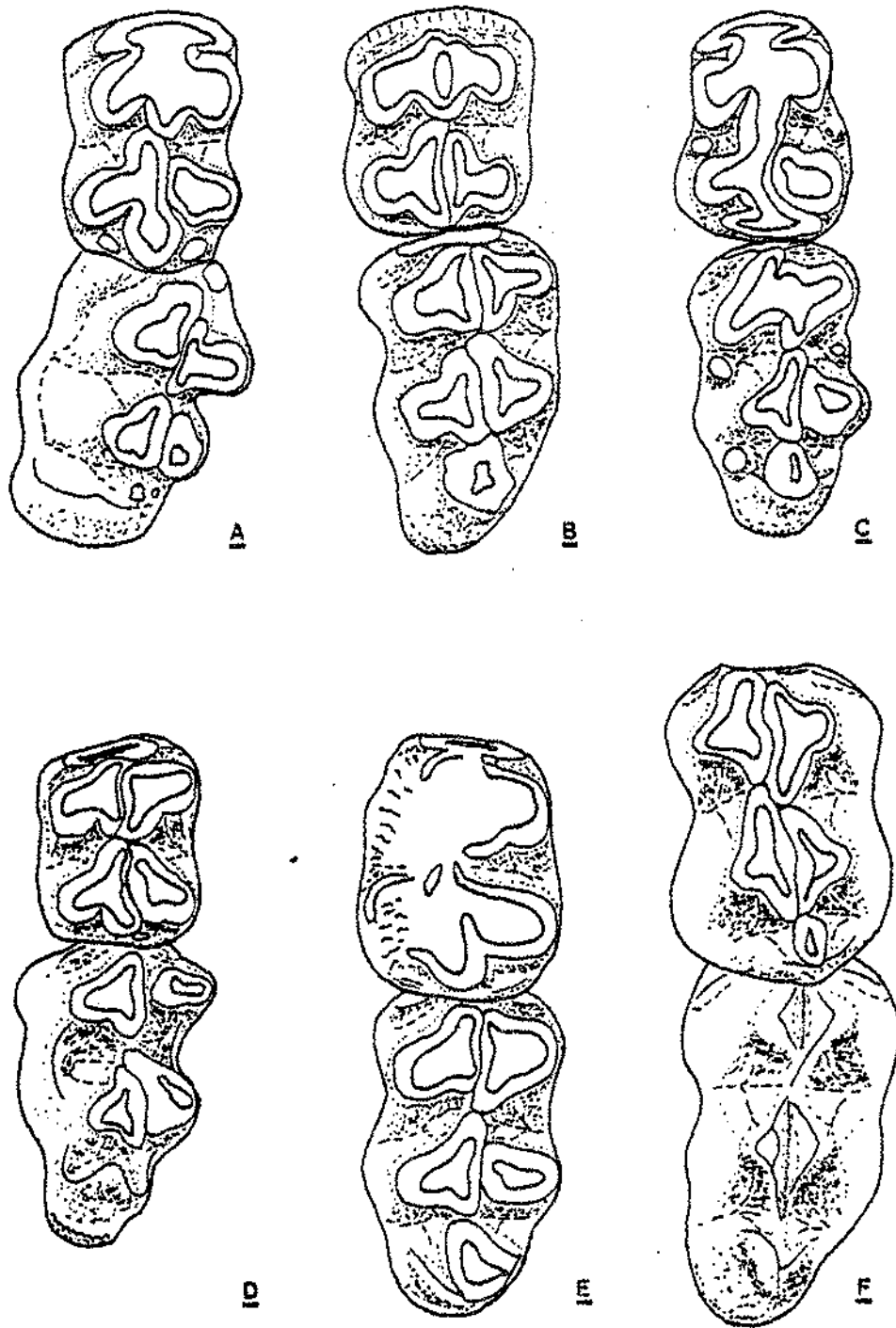
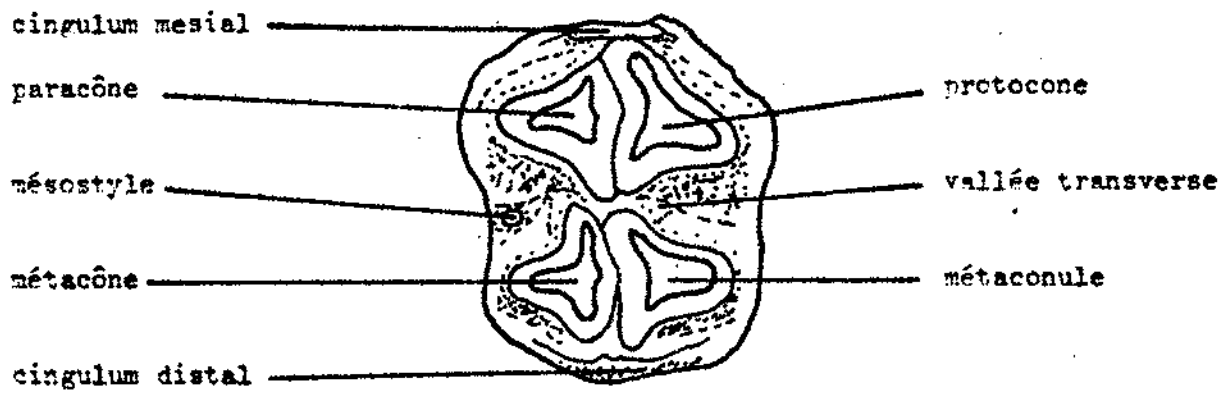


Fig: 8. Principales variations de dispositions tuberculaires des molaires inférieures d'Hippopotamidés. A, Hexaprotodon asiatique, coll Dubois Leiden n° 99 (X 0,85); B, Hex. karumensis de Koobi Fora coll TILLMIAP Nairobi KNMER 748 (X 0,7); C, Hex. protaenhibius de l'Omo Omo 75-69-2798 (X 1); D, Hex. "Afar sp A" de l'Afar AL 170-I (X 1); E, Hex. Afaransis AL 109-3A de l'Afar (X 1); F, Hip. amphibius actuel, coll MNHT.

M 2/



M /3

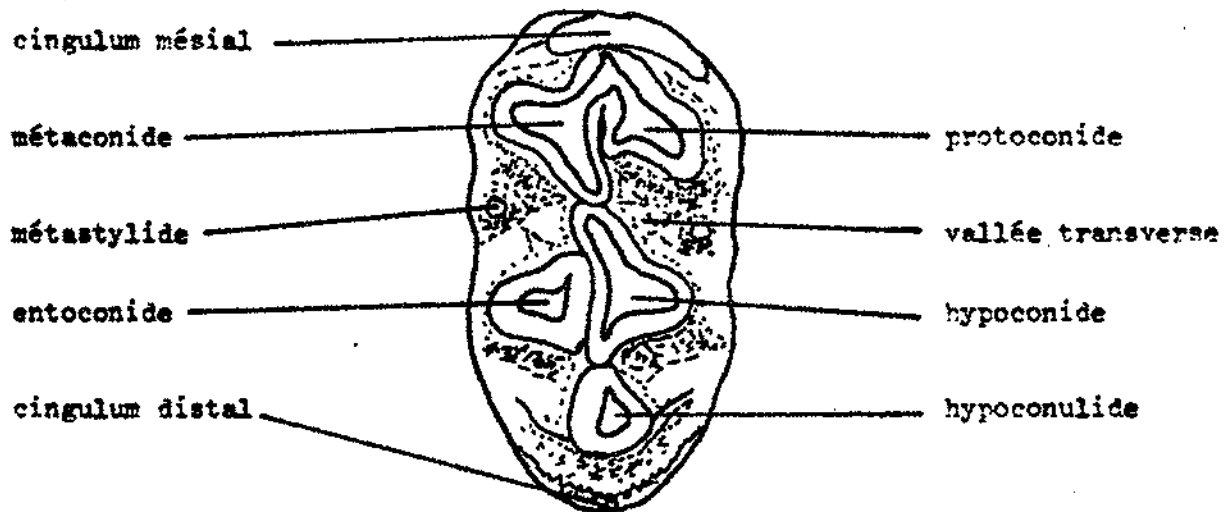


Fig: 9 nomenclature utilisée pour les molaires (d'après POEKSCOTTEN et SONDAAR 1966).

lingual tend à se réduire. L'usure des molaires, progressive de l'une à sa suivante pour les espèces archaïques, est moins régulière pour les espèces plus tardives. En effet, dans ce dernier cas, chaque molaire tend à chasser sa précédente en sortant du fait de la forme de la couronne dentaire, et provoque une usure plus rapide de ces molaires précédentes. Les tubercules sont toujours disposés de façon simple, opposés deux à deux. Seul le protocone développe fréquemment, mais non de façon constante, son lobe mésial en direction labiale en avant du paracône. La taille s'accroît sensiblement de la première molaire à la troisième en longueur mésio-distale. La seconde molaire est le plus souvent la plus carrée. Ces caractères peuvent se résumer comme suit:

<u>CARACTERES</u> (Molaires supérieures)	<u>ARCHAIQUES</u>	<u>PROGRESSIFS</u>
Tubercules	pyramidaux, bas écartés,	columnaires, lobes latéraux distincts,
Vallées transverses	larges et ouvertes	oblitérées,
Cingulum	bourrelet périphérique	lame mésiale et distale étirée côté labial
Couronne dentaire	non débordante sur les racines	débordant mésio-distalement sur les racines,
Table d'usure	régulière, dégressive dans la série molaire,	plus successive entre les molaires d'une série.

- Molaires inférieures :

Les molaires inférieures suivent la même tendance d'hypodontie que les molaires supérieures, leur relative compression linguo-labiale accusant ce caractère. Les tubercules généralement plus columnaires qu'aux molaires supérieures présentent les intermédiaires entre un aspect triédrique et à trois lobes. Les formations cingulaires sont proportionnellement très différenciées se développant nettement mésialement et distalement pour tendre à s'estomper plus lingualement que labialement. S.H. REYNOLDS (1920) caractérise les molaires inférieures de Hippopotamus par une moindre tendance au développement des stylides au niveau des vallées transverses "They do not show much tendency to the development of small cusps at the ends of the transverse valleys bisecting the tooth". Ce fait constitue un argument principal pour KITCHING en 1951 pour créer une nouvelle espèce sur une seule M/3 présentant des stylides dans les vallées transverses. Cependant plusieurs espèces fossiles dont Hex. protamphibius présentent une telle variabilité de ce caractère que son importance ne semble pas avoir une portée générique, ni même spécifique. Le développement mésio-distal de la couronne dentaire est encore plus prononcé avec l'élévation des dents qu'aux molaires supérieures. Un caractère important est constitué par la disposition relative des tubercules entre eux, qui, malgré une certaine variation permet de dégager plusieurs types structuraux. Un élément qui paraît essentiel d'un point de vue spécifique est dans la confrontation ou non des tubercules mésiaux : protoconide et métaconide. Le lobe mésial se développe dans de nombreuses espèces pour le protoconide en avant du métaconide, alors que ces deux tubercules sont plus accolés sur des espèces comme Hex. karumensis, Hex. liberiensis

et Phanourios minor. Le développement en direction mésiale de l'hypoconide ou de l'entoconide jusqu'au contact du métaconide est aussi important ; même si une certaine variation est visible au sein d'une même espèce, les proportions de l'une ou l'autre disposition apparaissent très dissemblables d'une espèce à l'autre. Pour Hip. amphibius, l'intercallation de l'entoconide entre métaconide et hypoconide est l'exception sur l'ensemble des crânes observés sur les M/3. Pour Hex. protamphibius, une large proportion est représentée par le contact métaconide-hypoconide, et ce n'est que pour Hex. karumensis et Hip. pentlandi que ce rapport s'inverse. L'entoconide d'une dent à sa suivante dans la série dentaire tend à se simplifier essentiellement par réduction de son lobe distal. Dans les espèces à molaires hypsodontes s'observe à un stade jeune un stylide distal précédant le cingulum pour Hip. amphibius et formé à partir du lobe distal de l'hypoconide pour l'espèce Hex. sivalensis. De même que les molaires supérieures, les molaires inférieures ont une taille très nettement croissante dans les séries dentaires et leurs largeurs relatives les caractérisent. Un cas particulier s'observe dans plusieurs échantillons fossiles où une molaire surnuméraire peut s'observer principalement sur les mandibules, éventuellement bien développée bilatéralement.

Ces caractères évolutifs peuvent se résumer comme suit :

<u>CARACTERES</u>	<u>ARCHAIQUES</u>	<u>PROGRESSIFS</u>
Tubercules	bas, coniques, lobes latéraux courts, vallée transverse ouverte,	hauts, columnaires, lobes latéraux développés, vallée transverse oblitérée,
Formations cingulaires	périphériques, basses,	développées mésialement et distalement,
Couronne dentaire	non surplombante,	surplombante sur les racines,
Table d'usure	progressive sur la série,	très dissemblable dans la série.

h) La dentition lactéale :

Les séries dentaires de lait sont peu fréquentes parmi les échantillons fossiles. Les observations effectuées au laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris ainsi qu'au Muséum de Leiden sur des crânes de foetus d'Hippopotames actuels nous ont montré qu'en ce qui concerne la dentition jugale de lait certains des caractères des tubercules et du cingulum rappellent ceux de la dentition définitive. Cela est vrai notamment en ce qui concerne la différenciation des lobes des tubercules et leur assemblage. Le nombre des canines et d'incisives de lait est le même que celui des dents définitives. La forme de ces dents est plus simple, et leur croissance est limitée à de simples tubercules, les inférieures étant plus étroites et plus allongées.

Les D I/I, au même titre que les P I/I sont des dents monotuberculées et monoradiculées chez Hip. amphibius ; elles s'en distinguent par la finesse, et l'aspect moins rugueux de leur émail ainsi que par leur taille nettement plus réduite. Les dents jugales de lait suivantes présentent une molarisation beaucoup plus avancée

que leurs homologues de la dentition définitive. Elles se caractérisent par leur émail plus fin que pour prémolaires et molaires de la seconde dentition et sont fréquemment plus pustuleuses pour les espèces fossiles qu'actuelles. C. ARAMBOURG (1947) note leur structure plus complexe pour Hex. protamphibius que pour Hip. amphibius. La forme des tubercules présente les intermédiaires entre des cones simples et un aspect trilobé typique des molaires ; parfois s'observent même un plus grand nombre de crêtes. Leur brachyodontie, nette dans la plupart des espèces fossiles fait place à une hypsodontie relative pour des espèces comme Hip. amphibius et Hex. sivalensis, avec notamment une diversification du cingulum moins poussée que pour les molaires, mais assez comparable. L'angle très important des racines permet de reconnaître même à l'état de simples alvéoles le stade dentaire d'un crâne. Les D 4/ et D/4, par leur molarisation très intense, sont les plus intéressantes et les plus longtemps conservées. Les jeunes conserveraient leur dentition de lait jusqu'à l'âge de dix ans environ chez Hip. amphibius.

Différents stades d'usure des dents jugales :

Le niveau d'usure des différentes molaires permet de définir des âges relatifs qui sont intéressants comparativement aux différentes sutures crâniennes qui s'estompent en premier au niveau occipital, puis de la boîte crânienne et intraorbitairement, et finalement sur la face, les dernières fermées étant prémaxillaire-maxillaires. D'où l'intérêt de l'étude de la région lacrymale encore visible lors des M 3/3 en début d'usure, stade sub-adulte. LAWS en 1968 a proposé une liste de stades d'apparition et d'usure des séries dentaires complètes. La liste qui suit nous a paru plus pratique en ce qui concerne des fossiles. Les stades d'usure sont définis suivant les caractères d'usure des tubercules mésiaux des molaires.

Stade 0 : lorsque la dent est à l'état de germe dentaire, ou sortant à peine de la mandibule. L'usure n'est pas ou à peine commencée et rarement terminale sur les tubercules.

Stade 1 : les tubercules ont commencé leur usure terminale, le dessin d'usure est triangulaire à trilobé, les tubercules sont distincts. Le cingulum n'a pas commencé son usure.

Stade 2 : les tubercules restent distincts mais sont proches de leur fusion, le cingulum commence son usure et reste distinct. Les tubercules mésiaux et distaux restent séparés par la vallée transverse.

Stade 3 : les tubercules mésiaux sont fusionnés mais généralement distincts des tubercules distaux, le cingulum est en pleine usure et peut partiellement fusionner.

Stade 4 : tous les tubercules sont fusionnés, ainsi que le cingulum et aucun dessin d'émail n'est reconnaissable. L'usure peut atteindre le niveau des anciennes cavités pulpaires remplies de dentine.

24 - Les mesures :

Les mesures des espèces fossiles ont été le plus souvent comparées à l'espèce Hip. amphibius. D.A. HOOIJER (1950) est le premier à avoir présenté des comparaisons avec aussi d'autres espèces fossiles, ayant réuni un grand nombre de données. En ce qui concerne le matériel d'Hippopotamidés de l'Omo, S.C. CORYNDON et Y. COPPENS (1973) ont présenté des diagrammes de répartition des molaires en fonction de la stratigraphie. Une étude morphométrique

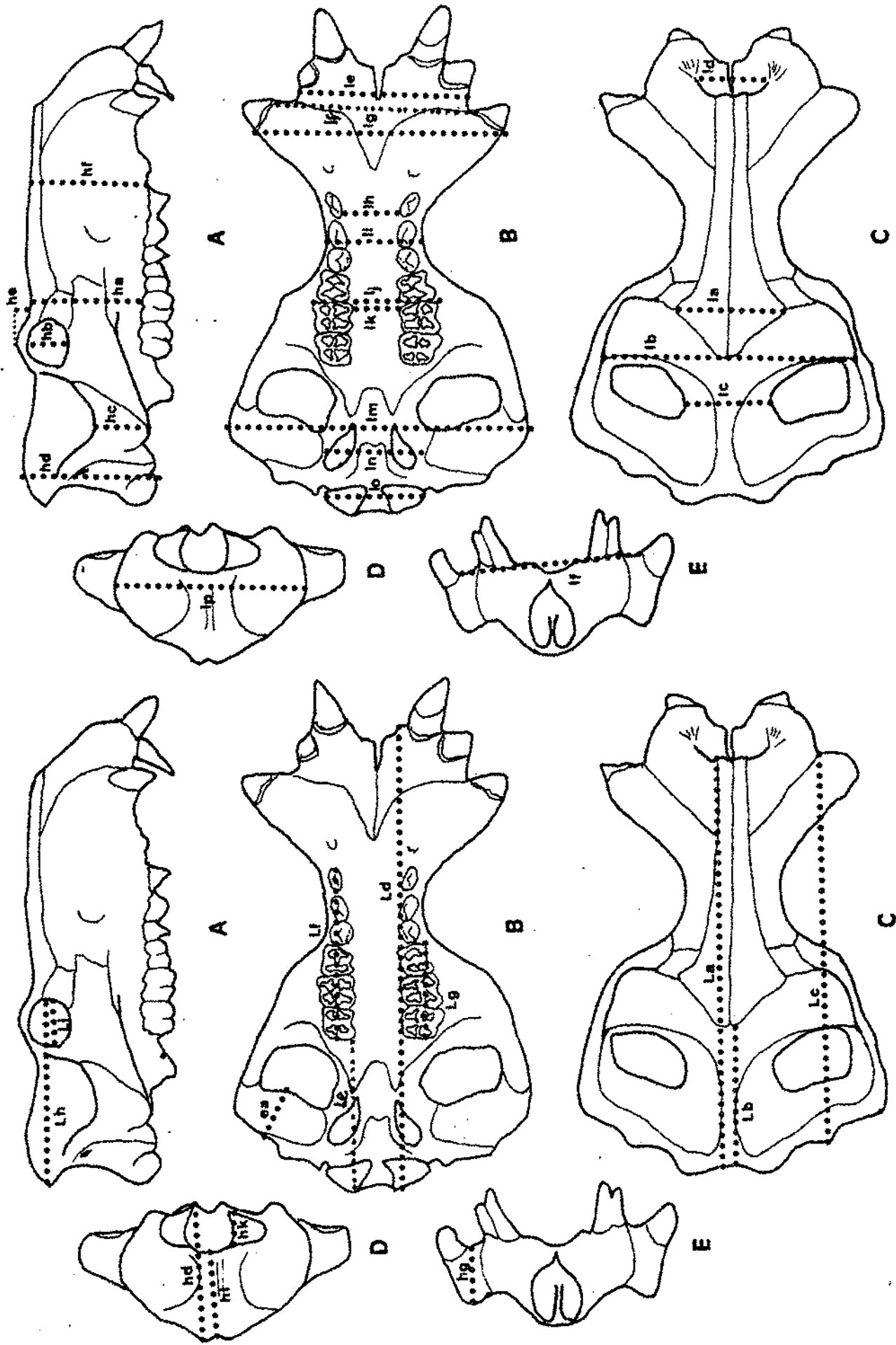


Fig: 10 . Principales mesuree prises sur le calvarium. Pour l'effendes, voir dans le texte.

qui compare des séries de mesures, permet dans certains cas d'approfondir la connaissance qui peut être abordée à partir des tableaux de mesures. Cette approche différente du matériel permet de mettre en évidence d'autres phénomènes non reconnus à l'observation directe. La liste des mesures proposées pour le crâne et les dents et définie sur le crâne d'Hip. amphibius actuel, fruit de discussions avec P. SONDAAR, M. FAURE, S. STUENES et J.L. HOUTEKAMER doit être seulement prise comme base de référence ; le nombre de mesures intéressant le matériel fossile, et quelquefois leur choix même se situe à un niveau bien plus simplifié.

a) Mesures sur le calvarium (voir fig. 10) :
- face dorsale :

La longueur parallèle à l'axe du crâne de l'avant de la suture nasal-prémaxillaire au plan occipital.

Lb longueur de l'arrière de la suture nasal-frontal au plan occipital.

Lc longueur parallèle à l'axe du crâne, de l'avant de l'échancrure maxillaire-prémaxillaire à l'arrière du plan occipital.

la largeur extrême des os nasaux au niveau interorbitaire.

lb écartement maximal des frontaux au niveau sus-orbitaire.

lc largeur minimale de la boîte crânienne au niveau de la constriction post-orbitaire.

ld largeur minimale de l'orifice nasal.

- face ventrale :

Ld longueur maximale basillaire, des tubérosités des incisives à l'arrière des condyles crâniens.

Le longueur de l'arrière des M 3/ à l'arrière des condyles crâniens.

Lf longueur de la rangée dentaire jugale P 2/ à M 3/.

Lg longueur de la rangée dentaire jugale M I/ à M 3/.

le largeur des prémaxillaires à leur échancrure avec les apophyses des canines.

lf largeur manimale entre les alvéoles des canines.

lg largeur maximale des apophyses des canines.

lh largeur entre les P 2/ au niveau distal.

li largeur minimale au niveau de la constriction antéorbitaire du museau.

lj largeur du palais entre les M 2/ au niveau mésial.

lk largeur extérieure aux M 2/ au niveau mésial.

lm largeur maximale des apophyses zygomatiques.

ln largeur entre les cavités glénoïdes.

lo largeur maximale au niveau des condyles crâniens.

ea épaisseur de la branche postérieure de l'arcade zygomatique au niveau des cavités glénoïdes.

- face latérale :

Lh longueur du bord interne de l'orbite au bord postérieur de la tubérosité supraoccipitale.

Li diamètre antéro-postérieur de l'orbite.

ha hauteur du museau du bord alvéolaire de M 2/ mésial au sommet du nasal.

hb hauteur de l'orbite.

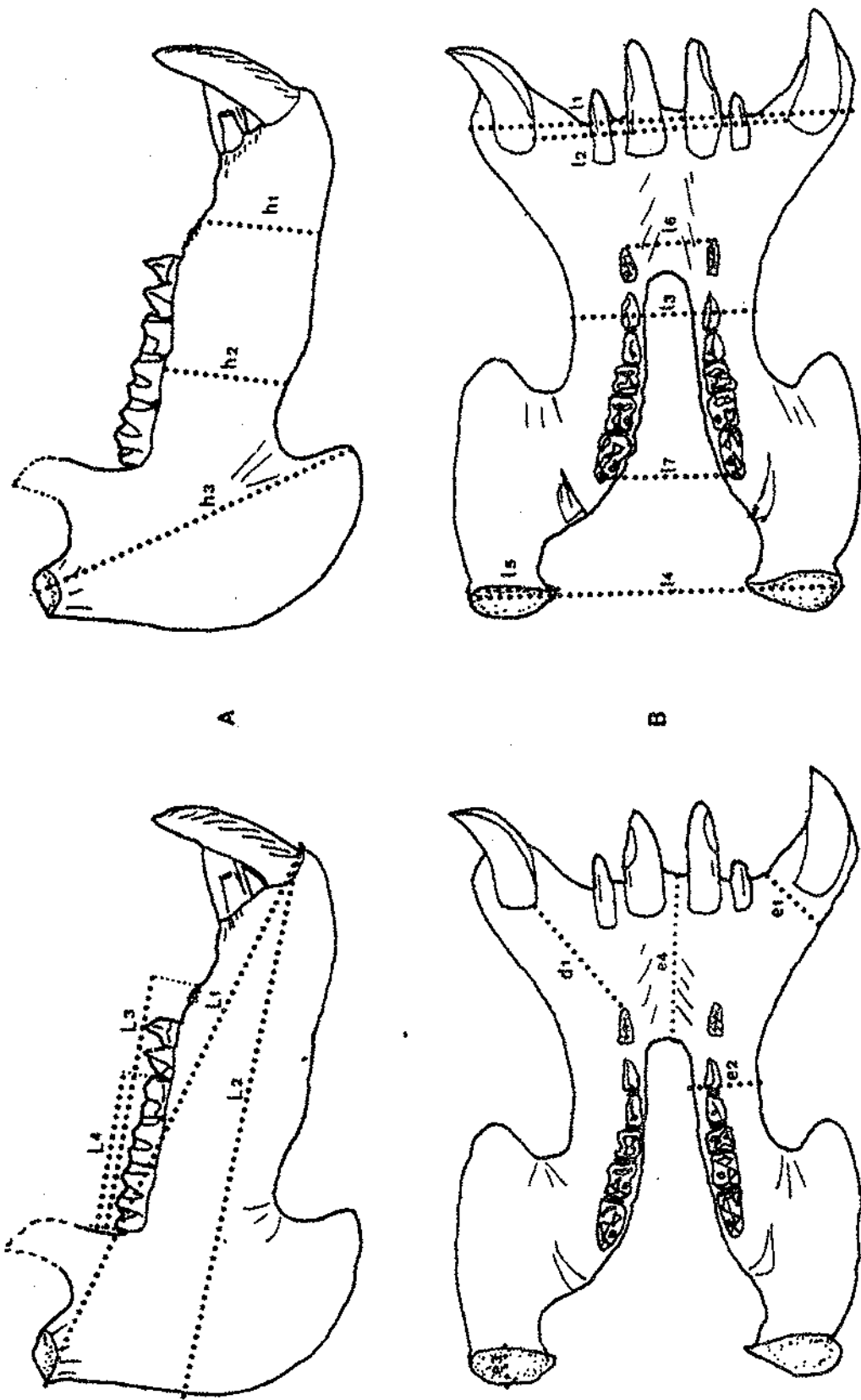


Fig: 11. Principales mesures sur la mandibule. Pour légendes, voir texte.

hc hauteur minimale de l'arcade zygomatique en avant des cavités glénoïdes.

hd hauteur maximale du plan occipital de la tubérosité supraoccipitale au condyle crânien.

he élévation des apophyses supraorbitaires des frontaux au-dessus des nasaux.

hf hauteur du museau en avant de P 2/.

ta distance transversale de l'arrière de la M 3/ à l'échancrure médiale supraoccipitale.

- Vue frontale :

hg hauteur maximale de l'apophyse de la canine.

- face occipitale :

lp largeur maximale du plan occipital.

hk hauteur du condyle crânien.

hl hauteur minimale du foramen magnum à l'échancrure supraoccipitale.

b) Mesures sur la mandibule (voir fig. 11) :

- En vue latérale :

L1 longueur maximale de l'avant de l'apophyse de la canine à l'arrière du condyle mandibulaire.

L2 longueur de l'avant de l'apophyse de la canine au point le plus postérieur de la branche montante.

L3 longueur P /2 - M /3.

L4 longueur M /I - M /3.

hI hauteur de la branche horizontale au niveau mésial de l'alvéole de la P /2, perpendiculairement au plan occlusal.

h2 hauteur de la branche horizontale au niveau mésial de la M /2, perpendiculairement au plan occlusal.

h3 hauteur maximale de la branche montante du processus angulaire au condyle mandibulaire.

- En vue occlusale :

11 largeur maximale à l'extérieur des tubérosités des canines.

12 largeur entre les alvéoles des canines.

13 largeur minimale de la mandibule.

14 largeur à l'extérieur des condyles mandibulaires.

15 dimension du grand axe du condyle mandibulaire.

16 distance entre P /2 du côté mésial-labial.

17 distance entre M /3 du côté labial-distal.

e1 épaisseur minimale de l'apophyse de la canine.

e2 épaisseur de la branche horizontale au niveau de la constriction maximale.

e3 épaisseur antéro-postérieure du condyle mandibulaire.

e4 longueur de la symphyse mandibulaire.

dl diamètre entre les alvéoles de la canine et de la P /2.

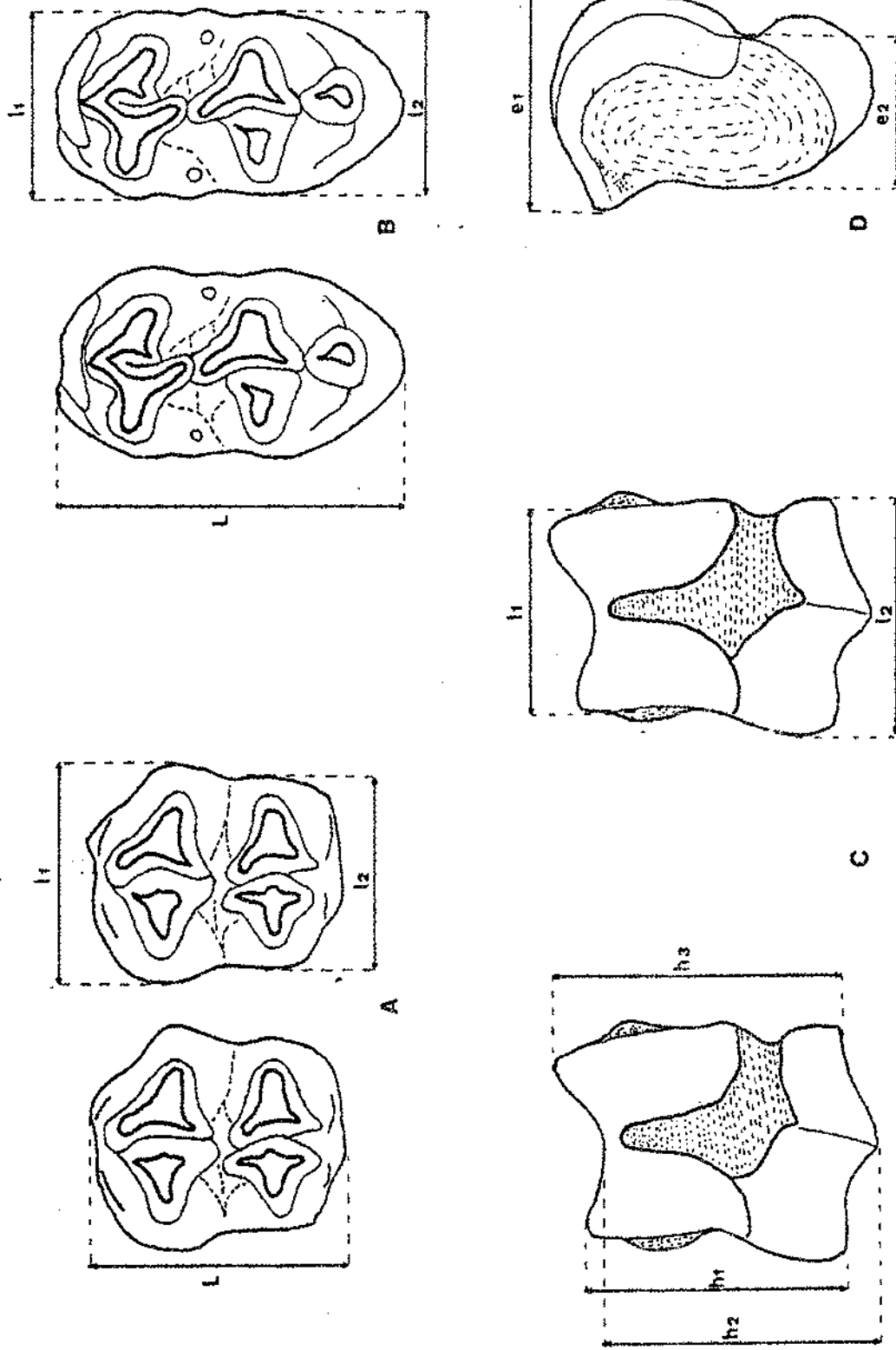


Fig: 12. Mesures prises sur les molaires supérieures (A) et inférieures (B, M/ 3). L_1 , longueur méso-distale; L_2 , largeur mésiale; L_2 , largeur distale. Mesures prises sur les astragales (C et D) suivant les faces crâniale (C) et médiale (D). H_1 , hauteur médiale; H_2 , hauteur centrale; H_3 , hauteur latérale; L_1 , largeur proximale; L_2 , largeur distale; e_1 , épaisseur maximale de l'articulation proximale; e_2 , épaisseur minimale interarticulaire du côté médial.

c) Mesures sur les dents : incisives et canines :

L longueur maximale de l'alvéole au sommet.
d1 diamètre maximal de la dent.
d2 diamètre minimal de la dent.

Dents jugales (voir fig. 12) :

L longueur mésio-distale maximale.
l1 largeur mésiale cingulum compris.
l2 largeur distale cingulum compris.
l3 largeur minimale de la constriction entre les racines (éventuelle).
h hauteur maximale mésiale (labiale pour les supérieures, linguale pour les inférieures).

Le détail des mesures effectuées intéressant le post-crânien n'est exposé dans le cadre de ce travail que pour les seuls astragales, choisis pour leur abondance relative permettant d'envisager un traitement analytique des données au travers de la stratigraphie.

d) Mesures sur les astragales (voir fig. 12) :

h1 hauteur médiale suivant l'axe de l'os.
h2 hauteur centrale du creux de la poulie proximale à la crête interarticulaire distale.
h3 hauteur latérale suivant l'axe de l'os.
l1 largeur proximale articulaire du côté crânial.
l2 largeur distale suivant l'axe articulaire.
e1 épaisseur médio-proximale articulaire,
e2 épaisseur du côté médial entre facette articulaire pour le calcanéum et facette proximale côté crânial.

25 - Morphométrie :

L'outil représenté par les méthodes d'analyse statistique s'est révélé utile pour l'étude du matériel fossile. Les analyses multivariées permettent des comparaisons approfondies entre les différentes mesures d'un échantillon. Elles mettent en évidence certains phénomènes qui peuvent donner lieu à des interprétations nouvelles sur le matériel. Ces analyses morphométriques ont été employées pour les astragales, les molaires supérieures et inférieures.

- Les Astragales : étude morphométrique :

Choix des Astragales :

Par leur abondance relative dans les récoltes, les astragales sont un matériel favorable à des études statistiques. Ils sont fréquemment trouvés en bon état de conservation. De plus, ils sont souvent présents dans les collections, même dans celles qui possèdent peu d'os des membres (Olduvai, Koobi Fora, Lothagam...). Sur environ 200 astragales de l'Omo mesurés, 145 ont 5 mesures communes qui ont pu être prises pour les analyses statistiques (nécessitant des séries complètes de mesures).

- Aperçu morphologique sur les astragales :

Par leur morphologie, les astragales trouvés à l'Omo se regroupent en plusieurs ensembles.

D'une part, les plus massifs proportionnellement, présentent de vastes surfaces articulaires au reliefs arrondis et crêtes

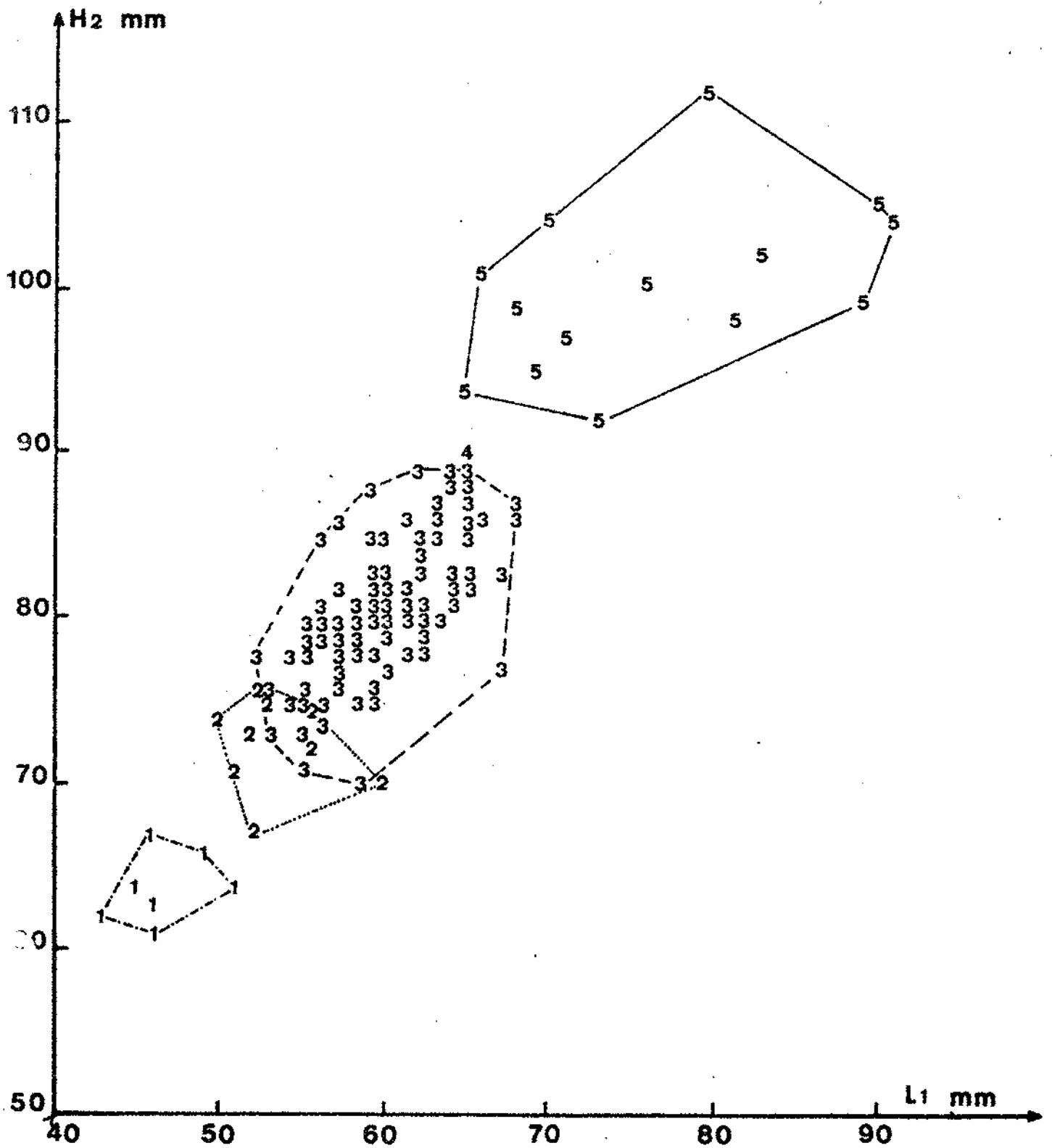


Fig: 13 Astragales de l'Omo. Distribution des différentes espèces suivant la hauteur (H 1) et la largeur proximale (l 1). I, Hip. aethiopicus; 2, Hex. shungurensis; 3, Hex. protamphibius; 4, Hex. karumensis; 5, Hip. gorgops.

interarticulaires peu tranchantes. La poulie proximale est très large, l'articulation distale présente des surfaces équivalentes pour le cuboïde et le naviculaire. La facette en position caudale pour le calcaneum est allongée et aux reliefs peu accusés. Ils correspondent à l'espèce de grande taille Hip. gorgops. Un deuxième ensemble d'astragales également bien identifiable consiste en des éléments de petite taille relativement quadrangulaires, et dont les reliefs ne sont pas particulièrement tranchants. Ils peuvent être attribués sans difficulté à l'espèce naine de l'Omo, Hip. aethiopicus, par leur taille réduite (associée à des surfaces articulaires bien formées typiques d'un âge adulte.)

La plus grande part des astragales se situe entre ces deux extrêmes, et présente des variations importantes de détail sur les caractères des surfaces articulaires. La poulie proximale présente d'intéressantes variations individuelles de creusement central et d'inclinaison. Les facettes articulaires distales pour le cuboïde et le naviculaire généralement de même développement relatif, présentent des variations de forme (notamment celle pour le cuboïde) assez marquées ; la crête interarticulaire est tranchante mais à bords moins aigus que pour des espèces plus archaïques comme Hex. harvardi de Lothagam. L'ensemble de l'os est allongé et subit une nette torsion entre les deux poulies articulaires à courbure interne. Il apparaît que la plus grande part de ce matériel doit correspondre à l'espèce la plus commune de l'Omo : Hex. protamphibius. La difficulté relative présentée pour la distinction morphologique dentaire de l'espèce Hex. shungurensis se retrouve lorsqu'il s'agit du post-crânien et notamment pour les astragales ; les caractères de variation observés pour Hex. protamphibius semblent inclure en effet ceux présentés par le matériel paraissant pouvoir être affecté à Hex. shungurensis. Cette dernière espèce a des facettes articulaires aux bords proportionnellement plus tranchants, l'articulation proximale venant crânio-médialement au contact de la distale, sans espace intercallaire non articulaire comme c'est le plus généralement le cas pour Hex. protamphibius.

- Représentations et interprétations sur les mesures des astragales :

Les mesures des astragales ont permis plusieurs approches successives du matériel : des diagrammes de distribution suivant la largeur proximale en abscisse et de hauteur centrale en ordonnée des espèces représentées à l'Omo ; par ailleurs à une Analyse en Composantes Principales des astragales de Hex. protamphibius.

- Diagrammes de distribution des astragales de l'Omo (voir fig. 13 et 14) :

Dans le premier diagramme (fig. 13) les échantillons se retrouvent classés par leurs dimensions relatives suivant les espèces. Les variations observées entre hauteur et largeur sont maximales pour Hip. gorgops, dont la morphologie permet de constater l'aspect massif. L'espèce Hip. aethiopicus se trouve isolée par ses dimensions réduites. Les astragales attribués grâce à leur morphologie à l'espèce Hex. shungurensis se retrouvent situés par leurs dimensions dans la base de variation de Hex. protamphibius, qui est de l'espèce la mieux représentée dans les gisements de l'Omo.

Pour étudier plus en détail l'espèce Hex. protamphibius, les astragales ont été marqués en fonction de leur niveau stratigraphique (voir fig. 14). Cela a permis de constater que l'échantillon de chaque membre stratigraphique a un intervalle de variation

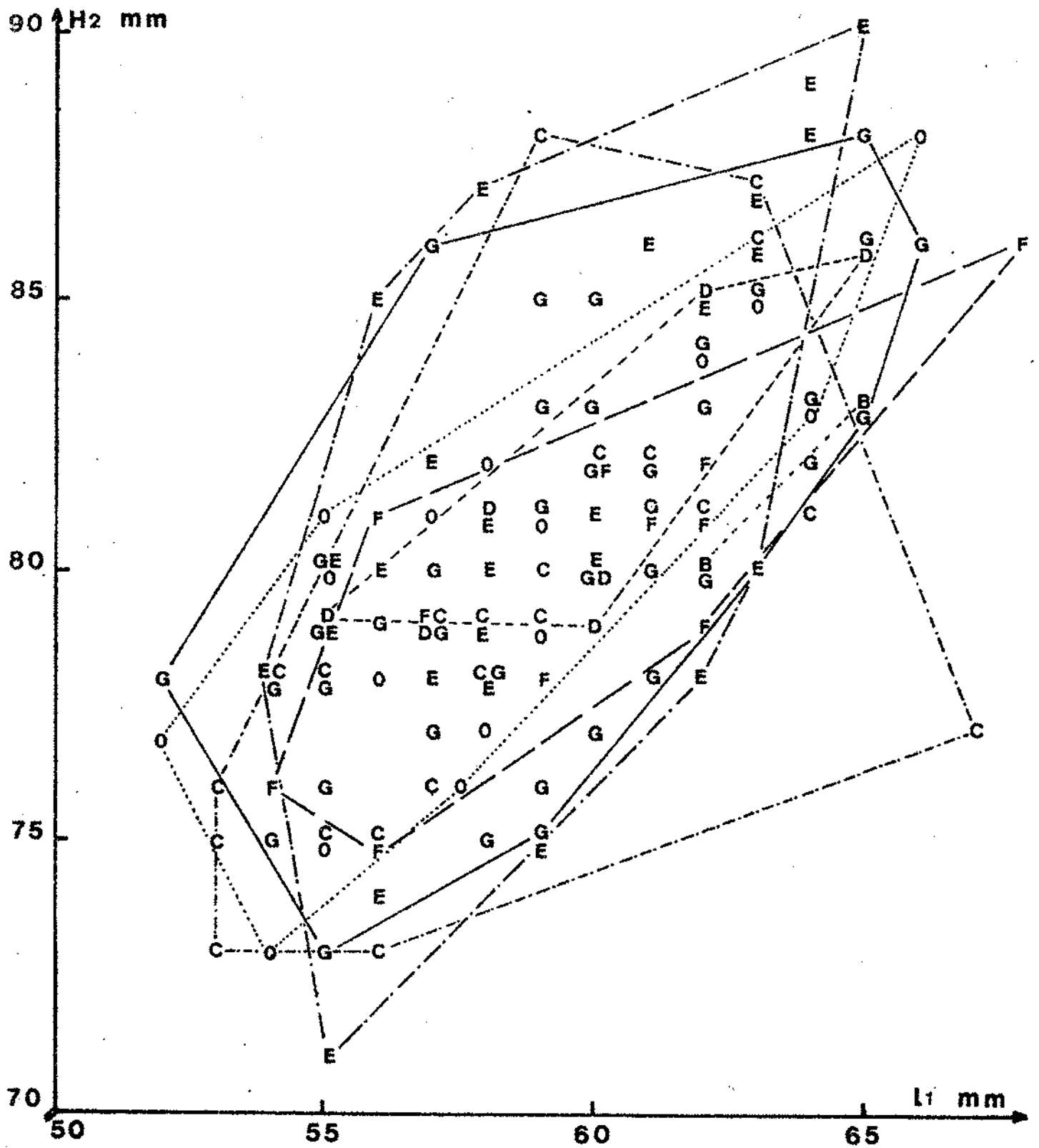


Fig: 14 Astragales de Hex. protamphibius. Distribution suivant la hauteur centrale (H 2) et la largeur proximale (l 1). Les astragales sont regroupés par membre stratigraphique (lettre de référence;sauf O, membre basal)de la formation de Shungura.

relativement constant dans la période de temps considérée.

Pour rechercher plus d'informations à partir des mesures, une Analyse en Composantes Principales des astragales de Hex. protamphibius a été programmée à l'ordinateur du Laboratoire de Biologie et de Géologie souterraines de Moulis grâce aux soins de M. MANGIN.

a) Analyse en composantes principales centrée réduite, des astragales :

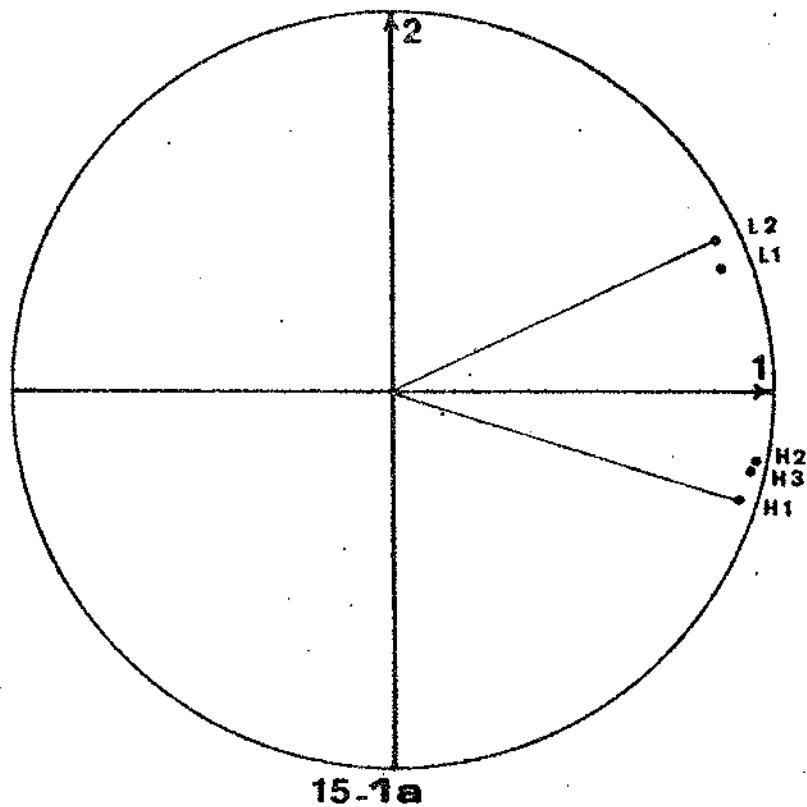
Le tableau de mesures comprend 145 astragales de Hex. protamphibius (unités statistiques) qui ont chacune 5 mesures différentes (variables). L'analyse multivariée particulière qu'est l'Analyse en Composantes Principales permet de se placer soit dans l'espace des unités statistiques, soit dans l'espace des variables. L'intérêt de cette méthode analytique statistique est que, tout en utilisant un outil mathématique élaboré, le résultat est représentable de manière simple généralement en deux dimensions sous forme graphique. Cette méthode est descriptive et objective car elle n'impose aucun modèle ; elle est basée sur une interprétation géométrique. La représentation fait appel soit à l'espace des variables, soit à l'espace des unités statistiques. Les 145 unités statistiques situées dans l'espace des variables, forment un nuage de points ayant cinq dimensions. Une représentation graphique en deux dimensions est recherchée mathématiquement comme projection dans un plan aussi fidèle que possible du nuage multidimensionnel. Les deux axes ainsi déterminés exprimant le maximum de variabilité de l'échantillon. Dans ce plan se trouvent aussi bien projetés les unités statistiques que les variables. Pour la clarté des graphiques, elles sont représentées séparément. La distance est euclidienne dans l'A.C.P. centrée réduite. Le cosinus de l'angle au centre de gravité exprime la corrélation entre deux unités statistiques ou variables. Deux unités statistiques sont d'autant plus rapprochées dans le plan qu'elles sont semblables.

L'intérêt de l'ACP étant de tenir compte de toutes les mesures prises, la représentation graphique de la projection du nuage multidimensionnel sépare de façon bien plus nette que dans le cas précédent les différentes pièces fossiles, ce qui permet leur individualisation, donc des possibilités de raisonnement beaucoup plus directes.

Les bases mathématiques des ACP étant expliquées dans certaines publications (D. AMBROISE et J. GEYSSANT, 1974) ne seront pas décrites ici.

Le plan de représentation suivant les composantes principales I et 2 est une image relativement fidèle du nuage multidimensionnel théorique puisqu'il exprime plus de 90 % de la variance totale de l'échantillon.

Le plan I-2 des variables indique une bonne corrélation d'une part entre les mesures de hauteur, d'autre part entre les mesures de largeur. Leurs valeurs toutes grandes suivant l'axe I indiquent une influence majeure de la taille dans la distribution des unités statistiques ; l'axe II classe les mesures de hauteurs par rapport aux mesures de largeurs, ce qui traduit une influence importante de la forme suivant cet axe. Il est possible de dire que l'axe I exprime un facteur "taille" et l'axe II un facteur "forme" (voir fig. 15 - 1a).



ASTRAGALES

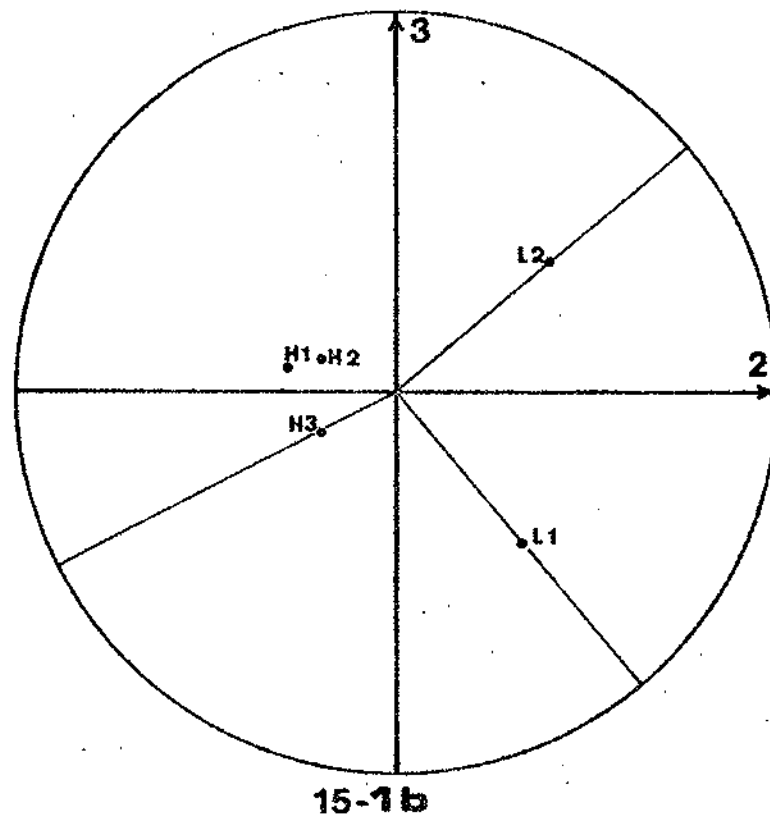
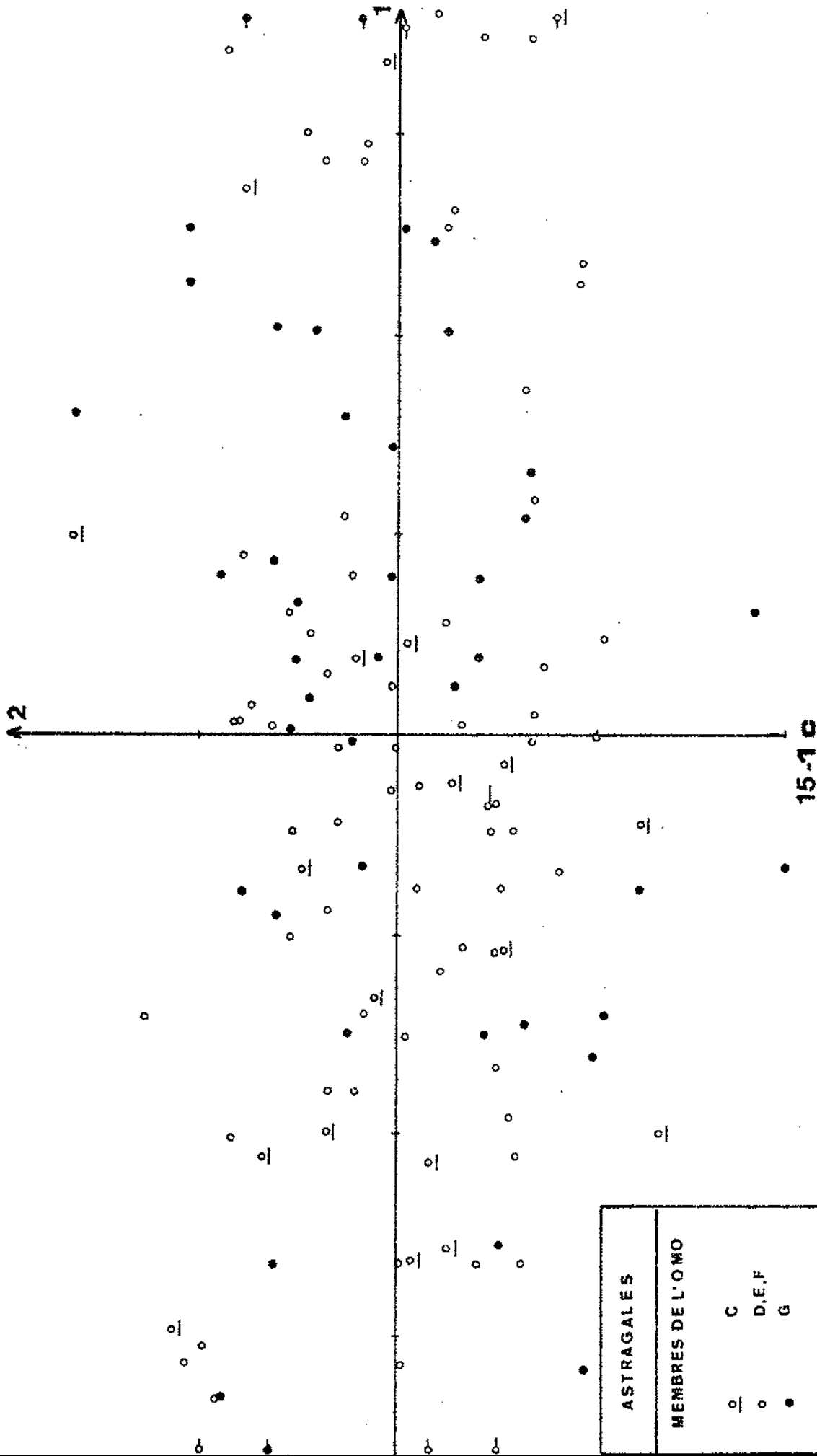
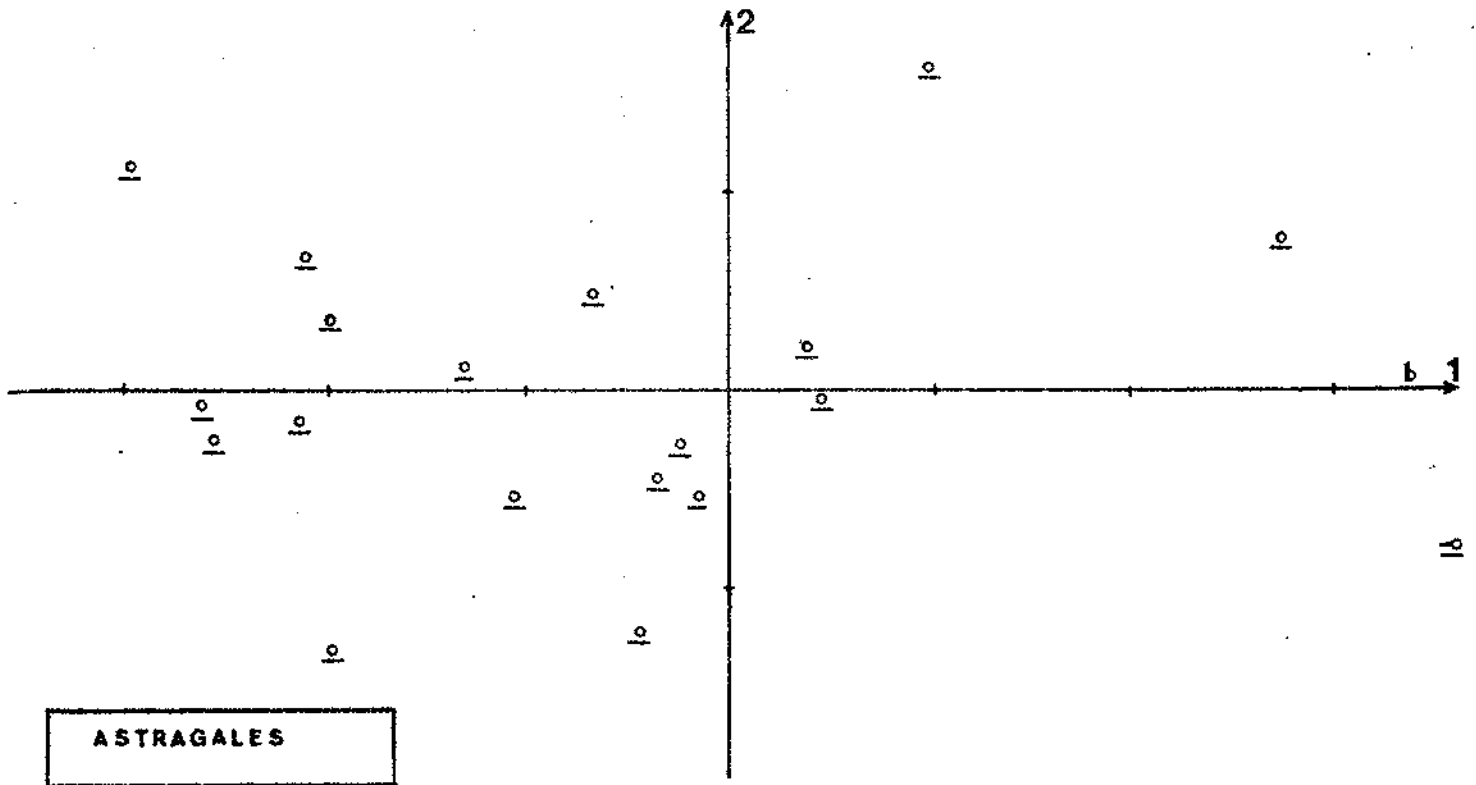


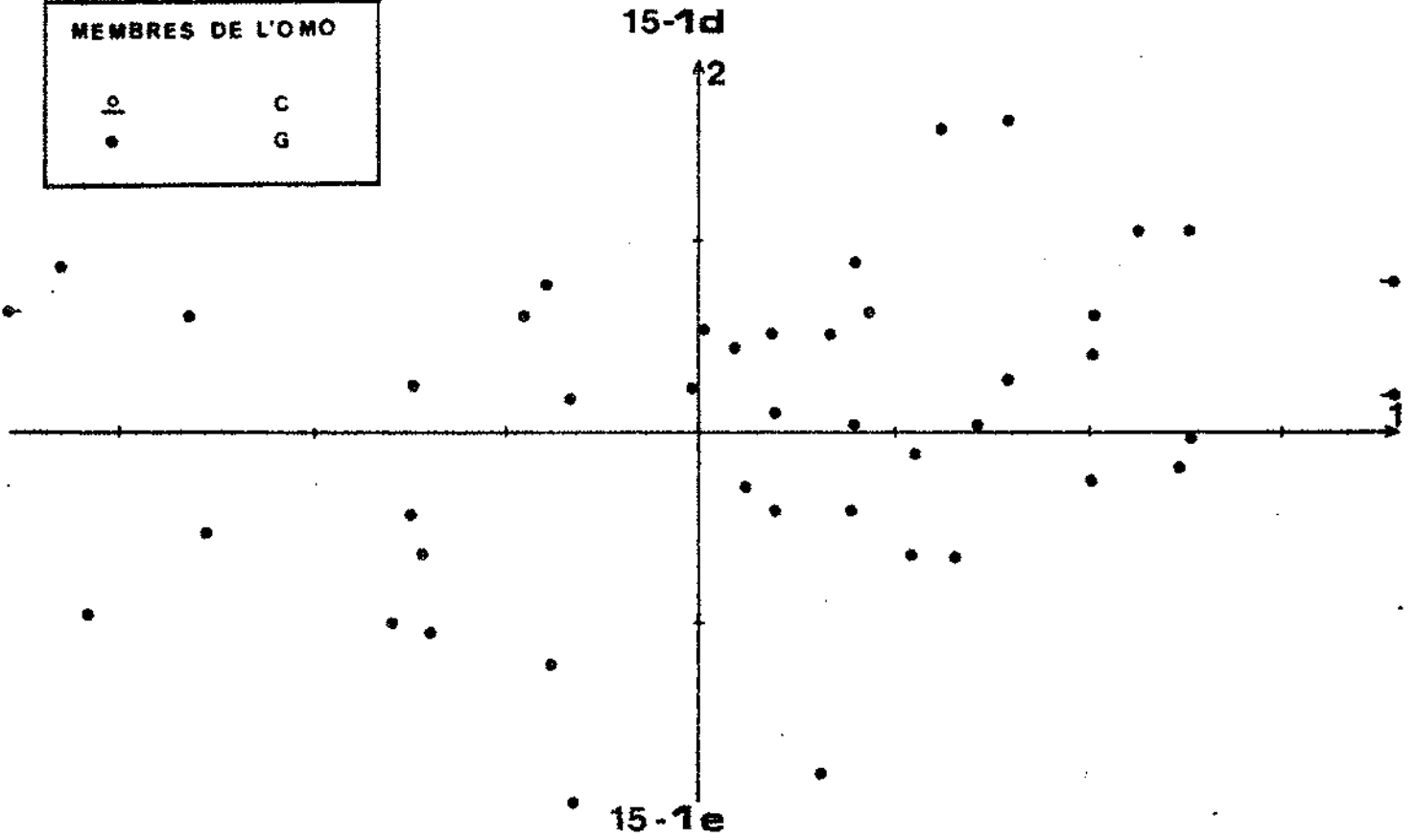
Fig: 15 Analyse en Composantes principales des astragales de l'Omo.
 Mesures sur l'astragale: H1, hauteur médiale; H2, hauteur centrale;
 H3, hauteur latérale; L1, largeur proximale; L2, largeur distale.
 I a, projection des variables suivant les axes 1-2; Ib, projection des
 variables suivant les axes 2-3; Ic, distribution des unités statistiques
 dans le plan 1-2, Id, extrait de la figure précédente concernant le
 membre C; Ie, extrait concernant le membre G; If, distribution des unités
 statistiques suivant le plan 2-3.

