

Paläont. Z.	59	3/4	3 Abb.	311-321	Stuttgart, Dezember 1985
-------------	----	-----	--------	---------	--------------------------

Sivatherium maurusium (POMEL) (Giraffidae, Mammalia) du Pléistocène de la République de Djibouti

DENIS GERAADS, Paris*

Avec 3 figures

Kurzfassung: Beschreibung eines vollständigen Schädels und mehrerer anderer Reste von *S. maurusium* aus Djibouti im Vergleich mit anderen afrikanischen Fossilien und mit der Sivalik-Art. Die bei den Sivatheriinae zum ersten Mal beschriebene Hinterhauptbasis betont die Eigentümlichkeit dieser Gruppe. Bemerkungen über die Phylogenie und Ökologie von *Sivatherium*.

Abstract: Description of a complete skull and several other remains of *S. maurusium* from the Pleistocene of Djibouti, compared with other African fossils and with the Sivalik species. The cranial base, described for the first time in the Sivatheriinae, adds to the originality of this group. The phylogeny and ecology of *Sivatherium* are discussed.

Introduction

Une reconnaissance systématique du bassin du Gobaad à l'Est du lac Abbé, a été entreprise par une équipe dirigée par L. DE BONIS et J. J. JAEGER en 1983 et 1984 (DE BONIS et al. 1984). Une prospection détaillée du Sud-Est de la butte d'Anabo Koma (Lambert 2.04.500, 12.22.500; cette localité a été signalée par ROGER et al. 1974, puis par THOMAS et al. 1984) a permis de découvrir de nombreux restes de Sivatheriiniés, dont la description fait l'objet de cette note. Toutes les pièces, qui seront conservées dans le futur musée de Djibouti, proviennent d'une série gréseuse qui pourrait correspondre, selon F. GASSE (comm. orale), aux grès de Sankal. Un basalte intercalé semble malheureusement trop altéré pour être daté radiométriquement, mais COURTILOT et al. (1984) ont prélevé à proximité (échantillon C 23) un basalte de polarité inverse. L'âge pléistocène inférieur probable des dépôts pourra être confirmé par l'étude de tous les fossiles découverts, spécialement les Suidés.

Le spécimen de *Sivatherium* le plus complet (ANK II-127) est un calvarium avec ses deux paires de cornes¹ à peu près complètes; l'arrière du palais, les arcades zygomatiques et la région auditive gauche sont en très mauvais état; l'extrémité antérieure du museau et toutes les dents manquent (Fig. 1).

ANK II-126 est un massacre avec les cornes antérieures, la corne postérieure droite et un fragment de la gauche; la partie dorsale de la cavité endocrânienne est exposée.

ANK II-106 (Fig. 2) est un fragment d'une base droite de crâne, comprenant la base de l'apophyse jugulaire, la cavité glénoïde, le trou sphénoïdal, le méat et le conduit auditif, la bulle et le pétreux (dont seule la face endocrânienne est visible).

*Adresse de l'auteur: DENIS GERAADS, L. A. 49 du CNRS, Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie humaine, Université Paris VI, 4 place Jussieu, F-75252 Paris Cedex 05, France.

¹ Ce terme n'implique aucune homologie avec les appendices crâniens qu'on rencontre dans d'autres taxons.

Aucune de ces pièces n'est déformée de façon appréciable, mais la surface de l'os, souvent difficile à dégager avec précision du sédiment qui y adhère, est mal conservée par endroits, les sinus pouvant alors se trouver exposés.

Les rares pièces crâniennes de comparaison sont les descriptions et figures de HARRIS (1976a) pour Koobi Fora; un musée du lac Natron en Tanzanie (GERAADS); le type et quelques autres spécimens de *Sivatherium giganteum* des couches supérieures de Sivalik au British Museum.

Dans les descriptions, l'axe basicrânien est supposé horizontal.

Description et comparaisons

Bien que massif, le crâne est nettement moins haut et moins large que le type de *S. giganteum*; l'axe basicrânien, rectiligne, ne diverge que peu du «plan» occlusal (concave vers le haut), dont la partie postérieure était à peu près horizontale. La région angulaire et la branche montante de la mandibule de *S. giganteum* devaient être extraordinairement larges et hautes pour un Ruminant, mais les proportions étaient sans doute beaucoup plus proches de la normale chez *S. maurusium*. Malgré une incontestable similitude générale, le crâne de ce dernier était donc moins dérivé que celui de l'espèce indienne.

