

Évolution des faunes de Mammifères dans le Plio-Pléistocène de la basse vallée de l'Omo (Éthiopie) : apports de l'analyse factorielle

Denis Geraads et Yves Coppens

C.R. Acad. Sci. Paris,
t. 320, série II a,
p. 625 à 637,
1995

Résumé Des analyses factorielles effectuées sur les nombreux taxons et localités du Plio-Pléistocène de l'Omo montrent que, si le temps est bien le premier facteur d'évolution des associations fauniques, ces changements, dans lesquels le climat joue un rôle essentiel, ne sont ni réguliers, ni continus. Le membre F, par exemple, semble attester un épisode particulièrement ouvert et sec dans une évolution générale marquée par une ouverture des milieux. Dans la partie la mieux documentée de la séquence (membre G inférieur et moyen), des associations fauniques distinctes témoignent sans doute de mosaïques d'habitats, les Artiodactyles non-Bovidés, ainsi que les Reduncini, s'opposant aux autres Bovidés, aux Théropithèques et aux Hominidés, les autres Primates se situant à part.

Mots-clés : Faune de Mammifères, Plio-Pléistocène, Ethiopie, Paléoécologie des Hominidés, Analyse des correspondances.

D. G. : UMR 152 du CNRS,
Musée de l'Homme,
place du Trocadéro,
75116 Paris, France
et Laboratoire de Paléontologie
des Vertébrés
et Paléontologie Humaine,
Case 106, Université Paris-VI,
4, place Jussieu,
75252 Paris Cedex 05, France ;

Y. C. : Chaire de Paléanthropologie
et Préhistoire,
place Marcelin-Berthelot, 75005 Paris,
France.

Abstract Evolution of Mammalian faunas in the Plio-Pleistocene of the lower Omo Valley, Ethiopia: contribution of correspondence analysis

Correspondence analysis on the numerous taxa and localities of the Plio-Pleistocene of the Omo Valley confirm that time is the main evolutionary factor of the faunal associations, but these changes, in which climate also play a great role, are neither regular nor continuous. Member F, for instance, documents an especially open and dry event within a general evolution towards an opening of the environments. In the richest part of the series (lower and middle member G), distinct faunal associations must reflect mosaic habitats, non-Bovid Artiodactyls and Reduncines being opposed to other Bovids, Theropithecines and Hominids; other Primates stand apart.

Keywords: Mammalian Fauna, Plio-Pleistocene, Ethiopia, Hominid paleoecology, Correspondence analysis.

Abridged English Version INTRODUCTION

THE fossiliferous localities of the lower Omo basin, discovered in 1902, were first surveyed by Arambourg in 1932-1933 (Arambourg, 1947), but without precise stratigraphic recording of the collected material. Between 1967 and 1974 a French-American mission cleared up the stratigraphy of the fossiliferous formations, the main one being the Shungura Formation, divided into 11 members, lettered A-H and J-L, each of them being divided into units; the ages of the bases of each member are: Mursi: 3.99

±0.04 Ma; B-10: 2.95 Ma; D: 2.42-2.58 Ma; F: 2.32-2.39 Ma; G: 2.32-2.34 Ma; H-2: 1.83-1.85 Ma.

Following the discovery of the first human fossil (Arambourg and Coppens, 1967), more than 200 others were recovered (Coppens, 1970, 1971, 1973; Bonnefille *et al.*, 1973; Howell and Coppens, 1973; Howell, Coppens and de Heinzelin, 1973), among more than 20,000 determined fossils.

Faunal changes towards an opening of the environment (Coppens, 1975 *a* and *b*) have been confirmed by various lines of evidence (Gentry, 1985; Boaz, 1985; Geraads, 1994;

Note

présentée par
Yves Coppens.

remise le 2 mai 1994,
acceptée après révision
le 10 février 1995.

Dechamps and Maes, 1985; Bonnefille and Vincens, 1985), but a global analysis of the fauna had yet to be performed, and could only be achieved by multivariate methods.

DATA

Number of specimens of each taxon in each locality was counted either from the computerized catalogue completed in 1974 by the Berkeley team under the direction of Howell, using the determinations made by the specialists of each group, or directly from the publications. The resulting data matrix was submitted to correspondence factor analysis (SPAD.N package, (c) CISIA).

The variables used (columns) are the following: cranial and dental elements for Proboscideans (Beden, 1979) and Suids (Cooke, pers. comm.); all generically determined specimens for Perissodactyls (Guérin, 1985; Hooijer and Churcher, 1985; Eisenmann, 1985); all specimens for Hippos (without generic distinction) and Giraffes (determined to specific level by F.C. Howell); cranial and dental specimens for Primates, including Hominids (Coppens, 1970, 1971, 1973; Howell, Coppens and de Heinzelin, 1974; Ramirez-Rozzi, 1992). For Bovids, horn-cores (determined at specific level by Gentry), were treated as separate variables from teeth and jaws, often determined at tribal level only.

The rows of the data matrix are the fossiliferous localities, the smaller ones within the same geographic area and stratigraphic position being grouped into "super-localities".

RESULTS

On an analysis performed on Bovid horn-cores and all elements of other taxa (figure 1), the first axis mostly reflects chronology, but for each Bovid taxon, horn-cores are shifted in respect to teeth, in the same way as American localities are shifted in respect to French ones. This provides evidence for a collecting bias, which we tried to avoid by correcting the number of horn-cores so that their proportion to the total number of Bovid specimens remains constant.

An analysis performed using these corrected variables clusters by members the localities of members B, D, E, F, and H-L (figure 2) but

those from member C are more scattered and some localities from upper C tend to come back close to B (figure 3). Member F is also less close to G than was E. A major change occurs in E.

Some of the variables explaining the spatial pattern are the stages of evolutionary lineages (of *Elephas recki*, *Notochoerus*, *Kolpochoerus*), but some others have more climatic meaning. From Mursi to B, monkeys and Suids suggest a closed woodland; from C to E most of the changes may be time-related, in woodland or wet bushland; member F is more open and dry. Increase in Reduncines in G must be linked with that of wet grasslands, perhaps with more irregular rainfalls, which strongly decrease in the upper part of the sequence. Cluster analysis shows that the main splitting occurs in lowermost member G.

When only Bovid horn-cores are used (figure 4), localities from Mursi to C are scattered along an axis in plane 1-3, but direction changes from member D to middle G, with a deviation in F parallel to the direction followed in upper G and later.

Cluster analysis of taxa has also been performed in order to test their ecological similarities (i.e. their preferential associations). We chose units G1-G13 (many localities within a short time-span), and used either French or American sites, either lower G1-G13 or upper G1-G13, or all combined, in order to check the robustness of the associations. Although the clusters are not clear-cut, and taphonomic factors may have played a small role, three main groups can be distinguished (figure 5): A) All Suids + *G. gracilis* + *Menelikia*, plus perhaps also Hippos, Proboscideans, *K. sigmoidalis* and *Ceratotherium*. Suids appear less ecologically different from each other than Cooke (1985) surmised. This group might be adapted to an open humid environment. B) Papionini and Colobini stand apart; they were probably fitted to a more forested environment. C) The last group includes all other taxa; *Theropithecus* is always associated with Hominids (and not with Hippos contrary to Jolly's interpretations, 1972), and *Aepyceros* to *Tragelaphus*.

