

LES ÉQUIDÈS DES GISEMENTS DE LA VALLÉE DE L'OMO EN ÉTHIOPIE
(collections françaises)

par V. EISENMANN (*)

RÉSUMÉ	15
ABSTRACT	16
INTRODUCTION.	17
HIPPARION	17
Généralités.	17
Incisives	18
Jugales supérieures	20
Jugales inférieures.	24
Os des membres	30
Conclusions sur les Hipparions	32
EQUUS	34
Systématique	34
Méthodologie	34
Validité de la distinction entre jugales inférieures caballines et sténoniennes	35
Incisives	36
Jugales supérieures	37
Jugales inférieures.	39
Os des membres	43
Conclusions sur le genre <i>Equus</i>	51
CONCLUSIONS GÉNÉRALES	53
REMERCIEMENTS	53
BIBLIOGRAPHIE	54
PLANCHES	56

RÉSUMÉ

Le matériel récolté dans la vallée de l'Omo par les missions françaises (1900-1976) se compose d'environ 360 restes d'Équidés dont 260 appartiennent au genre *Hipparion* et 100 au genre *Equus*.

Les *Hipparion* sont représentés du membre A au membre L, surtout par des dents isolées. Tous les restes témoignent de la présence de plusieurs lignées, mais l'absence de matériel associé interdit de décrire les espèces correspondantes. Tout au plus peut-on reconnaître trois tailles différentes : petite, grande et moyenne ; les restes des membres A et B ressemblent à ceux d'Hadar (dents supérieures plissées, grande taille) ; la petite espèce prédomine dans le membre F. En revanche, plusieurs faits évolutifs apparaissent clairement :

- tous les *Hipparion* appartiennent au groupe évolué, à dents inférieures caballines, qui apparaît en Afrique il y a 6 à 7 millions d'années. C'est donc faute d'un autre nom que le matériel de petite taille est rapproché d'*H. sitifense*, espèce à dents inférieures primitives ;
- dans une des lignées, on assiste à une spécialisation de l'arcade mandibulaire (dont l'aboutissement est l'atrophie des I₃, réalisée à Olduvai) tandis que les incisives paraissent garder un développement normal dans une autre ; il pourrait s'agir de spécialisations alimentaires ;
- l'ectostylide des dents inférieures se développe, notamment par incorporation de colonnettes accessoires ;
- on assiste aussi à une diminution du plissement des dents supérieures à partir du membre F, probablement en rapport avec un assèchement climatique.

Les restes d'*Equus* proviennent essentiellement des membres G et L. Malgré l'abondance des fossiles d'Équidés dans le membre F, aucun reste d'*Equus* n'en provient. Il semble donc bien établi que les *Equus* n'apparaissent pas avant le membre G, ce qui s'accorde d'ailleurs avec leurs autres premières apparitions en Afrique, toutes datées d'environ 2 millions d'années (Bed I d'Olduvai, unité sub KBS de la formation de Koobi Fora dans l'Est Turkana). On peut distinguer quatre espèces :

- la majorité du matériel du membre G évoque *E. numidicus* (protocônes courts, gracilité, grande taille) mais il y a aussi un MC III de très grande taille rapporté à *E. cf. stenonis vireti* bien que probablement plus gracile, et quelques éléments de la taille d'un Zèbre de Boehm.
- les dents supérieures du membre L peuvent être rapprochées d'*E. grevyi*. L'étude des *Equus* montre clairement la nécessité de tenir compte non seulement des dents mais aussi des os des membres pour distinguer les espèces.

ABSTRACT

From 1900 to 1974, 360 specimens of equids were collected in the Omo valley by the French expeditions; 260 belong to *Hipparion* and 100 to *Equus*.

Hipparions are represented through the Shungura Formation from member A to member L, mostly by isolated teeth. The evidence points to several lineages but no species can be properly described because of lack of associated material. Fossils from members A and B look like Hadar hipparions: large size, plicated upper cheek teeth. Small hipparions predominate in member F. There are also large teeth not very plicated in the upper levels and some medium sized material. Several facts appear clearly:

- all species belong to the evolved hipparions, with caballine lower teeth, which appear in Africa about 6 to 7 MY ago. If the small Omo hipparion is referred to by the name of *H. ? aff. sitifense*, it is because of lack of another better name: the real *H. sitifense* has primitive lower teeth;
- one of the lineages specializes by involution of the I_3 (achieved in Olduvai) while in another, the incisors seem to remain normal; the two lineages may have been adapted to different food;
- on the lower cheek teeth ectostylides develop, possibly by incorporating accessory pilars;
- the smaller number of plications on member F upper cheek teeth may be related to drier climatic conditions than in lower levels.

Equus remains were collected mostly in members G and L. No *Equus* was found in member F though numerous equids come from that member. The first appearance of *Equus* in G fits well with the other first appearances of this genus in Africa, all about 2 MY old (Olduvai Bed I, KBS- unit of the Koobi Fora formation). Four species may be recognized:

- most of G material looks like *E. numidicus* (short protocones, slender limbs, large size) but a very large metacarpal was referred to *E. cf. stenonis vireti* although it was probably slenderer; some material belongs to a small sized *Equus*, like the modern Boehm zebra;
- membre L upper cheek teeth may be referred to *E. grevyi*. The study of *Equus* shows clearly that one must consider not only teeth but also limb bones to discriminate between species: *E. stenonis vireti* and *E. numidicus* have very similar cheek teeth but different metapodials.

INTRODUCTION

Les sédiments plio-pléistocènes de la basse vallée de l'Omo (Éthiopie) ont été regroupés en plusieurs formations dont les plus intéressantes du point de vue paléontologique sont celles de Mursi, de l'Usno et surtout de Shungura. La formation de Shungura a été subdivisée en 11 membres numérotés de bas en haut de A à L (il n'y a pas de membre I); chaque membre repose sur un «tuff» portant la même lettre. En outre, sous le «tuff» A apparaît la partie supérieure d'un membre de base. Une synthèse des nombreuses études radiométriques et paléomagnétiques (Shuey *et al.*, 1974) permet de situer l'ensemble de la formation de Shungura entre -3 et $-0,8$ MA. La formation d'Usno est considérée comme contemporaine des membres de base, A et B de la formation de Shungura (de Heinzelin *et al.*, 1976). Celle de Mursi repose sous un basalte vieux d'environ 4 MA (Brown et Lajoie, 1971).

Tous les restes d'Équidés étudiés ici proviennent de la formation de Shungura, à l'exception d'un fragment de MC III de la formation de Mursi. Ces restes ont été récoltés par les missions du Bourg de Bozas (1900-1903), Arambourg (1932-1933) et par les missions dirigées par Arambourg et Coppens de 1967 à 1974. Le matériel a été partiellement décrit dans une étude remise pour publication en 1973 (Eisenmann, 1976 A). Il s'est considérablement enrichi depuis et des comparaisons intéressantes sont à présent possibles, en particulier avec les Hipparions de l'Omo récoltés par les missions américaines (Hooijer, 1975) et ceux de l'Afar, actuellement en cours d'étude (Eisenmann, 1976 C) ainsi qu'avec les *Equus* récoltés dans l'Est Turkana (Eisenmann, 1976 B).

Les dents et les os des membres ont été mesurés au pied à coulisse avec une précision d'un demi mm ou d'un mm pour les spécimens les plus grands. Les mesures sur les jugales des Hipparions ont été prises à 2 cm des racines pour permettre des comparaisons avec le matériel étudié par Hooijer. Différents problèmes posés par les jugales inférieures ont été traités précédemment (Eisenmann, 1977) et la nomenclature des éléments anatomiques de ces dents y est précisée. La numérotation des spécimens de l'Omo récoltés depuis 1967 indique le numéro de la localité suivi de l'année de la récolte et du numéro de la pièce, les trois étant séparés par des tirets. En ce qui concerne la taxinomie, on a largement utilisé la nomenclature ouverte («open nomenclature») telle qu'elle est préconisée par Matthews (1973) :

- lorsqu'une attribution spécifique est possible mais incertaine, l'incertitude est traduite par un point d'interrogation placé à la suite du nom de l'auteur de l'espèce ;
- lorsqu'il ne s'agit plus d'attribution, même incertaine, mais seulement de possibilité de comparaison, le signe cf. est placé avant le nom de l'espèce à laquelle on compare le matériel ;
- lorsqu'il s'agit d'une nouvelle espèce dont la création serait prématurée, sa relation plus ou moins certaine à une espèce connue est transcrite par les termes n.sp.aff. ou n.sp.aff. ? placés entre le nom de genre et le nom d'espèce.

Le matériel se compose de 362 spécimens, répartis entre deux genres, *Hipparion* et *Equus*, qui seront étudiés successivement.

HIPPARION

GÉNÉRALITÉS

Les Hipparions de l'Omo appartiennent tous au groupe des Hipparions à jugales inférieures caballines, qui semblent apparaître en Afrique il y a 6 à 7 MA (Eisenmann, 1977). Ces Hipparions «caballins» diffèrent entre eux par la

taille, par certains caractères crâniens (fosse préorbitaire, structures de la région vomérienne et du museau) et dentaires (présence éventuelle et degré de développement de l'ectostylide, aspect des incisives et atrophie éventuelle des I₃). Tous ces points ont été discutés ailleurs (Eisenmann, 1976 C).

Faute d'un matériel suffisant, la variabilité intraspécifique de ces structures est inconnue; en outre, la réunion à l'intérieur de telle ou telle espèce d'éléments dentaires, crâniens et postcrâniens trouvés isolément reste hypothétique. Nous verrons que ce problème se pose en particulier à propos du matériel décrit par Joleaud (1933) sous le nom d'*H. ethiopicum*. Dans ces conditions, la nomenclature ne peut être qu'une commodité de langage, toujours sujette à discussion et à révision.

La nature des restes attribués à *Hipparion* et leur provenance sont données par le tableau 1. Nous allons décrire successivement les incisives, les jugales supérieures et inférieures et les os des membres.

TABLEAU 1

Composition et provenance stratigraphique du matériel appartenant au genre *Hipparion* étudié dans ce travail

Provenance		Incisives	Jugales sup.	Jugales inf.	Os des membres
Niveau inconnu		1	6	7	
Formation de Shungura	Membre L	1	6	1	
	– H		1	5	1
	– G	1	19	49	4
	– F	2	16	41	3
	– E	1	10	10	1
	– D		1		3
	– C	3	6	24	3
	– B		6	14	3
	– A		3	2	3
Yellow Sands					1
Total		9	74	153	22

INCISIVES

Sur les 9 incisives plus ou moins complètes à étudier (tableau 2), toutes semblent des inférieures; une I₂ et une I₃ font partie d'une arcade; parmi les incisives isolées, une seule est certainement une I₂, les autres sont probablement des I₁.

Du membre C, une I₁ droite probable (158-1973-395) est cassée à 30 mm de la racine (pl. 1, fig. 3). Les faibles dimensions de cette dent indiquent peut-être son appartenance au taxon que Hooijer (1975, p. 22 et suivantes) nomme *H. ? aff. sitifense* Pomel. On a vu que si l'on suit Matthews (1973), l'incertitude au niveau spécifique doit s'exprimer après le nom de l'auteur de l'espèce et non après le nom de genre. Par ailleurs, nous ne connaissons pas le sens exact donné par Hooijer à «? aff.». Au lieu de chercher dans le langage de Matthews un équivalent à l'expression utilisée par Hooijer, nous préférons conserver cette expression mais en la citant entre guillemets. Si nos attributions à «*H. ? aff. sitifense*» sont elles-mêmes incertaines, l'expression entière sera suivie d'un point d'interrogation.

Deux moitiés d'un symphyse (18-1968-363 et 364) proviennent du membre C. Deux fortes canines sont présentes ainsi que les I₂ et I₃ gauches (pl. 1, fig. 1). La largeur en arrière des I₃ est d'environ 60 mm; l'épaisseur de la symphyse de 21 mm; la largeur minimale hors tout au niveau du col est d'environ 42 mm. L'épaisseur et la largeur du col montrent qu'il s'agit d'un *Hipparion* évolué, bien différent de celui de Oued el Hammam (Eisenmann, 1976 C). Les cannelures et l'usure en biseau des incisives sont aussi des caractères évolués, mais la I₃ n'est pas réduite et les incisives centrales n'étaient probablement pas alignées, à la différence de *H. cornelianum* (Van Hoepen, 1930, p. 20) d'Afrique du Sud et

TABLEAU 2

Mesures en millimètres des incisives inférieures d'*Hipparions* de l'Omo et d'une incisive d'*H. sp.* de l'Afar.

DMD = diamètre mésiodistal; DLL = diamètre labio-lingual; Ht = hauteur de la couronne.

Numéros	Membre	Rang	Sommet		Base		Ht
			DMD	DLL	DMD	DLL	
K7-1969-163	L	I ₁	21,5	10,5			> 50
P734-1970-2615	G	I ₁	20	10,5			> 43
76-1969-133	F	I ₂	19	10,5			51
118-1973-2641	F	I ₁	14		9		27 ?
57/5-1972-181	E	I ₁	20	11			
158-1973-395	C	I ₁	14	10,5	9	10,5	26
18-1968-363	C	I ₂	14,5	13			25 ?
		I ₃	17,5	9,5			
1951-4-126	?	I ₁	14,5	> 11,5	9,5	> 12,5	31
AL 155-6	DD	I ₂	17	11,5	8	13,5	49

de certains *Hipparions* d'Olduvai (Hooijer, 1975, pl. 12). Le diamètre labiolingual (DLL) de la I₂ est relativement élevé par rapport au diamètre mésio-distal (DMD). Du membre F, un fragment labial sans racine (118-1973-2641) présente une nette réduction du DMD entre le sommet et la base du fragment. L'incisive figurée par Joleaud (1933, pl. I, fig. 12), qui est probablement une I₁ gauche (1951-4-126), présente la même réduction du DMD, alors que le DLL augmente entre la surface occlusale et le collet.

Les autres incisives des membres E, G et L se distinguent du groupe précédent par de forts DMD et de faibles DLL qui ne subissent pas de grandes modifications entre le sommet et la base de la couronne; leur état de conservation ne permet cependant pas de donner les mesures au collet. Une I₂ du membre F montre une diminution du DMD vers la base mais le DLL reste faible (pl. 1, fig. 4, 5 et 6).

Discussion

Les *Hipparions* de l'Afar ont été rapportés à deux espèces: *H. afarense* et *H. sp.* (Eisenmann, 1976 C). Sur certaines séries de l'Afar, dont celles attribuées à *H. afarense*, le développement des I₃ et I³ paraît normal; sur d'autres, dont celles attribuées à *H. sp.*, on voit une légère réduction mais pas de déplacement de ces dents: les troisième incisives conservent une position postéro-externe par rapport aux deuxième. La totalité de la couronne a pu être examinée sur les I₂ (AL 53-17 et AL 155-6) d'*H. sp.*; on y observe une diminution rapide du DMD et une augmentation du DLL au niveau du collet: la I₂ AL 155-6 a un DMD de 8 mm à la base pour un DLL de 13,5. Pour le moment nous ignorons la forme des racines des I₂ chez *H. afarense*.

Parmi les incisives inférieures décrites par Hooijer (1975) on rencontre deux types différents. Certaines sont larges et aplaties sur toute leur hauteur, d'autres subissent un rétrécissement et un épaississement à la base. Ainsi une I₂ d'Olduvai et une I₂ du membre C de l'Omo ont des DMD respectifs de 15 et 9 mm pour des DLL de 13,5 et 13 mm (Hooijer, 1975, p. 38 et 61). La I₂ d'Olduvai est associée à une I₃ atrophiée située directement en arrière de la I₂, ce qui donne un aspect rectangulaire à l'arcade incisive; l'ensemble est caractéristique d'*H. cornelianum* (Van Hoepen) d'Afrique du Sud.

Dans la mesure où des I₃ plus ou moins atrophiées coexistent avec des I₂ appartenant à deux types différents, on peut se demander si la forme des racines n'est pas plus liée à la position des I₃ qu'à leur atrophie: là où les I₃ sont dans un plan postérieur (*H. cornelianum*) les racines des I₂ sont larges et aplaties à la base; là où les I₃ conservent une place postéro-externe (*H. sp.* de l'Afar) les racines des I₂ sont comprimées transversalement. Les racines des I₁ ressemblent à celles des I₂.

H. cornelianum et l'Hipparion affiné d'Olduvai constituent certainement l'aboutissement d'une série de transformations progressives portant à la fois sur la taille et la position respective des incisives. *Hipparion* sp. de l'Afar annonce *H. cornelianum* par un début d'atrophie des I_3 et une usure en biseau des incisives inférieures mais conserve une arcade incisive arrondie. Tout en ressemblant aux I_2 d'*H.* sp. de l'Afar, la I_2 76-1969-133 du membre F de l'Omo (pl. 1, fig. 5) présente une surface occlusale encore plus inclinée et une racine plus plate, ce qui laisse supposer une position plus postérieure de la I_3 correspondante. On serait donc tenté de considérer les différentes formes d'incisives comme autant de stades évolutifs à l'intérieur d'une lignée si certaines discordances biostratigraphiques ne se manifestaient, ainsi que le montrent les observations suivantes.

Dans l'Afar les I_3 du membre moyen (Denen Dora) semblent tantôt plus réduites (AL 155-6), tantôt moins réduites (AL 177-21) que celles du membre inférieur (AL 53-17 du Sidi Hakoma). Les incisives du membre C de l'Omo n'ont pas « progressé » par rapport à celles de l'Afar : la I_3 de 18-1968-363 n'est pas réduite ; les DMD de la I_2 correspondante et de 158-1973-395 restent peu élevés ; la I_2 décrite par Hooijer présente les mêmes proportions à la base que AL 155-6 de l'Afar. Un changement apparaît dans le membre D, où une I_1 figurée par Hooijer (1975, pl. 3, fig. 8) évoque déjà *H. cornelianum* ainsi que les incisives précédemment décrites des membres E, G et L. Au contraire, une incisive fragmentaire du membre F présente un DMD très faible à la base ainsi que la I_1 du membre G (L 882-4) décrite par Hooijer (1975, p. 69). Ce même type se trouve à Olduvai avec des DLL très forts à la base (Hooijer, 1975, pl. 13, fig. 1 et p. 38 : OLD/63 BK II, n° 1122). Toujours à Olduvai, une arcade supérieure a des I^3 plus atrophiées et plus postérieures que l'autre (Hooijer, 1975, pl. 11).

Une variation intraspécifique des incisives plus ou moins liée à l'usure ne peut pas être absolument exclue, mais on ne peut pas davantage écarter la possibilité de la coexistence de lignées différentes d'Hipparions. Dans l'Omo, les incisives petites et épaisses à la base pourraient peut-être appartenir à « *H. ? aff. sitifense* » ; cependant, les incisives de cette forme paraissent plus petites que celles de 18-1968-363. De plus, une telle attribution ne résoudrait pas les questions posées par les incisives d'Olduvai, où aucun reste d'« *H. ? aff. sitifense* » n'a été signalé. Dans l'état actuel de nos connaissances, on peut envisager, d'après les incisives, la présence de trois lignées dans l'Omo dont deux se retrouvent à Olduvai et une dans l'Afar :

- lignée de « *H. ? aff. sitifense* » : incisives petites, I_3 et I^3 inconnues, Omo ;
- lignée *H.* sp. de l'Afar ou *H. afarensis* - *H. cornelianum* : arcade arrondie évoluant vers un type rectangulaire, incisives épaisses à la base évoluant vers un type plat, atrophie progressive des troisièmes incisives, Afar, Omo, Olduvai ;
- lignée à incisives restant épaisses à la base et à arcades probablement arrondies, Omo et Olduvai.

Un autre point mérite d'être noté. De fortes canines se rencontrent à la fois dans l'Afar (AL 177-21) et dans le membre C de l'Omo (18-1968-363). Si les Hipparions du groupe *cornelianum* ont tous perdu leurs canines – hypothèse envisagée par Hooijer (1975, p. 30 et 36) deux cas sont possibles : ou bien cette involution est postérieure aux niveaux de l'Afar et du membre C de l'Omo, ou bien les spécimens en question ne se trouvent pas dans la lignée qui mène à *H. cornelianum*.

JUGALES SUPÉRIEURES

Lactéales

Dans le membre de base, une lactéale droite (80-1969-106) peu usée, à protocône cassé mesure environ 28 mm de long.

Du membre B provient un fragment de fossette très plissé (229-1973-4013). Un autre fragment, 28-1968-975 (D² gauche ?) porte au moins 8 plis sur la paroi postérieure de la préfossette et 11 plis sur la postfossette ; il est usé jusqu'à une hauteur de 7 mm. Une lactéale presque vierge (41-1968-1821) a une hauteur de 29 mm ; à mi-hauteur de la couronne la longueur est de 32,5 et la largeur de 23,5 mm ; le protocône mesure 12 mm de long.

Les longueurs données par Hooijer (1975, p. 56 et 60) pour trois D³ ou D⁴ de la formation de l'Usno et du membre B varient de 29 à 34 mm ; dans l'Afar, les longueurs de 4 spécimens vont de 28 à 32 mm. La D⁴ du membre B étudiée par Hooijer est aussi très plissée alors que sur deux lactéales de l'Afar la postfossette ne porte que 4 plis. Il n'est pas possible actuellement d'interpréter ces différences.

Il existe sept P² plus ou moins bien conservées (tableau 3). La plus grande, qui est aussi la plus plissée, provient du membre A (planche 1, fig. 8). Une P² du membre E (planche 1, fig. 10) se rapproche des P² des membres C et G attribuées par Hooijer (1975, p. 23 et 25) à «*H. ? aff. sitifense*». Parmi les autres P² de l'Omo étudiées par Hooijer, les plus larges sont celles d'Usno et du membre B; deux P² d'Usno portent 18 plis sur les fossettes alors que quatre spécimens des membres E, F et G n'en présentent que 10 ou 11. Dans l'Afar, les longueurs de 5 P² mesurées à 2 cm des racines varient de 31 à 40 mm; les largeurs (8 spécimens) de 24 à 28 mm; le nombre de plis sur 10 spécimens va de 7 (spécimen très usé) à 20 avec une moyenne de 14.

TABLEAU 3

P² de l'Omo. L et l = longueur et largeur mesurées à 2 cm des racines; plis = total des plis des fossettes;
L et l prot. = longueur et largeur occlusales du protocône; Ht = hauteur.
Toutes les mesures sont en mm. Entre parenthèses: dimensions estimées.

