

Abstract

While some recent discoveries of Hipparion in East Africa justify the creation of new species, many finds are too fragmentary and are commonly referred to old species as H.africanum, H.primigenium or H.sitifense. A revision of the material belonging to the north-african species and of the specimens referred to, enables to make the following remarks.

H.africanum is a well enough documented species, differing from H.primigenium by : more gracile limb bones, greater hypsodonty, lesser plication of the upper cheek teeth, lack of ectostylids on the lower cheek teeth. For these reasons, it seems better to consider H.africanum as a good species and not as a synonym of H.primigenium. H.africanum is known from Bou Hanifia and is approximately 12 MY old.

North-and east-african fossils referred to H.primigenium can be divided into two groups which may represent two evolutive stages. To the first group belong teeth and limb bones of larger size than in H.africanum; the hypsodonty is lesser; upper cheek teeth are usually more plicated; lower cheek teeth are hipparionine and bear rare and little developed ectostylids or none at all. These kinds of Hipparions come from Beglia, Ngorora and Nakali; their age is miocene. In the second group, size and plications are the same as in the first one, but lower cheek teeth are caballine : Kanapoi, Ekora, Chemeron; ages are between 5 and 4 MY.

H.sitifense is a poorly known species. Upper cheek teeth are moderately plicated; lower cheek teeth are hipparionine, without ectostylids. The little size is the only point by which H.sitifense can at the moment be told apart from H.africanum. The occurrence of specimens of intermediate dimensions may even hinder any distinction and suggest an evolutionary decrease of size leading from H.africanum to H.sitifense. At the moment H.sitifense is supposed to be an upper pliocene species but morphologically, it is akin to miocene african Hipparions.

Most of the east-african fossils (6.5 to 2 MY) referred to H. ? aff.sitifense or cf.sitifense are bigger than the north-african H.sitifense. Lower cheek teeth are frequently caballine and bear ectostylids. The occurrence of these more evolved characters in stratigraphically older Hipparions is against any phyletic relation between the north african upper pliocene H.sitifense and the east african H. ? aff.sitifense and H.cf.sitifense.

Proceedings of the 8th Panafrikan Congress of Prehistory and Quaternary Studies ; Nairobi September 1977 ; Eds: R.E. Leakey and B.A. Ogot. Published in 1980

# Caractères spécifiques et problèmes taxonomiques relatifs à certains hipparions africains

VÉRA EISENMANN

Les restes d'*Hipparion* récoltés en Afrique orientale depuis une dizaine d'années élargissent notre connaissance de ce groupe mais posent aussi de difficiles problèmes d'attribution. Certains gisements ont fourni des éléments anatomiques variés et relativement abondants qui ont permis de définir de nouvelles espèces (Eisenmann 1976; Hooijer & Maglio 1973). Ailleurs, quelques dents isolées ont été attribuées ou rapprochées de telle ou telle espèce anciennement décrite en Afrique (*H.africanum*, *H.sitifense*, *H.albertense*) ou en Europe (*H.primigenium*). A l'heure actuelle il paraît utile de rappeler les informations essentielles dont nous disposons sur ces espèces afin de voir dans quelle mesure certains fossiles africains peuvent leur être rapportés.

## *H.AFRICANUM* ET *H.PRIMIGENIUM*

### *L'Hipparion de Bou Hanifia*

Le genre *Hipparion* apparaît pour la première fois en Afrique à Bou Hanifia (ou Oued el Hammam, Algérie) il y a environ 12 millions d'années (m.a.) (Chabbar Ameur *et al.* 1976). L'*Hipparion* de Bou Hanifia a été décrit par Arambourg (1959) sous le nom de *H.africanum*. Dans sa révision des hipparions de l'ancien monde, Forstén (1968) met cette espèce en synonymie avec *H.primigenium*. D'après sa diagnose (Forstén 1968: 15), *H.primigenium* possède, entre autres caractères, une taille moyenne ou grande, des membres courts et robustes, des dents à couronnes plutôt courtes, des jugales supérieures très plissées, des jugales inférieures avec proto- et ectostylides et des fosses préorbitaires.

Il convient d'ajouter à la diagnose de Forstén deux caractères: le développement normal des troisièmes incisives supérieures et inférieures et le dessin 'hipparionien' des jugales inférieures selon la terminologie de Gromova (Eisenmann 1977).

L'examen de l'*Hipparion* de Bou Hanifia montre qu'il s'écarte par certains points de la diagnose de *H.primigenium* proposée par Forstén:

- (1) Ses membres sont plutôt graciles, caractère déjà noté par Forstén (1968: 26).
- (2) Les indices d'hypsodontie sont relativement élevés: en suivant la méthode de Forstén, l'indice est de 292 pour une  $M_1$  vierge extraite d'une mandibule (1951-9-6) et de 295 pour une autre  $M_1$  très peu usée (1951-9-305). D'après les données de Forstén (1968: tableau 5), les indices d'hypsodontie moyens de diverses populations d'*H.primigenium* varient de 209 à 244.
- (3) Le plissement de l'émail des jugales supérieures est relativement faible: sur 44 dents, 21 plis en moyenne. D'après les données de Forstén (1968: fig. 9 et p. 43), ce nombre se trouve dans la zone de chevauchement des *H.primigenium* (21 à 33 plis en moyenne) et des *H.mediterraneum* (17 à 24 plis en moyenne).
- (4) Contrairement à *H.primigenium*, les jugales inférieures définitives de l'*Hipparion* de Bou Hanifia ne présentent pas d'ectostylide. Arambourg (1959: 84) avait déjà remarqué ce point; l'examen attentif de 25 jugales de cet *Hipparion*

ne m'a pas non plus montré d'ectostylide, même sur les dents très usées et celles où le cément est à peu près absent (on sait qu'un ectostylide de faible hauteur peut être caché par le cément à la base de la couronne).