The association Suids-Hippos-Giraffes is already set in earlier members (figure 6); they are opposed to Primates, which always stand apart.

CONCLUSION

Our results demonstrate that faunal changes, mainly towards more open and dry habitats (Coppens, 1975) are neither regular, nor continuous, since there are even some reversals. They can be seen as fluctuating equi-

libria between at least two types of environments, as evidenced by preferential faunal associations. Thus, the major change, at the base of member G, might document the spreading of an environment favored by Suids and Reduncines at the expense of the one favored by *Theropithecus* and Hominids.

I. INTRODUCTION

Découverts par du Bourg de Bozas dès 1902, les gisements plio-pléistocènes de la basse vallée de l'Omo en Ethiopie ne furent systématiquement exploités qu'en 1932-1933 par une équipe française dirigée par C. Arambourg, qui rapporta au Muséum de Paris plusieurs tonnes de fossiles (Arambourg, 1947). Malgré tout leur intérêt, cette collection et la monographie qui lui est consacrée, la première du genre sur une grande faune plio-pléistocène d'Afrique, ne sont, hélas, que partiellement exploitables de nos jours, C. Arambourg n'ayant pas précisé la provenance stratigraphique des spécimens recueillis.

En 1967 fut montée une expédition internationale, avec l'objectif de découvrir des restes humains à l'Omo. La mission kényenne qui en faisait partie à l'origine s'étant rapidement retirée, l'expédition se composait d'une mission française, co-dirigée par C. Arambourg et l'un de nous (Y. C.), puis à partir de la mort de C. Arambourg en 1969, dirigée par l'un de nous (Y. C.) seulement et d'une partie américaine dirigée par F. Clark Howell. Au total, 9 missions se sont succédé entre 1967 et 1976 dans la vallée de l'Omo.

Par rapport aux autres gisements du Plio-Pléistocène africain, la série de l'Omo offre l'avantage d'une lecture détaillée et relativement aisée de la chronologie. La formation principale, essentiellement fluviatile, dite de Shungura, qui couvre plusieurs centaines de kilomètres carrés, a pu être subdivisée en 11 membres, A-H et J-L. Chacun est subdivisé en unités et débute par un tuf. Les âges de la base des membres et des principaux tufs sont les suivants (Brown *et al.*, 1985) : Mursi : 3,99 ± 0,04 Ma ; B-10 : 2,95 Ma ; D : 2,42-2,58 Ma ;

F : 2,32-2,39 Ma ; G : 2,32-2,34 Ma ; H-2 : 1,83-1,85 Ma.

Le premier fossile humain, décrit sous le nom de *Paraustralopithecus aethiopicus* par Arambourg et Coppens (1967) fut découvert dès la première année, et plus de 200 autres lui ont succédé (Coppens, 1970, 1971, 1973 ; Bonnefille *et al.*, 1973 ; Howell et Coppens, 1973 ; Howell, Coppens et de Heinzelin, 1973).

Plusieurs dizaines de milliers de fossiles de Vertébrés ont été découverts dans la formation de Shungura ; celle, voisine, d'Usno, contemporaine du membre B a, quant à elle, livré environ un millier de fossiles déterminés, et celle de Mursi, plus ancienne, quelques dizaines seulement.

L'étude de l'évolution des principaux groupes de Mammifères, dont les grandes lignes avaient été exposées dès 1975 (Coppens, 1975 *a et b*), suggérait déjà l'existence de changements climatiques, allant surtout dans le sens d'une ouverture des milieux.

Ces événements affectant les faunes ont pu être confirmés par les études spécialisées portant, soit sur des groupes particuliers (Bovidés : Gentry, 1985), soit sur des aspects écologiques (Boaz, 1985 ; Geraads, 1994), soit sur les études botaniques (Dechamps et Maes, 1985 ; Bonnefille et Vincens, 1985).

Il restait néanmoins à tester, compléter ou préciser ces hypothèses par l'analyse de l'ensemble de la faune recueillie, ce qui, compte tenu du grand nombre de localités, de taxons et de fossiles, ne pouvait être envisagé que de manière multivariée.

II. DONNÉES

Un premier essai d'analyse factorielle, effectué il y a une vingtaine d'années sous la direction de l'un de nous (Y. C.) et de F.M.

Clément de l'École Centrale avait déjà montré l'existence de facteurs autres que la chronologie dans la distribution des espèces à travers les ensembles d'unités.

Nous avons repris, de manière plus détaillée, ce type d'analyse, soit en dépouillant systématiquement le catalogue informatisé établi par l'équipe de Berkeley sous la direction de F. Clark Howell, à partir des déterminations faites par tous les spécialistes, soit directement à partir des publications de ces derniers, pour les groupes insuffisamment détaillés dans le catalogue. Les données de départ se présentent donc sous forme d'un tableau à double entrée, éléments anatomiques de chaque taxon (par exemple : cornes d'*Aepyceros* ; dents de *Tragelaphus nakuae*...) en colonnes/variables (ou en lignes), localités en lignes/individus (ou en colonnes), chaque case du tableau représentant donc le nombre de spécimens dans la localité considérée. Le catalogue ne permet pas le calcul du Nombre Minimum d'Individus, qui serait de toute façon sans grande signification, vu l'étendue de la plupart des localités. Nous avons soumis ce tableau à des analyses factorielles des correspondances et à des classifications hiérarchiques (logiciel SPAD.N, (c) CISIA).

Variables

Le nombre de variables retenues *a priori* pour chaque taxon varie en fonction de son abondance, et de la précision des déterminations du catalogue ou des publications.

Nous n'avons utilisé que les Mammifères, sans la microfaune, qui n'a été recherchée que dans quelques localités, et sans les Carnivores, qui sont rares et n'ont pas encore été publiés en détail ; nous avons également écarté, pour l'une ou l'autre de ces raisons, quelques groupes mineurs, comme les Chalicothères, les Dinothères, les Hyracoïdes, les Tubulidentés...

Pour les autres groupes, les données utilisées sont les suivantes :

Éléphantidés : pièces crâniennes et dentaires, classées par sous-espèces pour *Elephas recki*, en utilisant la publication de Beden (1979).

Rhinocerotidés : toutes les pièces déterminées au moins au niveau générique, d'après les publications de Guérin (1985) et Hooijer et Churcher (1985).

Équidés : toutes les pièces déterminées au moins au niveau générique, d'après Eisenmann (1985) et Hooijer et Churcher (1985).

Pour ces deux groupes de Périssodactyles, vu le petit nombre de spécimens et les incertitudes de déterminations spécifiques, nous n'avons distingué ni les pièces crâniennes, dentaires et squelettiques, ni les espèces.

Suidés : nous avons utilisé le catalogue que nous a aimablement communiqué Cooke ; seules les pièces crâniennes et dentaires, déterminées au niveau spécifique, ont été retenues.

Hippopotamidés : ce groupe très abondant n'a fait l'objet que d'une thèse inédite (Gèze, 1980), mais les déterminations du catalogue sont dues à Coryndon-Savage. Comme elles ne couvrent cependant pas la totalité des collections et que, de plus, les identifications de pièces incomplètes sont un peu aléatoires, nous avons préféré regrouper tous les Hippopotames (éléments crâniens, post-crâniens et dentaires, à l'exclusion des fragments), en utilisant cependant aussi une variable illustrative « petits Hippos ».