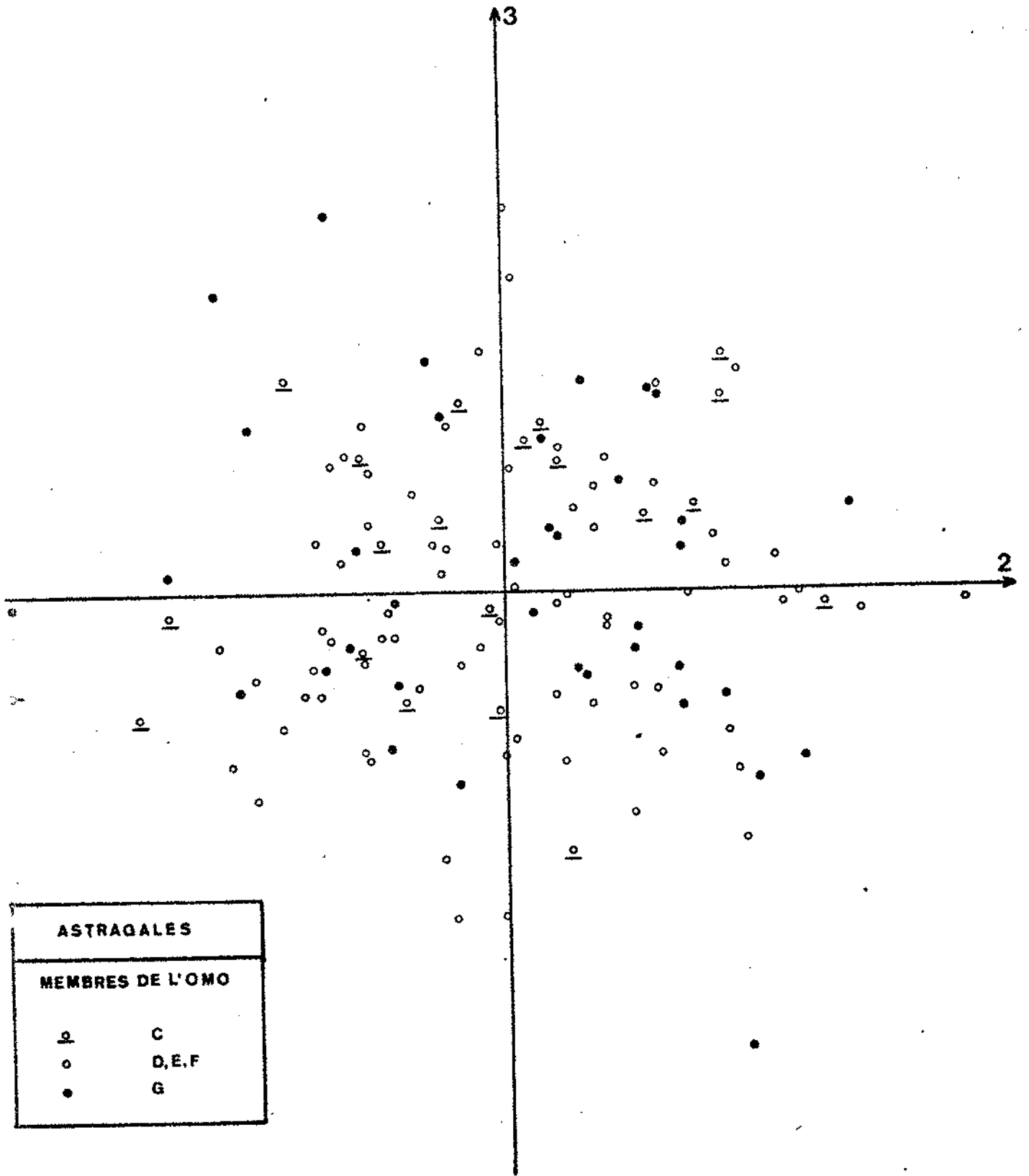


ASTRAGALES	O
MEMBRES DE L'OMO	●



ASTRAGALES	
\circ	C
\bullet	G





ASTRAGALES	
MEMBRES DE L'OMO	
◻	C
○	D,E,F
●	G

15-1 f

Le plan I-2 des unités statistiques indique suivant l'axe 1 un classement par la taille. Ce qui distingue le mieux les astragales c'est donc leur différence de taille. Les mesures ne sont cependant pas toutes proportionnelles puisque l'axe 2 indique une certaine variation de forme dans l'échantillon.

La comparaison des différents échantillons suivant la stratigraphie fournit plus d'éléments intéressants. Dans ce but, des extraits de l'échantillonnage total ont été faits pour les niveaux les mieux représentés, puis ont été choisis les niveaux C et G qui expriment le maximum de divergences car tout en étant relativement bien représentés, ils correspondent aux membres stratigraphiques qui sont bien séparés dans le temps.

L'échantillon du membre C présente des unités statistiques situées à majorité dans les valeurs négatives de l'axe 1 (voir fig. 15 - 1d). La zone de densité maximale d'unités statistiques est décentrée vers les valeurs négatives de l'axe 2. Cela tendrait à indiquer pour cet échantillon par rapport à l'échantillon global des exemplaires en proportion plus petits et plus étroits. L'aspect morphologique des épiphyses bien formées des astragales n'indique pas cependant des individus plus jeunes que la moyenne de l'ensemble de l'échantillon.

L'échantillon du membre G montre une densité maximale d'individus dans les valeurs positives de l'axe 1 et également dans les valeurs positives de l'axe 2 (voir fig. 15 - 1e). La comparaison des échantillons des membres C et G de la formation de shungura, par des répartitions non homogènes dans les membres considérés, tend à indiquer des différences globales. Dans l'échantillon considéré, il semble y avoir une augmentation globale de taille d'un niveau à l'autre. Les extrêmes variations restent comparables pour leur part d'un niveau à l'autre. A une taille plus grande serait associée une augmentation légèrement plus importante en proportion de la largeur (déplacement suivant l'axe 2). Ces variations peuvent être interprétées comme correspondant à des populations globalement plus robustes dans le membre G que dans le membre C.

La taille et le poids de ces animaux varient avec l'âge des individus considérés, cet âge intervenant dans certaines caractéristiques du squelette crânien et appendiculaire. Il n'est possible que de considérer un âge relatif fourni par l'usure des molaires, et occasionnellement par les sutures crâniennes. Les épiphyses osseuses une fois formées ne donnent pas d'âge relatif. Les restes crâniens et non-crâniens ne sont généralement pas associés et correspondent à une grande diversité d'individus. Compte tenu de ces précautions, les distributions des stades d'usure des différentes molaires indiqueraient des âges relatifs équivalents pour les échantillons des différents niveaux.

Le plan de représentation 2-3 exprime plus de 14 % de la variance totale de l'échantillon. Dans ce plan de projection, l'"effet de taille" exprimé par l'axe 1 n'est plus le facteur dominant. Les deux mesures de largeur sont séparées et très peu corrélées car l'angle au centre de gravité est presque droit (voir fig. 15-16). L'axe 3 permet de distinguer les astragales suivant leurs largeurs relatives. La distribution relativement homogène de l'échantillon ne permet pas de mettre en évidence de groupement particulier (voir fig. 15 - 1f). Ces différences de largeur observables à l'étude morphologique et lors de la prise des mesures ne semble pas déterminer d'interprétation précise par des méthodes morphométriques.

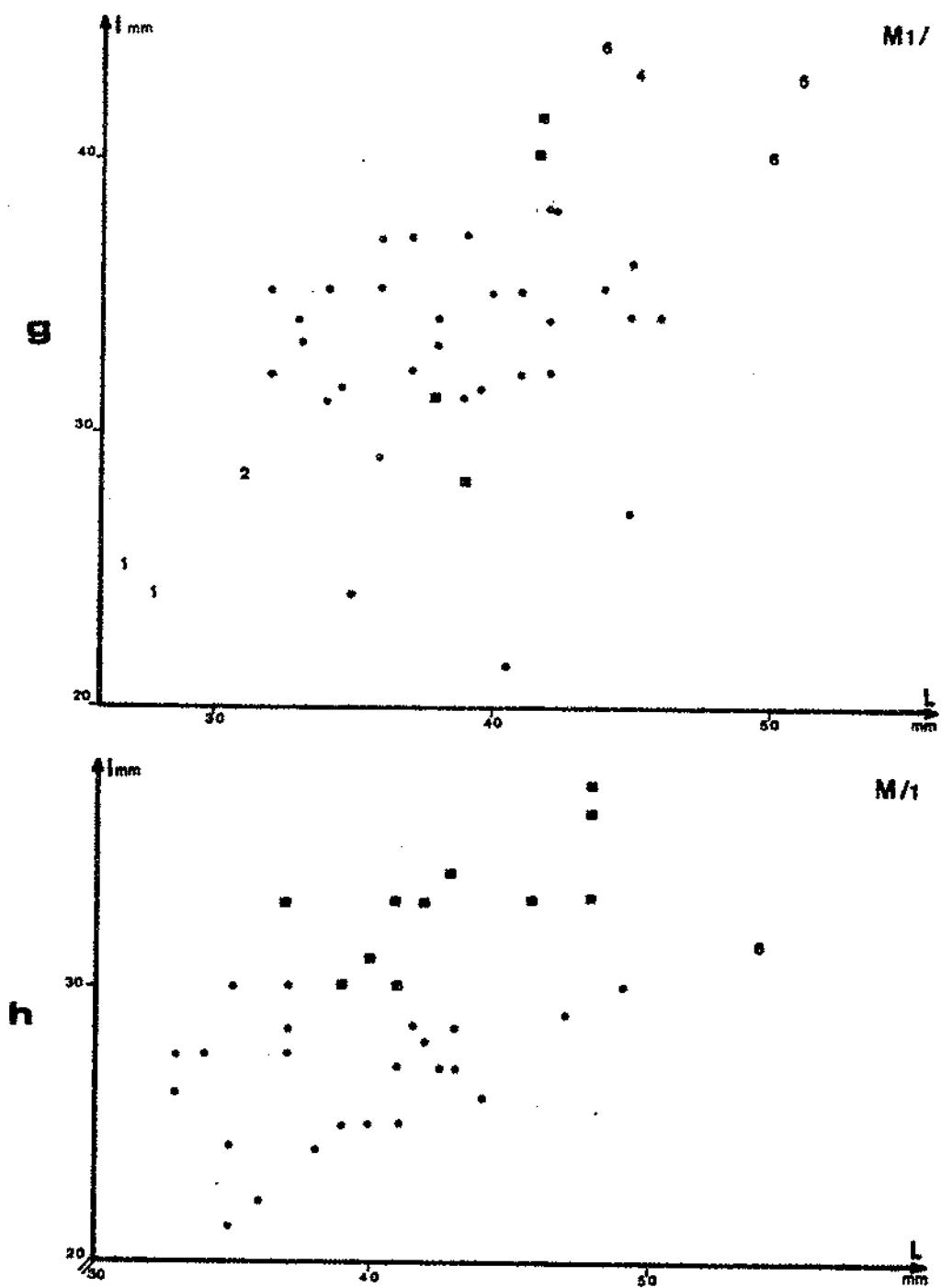


Fig: 16 g et h. Distribution suivant les mesures de longueur (L) et de largeur proximale (l) des molaires (M 1) des Hippopotamidae d'Ethiopie. Meme légende que pour les prémolaires.

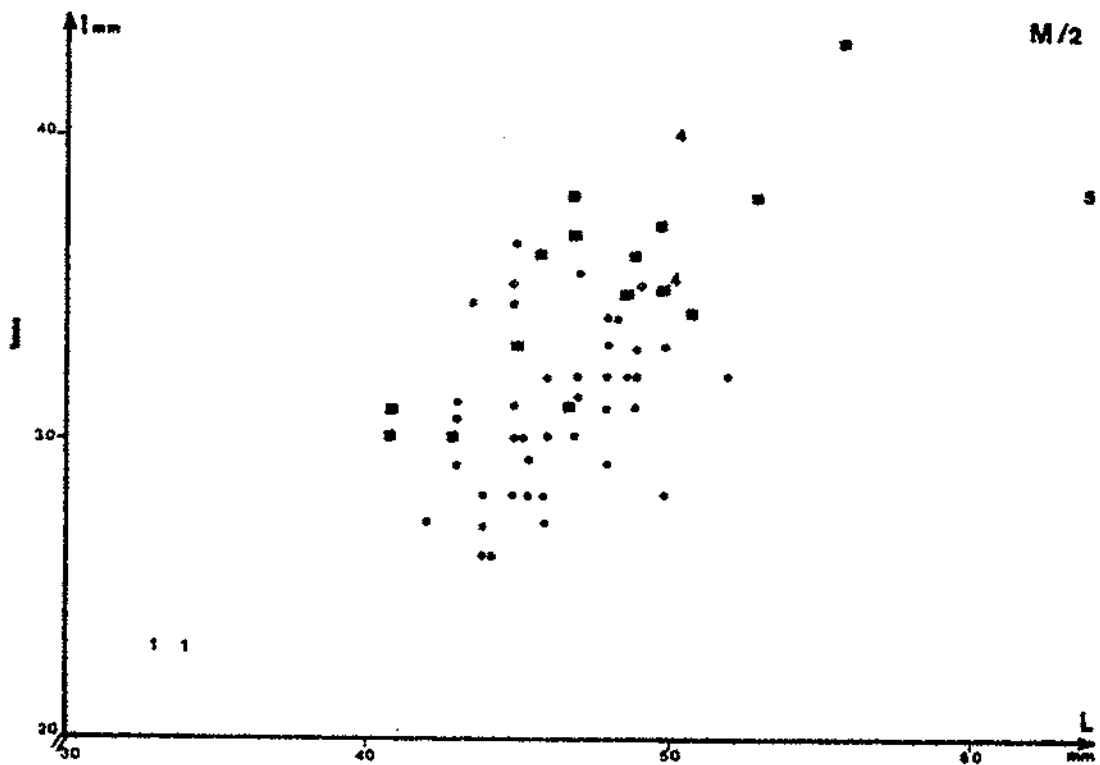
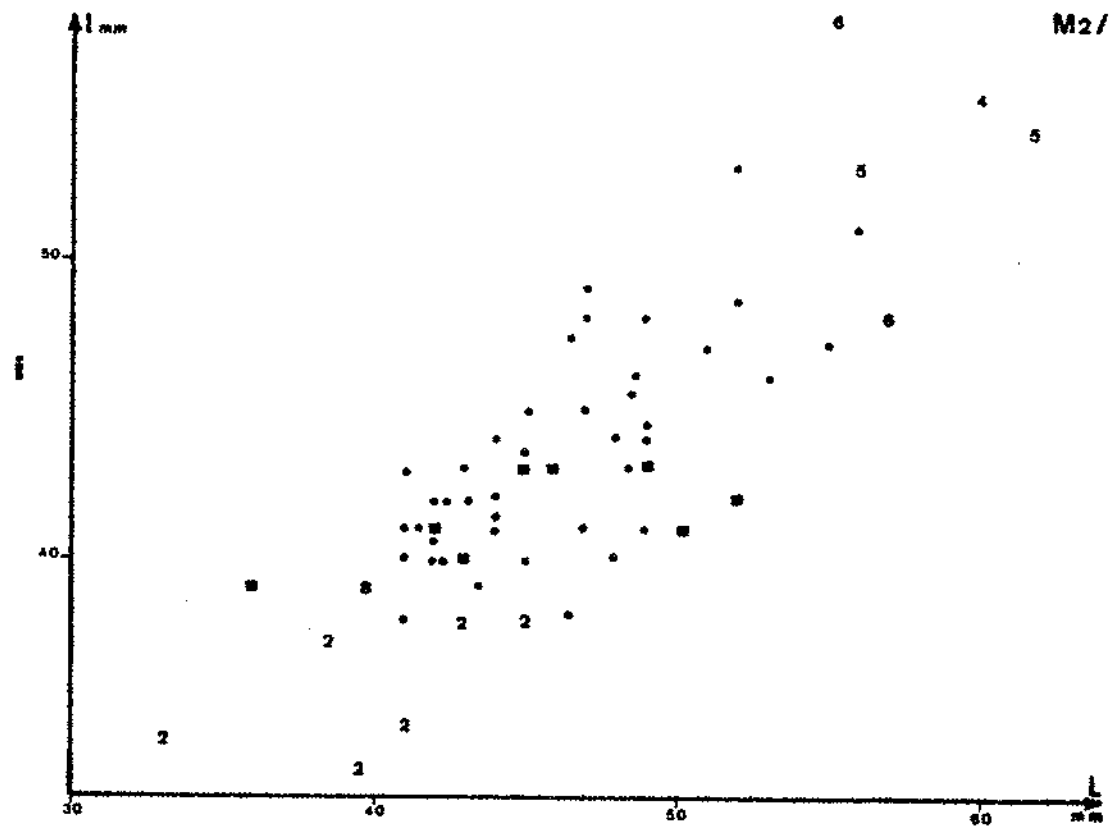


Fig: I6 i et j. Distribution suivant les mesures de longueur (L) et de largeur proximale (l) des molaires (M 2) des Hippopotamidae d'Ethiopie. Meme legende que pour les premoiaires.

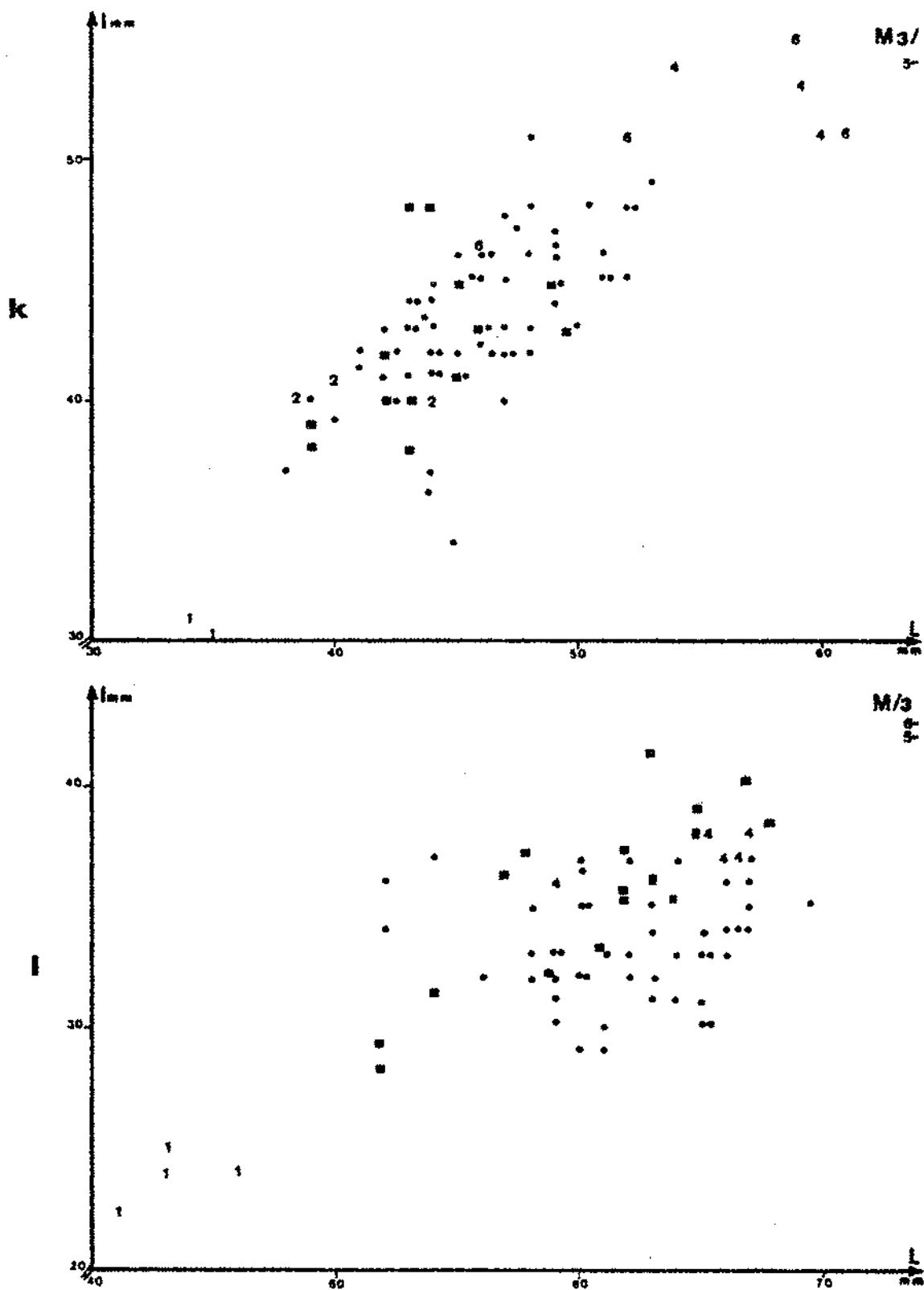


Fig I6 k et l. Distribution suivant les mesurés de longueur (L) et de largeur proximale (l) des molaires (M 3) des Hippopotamidae d'Ethiopie. Même légende que pour les prémolaires.

- Conclusion sur les ACP d'astragales de l'Omo :

L'étude morphométrique des astragales de l'Omo a permis de mettre en évidence une bonne séparation par les mesures des espèces Hip. gorgops et Hip. aethiopicus, et montre une difficulté de séparation des astragales des espèces Hex. protamphibius et Hex. shungurensis. Pour ces deux dernières espèces, les attributions n'ont qu'un support essentiellement morphologique. Une certaine tendance au travers de la stratigraphie, dans un intervalle de variation restant constant, exprimée par l'échantillon, vers des astragales plus fréquemment de grande taille pourrait s'interpréter dans le même sens que l'élévation des orbites et l'augmentation d'hypsodontie des dents jugales, vers des formes plus lourdes, mieux adaptées à la vie aquatique. En effet des formes plus massives acquièrent une meilleure résistance à une déperdition calorifique en milieu aquatique.

b) Les molaires : étude morphométrique :

Remarques sur les diagrammes de mesures des prémolaires et des molaires (fig. 16 à 1).

L'espèce Hip. aethiopicus est bien caractéristique par sa petite taille. L'espèce Hip. gorgops comprend les exemplaires de plus grande taille. L'observation la plus intéressante est dans la comparaison des espèces Hex. protamphibius et T. afarensis. Les dimensions de T. afarensis sont comprises dans un grand intervalle de variation. Les dimensions relatives des dents supérieures semblent assez comparables entre les exemplaires des deux espèces. L'espèce T. afarensis paraît plutôt par contre présenter des dents inférieures plus massives que Hex. protamphibius, notamment par leur largeur. Ceci est particulièrement visible pour les P/4 et les molaires inférieures. Il en est différemment pour l'espèce Hex. cf. karumensis qui présente des dents supérieures et inférieures également plus massives que Hex. protamphibius. L'espèce Hex. shungurensis présente des dents situées dans la base de la variation de Hex. protamphibius. La comparaison des diagrammes entre eux permet de voir les faibles variations de taille d'une prémolaire à sa suivante, et les grandes variations de taille d'une molaire à sa suivante, surtout en ce qui concerne les molaires inférieures. Les dimensions relatives des dents dans un échantillon donné permettent souvent un classement (lorsqu'elles sont isolées) complétant les données de la morphologie, dans chacune des espèces considérées.

Les molaires ont été choisies pour leur abondance relative ; leurs mesures ont permis plusieurs traitements analytiques qui sont : le test de FISCHER qui est une comparaison entre plusieurs séries de mesures, le graphique de JENTYS qui est une représentation graphique d'un ensemble de rapports de moyennes permettant de comparer deux espèces ou plus de deux espèces, et les Analyses en Composantes Principales centrées réduites.

- Comparaison morphométrique des molaires de Hex. protamphibius et Hex. karumensis :

Deux molaires ont été retenues préférentiellement d'une part comme étant les plus fréquemment conservées, d'autre part pour leurs fortes dimensions chez les Hippopotamidae : les M 2/ et M /3.

- Le test de FISCHER :

Le test FISCHER consiste en une comparaison de variances de deux ou plus de deux échantillons, il suppose une distribution normale des échantillons. Si deux échantillons appartenaient à une même population, la variance de l'ensemble serait identique à chaque série d'échantillons ; leur rapport serait égal à 1. En fait, on a

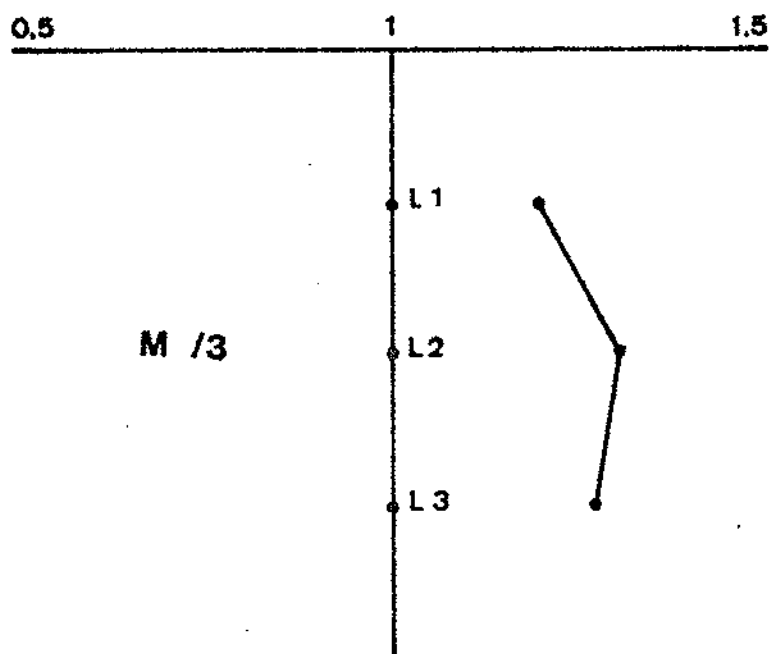
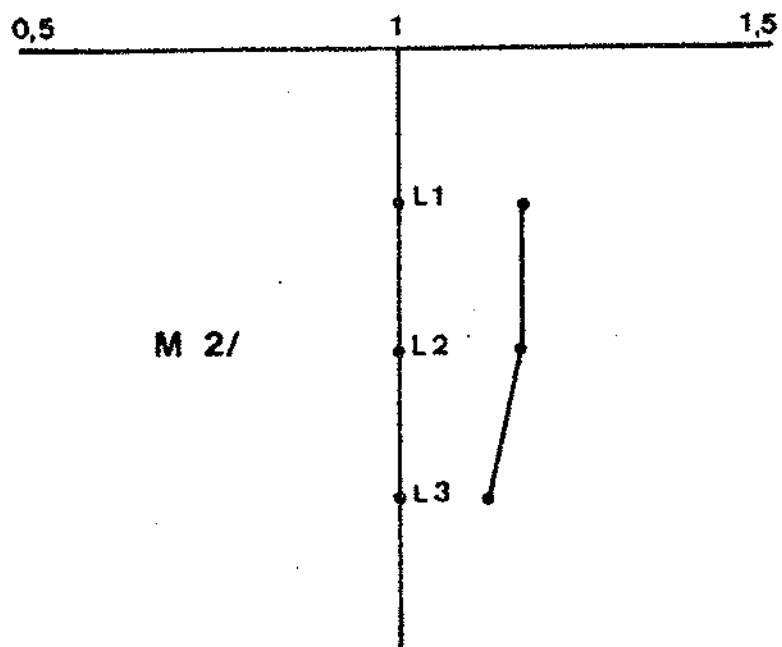


Fig: 17 graphique de JENTYS appliqué à la comparaison des espèces *Hex. protamphibius* (ligne de référence) et *Hex. karumensis* (ligne brisée), d'après leurs M 2/ et M /3.

L1, longueur mésio-distale; L2, largeur mésiale; L3, largeur distale.

affaire à des variables aléatoires dont le rapport lui-même est une variable aléatoire désignée par F. La valeur de F est assujétie à une probabilité d'apparition dont la distribution est celle d'une loi de Snedecor (donnée par des tables). On choisit comme hypothèse le fait que les échantillons appartiennent à une même population et cette hypothèse sera rejetée lorsque le F trouvé sera supérieur au F correspondant à une probabilité d'apparition très faible. Les probabilités retenues pour ce rejet sont généralement 5 % pour une différence significative et 1 % pour une différence très significative. L'utilisation des tables de Snedecor impose la détermination des degrés de liberté de chacune des variances qui sont respectivement (k-1) pour le numérateur (k étant le nombre de séries) et (N-k) pour le dénominateur (N étant le nombre total des échantillons). Le test FISCHER opéré sur la seule espèce Hex. protamphibius en fonction de la stratigraphie n'a pas permis de mettre en évidence d'évènement cohérent en partie à cause de la trop grande diversité de taille des échantillons pour chaque membre stratigraphique de la formation de Shungura. Aucune différence très significative n'est trouvée pour les M 2/ entre les membres C et G. En ce qui concerne les M /3, il se dégage du test des variations importantes de longueur pour des largeurs sensiblement constantes. N'ayant pas jugé suffisamment démonstratif ce test pour en exposer le détail, ces constatations ont leur importance en ce qui concerne le test FISCHER entre espèces Hex. protamphibius et Hex. karumensis. En effet il a paru intéressant de joindre à une différenciation morphologique une comparaison morphométrique entre ces deux espèces Plio-Pleistocènes peu distantes dans l'espace.

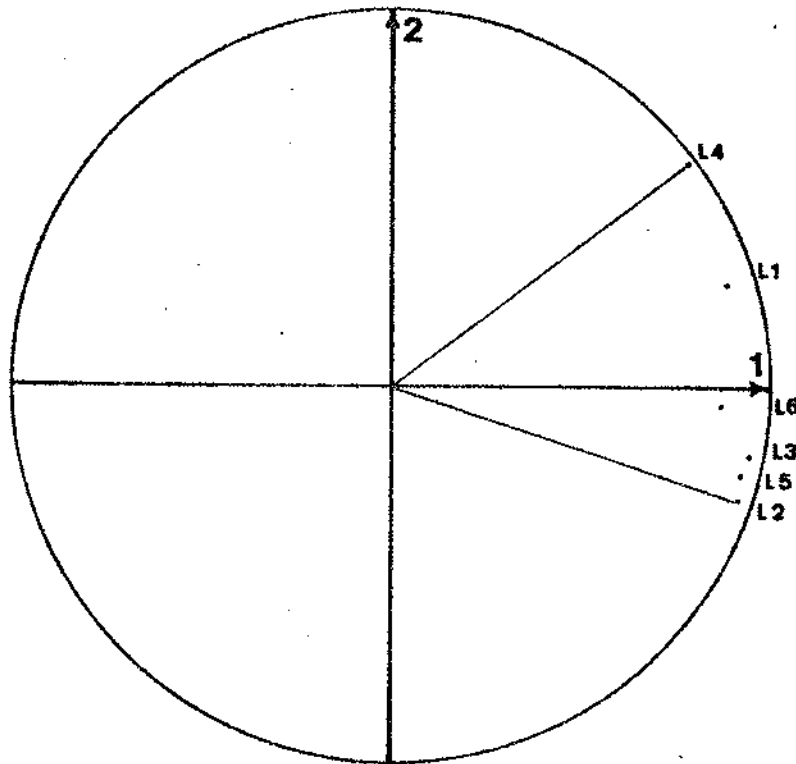
Pour l'espèce Hex. protamphibius, 47 mesures de longueur donnent une moyenne générale de 45,634 mm, un écart-type de 22,037. Pour l'espèce Hex. karumensis, 20 mesures de longueur donnent une moyenne de 52,850 mm, un écart-type de 17,292. Pour des degrés de liberté respectifs de 1 et 65, la valeur calculée de F est de 35,377. La valeur critique de F au seuil de 1 % pour ces degrés de liberté est de 7,04. Cela permet de conclure à une différence très significative entre les deux échantillons sur la longueur de la M 2/.

Par un raisonnement semblable, sur la largeur proximale de la M 2/ comme sur sa largeur distale, se trouvent des différences très significatives entre les deux séries correspondant aux espèces Hex. protamphibius et Hex. karumensis. Par les mesures seules de leurs molaires supérieures, ces deux espèces se retrouvent bien séparables, les molaires de Hex. karumensis étant presque systématiquement plus grandes que celles de Hex. protamphibius. Cette constatation a permis, associée aux caractères morphologiques, de confirmer la présence de l'espèce Hex. karumensis notamment dans le niveau H de l'Omo où l'espèce Hex. protamphibius a déjà disparu.

La comparaison des M /3 de Hex. protamphibius et de Hex. karumensis donne des résultats tout aussi probants par des différences très significatives entre les deux échantillons, tant au niveau des longueurs que des largeurs mésiales.

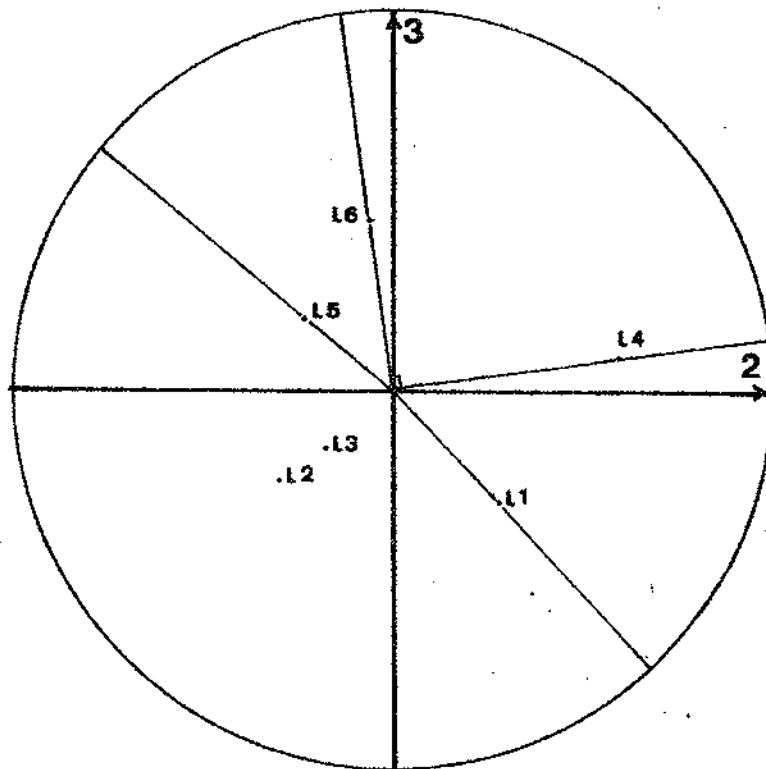
- Le graphique de JENTYS :

Le graphique de JENTYS-SAFEROWA (1959) in J. LAUGA (1976) correspond à une comparaison des moyennes d'une série de caractères concernant deux ou plusieurs espèces. Une espèce est prise en référence, le rapport des moyennes est représenté graphiquement. Le profil morphologique d'une espèce comparativement à l'espèce de



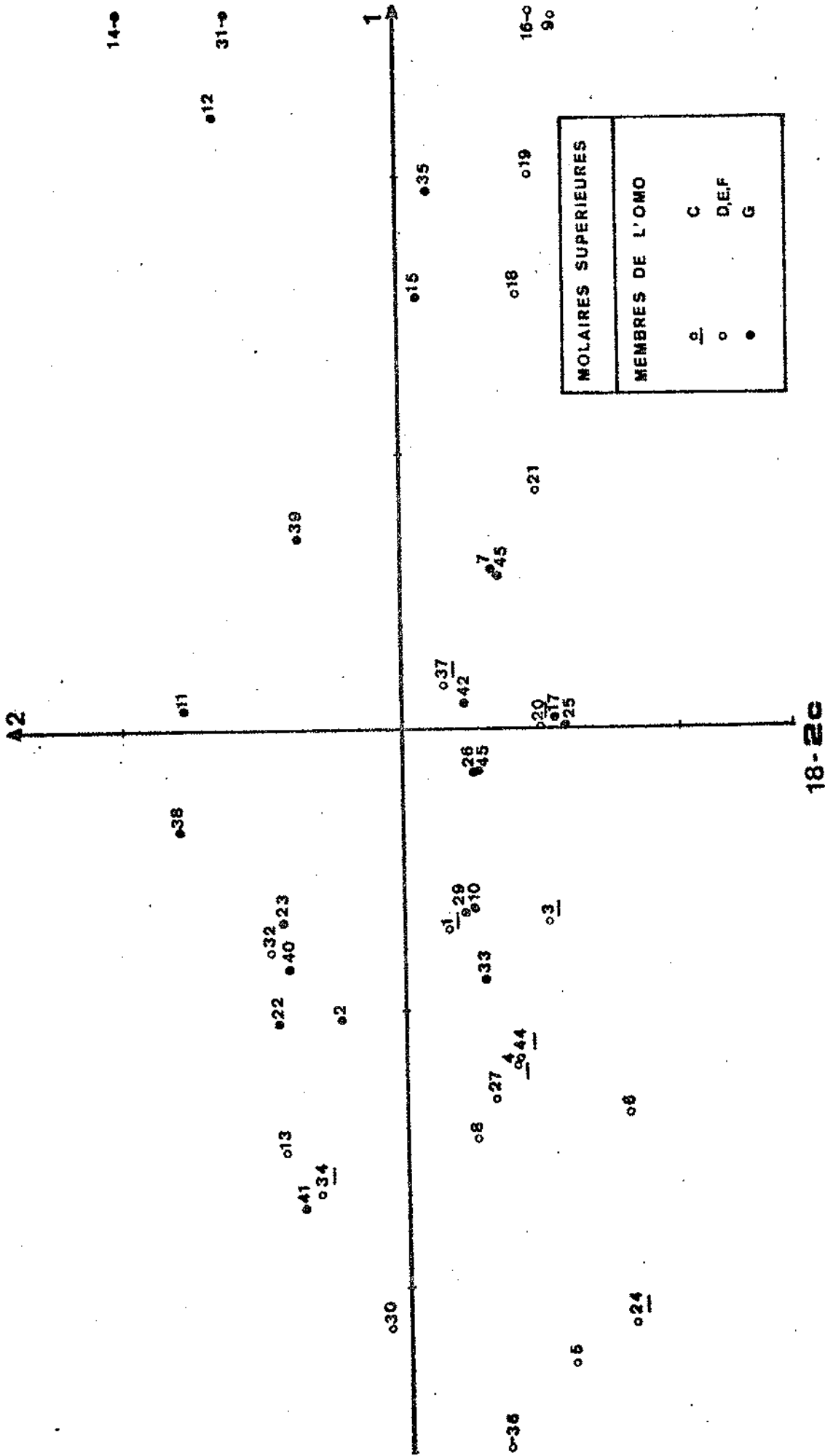
18-2a

MOLAIRES SUPERIEURES



18-2b

Fig: 18 Analyse en Composantes principales des molaires supérieures. Mesures sur les molaires supérieures: L1, L2, L3, mesures de M 2/; L4, L5, L6; mesures de M 3/; L1, longueur mésio-distale; L2, largeur mésiale; L3, largeur distale; L4, longueur mésio-distale; L5, largeur mésiale; L6, largeur distale. 2a, distribution des variables dans le plan I-2; 2b, distribution des variables dans le plan 2-3; 2c, distribution des unités statistiques dans le plan I-2; 2d, distribution des unités statistiques dans le plan 2-3; 2e et 2f, extraits de la figure précédente.



14-0

31-0

16-0
90

18-20

A2

1

11

38

32

40

22

13

41

34

2

30

37

42

29

10

26

45

33

8

27

44

3

36

5

6

24

21

7

45

18

19

15

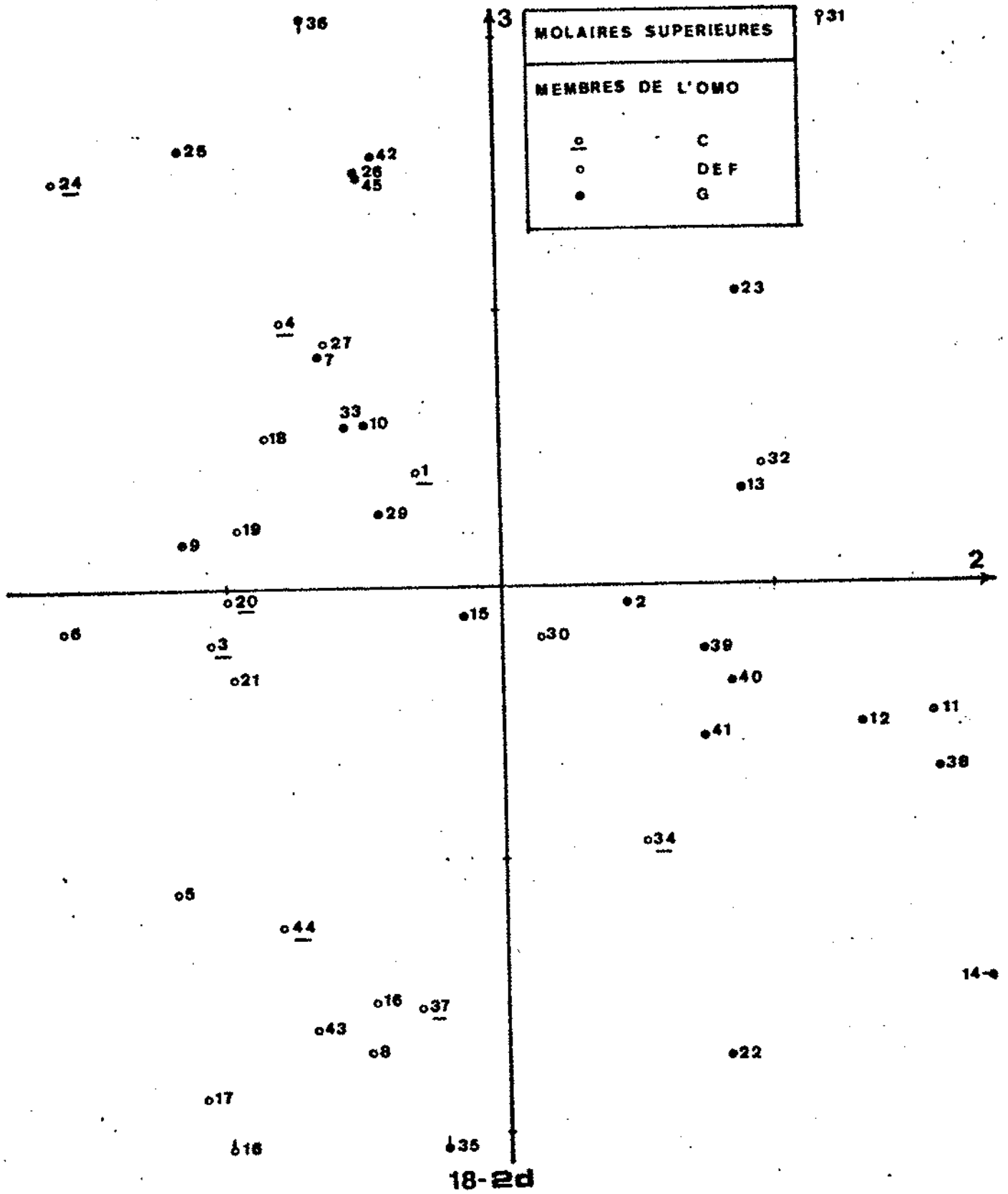
35

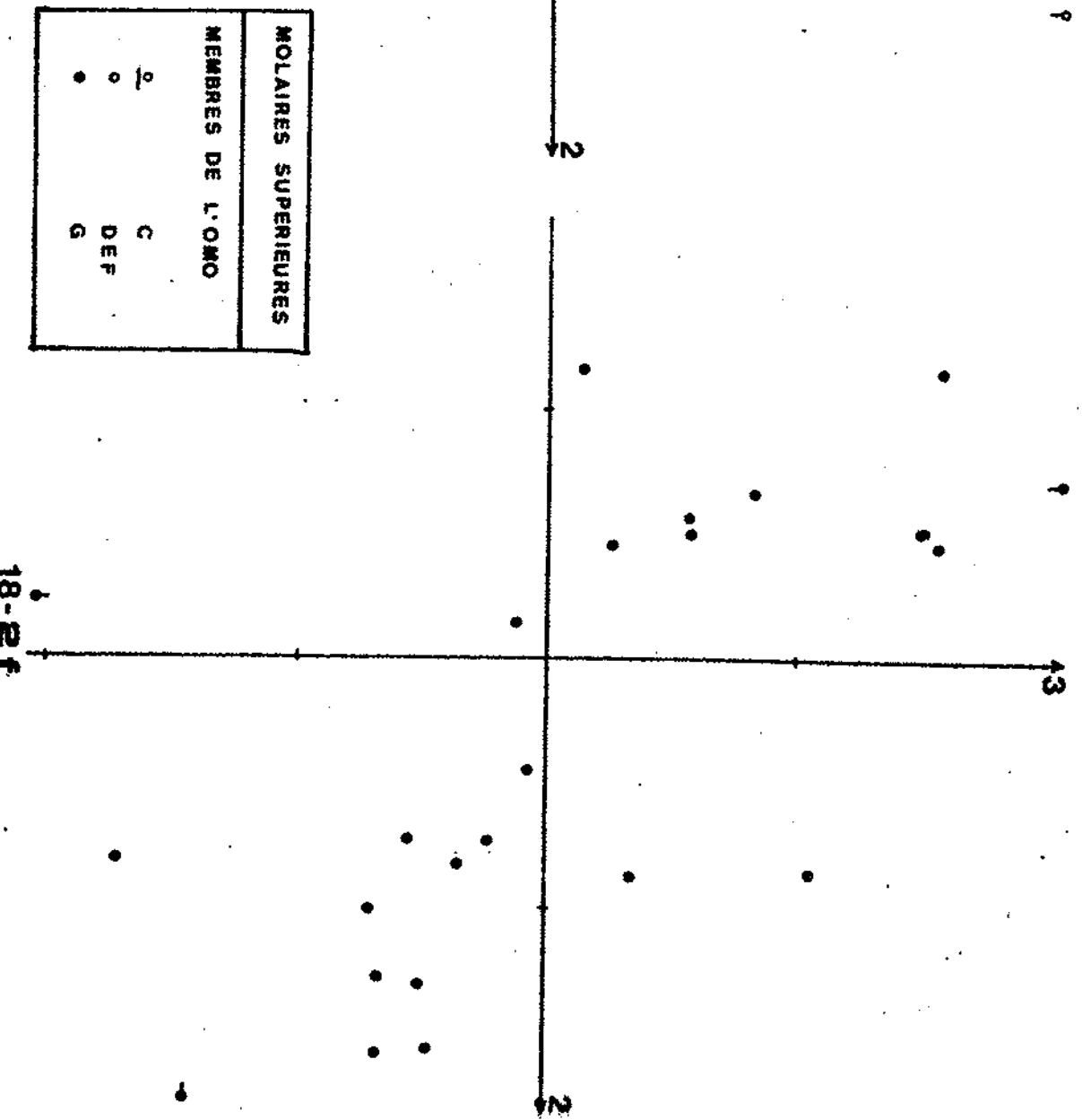
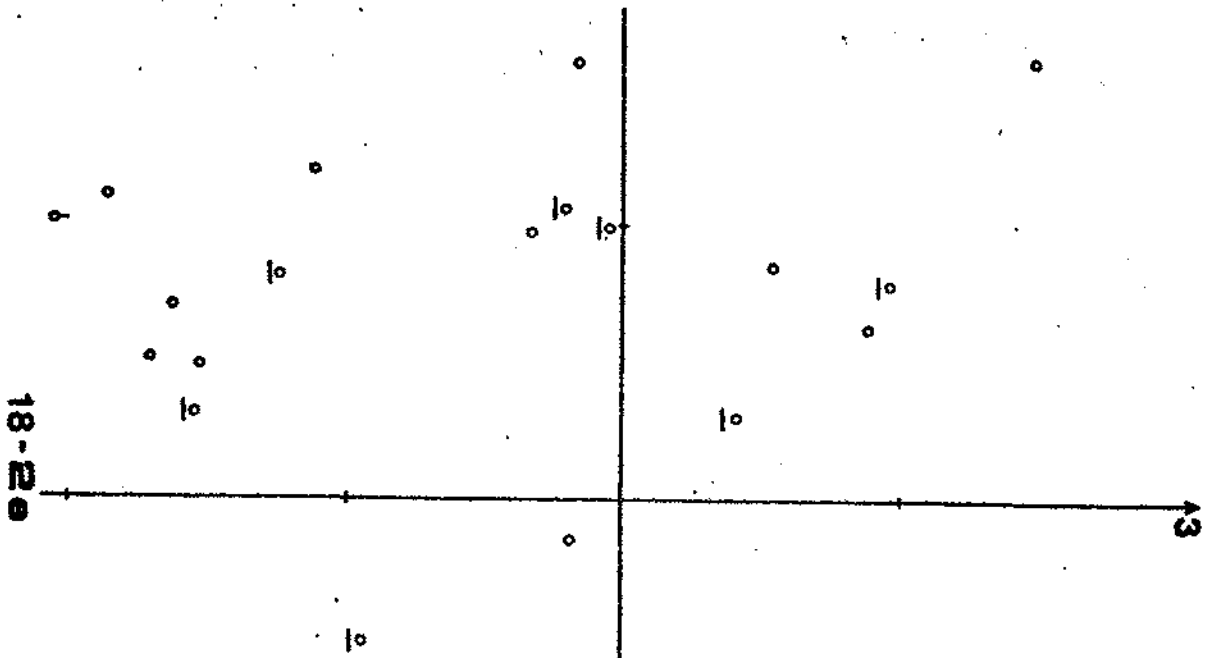
20

17

25

2





MOLAIRES SUPERIEURES	
MEMBRES DE L'OMO	
○	C
●	DEF
●	G

référence est obtenu en reliant tous les points successivement de chaque espèce.

Le graphique exprime simultanément les différences de taille et de forme existant entre les espèces.

En prenant comme espèce de référence Hex. protamphibius, le rapport des moyennes de largeurs et de longueurs des molaires supérieures et inférieures $M 2/$ et $M /3$ pour l'espèce Hex. karumensis peut s'exprimer sous forme d'une ligne brisée, ou d'une ligne droite. Le fait que toutes les valeurs du rapport pour l'espèce Hex. karumensis se retrouvent toutes à droite de l'axe de référence indique une taille nettement plus grande que pour l'espèce Hex. protamphibius (voir fig. 17) ; le fait que la ligne soit brisée indique des dimensions non proportionnelles. Ainsi, pour les $M 2/$, celles de Hex. karumensis sont proportionnellement plus rétrécies distalement, et les $M /3$ pour cette même espèce sont proportionnellement nettement plus larges, surtout mésialement que dans l'espèce Hex. protamphibius.

- Analyses en Composantes Principales centrées réduites des Molaires de Hex. protamphibius :

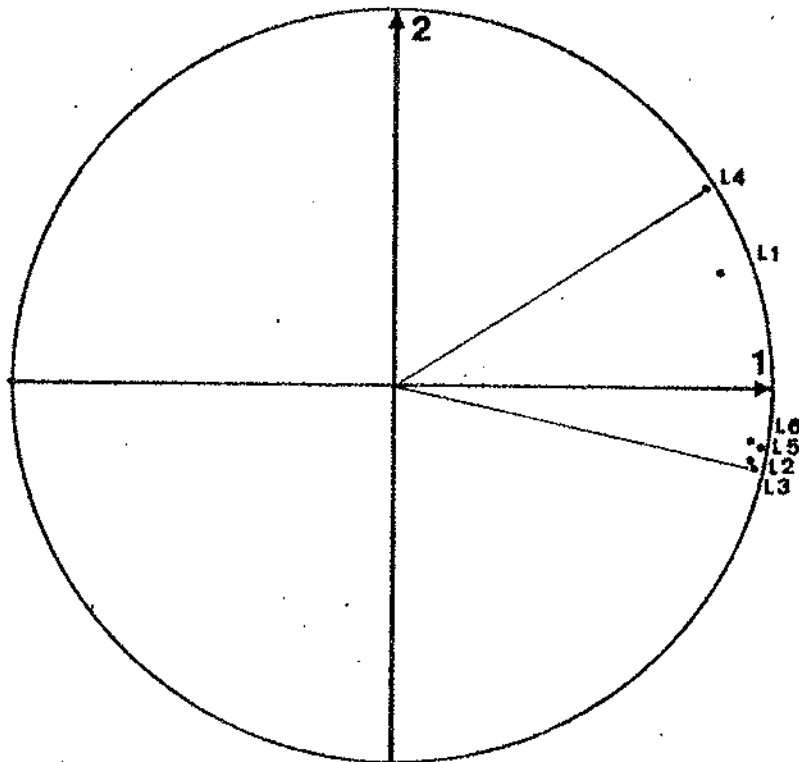
Le choix s'est porté pour les A.C.P. sur les $M 2/ - M 3/$ associées d'une part et aux $M /2 - M /3$ associées d'autre part, étudiées morphométriquement selon la méthode d'Analyse en Composantes Principales, en ce qui concerne le matériel de l'Omo.

Les A.C.P. sur les astragales ayant donné lieu à l'explication des modes de raisonnements sur les diagrammes et les tableaux, un plus grand poids sera donné à l'interprétation des résultats en ce qui concerne les dents.

- Les Molaires supérieures de l'Omo (voir fig. 18-2a à 18-2f) :

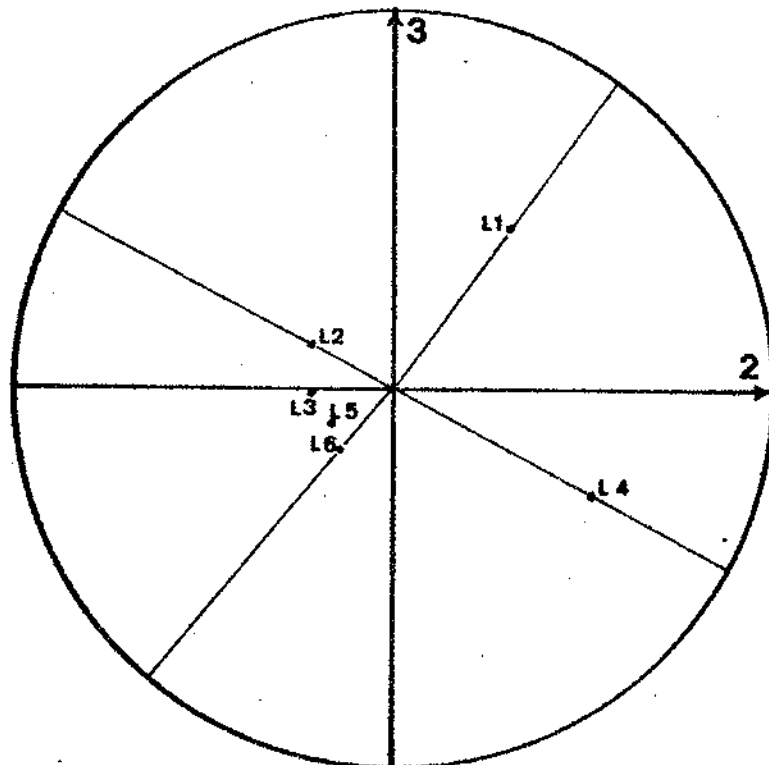
L'ACP des molaires supérieures montre suivant ses deux premières composantes principales un pouvoir descriptif de 88,66 % de la variance totale de l'échantillon. Les variables se placent dans cet espace dans des valeurs toutes positives et grandes suivant l'axe 1. Les mesures de longueur d'une part et les mesures de largeur d'autre part, se classent le long de l'axe 2, ce qui exprime au niveau des unités statistiques une variation relative de la forme des molaires. Dans l'espace des unités statistiques, il est intéressant de considérer les molaires du membre G de l'Omo en comparaison de celles du membre C, ou aussi d'opposer les molaires du membre G à toutes celles des autres membres.

Dans le plan 2-3, les molaires du membre C, dans la mesure où elles pourraient refléter au moins partiellement la population d'origine semblent se regrouper pour une grande part dans le cadran des valeurs négatives des deux axes principaux indiquant des molaires plus courtes et en proportion plus larges que la moyenne matérialisée par le centre de gravité. Inversement au membre G paraît intervenir un déplacement global vers des valeurs plus positives suivant les deux axes, encore plus sensible si l'on oppose le membre G au reste de l'échantillon. Cela indiquerait, au moins pour l'échantillon des molaires plus longues, et en proportion plus allongées pour ce niveau. Les largeurs restant peu modifiées sur l'ensemble de l'échantillon, le phénomène serait plus marqué sur les variations de longueur. Une tendance au sein de l'espèce Hex. protamphibius essentiellement présente pourrait intervenir, au cours



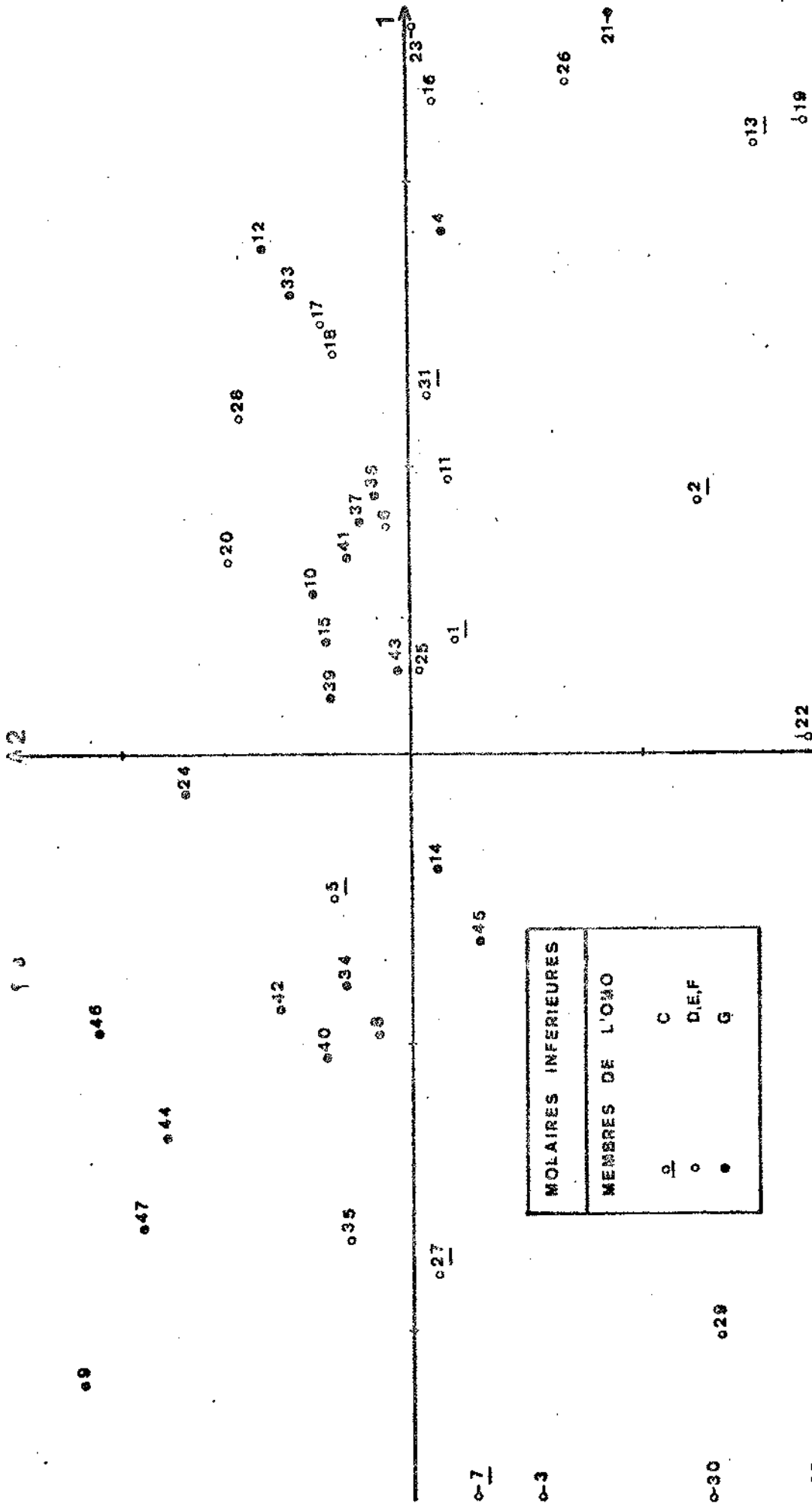
19-3a

MOLAIRES INFÉRIEURES



19-3b

Fig: 19 Analyse en Composantes principales des molaires inférieures. Mesures sur les molaires inférieures: L1, L2; L3, mesures sur les M /2; L4, L5, L6, mesures sur les M /3; L1, longueur mésio-distale; L2, largeur mésiale; L3, largeur distale; L4, longueur mésio-distale; L5, largeur mésiale; L6, largeur distale. 3a, distribution des variables dans le plan 1-2; 3b, distribution des variables dans le plan 2-3. 3c, distribution des unités statistiques dans le plan 1-2; 3d, distribution des variables dans le plan 2-3.



MOLAIRES INFERIEURES	
○	C
○	D,E,F
●	G

19-36

013

019

026

21-0

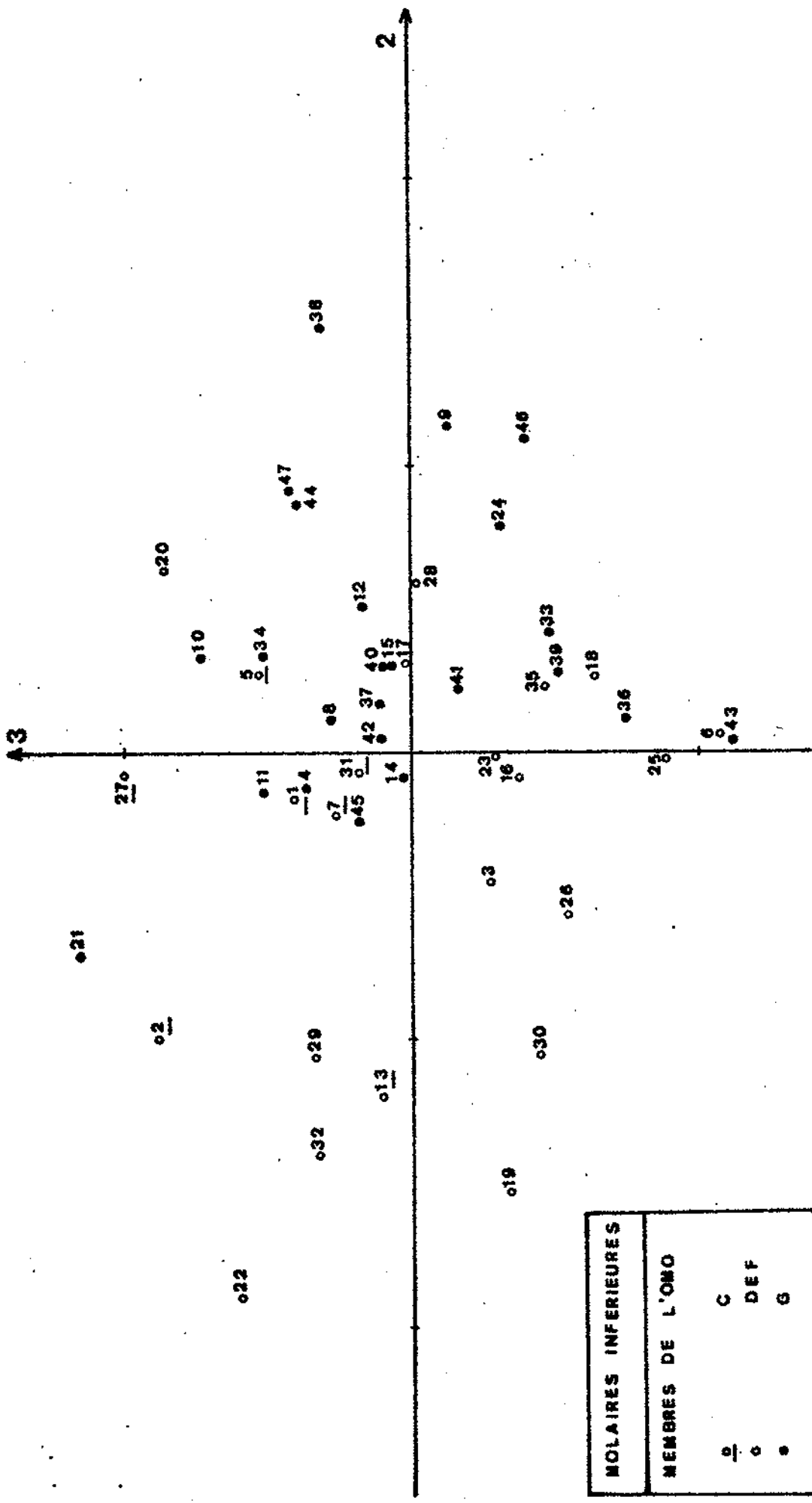
02

0-7

0-3

0-30

0-32



19-3d

MOLAIRES INFERIEURES	
MEMBRES DE L'OMO	
○	C
◊	DEF
●	G

de la formation de Shungura vers un allongement des molaires supérieures. Il paraît important de se limiter à la seule formation de Shungura présentant une continuité relative du point de vue stratigraphique, car les conditions différentes des formations associées de l'Omo, montrent des variations plus importantes au sein même de l'espèce Hex. protamphibius.

Le dépouillement des résultats analytiques de l'ACP plus approfondi au niveau des axes principaux 2 et 3, a permis une constatation intéressante. Ce plan 2-3 exprime à lui seul un peu plus de 17 % de la variance totale de l'échantillon et a comme intérêt de montrer entre les variables L4 et L6, les mieux déterminées dans cet espace, une indépendance de variation marquée (cos de l'angle au centre de gravité proche de 0). Deux groupements se dégagent de ce plan si l'on compare les niveaux C et G. L'axe 3 oppose les largeurs distales de M 3/, avec des largeurs maximales suivant ses valeurs positives. Au membre C, la plus grande partie des unités statistiques se retrouvent groupées dans les valeurs négatives de l'axe 2 ; au membre G, elles se regroupent en deux quadrants symétriques par rapport au centre de gravité exprimant une opposition entre un groupe à longueur plus importante et largeur distale moins forte, et un autre plus développé dans ses largeurs distales mais également moins long pour la longueur mésio-distale, toujours au niveau des mesures de la M 3/. Une telle différence manifeste la présence de deux groupes de comportements différents suivant la stratigraphie, et pouvant être considérés comme de taille équivalente en nombre de pièces fossiles. L'hypothèse la plus probable qui peut être proposée serait une différenciation sexuelle au niveau de ces M 3/ induisant le contraste observé entre les deux ensembles. Ce phénomène n'a pu actuellement trouver confirmation ou équivalence dans d'autres espèces actuelles ou fossiles et mérite d'être approfondi par des données pour d'autres espèces fossiles seules capables de montrer les étapes d'une telle différenciation. Au membre C, la différence sexuelle à taille égale serait dans la largeur distale de M 3/ uniquement, tandis qu'au membre G, la largeur distale et la longueur de M 3/ exprimeraient des différences sexuelles.

