

Bovidae et Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia) du Pléistocène de Ternifine (Algérie)

par Denis GERAADS *

Résumé. — Le site de Ternifine, qui date probablement du début du Pléistocène moyen et a livré les plus anciens Homínidés connus en Afrique du Nord, renferme 12 espèces de Pecora. Les Bovidés sont pour la plupart rares : grand Tragelaphini (nouvelle espèce), Bovini, oryx et hippotrague, cobe, Caprini, mais les gazelles (spécialement une espèce nouvelle) et les Alcelaphini sont très abondants. Cette association faunique indique un milieu ouvert et assez sec.

Abstract. — The site of Ternifine, which is probably of lower middle Pleistocene age, and has yielded the oldest Hominids so far known in North Africa, includes 12 species of Pecora. Most of the bovids are rare : large Tragelaphine (new species), Bovine, oryx and *Hippotragus*, water-buck, Caprine, but the gazelles (especially a new species) and the Alcelaphines are quite numerous. This faunal assemblage indicates an open and rather dry environment.

Mots-clés. — Ruminantia, Artiodactyla, Mammalia, Algérie, Pléistocène.

INTRODUCTION

Découvert il y a plus d'un siècle, le gisement de Ternifine est situé à 20 km à l'est de Mascara (département de Mostaganem, Algérie), à côté du village de Palikao (aujourd'hui Tighennif selon JAEGER, 1975). Il a livré en 1954-56 à C. ARAMBOURG et R. HOFFSTETTER les Homínidés connus sous le nom d'Atlanthropes, qui sont toujours les plus anciens fossiles humains d'Afrique du Nord. L'historique et le mode de formation du gisement ont été longuement exposés par ces auteurs (1963). Plusieurs paléontologistes y avaient auparavant effectué des fouilles limitées : POMEL en 1882, PALLARY en 1887 et 1925, ARAMBOURG en 1931. Selon ARAMBOURG (1979), PALLARY aurait également recueilli en 1900 un métatarse de Giraffidé (v. p. 49).

Si la première mention dans la littérature du gisement de Ternifine date de 1878 (POMEL), les premières descriptions détaillées de fossiles n'apparaissent que dans ses monographies publiées en 1893 à 1897 où l'auteur crée de nombreuses espèces nouvelles. Depuis, à l'exception des Proboscidiens (MAGLIO, 1973), d'une partie des Rongeurs (JAEGER, 1975) et des Équidés (EISENMANN, 1979), la faune n'a fait l'objet que de brèves mentions ou comparaisons, mais d'aucune description systématique. La plus récente liste faunique est due à ARAMBOURG (1979) qui, dans son ouvrage posthume, indique les espèces suivantes

* *Laboratoire d'Anthropologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Musée de l'Homme, place du Trocadéro, 75116 Paris.*

parmi les Pecora : *Giraffa* sp., *Gazella rufina*, *Gazella*, *Oryx* cf. *algazel*, *Taurotragus* cf. *derbyanus*, *Connochaetes prognus*, *Bos primigenius*, *Alcelaphus* sp.

La plupart des auteurs récents s'accordent à placer Ternifine à la base du Pléistocène moyen. Il est difficile de préciser ou de rejeter cette affirmation en raison de l'absence de points de comparaison en Afrique du Nord, et de datations radiométriques ou paléomagnétiques. Selon JAEGER (1975 a), Ternifine est plus récent que le site d'Ubeidiya en Israël, daté de 650000 ans environ (HOROWITZ, SIEDNER et BAR-YOSEF, 1973), mais l'argument avancé par JAEGER (l'absence de l'Arvicolidé *Ellobius* à Ubeidiya) n'est pas, à mon avis, très convaincant : cette absence pourrait bien avoir des causes écologiques plutôt que chronologiques.

Les Pecora de Ternifine peuvent être comparés à ceux de plusieurs autres gisements pliocènes et pléistocènes d'Afrique du Nord, dont les principaux sont :

— le lac Ichkeul et l'Aïn Brimba, d'âge pliocène, sans *Equus* (ARAMBOURG, 1970, 1979) ;

— l'Aïn Boucherit et l'Aïn Jourdel, d'âge plio-pléistocène (ARAMBOURG, 1970, 1979) ;

— l'Aïn Hanech, clairement distinct des précédents, et datant peut-être de la fin du Pléistocène inférieur (ARAMBOURG, 1970, 1979) ;

— au Pléistocène moyen, mais tous nettement plus récents que Ternifine : Tihodaïne (H. THOMAS, 1977), les carrières Thomas (GERAADS, BERIRO et ROCHE, 1980 ; GERAADS, *sous presse*), Sidi Abderrahman (BIBERSON, 1961), peut-être le lac Karar (BOULE, 1900) et Sidi Zin (VAUFREY, 1950).

A l'exception des deux premiers, ces gisements n'ont été que très incomplètement étudiés.

Divers fossiles du Pléistocène supérieur ont été décrits par ARAMBOURG (1932, 1935, 1938, 1957).

En dehors du Maghreb, le site le plus intéressant par comparaison avec Ternifine est celui d'Olduvai en Tanzanie, dont les niveaux supérieurs (beds III-IV) sont probablement contemporains du site algérien. Les Bovidés d'Olduvai ont été magistralement étudiés par GENTRY et GENTRY (1978), dont la classification sera suivie ici.

La totalité des fossiles décrits ci-dessous fait partie des collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. La numérotation des pièces correspond à l'année de découverte (1931-8, 1954-7, 1955-13 et 1956-12) ; une partie des pièces, marquée 1925-2, a été recueillie par PALLARY en 1925 (d'après le catalogue de l'Institut de Paléontologie du Muséum) et c'est sans doute par erreur qu'ARAMBOURG et HOFFSTETTER (1963) indiquent que cet auteur a fouillé à Ternifine en 1928.

Abréviations : DT = dimension transversale ; DAP = dimension antéro-postérieure ; DDV = dimension dorso-ventrale ; L = longueur ; larg. = largeur ; H = hauteur (la hauteur est indiquée en caractères italiques si la dent est fraîche, et accompagnée du signe + si elle est peu usée) ; dist. = distal ; prox. = proximal ; mil. = milieu ; MNHNP = Muséum national d'Histoire naturelle de Paris ; BM(NH) = British Museum (Natural History), Londres.

Les longueurs des séries dentaires sont mesurées au niveau occlusal. Celles des dents sont maximales, à l'exception de celles des M_3 , prises à mi-hauteur (cette mesure est la plus facile à prendre, et donc la plus précise, pour cette dent). Toutes les dimensions sont en millimètres.

J'appelle pédicule la partie basale de la cheville osseuse, non recouverte par l'étau corné ;

pédoncule le support formé par la fusion, au moins partielle, des pédicules droit et gauche ; fossette post-cornuale une dépression allongée située sur le bord postéro-externe de l'apophyse postorbitaire du frontal, qui donne insertion, selon VRBA (1971), au muscle fronto-scutularis. Dans les descriptions, les rangées dentaires sont supposées horizontales (cela dans un souci d'homogénéité, mais le port de tête est très variable suivant les groupes).

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Famille des GIRAFFIDAE

Sous-famille des GIRAFFINAE

Giraffa ? cf. pomeli Arambourg, 1979

Cette intéressante espèce, malheureusement rare, n'est représentée que par six dents isolées, deux phalanges, deux fragments de métapodes, et un métatarse entier (recueilli, selon ARAMBOURG, par PALLARY en 1900).

Les pièces les plus caractéristiques sont deux DP₃ et le métatarse.

DESCRIPTION

La DP₃ est aussi large, mais un peu plus longue, que celle de *Giraffa camelopardalis*, la girafe actuelle (L × larg. = 23 × 13,8 au lieu de 20,6 × 13,7 en moyenne chez cette dernière selon SINGER et BONÉ, 1960). Le lobe antérieur, grand, est formé d'un parastylide et d'un paraconide unis en V à l'extrémité antérieure du protoconide, et bien séparés lingualement. Le paraconide fusionne, au moins partiellement, avec le métaconide pour former une muraille interne continue, extraordinairement longue (particulièrement sur l'un des deux spécimens, malheureusement incomplet) qui s'étend jusqu'à l'arrière de la dent (entoconide) et reste complètement isolée du protoconide, dont la branche postérieure bifurquée vient s'intercaler entre cette muraille interne et l'hypoconide. Ce dernier, mal séparé du protoconide, porte un petit crochet postéro-externe.

Vu la variabilité de ces dents chez les Ruminants, et spécialement chez les Giraffidés, ces deux DP₃ droites sont remarquablement semblables, malgré quelques différences de détail.

La face plantaire du métatarse est peu creusée. Il n'est pas sûr qu'il ait existé, comme chez *G. camelopardalis*, une deuxième surface (postérieure) pour le cubo-naviculaire. Comme l'a déjà noté ARAMBOURG (1979), cet os, tout en étant aussi massif que celui d'un mâle de l'espèce actuelle, est nettement plus court, plus court même que celui de *G. gracilis* de l'Est-Africain.

Une molaire supérieure (probablement M₁) est plus large que longue ; le pilier du métacône est faible. Une DP₂ et deux DP₄ (dont une incomplète), toutes droites, appartiennent peut-être aux mêmes individus que les DP₃.

DIMENSIONS

Dents (L. \times larg.) : M¹ = 33 \times 35 ; DP₂ = 16,5 \times 10 ; DP₃ = 23 \times 13,8 et — \times 14 ; DP₄ = 38,5 \times 21. DP₂-DP₄ = env. 77,5 (pl. II, 4).

Métatarse : L = 555 ; DT prox. = 76 ; DT mil. = 45 ; DT dist. = env. 87,5.

Extrémité distale de métacarpe : DT = env. 105 ; de métatarse : DT = 90.

Phalange I (n^o 1954-7-145) : L = 118 ; DT prox. = 47.

Phalange II (n^o 1955-13-663) : L = env. 58 ; DT prox. = 44,5.

COMPARAISONS

Tous les spécimens indiquent des individus de dimensions voisines, et rien ne suggère la présence de plusieurs espèces. Bien que la pauvreté du matériel ne permette pas de détermination formelle, il semble que la morphologie de DP₃ autorise le rattachement du Giraffidé de Ternifine à la sous-famille des Giraffinae.

Chez les Palaeotraginae (comprenant principalement les genres *Palaeotragus* et *Samootherium*), la DP₃ présente un aspect différent¹. Quand le métaconide est bien développé (cas fréquent dans les formes postvallésiennes), le premier lobe est réduit, sinon presque absent, et les croissants du talonide ont une orientation plus transversale, l'entoconide rejoignant le plus souvent le protoconide (v. p. ex. BOHLIN, 1926, pl. II, fig. 8-9 ; pl. VII, fig. 3).

Chez les Sivatheriinae, le talonide est très grand, le métaconide peu développé (v. p. ex. ARAMBOURG, 1979, pl. 29, fig. 1 chez *Libytherium maurusium* du Pliocène du lac Ichkeul).

On ne trouve à la fois un premier lobe et un métaconide bien développés, et un entoconide orienté presque antéro-postérieurement que chez les Giraffinae *Honanotherium* Bohlin (dont la DP₃ a été figurée par SCHLOSSER, 1903, pl. 19, fig. 8, sous le nom de *Camelopardalis* cf. *sivalensis*) et *Giraffa*. *Honanotherium* est, cependant, surtout connu dans le Pliocène chinois et, bien qu'aucun caractère morphologique ne vienne le démontrer, il est peu vraisemblable qu'il s'agisse ici du même genre.

Malgré leur morphologie particulière, les DP₃ de Ternifine ressemblent à celles de *Giraffa*, genre dans lequel HARRIS (1976) reconnaît jusqu'à cinq espèces dans le Quaternaire est-africain. L'une des caractéristiques principales de *Giraffa* est cependant l'allongement considérable des extrémités, nettement plus accentué, sur tous les spécimens et dans toutes les espèces dont les membres sont connus, que dans le cas du Giraffiné de Ternifine, dont le métatarse est relativement massif. Il s'agit donc probablement ici d'un genre différent, quoique voisin, de *Giraffa*.

On ne rencontre dans le Pléistocène nord-africain que deux espèces de Giraffidae : *Libytherium maurusium* Pomel et *Giraffa* (?) *pomeli* Arambourg. *Libytherium* est un Sivatheriiné de très grande taille, à membres massifs, à dents hautes mais à prémolaires pri-

1. HAMILTON a récemment (1978) tenté d'établir une phylogénie des Giraffidae par des méthodes cladistiques. Son analyse est malheureusement trop superficielle et comporte trop d'inexactitudes (portant en particulier sur l'allongement des membres, principal caractère utilisé par l'auteur pour la division en sous-familles) pour qu'on puisse la retenir, même dans ses grandes lignes. Les Palaeotraginae (au moins ceux plus récents que le Miocène moyen) semblent former un ensemble homogène, et probablement monophylétique.

mitives, qui ne peut donc être comparé au Giraffiné de Ternifine. *Giraffa* (?) *pomeli*, rattachée avec réserves à ce genre par ARAMBOURG, a été décrite de l'Aïn Hanech à partir de matériaux très fragmentaires (quelques dents isolées), auxquels il faut ajouter un astragale, n° 1949-2-279, non mentionné par ARAMBOURG, mais qui semble confirmer (par sa massivité et la saillie externe de la lèvre externe de la trochlée proximale) le rattachement de cette espèce à la sous-famille des Giraffinae.

Il est probable, compte tenu des âges de ces gisements, que le Giraffidé de Ternifine n'est autre que *G.* (?) *pomeli*, mais aucun élément dentaire ou squelettique ne permet de comparer directement les formes de l'Aïn Hanech et de Ternifine. Cette dernière est en tout cas différente de toutes les espèces du Pléistocène est-africain. Cet endémisme mérite d'être signalé, vu les nombreuses similitudes observées par ailleurs entre les faunes de l'est et du nord de l'Afrique à cette époque.

Famille des BOVIDAE

Sous-famille des BOVINAE

Tribu des TRAGELAPHINI

Genre **TRAGELAPHUS** de Blainville, 1816

ESPÈCE-TYPE : *Tragelaphus scriptus* (Pallas, 1766).

DIAGNOSE GÉNÉRIQUE : GENTRY et GENTRY, 1978 : 297.

Le genre *Tragelaphus*, qui comprend tous les Tragelaphini autres que *Taurotragus* (genre parfaitement défini par des caractères apomorphes), constitue manifestement un groupe paraphylétique, à l'intérieur duquel l'ordre des dichotomies est inconnu (v. p. ex. GENTRY, 1978, fig. 27-2) et la position phylétique dans ce groupe de la lignée envisagée ci-dessous n'est pas plus claire.

Tragelaphus algericus n. sp.

1979 *Taurotragus* cf. *derbyanus* Gray. ARAMBOURG : 140.

HOLOTYPE : une cheville gauche, avec des fragments du frontal, du pariétal et du squamosal, conservée à l'Institut de Paléontologie, MNHNP (pl. I, 3). Cette pièce porte la mention « *Taurotragus*, Ternifine 1956 », bien qu'elle ait été découverte en 1955 (R. HOFFSTETTER, *comm. pers.*).

LOCALITÉ-TYPE : Ternifine.

DIAGNOSE : Tragelaphini de très grande taille. Chevilles très longues et robustes, proches de l'orbite, largement divergentes, peu inclinées vers l'arrière, formant une hélice longue (environ 1 tour 1/2), mais peu écartée de l'axe de révolution. Section de la cheville très peu comprimée transversalement, forte carène antérieure, carène postéro-interne présente mais indistincte. Trous sus-orbitaires grands et assez écartés, arrière-crâne relativement long.

Cette espèce, qui n'est actuellement représentée avec certitude que par l'holotype, est à mon avis une étape d'une lignée qui se poursuit avec le Tragélaphiné des « poches d'argiles rouges de décalcification de la carrière Schneider » (Maroc), décrit par ARAMBOURG (1938) sous le nom de « *Taurotragus derbyanus* mut. *maroccanus* » (ARAMBOURG, 1938, pl. IV, fig. 3 ; H. THOMAS, 1979 : 69). Je propose pour ce dernier, que je désigne par *Tragelaphus maroccanus* (Arambourg, 1938), la diagnose suivante :

Espèce plus petite que *Tr. algericus*. Chevilles plus courtes et relativement plus massives, à hélice aussi longue (1 tour 1/2), mais moins étirée et plus serrée autour de son axe. Carène postéro-interne mieux marquée. Cornes moins divergentes et peut-être plus inclinées vers l'arrière.