Giraffidés : trois espèces de *Giraffa*, et *Sivaatherium*, sont distinguées sur le catalogue établi par F. Clark Howell, y compris pour le squelette post-crânien, que nous avons inclus dans l'analyse.

Bovidés : nous avons distingué, dans la mesure du possible, cornes et autres pièces crâniennes, mandibules et maxillaires, dents isolées. Le matériel post-crânien, n'étant généralement pas déterminé au-dessous du niveau familial, a été laissé de côté. Les autres pièces sont déterminées au moins au niveau tribal, générique pour *Aepyceros*, mais seules les pièces dentaires de *Tragelaphus nakuae* et *T. gaudryi* sont identifiées au niveau spécifique, même les dents isolées. En revanche, la précision atteint presque toujours le niveau spécifique pour les chevilles de cornes. Le décompte pour chaque membre diffère un peu des totaux publiés par Gentry (1985, tableau 8-11), en partie en

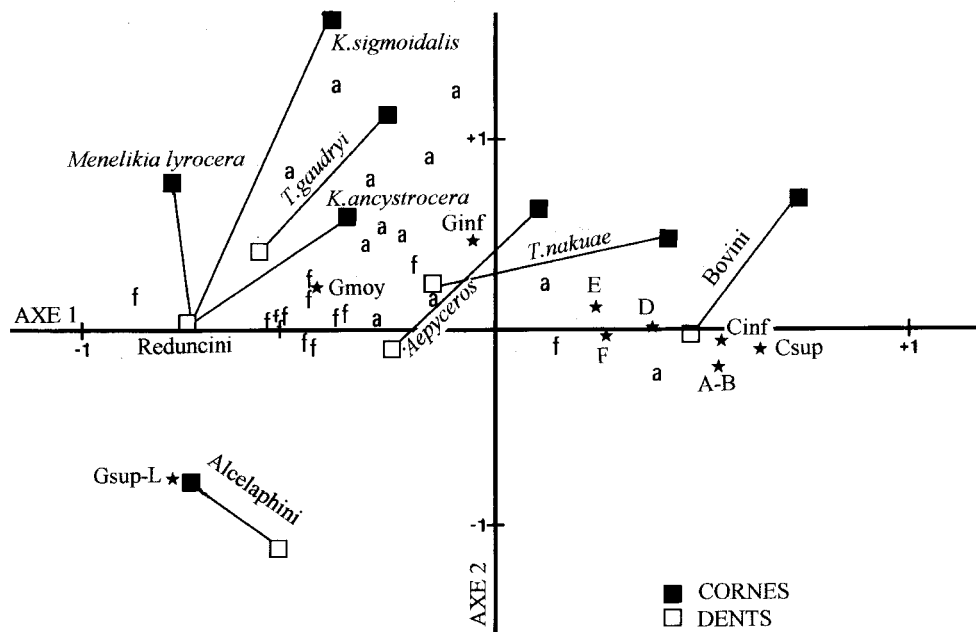


Figure 1 Plan 1-2 de l'AFC sur les dents et cornes de Bovidés, et les totaux des autres taxons (non représentés), montrant le décalage parallèle entre les localités françaises (« f ») et américaines (« a ») de G1-G13, et les dents et cornes de Bovidés. Les étoiles sont les barycentres des localités de chaque membre (A à L; Cinf = C1 à C6; Csup = C7 à C9; Ginf = G1-G2; Gmoy = G3-G13; Gsup) G14-G28).

Plane 1-2 of the CFA on Bovid teeth and horn-cores, and totals of other taxa (not shown); showing the parallel shift between French ("a") and American ("f") localities of G1-G13, and Bovid horn-cores and teeth. Stars are the barycenters of the localities of each member (A to L; Cinf = C1 to C6; Csup = C7 to C9; Ginf = G1-G2; Gmoy = G3-G13; Gsup = G14-G28).

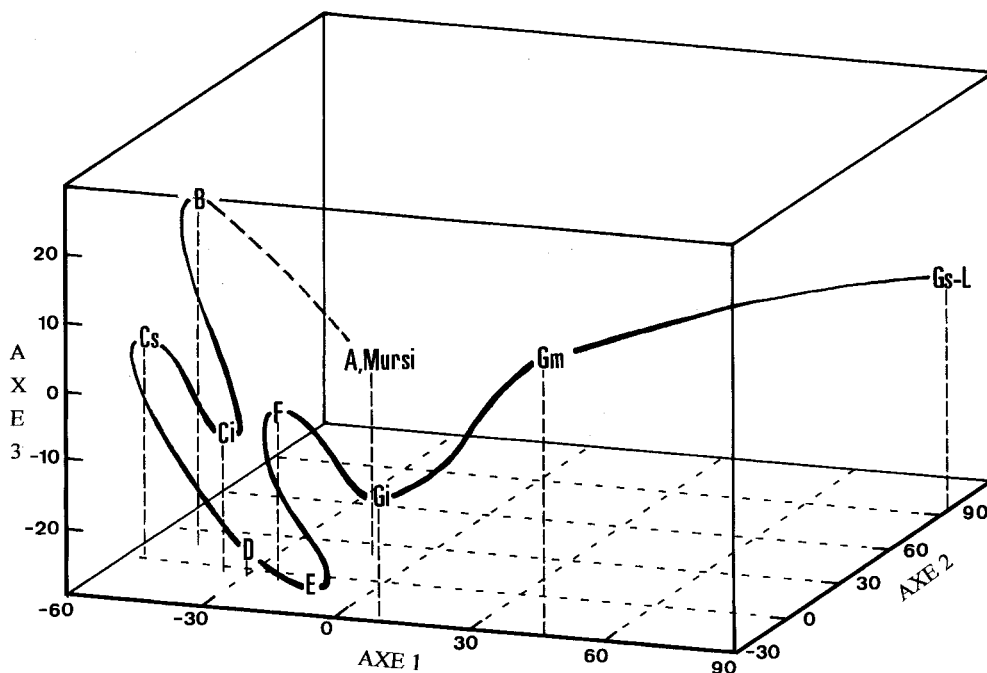


Figure 3 Trajectoire des principaux ensembles (barycentres) dans l'espace 1-3 de la même analyse que la figure 2; Ci = C1-C6; Cs = C7-C9; Gi = G1-G2; Gm = G3-G13; Gs = G14-G28.

Trajectory of the main groups (barycenters) in the space 1-3 of the same analysis as figure 2; Ci = C1-C6; Cs = C7-C9; Gi = G1-G2; Gm = G3-G13; Gs = G14-G28.