Numéros	Membre	L	l	Plis	L prot.	l prot.	Ht
1933-9-396	?	34	24	8	6	4	30
75-1970-1314	G	34	21,5	13	7	3,5	39
75-1969-126	G		21	8	6		42
76-1969-134	F		22	12	7	3	35
E-1971-111	E	(34)	22	12	9	3,5	43
84-1970-688	E	30	20,5	11	6,5	4	34
81-1969-109	A	(36)	(25)	20	8,5	4	45

Il semble donc exister une certaine opposition entre les P² des Hipparions plus anciens (Afar, Usno, membres A et B de Shungura) qui sont grandes et plissées et les autres, plus petites et moins plissées. Cette opposition se retrouve plus ou moins nettement sur les autres jugales supérieures.

P³ P⁴

Quinze prémolaires probables, souvent fragmentaires, proviennent des membres C à L (tableau 4). La plupart sont de faibles dimensions et peu plissées (pl. 1, fig. 9). Quelques prémolaires du membre G, malheureusement mal conservées, donnent une impression de robustesse; leur diamètres devaient dépasser 25 mm.

Dans l'Afar, les longueurs varient de 25 à 29 mm et les largeurs de 25,5 à 32 mm sur 15 spécimens mesurés à 2 cm des racines; le nombre de plis sur les fossettes de 41 spécimens va de 9 à 29 avec une moyenne de 19.

Parmi les prémolaires de l'Omo décrites par Hooijer, seule celle d'Usno (1975, p. 55) est à la fois grande (28×26 mm) et plissée (24 plis). La plupart des autres sont de petites taille, à émail plus simple. Une prémolaire du membre E et une du membre F sont plus grandes: 23×25 et 23×26 mm (Hooijer, 1975, p. 65 et 68).

M¹ M²

Les trois groupes suggérés par l'étude des prémolaires se retrouvent parmi les 19 molaires des membres B à L (tableau 5). Les deux molaires du membre B sont grandes; celle où les plis ont pu être comptés (pl. 1, fig. 7) présente un émail compliqué (20 plis). La plupart des autres molaires des membres C à L sont petites et peu plissées (pl. 1, fig. 11). Cinq molaires des membres G à L et une du membre F (108-1972-15) sont aussi peu plissées mais elles sont nettement plus grandes (pl. 1, fig. 12 et 13). Parmi les dents décrites par Joleaud se trouvent deux molaires supérieures. Une moitié vestibulaire de faible taille (1951-4-124) est peu plissée (Joleaud, 1933, pl. I, fig. 7). Sa fossilisation diffère de celle de toutes les autres dents du même lot. 1951-4-123 est une grande molaire vierge, haute d'environ 80 mm (Joleaud, 1933, pl. I, fig. 9 et 13). Sa section, réalisée par Arambourg, a montré qu'elle appartenait à un *Hipparion* et non à un *Equus* et qu'elle était très plissée (Arambourg, 1947, pl. XI, fig. 4).

TABLEAU 4

*P*³ et *P*⁴ de l'Omo. Mêmes abréviations que dans le tableau 3

Numéros	Membre	L	l	Plis	L prot.	l. prot.	Ht
K7-1969-185	L	20	24	6	11	6	15
K7-1969-183	L	21	23,5		7,5	3,5	50
35-1973-4039	G	21	24	(8)	11	5	25
35-1973-4038	G	(24)		7			62
29-1969-84	G	25,5			(11)		62
150-1973-1023	G	>24	>25		11	4	62
75-1969-125	G						63
47-1968-3024	G	24		15			30
33-1970-707	F	23	22,5	8	8,5	4	29
33-1974-3975	F	24	22,5	7	7,5	4	26
130-1973-1892	F	22		17			53
118-1973-2636	F	22	21,5	12	7	3,5	49
71-1969-85	E	23		9			50
84-1970-692	E	21	21,5	13	7,5	3,5	40
18-1968-2908	C	23			8	4	43

TABLEAU 5

*M*¹ et *M*² de l'Omo. Mêmes abréviations que dans les tableaux 3 et 4

Numéros	Membre	L	l	Plis	L prot.	l. prot.	Ht
1951-4-123	?	24	24	18	10	4,5	(77)
1951-4-124	?	20,5		10			48
K7-1969-184	L	20		12			23
K7-1969-181	L	22		11			75
K6-1969-102	L	23		(12)			46
75-1969-127	G		25,5	>13	9	4,5	35
751-1970-1073	G	(27)	(28)	12	10	4	65
SH1-1969-2912	G	24		(10)			>74
35-1973-4037	G	21	21	9	7,5	3,5	60
76-1974-820	F	20		11			56
76-1969-135	F						70
76-1969-150	F	19	20,5	10	7	3,5	56
108-1972-15	F	22		10			71
33-1973-5625	F	21	21	7	7,5	4	33
33-1974-3985	F	20,5	21	9	8	4,5	27
18-1972-93	C	(21)		(14)	7		47
18-1968-970	C	21,5	22	15	8	4	38
212/1-1974-716	B	24	25	20	7	3,5	54
212-1973-1958	B	(25)					76

Dans le membre du Denen Dora de l'Afar, il existe une molaire (AL 192-3) qui mesure 21×21 mm et porte 11 plis sur les fossettes. Quatorze autres molaires mesurées à 2 cm des racines ont des longueurs comprises entre 22 et 25,5 mm et des largeurs allant de 24 à 28 mm. Le nombre de plis sur les fossettes varie de 11 à 23 avec une moyenne de 17.

Parmi les molaires de l'Omo étudiées par Hooijer, celles provenant d'Usno et du membre B sont grandes et plissées (plus de 22 à 24 plis). La majorité des autres molaires sont petites et moins plissées (8 à 15 plis). Quatre molaires des membres C, G et L sont grandes et modérément plissées (13 à 15 plis).

M³

Le tableau 6 présente les données se rapportant aux 14 M³. Les M³ de petite taille se trouvent dans les membres C, F, G et L; celles de plus grandes dimensions dans les membres A, D, E, F et G. L'état du matériel ne permet pas de compter les plis sur la moitié des dents (en particulier sur la M³ du membre A). Les autres M³ sont peu plissées, à l'exception d'une pièce du membre D (15 plis).

TABLEAU 6

M³ de l'Omo. Mêmes abréviations que sur les trois tableaux précédents

Numéros	Membre	L	l	Plis	L prot.	l. prot.	Ht
1933-9-395	?	23	20	8	8	3,5	25
K7-1969-182	L		18		(12)		60
75-1970-762	G	21,5	18	9	8	3,5	48
75S-1970-598	G	23	21	(8)	8,5	3,5	60
9-1969-154	G						55
76-1969-136	F	19	16,5		8	3,5	55
33-1974-3937	F	20	16,5		(10)		54
33-1974-3959	F	24	20	9	10	4,5	20
123-1974-1398	F	18,5					50
38-1968-1005	E	21,5	20	15	(9)		63
84-1969-114	E	23	21	(5)	8,5	3,5	53
18bis-1967-139	D	24	19	(6)	7	3	46
53-1970-1250	C	19	16		6,5	2,5	45
81-1969-108	A	25	22				63

Dans l'Afar les longueurs mesurées à mi-hauteur de la couronne vont de 23 à 27 mm (19 spécimens) et les largeurs de 19 à 24,5 (18 spécimens); le nombre de plis sur les fossettes varie de 5 à 24 (17 spécimens) avec une moyenne de 13.

Les M³ étudiées par Hooijer se répartissent en deux groupes: grande taille dans les membres B, C, D et G, petite taille dans les membres C, E et G. Les données concernant le plissement des fossettes sont insuffisantes pour retrouver les différences observées précédemment sur les autres jugales.

Conclusions sur les jugales supérieures

L'ensemble du matériel de l'Omo (collections américaines et françaises) montre la présence de trois types de jugales supérieures :

– dents de petite taille (largeurs allant de 20 à 22 mm sur les M¹ et M², de 21,5 à 23 mm sur les P³ et P⁴), peu plissées (7 à 17 plis): membres C, E, F, G et L; ces dents peuvent être attribuées à «*H. ? aff. sitifense*» ;

– dents de forte taille (largeurs de 23 à 28 mm), fortement plissées (20 à 24 plis): membres A et B, formation d'Usno;

– dents de forte taille, peu plissées (6 à 15 plis): membres E, F, G, J et L.

Antonius a noté que le plissement des jugales supérieures d'*Equus caballus* était inversement proportionnel à l'aridité de la végétation ingérée. D'après Gromova (1949, t. II, p. 98 et suivantes) la «loi d'Antonius» peut s'appliquer aussi aux Hipparions. La diminution générale du plissement observée entre les niveaux inférieurs (Afar, Usno, membres A et B) et supérieurs pourrait donc traduire un changement dans le régime alimentaire des Hipparions qui deviendrait plus sec. Ce changement a probablement eu lieu après le membre B et avant le membre F mais nous manquons encore d'éléments pour le confirmer et le préciser. «*H. ? aff. sitifense*» existe dès les niveaux inférieurs mais ses restes ne deviennent fréquents que dans le membre F.

La fossilisation différente des molaires décrites par Joleaud montre qu'elles ne proviennent peut-être pas du même niveau; elles représentent en tout cas deux espèces différentes. Par sa petite taille et son faible plissement, 1951-4-124 peut être attribuée à «*H. ? aff. sitifense*». La molaire vierge 1951-4-123, beaucoup plus grande et plus plissée, se rapproche des molaires des niveaux inférieurs de l'Omo. Arambourg (1947, p. 304) et Hooijer (1975, p. 27 et 67) ont insisté sur la hauteur de cette molaire qui ferait d'*H. ethiopicum* une espèce hypsodonte et évoluée: Hooijer attribue à *H. sp.* les dents des niveaux inférieurs de la formation de Shungura et n'utilise le terme d'*H. ethiopicum* qu'à partir du membre F. Cet auteur remarque cependant que des molaires très hautes se trouvent dès le membre C (Hooijer, 1975, p. 62 et 66) et nous savons maintenant qu'elles existent même en B (tableau 5). La forte hauteur de 1951-4-123 ne s'oppose donc pas à l'âge relativement ancien suggéré par son fort plissement. Par ailleurs, 1951-4-123 (vierge) n'appartient pas au même individu que la M_3 (moyennement usée) choisie comme lectotype d'*H. ethiopicum* par Hooijer (1975, p. 66) et on ne peut être certain de son appartenance à la même espèce. Nous y reviendrons.

JUGALES INFÉRIEURES

Les jugales inférieures sont deux fois plus nombreuses que les supérieures. A côté de nombreux fragments et de dents isolées, il existe quelques séries complètes et des dents associées (tableau 7).

TABLEAU 7

Mesures en mm des séries inférieures d'Hipparion de l'Omo.

L = longueur occlusale des séries prémolaires et molaires; Ht = hauteur de la mandibule en avant de la P_2 et en arrière de la P_4 ; entre parenthèses, longueur estimée.

Numéros	Usure	Membre	L P_2P_4	L M_1M_3	Ht en avant de P_2	Ht en arrière de P_4
P742-1970-2609/11	forte	H		72		
29-1969-88	forte	G		71		
29-1969-89	faible	G	80			
35-1973-1681/87	faible	G	80	(70)		
118-1972-5		F	75	67	53	76
58-1968-3000	faible	E-F	77		47	
18-1969-90/92		C	> 82			
18-1971-105	forte	C	76		49	75

Les différences de taille ne sont pas très importantes; il faut cependant noter la petitesse des séries 58-1968-3000 et 118-1972-5 (pl. 2, fig. 5 et 6) dont l'usure est faible ou modérée: les hauteurs des P_3 sont d'environ 60 et 50 mm. Ces deux séries appartiennent peut-être à «*H. ? aff. sitifense*». Les M_1 et M_2 associées à la M_3 lectotype d'*H. ethiopicum* (Hooijer, 1975, p. 66) permettent d'estimer à 74 mm la longueur de la série qui est donc assez forte. Les séries des membres B et C décrites par Hooijer (1975, tableaux 16 et 17) sont tantôt aussi grandes, tantôt plus grandes. Dans l'Afar, les longueurs des séries prémolaires varient de 80 à 100 mm. Les plus grandes séries de l'Omo se placent à côté des plus petites séries de l'Afar.

Lactéales

Une seule dent complète, une D_3 droite (187-1973-1137) provient du membre G. Elle est peu entamée par l'usure et mesure 26 mm de haut. A mi-hauteur ses dimensions sont de 28,5 x 12,5 mm. Le protostylide et l'ectostylide mesurent 15 mm de haut. Trois D_3 de l'Afar mesurent 30 à 31 mm de long.

P_2

1) Taille

D'après les dimensions (tableau 8) les P_2 à peu près complètes se laissent diviser en deux groupes: une P_2 du membre G (47-1968-3018) est nettement plus longue que celles (une dizaine) provenant des membres B à G. Celles étudiées par Hooijer dans l'Omo montrent aussi des différences de taille: 5 spécimens des formations de Mursi et d'Usno et du membre B sont grandes, une P_2 du membre C est plus petite. Dans l'Afar, la plupart des P_2 sont grandes: sur 10 spécimens mesurés à 2 cm des racines, les longueurs varient de 29 à 34 mm.

TABLEAU 8

Mesures en mm des P_2 d'hipparion de l'Omo.

L et l = longueur et largeur à 2 cm des racines; L et l ect. = longueur et largeur occlusales de l'ectostylide; Ht = hauteur. Sont marquées * les mesures occlusales. Entre parenthèses: dimension estimée.

Numéros	Membre	L	l	Ht	Ht ect.	L ect.	l ect.
1951-4-125	?		14,5	51	47		
29-1969-89	G	29	14	42	42	2	2
35-1973-1682	G	28	14	45	45	5	3,5
9-1971-107	G	27	16	36		4	
29-1969-100	G	29	16	38	38	5,5	
47-1968-3018	G	32	14,5	52		invisible	
118-1972-5	F	27*	13,5*			3,5	2,5
76-1969-146	F	27,5	13	45	45	2	1
58-1968-3000	E-F	27*	13,5*			1	1
44-1970-1405	E	28	14	22		invisible	
18-1969-90	C		15,5	30	30	4	2,5
18-1968-974	C	29	14	20	20	4	2
3-1968-246	B-C	29	(14)	31			

2) Ectostylide

L'ectostylide est visible dans la plupart des cas. Son absence apparente sur 3 dents des membres E, F et G a pu être confirmée pour deux d'entre elles par section. Parmi les 6 P_2 de l'Omo étudiées par Hooijer, une seule (Mursi) est dépourvue d'ectostylide. Les questions posées par l'éventuelle absence de l'ectostylide ont été discutées ailleurs (Eisenmann, 1977). Une absence occasionnelle, surtout sur une P_2 , n'a probablement pas de valeur systématique.

3) Morphologie

La double boucle est hipparionienne (Eisenmann, 1977). Elle est parfois isolée par la confluence des deux fossettes (18-1969-90, 58-1968-3000, 9-1971-107 et 29-1969-100), comme sur une P_2 d'Olduvai figurée par Hooijer (1975, pl. 16, fig. 2). Sur cette dernière, il peut s'agir d'une de ces nombreuses anomalies qu'on voit sur les dents très peu usées. Sur les quatre autres, qui sont bien entamées par l'usure (58-1968-3000 a été sciée à 15 mm du sommet), cette disposition est plus surprenante, d'autant que d'autres P_2 très jeunes (29-1969-89) présentent une double boucle normale.

4) P_2 du lot étudié par Joleaud

Une P_2 gauche (1951-4-125) est très peu usée (tableau 8); sa partie antérieure est endommagée. Sa faible usure montre qu'elle n'appartient pas au même individu que la M_3 lectotype d'*H. ethiopicum* mais sa fossilisation n'exclut pas une provenance semblable.

P_3 P_4

1) Taille

Le diagramme de dispersion des longueurs et largeurs à 2 cm des racines (fig. 1) présente un aspect assez homogène. Il n'y a pas de diminution ou augmentation de taille progressive au cours du temps. Les plus grandes dents se trouvent dans les membres B (pl. 2, fig. 1), C et G, les plus petites en F et L, mais il y a aussi des petites dents en C et en G.

Le matériel correspondant étudié par Hooijer confirme cette disposition; on y trouve en outre, parmi les petites dents, une prémolaire d'Usno (HCFN-458) et une du membre E (L5/6-63A) (Hooijer, 1975, p. 57 et 66).

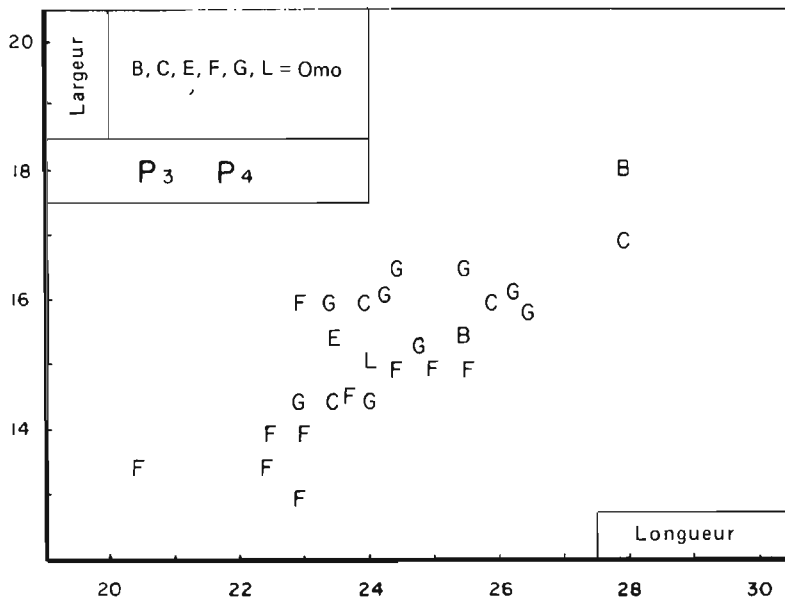


Fig. 1. – Diagramme de dispersion des longueurs et largeurs mesurées à 2 cm des racines sur les P_3 et P_4 d'hipparions de l'Omo. Les mesures sont en millimètres.

Chaque dent est représentée par la lettre correspondant au membre de la formation de Shungura dont elle provient.

Bien qu'il soit impossible de tracer des limites à l'intérieur du nuage de points, la présence de plus d'une espèce est probable: les longueurs varient au moins de 22,5 à 28 mm et les largeurs de 13 à 18 mm. La variation pour 13 prémolaires de l'Afar mesurées de la même façon est plus faible: 24,5 à 29 mm de long, 16 à 18,5 mm de large.

2) Ectostylide

L'ectostylide semble absent sur deux prémolaires du membre G (47-1968-3019 et 50-1970-1549); l'état de conservation de ces jugales ne permet pas d'exclure une destruction accidentelle.

Comme il a été noté ailleurs (Eisenmann, 1977), les plus petits indices ectostylidiques (longueur occlusale de l'ectostylide $\times 100$ / longueur occlusale de la dent) se trouvent en général dans les membres B et C, les plus grands dans les membres F à L, mais ce n'est pas une règle absolue. Les prémolaires étudiées par Hooijer ont des indices faibles en B et E, moyens en C et à Usno, grands en F et G; on rencontre aussi des exceptions.

3) Morphologie

Toutes les prémolaires sont de type «caballin». Les protostylides (isolés dans la partie supérieure de la couronne, réduits à l'état de plis d'émail près des racines) sont presque constants: 80 % des cas. Ils sont parfois multiples: 3 ou 4 colonnettes se voient sur 76-1969-145 du membre F (pl. 2, fig. 7).

On peut aussi voir des colonnettes accessoires à côté des ectostylides (35-1973-1685). Nous y reviendrons à propos des molaires.

4) Prémolaire inférieure figurée par Joleaud (1933, pl. I, fig. 1)

Ce spécimen n'a pu être retrouvé; il n'est connu que par la figure de Joleaud et un moulage de sa face occlusale. Il portait probablement le n° 1951-4-128 et pouvait appartenir au même individu que le lectotype d'*H. ethiopicum*.

M₁ M₂

1) Taille

Comme pour les prémolaires, le diagramme de dispersion (fig. 2) sur les 38 molaires plus ou moins complètes des membres B à H montre un nuage assez homogène. Les plus grandes dents se trouvent dans les membres B, C et G, les plus petites en F, mais ces différences n'ont rien d'absolu. Parmi les molaires étudiées par Hooijer, celles du membre B sont grandes; les plus petits spécimens proviennent de la formation d'Usno et des membres C, E et G (Hooijer, 1975, p. 24, 56, 63 et 66). De l'Afar, 8 molaires seulement ont pu être mesurées à 2 cm des racines; leurs longueurs vont de 22 à 26 mm et leurs largeurs de 13 à 16,5 mm.

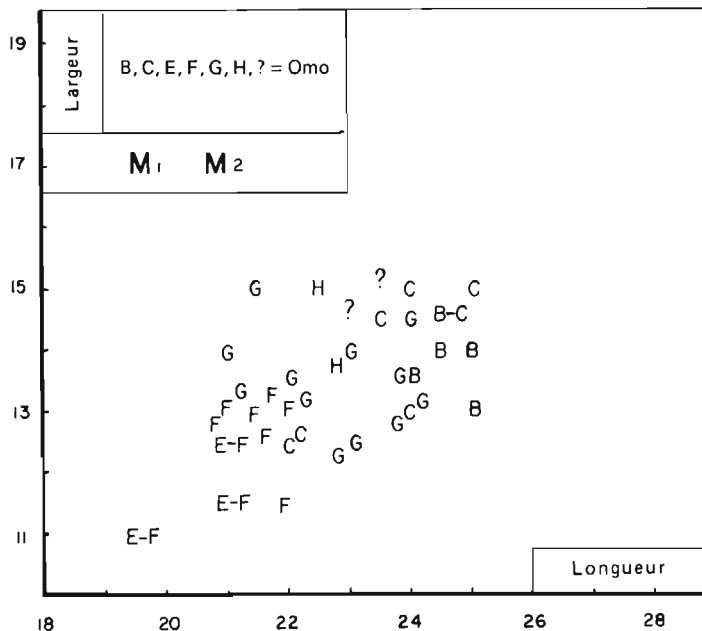


Fig. 2. – Diagramme de dispersion des longueurs et largeurs mesurées à 2 cm des racines sur les M₁ et M₂ d'Hipparions de l'Omo. Mêmes conventions que sur la figure 1.