Dimensions:

	ANK II 127	ANK II 126	KNM-ER 797 A (HARRIS 1976a)	<i>S. giganteum</i> BM M 15283
L. max	610 +	-	695 +	574 +
DT bord ant. orbite	250	-	265	310
DT bizygomatique	≈ 360	-	302	422
DT tubérosités Mx	260	-	-	310
Envergure	1240	860	1097	-
DT post orbitaire	≈ 270	≈ 300	-	370
DT max. occipital	≈ 380	-	347	432
DT crête nuchale	≈ 335	≈ 300?	316	292
DT bicondylienne	148	-	163	183
L P ² -condyles	530	-	524	500

La région des narines externes n'est qu'incomplètement préservée. Les nasaux proéminents et incurvés de *S. giganteum*, joints à la grande taille du foramen sous-orbitaire, avaient conduit FALCONER & CAUTLEY (1868) à inférer la présence d'une trompe dans cette espèce, comme chez certains «Pachydermes» et c'est pourvue de cet appendice qu'elle est parfois représentée. En revanche, les nasaux dépassent à peine le niveau de l'échancrure nasale à Koobi Fora (HARRIS 1976 a: pl. 12, 13, 15, 16) comme au lac Natron, et la foramen sous-orbitaire, comme à Djibouti, est petit relativement à la taille du crâne, ce qui ne suggère aucune mobilité exceptionnelle de la lèvre supérieure.

Aucun des spécimens considérés ne possède de lacune ethmoïdale. Le maxillaire, particulièrement celui de ANK II-127, est large et beaucoup moins élevé que celui du type de *S. giganteum*, mais la différence avec un autre spécimen, AM 19883 (COLBERT 1935: fig. 166) est moins marquée. Le tubercule facial est remarquablement puissant chez *S. giganteum*. On peut supposer que s'y inséraient les terminaisons postérieures du canin et du releveur de la lèvre supérieure, ainsi que les fibres antérieures du masséter; son développement pourrait donc être lié à la présence d'une trompe (qui trouve là une certaine confirmation) ainsi qu'à l'extension de la



Fig. 1. *Sivatherium maurusium* (POMEL). ANK II-127. Echelle = 50 cm. Photo: C. ABRIAL.

partie postérieure de la mandibule. Notons cependant que les tubercules faciaux sont plus faibles sur d'autres spécimens, BM.M15284 et AM 19883, comme dans l'espèce africaine (particulièrement à Koobi Fora).

L'orbite, assez mal conservée sur le crâne de Djibouti, a un contour bas et un peu anguleux rostralement; elle regarde vers l'extérieur et le haut, mais très peu vers l'avant. La fosse du sac lacrymal, à l'intérieur de l'orbite, est bien délimitée et relativement profonde, mais il n'y a pas de trou lacrymal. Ces caractères ne sont pas observables sur le type de *S. giganteum*. Les autres Giraffidés ont au maximum un trou lacrymal (contra HAMILTON 1973, mais cf. LEINDERS & HEINTZ 1980).

La constriction post-orbitaire est mieux marquée sur le crâne complet ANK II-127 que sur le massacre ANK II-126; elle se situe au niveau des cornes antérieures.

Sur l'occipital, les fosses cordiformes pour le ligament nuchal sont larges et plus profondes que chez *S. giganteum*; elles sont aussi plus vastes que sur le crâne de Koobi Fora (HARRIS 1976a: pl. 17). Le plan nuchal déborde largement sur les bases des cornes au-dessus des fosses temporales (différence avec les Bovidés). La crête nuchale, qui en forme la limite supérieure, est rectiligne (comme chez *Helladotherium* du Miocène supérieur) alors qu'elle reste incurvée sur le crâne décrit par HARRIS, suggérant une musculature cervicale moins développée.

Les condyles, particulièrement robustes, ont une orientation bien différente de ceux de la girafe, de l'okapi ou des «Paléotraginés», chez qui leur grand axe forme, en vue latérale, un angle voisin de 45° avec la base du crâne. Au contraire, sur le crâne de Djibouti, comme sur celui de Koobi Fora (HARRIS 1976a: pl. 15, 16), cet axe est presque vertical sur l'axe basicrânien. La saillie postérieure des condyles chez les Giraffidés actuels correspond à un port de tête proche de l'horizontale, et autorise aussi une extension très prononcée bien évidemment interdite à *S. maurusium*.

Le basi-occipital² ne forme que de faibles expansions en avant des condyles; chez *Giraffa*, *Samotherium* le grand développement de celles-ci est peut-être lié à la mobilité de l'articulation atlanto-occipitale, quoiqu'elles soient faibles chez l'okapi. En avant, le basi-occipital se rétrécit fortement. Les tubérosités antérieures (pour l'insertion des fléchisseurs de la tête) sont allongées, très saillantes, mais extrêmement petites relativement au crâne. Le basi-occipital de *S. giganteum* est plus large à ce niveau et, au moins sur M 17088, les tubérosités sont plus fortes.

Les détails de la région auditive, qui étaient encore inconnus chez les grands Sivathériinés, ne sont bien observables que sur ANK II-106, mais les caractères généraux sont aussi visibles sur ANK II-127. Toute cette partie du crâne est très large et comprimée antéro-postérieurement, les différentes structures (cavité glénoïde, conduit auditif, région mastoïdienne et apophyse jugulaire) s'orientant transversalement. La distance entre le bord antérieur de la cavité glénoïde et l'arrière de l'apophyse jugulaire ne vaut que les $\frac{3}{4}$ de celle entre le bord médial de la bulle et le point le plus externe de la base du crâne à ce niveau; chez *Giraffa* le rapport est supérieur à 1.