- Les Molaires inférieures de l'Omo (voir fig. 19-3a à 19-3d) :

Pour les molaires inférieures, le plan des deux premiers axes principaux cumule plus de 90 % de la variance totale de l'échantillon. Les variables exprimés dans ce plan se retrouvent dans les valeurs positives de l'axe 1, et le deuxième est principalement déterminé par la longueur mésio-distale de la M /3 déterminée à un degré moindre. La comparaison la plus parlante est celle opposant le membre G de l'Omo à l'ensemble des niveaux précédents, les unités statistiques de l'échantillon correspondant au membre G se situent en effet pour la plus grande part dans les valeurs positives de la composante 2, contrairement à celles des autres niveaux qui se rassemblent plus dans des valeurs négatives suivant cet axe. Cette observation tendrait à exprimer pour l'échantillon considéré un plus grand développement en longueur des M /3 du membre G toutes proportions gardées dans ces séries dentaires. L'échantillon est cependant trop réduit pour exprimer des faits évolutifs certains, il n'indique qu'une tendance dans l'espèce.

Une observation également intéressante au sujet de ces molaires inférieures est celle du plan des axes 2-3 qui exprime plus de 13 % de la variance totale de l'échantillon, et vient confirmer les arguments avancés à l'aide du test de FISCHER concernant la

distinction des espèces Hex. protamphibius et Hex. karumensis d'un point de vue morphométrique. Les molaires inférieures de cette dernière espèce sont plus grandes dans toutes leurs dimensions. Dans le plan des variables 2-3, on constate une variation indépendante entre les longueurs mésio-distales des deux molaires ; de plus une variation inversement proportionnelle s'observe entre longueurs et largeurs. Quand la longueur de la M /2 tend à augmenter, la largeur distale de la M /3 tend à diminuer ; et quand la longueur de la M /3 tend à augmenter, la largeur mésiale de la M /2 tend à diminuer. Il s'en dégage une certaine tendance à une réduction relative importante des largeurs allant en sens inverse de leur tendance à l'allongement, ce qui exprime un comportement très distinct de ce qui est observé pour les molaires inférieures de Hex. karumensis matérialisé par le graphique de JENTYS. Le plan 2-3 des unités statistiques ne permet pas de définir de groupement aisément interprétable bien que certaines correspondances doivent affecter simultanément molaires supérieures et molaires inférieures. Dans ce plan, les mesures de longueur permettent de mieux classer les molaires que les mesures de largeur. Les M /3 du membre G, comparativement aux membres précédents, se distinguent par une longueur plus importante.

- Conclusion sur les ACP des molaires de l'Omo :

Certaines tendances pouvant avoir une signification évolutive notamment dans la possible expression d'un dimorphisme sexuel paraissent prendre place dans l'espèce Hex. protamphibius de l'Omo au cours de la période Plio-pleistocène correspondant à la période couverte par les dépôts de la formation de Shungura considérée entre les membres C et G. Une augmentation de longueur des molaires, surtout des M /3 interviendrait également pendant cette période.

c) Conclusion sur la morphométrie :

Les méthodes morphométriques employées, principalement les Analyses en Composantes Principales ont permis la distinction des différentes espèces de l'Omo : Hip. gorgops, Hip. aethiopicus, Hex. protamphibius, Hex. shungurensis et Hex. cf. karumensis. Une certaine tendance évolutive est visible pour les astragales de Hex. protamphibius au cours de la période Plio-Pleistocène, ainsi que pour les molaires.

Les méthodes morphométriques ont permis de mettre en évidence des différences marquées entre les molaires des espèces Hex. protamphibius, Hex. karumensis et T. afarensis.

26 - Approche taphonomique et paléoécologique des Hippopotamidae :

a) Problèmes posés par les restes d'Hippopotamidae fossiles d'Ethiopie :

Les études taphonomiques entreprises jusqu'à présent concernent essentiellement l'Est Trukana (A.K. BEHRENSMEYER, 1975, 1976, 1978), et les conclusions valables pour cette région fossilière ne peuvent être appliquées sans réserves à l'Omo et aux autres sites Ethiopiens. Cela semble particulièrement le cas pour Melka Kunturé où les restes très fragmentaires d'Hippopotamidae peuvent traduire plus une action humaine directe comme participant à leur alimentation qu'une fragmentation naturelle, comparativement aux restes retrouvés dans d'autres sites, déductibles des concentrations

osseuses, ou provenant de remaniements naturels importants.

Quant à l'Afar, les éléments concernant les Hippopotamidés sont trop fragmentaires pour permettre des considérations paléoécologiques précises. Leur abondance rendrait souhaitable une telle étude.

b) Etudes taphonomiques concernant les Hippopotamidae :

AK. BEHRENSMEYER (1975 à 1978) a montré que le rôle des prédateurs se traduit par un appauvrissement relatif des gisements en pièces osseuses de petite taille, les dents, crânes des espèces les moins massives subsistant seuls dans ce cas avec les restes osseux crâniens et post-crâniens de grande taille des animaux de grande taille comme Eléphantidés, Hippopotamidés, Rhinocerotidés et grands Bovidés. D'après les études entreprises à l'Est Turkana, les Hippopotamidés se retrouveraient essentiellement dans les zones deltaïques et fluviales et plus rarement dans les zones de plaine alluviale où on les trouve cependant mais moins bien conservés. Des os de grande taille peuvent se retrouver dans des sédiments fins, bien que transportés pour peu qu'ils aient une équivalence hydraulique avec les sédiments. Les os complets peu corrodés ou abrasés, les crânes conservant leurs dents, les parties squelettiques en association sont les éléments qui permettent de déduire des conditions d'enfouissement sur place avec un minimum de transport, donc de permettre un meilleur reflet des conditions de vie de l'espèce considérée, et des associations fauniques envisagées. Le lieu d'enfouissement importe dans la préservation des pièces fossiles, les zones deltaïques conservant plus fréquemment des éléments fragiles et transportables, les chenaux et les plaines alluviales favorisant les éléments denses et plus résistants comme les dents. Dans ses articles de 1975 et 1976, A.K. BEHRENSMEYER (voir fig. 20) indique que l'étude des proportions des différentes espèces d'Hippopotamidae dans les gisements de l'Est Turkana ainsi que les considérations taphonomiques les concernant ne permettent pas d'en déduire des différences significatives de conditions de vie pour ces espèces et que seules les considérations morphologiques semblent être en mesure d'apporter des précisions concernant des différences écologiques entre les espèces.

Il apparaît que ces conclusions sont également valables pour l'Omo et l'Afar en ce qui concerne les comparaisons entre écologie des différentes espèces ; cependant pour l'Omo le passage d'une association d'espèces à une autre association au cours et au delà du membre G semble bien pouvoir être corrélié à des modifications sensibles de milieu. C'est à dire que ce qui est difficilement observable à l'échelle spécifique paraît pouvoir se traduire dans l'association entre plusieurs espèces d'une même famille. A.K. BEHRENSMEYER (1975) pour sa part l'a mis en évidence en comparant l'ensemble des groupements de Mammifères et Reptiles pour déterminer le type fluvial ou non d'une association d'espèces donnée dans un gisement. De telles interprétations peuvent se voir confirmer par les résultats palynologiques (Cf. R. BONNEFILLE, 1972) en ce qui concerne les milieux terrestres ou aquatiques, et les résultats concernant l'étude des Diatomées (Cf. F. GASSE, 1975 et 1977 pour l'Afar).

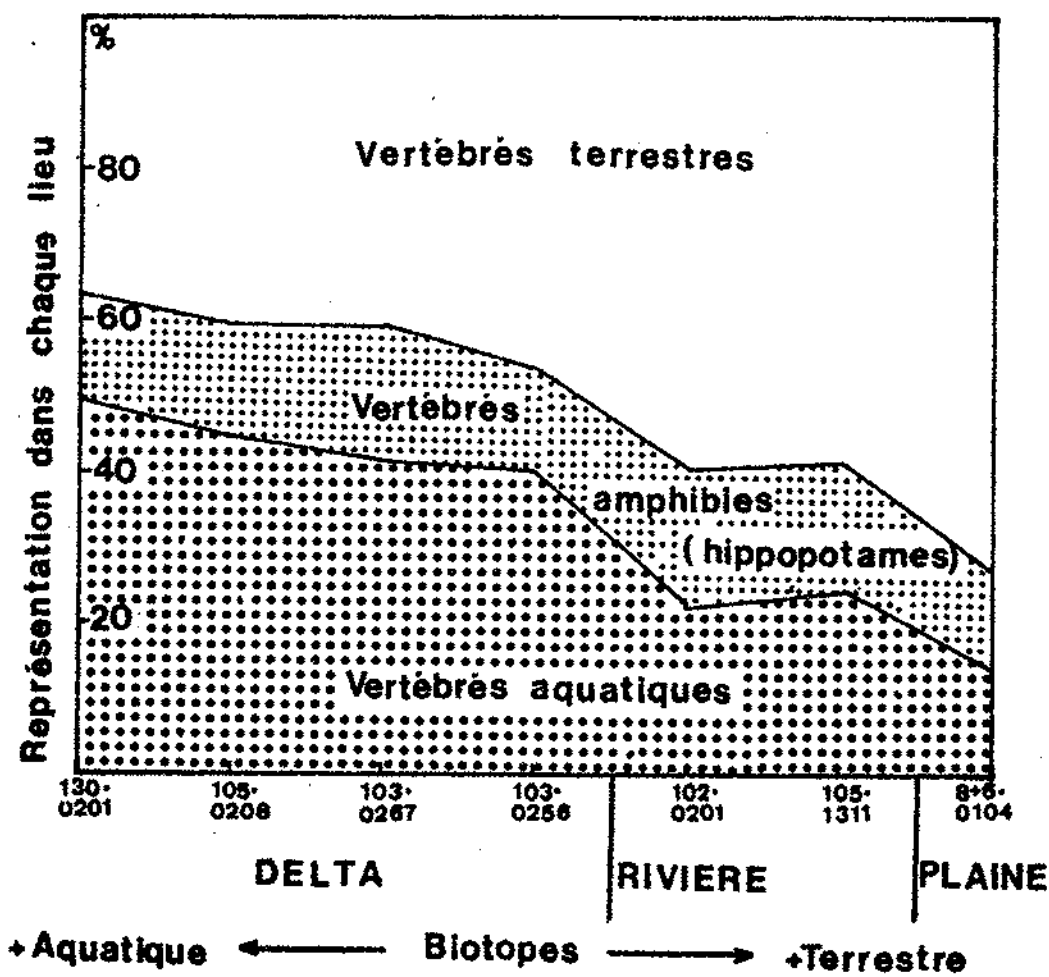


Fig.: 20 Distribution des Vertébrés suivant leurs affinités avec le milieu aquatique dans l'Est Turkana, d'après BEHRENSMEYER 1975. Les Hippopotamidés sont relativement plus abondants en rivière et moins abondants en plaine.

c) Eléments de taphonomie fournis par les fossiles :

Le bon état de conservation de certains crânes presque complets et de nombreuses épiphyses osseuses de gros os d'Hippopotamidae tant dans l'Omo que dans l'Afar si l'on considère les conclusions de A.K. BEHRENSMEYER (1975) indique un enfouissement pratiquement sans transport dans des conditions deltaïques ou fluviales plus que terrestres, dans ces régions fossilifères. Cela tendrait à indiquer des conditions au moins locales de zones marécageuses ou de chenaux ayant permis leur enfouissement rapide.

En définitive, les études taphonomiques entreprises sur les Hippopotamidae n'ont pu mettre en évidence des distinctions écologiques précises pour les espèces envisagées. Cependant, les Hippopotamidae sont, d'un point de vue général, bon marqueurs de milieux aquatiques (fluviaux et lacustres) par le bon état de conservation de leurs nombreux restes osseux.

CHAPITRE 3 : ETUDE DES HIPPOPOTAMIDAE DES GISEMENTS DE L'OMO, MELKA KUNTURE, ET DE L'AFAR

Le plan de cette étude suit une description gisement par gisement de chacune des espèces pour mieux pouvoir évoquer dans chaque cas les affinités avec les gisements d'autres parties de l'Afrique orientale. Les détails de répartition des espèces sont assez difficiles à définir pour des gisements comprenant une répartition des sédiments distincts dans le temps. La diversité des espèces présentes caractérise essentiellement chaque gisement par rapport aux autres, malgré certaines espèces communes qui y sont représentées. Les affinités entre les espèces sont envisagées en dernier lieu.

31 - Les Hippopotamidae de l'Omo

a) Genre Hexaprotodon :

Espèce type : Hexaprotodon sivalensis FALCONER et CAUTLEY, 1847.

Autres espèces : Hex. protamphibius ARAMBOURG 1944, Hex. hippo-
nensis GAUDRY 1876, Hex. harvardi CORYNDON 1976, Hex. imagunculus
HOPWOOD 1926, Hex. karumensis CORYNDON 1976, Hex. (Choeropsis) libe-
riensis MORTON 1844, Hex. primaevus CRUSAFONT PAIRO, ADROVER et
GOLPE 1963, Hex. siculus HOOIJER 1946, Hex. irravaticus FALCONER et
CAUTLEY 1847.

Distribution : du Miocène supérieur au Pleistocène en Afrique et Europe, Asie peuplée au Pliocène et Pleistocène. Une espèce actuelle dans l'Ouest de l'Afrique tropicale.

Diagnose éméndée : Hippopotamidae hexaprotodontes à diprotodontes, crâne très développé à constriction antéorbitaire du museau courte et marquée ; processus antéorbitaire du frontal développé séparant généralement lacrymal et nasal qui viennent rarement en contact l'un avec l'autre. Canines supérieures à profond sillon longitudinal postérieur où l'émail est partiellement absent. Canines inférieures à émail non cannelé ou présentant des cannelures parallèles, suivant l'axe de la dent. Membres relativement élancés, à surfaces articulaires présentant des crêtes aiguës limitant les mouvements latéraux ; doigts latéraux des pieds bien moins développés que les centraux.

Les espèces qui nous intéressent à l'Omo sont :

- Hex. protamphibius ARAMBOURG 1944,
- Hex. karumensis CORYNDON 1976,
- Hex. shungurensis nov. sp.

A partir d'une souche commune probablement proche morphologiquement de Hex. harvardi de Lothagam (Kénya), deux lignées s'observent dans le genre Hexaprotodon, l'une est typiquement asiatique et voit la tendance à la réduction de la deuxième incisive inférieure ; l'autre est Africaine et se caractérise par des incisives plus coniques, et la réduction préférentielle des troisièmes incisives supérieures et inférieures.

al) Hexaprotodon protamphibius ARAMBOURG 1944 :

Holotype : Calvarium Omo - 1933-9-471 figuré dans C. ARAMBOURG 1948, pl XII, fig. 1.

Locus typicus : formation de Shungura, vallée de l'Omo, Ethiopie.



Stratum Typicum : Plio-Pleistocène.

Diagnose mendée :

1 - Hippopotame du genre Hexaprotodon, portant 6 incisives supérieures et 6 inférieures à l'origine et tétraprotodonte dans sa forme évoluée, d'aspect général moins massif que Hip. amphibius vivant.

2 - Crâne long et effilé, à apophyses des canines très latérales.

3 - Région lacrymale aux os lacrymaux élargis antérieurement, et généralement séparés des nasaux par la persistance d'un processus antéorbitaire des frontaux.

4 - Denture frontale petite à incisives peu diasthémisées et disposition transversale. Canines supérieures présentant un sillon longitudinal postérieur profond : les inférieures comprimées latéralement à émail finement strié et cannelures sub-parallèles.

5 - Denture jugale à rangées sub-parallèles de cachet brachyodonte, aux prémolaires simples et peu pustuleuses ; mais les inférieures présentant fréquemment un stylide linguo-distal. Molaires à tubercules dont les lobes sont peu différenciés, cingulum simple portant occasionnellement des styles et stylides.

6 - Calvarium plus développé antéorbitairement que post-orbitairement.

7 - Mandibule massive nettement plus longue que large, à branches horizontales incurvées sous les prémolaires.

8 - Os des membres relativement allongés, à surfaces articulaires plus globuleuses et crêtes interarticulaires plus tranchantes que dans l'espèce Hip. amphibius.

9 - Deux sous-espèces définies par leur nombre d'incisives et leurs caractères évolutifs relatifs.

Diagnose différentielle :

L'espèce Hex. protamphibius est d'une taille inférieure à Hip. amphibius. Elle est plus robuste que Hip. lemerlei. L'élévation de la crête sagittale au-dessus du plan du museau la distingue de Hex. harvardi. Par ses incisives inférieures peu écartées, par ses molaires inférieures étroites, elle se distingue de l'espèce Hex. karumensis.

Références bibliographiques et synonymes de l'espèce :

- 1911 Hippopotamus L. ; E. Haug. t11 - p. 1727
1920 H. amphibius L. ; Joleaud - p. 22
1926 Hippopotamus amphibius L. ; Joleaud
1934 Hippopotamus imagunculus HOPWOOD, Arambourg, p. 307
1944 Hippopotamus (tetraprotodon) protamphibius n sp ;
Arambourg, p. 202
1946 Hippopotamus (tetraprotodon) protamphibius ; Arambourg,
Anthony J., p. 507

- 1947 Hippopotamus (tetraprotodon) protamphibius Arambourg ;
 ARAMBOURG, p. 314
- 1948 H. protamphibius ; Anthony, p. 31
- 1948 Hippopotamus protoamphibius ; Deraniyagala, p. 17
- 1950 H. protamphibius ARAMBOURG ; Hooijer, p. 29
- 1952 H. protamphibius ARAMBOURG ; Missonne, p. 8
- 1953 H. protamphibius ARAMBOURG ; Psarianos, p. 409
- 1955 H. protamphibius ARAMBOURG ; Frechkop, p. 549
- 1961 Hippopotamus protamphibius ARAMBOURG ; Hooijer, et Singer,
- 1963 H. protoamphibius ARAMBOURG, Aguirre (E. de), p. 216
- 1963 H. protamphibius ARAMBOURG, Crusafont, Androver et Golpe,
 p. 74
- 1966 H. protamphibius ARAMBOURG, Mélentis, p. 425
- 1967 Hippopotamus protamphibius ARAMBOURG, Coryndon, p. 351
- 1969 Hippopotamus protamphibius ARAMBOURG, Chavailion et
 Coppens, p. 760
- 1969 Hippopotamus protamphibius ARAMBOURG, Coryndon, p. 473
- 1970 H. protamphibius ARAMBOURG, Cooke et Coryndon, p. 193
- 1970 Hippopotamus protamphibius "early et late form",
 Coryndon, p. 144
- 1971 Hippopotamus protamphibius progressif, Maglio, p. 249
- 1973 "four incisors of typical H. protamphibius" Coryndon, et
 Coppens, p. 139
- 1974 Hippopotamus protamphibius "devient tétraprotodonte"
 Coppens et Howell, p. 2276
- 1975 H. protamphibius ARAMBOURG, Coryndon et Coppens, p. 1780
- 1976 Hippopotamus protamphibius ARAMBOURG, Coppens et Howell,
 p. 177
- 1976 Hippopotamus protamphibius ARAMBOURG, Coryndon, p. 242
- 1976 Hippopotamus protamphibius ARAMBOURG, Johanson, Spingauer,
 Boaz, p. 409
- 1977 Hexaprotodon protamphibius ARAMBOURG, Coryndon, p. 69
- 1979 Hexaprotodon protamphibius ARAMBOURG, Coryndon.

Liste du matériel :

Une liste complète du matériel demanderait plusieurs dizaines de pages, ce qu'il n'est pas possible de donner ici ; seuls sont choisis les exemplaires les plus importants, dans le cadre de cette étude. Ils sont donnés pour chacune des sous-espèces. Le matériel provient des formations de Mursi, d'Usno et Shungura (membres A à G). Voir planches I, V, VI, VII, VIII.

Introduction au sujet de Hex. protamphibius :

Deux sous-espèces peuvent être définies en fonction de leurs caractères ; elles se succèdent dans le temps. C. ARAMBOURG n'a décrit qu'une forme tétraprotodonte, mais le nouveau matériel a mis en évidence dans les niveaux situés avant le membre C de la formation de Shungura une forme hexaprotodonte.

L'espèce Hex. protamphibius se montre distincte des espèces d'Afrique orientale situées géographiquement dans le même ensemble du Rift oriental de l'Afrique ; le passage vers la tétraprotodontie s'est effectué suivant un parallélisme évolutif dans de nombreuses lignées d'Hippopotamidés.

- Hexaprotodon protamphibius turkanensis nov sub sp.

Holotype : mandibule hexaprotodonte OMO-BS-I, figurée dans S.C. CORYNDON et Y. COPPENS 1973, planches 2A et 2B. Muséum d'Addis Abeba.

Locus Typicus : Sables Bruns de la formation d'Usno, bassin de la rivière Omo, Ethiopie.

Stratum Typicum : Pliocène supérieur;

Diagnose :

1 - Hippopotame hexaprotodonte caractérisant les niveaux inférieurs de l'Omo.

2 - Calvarium à orbites peu proéminentes et angulation marquée entre plan du museau et axe de la crête sagittale.

3 - Plan occipital très haut et trapézoïdal à fortes tubérosités supraoccipitales.

4 - Boîte crânienne longue et étroite à surfaces d'insertion des muscles ptérygoïdes particulièrement étendues vers l'arrière.

5 - Basicrânien peu comprimé à bulles tympaniques globuleuses.

6 - Palais creusé vers l'avant entre canines et prémolaires antérieures.

7 - Symphyse mandibulaire longue et basse à incisives très proclives en disposition peu arquée, et apophyses des canines sur la même ligne frontale, très latérales par rapport aux rangées dentaires jugales.

8 - Branches horizontales incurvées sous les prémolaires, portant des rangées dentaires jugales sub-parallèles.

9 - Branches montantes très écartées vers l'arrière, à processus angulaire bien développé vers le bas.

10 - Canines petites mais robustes, les supérieures à sillon longitudinal postérieur très profond, les inférieures présentant des cannelures subparallèles superficielles.

11 - Denture jugale de caractère nettement brachyodonte, cingulum peu différencié en bourrelet bas, molaires à vallée transverses ouvertes.

Description du matériel :

La plus belle pièce est la mandibule type, typiquement hexaprotodonte. Les limites vers le haut sont imprécises, Y. COPPENS et F.C. HOWELL (1974) indiquant le membre B de la formation de Shungura comme limite supérieure, une mandibule bien conservée L I-6, niveau B II est nettement tétraprotodonte, malgré ses caractères très proches de la pièce type de la sous espèce Hex. protamphibius turkanensis, et est en fait une des pièces de passage.

Diagnose différentielle :

La sous-espèce Hex. protamphibius turkanensis se distingue de la sous-espèce Hex. protamphibius essentiellement par le nombre de ses incisives, le développement des formations cingulaires des dents jugales, l'élévation des orbites et du plan occipital.

Synonymies et bibliographie :

- 1968 Hippopotamus sp. hexaprotodont, Howell, p. 571
1970 Hippopotamus protamphibius "early form", Coryndon, p.144
1970 "Unspecialised hexaprotodon, CORYNDON, p. 113
1972 Hippopotamus hexaprotodon, Coppens, p. 182
1973 Hippopotamus protamphibius "six incisored hexaprotodont"
Coryndon et Coppens, p. 146
1974 Hippopotamus protamphibius hexaprotodonte sp nov "D",
Coppens et Howell, p. 2276
1975 (1973) Hippopotamus hexaprotodon sp, Coppens, p. 892
1976 "Hippopotamus from the oldest sediments of the Omo
bassin", Coryndon, p. 242
1978 "Hippopotami... refered to an early form of the Kanapoi
species, Hexaprotodon protamphibius, Coryndon, p. 491

Liste du matériel :

Liste de description donnée par S.C. CORYNDON et Y. COPPENS
1973, pour les formations de Mursi et d'Usno et Shungura (Membres
A et B), Collections Ethiopiennes destinées au Muséum d'Addis Abeba.
Voir planches I et VII.

L'étude des caractères de cette sous-espèce est basée en pre-
mier lieu sur les pièces les plus caractéristiques des niveaux où
elle est représentée.

Caractères osseux de la mandibule type :

La symphyse est longue et basse présentant un large plateau
sus-incisif triangulaire presque plan ; sous le niveau d'insertion
des incisives, la symphyse est très inclinée vers l'arrière. Les
branches horizontales relativement étroites augmentent progressive-
ment de hauteur d'avant vers l'arrière et montrent une échancrure
marquée sous les prémolaires, sans qu'il y en ait une sous les M/3.
La largeur minimale de la mandibule s'observe au niveau P/2 - P/3.
Les branches montantes sur la pièce type sont absentes ; seul leur
point d'insertion est visible au niveau d'un espace rétro-molaire
relativement réduit du fait de la présence d'une dent surnuméraire
(voir pl I-D).

Caractères de disposition dentaire :

Canines et incisives sont disposées sur une même ligne fronta-
le tant en vue supérieure que vu de face (voir pl I-C). Les canines
situées sur des apophyses peu puissantes sont très latérales aux
rangées dentaires jugales prises comme référence. Les rangées den-
taires jugales sont déjà dans cette sous-espèce sub-parallèles, ca-
ractère progressif dans la famille.

Caractères dentaires :

Incisives. Les incisives, dont l'insertion très proclive déter-
mine une usure terminale supérieure, sont de taille réduite compa-
rées aux dents jugales (voir pl I A et B). Les I/1, les plus fortes
sont peu diasthémisées et seules reconnaissables par leurs alvéoles ;
les I/2 et I/3 ont des alvéoles nettement plus réduites, seule
l'I/3 gauche montre une usure terminale, courte et plane, indiquant
une occlusion très étroite entre incisives supérieures et inférieu-
res.

Canines. Les alvéoles des canines seules présentes indiquent
des dents nettement comprimées latéralement, de section réduite com-
parativement à la taille des dents jugales, soit des dimensions

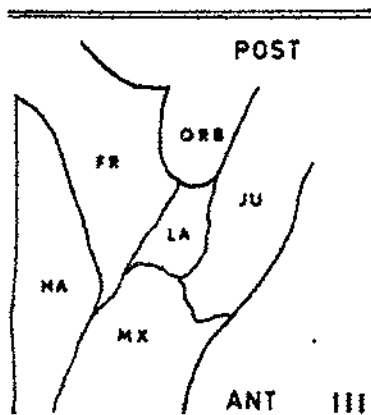
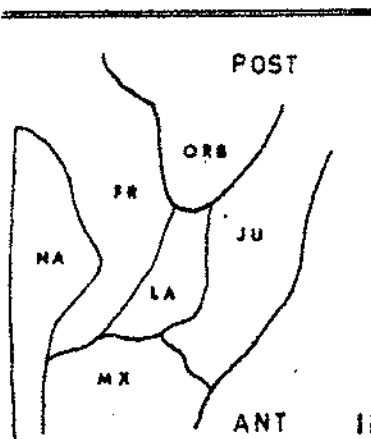
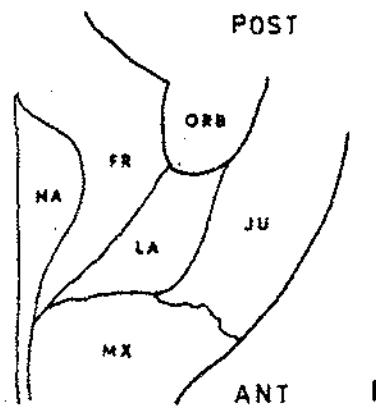


Fig. 21. Evolution de la région lacrymale dans l'espèce *Hex. protamphibius* de l'Omo: I, membre G; II, calvarium L I-8 du membre B; III, "Yellow Sands". ANT, antérieur; FR, frontal; JU, jugal; LA, lacrymal; MX, maxillaire; NA, nasal; ORB, orbita; POST, postérieur. D'après Coryndon 1969, P 477, fig 4.

relativement proches de ce qui s'observe dans la sous-espèce plus tardive.

Prémolaires. Une persistance des P/1 par des alvéoles presque bilobées et situées à égale distance des canines et des P/2 est mise en évidence sur le fossile. Les prémolaires sont disposées en rangées compactes, subégales, elles voient un développement progressif d'un stylide linguo-distal ; elles présentent plusieurs crêtes distales, et une crête linguale mésiale nettement positionnée en direction linguale soit moins mésialement que plus tard dans la série stratigraphique. Le cingulum est en petite bordure pustuleuse peu différenciée.

Les molaires. Les tubercules des molaires sont peu différents de ce qui s'observe plus tard, à peine plus coniques ; par contre une plus grande distinction est possible à l'observation du cingulum, et dans l'association des tubercules. La disposition des tubercules ne diffère pas de la forme typique, les vallées transverses sont cependant bien marquées, et les tubercules soudés l'un à l'autre relativement bas. Le cingulum est en lames basses mésialement et distalement et s'estompe lingualement et labialement le long des tubercules tout en restant présent en bordure des vallées transverses.

Une pièce en plusieurs fragments Omo 81-69-3923, 3924, 3925, des niveaux A3-4 de la formation de Shungura présente des caractères intéressants par une nette persistance de cingulum lingualement et labialement et la présence dans les vallées transverses de crêtes pustuleuses, la linguale rejoignant le lobe mésial de l'hypoconide, la labiale rejoignant le lobe distal du métaconide (voir pl. VI - B et C). Ceci étant aussi visible sur M/2 que sur M/3, ce caractère est très rarement observé sur ces dents ne l'étant qu'occasionnellement sur des D4/4 et M1/1 de Hip. amphibius. Ce caractère apparaît comme réellement archaïque dans la famille des Hippopotamidae.

Le calvarium L 1-8 des niveaux supérieurs du membre B de la formation de Shungura a servi pour tracer les caractères de la sous-espèce hexaprotodonte.

Caractères osseux :

La région lacrymale : le lacrymal est bien développé sur la face, mais reste pourtant séparé du nasal par un processus antéorbitaire du frontal long bien qu'étroit. Les nasaux sont de forme plutôt lancéolée entre les frontaux, et rétrécis sensiblement vers l'avant.

Les orbites surmontées par des apophyses des frontaux proéminentes n'atteignent pas l'élévation observée dans les formes tardives du membre G de la formation de Shungura. L'espace interorbitaire est large et à déclivité peu marquée. La boîte crânienne allongée, moins globuleuse que dans la forme évoluée. Les insertions fortement reportées vers le haut et l'arrière des muscles temporaux, le plan occipital haut et trapézoïdal aux reliefs accusés, la région tympanique peu comprimée visible notamment par la position des foramens condyliens situés en arrière des apophyses paroccipitales sont autant de caractères ancestraux dans la lignée. L'angulation supérieure marquée entre le plan du museau et l'axe de la crête sagittale est un des caractères qui apparaît le plus constant chez Hex. protamphibius, le plan occipital dépassant aussi nettement vers le haut le niveau supérieur des orbites ; ces caractères sont tous deux d'autant plus marqués dans la sous-espèce Hex. protamphibius turkanensis. En vue ventrale, les bulles tympaniques sont nettement globuleuses, les conduits auditifs ne sont pas apparents entre cavités glénoïdes et apophyses paroccipitales, débouchant sur des foramens auditifs situés

relativement proches de ce qui s'observe dans la sous-espèce plus tardive.

Prémolaires. Une persistance des P/1 par des alvéoles presque bilobées et situées à égale distance des canines et des P/2 est mise en évidence sur le fossile. Les prémolaires sont disposées en rangées compactes, subégales, elles voient un développement progressif d'un styliste linguo-distal ; elles présentent plusieurs crêtes distales, et une crête linguale mésiale nettement positionnée en direction linguale soit moins mésialement que plus tard dans la série stratigraphique. Le cingulum est en petite bordure pustuleuse peu différenciée.

Les molaires. Les tubercules des molaires sont peu différents de ce qui s'observe plus tard, à peine plus coniques ; par contre une plus grande distinction est possible à l'observation du cingulum, et dans l'association des tubercules. La disposition des tubercules ne diffère pas de la forme typique, les vallées transverses sont cependant bien marquées, et les tubercules soudés l'un à l'autre relativement bas. Le cingulum est en lames basses mésialement et distalement et s'estompe lingualement et labialement le long des tubercules tout en restant présent en bordure des vallées transverses.

Une pièce en plusieurs fragments Omo 81-69-3923, 3924, 3925, des niveaux A3-4 de la formation de Shungura présente des caractères intéressants par une nette persistance de cingulum lingualement et labialement et la présence dans les vallées transverses de crêtes pustuleuses, la linguale rejoignant le lobe mésial de l'hypoconide, la labiale rejoignant le lobe distal du métaconide (voir pl. VI - B et C). Ceci étant aussi visible sur M/2 que sur M/3, ce caractère est très rarement observé sur ces dents ne l'étant qu'occasionnellement sur des D4/4 et M1/1 de Hip. amphibius. Ce caractère apparaît comme réellement archaïque dans la famille des Hippopotamidae.

Le calvarium L 1-8 des niveaux supérieurs du membre B de la formation de Shungura a servi pour tracer les caractères de la sous-espèce hexaprotodonte.

Caractères osseux :

La région lacrymale : le lacrymal est bien développé sur la face, mais reste pourtant séparé du nasal par un processus antéorbitaire du frontal long bien qu'étroit. Les nasaux sont de forme plutôt lancéolée entre les frontaux, et rétrécis sensiblement vers l'avant.

Les orbites surmontées par des apophyses des frontaux proéminentes n'atteignent pas l'élévation observée dans les formes tardives du membre G de la formation de Shungura. L'espace interorbitaire est large et à déclivité peu marquée. La boîte crânienne allongée, moins globuleuse que dans la forme évoluée. Les insertions fortement reportées vers le haut et l'arrière des muscles temporaux, le plan occipital haut et trapézoïdal aux reliefs accusés, la région tympanique peu comprimée visible notamment par la position des foramens condyliens situés en arrière des apophyses paroccipitales sont autant de caractères ancestraux dans la lignée. L'angulation supérieure marquée entre le plan du museau et l'axe de la crête sagittale est un des caractères qui apparaît le plus constant chez Hex. protamphibius, le plan occipital dépassant aussi nettement vers le haut le niveau supérieur des orbites ; ces caractères sont tous deux d'autant plus marqués dans la sous-espèce Hex. protamphibius turkanensis. En vue ventrale, les bulles tympaniques sont nettement globuleuses, les conduits auditifs ne sont pas apparents entre cavités glénoïdes et apophyses paroccipitales, débouchant sur des foramens auditifs situés

situés particulièrement bas sur le côté du crâne, bien plus que dans la forme tardive.

Caractères dentaires :

Seules prémolaires et molaires sont en partie conservées, de la P 3/ à la M 3/ D et G. Prémolaires : les P 3/ très brisées indiquent pourtant des dents particulièrement massives et rapprochées de hex. harvardi de Lothagam et Kanapoi, soit relativement beaucoup plus robustes que dans la sous-espèce plus tardive. Les P 4/ ne sont pas visibles sur le spécimen. Les molaires sont de caractère plutôt brachyodonte par leurs tubercules coniques, laissant une large vallée transverse ouverte bas ; le cingulum mésial et distal n'atteint pas la moitié de la hauteur des tubercules, il reste visible lingualement et labialement, étant peu étiré labialement.

Observations sur Hex. protamphibius turkanensis :

Les caractères les plus archaïques rencontrés sont dans la structure des prémolaires supérieures, dans la forme de la boîte crânienne avec la forte élévation du plan occipital et dans l'allongement relatif de la région symphysaire de la mandibule en correspondance à la nette proclivité des incisives inférieures, qui apparaissent associés dans cette sous-espèce à l'hexaprotodontie caractéristique.

- Hexaprotodon protamphibius protamphibius - ARAMBOURG - 1944 :

Holotype : Calvarium holotype de l'espèce. Institut de Paléontologie, Paris.

Locus Typicus : formation de Shungura, vallée de l'Omo, Ethiopie.

Stratum Typicum : niveaux Plio-Pleistocènes : les membres C à G de la formation de Shungura.

Diagnose :

1 - Hippopotame tétraprotodonte, de taille équivalente à la sous-espèce hexaprotodonte.

2 - Région lacrymale ou lacrymal et processus antéorbitaire du frontal atteignent une taille voisine, le lacrymal restant généralement séparé du nasal.

3 - Museau et axe de la crête sagittale présentant une angulation nette ; palais et plan supérieur du museau étant parallèles.

4 - Orbites moyennement élevées.

5 - Boîte crânienne nettement globuleuse déterminant un cerveau plus globuleux en proportions que HiP; amphibius.

6 - Plan occipital trapézoïdal relativement bas mais toujours plus élevé que les orbites qui sont moyennement élevées.

7 - Compression basicrânienne avancée, répercutée dans la compression des bulles tympaniques, et dans la position des forams condyliens.

8 - Symphyse mandibulaire tendant à se raccourcir et se redresser ; branches horizontales plus courtes avec incurvation inférieure sous les prémolaires.

9 - Dents frontales, canines et incisives restant relativement réduites comparées à la denture jugale.

10 - Dents jugales à tendance marquée vers l'hypsodontie.

Diagnose différentielle : voir pour la sous-espèce Hex. Protamphibius turkanensis.

Observation sur le matériel de Hex. protamphibius.

En plus du matériel relativement bien corrélé et repéré stratigraphiquement existent d'anciennes récoltes qui ont permis la caractérisation de l'espèce Hex. protamphibius : collection du Bourg de Bozas et collection Arambourg de l'Omo conservées à l'Institut de Paléontologie à Paris, collection Leakey de l'Omo conservée au TILLMIAP de Nairobi (Kénya).

Liste de matériel : complémentaire de celle de C. ARAMBOURG, 1948, et de celle de S.C. CORYNDON et Y. COPPENS 1973. Matériel conservé au Muséum, Addis Abeba.

Membre B, formation de Shungura. L I-6, mandibule ; Omo 28-67-918 hémisymphyse mandibulaire gauche ; Omo 28-67-717 mandibule ; Omo 28-67-449, symphyse mandibulaire ; Omo 28-67-350 M 3/D ; Omo 28-67-387, M 2/ - M 3/G ; Omo 3.0-68-256 palais ; Omo 3.0-68-572 symphyse mandibulaire ; Omo 3.0-72-10 boîte crânienne ; MEMBRE C, L 17-10, calvarium ; L 53-4, calvarium ; L 42-I, astragale G ; L 47-85, astragale D ; L 23-27, astragale G ; L 59-2, astragale G ; L 47-26, astragale D ; L 32-29, astragale G ; L 32-110, astragale D ; L 54-8, astragale G, L 78-65, astragale D ; L 59-3, astragale G ; L 78-62, M I/ - M 3/ G ; Omo 53-68-3194, mandibule ; Omo 53-1000, calvarium ; Omo 18-149, calvarium ; Omo 18-278 P 4/ - M 3/G ; 18-276, P 4/ - M 2/D ; Omo 18-277, M I/-M3/ G ; Omo 18-661, calvarium ; Omo 18-149, calvarium ; Omo 18-279, M I/-M2/D ; Omo 34-73-895, symphyse mandibulaire ; MEMBRE D, L 76-2, mandibule ; L 21-51, mandibule incomplète ; L 92-I, P /2 - M /3 D ; Omo 119-73-4368, symphyse mandibulaire jeune ; MEMBRE E, Omo 176-73-970, astragale G ; Omo 176-73-971, calcaneum G ; L 5/6-70, calvarium incomplet ; L 8I-I, palais en deux morceaux ; L 4-29, mandibule ; L 26-52, mandibule ; Omo 57-68-3193, symphyse mandibulaire ; Omo 57-69-4300, astragale G ; Omo 57-69-2986, astragale ; Omo 57-69-430I, astragale G ; Omo 57-68-3130, astragale D ; Omo 57-68-3112, astragale G ; Omo 57-4-72-7, symphyse mandibulaire ; Omo 57.5-72-65, symphyse mandibulaire ; Omo 57.5-72-444, palais édenté ; Omo 57.5-72-45I, hémimandibule D ; 57.5-72-36, fragment mandibulaire ; Omo 57.5-72-86, symphyse mandibulaire ; Omo 57-582, M 2/ - M 3/ G ; Omo 57-68-537, astragale D, Omo 57-69-430I, astragale G ; Omo 57.5-72-68, astragale D ; MEMBRE F, Omo 174-73-77I, hémimandibule D ; Omo I E-67-68I, astragale G ; L 79-I, calvarium ; L 64-7, mandibule, frag (jeune) ; L 39-5, mandibule, frag ; L 52-84, astragale D ; L 52-8, astragale D ; L 52-85, astragale D ; L 39-4, astragale G ; MEMBRE G, Omo 242-73-4782, calvarium ; Omo 142-73-7, calvarium ; Omo 196-73-996, mandibule ; Omo 9-611, M 2/ - M 3/D ; Omo 9-72-I, symphyse mandibulaire ; Omo 210-73-1818, arrière de calvarium ; Omo 9-68-270, astragale D ; Omo 210-73-1873, astragale G ; L 16-177, calvarium ; L 16-I, calvarium ; L 67-53, astragale G ; L 73-20, astragale G ; L 80-32, astragale G ; L 16-11, astragale G ; L 25-103, astragale G ; L 44-26, astragale D ; L 16-134, astragale D ; L 29-8, astragale D, L 16-163, astragale G ; L 25-141, astragale G ; L 16-22, M I/ - M 3/ D ; Omo I B-69-2830, P /4-M /IG ; Omo IB-69-2824, M /2 - M /3 G ; Omo IB-69-2823,

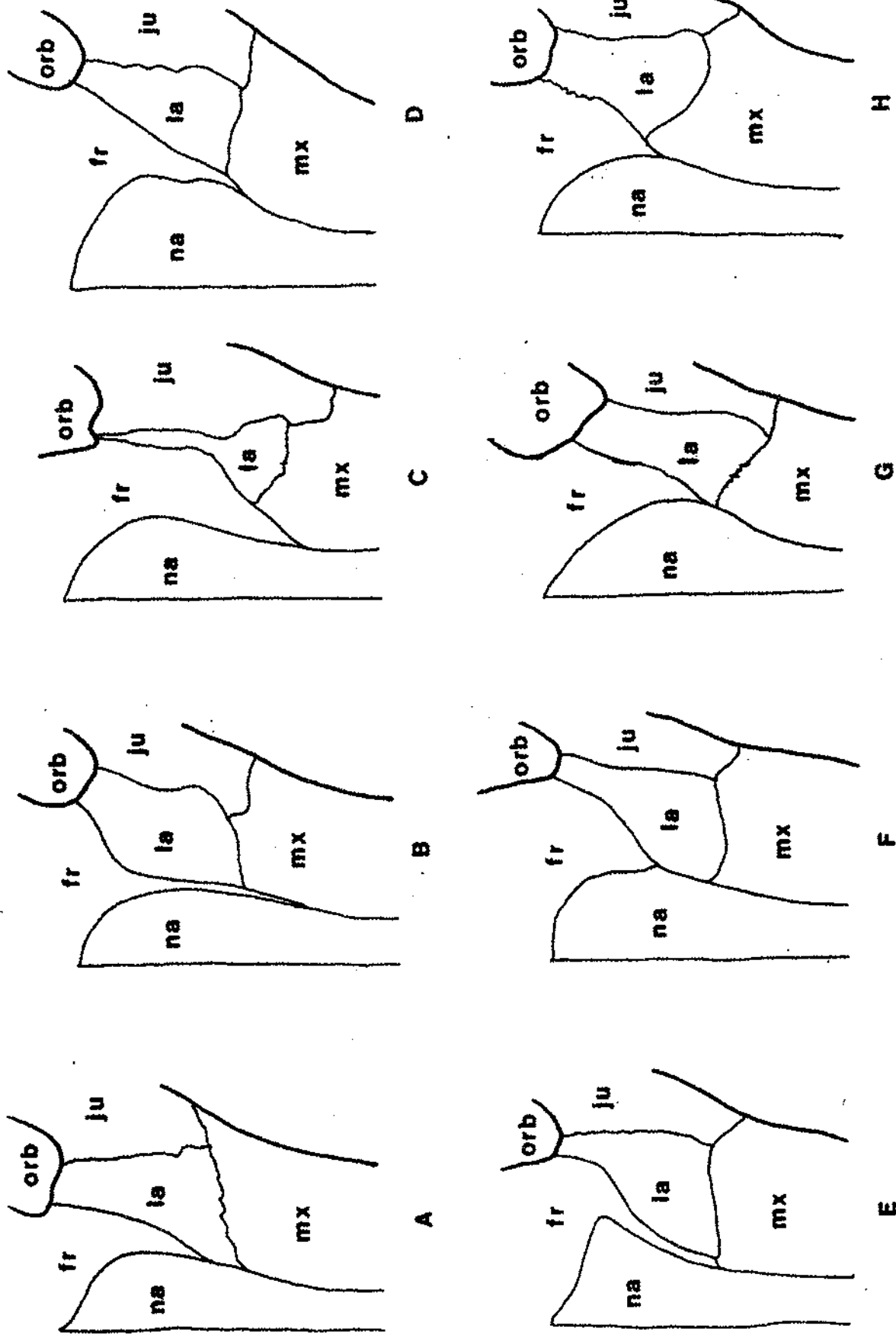
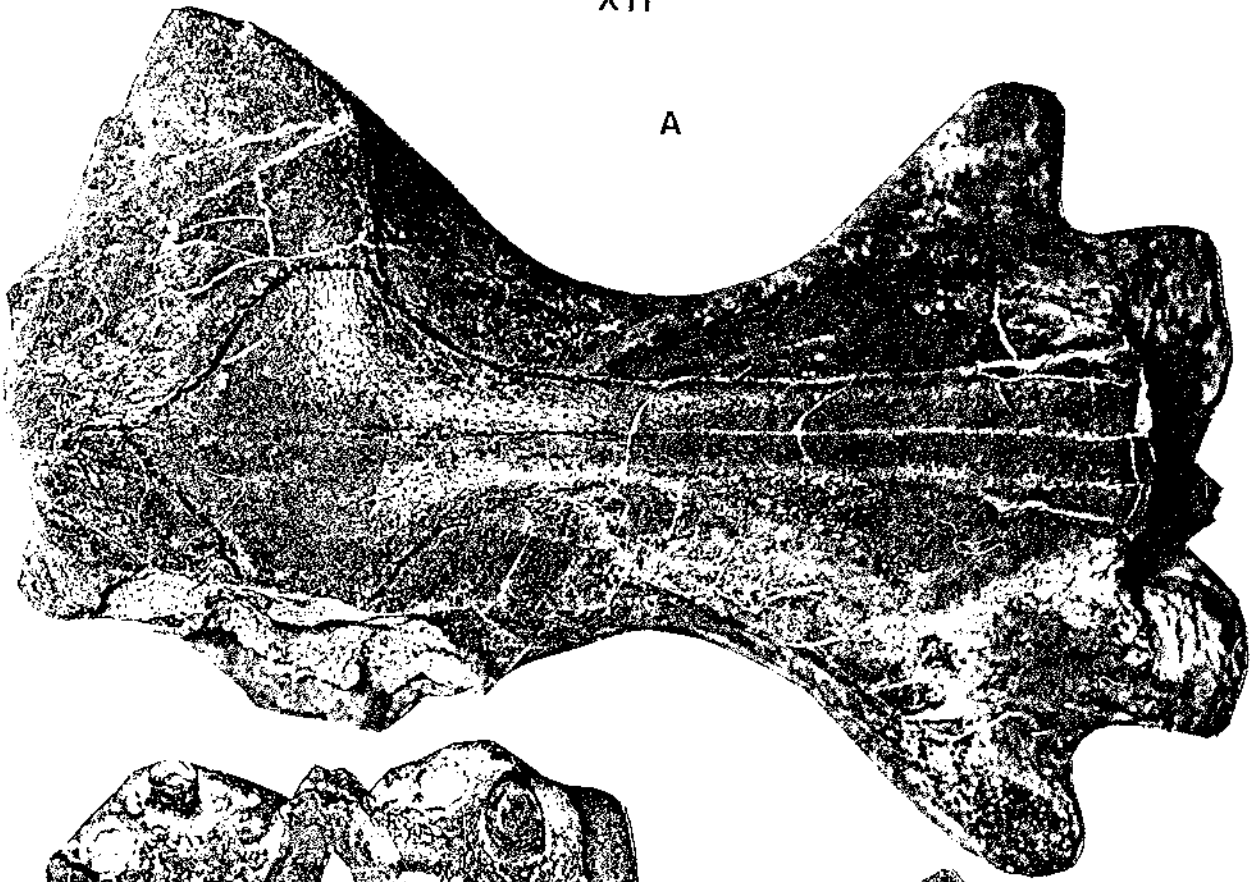
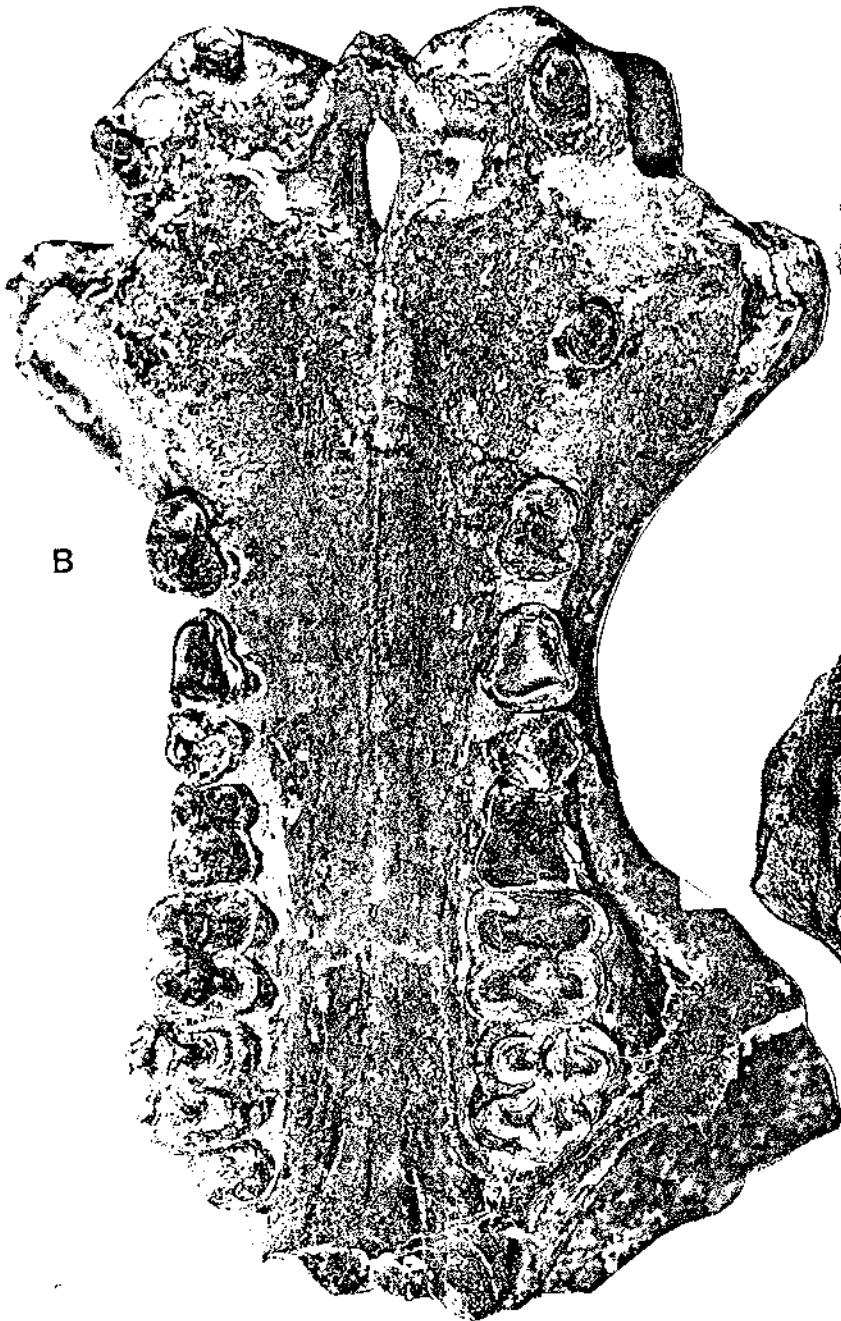


Fig: 22. Quelques variations morphologiques observables dans la région lacrymale chez *Hex. protamphibius*.
 Légende: fr, frontal; ju, jugal; la, lacrymal; mx, maxillaire; na, nasal; orb, orbite; A, Omo 40-68-631.
 du membre C; B, L 17-10 du membre E; C, L 5/6-70 du membre E; D, L 7-I du membre G; E, Omo 75-70-835
 du membre G; F, Omo 75-69-279 du membre G; G, Omo 2-68-235 du membre G; H, Omo 2P-67-180 du membre G.

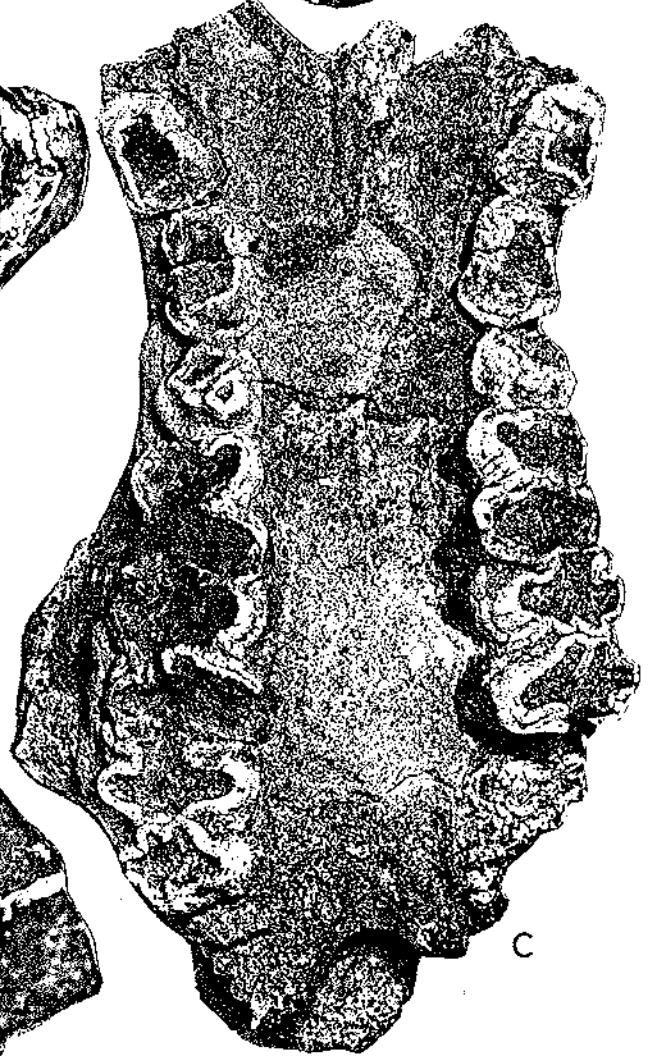
A

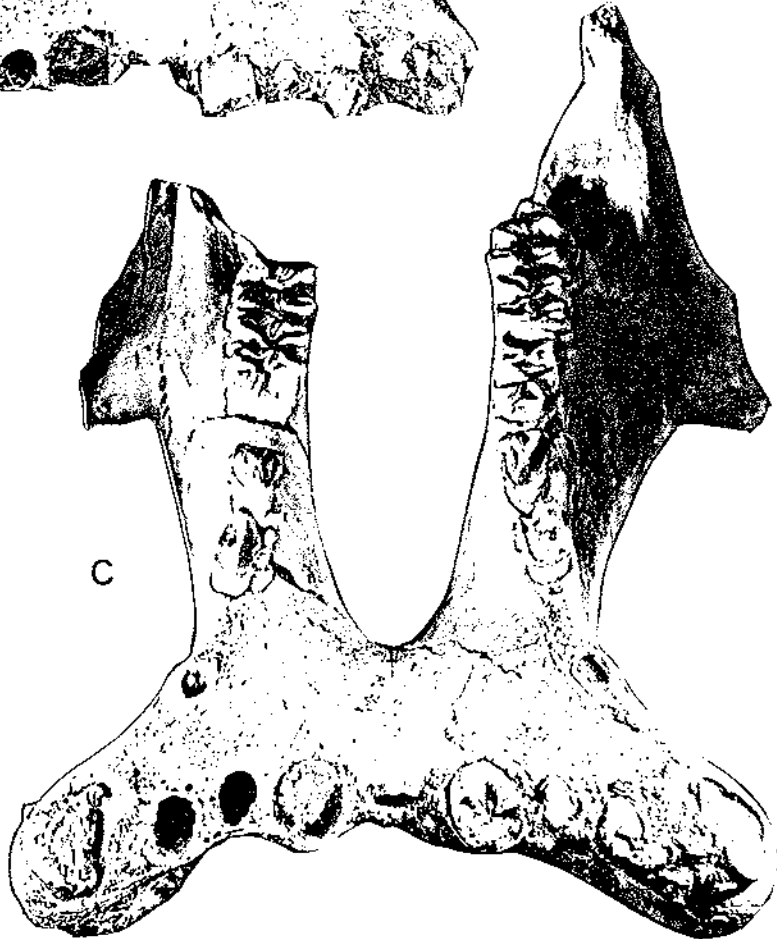
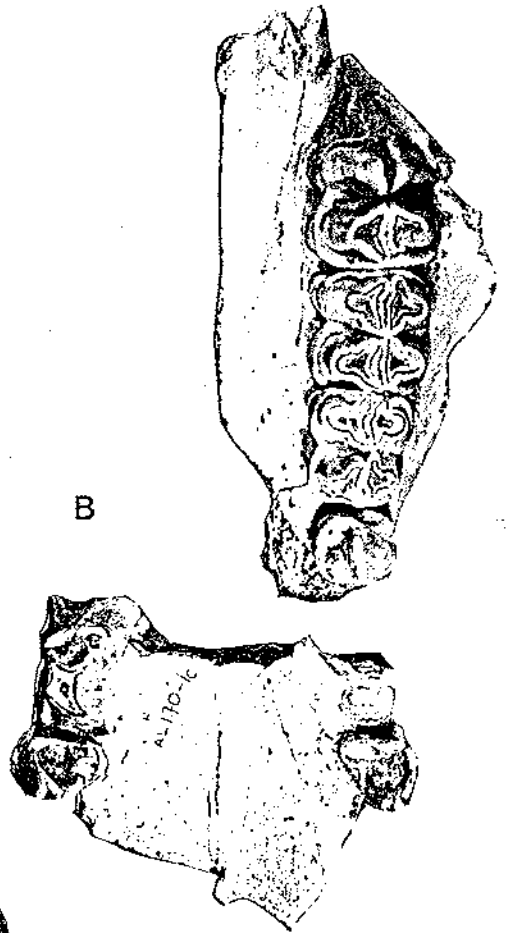
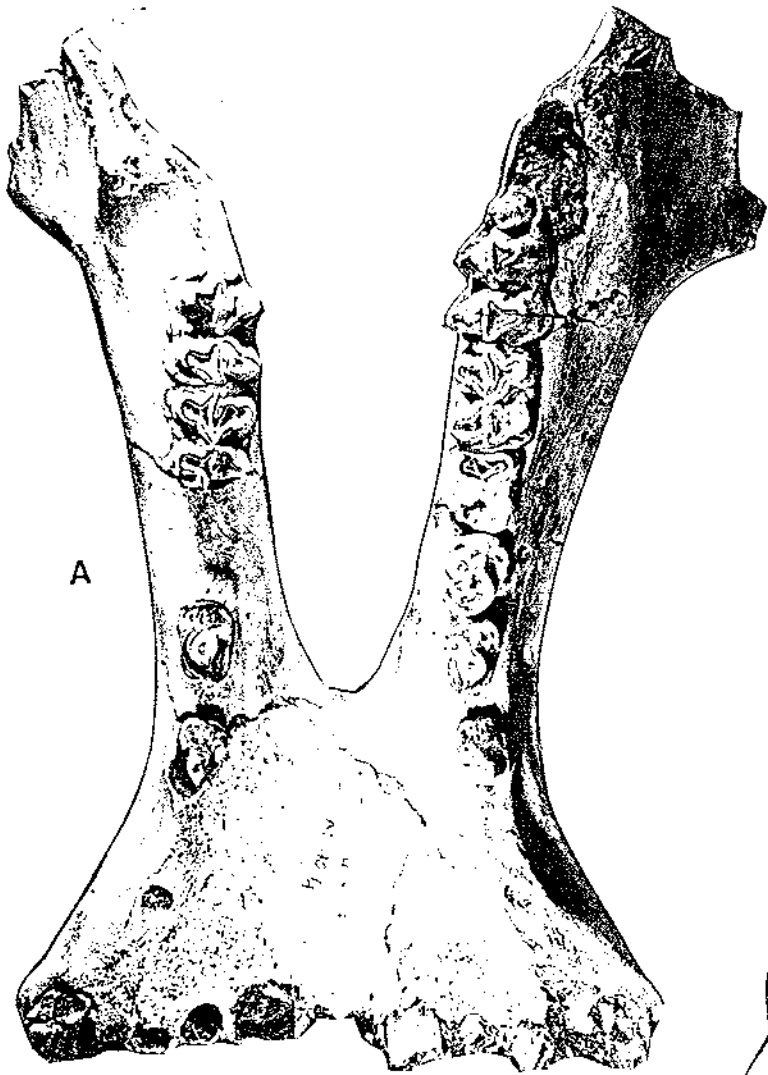


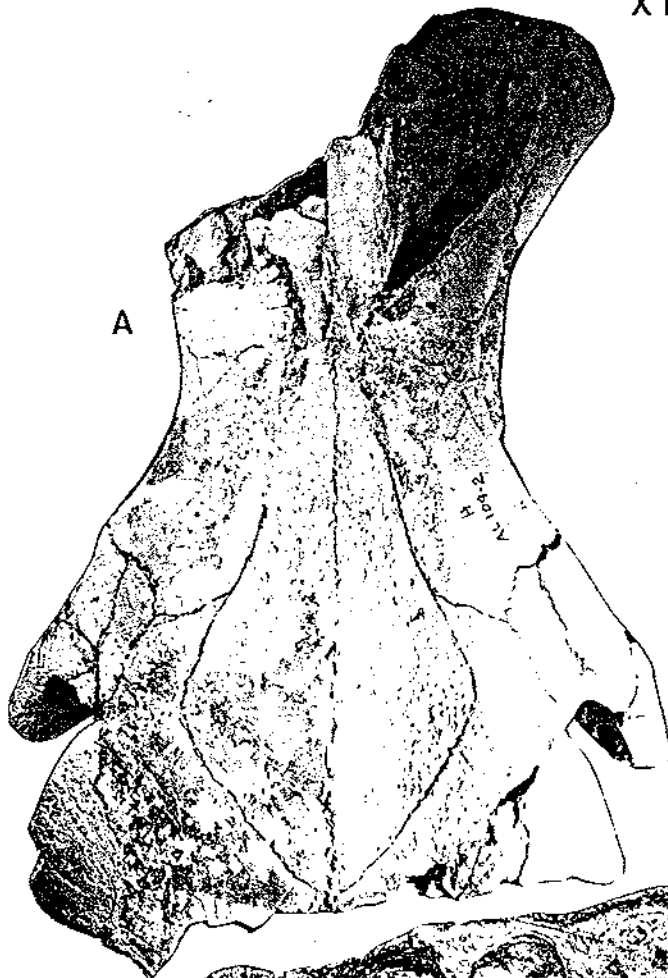
B



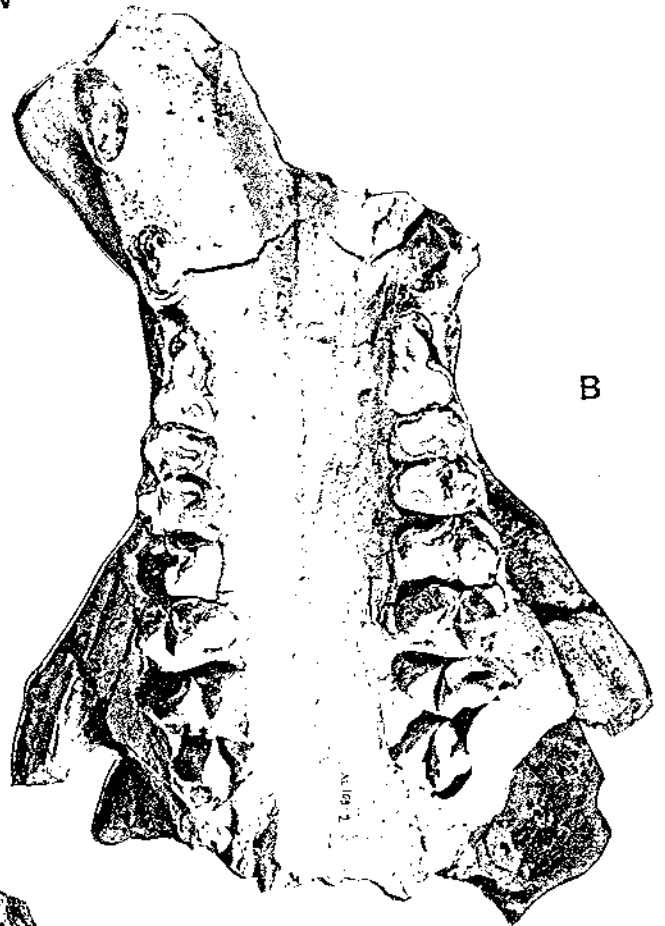
C







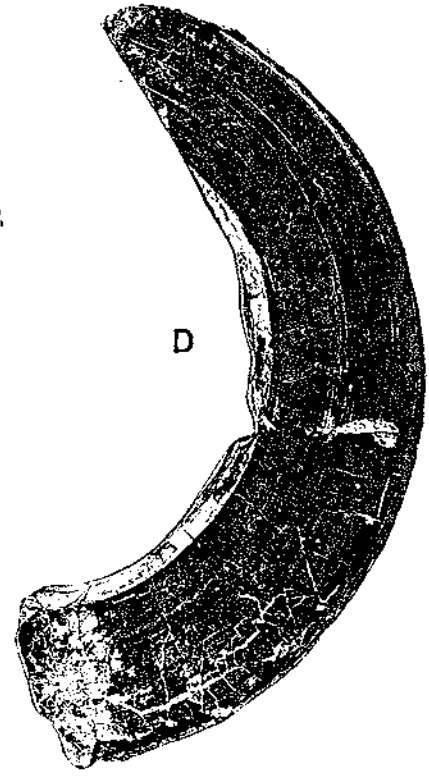
A



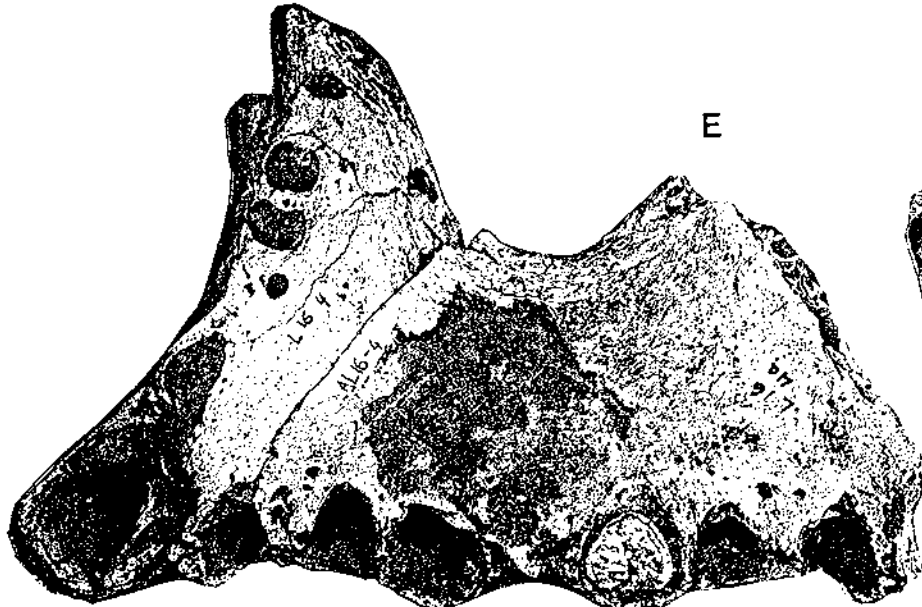
B



C



D



E

M / I - M / 2 D ; Omo I B-69-2822, M 2/ - M 3/ G ; Omo 2-68-3149, calvarium ; Omo 2-68-235, calvarium : Omo 2-68-234, mandibule ; Omo 2-68-187, calvarium ; Omo 2-68-180, calvarium ; Omo 2-67-942, mandibule ; Omo 6-69-2792, calvarium ; Omo 6-69-279I, hémimandibule D ; Omo 6-69-2992, calvarium ; Omo 29-69-2975, astragale D ; Omo 29-69-2976, astragale G ; Omo 29-69-2977, astragale D ; Omo 29-69-1383, fragment mandibulaire ; Omo 29-69-2795, calvarium ; Omo 29-69-2844, hémimandibule G ; Omo 29-69-2796, calvarium ; Omo 29-69-2848, hémimandibule D ; Omo 29-69-2843, fragment mandibulaire ; Omo 29-69-2847 hémimandibule G ; Omo 29-69-2854, maxillaire droit ; Omo 29-69-2851, M 2/ - M3/ G ; Omo 29-390, hémimandibule G ; Omo 33-69-2836, hémimandibule D ; Omo 40-68-2809, M / I D ; Omo 40-69-2813, hémimandibule ; Omo 40-68-3I8I, palais, frag ; Omo 40-68-3I79, symphyse mandibulaire ; Omo 40-68-3I80, symphyse mandibulaire ; Omo 40-68-3I82, M / 3 G ; Omo 40-69-2797, calvarium ; Omo 47-7I-27I2, astragale D, Omo 47-7I-27I3, astragale D ; Omo 50-68-3I5I, calvarium ; Omo 50-662, palais ; Omo 50-68-573, mandibule ; Omo 50.3-68-3I88, hémimandibule G ; Omo 50.3-68-3I89, palais frag ; Omo 50.3-68-3I90, palais frag ; Omo 75 S-70-757, hémimandibule G ; Omo 75 S-69-2800, palais frag ; Omo 75 S-70-570, hémimandibule D ; Omo 75-69-2793, hémimandibule G ; Omo 75-69-2798, mandibule ; Omo 75-69-2794, calvarium ; Omo 75-69-2883, hémimandibule G ; Omo 75-69-2890, hémimandibule D ; Omo 75-69-289I, hémimandibule G ; Omo 75-69-2892, hémimandibule G ; Omo 75-69-3942, symphyse mandibulaire ; Omo 75-69-2865, hémimandibule G ; Omo 75-69-429I, astragale D ; Omo 75-69-4302, astragale G ; Omo 75-69-4287, astragale D ; Omo 75-69-4289, astragale D ; Omo 75-69-43I0, astragale G ; Omo 75-69-4292, astragale D ; Omo 75-69-4288, astragale D ; Omo 75-69-399I, astragale D ; Omo 75-70-835, calvarium ; Omo 75-70-836, calvarium ; Omo 75-70-827, hémimandibule D ; Omo 75-70-1286, hémimandibule G ; Omo 75-70-1289, M / 2-M / 3G ; Omo 75-70-1266, astragale D ; Omo 75 N-7I-2600, calvarium ; Omo 75-7I-2555, astragale G ; Omo 75-7I-2552, astragale D ; Omo 75-7I-2554, astragale G ; Omo 75N-7I-2566, astragale G ; Omo 75-70-I005, canine inférieure ; Omo 75N-7I-2600, calvarium incomplet ; Omo 75-7I-2548, astragale D ; Omo 75-7I-2559, astragale D ; Omo 103-72-40, M 2/ - M 3/ G ; Omo II5-73-4753, calvarium, fragment ; Omo II5-73-4756, palais, fragment ; Omo 139-72-25, mandibule ; Omo 139-72-3, symphyse mandibulaire ; Omo 20I-73-I5I4, hémimandibule G.