2) Ectostylide

L'absence de l'ectostylide est certaine sur une molaire parfaitement conservée du membre B (286-1967-512) sectionnée à 15 mm des racines (pl. 2, fig. 3). Sur toutes les autres molaires entières, l'ectostylide est présent. Il est déjà entamé par l'usure sur 3-1970-701 du membre B ou C dont la hauteur est de 66 mm (pl. 2, fig. 4).

Dans l'ensemble, les indices ectostylidiques des molaires montrent les mêmes tendances et les mêmes exceptions que ceux des prémolaires.

Les ectostylides présentent parfois une structure complexe. Les jugales 82-1969-110 et 111 sont la P_4 et probablement la M_2 du même individu (membre B). L'ectostylide de la P_4 est long (8 mm), aplati et irrégulier : du côté lingual, un éperon se dirige vers le ptychostylide. Sur certaines jugales de l'Afar, pas toujours très usées, et de l'Omo (Hooijer, 1975, pl. 15, fig. 2) cet éperon conflue avec le ptychostylide. Du côté vestibulaire, en regard de cet éperon, un sillon ébauche une coupure de l'ectostylide (pl. 2, fig. 2). Sur la M_2 , l'ectostylide est complètement coupé en deux : une colonnette antérieure de 1 mm de diamètre et une colonne aplatie portant le même éperon que la P_4 ; quelques millimètres plus bas, les deux colonnes n'en font qu'une. Des ectostylides accessoires se voient aussi sur les faces occlusales de 33-1973-3140 du membre F (pl. 2, fig. 8 et 9), ainsi que sur deux spécimens de l'Afar (AL 122-2 et 19). Lorsque le ciment n'est pas trop épais, ces piliers peuvent se voir sur les faces vestibulaires, comme c'est le cas des jugales de l'Ain Brimba (Arambourg, 1970, pl. XVII et XVIII) ou sur la molaire du membre C (pl. 2, fig. 18). Dans tous ces cas, ils sont plus courts que l'ectostylide principal, et situés en avant de lui. Leur présence peut être supposée sur les dents dont l'ectostylide présente une longue pointe antéro-externe (pl. 2, fig. 11 à 15) qui témoignerait de la fusion des deux éléments.

L'agrandissement progressif de l'ectostylide (Eisenmann, 1977) se réalise probablement par incorporation de ces piliers accessoires. Leur présence ou leur absence expliquerait pourquoi – ainsi que l'a noté Hooijer (1975, p. 46) – certains ectostylides gardent le même diamètre sur toute leur hauteur (118-1972-5, 76-1969-149, etc.), alors que d'autres voient ce diamètre augmenter à quelque distance du sommet (pl. 2, fig. 18). Dans ces cas les indices ectostyliques d'une même dent seront très différents au-dessus et au-dessous du niveau de fusion des deux piliers et leur intérêt biostratigraphique en sera limité. L'étude des ectostylides accessoires (apparition, hauteur, fréquence, variabilité) serait plus intéressante mais plus difficile à réaliser. A l'heure actuelle on peut dire qu'à l'Omo ces piliers sont plus fréquents sur les M_1 et M_2 que sur les P_3 et P_4 et qu'ils accompagnent souvent des ectostylides principaux aplatis, tant sur les petites dents que sur les grandes.

3) Morphologie

La double boucle est de type caballin. Certaines molaires (40-1968-3015, 58-1968-3000) présentent un sillon vestibulaire court, séparé du sillon lingual par le pédicule de la double boucle (pl. 2, fig. 5, 8 et 17). L'intérêt de ce point a été discuté ailleurs (Eisenmann, 1977). Les protostylides sont aussi fréquents que sur les prémolaires.

4) Molaires inférieures figurées par Joleaud (1933, pl. I)

Les M_1 et M_2 gauches 1951-4-129 et 31 (fig. 8 et 4, 10, 11 de Joleaud) et la M_2 droite 1951-4-130 (fig. 3 de Joleaud) appartiennent au même individu que la M_3 lectotype d'*H. ethiopicum*. Elles sont d'assez grande taille : 23 et 23,5 mm de long sur 15 et 14,7 mm de large et mesurent 41 à 44 mm de haut. Le sillon vestibulaire est court sur les M_2 . Les ectostylides sont bien développés et renflés : 6,2 et 7,5 mm de long sur 4 et 3,5 mm de large ; ils sont accompagnés d'ectostylides accessoires punctiformes dont la hauteur ne devait pas dépasser 36 et 40 mm.

M_3

Sur les 16 M_3 provenant des membres basal à H, 9 seulement sont à peu près complètes.

1) Taille

On retrouve les variations observées sur les autres jugales (tableau 9) : grandes dents en B, E et G, petites en C, F et G. Parmi les M_3 étudiées par Hooijer, celles du membre B sont grandes, ainsi qu'une M_3 du membre C (L 768-19, Hooijer, 1975, p. 64). Les six M_3 de l'Afar mesurées à 2 cm des racines ont 28,5 à 32 mm de long et 12 à 14,5 mm de large.

2) Ectostylide

Il est absent sur 3 dents des membres C, G et Hi, les deux dernières appartenant à des séries dont les autres jugales ont des ectostylides. On voit deux ectostylides sur 233-1973-4133 du membre G.

3) Morphologie

Les doubles boucles ne sont pas toujours nettement caballines. Le sillon vestibulaire est court (pl. 2, fig. 6) dans la plupart des cas (Eisenmann, 1977). Le protostylide semble moins fréquent que sur les P_3 à M_2 .

TABLEAU 9

Mesures en mm des M_3 d'*Hipparion* de l'Omo.

L et l = longueur et largeur à 2 cm des racines; L et l ect. = longueur et largeur occlusales de l'ectostylide; Ht = hauteur. Les dimensions estimées sont entre parenthèses.

Numéros	Membre	L	l	Ht	Ht ect.	L ect.	l ect.
1951-4-127	?	29	12	45	45	5	3
P742-1970-2611	H	(27)		40		absent	
29-1969-89	G		(11)			présent	
29-1969-88	G	(28)	13	40	40	3	2
233-1973-4133	G		10,5	33	32	3,5	1
35-1973-1687	G	24	10,5	70		absent	
35-1973-4040	G	26	11,5	50	48		
118-1972-5	F	(24)	10,5	57	(40)		
129a-1972-7	F	25	12	65	56		
58-1968-3000	E-F			(51)			
P749-1970-2616	E		11,5	58	58	2	1
71-1969-2921	E	30	11	45	45	3,5	2
18-1971-1112	C		11	40		absent	
3/2-1974-553	C	(24)	(10,5)	57			
28-1968-3003	B	31	12,5	26	26	3,5	2
81-1969-2581	A			44			
80-1969-107	MB	30		58			

4) M_3 figurée par Joleaud (1933, pl. I, fig. 2 et 6)

La M_3 (1951-4-127), choisie pour lectotype d'*H. ethiopicum* par Hooijer (1975, p. 66), est de taille assez grande (tableau 9) et présente une double boucle caballine, un sillon vestibulaire court et un ectostylide bien développé.

Conclusion sur les jugales inférieures

L'étude des jugales inférieures confirme la non-homogénéité du matériel indiquée par les incisives et les jugales supérieures. Les différences de taille des dents, de taille et de forme des ectostylides sont trop importantes pour être toutes attribuées à des variations individuelles. Cependant aucune différence morphologique ou biométrique ne sépare clairement deux ou plusieurs espèces; il n'y a pas non plus de coupures stratigraphiques nettes entre les différents niveaux.

Parmi les jugales inférieures de petite taille attribuables à «*H. ? aff. sitifense*», certaines portent un seul ectostylide plus ou moins renflé comme 75-1969-130 du membre G, d'autres un ectostylide principal plat, flanqué d'une colonnette antérieure supplémentaire (58-1968-3586 du membre E ou F, 33-1973-3140 du membre F, 233-1973-4133 du membre G). Nous ignorons s'il s'agit d'une variation individuelle ou si la morphologie de l'ectostylide permettra ultérieurement de distinguer deux espèces ou deux lignées différentes.

Les jugales inférieures du matériel original d'*H. ethiopicum* Joleaud proviennent d'un niveau inconnu. Leur âge reste imprécis du fait de l'absence, en tout cas dans les collections françaises, de jugales inférieures identiques. La présence d'ectostylides accessoires sur les M_1 et M_2 rapproche ce matériel de certaines jugales de l'Afar et de l'Omo. Le fait que les ectostylides accessoires soient déjà isolés à 36 et 40 mm des racines semble indiquer que leur hauteur ne devait pas être beaucoup plus forte; cette hauteur dépasse 53 mm sur une P_3 du membre G (35-1973-1685). C'est

peut-être là l'indication que le matériel type d'*H. ethiopicum* provient de niveaux plus anciens. D'un autre côté les grands ectostylides principaux indiqueraient au contraire des niveaux assez hauts.

OS DES MEMBRES

Les éléments postcrâniens se laissent diviser en trois groupes de tailles différentes. On sait que la taille peut varier au cours du temps à l'intérieur d'une même lignée; il n'est donc pas possible d'en tirer des déductions phylogéniques. Par ailleurs il n'y a pas de corrélation stricte entre les dimensions des dents, des crânes et des membres; un travail précédent (Eisenmann, 1976 C) a même montré des différences considérables dans les rapports de taille entre les incisives et les jugales. Toutes ces réserves sont sous-jacentes aux tentatives de détermination qui vont suivre.

1) *Éléments de grande taille*

Une espèce de forte taille est attestée dans les membres A et B de la formation de Shungura par un astragale, deux extrémités distales de métapodes et une première phalange. La phalange est un peu plus grande et aussi trapue que celles de la carrière Baard de Langebaanweg (Hooijer, 1975, p. 52). Phalange (pl. 3, fig. 9 et 10) et astragale entrent dans les limites de variation observées dans l'Afar (tableaux 11 et 14). Les fragments de métapodes (pl. 3, fig. 14) sont un peu plus petits (tableau 13). Il n'a pas encore été possible de trouver des différences squelettiques entre les deux espèces supposées de l'Afar; c'est donc dans un but de simplification que les spécimens de grande taille de l'Omo sont rapportés à *H. afarensis* Eisenmann? plutôt qu'à *H. sp.* Eisenmann.

TABLEAU 10

Mesures en mm des tibias d'*Hipparion* de l'Omo et de l'Afar.

l min. = largeur minimale de la diaphyse; DT et DAP = diamètre transverse et antéro-postérieur de l'extrémité inférieure

Numéro	Membre	l. min.	DT extr. inf.	DAP extr. inf.
VEO-1967-757	G	(43)	61,5	44
Afar (n = 8)		44 à 52	71 à 81	51 à 54

TABLEAU 11

Mesures en mm des astragales d'*Hipparion* de l'Omo et de l'Afar.

L et l max. = longueur et largeur maximales; l poulie = écart entre les lèvres de la poulie;
DT et DAP art. inf. = diamètres transverse et antéropostérieur articulaires inférieurs

Numéros	Membre	L. max.	l max.	l poulie	DT art. inf.	DAP art. inf.
275-1974-1759	H			27		
215-1974-1335	G		53	28	44,5	31
215-1973-2553	G			27		
47-1968-1003	G	(56)	53	27	(42)	(29)
128-1972-12	A	72			51,5	37
Afar (n = 10)		65 à 74	61 à 68	28 à 36,5	50 à 57	35 à 41,5

2) *Éléments de petite taille*

Deux premières phalanges des membres C? et E, un MC III complet, une diaphyse de MT III et un calcanéum du membre F (pl. 3, fig. 4, 5, 6 et 11) sont de très petite taille. Hooijer et Maglio (1974, p. 29) et Hooijer (1975, p. 24) ont décrit des restes de même taille de Lothagam et du membre F de l'Omo. Après avoir noté que le véritable *H. sitifense* d'Afrique du Nord semble avoir été encore plus petit (tableaux 12 et 13), nous suivrons Hooijer en attribuant les petits éléments postcrâniens de l'Omo à «*H. ? aff. sitifense*» Pomel. Pour une discussion du problème des *Hipparions* de petite taille, voir aussi Eisenmann (1980).

3) *Éléments de taille moyenne*

Ils se trouvent depuis la formation de Mursi (Yellow Sands) jusqu'au membre H de la formation de Shungura.

Le MC III des Yellow Sands a été comparé avec des métapodes de même âge approximatif : à Kanopoi (Hooijer et Maglio, 1974, p. 19) un MT III présente le même diamètre articulaire distal ; à Langebaanweg, carrière «E», (Hooijer, 1975, p. 52) deux fragments de MC III sont plus petits. Il faut noter que les très grandes phalanges de Langebaanweg-Baard appartiennent certainement à une autre espèce.

Pour les os des membres de taille moyenne provenant de la formation de Shungura, les tableaux montrent que leurs dimensions sont toujours nettement inférieures aux moyennes trouvées dans l'Afar ; là où un matériel de référence existe, les dimensions sont aussi nettement supérieures à celles d'*H. sitifense*. L'examen des données publiées par Hooijer sur les Hipparions d'Olduvai montre que ce matériel est probablement hétérogène : les diamètres sus-articulaires des MC III vont de 35 à 51 mm (Hooijer, 1975, tableau 14 et p. 51) ; les indices de robustesse sont très variables. Les plus grands métapodes d'Olduvai semblent de la taille de ceux de l'Afar, les autres se rapprochent des métapodes «moyens» de l'Omo (tableau 13 et Hooijer, 1975, p. 64 et 71). Pour le reste du matériel, les comparaisons sont actuellement impossibles à cause de la mauvaise conservation des pièces ou du manque de matériel de comparaison.

A partir du membre G de l'Omo, un problème supplémentaire se pose du fait de l'apparition du genre *Equus* : une discrimination des éléments postcrâniens des deux genres devient nécessaire et l'attribution du tibia et des astragales des membres G et H doit être justifiée. Gromova (1952, p. 113, fig. 20) a décrit les différences entre les tibias d'*Equus* et d'*Hipparion* ; celles qui concernent les extrémités distales ont été à nouveau exposées par Ginsburg (1975, p. 755). Il suffira donc de dire ici que la morphologie en rapport avec la position et le développement des muscles extenseur

TABLEAU 12

Mesures en mm des calcanéums d'Hipparion de Saint-Arnaud, de l'Omo et de l'Afar.

L max. = longueur maximale ; DT et DAP tubér. = diamètres transverse et antéropostérieur de la tubérosité calcanéenne

Numéros	Membre	L. max.	DT tubér.	DAP tubér.
<i>H. sitifense</i>		(91)	26	41
L 28-22	F	96	30	43
127-1972-44	A		33	53
Afar (n = 3)		119 à 132	38 à 41	60, 64

TABLEAU 13

Mesures en mm des MC III d'H. sitifense d'Afrique du Nord et d'Hipparion de l'Omo et de l'Afar.

L max. = longueur maximale ; l min. = largeur minimale ; DAP min. = diamètre antéropostérieur minimal ;
DT prox. = diamètre transverse proximal ; DT sad et ad = diamètres transverses supra-articulaire et articulaire distaux ;
DAP ad. = diamètre antéropostérieur articulaire distal

Numéros	Membre	L max.	l min.	DAP min.	DT prox.	DT sad.	DT ad.	DAP ad.
<i>H. sitifense</i> (n = 2 à 5)			23-39	21-25		33,35	32,33	26,27
F-1971-1612	F					40,5	37	
118-1972-7	F	219	26	23	40,5	36,5	34	31,5
216-1973-2626	D					38	39,5	34
3/1-1972-1	C		31,5	23,5	44			
41-1968-3005	B						43	38,5
YS-1968-3585						41	41,5	33,5
Afar (n = 6 à 16)		242-267	32-28	23,5-30	44-54	41-53	43-49	36-42

TABLEAU 13 (bis)

Mesures en mm des MT III d'*H. sitifense* d'Afrique du Nord et d'*Hipparion* de l'Omo et de l'Afar
Mêmes légendes que tableau précédent

Numéros	Membre	L max.	l min.	DAP min.	DT prox.	DT sad.	DT ad.	DAP ad.
<i>H. sitifense</i> (n = 1)			25			32	30,5	26
33-1974-3849	F		24	23				
153-1973-1003	D		(32)	29		(42)	20	35
41-1968-3004	B					47,5	40	38,5
Afar (n= 3 à 20)		295-300	34-40	31-37		48,5-56	44-49	37-44

TABLEAU 14

Mesures en mm des premières phalanges d'*Hipparion* de l'Omo et de l'Afar.
Mêmes abréviations que dans le tableau 13

Numéros	Membre	L max.	l min.	DT prox.	DAP prox.	DT sad.	TD ad.
57/5-1972-38	E	56	23	33	25	30	28,5
153-1973-294	D	68	31	44	35	37	35,5
263-1974-573	C?	64	25	36	27,5	30,5	31
B-1971-106	B	80	41	(50)	(39)	47	44,5
127-1972-12	A	(66)	29	42	32,5	34	
Afar (n= 21)		70-87	33,5-41	46,5-56	35,5-43	39-49	38-46

commun et extenseur latéral des orteils justifie l'attribution du tibia VEO 1967-757 (pl. 3, fig. 1) à un *Hipparion* et non à un *Equus* (pl. 3, fig. 2). Pour les astragales, aux caractères différentiels donnés par Gromova (1952, p. 125-128) il faut en ajouter un qui me paraît très utile. Chez les *Hipparions*, le bord postérieur de la lèvre externe de la poulie est fin et tranchant; la surface articulaire (répondant au calcaneum) située juste au-dessous de ce bord se continue sans interruption avec la surface articulaire (répondant au tibia) de la poulie. Chez la plupart des *Equus*, le bord est plus épais et les deux surfaces articulaires sont séparées par quelques millimètres d'os non articulaire; seuls quelques Ânes et Hémiones font exception. La figure 3, planche 3 montre cette région sur le spécimen 215-1973-2553 qui peut ainsi être rapporté à un *Hipparion* malgré son état fragmentaire. Les autres astragales (tableau 11) présentent le même aspect.

CONCLUSIONS SUR LES HIPPARIONS

L'étude des incisives, des jugales et des os des membres d'*Hipparion* de l'Omo indique pour chacun de ces éléments la présence probable de plusieurs espèces appartenant à plusieurs lignées :

- les incisives inférieures sont de deux types: les unes larges et plates sur toute la hauteur de la couronne, les autres moins larges et plus épaisses au niveau de la racine;
- les jugales supérieures appartiennent à trois types: grandes et fortement plissées, petites et peu plissées, grandes et peu plissées;
- les os des membres permettent d'identifier trois tailles: grande, moyenne et petite;
- pour les jugales inférieures la situation est plus complexe. Toutes ont des doubles boucles caballines sauf les P₂ et certaines M₃. Les différences de taille dans un même membre indiquent l'existence de plus d'une lignée. En outre, les jugales inférieures diffèrent par la morphologie et la taille des ectostylides principaux. Des ectostylides accessoires accompagnent souvent, surtout sur les M₁ et M₂, des ectostylides principaux aplatis.

L'association de ces éléments entre eux est malheureusement impossible ou hypothétique. Les deux types d'incisives ne peuvent actuellement être associés ni avec des jugales, ni avec des os des membres. En ce qui concerne les jugales supérieures :

- les petites jugales peu plissées peuvent être associées aux petits os des membres et à quelques petites jugales inférieures, surtout dans le membre F ;
- les grandes jugales supérieures fortement plissées des membres A et B peuvent être associées à de grands éléments postcrâniens ;
- aucune association n'est évidente pour les grandes jugales supérieures peu plissées des niveaux supérieurs ;
- aucune association n'est certaine entre les jugales et les os des membres de tailles moyennes.

Ces tentatives d'association conduisent ainsi à distinguer au moins quatre formes différentes :

- pour l'entité définie par sa petite taille, nous proposons à la suite d'Hooijer, le nom d'«*H. ? aff. sitifense*». Les dents supérieures sont peu plissées ; les éléments postcrâniens sont graciles ; les incisives, peu ou pas connues. L'attribution des jugales inférieures est problématique : les différences de taille sont moins tranchées que pour les supérieures ; les ectostylides des petites dents ont des formes variables. «*H. ? aff. sitifense*» existe dès les niveaux inférieurs de l'Omo, mais semble plus fréquent dans le membre F ;

- les os des membres de grande taille et les jugales supérieures grandes et plissées évoquent les Hipparions de l'Afar. Dans l'Afar, les différences observées sur les crânes et les incisives ont suggéré la présence de deux espèces : *H. afarensis* et *H. sp.*, mais la distinction n'est pas parfaitement établie, notamment pour les os des membres et les jugales. L'une des deux ou les deux espèces peuvent être présentes dans les niveaux inférieurs de l'Omo ;

- l'attribution du reste du matériel pose des problèmes que nous allons préciser en examinant les cas d'*H. ethiopicum* de l'Omo et des *H. cf. ethiopicum* d'Olduvai.

H. ethiopicum est une espèce décrite par Joleaud (1933) sur 9 dents provenant d'un ou de plusieurs niveaux inconnus de l'Omo. Comme il a été montré plus haut, ces dents appartiennent à au moins trois individus et à au moins deux espèces. Depuis la définition d'un lectotype par Hooijer, seules les trois molaires inférieures associées à la M_3 lectotype doivent être considérées comme appartenant certainement à l'espèce ; il n'y a pas de certitude pour la molaire supérieure hypsodonte ni pour l'incisive étroite et épaisse à la base. Les molaires inférieures, moyennement usées, se caractérisent par une taille assez forte, une double boucle caballine, un sillon vestibulaire court sur les M_2 et M_3 , un ectostylide principal bien développé et renflé, accompagné sur les M_1 et M_2 par un ectostylide accessoire de faible hauteur. Aucune M_1 ou M_2 recueillie depuis par les missions françaises dans l'Omo ne correspond parfaitement à cette description. *H. ethiopicum*, seule espèce décrite dans l'Omo, est donc mal défini : les jugales inférieures sont les seuls éléments connus ; leur hypsodontie n'est pas déterminable ; aucune molaire recueillie depuis ne permet d'établir, par analogie, le niveau type de l'espèce. Contre toute attente, l'attribution à *H. ethiopicum* ne s'impose pour aucun spécimen de notre collection.