Les sutures de ANK II-106 et de ANK II-127 étant oblitérées ou au moins invisibles l'étendue de la participation éventuelle de la pars mastoïdea à la face externe n'est pas déterminable, mais l'étirement transversal de cette région rend cette participation peu vraisemblable. L'apophyse jugulaire, dont seule la base, fortement pneumatisée, est préservée, forme sur l'occipital une saillie de section triangulaire à sommet postérieur, reliée à la bulle, mais aussi au conduit auditif par un pont osseux sous lequel (en vue inférieure) débouche sur ANK II-106 le trou stylo-mastoïdien. Ce foramen est soit beaucoup plus petit soit, plus probablement, absent sur le crâne ANK II-127. Le conduit auditif, très long (5-6 cm), ne forme qu'une crête (et non une lame) ventrale, et s'oriente transversalement et même un peu vers l'avant (particularité unique chez les Ruminants). Le trou auditif, très étiré dans le sens vertical, est formé pour plus des $\frac{3}{4}$ par l'ectotympanique, comme chez *Giraffa*. La gaine vaginale du tympano-hyal, grande et à peu près ronde, est mieux fermée en arrière, par le pont menant à l'apophyse jugulaire, qu'en avant où la muraille est grêle et basse. La bulle tympanique, non subdivisée en cellules, est proportionnellement un peu plus grosse que celle de la girafe, mais demeure bien plus petite que celle de l'okapi. L'empreinte de la veine jugulaire est bien marquée sur la face postéro-médiale et, sur ANK II-106 seulement, un fort sillon (vasculaire ?) s'observe sur le bord inférieur, juste en arrière du tympano-hyal. Pour le reste, la bulle ressemble à celle de la girafe. Le rocher est remarquablement allongé, nettement plus que celui de *Giraffa*, *Okapia* ou *Prolibytherium* (HAMILTON 1973: pl. 11, fig. 4). La face cérébrale est extrêmement large pour un Ruminant de cette taille: sa largeur maximale atteint environ les $\frac{4}{5}$ de celle de la face cérébelleuse, qui forme avec elle un dièdre obtus (aigü chez *Giraffa*). La partie inférieure du promontoire, sous l'empreinte du trijumeau est beaucoup plus saillante que l'apex dit «antéro-inférieur». La fosse cérébelleuse est à peine indiquée, et cette région est située sur une sorte de plateau surélevé par rapport à la partie rostro-ventrale (en avant du méat auditif interne) de la face cérébelleuse. D'après ce qu'on peut observer de la face interne du rocher, *Prolibytherium* ressemble beaucoup plus à *Giraffa* qu'à *Sivatherium*, mais les particularités de ce dernier semblent dérivées.

La partie dorsale de la cavité cérébrale est exposée sur ANK II-126. Ses dimensions sont très semblables à celles de mâles adultes de *Giraffa*, mais elle s'en distingue par l'absence presque totale de rétrécissement de la moitié antérieure. La surface endocrânienne est malheureusement parcourue de quelques cassures accompagnées de légères dislocations et déformations qui gênent l'étude de la fissuration cérébrale. La région rostro-dorsale des hémisphères n'est

² Celui de l'Aïn Boucherit, décrit en 1979 par ARAMBOURG comme «*Libytherium*» appartient en fait à un Rhinocéros.