Description morphologique de Hex. protamphibius protamphibius ARAMBOURG 1944 :

Caractères osseux :

La région lacrymale (voir fig. 5 C, 21 et 22 ; pl. V-A).

Dès 1944, c'est la région lacrymale qui constitue pour Arambourg un point principal permettant de définir la nouvelle espèce Hex. protamphibius. La comparant chez Hex. sivalensis, Hex. liberien-sis, et Hip. amphibius, il montre l'éloignement de l'espèce de l'Omo de l'espèce actuelle Hip. amphibius d'un point de vue morphologique. En 1970, S.C. CORYNDON définit pour l'Omo une évolution de la région lacrymale de Hex. protamphibius. De façon caractéristique, le lacrymal est de petite taille comparé à Hip. amphibius, étant assez élargi vers l'avant il n'arrive qu'occasionnellement à rentrer en contact avec l'os nasal en étant séparé d'un processus antéorbitaire du frontal de longueur voisine et touchant généralement le maxillaire. L'os nasal développé en large palette vers l'arrière jusqu'au niveau médio-orbitaire, se rétrécit vers l'avant et s'arrondit couramment plus que chez Hip. amphibius au niveau des sutures maxillo-lacrymo-frontales.

Pour l'espèce Hex. protamphibius, le processus antéorbitaire du frontal est particulièrement développé dans les échantillons

provenant des membres inférieurs des formations de Mursi et Usno. Une grande variation s'observe dans le détail pour cette région dans les exemplaires des membres supérieurs de la formation Shungura, celle-ci n'est pas linéaire, seule une tendance évolutive peut être observée (voir fig. 22).

C. ARAMBOURG (1947) décrit le lacrymal comme faisant largement partie du bord orbitaire dans l'espèce Hex. protamphibius, distincte en cela de Hip. amphibius où le lacrymal ne participe que pour une faible part au bord orbitaire. Sur l'ensemble d'échantillons observés, dans plusieurs cas (calvarium L 5/6 - 70, L 79 - I, L I6 - I) le lacrymal est très réduit au bord de l'orbite. Le processus antéorbitaire du frontal s'amincit ou se réduit très sensiblement de longueur dans d'autres calvariums (L 1 - 94, Omo 75 - 69 - 2794), et (L 17 - 10, L 16 - I, Omo 75-70-835). Cette plasticité relative mise en évidence par HOOIJER (1950) pour la région lacrymale de Hip. amphibius se retrouve donc aussi dans les espèces fossiles et tout particulièrement pour Hex. protamphibius induisant à être relativement prudent par rapport aux extrêmes morphologiques observés et à ne retenir qu'une tendance globale ou la plus fréquente dans l'ensemble de la population observée. Un caractère de position, non décrit précédemment intervenant dans la morphologie du calvarium pour lui donner un aspect relativement étroit est la position assez latérale du lacrymal et du jugal chez Hex. protamphibius pour une position située beaucoup sur le dessus du calvarium chez Hip. amphibius.

La région prémaxillaire :

S.C. CORYNDON (1977) a proposé une distinction des genres Hexaprotodon et Hippopotamus reposant sur l'aspect de la suture des prémaxillaires. En fait, cette suture n'est pas complète pour plusieurs espèces du genre Hexaprotodon. Hex. protamphibius protamphibius présente notamment une ouverture antérieure au niveau symphysaire, mais pas de façon générale. Les calvariums 1933-9-470 et 1933-9-340 de l'Omo présentent une telle ouverture. Cette ouverture n'est donc pas exclusive du genre Hippopotamus (voir C. ARAMBOURG, 1947 - pl. X-1 et XI-1).

Le palais (voir fig. 6-2) :

La suture prémaxillaire-maxillaire, si elle doit être considérée avec précaution, apparaît plus intéressante. Dans sa forme archaïque observable dans des espèces comme Hex. harvardi de Lothagam ou Hex. sp de l'Est Turkana elle est sub-linéaire perpendiculaire au plan sagittal et les apophyses des canines sont moins avancées que la suture vers l'avant. Les maxillaires n'y sont pas ouverts au-delà du niveau postérieur des canines ; soit une disposition très différente de Hip. amphibius où les canines se développent plus antérieurement par leurs apophyses que la suture qui n'est plus orthogonale au plan sagittal; et l'ouverture des maxillaires dépasse vers l'arrière le point postérieur des canines. Pour Hex. protamphibius, l'ouverture des maxillaires correspondant à la position très latérale des apophyses des canines est nette sans atteindre la structure observable pour Hip. amphibius. Le palais également est sensiblement plus creusé que chez Hip. amphibius entre canines et prémolaires mais beaucoup plus aplani entre les molaires proportionnellement que dans d'autres espèces du genre Hexaprotodon.

Le museau :

Hex. protamphibius protamphibius présente un museau allongé. Ce caractère se retrouve dans plusieurs espèces tant du genre Hexaprotodon que du genre Hippopotamus. Les proportions entre boîte crânienne et museau pour Hex. protamphibius protamphibius évoluent

par le phénomène double d'allongement du museau et de raccourcissement de la boîte crânienne.

Les orbites (voir pl. V-C) :

L'élévation des orbites, même dans les représentants tardifs de Hex. protamphibius n'atteint pas ce qui s'observe chez Hip. amphibius, l'ouverture des orbites étant plus latérale, regardant moins vers l'avant, soit une moindre tendance vers la vision binoculaire. Une tendance générale vers une plus grande élévation des orbites s'observe pour Hex. protamphibius tout au long de la stratigraphie, là aussi la variation individuelle excédant les valeurs que laisserait prévoir un phénomène linéaire. Le bord de l'orbite n'est jamais fermé comme c'est souvent le cas pour Hip. amphibius malgré un développement du frontal à l'arrière des orbites, mais le jugal ne développe pas de colonnette osseuse vers le haut.

La boîte crânienne :

La réduction de longueur des fosses temporales alliée à un crâne plus globuleux avec comme conséquence la réduction de longueur de la crête sagittale sont des caractères progressifs parmi les Hexaprotodon déterminant une tendance globale de la famille. Ce phénomène atteint un stade maximal dans l'espèce Hex. protamphibius au membre G. L'angulation entre ligne supérieure du museau et crête sagittale est marquée en vue latérale (voir pl. V-C).

Le plan occipital :

Le plan occipital en lui-même présente de l'intérêt par sa forme qui tout en gardant des contours sub-trapézoïdaux tend à devenir moins haut et plus élargi dans la série, avec des reliefs moins accusés dans les échantillons tardifs. Il est beaucoup plus élargi et arrondi chez Hip. amphibius et plus triangulaire dans des Hexaprotodon archaïques comme Hex harvardi.

La région tympanique :

Une compression de la région tympanique peut se suivre dans les exemplaires classés selon la stratigraphie, avec un rapprochement des condyles crâniens de l'arrière des cavités glénoïdes traçable notamment par la position des foramens condyliens, passant d'une position postérieure aux apophyses paroccipitales à une position intermédiaire entre elles. Elle est aussi visible par la compression progressive des bulles tympaniques qui ne présentent pas cependant de carène comparable à Hip. amphibius (voir pl. V-B). La structure interne des bulles tympaniques, cancellaire, étudiée par coupe sur du matériel fragmentaire (Omo 12-904) n'apparaît pas différente de celle des espèces actuelles.

La coalescence des foramens déchirés autour des bulles tympaniques apparaît semblable à l'actuel, ce caractère devant être très ancien dans la famille.

Les foramens incisifs :

La position des foramens incisifs sur le palais est différente de Hip. amphibius. Visibles sur le calvarium 1933-340, ils sont situés plutôt en position latérale que successive et en ce sens se rapprochent de la position observable dans les Hex. harvardi, qui présentent la disposition la plus archaïque.

Les foramens intraorbitaires ont aussi une disposition intéressante et sont toujours de taille inférieure à leur correspondant chez Hip. amphibius surtout en ce qui concerne le foramen du II qui est reporté très postérieurement sur le crâne au bout d'une gouttière profonde.

Les foramens auditifs par leur position s'élevant progressivement au cours de l'évolution de l'espèce, sont loin d'atteindre la position visible chez Hip. amphibius qui est maximale dans cette espèce. Cette position des foramens, ainsi que l'élévation des orbites traduit une évolution vers une meilleure adaptation à la vie aquatique et s'observe en parallèle dans de nombreuses lignées.

Moulages endocrâniens :

J. ANTHONY (1948) (in C. DECHASEAUX, 1961) a comparé les moulages endocrâniens recueillis par la mission ARAMBOURG 1933, aux deux espèces actuelles ainsi qu'à l'espèce fossile de Madagascar Hip. lemerlei. J. ANTHONY note la grande largeur relative du cerveau de Hex. protamphibius plus importante même en proportions gardées que chez Hip. amphibius. L'angle relativement grand des nerfs optiques lié à une position élevée des orbites indiquerait une adaptation au milieu aquatique. Les caractères de la selle turcique, non modifiés par la croissance se rattacherait nettement à ceux d'Hexaprotodon et ont participé à l'hypothèse de J. ANTHONY pour éloigner Hex. protamphibius d'une possible ascendance de Hip. amphibius.

Pneumatisation crânienne :

Plusieurs calvariums de Hex. protamphibius protamphibius montrent au niveau de brisures une pneumatisation importante des frontaux et des pariétaux. Cette pneumatisation, notamment au niveau des apophyses supraorbitaires des frontaux paraît s'être développée avec l'élévation des orbites. Un phénomène comparable, en plus accentué, est observable sur les crânes de Hip. gorgops et Hip. amphibius.

La mandibule :

La mandibule est d'aspect général massif, tant par sa symphyse lourde que ses branches horizontales longues et hautes.

- La symphyse mandibulaire : le matériel provenant des différents niveaux de l'Omo a fourni des mandibules dont les symphyses classées suivant la stratigraphie indiquent une tendance à leur raccourcissement relatif, les apophyses des canines pour leur part tendraient à devenir plus latérales (voir pl. VIII-A).

- Les branches horizontales : l'espèce Hex. protamphibius dans son ensemble présente une échancrure sous les prémolaires, cette incurvation inférieure ne se retrouve pas avec les mêmes modalités dans les autres espèces. La position en vue supérieure sur la mandibule de la constriction maximale du museau se trouve au niveau des P /2, ce qui est beaucoup plus antérieur que ce qui s'observe chez Hip. amphibius. Chez Hex. protamphibius protamphibius la hauteur des branches horizontales n'augmente pas sensiblement de l'avant vers l'arrière, étant relativement hautes.

- Les branches montantes : Elles sont rarement trouvées ; L I-6 est une mandibule, où elles sont bien conservées. Le processus angulaire apparaît en proportion moins développé vers le bas et l'avant que pour Hip. amphibius. Le processus coronéide est très haut, les condyles mandibulaires sont larges et situés sur un col moins étroit que pour Hip. amphibius. L'écartement vers l'arrière des branches montantes est marqué.

Caractères d'implantation dentaire :

Incisives supérieures :

Elles sont en disposition arquée, avec un diastème marqué entre les centrales, et sont placées latéralement les unes par rapport aux autres, soit différemment de ce qui peut se voir pour Hip. amphibius mais elles marquent une courbure plus importante que celle observable pour Hex. sp de l'Ouest Turkana, et plus prononcée également que pour Hex. karumensis où elles sont par ailleurs plus réduites.

Les incisives inférieures sont en disposition frontale peu arquée, étant plus arquée dans des espèces plus archaïques.

Canines supérieures et inférieures frappent par leur position très latérale qui est pourtant dépassée dans une espèce comme Hex. karumensis dans sa forme évoluée. Comparativement aux espèces qui semblent l'avoir précédé, cette position latérale des canines présente probablement un caractère apomorphe.

Les rangées dentaires jugales sont alignées tant en vue occlusale qu'en vue latérale, et leur disposition là aussi peut être interprétée comme un caractère apomorphe comparativement à Hex. harvardi de Lothagam et Hex. sp de l'Ouest Turkana.

Caractères de la denture :

Incisives supérieures :

Leur nombre étant réduit à 4 à partir du membre C de la formation du Shungura, (pièce Omo 40-63I), C. ARAMBOURG (1947) n'indique pas de caractère particulier les concernant. S.C. CORYNDON (1970) figure comme caractère particulier aux Hexaprotodon leur biseau d'usure unique terminal et court ; et précise leur disposition (1977) comme frontale suivant un arc ouvert. Ces caractères sont présentés par les échantillons Omo 1933-9-340, Omo 50-68-3I5I, leur disposition étant notée par S.C. CORYNDON et Y. COPPENS (1973). A ces données peuvent être ajoutées les constatations suivantes : les I 1/ et I 2/ sub-égales par leur taille réduite par rapport à la denture jugale ont un court diastème contrastant avec le diastème beaucoup plus important entre I 2/ et C sup, commun à l'ensemble des espèces du genre Hexaprotodon et très différent de ce qui s'observe pour Hip. amphibius. Rarement conservés, les prémaxillaires et les incisives supérieures de petite taille et de section arrondie ne mettent pas en évidence de variation majeure au cours de la stratigraphie à l'Omo.

Incisives inférieures :

Un nombre d'incisives égal à 4 est mis en évidence dès le membre B de la formation de Shungura (mandibule L 1-6) mais présentent pour plusieurs symphyses mandibulaires (Omo 103 - SN, voir pl VII-A) la persistance unilatérale d'une I /3 résiduelle très petite. C. ARAMBOURG (1947) les décrit comme cylindriques et indique les latérales comme moins inégales que les centrales comparativement à Hip. amphibius. Au vu d'un matériel plus important, (L 26-52, Omo 58-68-3I69) leur variation apparaît plus importante et elles se montrent plutôt à tendance cônique que réellement cylindriques. Les I /2 de certains échantillons peuvent ainsi atteindre une réduction très remarquable mais sans disparaître comme c'est le cas dans l'espèce voisine Hex. karumensis. Les I /2 par leur position sont situées approximativement dans l'alignement des dents jugales, de manière semblable à Hip. amphibius, mais de façon distincte de ce qui est visible pour Hex. karumensis dans sa forme non terminale, tétraprotodonte.

Canines supérieures :

J. ANTHONY est le premier dans une publication de 1946 à faire mention de l'importance des caractères de la canine supérieure dans l'espèce Hex. protamphibius nouvellement décrite et nommée, caractères auxquels C. ARAMBOURG (1947) n'attache pas une étude particulière ; et elle ne constitue pas un des éléments de la diagnose. Il faut attendre D.A. HOOIJER (1950) pour voir l'importance du développement du sillon longitudinal postérieur mise en évidence pour les Hexaprotodon d'Asie. S.C. CORYNDON dans ses diverses publications dont 1978 reprend ce caractère comme fondamental pour distinguer les genres Hexaprotodon et Hippopotamus. S.C. CORYNDON et Y. COPPENS (1973) mentionnent ce caractère pour Hex. protamphibius. L'émail est finement strié longitudinalement et disparaît du côté interne antérieur ainsi que dans la partie externe du sillon longitudinal postérieur ; sa section est plutôt arrondie que réniforme, se distinguant de la section plus triangulaire visible pour Hex. liberiensis ou plus réniforme des Hexaprotodon asiatiques. Relativement nombreuses et fréquemment conservées, leur section reste réduite en rapport aux dimensions des dents jugales, malgré une variation assez importante interprétée par S.C. CORYNDON comme exprimant un dimorphisme sexuel, par analogie à ce qui peut s'observer sur les crânes de Hip. amphibius actuel. Dans les niveaux supérieurs de l'Omo, la profondeur du sillon longitudinal postérieur tout en restant toujours bien marquée, tend à être moindre. La largeur de ce sillon apparaît en permanence toujours plus importante dans le genre Hexaprotodon que dans le genre Hippopotamus, cela est également le cas pour Hex. protamphibius.

Canines inférieures :

Elles sont notées par C. ARAMBOURG (1947) comme de diamètre réduit à très réduit, couvertes d'émail finement guilloché et portant des cannelures longitudinales. S.C. CORYNDON (1978) caractérise les canines de Hip. amphibius et des espèces du genre Hippopotamus par la présence de cannelures. S.C. CORYNDON et Y. COPPENS (1973) indiquent cependant une tendance aux cannelures pour Hex. protamphibius. Dès les échantillons de la formation d'Usno s'observent de telles cannelures longitudinales sub-parallèles, différentes de celles du genre Hippopotamus mais bien présentes et tendant à se renforcer dans la série stratigraphique (voir pl. VII A et B).

Rangées prémolaires supérieures :

C. ARAMBOURG (1947) insiste sur les courtes rangées jugales en rapport à la longueur totale du crâne pour Hex. protamphibius comparé toutes proportions gardées à Hip. amphibius. Il note la persistance des P / I monoradiculées ; si elles sont présentes sur les calvariums 1933-9-340, Omo 142 SN, L 16-I, Omo 75i-70-2I6I, elles sont absentes pour Omo 94I-67-SN. Leur présence dans l'espèce n'est pas constante. CORYNDON et COPPENS (1973) observent également pour Hex. protamphibius des séries prémolaires courtes malgré un diastème apparaissant tardivement dans l'espèce entre P / 2 et P / 3, caractère qui se retrouve en parallèle dans les deux genres, pour des représentants tardifs des espèces, par réduction de taille des prémolaires antérieures à l'origine très robustes. Les largeurs mésiales et distales des P / 2 et des P 3/ sont peu différentes et réduites par rapport à la longueur chez Hex. protamphibius. Les P 2/ sont de taille légèrement inférieure aux P 3/ ce qui est un rapport de dimensions inverse de ce qui s'observe pour Hex. harvardi, espèce plus archaïque. Elles sont constituées d'une crête linguo-mésiale, et de plusieurs crêtes pustuleuses distales aboutissant à un talon réduit, un cingulum étiré vers le bas labialement et distalement

entoure presque totalement la dent. Le tubercule prend une extension transversale par rapport à l'axe méso-distal de la dent, l'ensemble de ces caractères les distinguant nettement des prémolaires inférieures. Les P /4 (voir pl V-B et VI-A) par leur mono ou bituberculisme elles posent le problème des distinctions spécifiques sur ce caractère. Selon J. HARRIS (comm. pers.) cette distinction sur le nombre de tubercules n'aurait pas la valeur de rang spécifique qui lui a été couramment attribuée pour les Hippopotamidés. Sur l'échantillonnage de l'Omo, l'observation s'impose de la présence de prémolaires mono et bituberculées de taille peu modifiée par le bituberculisme, présentes dans les différents niveaux stratigraphiques, et associées à des molaires de taille semblable. De plus, sur un même individu peuvent s'observer des variations de la P 4/ droite à la gauche (voir pl V-B). Il semble donc que pour une part relativement réduite de la population, puisse se reconnaître une persistance de caractères archaïques dans la présence de P 4/ bituberculées sans que cela implique réellement la présence d'une espèce distincte. Ce caractère, au moins pour l'espèce Hex. protamphibius, de non fixation du mono ou bituberculisme de la P 4/, diminuerait son importance par rapport à ce que S.C. CORYNDON dans ses diverses publications a pu démontrer entre différentes espèces des genres Hippopotamus et Hexaprotodon. Un cingulum bien développé entoure le ou les deux tubercules. Il disparaît labialement.

Prémolaires inférieures :

Les P /1 tendent à être plus fréquemment absentes des mandibules, tout en se retrouvant sur certains échantillons (L 5/6 -55, L 1-6) au moins à l'état d'alvéoles ouvertes. Leur absence apparaît plus générale sur les mandibules des membres supérieurs de la formation de Shungura, comme C. ARAMBOURG (1947) l'a mis en évidence sur le matériel Omo ancien.

P /2 et P /3 sont bien distinctes par leur robustesse, mais ainsi que les P /4 contrairement à l'observation de C. ARAMBOURG (1947) sur le matériel Omo 1933, le matériel des missions récentes a mis en évidence la présence de stylides linguo-distaux sur les prémolaires inférieures avec une fréquence assez forte et seulement une tendance à la réduction dans les échantillons des membres supérieurs de la formation de Shungura de l'Omo (voir pl VIII-A). Dans le cas des P /4, ce stylide accessoire tend à occuper une place moins distale, mais n'atteint jamais le développement d'un véritable tubercule comme c'est le cas pour des espèces plus archaïques. L'ensemble des prémolaires inférieures est caractérisé par la compression linguo-labiale des dents, constituées d'une crête mésiale et de plusieurs crêtes distales plus ou moins pustuleuses ; le cingulum de même hauteur lingualement et labialement remonte le long du tubercule entre les deux racines, il est un peu plus haut et fort distalement que mésialement. Les P /4 à un degré moindre que les P 4/ mais cependant marqué présentent des facettes d'usure décalées par le fait de leur position transversale par rapport à l'axe des rangées dentaires.

Les molaires supérieures :

S.C. CORYNDON (1978) indique que la morphologie des molaires des Hippopotamidae est des plus stables. De nettes différences s'observent cependant à ce niveau entre diverses espèces d'Hexaprotodon même si ce ne sont pas les caractères les plus distinctifs de ces espèces. Hex. protamphibius se caractérise par des molaires le plus généralement brachyodontes au moins sur la plus grande partie de la séquence de la formation de Shungura. C. ARAMBOURG (1947) puis S.C. CORYNDON et Y. COPPENS (1973) insistent sur l'aspect

simple des molaires à tubercules de forme conique au sommet, et une séparation nette des tubercules mésiaux laissant une vallée transverse bien marquée. Les seconds indiquent le cingulum des molaires supérieures comme moins continu et périphérique que ne l'indiquait le premier auteur (voir pl V-B et C, V-A).

L'importance relative du cingulum se manifeste à l'observation des séries dentaires des différents niveaux stratigraphiques. Là aussi il faut être prudent dans les variations observées, mais il se dessine une tendance peut être plus nette que celle de l'élévation progressive des tubercules par une différenciation du cingulum sur les différentes faces des molaires. A partir d'un bourrelet cingulaire assez épais et pustuleux observé pour Hex. protamphibius turkanensis à peine plus élevé mésialement et distalement se développe pour Hex. protamphibius protamphibius un cingulum mésial en lame, un cingulum distal en pointe atteignant la moitié de hauteur des tubercules, et un cingulum labial étiré au niveau des lobes principaux des tubercules. Les différents lobes des tubercules se distinguent de Hip. amphibius par des sillons interlobaires peu profonds. Surtout du côté labial de la vallée transverse peut s'observer fréquemment mais non constamment la présence d'un style bien différencié, souvent ayant l'aspect d'un simple repli du cingulum. Plus rarement s'observent des crêtes cingulaires occupant la vallée transverse (surtout sur la M I/ à un stade d'usure peu avancé).

Molaires inférieures (voir pl VIII-A) :

Les molaires inférieures, par leur compression relative linguo-labiale, ne présentent pas une brachyodontie équivalente aux supérieures (voir fig. 23), malgré des tubercules hauts, leur forme est loin de ressembler à celles de Hip. amphibius : dans le développement des tubercules, du cingulum et dans leur aspect en vue labiale. La disposition des divers tubercules est plus fréquemment proche de celle qui domine chez Hip. amphibius avec le contact au niveau de la vallée transverse métaconide-hypoconide ; les vallées transverses sont généralement plus ouvertes. Les tubercules, comme ceux des molaires supérieures ont des sillons interlobaires peu profonds ; déterminant un dessin d'usure plus triangulaire qu'en forme de trèfle. Le cingulum tend à se développer mésialement et distalement en s'estompant au niveau des bords lingual et labial un vestige pouvant en rester en limite des vallées transverses sous forme d'un bourrelet formant repli. Des stylides se développent plus fréquemment labialement que lingualement, et plus couramment qu'aux molaires supérieures les styles se développent. D'autre part, dans un nombre réduit de cas (Omo 58-68-3169, Omo 75-69-2798...) les M /3 bilatéralement montrent un stylide interne du lobe distal de l'entoconide qui se réduit généralement.

L'hypoconide, bordé lui-même distalement de cingulum peut atteindre un développement particulièrement important relativement au reste de la M /3 pour certains échantillons du membre G de la formation de Shungura, tout particulièrement, participent à l'allongement de cette dent.

Dentition de lait :

La préservation des dents frontales de lait est très rare, et elles ne présentent pas de différence très importante comparativement à celles des espèces actuelles. Les échantillons de jeunes individus conservent parfois les D 2/2, plus généralement les D 3/3 et les D 4/4. Toutes sont caractérisées par leur émail fin, relativement peu pustuleux, et leurs racines largement écartées. Ces molaires de lait reflètent par leurs proportions relatives et le développement des tubercules et du cingulum les caractères de la dentition jugale définitive. Leur molarisation relative est

relativement beaucoup plus poussée que pour leurs homologues de la dentition définitive. Les D 3/3 sont trituberculées avec un cingulum formant un style ou stylide supplémentaire mésial plus développé dans les fossiles. Les D 4/4 les plus molariformes ont des tubercules antérieurs de forme simplifiée par rapport à la forme trilobée présentée par les tubercules postérieurs. Les tubercules portent fréquemment des crêtes surnuméraires ; leur aspect est toujours plus conique qu'aux molaires définitives. La largeur distale est bien plus développée que la largeur proximale, les distinguant des molaires même à un stade d'usure avancé. Le cingulum, tout en se différenciant sur ses différentes faces reste plutôt bas et n'atteint pas la complexité du cingulum des molaires. C. ARAMBOURG (1947) note à ce sujet que les stylides ainsi que les tubercules se distinguent mieux pour Hex. protamphibius que pour Hip. amphibius.

Comparaison aux autres espèces de l'Est Africain :

Les différences visibles entre Hex. protamphibius et Hip. amphibius sont pour une bonne part celles permettant de distinguer les deux genres Hexaprotodon et Hippopotamus. Pourtant certaines similitudes apparaissent entre la forme typique de Hex. protamphibius et Hip. amphibius, montrant probablement plus de parallélismes évolutifs que des affinités phylogénétiques réelles. J. ANTHONY (1948) puis S.C. CORYNDON dans diverses publications ont indiqué l'éloignement phylogénétique de ces deux espèces. La forme typique de Hex. protamphibius va plus loin dans la largeur relative de son cerveau, enfin un plan occipital trapézoïdal, des arcades zygomatiques minces, la forme des branches horizontales de la mandibule sont autant de caractères semble-t-il constants indépendants de leur stade évolutif. H.B.S. COOKE et S.C. CORYNDON 1970 comparent Hex. protamphibius et Hip. kaisensis ; dans le tableau récapitulatif, les caractères proposés expriment plus l'archaïsme de Hip. kaisensis dans la lignée Hippopotamus que des différences fondamentales. Cependant, pour Hip. kaisensis, le foramen auditif haut, la région post-glénoïde très comprimée, les canines puissantes à fortes cannelures, une symphyse mandibulaire robuste sont autant de caractères l'éloignant de Hex. protamphibius et la rapprochant de Hip. amphibius. L'espèce qui apparaît parente proche de Hex. protamphibius est Hex. karumensis ; cependant leurs caractères sont très bien tranchés au moins dans leur forme terminale, même si ces deux espèces semblent dériver d'une forme ancestrale commune. Les autres espèces de l'Est Africain actuellement décrites sont beaucoup plus archaïques pour leur présenter des ressemblances importantes. S.C. CORYNDON (1978) note que la forme ancestrale de Hex. protamphibius présente dans les formations de Mursi et d'Usno, pourrait dériver de Hex. harvardi de Lothagam et Kanapoi. Hex. harvardi, par ses orbites basses, sa crête sagittale pour l'ensemble de ses représentants ; leur forme du plan sagittal ainsi que son élévation sont également bien différents. La filiation directe des deux espèces n'apparaît pas intégralement démontrée. La sous-espèce Hex. protamphibius Andrewsii proposée par C. ARAMBOURG (1947) pour du matériel de Wadi-Natrun en Egypte décrit par C.W. ANDREWS (1902), est bien caractérisée par la brachyodontie des tubercules, et le cingulum plus proche de Hex. protamphibius turkanensis. Le matériel étant très fragmentaire presque exclusivement constitué de dents ne permet pas une connaissance suffisante pour définir les affinités réelles.

Dimorphisme sexuel :

Une variation relativement importante de taille s'observe sur les différents échantillons et S.C. CORYNDON et Y. COPPENS (1973) l'attribuent pour une part importante au dimorphisme sexuel qui serait comparable à Hip. amphibius. L'association des plus petites

canines aux crânes de petite taille n'est pas manifeste dans l'ensemble des variations observées. Dans l'espèce actuelle Hip. amphibius, une variation de 10 % s'observe entre la taille des mâles et des femelles ; la variation entre les échantillons observés excède cette valeur, et l'affectation d'une pièce même bien conservée à l'un ou l'autre sexe n'a pu être mise en évidence de façon probante.

Tendances évolutives de Hexaprotodon protamphibius :

S.C. CORYNDON et Y. COPPENS (1973) indiquent les modifications suivantes corrélables avec la stratigraphie vues dans l'espèce Hex. protamphibius :

1 - Agrandissement progressif de l'os lacrymal aux dépens de la pointe antérieure du frontal.

2 - Elévation graduelle des orbites déjà légèrement proéminentes à l'origine.

3 - Trou auditif bas, particulièrement dans les niveaux de base.

4 - Passage d'un hexaprotodontisme à un tétraprotodontisme au niveau des incisives.

5 - Augmentation graduelle de rugosité de l'émail, sur les canines.

6 - Prémolaires plus courtes par rangées gardant la même longueur et développement de diastèmes interdentaires.

Observation sur les caractères proposés :

1 - L'agrandissement de l'os lacrymal ne suit pas une évolution linéaire, la variation individuelle excédant les étapes théoriques dans les deux sens de variation.

2 - Les orbites n'atteignent jamais une élévation semblable à Hip. amphibius.

3 - L'élévation du foramen auditif reste peu importante dans toute la série.

4 - Le passage de 6 à 4 incisives semble relativement rapide, n'y ayant que peu de formes de passage.

5 - Les canines inférieures, déjà cannelées dans les niveaux de la formation d'Usno, en présentent le mieux marquées dans les séries stratigraphiques de la formation de Shungura au dessus du Membre B.

6 - L'observation des rangées dentaires laisse voir que c'est probablement plus une augmentation de longueur des molaires qu'une réduction des prémolaires, qui intervient lorsqu'on considère le rapport : longueur rangée prémolaires sur longueur rangée molaire.

Autres caractères mis en évidence :

1 - Raccourcissement et élargissement de la boîte crânienne.

2 - Hauteur du plan occipital relativement diminuée, mais élévation au-dessus des orbites toujours marquée.

3 - Compression de l'arrière crânien visible au niveau basi-crânien par une compression des bulles tympaniques, par un rapprochement relatif des condyles crâniens des cavités glénoïdes avec écartement de celles-ci, par les forams condyliens venant se placer entre les apophyses paroccipitales.

4 - Un raccourcissement symphysaire de la mandibule pour une hauteur constante déterminant une implantation plus redressée des incisives.

5 - Les apophyses des canines tendant à se développer plus latéralement, de façon plus marquée sur la mandibule.

6 - Une différenciation plus prononcée des incisives inférieures avec un renforcement relatif des centrales (voir chapitre morphométrie).

A côté des caractères évolutifs dans l'espèce Hex. protamphibius, certains caractères, par leur relative constance pendant la période considérée, et par leur originalité, peuvent être considérés comme caractéristiques de l'espèce Hex. protamphibius.

1 - L'angulation entre le plan supérieur du museau et la crête sagittale.

2 - La forme trapézoïdale du plan occipital.

3 - Les orbites ne dépassant jamais la hauteur du plan occipital.

4 - L'échancrure sous les prémolaires inférieures marquant les branches horizontales de la mandibule.

5 - Les dents frontales restant réduites en proportion des dents jugales.

6 - Les dents jugales d'une largeur relativement constante.

7 - L'architecture du calvarium et de la mandibule restant dans toute la série d'une facture relativement beaucoup moins massive que dans l'espèce Hip. amphibius actuelle, pour un allongement du crâne voisin.

Conclusion sur Hex. protamphibius :

Tout en présentant un ensemble de caractères évoluant dans le même sens que d'autres espèces d'Hippopotamidae de l'Est Africain, l'espèce Hex. protamphibius apparaît comme originale, distincte au moins dans sa forme tardive de toutes les espèces décrites dans cet ensemble géo-stratigraphique et présente une évolution qu'il est possible de suivre sur une durée de plus de trois millions d'années. Elle constitue dans l'ensemble des Hippopotamidae fossiles une des espèces les mieux connues de cette période plio-pleistocène.

Plusieurs caractères évolutifs marquent une tendance vers une meilleure adaptation à une vie aquatique.

a2) Hexaprotodon Shungurensis nov sp. :

- Holotype : calvarium Omo 56-68-3100 et mandibule associée Omo 56-68-3101 ; figuré pl II, III et IV. Muséum d'Addis Abeba.

- Paratype : calvarium L 28-55 (du membre G de la formation de Shungura), figuré dans S.C. CORYNDON et Y. COPPENS 1973, planche I.

- Locus typicus : formation de Shungura, vallée de l'Omo, Ethiopie.

- Stratum typicum : Membre C de la formation de Shungura; Pliocène supérieur.

- Diagnose :

Hippopotame du genre Hexaprotodon probablement à 6 incisives ; frontal présentant un processus antéorbitaire développé. Pas d'angulation marquée entre museau et crête sagittale. Crête sagittale courte. Région post-orbitaire courte bien marquée par une compression post-glénoïde peu prononcée, et l'angulation entre les cavités glénoïdes. Plan sagittal bas à reliefs très développés. Palais sub-horizontale portant des rangées dentaires jugales parallèles. Mandibule à symphyse longue sans échancrure sous les prémolaires. Incisives inférieures centrales bien plus développées que les latérales et particulièrement proclives. Canines arrondies et petites, de section inférieure aux molaires ; en position très latérale, aux rangées dentaires jugales. Rangées dentaires jugales de caractère plutôt brachyodonte avec des molaires à tubercules de forme simple, peu trilobée, laissant des vallées transverses ouvertes bas ; cingulum en bourrelet périphérique peu différencié et bas mésial et distal.

- Diagnose différentielle :

L'ossature de Hex. shungurensis est plus légère que celle de Hex. protamphibius. Le calvarium de Hex. shungurensis se distingue par son aspect plus arrondi du plan occipital, une vue latérale différente dans l'élévation de la crête sagittale, le cingulum des molaires plus développé sur la périphérie, des P 4/ plus souvent bituberculées. Par rapport à l'espèce Hex. karumensis, les principales différences sont dans les développements distincts des incisives et des canines, et la disposition des tubercules des molaires inférieures.

- Synonymies et bibliographie :

1969 "Petit hippopotame hexaprotodonte" ; Arambourg, Chavail- lon, Coppens, p. 760.

1973 Hippopotamus sp "A" ; Coryndon et Coppens, p. 151.

1974 "Hexaprotodonte désigné par la lettre A proche d'Hippopotamus imaquunculus" ; Coppens et Howell, p. 2276.

1976 "Hexaprotodont Hippopotamus" ; Coppens et Howell, p. 178.

1978 H. cf imaquunculus ; Johanson, Taieb, Gray et Coppens, p. 556.

1978 Hexaprotodon species "A" ; Coryndon, p. 492.

Liste du matériel :

Membre B : Omo 3.0-68-256, palais avec M I/-M 3/ D et G ; Omo 3.0-68-3235, M 3/D ; MEMBRE C, Omo 18-279, hémimandibule D ; Omo 18-70-1815, P 4/D ; Omo 18-70-1812, P 4/D ; Omo 40-427, mandibule ; Omo 43-C I, mandibule fragmentaire ; L 32-C I, palais avec P 3/ -

M 3/ D et G ; Omo 158-73-353, M 2/ - M 3/ D ; Omo 56-68-3100 et 3101, calvarium et mandibule type ; MEMBRE G, Omo 75-69-2863, palais frag ; Omo 75-71-2613, palais, frag ; Omo 75-69-2864, palais ; Omo 75-71-2589, P/4G ; Omo 93-70-483, astragale D ; Omo 130-72-15, astragale G ; Omo 254-73-4998 ; astragale G ; Omo 47-71-2694, symphyse mandibulaire ; Omo 29W-71-2538, astragale G ; Omo 29-393, palais frag ; Omo 29-394, palais frag ; Omo 50-525, c inf D ; Omo 100-2282, M 3/G, Omo 100-2266, M /2G ; Omo 100-2351, M /3D ; Omo 75-2613, palais ; Omo 75-70-991, palais ; Omo 29-68-3102, palais ; Omo 56-68-1274, toit crânien.

- Description de l'holotype :

Etat du matériel (voir pl II et III) :

Le calvarium n° 3100 de la localité 56 de l'Omo et récolté en 1968 est tronqué au niveau du bord antérieur des alvéoles des P 2/ conserve ses deux arcades zygomatiques et a subi un léger tassement dorso-ventral. Les rangées P 4/D à M3/D et P 3/G à P 4/G plus M 2/G et M 3/G sont conservées. La mandibule n° 3101 de la même récolte est tronquée à l'arrière des M /3 gardant le seul processus angulaire droit. I /1 à I /3 C, P /2, P /4 à M /3 sont conservées à droite et I /1, I /2, C, P /4, M /2 et M /3 le sont à gauche.

- Le calvarium :

Région lacrymale.

Les sutures du lacrymal ne peuvent pas se suivre tout du long autour de cet os sur l'holotype ; un processus antéorbitaire du frontal est cependant visible, le nasal fortement bombé supérieurement est bien élargi vers l'arrière. La structure de cette région doit s'observer sur le calvarium L 28-55 du membre F de la formation de Shungura (voir pl IV-Bet C).

Le calvarium type ne conserve pas les incisives, des arguments sur les facettes d'usure de la mandibule indiquent un hexaprotodontisme probable (voir pl II-B). Les orbites sont peu surélevées ménageant un espace interorbitaire large et relativement plus plan que chez Hex. protamphibius. Le frontal borde l'arrière de l'orbite par une large lame limitant la constriction post-orbitaire. La boîte crânienne (voir pl III-A) tout en étant relativement longue est plus basse que pour Hex. protamphibius protamphibius. La crête sagittale est remarquablement courte et basse, sub-linéaire et sans angulation nette avec le plan supérieur du museau, différant en cela de celui de Hex. protamphibius. Le plan occipital, malgré l'écrasement léger intervenu en cours de fossilisation, apparaît nettement plus bas que pour Hex. protamphibius protamphibius, plus proche dans son relief de Hex. protamphibius turkanensis. La disposition des arcades zygomatiques présente un schéma également plus archaïque que dans l'espèce bien représentée de l'Omo, dans les mêmes niveaux.

Le crâne en vue ventrale montre une structure tout aussi archaïque par des cavités glénoïdes basses et des bulles tympaniques bien globuleuses. Les foramens condyliens se situent en arrière des apophyses paroccipitales. Les condyles courts et globuleux ont une position remarquablement reculée. Tout en étant en position basse, les cavités glénoïdes ont une concavité latéro-postérieurement très bien marquée, proportionnellement plus que pour Hex. protamphibius des mêmes niveaux. Les arcades zygomatiques sont relativement hautes et robustes et les jugaux n'atteignent pas le bord des cavités glénoïdes. Cela indique un stade moins évolué (partagé également par Hex. protamphibius) que pour Hip. amphibius. Les apophyses paroccipitales sont longues sur le fossile, mais peuvent atteindre un développement au moins équivalent chez Hex. protamphibius (calvarium

Omo 2 - 1968 - 3I49) tout en étant généralement plus courtes. Le palais est particulièrement plan jusqu'au niveau antérieur des P 2/.

Le bord vertical du maxillaire est plan au-dessus des prémolaires et des molaires indiquant une constriction du museau relativement longue. Les nasaux sont de forme apparemment bombée.

Caractères d'implantation dentaire :

En considérant les facettes d'usure sur les incisives inférieures, les incisives supérieures doivent être en disposition frontale au nombre de six, selon une ligne peu incurvée.

Les apophyses des canines, en compte tenu de leur position correspondantes sur le maxillaire et sur la mandibule, doivent être très latérales. Les rangées dentaires jugales sont typiquement parallèles et sans diastèmes entre les prémolaires (voir pl II-A et IV-A). La persistance des P I/ n'est pas certaine. Ces rangées dentaires jugales sont également en vue latérale en disposition sublinéaire soit proche de ce qui s'observe pour Hex. protamphibius, mais différent de ce qui peut se voir pour d'autres espèces du genre Hexaprotodon.

Caractères dentaires :

Le spécimen Omo 50-474, du membre G de la formation de Shungura, attribué à l'espèce Hex. shungurensis, présente des dents frontales : incisives et canines de petites dimensions relatives. Les alvéoles des P I/ monotuberculées sont présentes, leur fréquence dans l'espèce n'a pu être déterminée. Les alvéoles des P 2/, de même taille que celles des P 3/ visibles sur l'holotype correspondent à des dents comparables. Leur aspect simple (par des racines mésiales et distales équivalentes) est proche de Hex. protamphibius. Le bourrelet cingulaire périphérique y paraît pourtant mieux marqué. Les P 4/ bituberculées sur l'holotype ne se retrouvent pas sur un autre calvarium : L 28-55 (voir pl IV-A). Cela pourrait indiquer une variabilité de même ordre que celle de Hex. protamphibius. Le bourrelet cingulaire y est cependant très épais et les deux tubercules bien développés ont une morphologie rappelant un stade archaïque.

Les molaires supérieures (voir pl II-A et IV-A) :

Les M 2/ et les M 3/, seules conservées, sont des dents typiquement brachyodontes très archaïques par leurs rangées de tubercules accolés deux à deux et séparés par des vallées transverses larges. Un bourrelet cingulaire épais et pustuleux rétréci au niveau de la vallée transverse entoure toute la dent et se différencie à peine mésialement et distalement, il est peu étiré labialement. Les tubercules de forme simple sont à sillons interlobaires peu profonds déterminant des figures d'usure en trèfles à peine invaginés. Les M 2/ et M 3/ sont rétrécies distalement ; seuls les métacone et métaconule de M 3/ ont leurs lobes distaux simplifiés, associés à un rétrécissement distal de la dent plus prononcé que pour les M 2/ (où l'on observe une facette distale d'usure).

La mandibule (voir pl II-B et III-C) :

Caractères osseux :

Dans ses proportions globales, elle est proche de celle de Hex. protamphibius. La symphyse est longue et basse, avec un plan sus-incisif très vaste et sub-triangulaire dont la base sert d'insertion à des incisives particulièrement proclives et basses ; les alvéoles des canines se développent très latéralement. Les branches

horizontales se développent en hauteur de façon progressive d'avant en arrière sans présenter de déclivité sous les prémolaires antérieurement comme cela a été observé pour Hex. protamphibius. Le processus angulaire, seul reste des branches montantes, se développe droit (sans présenter de courbure vers l'avant).

Caractères d'implantation dentaire ;

Les incisives et les canines sont situées sur une même ligne frontale, en vue supérieure. Vues de face, les incisives n'ont pratiquement pas de disposition arquée. Les canines sont extérieures très manifestement à l'alignement des dents jugales. Les rangées dentaires jugales, de même manière que les supérieures sont sub-parallèles en vue supérieure et sub-linéaire en vue latérale. Les molaires ne sont pas implantées verticalement sur la mandibule, mais elles sont inclinées vers l'intérieur. L'usure des dents se trouve plus marquée sur les tubercules labiaux que linguaux.

Caractères dentaires :

Les incisives sont au nombre de cinq inférieures sur la mandibule holotype du fait de l'absence de l'incisive latérale gauche, trois incisives étant présentes à droite. Les facettes d'usure, par leur disposition rendent probable l'existence de six incisives supérieures. Cela indiquerait plutôt une forme hexaprotodonte. Contrairement à Hex. protamphibius protamphibius, tétraprotodonte présent dans ce niveau stratigraphique.

Les incisives centrales, à usure terminale supérieure non plane rappellent certaines incisives de la formation d'Usno isolées et non numérotées. Elles sont dans toutes leurs dimensions bien plus puissantes que les latérales, et présentent des cannelures longitudinales parallèles superficielles. Les incisives latérales petites montrent une usure terminale.

Les canines puissantes, mais restant petites comparées dans leur section aux dents jugales ont un émail finement rugueux et strié longitudinalement et semble-t-il non cannelé d'après les fragments dépassant des alvéoles. Ces canines non cannelées ne sont pas sans évoquer Hex. imagnuculus de Kaiso en Ouganda. La structure différente des molaires de cette espèce ne permet pas de définir d'affinité phylétique directe.

Les prémolaires sont des dents d'aspect tranchant comparées aux supérieures ; les P / I sont absentes des deux côtés, mais comme cela a déjà été vu pour l'espèce Hex. protamphibius, la variabilité de ce caractère ne permet pas de déterminer de stade évolutif strict sur ce caractère. Une molarisation sensible des prémolaires est visible en passant de la P / 2 simple à la P / 4 à tubercule accessoire linguo-distal bas, plusieurs crêtes distales pustuleuses et un cingulum formant une bordure crénelée.

Les molaires inférieures, malgré un aspect des tubercules assez conique, sont de tendance plus brachyodonte que Hex. protamphibius. Les tubercules possèdent des sillons interlobaires de profondeur réduite déterminant des trèfles d'usure à peine invaginés comme aux molaires supérieures, et plus proches de triangles. Le cingulum fusionne aux lobes principaux des tubercules subsistant dans les vallées transverses sans former de stylides, mésialement et distalement il est bas et étroit. La couronne dentaire est verticale au-dessus des racines. L'association des tubercules est seulement partielle car les vallées transverses sont ouvertes jusqu'au niveau du

cingulum lingual ; la disposition des tubercules est proche de Hex. protamphibius par le paraconide développé en avant du métaconide. l'entoconide n'est pratiquement pas simplifié, et s'engage entre métaconide et hypoconide uniquement sur les M /3. La fréquence relative de ce schéma semble plus élevée au vu du matériel que pour Hex. protamphibius. S.C. CORYNDON et Y. COPPENS ont figuré en 1973 le calvarium L 28-55 du membre G de l'Omo, pièce qui est attribuée à l'espèce Hex. shungurensis. Son intérêt est de montrer une région lacrymale bien conservée. Le lacrymal est de petite taille et séparé du nasal par un long processus antéorbitaire du frontal. Il n'y a pas d'angulation marquée entre crête sagittale et front, et les apophyses supraorbitaires des frontaux sont peu élevées. Les P 4/ sont monotuberculées avec un fort bourrelet cingulaire. Les tubercules des molaires sont relativement disjoints ; le cingulum est bas, surtout distalement, et tend à entourer toute la dent. Deux palais : Omo 75-7I-26I3 et L 32-68-SN du membre G sont attribués à l'espèce Hex. shungurensis. Leurs P 4/ sont bituberculées ; les tubercules des molaires de forme simple sont bas, le bourrelet cingulaire les entourant est large et bas ; les molaires sont très semblables à celles de l'holotype.

Comparaison de Hex. shungurensis avec les autres espèces de l'Afrique Orientale :

L'espèce Hex. shungurensis, bien que proche de Hex. protamphibius en est une espèce distincte (comme le démontrent la morphologie différente du crâne et de la denture. S.C. CORYNDON et Y. COPPENS ont proposé une liste de caractères soulignant l'originalité de l'espèce Hex. shungurensis définie alors comme Hip. sp "A".

(1 - The dimensions of the molar teeth lie at the shorter end of the range for H. protamphibius.

2 - The cingulum of the molars, particularly in the uppers, is high and robust.

3 - The anterior border of the zygomatic arch is robust and more vertically positioned than in H. protamphibius.

4 - The lower premolars probably have a distinct internal accessory cusp.

5 - Glenoid plate markedly curved and concave compared with a less curved and flatter glenoid in H. protamphibius.

6 - Anterior dentition probably hexaprotodont as in some early H. protamphibius.)

Les caractères nouveaux qui suivent viennent compléter la liste précédente et résument les observations effectuées sur le matériel de Hex. shungurensis.

1 - Lacrymal plus petit et séparé par un frontal à processus antéorbitaire marqué du nasal.

2 - Compression moindre de la base du crâne.

3 - Orbites restant basses même haut dans la série stratigraphique de l'Omo.

4 - Symphyse mandibulaire restant probablement plus longue proportionnellement à l'ensemble de la mandibule.

- 5 - Canines inférieures probablement non cannelées.
- 6 - P 4/ fréquemment bituberculées.
- 7 - Molaires à tubercules plus déliés, cingulum moins différencié que pour Hex. protamphibius.

A côté de ces caractères plus archaïques que chez Hex. protamphibius protamphibius d'autres caractères semblent délimiter une lignée originale par leur aspect progressif.

- 1 - Plus grande différence de taille entre incisives inférieures centrales et latérales.
- 2 - Plan occipital plus arrondi.
- 3 - Forme de la crête sagittale plus droite, moins convexe que pour Hex. protamphibius et probablement élévation moindre.
- 4 - Constriction maximale du museau sur le calvarium probablement plus longue que chez Hex. protamphibius.
- 5 - Absence d'échancrure sous les prémolaires à la mandibule.

L'espèce Hex. shungurensis se rapproche de Hex. karumensis par un ensemble de caractères partagés également avec Hex. protamphibius qui permettent d'envisager une origine commune suivant une forme fossile ayant peuplé l'ensemble du bassin du lac Turkana. Cependant, le diastème entre les incisives inférieures centrales présent pour Hex. karumensis dénote une évolution divergente pour cette espèce. Les restes fossiles ont été attribués précédemment à l'espèce Hex. imagunculus, typiquement présente dans les niveaux des formations de Kaiso en Ouganda (A.T. HOPWOOD, 1926 ; W. KRÖMMENHOEK, 1969, 1971). Hex. shungurensis, réétudiée par S.C. CORYNDON (1970) reste définie sur un matériel très fragmentaire. Les canines inférieures non cannelées, la brachyodontie des molaires, la simplicité des tubercules, l'ouverture des vallées transverses et le bourrelet cingulaire peu différencié ; les P 4/ bituberculées sont autant de caractères les rapprochant. Pourtant la forme des P 4/, le développement beaucoup plus latéral des apophyses des canines, les incisives inférieures nettement différentes des molaires plus larges pour Hex. shungurensis distinguent ces deux espèces. Une autre espèce de petite taille présente à l'Afar provisoirement nommée Hex. "Afar sp A" est comparable par un ensemble de caractères archaïques au niveau de la brachyodontie des molaires, des P 4/ bituberculées, des prémolaires inférieures bien pustuleuses, d'une symphyse mandibulaire longue et basse. Cependant la section plus arrondie frontalement des canines inférieures de l'Afar, et les incisives inférieures plus cylindriques, la réduction plus marquée des I /2 sont autant de caractères éloignant ces deux espèces fossiles. L'espèce de Koobi-Fora, Hip. cf aethiopicus serait par sa taille plus proche de Hex. shungurensis que de Hip. aethiopicus de l'Omo, mais par la disposition des tubercules des molaires, Hex. shungurensis s'en distinguerait de façon marquée.

a3) Hexaprotodon cf karumensis CORYNDON 1977
- Holotype : KNM-ER-798, calvarium incomplet et mandibule associée du site 103 de l'Est du lac Turkana.

- Paratypes : KNM-ER-1308, calvarium incomplet et mandibule associée du site 6A ; KNM-ER-1214, calvarium et mandibule du site IO4A.

- Locus typicus : Koobi Fora et Ileret, Est du lac Turkana, Kénya.

- Stratum typicum : Membre supérieur de la formation de Koobi Fora, Pleistocène inférieur.

- Diagnose émendée : Hippopotamidae de taille comparable à Hip. gorgops de formule dentaire 2I33/II33. Incisives supérieures très petites à usure terminale plane, incisives inférieures très puissantes de section supérieure à celle des canines supérieures et inférieures, situées plus ou moins en prolongement des rangées dentaires jugales. Canines supérieures petites à profond sillon longitudinal, canines inférieures sur des apophyses étroites et très latérales. Molaires basses à tubercules de forme simple, les lobes latéraux étant peu développés. Molaires inférieures particulièrement larges. Symphyse mandibulaire verticale à l'avant. Lacrymal venant souvent toucher en pointe le nasal dont il est éloigné par un long processus antéorbitaire du frontal. Nasaux développés jusqu'au niveau postérieur des orbites. Angle des arcades zygomatiques peu marqué. Membres élancés ; surfaces articulaires des os des membres à crêtes aiguës.

Les caractères des dents antérieures particularisent l'espèce Hex. karumensis parmi toutes les autres espèces décrites, par la grande taille des incisives comparativement aux canines.

- Liste du matériel :

Matériel reconnu à l'Omo, principales pièces : Omo 2-1967-177, symphyse mandibulaire ; Omo 2 - 1968 - 3106, fragment de symphyse mandibulaire gauche ; Omo 75 - 425, fragment de symphyse mandibulaire droite ; Omo 2 - SN M /2 et M /3 G ; Omo K5 - 68 - 688 M /2, M /3 D.

Citation de l'espèce Hex karumensis à l'Omo : 1978 Hexaprotodon karumensis, CORYNDON 1978, L.S.B. Leakey, p. 46.

Seules les pièces les plus différentielles qui correspondent aux symphyses mandibulaires et molaires inférieures ont pu être attribuées de façon certaine à cette espèce ; des molaires supérieures des dents isolées et des os des membres (des niveaux supérieurs de l'Omo correspondent très probablement à la même espèce. C'est L.S.B. LEAKEY (1978) qui, rapportant une communication personnelle de S.C. CORYNDON, signale cette espèce pour la première fois dans les niveaux supérieurs de l'Omo sous forme d'un spécimen isolé. Cette espèce est rare à l'Omo. Elle est trouvée dans les niveaux G à L de la formation de Shungura.

- Etude du matériel

Deux des trois fragments de symphyse mandibulaire mettent en évidence la survivance d'une incisive latérale. Présente, bien que très réduite, cette incisive latérale montre un stade évolutif moins avancé que la forme typiquement diprotodonte terminale de la formation d'Ileret de Koobi Fora de l'Est Turkana, absente sous les tufs K.B.S.

La pièce la plus complète, Omo 2 - 1967 - 177, correspond à une symphyse mandibulaire fracturée avant les P /2 et présentant un plan sus-incisif très incurvé et une face sous-incisive sub-verticale. Les apophyses osseuses des canines sont typiquement développées très latéralement et particulièrement fines ; elles dépassent antérieurement le niveau des alvéoles des incisives. La pièce est robuste, appartenant à un individu de grande taille par rapport à Hex. protamphibius, de taille proche de ce qui s'observe pour le grand diprotodonte de l'Est Turkana. Le diastème très développé sépare les incisives centrales compte aussi beaucoup pour la détermination spécifique de cette pièce fossile. Les incisives centrales sont très puissantes, de section sub-circulaire. Les incisives latérales, accolées aux centrales très réduites relativement, par leur position relative près des centrales, elles se distinguent également de Hip. gorgops. L'émail des incisives centrales et latérales n'est pas visible sur les fossiles. L'espèce sous-incisif est très relevée.

Les canines sont relativement robustes mais petites dans la symphyse et de section proche des incisives centrales, annonçant des proportions encore plus réduites pour la forme diprotodonte. Les P /1 n'apparaissent pas conservées, un fragment de racine unique de section réduite étant seul visible à droite.

La symphyse fragmentaire Omo 2 - 1968 - 3I06 montre également un large alvéole pour l'incisive centrale reportée très latéralement l'alvéole de l'incisive latérale atteint une réduction encore plus poussée que dans l'exemplaire précédent. L'alvéole de la canine gauche, de section de taille également moyenne, est courte se terminant probablement au niveau des P /2 - P /3. L'émail de la canine est typique d'un Hexaprotodon, finement strié longitudinalement, aucune cannelure n'est visible.

Le fragment de symphyse Omo 75 - 425 a l'avantage de montrer une fracture le long de l'alvéole de l'incisive centrale droite, indiquant une section plus cylindrique que conique, ce qui est un autre caractère "hexaprotodon", bien différent de Hip. gorgops. La canine n'y est pas préservée, mais les caractères de l'alvéole et de l'apophyse osseuse sont compatibles avec l'espèce Hex. karumensis. S.C. CORYNDON (1978) note pour l'espèce Hex. karumensis que les alvéoles des incisives centrales occupent toute la longueur de la symphyse. La pièce fossile Omo 2 - SN correspond à un fragment de branche horizontale portant M /2 et M /3. Ce fragment mandibulaire est de grandes dimensions, et les deux molaires sont développées et typiques dans leur grande largeur relative et dans la disposition des tubercules. Ceux-ci sont confrontés dans chaque rang et de structure simple à sillons interlobaires peu profonds. Notamment le protoconide ne se développe pas mésialement en avant du métaconide. Le cingulum mésial et distal est bas, à bords sub-verticaux et assez robustes. Malgré la grande taille des dents, ces caractères empêchent d'attribuer cette pièce fossile à Hip. gorgops, ou à Hip. amphibius.

La pièce Omo K 5 - 1968 - 688 correspondant à un fragment mandibulaire portant M /2 et M /3 D fournit les mêmes indications que la pièce précédente. Les proportions des molaires, l'écartement des incisives centrales distinguent nettement l'espèce Hex. cf karumensis de Hex. protamphibius.

Conclusion :

L'espèce Hex. cf karumensis est présente à l'Omo, mais ne

correspond qu'à une espèce peu représentée dans les sédiments. Cette espèce provient probablement de l'Est Turkana de niveaux situés sous les tufs K.B.S. L'intérêt de ce matériel est dans les caractères annonçant la diprotodontie typique de Hex. karumensis. Elle paraît très adaptée au milieu aquatique dans les biotopes de l'Est Turkana.

b) Genre Hippopotamus :

Espèce type : Hippopotamus amphibius LINNE 1758.

Autres espèces : Hip. lemerlei GRANDIDIER 1868, Hip. gorgops DIETRICH 1928, Hip. kaisensis HOPWOOD 1926, Hip. aethiopicus CORYNDON et COPPENS 1975, Hip. creutzburghi BOEKSCHOTEN et SONDAAR 1966, Hip. major CUVIER 1824.

Distribution : Du Pliocène supérieur à actuel en Afrique, Pleistocène en Europe et au Moyen Orient, à Madagascar et dans les îles Méditerranée.

Diagnose émondée : Hippopotamidae tétraprotodonte dans la forme typique, avec seule une tendance à la réduction des I / 2 dans l'espèce actuelle. Crâne à museau très allongé et boîte crânienne courte. Région lacrymale marquée par un processus antéorbitaire du frontal court à absent et un large contact entre lacrymal et nasal aussi développé que le contact maxillo-lacrymal. Molaires hautes et compactes très développées mésio-distalement. Canines supérieures à sillon longitudinal postérieur marqué mais peu profond et étroit couvert généralement d'émail. Membres trapus et courts à pieds très élargis et tous les doigts porteurs ; les articulations des os des membres ont des crêtes mousses et peu élevées.

Les espèces qui nous intéressent dans cette étude sont :

- Hip. amphibius pour les fossiles les plus récents,
- Hip. gorgops DIETRICH 1928, grande espèce Pleistocène typiquement africaine,
- Hip. aethiopicus CORYNDON et COPPENS 1975, espèce naine caractérisée à l'Omo.

b1) Hippopotamus gorgops DIETRICH 1928 :

- Holotype : récolté par DIETRICH (1928).

- Locus typicus : Gorge d'Olduvai, Tanganyika.

- Stratum typicum : Pleistocène moyen.

- Diagnose émondée : Hippopotamidae de taille très massive, dépassant la moyenne de Hip. amphibius. Forte élévation des orbites au-dessus du plan du museau, et grande élévation des apophyses supraoccipitales. Dépression interorbitaire marquée. Museau très allongé et élargi vers l'avant. L'os lacrymal tend à disparaître du bord orbitaire et est largement en contact avec le nasal très élargi postérieurement. Foramens auditifs bas à moyennement élevés. Dents antérieures hautes et très puissantes cannelées comme pour Hip. amphibius. Molaires hautes à tubercules plus simples que pour Hip. amphibius et surtout cingulum restant relativement bas et peu épais surtout distalement. Taille des molaires plus importante que pour Hip. amphibius surtout dans le développement de l'hypoconulide des M / 3. C'est l'espèce fossile la plus massive aussi bien dans les restes crâniens que dans le squelette appendiculaire.

Références bibliographiques à l'Omo :

- 1969 "Larger species of H. gorgops DIETRICH", CORYNDON p. 477.
 1970 "Similar to H. gorgops", CORYNDON p. 145.
 1970 "Larger species of H. gorgops DIETRICH", CORYNDON p. 113.
 1973 Hippopotamus cf amphibius, CORYNDON et COPPENS p. 153.
 1975 Hippopotamus amphibius, COPPENS p. 891.
 1975 Hippopotamus gorgops, CORYNDON et COPPENS p. 1780
 1976 Hippopotamus amphibius (H. gorgops), COPPENS et HOWELL
 p. 178.
 1978 Hippopotamus gorgops, LEAKEY, p. 47.
 1978 "Large tetraprotodon very like Hippopotamus amphibius",
 CORYNDON, p. 491.