Un deuxième problème se pose à propos d'Olduvai, dont tous les Hipparions ont été rapportés par Hooijer, à *H. cf. ethiopicum*. Les métapodes dont Hooijer donne les mesures présentent des différences de taille si grandes qu'elles dépassent le cadre d'une variation intraspécifique. Des différences de taille apparaissent aussi entre les séries jugales supérieures et inférieures ainsi que des différences d'insertion et d'atrophie des I^3 . Le matériel d'Olduvai comprend aussi deux types de I_1 et I_2 . Les unes, étroites et épaisses à la base, évoquent les incisives d'*H. sp.* de l'Afar et certains spécimens de l'Omo. Les autres, larges, plates et alignées, sont associées à des I_3 atrophiées ; l'ensemble de ces caractères a été trouvé pour la première fois chez *H. cornelianum* (Van Hoepen) en Afrique du Sud. Nous pensons qu'il y a deux espèces différentes à Olduvai et que le terme d'*H. cornelianum* (Van Hoepen) ? est celui qui convient actuellement le mieux à l'espèce dont les arcades incisives sont identiques à celles d'Afrique du Sud. *H. cornelianum* ? pourrait dériver d'*H. sp.* de l'Afar, chez qui les I_3 commencent à s'atrophier mais les I_1 et I_2 restent épaisses ou d'*H. afarensis* dont les I_1 et I_2 sont larges et aplaties mais les I_3 encore bien développées. L'autre espèce d'Olduvai aurait conservé des incisives étroites et épaisses à la base, une arcade arrondie et des I_3 pas ou peu atrophiées. Des jugales supérieures de taille modérée sont associées à l'arcade arrondie du crâne n° 2845-2846, mais aucun indice ne permet de juger de la taille des os des membres de cette espèce ni d'affirmer sans réserve que les jugales d'*H. cornelianum* ? sont de taille supérieure. Seule la découverte de spécimens plus complets permettra de définir correctement ces deux espèces. En attendant, il

paraît inutile d'encombrer la nomenclature avec des nouveaux noms et d'ajouter à la confusion en rapportant aux arcades incisives d'Olduvai des jugales ou des os des membres de l'Omo.

Ne pouvant être attribués à *H. ethiopicum* ni à aucune des deux espèces d'Olduvai, la plupart des spécimens de l'Omo restent sans détermination spécifique. La lignée *H. sp.* de l'Afar (ou *H. afarensis*) *H. cornelianum* ? est certainement présente au moins à partir du membre D, mais l'attribution des incisives larges et plates à *H. cornelianum* ? est hypothétique en l'absence d'arcades complètes et de I_3 . La lignée conservant des incisives étroites et épaisses à la base est présente au moins jusqu'en G mais aucune autre précision n'est possible. Les grandes jugales supérieures peu plissées appartiennent probablement à l'une des deux espèces d'Olduvai, peut-être à *H. cornelianum* ? Des jugales et des éléments postcrâniens de taille moyenne appartiennent probablement à l'autre espèce d'Olduvai. Nous avons vu pourquoi il était trop tôt pour formuler à ce sujet autre chose que des hypothèses.

Quelques remarques peuvent être faites sur l'évolution de l'environnement, telle qu'elle nous est suggérée par l'étude des Hipparions :

– Le plissement de l'émail des jugales supérieures des Équidés peut être considéré comme un indicateur du degré d'humidité de leur milieu. Les grandes dents très plissées des niveaux inférieurs de l'Omo indiqueraient ainsi un climat plus humide, les grandes dents peu plissées des niveaux supérieurs, une aridité plus grande. Un tel changement climatique a été indiqué par les études palynologiques de Bonnefille (1976) et l'évolution de l'ensemble des faunes (Coppens, 1975).

– La gracilité des membres et le faible plissement de l'émail chez «*H. ? aff. sitifense*» peuvent s'interpréter comme une adaptation à un biotope sec. L'augmentation notable des restes de cette espèce dans le membre F reflète probablement le changement climatique entre les tuffs D et F' noté par Bonnefille (1976).

– Les différences de structure des incisives et des arcades mandibulaires entre les deux lignées d'Hipparions de l'Omo et d'Olduvai pourraient correspondre à des différences de régime alimentaire. Si la lignée *H. sp.* ou *H. afarensis* - *H. cornelianum* ? est plus adaptée à une alimentation à base d'herbe, il faut cependant remarquer que ses premiers représentants existaient avant le changement climatique mentionné plus haut, puisqu'on les trouve dans l'Afar et le membre D de l'Omo et que les représentants de l'autre lignée ont survécu à ce changement puisqu'ils se trouvent aussi dans le membre G de l'Omo et le Bed II d'Olduvai.

EQUUS

REMARQUES GÉNÉRALES CONCERNANT L'ÉTUDE DES EQUUS

1. Systématique

Théoriquement la notion de genre implique un degré de parenté qui n'est pas forcément lié à la ressemblance entre espèces. Pratiquement la représentation que l'on se fait de l'un dépend de l'autre et réciproquement. La création de plusieurs genres, à côté du genre *Equus*, (*Asinus* Gray, *Hippotigris* H. Smith, *Dolichohippus* Heller) pour les espèces actuelles d'Équidés (*caballus*, *hemionus*, *asinus*, *zebra*, *burchelli* et *grevyi*) traduit ainsi des différences évidentes au niveau de la morphologie externe. Au contraire les études d'anatomie comparée dentaire, crânienne et squelettique que nous avons entreprises sur ces mêmes espèces montrent de grandes ressemblances interspécifiques en même temps que de fortes variations intraspécifiques. L'impression d'homogénéité qui en découle justifie l'attribution de toutes ces espèces au seul genre *Equus*. Les espèces villafranchiennes d'Europe ou plio-quaternaires d'Afrique n'imposent pas non plus la création de genres différents ; pour elles le nom générique d'*Equus* sera utilisé tant que de nouveaux éléments ne viendront pas infirmer ce point de vue.

2. Méthodologie

L'étude des *Equus* actuels nous a permis de mettre à l'épreuve certaines «idées reçues» en matière de méthodologie. L'une d'entre elles consiste à admettre une hiérarchie dans la valeur diagnostique des divers éléments du squelette : ainsi un crâne permettrait une détermination précise qui serait plus difficile pour des dents ou impossible pour des os des membres. Cette façon de voir n'est que partiellement justifiée chez les espèces actuelles : il arrive que deux espèces se distinguent plus facilement à l'aide d'os des membres que de dents ou qu'un dessin dentaire soit plus parlant

qu'une morphologie crânienne. L'intérêt des divers éléments anatomiques ne peut être évalué une fois pour toutes; il dépend du problème précis posé.

Il faut ajouter que, dans certains cas, seule la prise en considération de tous les éléments (crâne, dents, membres) permet de résoudre un problème de détermination sur du matériel actuel. La plus grande variété d'éléments anatomiques est *a fortiori* souhaitable pour la détermination d'espèces fossiles.

Que la variation intraspécifique ne puisse être étudiée qu'à l'aide d'un matériel abondant est une proposition banale, vraie et imprécise. Nous ne pouvons pas encore proposer une évaluation du minimum souhaitable de spécimens dans l'étude des divers éléments anatomiques des *Equus* actuels. Pour le moment, nous pensons qu'il faut examiner le maximum de spécimens.

Une autre observation peut paraître plus surprenante. L'étude des *Equus* actuels montre qu'on peut surestimer la variation intraspécifique du fait d'erreurs d'échantillonnage dues aux difficultés de détermination. Les paléontologues ont appris à se méfier des sous-estimations de la variation des espèces fossiles mais il semble que la surestimation présente un danger aussi réel.

Le problème de la distinction entre jugales inférieures «caballines» et «sténoniennes» illustre deux des considérations méthodologiques précédentes: surestimation de la variabilité engendrant une sous-estimation de la valeur diagnostique des jugales inférieures. La question de cette distinction se trouve posée si fréquemment que nous lui consacrerons un paragraphe spécial. Pour les définitions des termes «caballin» et «sténonien», nous renvoyons aux travaux d'Hopwood (1937), Gromova (1952) et Eisenmann (1977).

3. Validité de la distinction entre jugales inférieures caballines et sténoniennes

Depuis quelques dizaines d'années les différences décrites par Hopwood (1937) entre jugales caballines et sténoniennes ne sont plus considérées comme fiables (Viret 1954, p. 145; Azzaroli 1965, p. 2 et 3; Hooijer 1976, p. 211). Cette méfiance a son origine dans les observations de Viret sur les jugales inférieures d'*Equus* provenant de la faune villafranchienne de Senèze. A côté d'une majorité de dents à dessin typiquement sténonien, Viret a trouvé quelques jugales inférieures d'aspect caballin. Certaines de ces dents proviennent d'animaux âgés mais celles de la mandibule du squelette monté de l'Université de Lyon appartiennent à un individu d'âge moyen et sont «associées» à un crâne d'*E. stenorhis* dont les jugales supérieures sont parfaitement sténoniennes.

Nos observations à ce sujet sont les suivantes. Il est bien évident que si les dents inférieures caballines de Senèze appartiennent à *E. stenorhis*, la variation intraspécifique du dessin dentaire est telle qu'elle rend sujettes à caution toutes les déterminations de jugales inférieures d'*Equus*. En outre, accepter l'association d'un crâne sténonien et d'une mandibule caballine revient à renoncer au principe de corrélation et à toute l'expérience acquise depuis près d'un siècle dans le domaine de la distinction entre les espèces *stenorhis* et *caballus*. Il est donc important de noter que la mandibule de Senèze n'appartient pas au même individu que le crâne. En effet, le diastème mandibulaire, inférieur de 20 mm au diastème maxillaire, interdit d'articuler à la fois les jugales et les incisives des deux spécimens. Une fois exclue l'appartenance du crâne et de la mandibule au même individu, leur attribution à la même espèce peut certainement être mise en doute: les collections de Senèze ne seraient pas les premières à associer différentes espèces d'*Equus* provenant du même niveau ou de niveaux différents. L'examen de nombreuses jugales inférieures du même gisement et d'autres gisements villafranchiens montre la quasi-constance du dessin sténonien, au moins sur les dents moyennement usées. Il est donc probable que les jugales caballines du Villafranchien de Senèze proviennent en réalité d'un autre niveau, voire d'un autre gisement. Notons que les jugales inférieures caballines se trouvent habituellement à partir du Mindel.

Restent les problèmes liés à l'usure des dents. Sans vouloir les minimiser, nous pensons que leur signification et leurs conséquences sont limitées: un dessin à moitié effacé peut passer pour sténonien ou caballin sans infirmer l'existence de deux types normalement différents; une détermination peut être impossible sur un matériel inadéquat sans interdire tout espoir de détermination d'un matériel correct.

MATÉRIEL ET MÉTHODE D'ÉTUDE

Les restes d'*Equus* des collections françaises de l'Omo (tableau 15) sont moins abondants que ceux d'*Hipparion*. En revanche, l'étude en est facilitée par la présence de certains éléments associés et surtout par des possibilités de comparaison plus étendues tant avec les Zèbres actuels qu'avec les formes villafranchiennes d'Europe et d'Afrique.

TABLEAU 15

Composition et provenance stratigraphique du matériel appartenant au genre *Equus* étudié dans ce travail

Provenance	Incisives	Jugales supérieures	Jugales inférieures	Os des membres
?	1	2	2	6
L	1	18	1	1
K				
J		1		
H		1		2
G	1	17	27	23
TOTAL	3	39	30	32

Pour les Zèbres actuels, la nomenclature utilisée est celle définie dans un article précédent (Eisenmann et De Giuli, 1974 A). Les comparaisons seront faites surtout avec *E. grevyi* et *E. burchelli boehmi* qui vivent actuellement en Éthiopie et au Kenya, au voisinage du gisement de l'Omo. L'étude d'un nombre élevé de dents et d'éléments post-crâniens a permis d'estimer la variation chez ces deux formes et d'en tirer des indications quant à la variation probable des espèces fossiles.

En ce qui concerne les *Equus* fossiles africains, ceux d'Olduvai et de l'Est Turkana ainsi que ceux des collections américaines de l'Omo doivent fournir les meilleurs éléments de comparaison par leur proximité géographique et chronologique. Malheureusement, les *Equus* d'Olduvai ne sont encore connus que par d'anciens travaux. La révision d'*E. oldowayensis* Hopwood s'impose du fait de la disparition de l'holotype et de la découverte de nouveaux spécimens. Cette étude, ainsi que celle d'une partie des *Equus* de l'Omo, a été entreprise par Hooijer mais n'est pas encore publiée. En revanche, l'étude (actuellement en cours) des *Equus* de l'Est Turkana permet de nombreuses comparaisons. D'autres éléments sont fournis par les restes d'Aïn Jourdel attribués par Arambourg (1970) à *E. numidicus* Pomel.

Parmi les *Equus* villafranchiens d'Europe, certaines comparaisons ont été faites avec les *Equus stenorhis* de Saint-Vallier en France (Viret, 1954) et de La Puebla de Valverde en Espagne (Gautier et Heintz, 1974). La quasi totalité du matériel correspondant a pu être étudiée grâce à l'obligeance de E. Heintz (La Puebla) et à celle des conservateurs des Musées de Lyon, Zürich et Bâle (Saint-Vallier).

Comme pour *Hipparion*, nous décrirons successivement les incisives, les jugales supérieures et inférieures et les os des membres.

INCISIVES

Du membre G une incisive lactéale, probablement supérieure (75S-1970-663), mesure 17 mm de diamètre mésio-distal (DMD), 7,5 mm de diamètre labio-lingual (DLL) et 14 mm de haut. Le cornet est bien développé.

Une I² ou I¹ gauche (1933-9-370) provient d'un niveau inconnu. Cette dent, peu usée, a un DMD de 20 mm et un DLL de 12 mm. La couronne, fortement arquée, est cassée près de la base. Des DMD de l'ordre de 20 mm se rencontrent sur les I² jeunes des trois espèces de Zèbres actuels, *E. grevyi*, *E. burchelli* et *E. zebra*. Le cornet est bien développé.

K7-1969-164 est une I¹ droite probable à usure avancée qui provient du membre L. La couronne est un peu moins arquée que la précédente. Le cornet est assez éloigné de la paroi linguale de la dent, ce qui permet de l'attribuer à une arcade supérieure (Tagand et Barone, 1954, p. 116). Le DMD est de 16 mm, le DLL de 12,5 et la hauteur de la couronne de 42 mm.

A la différence des incisives inférieures qui sont dépourvues de cornets chez certains *Equus* actuels et fossiles (Eisenmann et De Giuli, 1974 A; Eisenmann, 1975), les incisives supérieures des *Equus* portent toujours des cornets tant que l'usure ne les a pas effacés. Comme les 3 incisives décrites sont très probablement des supérieures, aucune indication ne peut être tirée du fait qu'elles présentent toutes des cornets. Par ailleurs, il ne semble pas y avoir de

grandes différences dans la taille des incisives entre les différentes espèces d'*Equus*, autres que celles entraînées par l'usure. A l'heure actuelle, aucun élément morphologique ou biométrique ne permet donc une détermination spécifique de ces incisives.

JUGALES SUPÉRIEURES

Les jugales supérieures proviennent surtout des membres G et L.

Lactéales

L'état de conservation de trois D³ ou D⁴ du membre L ne permet pas d'en donner des mesures. Deux d'entre elles (K7-1969-157 et 161) paraissent plus grandes que la troisième (K7-1969-160).

P²

Les mesures de quatre P² plus ou moins complètes sont dans le tableau 16.

TABLEAU 16

P² d'*Equus de l'Omo*. L et l = longueur et largeur occlusales;
LPt = longueur occlusale de protocône; Ht = hauteur de la couronne.
Toutes les mesures sont en millimètres. Entre parenthèses: dimension estimée

Numéros	Membre	L	l	LPt	Ht
74-1969-105	H4-6			7	45
75-1969-124	G4-13	41	27	7	39
235-1973-4108	G ₁₂	38	26	10,5	63
215-1973-2569	G _{m-s}		(27)	7	53

Le diagramme de dispersion des longueurs occlusales des P² et de leurs protocônes chez quelques *Equus* actuels et fossiles (fig. 3) met en évidence la différence entre les deux spécimens complets de l'Omo. 235-1973-4108 rentre

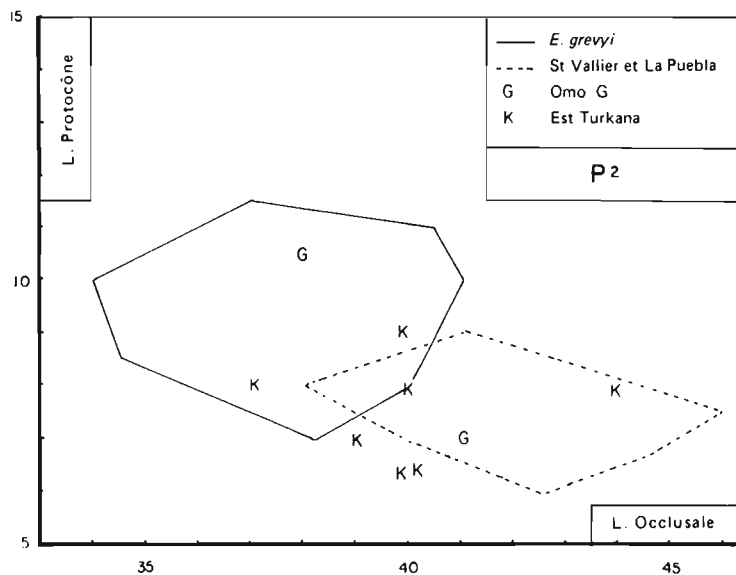


Fig. 3. – Diagramme de dispersion des longueurs occlusales en millimètres des P² et de leurs protocônes chez quelques *Equus* actuels et fossiles.

Pour alléger la figure, on n'a représenté que les contours des nuages de points formés par 27 P² d'*E. grevyi* et 17 P² d'*E. stenois* provenant de Saint-Vallier et de La Puebla de Valverde. Les dents provenant du membre G de la formation de Shungura de l'Omo sont représentées par la lettre G; celles provenant de la formation de Koobi Fora de l'Est Turkana sont représentées par la lettre K.

TABLEAU 17
P³, P⁴, M¹ et M² d'Equus de l'Omo
 Mêmes abréviations que sur le tableau 16

Numéros	Membre	P ou M	L	l	LPt	Ht
1933-9-393	?	P	29	25	9,5	56
K7-1969-171	L9	P	29,5	28,5	12	73
K7-1969-170	L9	P	29,5	29	(11)	41
K20-1972-4	L	P	30	29	9,5	46
K7-1969-168	L9	?	26	27	9	32
K7-1969-167	L9	?	23,5	26,5	11,5	27
K7-1969-166	L9	?	24,5	25,5	9	28
K7-1969-159	L9	?	31	26,5	10,5	
K7-1969-176	L9	M	27,5	27	13	78
K7-1969-175	L9	M	26	25	14	74
K7-1969-174	L9	M	26	26	12,5	57
K7-1969-173	L9	M	26	26,5	12	
K7-1969-172	L9	M	29,5	26	12,5	78
K7-1969-165	L9	M	24	27	11,5	32
K20-1972-6	L	M	28	26	15,5	80
K12-1971-110	J	M	27,5	25,5	11,5	75
2-1968-3027	G28-29	P?	28	27,5	11	
2-1968-3028	G28-29	M?	28,5	25	11,5	
78-1969-2923	G27-29	?	(32)	31,5	12,5	62
78-1969-2913	G27-29	?	29	28,5	11,5	(80)
78-1968-3026	G27-29	P	31	31	9	60
78-1970-1185	G27-29	M	27	29	11	46
VEO-1973-5249	G27	M	27	28	9	60
75-1969-152	G4-13	P	29,5	29,5	12,5	-
75-1969-151	G4-13	M	29	27,5	13,5	73
75-1969-123	G4-13	M	30,5	28	10,5	65
75S-1970-631	G1-13	P	31,5		11,5	70
75S-1969-83	G1-13	?	29		8,5	33
1B-1969-101	G4	M	30	24,5	12	84
29-1968-1820	G1-9	P	29	28,5	6,5	55

dans le nuage correspondant à 27 P² d'*E. grevyi* (L = 34 à 41 mm; LPt = 7 à 11,5 mm); 75-1969-124 (planche 4, fig. 3) dont le protocône est relativement petit, sort de ce nuage et se rapproche des 17 P² des *E. stenonis* du Villafranchien de Saint-Vallier et de La Puebla de Valverde ainsi que de certaines P² de l'Est Turkana. La comparaison avec *E. numidicus* est impossible faute de P² appartenant à cette espèce.

P³ P⁴ et M¹ M²

Le tableau 17 donne les mesures de 30 jugales supérieures plus ou moins complètes. Ces spécimens proviennent surtout des membres G et L. Le diagramme de dispersion des longueurs occlusales des protocônes et des P³, P⁴, M¹ et M² est représenté sur la figure 4. Prémolaires et molaires sont placées sur le même diagramme parce qu'il n'a pas toujours été possible de les distinguer. Sur la même figure on a placé les contours des nuages de points correspondant à une centaine de jugales d'*E. grevyi* et 13 jugales d'*E. numidicus*.

On voit que les nuages *E. grevyi* et *E. numidicus* ne se recouvrent que partiellement : *E. grevyi* présente en moyenne des protocônes plus longs sur des dents plus petites. Parmi les jugales de l'Omo, la plupart de celles provenant du membre L ne sortent pas du cadre de variation d'*E. grevyi*; au contraire, la plupart des jugales du membre G s'inscrivent dans le cadre d'*E. numidicus*. Le plus petit protocône appartient à la molaire 29-1968-1820 qui provient de la partie inférieure (G₁-G₉) de ce membre. La plupart des jugales de l'Est Turkana se rapprochent de celles d'*E. numidicus*.