Pour toutes ces raisons, il est préférable de conserver à l'*Hipparion* de Bou Hanifia le nom d'*H.africanum* proposé par Arambourg.

### *Fossiles attribués à H.africanum et H.primigenium*

Les autres fossiles que différents auteurs ont attribués à *H.africanum* ou *H.primigenium* proviennent des lignites de Marceau (Algérie), des argiles de Camp-Berteaux (Maroc), des couches supérieures de la formation de Beglia (Tunisie), de la formation de Ngorora, de la région de Nakali, de l'unité 1 de Lothagam, des formations de Kanapoi, Ekora et Chemeron et des couches d'Aterir (Kenya).

(1) *Formes plus anciennes.* Arambourg (1959: 15) considérait le gisement de Marceau comme contemporain de celui de Bou Hanifia. Il y a décrit trois jugales d'*Hipparion* (Arambourg 1959: 86) qu'il a attribuées à *H.africanum*. Les jugales de Marceau (Fig. 1 A, B, et C) sont plus grandes que celles d'*H.africanum* et se rapprochent par la taille de celles de Nombreville (Espagne) attribuées à *H.koenigswaldi* (Sondaar 1961: 249) ou *H.primigenium koenigswaldi* (Alberdi 1974: tableaux 10 et 11). La prémolaire supérieure a 16 plis d'émail, la molaire, 19 plis. La  $P_2$  ne présente pas d'ectostylide.

L'*Hipparion* de la formation de Beglia (Miocène supérieur) a été étudié par Forstén (1972) sous le nom d'*H.primigenium*. Les métapodes sont représentés par une douzaine de fragments proximaux et distaux; ils semblent robustes (Forstén 1972: 9). Sur 65 jugales supérieures le nombre moyen de plis est de 24 (Forstén 1972: 9 et tableau 3). L'indice d'hypsodontie moyen calculé sur 16 jugales est de 226 (Forstén 1972: 10). Sur les jugales inférieures, la double boucle est hipparionienne, l'ectostylide est présent sur près de la moitié des prémolaires (6 sur 15) et sur une molaire sur 23; les dents sont parmi les plus grandes des *H.primigenium* (Forstén 1972: 9, 10 et tableau 2). La comparaison avec *H.africanum* montre des différences de morphologie (plissement, ectostylides, hypsodontie) et de taille, en particulier au niveau des diamètres sus-articulaires distaux des métapodes qui sont plus grands chez l'*Hipparion* de Beglia. Par leurs dimensions (mesurées à la base de la couronne par Forstén), les jugales supérieures de Beglia se rapprochent de celles de Marceau, mesurées de la même manière.

Les membres D et E de la formation de Ngorora ont livré quelques restes d'*Hipparion*. D'après les datations radiométriques, ces fossiles auraient entre 10 et 8.5 m.a. (Bishop & Pickford 1975). L'étude du matériel a été faite par Hooijer (1975) qui l'a attribué à *H.primigenium*. Sur l'unique prémolaire supérieure entière il y a 26 plis fossettes et 2 plis caballins bifides (Hooijer 1975: 14). Les jugales inférieures sont hipparioniennes et sans ectostylides, sauf sur une lactéale (Hooijer 1975: pl. 1, et pl. 3, fig. 2). La troisième incisive supérieure n'est pas réduite (Hooijer 1975: 12). L'unique première phalange tombe dans les limites de variation des

six phalanges de *Beglia* mesurées par Forstén (Hooijer 1975: 15). Par leur taille, les dents de Ngorora se rapprochent de celles de Marceau et de *Beglia*; elles sont plus grandes que celles de Bou Hanifia.