Presque tous les caractères qui différencient *Tr. maroccanus* de *Tr. algericus* sont des convergences vers *Taurotragus*, ce qui explique qu'ARAMBOURG, qui ne connaissait pas en 1938 le Tragélaphini de Ternifine, ait rattaché le massacre de la carrière Schneider au groupe des élands.

DIMENSIONS COMPARÉES

	<i>Tr. algericus</i> Ternifine	<i>Tr. maroccanus</i> Casablanca
L cheville (en ligne droite)	500	370
DAP × DT base	82 × 75	65 × 60
larg. entre les bords externes des pédicules	2 × # 88	145
larg. entre les bords latéraux des trous sus-orbitaires	2 × # 52	89

La cheville du Tragélaphini de Ternifine ressemble plus au premier abord à celle d'un koudou, tel *Tragelaphus imberbis*, qu'à celle d'un éland. Chez *Taurotragus*, en effet, si la torsion est aussi marquée qu'ici, l'hélice décrite par la cheville est en revanche très serrée, et ne s'écarte que très peu ou pas du tout de l'axe de révolution (enroulement en vis). Chez les koudous, et surtout chez *Tr. strepsiceros*, l'hélice est au contraire très lâche et très écartée de l'axe (enroulement en tire-bouchon). La disposition est ici intermédiaire, mais clairement distincte d'un type comme de l'autre. La cheville est aussi plus courte et plus massive que chez *Tr. strepsiceros*, plus longue et relativement plus grêle que chez *Taurotragus* (mais les diamètres à la base sont semblables à ceux des plus forts élands), très peu comprimée transversalement à la base, certainement moins que chez les koudous de taille comparable (GENTRY et GENTRY, 1978, fig. 4). La carène antérieure, de beaucoup la mieux marquée, reste visible jusqu'à la pointe et atteint presque, à la base, la suture sagittale, comme chez les élands. Seul un vestige de carène postéro-externe subsiste vers l'extrémité. Le bord postéro-interne, sans être anguleux, est un peu caréné, et non régulièrement arrondi comme la face postéro-externe.

Il est regrettable que la région fronto-pariétale ne soit qu'incomplètement préservée, ce qui ne permet d'apprécier exactement ni le degré de divergence, ni le degré d'inclinaison vers l'arrière. On peut néanmoins estimer ceux-ci grâce aux vestiges de la cavité cérébrale et la disposition de la face latérale de la boîte crânienne, qui comporte en particulier la suture pariéto-squamosale. Les cornes étaient certainement beaucoup moins inclinées que chez l'actuel *Taurotragus oryx*, et probablement même moins que chez *Taurotragus arkelli* du bed IV d'Olduvai (LEAKEY, 1965, pl. 44) ou que chez *Tr. imberbis*. Cette position redressée des cornes est d'ailleurs confirmée par le rapprochement corrélatif entre la cheville et l'orbite. Les cornes divergeaient sans doute autant que celles du grand koudou actuel, et peut-être même que celles de la sous-espèce *Tr. strepsiceros grandis* d'Olduvai (LEAKEY, 1965, pl. 38).

La distance entre la cheville et la face occipitale est plus grande que chez *Taurotragus oryx*, probablement aussi grande que chez *Taurotragus arkelli* ou même les koudous (ce caractère est en partie lié à la position redressée des cornes). Les trous sus-orbitaires sont très vastes, comme chez *Taurotragus* ou *Tr. strepsiceros*.

Les dents de Tragelaphini sont complètement absentes à Ternifine, et le seul autre fossile qui puisse appartenir à *Tr. algericus* est un métacarpe, n° 1954-7-857 dont les dimensions sont : L = 278 ; DT prox. = 61,5 ; DT mil. = 36 ; DT dist. = 60,5.

Ce métacarpe ne pourrait être confondu qu'avec ceux du Bovini présent dans le gisement, mais il est plus long, plus grêle, l'extrémité distale est étroite, la facette pour l'unciforme est relativement plus grande et arrondie. La détermination de cet os est néanmoins incertaine.

COMPARAISONS

Le type de *Tr. algericus* ayant fréquemment été rapporté au genre *Taurotragus* (en particulier par H. THOMAS, 1977, et par ARAMBOURG, 1979), il n'est pas inutile de rappeler que ce dernier est connu dès le bed IV d'Olduvai (niveau sensiblement contemporain de Ternifine) avec *Taurotragus arkelli* qui possède déjà tous les caractères essentiels des élands modernes, et surtout la torsion « en vis », indubitablement autapomorphe. Le Tragelaphini de Ternifine n'appartient certainement pas à cette lignée, probablement individualisée dès le bed II, comme le montre un fragment de cheville de ce niveau, BM(NH) M 29415 (mentionné par GENTRY et GENTRY, 1978 : 307), à torsion forte, mais peu courbé. Le phylum de *Taurotragus* est peut-être passé par un stade voisin de celui représenté à Ternifine, mais certainement bien avant le Pléistocène moyen. Il n'est cependant peut-être pas nécessaire de faire remonter l'origine de *Taurotragus* jusqu'au Miocène, comme le propose GENTRY (1978, fig. 27-2) ; le croisement *Taurotragus oryx* × *Tragelaphus strepsiceros* est en effet fertile, au moins jusqu'à la première génération (VAN GELDER, 1977). Rien ne venant indiquer une proche parenté, le maintien du Tragelaphini de Ternifine dans le genre *Taurotragus* me semble injustifié.

Il ne fait en revanche, à mon avis, aucun doute que *Tr. algericus* est l'ancêtre direct du Tragelaphini des argiles rouges de décalcification de la carrière Schneider près de Casablanca, décrit et figuré par ARAMBOURG (1938). Aucun autre fossile n'a cependant, à ma connaissance, été découvert dans ces argiles, d'âge par conséquent incertain. Des remplissages de grottes ou de fissures ont eu lieu à de nombreuses reprises au cours du Pléisto-

cène moyen et supérieur sur le littoral marocain, et il serait téméraire d'avancer un âge plus précis.

Les chevilles de *Tr. maroccanus* sont très semblables à celle de *Tr. algericus*, mais elles sont moins grandes, moins divergentes, l'hélice qu'elles décrivent, aussi longue (1 tour 1/2), s'écarte encore moins de l'axe de révolution, et son pas est plus court : la distance (mesurée sur la face antérieure) entre la carène postéro-interne et la carène antérieure du tour suivant ne mesure ici que 85 mm, au lieu de 200 environ à Ternifine. La carène postéro-interne est mieux marquée, la surface comprise entre celle-ci et la carène antérieure étant nettement concave, sauf à l'extrême base.

Tous les autres Tragelaphini du Pléistocène moyen et supérieur d'Afrique du Nord, à l'exception d'une cheville du Pléistocène supérieur de Pointe Pescade (POMEL, 1894, pl. 7) qui appartient sans doute à *Taurotragus*, ne sont représentés que par des dents et os des membres, probablement indéterminables génériquement, mais qui pourraient aussi bien être rattachés à *Tragelaphus* qu'à *Taurotragus*.

De l'Aïn Hanech, ARAMBOURG (1979, pl. 49, fig. 5-6) a décrit et figuré, sous le nom de *Taurotragus gaudryi*, deux molaires supérieures qui, comme l'a déjà noté H. THOMAS, n'appartiennent manifestement pas à un Tragelaphini. En revanche, de Bel Hacel (gisement peut-être contemporain du précédent), ARAMBOURG (1979, pl. 50, fig. 7-8) a décrit et figuré, sous le nom de *Hippotragus priscus*, deux molaires supérieures à face externe aplatie et piliers peu arrondis, qu'on ne peut certainement pas rattacher aux Hippotragini. Il pourrait s'agir d'un Boselaphini si cette tribu n'était pas inconnue en Afrique au Pléistocène. Ces dents sont sans doute celles d'un Tragelaphini, peut-être voisin de celui de Ternifine. La présence d'une colonnette, absente chez les Tragelaphini actuels, n'est qu'un caractère primitif ; on la retrouve d'ailleurs au Pléistocène supérieur sur les molaires supérieures d'un grand Tragelaphini à El Khenzira au Maroc (ARAMBOURG, 1938, pl. 1, fig. 5) et à la carrière Anglade en Algérie (il s'agit d'un fragment de maxillaire déterminé par ARAMBOURG en 1935 comme *Camelus cf. dromedarius*).

De l'Aïn Jourdel, Ph. THOMAS (1889) a décrit, sous le nom de *Palaeoreas gaudryi*, un fragment basal de cheville de corne droite qui évoque celle du Tragelaphini de Ternifine par l'absence de compression transversale, la prépondérance de la carène antérieure, la torsion et la spiralisation assez lâches, la nette divergence par rapport au plan sagittal. Bien que « *P. gaudryi* » soit de taille médiocre (DAP \times DT base = 50 \times 50), il constitue un ancêtre acceptable de *Tragelaphus algericus*.

GENTRY (1976, 1978, et manuscrit) a rattaché à *Tragelaphus gaudryi* le Tragelaphini le plus commun dans les membres E à G de l'Omo. Son évolution est marquée, selon cet auteur, par de légères augmentations de la compression transversale, de la taille et de la torsion des chevilles, l'accentuation de la carène antérieure, et la diminution de l'angle de divergence. Certaines de ces modifications montrent que le *Tr. gaudryi* des membres supérieurs de l'Omo n'est certainement pas l'ancêtre de *Tragelaphus algericus*. Ce dernier pourrait en revanche s'enraciner dans le *Tragelaphus* du membre C, de grande taille pour son âge géologique, à cornes bien divergentes et à carène externe atténuée vers la base. Il est regrettable qu'à l'exception de celle de *Tr. strepsiceros*, l'histoire du genre *Tragelaphus* soit en fait très mal connue.

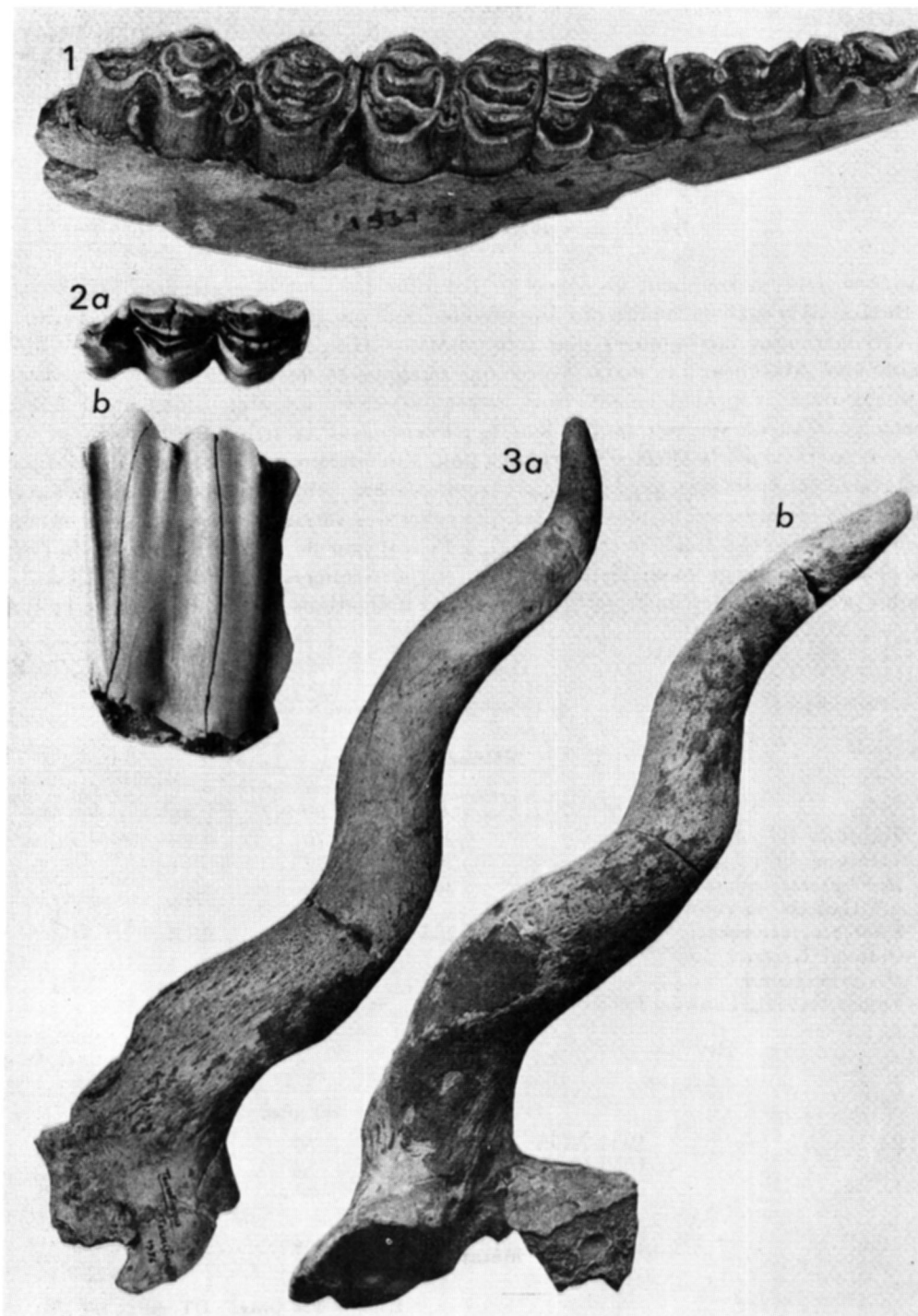


PLANCHE I

1. — Hippotragini indéterminé. N° 1931-3-27. Série dentaire P₃-M₃ droite. × 1.
2. — ? Caprini gen. et sp. indét. M₃. a : vue occlusale ; b : vue linguale. × 1.
3. — *Tragelaphus algericus* n. sp. Cheville gauche (holotype). a : vue antérieure ; b : vue externe. × 1/4.

Tribu des BOVINI

Bos ? cf. bubaloides Arambourg, 1979

Aucune dent ni fragment de corne de Ternifine ne peut être attribué avec certitude à un Bovini. Il n'est cependant pas impossible, quoique peu probable, que certaines des molaires supérieures mentionnées plus loin comme « Hippotragini indéterminés » doivent en réalité être rattachées à la même espèce que quelques os des membres (deux métacarpes, deux métatarses et probablement trois astragales) dont les dimensions et la massivité ne permettent aucun doute quant à leur appartenance à la tribu des Bovini.

Sur le métacarpe, la surface articulaire pour l'unciforme est triangulaire ; la diaphyse du métatarse est traversée par les trous vasculaires qui communiquent, le sillon antérieur est large. Les épiphyses sont plus étroites que celles des Bovini actuels, et même que celles de *Pelorovis* (GENTRY, 1967, pl. 5, fig. 1-2), à l'exception de la moitié interne de l'articulation pour la phalange médiale, très étalée (en particulier sur le métatarse 1954-7-102). Seules les proportions des métapodes donnent des indications sur les affinités de ce Bovini.

DIMENSIONS

Métacarpe				
	L	DT prox.	DT mil.	DT dist.
Ternifine 1955-13-423	255	70	42	75
Ternifine 1954-7-829	270	72	#46	76,5
<i>Bos ? praeafricanus</i>	260	#70	43	#75
Aïn Hanech (ARAMBOURG, 1979)				
<i>Pelorovis oldowayensis</i>	238	—	48,8	(88) *
Olduvai (GENTRY, 1967)				
<i>Bos primigenius</i> **	266	82	44	84
Tamar Hat (H. THOMAS, 1977)				
Astragale				
	H externe	DT dist.		
1954-7-175	84	57		
1956-12-122	—	54		
sans n°	87	—		
Métatarse				
	L	DT prox.	DT mil.	DT dist.
Ternifine 1954-7-102	#280	59,5	38	—
Ternifine 1955-13-1126	284	60,5	40,5	70

	L	DT prox.	DT mil.	DT dist.
<i>Bos ? praeaffricanus</i>	—	61	#40	—
Aïn Hanech (ARAMBOURG, 1979)				
<i>Bos ? bubaloides</i>	370?	74	45	—
Aïn Hanech (ARAMBOURG, 1979)				
<i>Pelorovis oldowayensis</i>	275	(68)	39	(76)
Olduvai (GENTRY, 1967)				
<i>Bos primigenius</i>	298	67	37	77
Pléisto. sup., Chine				

* Les valeurs entre parenthèses sont estimées d'après GENTRY, 1967, pl. 5.