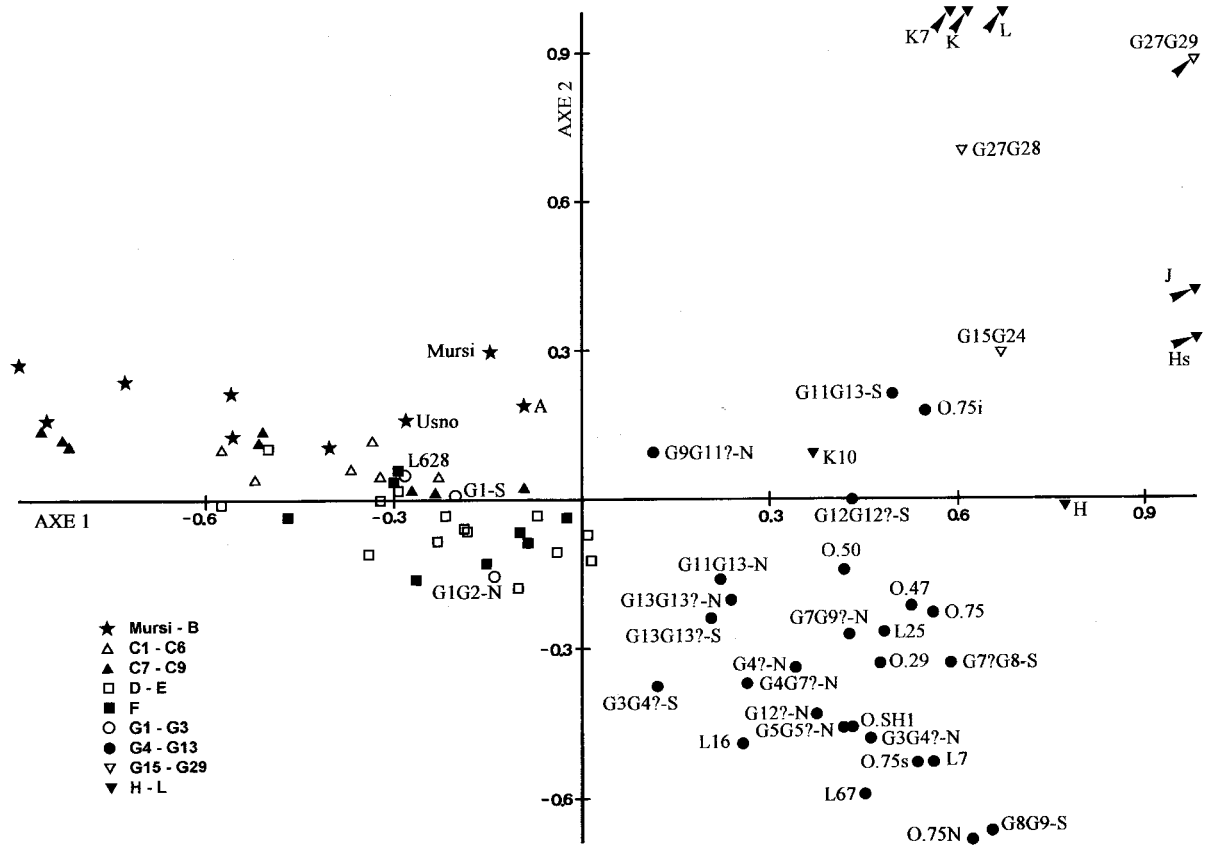


Figure 2 Plan 1-2 de l'AFC sur les 85 super-localités et les principaux taxons (variables « cornes » corrigées). Pour ne pas surcharger le graphique, seules les formations de Mursi et d'Usno, et les localités des membres A et G-L sont étiquetées. N : Nord ; S : Sud. Quelques localités parmi les plus récentes, très excentrées, ont été ramenées sur les bords du graphique.

Plane 1-2 of the CFA on the 85 "super-localities" and the main taxa (corrected "horn-cores" variables). For the sake of clarity, only the Mursi and Usno formations, and localities from members A and G-L are labelled. N: North; S: South. Some of the most recent localities, very eccentric, have been drawn on the graph border.

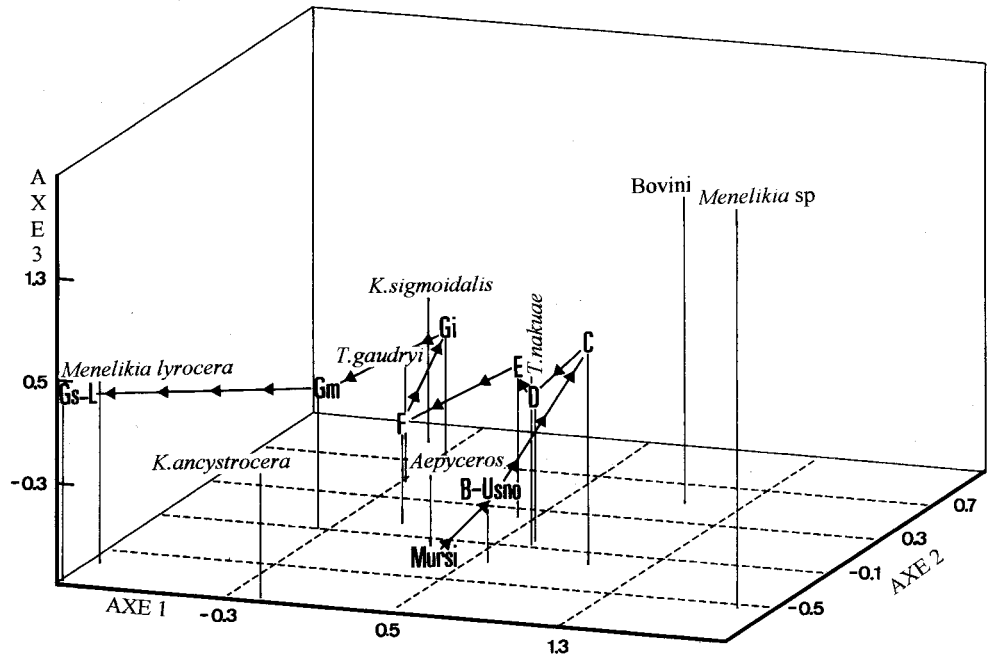


Figure 4 Trajectoire des principaux ensembles (barycentres) dans l'espace 1-3 de l'analyse sur les seules cornes de Bovidés.

Trajectory of the main groups (barycenters) in the space 1-3 of the analysis on Bovid horn-cores only.

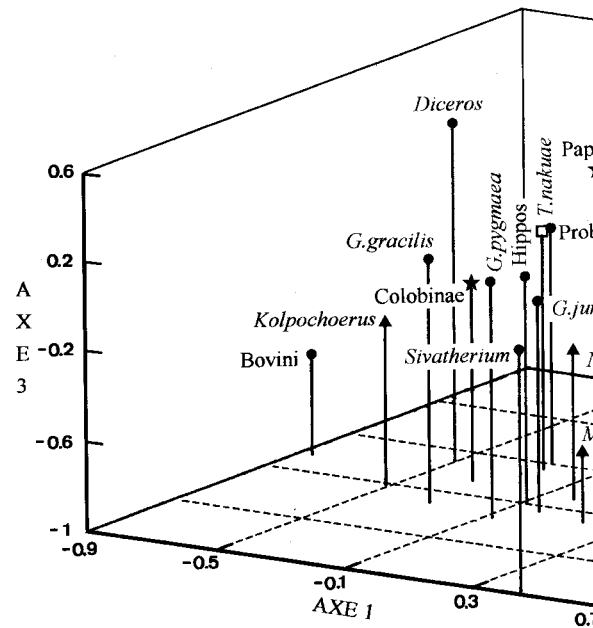


Figure 6 Position des principaux taxons dans l'espace 1-3 de l'analyse.