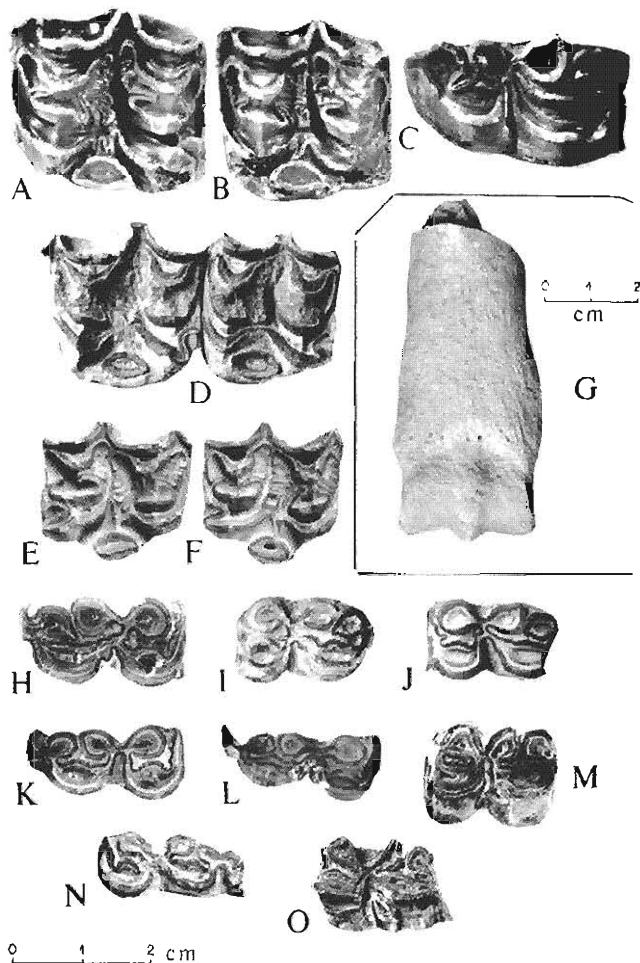


Fig. 1. A-C, *Hipparion primigenium*, Marceau (Algérie); A, pré-molaire supérieure gauche,  $\times 1$ ; B, molaire supérieure gauche,  $\times 1$ ; C,  $P_2$  gauche,  $\times 1$ ; D, *Hipparion africanum*, Bou Hanifia (Algérie);  $P^4$  et  $M^1$  gauches de la série 1951-9-7,  $\times 1$ . E et F, *Hipparion sitifense*, Ain el Hadj Baba (Algérie);  $P^4$  et  $M^1$  droites,  $\times 1$ . G, *Hipparion sitifense*, Cimetière de Saint-Arnaud (Algérie); extrémité distale de MT III 1931-A-6,  $\times 1$ . H et K, *Hipparion* sp. Amama 2 (Algérie); H, pré-molaire inférieure droite,  $\times 1$ ; K, Molaire inférieure droite,  $\times 1$ . I, J et N, *Hipparion sitifense*, Chaabet el Maatjan (Algérie); I, J, pré-molaires inférieures gauches,  $\times 1$ ; N,  $M_3$  gauche,  $\times 1$ . L, *Hipparion sitifense*, Cimetière de Saint-Arnaud (Algérie); molaire inférieure droite 1931-1-7,  $\times 1$ . M et O, *Hipparion?* aff. *sitifense*, Formation de Shungura, Omo (Ethiopie); M, molaire inférieure gauche 58-1968-3586 (membre E5-F1),  $\times 1$ ; O,  $M^3$  gauche 233-1973-4133 (membre G),  $\times 1$ .

Une faune un peu plus jeune que celle de Ngorora a été trouvée à Nakali; l'*Hipparion* de Nakali a été décrit par Aguirre & Alberdi (1974) et attribué à *H. africanum*. On remarque cependant que les jugales supérieures de Nakali sont plus grandes que celles de Bou Hanifia et semblent plus plissées: on trouve une moyenne de 25 plis sur 6 dents. Ces caractères les rapprochent plus du matériel de Ngorora et de *Beglia*. Sur les neuf jugales inférieures, l'ectostylide est toujours absent (Aguirre & Alberdi 1974: 150); métaconide

et métastylide sont arrondis (Aguirre & Alberdi: 151) ce qui caractérise les jugales hipparioniennes. Une prémolaire inférieure (NAK 69-180) est en tous points semblable à celles de Ngorora figurées par Hooijer (1975: pl. 1); cependant, une molaire très peu usée (NAK 69-24), dont j'ai pu aussi examiner le moulage grâce à l'obligeance de M.T. Alberdi, présente une double boucle plus anguleuse qui pourrait passer pour 'caballine' si l'usure était plus avancée. L'indice d'hypsodontie (calculé selon la méthode de Forstén) est d'environ 255.

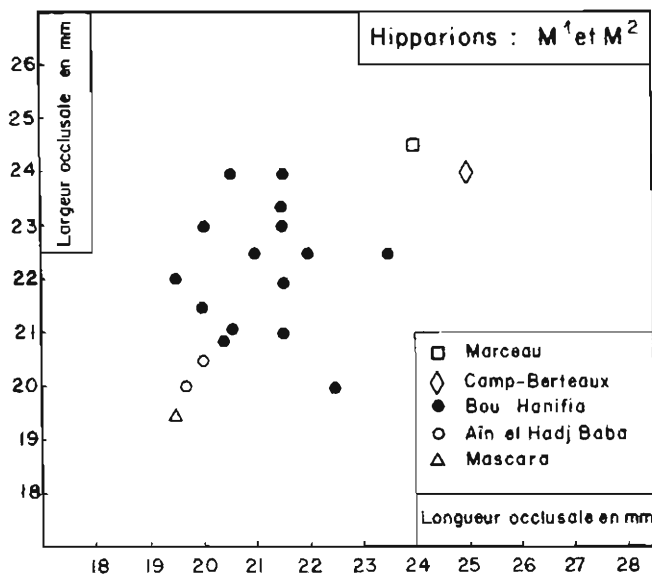


Fig. 2. *Hipparion primigenium*, *H. africanum* et *H. sitifense* d'Afrique du Nord: longueurs et largeurs occlusales (mm) des  $M^1$  et  $M^2$ .