Arambourg a attribué à *E. cf. zebra* quelques dents de l'Omo en se fondant en particulier sur la relative brièveté du protocône de cette espèce (Arambourg, 1938, p. 29; 1947, p. 310). Nos observations sur une centaine de P³ à M² d'*E. zebra* confirment les siennes : *E. zebra* a des protocônes en moyenne un peu plus courts qu'*E. grevyi* ou *E. burchelli boehmi*. Cependant les trois nuages de points correspondant aux longueurs relatives des protocônes se recourent de telle façon qu'*E. zebra* est en général impossible à distinguer des petits *E. grevyi* et des grands *E. burchelli boehmi*. Au contraire, qu'elles proviennent du membre G ou du membre L, les jugales supérieures de l'Omo sont grandes : 10 seulement (en général usées) entrent dans le nuage de variation d'*E. zebra*, alors que 19 entrent dans celui d'*E. grevyi* et 14 dans celui d'*E. numidicus*. Le rapprochement suggéré par Arambourg entre les jugales supérieures de l'Omo et celles d'*E. zebra* s'impose donc beaucoup moins qu'un rapprochement avec les jugales supérieures d'*E. grevyi* et *E. numidicus*.

M³

Deux spécimens (membre L et niveau inconnu) sont très proches par la morphologie et les dimensions : longueurs occlusales = 26 mm, largeurs occlusales = 23 mm, longueurs du protocône = 13 et 14 mm, hauteurs = 67 et 64 mm. Les deux s'inscrivent dans la variation de 25 M³ d'*E. grevyi*. Trois M³ d'*E. numidicus* ont des protocônes plus courts (10 et 11 mm). Les M³ de l'Est Turkana se rapprochent tantôt de l'une, tantôt de l'autre espèce.

Conclusions sur les jugales supérieures

D'après le développement relatif du protocône, la plupart des jugales du membre G se rapprochent moins du Zèbre de Grévy actuel que des *Equus* primitifs européens (Saint-Vallier) ou africains (l'Ain Boucherit, Est Turkana). Au contraire, la plupart des jugales du membre L présentent les mêmes rapports que celles d'*E. grevyi*. Dans les deux cas, des exceptions existent.

Ces données peuvent être interprétées différemment. On peut envisager l'agrandissement progressif du protocône à l'intérieur d'une même lignée entre le membre G et le membre L ou la coexistence de deux lignées différant par le développement relatif du protocône et la taille des dents. Le matériel actuel ne permet pas de trancher la question. Quoi qu'il en soit, les jugales supérieures 29-1968-1820 (pl. 4, fig. 2 et 2a) et K20-1972-6 (pl. 4, fig. 1 et 1a) ne peuvent pas appartenir à la même espèce, si on en juge d'après les limites de variation observées à l'intérieur d'une espèce actuelle (*E. grevyi*).

Nous proposons d'attribuer provisoirement les dents à protocônes courts à *E. numidicus* Pomel ? et celles à protocônes plus longs à *E. grevyi* Oustalet ?

JUGALES INFÉRIEURES

27 jugales sur 30 proviennent du membre G. La plupart sont isolées mais il existe une série molaire (pl. 4, fig. 9) et une série inférieure complète (pl. 4, fig. 17). Les longueurs occlusales des séries molaires sont respectivement de 88 et

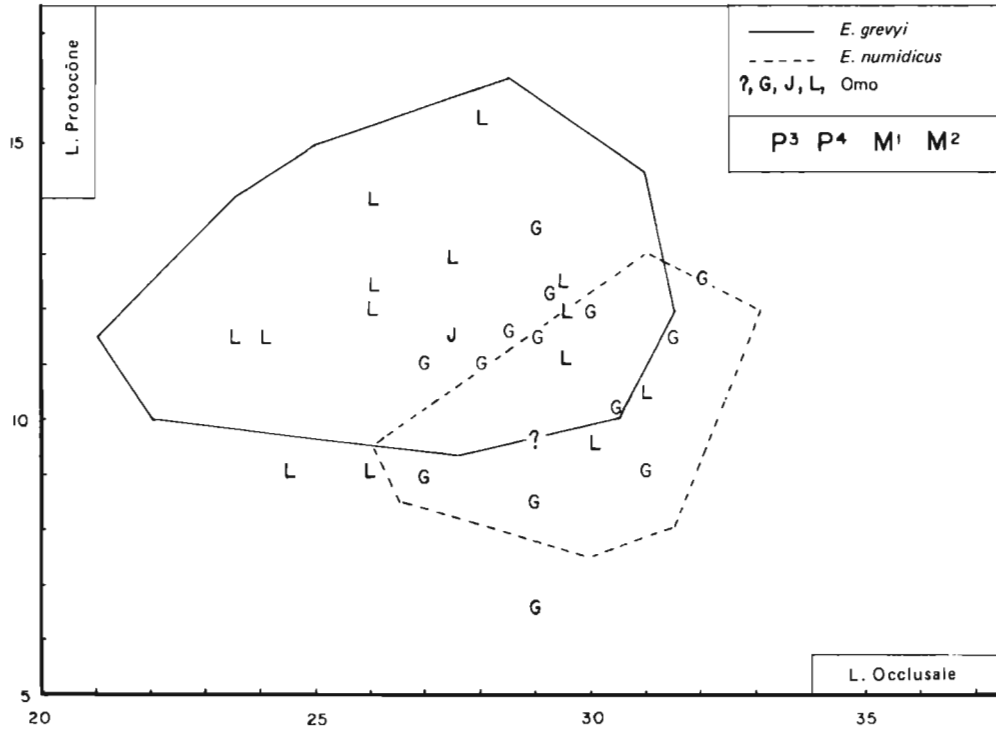


Fig. 4. – Diagramme de dispersion des longueurs occlusales en millimètres des $P^3 P^4 M^1 M^2$ et de leurs protocônes chez quelques *Equus* actuels et fossiles.

Seuls les contours des nuages de points formés par un centaine de spécimens d'*E. grevyi* et 13 d'*E. numidicus* (Aïn Boucherit) ont été représentés.

Les jugales de l'Omo sont représentées par les lettres correspondant aux membres de la formation de Shungura dont elles proviennent.

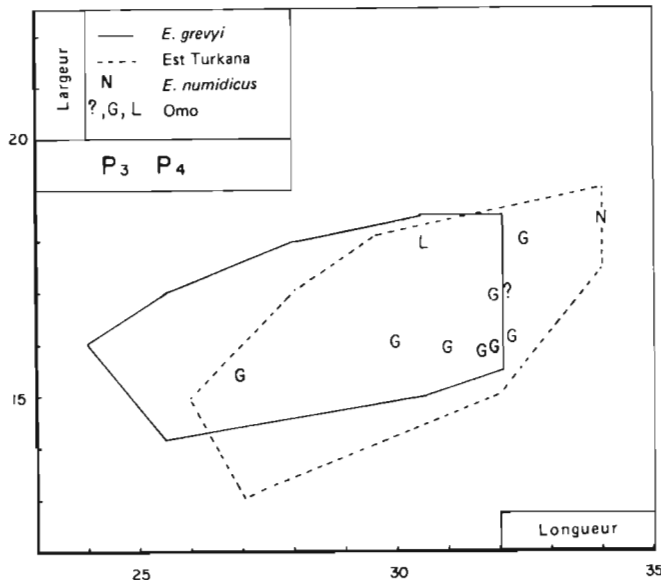


Fig. 5. – Diagramme de dispersion des longueurs et largeurs occlusales en millimètres des P_3 et P_4 de quelques *Equus* actuels et fossiles.

On a représenté les contours des nuages de points formés par une trentaine de spécimens provenant de la formation de Koobi Fora de l'Est Turkana et une centaine appartenant à *E. grevyi*. *E. numidicus* (Aïn Boucherit) est représenté par la lettre N; les autres lettres correspondent aux membres de la formation de Shungura de l'Omo dont les dents proviennent.

87 mm; la série prémolaire mesure 98 mm et la série complète, 189 mm. Ces dimensions correspondent aux maximums observés parmi les 47 *E. grevyi* et sont proches de celles qu'on rencontre dans l'Est Turkana et à Saint-Vallier.

P₂

Deux dents proviennent du membre G. Haute de 53 mm environ, 75-1969-117 (pl. 4, fig. 10), mesure 37 mm de long sur 16,5 de large; pour 113-1972-40 (pl. 4, fig. 17), les mêmes mesures sont de 51, 35,5 et 16 mm. Les deux spécimens atteignent et dépassent les longueurs maximales observées chez 43 *E. grevyi*. Dans l'Est Turkana et à Ain Boucherit on trouve aussi des P₂ plus grandes que celles d'*E. grevyi* alors que d'autres s'inscrivent à l'intérieur de la variation de cette espèce. Ni les P₂ de l'Omo ni celles de l'Ain Boucherit ne présentent de pli protostylide, à la différence de la plupart des Zèbres de Grévy (Eisenmann, 1976D) et de certains spécimens de l'Est Turkana.

P₃ M₄ et M₁ M₂

Le tableau 18 donne les mesures des 21 jugales inférieures plus ou moins complètes. Toutes présentent une double boucle «sténonienne» suivant la terminologie de Gromova (Eisenmann, 1977).

TABLEAU 18
P₃, P₄, M₁ et M₂ d'*Equus* de l'Omo
Mêmes abréviations que sur le tableau 16

Numéros	Membre	P ou M	L	l	Ht
1951-4-121	?	P	32	17	45
1933-9-397	?	M	23	12	48
K7-1969-172	L9	P	30,5	18	46
78-1970-2407	G27-29	M	25,5	14,5	
78-1970-2407	G27-29	M	27	14	
75-1969-119	G4-13	?	(27)	14,5	38
75-1969-2919	G4-13	?	28,5	14,5	74
75-1969-122	G4-13	P	27	15,5	28
75-1970-1348	G4-13	P	(30)	(16)	30
75-1969-118	G4-13	M	27	13,5	55
75-1969-2916	G4-13	M	(26)	(13)	(60)
75-1970-764	G4-13	M	27	14	
75S-1970-589	G1-13	P	31	16	75
113-1972-40	G10-11	P	32	16	68
113-1972-40	G10-11	P	(32)	17	71
113-1972-40	G10-11	M	28	15	66
113-1972-40	G10-11	M		14	76
195-1973-1353	G7	P	(32)	(16)	
29-1968-1823	G1-5	P	32	16	
25/2-1967-414	G _j	P	32,5	18	41
233-1973-4129	G1	M	27,5	13,5	63

Dix spécimens sont certainement des prémolaires (pl. 4, fig. 11, 12, 15). La plupart atteignent ou dépassent la taille des plus grandes parmi une centaine de P₃ et P₄ d'*E. grevyi*; une seule, fortement usée, se place vers l'autre pôle du

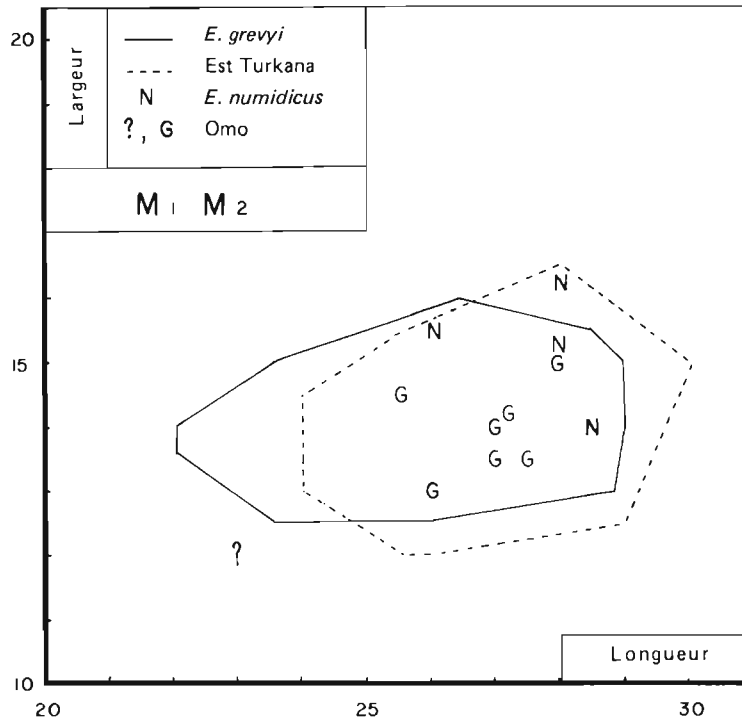


Fig. 6. — Diagramme de dispersion des longueurs et largeurs occlusales en millimètres des M_1 et M_2 de quelques *Equus* actuels et fossiles. Mêmes conventions que pour la figure 5.

nuage (fig. 5). Parmi une trentaine de prémolaires de l'Est Turkana, dix dépassent en longueur celles d'*E. grevyi*. Une prémolaire d'*E. numidicus* atteint le maximum observé dans l'Est Turkana.

Neuf molaires présentent un sillon vestibulaire profond, venant toujours au contact du sillon lingual (pl. 4, fig. 13, 14, 16), disposition habituelle chez les Zèbres actuels. La fig. 6 montre les variations de taille d'une centaine de molaires d'*E. grevyi* et de 25 molaires de l'Est Turkana. Les nuages de points se recouvrent en grande partie et la plupart des molaires de l'Omo et de l'Aïn Boucherit se placent dans la zone de recouvrement. Une molaire de niveau inconnu de l'Omo (pl. 4, fig. 13) sort des limites de variation d'*E. grevyi* et pourrait appartenir à un *Equus* de la taille d'*E. burchelli boehmi*.

Deux jugales inférieures du membre G posent quelques problèmes. 75-1969-119 et 2919 ont un sillon vestibulaire court, disposition habituelle pour des prémolaires, mais l'étréouissement relative de la face occlusale et la forme de la couronne pourraient indiquer des M_1 ou M_2 . Les dimensions de ces dents les placent parmi les plus petites prémolaires ou parmi les molaires de taille moyenne. La présence de sillons vestibulaires courts est très rare chez les Zèbres actuels; en revanche, elle n'est pas exceptionnelle chez les *E. stenorhis* européens. Si les deux dents de l'Omo sont bien des molaires, leur sillon vestibulaire les rapproche plus de cette dernière espèce que du Zèbre de Grévy. Si ces dents sont des prémolaires, leur taille relativement petite pourrait témoigner de la présence d'une seconde espèce d'*Equus* dans l'Omo.

M_3

Les dimensions de 7 M_3 du membre G sont dans le tableau 19. Sur toutes les dents, le sillon vestibulaire vient au contact du sillon lingual (pl. 4, fig. 9 et 17). Les M_3 de l'Omo et de l'Aïn Boucherit rentrent toutes dans les limites de variation observées chez 43 *E. grevyi*. Il en va de même pour les M_3 de l'Est Turkana, à l'exception d'une, un peu plus grande.

Conclusions sur les jugales inférieures

A la différence des jugales supérieures où la longueur relative du protocône permet une certaine distinction entre les *Equus* primitifs et actuels, il n'existe pas d'indice biométrique de valeur équivalente pour les jugales inférieures. La

TABLEAU 19
M₃ d'Equus de l'Omo.
 Mêmes abréviations que sur le tableau 16

Numéros	Membre	L	l	Ht
78-1970-2407	G27-29	35	13	(40)
214-1973-4163	G27	32	13,5	
75-1969-121	G4-13		11,5	(58)
50-1968-3013	G3-13	> 30	13	58
113-1972-40	G10-11	32	12,5	69
47-1968-3020	G8		13	63
75i-1970-1078	G3-8	30	12	56

distinction morphologique entre les espèces repose essentiellement sur la forme de la double boucle, le développement du sillon vestibulaire des molaires et éventuellement sur la présence d'un pli protostylide sur les P₂. Les différences de taille des dents apportent des éléments diagnostiques supplémentaires.

Par la forme de leurs doubles boucles, les jugales inférieures de l'Omo appartiennent au type sténonien qui réunit les *Equus* primitifs eurasiatiques et africains, les Ânes et les Zèbres actuels. A l'intérieur de ce groupe, seuls les Ânes présentent de façon constante un sillon vestibulaire court sur les molaires et seuls les Zèbres de Grévy présentent souvent des plis protostylides bien développés sur les P₂ (Eisenmann, 1976 D). La profondeur du sillon vestibulaire sur toutes les molaires certaines de l'Omo interdit un rapprochement avec les Ânes actuels. L'absence de pli protostylide sur les P₂, sans exclure *E. grevyi*, n'est pas en sa faveur. Par ailleurs, la grande taille de la presque totalité des jugales les rapproche plus des *Equus stenorhis* et *numidicus* que des Zèbres de Grévy; les dents des Ânes et des autres Zèbres sont encore plus petites.

Dans l'état actuel de nos connaissances, il semble donc indiqué d'attribuer les jugales inférieures du membre G de l'Omo à *E. numidicus* Pomel? Une molaire inférieure de niveau inconnu appartiendrait à une espèce non asinienne de petite taille, telle qu'*E. burchelli*. Une prémolaire du membre L (pl. 4, fig. 15) sera rapportée à *E. grevyi* Oustalet? par analogie avec les jugales supérieures du même membre.

OS DES MEMBRES

Sur 32 spécimens, 23 proviennent du membre G.

Humérus

Une moitié distale (membre G) porte le n° 78-1970-2406. La largeur articulaire distale est de 75 mm, sa hauteur minimale - de 36 mm, le diamètre antéro-postérieur interne de l'extrémité est de 80 mm. Les mesures correspondantes sont de 77, 36 et 85 mm sur KNM ER 1276 de l'Est Turkana (sous le «KBS tuff») et de 75, 37 et 84 mm sur 1954-8-220 de l'Ain Boucherit.

Le spécimen de l'Omo dépasse légèrement en taille les plus grands des 30 exemplaires étudiés de *E. burchelli boehmi*; il se place à la limite inférieure du nuage de points correspondant à 21 *E. grevyi*. Les deux autres fossiles rentrent dans ce nuage mais restent au voisinage des plus petits Zèbres de Grévy.

Radius

Deux spécimens, dont un complet, proviennent du membre G; un troisième fait partie des vieilles collections sans niveau précis (tableau 20).

Le radius complet a les dimensions des plus grands *E. grevyi* dans un lot de 20 exemplaires. Les extrémités distales isolées sont plus petites, surtout celle dont le niveau est inconnu; l'appartenance de ce dernier spécimen à la même espèce que les deux autres est possible mais non certaine.

E. numidicus (Arambourg, 1970, p. 99) a un radius un peu plus grand et plus gracile que ceux d'*E. grevyi*. Dans l'Est Turkana, des extrémités distales de taille voisine se trouvent sous le «KBS tuff»; les spécimens plus récents ont des extrémités plus petites, même quand la longueur totale est proche, comme sur KNM ER 2302 (tableau 20).

TABLEAU 20

Mesures en mm des radius d'Equus de l'Omo et de l'Est Turkana

La colonne «niveau» donne les membres de l'Omo et les unités de la formation de Koobi Fora (KF= sous le tuff KF, etc.);
GF = formation de Guomde. L = longueur maximale; l = largeur minimale;
DTAP = diamètre transverse articulaire proximal; DAPAP = diamètre antéropostérieur articulaire proximal;
DTD = diamètre transverse distal; DTAD = diamètre transverse articulaire distal

	Numéros	Niveau	L	l	DTAP	DAPAP	DTD	DTAD
Omo	1933-9-742	?		39			70	62
	253-1973-5117	G11					75	63
	78-1970-2390	G27-29	340	(45)	(78)	39	79	67
Est Turkana	KNM ER 2302	GF	331	39	74	35	69	57
	KNM ER 2140	KF-					64	55
	KNM ER 2055	KF-		36			63	52
	KNM ER 1349	KF-		35			62	52
	KNM ER 2054	?		42			71,5	60
	KNM ER 1276	KBS-			79,5	39		
	ER 75 FS 991	KBS-					71	62
	ER 75 FS 466	«TB»-			74		72	62

Métacarpiens III

Le tableau 21 donne les mesures des MC III de 7 individus. La figure 7 représente de façon schématique l'amplitude de variation des longueurs respectives des MC III et MT III chez 22 individus d'*E. grevyi* et 32 individus d'*E. burchelli boehmi*. Sur la même figure sont indiquées les longueurs de quelques métapodes fossiles d'Afrique du Nord et de l'Est.

On voit que l'unique spécimen complet (pl. 5, fig. 4) se rapproche de ceux d'*E. numidicus* (Arambourg, 1970, p. 99) et d'un MC III de l'Est Turkana (KNM ER 1276); il se place à l'intérieur des limites de variation d'*E. grevyi*. De même le diagramme de dispersion des diamètres transverses distaux sus-articulaires et articulaires (fig. 8) le place au voisinage des fossiles mentionnés et dans le nuage de points correspondant à *E. grevyi*. D'autres fragments distaux de l'Omo et de l'Est Turkana sont à la limite inférieure ou hors de ce nuage. Leur appartenance à la même espèce n'est pas certaine.

Un fragment proximal et un distal d'un même MC III (pl. 5, fig. 3 et 3a) sont beaucoup plus grands et appartiennent sans aucun doute à une espèce différente. La longueur totale est malheureusement inconnue et la gracilité impossible à évaluer. Parmi les formes fossiles, les dimensions des extrémités distales les plus proches se trouvent chez *E. stenorhis* de Saint-Vallier; les MC III de cette forme sont plus trapus que la plupart des MC III fossiles d'Afrique de l'Est.

Premières phalanges

Six phalanges proviennent du membre G, une, des vieilles collections. Sur les sept, une seule est certainement postérieure (pl. 5, fig. 11); la distinction entre premières phalanges antérieures et postérieures a fait l'objet d'un travail précédent (Eisenmann et De Giuli, 1974 B). Un spécimen (215-1973-2547) est associé à des extrémités de métacarpiens (pl. 5, fig. 8 et 9); un autre (113-1972-42), à un astragale, à deux deuxième phalanges antérieures et à une série jugale inférieure (pl. 4, fig. 17).