Position of the main taxa in the space 1-3 of the analysis.

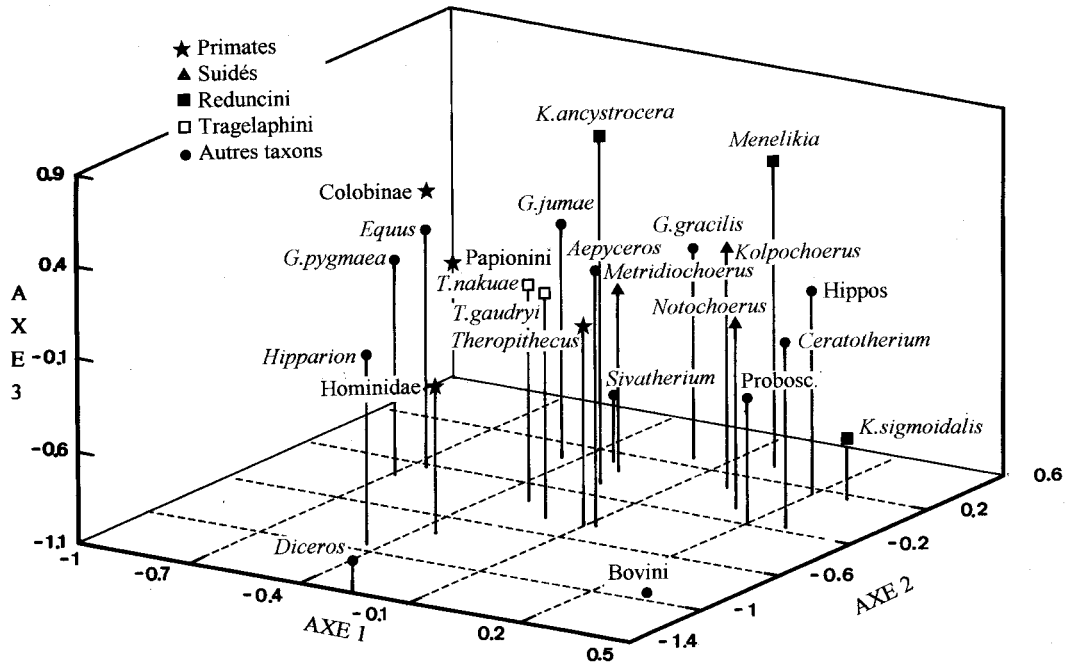
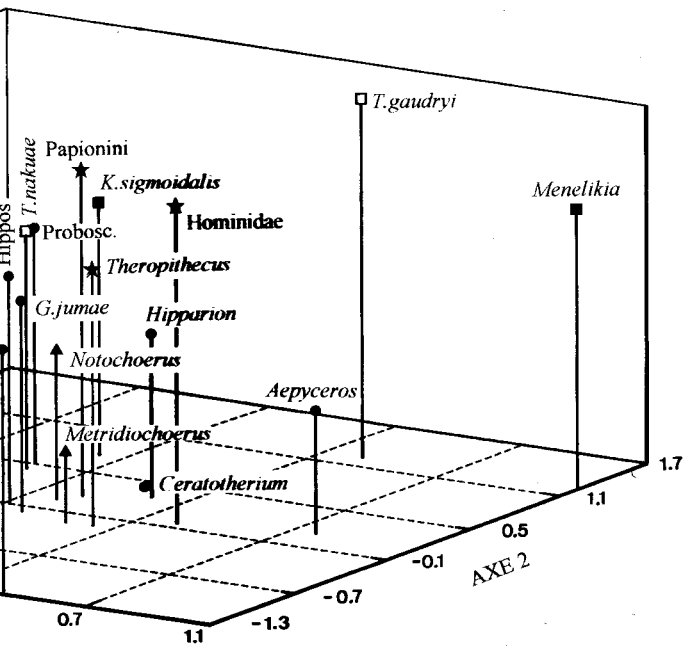


Figure 5 Position des principaux taxons dans l'espace 1-3 de l'ensemble G1-G13. Papionini et Colobinae ont été ramenés sur le bord du graphique (coordonnées réelles respectives : axe 1 = -2,33 et -1,39 ; axe 2 = 0,70 et 0,43 ; axe 3 = -0,49 et -0,06).

Position of the main taxa in the space 1-3 of the group G1-G13. Papionini and Colobini have been brought to the graph border (true co-ordinates, respectively: axis 1 = -2.33 and -1.39; axis 2 = 0.70 and 0.43; axis 3 = -0.49 and -0.06).



ans l'espace 1-3 de l'ensemble D-F.

of the group D-F.

raison de l'exclusion de notre analyse de plusieurs localités trop imprécisément situées dans la stratigraphie, et probablement aussi de l'inclusion dans les tableaux de Gentry de spécimens ne figurant pas sur le catalogue.

Primates : seuls les éléments crâniens et dentaires des groupes que nous avons distingués (Colobinés, Papionini et *Theropithecus*) étant déterminés dans le catalogue, nous nous sommes limités à ceux-ci, dans un souci d'homogénéité, chez tous les Primates, y compris les Hominidés (Coppens, 1970, 1971, 1973 ; Howell, Coppens et de Heinzelin, 1974 ; Ramirez-Rozzi, 1992).

Individus

Le catalogue fournit, pour tous les spécimens, la localité d'origine, dont la situation stratigraphique a été précisée par de Heinzelin (1983). Le terme de localité recouvre néanmoins des réalités très variées, d'un point fossilifère n'ayant livré que quelques spécimens à des zones assez vastes pouvant s'étendre sur plusieurs unités. Quelques-unes, dont la position stratigraphique était trop imprécise, ont été exclues. Comme il n'était pas possible de conserver de trop grandes disparités numériques entre localités, ce qui aurait donné trop de poids aux petites localités et accru la dispersion aléatoire, nous avons regroupé les moins importantes, en conservant aux « super-localités » ainsi formées des extensions stratigraphiques et géographiques aussi limitées que possible ; en particulier, l'exploitation de la formation Shungura ayant été partagée entre les équipes françaises (au Sud) et américaine (au Nord), la plupart des localités peuvent être qualifiées de « françaises » (préfixe « O » avant le n°) ou « américaines » (préfixe « L ») ; nous avons presque toujours conservé cette distinction dans le regroupement.

Nous avons finalement abouti à un total de 85 « localités », comprenant chacune de l'ordre 100 à 200 spécimens déterminés, sauf pour les plus importantes (la formation d'Usno avec 1 113 pièces, Omo 18 : 531 pièces ; Omo 29 : 794 ; Omo 47 : 1046, etc.). Un « ? » après le n° de l'unité signifie une incertitude de ± 1 unité. Le

nombre total de spécimens utilisés dans les analyses est de 18 358.