Au total, les hipparions africains miocènes appartiennent probablement à au moins deux espèces. *H. africanum* est la mieux connue et se trouve à Bou Hanifia il y a environ 12 m.a. Des formes de plus grande taille, à métapodes plus robustes se trouvent à Marceau, Ngorora, Nakali et *Beglia*. Si on en juge d'après les indices d'hypsodontie calculés à *Beglia* (sur 16 jugales) et à Nakali (sur une jugale), ces hipparions étaient moins hypsodontes qu'*H. africanum* (deux jugales). A l'exception de celles de Marceau, les jugales supérieures sont plus plissées que chez *H. africanum*; la valeur spécifique ou adaptative de cette différence reste à préciser. Les rapports exacts de ces hipparions avec *H. primigenium*, espèce vallésienne européenne, sont inconnus mais l'appellation de *H. primigenium* peut leur être conservée dans un but de simplification. *H. africanum* et les *H. primigenium* miocènes d'Afrique ont en commun un type hipparionien de double boucle et une absence de réduction des troisièmes incisives; les ectostylides sont absents (Bou Hanifia, Marceau, Ngorora, Nakali) ou peu développés (*Beglia*).

(2) *Formes plus récentes*. D'après Chabbar Ameer *et al.* (1976), le gisement de Melka el Ouidane (ou Camp-Berteaux) a été daté d'environ 7.5 m.a.; cependant d'après Jaeger (communication personnelle), il serait probablement plus récent: 5 à 6 m.a. Une molaire supérieure de Camp-Berteaux a été décrite par Ennouchi et Jeannette (1954) et attribuée par Arambourg (1956: 95-96) à *H. africanum*. Ses dimensions sont semblables à celles de la molaire de Marceau (Fig. 1A) mais le plissement de l'émail est plus fort (23 plis).

Les gisements kenyens qui seront brièvement examinés

maintenant s'étendent entre environ 6 m.a. (Unité I de Lothagam; Hooijer & Maglio 1974: 4) et 4 m.a. (Chemeron, Aterir; Bishop *et al.* 1971). Les spécimens de Chemeron et Aterir ont été attribués par Aguirre et Alberdi (1974: 153 et 154) à *H. albertense* et à une espèce du sous-genre *Stylohipparion*. Hooijer (1975: 27 et 28) a montré que *H. albertense* était un *nomen vanum*. Il rapporte à *H. primigenium* les fossiles de Chemeron et Aterir ainsi que certains spécimens de Lothagam, Kanapoi et Ekora. Tous ces hipparions ont en commun une taille assez grande et des jugales supérieures très plissées. Le crâne juvénile d'Ekora (Hooijer & Maglio 1974: pl. 4) présente une fosse préorbitaire bien marquée; les troisièmes incisives supérieures des couches d'Aterir ne sont pas réduites (Hooijer 1975: 13). On a vu que ces caractères se trouvaient également chez les hipparions africains plus anciens. Cependant deux différences notables distinguent le second groupe du premier: la présence d'ectostylides plus développés (Aguirre & Alberdi 1974: 154; Hooijer 1975: 19) et le dessin caballin de certaines jugales inférieures (Aguirre & Alberdi 1974: 154; Hooijer & Maglio 1974: pl. 6, fig. 1; Hooijer 1975: 18).

(3) *Discussion*. L'association de caractères communs et différents pose un problème de nomenclature: doit-on, comme Hooijer, insister sur les points communs et conserver le nom de *primigenium* à ces formes postvallésiennes? doit-on appliquer un nom différent à un taxon qui se distingue, au moins par un caractère anatomique, de son ancêtre supposé? La première solution a l'avantage de ne pas encombrer la nomenclature de nouveaux noms, créés pour des espèces insuffisamment connues. En revanche elle peut mener à des généralisations abusives: l'*Hipparion* de la formation d'Hadar, vieux de 2,5 à 3 m.a. environ (Aronson *et al.* 1977) pourrait être attribué à *H. primigenium* au vu du plissement de l'émail des jugales supérieures; pourtant la structure crânienne (Eisenmann 1976) prouve qu'il s'agit d'une espèce très différente. Il semble donc prudent d'adopter une solution intermédiaire en distinguant deux groupes chez les *H. primigenium* africains:

Groupe I: jugales inférieures hipparioniennes (Ngorora, Nakali);

Groupe II: jugales inférieures caballines (Kanapoi, Chemeron).

L'absence de jugales inférieures dans les gisements de Melka el Ouidane et Aterir interdit d'attribuer ces *H. primigenium* à l'un ou l'autre des deux groupes; de même, les données sur les jugales inférieures de Marceau et Lothagam I sont actuellement insuffisantes.

On remarquera que les groupes proposés ne tiennent pas compte de la fréquence ou du développement de l'ectostylide. Un travail précédent (Eisenmann 1977) a montré les difficultés liées à l'étude de cette structure. Tant qu'on ne disposera pas d'un matériel suffisamment riche provenant de niveaux mio-pliocènes (6 à 4 m.a.), l'utilisation taxonomique de l'ectostylide restera problématique.