** Parmi les métacarpes de Tamar Hat, ce spécimen est le plus proche par ses dimensions de ceux de Ternifine.

Ce tableau montre que les métapodes de Ternifine sont, par leurs dimensions et leurs proportions, presque identiques à ceux attribués par ARAMBOURG (1979) à son *Bos ? praeaffricanus* de l'Aïn Hanech. Les âges de ces deux gisements n'étant pas très différents, tous ces métapodes sont sans doute co-spécifiques. D'autres métapodes de l'Aïn Hanech ont été rapportés par le même auteur à son *Bos ? bubaloides* ; leurs dimensions surpassent cependant celles des os homologues de tous les autres Bovidés (dont seuls les représentants récents atteignent des dimensions voisines) et le métacarpe de *B. ? bubaloides* (et peut-être aussi le métatarse) appartient sans doute en fait au Giraffidé *Libytherium*, abondant à l'Aïn Hanech.

Le type de *B. ? bubaloides* est une cheville dont j'ai déjà indiqué (GERAADS, 1981) qu'elle avait été mal orientée par ARAMBOURG. Elle s'adapte presque parfaitement sur l'arrière-crâne, type de *B. ? praeaffricanus*, et il est évident que ces deux pièces-types (toutes deux de l'Aïn Hanech) appartiennent, sinon au même individu, au moins à la même espèce, pour laquelle le nom de *Bos ? bubaloides* a quelques pages de priorité.

Bos ? bubaloides se distingue de *Bos primigenius* (et du genre *Bos* s. str.) par l'absence de « chignon » supra-occipital, la proximité des fosses temporales sur la face occipitale, la section nettement comprimée des chevilles, la simplicité du schéma occlusal des molaires et la relative gracilité des métapodes. Quelques-uns de ces caractères évoquent en revanche certains Bovini primitifs, tel le *Leptobos* eurasiatique, et c'est peut-être de ces formes que *Bos ? bubaloides* se rapproche le plus, malgré son âge relativement récent.

Sous-famille des HIPPOTRAGINAE

Tribu des HIPPOTRAGINI

Genre **Oryx** de Blainville, 1816

ESPÈCE-TYPE : *Oryx gazella* (L.).

Cette espèce comprend le gemsbok d'Afrique du Sud, et l'oryx beisa d'Afrique de l'Est.

Oryx cf. gazella (L.)

? 1979 *Oryx eleulmensis* Arambourg : 82.

Quelques chevilles longues, grêles et presque rectilignes appartiennent à un oryx manifestement différent de l'actuel *O. dammah* nord-africain, mais voisin en revanche de l'oryx beisa d'Afrique de l'Est.

DIMENSIONS : 1956-12-30 : DT base = 50,5 ; DAP base = 49,5. — 1956-12-134 : DT base = 48,5 ; DAP base = 42. — 1954-7-92 : DT base = 50,5 ; DAP base = 46. — Sans n° : DT base = 46,5 ; DAP base = 45.

La longueur de la cheville incomplète 1956-12-30 (pl. II, 1) est de 330 mm ; les autres spécimens sont plus fragmentaires, mais toutes les chevilles mesuraient sans doute environ 400 à 450 mm.

Ces cornes ne sont cependant associées qu'à de très petits fragments de frontaux, et leurs inclinaison, divergence et même situation (droite ou gauche) ne peuvent être déterminées en toute certitude. Elles sont apparemment très inclinées vers l'arrière, et très légèrement courbées vers l'arrière et l'extérieur. Leur section est faiblement, mais constamment, comprimée antéro-postérieurement, avec une face postérieure un peu aplatie. Tous ces caractères se retrouvent chez *O. gazella*, tandis que chez *O. dammah*, les chevilles sont fortement courbées et ont une section ronde. Il serait cependant téméraire d'assimiler l'oryx de Ternifine à une espèce actuelle.

Les dents d'Hippotragini de Ternifine sont indéterminables au-dessous du niveau tribal, et seront décrites séparément (p. 60).

COMPARAISONS

Le genre *Oryx* comprend aujourd'hui quatre groupes (espèces ?) bien séparées géographiquement, mais avait probablement jadis une extension plus vaste, et on ne peut manquer d'être surpris de la rareté des oryx fossiles, d'autant plus que les formes actuelles vivent habituellement en troupeaux parfois importants.

Du bed I d'Olduvai, et du membre G de l'Omo (niveaux sensiblement contemporains), GENTRY et GENTRY (1978) ont décrit des *Oryx* se distinguant des formes récentes comme de celle de Ternifine par la compression transversale (et non antéro-postérieure) des chevilles. JOLEAUD (1918) a décrit, sous le nom de *O. leucoryx*, une cheville du Villafranchien (?) de Mansoura près de Constantine. Mais si les diamètres à la base de ce fragment sont bien ceux indiqués par cet auteur (DAP 44, DT 30), il ne s'agit certainement pas d'un *Oryx*, le degré de compression étant beaucoup trop fort, mais peut-être d'un *Hippotragus*.

De l'Aïn Hanech, ARAMBOURG (1979) a décrit sous le nom de *Oryx eleulmensis* un fragment de cheville dont les dimensions, les très faibles courbures vers l'arrière et l'extérieur, la section « presque circulaire avec un léger méplat postérieur » sont identiques à ceux d'*O. gazella*. Il en est de même des quelques dents attribuées par ARAMBOURG à la même espèce, et le nom d'*O. eleulmensis* n'est probablement qu'un synonyme d'*O. gazella*. Les oryx de l'Aïn Hanech et de Ternifine sont les plus anciens représentants connus des oryx

de type moderne, à chevilles très inclinées vers l'arrière, et à section comprimée autéro-postérieurement.

Parmi les gisements plus récents du Pléistocène moyen, les carrières Thomas (GERAADS, *sous presse*) et le lac Karâr ont livré des dents d'Hippotragini, probablement d'*Oryx* (les dents du lac Karâr n'ont pas été signalées par BOULE en 1900, mais figurent dans les collections de l'Institut de Paléontologie du MNHNP sous les n° KAR 70 et KAR 80). Ces restes sont spécifiquement indéterminables.

A Tihodaïne, un oryx a été rapporté par H. THOMAS (1977) à *O. aff. dammah* mais les chevilles de ce gisement sont trop fragmentaires pour permettre une détermination spécifique. Les dents de Tihodaïne sont plus grandes que celles de *O. dammah* (longueurs M_1 - M_3 respectivement 85 et 73, *in* H. THOMAS, 1977), et rien n'interdit à mon avis de rattacher l'oryx du Tassili à *O. gazella*.

O. dammah serait alors inconnu à l'état fossile ; peut-être s'agit-il effectivement d'une espèce d'origine très récente.

Genre **HIPPOTRAGUS** Sundevall, 1846

ESPÈCE-TYPE : *Hippotragus leucophaeus* (Pallas, 1766).

Hippotragus cf. **gigas** Leakey, 1965

Cette espèce est représentée par dix chevilles incomplètes et très certainement aussi par quelques dents, qui ne paraissent cependant pas pouvoir être distinguées de celles d'*Oryx*, et seront décrites séparément, comme « Hippotragini indéterminés ».

Les chevilles sont longues, recourbées vers l'arrière (pl. II, 2), comprimées transversalement mais non aplaties et dépourvues de bourrelets transversaux. Une base de corne gauche n° 1956-12-136 (pl. II, 3), encore fixée à un fragment de frontal, s'insère assez loin de l'orbite ; son bord antérieur prolonge, en vue latérale, la partie inter-orbitaire des frontaux ; elle est donc assez fortement inclinée vers l'arrière ; les cornes étaient très proches l'une de l'autre à la base, et très peu, ou pas du tout, divergentes.

DIMENSIONS

	L	DAP (base)	DT (base)	DAP (mi-L.)	DT (mi-L.)
1956-12-136	—	64	54	—	—
1955-13-359	460+	60	49	35	32
1955-13-350	#495	55	42,5	39	32
1931-8-23	550?	58	48	41	38
1954-7-126	—	—	—	37	33
1955-13-605	—	—	—	37	30
1955-13-1021	—	—	—	33,5	27
1956-12-44	—	—	—	40	33
1956-12-133	—	—	—	39	35
sans n°	—	—	—	36	31

COMPARAISONS

Cet Hippotragini a été rapproché par H. THOMAS (1977) d'*Oryx dammah*, et ses cornes inclinées et recourbées vers l'arrière rappellent effectivement l'*Oryx algazelle*. Néanmoins, la taille et la massivité des plus gros spécimens et surtout la très nette compression transversale distinguent ces chevilles de celles d'*Oryx*. Les diamètres à la base (absente) du n° 1956-12-133 atteignaient environ 70×60 , et le spécimen 1955-13-350 est beaucoup plus comprimé transversalement qu'aucune corne d'*Oryx* fossile (la compression étant antéro-postérieure chez les *Oryx* récents).

Ces chevilles se distinguent aussi de celles de l'Alcelaphini *Damaliscus niro* (qui ont une allure générale semblable : LEAKEY, 1965, pl. 54, 55, 86, 92 ; GENTRY et GENTRY, 1978, pl. 27, 28) par l'absence complète de lyration, de bourrelets transversaux, d'aplatissement de la face latérale sur la plupart des spécimens, par la très faible divergence, et par la position moyenne, et non antérieure, de la plus grande dimension transversale de la section, et la forte inclinaison vers l'arrière. Ces trois derniers caractères ne sont observables que sur 1956-12-136, mais les autres différences suffisent à écarter tout rapprochement avec les Alcelaphini.

Ces chevilles rappellent en revanche celles du genre *Hippotragus*. La faible courbure du frontal, peu surélevé entre les cornes, et l'absence d'aplatissement des faces latérales de celles-ci, distinguent l'hippotrague algérien de *H. niger*, mais évoquent *H. equinus*, l'actuelle antilope chevaline. *H. gigas*, de nombreux sites du Pléistocène inférieur et moyen d'Afrique orientale et méridionale (GENTRY et GENTRY, 1978), a généralement des cornes plus grandes et plus redressées que 1956-12-136, seul spécimen de Ternifine où le mode d'implantation soit visible, mais la variabilité de ce caractère n'est qu'incomplètement connue à Olduvai et totalement inconnue à Ternifine. En tout cas, 1956-12-136 a des cornes trop inclinées vers l'arrière pour être à l'origine des formes modernes. Il n'existe par ailleurs à Ternifine aucune dent semblable à celles des *Hippotragus* actuels et, bien que cette détermination ne soit pas entièrement satisfaisante, on peut rattacher cette espèce à *Hippotragus* cf. *gigas*, en attendant que des matériaux plus complets permettent de préciser sa position phylétique.

Hippotragus est très rare en Afrique du Nord, et la relative abondance de ce genre à Ternifine est un des aspects « est-africains » de ce site. Du Pléistocène inférieur de Bel-Hacel, ARAMBOURG (1979) a décrit et figuré, sous le nom de *H. priscus*, deux molaires supérieures qui n'appartiennent certainement pas à un Hippotragini (v. p. 54). Du Pléistocène moyen, une M_3 du Tensiftien D_0 de Sidi Aberrahman, conservée à l'Institut de Paléontologie du MNHNP et déterminée par le même auteur (Ms) comme *Hippotragus*, appartient peut-être aussi à ce genre, qui persiste jusqu'au Pléistocène supérieur en Algérie (ARAMBOURG in ARAMBOURG et al., 1934).

DENTITIONS D'HIPPOTRAGINI INDÉTERMINÉS

Il est nécessaire de décrire séparément les restes dentaires de cette tribu, dont le rattachement à *Oryx* cf. *gazella* plutôt qu'à *Hippotragus* cf. *gigas* semble impossible. Comme

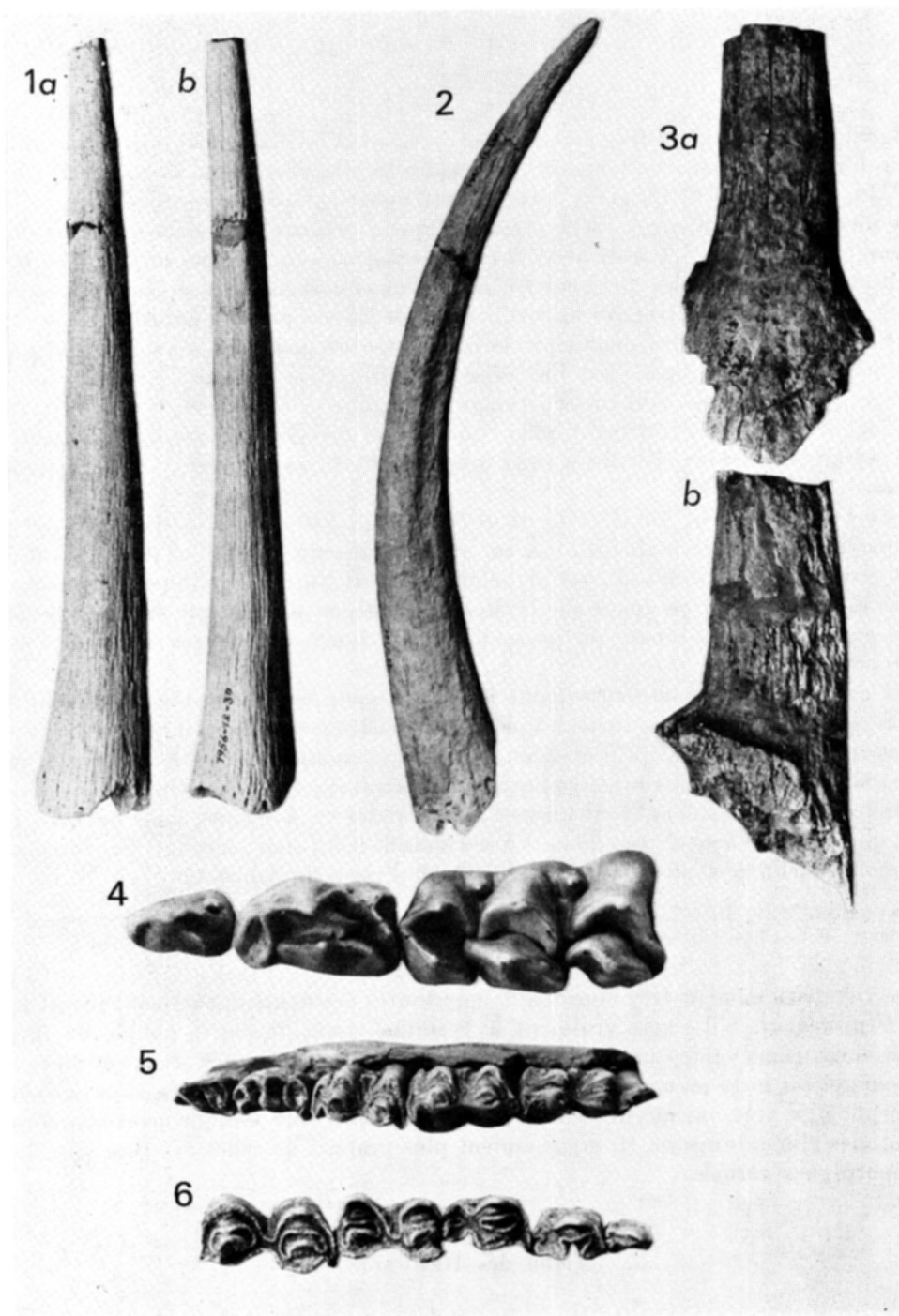


PLANCHE II

1. — *Oryx* cf. *gazella* (L.). N° 1956-12-30. Cheville gauche : a, vue interne ; b, vue postérieure. $\times 1/3$.
2. — *Hippotragus* cf. *gigas* Leakey. N° 1955-13-350. Cheville. $\times 1/4$.
3. — *Hippotragus* cf. *gigas* Leakey. N° 1956-12-136. Fragments de cheville et de frontal gauches : a, vue antérieure ; b, vue interne. $\times 1/3$.
4. — *Giraffa* ? cf. *pomeli* Arambourg. Série dentaire reconstituée : DP₂-DP₄ droites. $\times 1$.
5. — ? *Kobus* sp. Série dentaire droite P₃-M₃. $\times 1$.
6. — *Parmularius ambiguus* (Pomel). N° 1956-12-232. Série dentaire P₂-M₂. $\times 1$.

l'ont signalé H. THOMAS (1977) et GENTRY et GENTRY (1978), cette distinction, difficile pour les formes actuelles, l'est encore plus pour les fossiles (selon GENTRY et GENTRY, 1978 : 346, « the teeth of *H. gigas*... are almost indistinguishable from *Oryx* »).

