

LA FAUNE DES DÉPÔTS PLÉISTOCÈNES DE L'OUEST DU LAC NATRON (TANZANIE) ; INTERPRÉTATION BIOSTRATIGRAPHIQUE

Denis GERAADS*

RÉSUMÉ — La faune pléistocène des dépôts de la Peninj à l'Ouest du lac Natron (Tanzanie) est écologiquement semblable à celle d'Olduvai. Dans la partie moyenne de la série (« Middle Zone »), le milieu était ouvert et sec ; au-dessus, dans les « Upper Sandy Clays » (avec le site archéologique de Kipalagu), les espèces aquatiques sont très communes. Les comparaisons biostratigraphiques basées sur les éléphants, les suidés, les antilopes, les rhinocéros, les hyènes, suggèrent que l'ensemble de la formation Humbu doit être corrélée avec la zone à *Metridiochoerus compactus* de Koobi Fora ; que les « Upper Sandy Clays » (avec la plupart des sites archéologiques) pourraient être aussi récents que le « Bed III » d'Olduvai, et qu'il est très improbable que les Lower Sandy Clays (avec *Australopithecus boisei*) soient plus anciens que le « Middle Bed II » d'Olduvai.

Natron (Peninj), Tanzanie, Pléistocène, Datation, Faune Vertébrés, Hominidé (*Australopithecus*)

The Pleistocene fauna from West Natron (Tanzania) ; biostratigraphic interpretation

ABSTRACT — The Pleistocene fauna from the Peninj deposits west of Lake Natron (Tanzania) is ecologically similar to that of Olduvai. In the middle part of the sequence (« Middle Zone »), the environment was very dry and open ; in the overlying Upper Sandy Clays (with the Kipalagu archeological site), aquatic species are very common. Biostratigraphic comparisons based upon elephants, suids, antelopes, rhinos and hyaenas suggest that the whole Humbu Formation must be correlated with the *Metridiochoerus compactus* Zone of Koobi Fora ; that the Upper Sandy Clays (with most of the archaeological occurrences) might be as recent as Olduvai Bed III ; and that the Lower Sandy Clays (with *Australopithecus boisei*) are most unlikely to be older than Olduvai Middle Bed II.

Natron (Peninj), Tanzania, Pleistocene, Datation, Vertebrate fauna, Hominid (*Australopithecus*)

INTRODUCTION

Découverts par la famille Leakey, les dépôts pléistocènes de l'Ouest du lac Natron furent exploités pour la première fois en 1964 par G.L. Isaac et R.E.F. Leakey, comme suite à la découverte d'une mandibule d'*Australopithecus* robuste. De nouvelles missions pluridisciplinaires eurent lieu en 1981 puis en 1982. B. Hanson, E. Chacha et D. Geraads participèrent en tant que paléontologistes à cette dernière, dirigée par A. Mturi, G.L. Isaac et M. Taïeb. Cet article traite des fossiles recueillis alors (n° WN82-00), ainsi que de ceux des missions 63-64, conservés au National Museum de Dar-es-Salaam (pièces marquées WN 63.00 ou 64.00, A 67.000), à l'exception des oiseaux, des rongeurs, des primates et des suidés (ces derniers étant en cours d'étude par E. Chacha).

La stratigraphie figure dans ISAAC (1967). La presque totalité des fossiles provient de la formation Humbu, composée de bas en haut au-dessus de la « Hajarò lava » de : Basal Sandy Clays (BSC) au sommet desquelles a été trouvée la mâchoire d'*Australopithecus boisei* ; Middle Zone (MZ) succédant au Main Basaltic Tuff (MBT) et se terminant par un niveau marécageux à racines ; Upper Sandy Clays (USC) sur lesquelles repose directement la formation Moinik. Kipalagu est un site archéologique de la partie supérieure des USC.

* L.A. 49 du CNRS et Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et de Paléontologie Humaine, Université Pierre et Marie Curie, 4 Place Jussieu, Tour 25, 75230 Paris Cedex 05, France.

Abréviations : DAP : dimension antéro-postérieure ; DT : dimension transversale ; DDV : dimension dorso-ventrale. Dans la description des crânes, les rangées dentaires sont toujours supposées horizontales.