III. RÉSULTATS

Une première analyse a été faite à partir des cornes de Bovidés et des totaux de l'ensemble des éléments anatomiques pour les autres taxons. La chronologie apparaît nettement sur le plan 1-2, mais il s'y superpose très nettement, pour la partie inférieure du membre G (G1-G13), une distinction entre les localités du Nord (« américaines ») et du Sud (« françaises »). Un décalage systématique parallèle affecte, pour chaque taxon de Bovidé, les cornes d'une part, les pièces dentaires de l'autre (**figure 1**), et il est facile de voir qu'en effet, les localités américaines sont relativement plus riches en cornes, les françaises riches en dents. On aurait pu penser à une explication taphonomique liée aux conditions sédimentaires, la différence s'expliquant par la disjonction des zones de collecte. En fait, il n'en est rien, comme le montre le nombre d'éléments anatomiques collectés dans les quelques localités exploitées par les deux missions :

Dans la localité « américaine » L-1 (membre B-10) ont été recueillies 29 chevilles de cornes et 51 dents et mâchoires de Bovidés, alors que l'équipe française, dans sa localité Omo-28, qui correspond à une partie de L-1, n'y a récolté que 7 cornes, mais 135 dents et mâchoires. Dans les localités L-246 à L-252 (G1-G7), on compte 3 cornes et 4 pièces dentaires pour l'équipe américaine, mais 3 cornes et 48 dents et mâchoires pour l'équipe française en Omo-1b et Omo-35, situés dans la même zone en G1-G5. En L-252/L-268 (E1-E4), 9 cornes, 6 dents et mâchoires chez les américains, mais aucune corne pour 7 dents et mâchoires en Omo-207 (E3), localité « française » de la même zone.

Il est évidemment impossible de déterminer dans quelle mesure des biais de collecte de même nature n'affectent pas les autres groupes : il faudrait pour cela disposer d'échantillons importants récoltés par les deux équipes dans les mêmes localités. A cette collecte anatomique différentielle se superpose de plus, toujours chez les Bovidés,

une conservation différentielle taxinomique : sur l'ensemble des formations de l'Omo, le rapport entre le nombre total dents + mâchoires et le nombre de chevilles et pièces crâniennes, qui est en moyenne de 3,25, varie de 2,1 (*Aepyceros*) à 18,7 (Alcelaphini), mais cette inégalité n'est pas différente de la conservation différentielle interfamiliale, et reste sans influence sur les résultats, puisque l'AFC compare des profils. Il est clair, en tout cas, que l'utilisation du nombre brut de chevilles de cornes, qui sont, rappelons-le, les seuls éléments déterminés spécifiquement chez les Bovidés, introduirait un biais important dans l'analyse et, bien qu'aucune solution ne soit entièrement satisfaisante, nous avons choisi de corriger le nombre de cornes dans chaque localité, de façon que leur nombre total par rapport au total des Bovidés soit constant (soit $1\ 832\ \text{cornes} / 7\ 997\ \text{Bovidés} = 0,229$), en conservant, bien entendu, les proportions relatives des divers taxons.

Une analyse refaite avec ces variables corrigées (figure 2) regroupe bien les localités en fonction de leur position stratigraphique, bien mieux qu'on n'aurait pu le craindre au vu de la dispersion des valeurs d'origine (le nombre de cornes par rapport au total varie par exemple de 0/171 pour la localité K7 à Kalam à 66/125 pour la localité L-16 en G4?). Elle ne fait plus apparaître de nette distinction entre localités « françaises » et « américaines » sur les premiers axes. Les relations spatiales réelles sont difficiles à visualiser du fait de la décroissance lente des valeurs propres (22,7, 13,1 et 9,2 % pour les premières). Il faut tout d'abord constater que les localités se regroupent bien par membres, tout au moins D, E, F, H-L, et dans une moindre mesure B. En revanche, les localités de C apparaissent plus dispersées, ce qui peut s'expliquer par la grande extension chronologique de ce membre, mais certaines de celles de C supérieur tendent à revenir à proximité de B (figures 2 et 3). Un phénomène parallèle se reproduit en F, moins proche de G que ne l'était E. Notons que ce sont justement ces deux membres rétrogrades que l'un de nous (Y. C., 1975) avait considérés comme intermédiaires entre

ses associations fauniques (C entre Omo 1 et Omo 2, F entre Omo 2 et Omo 3). C'est assurément dans le membre G que se produit le changement majeur d'orientation. Quelques localités de l'extrême base sont encore voisines de E-F, mais la grande majorité s'en sépare très bien. La distinction flagrante de la partie supérieure du membre G (G15-G29) et des membres ultérieurs G pourrait, quant à elle, être liée aux changements d'environnement sédimentaire.

Les variables responsables de cet arrangement spatial sont évidemment d'abord celles qui marquent les étapes de lignées évolutives, telles *Elephas recki shungurensis-atavus* (les deux autres sous-espèces n'ont pas été utilisées, en raison de leurs effectifs trop faibles), *Notochoerus euilus-scotti*, *Kolpochoerus afarensis-limnetes*, mais d'autres taxons semblent avoir davantage de signification écologique. Il est cependant peu probable que tous ces résultats puissent être simplement expliqués en termes climatiques, et les interprétations suivantes ne peuvent être émises qu'à titre d'hypothèses. La première partie de la série (Mursi-A-USNO-B) est bien distincte, et l'abondance des Colobinés et Papionini, ainsi que des Suidés brachyodontes, suggère un milieu relativement fermé. Du membre C, surtout caractérisé par *Tragelaphus nakuae*, *Menelikia* sp., et les Bovini dans sa partie supérieure, aux membres D-E, où les Suidés et les Eléphants sont les éléments notables, l'évolution des faunes semble surtout due à la chronologie, sans doute en milieu de forêt claire ou de fourrés humides. Le membre F, caractérisé par les Hominidés, *Hipparion*, *Sivatherium*, correspond à un milieu plus sec et plus ouvert. A partir de G, l'orientation change. Les trois taxons précédents se raréfient, et ce sont surtout les Bovidés qui distinguent ce membre des précédents; le remplacement, dans une large mesure, des Tragelaphini par les Reduncini, antilopes de prairies humides, implique une extension de ce type de milieu, plus ouvert qu'en D-E, peut-être en raison de l'irrégularité des précipitations, qui semblent diminuer fortement vers la fin de la séquence, où se met en place la faune moderne, à Suidés évolués, Alcelaphini et *Equus*.

On peut évaluer objectivement les ressemblances entre localités en construisant un arbre hiérarchique, éventuellement suivi d'une mise en classes. En utilisant les mêmes variables que précédemment, la coupure la plus profonde sépare, d'une part, l'ensemble des membres Mursi-F, plus de rares localités du membre G, surtout situées en G1-G3, de l'autre la presque totalité de G et H-L. La coupure faunique majeure semble donc se situer vers G3-G4. Les autres coupures dépendent du nombre de classes demandé. L'ensemble Mursi-Usno-A-B, la partie supérieure de C, ainsi que l'ensemble G27-L, sont les mieux distincts.