La dentition supérieure n'est représentée que par deux prémolaires et huit molaires (longueurs des molaires : 30 à 31 mm), à piliers externes modérément saillants et à colonnettes beaucoup plus faibles que chez les *Hippotragus* actuels. Il n'est pas impossible que certaines de ces dents supérieures appartiennent au Bovini présent dans le gisement, mais ce n'est le cas d'aucune des molaires inférieures, toutes pourvues d'un pli caprin.

La pièce la plus complète est une série dentaire inférieure, n° 1931-3-27 (pl. I, 4), assez usée, et à laquelle manque P₂ (longueur P₃-P₄ = 37, M₁-M₃ = 83). La rangée des prémolaires était certainement plus courte que chez les *Hippotragus* actuels, mais correspondrait aussi bien à celle d'*Oryx* que de *H. gigas* (GENTRY et GENTRY, 1978, fig. 17).

Quatre dents isolées, numérotées 1954-7-244 (P₂), 240 (P₃), 238 (P₄), 24? (n° effacé, M₁) appartiennent très certainement à un même individu (P₂-P₄ = 45). P₂ est relativement grosse et biradiculée. P₄ est semblable à trois autres P₄ isolées : le paraconide n'est pas dédoublé, et se prolonge sur la face externe par un net pli caprin ; le métaconide est gros, mais bien séparé du paraconide. Les longueurs de ces P₄ sont d'environ 19 à 20 mm.

Les dents les plus nombreuses sont les M₃ (8 spécimens) ; le développement du pli caprin et celui des colonnettes varient à peu près parallèlement. Il serait tentant de rattacher à *Hippotragus* les M₃ à pli caprin et colonnettes forts (comme chez les *Hippotragus* actuels) mais ces M₃ ne sont pas plus brachyodontes que les autres, contrairement à ce qu'on aurait pu attendre. Toutes ces dents sont un peu plus grandes en moyenne, mais pas plus hypsodontes, que celles d'*Oryx* cf. *gazella* de l'Aïn Hanech. Elles sont en revanche, de même que les prémolaires, un peu plus basses que celles de l'*Oryx* de Tihodaine.

DIMENSIONS : M₃ 1954-7-237 : L = 40 ; M₃ 1955-13-83 : L = 41,5. Les autres ne sont pas numérotées : L = 39,5 (H = 46 + ; env. 49) ; 40 ; env. 41 ; 41,5 ; 43 ; 44,5.

Il est statistiquement très improbable que toutes ces dents appartiennent soit à *Oryx*, soit à *Hippotragus*. S'il s'agit vraiment à Ternifine d'une forme terminale de *H. gigas*, il est aisément concevable que ses dents soient devenues très hautes. N'ayant en revanche pas développé les forts pli caprin et colonnettes des *Hippotragus* récents, elles ont conservé une morphologie très voisine de celle des dents d'*Oryx*. Cela indique peut-être aussi que les habitudes alimentaires de *H. gigas* étaient plus proches de celles des *Oryx* que de celles des hippotragues actuels.

Tribu des REDUNCINI

Genre ? **KOBUS** A. Smith, 1840

ESPÈCE-TYPE : *Kobus ellipsiprymnus* (Ogilby, 1833).

Kobus ? sp.

Cette espèce n'est représentée que par une mandibule incomplète avec P_3 - M_3 (pl. II, 5) et six dents isolées (toutes ces pièces sont dépourvues de numéros). Les caractères de ces dents sont ceux des Reduncini : piliers arrondis et saillants, colonnettes sur les molaires, pli caprin bien développé ; sur P_4 le talonide est bien séparé du trigonide et très saillant, le métaconide est allongé mais reste bien séparé du paraconide.

DIMENSIONS : M_1 - M_3 : 48 ; M^1 ou M^2 : 13,5 × 13,2 ; M^3 : 17,2 × 15,6 ; DP^4 : 12,8 × 11 ; P^4 : 9,2 × 12 (H = env. 18) ; 2 M_1 : L = env. 11.

La taille de ces pièces correspond à celle des actuels *K. kob* ou *Redunca arundinum*. La seule différence nette entre les dentitions de ces deux espèces porte sur l'indice P^2 - P^4/M^1 - M^3 , mais ce critère n'est pas utilisable ici. Comme il n'existe aucune cheville de Reduncini à Ternifine, la position systématique de ces restes dentaires demeure incertaine.

COMPARAISONS

Si les Reduncini sont relativement abondants (surtout à l'Omo) en Afrique de l'Est, ils ne sont représentés en Afrique du Nord que par *Redunca khroumirensis* Arambourg, 1979, du Pliocène du lac Ichkeul (*Redunca eulmensis* Arambourg, 1979, est probablement un Alcelaphini, v. p. 70), et au Pléistocène supérieur par *R. redunca* (selon GENTRY et GENTRY, 1978 : 338). L'espèce pliocène (trop grande pour appartenir au genre *Redunca*) est plus grande mais plus brachyodonte que celle de Ternifine, comme le montrent les dimensions suivantes : Ichkeul : L M_3 = 25,5, H = 28,5 (rapport H/L = 1,12) ; Ternifine : L M_3 = 20, H = 27 (rapport H/L = 1,35).

Quant au Reduncini du Pléistocène supérieur, décrit par POMEL (1894) sous les noms de *Antilope selenocera*, *A. triquetricornis* (pars) et *A. maupasi*, il appartient sans aucun doute au genre *Redunca*, et n'a certainement aucune relation phylétique directe avec celui de Ternifine qui apparaît assez isolé. On a l'impression qu'il s'agit d'incursions répétées au Maghreb d'immigrants venus d'Afrique de l'Est ou d'Asie, mais les matériaux nord-africains sont insuffisants pour le démontrer.

Sous-famille des ALCELAPHINAE

Tribu des ALCELAPHINI

Cette tribu, presque exclusivement africaine, est aussi la plus diversifiée dans ce continent au Quaternaire. Seuls deux genres sont cependant présents à Ternifine : *Parmularius* (aujourd'hui éteint), et *Connochaetes*.

Genre **PARMULARIUS** Hopwood, 1934

ESPÈCE-TYPE : *Parmularius altidens* Hopwood, 1934.

DIAGNOSE GÉNÉRIQUE : GENTRY et GENTRY, 1978 : 371.

Parmularius ambiguus (Pomel, 1894)

1894 *Boselaphus ambiguus* Pomel : 52.

1894 *Connochoetes prognu* Pomel : pl. III, fig. 3-4.

Boselaphus est une antilope asiatique, sans rapport avec les Alcélapinés.

TYPE : Le problème de la désignation d'un spécimen-type est délicat. Il doit en effet être choisi parmi les spécimens décrits (et tous figurés) par POMEL en 1894. La pièce la plus caractéristique est le fragment de cheville de sa pl. III, fig. 3-4, malheureusement probablement perdu, et attribué par POMEL (avec réserves) à *Connochaetes prognu*, ce qui empêche de le retenir. Seules subsistent alors quelques dents. Je choisirai comme lectotype la première décrite, figurée par POMEL en 1894, pl. VI, fig. 14-17 (et non pl. V, fig. 1-4 comme indiqué dans son texte). Cette dent fait partie des collections de l'Institut de Paléontologie du MNHN.

DIAGNOSE : *Parmularius* de taille moyenne. Bases des cornes très massives, éloignées des orbites, très proches l'une de l'autre et peu divergentes, très inclinées vers l'arrière et portées par une ébauche de pédoncule commun. Cornes fortement courbées vers l'arrière à quelque distance de la base, et s'amincissant ensuite rapidement. Bourrelets transversaux inconstants. Rangée des prémolaires relativement longue, molaires supérieures habituellement pourvues de faibles crochets. P_2 constante. Métacarpe presque aussi long que le métatarse.

Cette espèce est le Bovidé le plus commun à Ternifine. Le nombre minimum d'individus peut être estimé (principalement d'après le nombre de M_3) à environ 40. Il existe par ailleurs une vingtaine de chevilles osseuses, parfois fixées à des fragments de frontal, de très nombreuses dents isolées et quelques mandibules, plusieurs dizaines de métapodes (souvent incomplets) et astragales, les autres os des membres étant assez rares (comme ceux des autres Bovidés).

DESCRIPTION

La partie du frontal située en avant des cornes est longue et presque plane. En vue antérieure, ses bords latéraux sont faiblement ou très faiblement concaves entre les cornes et les orbites, ces dernières étant peu saillantes. Il semble que les trous sus-orbitaires, très éloignés des chevilles, soient d'autant plus proches l'un de l'autre que la région frontale est étirée antéro-postérieurement, mais les massacres ne sont pas assez nombreux pour qu'on puisse l'affirmer. Cette région frontale se prolonge par les pédicules des cornes, très proches du plan sagittal et partiellement fusionnés à leur base pour former un tronc commun court mais net, creusé de vastes sinus. Il résulte de la formation de cette ébauche de pédoncule que la partie postérieure du frontal fait avec la partie antérieure un angle nettement inférieur à 90° . Les pédicules de chaque corne restent cependant bien distincts, contrairement à ceux de la plupart des bubales actuels, chez qui ils se fondent complètement dans le pédoncule. La fossette postcornuale est bien marquée, longue et étroite. Le caractère

le plus remarquable des cornes est leur courbure, souvent brutale, vers l'arrière, située vers le tiers ou la moitié de leur longueur, et qui sépare deux segments sensiblement rectilignes. Le segment basal, massif, ne s'amincit que très peu à partir de la base, et porte souvent sur sa face interne un épaissement allongé, oblique vers le haut et l'avant. Le bord antérieur de ce premier segment forme avec le frontal, en vue latérale, un angle un peu supérieur, égal, ou un peu inférieur à 180°. Les cornes sont donc très inclinées vers l'arrière. Le deuxième segment s'amincit assez rapidement et porte parfois quelques bourrelets transversaux. La pointe a parfois tendance à se recourber un peu vers l'avant.

En vue antérieure, la divergence des cornes, faible ou très faible à la base, s'accroît un peu à partir de la courbure, mais reste modérée. La torsion est rare (les cornes sont en général courbées dans un plan); quand elle existe, elle est très faiblement hétéronyme. La section à la base est peu comprimée transversalement (DT = env. 4/5 de DAP), avec un grand axe oblique vers l'avant et l'intérieur, mais cette compression s'accroît fortement vers la pointe.

Il existe naturellement une certaine variabilité portant sur la plupart des caractères mentionnés ci-dessus, mais même les cas extrêmes se distinguent encore nettement de tous les autres Alcelaphini. Il s'agit manifestement de variations autour d'un même modèle.

DIMENSIONS

Spécimens les plus complets	1955	1955	1956	1956	Sans n°
	13-47 (pl. III, 1)	13-357	12-28 (pl. III, 3)	12-26	(pl. III, 2)
L cheville	210 +	—	175 +	180 +	—
DAP × DT (base)	59 × 50	55 × 41 +	59 × 45	55 × 43	52 × 44
Distance de la cheville à l'orbite	42	55	58	62	60
Distance de la cheville au trou sus-orbitaire	55	62	59	62	—
Distance entre les trous sus-orbitaires	2 × 35	—	58	—	—
Largeur entre les bords externes des pédicules	2 × 65	—	2 × 63	2 × 57	105

Autres spécimens	DAP × DT (base)	L	Autres spécimens	DAP × DT (base)	L
1954-7-91	53 × 47+		1956-12-243	50 × 40	
1954-7-173	55 × 37		Sans n°	48+ × 41	
1955-13-42	54 × 48	135 (180) *	Sans n°	54 × 45?	152 (170)
1955-13-506	50 × 40		Sans n°	—	220 (230)
1955-13-895	52 × 42	215 (230)	Sans n°	50 × 40	
1955-13-942	—	228 (240)	Sans n°	63— × 46+	246 (246)
1956-12-27	63 × 46		Sans n°	51 × 47	220 (225)
1956-12-45	56 × 43	191 (220)	Sans n°	53 × 46	166 (210)
1956-12-46	53 × 44		Sans n°	55 × 44	
1956-12-60	48 × 38	165 (210)	Sans n°	53 × 44	190 (220)

* Entre parenthèses : longueur estimée de la cheville complète.

Le seul autre reste crânien conservé est un basioccipital. Les tubérosités antérieures sont très allongées et rejoignent les postérieures de part et d'autre d'une dépression centrale. Les dimensions modérées de cet os incitent à le rapporter à *Parmularius* : longueur entre l'arrière des tubérosités postérieures et l'avant des antérieures : 42 ; DT sur les tub. post. : 33 ; DT sur les tub. ant. : 23,5.

DENTITION

Le schéma occlusal des molaires est relativement simple. Les molaires inférieures sont dépourvues de crochets dans les vallées, mais ceux-ci sont en revanche constants (quoique petits) sur les molaires supérieures qui portent exceptionnellement une colonnette. Les piliers des dents supérieures ne sont que faiblement convexes. *P. ambiguus* se différencie nettement sur ce critère de « *Boselaphus* » *probubalis* Pomel (semblable aux bubales récents) et il faut ici rendre justice à cet auteur qui avait parfaitement réalisé l'importance de cette différence (d'où le nom de « Bosélaphe ambigu ») et qui, malgré l'extrême pauvreté du matériel dont il disposait, avait clairement distingué des espèces trop souvent abandonnées par la suite.

La P_4 est toujours bien molarisée (jonction paraconide-métaconide complète), mais la muraille interne de la P_3 ne se ferme qu'après avoir été largement entamée par l'usure. La P_2 est toujours présente. La rangée des prémolaires est longue pour un Alcelaphini, et surtout pour un *Parmularius* (pl. II, 6).

DIMENSIONS Longueurs des segments dentaires

	P_2-M_3	P_2-P_4	M_1-M_3
1954-7-230	—	31	—
1955-13-154	97	31,5	64
1955-13-661	86	26,5	59
1955-13-1046	96	30	64
1956-12-203	86	27,5	57
sans n°	89	—	63
sans n°	90	—	62,5
1956-12-232	—	30	—
sans n°	—	28	—

Longueurs M_1-M_3 de 4 mandibules sans n° : 59,5 ; 63 ; 66 ; 66,5.

Longueurs des M_3 : N = 34 ; L mini. = 26 ; L max. = 32 ; L moy. = 28,7 ; σ = 1,42.

Toutes les dents sont très hautes. Deux dents fraîches mesurent : P_4 : L = 15, H = 29 ; M_3 : L = 29, H = 49.

SQUELETTE

Les os des membres sont identifiés comme Alcelaphini grâce aux critères mis en évidence par GENTRY et GENTRY (1978 : 355, 374), et à l'intérieur de ce groupe, comme *Par-*

mularius par leur taille, et surtout leur gracilité, qui les distinguent de prime abord de ceux de *Connochaetes*.

DIMENSIONS

Humérus : DT de l'articulation distale (valeurs extrêmes ; entre parenthèses : valeurs moyennes) : 43-47 (44,7) ; N = 8. DAP minimum de l'articulation distale : 20,5-22 (21,2) ; N = 10.