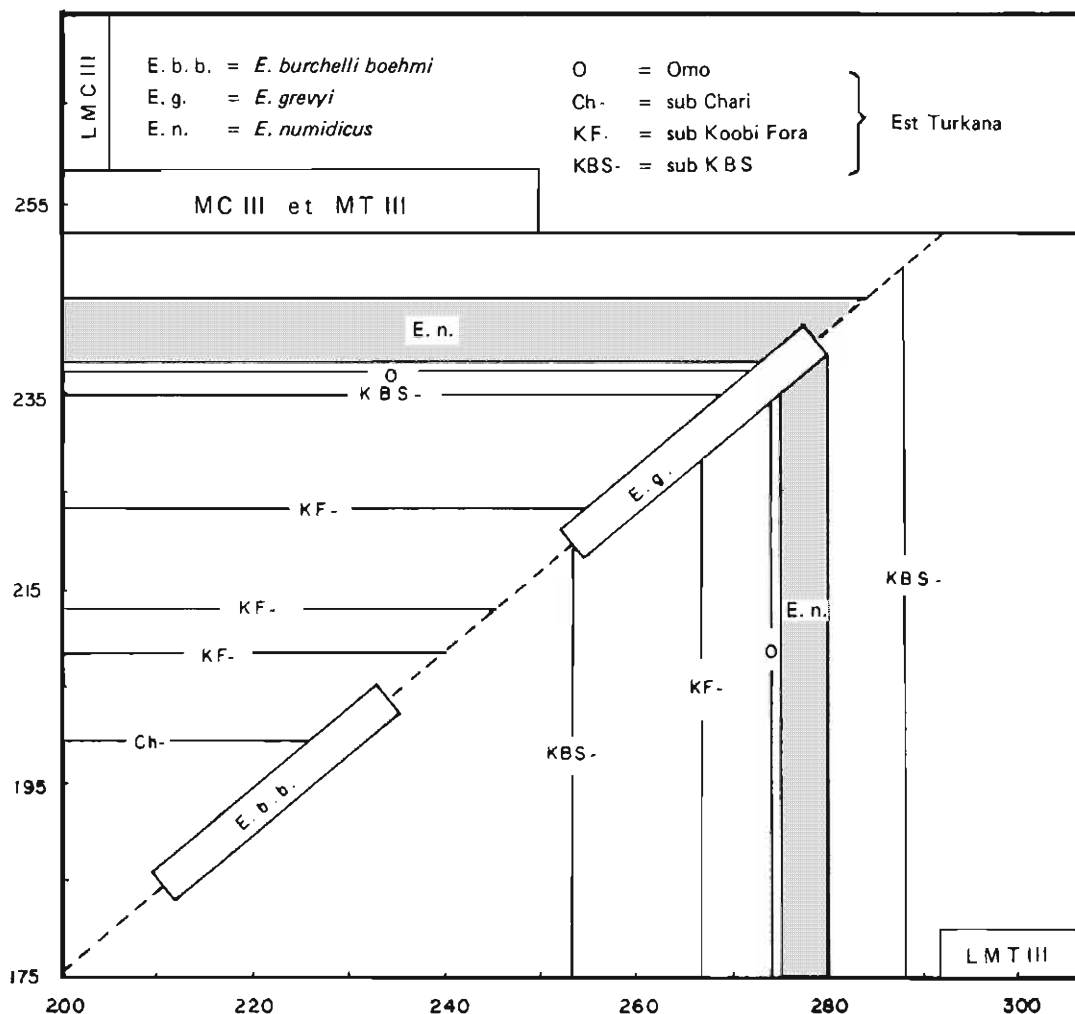


Fig. 7. — Représentation schématique de l'amplitude de variation des longueurs des MC III et MT III appartenant à 22 individus d'*E. grevyi* (E. g.) et 32 individus d'*E. burchelli boehmi* (E. b. b.). Sur le même graphique sont indiquées les longueurs de quelques métapodes isolés provenant d'Aïn Boucherit et Aïn Jourdel (E. n.), des membres G et H de la formation de Shungura de l'Omo (O) et de diverses unités de la formation de Koobi Fora de l'Est Turkana (Ch-, KF-, KBS-). Les longueurs sont en millimètres.

Malgré certaines différences de gracilité, il est possible que toutes ces phalanges appartiennent à la même espèce. Par leurs proportions et leur taille, elles se rapprochent de celles d'*E. grevyi* (fig. 9). Parmi les *Equus* fossiles, certaines phalanges de l'Est Turkana sont assez semblables ainsi que celles d'*E. numidicus*. La plupart des phalanges d'Olduvai conservées au British Museum sont beaucoup plus trapues et appartiennent certainement à une espèce différente.

Deuxièmes phalanges

Au nombre de quatre, dont deux du membre G et deux des vieilles collections, elles sont probablement toutes antérieures. La figure 10 montre qu'elles sont proches des deuxièmes phalanges antérieures d'*E. grevyi* et de l'Est Turkana.

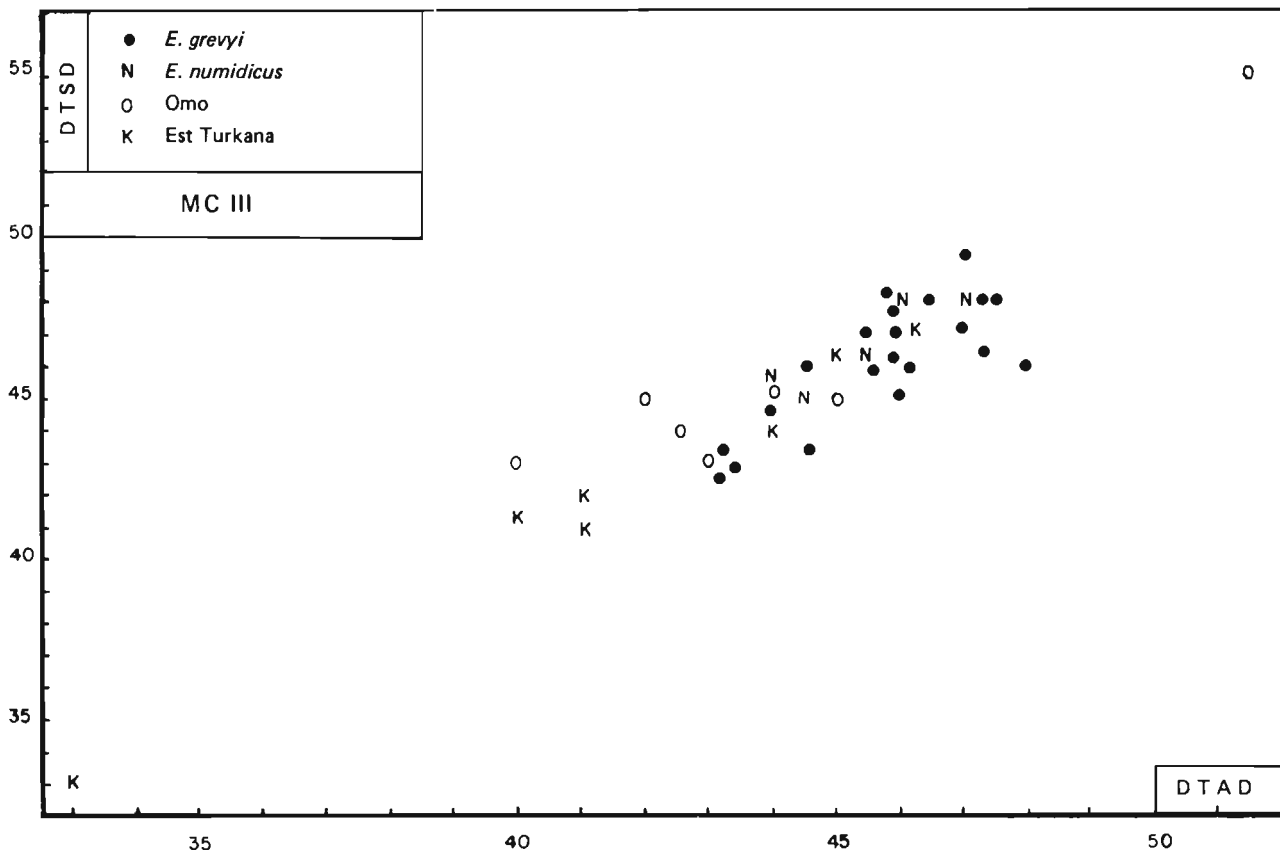


Fig. 8. – Diagramme de dispersion des diamètres transverses distaux articulaires (DTAD) et sus-articulaires (DTSD) de MC III d'*E. grevyi*, *E. numidicus* (Ain Boucherit et Ain Jourdel) et de spécimens provenant des formations de Shungura (Omo) et Koobi Fora (Est Turkana). Mesures en millimètres.

Tibias

Quatre extrémités et un fragment distaux proviennent du membre G. Le fragment (VEO-1967-761) et l'extrémité distale 256-1973-5274 (pl. 5, fig. 7) présentent une forte crête aiguë surplombant la gouttière où passait le tendon du fléchisseur médial des phalanges. Cette crête est absente (pl. 5, fig. 6) ou peu développée sur les autres.

Le diagramme de dispersion des diamètres distaux transverses et antéro-postérieurs (fig. 11) montre la présence possible de deux espèces. Les plus petits spécimens sont de la taille des plus petits *E. burchelli boehmi*. Les plus grands se placent avec les plus grands individus de *E. b. boehmi* et avec les plus petits *E. grevyi*, au voisinage d'*E. numidicus* (Arambourg, 1970, p. 100) et d'un spécimen de l'Est Turkana (KNM ER 1277). Ce dernier, complet, provient de sous le «KF tuff»; sa longueur (327 mm) le place exactement entre le plus grand Zèbre de Boehm (325 mm) et le plus petit Zèbre de Grévy (328 mm).

Scaphoïde tarsien

Ce spécimen (277-1974-1599) provient du membre H. Son diamètre maximum (56 mm) est un peu supérieur à ceux de 5 *E. grevyi*.

Astragales

Les deux spécimens (membre G et niveau inconnu) sont mal conservés. Le diagramme de dispersion de la hauteur maximale et du diamètre artulaire distal antéro-postérieur (fig. 12) les compare à ceux d'*E. grevyi*, *E. burchelli*

TABLEAU 21

Mesures en mm des métapodes d'*Equus de l'Omo*

L = longueur maximale; l = largeur minimale; DTP = diamètre transverse proximal; DAPP = diamètre antéro-postérieur proximal; DTAD = diamètre transverse supra-articulaire distal; DTAD = diamètre transverse articulaire distal; DAPD = diamètre antéro-postérieur articulaire distal.

	Numéros	Membre	L	l	DTP	DAPP	DTSAD	DTAD	DAPD
MC III	1933-9-368	?					43	40	33
	K 20-1972-14	L					44	42,5	33
	215-1973-2545	G _{m-s}		(34)	52,5	31,5	45	44	34,5
	215-1974-1	G _{m-s}	237	33	50	32	45	45	34,5
	47-1971-1648	G8					45	42	
	VEO-1974-1769	G27			32		43	43	32
	75-1971-101 75-1971-1547	G4-13 G4-13			36,5	57	37	55	51,5
MT III	P764-1970-2989	H _i	275,5	32,5	48,5	42	46	43,5	35
	VEO-1967-775	G27			43	36			

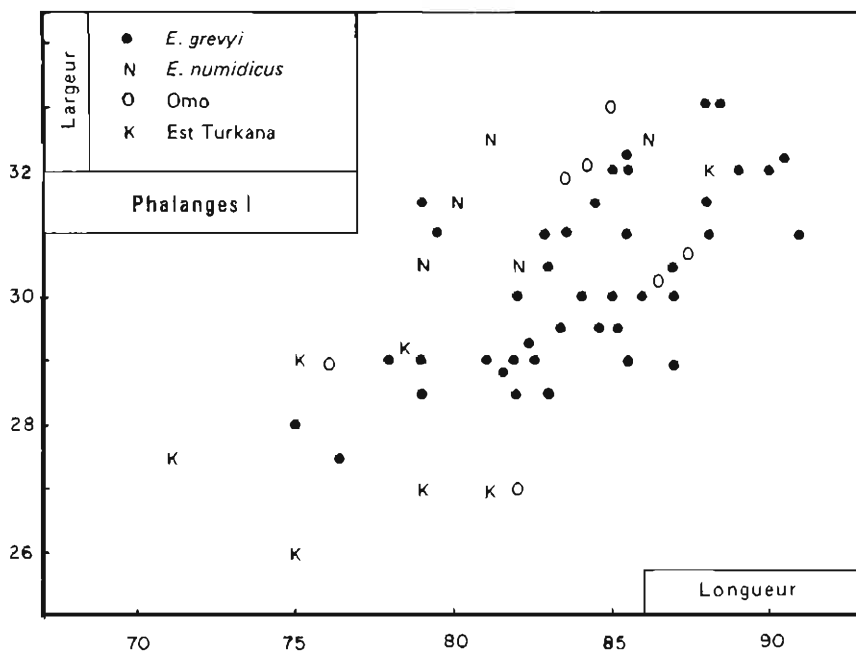


Fig. 9. – Diagramme de dispersion des longueurs maximales et des longueurs minimales des premières phalanges de quelques *Equus* actuels et fossiles. Mêmes provenances et mêmes conventions que dans la figure 8.

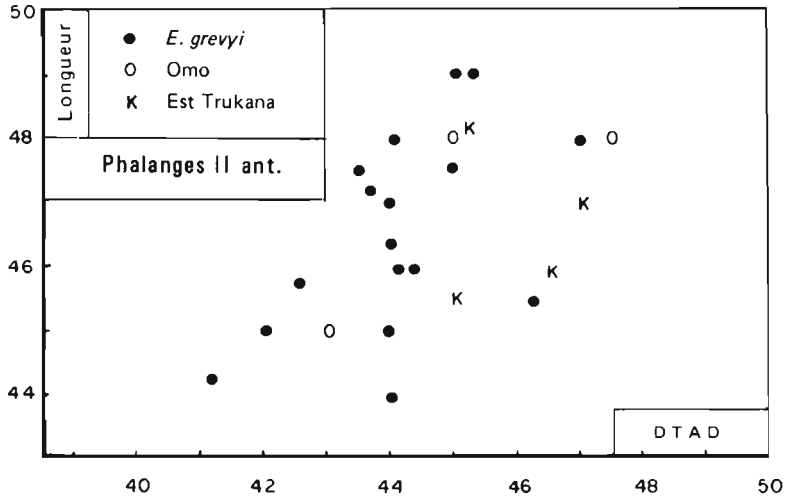


Fig. 10. – Diagramme de dispersion des longueurs maximales et des diamètres transverses articulaires distaux (DTAD) de deuxièmes phalanges antérieures d'*E. grevyi* et de spécimens provenant des formations de Shungura (Omo) et Koobi Fora (Est Turkana). Mesures en millimètres.

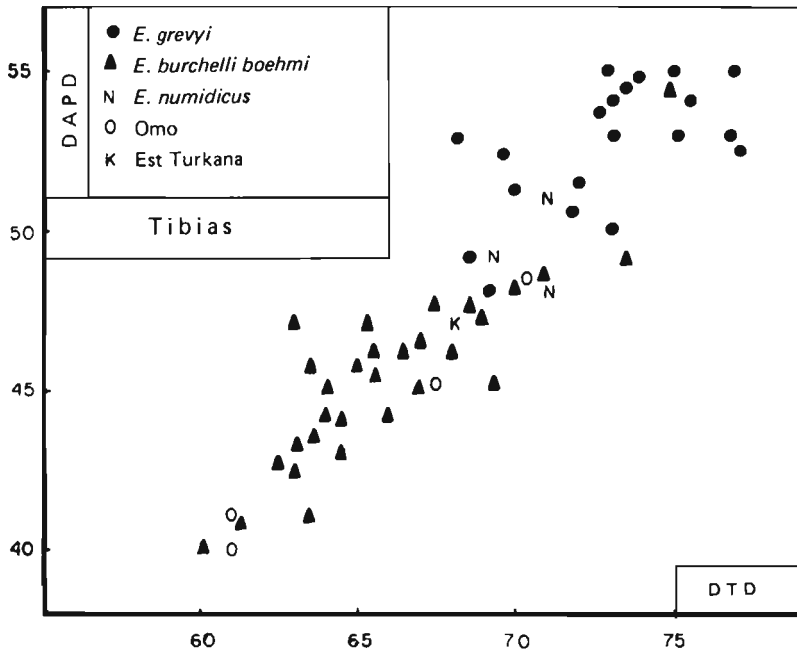


Fig. 11. – Diagramme de dispersion des diamètres distaux antéro-postérieurs (DAPD) et transverses (DTD) de tibiae d'*E. grevyi*, *E. burchelli boehmi* et *E. numidicus* (Ain Boucherit) et de spécimens provenant des formations de Shungura (Omo) et Koobi Fora (Est Turkana). Mesures en millimètres.

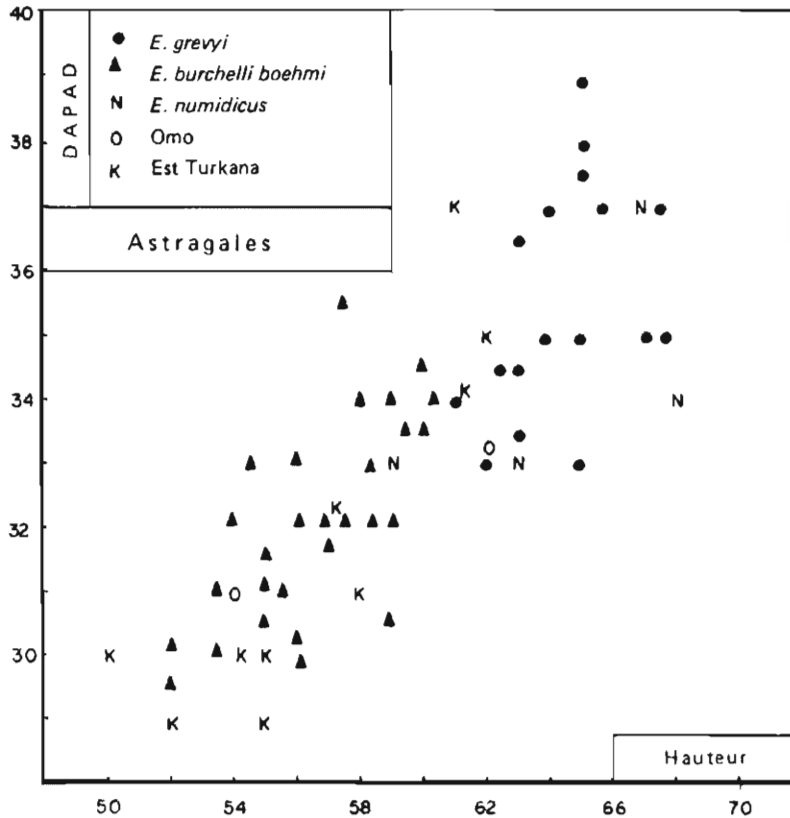


Fig. 12. – Diagramme de dispersion des hauteurs maximales et des diamètres antéro-postérieurs articulaires distaux (DAPAD) d'astragales de divers *Equus* actuels et fossiles.
Mêmes provenances et mêmes conventions que dans la figure 11.

boehmi, *E. numidicus* et les *Equus* de l'Est Turkana. L'appartenance des deux astragales de l'Omo à la même espèce est possible mais non certaine.

Métatarsiens III

Le tableau 21 donne les mesures d'un MT III complet (membre H_i) (pl. 5, fig. 1) et d'un fragment proximal (membre G) (pl. 5, fig. 2 et 2a). Pour le MT III complet, on retrouve des ressemblances avec *E. grevyi*, *E. numidicus* et certains spécimens de l'Est Turkana (fig. 7 et 13). Le diagramme des diamètres proximaux (fig. 14) montre à quel point la séparation entre espèces est difficile. Il semble cependant probable que les MT III de l'Omo appartiennent à deux espèces de taille différente.

Conclusions sur les os des membres

Pour chaque élément postcrânien, nous avons tenté de placer les *Equus* fossiles par rapport à deux espèces actuelles. Cette méthode d'étude se justifie dans la mesure où l'étendue de la variation intra-spécifique est très probablement la même pour les formes fossiles et actuelles. En revanche, rien ne permet de supposer que les limites absolues des variations sont identiques ni que les proportions de chaque os et les rapports de taille entre les différents os sont les mêmes. Ainsi *E. numidicus* et *E. grevyi* ont des dimensions en général voisines mais le premier peut dépasser en taille le second (longueur du radius et de quelques métacarpiens) ou être dépassé par lui (diamètre d'une extrémité proximale de MT III et d'un astragale). Une meilleure connaissance des squelettes fossiles devra être acquise pour mieux définir les espèces. Pour le moment les noms d'espèce attribués aux éléments postcrâniens fossiles traduisent bien plus des indications générales sur la taille qu'une affinité spécifique bien fondée.

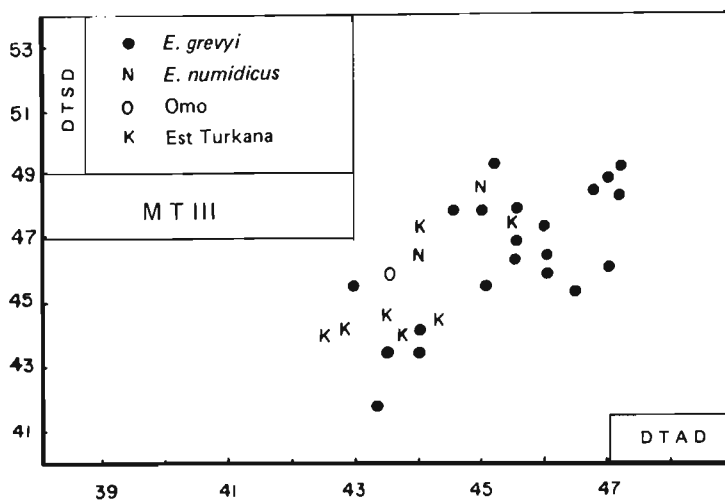


Fig. 13. – Diagramme de dispersion des diamètres transverses distaux articulaires (DTAD) et sus-articulaires (DTSD) de MT III d'*E. grevyi*, *E. numidicus* (Aïn Boucherit et Aïn Jourdel) et de spécimens provenant des formations de Shungura (Omo) et Koobi Fora (Est Turkana). Mesures en millimètres.