- Liste de matériel :

Membre de l'Omo, Omo 57.5-72-10, omoplate frag ; Omo 57-69-2802, M 3/ ; Omo 57.4-72-100, astragale D ; Omo 92-73-974, astragale D ; L 26-56, symphyse mandibulaire ; Omo 169-73-899, unciforme D ; Omo 9I-70-2449, P 4/ ; Membre F, Omo 33-69-4I55, P 3/ - P 4/ G ; Omo 33-70-3I88, I 1/ ; Omo 100-70-1912, I sup ; Omo 33-73-3236, P 3/- M 3/G ; Membre G, Omo 9-72-I, symphyse mandibulaire ; Omo 29-68-328I, M 2/D ; Omo 29-69-2859 P 4/D ; Omo 29-69-2858 M I/ - M 2/D ; Omo 29-69-3674 P 4/D ; Omo 75s-70-538, calcaneum G ; Omo 29-70-270, M /2-M /3G ; SH 2.3-67-372, axis ; Omo 93-70-489, astragale D ; Omo 93-70-589, astragale G ; Omo 75.Sb-70-38I, astragale D ; Omo 47-7I-27I4, rotule G ; Omo 258-73-5384, rotule G ; Omo 47-68-3332, M 3/D ; Omo 47-68-3346, M /2D ; Omo 2I5-73-4I46, astragale D ; Omo 78-70-I22I, P /4D ; Omo 29-67-560, omoplate, frag ; L 29-66, astragale D ; Membre H, Omo 8-7I-6II, semi-lunaire ; Omo 74-70-1973, M 2/G ; Membres K à L, Omo K I-68-3I07, calvarium frag ; Omo KI-68-630, fragment de maxillaire ; Omo K5-68-3I39, astragale G ; Omo K5-68-3I10, astragale G ; Omo K5-68-3I86, astragale G ; Omo K5-68-3I15, astragale G ; Omo K7-69-3987, astragale D ; Omo K7-69-3I3I, astragale D ; Omo K 7-69-3986, astragale G ; Omo K7-69-2955, astragale D ; Omo K7-69-2953, astragale D ; Omo K5-68-679, astragale G ; Omo K5-68-682, M 2/D ; Omo K5-68-645, M /2D ; Omo K5-68-646, P 2/D ; Omo K5-68-644, M /2D ; Omo K5-68-650, P 4/ ; Omo K7-69-4042, P /4D ; Omo K7-69-4040, M /2G ; Omo K7-69-4043, P 4/D ; Omo K7-69-4038, M 3/D ; Omo K7-69-4039, M /3G.

- Extension stratigraphique :

L'espèce Hip. gorgops apparaîtrait dans le membre E de la formation de Shungura pour culminer à Kalam, après la disparition de l'espèce Hex. protamphibius.

- Synthèse de l'observation du matériel :

Le matériel correspondant à Hip. gorgops est très fragmentaire et comprend essentiellement des dents isolées et des épiphyses osseuses ; la structure crânienne n'y est donc pas reconnaissable. La présence de cette espèce est démontrée par des canines inférieures puissantes à cannelures disposés en chevrons (K 20 - 1972 - 15, K 20 - 1972 - 16, K 20 - 1972 - 10, VEO - 779...). Les nombreuses molaires supérieures et inférieures ont une structure massive à forts tubercules très hauts, mais d'aspect simple, et des vallées transverses incomplètement fermées. Le cingulum mésial et distal est épais tout en restant bas et la couronne dentaire ne déborde que

peu mésio-distalement sur les racines. Les molaires supérieures ont également un étirement labial du cingulum moins développé que pour Hip. amphibius.

Deux fragments symphysaires se rapportent à Hip. gorgops Omo 9-1972 - I et L 26-56 et se distinguent de Hex. karumensis par leurs incisives centrales rapprochées. Les alvéoles des canines sont vastes et comprimées latéralement. Les apophyses des canines bien que très latérales restent massives et sont portées par une symphyse arrondie, et redressée.

Le genre Hippopotamus se caractérise également par des incisives supérieures robustes et relativement moins courbes que pour Hexaprotodon, c'est le cas de Omo 100 - 1970 - 1912, pièce isolée, les puissantes canines supérieures sont aussi un point important et s'observent avec les échantillons suivants : Omo K 3 - 1968 - 3465 , K 20 - 1972 - 34, VEO - 759, K 5 - 1968 - 633.

Le contraste de taille avec les autres espèces de l'Omo est encore plus frappant au niveau *des membres avec notamment 23* astragales reconnues, de nombreuses phalanges, et des épiphyses osseuses de fémur, des têtes articulaires d'omoplates... Hip. gorgops, comme Hex. karumensis, pourrait provenir de l'Est Turkana, de niveaux inférieurs aux tufs K.B.S.

Conclusion sur Hip. gorgops :

L'espèce Hip. gorgops, dont la présence est bien reconnue à l'Omo n'en est qu'un élément tardif venant remplacer ou supplanter l'espèce Hex. protamphibius probablement en correspondance avec une modification de milieu favorisant les espèces de grande taille. L'état fragmentaire du matériel *montre* également des conditions différentes de fossilisation d'une part, et d'autre part indique une espèce moins fréquente dans les sédiments que Hex. protamphibius. La répartition de cette espèce au Plio-Pleistocène dans l'ensemble de l'Afrique Orientale aurait pu être relativement vaste contrastant avec l'endémisme relatif observé pour de nombreuses espèces du genre Hexaprotodon.

b2) Hippopotamus amphibius LINNE 1758 :

Population typique : de la haute vallée du Nil, Afrique du Nord-Est.

Extension de la famille : typiquement africaine du Pleistocène à l'actuel, à l'état fossile retrouvée au moins dans une forme proche jusqu'en Europe et au Moyen Orient.

Caractères ostéologiques principaux de l'espèce : Hippopotamidae tétraprotodontes de grande taille. Crâne présentant un museau très développé. Région lacrymale sans processus antéorbitaire du frontal ; à large contact lacrymal-nasal. Région post-glénoïdienne très comprimée. Bulles tympaniques comprimées et carennées. Foramens auditifs hauts. Dents antérieures très puissantes et cannelées, légèrement coniques. Canines sur des apophyses développées très latéralement et antérieurement. Canines supérieures à sillon longitudinal superficiel avec de l'émail intérieurement. Canines inférieures à cannelures en chevron de l'émail. Absence fréquente des P I/I. Les P 4/ fréquemment unituberculées. Molaires hautes à fortes lames mésiales et distales, couronne dentaire dépassant mésialement et

distalement le niveau des racines. Tubercules des molaires à lobes latéraux très développés et sillons interlobaires profonds. Symphyse mandibulaire redressée, processus angulaire de la mandibule fort et développé vers l'avant. Membres massifs et courts, à 4 doigts porteurs sub-égaux.

Matériel : F 358-I, calvarium en trois fragments.

Niveau : formation de Kalam, vallée de l'Omo, Ethiopie.

Description du matériel : Le calvarium F 358-I de la formation de Kalam est différent du matériel typique de Hip. gorgops reconnaissable à l'Omo. Les rangées dentaires conservées sont les P 4/ - M 3/ à droite et M 1/ - M 3/ à gauche. Le palais est également préservé, sans être en connection, entre la partie droite et gauche ainsi que l'arrière du calvarium. Le plan occipital est très large pour sa hauteur, et supporte de puissants condyles crâniens particulièrement globuleux. La partie arrière des arcades zygomatiques est massive et laisse place à des cavités glénoïdes très étendues antéro-postérieurement et latéralement et à concavité à peine prononcée. Les forams auditifs sont plus bas que pour Hip. amphibius actuel. La crête sagittale est très courte, et l'arrière de la boîte crânienne montre une cavité cérébrale réduite. D'après l'inclinaison des crêtes pariétales, les orbites de la pièce fossile devaient être bien proéminentes. Un caractère frappant est dans les reliefs du plan occipital beaucoup moins accusés que pour Hex. protamphibius par exemple, cela traduit une compression avancée de l'arrière crânien qui concoure avec l'allongement relatif du museau pour donner les proportions caractéristiques du genre Hippopotamus. Elles sont retrouvées seulement à des degrés divers de parallélisme évolutif dans le genre Hexprotodon.

La structure des dents jugales est particulièrement massive comparée au reste du matériel ; l'usure avancée des molaires ne permet que de connaître partiellement les caractères de ces dents.

La P 4/, bien que partiellement brisée, est typiquement monotuberculée, entourée d'un cingulum épais et pustuleux. La couronne dentaire des M 1/ est presque totalement usée. Les M 2/ assez fortement usées montrent une grande épaisseur des barres cingulaires mésiale et distale ; les tubercules distaux ont des sillons interlobaires très marqués déterminant les trèfles d'usure typiques pour Hip. amphibius ; le cingulum déborde lingualement et labialement pour entourer essentiellement les tubercules mésiaux, et tend à disparaître sur les distaux. L'aspect trilobé des tubercules se retrouve encore plus marqué aux M 3/ nettement moins usées.

Le cingulum y est tout autant développé qu'aux M 2/ surtout du côté mésial où il est pustuleux. Pour Hip. amphibius, l'aspect de l'émail des dents jugales se modifie par rapport à ce qui s'observe pour les espèces du genre Hexaprotodon, probablement en rapport avec le développement de l'hypsodontie. L'émail perd son aspect finement strié, du moins à la base des tubercules. Le cingulum du côté labial est très étiré en direction des racines.

Discussion au sujet de Hip. amphibius à l'Omo :

La présence de l'espèce Hip. amphibius à Kalam, c'est à dire dans des niveaux proches de I MA semblerait indiquer la coexistence de deux grandes espèces du genre Hippopotamus dans l'Est Africain

distinctes par l'hypsodontie et les caractères associés des dents jugales ; la présence de Hip. amphibius dans le gisement F - 358 pourrait indiquer des dépôts plus récents que le reste de la formation de Kalam qui a fourni des fossiles attribués à Hip. gorgops. Il semble que ces deux espèces s'excluent dans les gisements fossiles.

Mesures sur le calvarium F 358-I, Hip. amphibius de Kalam.

- Mesures osseuses :

1 - Largeur arcade zygomatique à plan sagittal	241
2 - Hauteur maximale du plan occipital avec condyle	223
3 - Hauteur du plan occipital du foramen magnum	165
4 - Largeur du plan occipital	313
5 - Epaisseur de la cavité glénoïde	88
6 - Longueur du grand axe de la cavité glénoïde	162
7 - Ecartement des cavités glénoïdes	169
8 - Largeur extérieure aux condyles crâniens	CI56
9 - Epaisseur du condyle crânien	64

- Mesures dentaires

	U	L1	L2	L3
P 4/	2	35		
M 1/	4	49	46	48
M 2/	3	62	57	57
M 3/	2	64	64	59

b3) Hippopotamus aethiopicus CORYNDON et COPPENS 1975

- Holotype : Omo P 997-5, mandibule presque complète. Figurée dans S.C. CORYNDON et Y. COPPENS, 1975, pl I, p1778. Muséum d'Addis Abeba.

- Locus typicus : Formation de Kalam, vallée de l'Omo, Ethiopie.

- Stratum typicum : Membre L des sédiments de l'Omo, Pleistocène.

- Paratypes : Omo K 5-690 du membre L des sédiments de l'Omo, palais fragmentaire avec P 4/- M 2/. Figuré S.C. CORYNDON et Y. COPPENS 1973, pl 3-F.

- Diagnose émendée : Hippopotame nain, à denture de dimensions inférieures à Hip. lemerlei de Madagascar. Calvarium à orbites probablement très proéminentes, boîte crânienne globuleuse, plan occipital très incliné. Tétraprotodonte, d'après les alvéoles des incisives inférieures. P 4/ bituberculées, le tubercule accessoire étant pris dans le cingulum. P /4 à tubercule accessoire lingual ; rangées prémolaires comprimées mésiodistalement. Molaires brachyodontes à lobes des tubercules peu différenciés, cingulum relativement bas.

- Diagnose différentielle : Parmi les Hippopotamidés nains, cette espèce se trouve bien distincte de Hip. immaqunculus par ses nombreux caractères évolués tant osseux que crâniens, la forme de son crâne est très différente de Hip. lemerlei, ainsi que de Hex. liberiensis notamment par l'élévation des orbites. Rapprochée des

espèces insulaires, la morphologie dentaire l'en distingue.

- Extension stratigraphique : Espèce probablement limitée aux membres E à L de la formation de Shungura, vallée de l'Omo. Distincte de l'espèce naine de Koobi-Fora.

Elément rare de la faune de l'Omo, les restes les plus nombreux se comptent dans la formation de Kalam.

- Références bibliographiques à l'Omo :

- 1969 "Très petit hippopotame rappelant Choeropsis", Arambourg, Chavaillon et Coppens, p. 760.
1973 Hippopotamus sp "B" ; Coryndon et Coppens, p. 154.
1974 "Espèce (B) tétraprotodonte" ; Coppens et Howell, p. 2276.
1975 Hippopotamus aethiopicus nov sp, CORYNDON et COPPENS, p. 1777.
1976 Hippopotamus sp nov "B" ; Coppens et Howell, p. 181.
1976 "Pigmy hippopotamus species (B) ; Coryndon, p. 246.
1977 Hippopotamus aethiopicus, CORYNDON et COPPENS 1975 ; Coryndon, p. 70.
1977 Hippopotamus aethiopicus, CORYNDON et COPPENS 1975 ; Sondaar, p. 692.
1978 Hippopotamus aethiopicus, CORYNDON et COPPENS 1975 ; Leakey, p. 47.
1978 Hippopotamus aethiopicus, CORYNDON et COPPENS 1975 ; Coryndon, p. 288.
1978 Hippopotamus aethiopicus, CORYNDON et COPPENS 1975 ; Coryndon, p. 492.

- Liste de matériel :

Membre E de l'Omo, L 5/6-58, M /3 D ; Omo 57-68-590, D 4/G ; Omo 57.5-72-82, fémur frag ; Membre F, Omo 130-72-15, astragale G ; Omo 76-72-15, naviculaire ; Membre G, Omo 9-67-6II, M I/ - M 2/ ; Omo 75S-70-623, astragale D ; Omo 50-525, C inf D ; Omo 75-69-3950, radio-cubitus D frag ; Omo 75S-70-623A, MI/-M 3/D ; Omo 47-7I-2707, omoplate tête ; Kalam, KI-68-I594, axis ; K4-68-640, fragment de palais ; K4-68-659, symphyse mandibulaire ; K4-68-663, symphyse mandibulaire ; K5-68-690, palais frag ; K5-68-688, M /2-M /3 D ; K5-68-639, C inf D ; K5-68-653, M /2D ; K5-68-3I42, astragale G ; K6-69-39I5, P 2/G ; K6-69-3796, M /3D ; K6-69-3797, P 2/D ; K7-69-4384, astragale G ; K7-69-4065, astragale D ; K7-69-3899, P 4/D ; K7-69-3892, M 3/G ; K7-69-3893, M 3/D ; K7-69-389I, M I/D ; K7-69-3890, M /3D ; K7-69-3889, D 4/ - M I/D ; K7-69-3898, P /3D ; K7-69-390I, P /4G ; K7-69-3895, M /2G.

- Etude du matériel d'Hip. aethiopicus (voir pl VIII B et C et IX C) :

Le calvarium F 357-4 de l'Omo ne conserve pas à l'avant les prémaxillaires et les canines ; très corrodé dans sa partie supérieure, il ne présente pas de région lacrymale reconnaissable, et la décision du genre repose sur d'autres caractères. Les apophyses supra-orbitaires, l'arcade zygomatique gauche et une partie du plan occipital sont brisés.

Seules les P 4/ et les M 3/ très usées subsistent. En vue latérale, le calvarium accuse une courbure naturelle entre museau et boîte crânienne qui est inhabituelle dans les Hippopotamidae (voir pl IX-C).

Cette courbure est visible au niveau du palais par une courbure longitudinale de l'arcade dentaire. Le trait le plus remarquable pour un calvarium de cette petite taille est l'indication de très hautes apophyses supra-orbitaires des frontaux, d'après l'espace interorbitaire étroit et très creusé et la direction des crêtes pariétales. Elles semblent correspondre à une adaptation exceptionnellement avancée à la vie aquatique.

Les arcades zygomatiques sont puissantes et courtes, correspondant à une région tympanique relativement comprimée. La crête sagittale est également courte aboutissant à un plan occipital relativement plus large que haut. La constriction du museau est courte, et les molaires supérieures sont en rangées s'écartant vers l'avant. Le palais, outre sa courbure longitudinale, est relativement plan et étroit, rappelant ce qui s'observe par effet du nanisme pour Hip. lemerlei de Madagascar.

Les apophyses des canines se développent très latéralement et la suture médiane des maxillaires n'est pas formée jusqu'au niveau des P /2.

Caractères dentaires : Le calvarium F 357-4 et le palais Omo K 5-690 se complètent partiellement. La section de la canine visible dans son alvéole sur F 357-4 est arrondie à ovale et à sillon longitudinal postérieur peu profond. Quelques cannelures longitudinales sont visibles en coupe. La présence des P I/ n'est pas visible. P 2/ et P 3/ par leurs alvéoles très rapprochées indiquent des dents courtes comme cela s'observe par nanisme pour Phanourios minor, de l'île de Chypre. La P 4/ est soit bituberculée comme sur le paratype Omo K 5-690 (voir pl VIII B et C), soit monotuberculée avec un fort cingulum comme sur F 357-4, ou Omo K 7-69-3899. Sur le paratype, le tubercule accessoire est entouré de cingulum, alors que le cingulum est plus simplement crénelé pour les autres, soit une certaine variation de forme, et probablement tendance à la réduction du tubercule accessoire. Cette dent est de contour circulaire, contrastant avec les prémolaires des espèces plus archaïques comme Hex. imaquunculus qui sont bituberculées et triangulaires dans leur forme.

Les M I/ du paratype sont trop usées pour en observer les caractères ; la pièce Omo K 7-69-3889 présente une D 4/ à émail très fin bien usée, et une M I/ droite à tubercules hauts, simples, en position lophodonte ; le cingulum mésial et distal haut et fin atteint la moitié de hauteur des tubercules principaux. Les tubercules ont des sillons inter-lobaires peu profonds ; la vallée transverse est étroite. M 2/ et M 3/ respectivement du paratype et du calvarium F 357-4 sont très usées mais fournissent les mêmes renseignements que la M I/, essentiellement dans leur petite taille et la finesse du cingulum. Des M 3/ isolées comme Omo K 7-69-3892 et Omo K 7-69-3893 indiquent un contraste encore plus manifeste entre les tubercules très hauts et le cingulum n'atteignant pas la moitié de leur hauteur. Les vallées transverses fermées assez haut associées à de hauts tubercules, indiquent une nette tendance à l'hypsodontie selon des modalités plus comparables à Hip. gorgops qu'à Hip. amphibius.

La mandibule type P 997-5, également du membre L de la formation de Shungura a été décrite et figurée par S.C. CORYNDON et Y. COPPENS (1975). La tétraprotodontie, la symphyse mandibulaire haute, les canines très latérales aux rangées dentaires sont autant de caractères apomorphes qui s'associent à ceux du calvarium pour déterminer un stade morphologique avancé de cette espèce, dans l'ensemble de l'évolution de la famille des Hippopotamidae. Malgré sa petite

taille, la mandibule présente une robustesse qui est frappante si le fossile est comparé aux différentes espèces insulaires comme Hip. lemerlei de Madagascar ou Phanourios minor de Chypre. Un caractère plus archaïque ou bien lié au nanisme relatif est dans la position très antérieure de la constriction maximale de la mandibule, en vue supérieure occlusale. Selon les auteurs cités plus haut, le condyle mandibulaire, par sa convexité antéro-postérieure et son extension latérale permettrait plus des mouvements latéraux que antéro-postérieurs. De fait, une disposition semblable se retrouve pour Phanourios minor qui a une usure plus typiquement transversale de ses molaires.

La denture inférieure de l'holotype frappe par la petitesse relative des dents frontales comparées aux dents jugales ; ce fait semble être lié à la petite taille de l'espèce Hip. aethiopicus si on la compare aux autres espèces naines d'Hippopotamidae.

Les prémolaires inférieures, de façon comparable aux supérieures sont en rangée très comprimée, la P /4 elle-même est très courte. Ce phénomène de compression des rangées prémolaires se retrouve à un degré plus marqué pour Phanourios minor où les P /2 et les P /4 peuvent devenir uniradiculées. Ce caractère dépasse ce qui s'observe pour Hip. amphibius, et peut être partiellement attribué à une évolution dans le nanisme probablement en parallélisme entre Hip. aethiopicus et Phanourios minor. L'alvéole de la P /1 est à peine indiquée, pouvant traduire une tendance à la réduction de cette dent.

Les molaires inférieures, comparativement aux supérieures, ont des tubercules plus hauts, columnaires et plus simplifiés, le dessin d'usure triangulaire à peine invaginé se réduisant notamment pour l'entoconide à une figure arrondie. Les barres cingulaires mésiale et distale sont basses et assez étroites, le cingulum disparaissant lingualemment et labialement. Les vallées transverses sont fermées très haut par les tubercules opposés deux à deux et dont les lobes se rejoignent. Cette disposition des tubercules est distincte de ce qui s'observe pour Hip. amphibius et Hip. lemerlei, et se retrouve dans les espèces naines comme Hex. liberiensis et Phanourios minor ; la position lophodonte apparente attribuée au nanisme peut être partiellement valide, mais une tendance marquée vers cette disposition se retrouve pour une espèce de grande taille comme Hex. karumensis.

Une pièce fossile très intéressante, bien que fragmentaire est constituée par la boîte crânienne Omo K 7-1969-2760, du niveau L 8 de la formation de Kalam à l'Omo. De très petite taille, l'arrière du crâne ressemble à F 357-4, mais avec un angle remarquablement ouvert en vue latérale entre crête sagittale et plan occipital, dans la plupart des autres espèces, cet angle est droit ou même aigu. Le plan occipital est très large par rapport à sa hauteur, les apophyses paroccipitales sont de petite taille. Une constriction post-orbitaire très forte est visible en rapport avec des indications d'orbites très proéminentes séparées par un espace interorbitaire étroit et à reliefs accusés, vu le développement des crêtes pariétales. La forme assez globuleuse du crâne est probablement due à la petite taille de l'espèce. La pièce fossile, malgré les reliefs marqués ne devait être que sub-adulte : les cavités glénoïdes restant éloignées des apophyses paroccipitales, les bulles tympaniques étant très globuleuses et le tube auditif demeurant visible en vue ventrale. La position relativement haute des foramens auditifs indique un stade évolutif avancé. Malgré le jeune âge indiqué par la pièce fossile, les caractères sont ceux de Hip. aethiopicus.

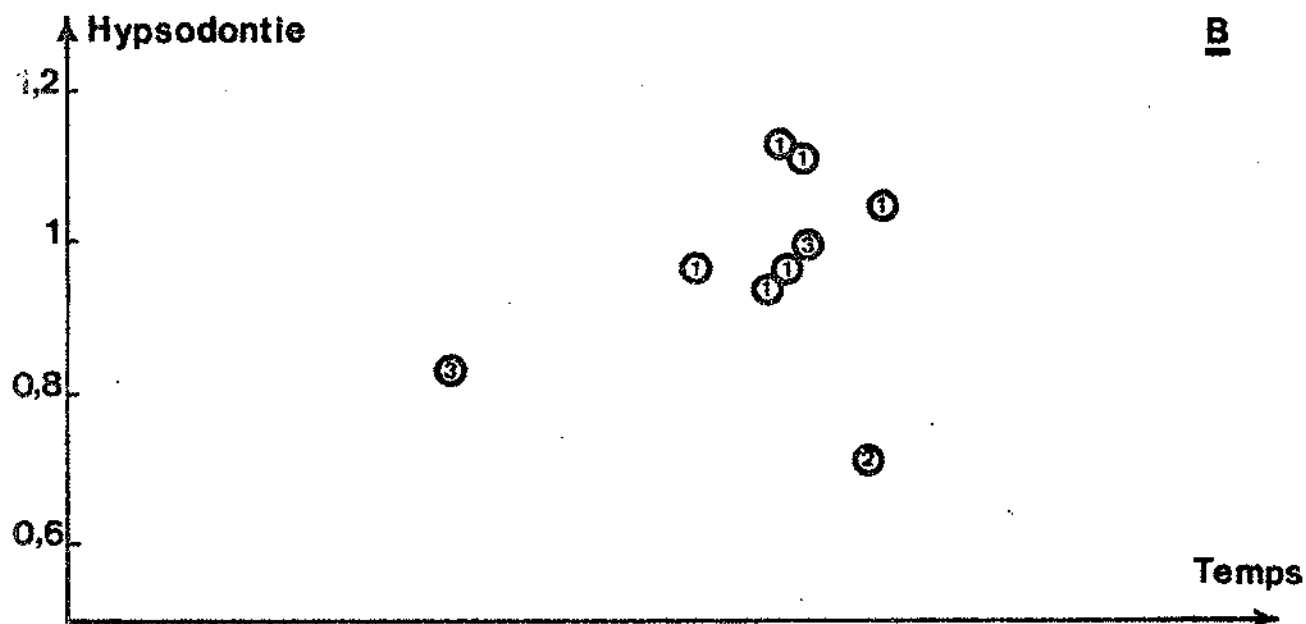
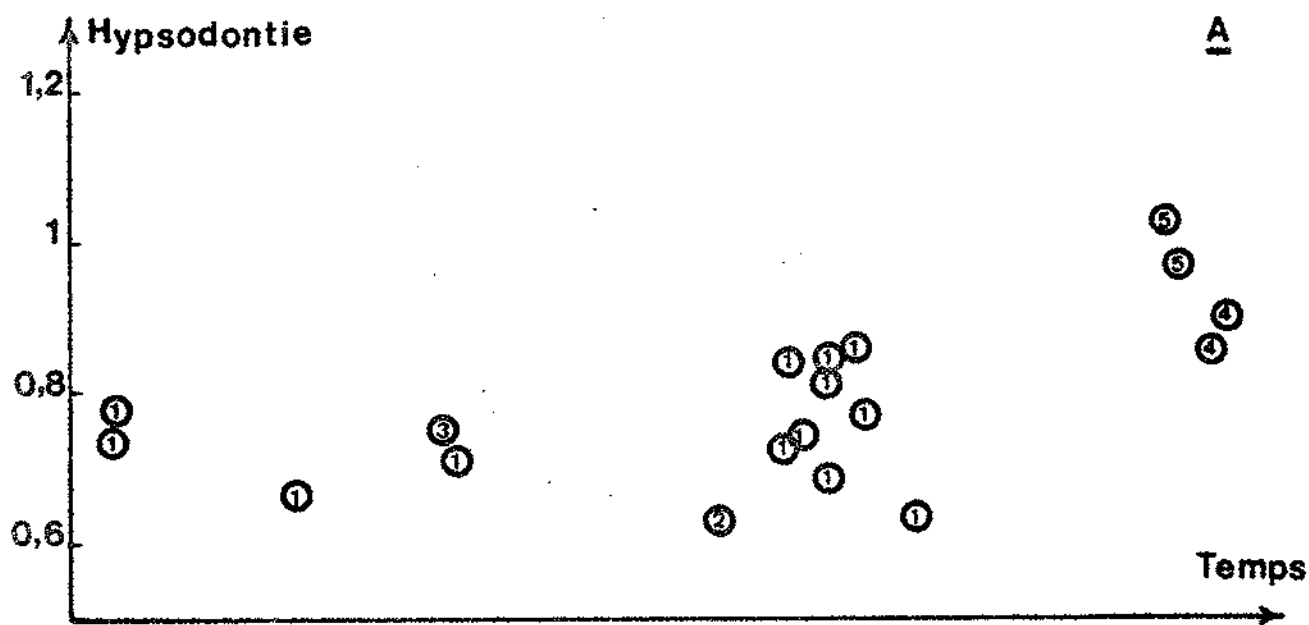


Fig: 23 Variations d'hypsodontie trouvées pour les molaires supérieures (A) et les molaires inférieures (B) de l'Omo. Hex. protamphibius (1), Hex. karumensis (2), Hex. shungurensis (3), Hir. sargops (4) et Hir. aethiopicus (5).

MURST	SRUNGURA										KALAM	FORMATIONS SEDIMENTAIRES	
	USNO	A	B	C	D	E	F	G	H	K-L			
OMO 0	OMO 1	OMO 2									OMO 3	MEMBRES STRATIGRAPHIQUES	
		OMO 20, Omo 40, L 1.		OMO 40, Omo 18, Omo 84, L 17, L 3?		OMO 58, Omo 118, OMO 57, Omo 33, L 5/6.		OMO 75, Omo 2P, K 4, OMO 20, K 5, OMO 47, K 7, OMO 50, OMO 68, OMO 115, OMO 210, OMO 2, L 16, (OMO K 10)		OMO 3	RTOZONES	GISEMENTS LES PLUS APODANTS FW HIPPOPOTAMIDES.	
												<u>Hex. protambibius turkenensis</u>
												<u>Hex. protambibius protambibius</u>
												<u>Hex. shungurensis</u>
												<u>Hex. cf. karumensis</u>
												<u>Hip. FORGOS</u>
												<u>Hip. amphibius</u>
												<u>Hip. aethiopicus</u>

Fig. 24: Distribution des espèces fossiles d'Hippopotamidae dans les gisements de l'Omo en fonction de la stratigraphie.

Les affinités de Hip. aethiopicus :

L'article original de S.C. CORYNDON et Y. COPPENS (1975) mentionne une possible affinité de Hip. aethiopicus avec Phanourios minor de Chypre par la réduction des rangées prémolaires. Les affinités réelles de l'espèce de Chypre ne sont évidentes ni avec Hip. amphibius comme c'est classiquement l'interprétation, ni avec une des formes décrites de l'Afrique de l'Est. Certains caractères au niveau crânien et post-crânien : G.S. BOEKSCOTTEN et P.M. SONDAAR (1972), J.L. HOUTEKAMER et P.M. SONDAAR (1979) tendraient à rapprocher plus Phanourios de Hippopotamus que de Hexaprotodon. L'espèce Hip. aethiopicus, selon ses auteurs serait, par ses caractères lophodontes des molaires plus portée à s'alimenter de végétaux feuillus que de graminées. Malgré l'adaptation nette vers une vie aquatique visible par l'exceptionnel développement de ses orbites vers le haut, son écologie serait différente de Hip. amphibius ou de Hip. gorgops.

Cette espèce naine, élément rare de la faune d'Hippopotamidés de l'Omo, même dans la période où elle est le mieux représentée, associée à au moins une autre espèce de plus grande taille, présente un stade évolutif très semblable à l'espèce Hip. gorgops sur de nombreux points tant au niveau crânien que dentaire. L'association de plusieurs espèces de taille différente dans les mêmes gisements n'est pas rare pour les Hippopotamidés de l'Afrique de l'Est : c'est le cas non seulement à l'Omo, mais aussi à Kaiso, Olduvai, Koobi-Fora ; il en est de même comme on le verra plus loin pour l'Afar et Melka Kunturé.

L'espèce naine, présente à Koobi-Fora, précédemment identifiée avec celle de l'Omo, serait distincte de Hip. aethiopicus par de nombreux points et notamment par une taille supérieure, et par des caractères dentaires différents.

- Conclusion sur Hip. aethiopicus :

L'intérêt représenté par Hip. aethiopicus est dans l'association d'espèces fossiles naines continentales à des espèces de plus grande taille dans les mêmes sédiments. Cette grande différence de taille entre les espèces semblerait être liée à des niches écologiques différentes dans le détail.

c) Conclusions sur le matériel de l'Omo :

Au moins sept formes fossiles distinctes correspondant à six espèces différentes se succèdent ou coexistent dans les sédiments des formations volcano-sédimentaires de l'Omo durant le Plio-Pleistocène pendant plus de trois millions d'années (voir fig 24).

Cette faune d'Hippopotamidés, après un peuplement général du bassin hydrographique du lac Turkana il y a probablement quatre à cinq millions d'années par une forme archaïque commune proche de Hex. harvardi semble avoir subi une évolution sur place concernant Hex. protamphibius et Hex. shungurensis.

Un deuxième équilibre s'installe plus tardivement dans les niveaux E à G de la formation de Shungura avec un enrichissement de la faune en espèces qui conduit à la disparition des espèces endémiques au-delà de G sans doute supplantées par les espèces migrantes Hex. karumensis et Hip. gorgops probablement mieux adaptées à des conditions écologiques modifiées, un épisode lacustre important apparaissant dans le membre G sup.

L'espèce Hip. aethiopicus, dont la présence est seule certaine dans les mêmes niveaux que les espèces migrantes, est probablement migrante aussi, ces trois espèces subsistant seules dans les niveaux supérieurs au membre G.

Ce phénomène d'endémisme, a été observé par CORYNDON S.C. sur le pourtour du Lac Turkana pour plusieurs espèces de l'Est Africain en particulier. Le phénomène de spéciation ne se retrouve aussi marqué que pour des espèces insulaires comme celles de la Méditerranée. D'autres barrières ont du intervenir probablement plus éthologiques que géographiques.

32 - Les Hippopotamidae de Melka Kunturé :

Les restes fossiles d'Hippopotamidés présents dans les gisements de Melka Kunturé sont pour la plupart fragmentaires ; constitués essentiellement de dents isolées souvent brisées, et d'épiphyes osseuses, c'est à dire d'éléments ayant résisté à de multiples agents destructeurs. Leur étude générale a été effectuée par Denis GERAADS (sous-presse) avec l'ensemble de la faune fossile de Melka Kunturé. Ils sont indiqués par cet auteur comme constituant les fossiles les plus abondants des gisements archéologiques. Trois formes fossiles ont été reconnues : Hip. gorgops, la principale et mieux représentée, Hip. cf. aethiopicus et Hex. sp.

a) Genre Hexaprotodon :

Hexaprotodon sp. ?

- Matériel concerné : GAR IV 2104 D, M /IG (pl IX-B)

- Provenance : gisement de Garba IV, haute vallée de l'Aouache, Ethiopie.

- Niveau stratigraphique : Pleistocène.

- Description du matériel :

La M /I gauche est une dent incomplète puisqu'il lui manque une partie du métaconide. Les tubercules sont confrontés deux à deux et présentent des lobes latéraux bien développés mésio-distalement. Deux stylides sont présents lingualemment et labialement, et un stylide distal fort est développé au-dessus du cingulum. L'entoconide est bien formé. Les cingulums mésial et distal sont épais et crénelés. La dent est relativement puissante de dimensions comparables à Hip. amphibius. La présence de stylides occupant la vallée transverse et l'association particulière des tubercules sont les caractères les plus marquants car non compatibles avec ceux trouvés pour Hip. gorgops.

- Interprétation : Les caractères de cette dent fragmentaire et isolée indiquent la présence d'une espèce particulière à Melka Kunturé. Ces caractères ne sont pas trouvés dans la variation normale de Hip. gorgops, et l'ensemble des espèces du genre Hippopotamus ne présente pas généralement de stylides marqués dans la vallée transverse. Cette dent peut se comparer à celle que J.W. KITCHING a décrit en 1951 d'Afrique du Sud. La morphologie des tubercules n'est cependant pas semblable. Hex. protamphibius de l'Omo peut présenter de tels stylides, mais la disposition des tubercules et la forme du cingulum ne sont pas comparables. Hex. karumensis conviendrait mieux pour la disposition des tubercules et les dimensions relatives, mais la profondeur des sillons interlobaires des tubercules est bien plus grande pour le fossile GAR IV 2104 D que dans cette espèce. Aucune autres pièce fossile n'a pu être associée à

cette dent pour confirmer la présence d'une autre espèce.

- Conclusion : Une molaire inférieure pose la question d'une espèce particulière, distincte de Hip. gorgops et de Hip. cf aethiopicu

b) Genre Hippopotamus

b1) Hippopotamus gorgops DIETRICH 1928

- Diagnose : voir précédemment pour le matériel de l'Omo.

Les Hippopotamidés de Melka Kunturé ont été étudiés principalement à Addis Abeba. Leur observation a donné lieu à des discussions avec D. GERAADS. L'interprétation du matériel nous a conduit à des conclusions distinctes en ce qui concerne son attribution au niveau spécifique.

L'espèce Hip. gorgops est présente dans les gisements de Melka Kunturé à SIM III ; GAR IV, ID ; GOM IB, I, IA, I alpha, II, II A.

- Liste du matériel :

- SIMBIRO SIM III - 536 Atlas ; - 538 Csup ; - 787 M 3/D.
GARBA GAR IV - 1985 Cinf D ; - 2104 M /I G ; - 4077 I 1/G ; - 6365 M 2/G ; - 6660 M I/G ; - 709 C inf G ; 2646 Omoplate D ; - 2045 cav. cotyl. ; - 2854 Calva frag. ;
GAR IVD - 218 P 3/-M 3/D ; - 496 P3/ - M 2/G ;
- 395 Cinf D ; 2247 C sup D ; - 365 cav. cotyl. ;
GAR ID - 76 I Fem. G.
GOMBORE I - 893 I /1D ; - 5023 I /1G ; 870 Cinf D ;
- 2990 cav. cotyl. ; Gom IB - 2708 Cinf G ; - 2797 Hum. dist. ;
2927 Hum. dist. D ; - 1000 Hum. D ; - 5332 Astragale D ; - 1352 Cinf D.
Gom IA - 095 P4/G ; -SN Csup. ; - 049 I supG ;
050 Cinf G frag. -009 M3/G.
GOM I alpha - 20 Astragale D ; - 170 M 3/D ;
- 43 M 3/D ; - 46 M 3/D ;
GOM I alpha - 155 M 2/ ou M 3/ frag. dist.
GOM II - 4607 Fem. G dist. ; - 950 M 3/D ;
- 756 Calcaneum D ; - 2089 Symphyse mand. ; - I18 Atlas ; - 2091 I /1G
- 78 C sup D ; - 237 I /2 G ; -SN Cinf G ; - 4039 M /3D ; - 866 M /3G ;
- 543 M /1D ; - 503 M /3G ; - 160 I /1G ; -SN Magnum G ; -SN Unciforme D ; - 2091 I /1D.
GOM IIA - 93 Axix ; - 94 Axis ; - 16 Calcaneum ;
- 82 C sup. G ; - 95 I sup. G ; - 48 C inf D ; - 41 M 3/D ; - 51 Cu-
boïde D.

- Etude du matériel :

Une des pièces les plus complètes est une symphyse mandibulaire GOM II - 2089 brisée en arrière de P /3 et dont seul un fragment de canine est conservé (voir pl IX-A). La symphyse est longue et redressée, le plan incisif est très concave tant antéro-postérieurement que latéralement. L'arrière symphysaire s'élargit en U assez large. Les canines sont sur des apophyses dépassant frontalement la ligne des alvéoles des incisives et sont très latérales. Les I /1 sont en position centrale sur la symphyse, peu diastémisées, de forte section (\varnothing 46). Elles s'implantent de manière redressée. Les I /2, dont le diamètre est moitié, sont peu diastémisées et situées dans le prolongement de l'alignement des rangées prémolaires. Les canines sont particulièrement robustes, leur émail à fines stries longitudinales est modelé en fortes cannelures longitudinales et cannelures

en chevrons frontalement et latéralement ; l'émail est absent dans l'intérieur de la courbure de la dent. Les alvéoles des P /2 présentent un diastème réduit avec celles des P /3. L'aspect massif de l'ensemble des dents antérieures, les détails de l'émail de la canine indiquent un Hippopotamus. L'étude d'autres pièces fossiles permet de préciser l'espèce.

GAR IVD - 218 correspond à un demi-palais droit portant la rangée dentaire jugale P 3/ - M 3/.

	U	L	LI	I2
P 3/	I	37	23	28
P 4/	I	26	32	-
M I/	3	44	44	45
M 2/	3	55	58	55
M 3/	2	54	54	49

Cette denture jugale correspond à un adulte par l'usure avancée de l'ensemble de ses molaires, la série est très robuste.

La P 3/ est massive, assez courte à talon crénelé linguo-distalement. La P 4/, de contour circulaire possède un tubercule principal simple, fort et un tubercule accessoire arrondi, un cingulum en bourrelet pustuleux entoure les deux tubercules et est relativement étiré labialement le long du tubercule principal. La présence de deux tubercules pourrait faire penser à Hip. kaisensis, mais leurs tailles très différentes ne permettent pas de confirmer cette hypothèse. La M I/, carrée, presque aussi large mésialement que distalement du fait de son usure ne permet pas de reconnaître de structure particulière. La M /2, la plus massive des molaires indique le net développement de ses tubercules linguaux comparativement aux labiaux. Le cingulum épais mésialement est bas peu étiré labialement, plus développé le long des tubercules mésiaux qu'il entoure que sur les tubercules distaux, étant estompé sur le métaconule. La M 3/, de taille plus réduite que la M 2/ présente des tubercules distaux relativement plus simplifiés dans les lobes distaux très courts, surtout pour le métaconule. Le cingulum bas également plus développé autour des tubercules mésiaux reste peu étiré labialement et réduit le long des tubercules distaux. Au total, la denture jugale tout en étant très massive montre bon nombre de caractères archaïques au niveau du cingulum principalement.

Les autres dents sont presque toutes isolées ; D. GERAADS (comm. pers.) décrit des incisives supérieures très robustes donc typiquement Hippopotamus ; les incisives inférieures sont également toutes puissantes droites et cannelées longitudinalement. Les canines supérieures sont à section ovalisée assez arrondie à sillon longitudinal postérieur superficiel et étroit semblable à Hip. amphibius. Les canines inférieures présentes assez fréquemment dans la plupart des sites montrent toutes une section très importante et portent des cannelures tant longitudinales que disposées en chevrons. De façon marquante elles indiquent des individus de grande taille. Les prémolaires supérieures et inférieures robustes n'indiquent pas de caractère particulier les distinguant des formes récentes, seul le cingulum y est plus simple, moins diversifié entre les différentes faces des dents. Les molaires, hypsodontes par l'élévation de leurs tubercules restent toutes très archaïques par leur cingulum tant aux supérieures qu'aux inférieures restant bas et ne dépassant pratiquement pas la moitié de la hauteur des tubercules mésiaux ou distaux ; l'aspect des molaires en vue latérale ne ressemble également pas à

Hip. amphibius mais bien plus à une espèce plus archaïque, et pour cela l'ensemble du matériel est attribué à l'espèce Hip. gorgops.

Des éléments de structure crânienne sont donnés par l'arrière crânien, GAR IV-2854. Cette pièce osseuse particulièrement robuste porte de très puissants condyles crâniens (largeur au niveau des condyles 190) ; des cavités glénoïdes vastes et très aplanies, un conduit auditif très étiré et pincé entre cavités glénoïdes et apophyses paroccipitales se voient pour leur part sur la pièce GOM II-4629.

La robustesse des éléments crâniens se retrouve au niveau des pièces fragmentaires et souvent abîmées même au niveau des articulations, et qui ne présentent pas de variation sensible de forme comparativement à ce qui est trouvé pour Hip. gorgops de l'Est Turkana. Des pièces osseuses comme les astragales, fréquemment bien conservées dans de nombreux gisements du fait de leur forme arrondie et ramassée, s'il en existe un petit nombre en bon état, sont pour la plupart aussi très fragmentaires. Des éléments vertébraux comme atlas et axis sont également représentés et fragmentaires. Le corps vertébral massif des axis confirme également la grande taille de l'espèce de Melka Kunturé (longueur du corps vertébral GOM IB-L002, 178 ; GOM IB - 3317, 133).

Astragale 5332 du gisement GOM IB : gauche, très large pour sa hauteur.

Hauteur médiale	112
Hauteur centrale	117
Hauteur latérale	126
Largeur proximale (crâniale)	94
Largeur distale	118
Epaisseur médialement	86

D'autres mesures de post-crânien sont données dans l'article de D. GERAADS associées à une description de plusieurs espèces qui ne présentent pas de caractères originaux par rapport à ce qui s'observe pour Hip. amphibius.

Discussion sur Hip. gorgops de Melka Kunturé :

Aucun calvarium assez complet ne permet de reconnaître la région lacrymale, ni d'évaluer l'élévation des orbites. Malgré le matériel très fragmentaire, les données sur les incisives supérieures et inférieures ainsi que sur les canines sont suffisantes pour déterminer une espèce du genre Hippopotamus. La structure des molaires à tubercules relativement simples, à cingulum proportionnellement peu développé, est très comparable à celle observée sur le matériel attribué à Hip. gorgops de Koobi Fora et Olduvai. Pour cette raison, le matériel de Melka Kunturé est attribué à Hip. gorgops (sauf en ce qui concerne les deux dents étudiées séparément).

b2) Hippopotamus cf aethiopicus, CORYNDON et COPPENS 1975 :

Pour les caractères de l'espèce Hip. aethiopicus, se reporter à l'étude de cette espèce dans le matériel de l'Omo.

Matériel de Melka Kunturé : Gom IB-I213, P 4/.

Provenance : gisement de Gomboré, haute vallée de l'Aouache, Ethiopie.

Niveau stratigraphique : Pleistocène.

Description du matériel :

La P 4/ est une dent monotuberculée de petite taille (diamètre de 21 mm). Le cingulum est bien développé et crénelé, entourant l'ensemble du tubercule. L'usure avancée de la dent ne permet pas de distinguer clairement si elle est droite ou gauche ; elle indique l'appartenance à un animal adulte.

Interprétation : La forme arrondie de la couronne dentaire, et la monotuberculie ne permettent pas d'attribuer cette dent à l'espèce Hex. imagunculus, espèce naine de l'Afrique Orientale. Cette dent évoque plutôt l'espèce présente principalement à Kalam dans la vallée de l'Omo : Hip. aethiopicus. La présence de cette espèce à Melka Kunturé, alors qu'elle est associée à l'espèce Hip. gorgops dans les gisements de l'Omo, est intéressante. Un matériel plus complet qu'une seule dent serait nécessaire pour confirmer la présence de l'espèce Hip. aethiopicus à Melka Kunturé. L'association à l'espèce Hip. gorgops à une espèce naine n'est pas rare dans les gisements de l'Afrique orientale puisqu'on l'observe aussi bien dans les gisements de l'Omo, Koobi Fora, Olduvai que Kaiso. La rareté du matériel concernant les espèces naines rend difficile leur comparaison ; celui-ci cependant suffisant pour mettre en évidence des différences marquées entre chacune des régions fossilifères.

Conclusion : Une dent unique met en évidence l'association d'une espèce naine (Hip. aethiopicus ?), associée à l'espèce Hip. gorgops à Melka Kunturé, pouvant appartenir au genre Hexaprotodon.

c) Conclusion sur le matériel de Melka Kunturé :

L'espèce Hip. gorgops a peuplé au Pleistocène la haute vallée de l'Aouache y occupant des domaines lacustres ou fluviatiles importants. Une petite espèce peut être proche de Hip. aethiopicus lui est associée mais ne constitue qu'un élément très rare de la faune, une espèce de taille proche de Hip. amphibius mais présentant des caractères du genre Hexaprotodon est également trouvée dans l'un des gisements. Si cette dernière espèce se trouvait confirmée par un matériel plus complet, elle correspondrait à l'un des survivants les plus tardifs du genre Hexaprotodon dans l'Afrique Orientale. La grande fragmentation des pièces fossiles pourrait être pour une part le résultat de l'action humaine (J. CHAVAILLON et M. PIPERNO 1975) de façon comparable à ce qui a été trouvé dans le gisement de Bodo (Afar) (G.C. CONROY, C.J. JOLLY, D. CRAMER et J.E. KALB 1978), relié de dépeçage ou de cuisine ; peut être même la fragmentation des os ou des dents a-t-elle permis d'obtenir des éclats utilisables comme outils.

33 - Les Hippopotamidae de l'Afar :

Le matériel d'Hippopotamidés des gisements paléontologiques de l'Afar est original en ce sens qu'il n'a jusqu'à présent fait l'objet d'aucun rapport préliminaire ou d'étude systématique. Les premières constatations sur cette faune sont sa diversité, son archaïsme, son originalité. Sa diversité se manifeste par la présence de trois espèces différentes. Son archaïsme se constate par la présence de deux espèces hexaprotodontes restant relativement stables dans la séquence observée. L'étude morphologique montre pour l'une des espèces une structure de la région lacrymale originale parmi les Hippopotamidae. Cette structure, associée à d'autres caractères justifie la création d'un genre nouveau.

Les Hippopotamidés de l'Afar, références bibliographiques :
L'équivalence avec les espèces n'étant pas toujours claire,
les références sont données sur l'ensemble des citations :

- 1972 "Hippopotames hexaprotodonte (Hippopotamus imagunculus).
Deux Hippopotames tétraprotodontes". Taieb, Coppens,
Hohanson, Kalb, p. 821.
1974 "Hippopotame hexaprotodonte" Taieb, Johanson, Coppens,
Bonnefille et Kalb, p. 737.
1975 Hippopotamus (Hexaprotodon) sp ; Taieb, Johanson, Coppens,
p. 1297.
1975 "Hippopotame hexaprotodonte (H. cf imagunculus)" ; Taieb,
Coppens, Johanson et Bonnefille, p. 117.
1976 "Hippopotamidae hexaprotodont" ; Taieb, p. 81.
1976 Hippopotamus sp, H. cf imagunculus ; Hippopotamus sp. ;
Taieb, Johanson, Coppens et Aronson, p. 292.
1978 Hippopotamus sp, H. cf Imagunculus, Hippopotamus sp. ;
Johanson, Taieb, Gray et Coppens, P. 556 et 558.
1979 "Hippopotamidés" des membres SH1 - SH2 à Hadar ; Taieb
et Tiercelin, p. 249.

a) Genre trilobophorus :

- Espèce type : T. afarensis nov. sp.

- Locus typicus : Geraru, basse vallée de l'Awash, Ethiopie

- Distribution : la seule espèce reconnue de ce genre est
Plio-Pleistocène de l'Afrique Orientale.

- Diagnose : Crâne très allongé à museau très haut anté-
rieurement ; palais et séries dentaires jugales arquées vers l'avant
et vers le bas. Région lacrymale marquée par un processus antéorbi-
taire du frontal court associé à un processus postérieur du maxillaire
séparant largement le lacrymal du nasal ; lacrymal de petite taille ;
canine supérieure de section subtriangulaire à sillon longitu-
dinal postérieur superficiel mais large ; canine inférieure à canne-
lures parallèles ; os des membres à régions articulaires présentant
des crêtes tranchantes.

Une seule espèce bien particulière par la grande variabilité
de taille trouvée a été reconnue possédant ces caractères, elle est
présente dans l'Afar ; T. afarensis nov sp.

- Trilobophorus afarensis nov. gén. nov. sp.

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

Locus typicus : Geraru, basse vallée de l'Awash, Ethiopie.

Stratum typicum : Formation de Geraru, Afar, Ethiopie. Plio-
cène.

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

Origine du nom : d'après la position géographique des décou-
vertes du matériel fossile concerné.

Diagnose : Hippopotamidae hexaprotodonte de formule dentaire 3I43/3I43. Les P I/I uniradiculées parfois absentes. Région lacrymale originale comportant un lacrymal de petite taille séparé du nasal par un processus postérieur du maxillaire ; le frontal présente un processus antéorbitaire court semblable à Hip. amphibius. Museau très développé en longueur présentant une grande hauteur antérieure. Le palais et les rangées dentaires s'incurvent antéro-postérieurement vers le bas. Les orbites peu ou pas proéminentes vers le haut sont développées plus latéralement que pour Hip. amphibius. Grand contraste de taille entre incisives et canines supérieures. Les canines supérieures à sillon longitudinal postérieur peu profond et large sont de section réniforme. Les canines inférieures sont à cannelures d'émail parallèles à l'axe de la dent. Les molaires ont des tubercules bas et bien développés.

Diagnose différentielle : La région lacrymale est tout à fait originale comparativement aux espèces d'Hippopotamidae précédemment décrites. Certaines ressemblances apparentes dans les proportions du calvarium avec Hip. amphibius montrent qu'il s'agit d'un parallélisme évolutif par la présence de caractères apomorphes distincts de cette lignée. La forme de la section des canines supérieures distingue cette espèce des espèces du genre Hexaprotodon d'Afrique Orientale. Le développement latéral des apophyses supraorbitaires n'est pas aussi prononcé dans les autres espèces.

Extension stratigraphique : Cette espèce jusqu'à présent n'a été reconnue que dans plusieurs sites de l'Afar dans des niveaux essentiellement Pliocènes.

Variation de l'espèce : Il est à noter une exceptionnelle variation de taille de l'espèce, avec une morphologie assez constante. Les individus vont d'une taille à peine plus massive que Hip. lemmerlei de Madagascar à une taille comparable à celle de Hip. amphibius. Une telle variation dépasse ce qui pourrait être attribué à un simple dimorphisme sexuel. Des informations manquent pour savoir si des intermédiaires de taille existent entre les extrêmes observés.

Liste du matériel :

L'espèce la plus fréquente est T. afarensis et la plus grande partie du matériel lui est rapportée avec précautions car les différences spécifiques sur les éléments isolés ne sont pas tranchées.

AL 4-2 Frag. mand. avec D /4 distal et M /ID ; AL 4-4 M /2D ; AL 4-9 I inf extrémité ; AL 4-2I frag. hémimand. G avec P /3-M /3 ; AL 4-22 Phalange I med. ; AL 4-23 Phalange I lat. pied ; AL 4-24 Tibia D prox. ; AL 4-25 Frag. mand. D ; AL 5-14 Cinf D ; AL 5-15 M / 3G ; AL 5-18 P /3D dist. ; AL 5-63 Cinf G ; AL 5-65 Phalange I lat main ; AL 5-9I D /4D frag et P / 4D ; AL 5-10I C sup G ; AL 6-5 Unciforme D ; AL 9-2 Cinf D frag ; AL 9-3 Cinf G frag ; AL 10-8 M inf frag ; AL 10-9 M inf frag ; AL 11-I Mand G frag ; AL 13-7 Phalange I lat pied ; AL 13-8 M 3/D ; AL 14-13 Hémimand G édentée ; AL 16-2 C inf D ; AL 16-5 Mand D frag ; AL 16-7 M 2/G frag ; AL 17-I Humerus G prox ; AL 18-I Astragale D ; AL 19-5 MC II G ; AL 19-6 C sup G ; AL 21-6 Astragale D ; AL 21-10 M frag ; AL 24-2 MC II G ; AL 24-3 Astragale G ; AL 24-4 C sup ; AL 25-2I Cinf ; AL 25-22 Csup ; AL 25-23 M 2/D ; AL 25-24 M /2-M /3 G ; AL 25-26 P /4 - M /3D ; AL 25-27 M /2-M /3 D ; AL 25-28 P /4D ; AL 25-49 Radius dist ; AL 26-2 (D /4)- M /I G ; AL 26-3 M sup G ; AL 26-4 M /3G ; AL 27-I Hémimand G ; AL 27-2 Mand frag avec M /ID ; AL 28-2 Astragale G ; AL 28-3 Astragale G ; AL 28-4

Astragale G ; AL 28-5 Astragale G ; 28-6 Cuboïde G ; 28-8 M /3G ; AL
 28-9 P /3 D ; 28-IO P 4/ frag ; AL 29-I8 Msup D frag ; AL 29-I9 Msup
 frag ; AL 42-IO Tibia D prox ; AL 42-I7 Pyramidal ; AL 42-28 Calcaneum
 D tête ; AL 47-7 M frag ; AL 47-I3 M frag ; AL 49-I Unciforme G ;
 AL 49-8 P inf frag ; AL 49-II P sup frag ; AL 49-I3 M /2 G ; AL 49-
 I4 P 3/G ; AL 50-IO Rangées jugales sup et inf de plusieurs individus
 AL 50-I2 Phalange ; AL 50-I3 Phalange II doigt III D ant ; AL 50-I4
 Pyramidal ; AL 50-38 Phalange I doigt III D ant ; AL 50-40 Symphyse
 frag ; AL 52-3 Cuboïde G ; AL 52-6 Mand frag ; AL 53-2 Cuboïde G ;
 AL 53-4 Astragale G ; AL 53-IO Mand frag édenté ; AL 53-I3 Cuboïde D ;
 AL 53-I4 Calcaneum D ; AL 53-I5 M 2/D ; AL 53-20 MC III et MC IV G ;
 AL 55-I3 Phalange I doigt V G post ; AL 55-I4 Astragale G ; AL 55-I5
 Cinf G ; AL 56-3 M /2G ; AL 56-4 M sup D ; AL 70-23 Astragale ; AL
 70-24 Pyramidal ; AL 70-25 Métapode lat ; AL 70-26 Métapodes II et
 III ; AL 70-27 Fémur dist ; AL 70-28 Fémur dist ; AL 70-29 Fémur dis-
 tal ; AL 70-30 Fémur distal ; AL 70-3I Radio-cubitus dist ; AL 70-32
 Tibia prox ; AL 70-33 Tibia prox ; AL 70-34 Palais P 2/-M 3/ ; AL 70-35
 Palais édenté ; AL 70-36 Fémur dist ; AL 70-37 Calvarium frag ; AL
 70-38 Palais en 5 frag ; AL 70-39 Maxillaire frag ; AL 70-40 Calvarium
 4 frag ; AL 70-4I Calva frag ; AL 70-42 Calvarium frag ; AL 70-43
 M I/-M3/ ; AL 70-44 M I/ sur maxillaire ; AL 70-45 M sup ; AL 70-46
 Calvarium frag et moulage endocrân ; AL 70-47 Calvarium frag ; AL 70-
 48 Occipital frag ; AL 70-49 Palais frag ; AL 70-50 Palais frag ; AL
 70-5I Palais 2 frag ; AL 70-52 symphyse mand ; AL 70-53 Symphyse mand ;
 AL 70-54 Symphyse mand ; AL 70-55 Symphyse mand ; AL 70-56 Mand incom-
 plète ; AL 70-59 Calvarium frag ; AL 70-60 Palais avec M 3/ ; AL 70-
 6I Calvarium frag ; AL 70-62 Calvarium et mand ; AL 70-Palais frag
 avec dents ; AL 70-66 Mand incomplète ; AL 70-70 Fémur prox ; AL 70-
 7I Fémur dist ; AL 70-72 Fémur prox ; AL 70-73 Tibia prox ; AL 70-74
 Tibia prox ; AL 70-76 M 2/-M 3/ ; AL 70-78 Humérus, 2 frag ; AL 70-
 79 Mand ; AL 72-7 M sup ; AL 72-8 M inf ; AL 72-9 M frag ; AL 72-IO M
 frag ; AL 73-I Mand édentée ; AL 73-2 P 4/ - M 3/ D ; AL 73-3 M 3/ G
 sur maxillaire ; AL 74-I2a Mand frag ; AL 74-I2b Mand frag ; AL 74-
 I3 A, B, C, Mand frag ; AL 74-I3D M /3 G ; AL 74-20 Calvarium 4 frag ;
 AL 74-2I A M /ID ; AL 74-2IB M /2-M /3 G sur mand frag ; AL 74-2I C
 C-P /2G ; AL 74-2ID Palais ; AL 74-22 mand édentée ; AL 75-I Mand
 frag ; AL 75-5 M /3 G frag ; AL 75-6 C sup G ; AL 75-7 M inf frag ;
 AL 8I-I M frag ; AL 89-I Mand frag édenté ; AL 9I-3 C frag ; AL 92-
 3 M sup frag ; AL 92-4 P 4/ frag ; AL 95-Ia et b Mand 2 frag ; AL 99-
 32 D : 4 inf ; AL 99-37 Astragale ; AL 99-39 D /4 ; AL 99-47 Phalan-
 ge ; AL 99-48 métapode ; AL IOO-50 P 4 /C ; AL IOO-5I M 3/G ; AL IOO-
 52 M 2/ D ; AL IOO-53 M frag ; AL IOO-54 M /2 ; AL IOO-55 M /3D ; AL
 IOO-57 Astragale D ; AL IOO-58 Calcaneum ; AL IOO-59 Calcaneum ;
 AL IOO-60 MT II G ; AL IOO-6I MC II G ; AL IOO-62 MT II G ; AL IOO-
 63 MC II G ; AL IOO-66 Phalange I main ; AL IOO-67 Pyramidal ; AL IOO-
 68 Carpiens ; AL IOO-69 Naviculaire D ; AL IOO-70 cuboïde dist ; AL
 IOO-7I métapode ; AL IOO-72 Cuboïde D ; AL IOO-73 Cuboïde G ; AL IOO-
 74 Phalange I doigt central ; AL IOO-77 Cuboïde dist frag ; AL IOO-
 78 Rotule G ; AL IOO-79 Radio-cubitus prox ; AL IOO-80 Tibia dist ;
 AL IOO-8I Fémur prox ; AL IOO-82 Astragale G ; AL IOO-83 C frag ; AL
 IOO-84 métapode frag ; AL IOO-85 Hum dist ; Humérus dist ; AL IOO-
 I79 I /ID ; AL IOO-205 Prémolaire. AL IO4-3 Calcaneum ; AL IO4-9a et
 b Mand 2 frag ; AL IO5-I M sup ; AL IO5-2 P sup. ; AL IO9-3a et b
 Mand et calvarium ; AL II6-II I inf ; AL II-32 D/4 - M/I D ; AL II6-
 70 Mand 9 frag ; AL II8-I Calvarium ; AL I22-I Mand frag ; AL I22-I2
 Astragale ; AL I24-I8 Astragale ; AL I24-24 Phalange ; AL I24-25 Hémim-
 mand G ; AL I24-26 M. de lait ; AL I24-3I métapode AL I24-35A, B et
 C M inf associées ; AL I24-36 Cuboïde ; AL I24-37 Astragale ; AL I27-
 20 M de lait ; AL I27-2I Mand en 5 frag ; AL I28-5 M 2/ - M 3/ ;

AL I28-6A et B Mand sans symphyse ; AL I36-I Mand frag ; AL I39-I Astragale ; AL I41-4 A et B Mand 2 frag ; AL I42-8 Astragale ; AL I42-9 Mand G frag ; AL I54-I8 déciduale ; AL I67-I Mand symphyse ; AL I75-SN Calvarium ; AL I84-II Calvarium ; AL I82-46 D /4-M/I D ; AL I98-SN Tibia 2 frag ; AL I07-SN Hémimand G ; AL 227-3a et b Mand 2 frag ; AL I26-35a Calcaneum ; AL I26-35 b Astragale ; AL I26-35c Tibia 2 frag ; AL I45-24 Métacarpien ; AL I45-3I Humérus D frag ; AL I37-23 Rotule ; AL I26-69 Calvarium bien conservé ; AL 227-6 M /3D ; AL 308-4 Palais avec P 3/- M I/G, M 3/G ; AL 3I5-I5 Pisiforme. AL 347-7 MC III D ; AL 369-2 Mand symphyse ; AL II6-I23 Humérus G 2 frag ; AL LL6-I29 Métapode ; AL I54-73 Phalange ; AL I54-74 Phalange ; AL I54-79 Fémur G 5 frag ; AL I47-3I Rotule ; AL I3I-I2 C inf D ; AL I09-9a et b Mand 2 frag ; AL II8-I7A Mand 2 frag ; AL II8-I7B I inf ; AL II7-4 Calvarium avec séries dentaires ; AL I47-38 Phalange ; AL I48-I04 Radio-cubitus ; AL I58-II2 Unciforme ; AL I27-40 Atlas ; AL I53-28 Astragale ; AL 390-8 Radio-cubitus dist ; AL 396-3 M /3D ; AL 399-I2A Naviculaire ; AL 399-I2B Cuboïde ; AL 404-5 Phalange II ; AL 406-6 Tibia dist ; AL I45-37 Tibia D prox ; AL 25I-48 Phalange ; AL 333-505 P 4/-M 3/ G ; AL I38-32 Mand ; AL 235-I2 Humérus dist ; AL I53-20 Humérus dist ; AL 365-8 Mandibule ; AL 74-9 Hémimand G ; AL 229-I4 Fémur G complet ; AL 227-3a M /2 - M /3D ; AL 227-3b M /2-M /3 G ; AL 386-SN Calvarium ; AL 55-28 Calvarium ; AL 83-I2A Calvarium ; AL 83-I2B Mand.

Etude du matériel :

L'holotype AL 74-20 apparaît de taille légèrement inférieure à Hex. protamphibius, le calvarium est brisé à l'arrière des M 3/ mais ses caractères le rendent très intéressant à plusieurs titres (voir pl XII-A et B).

Caractères osseux : Le lacrymal est très réduit comme chez Hex. harvardi de Lothagam, restant éloigné d'un contact avec le nasal. Ce qui est original est l'absence de processus antéorbitaire du frontal rappelant Hip. amphibius qui est remplacé par un développement du maxillaire vers l'arrière séparant lacrymal et nasal. Cette structure n'est pas classique dans les Hippopotamidés. Cette espèce T. Afarensis est la seule reconnue jusqu'à présent où le seul maxillaire détermine cette séparation au lieu du frontal. L'intervention dans la constitution de la face dorsale préorbitaire du crâne du lacrymal et du jugal qui est importante pour Hip. amphibius est négligeable pour T. afarensis comme pour Hex. protamphibius où ces deux os se développent en position beaucoup plus latérale du fait d'une constriction antéorbitaire plus importante.

Le museau est également original par une hauteur antérieure au niveau des narines supérieure à la hauteur préorbitaire ; museau et boîte crânienne se retrouvent sur un même alignement supérieur et le palais est concave longitudinalement déterminant une courbure générale de l'arc dentaire jugal. Les os nasaux ont un développement exceptionnel vers l'avant au-dessus des narines, et sont aussi très élargis vers l'arrière. Ces os nasaux ne dépassent pas pour Hip. amphibius l'avant de la suture qu'ils ont avec les prémaxillaires. Hex. afarensis présente un développement plus marqué sur ce point.

Les orbites, situées sur le même plan que le museau ou assez peu élevées même sur des exemplaires tardifs sont remarquables par le développement latéral des apophyses supraorbitaires, ce qui ne s'observe pas à ce point dans les espèces des deux genres Hippopotamus et Hexaprotodon y compris Hip. amphibius et Hex. sivalensis où elles se développent pourtant très latéralement. Les orbites restent ouvertes comme dans toutes les espèces Plio-Pleistocènes.