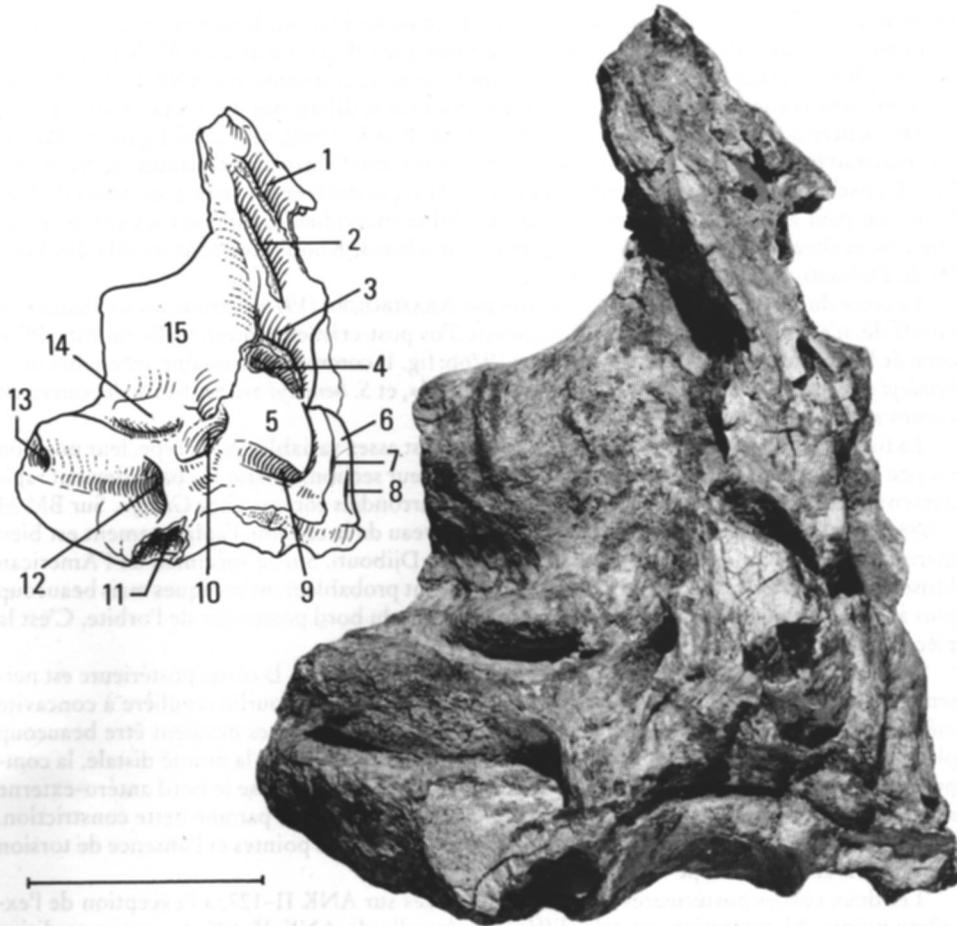


Fig. 2. *Sivatherium maurusium* (POMEL). ANK II-106. Echelle = 5 cm. Photo: C. ABRIAL, schéma: D. VISSET. 1: canal du nerf optique, 2: fissure sphéno-orbitaire, 3: trou ovale, 4: canal musculo-tubaire, 5: bulle tympanique, 6: rocher, 7: méat auditif interne, 8: fosse cérébelleuse, 9: empreinte de la veine jugulaire, 10: gaine du tympano-hyal, 11: base de l'apophyse jugulaire, 12: trou stylo-mastoidien, 13: méat auditif externe, 14: apophyse postglenoïde, 15: cavité glénoïde.

pas suffisamment claire pour mettre en évidence la séparation éventuelle du sillon supra-sylvien de l'ensemble coronalis-ansatus. Cette séparation semble être une autapomorphie de *Giraffa* (BLACK 1915: fig. 2-3; AMAT MUÑOZ 1959: fig. 5), qui ne se rencontre chez aucun autre Giraffidé à endocrâne figuré: *Okapia* (BLACK 1915: fig. 5-6; LE GROS CLARK 1939: fig. 1), *Saitherium* (BLACK 1915: fig. 8) ou *Prolibytherium* (HAMILTON 1973: pl. 12, fig. 2).

Les cornes antérieures sont un peu inclinées vers l'extérieur, fortement comprimées transversalement, avec une face interne (et un peu postérieure) convexe et une face externe (et un peu antérieure) plane ou un peu concave. Le bord antérieur, qui s'élève presque verticalement au-dessus de l'orbite, est moins épais que le postérieur qui descend en pente douce au-dessus de la fosse temporale, sans continuité avec les cornes postérieures (dont elles ne peuvent donc être considérées comme de simples expansions). Le bord supérieur est régulièrement convexe.

De profonds sillons (vasculaires?) parcourent le bord postérieur, sur la face externe. Les cornes antérieures de ANK II-127 sont un peu plus petites que celles du massacre ANK II-126; elles sont de plus affectées d'une assez nette torsion homonyme, absente sur ANK II-126. Sur les deux spécimens elles sont entièrement pneumatisées, à la différence des cornes postérieures.

Des «anterior horn-cores» décrits par SINGER & BONÉ (1960), seul celui figuré pl. 29, fig. a-b, pourrait bien être une corne antérieure de *Sivatherium* (l'autre me paraissant indéterminable). L'ensellure que forme le bord supérieur est la seule différence claire avec celles de Djibouti; on peut aisément l'expliquer par la variabilité individuelle, forte sur les cornes postérieures, et chez *Giraffa*. Les cornes antérieures du crâne de Koobi Fora sont semblables à celles de Djibouti, mais beaucoup plus petites.

La pièce du lac Ichkeul (1950-1-7), décrite par ARAMBOURG (1979) comme un «ossicône» de Giraffidé, n'est manifestement qu'un fragment d'os post-cranien (côte?). Celle du Mio-Pliocène de Langebaanweg décrite par HARRIS (1976b: fig. 1) comme un «ossicône antérieur» de *S. hendeyi* appartient probablement à un «Paléotraginé», et *S. hendeyi* est peut-être dépourvu de cornes antérieures (Q. B. HENDEY, comm. pers.)