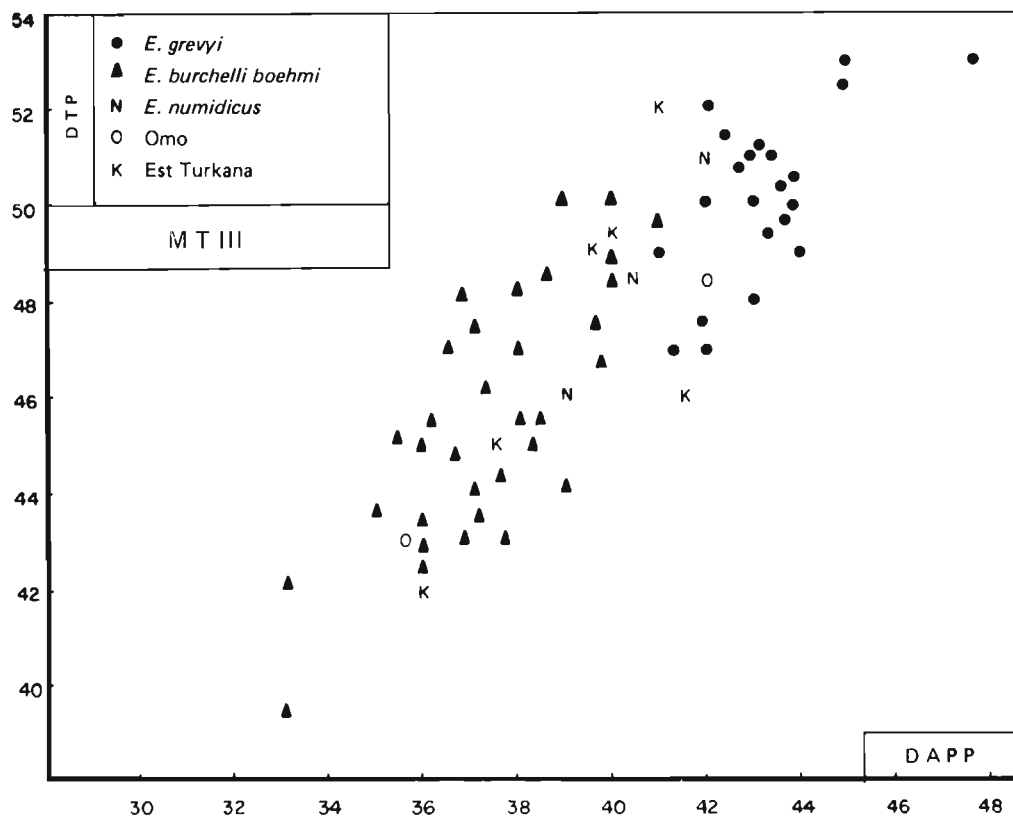


Fig. 14. – Diagramme de dispersion des diamètres proximaux transverses (DTP) et antéro-portérieurs (DAPP) de MT III d'*Equus*. Mêmes provenances et mêmes conventions que dans les figures précédentes.

A l'heure actuelle, l'étude des os des membres de l'Omo indique la présence d'au moins deux et peut-être trois formes différant par la taille. Toutes se trouvent dans le membre G :

– Une très grande forme est attestée par des fragments de MC III (75-1971-101 et 1547). Leur taille dépasse largement les limites de variation des *Equus grevyi* et *numidicus* (fig. 8) et évoque les MC III de l'*E. stenonis* de Saint-Vallier. En suivant les règles de la nomenclature ouverte (Matthews, 1973), ce MC III sera attribué à *Equus cf. stenonis vireti* Prat.

– La plupart des os appartiennent à une espèce de la taille des *Equus grevyi* et *numidicus*. Ils seront attribués à *E. numidicus* Pomel ? plutôt qu'à *E. grevyi* parce que la plupart des dents supérieures du membre G ressemblent plus à *E. numidicus* qu'à *E. grevyi*.

– Quelques spécimens de taille plus petite (tibias 195-1973-1677 et K11-1971-104; astragale 11/2-1967-726; MT III VEO-1967-775) seront attribués à *E. cf. burchelli boehmi* Matschie.

Les trois spécimens des membres H et L appartiennent au groupe de taille moyenne. Le fragment de métapode du membre L sera rapporté à *E. grevyi* Oustalet ? en suivant le même raisonnement que plus haut. Les spécimens du membre H seront rapportés à *E. numidicus* Pomel ?

CONCLUSIONS SUR LE GENRE *EQUUS*

Les *Equus* de l'Omo

Les restes d'*Equus* de l'Omo proviennent presque exclusivement des membres G et L. Alors que le matériel de L se compose essentiellement de jugales supérieures, celui de G comprend aussi des jugales inférieures et des os des membres, parfois associés. L'ensemble du matériel témoigne de la présence de trois et peut-être quatre espèces d'*Equus*.

Une espèce de très grande taille, *E. cf. stenonis vireti* Prat, est attestée dans le membre G par des fragments d'un métapode.

La plupart du matériel du membre G a été attribué à *E. numidicus* Pomel ? La taille est proche de celle de l'*E. numidicus* d'Afrique du Nord et de l'*E. grevyi* actuel. Les P_3 à M_3 présentent le dessin commun aux *Equus* primitifs et aux Zèbres actuels et pourraient être attribuées à l'une des deux espèces précédentes mais, à la différence d'*E. grevyi*, les P_2 n'ont pas de protostylide. La plupart des jugales supérieures ont des protocônes assez peu développés et manifestent par là plus de ressemblance avec *E. numidicus* qu'avec *E. grevyi*.

Provenant du membre G et de niveaux inconnus, quelques rares éléments postcrâniens et une molaire inférieure sténonienne ou zébrine pourraient appartenir à une espèce plus petite que nous appellerons *E. cf. burchelli boehmi* Matschie.

Dans le membre L, les jugales supérieures, qui constituent la quasi totalité du matériel, présentent en général des protocônes plus développés que dans le membre G. Elles évoquent les jugales supérieures du Zèbre de Grévy et sont rapportées à *E. grevyi* Oustalet ? L'absence de P_2 ne permet pas de savoir si le protostylide caractéristique du Zèbre de Grévy actuel était présent chez l'*Equus* du membre L.

Signification écologique et biostratigraphique de certains caractères

En mettant de côté *E. cf. burchelli boehmi*, actuellement trop mal connu, la comparaison des autres espèces précédemment citées montre les faits suivants :

1) La plupart des métapodes de l'Omo, ceux de l'Aïn Boucherit et ceux du Zèbre de Grévy actuel sont longs, élancés, avec des épiphyses relativement petites. Les métapodes de Saint-Vallier, en moyenne un peu plus courts, sont aussi plus trapus et présentent des épiphyses relativement plus larges que les formes africaines actuelles et fossiles.

La présence de métapodes élancés chez une espèce habitant un milieu sec (*E. grevyi*) pourrait, par extrapolation, indiquer un environnement également sec pour les *Equus* de l'Aïn Boucherit et de l'Omo. Au contraire, les métapodes trapus de Saint-Vallier sont en accord avec le caractère plus humide de la faune de ce gisement. Si cette interprétation est exacte, on doit supposer que le métapode attribué à *E. cf. stenonis vireti* à cause de la taille absolue de ses épiphyses était en réalité plus long et plus gracile que les métapodes d'*E. stenonis* de Saint-Vallier, et qu'il appartenait à une espèce différente.

Ainsi, aucun des métapodes africains étudiés ne présente les proportions observées chez *E. stenonis vireti* : quand les longueurs sont voisines, les largeurs sont différentes ; quand les largeurs épiphysaires sont semblables, les longueurs n'étaient probablement pas les mêmes.

Il est intéressant de noter que les métapodes présentent des différences et des ressemblances qui ne sont pas toujours en accord avec celles qu'on observe sur les jugales supérieures.

2) Les jugales supérieures montrent un faible développement du protocône chez les *Equus* de Saint-Vallier, l'Aïn Boucherit et du membre G de l'Omo. Dans les trois cas, les dimensions des dents et la longueur relative du protocône sont semblables. On sait que le gisement de Saint-Vallier peut être considéré comme vieux d'environ 2 MA (Heintz, 1969), de même que le membre G de l'Omo ; l'Aïn Boucherit serait un peu plus jeune. La longueur relative du protocône est donc la même chez des formes provenant de localités et même de continents différents, appartenant parfois à des taxons différents, mais ayant à peu près le même âge d'environ 2 MA.

Chez les *Equus* plus récents (*E. grevyi* actuel et *Equus* du membre L de l'Omo), la longueur relative plus forte du protocône laisse supposer une augmentation au cours du temps. Si cette augmentation est parallèle en Europe et dans le reste de l'Afrique à ce qu'elle semble être dans l'Omo, la longueur relative du protocône pourra être utilisée comme indice biostratigraphique.

Les considérations précédentes sur les métapodes et les jugales supérieures confirment la nécessité de tenir compte de tous les éléments squelettiques dans la comparaison de formes différentes : *E. stenonis vireti* et *E. numidicus* seraient bien difficiles à distinguer si on ne disposait que de jugales supérieures ; *E. numidicus* et *E. grevyi* pourraient être parfois confondus si on n'observait que leurs métapodes.

Dates d'apparition du genre *Equus*

Le premier ou l'un des premiers gisements à *Equus* d'Europe occidentale est celui de Roccaneyra en France ; des jugales inférieures d'*Equus* y ont été trouvées ainsi que des restes d'*Hipparion* (Eisenmann et Brunet, 1973). Le gisement italien de Montopoli, à peu près contemporain de Roccaneyra (De Giuli et Heintz, 1974 a et b) a, lui aussi, livré des restes d'*Equus* (De Giuli, 1972). D'après Savage et Curtis (1970), Roccaneyra serait vieux d'environ 2,6 MA et cet âge peut donc être considéré comme celui de l'apparition du genre *Equus* en France et en Italie.

En Afrique, *Equus* apparaît pour la première fois dans le membre G de l'Omo, c'est-à-dire aux alentours de 2 MA. Il faut souligner que les membres F et G de la formation de Shungura sont les plus riches en restes d'Équidés ; l'absence d'*Equus* dans le premier et sa présence dans le second ont donc de bonnes chances d'être significatives. Des études récentes ont permis d'exclure le genre *Equus* de la liste faunique des «Laetoli Beds *sensu stricto*» âgés de 3,59 à 3,77 MA ; les restes d'*Equus* proviendraient des «Ngaloba Beds» et seraient beaucoup plus jeunes (Leakey *et al.*, 1976). Il n'y a pas non plus d'*Equus* dans la formation d'Hadar (Afar, Éthiopie), qui a un âge approximatif de 3 MA (Taieb *et al.*, 1976). Ce genre est au contraire présent dans le Bed I d'Olduvai (environ 1,8 MA) et à l'Aïn Boucherit qui serait à peu près contemporain (Jaeger, comm. pers.). La présence de restes d'*Equus* sous le «KBS tuff» de l'Est Turkana a d'abord fait envisager une apparition antérieure à 2,6 MA, date supposée du «tuff» (Fitch *et al.*, 1974). Des études ultérieures (Curtis *et al.*, 1975) ont rajeuni cette apparition de près de 1 MA. Aujourd'hui, de nouvelles datations donnent des âges avoisinant 2,4 MA (Hurdord *et al.*, 1976 ; Fitch *et al.*, 1976). Tant que les problèmes de datation ne sont pas résolus dans l'Est Turkana, il est préférable de s'en tenir aux informations apportées par les autres gisements et en particulier par ceux de l'Omo, dont la séquence chronologique est très claire. Dans l'état actuel de nos connaissances, *Equus* est bien documenté en Afrique depuis 2MA ; sa présence à une époque plus ancienne n'est pas démontrée.

Si les résultats obtenus par les méthodes radiométriques sont exacts, le genre *Equus* apparaît donc plus tôt en Europe occidentale (2,6 MA) qu'en Afrique (2 MA). La signification de ce décalage apparent ou réel sera probablement précisée par une meilleure connaissance du Plio-Pléistocène du Proche-Orient. Pour le moment, aucun gisement ne vient combler le vide entre la faune villafranchienne de Bethlehem (Hooijer, 1958) et celle du Pléistocène moyen d'Ubeidiya (Tchernov, 1975). Aucun de ces deux gisements ne permet de préciser l'âge d'arrivée d'*Equus* dans cette région : Bethlehem n'a fourni que des restes d'*Hipparion*, Ubeidiya est plus récent que les premiers gisements africains à *Equus*.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

De la formation de Mursi au membre L de la formation de Shungura, c'est-à-dire sur une période de plus de 3 MA, les gisements de l'Omo permettent de suivre l'évolution de deux genres d'Équidés : *Hipparion* et *Equus*.

Hipparion est représenté dans toute la séquence par plusieurs espèces («*H. ? aff. sitifense*», *H. afarense*? *H. ethiopicum*, *H. cornelianum*?) appartenant à deux ou trois lignées distinctes. Dans une de ces lignées, on assiste à une spécialisation très poussée de l'arcade mandibulaire, dont l'aboutissement est réalisé à Olduvai avec l'atrophie des troisièmes incisives. Si on considère la séquence chronologique Afar - Omo - couches supérieures de l'Est Turkana, on constate une augmentation progressive du diamètre mésio-distal de l'ectostylide. Cette évolution n'est cependant pas ordonnée à l'intérieur de la séquence de l'Omo. La raison pourrait se trouver dans le mécanisme même de cette évolution : l'incorporation de colonnettes accessoires isolées est un phénomène discontinu qui se prête mal aux études supposant un agrandissement progressif. L'évolution du degré de plissement des jugales supérieures semble un bon indicateur de changements climatiques : c'est surtout dans les couches anciennes qu'on trouve des dents très plissées, témoins de conditions relativement humides, alors qu'à partir du membre F un assèchement est suggéré par l'abondance de dents peu plissées.

Le genre *Equus* apparaît à partir du membre G, il y a environ 2 MA. Il est surtout connu en G et en L. La majorité des restes du membre G peuvent être attribués à une forme voisine d'*E. numidicus* d'Afrique du Nord : jugales supérieures à protocônes courts, jugales inférieures sténoniennes, membres grâciles, taille élevée. Mais on trouve aussi une espèce à métapodes beaucoup plus grands et peut-être une espèce de petite taille qui ont été provisoirement rapportées à *E. cf. stemonis vireti* et à *E. cf. burchelli boehmi*. L'*Equus* du membre L n'est connu que par des jugales supérieures à protocônes plus longs qu'en G, qui ont été rapportées à *E. grevyi* ?

La question de la coexistence des genres *Hipparion* et *Equus* a déjà été discutée à plusieurs reprises (Eisenmann et Brunet, 1973 ; Eisenmann, 1975 ; Eisenmann, 1976A). D'un point de vue biostratigraphique, il serait intéressant de préciser l'époque où le genre *Hipparion* disparaît de la faune africaine. L'étude actuelle prouve qu'il est encore présent il y a moins d'un million d'années (L9) mais il pourrait avoir survécu plus longtemps : Hooijer (1975, p. 44 et 45) signale quelques jugales inférieures dans le Bed IV d'Olduvai (qui s'étend de -0,7 à -0,4 MA environ). Contrairement à ce qui s'est passé en Europe, où *Hipparion* et *Equus* ont à peine coexisté, les deux genres se seraient côtoyés en Afrique pendant près d'un million et demi d'années.

REMERCIEMENTS

Parmi les nombreuses personnes et institutions qui ont suscité, encouragé et aidé à la réalisation de ce travail, nos remerciements vont tout spécialement à Y. Coppens qui nous a proposé l'étude des Équidés récoltés par les missions françaises dans l'Omo ainsi qu'à R. Leakey, à la RCP 292 du CNRS et aux fondations Wenner Gren et Singer Polignac qui ont subventionné plusieurs séjours d'étude au Kenya et en Éthiopie. Nous remercions aussi R. Leakey, D. Johanson, M. Taieb et E. Heintz qui nous ont donné accès aux collections inédites d'Équidés de l'Est Turkana, de l'Afar et de La Puebla de Valverde, utilisées ici comme éléments de comparaison.

La liste des responsables de collections ostéologiques actuelles et fossiles que nous voudrions remercier pour leur accueil et leur aide serait trop longue et nous sommes obligés d'exprimer globalement notre reconnaissance à tous les personnels des musées d'Allemagne, Angleterre, Belgique, Éthiopie, France, Italie, Hollande, Kenya, Suisse et URSS.

E. Heintz a accepté de relire et critiquer ce travail. Les sections des dents, après inclusion en résine, ont été réalisées par M. Verbecke, les figures par Mme Laroche, la majeure partie des photographies par M. Kandaroun. Le montage des planches est dû à Mlle Vrain. Nous les remercions tous de leur collaboration.

BIBLIOGRAPHIE

- ARAMBOURG C. (1938). — Mammifères du Maroc. *Mém. Soc. Sc. nat. Maroc*, Rabat, 46: 1-74, 15 fig., 9 pl.
- (1947). — Contribution à l'étude géologique et paléontologique du Bassin du Lac Rodolphe et de la Basse Vallée de l'Omo. Deuxième partie: Paléontologie. (Mission scientifique de l'Omo, t. 1, fasc. 3). Édit. Mus., Paris: 231-562, 91 fig., 40 pl.
- (1970). — Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Arch. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, (7) X: 1-128, 67 fig., 24 pl., tabl. 57.
- AZZAROLI A. (1965). — The two Villafranchian Horses of the Upper Valdarno. *Palaeontogr. ital.*, 59 (n.s. 29): 1-12, 3 fig., 10 pl.
- BONNEFILLE R. (1976). — Palynological evidence for an important change in the vegetation of the Omo Basin between 2.5 and 2. million years. In: COPPENS Y. et al., Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin, The Univ. Chicago Press, 421-431, 4 fig., 5 tabl.
- BROWN F.H., LAJOIE K.R. (1971). — Radiométric Age Determination on Pliocene-Pleistocene Formations in the Lower Omo Basin, Ethiopia. *Nature*, 229, n° 5285: 483-485, 2 tabl.
- COPPENS Y. (1975). — Évolution des Mammifères, de leurs fréquences et de leurs associations, au cours du Plio-Pléistocène dans la basse vallée de l'Omo en Éthiopie. *C. R. Acad. Sc.*, Paris, 281-D: 1571-1574, 1 fig.
- CURTIS G.H., DRAKE R.E., CERLING T., HAMPEL J.H. (1975). — Age of KBS tuff in Koobi Fora Formation, East Rudolf, Kenya. *Nature*, 258, n° 5534: 395-398, 2 fig., 3 tabl.
- DE GIULI C. (1972). — On the type of *Equus stenonis* Cocchi. *Paleontogr. ital.*, 68 (n.s. 38): 35-49, 3 fig., 21 tabl., 11 pl.
- DE GIULI C., HEINTZ E. (1974 A). — *Gazella borbonica* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia), nouvel élément de la faune villafranchienne de Montopoli, Valdarno inférieur, Pisa, Italie. *Atti Soc. tosc. Sc. nat.*, Pisa, Mem., ser. A, LXXXI: 227-237, 3 tabl., 3 pl.
- (1974 B). — *Croizetoceros ramosus* (Cervidae, Artiodactyla, Mammalia) de Montopoli, nouvel élément de la faune villafranchienne d'Italie. *Atti Soc. tosc. Sc. nat.*, Pisa, ser. A, LXXXI: 241-251, 1 tabl., 1 pl.
- EISENMANN V., BRUNET J. (1973). — Présence simultanée de Cheval et d'Hipparion dans le Villafranchien moyen de France à Roccaneyra (Puy-de-Dôme); étude critique de cas semblables (Europe et Proche-Orient). Intern. Coll., «The Boundary between Neogene and Quaternary», Coll. Pap. IV: 104-122, 1 fig., 2 tabl., Moscou.
- EISENMANN V., DE GIULI C. (1974 A). — Caractères distinctifs entre vrais Zèbres (*Equus zebra*) et Zèbres de Chapman (*Equus burchelli antiquorum*) d'après l'étude de 60 têtes osseuses. *Mammalia*, n° 3, 38: 509-543, 7 fig., 4 tabl.
- (1974 B). — Caractères distinctifs des premières phalanges antérieures et postérieures chez certains Équidés actuels et fossiles. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, (7) XVI, n° 4: 352-361, 8 fig., 4 tabl.
- EISENMANN V. (1975). — Nouvelles interprétations des restes d'Équidés (Mammalia, Perissodactyla) de Nihowan (Pléistocène inférieur de la Chine du Nord): *Equus teilhardi* nov. sp. *Geobios*, Lyon, n° 8, fasc. 2: 125-134, 3 tabl.
- (1976 A). — Equidae from the Shungura formation. In: COPPENS Y. et al., Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin, Univ. Chicago Press, 225-233, 1 fig., 8 tabl.
- (1976 B). — A preliminary note on Equidae from the Koobi Fora formation, Kenya. *Ibid.*, 234-237, 4 tabl.
- (1976 C). — Nouveaux crânes d'Hipparions (Mammalia, Perissodactyla) plio-pléistocènes d'Afrique orientale (Éthiopie et Kenya): *Hipparion* sp., *Hipparion* cf. *ethiopicum* et *Hipparion afarense* nov. sp. *Geobios*, n° 9, fasc. 5: 577-605, 1 fig., 9 tabl., 7 pl.
- (1976 D). — Le protostylide: valeur systématique et signification phylétique chez les espèces actuelles et fossiles du genre *Equus* (Perissodactyla, Mammalia). *Z.f. Säugetierkunde*, 41 (6): 349-365, 10 fig., 4 tabl.
- (1977). — Les Hipparions africains: valeur et signification de quelques caractères des jugales inférieures. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 3^e série, n° 438, Sc. de la Terre 60: 69-87, 4 fig., 4 tabl., 1 pl.
- (1980). — Caractères spécifiques et problèmes taxonomiques relatifs à certains hipparions africains. In: Actes du 8^e Congrès Panafricain de Préhistoire et des études du Quaternaire. Nairobi, septembre 1977. Ed.: R.E. Leakey et B.A. Ogot. 77-81, 2 fig.
- FITCH F.J., FINDLATER J.C., WATKINS R.T., MILLER J.A. (1974). — Dating of the rock succession containing fossil hominids at East Rudolf, Kenya. *Nature*, 251, n° 4572: 213-215, 1 fig.
- FITCH F.J., HOOKER P.J., MILLER J.A. (1976). — ⁴⁰Ar/³⁹Ar dating of the KBS tuff in Koobi Fora formation, East Rudolf, Kenya. *Nature*, 263, n° 5580: 740-744, 6 fig., 1 tabl.
- GAUTIER F., HEINTZ E. (1974). — Le gisement villafranchien de La Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Sc. de la Terre 36, n° 228: 113-136, 5 fig., 2 pl.
- GINSBURG L. (1975). — Étude paléontologique des Vertébrés pliocènes de Pont-de-Gail (Cantal). *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, (7) XVII, n° 5: 752-759, 1 fig., pl. VII.
- GROMOVA V. (1949). — [Histoire des chevaux (genre *Equus*) dans l'Ancien Monde]. 2^e partie: (Évolution et classification du genre). *Trudy paleontol. Inst., Akad. Nauk. SSSR*, XVII, n° 2: 1-162, 15 fig., 30 tabl.
- (1952). — [Les Hipparions (genre *Hipparion*)]. *Trudy paleontol. Inst., Akad. Nauk. SSSR*, XXXVI: 1-475, 136 tabl., 13 pl., 17 tabl. h.t.
- HEINTZ E. (1969). — Signification stratigraphique du genre *Gazella* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) dans les formations villafranchiennes de France. *C. R. Somm. Soc. géol. Fr.*, Paris, fasc. 4: 127-128, 1 tabl.
- HEINZELIN J. de, HAESAERTS P. (1976). — Plio-Pleistocene formations of the Lower Omo Basin with particular reference to Shungura formation. In: COPPENS Y. et al., Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin, The Univ. Chicago Press, 24-49, 4 fig., 2 tabl.