Le palais, étroit au niveau des molaires s'élargit considérablement au niveau antérieur des prémolaires. Les prémaxillaires ne sont pas soudés sur leur symphyse en position moyenne ; leur suture avec les maxillaires non linéaire s'avance plus antérieurement que les apophyses des canines et reste relativement simple et plus antérieure que le niveau postérieur des alvéoles des canines. La constriction du museau est très forte au niveau supérieur du museau, sa plus grande largeur restant au niveau dentaire.

Caractères dentaires ;

Les incisives sont disposées en arc de cercle assez ouvert, au nombre de 3 à droite, elles sont réduites à 2 à gauche indiquant une tendance vers la tétraprotodontie. Leur usure est terminale et leur couronne est courte ; elles sont de petite taille comparative-ment aux dents jugales ce qui correspond bien à une forme archaïque Hexaprotodon.

Les canines supérieures, à émail finement strié sont réniformes en section et ont un sillon longitudinal postérieur peu profond, mais large. Les P I/ persistent, celle du côté gauche étant conservée. De forme simple et uniradiculée, elle est à tubercule courbe et assez piquante ; elle se dispose à mi-distance entre canine et P 2/. Les P 2/ et P 3/ sub-égales dans leur contour triangulaire correspondant à un grand élargissement distal différent très nettement par leur usure plus marquée sur la P 3/. Le tubercule est pustuleux, entouré d'un cingulum finement granuleux. Le talon linguo-distal est très élevé. P 2/ et P 3/ sont à peine diastémisées mais également courtes en proportion et comparativement à d'autres espèces fossiles, présentant sur ce point un caractère relativement progressif. Les P 4/, monotuberculées restent très basses et avec un bourrelet cingulaire développé du côté lingual ; leur forme est circulaire et petite comparativement aux P 2/ et P 3/ et aux molaires rappelant les petites P 4/ observées pour Hip. lemerlei. Les M I/ et M 2/ sont très usées et leurs dents sont usées en creu au centre par usure différentielle entre émail et dentine. Les M 3/ ont des tubercules coniques à section d'usure en triangles à peine invaginés ; le cingulum s'élève peu mésialement et distalement, se développant en bourrelet le long des tubercules mésiaux. Une molaire surnuméraire de facture proche d'une P 4/ est présente du côté droit sur le fossile en arrière de la M 3/ (voir pl XII-B).

Le calvarium du paratype AL IO9-38 est en bon état de conservation, ayant gardé ses prémaxillaires, ses arcades zygomatiques qui sont les parties les plus exposées lors de la fossilisation ; seule l'apophyse supraorbitaire du frontal du côté droit est brisée et les crêtes des apophyses supraoccipitales sont absentes (voir pl X-A).

La région lacrymale préservée mais très soudée vu l'âge de l'individu, ne laisse que partiellement visibles les sutures inter-osseuses qui restent délimitées par le léger bourrelet osseux qu'elles occasionnent. La structure présentée est équivalente à celle du calvarium type de l'espèce. Des caractères viennent compléter à d'autres niveaux la description précédente.

La boîte crânienne est très courte et étroite par rapport au museau bien développé vers l'avant, comme ce qui s'observe pour Hip. amphibius et Hex. sivalensis, cela exprime un parallélisme évolutif avec ces espèces et qui s'observe aussi pour Hex. protamphibius. La crête sagittale est en correspondance très courte et aussi droite.

La constriction post-orbitaire est très marquée. Comme pour Hex. protamphibius, le plan occipital présente une élévation supérieure à celle des orbites, contrairement à ce qui s'observe pour Hip. amphibius et Hip. gorgops ; mais museau et crête sagittale sont presque en prolongement l'une de l'autre. Les foramens auditifs externes sont en position basse et très archaïque.

Les arcades zygomatiques, robustes surtout dans leur partie postérieure où sont les cavités glénoïdes larges et planes situées en position basse. La partie antérieurement développée des arcades zygomatiques est en proportion plus fine que chez Hip. amphibius.

En vue centrale, la région de la suture prémaxillaire-maxillaire est intéressante ; située sur la même ligne que le niveau antérieur des apophyses des canines développées très latéralement, différemment de Hip. amphibius où les apophyses des canines sont les plus antérieures. La suture intermaxillaire n'est pas formée antérieurement. Cette ouverture peut être liée à l'écartement des maxillaires. Les prémaxillaires ont leur symphyse soudée antérieurement et postérieurement mais non en position moyenne ; cette ouverture des prémaxillaires n'est pas exclusive du genre Hippopotamus et elle s'observe dans des espèces comme Hex. protamphibius. Les foramens incisifs, situés en position successive pour Hip. amphibius sont en position bien plus latérale pour T. afarensis. En arrière du palais, palatins et ptérygoïdes sont très développés enserrant l'échancrure palatine plus étroite que chez Hip. amphibius. Le basicrânien est court, avec des bulles tympaniques comprimées mais sans carène et peu proéminentes. Les condyles crâniens globuleux et très puissants limitent un vaste foramen magnum. Les apophyses paroccipitales sont fines et plus fréquentes que pour Hip. amphibius.

Caractères de disposition dentaire :

Les six incisives supérieures sont disposées en arc de cercle de court rayon, leur disposition ainsi que le diastème des incisives aux canines sont comparables à celles d'un Hexaprotodon. Les alvéoles des canines sont très latérales aux alignements des rangées dentaires jugales. Les rangées prémolaires divergent sensiblement vers l'avant et les M 3/ tendent fréquemment à se rapprocher vers l'arrière. Sous certains rapports, excepté pour les canines disposées plus latéralement, cette disposition rappelle ce qui s'observe pour Hex. harvardi.

Caractères des dents supérieures :

Les incisives supérieures de T. afarensis sont petites, courtes et à biseau terminal d'usure aplani. Leur taille est réellement réduite en proportion des canines et des dents jugales, ce qui est très nettement distinct de ce que montre Hip. amphibius, mais leur réduction n'atteint pas le degré extrême présenté par Hex. karumensis dans sa forme progressive. Les canines supérieures possèdent un sillon longitudinal postérieur peu profond relativement plus large que pour Hip. amphibius et différent de Hip. amphibius, l'émail y est réduit dans la partie interne du sillon, et la section de la dent est réniforme allongée rappelant la section de Hex. sivalensis, alors que pour Hip. amphibius la présence d'émail est très constante et la section de la dent est plus arrondie. Le moindre approfondissement du sillon longitudinal postérieur pourrait correspondre à un parallélisme évolutif avec le genre Hippopotamus ; ce phénomène s'observe partiellement pour Hex. protamphibius tout au long de la stratigraphie. La taille des canines comparativement aux dents jugales est importante ; ce caractère se retrouve aussi pour Hex. sivalensis et dans le

genre Hippopotamus. Des canines de petite taille fréquemment présentes pour les espèces du genre Hexaprotodon ne le caractérisent pas de manière stricte. Leur facette d'usure est courte et la dent sort peu de son alvéole. Seules les alvéoles des P I/ sont visibles, elles sont grandes et ovales. Ces alvéoles sont uniques montrant un stade plus avancé que pour Hex. harvardi de Lothagam. Les rangées de prémolaires P 2/ - P 4/ sont peu différentes dans leur longueur de la série molaire.

Ce caractère est typique des formes archaïques comme Hex. harvardi, et disparaît par allongement des molaires ou raccourcissement des prémolaires dans les diverses lignées fossiles. Les P 2/ dont seules les alvéoles sont visibles qui indiquent de fortes dents doivent être très semblables en force et forme aux P 3/ à tubercule très puissant et cingulum périphérique bordant un talon linguo-distal bien développé. Les P 4/, monotuberculées, sont de contours arrondis avec un bourrelet cingulaire très pustuleux lingualement ; leur largeur est nettement supérieure aux P 3/. Les M I/ sont trop usées pour présenter de structure reconnaissable. Les M 2/ et les M 3/ sont robustes à caractère brachyodonte, de contours plus trapézoïdaux que carrés par une dimension lingualement moindre que labialement suivant l'axe mésio-distal. Les tubercules sont simples, de forme conique à sillons interlobaires peu profonds déterminant des figures d'usure plus triangulaires que tréflées. Le cingulum lingualement et labialement est estompé ; il s'élève peu mésialement et distalement ne dépassant pas la moitié de la hauteur des tubercules et son épaisseur est réduite. Les tubercules ne sont pas réunis très haut au niveau de la vallée transverse qui est cependant étroite. L'aspect global de cette denture jugale, malgré les P 4/ monotuberculées reste assez simple et archaïque.

La mandibule : caractères osseux (voir pl X-C et D) :

La mandibule AL IO9-3A est proportionnellement moins bien préservée que le calvarium, toute la série dentaire jugale étant absente du côté droit la branche horizontale étant sectionnée au niveau antérieur de l'alvéole de P₁/3. Seule la partie basse de la branche montante gauche est également préservée. Canines, incisives et prémolaires sont brisées au niveau de leurs alvéoles.

Dans ses proportions globales, la mandibule de T. afarensis apparaît aussi massive que celle de Hip. amphibius et de Hex. karumensis. Les caractères de détail sont distincts. La symphyse mandibulaire est longue, massive et peu redressée vers l'avant, sa partie inférieure est aplanie. Les branches horizontales qui sont relativement verticales, très hautes, augmentent de hauteur de la symphyse au niveau des M /2 pour brusquement se rétrécir sous les M /3. Le processus angulaire de la branche montante est très développé vers le bas et recourbé vers l'avant mais tout de même moins que pour Hip. amphibius.

Caractères d'implantation des dents :

Les 6 incisives présentes par leurs alvéoles sont disposées sur une même ligne frontale que les canines, elles sont disposées en vue de face suivant des arcs peu marqués. Les apophyses des canines, bien que développées latéralement n'atteignent pas un développement antérieur équivalent à Hip. amphibius, et sont beaucoup plus courtes et plus massives que pour Hex. karumensis dans sa forme diprotodonte. Les rangées de prémolaires inférieures de façon comparable aux rangées supérieures, sont divergentes vers l'avant ; les alvéoles des

P /2 sont, comparativement à Hip. amphibius, beaucoup plus éloignées des alvéoles des incisives. Toute la rangée jugale en vue latérale affecte une courbure correspondante de celle des dents jugales supérieures et corrélative de la courbure générale du palais.

Caractères des dents inférieures :

Les alvéoles de l'ensemble des incisives de T. afarensis indiquent des dents de section importante, les I /1 peu diastémisées étant les plus grandes ; les I /2 et les I /3 apparaissant équivalentes par leur section qui est approximativement moitié des centrales. Cette diversification des incisives inférieures est un stade progressif dans la famille des Hippopotamidés préfigurant leur réduction en nombre. Les canines inférieures, de section supérieure aux incisives centrales sont comparables en puissance aux supérieures. Elles sont massives et en section sont beaucoup moins comprimées latéralement que pour Hip. amphibius et au contraire sont très élargies antérieurement. Une telle section n'est pas sans rappeler ce que montre Hex. sivalensis pour ses canines inférieures ; les autres espèces africaines comme Hex. protamphibius ayant plus fréquemment des canines inférieures plus comprimées latéralement. L'émail (absent dans l'intérieur de la courbure) est gravé de fines stries longitudinales et forme quelques cannelures longitudinales sub-parallèles bien distinctes des cannelures visibles dans le genre Hippopotamus, plus comparables à celles du Genre Hexaprotodon. De telles cannelures s'observent dans la plupart des lignées à un stade évolutif assez avancé. Les P /I sont présentes dans cette espèce, les alvéoles étant les seules visibles sur le fossile. Les P /2 et les P /3 ne sont également visibles que par leurs alvéoles qui sont grandes. La P /4 est à stylide centro-lingual puissant et soudé très haut sur le tubercule principal. La crête mésiale du tubercule principal est dirigée relativement lingualement ; les cingulumés mésial et distal sont bas.

Les M /I et les M /2, par leur usure très avancée ne montrent que peu de structures, l'usure se développe beaucoup plus au centre de la dent que au niveau de l'émail plus robuste ce qui indique aussi une usure non réellement en table plane comme pour Hip. amphibius. La disposition des tubercules de la M /3 n'est pas nettement lophodonte, le protoconide se développant plus antérieurement, mais de façon moins marquée que pour Hip. amphibius. Les vallées transverses bien que fermées au centre sont à bords assez évasés. Des anomalies dentaires sont visibles pour les molaires de cette mandibule (voir pl X-C).

Caractères présentés par le paratype AL II8-I (voir pl XI) :

Dans son ensemble, le calvarium AL II8-I fournit les mêmes indications que le crâne AL IO9-3 malgré une denture très bûsée, l'absence des arcades zygomatiques et celle des apophyses supraorbitaires des frontaux. La région du museau mieux dégagée que sur le calvarium type indique la non suture symphysaire des prémaxillaires, une suture prémaxillaire à maxillaire sub-linéaire et plus antérieure que les apophyses des canines, des foramens incisifs en position plus latérale que successive, des rangées prémolaires largement divergentes vers l'avant. Malgré une courbure longitudinale marquée, le palais est relativement aplani, étant peu creusé transversalement au niveau des prémolaires. Le calvarium vient confirmer également les proportions des dents entre elles, notamment par les incisives de très petite taille comparativement aux dents jugales. Les canines

très latérales ont la même structure du sillon longitudinal postérieur large et peu profond, cette dent de section nettement réniforme chez T. afarensis. Les rangées prémolaires compactes ont des alvéoles des racines distales bien plus puissantes que les mésiales de force comparable d'une dent à la suivante. Les molaires très brisées ou usées n'indiquent pas de caractère particulier.

Caractères fournis par le reste du matériel :

Plusieurs calvariums pris dans leur gangue gréseuse et conservés à Addis Abeba, confirment pour l'essentiel l'observation du matériel précédent et amènent cependant quelques remarques. Les canines des calvariums AL I26-69 et AL I75-5 rendent compte également de la présence de canines supérieures de section étirée réniforme à sillon longitudinal postérieur large et peu profond. Le calvarium AL I75-5 présente un alvéole bilobé et allongé pour la P I/, soit un stade intermédiaire entre l'état biradiculé présenté par Hex. harvardi et l'état uniradiculé visible pour la plupart des espèces du Plio-Pleistocène. Le calvarium AL I26-69 montre pour sa part une persistance de la D 4/ à un stade avancé d'usure de la M 3/, comparable à ce qui s'observe sur plusieurs calvariums de Hex. sivalensis des collections étudiées par HOOIJER D.A. (1950).

La mandibule AL I38-32 possède du côté droit sa rangée dentaire complète et est brisée au niveau des P /3 du côté gauche. Les incisives sont de taille décroissante de I /1 à I /3 ; courtes, elles ont des biseaux d'usure supérieurement orientés et courts. La face d'usure, irrégulière pour les centrales, est plane pour les latérales. Les canines dont l'usure se développe jusqu'au niveau basal sont typiquement très larges frontalement comme pour la pièce type. Les P /I n'ont pas d'alvéoles visibles, et les P /2 à P /4 se caractérisent par l'important développement du stylide linguo-distal, ce qui confère à ces dents un aspect très triangulaire bien distinct de ce que montre Hip. amphibius ainsi que de nombreuses espèces du genre Hexaprotodon. La présence de plusieurs crêtes pustuleuses ajoutent à leur aspect général archaïque. Les molaires peu usées de la pièce fossile ont des tubercules coniques assez hauts à sillons interlobaires peu marqués. Leur émail plus lisse contraste avec l'émail plus pustuleux des prémolaires. Les tubercules ferment relativement haut la vallée transverse et le cingulum mésial et distal n'atteint pas la moitié de la hauteur de la couronne dentaire. Entoconide et hypoconide sont presque également développés antérieurement, mais ils ne sont pas en opposition. Le protoconide s'avance plus que le métaconide, en direction mésiale.

La mandibule AL I27-2I est également en bon état de conservation. Un fragment de canine dans son alvéole présente des cannelures longitudinales nettes. Les rangées prémolaires divergentes vers l'avant et aussi leur courbure en vue vestibulaire correspondante à celle des rangées supérieures, l'implantation des incisives et des canines sur une même ligne, la grande hauteur des branches horizontales, un processus angulaire très développé vers le bas sur la branche montante, les dents jugales à tubercules hauts et coniques et cingulum bas mésial et distal se retrouvent sur ce fossile. Une dent tératologique, (molaire surnuméraire) s'implante transversale, sur la mandibule.

La mandibule AL 365-8 bien conservée jusqu'au niveau arrière des M /3 mais prise dans un grès compact confirme la plupart des observations précédentes ; les canines y sont très nettement latérales aux rangées dentaires jugales, toujours de section large antérieurement. Les alvéoles des prémolaires confirment le renforcement distal

de ces dents. Les alvéoles des P / I y sont aussi présentes plus rapprochées des P / 2 que des alvéoles des canines.

La pièce AL 70-34 correspond à un palais comportant les rangées dentaires P 2/- M 3/ à droite et P 2/ - M 2/ à gauche. Sa taille, indiquant l'appartenance à la sous-espèce naine et ses caractères retracent ceux vus pour AL 74-20. Le palais AL 70-34 est très étroit au niveau des molaires et s'élargit vers l'avant au niveau des rangées prémolaires tout en s'approfondissant sensiblement plus que pour AL 74-20. Cela indique également une constriction du museau antéorbitairement très marquée.

Les prémolaires P 2/ et P 3/, tout comme pour AL 74-20 sont de contours sub-triangulaires étant très élargies distalement. Le tubercule s'étend transversalement par rapport à l'axe mésio-distal de la dent ; l'émail est aussi pustuleux surtout linguo-distalement. Les P 4/ relativement plus complexes par la présence de deux tubercules dont l'accessoire est réduit et arrondi et différemment développé à gauche d'à droite ; un bourrelet cingulaire entoure l'ensemble de la dent. Les prémolaires et les molaires sont nettement brachyodontes. Les molaires ont des tubercules coniques, entourés d'un cingulum épais et périphérique. Les sillons interlobaires des tubercules, malgré l'usure avancée des dents, ne délimitent pas des invaginations prononcées de la surface occlusale.

La pièce AL 70-56 est une mandibule portant les alvéoles de 6 incisives en place, des canines et la rangée gauche des dents jugales P 3/ à M /2. Brisée à l'arrière des M /2 à gauche, elle l'est à l'arrière de l'alvéole de la P /3 à droite.

La symphyse mandibulaire est assez courte déterminant un redressement des alvéoles des incisives, ce qui tendrait à définir un stade plus progressif que celui visible pour les mandibules de grande taille de Hadar (SH). La branche horizontale est de hauteur sub-constante jusqu'au niveau des M /2. Elle s'élève nettement sous les M /3.

Disposition dentaire :

Incisives et canines sont situées sur une même ligne frontale, les canines bien latérales aux rangées dentaires jugales. Les rangées prémolaires divergent sensiblement vers l'avant.

Caractères dentaires :

Les incisives centrales sont les dents de section la plus forte et sont peu écartées ; les I /3 et I /2 sont de section sub-égale et relativement distantes l'une par rapport à sa suivante. En vue de face, elles se disposent symétriquement suivant une double arcade à grand rayon de courbure. La P /I est présente sous forme d'un alvéole uniradiculé penchée vers l'avant, située à égale distance de la canine et de la P /2. Les canines sont de section élargie vers l'avant et relativement allongée vers l'arrière. Leur section n'est pas très élevée comparativement aux dents jugales. Les P /2 non préservées indiquent par leurs alvéoles une non diastémisation avec les P /3. La P /3 possède un fort tubercule linguo-distal et le tubercule principal présente plusieurs crêtes pustuleuses distales, étant élargi sensiblement, sur cette face. Les P /4 sont très molarisées par le développement d'un tubercule accessoire particulièrement haut situé au centre de la face linguale. La M /I est très usée, petite. La M /2 a un entoconide à lobe distal réduit ; tout en étant bas, le cingulum est renforcé mésialement et distalement. Aucun caractère ne tranche réellement par rapport à AL IO9-3A.

Conclusion sur T. afarensis ;

L'observation du matériel de l'Afar a conduit à la définition d'un genre nouveau essentiellement défini d'après sa région lacrymale. Le développement antérieur du museau en hauteur, et latéralement des apophyses supraorbitaires des frontaux, la structure des canines supérieures indiquent une espèce originale. Cette lignée fossile semble avoir dérivé d'Hippopotamidae archaïques comparables à Hex. harvardi. Une partie des caractères apomorphes indiquent un parallélisme évolutif avec Hip. amphibius. Les caractères de spécialisation observés éloignent cependant T. afarensis d'une parenté proche avec Hip. amphibius. La grande variation de taille observée dans les représentants de cette espèce laisse en suspens la question de son homogénéité, pourtant nette sur le plan morphologique. L'observation d'un matériel plus important serait souhaitable pour y porter réponse.

b) Genre Hexaprotodon :

bl) Hexaprotodon sp "Afar A" :

Localisation : formations sédimentaires de l'Afar, dans la basse vallée de l'Awash, Ethiopie.

Caractéristique : lignée hexaprotodonte originale dans le mode de réduction de ses incisives inférieures.

Liste du matériel : AL I09-2 Calvarium jeune ; AL I54-I7 Mand symph ; AL I26-I3 Mand hémisymph D ; AL I5-6 Mand édentée ; AL 4-3 Mand symph jeune ; AL 4-20 Mand symp ; AL 56-7 Prémaxillaire G à 3 I ; AL 25-25 Mand symp ; AL I6-4 Mand symp ; AL 50-4I Mand symp ; AL 20-I3 Mand édentée ; AL 52-7 Mand hémisymphyse D ; AL 53-37 Mand hémisymph G ; AL 8-I Mand en deux fragments ; AL I70-I A, B, C Palais deux frag et Mand.

La pièce la plus caractéristique correspond à AL I70-IA, B, C du membre DDI-2 de Hadar (voir pl XIII A, B et C).

Description osseuse :

Le palais est en deux fragments, l'un comprenant les P 2/ et P 3/ à l'état fragmentaire, l'autre portant la rangée P 4/ - M 3/, uniquement du côté gauche. Il est assez large comparativement à la dimension des molaires ; contrairement à T. afarensis, les rangées prémolaires sont presque parallèles et de même écartement que les rangées molaires, et le palais est beaucoup moins creusé que dans cette espèce. Les maxillaires se développent verticalement au-dessus des rangées molaires contrairement à des espèces plus archaïques, et en ce sens ressemble à Hex. protamphibius.

Description dentaire :

Les P 2/ présentes par leur partie distale indiquent des dents plus robustes que les P 3/, et présentent un très fort talon linguo-distal. La P 3/ G est courte et très robuste presque aussi large mésialement que distalement. Le tubercule est disposé très transversalement par rapport à l'axe de la dent, la crête mésiale étant en direction très linguale ; plusieurs crêtes distales aboutissent à un cingulum distal épais et bas. La P 4/ est bituberculée, les deux tubercules étant de contours arrondis et le lingual accessoire étant lui-même très bas et entouré de cingulum. Les molaires supérieures ont des tubercules coniques de forme simple à sillons interlobaires à peine marqués ; la vallée transverse est ouverte très bas et le

cingulum s'élevant peu tant mésialement que distalement entoure les tubercules sans disparaître le long du métaconule. Du côté labial, le cingulum est assez peu étiré comparativement à Hip. amphibius.

La mandibule AL I70-IA, tronquée en arrière des rangées dentaires et des processus rétro-molaires, présente des caractères plus particuliers.

Caractères osseux ;

La symphyse mandibulaire est longue, basse, déterminant un vaste plateau sus-incisif qui caractérise les espèces archaïques. Les branches horizontales ont une hauteur croissant régulièrement d'avant vers l'arrière, avec une base sub-horizontale, sans présenter d'échancrure très marquée sous les prémolaires ou sous les M /3. L'espace rétro-molaire en arrière de la M /3 est vaste. La branche montante est trop fragmentaire pour déterminer son inclinaison, et le développement du processus angulaire. L'arrière de la symphyse est plus étroit que chez Hex. protamphibius.

Disposition dentaire :

En vue supérieure, les incisives et les canines sont sur une même ligne frontale, et en vue de face, elles se disposent suivant un arc unique, les incisives centrales étant les plus hautes. Les incisives ont une implantation très proclive, les canines ont également des alvéoles dirigés vers l'avant et s'ouvrant moins vers le haut que pour Hex. protamphibius. Les rangées dentaires jugales sont presque parallèles, ce qui rappelle Hex. protamphibius, et est bien distinct de T. afarensis.

Caractères dentaires :

La série des incisives non seulement sur ce fossile, mais sur la série des symphyses mandibulaires reportées à cette espèce présente un caractère remarquable : les I /2 sont relativement plus réduites que les I /3. Cette réduction des incisives moyennes ne se suit pas dans d'autre lignée africaine et fait penser en particulier à la lignée asiatique où justement cette incisive inférieure tend à se réduire de façon très importante dans la tendance évolutive de Hex. sivalensis. L'aspect des incisives paraît bien distinct de Hip. amphibius par des incisives de forme plus cylindrique que conique, c'est à dire dont la croissance en section atteint une limite, au long de la croissance de l'animal. Les canines, comme pour T. afarensis ont une section élargie antérieurement, et relativement arrondie, se distinguant de Hip. amphibius et d'un grand nombre d'espèces du genre Hexaprotodon de l'Est Africain, elles sont en proportion plus petites que pour T. afarensis. Des alvéoles pour les P /I ou plutôt les D /I vu leur taille réduite, n'étant pas refermées, sont présentes à mi-distance des canines et des P /2. Les P /2 à P /4 possèdent un styli-
de linguo-distal soudé haut et de taille croissante dans la série. P /2 G présente un styli-
de sur sa crête mésiale non présenté sur la dent symétrique ; le cingulum est développé suivant un fin bourrelet dont la hauteur se modifie peu sur la périphérie, notamment au niveau central. Plusieurs crêtes sont présentes distalement sur le tubercule principal, et présentent une pustulation importante. La M /I très usée ne permet plus de différencier les différents tubercules. Les M /2 et M /3 ont des tubercules coniques de forme simple de disposition proche de ce qui s'observe pour Hex. protamphibius. L'entoco-
nide reste relativement bien formé car son lobe distal n'est pas totalement réduit. Par ses dimensions, la M /3 droite est de forte taille mais sa longueur est moindre par l'absence d'un hypoconulide. le

cingulum des molaires est bas mésial et distal, de hauteur comparable à Hex. protamphibius turkanensis et bien plus bas que dans la sous-espèce plus tardive. D'un point de vue global, cette denture garde des caractères archaïques dans la famille.

Données fournies par le matériel complémentaire ;

Le calvarium IO9-2 qui présente un processus antéorbitaire de frontal développé est classique d'une structure Hexaprotodon. La M I/, par son cingulum entourant la dent est comparable à AL I70-IB. L'apophyse de la canine se développe très latéralement. A part la D 2/, les autres molaires de lait sont très usées (voir pl XIV A et B).

Plusieurs symphyses mandibulaires possédant six incisives avec les I /2 réduites comparativement aux autres sont reconnaissables dans le matériel de l'Afar et ayant une dimension rappelant celle de Hex. protamphibius, elles se distinguent pourtant de cette espèce.

La mandibule AL 25-25 est une mandibule presque édentée dont un fragment de M /3 en place bien usé indique un âge relatif avancé de l'individu. La symphyse mandibulaire est plus courte que celle de AL I70-IA, et aussi plus haute relativement ; l'arrière symphysaire subsiste en forme de V plutôt qu'en U. La branche horizontale est haute, épaissie à sa base. Elle est en proportions courtes. Les branches montantes, absentes également sur ce fossile, ne permettent pas d'indication sur le développement des processus angulaires. Par la disposition frontale des incisives et des canines, les rangées dentaires jugales parallèles se confirment les affinités avec la mandibule AL I70-IA. Les mêmes caractères se retrouvent par le développement relatif des incisives, les I /2 étant les plus réduites, et par les sections des canines très arrondies vers l'avant et de section à peine supérieure à celle des incisives centrales. L'alvéole de la canine ne se développe pas dans la branche horizontale de la mandibule au-delà du niveau des P /3, contrairement à ce qui s'observe pour Hip. amphibius où son développement peut atteindre et dépasser le niveau mésial des M /2.

La symphyse mandibulaire AL I54-I7 peut être également rapportée à l'espèce Hex. sp "Afar A" par ses dimensions relatives des dents frontales. L'aspect de la symphyse et l'existence d'une I /2 n'ayant pas commencé son usure et présentant une crête en direction interne indiquent un individu jeune ayant atteint un stade de remplacement de ses dents frontales.

AL I26-I3 correspond à une mandibule légèrement plus âgée par la présence d'une D /4 usée. Les trois incisives, de taille peu différente sont disposées suivant un arc dentaire plus marqué. La canine garde les mêmes caractères d'élargissement antérieur, et de section arrondie.

AL 56-7 est une pièce réduite à un prémaxillaire supérieur portant les racines de trois incisives supérieures de dimensions proches ; elles sont disposées en arc dentaire resserré et séparées par des diastèmes très courts. Cette disposition et les dimensions relatives semblent correspondre.

AL I6-4 est une symphyse mandibulaire également où les I /2 de petite taille comparative aux autres, où la canine de section frontalement arrondie et élargie permettent de conclure à l'appartenance à la même espèce ; la symphyse, comme pour AL I54-I7 est redressée indiquant probablement une variation individuelle importante dans

cette espèce (voir pl XIV E)

AL 53-37 est un fragment symphysaire gauche scié au niveau des racines. Les sections des incisives sont visibles ainsi que celle de la canine, toutes de petite taille (voir pl XIV-C).

Affinités morphologiques et intérêt de l'espèce Hex. sp "Afar A"
Parmi les Hippopotamidés africains, Hex. sp "Afar A" est la seule espèce reconnue jusqu'à présent pour laquelle est assurée de manière caractéristique et systématique la régression plus marquée des I /2 comparativement aux I /1 et I /3. Les différences relatives de taille n'atteignent pas celles observées pour Hip. amphibijs entre les différentes incisives. Les indications, bien que partielles indiquent une forme plus cylindrique que conique. Une telle réduction des I /2 fait directement penser à Hex. sivalensis, la réduction de cette dent étant une des originalités de la lignée des Hexaprotodon d'Asie. Une autre ressemblance s'observe au niveau des canines dont la section pour les canines inférieures très élargie et arrondie antérieurement se distingue de la plupart des autres espèces africaines également ; une telle structure des canines inférieures se retrouve aussi pour T. afarensis indiquant peut être des liens phylétiques pour ces deux espèces. Les autres caractères varient cependant considérablement dans le détail. Une difficulté subsiste pour établir une filiation éventuelle entre lignée asiatique et lignée de l'Afar car sur de nombreux plans elles ont une histoire différente même si leurs formes fossiles d'origine sont très affines. Hex. sp "Afar A" est aussi représentée par un matériel trop fragmentaire pour pouvoir en déduire dès à présent sur ce seul matériel un lien évolutif qui pourrait ne pas se confirmer sur du matériel important. En particulier les caractères d'hypsodontie visibles sur Hex. sivalensis ne semblent pas annoncés dans cette espèce de l'Afar, où les molaires de facture simple pourraient être cependant proche de Hex. iravaticus, forme probable de peuplement, d'où ont pu dériver les différentes espèces et sous-espèces ayant peuplé l'Asie jusqu'à Java. Malgré les caractères originaux qui la concernent, cette espèce, par ses caractères semble devoir se rattacher à une forme archaïque proche de Hex. protamphibijs turkanensis.

b2) Hexaprotodon sp "Afar B" :

Localisation : formations sédimentaires de l'Afar, dans la basse vallée de l'Awash, Ethiopie.

Caractéristique : lignée tétraprotodonte du genre Hexaprotodon ayant subi la réduction de ses incisives latérales. La structure de la mandibule indique une espèce particulière dans la faune de l'Afar.

Liste du matériel :

AL 74-9 Hémimandibule G ; AL 2-II4 symphyse mandibulaire ; AL 5-64 frag de C inf ; AL 3-2 Hémisymphyse mand D ; AL 25-I9 symphyse mandibulaire ; AL 25-20 Cinf G.

La symphyse mandibulaire AL 25-I9 est édentée et montre les alvéoles pour quatre incisives inférieures de taille peu dissemblables. La symphyse est relativement courte et haute, le plan incisif présente une concavité marquée du plan sus-incisif dans le sens transversal. Les incisives et les canines se disposent sur une même ligne frontale, et en vue de face les alvéoles des incisives latérales sont situées légèrement plus haut que celles des centrales.

Cette disposition, ainsi que les dimensions réduites des diastèmes inclinent à conclure plutôt à la disparition des I /3 que des I /2. Les canines occupant des alvéoles de taille réduite en section aussi bien qu'en longueur ont des racines qui ne dépassent probablement pas vers l'arrière le niveau des P /2.

AL 25-20 correspond à une canine inférieure gauche isolée. Sa petite taille et une relative compression latérale permettent de l'attribuer à l'espèce "B". L'émail en est finement guilloché (voir pl XIV-D).

L'hémimandibule AL 74-9 correspond de façon typique à un individu jeune, les alvéoles des I /1 et des I /2 sont de petite taille, les canines sont arrondies frontalement et leur émail est à fines stries longitudinales parallèles. Un alvéole simple pour la P /I est visible. Les racines des P /2 à M /I sont seules visibles et la M /2 est en croissance et présente un styliste en position distale.

AL 2-II4 est une symphyse mandibulaire édentée portant également les alvéoles de quatre incisives. La canine de petite taille est relativement latérale et couverte d'émail finement strié non cannelé de façon importante, sa section arrondie frontalement et son aspect général permettent de rapporter à la même espèce plusieurs canines inférieures de petite taille. La symphyse courte et redressée participe avec la tétraprotodontie pour donner un cachet progressif à cette espèce.

AL 3-2 de Leadu, comme la pièce précédente, est une demi-symphyse mandibulaire droite correspondant à un individu jeune. Les racines écartées de molaires de lait y sont visibles. La symphyse est également courte et redressée. Les alvéoles des incisives et des canines se disposent sur une ligne frontale, les canines en position à peine latérale du fait de l'âge de l'individu. La différence entre les alvéoles des incisives n'est pas grande, les I /1 étant cependant plus développées que les I /2. Les racines des D /I et D /2 sont reconnaissables sur AL 3-2.

Conclusion sur l'espèce Hex. sp "Afar B" :

L'espèce Hex sp "Afar B" est la seule forme typiquement tétraprotodonte présente à l'Afar. Ses caractères, notamment au niveau de la canine, sont ceux d'un Hexaprotodon. Les proportions relatives canines-incisives sont différentes de celles trouvées pour l'espèce T. afarensis, notamment par des canines très petites. L'espèce Hex. sp "Afar B" ne peut être issue de l'espèce Hex. sp "Afar A", car les incisives perdues pour "B" sont les latérales. Le matériel disponible reste trop fragmentaire pour définir des affinités précises avec les autres espèces de l'Afar ou de l'Afrique Orientale.

c) Genre Hippopotamus :

Hippopotamus amphibius, LINNE 1758 :

Une pièce unique, AL 7-I provenant très probablement d'un niveau Holocène TAIEB (comm. pers.) peut être attribué à cette espèce. Il s'agit d'une M /3 gauche incomplète. De grande taille (longueur mésio-distale ; 81 mm ; largeur mésiale 44 mm ; largeur distale : 39 mm), elle se distingue par son hypsodontie, tant au niveau tuberculaire que cingulaire très marquée. Les tubercules ont une forme assez cylindrique et leurs sillons interlobaires sont très profonds ; la vallée transverse est occluse très haut par jonction entre tubercules mésiaux et tubercules distaux, le cingulum

mésial forme une véritable lame développée plus haut que la moitié de la hauteur des tubercules principaux. Cette espèce n'est pas caractéristique des sédiments plio-pleistocènes de l'Afar, et elle est juste mentionnée pour mémoire comme caractérisant des sédiments beaucoup plus récents.

d) Conclusion sur le matériel de l'Afar :

A partir des différentes espèces d'Hippopotamidés fossiles se dégagent plusieurs éléments intéressants.

La grande richesse des gisements en Hippopotamidés (M. TAIEB - Comm. pers.) qui constitue une part considérable de la faune fossile de Mammifères de ces formations volcano-sédimentaires Plio-Pleistocènes correspondrait à des épisodes climatiques humides associés à une végétation importante et diversifiée conciliant des exigences trophiques très probablement différentes pour les diverses espèces considérées.

L'association de plusieurs espèces représentantes du seul genre Hexaprotodon place un peu à part de la plupart des faunes d'Hippopotamidés de l'Est de l'Afrique ces gisements et conduit à envisager plusieurs hypothèses :

- D'une part, une hypothèse d'archaïsme de la faune de l'Afar appuyée sur le fait d'une hexaprotodontie majoritaire des espèces et du cachet très archaïque sur de nombreux points de l'espèce principale Hex. afarensis. D'un point de vue global, cette ancienneté relative est tempérée par la présence d'une espèce tétraprotodonte.

- D'autre part, une hypothèse d'endémisme, ces espèces n'étant pas retrouvées en d'autres lieux d'Afrique Orientale.

Ces deux facteurs interviennent probablement conjointement. Ils rendent difficiles un callage biologique comparatif aux autres espèces des autres gisements et seuls les caractères progressifs relatifs peuvent être pris en compte ; par l'association de plusieurs hexaprotodontes et d'un tétraprotodonte, ils se situeraient comme antérieurs à équivalents du point de vue stratigraphique à la formation d'Usno des gisements de l'Omo, où s'observe le passage à la tétraprotodontie.

D'un point de vue phylogénique, l'espèce T. afarensis présente certaines ressemblances avec l'espèce Hex. harvardi de Lothagam. Ces ressemblances constituées essentiellement par des caractères plésiomorphes n'expriment cependant pas une réelle parenté. Hex. sp "Afar A" d'après les caractères visibles pourrait provenir d'une souche proche de Hex. protamphibius turkanensis de la basse formation de l'Omo. L'espèce Hex. sp "Afar B" est probablement descendante d'une espèce hexaprotodonte plus proche de Hex. protamphibius que de Hex. karumensis par les incisives centrales rapprochées, et rappelle l'espèce naine située dans les sédiments plus récents d'Olduvai citée par S.C. CORYNDON 1969 et dont les incisives sont de taille très semblable, sur le seul fragment symphysaire disponible.

Enfin reste à noter l'intéressante convergence de caractères (s'ils n'expriment pas des affinités plus précises) d'au moins deux des espèces de l'Afar avec la lignée des hexaprotodontes asiatiques, ces ressemblances se retrouvant aussi bien au niveau osseux que dantaire.

L'apport d'un matériel complémentaire devrait permettre d'envisager d'une part si une évolution des espèces présentes se dessine au-delà des variations individuelles observées, d'autre part de définir plus précisément l'originalité et les affinités des espèces fossiles d'Hippopotamidés de l'Afar.

Des corrélations stratigraphiques plus complètes entre les différentes formations sédimentaires pourraient également permettre d'envisager un sens évolutif plus précis dans les variations morphologiques observées dans l'espèce T. afarensis.

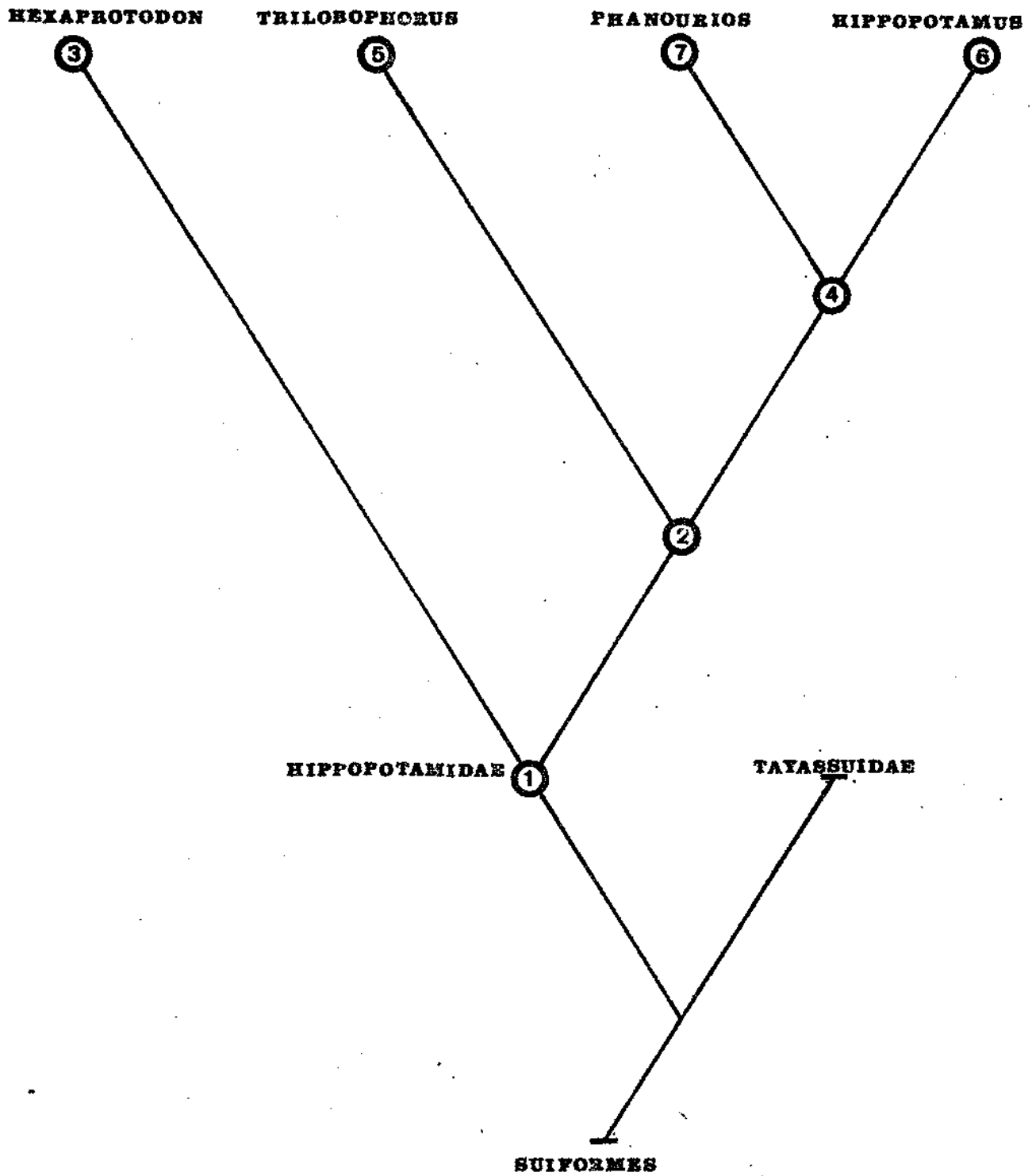


Fig: 25. Cladogramme des différents genres d'Hippopotamidae. Pour légendes, voir le texte.

CHAPITRE 4 : ORIGINE, REPARTITION, PHYLOGENIE ET BIOLOGIE DES HIPPOPOTAMIDES.

41 - Origine des Hippopotamidés :

L'origine des Hippopotamidés reste un point très controversé. Plusieurs hypothèses ont été classiquement défendues. Les Suidae, les Anthracothériidae, les Cebochoeridae, les Tayassuidae ont été successivement proposés comme famille souche possible. H.G. PEARSON (1927-1929) dans une étude de la région tympanique, insiste sur les grandes affinités entre Suiformes qui sont remarquables par l'absence de mastoïde, par le développement d'un conduit auditif engagé entre cavité glénoïde et apophyse paroccipitale ainsi que par une compression post-glénoïde plus ou moins marquée d'une espèce à l'autre. G.E. DEHAUT (1939, 1942) note les ressemblances entre Hippopotamidae, Suidae et Tayassuidae. H.G. STEHLING (1908) et W.D. MATTHEW (1934) envisagent une filiation Suidae-Hippopotamidae. C.W. ANDREW (1906), H. FALCONER (1868) proposent plutôt des affinités Anthracothériidae-Hippopotamidae. L'hypothèse qui semble actuellement la plus défendable est celle d'une proche parenté Tayassuidae-Hippopotamidae. Elle est envisagée par M. PICKFORD (comm. pers.) et tient compte des caractères fournis par les restes miocènes d'Hippopotamidae connus au Kenya. Les ressemblances trouvées tant au niveau dentaire que crânien pourraient faire des Tayassuidae non pas le groupe initial, mais le groupe frère des Hippopotamidae.

42 - Répartition des Hippopotamidae :

Les plus anciens restes connus à ce jour pouvant être attribués aux Hippopotamidae proviennent de Rusinga (Kenya) trouvés dans des niveaux datés du Miocène inférieur. En ce qui concerne l'Ethiopia, les restes les plus anciens proviennent de la formation de Ch'orora parmi les éléments d'une faune datée de plus de 10 MA (J.J. TIERCELI, J. MICHAUX et Y. BANDET 1979). Les espèces connues dans le Pliocène sont nombreuses et leurs fossiles dénotent une vaste répartition de la famille alliée à une grande diversification. De cette période sont décrites les espèces Hex. harvardi de Lothagam, Hex. karumensis de Koobi-Fora, Hex. protamphibius de l'Omo, Hex. primaeus d'Espagne, Hex. irravaticus et Hex. sivalensis en Asie. Il ne paraît pas y avoir d'Hippopotamidés Pliocènes en France (M. FAURE et C. GUERIN 1979). Le Pleistocène a dû compter la plus importante biomasse en ce qui concerne les Hippopotamidae, ainsi que l'extension géographique maximale sur la plus grande partie de l'ancien monde. Cette période compte également la plus grande diversité d'espèces. Une limite Nord de répartition semble passer par le Nord de l'Angleterre, la Hollande, l'Allemagne de l'Est (KAHLKE, comm. pers.), la Crimée (A.K. VEKUA, 1961), les Siwaliks, la Birmanie, la Chine (CHOW MIN CHEN M., 1961) et Java. Les hippopotamidés sont trouvés jusqu'en Afrique du Sud. Ils ont peuplé Madagascar (A. GRANDIDIER et H. FILHOL 1894, L. JOLGAUD, 1923) avec l'espèce Hip. lemerlei, ils sont connus dans les îles méditerranéennes (P.Y. SONDAAR 1977 ; G.S. BOENSCHOTTEN et P.Y. SONDAAR 1966, 1972) où ils ont donné des espèces naines; et ils ont été trouvés jusqu'en Arabie (Mc. CLURE, comm. pers. par information de H. THOMAS) soit bien au-delà d'une des principales voies de passage Afrique-Asie que constitue le Moyen-Orient; En effet, ils ont été trouvés dans la vallée du Jourdain (E. TCHERNOV, comm. pers.) ainsi qu'en Syrie. L'Afrique du Nord (A. PONEL, 1896) (C. ARAMBOURG nombreuses publications), le Sahara (H. THOMAS, 1977) ont été également peuplés. L'Afrique Orientale, une des régions les mieux étudiées actuellement permet de proposer (grâce à la diversité des espèces fossiles qu'on

y trouve), ce continent comme étant le berceau probable de la famille des Hippopotamidae. S.C. CORYNDON (1978) a représenté un tableau de répartition dans l'espace et le temps de la famille des Hippopotamidae qui fait le bilan actuel de ce qui est connu sur cet aspect. (fig 2) L'habitat actuel des Hippopotamidés est restreint à l'Afrique tropicale (J. DORST et P. DANDELLOT 1970). L'espèce hex. liberiensis a une aire de répartition réduite en Afrique de l'Ouest.

43 - Phylogénie des Hippopotamidae :

C. DEPERET (1921), L. JOLEAUD (1920), X. MISONNE (1952), J. ANTHONY (1946), S.G. CORYNDON (1978), H.B.S. COOKE et V.G. MAGLIO, ont proposé des phylogénies pour les Hippopotamidae.

De nombreux parallélismes évolutifs interviennent dans l'histoire des Hippopotamidae, et le sens de l'évolution n'est pas toujours évident. Seul un cladogramme des différents genres sera envisagé ici ; il tient compte essentiellement des caractères de la région lacrymale, des canines supérieures et inférieures, de la région tympanique, et de la constitution du pied (voir fig 25).

A côté de caractères particulièrement primitifs dans l'ensemble des Artiodactyles tel que les quatre doigts fonctionnels intervenant dans la marche et des séries dentaires complètes à l'origine des principales lignées, les Hippopotamidae possèdent en commun un certain nombre de caractères qui les particularisent.

La présence

(1) Hippopotamidae, incisives et canines à croissance continue, canines verticales ou sub-verticales usées en biseaux situées sur des apophyses très développées ; allongement exceptionnel des os nasaux ; molaires à tubercules trilobés, supérieures et inférieures quadrituberculées ; position haute des orbites.

(2) Processus antéorbitaire du frontal court, canine supérieure à sillon longitudinal superficiel.

(3) Hexaprotodon, réduction de l'émail dans le profond sillon longitudinal de la canine supérieure, métacarpiens centraux plus développés que les latéraux, surfaces articulaires des os des membres à crêtes aiguës limitant les mouvements latéraux.

(4) Large contact lacrymal-nasal sur la face, aussi long que le contact frontal-maxillaire.

(5) Trilobophorus, lacrymal de petite taille séparé du nasal par un processus postérieur du maxillaire ; grande élévation antérieure du museau, grand développement latéral des apophyses supraorbitaires.

(6) Hippopotamus, canines inférieures à cannelures en chevrons sur l'émail ; bulles tympaniques comprimées latéralement et carennées, molaires très développées mésio-distalement.

(7) Phanourios, canines non tout à fait verticales, molaires inférieures lophodontes ; simplification des prémolaires, membres trapus à phalanges très courtes.

44 - Biologie des Hippopotamidae :

Les Hippopotamidae, Mammifères non ruminants, se nourrissent aussi bien de feuillages que de graminées. Leur adaptation remarquable au milieu aquatique (R. VERHEYEN, 1954) les met à l'abri des grands prédateurs terrestres. Leur peau épaisse de près de 5 cm pour Hip. amphibius les protège efficacement aussi vis à vis des crocodiles dont le biotope est voisin. Ces besoins en eau qu'on les Hippopotames pour leur thermorégulation en fait en ce qui concerne les fossiles des marqueurs fiables d'étendues d'eau permanentes proches : rivières, sources ou lacs, nécessairement associées à des pâturages importants. La présence de tels fossiles dans des zones aujourd'hui désertiques ou sub-désertiques indique des épisodes climatiques humides notamment au nord de la ceinture tropicale actuelle en ce qui concerne l'Afrique. La position périscopique des narines et des yeux ainsi que des oreilles, visible à partir du squelette n'est pas la seule adaptation au milieu aquatique ; une épaisse couche de graisse sert d'isolant calorifique, des palmures interdigitales servent à la nage.

Comme les Eléphants, les Hippopotames ne mettent pas qu'à un seul jeune à la fois. A la vie grégaire des Hip. amphibius, qui donne lieu à des combats de dominance violents entre mâles, s'oppose la vie solitaire de l'Hex. liberiensis par ailleurs moins lié en permanence à l'eau. De grandes accumulations locales de fossiles en un gisement déterminé pourraient parler en faveur d'un style de vie grégaire de l'espèce considérée, mais bien des facteurs doivent être pris en considération pour arriver à une telle conclusion.

Différentes hypothèses peuvent être envisagées en ce qui concerne les fréquences relatives des différentes espèces dans un même site fossilifère, notamment des exigences trophiques et hydriques distinctes. Bien des éléments manquent le plus souvent pour confirmer ou infirmer de telles hypothèses.

Les Hippopotames, vu leur valeur nutritive, semblent avoir joué un rôle important dans l'alimentation de l'homme fossile. Les nombreux déchets de cuisine à Melka Kunturé comme à Bodo en sont un exemple. Par ailleurs le danger qu'il représente pour les cultures associé à l'intérêt suscité par la qualité de l'émail de ses dents a pu être la cause de sa destruction systématique de certaines régions d'Afrique même à des périodes préindustrielles. Il reste une source protéique importante dans des régions tropicales peu développées. Les Hippopotames, sous un angle biochronologique, se montrent sensibles aux variations climatiques retracées par les sédiments. Notamment pour les gisements de Mammifères de l'Omo, M. BEDEN (1976, 1979) pour les Eléphants, V. EISENMANN (1976, 1979) pour les Equidae, F.C. HOWELL et G. PETTER (1976) pour les Carnivores, A.W. GENTRY (1976) pour les Bovidae, C. GUERIN (1976) pour les Rhinocerotidae et les Chalicotheriidae, J. JAEGER et H. WESSELMAN (1976) pour les Micromammifères... ont pu envisager certains liens entre des variations climatiques décelées par la géologie, la palynologie (R. BONNEFILLE 1972 à 1976), l'étude des Diatomées ou des Mollusques d'eau douce (A. GAUTIER, 1976).

Des biochronologies basées sur les associations de Mammifères ont été proposées (H.B.S. COOKE et V.S. MAGLIO 1972, Y. COPPENS 1972, Y. COPPENS et F.C. HOWELL 1974) et établies pour plusieurs des gisements d'Afrique Orientale.

Conclusion :

Les Hippopotamidae sont une famille relativement peu diversifiée parmi les Artiodactyles, mais leur succès et leur extension suit les grands événements climatiques humides d'Afrique et interglaciaires d'Europe. Les principaux épisodes de leur évolution sont africains.

Leur origine est très controversée en partie à cause des caractères archaïques de la locomotion associés à une grande spécialisation de la denture. Leur biologie du fait qu'ils vivent essentiellement dans l'eau tout en s'alimentant à terre en fait des Mammifères d'un mode de vie original. Ils ont remplacé dans cette niche écologique certains Anthracothériidae, qui ont disparu d'Afrique au Miocène lors de l'extension des Hippopotamidae.

CONCLUSIONS GENERALES

Peu nombreuses sont les études entreprises jusqu'à présent sur la famille des Hippopotamidae.

En considérant les deux espèces Hip. amphibius et Hex. liberiensis, seules représentantes actuelles de cette petite famille, on ne peut manquer d'être surpris par le foisonnement d'espèces fossiles qui ont peuplé toute l'Afrique, le Moyen-Orient et l'Arabie, une partie de l'Europe et l'Asie méridionale jusqu'à Java.

Ce travail a eu pour objectif - outre une étude de l'ensemble du matériel récolté dans le Plio-Pleistocène d'Ethiopie - d'envisager dans un cadre plus large l'ensemble des variations morphologiques observables dans la famille. Cette démarche a conduit à redéfinir les genres Hippopotamus et Hexaprotodon et à créer un nouveau genre : Trilobophorus d'après du matériel original de l'Afar.

Les gisements de l'Omo sont caractérisés par le remplacement progressif de l'association d'espèces Hex. protamphibius / Hex. shungurensis (disparaissant après le membre G de la formation de Shungura) par l'association Hip. gorgops / Hip. aethiopicus / Hex. cf. karumensis. Une association comparable d'espèces se retrouve dans plusieurs sites de l'Afrique Orientale et notamment à Koobi-Fora (Kénya). Les espèces présentes dans les sédiments de l'Omo jusque dans la formation de Kalam sont migrantes probables depuis le lac Turkana.

Les gisements de Melka Kunturé sont marqués par la présence prédominante de Hip. gorgops.

Les gisements de l'Afar sont originaux par l'aspect endémique des espèces d'Hippopotamidae présents : T. afarensis, Hex. sp "Afar A", Hex. sp "Afar B".

En ce qui concerne cette famille, des barrières écologiques auraient pu intervenir isolant cette région de l'ensemble de l'Afrique Orientale.

Une vue plus générale montre pour les différents gisements d'Afrique Orientale dans la période Mio-Pliocène la présence d'espèces essentiellement du genre Hexaprotodon. Au cours du Pliocène, et surtout dès le Pleistocène inférieur, se rencontrent de plus en plus d'espèces du genre Hippopotamus qui supplantent progressivement les espèces du genre Hexaprotodon. Les peuplements tardiPleistocènes d'Afrique et d'Europe se retrouvent constitués d'une majorité sinon d'une totalité d'espèces du genre Hippopotamus. Le genre Hexaprotodon ne subsiste probablement en Afrique que dans une seule lignée donnant le survivant en voie de disparition Hex. liberiensis, et disparaissant à l'Holocène dans une lignée asiatique.

Par leurs exigences hydriques, les Hippopotamidae se trouvent être de bons marqueurs de zones humides comportant soit des lacs soit des cours d'eau permanents. Ils complètent en ce sens les données de la palynologie, de l'étude des Diatomées, des Gastéropodes aquatiques et des Reptiles aquatiques dans l'étude des paléoenvironnements.



Bien des problèmes restent posés notamment en ce qui concerne le peuplement des îles méditerranéennes par des espèces naines d'Hippopotames. Il en est de même en ce qui concerne les modalités du peuplement de l'Asie à partir d'une souche très probablement africaine. En Afrique même, une vue plus synthétique de l'ensemble de la famille des Hippopotamidae demanderait des recherches et des études non seulement sur l'ensemble des gisements d'Afrique Orientale, mais aussi des autres grandes régions africaines. Il serait alors possible d'envisager avec plus d'éléments l'histoire de cette famille dont la plupart des espèces se caractérisent par l'originalité de leur genre de vie. De nombreuses perspectives très attrayantes restent de ce fait ouvertes tant dans la découverte que dans l'étude des Hippopotamidae fossiles.

BIBLIOGRAPHIE

- ABADIE, J. ; J. BARBEAU et Y. COPPENS, 1959 - Une faune de vertébrés villafranchiens au Tchad. C. R. Acad. Sc. Paris T 248, pp 3328-3330, fig.
- AGUIRE, E. de (S.J.) 1963 - Hippopotamus crusafonti n. sp. del Plioceno inferior de Arenas del Rey (Granada), Notas y com. Inst. Geol. Min. de Espana, Madrid, n° 69, pp 215-230, 1ère fig, 3 pls.
- AMBROISE D. et S.R. GEYSSANT, 1974 - Analyses biométriques univariées et multivariées du dimorphisme chez une population de Gastéropodes du Lutétien du Bassin de Paris (9 Sycostoma) Bull. Soc. Geol. France, t 16 (4) pp 362-384, 17 fig, 2 pls.
- ANDREW, C.W. 1902 - Note on a Pliocene vertebrate fauna from the Wadi Natrun, Egypt. Geol. Mag. London, 4 (9), 10, pp 433-439, 1 pl.
- ANDREW, C.W. 1906 - A descriptive catalogue of the tertiary Vertebrate of the Fayum (Egypt) British Museum (Nat. Hist.) London, Geology Vertebrata, 342, pp, 98 fig, 26 pls.
- ANTHONY, J. 1946 - A propos des caractères dentaires d'un nouvel Hippopotame fossile (Hippopotamus "etraprotodon" protamphibius ARAMBOURG). Bull. Mus. Hist. Nat. Paris, ser. 2, T 18 (6), pp 507-509, fig.
- ANTHONY, J. 1948 - Etude de moulages endocrâniens d'Hippopotames disparus. Mém. Mus. Hist. Nat. T 26 (2), pp 31-56.
- ARAMBOURG, C. 1944 - Les Hippopotames fossiles d'Afrique. C.R. Acad. Sc. Paris T 218, pp 602-604, 3 fig.
- ARAMBOURG, C. 1944 - Au sujet de l'Hippopotamus hipponensis GAUDRY. Bull. Soc. Geol. France, Ser. 5, T 14, pp 147-153, 1 fig, 1 pl.
- ARAMBOURG, C. 1947, Les Mammifères Pleistocènes d'Afrique. Bull. Soc. Geol. France, Ser 5, T 17, pp 147-153, fig
- ARAMBOURG, C. 1947 - Mission scientifique de l'Omo 1932-1933. Tome I Géologie-Anthropologie, fasc. 3, Hippopotamidae, pp 314-335, 9 tab, pl 9 à 14.
- ARAMBOURG, C. 1949 - Les gisements de Vertébrés Villafranchiens de l'Afrique du Nord. Bull. Soc. Geol. France, 5 (19) pp 195-203, fig.
- ARAMBOURG, C. 1962 - Les faunes mammalogiques du Pleistocène circum-méditerranéen. Quaternaria 6, Roma, pp 97-109.
- ARAMBOURG, C. 1962 - Les faunes mammalogiques du Pleistocène d'Afrique. Colloques du CNRS, Evolution des Vertébrés, n° 104, pp 369-376, fig.



- ARAMBOURG, C. 1979 - Vertébrés Villafranchiens d'Afrique du Nord. Hippopotamidae pp 8-11, fig.
- ARAMBOURG, C. ; J. CHAVAILLON et Y. COPPENS, 1967 - Premiers résultats de la nouvelle mission de l'Omo 1967. C. R. Acad. Sc. Paris T 265, ser D, pp 1891-1896.
- ARAMBOURG, C. ; J. CHAVAILLON et Y. COPPENS, 1969 - Résultats de la nouvelle mission de l'Omo. 2ème campagne 1968 C. R. Acad. Sc. Paris. T 268, ser D, pp 759-762.
- ARAMBOURG, C. ; J. CHAVAILLON et Y. COPPENS, 1969 - b. Expédition internationale de recherches paléontologiques dans la vallée de l'Omo (Ethiopie) en 1967. Actes 6° Cong. Panaf. Préhist. Et. Quatern. Dakar 2-8 dec 1967, pp 135-140.
- ARONSON, J.L., T.J. SCHMITT, R.C. WALTER, M. TAIEB, J.J. TIERCELIN, D.C. JOHANSON, CIW. NAESER et A.E.M. NAIRN 1977. New geochronologic and paleomagnetic data for the hominid-bearing Hadar formation of Ethiopia. Nature, vol 267 (5609), pp 323-327.
- BEDEN M. 1976 - Proboscideans from Omo Group Formations. pp 193-208 6 fig, 6 tab - In Coppens et Ali, Earliest Man... Chicago press.
- BEDEN M. 1979 - Les Eléphants (*Loxodonta* et *Elephas*) d'Afrique Orientale : systématique, phylogénie, intérêt biochronologique. Thèse Poitiers.
- BEDEN M. 1979 - Données récentes sur l'évolution des Proboscidiens pendant le Plio-Pleistocène en Afrique Orientale. Bull. Soc. Geol. Fr. Paris T 21 (3), pp 271-276.
- BEHRENSMEYER A.K. 1975 - The taphonomy and paleoecology of Plio-Pleistocene vertebrate assemblages east of Lake Rudolf, Kenya. Bull. Mus. Cop. Zool. Harvard Univ., vol 146 (10), pp 473-578.
- BEHRENSMEYER A.K. 1976 - Fossil assemblages in relation to sedimentary environments in the East Rudolf succession, pp 383-401, 10 fig, 1 tab. In Coppens et Ali - Earliest Man..Chicago press.
- BEHRENSMEYER A.K. 1978 - Correlation of Plio-Pleistocene sequences in the northern lake Turkana Basin : a summary of evidences and issues, pp 421-440, 2, fig, 3 tab. In W.W. BISHOP, geological background to fossil Man, Edinburg.
- BEHRENSMEYER A.K. 1978 - The habitat of Plio-Pleistocene hominids in East Africa ; taphonomie and microstratigraphic evidence, pp 165-187, 9 fig, 8 tab. In C. JOLLY, Early Hominids of Africa, London.
- BENZECRI J.P. 1973 - L'Analyse des données : I - la taxinomie. II - L'analyse des correspondances, Paris, Dunod ed. pp 619, pp 615, fig.

- BISHOP W.W. 1967 - The later tertiary in East Africa : volcanics, sediments and faunal inventory. In BISHOP W.W. and J.D. CLARK Eds : Background to evolution in Africa. Univ. Chicago Pres, pp 31-56.
- BISHOP W.W. Ed. 1978 - Geological background to fossil Man. Recent research in the Gregory Rift Valley, East Africa. Scottish Academic Press. P. 585.
- BISHOP W.W. et J.D. CLARK Eds. 1967 - Background to Evolution in Africa. Univ. Chicago Press. Chicago.
- BLAINVILLE H.M.D. de. 1839-1864 - Osteographie ou description iconographique comparée du squelette des Mammifères récents et fossiles T 4, genre Hippopotamus, pp 53-104, 8 pl. Paris.
- BOEKSCHOTTEN G.S. et P.M. SONDAAR, 1966 - The Pleistocene of the Katharo Basin (Crete) and its Hippopotamus. Bijdr. Dierk. Amsterdam, vol 36, pp 1-44, fig.
- BOEKSCHOTEN G.S. et P.M. SONDAAR, 1972 - On the fossil Mammalia of Cyprus. Kon. Ned. Akad. van Wetensch. Amsterdam. Ser B, 75 (4) pp 326-338, 10 fig, 1 tab.
- BONNEFILLE R. 1972 - Associations polliniques actuelles et quaternaires en Ethiopie (vallées de l'Awash et de l'Omo). Thèse Paris.
- BONNEFILLE R. 1972 - Aperçu sur les recherches palynologiques en Ethiopie, pp 19-28 - In E. M. VAN ZINDEREN et BAKKER, Palaeoecology of Africa, the surrounding Islands and Antarctica, Cape town,
- BONNEFILLE R. 1973 - Nouvelles recherches en Ethiopie, Le Quaternaire, géodynamique, stratigraphie et environnement. 9^e Congr. Intern. INQUA, pp 182-187, 4 fig.
- BONNEFILLE R. 1974 - Etude palynologique des dépôts Plio-Pleistocènes d'Ethiopie. Ass. Sénégal. Et. Quatern. Afr. Bull. Liaison Sénégal n° 42-43, pp 21-32, 5 fig.
- BONNEFILLE R. 1976 - Palynological evidence for an important change in the vegetation of the Omo Basin between 2,5 and 2 million years. pp 42I-43I, 4 fig, 5 tab, In Coppens et Ali, Earliest Man...Chicago Press.
- BONNEFILLE R., F.H. BROWN, J. CHAVAILLON, Y. COPPENS, P. HAESAERT, J. de HEINZELIN et F.C. CLARK, 1973 - Situation stratigraphique des localités à Hominidés des gisements Plio-Pleistocènes de l'Omo en Ethiopie (Membres de base, A, B, C, D et J). C.R. Acad. Sc. Paris 7 276 ser D, pp 278I-2784.