La forme des cornes antérieures de *S. giganteum* est assez variable. Sur le type, leur position est peu différente de celle observée à Djibouti, mais leur section, aplatie à la base, devient rapidement circulaire et elles étaient soit coniques soit arrondies comme chez *Giraffa*. Sur BM M 17088, seule la base de la corne est préservée: au niveau de la cassure, l'aplatissement est bien marqué (150 x 80), quoique toujours moindre qu'à Djibouti. Sur le spécimen de l'American Museum AM 19883 (COLBERT 1935: fig. 166) elles sont probablement coniques mais beaucoup plus antérieures puisque situées entièrement en avant du bord postérieur de l'orbite. C'est la pièce la plus différente de celles d'Anabo Koma.

Bien que le crâne ANK II-126 soit aussi gros que ANK II-127, la corne postérieure est nettement plus petite; dépourvue de torsion elle ne forme qu'une courbe régulière à concavité médiale (si la corne gauche était symétrique de la droite, les pointes devaient être beaucoup plus proches l'une de l'autre que sur la fig. 3 de HARRIS 1974). Dans la moitié distale, la compression dorso-ventrale est à peine indiquée, mais plus près de la base le bord antéro-externe s'étale et forme un bourrelet irrégulier séparé du corps de la corne par une nette constriction. Cette corne évoque le type A de HARRIS mais la proximité des pointes et l'absence de torsion sont des caractères du type C.

Les deux cornes postérieures sont bien préservées sur ANK II-127, à l'exception de l'extrême pointe. L'orientation est très différente de celle de ANK II-126. La corne se dirige d'abord vers l'extérieur et l'arrière, puis le haut, l'avant et l'intérieur (surtout à droite), la pointe se redressant dans ses derniers centimètres (surtout à gauche, la droite tendant plutôt à se recourber vers l'arrière). Le bourrelet déjà noté sur ANK II-126 est moins fort et moins bien individualisé que sur ce spécimen, mais il se prolonge beaucoup plus haut, jusqu'à une vingtaine de centimètres de l'extrémité, après avoir formé un dernier tubercule.

Une particularité des cornes de *Sivatherium* mérite d'être signalée. On décrit chez les Ruminants (et spécialement chez les Bovidés) deux types de «rotation» des cornes. Une corne spiralée décrit une hélice (au sens géométrique) s'écartant de l'axe de révolution, alors qu'une corne torsadée s'enroule sur son axe et reste rectiligne: la torsion ne peut être mise en évidence que s'il existe des points de repère en surface (carène, compression, etc.). Torsion et spiralisation peuvent être homonymes (la corne gauche tourne dans le sens trigonométrique) ou hétéronymes. Les deux phénomènes s'excluent généralement (une carène extérieure à la spirale à la base le reste tout au long de la corne). Le *Sivatherium* de Djibouti est unique parmi les Ruminants par la superposition d'une apparente spiralisation et d'une torsion de sens inverse. Sur ANK II-127, la spiralisation, qui n'est nette que vers l'extrémité, semble faiblement homonyme (la corne droite s'enroule dans le sens des aiguilles d'une montre), alors que la torsion qui affecte le bourrelet est hétéronyme, et forte: celui-ci est en effet antérieur (comme sur

ANK II-126) à la base, puis devient assez brutalement inférieur puis postéro-externe, tout en s'atténuant. En réalité, les cornes de ANK II-127 semblent dériver du type de celles de ANK II-126 (qui sont planes), non pas par un phénomène de spiralisation, mais par un simple repliement vers l'avant, créant l'apparence d'une spirale.

La pneumatisation est limitée à la région basale, où les sinus sont entourés d'os compact. Plus haut, la zone axiale est formée d'os spongieux entouré d'os compact sauf au niveau du bourrelet, constitué lui aussi d'os spongieux, qui devient le seul composant de la corne dans la partie terminale. L'ossification est plus avancée sur ANK II-126, où l'os spongieux est réduit à la région tout à fait centrale.

De profonds sillons vasculaires sont visibles sur la face inférieure (qui devient postéro-interne) et les cornes ne portant aucune trace d'usure, on peut penser qu'elles étaient recouvertes d'une sorte de velours comme, chez les Cervidés, les bois en cours de croissance.

Les cornes postérieures de *S. hendeyi* de Langebaanweg (HARRIS 1976b) sont plus simples que celles de *S. maurusium* mais il ne me semble pas qu'on puisse mettre en évidence une tendance à la complexification dans cette dernière espèce, les gisements les plus riches se situant tous dans le Pléistocène inférieur.

Toutes les cornes de *S. giganteum* au British Museum sont plus, sinon beaucoup plus, comprimées que celles de *S. maurusium* mais celle de l'American Museum figurée par COLBERT (1935: fig. 171) semble moins différente, ainsi que l'ont noté SINGER & BONÉ (1960: 494). Quant au sens de torsion, il est identique (hétéronyme) dans les deux espèces. Dès 1904, ABEL avait noté que la reconstitution figurée par FALCONER (1868: pl. 21, fig. 4), qu'on peut admirer dans les vitrines du British Museum, était incorrecte, la corne lui ayant servi de base (ibid., pl. 21, fig. 3, qui est inversée) étant gauche et non droite.