Une autre manière d'éviter le biais provenant de la représentation différentielle des cornes de Bovidés dans les collections américaines et françaises est de n'utiliser que cet élément anatomique, à l'exclusion des autres taxons, ce qui offre aussi l'intérêt d'analyser plus finement les fluctuations d'un groupe réputé écologiquement sensible. On peut alors distinguer trois phases (figure 4). L'ensemble Mursi-Usno-A-B-C présente une assez forte dispersion suivant un axe situé dans le plan 1-3 (48 %), en fonction d'*Aepyce-ros*, *T. nakuae*, des Bovini et de *Menelikia* n.sp., ces derniers attirant les localités du membre C. Un changement d'orientation se fait sentir à partir de D, la nouvelle direction devenant bien nette en E et se poursuivant jusque vers G8, en accompagnant les Reduncini. On note cependant un écart en F suivant une direction qui sera suivie à nouveau, mais de manière beaucoup plus prononcée, à partir de G moyen. C'est ici surtout *Menelikia* qui en est responsable.

Associations entre taxons

La proximité des variables-taxons, dans l'ensemble des formations de l'Omo, est évidemment, dans une large mesure, liée à la chronologie, les taxons anciens étant plus voisins les uns des autres, de même que les plus récents. De façon à éliminer ce facteur temps, et à faire apparaître les autres composantes des associations préférentielles, nous avons effectué des analyses en nous limitant à une période relativement brève, mais com-

portant néanmoins un nombre suffisant de localités (30), l'ensemble G1-G13. Il s'agit cette fois d'analyses en mode R, avec les taxons en individus-lignes. Nous avons procédé, sur 5 groupes de localités, à une AFC, puis, à partir des coordonnées factorielles des taxons sur les 10 premiers axes, à la construction d'un dendrogramme par agrégation hiérarchique, coupé ensuite en 4 classes. Ces 4 groupes de localités sont : - l'ensemble G1-G13 ; - la partie inférieure de G1-G13 (7 « françaises », 8 « américaines ») ; - la partie supérieure de G1-G13 (8 « françaises », 7 « américaines ») ; - les localités « françaises » de G1-G13 ; - les localités « américaines » de G1-G13.

Ceci permet de vérifier la solidité des associations mises en évidence (c'est-à-dire des groupements dans les mêmes classes), qui sont les suivantes, et dont les trois premiers axes de l'AFC sur l'ensemble G1-G13 (53,3 %) donnent déjà une bonne idée (figure 5) : A) Tous les Suidés (ici analysés par genres) sont très proches les uns des autres, très voisins aussi de *Giraffa gracilis*, et de *Menelikia*, et parfois associés aussi aux Hippopotames (les petits sont proches des grands), aux Proboscidiens, à *Kobus sigmoidalis*, très excentré, et à *Ceratotherium* (mais ce dernier est rare et peu significatif). B) Papiouini et Colobinae occupent une position excentrée. C) Tous les autres taxons sont regroupés ; *Theropithecus* est toujours associé aux Hominidés, et *Aepyceros* aux deux espèces de *Tragelaphus*.

Il va de soi que ce découpage comporte une part d'arbitraire, et on ne saurait en déduire l'existence de trois communautés mammaliennes distinctes ; on peut néanmoins essayer d'en tirer quelques interprétations. L'intervention d'un facteur taphonomique ne peut être écartée, mais la répartition d'espèces voisines (Reduncini, Giraffidés) à travers plusieurs groupes montre qu'il n'est pas prépondérant.

Le regroupement des Suidés montre qu'à cette époque au moins, leur disjonction écologique était moindre que ne le supposait Cooke (1985) ; la convergence de leurs morphologies dentaires suggère d'ailleurs des niches écologiques voisines.

Un résultat étrange, mais à n'accepter qu'avec prudence, vu la faiblesse des effectifs, est la nette séparation des trois espèces de *Giraffa*.

Chez les Bovidés, l'opposition entre Tragelaphini et Reduncini est bien nette. Dans une perspective actualiste, elle correspondrait à la distinction sec et buissonneux/ouvert et humide. L'association préférentielle de *Menelikia* et *Kobus sigmoidalis* avec les Suidés et les Hippopotames dans le groupe A s'accorde avec ce dernier milieu, dont il faut supposer qu'il convenait également à *Elephas recki atavus*. Le groupe C des Tragelaphini, Equidés et Théropithèque s'accorde bien, à l'opposé, au premier type de milieu. Ce résultat s'oppose radicalement aux interprétations de Jolly (1972) qui avait relevé l'association fréquente, sinon quasi-systématique, de *Theropithecus* avec l'Hippopotame; il semble bien qu'en fait, cette corrélation ne soit due qu'à la fréquence de ces deux animaux dans les sites de plein-air est-africains. Le regroupement préférentiel des Hominidés (Australopithèques pour la plupart) avec le Théropithèque est un résultat bien net, en accord avec la convergence de leurs systèmes masticateurs. Dans le groupe B, *Papio* et les Colobinae sont sans doute de milieu plus boisé, mais ne sont pas non plus très éloignés du Théropithèque et des Hominidés.

Nous avons ensuite recherché à quel moment ces relations, établies pour la partie inférieure du membre G, s'étaient mises en place, et comment elles avaient évolué. Les principaux changements concernent les Bovidés. *K. sigmoidalis*, qui semble prendre à partir de D la place de *Aepyceros*, et *T. nakuae*

qui occupe une position assez centrale seront repoussés en G par *M. lyroccera* et *K. ancystroccera*. Les Suidés sont toujours groupés, et proches des Hippos et des Giraffidés (ce qui confirme que les positions différentes de *G. jumae* et *G. pygmaea* en G1-G13 n'étaient dues qu'à leurs faibles effectifs), mais opposés aux Primates (y compris les Hominidés), qui sont toujours à l'écart, mais proches les uns des autres. Cette opposition Suidés/Primates semble se mettre en place dès E-F (figure 6).

IV. CONCLUSIONS

Nos résultats, s'ils ne contredisent pas les conclusions des études antérieures (Coppens, 1975), qui retraçaient l'évolution de la vallée de l'Omo dans le sens d'une ouverture et d'une aridité croissantes des milieux, montrent cependant que ces changements ne sont ni réguliers, ni continus, puisque des évolutions divergentes ou rétrogrades sont perceptibles en F, et peut-être aussi en Csup.

Ces variations peuvent être vues comme les fluctuations d'un équilibre entre au moins deux types de milieux, mis en évidence par des associations fauniques préférentielles.

Le changement majeur à la base de G marquerait alors la prépondérance prise par un milieu à Reduncini et Suidés, aux dépens de celui préféré par les Théropithèques et Hominidés. Il se peut en revanche que les membres ultérieurs (Gsup-L) ne documentent pour une large part que les variations de l'enregistrement fossile, les conditions de dépôt étant moins uniformes.

Remerciements : Ce travail n'aurait pas été possible sans le catalogue mis au point par l'équipe de Berkeley sous la direction de F.C. Howell, avec la collaboration de G. Eck, à partir des déterminations réalisées par tous les chercheurs ayant étudié le matériel : M. Beden (Proboscidiens), H.B.S. Cooke (Suidés), C.S. Churcher, V. Eisenmann, C. Guérin et D.A. Hooijer (Périsodactyles), A.W. Gentry (Bovidés), F.C. Howell (Giraffidés) et les auteurs. Nous remercions également M. Besnus qui a bien voulu nous faire bénéficier de ses critiques et commentaires.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ARAMBOURG, C. *Mission scientifique de l'Omo (1932-1933)*. Vol. 1. *Paléontologie*, fasc. 3, p. 231-562, Mém. Muséum Nat. Hist. Nat., Paris.