L'interprétation paléontologique de ces groupes d'hipparions est actuellement impossible. Seul l'avenir peut montrer si les deux groupes correspondent à des stades évolutifs d'une ou de plusieurs lignées d'*Hipparion* ou si les hipparions du deuxième groupe n'ont aucun lien phylétique avec ceux du premier.

## *H. SITIFENSE* ET LE PROBLÈME DES HIPPARIONS DE PETITE TAILLE

### L'Hipparion du Cimetière de Saint-Arnaud

*H. sitifense* a été décrit par Pomel (1897: 14, pl. I et II) sur deux jugales supérieures et un calcaneum fragmentaire provenant du gisement du Cimetière de Saint-Arnaud, en Algérie. Le lieu actuel de conservation de ce matériel est inconnu. En se fondant sur la figuration de Pomel, Arambourg (1956) estime les dimensions occlusales d'une molaire à 23 mm

sur 22,5. Mais il faut noter que Pomel ne donne pas de mensurations pour ces dents et ne précise pas l'échelle à laquelle elles sont figurées. Les descriptions de Pomel et d'Arambourg ne suffisent donc pas à donner une idée précise de ce qu'était *H. sitifense*.

Heureusement le matériel découvert par la suite dans le même gisement (Arambourg 1956: 822) et conservé au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris, améliore notre connaissance de cette espèce. Ce matériel, non publié jusqu'à présent, comprend des fragments d'os des membres et une jugale inférieure numérotés de 1931-A-1 à 1931-A-10. Tous ces éléments sont de petite taille. Le calcaneum mesure moins de 95 mm de long alors que la longueur d'un calcaneum de Bou Hanifa est de 108 mm. Une extrémité distale de MT III (Fig. 1G) présente des diamètres articulaire de 30 mm et sus-articulaire de 32 mm; sur 5 MT III de Bou Hanifa, les mêmes diamètres varient de 34,5 à 37 mm et de 35,5 à 38 mm. La molaire inférieure (Fig. 1L), peu usée, mesure 22 mm sur 10 au niveau de sa face occlusale et 20,5 mm sur 10,5 à mi-couronne; ces dimensions sont un peu plus faibles que celles observées à Bou Hanifa.

*H. sitifense* est donc une espèce légèrement plus petite que *H. africanum*. La taille de ses jugales supérieures est inconnue mais on peut la supposer plus petite que celle estimée par Arambourg; le plissement est modéré: 20 plis sur la molaire figurée par Pomel puis par Arambourg. La jugale inférieure est hipparionienne et ne présente pas d'ectostylide. L'indice d'hypsodontie ne peut pas être calculé sur les molaires connues, mais il devait être proche de celui de *H. africanum*.

### Fossiles attribués ou rapprochés de *H. sitifense*

Arambourg (1956) a attribué à *H. sitifense* divers spécimens algériens:

(1) Séries supérieures de Mascara (Arambourg 1956: fig. 2 et pl. 26).

(2) Jugales supérieures (Fig. 1E et F) et fragments d'os des membres d'Aïn el Hadj Baba (Thomas 1884: pl. II; Arambourg 1956: pl. 26).

(3) Jugales supérieure et inférieures (Fig. 1I, J et N) de Chaabet el Maatgna, au sud de Saint-Donat.

Ces spécimens ressemblent à l'*H. sitifense* de Saint-Arnaud par leurs jugales inférieures hipparioniennes sans ectostylides et par leur taille en général petite; cependant, un fragment distal de MT III de Aïn el Hadj Baba présente des diamètres articulaire et sus-articulaire un peu plus grands (32 et 33 mm au lieu de 30 et 32 mm). Le nombre de plis moyens calculé sur six jugales supérieures de Mascara et quatre d'Aïn el Hadj Baba est seulement de 16 mais la différence de plissement avec la molaire de Saint-Arnaud peut être imputée à la forte usure des dents de Mascara: sur les jugales moins usées de Aïn el Hadj Baba, la moyenne est de 21 plis.

Les spécimens rapportés à *H. sitifense* sont toujours plus petits que ceux d'*H. africanum* mais les différences de taille peuvent être très faibles. La Fig. 2 montre que les molaires de Aïn el Hadj Baba sont à peine plus petites que celles de Bou Hanifa; les dimensions du MT III de Aïn el Hadj Baba sont intermédiaires entre celles du MT III de Saint-Arnaud et celles du plus petit MT III de Bou Hanifa. Le nombre moyen de plis d'émail est semblable chez *H. sitifense* et *H. africanum*; les jugales inférieures n'ont pas d'ectostylides et sont hipparioniennes dans les deux espèces. Les ressemblances morphologiques et les différences de taille parfois faibles rendent difficile l'attribution de certaines pièces, comme le montre le cas suivant.