Autres restes

Quelques ossements (mais aucune dent) viennent confirmer l'abondance des Giraffidés à Anabo Koma.

ANK II-124 est un fragment de corne postérieure de *S. maurusium*, ANK 1-5 un capitato-trapézoïde trop gros pour appartenir à *Giraffa* (DAP max × DT max = 79 x 65).

D'autres pièces sont génériquement indéterminables: extrémité proximale de radius ANK I-6, fragment de métapode ANK II-129, phalanges I ANK I-4 et ANK II-108, phalange II ANK II-130.

Remarques sur la systématique

Les Sivatheriïnés peuvent être définis par leur grande taille, leur massivité, leur crâne large, à angle basilaire ouvert vers le haut, leurs cornes très développées, leurs dents jugales larges. *Helladotherium* est le plus ancien représentant de ce groupe puisqu'il apparaît dès la limite Vallésien-Turolien en Macédoine grecque (RAVIN DES ZOUAVES; DE BONIS et al. 1979). La place à attribuer à cet ensemble parmi les Giraffidés (définis par leur canine inférieure bilobée) ne peut encore être précisée, la famille demeurant très mal connue, spécialement les formes antérieures au Turolien, qui sont de plus pauvres en caractères dérivés. L'hypothèse de MORALES & SORIA (1981) qui font descendre les Sivathériïnés de *Decennatherium* ne peut actuellement être rejetée. Le plus ancien reste de Sivathériïné africain provient du Mio-Pliocène de Douaria en Tunisie, associé à *Diceros douariensis* et *Merycopotamus* (GUÉRIN 1966). Il s'agit d'un fragment de maxillaire (Coll. Fac. Sc. Lyon n° 16.764) dont la P⁴ présente l'élargissement caractéristique de cette sous-famille (largeur de P⁴ = 36; de M¹ = 40); les prémolaires de *Samootherium*, seul non-Sivathériïné envisageable compte tenu des dimensions, tendent au contraire

à se réduire. Le Sivathériiné de Douaria pourrait aussi bien être une forme d'origine européenne (*Helladotherium*, *Birgerboblinia*) qu'un proche parent des autres espèces africaines.

Sivatherium est caractérisé par la présence de deux paires de cornes, les antérieures petites, les postérieures supraoccipitales, longues, spiralées ou au moins courbées. *Sivatherium hendeyi* de Langebaanweg, mio-pliocène, possède des cornes postérieures un peu plus simples que celles du Pléistocène, mais néanmoins assez semblables. En l'absence d'indications sur leur position et leur orientation, ainsi que sur l'éventuelle présence de cornes antérieures, la position phylétique de cette espèce ne peut cependant être précisée; aucune autapomorphie ne semble en tout cas permettre de regrouper *S. hendeyi* et *S. maurusium* à l'exclusion de *S. giganteum*. Ces deux dernières espèces, plus récentes, partagent en revanche au moins trois synapomorphies: la présence de cornes antérieures, la tendance à l'aplatissement des cornes postérieures ainsi que le raccourcissement des métacarpiens (HARRIS 1976b) et il s'agit sans doute d'espèces-soeurs. Le nom générique de *Libytherium*, créé par POMEL en 1892 pour *L. maurusium*, est donc inutile.

Des problèmes taxonomiques se posent aussi dans le Pléistocène d'Afrique. De fortes variations s'observent dans la morphologie et surtout l'orientation des cornes dans tous les gisements riches: Aïn Hanech (ARAMBOURG 1979: pl. 28, fig. 6 qui est droite et non gauche, et pl. 28, fig. 7). Olduvai (SINGER & BONÉ 1960; HARRIS 1974), Koobi Fora (HARRIS 1976a), Anabo Koma. Plusieurs explications pourraient en rendre compte:

a) Le dimorphisme sexuel constituerait l'interprétation la plus naturelle mais HARRIS distingue, non 2, mais 3 types morphologiques, ANK II-127 ne se surperposant de plus à aucun d'entre eux. Il est même possible que, comme chez *S. giganteum* («*Indratherium*»; v. BOHLIN 1926) et bien d'autres Ruminants, les femelles aient été dépourvues de cornes; l'absence de crâne femelle parmi les fossiles connus ne constitue pas un obstacle à cette hypothèse, les crânes mâles, bien que plus résistants, étant eux-mêmes très rares.

b) Ne voir dans toutes ces variations que des modifications ontogéniques conduirait à admettre la possibilité d'un changement complet de l'orientation de la corne par sa base. Un remaniement de cette ampleur à l'âge adulte (puisque le crâne ANK II-126, qui serait alors le plus jeune, est aussi gros que ANK II-127) est bien peu vraisemblable, et d'autant moins sur les cornes de ANK II-126 sont les mieux ossifiées.