- HOOIJER D.A. (1958). – An early Pleistocene Mammalian Fauna from Bethlehem. *Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.)*, Geol. 3/8: 267-292.
- HOOIJER D.A., MAGLIO V.J. (1974). – Hipparions from the Late Miocene and Pliocene of North-western Kenya. *Zool. Verhandl.*, Leiden, n° 134: 1-32, 2 fig., 11 tabl., 8 pl.
- HOOIJER D.A. (1975). – Miocene to Pleistocene Hipparions of Kenya, Tanzania and Ethiopia. *Zool. Verhandl.*, Leiden, n° 142: 1-75, 1 fig., 19 pl.
- (1976). – Evolution of the Perissodactyla of the Omo Group Deposits. In: COPPENS Y. *et al.*, Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin, The Univ. Chicago Press, 209-213, 3 tabl.
- HOPWOOD A.T. (1937). – The former distribution of caballine and zebrine Horses in Europe and Asia. *Proc. Zool. Soc.*, London, 106: 897-912, part VI, Paper 51, 2 fig., 2 pl.
- HURFORD A.J., GLEADOW A.J.W., NAESSER C.W. (1976). – Fission-track of pumice from the KBS tuff, East Rudolf, Kenya. *Nature*, 263, n° 5580: 738-740, 1 tabl.
- JOLEAUD L. (1933). – Un nouveau genre d'Équidé quaternaire de l'Omo (Abyssinie): *Libyhipparion ethiopicum*. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, (5) III: 7-27; pl. I.
- LEAKEY M.D., HAY R.L., CURTIS G.H., DRAKE R.E., JACKES M.K., WHITE T.D. (1976). – Fossil hominids from the Laetolil Beds. *Nature*, 262: 460-466, 7 fig.
- MATTHEWS S.C. (1973). – Notes on open nomenclature and on synonymy lists. *Paleontology*, 16, part 4: 713-719.
- PRAT F. (1964). – Contribution à la classification des Équidés villafranchiens. *P. V. Soc. Linn. Bordeaux*, CI (101): 14-32, 3 tabl., 2 pl.
- SAVAGE D.E., CURTIS G.H. (1970). – The Villafranchien Stage Age and its radiometric dating. *Geolog. Soc. America*, Inc. Spec. Pat. 124, 207-231, 3 fig., 6 tabl.
- SHUEY R.T., BROWN F.H., CROES M.K. (1974). – Magnetostratigraphy of the Shungura Formation, southwestern Ethiopia: fine structure of the lower Matuyama Polarity Epoch. *Earth planet. Sci. Litt.*, 23: 249-260, 6 fig., 2 tabl.
- TAGAND R., BARONE R. (1954). – Anatomie des Équidés domestiques. T. II: Splanchnologie et angeiologie; fasc. 1: Appareil digestif. Lab. d'Anatomie, Ecol. nat. vétér., Lyon, 456 p.
- TAIEB M., JOHANSON D.C., COPPENS Y., ARONSON J.L. (1976). – Geological and palaeontological background of Hadar hominid site, Afar, Ethiopia. *Nature*, 260, n° 5549: 289-293.
- TCHERNOV E. (1975). – Rodent faunas and environmental changes in the Pleistocene of Israel. In: Rodents in desert environments, I. Prakash & P.K. Ghosh Edit., The Hague: 331-362, 6 fig., 6 tabl.
- VAN HOEPEN E.C.N. (1930). – Fossile Pferde van Cornelia O.V.S. *Paleont. Navors. Nas. Mus.*, Bloemfontein, 2, 2: 13-24, 22 fig.
- VIRET J. (1954). – Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens. *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 4: 1-200, 43 fig., 33 pl.

PLANCHE 1

Incisives inférieures et jugales supérieures d'Hipparion de l'Omo. Grandeur naturelle

Fig. 1. – Arcade mandibulaire, 18-1968-363 et 364, vue occlusale. Shungura C.

Fig. 2. – I₁ et I₂ associées, AL 155-6, vue occlusale. Afar, Denen Dora.

Fig. 3. – I₁, 158-1973-395, vue occlusale. Shungura C. «*H. ? aff. sitifense*» ?

Fig. 4. – I₁, 57/5-1972-181, vue linguale. Shungura E.

Fig. 5. – I₂, 76-1969-133, vue linguale, Shungura F.

Fig. 6. – I₁, K7-1969-163, vue linguale. Shungura L. *H. cornelianum* ?

Fig. 7. – M¹ ou M², 212/1-1974-716, vue occlusale. Shungura B.

Fig. 8. – P², 81-1969-109, vue occlusale. Shungura A.

Fig. 9. – P³ ou P⁴, 84-1970-692, vue occlusale. Shungura E. «*H. ? aff. sitifense*» ?

Fig. 10. – P², 84-1970-688, vue occlusale. Shungura E. «*H. ? aff. sitifense*» ?

Fig. 11. – M¹ ou M², 33-1974-3985, vue occlusale. Shungura F. «*H. ? aff. sitifense*» ?

Fig. 12. – M¹ ou M², 108-1972-15, vue occlusale. Shungura F.

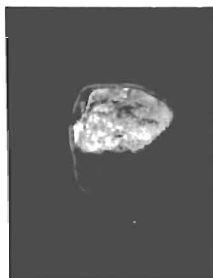
Fig. 13. – M¹ ou M², 75i-1970-1073, vue occlusale. Shungura G.



1



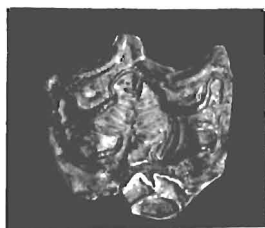
2



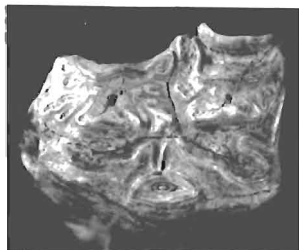
3



4



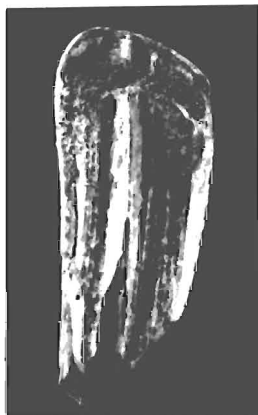
7



8



5



6



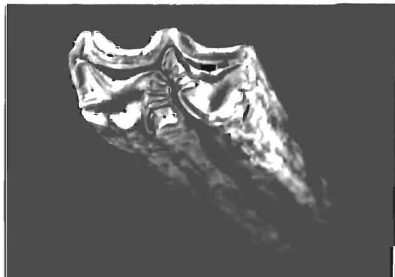
9



10



11



12



13

PLANCHE 2

Jugales inférieures d'Hipparion de l'Omo.

Vues occlusales en grandeur naturelle, sauf indication contraire

Fig. 1. – P₃ ou P₄, 41-1973-991. Shungura B.

Fig. 2. – P₃ ou P₄, 82-1969-110. Shungura B.

Fig. 3. – M₁ ou M₂, 286-1967-512, vue de la section à 15 mm des racines. Shungura B.

Fig. 4. – M₁ ou M₂, 3-1970-701. Shungura B-C.

Fig. 5. – Série inférieure, 58-1968-3000. Shungura F.

Fig. 6. – Série inférieure, 118-1972-5. Shungura F.

Fig. 7. – P₃ ou P₄, 76-1969-145. Shungura F.

Fig. 8. – M₁ ou M₂, 33-1973-3140. Shungura F. «*H. ? aff. sitifense*» ?

Fig. 9. – Ectostylides associés de la molaire précédente, x 20 environ.

Fig. 10. – M₁ ou M₂, 1C-1967-689. Shungura F.

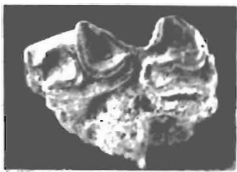
Fig. 11. – M₁ ou M₂, 233-1973-4144. Shungura G.

Fig. 12, 13, 14, 15. – P₃, P₄, M₁ et M₂ d'une même série, 35-1973-1685, 1686, 1681 et 1684, sectionnées à mi-hauteur. Shungura G.

Fig. 16. – Mêmes dents avant section en vue vestibulaire, x 2/3, avec la P₂, 35-1973-1682 et la M₃ - 1687.

Fig. 17. – M₁ ou M₂, 40-1968-3015. Shungura C.

Fig. 18. – La même molaire en vue vestibulaire, x 2/3.



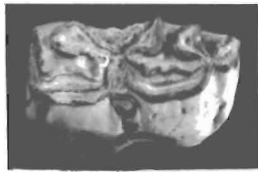
1



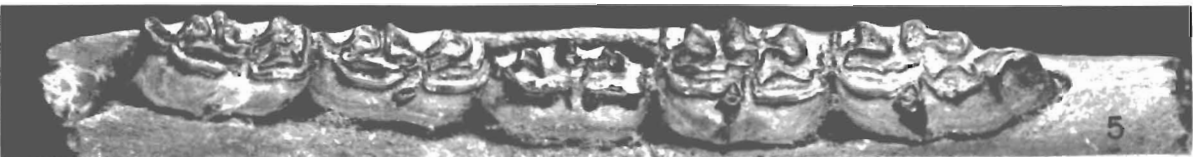
2



3



4



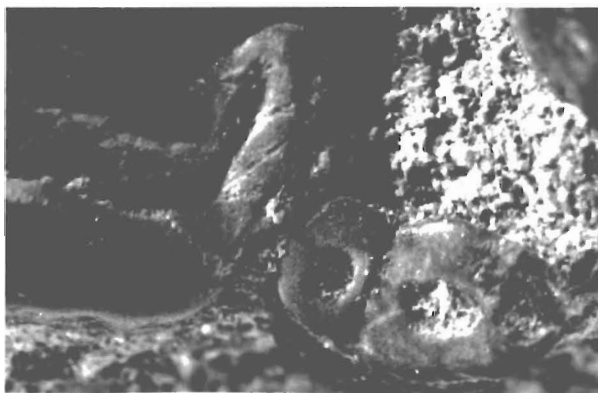
5



6



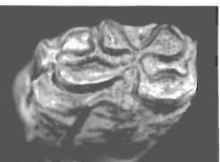
7



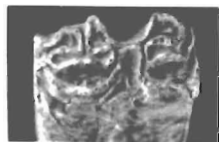
9



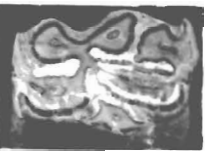
10



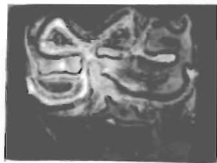
8



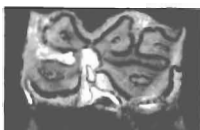
11



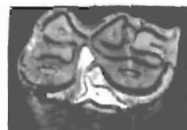
12



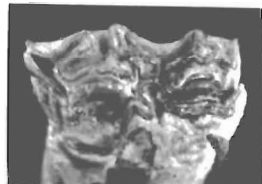
13



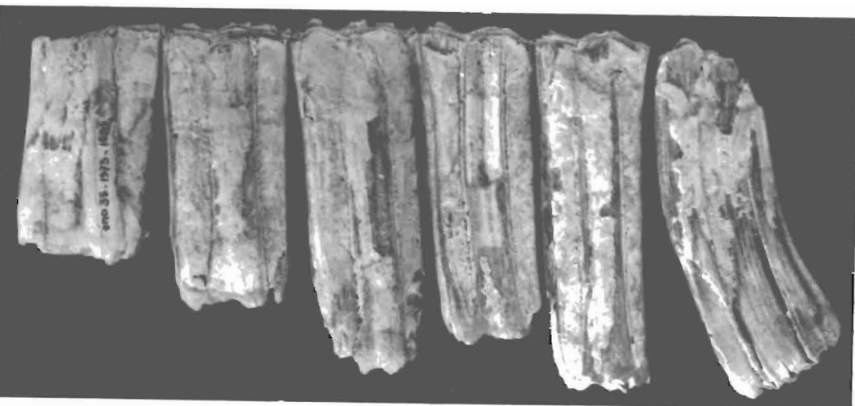
14



15



17



16



18

PLANCHE 3

Os des membres d'Équidés de l'Omo.

x 1/2 de la grandeur naturelle, sauf indication contraire

Fig. 1. – Tibia, VEO-1967-757, vue distale, x 2/3. Shungura G. *Hipparion*.

Fig. 2. – Tibia, 78-1970-2380, vue distale. Shungura G. *Equus*.

Fig. 3. – Fragment d'astragale, 215-1973-2553, vue postérieure, x 1. Shungura G. *Hipparion*.

Fig. 4. – Calcaneum, L 28-22, vue interne. Shungura F. «*H. ? aff. sitifense*» ?

Fig. 5 et 6. – Première phalange de doigt principal, 57/5-1972-38, vues antérieure et postérieure. Shungura E. «*H. ? aff. sitifense*» ?

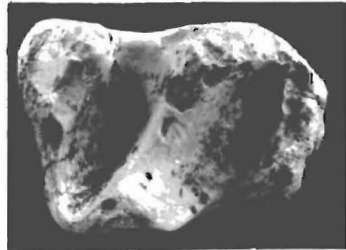
Fig. 7 et 8. – Première phalange de doigt principal, 153-1973-234, vues antérieure et postérieure. Shungura Tuff D.
Hipparion de taille moyenne.

Fig. 9 et 10. – Première phalange de doigt principal, B-1971-106, vues antérieure et postérieure. Shungura B.
Hipparion afarense ?

Fig. 11. – Métacarpien III, 118-1972-6 et 7, vue antérieure. Shungura F. «*H. ? aff. sitifense*» ?

Fig. 12 et 13. – Fragment distal de Métatarsien III, 153-1973-1003, vues antérieure et postérieure. Shungura D.
Hipparion de taille moyenne.

Fig. 14. – Fragment distal de Métatarsien III, 41-1968-3004, vue antérieure. Shungura B. *Hipparion afarense* ?



1



2



3



4



5



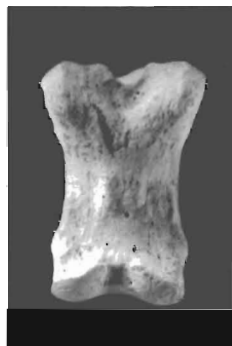
7



9



6



8



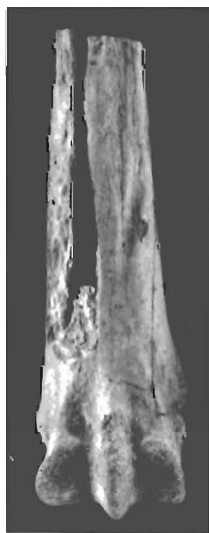
10



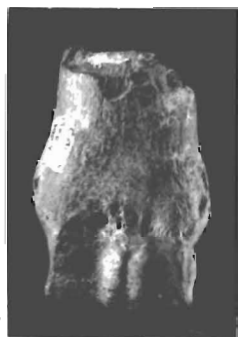
11



12



13



14

PLANCHE 4

Jugales supérieures et inférieures d'Equus de l'Omo.

Vues occlusales en grandeur naturelle, sauf indication contraire

Fig. 1. -- M², K20-1972-6. Shungura L. *E. grevyi* ?
1a : la même en vue linguale.

Fig. 2. . P³, 29-1968-1820. Shungura G. *E. numidicus* ?
2a : la même en vue linguale.

Fig. 3. ... P², 75-1969-124. Shungura G. *E. numidicus* ?

Fig. 4. – M¹ ou M², K7-1969-175. Shungura L. *E. grevyi* ?

Fig. 5. – M¹ ou M², 75-1969-151. Shungura G. *E. numidicus* ?

Fig. 6. – M¹ ou M², K7-1969-174. Shungura L. *E. grevyi* ?

Fig. 7. – M¹ ou M², 75-1969-123. Shungura G. *E. numidicus* ?

Fig. 8. -- P³ ou P⁴, 78-1968-3026. Shungura G. *E. numidicus* ?

Fig. 9. – Série molaire inférieure, 78-1970-2407. Shungura G. *E. numidicus* ?

Fig. 10. – P₂, 75-1969-117. Shungura G. *E. numidicus* ?

Fig. 11. – P₃ ou P₄, 252-1967-414. Shungura G. *E. numidicus* ?

Fig. 12. – P₃ ou P₄, 75s-1970-589. Shungura G. *E. numidicus* ?

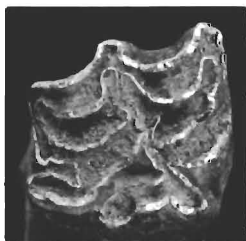
Fig. 13. – M₁ ou M₁, 1933-9-397. Niveau inconnu. *E. cf. burchelli boehmi*.

Fig. 14. – M₁ ou M₂, 75-1970-764. Shungura G. *E. numidicus* ?

Fig. 15. – P₃ ou P₄, K7-1969-172. Shungura L. *E. grevyi* ?

Fig. 16. – M₁ ou M₂, 75-1969-118. Shungura G. *E. numidicus* ?

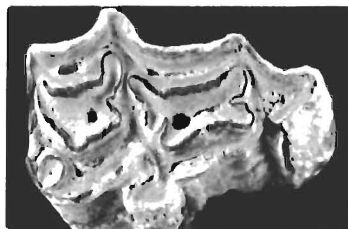
Fig. 17. – Série jugale inférieure, 113-1972-40, x 2/3. Shungura G. *E. numidicus* ?



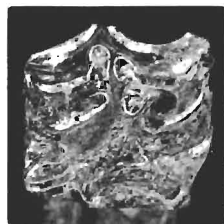
1



2



3



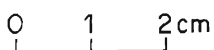
4



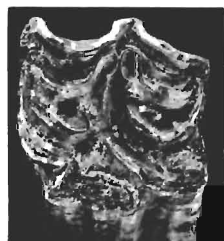
1a



2a



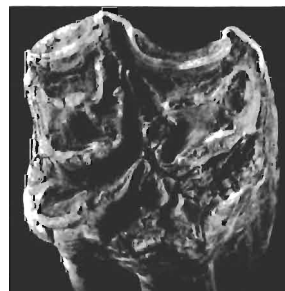
5



6



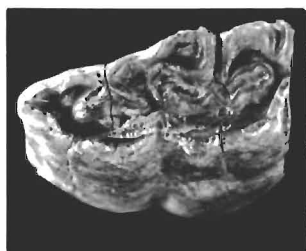
7



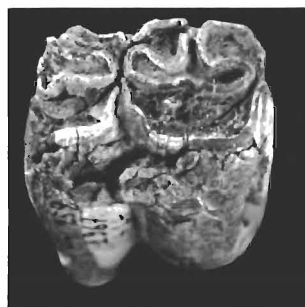
8



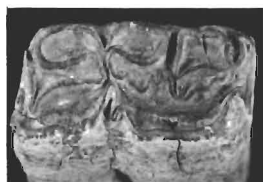
9



10



11



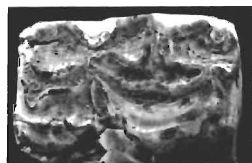
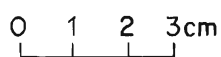
12



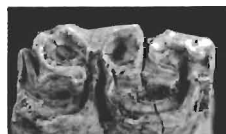
13



14



15



16



17

PLANCHE 5

Os des membres d'Equus de l'Omo.

Vues antérieures x 1/2 de la grandeur naturelle

Fig. 1. – MT III, P764-1970-2989. Shungura Hi. *E. numidicus* ?

Fig. 2. – Extrémité proximale de MT III, VEO-1967-775. Shungura G. *E. cf. burchelli boehmi*.

Fig. 3. – Extrémité proximale de MC III, 75-1971-1547. Shungura G. *E. cf. stenonis vireti*.

3a: extrémité distale du même, 75-1971-101.

Fig. 4. – MC III, 215-1974-1. Shungura G. *E. numidicus* ?

Fig. 5. – Première phalange antérieure, 75-1971-102. Shungura G. *E. numidicus* ?

Fig. 6. – Extrémité distale de tibia, 78-1970-2380, vue postérieure. Shungura G. *E. numidicus* ?

Fig. 7. – Extrémité distale de tibia, 256-1973-5274, vue postérieure. Shungura G. *E. numidicus* ?

Fig. 8. – Extrémité distale de MC III, 215-1973-2546. Shungura G. *E. numidicus* ?

Fig. 9. – Première phalange antérieure associée au précédent, 215-1973-2547.

Fig. 10. – Première phalange antérieure, 253-1973-5116. Shungura G. *E. numidicus* ?

Fig. 11. – Première phalange postérieure, 75-1969-208. Shungura G. *E. numidicus* ?



1

0 2 4cm



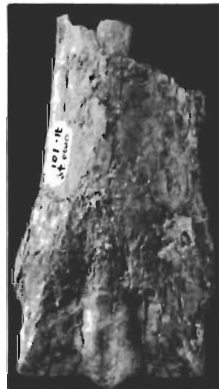
2



2a



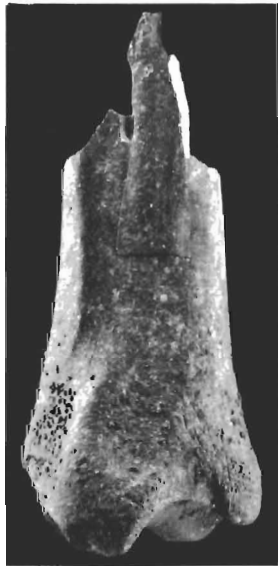
3



3a



4



6



8



10



5



7



9



11