- BONNEFILLE R., F.H. BROWN, J. CHAVAILLON, Y. COPPENS, P. HAESAERT, J. de HEINZELIN et F.C. CLARK, 1973 - Situation stratigraphique des localités à Hominidés des gisements Plio-Pleistocènes de l'Omo en Ethiopie (Membres E, F, G et H). C.R. Acad. Sc. Paris T 276, ser D, pp 2879-2882.
- BONNEFILLE R. et G. RIOLET, 1976 - Recherches palynologiques en Afrique Orientale. Dans Palaeoecology of Africa, the surrounding islands and Antartica. Ed VAN ZINDEREN BAKKER Sr, T 9, pp 100-103.
- BROWN F. H., J. de HEINZELIN et F.C. HOWELL - 1970 - Pleistocene formations in the lower Omo Basin, southern Ethiopia. Quarternaria T 13, pp 247-268.
- BROWN F. H. et LAJOIE K. R. 1971 - Radiometric age determination on Plio-Pleistocene formations in the Lower Omo Bassin, Ethiopia. Nature vol 229 (5285), pp 483-485.
- BROWN F. H. et W. P. NASH 1976 - Radiometric dating and tuff mineralogy of Omo, pp 50-63, 6 fig, 4 tab. In Coppens et Ali. Earliest Man. Chicago,
- BROWN F. H. et R. T. SHUEY 1976 - Magnetostratigraphy of the shungara and Usno formations, Lower Omo Valley, Ethiopia. pp 64-78, 6 fig, 3 tab. In Coppens et Ali, Earliest Man. Chicago Press.
- BUTZER K. 1976 - The Mursi, Nkalabong and Kibish formations, Lower Omo Basin, Ethiopia. pp 12-23. 6 fig. In Coppens et Ali, Earliest Man. Chicago Press.
- CHAVAILLON J. 1969 - Recherches géologiques dans le Quaternaire de la basse vallée de l'Omo. Dans Palaeoecology of Africa 1966-1968, VAN ZINDEREN BAKKER E. M. Ed. T 4, pp 59-60.
- CHAVAILLON J. 1973 - Chronologie des niveaux paléolithiques de Melka Kunturé (Ethiopie). C.R. Acad. Sc. Paris Ser D, t 276, pp 1533-1536.
- CHAVAILLON J. 1976 - Melka Kunturé, campagnes de fouilles 1971-1973. Annales d'Ethiopie t 10, pp 1-12, 5 pl.
- CHAVAILLON J. 1979 a. Aperçu géologique des formations Plio-Pleistocènes de la basse vallée de l'Omo (Ethiopie). Bull. Soc. Géol. France (7), t 21 (3), pp 233-237.
- CHAVAILLON J. 1979 b. Stratigraphie du site archéologique de Melka Kunturé (Ethiopie). Bull. Soc. Géol. France (7), t 21 (3), pp 227-232, 1 fig.
- CHAVAILLON J.; J. BRAHIMI et Y. COPPENS 1974 - Première découverte d'Hominidé dans l'un des sites acheuléens de Melka Kunturé (Ethiopie) C.R. Acad. Sc. Paris Ser. D, t 278, pp 3299-3302.

- CHAVAILLON J. et M. PIPERNO 1975 - Garba IV, site paléolithique ancien de Melka Kunturé (Ethiopie). Bull. Soc. Préhist. France, t 72, pp 134-138, 2 fig.
- CHAVAILLON J., N. CHAVAILLON, Y. COPPENS et B. SENUT 1977 - Présence d'Hominidé dans le site Oldowayen de Gomboré I à Melka Kunturé, Ethiopie. C.R. Acad. Sc. Paris. Ser D, t 285, pp 961-963, 1 pl.
- CHOW MIN CHEN M. 1961 - The first occurrence of fossil Hippopotamus in China. Vertebrata Palasiatica T 5 (I), pp 39-40, 1 fig
- COLBERT E.H. 1935 - Distributional and phylogenetic studies on Indian Fossil Mammals, Ch 4, The phylogeny of the Indian Suidae and the origin of the Hippopotamidae. Amer. Mus. Novitates N) 799, pp 14, fig.
- CONROY G.C., C.J. JOLLY, D. CRAMER et J.E. KALB 1978 - Newly discovered fossil hominid skull from the Afar depression, Ethiopia. Nature, vol 276, pp 67-70, 4 fig.
- COOKE H.B.S. et CORYNDON S. 1970 - Pleistocene Mammals from the Kaiso formation and other related deposits in Uganda. pp 107-224, 3 fig, 18 tab; In L.S.B. LEAKEY et R.J.G. SAVAGE Fossil Vertebrates Africa, Vol. 2, Academic Press, London.
- COOKE H.B.S. et MAGLIO V.J. 1972 - Plio-Pleistocene stratigraphy in East Africa in relation to Proboscidean and Suid evolution, pp 303-329, fig. In W.W. BISHOP et J.A. MILLER Calibration of Hominid evolution.
- COPPENS Y. 1962 - Deux gisements de Vertébrés Villafranchiens du Tchad. Actes 4^e Congr. Panaf. Préhist. Léopoldville 1959, pp 229-315.
- COPPENS Y. 1969 - La mission paléontologique du Museum National d'Histoire Naturelle de Paris. Dans Palaeoecology of Africa. N^o 4 Ed. VAN ZIDEREN BAKKER, pp 57-58.
- COPPENS Y. 1972 - Tentative de zonation du Pliocène et du Pleistocène d'Afrique par les grands Mammifères. C.R. Acad. sc. Paris, T 274, Ser D, pp 181-184, 2 pl.
- COPPENS Y. 1975 - L'Ethiopie à l'aube du quaternaire : les grands gisements de Vertébrés de l'Omo et de l'Aouache. Colloques CNRS 1973, n^o 218, pp 881-885, 3 fig.
- COPPENS Y. 1976 - Palaeontology and Paleoeecology, introduction, pp 173-176, In Coppens et Ali, Earliest Man... Chicago press.
- COPPENS Y. 1978 - Evolution of the Hominids and of their environment during the Plio-Pleistocene in the Lower Omo valley, Ethiopie, pp 499-506, 1 fig, In W.W. BISHOP Géological background to Fossil Man.

- COPPENS Y. et F.C. HOWELL 1974 - Les faunes de Mammifères fossiles des formations Plio-Pleistocènes de l'Omo en Ethiopie (Proboscidea, Perisodactyla, Artiodactyla). C.R. Acad. Sc. Ser D, T 278, pp 2275-2278, 1 pl.
- COPPENS Y. et F.C. HOWELL 1976 - Mammalian faunas of the Omo group : distributional and biostratigraphical aspect. pp 177-192, 4 tab. In Coppens et Ali, Earliest Man. Chicago press.
- COPPENS Y., HOWELL F.C., ISAAC G., LI. et E.F. LEAKEY Eds. Earliest Man and Environment in the Lake Rudolf Basin. University of Chicago Press, pp 615. Chicago.
- CORYNDON S.C. 1967 - Hexaprotodont Hippopotamidae of East Africa and the Phylogeny of the family. Actes 7° Cong. Panaf. Pré-hist. Dakar 1967, pp 350-352.
- CORYNDON S.C. 1969 - Evolutionary trends in East African Hippopotamidae. 8° Cong. INQUA, Paris, pp 473-478, 5 fig.
- CORYNDON S.C. 1970 - Evolutionary trends in East African Hippopotamidae. Bull. Liais. Ass. Sénégal. Et. Quat. Ouest Af. Dakar, Ch 25, pp 107-116, 5 fig.
- CORYNDON S.C. 1970 - b. 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, Ch 26, pp 135-147.
- CORYNDON S.C. 1971 - Evolutionary trends in East African Hippopotamidae. In Etudes sur le Quaternaire dans le monde. Vol. I, Bull. Ass. Fr. Et. Quat. Paris, suppl. 4, pp 473-478, fig.
- CORYNDON S.C. 1976 - Fossil Hippopotamidae from Plio-Pleistocene successions of the Rudolf Basin. pp 238-250, 10 fig. In Coppens et Ali, Earliest Man. 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. ser B, vol 80-2, pp 61-88, fig.
- CORYNDON S.C. 1978 a. Fossil Hippopotamidae from the Baringo Basin and relationships within the Gregory Rift, Kenya. In Geological background to Fossil Man, Ed W.W. BISHOP, pp 279-292, fig.
- CORYNDON S.C. 1978 b. Hippopotamidae. In V.J. MAGLIO Ed.. pp 483-495, fig.
- CORYNDON S.C. et R.J.G. SAVAGE 1973 - The origin and affinities of African mammal faunas. In Organisms and Continents through time, Spec. Pap. Pal., Palaeontolog. Ass. London, N° 12, pp 121-135, 7 fig.

- CORYNDON S.C. et Y. COPPENS 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, R.J.G. SAVAGE et S.C. CORYNDON, Academic Press London. Vol 3, pp 139-157, 6 fig. 4 pl.
- CORYNDON S.C. et Y. COPPENS 1975 - Une espèce nouvelle d'Hippopotame nain du Plio-Pleistocène du bassin du lac Rodolphe (Ethiopie, Kenya) C.R. Acad. Sc. Paris T 280, ser D, pp 1777-1780, 1 fig, 1 tab.
- CRUSAFONT M., R. ADROVER et J.M. GOLPE 1963 - Hallazgo en España del más primitivo hipopótamo fósil conocido hasta la actualidad. Notas y Comm. Inst. Geol. Min. Sabadell, N° 70, pp 71-79.
- CRUSAFONT M., R. ADROVER et J.M. GOLPE 1964 - Découverte dans le Pliocène d'Espagne du plus primitif des Hippopotames : Hippopotamus (Hexaprotodon) primaevus n. sp. C.R. Acad. Sc. Paris T 258, ser D, pp 1572-1575.
- CUVIER G. 1804 - Sur les ossements fossiles d'Hippopotame. Ann. Mus. Hist. Nat. Paris. Vol 5, pp 99-122, fig.
- CUVIER G. 1812 - Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes. Sur l'Hippopotame et sur son ostéologie. Paris T 2. Fig.
- CUVIER G. 1821 - Recherches sur les ossements fossiles... 2° ed, vol I contenant le discours préliminaire, et l'histoire des Elephants des Mastodontes et des Hippopotames fossiles, Paris, pp 340, fig.
- DECHASEAUX C. 1961 - Encéphales d'Artiodactyles fossiles, dans J. PIVETEAU. Traité de Paléontologie, T 6 (I), pp 1085-1104, 17 fig.
- DEHAUT G.E. 1939 - Sur quelques variations paralléliques observées dans l'ostéologie de la tête chez les Suidés et les Hippopotamidés. Bull. Mus. Paris, T I (3), pp 283-286, 3 fig.
- DEHAUT G.E. 1942 - Lacrymaux d'un Pécari à lèvres blanches (Dicotyles labiatus) CUVIER, rappellent par certains traits les lacrymaux de l'Hippopotamus (Choeropsis) liberiensis Morton. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. Paris T 14 (4), pp 252-254, fig.
- DEPERET C. 1921 - La phylogénie des Hippopotames, C.R. Somm. Soc. Geol. Fr. Paris (4), II, pp 344-345.
- DERANIYAGALA P.E.P. 1948-1949 - Some scientific results of two visits to Africa. Spolia Zeilanica 25 (2), pp 1-42, 4 fig, 4 tab.
- DERANIYAGALA P.E.P. 1951 - Some hippopotamuses of Ceylon, Western Asia, East Africa and England. Spolia Zeilanica 26 (2), pp 125-132, 2 fig.

- DEVILLIERS C. 1948 - Les dépôts quaternaires de l'Erg Tihodaïne (Sahara Central) C.R. Soc. Géol. Fr. Paris, pp 189-191.
- DIETRICH W.O. 1926 - Fortschritte der Säugerpaläontologie Africas, Forsch. Fortsch. Deutsch. Wiss. Berlin, 2, pp 121-122, fig.
- DIETRICH W.O. 1928 - Pleistocäne deutschostafrikanische Hippopotamus Reste. Wiss. Ergebn. Oldoway Exped. 1913, 3, pp 3-41, 2 fig, 2 pl.
- DORST J. et DANDELLOT P. 1970 - Guide des grands Mammifères d'Afrique. Eds Delachaux et Niestlé, pp 172-174, fig.
- EISENMANN V. 1976 - Equidae from the Shungura Formation. pp 225-233, 1 fig, 8 tab, in Coppens et Ali, Earliest Man. Chicago press.
- EISENMANN V. 1979 - Le genre Hipparion (Mammalia, Perisodactyla) et son intérêt biostratigraphique en Afrique. Bull. Soc. Géol. Fr. Paris, 7, T 21 (3), pp 277-281, fig.
- ERDBRINK D. et KROMMENHOEK W. 1975 - Contribution to the knowledge of the fossil Hippopotamidae from the Kazinga Channel area (Uganda). Säuget. Mitt. München, 4, pp 258-294, fig.
- FALCONER H. 1849 - On recent and fossil Hippopotamidae in : S.G. MORTON additional observations on a new living species of Hippopotamus. Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphie, 2 (I), pp 235-237.
- FALCONER H. 1868 - Note on the existing Hippopotamus liberiensis MORTON With a synopsis of the Hippopotamidae fossil and recent. Paleontological Memoirs and Notes, vol 2, pp 404-407, fig.
- FALCONER H. et P.T. CAUTLEY 1836 - Note on the fossil Hippopotamus of the Siwalik Hills, Asiatic Research Calcuta, vol 19 (3), pp 39-53, fig.
- FALCONER H. et P.T. CAUTLEY 1845-1849 - Fauna Antica Sivalensis... London, fig.
- FALCONER H. et P.T. CAUTLEY 1868 - On the fossil Hippopotamus of the Siwalik Hills. Paleontological Memoirs, T I, fig.
- FAURE H. 1973 - Progrès dans les recherches sur le Quaternaire en Afrique, Introduction. Le Quaternaire : géodynamique, stratigraphie et environnement 9° Cong. Internat. INQUA, pp 168-169.
- FAURE H. 1975 - Neotectonics in the Afar (Ethiopie, T.F.A.I.) Quaternary studies Eds R.P. SUGGATE et M.M. CRESSWELL, pp 121-126.
- FAURE M. (en préparation) - Les Hippopotamidae d'Europe.

- FAURE M. et C. GUERIN 1979 - Le problème de l'Hippopotame Villafran-
chien de Senèze (Haute-Loire, France) et ses implica-
tions biostratigraphiques. RAST Lyon.
- FRECHKOP S. 1955 - Ordre des Paraxoniens ou Artiodactyles. Traité
de Zoologie de P.P. GRASSE, 17 (I), pp 501-508, fig.
- FRIANT M. 1937 - Interprétation du cerveau de l'Hippopotame par
l'étude d'un stade embryonnaire. C.R. Acad. Sc. Paris,
T 205, p 1257, Fig.
- FRIANT M. 1940 - Le télencéphale des Hippopotamidés. Arch. Mus. Nat.
Hist. Nat. Paris, ser 6, vol 16, pp 35-55, fig.
- GASSE F. 1975 - L'évolution des lacs de l'Afar Central (Ethiopie et
T.F.A.I.) du Plio-Pleistocène à l'actuel. Thèse Paris.
- GASSE F. 1977 - Les groupements de Diatomées planctoniques : base
de la classification des lacs quaternaires de l'Afar
central (Ethiopie et T.F.A.I.), INQUA, supplément
AFEQ, 50, pp 207-234.
- GASSE F. 1977 - b. Orientation des recherches françaises sur le
Quaternaire de l'Afrique de l'Est. INQUA, supplément
AFEQ, 50, pp 205-206.
- GAUDRY A. 1876 - Sur un Hippopotame fossile découvert à Bône (Algé-
rie). Bull. Soc. Geol. Fr. Paris (3), T 4, pp 501-
504, fig.
- GAUDRY A. 1876 - b. Sur un Hippopotame à six incisives inférieures
trouvé fossile en Algérie. C.R. Acad. Sc. Paris,
83, pp 90-92.
- GAUTIER A. 1976 - Assemblages of fossil freshwater Mollusks from
the Omo group and related deposits in the Lake Rudolf
Basin. pp 379-382, 1 tab, In Coppens et Ali, Earliest
Man...Chicago press.
- GENTRY A.W. 1976 - Bovidae of the Omo group deposits. pp 275-292,
9 fig, 3 tab, In Coppens et Ali, Earliest Man...
Chicago Press.
- GINSBURG L. et COPPENS Y. 1961 - Principaux gisements de Mammifères
en Afrique. Dans : Traité de Paléontologie de J. PIVE-
TEAU, Masson et Cie Paris. T 4 (I), pp 496-498, 1 fig.
- GOLPE-POSSE J.M. 1977 - Generalidades de la familia Tayassuidae
(Palmer 1897), Paleontologia y Evolucion, Sabadell,
12, pp 45-56.
- GRANDIDIER A. et FILHOL H. 1894 - Observations relatives aux osse-
ments d'Hippopotames trouvés dans le marais d'Ambali-
satra à Madagascar, Ann. Sc. Nat: Zool. Pal., 16,
pp 151-190, fig.

- GRASSE P.P. (Sous la direction de) Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie, T 16 (I) à 17 (I). Masson, Paris.
- GRATIOLET P. 1867 - Recherches sur l'anatomie de l'Hippopotame, Masson, Paris, pp 405, 12 pl.
- GRATTARD J.L., HOWELL F.C. et Y. COPPENS 1976 - Remains of Camelus from the Shungura Formation, Lower Omo Valley, pp 268-274, 1 tab, In Coppens et Ali, Earliest Man... Chicago Press.
- GREGORY W.K. 1920 - Studies in comparative myology and osteology. 4 : A review of the evolution of the lacrymal bon of Vertebrates with special reference to that of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York, 42, pp 95-263, fig.
- GUERIN C. 1976 - Rhinocerotidae and Chalicotheriidae (Mammalia, Perisodactyla) from the Shungura Formation, Lower Omo Basin. pp 214-221, 3 fig, 1 tab, In Coppens et Ali, Earliest Man... Chicago press.
- HARGER R.L. 1932 - Partial revision to hexaprotodont dentition in Hippopotamus amphibius. Journ. E. Af. Uganda Nat. Hist. soc. Vol 40-41, pp 129-131, fig.
- HAUG E. 1908-1911 - Traité de Géologie, T 2, les périodes géologiques, Paris, p 1727.
- HEINZELIN (de Braucourt) J. de. 1969 - Le groupe de l'Omo et l'âge du Pleistocène. Bull. Soc. Belge Géol. Pal. Hydrol., 78 (I), pp 1-5, fig.
- HEINZELIN J. de, HAESAERT P. et F.C. HOWELL 1976 - Plio-Pleistocene formations of the Lower Omo Basin, with particular reference to the Shungura Formation. pp 24-49, 4 fig, 2 tab. In Coppens et Ali, Earliest Man...Chicago press.
- HOOIJER D.A. 1942 - On recent and fossil Hippopotami. Arch. Neerl. Zool. T 7, pp 282-290.
- HOOIJER D.A. 1942 - b. On the nomenclature of some fossil Hippopotami. Arch. Neerl. Zool. T 7, pp 279-282.
- HOOIJER D.A. 1942 - c. On the supposed hexaprotodont milkdentition in Hippopotamus amphibius L. Zoologische Mededeelingen Luseum Leiden 24, pp 187-196, fig.
- HOOIJER D.A. 1945 - On recent and fossil Hippopotami. Arch. Neerl. Zool. T 6 (2-3), pp 270-280, fig.
- HOOIJER D.A. 1946 - Note on some pontian Mammals from Sicily, figured by Seguenza Arch. Neerl. Zool. T 7, pp 301-333, 1fig.
- HOOIJER D.A. 1950 - The fossil Hippopotamidae of Asia with notes on the recent species. Rijks Mus. Natur. Hist. Leiden, 124, pp 5, fig, 3 tab, 22 pls.

- HOOIJER D.A. 1952 - Fact and fiction in hippopotamology, Osiris, Brugis.
- HOOIJER D.A. 1958 - Pleistocene remains of Hippopotamus from Orange Free State. Novors. Nas. Mus. Bloemfontein, I (2), pp 259-266, 2 tab, 2 pl.
- HOOIJER D.A. 1961 - Middle Pleistocene Mammals from Latamne, Orontes valley, Syria, Ann. Arch. de Syrie, T II, pp 117-132.
- HOOIJER D.A. 1976 - Evolution of the Perisodactyla of the Omo group deposits. pp 209-213, 3 tab, In Coppens et Ali, Earliest Man.. Chicago press.
- HOOIJER D.A. et R. SINGER 1961 - The fossil Hippopotamus from Hopefield, South Africa. Zool. Medeel. Leiden, 37 (10), pp 157-165, 11 tab, 2 pl.
- HOPWOOD A.T. 1926 - The Geology and Paleontology of the Kaiso Bone Beds, 2, fossil Mammalia, Uganda, Protect. Geol. Surv. Dep. occasional papier n° 2, (2), pp 13-36, 14 fig, 3 pls.
- HOPWOOD A.T. et HOLLYFIELD J.P. 1954 - An annotated bibliography of the fossil Mammals of Africa (1742-1950). In Fossil Mammals of Africa n° 8, Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.) London.
- HOUTEKAMER J.L. et SONDAAR P.Y. 1979 - Osteology of the fore limb of the Pleistocene dwarf Hippopotamus from Cyprus with special reference to phylogeny and function. Konin. Nederl. Akad. Wetensch. Ser B, vol 82 (4), pp 411-448, 17 fig, 13 tab, 6 pl.
- HOWELL F.C. 1968 - Omo Research Expedition. Nature, London, 219, pp 567-572.
- HOWELL F.C., FICHTER L.S. et G. ECK 1969 - Vertebrate assemblages from the Usno formation, White Sands and Brown Sands localities, Lower Omo Basin, Ethiopia. Quaternaria (II), pp 65-88, fig.
- HOWELL F.C. et Y. COPPENS 1974 - Les faunes de Mammifères fossiles des formations Plio-Pleistocènes de l'Omo en Ethiopie. C.R. Acad. Sc. Paris, ser D, 278, pp 2421-2424, 1 tab.
- HOWELL F.C. et G. PETTER 1976 - Carnivora from Omo Group Formations, pp 314-331, 1 tab; In Coppens et Ali, Earliest Man... Chicago Press.
- HOWELL F.C. et Y. COPPENS 1976 - An overview of Hominidae from the Omo Succession, Ethiopia. pp 522-532, 23 pièces photog. 1 tab. In Coppens et Ali, Earliest Man. Chicago Press.
- JAEGER J. et H. WESSELMAN 1976 - Fossil remains of Micrommials from the Omo Group Deposits. pp 351-360. 1 tab. In Coppens et Ali, Earliest Man... Chicago Press.

- JOHANSON D.C., M. SPLINGAER et N.T. BOAZ 1976 - Paleontological excavations in the Shungura formation, LOWER Omo Basin, 1969-1973, pp 402-420, 13 fig, 4 tab. In Coppens et Ali, Earliest Man...Chicago press.
- JOHANSON D.C., M. TAIEB, Y. COPPENS et H. ROCHE 1978 - Expédition internationale de l'Afar, Ethiopie (4° et 5° campagnes 1975-1977). Nouvelles découvertes d'Hominidés et découvertes d'industries lithiques Pliocènes à Hadar. C.R. Acad. Sc. Paris, T 287, ser D, pp 237-240.
- JOHANSON D.C., M. TAIEB, B.T. GRAY et Y. COPPENS 1978 - Geological framework of the Pliocene Hadar Formation (Afar, Ethiopia) with notes on Paleontology including Hominide. pp 549-564, 2 tab, 9 fig. In W.W. BISHOP Geological background to fossil Man. Edinburg.
- JOLEAUD L. 1920 - Contribution à l'étude des Hippopotames fossiles. Bull. Soc. Geol. Fr. Paris, T 22, pp 13-26, 1 pl.
- JOLEAUD L. 1921 - Considérations sur le système dentaire des Hippopotames. Bull. Soc. Zool. Fr. Paris, T 46, pp 18-22, fig.
- JOLEAUD L. 1923 - Sur les Hippopotames subfossiles de Madagascar et sur les connexions géographiques récentes de la grande île avec le continent africain. C.R. Acad. Sc. Paris, T 176, p 117.
- KROMMENHOEK W. 1969 - Mammalian fossils from the Pleistocene of Lake Edward, and the Kazinga Channel, Uganda Journ., 33, pp 79-84, fig.
- KROMMENHOEK W. 1971 - Further notes on the Hippopotamus imagunculus fossils from the Kazinga Channel area. Uganda Journ. 35 (2), pp 211-213, fig.
- LAUGA J. 1976 - Thèse de Doctorat d'Etat ; Recherches quantitatives sur le polymorphisme phasaire du Criquet migrateur Locusta migratoria L. (Ins. Orthoptère), U.P.S. Toulouse, n° d'ordre 729.
- LEAKEY L.S.B. 1967 - Notes on the mammalian faunas from the Miocene and Pleistocene of East Africa pp 7-29, in W.W. BISHOP et D.C. HOWELL, Background to Evolution in Africa. Chicago.
- LEAKEY L.S.B. 1978 - The fossil hominids and an introduction to their context. (1968-1974), Eds M.G. et R.E.F. LEAKEY. Clarendon Press Oxford. Hippopotamidae p 46.
- LEINDERS J.J.M. et P.Y. SONDAAR 1974 - On functional fusions in footbones of Ungulates. Zeitsch. Säugertier K. Hamburg, 39 (2), pp 109-115, 2 pl.
- LYDEKKER R. 1883 - Synopsis of the fossil Vertebra of India, Rec. Geol. Surv. India vol 16, pp 61-93.

- MAGLIO V.G. 1971 - Vertebrate faunas from the Kubi Algi, Koobi Fora, and Ileret areas, East Rudolf, Kenya. *Nature*, London, 231 (5300) : 248-249, fig.
- MAGLIO V.G. et M.W. CROSS 1975 - A bibliography of the fossil Mammals of Africa, 1950-1972.
- MAJOR F.C.J. 1902 - Some account of a nearly complete skeleton of Hippopotamus madagascariensis Guldberg from Sirabé, Madagascar, obtained in *Geol. Mag. London*, 4 (9/455), pp 193-199, fig.
- MATTHEW W.D. 1934 - A phylogenetic chart of the Artiodactyla (with a foreword and comments by Edwin H. Colbert). *Journal of Mammalogy*, vol 15 (30), pp 27-209.
- MATTHES E. 1939 - Abnormale mandibularcanini bei Hippopotamus. *Zeitschr. Anst. Entw. Gesch.* 110, pp 181-211, 28 fig.
- MERRICK H.V. et MERRICK J.P.S. 1976 - Archeological occurrence of earlier Pleistocene age, from the Shungura Formation. pp 574-584, 5 fig, 2 tab, In Coppens et Ali, *Earliest Man...* Chicago press.
- MISONNE X. 1952 - Quelques éléments nouveaux concernant Hippopotamus imaguncula HOPWOOD. *Bull. Mus. Nat. Belg.*, 28 (3), pp 1-12, 3fig. 4 pl.
- MORTON S.G. 1849 - Additional observation on a new species of Hippopotamus, *Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 2° ser (I), pp 231-239, 3 pl.
- PAGE N., M. TAIEB et H. FAURE 1972 - Liste des âges radiométriques d'Ethiopie. *Bull. Geoph. Observ. Addis Abeba*, n° 14, 35 pp, Cartes.
- PEARSON H.G. 1927 - On the skulls of early Tertiary Suidae, together with an account of the otic region in some other primitive Artiodactyla. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, ser B, 215, pp 389-460, fig.
- PEARSON H.G. 1929 - The hinder end of the skull in Merycopotamus and in Hippopotamus minutus. *Journ. Anat. London*, 63, pp 237-241, 4fig.
- PILGER A. et ROSLER A. Eds 1976 - Afar between continental and oceanic rifting : proceedings of an international symposium on the Afar region and related rift problems. Stuttgart, vol 16, pp 79-87.
- PILGRIM G.E. 1940 - The dispersal of Artiodactyla. *Biol. Rev. Cambridge*, vol 16, pp 134-163.
- POMEL A. 1896 - Les Hippopotames. *Carte Geol. Algérie, Paléontologie*, monographies, 65 pp, 21 pl.
- REMY J.A. 1972 - Evolution d'une structure histologique chez les Périssodactyles, le développement de la dentine péricanaliculaire. *C.R. Acad. Sc. Paris Ser D*, T 274, pp 2026-2029, fig.

- REYNOLDS S. H. 1922 - A monograph of the British Pleistocene Mammalia : Hippopotamus. Pal. Soc. Monogr. London, vol 3 (I) : 1-38, 17 fig, 6 pls.
- ROGNON P. et GASSE F. 1975 - Dépôts lacustres quaternaires de la basse vallée de l'Awash (Afar, Ethiopie). Leurs rapports avec la tectonique et le volcanisme sous-aquatique. 7° Coll. Intern. Geol. Af. Trav. Lab. Sc. Terre, Marseille (B), II, pp 2.
- SONDAAR P.Y. 1977 - Insularity and its effect on mammal evolution. pp 671-707, 10 fig, 1 pl. In M.K. HECHT, P.C. GOODY et B.M. HECHT Major patterns in vertebrate evolution, New-York.
- STROMER E. 1913 - Mitteilungen über Wirbeltierreste aus dem Mittelpliocän des Natrontales (Agypten) Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. Berlin. 65, pp 350-361, fig.
- STROMER E. 1914 - Mitteilungen über Wirbeltierreste aus dem Mittelpliocän des Natrontales (Agypten). 3, Artiodactyla, Bunodontia : Flusspferd. Zeitsch. Deutsch. Geol. Ges. Berlin. 66, pp 1-33, 15 fig, 3 pls.
- TAIEB M. 1969 - Melka Kunturé (Haute vallée de l'Aouache, Ethiopie) Stratigraphie du quaternaire. p 61, fig. In VAN ZINDEREN BAKKER, Palaeoecology of Africa, n° 4.
- TAIEB M. 1972 - Recherches sur le quaternaire continental de la vallée de l'Aouache (zone du Rift), Ethiopie, 6, pp 109-113 In VAN ZINDEREN BAKKER Palaeoecology of Africa.
- TAIEB M. 1974 - Evolution quaternaire du Bassin de l'Awash (Rift éthiopien et Afar) - Thèse, Paris.
- TAIEB M. 1975 - La découverte en Ethiopie de restes d'Hominidés vieux de plus de trois millions d'années. Bull. Mem. Soc. Anthropol. Paris, T 2, ser 13, pp 87-89.
- TAIEB M. 1976 - Evolution of Plio-Pleistocene sedimentary basin of the central Afar (Awash valley Ethiopia), pp 80-87, In A. PILGER et A. ROSLER Afar between continental and oceanic rifting, Stuttgart.
- TAIEB M., Y. COPPENS, D.C. JOHANSON et J. KALB 1972 - Dépôts sédimentaires et faunes du Plio-Pleistocène de la basse vallée de l'Awash, (Afar Central, Ethiopie). C.R. Acad. Sc. Fr. Paris, 265, ser D, pp 950-953.
- TAIEB M., D.C. JOHANSON, Y. COPPENS, R. BONNEFILLE et J. KALB 1974 Découverte d'Hominidés dans les séries Plio-Pleistocènes d'Hadar (Bassin de l'Awash, Afar, Ethiopie). C.R. Acad. Sc. Paris, T 279, ser D, pp 735-738, 1 fig. 1 pl.
- TAIEB M., Y. COPPENS, D.C. JOHANSON, R. BONNEFILLE 1975 - Hominidés de l'Afar Central, Ethiopie, Bull. Mem. Soc. Anthropol. Paris, T 2 (13), pp 117-124.

- TAIEB M., D.C. JOHANSON et Y. COPPENS 1975 - Expédition internationale de l'Afar, Ethiopie (3° campagne 1974) ; découverte d'Hominidés Plio-Pleistocènes à Hadar. C.R. Acad. Sc. Paris, T 281, ser D, pp 1297-1300.
- TAIEB M., JOHANSON D.C., Y. COPPENS et J.L. ARONSON 1976 - Geological and Palaeontological background of Hadar. Hominid site, Afar, Ethiopia. Nature, 260, pp 289-297.
- TAIEB M., JOHANSON D.C., COPPENS Y. et TIERCELIN J.J. 1978 - Expédition Internationale de l'Afar, Ethiopie (4° et 5° campagne 1975-1977) ; Chronostratigraphie des gisements à Hominidés Pliocènes d'Hadar et corrélations avec les sites préhistoriques du Kada Gona. C.R. Acad. Sc. Paris, T 287, ser D, pp 459-461.
- TAIEB M., J.J. TIERCELIN et H. FAURE 1978 - Continental sedimentary basins in East Africa (Afar) in regard to the structural évolution. Acad. Naz. Linc. Rome. 4 pp.
- TAIEB M., J.J. TIERCELIN 1979 - Sédimentation Pliocène et Paléoenvironnement de rift : exemple de la formation de Hadar (Afar, Ethiopie) Bull. Soc. Geol. Fr. Paris, T 21 (3), pp 241-251, 4 fig.
- THOMAS H. 1977 - Géologie et Paléontologie du gisement Acheuléen de l'Erg Tihodaine (Ahaggar-Sahara Algérien). Mem. du C.R.A.P.E., 27, pp 51-52 .
- TIERCELIN J.J., J. MICHAUX et Y. BANDET 1979 - Le Miocène supérieur du Sud de la dépression de l'Afar, Ethiopie : sédiments, faunes, âges isotopiques. Bull. Soc. Geol. France t 21 (3), pp 255-258, 1 fig.
- VEKUA A.K. 1959 - Sur un Hippopotame des dépôts de Pleistocène Inférieur de Géorgie. Comm. Acad. Sc. RSS Géorgie, T 23 (5), pp 561-566, 2 fig. 3 tab.
- VERHEYEN R. 1954 - Monographie éthologique de l'Hippopotame (Parc National Albert) Bruxelles, 93 pp, fig.
- VIRET J. 1961 - Artiodactyla dans PIVETEAU J. Traité de Paléontologie T 6, Hippopotamidae Gray 1821, pp 951-954, 166 fig.
- VONDRA C.F., G.D. JOHNSON, B.E. BOWEN et BEHRENSMEYER A.K. 1971 - Preliminary stratigraphical studies of the East Rudolf Basin, Kenya. Nature, 231 (5300), pp 245-248, fig.
- WESTPHAL M., J. CHAVAILLON et J.J. SAEGER 1979 - Magnétostratigraphie des dépôts pleistocènes de Melka Kunturé (Ethiopie) : premières données. Bull. soc. Géol. France. 7° ser, t 21 (3), pp 237-241, 4 fig.
- YALDEN D.W. 1971 - The functional morphology of the carpus in ungulate Mammals. Act. Anat. 78, Zool. Manchester, pp 461-487, 15 fig, 1 tab.

Tab 1 : Mesures des astragales de l'Omo servant pour l'Analyse en Composantes principales centrée réduite :

A, Hex. protamphibius ; B, Hex. shungurensis ; C, Hex. cf. karumensis ; D, Hip. gorgops ; E, Hip. aethiopicus.
 Colonnes : I, n° d'inventaire ; II, Droit ou gauche (D ou G)
 III, membre de la formation de Shungura ; H1, H2, H3, L1, L2, mesures (voir légende dans le texte) ; IV, espèce (A à E) à laquelle l'astragale est rapporté ; V, n° d'ordre.

I	II	III	H1	H2	H3	L1	L2	IV	V
OMO 73/69/4307	D	E	76	80	81	56	63	A	1
29W/71/2538	D	G	71	74	81	56	59	B	2
K5/68/679	G	K	98	104	114	70	73	D	3
93/70/483	D	G	67	73	76	52	56	B	4
57.4/72/75	G	E	77	82	87	57	64	A	5
117/73/962	G	E	82	87	97	68	69	A	6
92/73/974	D	E	84	88	95	64	69	A	7
170/73/842	D	E	69	71	79	55	63	B	8
198/73/I260	G	F	78	81	85	62	69	A	9
111/72/2	D	E	75	79	82	55	64	A	10
93/70/486	G	G	80	83	88	60	71	A	11
29/69/2975	D	G	78	78	81	52	63	A	12
198/73/I266	D	F	78	82	86	60	68	A	13
130/72/I5	G	F	69	71	76	51	55	B	14
29/69/2976	G	G	77	83	88	59	65	A	15
71/69/4295	D	E	73	78	81	54	60	A	16
58/73/4621	G	E	83	89	94	64	70	A	17
58/68/3I24	G	E	74	78	82	57	59	A	18
57/68/3I30	D	E	82	86	93	63	65	A	19
71/69/4298	D	E	68	74	76	56	62	B	20
57.5/72/68	D	E	75	80	83	55	63	A	21
57.4/72/I00	D	E	84	90	95	65	75	A	22
44/68/3II7	G	E	84	85	91	62	66	A	23
56B/68/3I37	D	G	82	82	89	61	65	A	24
57.4/72/71	G	E	78	80	85	63	66	A	25
57.5/72/83	D	E	78	81	86	58	63	A	26
57/69/2986	G	E	75	79	84	58	63	A	27
57/68/3II2	G	E	74	80	87	58	65	A	28
57/68/537	D	E	71	75	82	59	66	A	29
57/68/3III	G	E	77	80	86	63	65	A	30
40/69/43I7	G	C	76	80	86	59	63	A	31
40/69/43I8	G	C	75	81	85	64	71	A	32
I71/73/827	D	D	74	80	86	60	67	A	33
I53/73/I81	D	D	75	79	84	60	64	A	34
I71/73/826	G	D	78	79	85	55	63	A	35
I71/73/825	G	D	82	85	93	62	70	A	36
76/69/4324	G	F	75	79	85	62	66	A	37
33/72/26	G	F	78	81	83	61	66	A	38
I18/73/2632	G	F	85	86	94	68	68	A	39
I76/73/970	G	E	75	80	85	60	68	A	40
207/73/I770	G	E	80	86	90	61	66	A	41
I62/73/449	D	C	74	78	84	54	57	A	42
I58/73/354	D	C	74	79	83	58	66	A	43
33/69/4303	G	F	79	82	92	60	65	A	44
I69/73/864	D	E	83	86	90	63	72	A	45
71/69/4294	G	E	74	78	87	62	66	A	46

	I	II	III	H1	H2	H3	L1	L2	IV	V
OMO 7I/69/4308	G	E		75	79	86	58	6I	A	47
I8/68/284	D	C		73	75	78	55	60	A	48
2I9/73/26I2	D	D		8I	86	93	65	70	A	49
37/73/46I6	D	D		74	8I	86	58	67	A	50
50F/70/233I	G	G		70	75	78	54	59	A	5I
I8/68/282	D	C		74	82	90	60	65	A	52
I8/96/43I2	D	C		80	86	90	63	74	A	53
K4/68/68I	G	K		62	62	70	43	49	E	54
75N/7I/I923	G	G		59	63	65	46	50	E	55
98/73/975	D	J		78	82	88	59	63		56
VE0/67/795	G	G		78	79	84	56	67	A	57
K20/440	G	G		I00	I02	II4	83	90	D	58
IB/302A	G	G		80	83	89	59	66	A	59
K5/68/3I86	G	K		99	I0I	III	66	85	D	60
KI0/7I/2556	D	G		76	8I	86	64	67	A	6I
KI0/7I/2549	D	G		79	85	88	65	69	A	62
K5/68/3II5	G	K		97	99	I08	68	77	D	63
KI0/7I/2557	D	G		79	79	83	58	67	A	64
KI0/7I/2558	G	G		83	84	9I	62	7I	A	65
K7/69/3986	G	K		97	I05	II2	90	I06	D	66
50/68/539	G	G		74	75	85	59	65	A	67
50/68/534	D	G		78	85	88	63	66	A	68
2I0/73/I873	G	G		77	83	88	62	67	A	69
75SB/70/38I	D	G		90	92	98	73	84	D	70
47/7I/27I3	D	G		70	70	77	60	57	B	7I
I03/72/4I	D	G		74	78	85	55	59	A	72
75/69/4287	D	G		74	80	88	57	63	A	73
75/70/I266	D	G		78	82	87	60	67	A	74
75/70/II25	G	G		77	78	85	58	69	A	75
222/73/2748	G	G		80	84	89	62	7I	A	76
I00/70/2227	D	F		75	75	83	56	63	A	77
I00/70/2342	G	F		78	78	88	59	64	A	78
75/69/4290	G	G		78	8I	83	59	69	A	79
K5/68/3II0	G	K		92	95	I04	69	77	D	80
K5/68/3I39	G	K		I08	II2	I23	80	90	D	8I
II4/72/I7	G	G		84	88	93	65	73	A	82
249/73/4998	G	G		74	76	83	55	60	A	83
50/68/535	D	G		7I	73	79	55	63	B	84
75/69/4288	D	G		84	86	88	66	7I	A	85
75/69/429I	D	G		77	80	87	62	67	A	86
75/69/4293	D	G		77	8I	87	6I	69	A	87
5.3/67/6I9	G	C		78	79	85	57	64	A	88
75/69/399I	D	G		80	80	86	60	64	A	89
75/69/4289	D	G		80	83	90	67	7I	A	90
280/7I/256I	G	G		78	80	86	60	66	A	9I
2I5/73/4I46	D	G		94	97	I02	7I	89	D	92
75/7I/2548	D	G		82	86	90	65	67	A	93
75/7I/2559	D	G		72	78	82	58	62	A	94
75/69/43I0	G	G		74	77	84	57	60	A	95
75N/7I/2560	G	G		78	79	86	55	6I	A	96
75N/7I/2555	G	G		8I	85	90	60	70	A	97
2/68/3I2I	D	G		77	78	82	58	65	A	98
75/69/4292	D	G		8I	86	87	57	6I	A	99
L62/5	G	C		83	89	93	65	77	A	I00

	I	II	III	H1	H2	H3	L1	L2	IV	V
OMO	L26/6I	G	E	75	78	84	58	67	A	IOI
	L67/53	G	G	77	80	84	6I	66	A	IO2
	L73/20	G	G	73	76	80	52	6I	A	IO3
	L42/I	G	G	73	75	82	58	6I	A	IO4
	L26/9	G	E	74	85	87	56	67	A	IO5
	L80/32	G	G	65	67	72	52	58	A	IO6
	L29/66	D	G	90	94	IOI	65	76	D	IO7
	LI6/II	G	G	80	80	87	55	58	A	IO8
	L47/85	D	C	72	75	79	56	64	A	IO9
	L3IO	G	BAS	76	77	82	57	66	A	II0
	L23/27	G	C	73	76	8I	53	63	A	III
	L59/2	G	C	73	78	83	55	65	A	II2
	LI5/8	G	C	7I	70	76	58	59	B	II3
	L24/I	D	G	65	66	70	49	54	E	II4
	L47/26	D	C	73	76	79	57	62	A	II5
	L52/84	D	F	7I	76	8I	54	59	B	II6
	L32/I65	D	(C)	6I	64	68	45	5I	E	II7
	L25/I03	G	G	79	79	84	57	64	A	II8
	L25/65	G	G	87	89	96	62	73	C	II9
	LI7/7	D	C	7I	75	82	53	6I	A	I20
	L47/80	D	C	83	87	93	63	73	A	I2I
	L32/29	G	C	68	72	79	56	63	B	I22
	L32/II0	D	C	74	8I	89	62	64	A	I23
	L44/I26	D	G	76	83	86	64	73	A	I24
	LI6/I34	D	G	73	77	84	60	65	A	I25
	L2/23	D	B	82	83	94	65	67	A	I26
	L56/6	D	C	62	64	7I	5I	55	A	I27
	L52/85	D	F	76	78	88	57	6I	A	I28
	L62/5	G	C	76	80	82	55	63	A	I29
	L39/4	G	F	77	8I	86	56	69	A	I30
	L29/8	D	G	73	74	80	50	59	A	I3I
	LI5/9	D	C	78	8I	86	56	6I	A	I32
	L62/2	G	C	76	8I	87	58	63	A	I33
	L87/4	D	G	74	79	84	57	65	A	I34
	//424	D	BM	78	80	84	55	69	A	I35
	//539A	D	BM	72	77	80	52	60	A	I36
	//625	D	BM	80	84	92	62	68	A	I37
	//66	G	BM	8I	79	86	59	67	A	I38
	//607B	D	BM	79	82	89	58	63	A	I39
	//533	D	BM	78	8I	88	59	66	A	I40
	//SN	D	BM	83	88	98	66	74	A	I4I
	//224	D	BM	73	78	83	56	67	A	I42
	//II9	G	BM	75	76	84	5I	64	A	I43
	//539	D	BM	79	8I	87	59	68	A	I44
	//500	G	BM	72	75	79	55	66	A	I45
	//BIO7	D	BM	72	77	80	58	62	A	I46
	//SN	G	BM	85	83	90	64	72	A	I47

A.C.P. centrée réduite des astragales de l'Omo

1 -A. Matrice des variances covariances :

	H1	H2	H3	L1	L2
H1	0,005517	0,005521	0,006113	0,003936	0,004814
H2		0,005952	0,006426	0,004192	0,005133
H3			0,007375	0,004685	0,005552
L1				0,003956	0,004283
L2					0,005736

1 -B. Moyennes des variables :

H1	0,766
H2	0,801
H3	0,856
L1	0,589
L2	0,652

1 -C. Matrice des corrélations :

	H1	H2	H3	L1	L2
H1	1	0,964	0,958	0,843	0,856
H2		1	0,970	0,864	0,878
H3			1	0,867	0,854
L1				1	0,899
L2					1

1 -D. Valeur propre et % de variance exprimé par les 4 premiers facteurs :

	F1	F2	F3	F4
Valeurs propres	4,583	0,246	0,104	0,041
% variance exprimé	91,65	4,91	2,09	0,813
% variance exprimé cumulé	91,65	96,56	98,65	99,46

1 - E. Vecteurs axiaux factoriels :

	F1	F2	F3	F4
H1	0,451	- 0,406	- 0,088	0,782
H2	0,457	- 0,309	- 0,077	- 0,329
H3	0,454	- 0,352	0,193	- 0,506
L1	0,436	0,572	0,675	0,134
L2	0,437	0,537	- 0,702	- 0,072

1 - F. Saturations :

	F1	F2	F3	F4
H1	0,966	- 0,201	- 0,028	0,158
H2	0,978	- 0,153	- 0,025	- 0,066
H3	0,972	- 0,174	0,063	- 0,102
L1	0,933	0,283	0,218	0,027
L2	0,936	0,266	- 0,227	- 0,014

1 - G. Carrés des corrélations multiples variables-variétés factorielles :

	F1	F2	F3	F4
H1	0,934	0,974	0,975	1,000
H2	0,956	0,979	0,980	0,984
H3	0,945	0,976	0,979	0,990
L1	0,871	0,951	0,999	1,000
L2	0,872	0,948	0,999	0,999

Observation : Les unités statistiques étant considérées dans cette présentation de façon globale, les tableaux les intéressant unitairement ne sont pas retranscrits ici.

Tab 2 : Mesures des molaires supérieures de l'Omo servant pour l'Analyse en Composantes Principales, centrée réduite.

I, n° d'inventaire ; II, nombre stratigraphique de la formation de Shungura ; L1 à L6, mesures des M 2/ et M 3/ ; III n° d'ordre ; IV, espèce : A, Hex. protamphibius ; B, Hex. shungurensis ; C, Hex. karumensis ; D, Hip. gorgops ; E, Hip. aethiopicus.

	I	II	L1	L2	L3	L4	L5	L6	III	IV
OMO	47/68/473	C	42	41	41	44	41	38	I	A
	29/68/391	G	43	42	37	45	41	36	2	A
	158/73/353	C	45	43	38,5	41	42	38	3	A
	84/69/3937	C.	41,5	41	36,5	42	43	37,5	4	A
	216/73/2624	D	41	40	37	39	40	32	5	A
	71/69/2828	E	41	41	40	40	41	36	6	A
	33/73/3236	G	44	44	42	46	46	40	7	D
	73/69/2818	E	42	41	41	42,5	40	32	8	A
	75/69/2867	G	49	48	47	48	51	42	9	A
	75/69/2863	G	42	42	40	44	42	38	10	A
	75/69/2868	G	49	41	40	47	42	38	11	A
	75/73/4756	G	51	47	44	52	48	40	12	D
	75/71/2613	G	42	38	37	44	40	36	13	A
	SUP/SN	.	60	55	50	58,5	53	45	14	D
	2/68/3149	G	47	48	43	49	47	40	15	A
	LI/8	B	52	53	51	49	46,5	39	16	A
	75/69/2794	G	45	45	43,5	44	44,5	34	17	A
	L5.6/70	E	46,7	47,4	43,3	47	47,3	42	18	A
	LI/74	B	47	49	44,8	48	47,8	42	19	A
	LI7/10	C	44,8	44,2	40,5	43,4	44,3	38,3	20	A
	L7/1	G	48,3	45,8	43	43,5	43,3	41,4	21	A
	29/69/2795	G	44	41,8	38,7	46,4	42	31,2	22	A
	6/69/2792	G	44,3	39	39	46	42	38,5	23	A
	L32/SN	C	38,4	37,8	37,4	38,4	40	38	24	B
	I42/73	G	41	44,5	39	45	46	40	25	A
OMO	75/70/99I	G	42	42,7	39	45,3	45	39,8	26	A
OMO	40/68/63I	C	40,5	40	38	42,5	42	37	27	A
	L16/I	G	41	43	40	45	42	37	28	A
	L28/55	F	40	40	35	43	40	33	29	B
	F358/I	G	62	57	57	64	64	59	30	D
	F366I/									
	KNMOS 38	-	44	39	39	45,5	41	38	31	A
OMO	75/70/I290	G	42	40	38	43	44	38	32	A
	56/68/3100	C	43	41	36	44	40	33	33	B
	214/73/4150	G	52,2	48,7	46,3	47,6	47	36,6	34	C
	3/0/68/256	B	33	34	34,5	41	41,5	34,5	35	A
	I8/72/73	C	49	44	42,5	43	41	38	36	A
	IB/69/2822	G	47	41	40	47	40	37	37	A
	I03/72/40	G	47	45	42	48	42	40	38	A
	50.3/68/3184	G	45	40	39	45	41	36	39	A
	50.3/68/3190	G	42	40	38	44	37	35	40	A
	47/68/3191	G	41	41	44	46	43	41	41	A
	75sd/70/698	G	48,5	45,5	43	44	44	37	42	A
	L32/I7	C	43	43	39	42	41	34	43	A
	75i/70/99I	G	42	42,7	39	45,3	45	39,8	44	A
	29/69/279I	G	45,5	29	31,4	56	32	32,7	45	A

A.C.P. centrée réduite des Molaires supérieures de l'Omo

2 - A. Matrice des variances-covariances :

	L1	L2	L3	L4	L5	L6
L1	0,002615	0,001980	0,001894	0,001916	0,001681	0,001473
L2		0,002437	0,002051	0,001219	0,002030	0,001511
L3			0,002062	0,001309	0,001845	0,001522
L4				0,002202	0,001376	0,001367
L5					0,002269	0,01801
L6						0,001950

2 - B. Moyennes :

L1	0,449
L2	0,430
L3	0,408
L4	0,456
L5	0,434
L6	0,380

2 - C. Matrice des corrélations :

	L1	L2	L3	L4	L5	L6
L1	1	0,784	0,815	0,799	0,690	0,652
L2		1	0,915	0,526	0,863	0,693
L3			1	0,614	0,853	0,759
L4				1	0,616	0,660
L5					1	0,856
L6						1

2 - D. Valeur propre et % de la variance exprimée par les 3 premiers facteurs :

	F1	F2	F3
Valeurs propres	4,712	0,607	0,415
% variance exprimé	78,54	10,12	6,92
% variance exprimé cumulé	78,54	88,66	95,58

2 - E. Vecteurs axiaux factoriels :

	F1	F2	F3
L1	0,410	0,347	- 0,466
L2	0,418	- 0,384	- 0,366
L3	0,432	- 0,237	- 0,246
L4	0,360	0,762	0,129
L5	0,425	- 0,300	0,295
L6	0,400	- 0,062	0,696

2 - F. Saturations :

	F1	F2	F3
L1	0,890	0,270	- 0,300
L2	0,907	- 0,299	- 0,236
L3	0,938	- 0,185	- 0,159
L4	0,783	0,594	0,083
L5	0,922	- 0,234	0,190
L6	0,869	- 0,052	0,448

2 - G. Carrés des corrélations multiples variables-variétés factorielles :

	F1	F2	F3
L1	0,792	0,865	0,956
L2	0,822	0,912	0,962
L3	0,880	0,914	0,939
L4	0,612	0,965	0,972
L5	0,850	0,905	0,941
L6	0,755	0,758	0,959

Observation : Les unités statistiques étant considérées dans cette présentation de façon globale, les tableaux les intéressant unitairement ne sont pas retranscrits ici.

Tab 3 : Mesures des molaires inférieures de l'Omo servant pour l'Analyse en Co posantes Principales centrée réduite.

I, n° d'inventaire ; II, membre stratigraphique L1 à L6 mesures des M /2 et M /3 ; III, n° d'ordre ; IV, espèce :
 A, Hex. protamphibius ; B, Hex. shungurensis ; C, Hex. cf. karumensis ; D, Hip. gorgops ; E, Hip. aethiopicus.

I	II	L1	L2	L3	L4	L5	L6	III	IV
L42/28	C	47	32	35	60	32	32	I	A
L78/62	C	43	31	36	60	35	36	2	A
OMO K5/68/688	K	37	25	27	49	26	27	3	E
OMO 48/67/89	G	49	35	35	64	37	32,5	4	A
LI7/36	C	47	30	32	59	32	30	5	A
OMO I30/72/I	F	43	31	33	67	36	34	6	A
OMO 84/69/3945	C	34	23	23	46	24	23	7	B
OMO 75/69/2897	G	45	30	30	58	33	29	8	A
OMO 75/69/2888	G	44	26	27,5	61	30	28	9	A
OMO 75/69/2886	G	49	33	33	62	33	31	10	A
OMO 75/70/I289	G	49	32	35	60	32	35	11	A
OMO 231/73/2983	G	50	33	35	67	35	34	12	A
OMO I8/68/3I50	C	47	35,5	38	60	37	35	13	A
OMO 75/69/2794	G	45	30	32,4	59	33	31	14	A
OMO 75/69/2798	G	47	31	34	63	32	32,6	15	A
OMO 58/68/3I69	E	48	34	36	67	37	35,6	16	A
L64/7	F	48,2	34	34,5	66,5	34	33,7	17	A
L39/5	F	45	34,5	35	69,5	35	32	18	A
LI/6	B	45	36,5	37,5	60	36,5	36,9	19	A
OMO KS/SN	K	51	31,5	32	61,8	33	32,7	20	D
OMO 2/SN	G	58	41	45	69	42	39	21	C
OMO BM/SN	BM	45	32	34	48	35	34	22	A
L76/2	D	51	37	39	72	40	37	23	D
OMO I96/SN	G	46	30	30	65	33	32	24	A
OMO I933/9/848	-	44	29	33	63	35	34	25	A
OMO I933/9/850	-	47	34	36	65	39	36	26	A
OMO 56/68/3I01	C	46	29	29	52	30	29	27	B
L5/6	E	48,8	32,2	32	66	35	34	28	A
OMO 0/SN	-	41	30	31	50	31	28	29	B
OMO K9/687	H	36	28	29,5	50	28	27	30	E
L32/II4	C	48	33	35	63	35	33	31	A
P997/5	L	34	24	25	38	25	23	32	E
L43/I7	G	47	33	35	69	36	33	33	A
OMO 271/67	G	47	29	31	58	31	31	34	A
OMO 74/70/I976	H	42	27	31	59	30	30	35	-
OMO 29/69/2845	G	45	31	35	66	34	34	36	A
OMO 29/69/2855	G	48	31	35	63	34	33	37	A
OMO 29/68/3I87	G	48	29	29	65	30	30	38	A
OMO 29/70/I379	G	45	30	33	64	33	33	39	A
OMO 75/5/69/3938	G	45	28	32	59	31	30	40	A
OMO 751/70/927	G	46	32	35	64	34	31	41	A
OMO 75s/69/3936	G	45	28	33	58	32	30	42	A
OMO 75s/69/3941	G	43	29	35	65	33	34	43	A
OMO 29/70/870	G	46	28	32	61	29	28	44	A
OMO 29/69/2791	G	45,5	29	31,4	56	32	32,7	45	A
OMO 75/70/I286	G	45	28	31	65	30	30	46	A
OMO 29/70/270	G	46	27	31	60	29	28	47	A

A.C.P. centrée réduite des molaires inférieures de l'Omo

3 - A. Matrice des variances-covariances :

	L1	L2	L3	L4	L5	L6
L1	0,001780	0,001105	0,001134	0,002072	0,001101	0,001011
L2		0,001178	0,001132	0,001471	0,001125	0,00971
L3			0,001346	0,001635	0,001175	0,001095
L4				0,004568	0,001220	0,001583
L5					0,001284	0,001096
L6						0,001125

3 - B. Moyennes :

L1	0,456
L2	0,308
L3	0,329
L4	0,607
L5	0,329
L6	0,318

3 - C. Matrice des corrélations :

	L1	L2	L3	L4	L5	L6
L1	1	0,763	0,732	0,728	0,728	0,714
L2		1	0,903	0,634	0,915	0,843
L3			1	0,659	0,894	0,890
L4				1	0,710	0,698
L5					1	0,911
L6						1

3 - D. Valeur propre et % de la variance exprimée pour les 3 premiers facteurs :

	F1	F2	F3
valeurs propres	4,924	0,495	0,288
variance exprimée	82,07	8,25	4,80
% variance exprimée cumulé	82,07	90,31	95,12

3 - E. Vecteurs axiaux factoriels :

	F1	F2	F3
L1	0,385	0,434	0,760
L2	0,422	- 0,298	0,228
L3	0,424	- 0,296	- 0,010
L4	0,364	0,736	- 0,499
L5	0,430	- 0,225	- 0,186
L6	0,421	- 0,207	- 0,293

3 - F. Saturations :

	F1	F2	F3
L1	0,854	0,305	0,408
L2	0,936	- 0,209	0,123
L3	0,940	- 0,208	- 0,005
L4	0,807	0,518	- 0,268
L5	0,954	- 0,158	- 0,100
L6	0,935	- 0,145	- 0,157

3 - G. Carrés des corrélations multiples variables-variétés factorielles :

	F1	F2	F3
L1	0,930	0,823	0,990
L2	0,876	0,920	0,935
L3	0,883	0,927	0,927
L4	0,651	0,919	0,991
L5	0,910	0,935	0,945
L6	0,874	0,895	0,920

Observation : Les unités statistiques étant considérées dans cette présentation de façon globale, les tableaux les intéressant unitairement ne sont pas retranscrits ici.

Tab 4 : Mensurations (en millimètres) sur les calvariums de plusieurs espèces d'Ethiopie comparées à Hip. amphibius.

A, Hip. amphibius MHNT 1897 mâle ; B, Hip. amphibius 1942 mâle ; C, T. afarensis AL 109-3B ; D, T. afarensis AL 118-I ; E, T. afarensis AL 74-20 ; F, Hex. shungurensis Omo 56-68-3100 ; G à M Hex. protamphibius ; G, L 79-Idu membre F ; H, Omo 2-3149 du membre G ; I, L I-8 du membre B ; J, Omo 2P-180 du membre G ; K, Omo 29-69-2795 du membre G ; L, L I-94 du membre B ; M; 1933-9-470.

	A	B	C	D	E	F	G
:La :	565	575	-	-	-	-	-
:Lb :	160	205	-	-	-	-	194
:Lc :	565	575	564	-	-	-	-
:Ld :	-	685	698	-	-	-	-
:Le :	-	225	-	-	-	184	214
:Lf :	265	260	251	-	189	-	-
:Lg :	155	140	129	-	104	-	134
:Lh :	C245	290	-	-	-	-	249
:Ll :	62	65	-	-	-	-	-
:la :	124	117	-	-	-	157	94
:lb :	315	C305	E344	-	-	209	-
:lc :	126	120	-	95	-	99	111
:ld :	93	107	-	-	-	-	-
:le :	253	237	210	174	-	-	-
:lf :	278	275	-	-	-	-	-
:lg :	355	345	-	261	248	-	-
:lh :	86	76	-	-	78	-	-
:lj :	189	175	163	C154	132	C136	141
:lk :	81	65	76	C59	56	-	-
:ll :	129	116	130	122	107	93	117
:lm :	425	435	-	-	-	290	353
:ln :	171	181	-	143	-	118	141
:lo :	-	175	150	141	-	114	139
:lp :	277	280	279	-	-	194	236
:ha :	C194	C180	168	C135	-	-	108
:hb :	73	73	-	-	-	-	-
:hc :	65	55	47	-	-	37	35
:hd :	-	227	218	176	-	E140	169
:he :	C25	28	-	-	-	-	-
:hf :	176	177	C200	C120	-	-	120
:hg :	113	110	-	-	-	-	-
:hk :	-	63	-	-	-	38	45
:hl :	145	152	-	138	-	-	C130
:ea :	66	72	-	54	-	48	59

	H	I	J	K	L	M
:La :	-	-	-	C495	-	-
:Lb :	-	-	-	C185	-	-
:Lc :	-	-	-	-	-	-
:Ld :	-	-	-	-	-	-
:Le :	192	228	170	210	223	E230
:Lf :	-	-	-	216	-	-
:Lg :	-	-	-	I22	-	-
:Lh :	-	-	238	224	-	-
:Li :	-	-	-	-	-	-
:la :	-	-	II2	80	III	-
:lb :	-	-	-	224	-	-
:lc :	CII3	99	99	97	94	C96
:ld :	-	-	-	-	-	-
:le :	-	-	-	-	-	-
:lf :	-	-	-	-	-	-
:lg :	-	-	-	-	-	-
:lh :	-	-	-	70	-	-
:lj :	I48	I65	I44	I36	I57	I44
:lk :	-	-	52	54	62	-
:ll :	I04	I38	II9	II2	-	I25
:lm :	346	424	-	343	325	347
:ln :	-	I49	-	I23	-	I33
:lo :	I34	-	I37	I3I	II8	I37
:lp :	E2 I6	238	2 I3	233	-	229
:ha :	-	-	CI25	II2	CII5	-
:hb :	-	-	-	56	-	-
:hc :	39	C44	-	30	44	37
:hd :	-	I92	I76	I76	44	I96
:he :	-	-	-	C30	-	-
:hf :	-	-	-	II5	-	-
:hg :	-	-	-	-	-	-
:hk :	45	47	42	44	50	47
:hl :	-	-	II7	I39	-	-
:ea :	E50	62	E46	48	-	60

Tab 5 : Mensurations (en millimètres) sur les mandibules de plusieurs espèces d'Ethiopie comparées à Hip. amphibius.