ARAMBOURG, C. et COPPENS, Y., 1967. Sur la découverte dans le Pléistocène inférieur de la vallée de l'Omo (Éthiopie) d'une mandibule

d'Australopithécien, *C.R. Acad. Sci. Paris*, 265, série D, p. 589-590.

BEDEN, M., 1979. Les éléphants (*Loxodonta* et *Elephas*) d'Afrique Orientale : systématique, phylogénie, intérêt biochronologique, *Thèse*, Univ. Poitiers, (n° CNRS : TD3472).

- BOAZ, N. T., 1985. Early paleoecology in the Omo basin, Ethiopia, *in* : L'environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène, *Fondation Singer-Polignac*, Paris, p. 279-308.
- BONNEFILLE, R., BROWN, F. H., CHAVAILLON, J., COPPENS, Y., HAESAERTS, P., DE HEINZELIN, J. et HOWELL, F. C., 1973. Situation stratigraphique des localités à Hominidés des gisements plio-pléistocènes de l'Omo en Ethiopie, *C.R. Acad. Sci. Paris*, 276, série D, p. 2781-2784 et 2879-2882.
- BONNEFILLE, R. et VINCENS, A., 1985. Apport de la palynologie à l'environnement des Hominidés d'Afrique Orientale, *in* : L'environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène, *Fondation Singer-Polignac*, Paris, p. 237-278.
- BROWN, F. H., McDOUGALL, I., DAVIES, T. et MAIER, R., 1985. An integrated Plio-Pleistocene chronology for the Turkana basin, *in* : *Ancestors: the hard evidence*, LISS, A., éd., New York, p. 82-90.
- COOKE, H. B. S., 1985. Plio-Pleistocene Suidae in relation to African Hominid deposits, *in* : L'environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène, *Fondation Singer-Polignac*, Paris, p. 101-117.
- COPPENS, Y., 1970. Les restes d'Hominidés des formations Plio-villafranchiennes de l'Omo (Ethiopie), *C.R. Acad. Sci. Paris*, 271, série D, p. 2286-2289 et 272, série D, p. 36-39.
- COPPENS, Y., 1973. Les restes d'Hominidés des formations plio-villafranchiennes de l'Omo en Ethiopie (récoltes 1970, 1971 et 1972), *C.R. Acad. Sci. Paris*, 276, série D, p. 1823-1826 et 1981-1984.
- COPPENS, Y., 1975. a) Évolution des Mammifères, de leurs fréquences et de leurs associations, au cours du Plio-Pléistocène dans la basse vallée de l'Omo en Ethiopie, *C.R. Acad. Sci. Paris*, 281, série D, p. 1571-1574.
- COPPENS, Y., 1975. b) Évolution des Hominidés et de leur environnement au cours du Plio-Pléistocène dans la basse vallée de l'Omo en Ethiopie, *C.R. Acad. Sci. Paris*, 281, série D, p. 1693-1696.
- COPPENS, Y., 1978. Evolution of the Hominids and of their environment during the Plio-Pleistocene in the lower Omo Valley, Ethiopia, *in* : *Geological background to fossil man*, BISHOP, W. W., éd., Scottish Acad. Press, p. 499-506.
- COPPENS, Y. et HOWELL, F. C., 1974. Les faunes de Mammifères fossiles des formations plio-pléistocènes de l'Omo en Ethiopie (Proboscidea, Perissodactyla, Artiodactyla), *C.R. Acad. Sci. Paris*, 278, série D, p. 2275-2278.
- DECHAMPS, R. et MAES, F., 1985. Essai de reconstitution des climats et des végétations de la basse vallée de l'Omo au Plio-Pléistocène à l'aide des bois fossiles, *in* : L'environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène, *Fondation Singer-Polignac*, Paris, p. 175-222.
- EISENMANN, V., 1985. Les Équidés des gisements de la vallée de l'Omo en Ethiopie (collections françaises), *In* : Les faunes plio-pléistocènes de la basse vallée de l'Omo (Ethiopie), *Cahiers de Paléontologie. Travaux de Paléontologie est-africaine*, CNRS, Paris, p. 13-66.
- GENTRY, A. W., 1985. The Bovidae of the Omo group deposits, Ethiopia (French and American collections), *In* : Les faunes plio-pléistocènes de la basse vallée de l'Omo (Ethiopie), *Cahiers de Paléontologie. Travaux de Paléontologie est-africaine*, CNRS, Paris, p. 119-213.
- GERAADS, D., 1994. Evolution of Bovid diversity in the Plio-Pleistocene of Africa, *Hist. Biol.*, 7, p. 221-237.
- GEZE, R., 1980. Les Hippopotamidae (Mammalia, Artiodactyla) du Plio-Pléistocène de l'Ethiopie (Afrique Orientale), *Thèse Sci.*, Univ. Paris-VI, 116 p.
- GUÉRIN, C., 1985. Les Rhinocéros et les Chalicothères (Mammalia, Perissodactyla) des gisements de la vallée de l'Omo en Ethiopie (collections françaises), *In* : Les faunes plio-pléistocènes de la basse vallée de l'Omo (Ethiopie), *Cahiers de Paléontologie. Travaux de Paléontologie est-africaine*, CNRS, Paris, p. 67-96.
- DE HEINZELIN, J., éd. The Omo group, *Ann. Mus. R. Afr. centrale*, série In-8°, Sc. Géol., 85: 1-365, 4 cartes.
- HOOIJER, D. A. et CHURCHER, C. S., 1985. Perissodactyla of the Omo group deposits (American collections), *In* : Les faunes plio-pléistocènes de la basse vallée de l'Omo (Ethiopie), *Cahiers de Paléontologie. Travaux de Paléontologie est-africaine*, CNRS, Paris, p. 97-117.
- HOWELL, F. C. et COPPENS, Y., 1973. Deciduous teeth of Hominidae from the Plio-Pleistocene of the lower Omo basin, Ethiopia, *J. Hum. Evol.*, 2, p. 461-472.
- HOWELL, F. C. et COPPENS, Y., 1974. Les faunes de Mammifères fossiles des formations plio-pléistocènes de l'Omo en Ethiopie (Tubulidentata, Hyracoidea, Lagomorpha, Rodentia, Chiroptera, Insectivora, Carnivora, Primates), *C.R. Acad. Sci. Paris*, 278, série D, p. 2421-2424.
- HOWELL, F. C., COPPENS, Y. et DE HEINZELIN, J., 1974. Inventory of remains of Hominidae from Plio-Pleistocene formations of the lower Omo basin, Ethiopia, *Amer. J. Phys. Anthrop.*, 40, 1, p. 1-16.
- JOLLY, C. J., 1972. The classification and natural history of *Theropithecus* (*Simopithecus*) (Andrews, 1916), baboons of the African Plio-Pleistocene, *Bull. Br. Mus. (Nat. Hist.) Geol.*, 22, 1, p. 1-123.
- RAMIREZ-ROZZI, F., 1992. Le développement dentaire des Hominidés du Plio-Pléistocène de l'Omo, *Thèse*, Muséum Nat. Hist. Nat., Paris, 601 p.