Deux jugales inférieures vierges ont été récoltées par J.J. Jaeger dans le bassin de Setif el Eulma (ou Saint-Arnaud). La prémolaire a été récoltée dans un niveau lenticulaire gréseux situé entre Amama 1 et Amama 2; la molaire a été trouvée un peu au-dessus de Amama 2. D'après Jaeger (communication personnelle), les deux dents proviennent de Amama 2 où une troisième jugale inférieure a été ensuite

trouvée in situ. Après section à mi-couronne, on constate que les deux dents ont une double boucle hipparionienne (Fig. 1H et K). Il n'y a pas d'ectostylide. Les dimensions des trois dents permettent de les attribuer soit à un petit *H. africanum*, soit à un grand *H. sitifense*. Un défaut de conservation de la base de la molaire interdit le calcul de l'indice d'hypsodontie mais celui-ci est manifestement proche de ceux qu'on a trouvés chez *H. africanum*.

L'impossibilité d'arriver à une détermination de ces dents est d'autant plus navrante que leur âge est assez bien déterminé: d'après les études de Jaeger (1977), Anama 2 est vieux d'environ 8 m.a. Si ces dents appartenaient à un *H. africanum*, elles prouvent la persistance de cette espèce en Afrique du Nord pendant près de 4 m.a. Si elles appartenaient à un *H. sitifense*, cette espèce ne peut plus être considérée comme caractéristique du Pliocène supérieur (Arambourg 1956). On peut enfin envisager que *H. africanum* a subi une réduction de taille au cours de son évolution et que *H. sitifense* est son descendant. Pour le moment, les deux espèces paraissent très proches mais leurs rapports ne pourront être précisés que par la découverte de fossiles plus nombreux et plus variés.

En Afrique de l'Est, un certain nombre de fossiles de taille relativement petite ont été rapportés à *H. cf. sitifense* ou à *H. ? aff. sitifense* par Hooijer et Maglio (1974) et Hooijer (1975). Ils proviennent de l'unité 1 de Lothagam, des formations de Lukeino, Kanapoi, Ekora et Chemeron (Kenya) et de la formation de Shungura (Ethiopie).

Dans l'unité 1 de Lothagam (environ 6 m.a.), ont été récoltés 14 dents isolées et des os des membres que Hooijer et Maglio (1974: 20) attribuent à *H. cf. sitifense*. Cette attribution repose sur une comparaison avec les séries supérieures de Mascara et avec la molaire supérieure décrite et figurée par Pomel (dont les dimensions ont été probablement surévaluées par Arambourg 1956). Autant qu'on puisse en juger d'après ce qu'on connaît de *H. sitifense* et d'après les mesures données par Hooijer et Maglio, seules une P<sup>2</sup> (LT 158) et une M<sub>3</sub> (LT 161) de Lothagam sont aussi petites que celles de *H. sitifense* (P<sup>2</sup> de Mascara et M<sub>3</sub> de Chaabet el Maatgna). Si tous les autres éléments, en particulier le MC III, appartiennent au même *Hipparion*, l'*H. cf. sitifense* de l'Unité 1 de Lothagam devait être une espèce en moyenne plus grande que *H. sitifense* d'Afrique du Nord. Les deux formes ont en commun l'absence d'ectostylide. Nous manquons d'éléments pour juger de la forme de la double boucle chez *H. cf. sitifense*.

Les mêmes remarques sur la taille s'appliquent à une jugale d'Ekora et à trois jugales de Kanapoi (environ 4 m.a.: Hooijer & Maglio 1974: 4): ces dents sont à peine plus petites que celles d'*H. africanum*. Il faut noter que la M<sub>3</sub> de Kanapoi (Hooijer & Maglio 1974: 26 et pl. 8, fig. 4) présente un ectostylide et une double boucle plutôt caballine; ces caractères la différencient d'*H. sitifense*.

Dans des niveaux de la formation de Lukeino vieux d'environ 6.5 m.a. (Pickford 1975), ont été récoltés une molaire supérieure, trois jugales inférieures et deux fragments distaux de métapodes attribués par Hooijer (1975: 25) à *H. ? aff. sitifense*. Par leurs dimensions, les dents sont proches de *H. sitifense* mais deux jugales inférieures sur trois ont un ectostylide. Les diamètres distaux des MC III sont plus grands que chez *H. sitifense*.

La formation de Chemeron (vieux d'environ 4 m.a.) a fourni quatre jugales inférieures et trois supérieures. De ce matériel, seule la molaire inférieure KNM-BC 371 sans ectostylide, a les dimensions d'*H. sitifense*.

Un nombre plus élevé de spécimens attribués au même taxon (Hooijer 1975: 22) provient des membres B, C, E, F et G de la formation de Shungura. Leur âge va de 3 à 2 m.a. environ (Shuey *et al.* 1974). La plupart des dents et les fragments de métapodes sont plus grands que chez *H. sitifense*. Les jugales inférieures portent des ectostylides. L'étude du matériel récolté par les missions françaises dans la vallée de l'Omo (Eisenmann, sous presse) a montré la présence de trois

tailles différentes d'*Hipparion* dans la formation de Shungura. Les éléments les plus petits, qui peuvent être attribués à '*H. ? aff. sitifense*', proviennent surtout du membre F. Les jugales supérieures sont assez peu plissées, les jugales inférieures sont caballines, avec des ectostylides (Fig. 1M et O), et sont parfois difficiles à distinguer des jugales inférieures de taille moyenne.