c) L'hypothèse d'une différence spécifique a été émise par HARRIS. Elle implique néanmoins la coexistence d'au-moins deux formes très voisines à Olduvai comme à Djibouti, dont il n'existe guère d'équivalent chez les grands Ruminants (à l'exception peut être des koudous dans la nature actuelle).

d) Il me semble que la variabilité individuelle peut, à elle seule, rendre compte des divers types observés, ce qui n'est pas sans poser un problème biologique. S'il s'agit d'une phase de diversification pouvant précéder une dérive évolutive, les trois gisements où cette variabilité se manifeste le plus nettement (Aïn Hanech, Olduvai BK II et Anabo Koma) doivent être à peu près contemporains (hypothèse plausible) et nous disposons là d'une corrélation biochronologique originale. S'ils couvrent une tranche de temps appréciable, se pose alors le problème du maintien d'une telle hétérogénéité phénotypique. Si le déterminisme génétique est relativement strict, les valeurs sélectives des trois principaux types doivent être identiques, mais comment alors expliquer l'évolution des cornes de Ruminants par un simple mécanisme néo-darwinien? Il semble plutôt que l'information génétique soit imprécise, comme tend à le confirmer l'asymétrie de certaines cornes (Anabo Koma, et surtout Koobi Fora). Cette latitude d'expression est rarissime chez les Bovidés sauvages (COUTURIER 1962, donne le chiffre de 3 bouquetins bizarres sur un millier), mais évoque en revanche les formes domestiques, où la disparition de la sélection naturelle entraîne une levée des contraintes. On la retrouve aussi, à un degré moindre, chez les Cervidés, dont les bois successifs, même adultes, sont différents: la croissance apicale favorise sans doute cette variabilité.



Fig. 3. Tentative de reconstitution de la tête de *Sivatherium maurusium*.
Dessin: M. A. GARCIA.

Mode de vie

COLBERT a proposé en 1935 (fig. 173) une reconstitution de la tête de *S. giganteum* fortement inspirée de celle de la girafe, suggérant plutôt la phyllophagie, comme chez cette dernière (port de tête horizontal, lèvre supérieure proéminente). La parenté zoologique n'implique cependant pas la proximité écologique et le *Sivatherium* avait sans doute un mode de vie tout à fait distinct (ne serait-ce qu'en raison de ses proportions squelettiques et crâniennes radicalement différentes).

Plusieurs caractères du crâne évoquent en revanche un grand herbivore brouteur comme le rhinocéros blanc: angle du palais et de la base du crâne, forme de l'occipital avec une crête nucale large (la similitude est encore plus nette chez les formes dépourvues de cornes: *Helladotherium*, «*Indratherium*»), dents hautes. Comme celle de *Ceratotherium* la tête de ce «pachyderme» devait être portée assez inclinée, sans possibilité de la redresser au-dessus de l'horizon-

tale. Souvent considéré (toujours par analogie avec la girafe) comme un brouteur de feuilles («browser»), *S. maurusium* pourrait bien avoir été un herbivore strict («grazer»), habitant des milieux ouverts.

Remerciements

Les missions 1983 et 1984 à Djibouti ont été financées par l'ASP Afrique, le Secteur TOAE et la RCP 548 (directeur: J. CHAVAILLON) du CNRS. Elles n'ont pu avoir lieu que grâce à l'aide de l'ISERST (directeur: A. ABDALLAH), de l'Armée et de la Mission de Coopération françaises. Je remercie aussi A. W. GENTRY qui m'a permis d'accéder aux collections du British Museum.