A, Hip. amphibius MHNT 1897 mâle ; B, T. afarensis AL IO963A ; C, Hex. shungurensis Omo 56-68-3IOI du membre C ; D, Omo SO, Hex. shungurensis E, à I, Hex. protamphibus ; E, L I-6 du membre B ; F, Omo I8-68-3I50 du membre C ; G, Omo 58-68-3I69 du membre E ; H, Omo 75-69-2798, du membre G ; I, Omo I96-SN, du membre G.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
:L1 :	580	539	-	-	535	-	-	-	-
:L2 :	550	536	-	-	520	-	-	-	-
:L3 :	C300	27I	2I7	220	246	230	235	242	234
:L4 :	CI75	I46	-	I26	I43	I49	I45	I44	-
:II :	C420	33I	279	272	307	-	287	-	C325
:I2 :	265	240	-	203	226	-	2I8	254	-
:I3 :	258	209	I65	I64	I76	-	CI82	I78	I93
:I4 :	I76	-	-	-	-	-	-	-	-
:I5 :	99	I03	-	-	82	-	-	-	-
:I6 :	I36	-	II3	I23	I32	CI24	II8	I26	I36
:I7 :	202	-	-	I24	-	-	I58	I35	-
:h1 :	I64	I36	94	9I	97	86	-	95	I23
:h2 :	I49	I42	-	97	II2	97	-	I04	-
:h3 :	355	325	-	-	E300	-	-	-	-
:e1 :	89	-	43	43	48	47	42	C39	54
:e2 :	C92	-	64	60	68	75	7I	56	7I
:e3 :	56	36	-	-	C33	-	-	-	-
:e4 :	I88	CI73	I3I	II4	I60	I32	I32	II6	I44
:d1 :	I36	-	92	89	I06	75	85	I06	80

Tab 6 : Mesures des dents de *T. afarensis* :

P 2/ :

: n° inventaire	: Membre (Hadar) : ou autres formations	: L	: 1I	: 12	: h
: AL 70-34	: Geraru	: I3I	: 20	: 25	: C20
: AL 74-20	: Geraru	: 29	: 20	: 23	: C22

P 3/ :

: AL 70-34	: Geraru	: 33	: 20	: 24	: -
: AL 74-20	: Geraru	: 3I	: 19	: 26	: -
: AL 109-3B	: SH	: 35	: 26	: 26	: -
: AL 50-10	: SH	: 32	: 2I	: 23	: 24

P 4/ :

: AL 70-34	: Geraru	: 27	: 24	: -	: -
: AL 74-20	: Geraru	: 26	: 24	: -	: -
: AL 100-50A	: Amado	: 28	: 25	: -	: CI9
: AL 109-3B	: SH	: 32	: 3I	: -	: -

M 1/ :

: AL 70-34	: Geraru	: 38	: 3I	: 35	: -
: AL 74-20	: Geraru	: C29	: 28	: 30	: -
: AL 142-9	: SH	: C42	: 37	: 4I	: -
: AL 50-10	: SH	: 42	: 38	: 4I	: -
: AL 50-10	: SH	: 42	: 36	: 40	: -

M 2/ :

: AL 70-34	: Geraru	: 42	: 4I	: 40	: -
: AL 74-20	: Geraru	: 36	: 39	: 37	: -
: AL 53-15	: SH	: 52	: 48	: C42	: 42
: AL 25-23	: Lédi	: 54	: 45	: -	: -
: AL 142-9	: SH	: C45	: C47	: 43	: -
: AL 109-3B	: SH	: 49	: 46	: 43	: -
: AL 50-10	: SH	: 46	: 5I	: 43	: -
: AL 50-10	: SH	: 45	: C45	: -	: -
: AL 128-5	: SH	: 43	: 37	: 40	: -

M 3/ :

: n° d'inventaire	: Membre (Hadar)	: L	: 11	: 12	: h
:	: ou autres	:	:	:	:
:	: formations	:	:	:	:
: AL 70-34	: Geraru	: 43	: 40	: 34	: -
: AL 92-3	: Geraru	: 43	: 38	: 37	: 25
: AL 70-45	: Geraru	: 42	: 40	: 36	: -
: AL 72-7	: Geraru	: 46	: 43	: 37	: 39
: AL 74-20	: Geraru	: 39	: 39	: 36	: 22
: AL 100-5I	: Aamado	: 39	: 38	: 35	: -
: AL 142-9	: SH	: 49	: 45	: 42	: -
: AL 109-3B	: SH	: 49,5	: 43	: 38	: -
: AL 50-10	: SH	: 44	: 48	: 41	: 33
: AL 70-66	: Geraru	: 45	: 41	: 37	: -
: AL 128-5	: SH	: 45	: 45	: 44,5	: -

P /2 :

: AL 50-10	: SH	: 33	: 17	: 20	: 25
: AL 138-32	: SH	: 33	: 17	: 20	: -
: AL 167-II	: DD	: 37	: 20	: 22	: C27
: AL 116-70	: DD	: 37	: 20	: 22	: 32

P /3 :

: AL 70-56	: Geraru	: 30	: 19	: 20	: C22
: AL 4-2I	: Lédi	: 30	: 15	: 21	: -
: AL 50-10	: SH	: 34	: 19	: 20	: 23
: AL 127-2I	: SH	: 39	: 19	: 21	: C25
: AL 138-32	: SH	: 36	: 20	: 23	: 29
: AL 8-I	: Lédi	: 33	: 19	: 22	: -
: AL 28-9	: Lédi	: 38	: -	: 24	: -

P /4 :

: AL 70-56	: Geraru	: C28	: -	: -	: -
: AL 15-6	: Leadu	: 30	: 20	: 23	: C22
: AL 4-2I	: Lédi	: 31	: -	: C23	: -
: AL 25-28	: Lédi	: C35	: 22	: 26	: -
: AL 127-2I	: SH	: 40	: 24	: 28	: 31
: AL 109-3A	: SH	: 36	: 22	: 26	: -
: AL 138-32	: SH	: 37	: 22	: 25	: 30
: AL 8-I	: Lédi	: 32	: 21	: 25	: -
: AL 50-10	: SH	: 34	: 22	: 24	: -

M / I :

n° d'inventaire	Membre (Hadar) ou autres formations	L	11	12	h
AL 4-2	Lédi	40	27	31	29
AL 4-2I	Lédi	35	29	-	-
AL 27-2	Lédi	42	-	33	-
AL 53-10	SH	C43	29	34	-
AL 127-2I	SH	48	30	36	-
AL 126-13	SH	43	28	33	-
AL 128-6	SH	C48	C32	37	-
AL 109-3A	SH	C37	30	33	-
AL 138-32	SH	-	28	31	-
AL 365-8	SH	41	30	33	-
AL 138-32	SH	46	30	33	-
AL 8-I	Lédi	39	28	30	-
AL 107-14	SH	48	29	33	-
AL 26-2	Lédi	41	-	33	33
AL 116-32	DD	C39	26	-	-
AL 116-70	DD	40	28	29	-

M / 2 :

AL 4-2I	Lédi	43	30	-	-
AL 1-1	Géwani	C47	38	-	-
AL 4-2I	Lédi	41	30	31	-
AL 27-1	Lédi	49	36	38	-
AL 25-27	Lédi	46	-	C36	-
AL 56-3	DD	50	37	38	43
AL 53-10	SH	46	36	37	-
AL 25-24	Lédi	49	36	-	-
AL 50-10	SH	45	33	35	-
AL 127-2I	SH	53	38	41	-
AL 126-13	SH	47	31	38	-
AL 128-6	SH	56	43	46	34
AL 109-3A	SH	51	34	39	-
AL 116-70	DD	45	32	33	-
AL 138-32	SH	50	33	35	-
AL 365-8	SH	47	36	37	-
AL 8-1	Lédi	41	30	31	-
AL 107-14	SH	-	34	-	-
AL 124-4	SH	49	35	35	-

M/3 :

: n° d'inventaire	: Membres (Hadar)	: L	: 11	: 12	: h
:	: ou autres	:	:	:	:
:	: formations	:	:	:	:
: AL 74-I3	: Geraru	: 54	: 31	: 31	: -
: AL 100-55	: Aamado	: 62	: 35	: 33	: -
: AL 5-I8	: Lédi	: 52	: 29	: 30	: -
: AL 4-2I	: Lédi	: 52	: 28	: 30	: -
: AL 28-8	: Lédi	: 61	: 33	: 31	: 37
: AL 27-I	: Lédi	: 158	: 37	: 34	: -
: AL 25-27	: Lédi	: 57	: 36	: 37	: -
: AL 53-IO	: SH	: 59	: 32	: 34	: -
: AL 25-24	: Lédi	: C6I	: 33	: -	: -
: AL 50-IO	: SH	: 62	: 37	: 34	: -
: AL 127-2I	: SH	: 63	: 41	: 46	: 45
: AL 128-6	: SH	: 75	: 44	: 41	: -
: AL 109-3A	: SH	: 62	: 35	: 36	: -
: AL 124-35A	: SH	: 65	: 39	: 33	: 38
: AL 124-35C	: SH	: 67	: 40	: 35	: 41
: AL 138-32	: SH	: 68	: 38	: 36	: 36
: AL 365-8	: SH	: 63	: 36	: 34	: 36
: AL 8-I	: Lédi	: -	: 35	: -	: -

ANNEXE

LISTE DES PRINCIPALES ESPECES D'HIPPOPOTAMIDAE CITEES

Genre Hexaprotodon :

- Hex. fuchsi (S.C.) CORYNDON 1967, Af. Est, Pleistocène.
Hex. harvardi (S.C.) CORYNDON 1976, Af. Est; Pliocène.
Hex. hipponensis (A.) GAUDRY 1876, Af. Nord, Pliocène.
Hex. imagunculus (A.T.) HOPWOOD 1926, Af. Est, Plio-Pleistocène.
Hex. irravaticus (H.) FALCONER et (P.T.) CAUTLEY 1847, Asie, Pliocène.
Hex. karumensis (S.C.) CORYNDON 1976, Af. Est, Plio-Pleistocène.
Actuelle Hex. (Choeropsis) liberiensis (S.G.) MORTON 1844, Af. Ouest, actuel.
Hex. primaevus (M.) CRUSAFONT PAIRO, (R.) ANDROVER et (J.M.) GOLPE 1963, Espagne, Miocène terminal.
Hex. protamphibius (C.) ARAMBOURG 1944, Af. Est, Plio-Pleistocène.
Hex. siculus (D.A.) HOOIJER 1946, Sicile, Plio-Pleistocène.
Hex. sivalensis (H.) FALCONER et (P.T.) CAUTLEY 1839, Asie, Plio-Pleistocène.

Hippopotamus :

- Actuelle Hip. aethiopicus (S.C.) CORYNDON et (Y.) COPPENS 1975, Af. Est, Pleistocène.
Hip. amphibius (C.) LINNE 1758, Af. Tropicale, Holocène à actuel.
Hip. creutzburgi (G.J.) BOEKSCHOTEN et (P.M.) SONDAAR 1966, Crête, Holocène.
Hip. gorgops (W.O.) DIETRICH, 1928, Af. Est à Sud. Plio-Pleistocène.
Hip. kaisensis (A.T.) HOPWOOD 1926, Af. Est. Plio-Pleistocène.
Hip. lemerlei (A.) GRANDIDIER 1868, Madagascar. Subfossile.
Hip. madagascariensis GULDBERG 1883, Madagascar. Subfossile
Hip. major (G.) CUVIER 1821, Europe. Holocène.
Phanourios minor (G.J.) DESMAREST 1822, Chypre, Holocène.

LEGENDES DES PLANCHES PHOTOGRAPHIQUES

- PLANCHE I : Hex. protamphibius turkanensis nov. subsp.
A, I /1 gauche, BS-SN x 1,8
B, I /1 gauche, BS-SN x 1,8
C, Mandibule SN de la formation d'Usno, vue frontale x 0,7
D, Mandibule SN de la formation d'Usno, vue latérale droite, x 0,45.
- PLANCHE II : Hex. shungurensis nov. sp. holotype Omo 56-68-3100/3101 du membre C de la formation de Shungura.
A, Calvarium en vue ventrale, x 0,5
B, Mandibule en vue supérieure, x 0,5
- PLANCHE III: Hex. shungurensis nov. sp. holotype Omo 56-68-3100/3101 du membre C de la formation de Shungura.
A, Calvarium en vue latérale gauche, x 0,5
B, Calvarium en vue dorsale, x 0,5
C, Mandibule en vue latérale droite, x 0,5
- PLANCHE IV : Hex. shungurensis nov. sp. Omo L 23-55 du membre G de la formation de Shungura.
A, Calvarium en vue ventrale, x 0,5
B, Calvarium en vue latérale gauche, x 0,5
C, Calvarium en vue dorsale, x 0,5
- PLANCHE V : Hex. protamphibius protamphibius, Omo L 79-I du membre F de la formation de Shungura.
A, Calvarium en vue dorsale, x 0,38
B, Calvarium en vue ventrale, x 0,38
C, Calvarium en vue latérale gauche, x 0,38
- PLANCHE VI: A, Hex. protamphibius protamphibius, Omo SN. Calvarium vue ventrale, x 0,5
B, C, Fragments mandibulaires portant P /2D et M /2D, et M /2G - M /3G. de Hex. protamphibius turkanensis nov. subsp. OMO 81-69-3923/3924/3925, x 0,95.
- PLANCHE VII: Hex. protamphibius turkanensis nov. subsp.
A, Symphyse mandibulaire en vue frontale Omo IO3 SN, x 0,7.
B, Canine inférieure droite Omo Usno SN en vue interne, x 1,3.
C, Canine inférieure droite Omo Usno SN en vue latérale, x 1,3.
- PLANCHE VIII: A, Hex. protamphibius protamphibius mandibule en vue supérieure Omo 75-69-2798, x 0,55.
B, C, Hip. aethiopicus paratype Omo K5-690, vue occlusale des dents jugales supérieures, x 1,2.
- PLANCHE IX : A, Hip. gorgops, Gom II-2089, fragment symphysaire en vue frontale, x 0,5.
B, Hex. sp GAR IV-2104 D, M /2G fragmentaire, x 1.
C, Hip. aethiopicus, K7-69-2760, calvarium en vue latérale, x 0,5.

PLANCHE X : T. afarensis nov. gen. nov. sp.
A, Holotype AL 109-3B, calvarium en vue dorsale, x 0,22.
B, AL 56-7, prémaxillaire G en vue ventrale portant
trois incisives, x 0,75.
C, AL 127-2I, mandibule en vue supérieure, x 0,32.
D, AL 127-2I, détail de la denture jugale en vue laté-
rale droite, x 0,72.

PLANCHE XI : T. afarensis nov. gen. nov. sp.
A, Calvarium AL 118-I en vue dorsale, x 0,32.
B, Calvarium AL 118-I en vue latérale droite, x 0,32.
C, Calvarium AL 118-I en vue ventrale, x 0,32.

PLANCHE XII : T. afarensis nov. gen. nov. sp.
A, AL 74-20, calvarium en vue dorsale, x 0,43.
B, AL 74-20, calvarium en vue ventrale, x 0,43.
C, AL 70-34, palais en vue occlusale, x 0,58.

PLANCHE XIII : Hex. sp. "Afar A" AL 170-I
A, Mandibule en vue supérieure, x 0,38
B, Fragments de palais en vue occlusale, x 0,38.
C, Mandibule en vue frontale, x 0,38.

PLANCHE XIV : A, Hex. sp. "Afar A" x 0,43. AL 109-2, calvarium jeune
en vue dorsale.
B, Même exemplaire en vue ventrale, x 0,43.
C, Hex. sp. "Afar A" vue en section frontale d'hémi-
symphyse gauche L 53-37, x 0,8.
D, Hex. sp. "Afar A", AL 16-4, symphyse mandibulaire
hexaprotodonte en vue supérieure, x 0,5.
E, Hex. sp. "Afar B", AL 25-20 canine inférieure droi-
te en vue latérale, x 0,43.

Photographies du laboratoire photographique de l'Institut de
Paléontologie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris :
II A, B ; III A, B, C ; VI A.

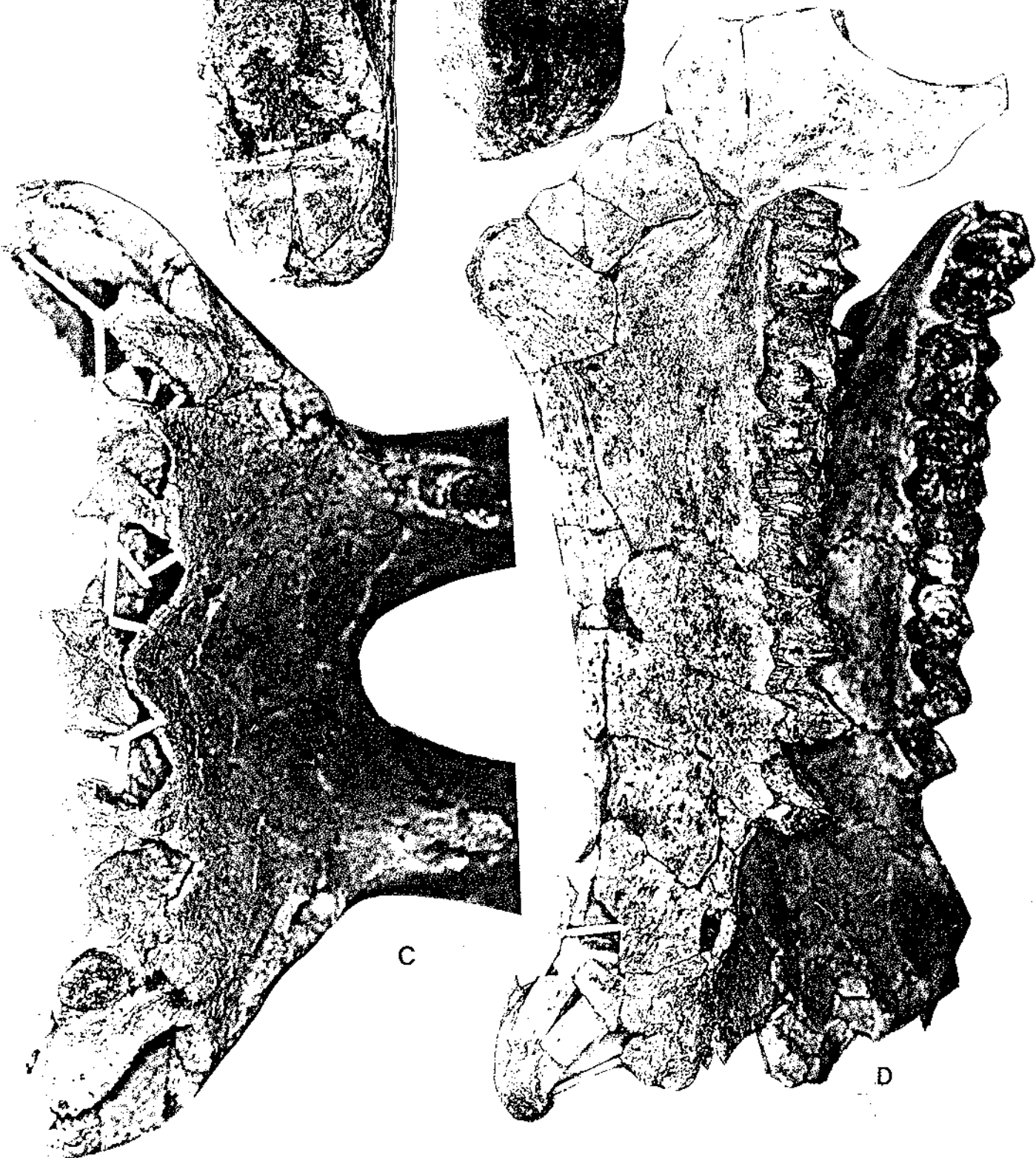
Photographies du laboratoire de photographie à l'usage du
Muséum de Toulouse : I A, B ; V A, B, C ; VI B, C ; VII A, B, C ;
VIII A, B, C.

Documents photographiques personnels : I C, D ; IV A, B, C ;
IX A, B, C ; X A, B, C, D ; XI A, B, C ; XII A, B, C ; XIII A, B,
C ; XIV A, B, C, D, E.

A

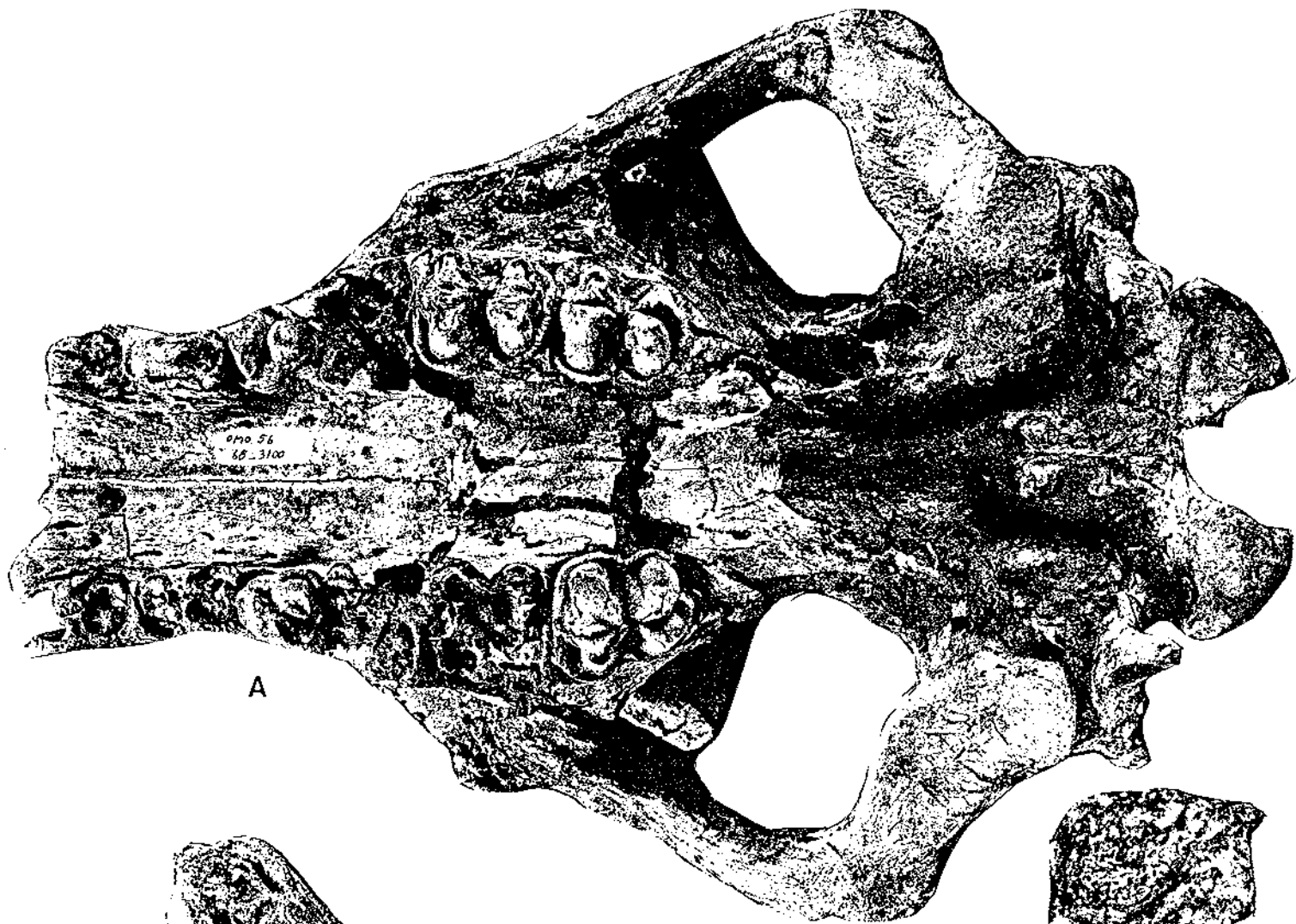


B

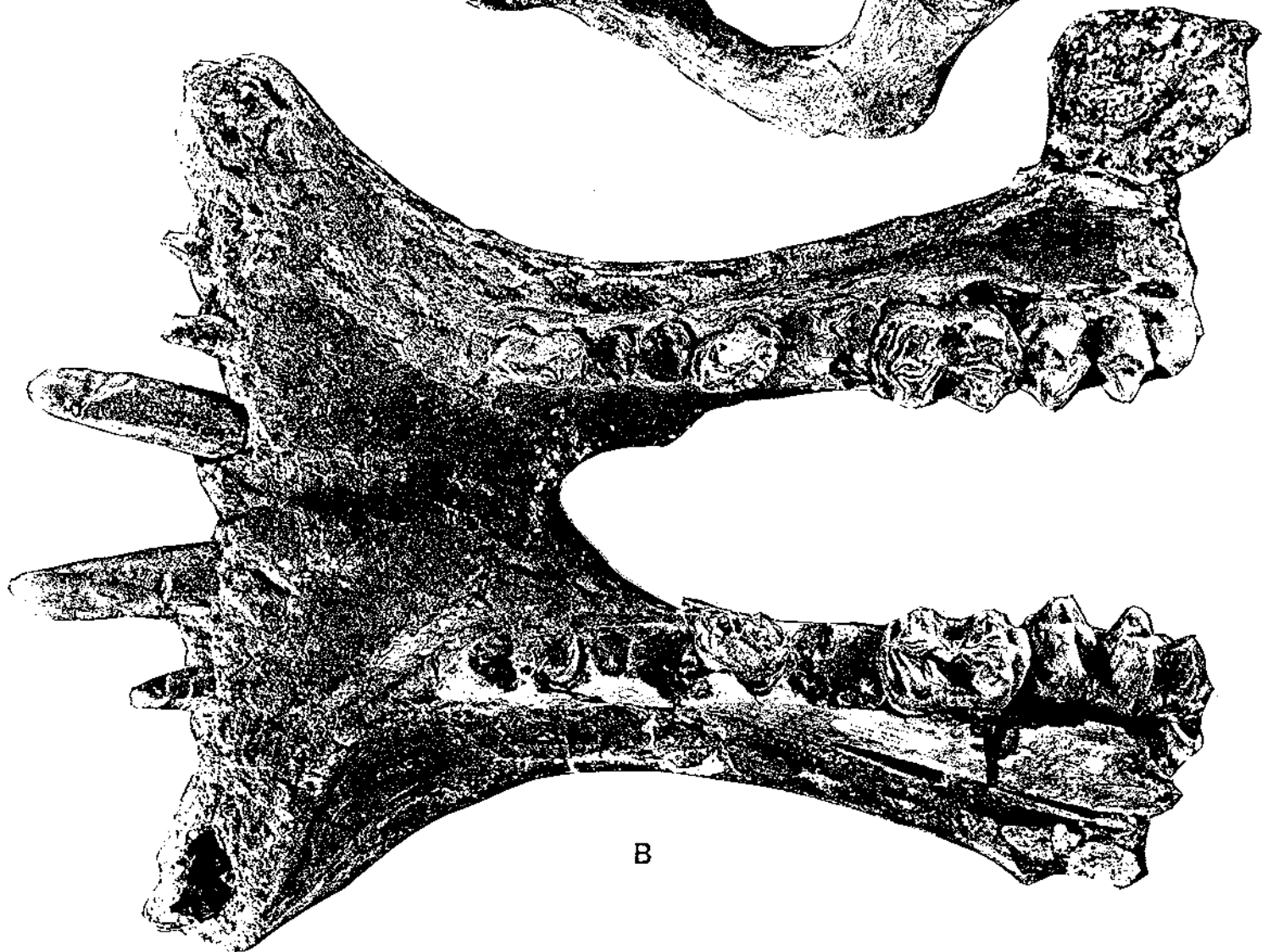


C

D



A



B



A



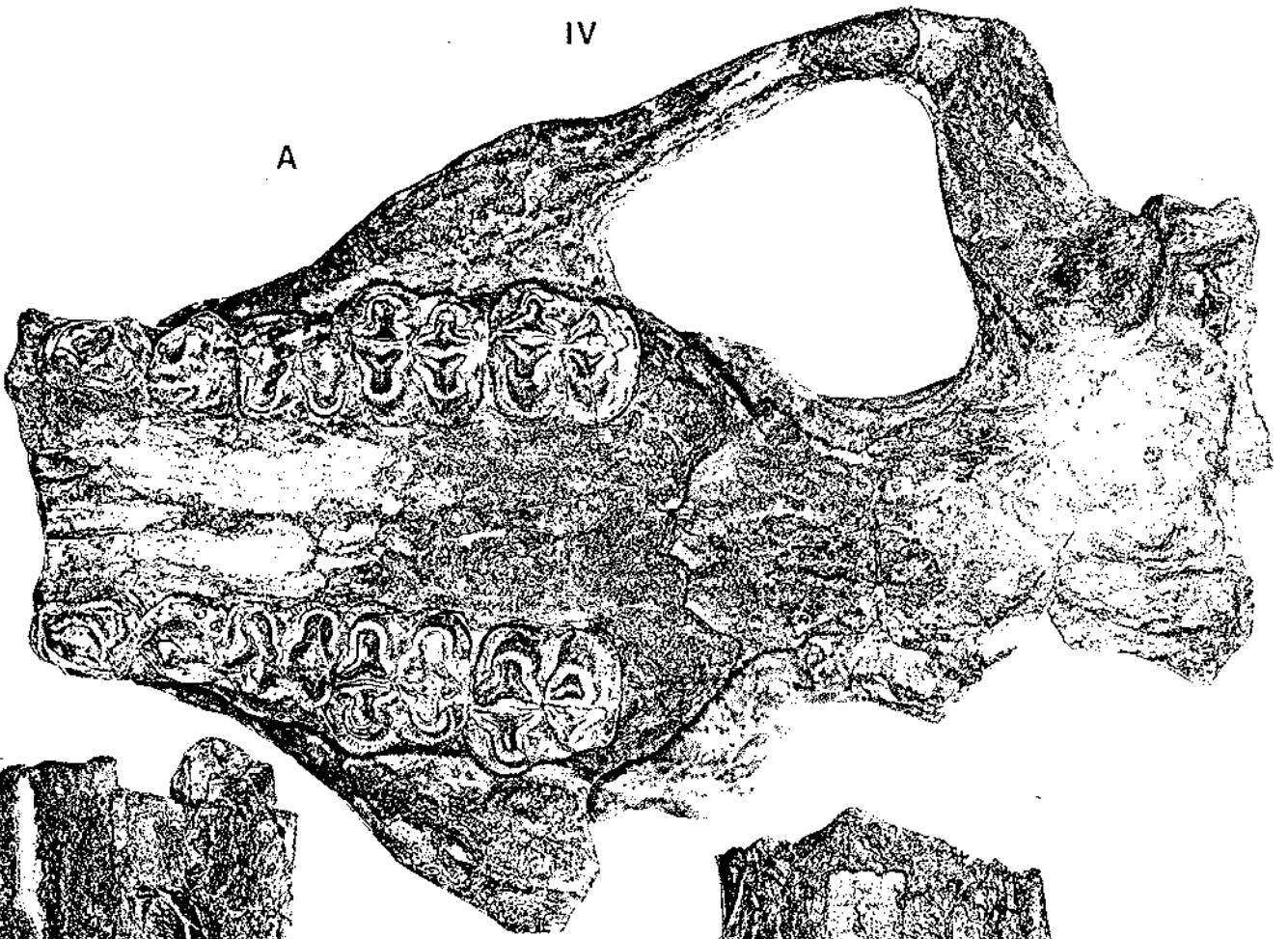
B



C

IV

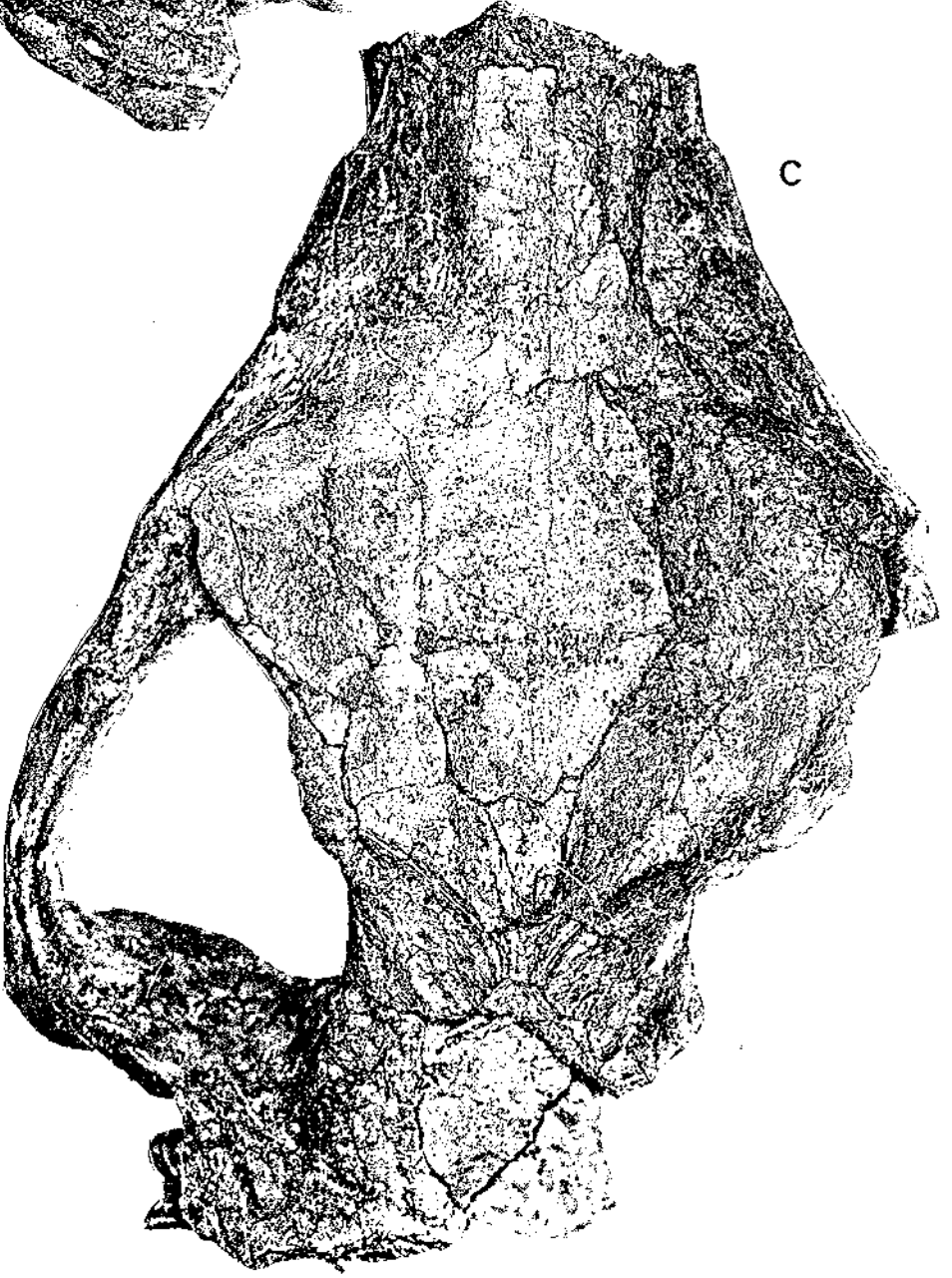
A

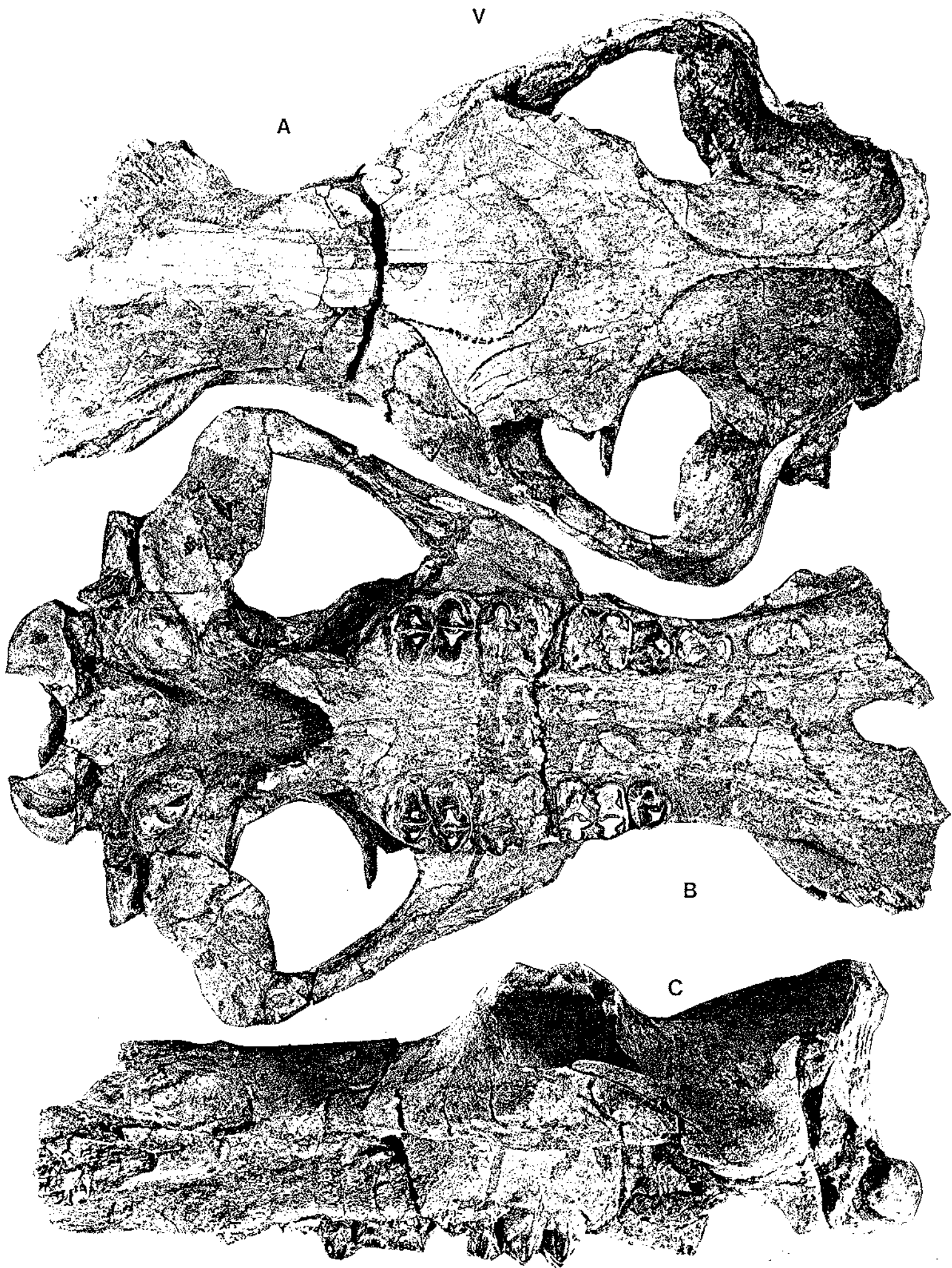


B



C



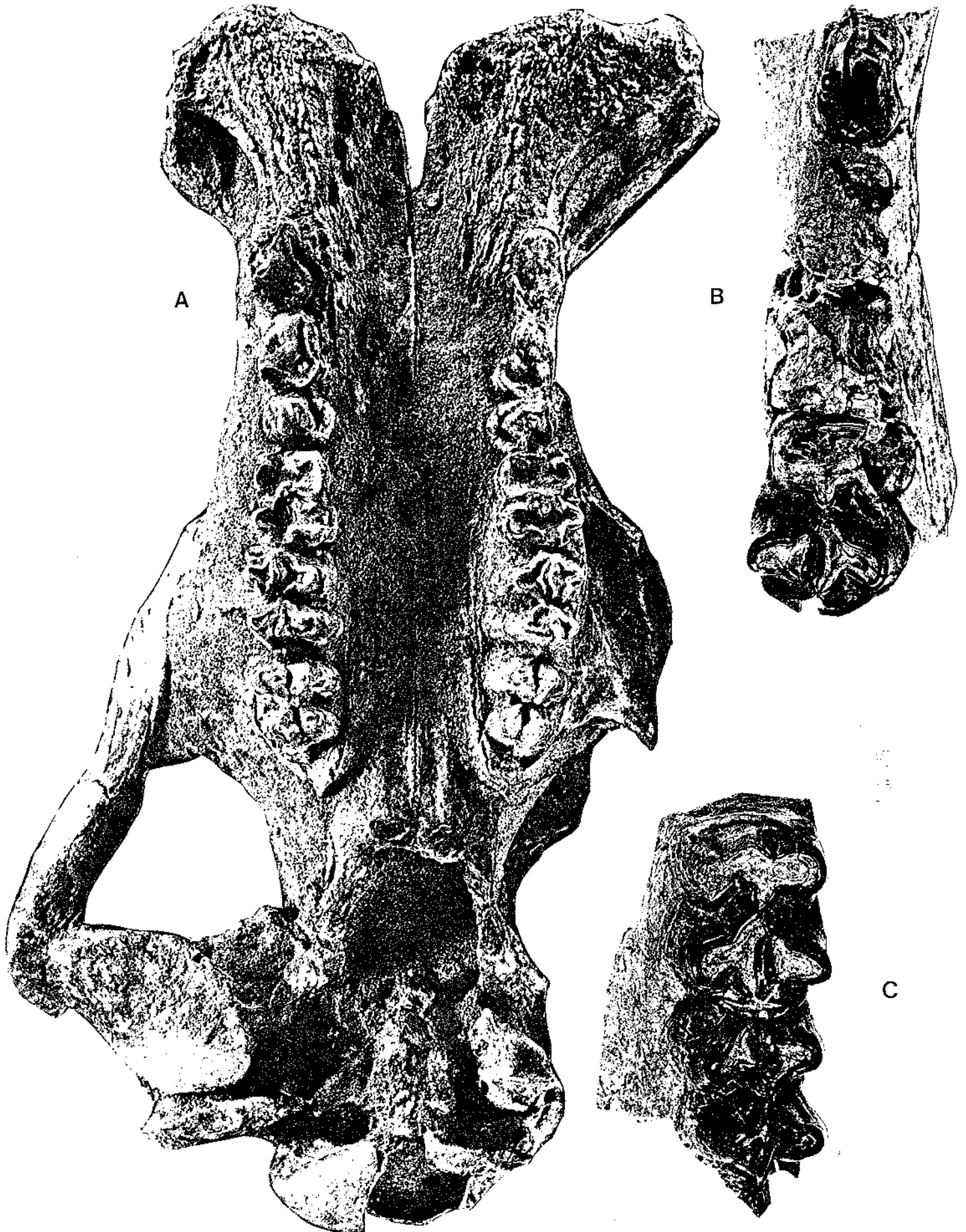


A

V

B

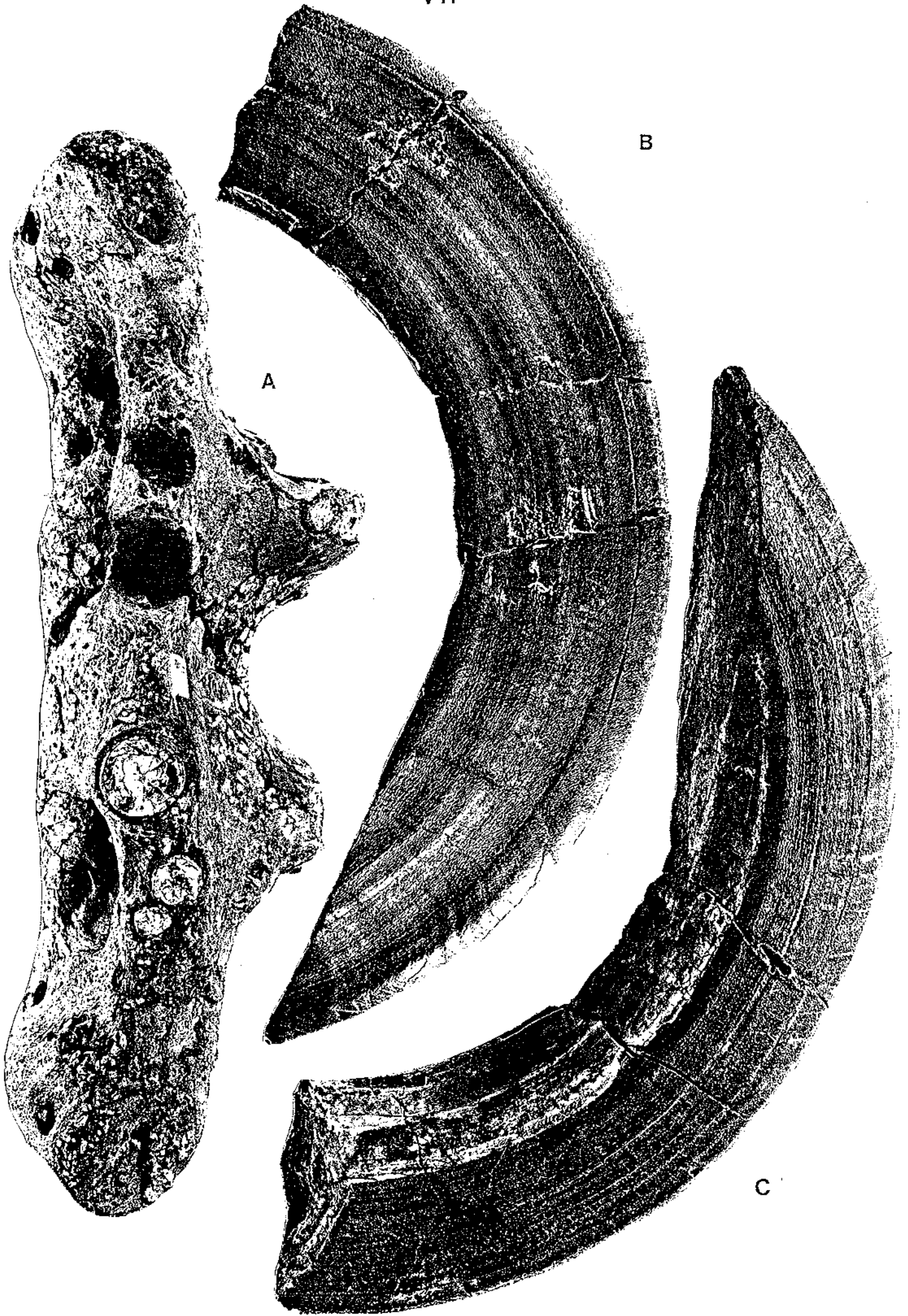
C

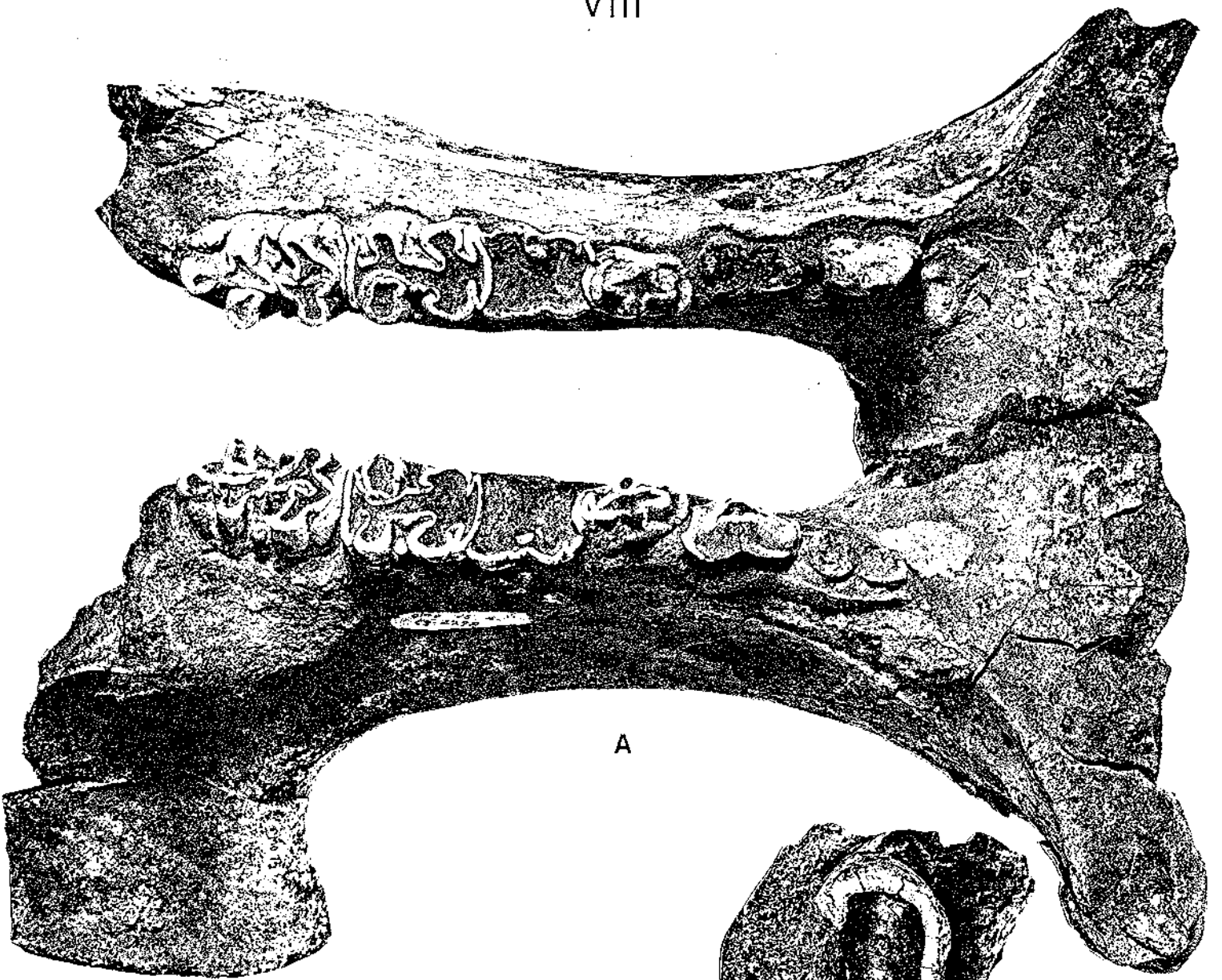


A

B

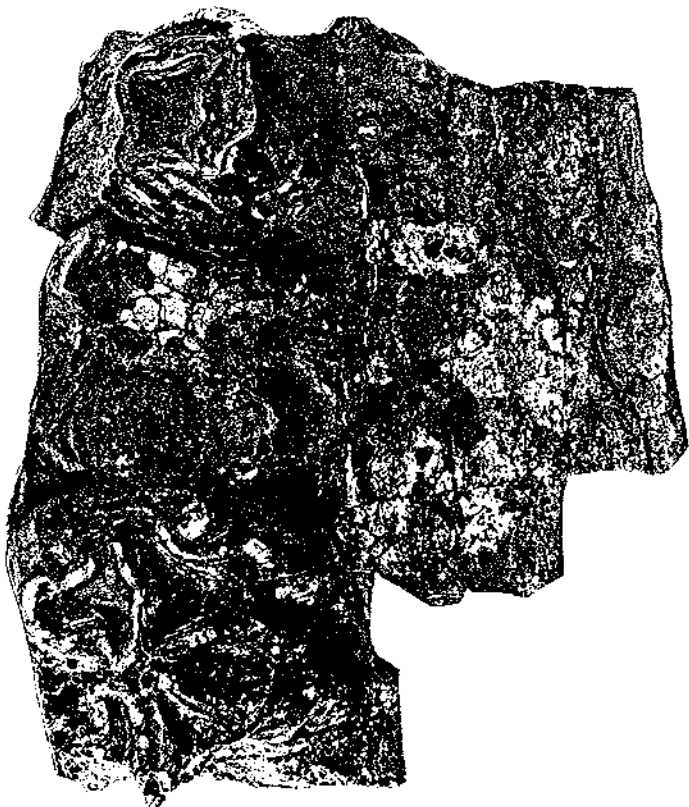
C



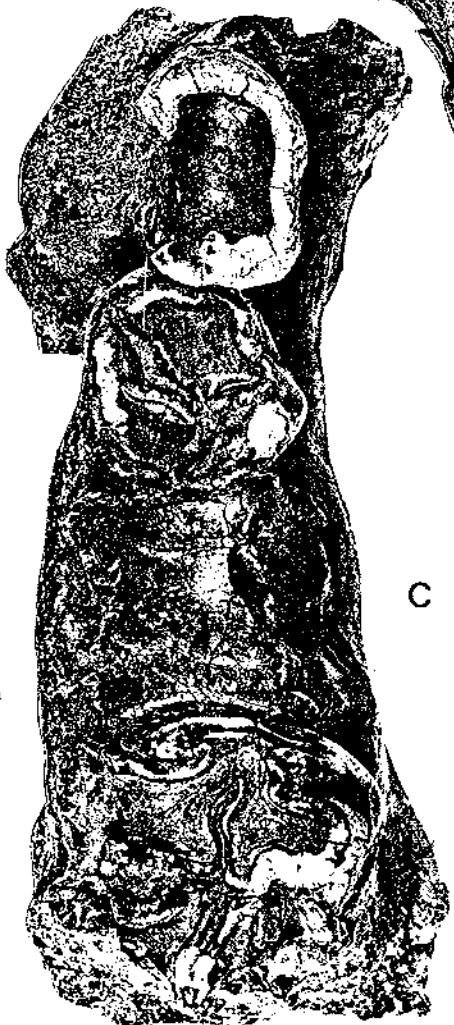


A

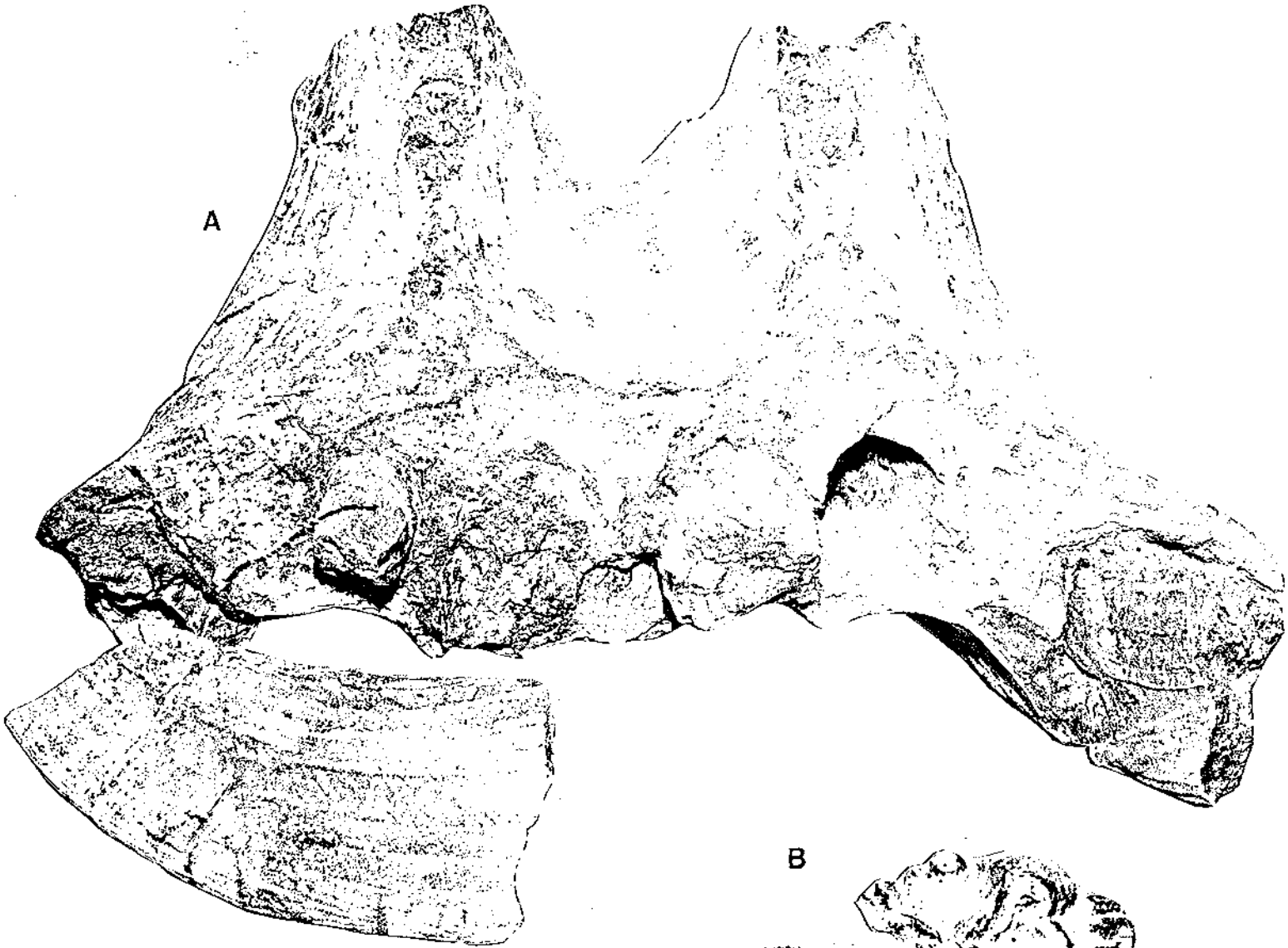
B



C



A

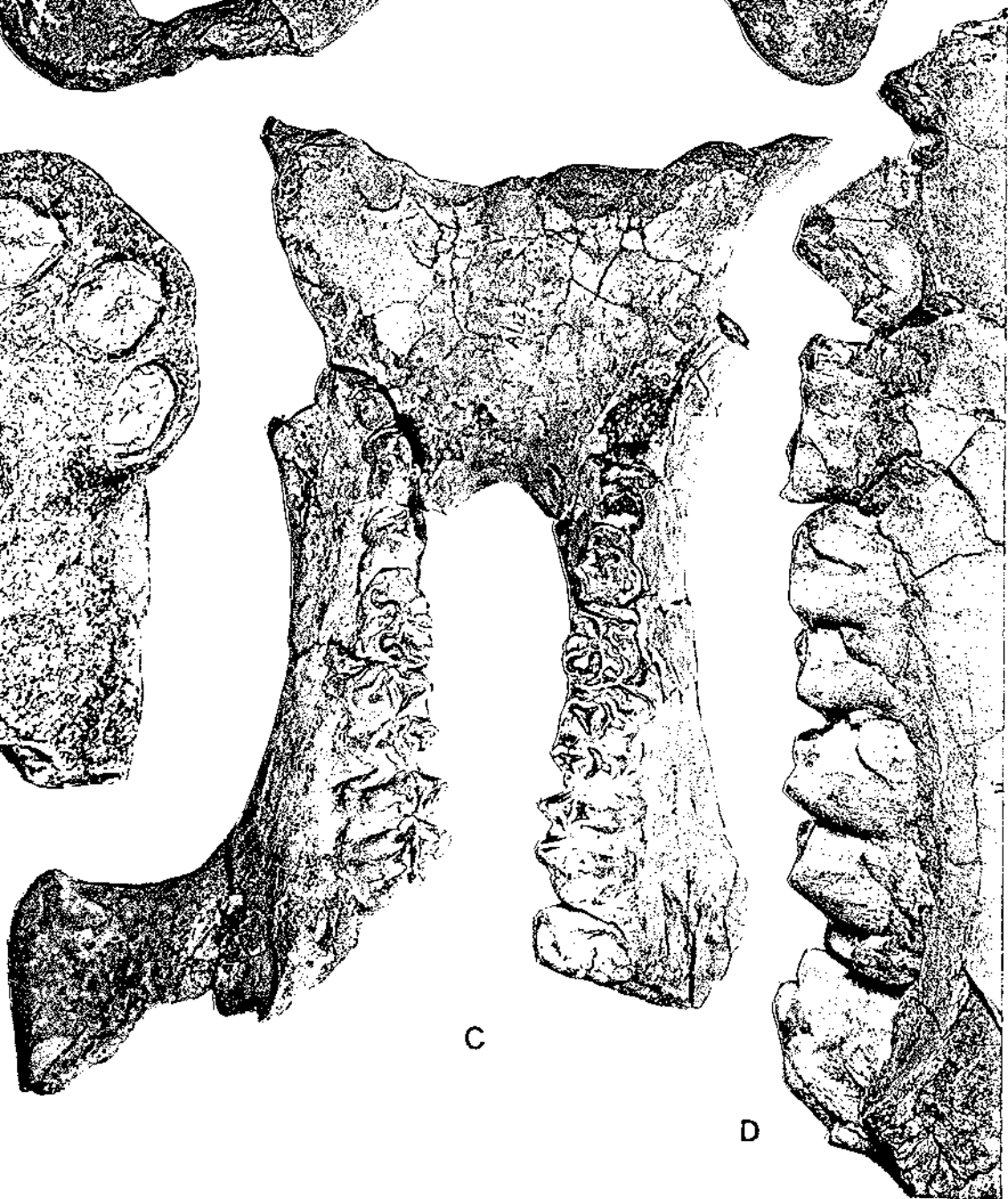
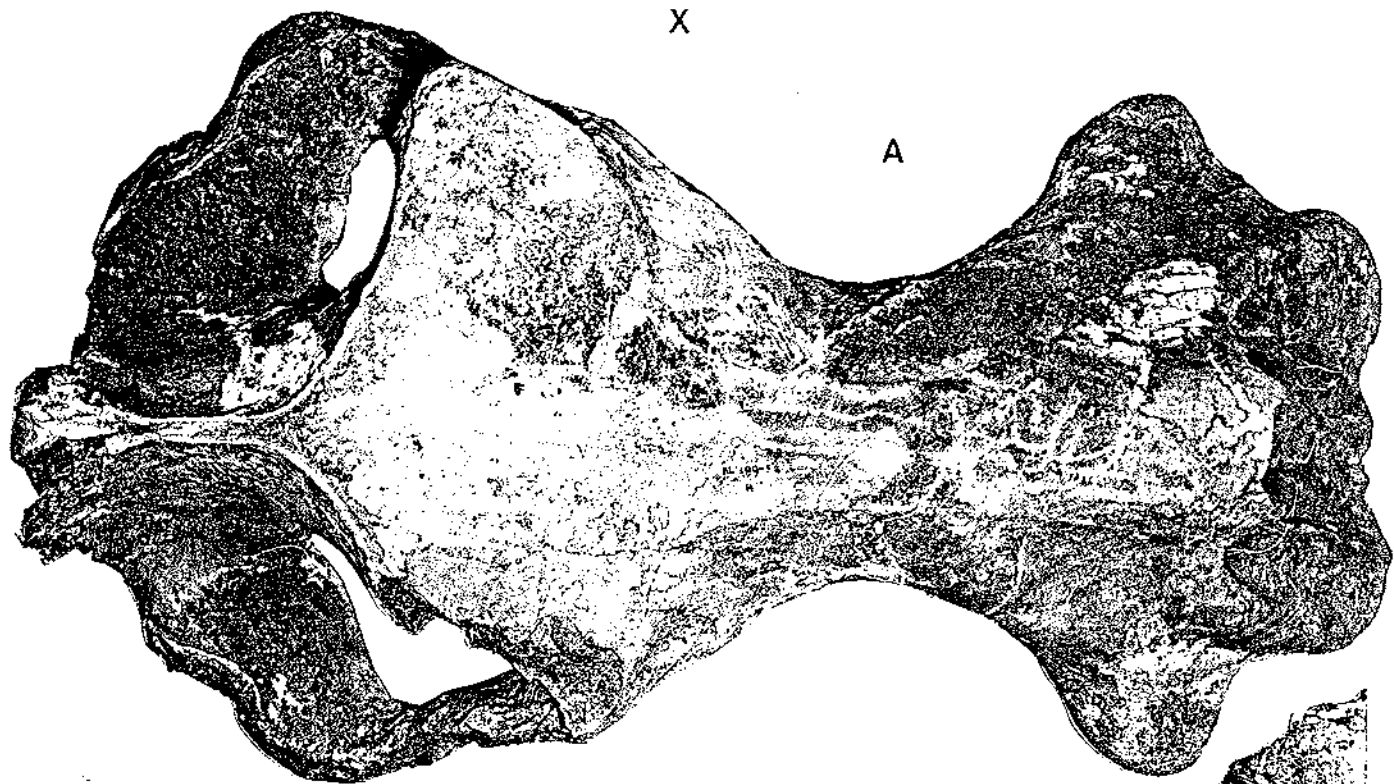


B

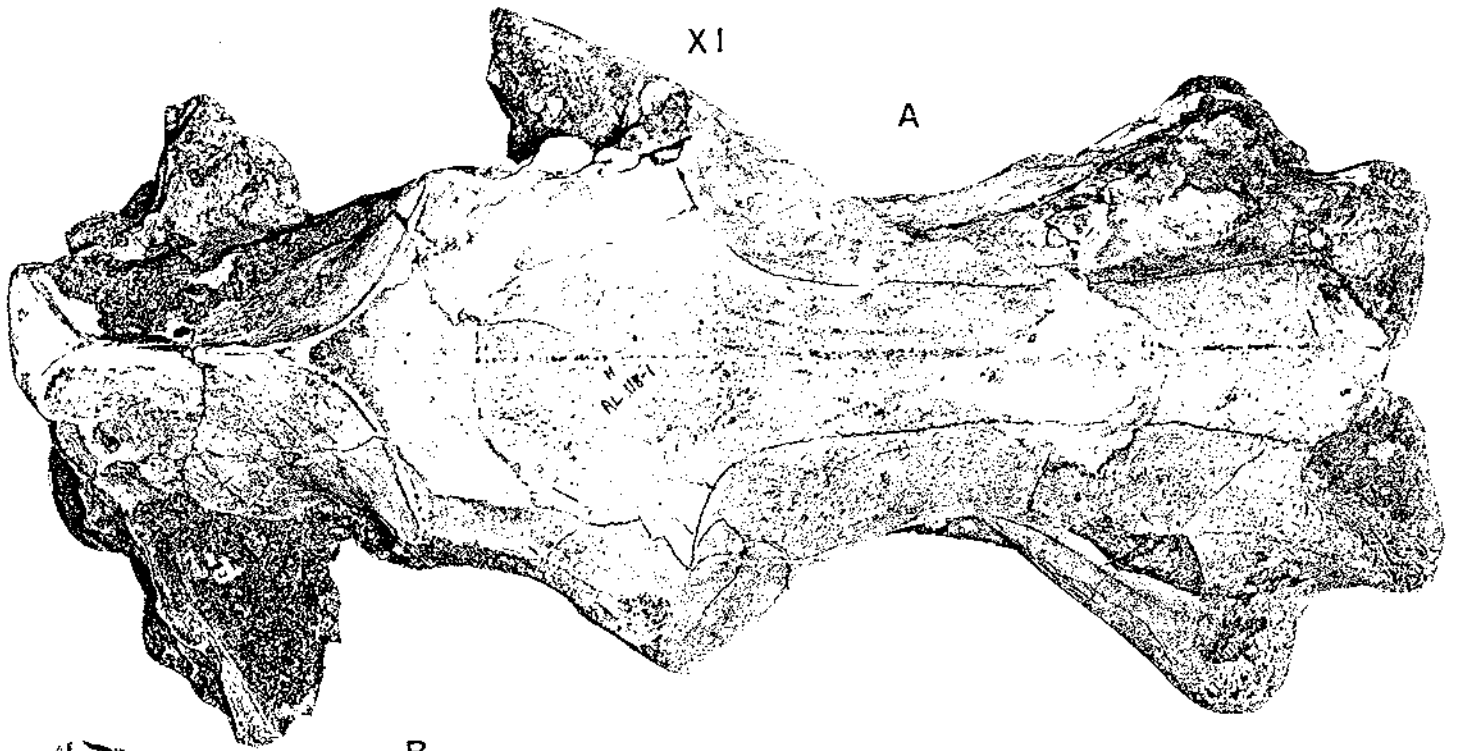


C

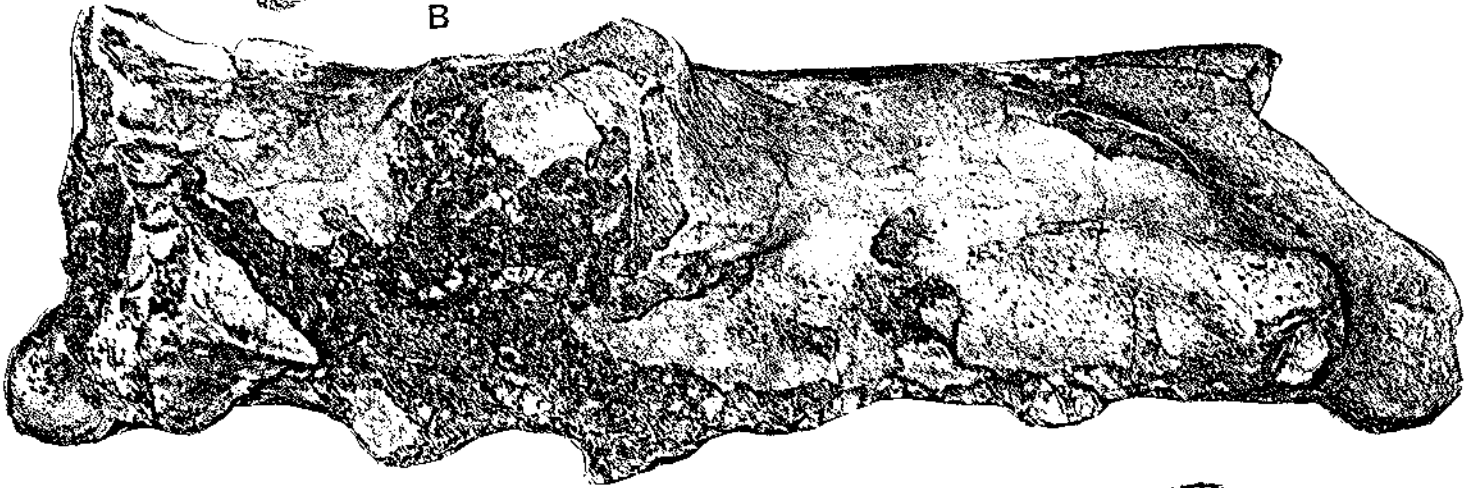




XI



B



C