#### Discussion

Ainsi on retrouve pour *H. sitifense* et les hipparions africains de petite taille le même type de problème qui s'était posé pour *H. primigenium* mais à un degré plus grave. Comme l'a noté Hooijer, *H. sitifense* est une espèce dont on ne connaît ni le crâne ni les incisives. Les jugales sont peu nombreuses, ainsi que les fragments d'os des membres. Le niveau stratigraphique, Pliocène supérieur d'après Arambourg, n'est pas formellement établi. Les fossiles est-africains rapprochés de cette espèce nord-africaine en diffèrent souvent par la taille et la morphologie. Ils proviennent de niveaux compris entre 6.5 et 2 m.a.; leurs relations phylétiques entre eux et avec *H. sitifense* sont problématiques (Hooijer 1975: 23 et 24).

D'après ce que nous savons des hipparions africains, les formes miocènes (Bou Hanifia, Ngorora, Nakali) ont des doubles boucles hipparioniennes et ne présentent guère d'ectostylides. Entre environ 6 et 4 m.a., ces hipparions donnent naissance ou sont remplacés par des formes à jugales inférieures caballines avec ectostylides. Morphologiquement *H. sitifense* se rattache aux formes miocènes. Si on admet un âge pliocène supérieur pour *H. sitifense*, cette espèce doit être considérée comme une relique. Les formes contemporaines ou plus anciennes d'Afrique de l'Est (Shungura, Kanapoi, Lukeino) sont plus modernes qu'*H. sitifense* et ne peuvent donc pas avoir des rapports phylétiques avec lui. Il n'est pas justifié actuellement de créer un nom pour ces hipparions est-africains de petite taille qui sont trop mal connus. Cependant, si on continue à les désigner sous les termes de '*cf. sitifense*' ou '*aff. sitifense*', il convient de garder à l'esprit le caractère très improbable de ce rapprochement.

#### RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

L'examen de certains fossiles nord-africains du genre *Hipparion* permet de faire le point sur nos connaissances des espèces *africanum* et *sitifense*.

*H. africanum* est une espèce de taille moyenne, à membres relativement graciles, à hypsodontie moyenne, à jugales supérieures moyennement plissées. Les jugales inférieures sont hipparioniennes et ne portent pas d'ectostylides. D'après certains de ces caractères, *H. africanum* se distingue de *H. primigenium* avec qui Forstén l'avait mis en synonymie. Il semble préférable de ressusciter le nom d'*africanum* pour cet *Hipparion* assez bien documenté. Jusqu'à présent, *H. africanum* n'est reconnu avec certitude que dans le gisement de Bou Hanifia, vieux d'environ 12 m.a.

Certains fossiles d'Afrique du Nord et de l'Est ont été rapportés à *H. primigenium*. A l'intérieur de cet ensemble assez mal connu il est possible de reconnaître deux groupes qui correspondent peut être à deux stades évolutifs:

(1) Groupe I: hipparions miocènes de Beglia (Afrique du Nord) et de Ngorora et Nakali (Afrique de l'Est). Les jugales inférieures sont hipparioniennes, à ectostylides peu ou pas développés; les jugales supérieures sont en général plus plissées et l'hypsodontie est plus faible que chez *H. africanum*; les jugales et les os des membres sont plus grands que chez *H. africanum*.

(2) Groupe II: hipparions pliocènes de Kanapoi, Ekora, Chemeron (Afrique de l'Est), âges de 5 à 4 m.a. Les jugales supérieures sont aussi plissées et aussi grandes que dans le premier groupe mais les jugales inférieures sont caballines.

*H. sitifense* est une espèce mal documentée. Le degré d'hypsodontie, probablement moyen, n'est pas connu de façon précise. Les jugales supérieures sont moyennement

plissées, les jugales inférieures sont hipparioniennes, sans ectostylides. La taille, un peu plus petite que chez *H. africanum*, est le seul caractère qui permette actuellement de distinguer ces deux espèces nord-africaines. L'existence de certains fossiles de taille intermédiaire interdit parfois toute distinction et suggère la possibilité d'une évolution de *H. africanum* en *H. sitifense* par réduction de taille. *H. sitifense* est considéré comme appartenant au Pliocène supérieur mais sa morphologie le rapproche des hipparions africains miocènes.

Parmi les fossiles est africains rapprochés de *H. sitifense*, la plupart témoignent d'une taille nettement supérieure; les jugales inférieures présentent fréquemment des ectostylides et des doubles houches caballines. La présence de ces caractères 'évolués' chez les petits hipparions mio-pliocènes d'Afrique

de l'Est (*H.?* aff. *sitifense* et cf. *sitifense*) et leur absence chez les petits hipparions, en principe Pliocènes supérieur, d'Afrique du Nord (*H. sitifense*) interdit d'imaginer un lien phylétique entre les deux groupes.

Je remercie MM. Coppens et Jaeger qui m'ont confié l'étude de fossiles récoltés dans la vallée de l'Omo et le bassin de Setif et Eulma et Madame Alberdi qui m'a aimablement procuré des photographies et des moulages de spécimens de Nakali, Lukeino, Chemeron et Aterir. Je remercie aussi M. Verbeke pour la section et le polissage de certains spécimens, Madame Larocque et MM. Serrette et Kandarou pour l'exécution de la figure et des photographies, Madame Brondel pour la frappe du manuscrit. Enfin je remercie Monsieur Heintz pour ses critiques et MM. Ginsburg et Jaeger pour les renseignements communiqués sur les gisements nord-africains.