Radius

	L	DT prox.	DT mil.	DT dist.
1955-13-417	264	—	26	37
1955-13-1030	282	48	26	40
1955-13-1120	—	45	—	—
sans n°	268	47	25	37
sans n°	—	47	27	—

Métacarpe

	L	DT prox.	DT mil.	DT dist.
1954-7-859	215+	32+	20,5	36,5
1955-13-814	240	37,5	20,5	—
1956-12-38	224	32	21	35
1956-12-178	233	—	20+	37
sans n°	235	36	21,5	37
sans n°	227	—	20	38

Tibia : 1956-12-265 : L = 306 ; DT prox. = 60 ; DT mini. = 26 ; DT dist. = 41.
L'extrémité proximale manque sur tous les autres spécimens : DT mil. = 22-27 (24,3) ; N = 12 ; DT dist. = 35-41 (38,0) ; N = 13.

Astragale : H int. = 37,7-40,3 (38,7) ; N = 9 ; DT dist. = 24,2-26,3 (25,7) ; N = 9.

Métatarse : Dimensions de 11 spécimens complets : L = 226-249 (240) ; DT prox. = 27-33 (29,8) ; DT mil. = 16,2-20,5 (18,3) ; DT dist. = 30-37 (33,3).

De nombreux spécimens sont dépourvus d'extrémité distale : DT prox. = 27-32 (29,2) ; N = 13 ; DT mil. = 15,7-19,5 (17,4) ; N = 16.

Les os des membres de petite taille : tarsiens (sauf astragale), carpiens, phalanges... sont rarissimes dans les collections de Ternifine, et aucun ne peut être attribué avec certitude à *P. ambiguus*.

COMPARAISONS

Les restes crâniens, bien que limités à la région frontale, sont suffisamment caractéristiques pour autoriser le rattachement de « *Bosephalus* » *ambiguus* Pomel au genre *Par-*

mularius. La forte angulation du frontal, les cornes très inclinées vers l'arrière, éloignées des orbites et pourvues d'un épaissement médial, les longs pédicules partiellement fusionnés (tous ces caractères sont évolués) distinguent en effet très nettement cette espèce de *Damaliscus*. Seul le genre actuel *Alcelaphus* rappelle *Parmularius* par la morphologie de cette région, mais ses cornes présentent toujours une très forte torsion homonyme qui existe déjà chez son probable ancêtre du Pléistocène inférieur et moyen, *Rabaticeras* (GENTRY et GENTRY, 1978). Les similitudes entre *Parmularius* et *Alcelaphus* montrent l'importance des phénomènes de parallélisme évolutif chez les Alcélapinés.

Cinq espèces de *Parmularius* ont été décrites, dont trois : *P. altidens*, *P. angusticornis* et *P. rugosus* se succèdent dans cet ordre à Olduvai (GENTRY et GENTRY, 1978) ; *P. braini* a été décrit de Makapansgat par VRBA (1977) qui a également créé (1978) pour un petit Alcélapin de Kromdraai A l'espèce *P. parvus*, dont les chevilles sont cependant inconnues.

De ces espèces, *P. angusticornis* est la plus voisine de *P. ambiguus* par sa taille, l'angulation du frontal, l'inclinaison des cornes vers l'arrière, leur éloignement de l'orbite, leur divergence, faible à la base mais qui augmente vers le sommet, la massivité de leur portion basale suivie d'un rapide amincissement, mais les cornes d'Olduvai sont dépourvues de la forte courbure de celles de Ternifine. La forte courbure des cornes vers l'arrière est probablement un caractère primitif, comme le suppose VRBA (1977). Le plus ancien représentant du groupe de *Parmularius*, du gisement Pliocène de Laetoli, a en effet des chevilles fortement et assez brusquement (comme de nombreux spécimens de Ternifine) courbées (GENTRY et GENTRY, 1978, pl. 21). Ces auteurs ont aussi montré (pl. 17) un exemple d'atténuation puis de disparition de courbure chez *P. altidens*. On peut donc penser que la courbure primitive s'est conservée chez *P. ambiguus*, mais l'hypothèse inverse (l'acquisition de la courbure à partir de chevilles presque droites, semblables à celles de *P. angusticornis*) n'est pas inconcevable.

La dentition de cette dernière espèce n'a pas été reconnue avec certitude, mais dans leur « Size group II », GENTRY et GENTRY (1978 : 424) incluent de nombreuses séries dentaires dont certaines appartiennent sans doute à *P. angusticornis*, telle MNK II 136 ($P_2-P_4 = 21,5$; $M_1-M_3 = 69,3$). La rangée des prémolaires est donc extrêmement courte, et déjà chez *P. altidens* du bed I, les prémolaires sont plus réduites (GENTRY et GENTRY, 1978, fig. 22) que chez *P. ambiguus* qui a donc conservé, malgré son âge relativement récent, une dentition plus primitive que celles des formes est-africaines. Même chez *P. braini* du Plio-Pléistocène d'Afrique du Sud, dont la P_2 est constante, les prémolaires sont relativement plus courtes (longueurs des segments dentaires du paratype, selon VRBA : $P_2-P_4 = 26$; $M_1-M_3 = 68,5$) que celles de Ternifine. Les chevilles de *P. braini* ressemblent un peu à celles de *P. ambiguus*, mais elles sont beaucoup plus comprimées transversalement, presque dépourvues d'épaississement basal, leur courbure est moins forte, plus régulière, les bourrelets sont plus nets (VRBA, 1977, fig. 3-4). *P. braini* ressemble à *P. altidens* et les caractères qui l'en distinguent (grande taille et compression transversale des chevilles) le rapprochent en revanche de *P. angusticornis* (qui succède à *P. altidens* à Olduvai). Cela inciterait à douter de l'âge pliocène fréquemment attribué aux membres 2 et 3 de Makapan, si *P. braini* ne possédait pas toujours des chevilles simples, encore presque complètement dépourvues de l'épaississement basal constant chez les autres *Parmularius*.

Par son métacarpe un peu plus court que le métatarse, *P. ambiguus* est très semblable à *P. altidens*, mais plus primitif que *Alcelaphus*, dont le métacarpe s'est allongé jusqu'à



PLANCHE III

1. — *Parmularius ambiguus* (Pomel). N° 1955-13-47. Cheville et frontal gauches. Vue externe. $\times 1/2$.
2. — *Parmularius ambiguus* (Pomel). Massacre. Vue antérieure. $\times 1/2$.
3. — *Parmularius ambiguus* (Pomel). N° 1956-12-28. Cheville gauche et frontaux. Vue postérieure. $\times 1/2$.

dépasser en longueur le métatarse (GENTRY et GENTRY, 1978 : 376). Les os des membres (et les dentitions) sont de même taille que ceux de *P. altidens*, bien que les cornes soient beaucoup plus massives.

RELATIONS PHYLOGÉNIQUES

Les caractères primitifs de *P. ambiguus* (prémolaires longues, et probablement courbure des chevilles) empêchent apparemment de rechercher son ancêtre parmi les formes d'Olduvai, toutes plus évoluées sous ces rapports. Les ressemblances entre *P. ambiguus* et *P. angusticornis* ne peuvent s'expliquer que par parallélisme à partir d'une forme peut-être voisine des plus anciens *P. altidens*, ou du *Parmularius* de Laetoli, l'ancêtre de l'espèce de Ternifine ayant quitté l'Afrique de l'Est dès le début du Pléistocène, au plus tard.

A cette époque, les seules pièces du Maghreb évoquant *Parmularius* proviennent de l'Aïn Boucherit et ont été décrites par ARAMBOURG (1979) sous les noms de *Redunca eulmensis* et *Damaliscus cuiculi*. L'holotype de cette dernière espèce est une cheville dépourvue de son pédicule, plutôt petite, bien courbée vers l'arrière (surtout sa moitié distale) peu comprimée transversalement et portant quelques bourrelets transversaux. *Damaliscus ? cuiculi* pourrait constituer un ancêtre de *P. ambiguus*, mais l'absence d'informations sur sa morphologie crânienne rend vaine toute hypothèse concernant les relations phylétiques de cette espèce. L'inclusion du type de *D. ? cuiculi* par VRBA (1977) dans son *P. braini* me semble, pour la même raison, téméraire, surtout si on tient compte de la grande distance qui les sépare.

L'holotype (et unique spécimen) de *Redunca eulmensis* est aussi une cheville dont le pédicule est creusé d'un unique et vaste sinus. Cela montre que cette corne ne peut appartenir au genre *Redunca* (cf. GENTRY et GENTRY, 1978 : 338). Elle a probablement été mal orientée par ARAMBOURG ; si on suppose que la pointe se recourbe vers l'arrière (et non vers l'avant), elle devient très semblable à celles de *P. altidens*. *Parmularius ? eulmensis* n'annonce cependant guère *P. ambiguus* : la faible courbure est limitée à la moitié distale, et semble plutôt en voie de disparition. Le matériel nord-africain est de toute façon trop fragmentaire pour qu'on puisse en tirer une phylogénie. De plus, tous les Alcelaphini connus au Maghreb après le niveau de Ternifine sont sans rapport avec *Parmularius*, mais appartiennent, outre *Connochaetes*, aux genres *Rabaticeras* et *Alcelaphus*, complètement absents à Ternifine.

Genre **CONNOCHAETES** Lichstenstein, 1814

1850 *Gorgon* Gray.

ESPÈCE-TYPE : *Connochaetes gnou* (Zimmermann, 1780).

DIAGNOSE GÉNÉRIQUE : GENTRY et GENTRY, 1978 : 364.

Connochaetes taurinus (Burchell, 1823)

DIAGNOSE : GENTRY et GENTRY, 1978 : 368.

Connochaetes taurinus progna Pomel, 1894

1894 *Connochoetes progna* Pomel : 9 (non pl. III, fig. 3-4).

1965 *Gorgon olduvaiensis* Leakey : 45.

1978 *Connochaetes taurinus olduvaiensis* (Leakey) — GENTRY et GENTRY : 368.

LECTOTYPE : la partie basale d'une corne droite, figurée par POMEL en 1894, pl. III, fig. 1-2 ; le fragment de cheville de sa pl. III, fig. 3-4 n'appartient pas, en réalité, à *Connochaetes*, mais à *Parmularius*. Le lectotype apparaît comme gauche sur les figures qui sont toutes inversées. Je n'ai pas retrouvé ce spécimen à l'Institut de Paléontologie du MNHNP, mais la désignation d'un néotype ne se justifierait pas (art. 75a du Code International de Nomenclature Zoologique).

DIAGNOSE : GENTRY et GENTRY, 1978 : 368, pour *C. t. olduvaiensis* : « An extinct subspecies differing from living *C. taurinus* in the horn cores being inserted at a slightly less posterior level and passing less downwards as they emerge from the skull ». On pourrait ajouter que la taille de *C. t. progna* est supérieure à celle de l'actuel *C. taurinus*, mais si cette différence est très nette à Ternifine, elle ne l'est peut-être pas dans le bed II d'Olduvai.

Malheureusement, les restes osseux crâniens de cette sous-espèce assez abondante se limitent presque exclusivement à des chevilles qui n'apportent guère d'informations nouvelles. Ternifine offre cependant l'intérêt de permettre d'associer avec certitude les cornes, les dents et les os des membres, ce qui n'est pas le cas d'Olduvai, gisement-type de *C. t. « olduvaiensis »*.

DESCRIPTION

Le spécimen crânien le moins fragmentaire est un frontal portant encore la cheville gauche presque complète (pl. IV, 1). La gracilité de celle-ci incite à rapporter ce spécimen à une femelle. La cheville se dirige d'abord vers l'extérieur et un peu vers l'arrière, puis se recourbe vers l'avant et le haut. Elle est peu comprimée dorso-ventralement, mais d'autres pièces, appartenant probablement à des mâles, le sont davantage, cette compression atteignant son maximum à quelques centimètres de la base. Comme l'ont noté GENTRY et GENTRY (1978), chez *C. t. « olduvaiensis »*, la cheville part moins vers le bas, en vue occipitale, que dans la forme actuelle ; cela est également visible sur le lectotype (POMEL, 1894, pl. III, fig. 2). La face supérieure de la base des cornes mâles est souvent rugueuse, et on devine parfois un vestige de la crête oblique bien marquée sur les chevilles de gnous plus anciens (GENTRY et GENTRY, 1978 : 366, sur *Connochaetes* sp., n° HWK EE II 2315 de la base du bed II d'Olduvai ; ARAMBOURG, 1979, pl. 55, fig. 1a, sur « *Oreonagor tournoueri* » de l'Ain Boucherit).

DIMENSIONS

Frontal : largeur postorbitaire = $2 \times \neq 75$; DAP \times DDV de la cheville à 5 cm de la base = 53×43 .

Chevilles isolées (DAP \times DDV à 5 cm de la base) : 1955-13-355 : $68 \times 36,5$ (pl. IV, 3) ; 1956-12-48 : 75×38 ; 1931-8-25 : $67 \times 34,5$; 1956-12-47 : 70×42 ; sans n° : 62×35 .

La dentition inférieure est représentée par quelques mandibules et de nombreuses dents isolées. Les dimensions des séries dentaires sont assez homogènes, et nettement

supérieures à celles du *C. taurinus* actuel. La P_2 est toujours absente, la P_3 n'est qu'incomplètement molarisée (paraconide séparé du métaconide), mais la P_4 l'est toujours. Toutes les dents sont très hautes.

DIMENSIONS : 1955-13-894 (pl. IV, 2) : P_3-M_3 = env. 127 ; M_1-M_3 = env. 95 ; hauteur de la mandibule sous M_3 = 60 + ; en avant de P_3 = 32 ; distance de P_3 au trou symphysaire : 82. — 1955-13-358 : P_3-M_3 = env. 125 ; M_1-M_3 = 93. — 1956-12-127 (très usée) : P_3-M_3 = env. 102,5. — 1956-12-29 (très usée) : P_3-M_3 = env. 116. — 1955-13-282 (modérément usée) : P_3-M_3 = env. 115. — Longueur à mi-hauteur des M_3 complètes : N = 25 ; L min. = 37 ; L max. = 42 ; L moy. = 39,2 ; σ = 1,71. Une M_3 fraîche mesure : L = 37 ; H = 65. — Dimensions de deux P_4 isolées : L max. = 18 (H = 35+) et L max. = 20 (H = 40+).

Ces dimensions sont très supérieures à celles de l'autre Alcelaphini de Ternifine (v. p. 66), et toutes les dents, même isolées, ainsi d'ailleurs que la plupart des os du squelette, peuvent facilement être déterminés spécifiquement.

Aucun fragment de maxillaire n'est conservé. Toutes les molaires supérieures portent un crochet mésial dans le premier lobe, et un crochet distal dans le deuxième, mais ceux situés de part et d'autre de l'ilot central sont faibles ou absents.

SQUELETTE

La plupart des os des membres sont rares ; ils sont un peu plus grands que ceux de l'actuel *C. taurinus*, mais (au moins les métapodes) de proportions semblables.

DIMENSIONS

Humérus : sans n° : L = 285 ; DT mini. = 40,5 ; DT dist. = 68. — 1954-7-306 : DT dist. = 67,5.

Métacarpe (dimensions extrêmes ; entre parenthèses : moyennes) : 6 spécimens complets : L = 247-256 (251) ; DT prox. = 47,5-53 (51) ; DT mil. = 26,5-32 (29,5) ; DT dist. = 51-59 (54,5).

Tibia : 1954-7-119 : DT dist. = 64 ; sans n° : DT dist. = 58. La détermination de ces deux fragments est incertaine.

Astragale : Deux spécimens (1954-7-1049 et sans n°) sont très semblables, sauf par leurs dimensions (respectivement : H int. = 57 et 56 ; DT dist. = 38 et 39,5), aux astragales de *Parmularius* et appartiennent certainement à *Connochaetes*. La différence de hauteur entre les deux lèvres de la trochlée proximale est peu marquée. La détermination de quelques autres pièces mal conservées, où elle l'est davantage, est incertaine.

Métatarse

	L	DT prox.	DT mil.	DT dist.
1954-7-156	262	—	24	47,5
1955-13-145	267	46	26,5	54
1955-13-503	291	—	27	53
1955-13-833	268	46	27,5	52
1956-12-1	267	45	26	51

Les dimensions du métatarse figuré par POMEL (1894, pl. III, fig. 6-7) sont très semblables aux précédentes.