Bibliographie

- ABEL, O. (1904): Über einen Fund von *Sivatherium giganteum* bei Adrianopel. – Sitz. math. naturw. Kl. k. Akad. Wiss., 113 (1): 1–22, 3 fig., 1 pl.; Wien.
- AMAT MUNOZ, P. (1959): Vergleichende Untersuchungen zur endocranialen Morphologie und zur cranio-cerebralen Topographie von Giraffe und Okapi (Mammalia, Paraxonia, Pecora, Giraffoidea). – Gegenb. Morph. Jb., 100 (2): 213–264, 14 fig.; Leipzig.
- ARAMBOURG, C. (1979): Vertébrés villafranchiens d'Afrique du Nord (Artiodactyles, Carnivores, Primates, Reptiles, Oiseaux). – 140 pp., pl 25–61; Paris (Fondation Singer-Polignac).
- BLACK, D. (1915): A study of the endocranial casts of *Ocapia*, *Giraffa* and *Samotherium*, with special reference to the convolitional pattern in the family of Giraffidae. – J. Comp. Neurol., 25 (4): 329–360, 25 fig.
- BOHLIN, B. (1929): Die Familie Giraffidae. – Pal. Sin., C, 4 (1): 1–178, 254 fig., 12 pl.; Pékin.
- BONIS, L. DE; BOUVRAIN, G. & GERAADS, D. (1979): Artiodactyles du Miocène supérieur de Macédoine. – Ann. géol. pays Hellèn., H. S., 1: 167–175; Athènes.
- BONIS, L. DE; GERAADS, D.; GUERIN, C.; HAGA, A.; JAEGER, J.-J. & SEN, S. (1984): Découverte d'un Homidé fossile dans le Pléistocène de la République de Djibouti. – C. R. Acad. Sc. Paris, II, 299 (15): 1097–1100, 1 fig.
- COLBERT, E. H. (1935): Siwalik Mammals in the American Museum of Natural History. – Trans. Amer. Phil., soc., 26: 1–401, 198 fig; Philadelphia.
- COURTILLOT, V.; ACHACHE, L.; LANDRE, F.; BONHOMMET, N.; MONTIGNY, R. & FERAUD, G. (1984): Episodic spreading and rift propagation: new paleomagnetic and geochronologic date from the Afar nascent passive margin. – J. Geophys. Res., 89 (B 5): 3315–3333, 11 fig.
- COUTURIER, M. (1962): Le bouquetin des Alpes. – Ed. par l'auteur, 1564 pp, fig.; Grenoble.
- FALCONER, H. & CAUTLEY, P. T. (1868): *Sivatherium giganteum*, a new fossil Ruminant genus, from the valley of Murkunda, in the Sewalik branch of the sub-Himalayan mountains. [In:] MURCHISON, C.: Palaeontological Memoirs and Notes of the late H. FALCONER, p. 247–265; London (Hardwicke).
- GERAADS, D.: La faune des dépôts pleistocènes de l'Ouest du lac Natron (Tanzanie); interprétation biostratigraphique. – Sc. géol.; Strasbourg.
- GODINA, A.-YA. (1983): On some patterns of evolution in the Sivatheriinae (Giraffidae). – Paleont. J., fasc. 1: 98–106. Silver Spring, MD (Scripta publ. Co.).
- GUERIN, C. (1966): *Diceros douariensis* nov. sp., un Rhinocéros du Mio-Pliocène de Tunisie du Nord. – Doc. Lab. géol. Fac. Sci. Lyon, 16: 1–50, 12 fig.; Lyon.
- HAMILTON, W. R. (1973): The lower Miocene Ruminants of Gebel Zelten, Libya. – Bull. Brit. Mus. (nat. Hist.) Geol., 21 (3): 75–150, 13 fig., 14 pl.; London.
- HARRIS, J. M. (1974): Orientation and variability in the ossicones of African Sivatheriinae (Mammalia: Giraffidae). – Ann. S. Afr. Mus., 65 (6): 189–198, 5 fig.; Cape Town.
- (1976a): Pleistocene Giraffidae (Mammalia, Artiodactyla) from East Rudolf, Kenya – [In:] SAVAGE, R. J. G. & CORYNDON, S. C. (Eds.): Fossil Vertebrates of Africa, Acad. Press, 4: 283–332, 18 pl.; London.
- (1976b): Pliocene Giraffoidea (Mammalia, Artiodactyla) from the Cape Province. – Ann. S. Afr. Mus., 69 (12): 325–353, 9 fig.; Cape Town.
- LE GROS CLARK, W. E. (1939): The brain of the Okapi. – Proc. zool. Soc. London, 109: 153–159, 4 fig.; London.
- LEINDERS, J. J. M. & HEINTZ, E. (1980): The configuration of the lacrimal orifices in Pecorans and Tragulids (Artiodactyla, Mammalia) and its significance for the distinction between Bovidae and Cervidae. – Beaufortia, 30 (7): 155–162, 3 fig.
- MORALES, J. & SORIA, D. (1981): Los Artiodáctilos de Los Valles de Fuentidueña (Segovia). – Estudios geol., 37: 477–501, 31 fig., 2 pl.; Madrid.
- POMEL, A. (1892): Sur le *Libytherium maurusium*, grand Ruminant du terrain pliocène plaisancien d'Algérie. – C. R. Acad. Sc., Paris, 115: 100–102; Paris.
- ROGER, P.; THIBAUT, C.; WEIDMANN, M. & CLIN, M. (1974): Elements de la stratigraphie du Plio-Pléistocène du Territoire français des Afars et des Issas. – C. R. Acad. Sc., Paris, 278, D: 3291–3293; Paris.
- SINGER, R. & BONE, E. L. (1960): Modern Giraffes and the fossil Giraffids of Africa. – Ann. S. Afr. Mus., 45 (4): 375–548, 53 pl., 25 fig.; Cape Town.
- THOMAS, H.; COPPENS, Y.; THIBAUT, C. & WEIDMANN, M. (1984): Découverte de Vertébrés fossiles dans le Pléistocène inférieur de la République de Djibouti. – C. R. Acad. Sc. Paris, II, 299 (1): 43–48; Paris.

Eingang des Manuskripts bei der Schriftleitung am 15. 2. 1985.