#### REFERENCES

- Aguirre, E. & Alberdi, M.T. (1974). *Hipparion* remains from the northern part of the Rift Valley (Kenya). *Verhandelingen Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen, Amsterdam*, ser. B, **77**, 146-157.
- Alberdi, M.T. (1974). El género *Hipparion* en España. Nuevas formas de Castilla y Andalucía, revision e historia evolutiva. *Trabajos sobre Neogeno-Cuaternario, Madrid*, **3**, 1-146.
- Arambourg, C. (1956). Sur des restes d'*Hipparion sitifense* Pomel, des calcaires lacustres de Mascara (Oran). *Bulletin de la Société géologique de France*, 6<sup>e</sup> sér., **6**, 817-827.
- Arambourg, C. (1959). Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. *Publications du Service de la carte géologique de l'Algérie*, n.s. *Paléontologie*, **4**, 1-161.
- Aronson, J.L., Schmitt, T.J., Walter, R.C., Taieb, M., Tiercelin, J.J., Johanson, D.C., Naeser, C.W. & Nairn, A.E.M. (1977). New geochronologic and palaeomagnetic data for the hominid-bearing Hadar Formation of Ethiopia. *Nature*, **267**, 323-327.
- Bishop, W.W., Chapman, R., Hill, A. & Miller, J.A. (1971). Succession of Cainozoic vertebrate assemblages from the northern Kenya Rift Valley. *Nature*, **233**, 389-394.
- Bishop, W.W. & Pickford, M.H.L. (1975). Geology, fauna and palaeoenvironments of the Ngorora Formation, Kenya Rift Valley. *Nature*, **254**, 185-192.
- Chabbar Ameur, R., Jaeger, J.-J., Michaux, J. (1976). Radiometric age of early *Hipparion* fauna in North-west Africa. *Nature*, **261**, 38-39.
- Eisenmann, V. (1976). Nouveaux crânes d'hipparions (Mammalia, Perissodactyla) plio-pléistocènes d'Afrique orientale (Ethiopie et Kenya): *Hipparion* sp., *Hipparion* cf. *ethiopicum* et *Hipparion afarensis* nov. sp. *Géobios*, n° 9, 577-605.
- Eisenmann, V. (1977). Les hipparions africains: valeur et signification de quelques caractères des jugales inférieures. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 3<sup>e</sup> sér., *Science de la terre*, **60**, 69-87.
- Eisenmann, V. (sous presse). Les équidés de l'Omo. *Travaux de paléontologie de la Mission internationale de l'Omo (Ethiopie)*.
- Ennouchi, E. & Jeannette, A. (1954). L'*Hipparion* de Camp-Berteaux, près de Taourirt (Maroc oriental). *Notes et mémoires du Service géologique du Maroc*, **10** (122) 65-75.
- Forstén, A.M. (1968). Revision of the Palearctic *Hipparion*. *Acta Zoologica fennica*, **119**, 1-134.
- Forstén, A.M. (1972). *Hipparion primigenium* from southern Tunisia. *Notes du Service géologique*, n° 35; *Travaux de géologie de la Tunisie*, n° 5; *Formation de Beglia*, fasc. 1, 7-28.
- Hooijer, D.A. & Maglio, V.J. (1973). The earliest *Hipparion* south of the Sahara, in the late Miocene of Kenya. *Verhandelingen der Koninklijke Nederlandsche Akademie van Wetenschappen, Amsterdam*, ser. B, **76**, 311-315.
- Hooijer, D.A. & Maglio, V.J. (1974). Hipparions from the Late Miocene and Pliocene of North-western Kenya. *Zoologische verhandelingen, Leiden* n° 134, 1-32.
- Hooijer, D.A. (1975). Miocene to Pleistocene hipparions of Kenya, Tanzania and Ethiopia. *Zoologische verhandelingen, Leiden*, n° 142, 1-75.
- Jaeger, J.-J. (1977). Les faunes de Rongeurs du Miocène supérieur et moyen du Maghreb. *Paleovertebrata* **7**(2).
- Pickford, M. (1975). Late Miocene sediments and fossils from the northern Kenya Rift Valley. *Nature*, **256**, 279-284.
- Pomel, A. (1897). "Homme, singe, carnassiers, équidés suilliens., ovidés". Les Equidés. *Monographies du Service de la carte géologique de l'Algérie*, n.s. *Paléontologie*, 1-44.
- 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 and planetary science letters*, **23**, 249-260.
- Sondaar, P.Y. (1962). Les hipparions de l'Aragon méridional. *Estudios geologicos. Instituto de Investigaciones "Lucas Mallada"*, **17**, 209-305.
- Thomas, Ph. (1884). Recherches stratigraphiques et paléontologiques sur quelques formations d'eau douce de l'Algérie. *Mémoires de la Société géologique de France. Géologie*, 3<sup>e</sup> sér. **3**, 1-53.