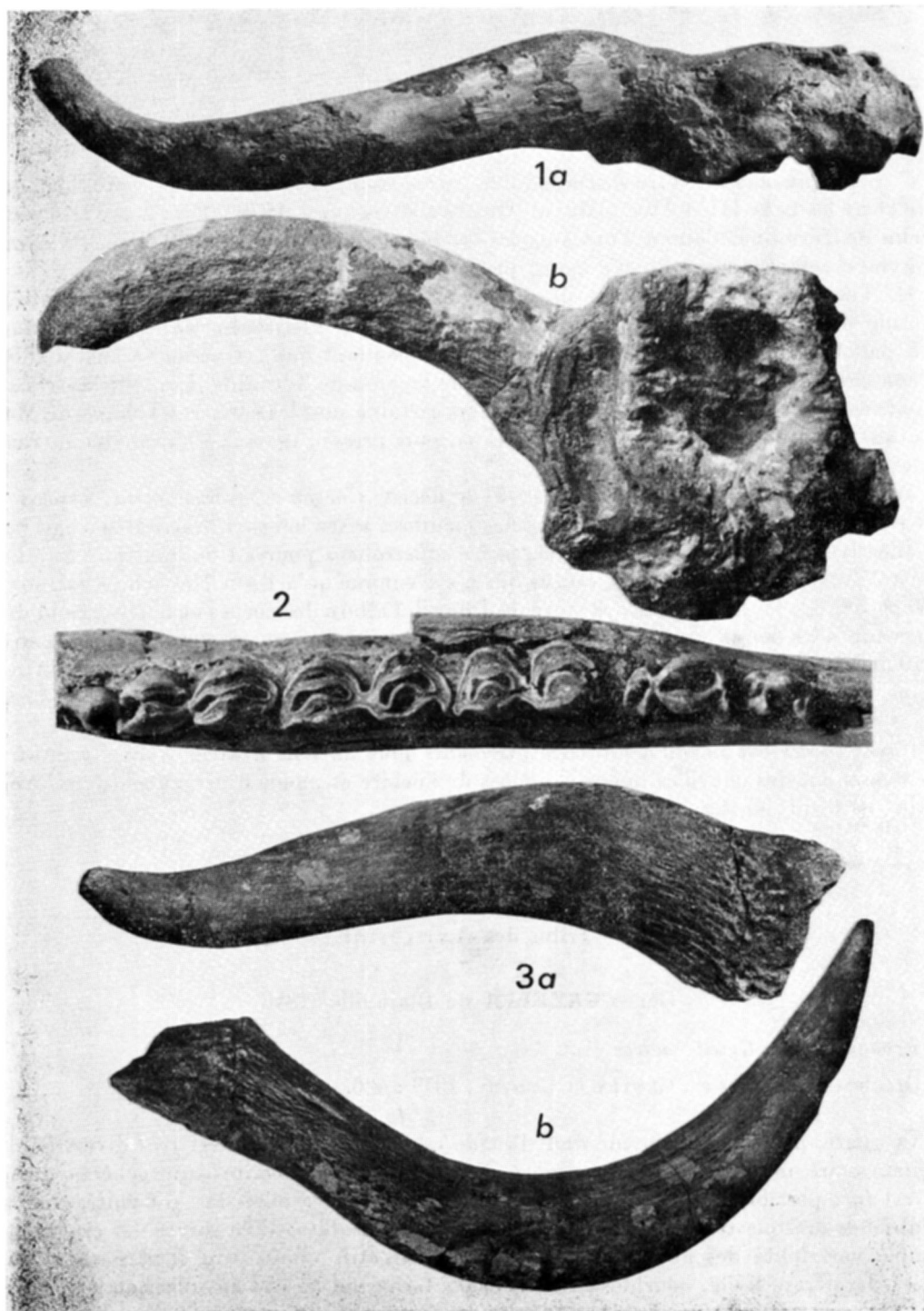


PLANCHE IV

1. — *Connochaetes taurinus prognu* Pomel. Fragment de crâne et cheville gauche : a, vue postérieure ; b, vue inférieure. $\times 1/3$.
2. — *Connochaetes taurinus prognu* Pomel. N° 1955-13-894. Série dentaire gauche. $\times 4/5$.
3. — *Connochaetes taurinus prognu* Pomel. N° 1955-13-355. Cheville droite : a, vue supérieure ; b, vue postérieure. $\times 2/5$.

COMPARAISONS

C. t. prognu ne peut être distingué de *C. t. olduvaiensis*, dont le type provient de la limite entre les beds III et IV d'Olduvai (GENTRY et GENTRY, 1978 : 368), d'âge très proche de celui de Ternifine. Comme l'ont suggéré ces auteurs, ces deux noms sont certainement synonymes, celui créé par POMEL ayant priorité.

H. THOMAS (1977) a proposé de distinguer à titre spécifique le gnou nord-africain en raison de la forme haute et étroite d'un occipital du Pléistocène supérieur du Maroc, décrit par ARAMBOURG en 1938. Rien n'indique cependant que cet arrière-crâne, d'ailleurs mal conservé, appartienne à la même espèce que le gnou de Ternifine. Les seuls autres sites nord-africains où la présence de *C. t. prognu* soit certaine sont les carrières Thomas au Maroc (GERAADS, BÉRIRO et ROCHE, 1980 ; GERAADS, *sous presse*), mais il est probable que cette sous-espèce était en fait très répandue.

De l'Aïn Hanech, ARAMBOURG (1979) a décrit *Gorgon? mediterraneus*, espèce qui n'est représentée que par des dents et os des membres assez longs et graciles. Il s'agit peut-être effectivement d'un gnou, mais *Gorgon? mediterraneus* pourrait au contraire être identique à *Numidocapra crassicornis*, espèce qui n'est connue qu'à l'Aïn Hanech (ARAMBOURG, 1979, pl. 38, fig. 4). La très forte flexure du frontal, l'allure des cornes et le très grand développement d'un sinus dans le pédicule d'un spécimen non mentionné par ARAMBOURG (n° 1949-2-102) montrent que *Numidocapra* est peut-être, non un Caprinae, mais un Alcelaphini. Remarquons que l'Aïn Hanech n'a livré ni corne de *Connochaetes* (= *Gorgon*), ni dent de Caprinae.

Connochaetes est inconnu dans les gisements plus anciens d'Afrique du Nord, où ses précurseurs ont des chevilles moins éloignées de l'orbite et moins divergentes (p. ex. ARAMBOURG, 1979, pl. 55, fig. 1).

Sous-famille des ANTILOPINAE

Tribu des ANTILOPINI

Genre **GAZELLA** de Blainville, 1816

ESPÈCE-TYPE : *Gazella dorcas* (L.).

DIAGNOSE GÉNÉRIQUE : GENTRY et GENTRY, 1978 : 436.

Ce genre, peut-être le Bovidé dont l'étude est la plus délicate, est très diversifié dans le Quaternaire nord-africain. Le nombre d'espèces valides décrites approche la dizaine, et il est fort possible que ce chiffre soit très inférieur à la réalité. Les difficultés viennent de l'absence presque totale de caractères dentaires utilisables, de la rareté des crânes et de la faible variabilité des chevilles. Les critères distinctifs qu'on peut mettre en évidence sur ces dernières (taille, courbures, inclinaison, forme de la section, position par rapport à l'orbite) ont, de plus, probablement tous pu être acquis dans des lignées différentes et l'utilisation de méthodes cladistiques dans l'établissement de phylogénies est actuellement impossible.

Des trois espèces présentes à Ternifine, deux sont très rares, mais la troisième, nouvelle, est très abondante.

Gazella dracula n. sp.

HOLOTYPE : un massacre avec les deux chevilles, auxquelles ne manquent que les derniers millimètres des pointes ; n° 1955-13-352 dans les collections de l'Institut de Paléontologie, MNHNP (pl. V, 1).

LOCALITÉ-TYPE : Ternifine.

DERIVATIO NOMINIS : les chevilles de cette espèce évoquent les « canines » du célèbre vampire.

DIAGNOSE : Gazelle de taille moyenne. Chevilles mâles longues et grêles, très éloignées de l'orbite, fortement inclinées vers l'arrière, mais très peu ou pas du tout courbées, presque parallèles sur toute leur longueur. Section, à grand axe un peu oblique vers l'avant et l'intérieur, peu comprimée à la base mais fortement vers la pointe. Face externe très peu ou pas du tout aplatie. Frontal peu courbé, fossette postcornuale bien marquée. Chevilles femelles beaucoup plus petites et de section presque ronde. Dents grandes par rapport aux cornes.

DIMENSIONS

Massacres

	1955-13-352 (holotype)	1954-7-137 (pl. V, 2)
L chevilles	180	≠ 150
DAP × DT (base)	29 × 22	27,5 × 21
Distance à l'orbite	25	25
Écartement des chevilles :		
entre leurs bords internes	27	19
entre leurs bords externes	72	64

Sur 1954-7-137, la distance minimale entre les lignes temporales est de : 2 × 15,5.

Chevilles complètes ou presque complètes (longueur approximative, DAP × DT à la base)

1955-13-1074 : 150, 27 × 20 ; sans n° : 170, 30 × 22
 1955-13-647 : 180, 29 × 21,5 ; sans n° : 155, 27 × 20
 1954-7-134 : 155, 27 × 21 ; sans n° : 140, 27,5 × 18,5

Chevilles incomplètes (DAP × DT à la base)

1955-13-875 : 28 × 20,5 ; sans n° : 28 × 21 ; sans n° : 27,5 × 20
 1955-13-58 : 29 × 22,5 ; sans n° : 28 × 21 ; sans n° : 26,5 × 21,5
 1954-7-858 : — × 20 ; sans n° : 29 × 20 ; sans n° : 26,5 × 21,5
 1925-2-30 : 28,5 × 22,5 ; sans n° : 29 × 24 ; sans n° : 31,5 × 24
 1925-2-29 : 29,5 × 22 ; sans n° : 29 × 20 ; sans n° : 28,5 × 21,5
 1931-8-19 : 30,5 × 23,5 ; sans n° : 29 × 23,5 ; sans n° : 26,5 × 19
 1956-12-25 : 27 × 18 ; sans n° : 26 × 18,5 ; sans n° : 28 × 21,5

Chevilles femelles

1955-13-1019	:	17	×	15,5	, L = 95.
1955-13-269	:	18,5	×	16	
sans n°	:	20	×	17,5	

DESCRIPTION

La morphologie de toutes les chevilles mâles est très homogène. La courbure vers l'arrière est toujours très faible, souvent complètement absente, avec parfois même peut-être tendance à une faible courbure vers l'avant (1954-7-858). La cheville la plus courbée (1925-2-29) est aussi la plus proche de l'orbite. N'ayant pas été recueillie par ARAMBOURG, sa provenance exacte est incertaine, et il n'est pas impossible qu'elle ait appartenu à une population, sinon une sous-espèce, particulière, d'âge différent.

L'inclinaison vers l'arrière, toujours forte, bien visible sur le massacre 1954-7-137 (pl. V, 2), qui comprend une partie des pariétaux, est parfois extrêmement marquée, comme sur 1955-13-647, où le bord antérieur de la corne est presque parallèle à la partie antérieure de la suture métopique. En vue frontale, les cornes sont presque parallèles à la base, et le restent le plus souvent sur toute leur longueur mais, sur certains spécimens, les pointes divergent très légèrement. L'impression générale est néanmoins toujours de deux droites parallèles. Un autre caractère constant, à l'exception du spécimen 1925-2-29 déjà mentionné, est la grande distance de la base de la cheville (limite pédicule-étui corné) à l'orbite, probablement en relation avec (mais non directement due à) l'inclinaison vers l'arrière. Il existe toujours un pédicule bien individualisé du frontal, à bords sensiblement parallèles.

Les chevilles sont modérément comprimées à la base (rapport DT/DAP = environ 3/4) et, caractère rare chez les gazelles modernes, peu ou pas du tout aplaties sur la face externe. La section à la base est en général presque symétrique, avec un grand axe un peu oblique vers l'avant et l'intérieur, et une dimension transversale maximale se situant vers la mi-longueur de celui-ci ; dans quelques cas seulement elle se situe vers l'arrière, comme chez la plupart des gazelles. Compression et aplatissement s'accroissent cependant fortement vers la pointe, qui prend la forme d'une lame.

Le trou sus-orbitaire, rarement préservé, s'ouvre au fond d'une profonde dépression triangulaire, dont le bord latéral est à peu près parasagittal. La fossette postcornuale est bien marquée, longue et étroite. Le frontal est peu courbé le long de la suture sagittale, et souvent assez épais, cette suture étant, de plus, souvent surélevée entre les cornes, et bordée de deux dépressions juste en avant des pariétaux.

Le reste du crâne, et en particulier les régions basilaire et occipitale, est inconnu.

Les chevilles femelles (trois spécimens) sont beaucoup plus courtes, rectilignes, et de section presque circulaire, avec un léger aplatissement de la face postéro-médiale. Elles se distinguent immédiatement des chevilles mâles, mais difficilement des chevilles femelles d'autres espèces, en particulier celles également présentes à Ternifine (*Gazella* cf. *atlantica* et *Gazella* sp. B). Les cornes des femelles sont toujours moins caractéristiques que celles des mâles, et n'apportent de toute façon guère d'informations supplémentaires. Selon ARAMBOURG (1957), les femelles de *G. atlantica* ont des chevilles courbées vers l'arrière (ce qui n'est pas le cas ici), mais par ailleurs très semblables (taille, section) à nos trois

spécimens. Les chevilles femelles de *Gazella* sp. B sont inconnues. Vu les nombres respectifs de chevilles mâles de chaque espèce à Ternifine, il est évidemment beaucoup plus probable que ces trois spécimens appartiennent à *G. dracula*.

DENTITION

Le gisement de Ternifine a livré de nombreuses dents isolées de gazelles ainsi que deux séries dentaires, inférieure et supérieure. Les dimensions de ces dents sont homogènes, et le critère de taille ne permet pas mieux que la morphologie de distinguer deux ou trois groupes, comme aurait pu le laisser espérer la présence de trois espèces de gazelles dont les chevilles diffèrent nettement par leurs dimensions et leur robustesse. La majorité, sinon la totalité, des restes dentaires appartient certainement, en raison de l'abondance des chevilles de cette espèce, à *G. dracula*. Les dents et séries dentaires sont aussi longues que celles de *G. atlantica* ou *G. cuvieri*, alors que les chevilles sont plutôt petites.

DIMENSIONS

Longueurs des segments dentaires : 1956-12-248 : $P_2-M_3 = 67,6$; $P_2-P_4 = 23,2$; $M_1-M_3 = 44,2$.
Sans n° : $P^2-M^3 \neq 63,5$; $M^1-M^3 = 41,3$.

Une M^3 isolée mesure : $L = 16,4$; larg. = $11,2$; $H = 22$. Les longueurs de $24 M_3$ s'échelonnent de $17,3$ à $21,7$ mm, avec une distribution assez régulière ; plus de la moitié des spécimens mesurent de 19 à 20 mm. Étant donné les incertitudes concernant l'homogénéité spécifique de ces M_3 , tout calcul de paramètre statistique serait évidemment sans signification.

SQUELETTE

Les os des membres de gazelles sont très peu nombreux. Ils se limitent à : une extrémité proximale de métatarse ($DT = 22,4$), une extrémité distale de métatarse (n° 1925-2-5, DT dist. = $23,9$, DT de la diaphyse = $13,5$), et 6 astragales :

DIMENSIONS

	H int.	DT dist.		H int.	DT dist.
1954-7-186	27,6	18	1955-13-1142	29,2	18,1
1955-13-533	28,2	18	1956-12-97	26,5	17,6
1955-13-1201	30,6	18,1	sans n°	27,6	17,7

COMPARAISONS

Les chevilles grêles et rectilignes de *G. dracula* distinguent immédiatement cette espèce des gazelles actuelles d'Afrique du Nord *G. dama* ou *G. dorcas*, ainsi que des fossiles *G. atlantica* ou *G. tingitana*, toutes à cornes fortement courbées vers l'arrière (ARAMBOURG, 1957). D'autres espèces pléistocènes et actuelles présentent en revanche quelques simi-

litudes avec la gazelle de Ternifine. Il s'agit de *G. « setifensis »* de la base du Pléistocène de l'Aïn Boucherit, *G. pomeli* du Pléistocène inférieur de l'Aïn Hanech, et des actuelles *G. cuvieri*, *G. rufina*, *G. leptoceros* et *G. thomsoni*.

G. cuvieri, dont ARAMBOURG avait rapproché en 1957 la gazelle de Ternifine, est plus grande que celle-ci, l'implantation de ses cornes est plus verticale ; celles-ci sont plus longues, plus courbées, plus massives, plus divergentes, leur section à la base est plus comprimée, plus aplatie, son grand axe est plus oblique par rapport au plan sagittal, le frontal n'est pas déprimé en avant des pariétaux, le bord latéral du trou sus-orbitaire est oblique vers l'extérieur. Les ressemblances entre *G. cuvieri* et *G. dracula* ne sont que très superficielles, et ces deux espèces ne sont pas particulièrement voisines.

Chez *G. rufina*, espèce peut-être éteinte et rarissime dans les collections, les cornes sont plus grosses, un peu divergentes, moins inclinées vers l'arrière, mais nettement plus courbées, et leur section est plus comprimée (rapport DT/DAP : env. 2/3) et aplatie sur la face externe. Ces caractères suffisent à distinguer complètement cette espèce de *G. dracula*.

G. leptoceros est peut-être l'espèce actuelle la plus voisine de *G. dracula*. Ses cornes sont en effet peu ou très peu courbées, et le degré de compression transversale est le même. Le frontal est cependant moins convexe, plus étroit, les cornes sont plus proches l'une de l'autre, un peu plus divergentes, moins inclinées vers l'arrière, plus proches de l'orbite, leur face latérale est plus aplatie. *G. leptoceros* est aussi en général plus petite que *G. dracula*. Compte tenu de la relative uniformité des cornes de gazelles, il me semble que toutes ces différences, en particulier celles qui indiquent un état plus évolué chez *G. dracula* (taille supérieure, frontal plus courbé, cornes encore moins courbées en moyenne, parallèles, plus inclinées vers l'arrière et plus éloignées de l'orbite) suffisent largement pour justifier une distinction spécifique.

G. thomsoni, espèce actuelle d'Afrique de l'Est, évoque au premier abord *G. dracula* par ses longues chevilles grêles, mais cette espèce est nettement plus grande, ses chevilles sont plus courbées et surtout beaucoup plus comprimées et plus aplaties (rapport DT/DAP inférieur à 2/3).

G. pomeli Arambourg, 1979, de l'Aïn Hanech, diffère de *G. dracula* par ses cornes plus courbées, plus massives, très peu comprimées (rapport DT/DAP : environ 5/6) et la très forte courbure du frontal. Tous ces caractères évoquent *G. atlantica* et ces deux espèces sont probablement voisines, sinon directement liées, mais certainement sans rapport avec *G. dracula*, malgré la proximité géographique et chronologique des gisements de l'Aïn Hanech et de Ternifine.

Le type de *G. setifensis* (Pomel, 1894) est une base de cheville droite de grande taille, bien comprimée et aplatie extérieurement (à la base 37,5 × 26,5). Ce spécimen ne peut être distingué de *G. rufina*, mais trop peu de caractères sont visibles pour qu'on puisse attribuer avec certitude à *G. setifensis* aucun autre spécimen.

ARAMBOURG (1979) a cependant regroupé sous ce dernier nom toutes les gazelles de l'Aïn Boucherit, de même âge, selon lui, que le type de cette espèce ; cette contemporanéité n'est cependant pas démontrée. La diversité morphologique et dimensionnelle des chevilles de l'Aïn Boucherit contraste avec l'homogénéité qu'on observe par exemple chez *G. pomeli* à l'Aïn Hanech ou *G. dracula* à Ternifine. Toutes les chevilles sont plus petites que le type de *G. setifensis* (la plus petite cheville mâle ne mesure que 26 × 19,5 à la base) ; certaines

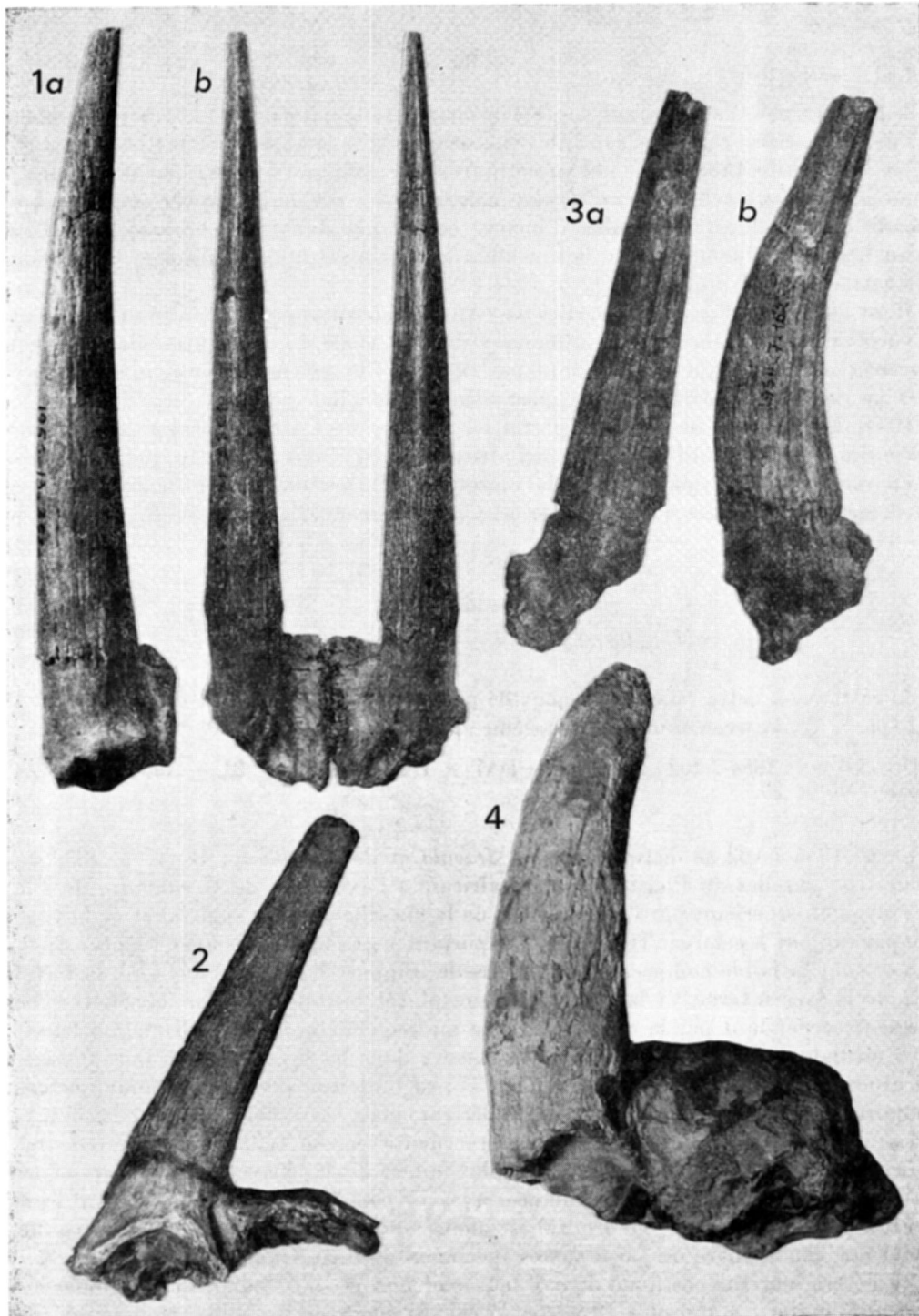


PLANCHE V

1. — *Gazella dracula* n. sp. N° 1955-13-352 (holotype). Massacre. a : vue externe de la cheville gauche ; b : vue antérieure. $\times 1/2$.
2. — *Gazella dracula* n. sp. N° 1954-7-137. Massacre. Vue externe. $\times 1/2$.
3. — *Gazella* sp. A (*Gazella* cf. *atlantica* Bourg.). N° 1954-7-162. Cheville gauche : a, vue antérieure ; b, vue externe. $\times 1/2$.
4. — *Gazella* sp. B. N° 1954-7-282. Arrière-crâne et chevilles. Vue externe. $\times 1/2$.

(celles figurées par ARAMBOURG) sont bien courbées, la plupart le sont à peine plus que celles de *G. dracula* ; certaines sont plus comprimées que le type, d'autres beaucoup moins, et avec leur petite taille, leur faible courbure, leur extrémité aplatie en lame, elles sont presque identiques à celles de *G. dracula*, mais leur base est toujours plus proche de l'orbite (pédicule court). Il est impossible d'inclure ces cornes dans *G. setifensis* (Pomel), mais il serait hasardeux, compte tenu de l'insuffisance des matériaux et des âges des gisements, de les rattacher à *G. dracula*.

Il est difficile de dire si les gazelles de l'Aïn Boucherit appartiennent à une seule espèce très variable ou à plusieurs ; des différences dans le mode de fossilisation des divers spécimens suggèrent aussi que tous ne sont pas rigoureusement contemporains, mais ces différences ne paraissent pas être en rapport avec la morphologie.

Il semble possible de trouver, parmi les gazelles de l'Aïn Boucherit, les ancêtres de nombreuses espèces du Pléistocène nord-africain ; il ne s'agit peut-être que d'une illusion due au manque d'informations sur la morphologie crânienne de plusieurs d'entre elles, mais il serait surprenant que ne s'y trouve pas au moins l'ancêtre de *G. dracula*.

Gazella sp. A

(*Gazella* cf. *atlantica* Bourguignat, 1870)

Je rattache à cette espèce une cheville gauche avec un fragment du frontal, n° 1954-7-162 (pl. V, 3), et avec doute un deuxième spécimen, n° 1954-7-120.

DIMENSIONS : 1954-7-162 : L env. 180 ; DAP × DT base : 38,5 × 31. — 1954-7-120 : DAP × DT base : 35 × 29.

Le n° 1954-7-162 se distingue de *G. dracula* et de *Gazella* sp. B (v. p. 81), comme de toutes les gazelles du Pléistocène nord-africain à l'exception de *G. atlantica* du Pléistocène moyen et supérieur, par l'éloignement de la cheville du plan sagittal et sa forte divergence par rapport à celui-ci. Trois autres importantes ressemblances avec l'espèce de BOURGUIGNAT sont la faible compression transversale (rapport DT/DAP env. 4/5), la forte convexité de la face interne, et la nette courbure plutôt brutale vers l'arrière. Cette cheville ne présente cependant pas la coudure vers la mi-longueur ni le parallélisme des faces latérale et médiale de la partie basale qu'on observe dans les spécimens les plus typiques de cette espèce (p. ex. ARAMBOURG, 1957, fig. 1) ; sa taille est aussi plus grande que celle de la majorité des chevilles du Pléistocène supérieur, mais ces différences sont faibles.

La cheville 1954-7-120 diffère de la précédente par sa taille un peu inférieure, son éloignement moindre du plan sagittal, ses plus faibles divergence et courbure vers l'arrière. Tous ces caractères sont des ressemblances avec *G. pomeli* de l'Aïn Hanech, dont ce spécimen est à peine distinguable ; le frontal est moins courbé que sur le type, mais cette flexure est peut-être moins marquée sur d'autres spécimens de l'Aïn Hanech.

La détermination spécifique de ces deux chevilles est incertaine. Les attribuer à deux espèces différentes conduirait à admettre la coexistence, peu probable quoique non invraisemblable, de 4 espèces de gazelles à Ternifine. Il semble préférable de les considérer comme co-spécifiques, leurs particularités n'affectant pas leurs caractéristiques principales.

Seule, cependant, une des deux chevilles entrerait peut-être dans les limites de variation de *G. pomeli*, espèce très homogène, dont la caractérisation souffrirait beaucoup de l'inclusion de 1954-7-162 ; un rattachement à *G. atlantica* ne serait pas entièrement satisfaisant non plus. Peut-être s'agit-il d'une forme de passage entre ces deux espèces, dans la mesure où elles sont bien phylétiquement liées.

Gazella sp. B

1957 *Gazella rufina* O. Thomas — ARAMBOURG : 68.

Un arrière-crâne avec les chevilles incomplètes, n° 1954-7-282, mentionné par ARAMBOURG (1957 : 68), ainsi qu'un fragment de cheville, n° 1955-13-267, n'appartiennent manifestement ni à *G. dracula*, ni à une forme voisine de *G. atlantica*.

DIMENSIONS (1954-7-282 ; pl. V, 4) : DAP \times DT des chevilles à la base : 41 \times 28,5 ; largeur entre leurs bords externes : 81 ; largeur entre leurs bords internes : 25. Distance de la corne à l'orbite : \neq 20. Largeur de la boîte crânienne : 66,5. Largeur bicondylienne : 49. Distance entre le basion et la suture sagittale entre les trous sus-orbitaires : 108.

Les chevilles se distinguent immédiatement de celles de *G. dracula* par leur taille très supérieure, par leur courbure nette (quoique modérée) vers l'arrière et leur faible inclinaison, leur légère divergence, leur forte compression (rapport DT/DAP env. 2/3), l'aplatissement de leur face externe, leur proximité à l'orbite. Le frontal est aussi plus courbé.

Ce spécimen a été attribué par ARAMBOURG à *G. rufina*, espèce actuelle ou récemment éteinte d'Afrique du Nord, très rare dans les collections, et dont je n'ai pu examiner que le type (conservé au BM(NH), Zoology Department, n° 94.6.4.1), un spécimen au laboratoire de Mammalogie du MNHNP (n° 1975-118), ainsi que les figures de *G. pallaryi* (Pomel, 1894).

Gazella sp. B ressemble à *G. rufina* par la faible courbure de ses chevilles, leur faible divergence, la forme de leur section, leur degré de compression transversale, mais la gazelle de Ternifine est plus grande, le frontal est plus courbé, les chevilles sont plus massives et plus redressées, la fossette postcornuale est petite et peu profonde, les tubérosités antérieures du basioccipital sont moins écartées ; surtout, l'angulation entre les faces supérieure et occipitale du crâne est beaucoup moins obtuse, moins arrondie (cette région n'est pas conservée sur le type de *G. rufina*, mais elle n'était certainement pas construite comme sur l'arrière-crâne de Ternifine). La forme de l'arrière-crâne suffit à distinguer complètement *Gazella* sp. B de *G. rufina*.

Comparées à celles de *G. cuvieri*, les cornes de *Gazella* sp. B sont implantées plus verticalement, elles sont moins divergentes, leur section est plus asymétrique, le grand axe de celle-ci moins oblique par rapport au plan sagittal. Le frontal est plus courbé, la région basioccipitale est relativement plus courte, le basioccipital plus incliné par rapport au basi-sphénoïde, et ses tubérosités antérieures sont moins écartées. Enfin, le *foramen ovale* est rond, et non ovale comme chez *G. cuvieri*.

Les cornes de *Gazella* sp. B, comme celles de l'actuelle *G. rufina*, sont presque identiques à la corne droite type de *G. setifensis* (Pomel), mais comme il a été indiqué plus haut

(p. 78), ce nom ne peut être appliqué avec certitude qu'au spécimen-type, et doit donc, pratiquement, être abandonné.

Comme *G. dracula*, *Gazella* sp. B pourrait dériver de certains spécimens de l'Ain Boucherit (*G.* « *setifensis* », *sensu* Arambourg), quoique cette phylogénie implique une cladogénèse sans isolement géographique.

Sous-famille des CAPRINAE

Tribu des ? CAPRINI

CAPRINI ? gen. et sp. indéterminés.

Ce groupe n'est représenté que par une troisième molaire inférieure droite (pl. 1, 2) dont le dernier lobe est incomplet. Son pli caprin, ses lobes externes anguleux, sa muraille interne aplatie ne permettent aucun doute quant à son appartenance à la sous-famille des Caprinae, et bien qu'il ne soit pas absolument exclu qu'il s'agisse d'un Ovibovini, on peut rapprocher cette dent des Caprini. Une détermination plus précise est impossible.

DIMENSIONS : L totale estimée = 35 ; larg. = 13,5 ; H estimée de la dent fraîche = 49.

Cette tribu n'est connue en Afrique du Nord qu'au Pléistocène supérieur (« *Ammodragus* » *lervia* ?) et dans le Pliocène de l'Ain Brimba, avec *Capra primaeva* Arambourg, 1979. *Numidocapra* de l'Ain Hanech est en effet probablement un Alcelaphini, et non un Caprinae (v. p. 74). Le ? Caprini de Ternifine est un peu plus grand que « *Capra* » *primaeva*, et son pli caprin est plus fort. Il existe un Caprini (inédit) de la taille de celui de Ternifine à 'Ubeidiya en Israël. Quelques os des membres ont aussi été décrits par GENTRY et GENTRY, 1978, du bed I d'Olduvai. Toute hypothèse concernant la phylogénie des Caprini africains reposerait cependant sur des bases insuffisantes.

CONCLUSIONS

Les Pecora de Ternifine sont donc les suivants :

- Giraffa* ? cf. *pomeli* Arambourg
- Tragelaphus algericus* n. sp.
- Bos* ? cf. *bubaloides* Arambourg
- Oryx* cf. *gazella* (L.)
- Hippotragus* cf. *gigas* Leakey
- Kobus* ? sp.
- Parmularius ambiguus* (Pomel)
- Connochaetes taurinus prognus* Pomel
- Gazella dracula* n. sp.
- Gazella* sp. A (*G.* cf. *atlantica* Bourguignat)
- Gazella* sp. B
- Caprini ? gen. et sp. indéterminés.

La faune de Ternifine, avec onze espèces de Bovidés, est celle où cette famille est la mieux représentée dans toute l'Afrique du Nord, et la diversité de ce groupe y est comparable à celle mise en évidence par GENTRY et GENTRY (1978) à Olduvai (jusqu'à 14 espèces dans les sites les plus riches, SHK II et BK II).

Comparaisons biostratigraphiques

Le gisement le plus intéressant par rapport à celui de Ternifine est l'Aïn Hanech, attribué au Villafranchien supérieur par ARAMBOURG (1979). Les Pecora y sont les suivants : *Libytherium maurusium*, *Giraffa* ? *pomeli*, *Bos* ? *bubaloides*, *Numidocapra crassicornis*, *Gazella pomeli*, *Oryx* cf. *gazella*, Alcelaphini indéterminé (*Connochaetes* ?). Les ressemblances avec ceux de Ternifine se limitent à quelques espèces rares ou d'affinités incertaines (? *Giraffa*, ? *Bos*, *Oryx*, *Connochaetes* ?). Les formes dominantes dans les deux gisements (*Gazella* et probablement tous les Alcelaphini) sont totalement différentes. Il en est de même des Proboscidiens, des Suidés et des Équidés. Les rares formes communes (en particulier *Hippopotamus* et *Ceratotherium*) sont connues dans tout le Pléistocène africain, et n'atténuent guère la netteté de la coupure faunique entre ces deux sites. L'abondance à l'Aïn Hanech du Giraffidé « villafranchien » *Libytherium*, absent à Ternifine, montre que ce dernier gisement est le plus récent. JAEGER (1975 a) a rattaché l'Aïn Hanech au Pléistocène moyen parce que le gisement ravine le Villafranchien de l'Aïn Boucherit, et est recouvert en concordance par une formation à bifaces archaïques. Mais l'Aïn Boucherit appartient à un Pléistocène très ancien, et les premiers bifaces apparaissent en Afrique de l'Est avant le Pléistocène moyen. L'Aïn Hanech date à mon avis du Pléistocène inférieur, et peut-être même du milieu de cette époque plutôt que de sa partie supérieure.

Au Maroc, certains gisements (carrière de la STIC à Casablanca) sont peut-être contemporains de Ternifine, mais les listes fauniques publiées (BIBERSON, 1961) sont manifestement très incomplètes, et les déterminations de Bovidés, presque toujours établies à partir de dents isolées, ne peuvent guère être acceptées au-delà du niveau tribal. Il en est d'ailleurs souvent de même dans d'autres groupes et les comparaisons possibles sont de ce fait très limitées. A ces incertitudes s'ajoute l'éloignement géographique, la presque totalité des sites du Pléistocène moyen étant située sur le littoral atlantique (Sidi Abderahman, carrières Thomas, grès de Rabat, Salé...), les seules exceptions notables étant Tihodaïne (H. THOMAS, 1977) dans le Sahara algérien ainsi que Sidi Zin (VAUFREY, 1950) et le lac Karar (BOULE, 1900) qui ont livré des faunes hétérogènes. Tous ces gisements sont manifestement plus récents que Ternifine. Aucun ne contient *Parmularius* ni *Gazella dracula* ou une forme voisine ; les Alcelaphini les plus fréquents semblent être *Connochaetes* et *Rabaticeras*. Bien que *Alcephalus* ait été mentionné à de nombreuses reprises, aucun fossile ne vient démontrer l'existence de ce genre avant le Pléistocène supérieur en Afrique du Nord ; la plupart des dentitions qui lui ont été rapportées sont probablement celles de *Rabaticeras*. La gazelle la plus commune, jusqu'au Pléistocène supérieur, est *G. atlantica*, mais des gazelles à chevilles comprimées ne sont pas rares.

L'ensemble des Bovidés de Ternifine a un cachet est-africain assez marqué (*Parmularius*, *Oryx* cf. *gazella*, *Hippotragus* cf. *gigas*), mais peu de taxons sont directement comparables. *Connochaetes taurinus prognus* et *Parmularius ambiguus* (voisin de *P. angusticornis*) montrent que Ternifine n'est pas plus ancien que la deuxième moitié du bed II

d'Olduvai, mais pourrait aussi être beaucoup plus récent. Il n'est probablement pas possible d'établir des corrélations biochronologiques précises avec l'Afrique au sud du Sahara. A l'autre extrémité du continent, Cornelia et Elandsfontein (GENTRY et GENTRY, 1978) sont sans doute d'âge voisin mais, des Bovidés de Ternifine, seul *Hippotragus gigas* se retrouve à Elandsfontein (sur 18 espèces), Cornelia ne renfermant aucun des Bovidés du site algérien. L'origine de ces différences est sans doute surtout géographique.

Indications paléocéologiques

Si on estime les abondances relatives des diverses espèces à partir du nombre de M_3 , le classement s'établit de la manière suivante : *Parmularius ambiguus* (62 M_3), *Connochaetes* (48), *Gazella* (32), Hippotragini (9), ? *Kobus* (1), ? Caprini (1), Bovini et *Tragelaphus* (0). Les deux espèces d'Alcelaphini représentent donc plus de 70 % des Bovidés. Les membres de cette tribu vivent en troupeaux souvent immenses dans les savanes plutôt sèches, et un tel milieu convient aussi très bien aux gazelles et aux oryx. Les autres Pecora, qui préfèrent les prairies, les régions buissonneuses ou rocheuses, ne constituent guère plus de 50 % de l'ensemble. Même si on n'exclut pas de ce groupe l'hippotrague dont l'écologie était cependant sans doute voisine de celle d'*Oryx* (v. p. 62), la prédominance des formes indiquant un milieu assez aride reste extrêmement forte. Dans les autres groupes, la plupart des genres parlent d'ailleurs dans le même sens (*Equus*, *Ceratotherium*, *Stylochoerus* : COOKE in COOKE et WILKINSON, 1978, *Camelus*) et la savane environnant le site était de toute évidence très peu arborée et assez sèche, même s'il existe des indications (*Ursus* et *Theropithecus*) de l'existence d'un autre type de milieu.

Cette savane ouverte semble présente en Afrique du Nord depuis le début du Pléistocène, avec la même prépondérance de l'ensemble Antilopini + Alcelaphini (*Parantidorcas* et *Gazella* « *setifensis* » + ? *Oreonagor* à l'Aïn Boucherit ; *Gazella pomeli* + *Numidocapra* et peut-être *Connochaetes* à l'Aïn Hanech). En Afrique de l'Est (Olduvai), les conditions sont peu différentes, mais *Antidorcas* remplace presque complètement *Gazella* (GENTRY et GENTRY, 1978). Le bassin du lac Turkana bénéficiait en revanche d'un climat nettement plus humide, avec prédominance des Reduncini (GENTRY, 1976).

Remerciements

Je suis particulièrement reconnaissant à M. R. HOFFSTETTER, Professeur honoraire à l'Université P. et M. Curie, d'avoir bien voulu me confier l'étude des Pecora de Ternifine. Je remercie également L. GINSBURG et H. THOMAS qui ont facilité mes recherches dans les collections de l'Institut de Paléontologie du Muséum de Paris, A. W. GENTRY qui a fait de même pour celles du Department of Palaeontology du British Museum (Natural History) et m'a aimablement autorisé à consulter son manuscrit encore inédit sur les Bovidés de l'Omo, et Y. COPPENS, Directeur du laboratoire d'Anthropologie du Muséum et responsable de la RCP 292 du CNRS, grâce auxquels j'ai pu effectuer les missions en relation avec ce travail.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARAMBOURG, C., 1932. — Note préliminaire sur une nouvelle grotte à ossements des environs d'Alger. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, Alger, **23** : 154-162.
- 1935. — La grotte de la carrière Anglade à Guyotville (département d'Alger). *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, Alger, **26** : 15-22.
- 1938. — Mammifères fossiles du Maroc. *Mém. Soc. Sci. nat. phys. Maroc*, Rabat, **46** : 1-74.
- 1957. — Observations sur les gazelles fossiles du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord*, Alger, **48** : 49-81.
- 1970. — Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Archs Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **10** : 1-126.
- 1979. — Vertébrés Villafranchiens d'Afrique du Nord (Artiodactyles, Carnivores, Primates, Reptiles, Oiseaux). Fondation Singer Polignac, Paris. 141 p., pl. 25-61.
- ARAMBOURG, C., M. BOULE, H. VALLOIS et R. VERNEAU, 1934. — Les grottes paléolithiques de Béni Ségoual. *Archs Inst. Paléont. hum.*, Paris, **13** : 1-238.
- ARAMBOURG, C., et R. HOFFSTETTER, 1963. — Le gisement de Ternifine. I. Première partie : Historique et Géologie. *Archs Inst. Paléont. hum.*, Paris, **32** : 9-36.
- BIBERSON, P., 1961. — Le cadre paléogéographique de la préhistoire du Maroc atlantique. *Publs Serv. Antiq. Maroc*, Rabat, **16** : 1-235.
- BOHLIN, B., 1926. — Die Familie Giraffidae. *Palaeont. sin.*, Pékin, C, **4** (1) : 1-178.
- BOULE, M., 1900. — Étude paléontologique et archéologique de la station paléolithique du lac Karar (Algérie). *L'Anthropologie*, Paris, **11** : 1-21.
- COOKE, H. B. S., et A. F. WILKINSON, 1978. — Suidae. In : Evolution of African Mammals. (Eds H. B. S. Cooke et V. J. Maglio), Harvard University Press, Cambridge, p. 435-481.
- EISENMANN, V., 1979. — Les chevaux (*Equus* s. l.) fossiles et actuels : étude craniologique et odontologique. Thèse Univ. P. et M. Curie, Paris, CNRS, n° TD 2486.
- GENTRY, A. W., 1967. — *Pelorovis oldowayensis* Reek, an extinct bovid from East Africa. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)*, Londres, **14** (7) : 245-299.
- 1976. — Bovidae of the Omo group deposits. In : Earliest Man and environments in the lake Rudolf Basin. (Eds Y. Coppens, F. C. Howell, G. Ll. Isaac et R. E. F. Leakey), Univ. of Chicago Press, p. 275-292.
- 1978. — Bovidae. In : Evolution of african Mammals. (Eds. H. B. S. Cooke et V. J. Maglio), Harvard University Press, Cambridge, p. 540-572.
- GENTRY, A. W., et A. GENTRY, 1978. — Fossil Bovidae (Mammalia) of Olduvai Gorge, Tanzania. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Geol.)*, Londres, **29** (4) : 286-446 ; **30** (1) : 1-83.
- GERAADS, D., 1981. — La faune des gisements de Melka Kunturé (Éthiopie) : Artiodactyles, Primates. *Abbay*, Paris, (1979), **10** : 21-49.
- *Sous presse*. — La faune des sites à *Homo erectus* des carrières Thomas (Casablanca, Maroc). *Quaternaria*, Rome.
- GERAADS, D., P. BERIRO et H. ROCHE, 1980. — La faune et l'industrie des sites à *Homo erectus* des carrières Thomas (Maroc). Précisions sur l'âge de ces Hominidés. *C. r. hebd. séanc. Acad. Sci., Paris*, D, **291** : 195-198.
- HAMILTON, W. R., 1978. — Fossil Giraffes from the Miocene of Africa, and a revision of the phylogeny of the Giraffoidea. *Phil. Trans. R. Soc.*, London, B, **283** (996) : 165-229.

- HARRIS, J. M., 1976. — Pleistocene Giraffidae (Mammalia, Artiodactyla) from East Rudolf, Kenya. *Fossil Vert. Afr.* (Eds R. J. G. Savage et S. C. Coryndon), London, **4** : 283-332.
- HOROWITZ, A., G. SIEDNER et O. BAR-YOSEF, 1973. — Radiometric dating of the 'Ubeidiya formation, Jordan Valley, Israel. *Nature*, London, **242** : 186-187.
- JAEGER, J. J., 1975. — Évolution des Rongeurs du Miocène à l'actuel en Afrique nord-occidentale. Thèse USTL, Montpellier, CNRS, n° AO 11.538.
- 1975 a. — Les faunes de Mammifères et les Hominidés fossiles du Pléistocène moyen du Maghreb. In : Étude de certains milieux du Maroc et de leur évolution récente. Trav. de la RCP 249, CNRS, **3** : 265-290.
- JOLEAUD, L., 1918. — Études de géographie zoologique sur la Berbérie. III : Les Hippotraginés. *Bull. trimest. Soc. Géogr. Archéol. Oran*, **38** : 57-86.
- LEAKEY, L. S. B., 1965. — Olduvai Gorge 1951-1961. I : Fauna and background. Cambridge University Press : 118 p., 97 pl.
- MAGLIO, V. J., 1973. — Origin and evolution of the Elephantidae. *Trans. Am. Phil. Soc.*, Philadelphie, n.s., **63** (3) : 1-149.
- POMEL, A., 1878. — Ossements d'éléphants et d'hippopotames découverts dans une station préhistorique de la plaine d'Eghis (Province d'Oran). *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, **3** (7) : 44-51.
- 1893-1897. — Monographies des Vertébrés fossiles de l'Algérie. *Publ. Serv. Carte géol. Algér.*, Paléont., Monogr., Alger, fasc. 3-15.
- SCHLOSSER, M., 1903. — Die fossile Säugetiere Chinas. *Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-phys. Kl.*, Munich, **22** (1) : 1-220.
- SINGER, R., et E. L. BONE, 1960. — Modern Giraffes and the fossil Giraffids of Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, Le Cap, **45** : 375-548.
- THOMAS, H., 1977. — Géologie et paléontologie du gisement acheuléen de l'erg Tihodaïne. *Mém. Centre Rech. Anthrop. Préhist. Ethnogr.*, Alger, **27** : 1-122.
- 1979. — La faune quaternaire d'Algérie. *Archéologia*, Paris, **134** : 61-71.
- THOMAS, P., 1884. — Recherches stratigraphiques et paléontologiques sur quelques formations d'eau douce de l'Algérie. *Mém. Soc. géol. Fr.*, Paris, 3^e sér., **3** (2) : 1-51.
- VAN GELDER, R. G., 1977. — An eland x kudu hybrid, and the contents of the genus *Tragelaphus*. *Lammergeyer*, Pretoria, **23** : 1-6.
- VAUFREY, R., 1950. — La faune de Sidi Zin. *Karthago*, Tunis, **1** : 41-51.
- VRBA, E. S., 1971. — A new fossil Alcelaphine (Artiodactyla : Bovidae) from Swartkrans. *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, **27** (5) : 59-82.
- 1977. — New species of *Parmularius* Hopwood and *Damaliscus* Selater and Thomas (Alcelaphini, Bovidae, Mammalia) from Makapansgat, and comments on faunal chronological correlation. *Palaeont. afr.*, Johannesburg, **20** : 137-151.
- 1978. — Problematical Alcelaphine fossils from the Kromdraai faunal site (Mammalia, Bovidae). *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, **31** (3) : 21-28.