Ma mission au lac Natron et à Dar-es-Salaam a été financée par le LA 49 du CNRS (Dir. : Prof. Y. Coppens).

ETUDE SYSTÉMATIQUE

Crocodylus sp. A

(cf. *Crocodylus* sp. nov. in TCHERNOV, 1976, p. 371)

Un museau de crocodile de Kipalagu (WN 82 - KIP 263, Pl. II, 2) est remarquablement brévirostre, comme le montrent les dimensions suivantes : A, largeur du crâne au niveau des Pmx : ≈ 175 ; B, longueur des Pmx dans le plan sagittal : 125 ? ; C, longueur du Mx le long de la rangée dentaire : ≈ 335 ; D, largeur du crâne au niveau de la 5e dent maxillaire : ≈ 250 ; E, distance de la suture Mx-Pmx au milieu de la 9e dent maxillaire : ≈ 205 .

D'où les indices suivants, comparés à ceux que TCHERNOV (1976, tabl. 1) indique pour son *Crocodylus* sp. nov. d'Afrique de l'Est (tabl. I)

	Peninj	actuel <i>C. niloticus</i>	Olduvai	Koobi Fora
A/B (1 de TCHERNOV)	1,4 ?	0,748	1,409	1,353
A/C (2 de TCHERNOV)	$\sim 0,52$	0,271	---	0,483
B/D (3 de TCHERNOV)	$\sim 0,50$	0,780	---	0,455
D/C (4 de TCHERNOV)	$\sim 0,75$	0,464	0,696	0,795
D/E (5 de TCHERNOV)	$\sim 1,22$	0,710	1,063	1,228

Une extrémité antérieure de mandibule droite, WN 64 - 138 (A67.466), est aussi nettement plus élargie que celle de *C. niloticus* : longueur de la symphyse (TCHERNOV, 1976, tabl. 2, indice 6) / largeur postérieure = $55 / (2 \times 39,5) = 0,70$. Les moyennes selon TCHERNOV sont de 0,98 chez *C. niloticus*, 0,652 à l'Omo et 0,806 à Koobi Fora.

Il est donc clair que la forme de Peninj était voisine de, sinon identique à, l'espèce pléistocène brévirostre brièvement décrite par TCHERNOV, mais le matériel est très insuffisant pour préciser ses affinités avec l'une ou l'autre des populations distinguées par cet auteur.

Crocodylus sp. B

WN 82 - KIP 244 (Pl. III, 1) est un arrière-crâne de crocodile comportant le toit crânien, le condyle occipital et le carré droit. Selon E. BUFFETAUT (comm. pers.) cette pièce est remarquable, en vue postérieure, par le relèvement latéral des pariétaux qui tendent à former deux tubercules allongés antéro-postérieurement, bordant le toit crânien qui apparaît, de ce fait, non pas plat comme chez *C. niloticus*, mais concave. Les influences de l'âge individuel et d'une légère déformation *post mortem* sur cette particularité qui évoque le crocodile de Madagascar, *C. robustus*, demeurent néanmoins mal précisées.

Il n'est évidemment pas impossible que *Crocodylus* sp. B soit en fait le même que le *Crocodylus* sp. A qui provient de la même localité. L'absence d'élément anatomique commun ne permet pas de les comparer, mais la coexistence de deux espèces n'a rien d'in vraisemblable.

Elephas recki cf. *recki* Dietrich, 1915

L'étude de cette espèce a très largement contribué à l'établissement de la biostratigraphie du Plio-Pléistocène est-africain (BEDEN, 1979). Le matériel de Peninj comprend heureusement quelques restes dentaires en bon état, dont le tableau II donne les dimensions.

N°		n. lames	L	l	H	F	L/l	H/l
WN 64-89-MZ - A 67.442	D3	7x	72	35	36	---	2,1	103
WN 64.2PT3 USC - A 67.438	M ₁	x10x	157	56	90	7-8	2,8	161
WN 63 - A 67.441	M1?	-5	---	65	---	~ 6	---	---
WN 82 - 700 USC ?	M ²	8-(9?)	~ 270	96	~ 130	~ 4,1	2,4	~ 135
WN 82 - KIP 109	M3?	-5-	-75-	78	135	~ 5	---	(173)
WN 82 - 1407 BSC	M ₃	-5x	---	81	137	~ 5,2	---	(169)
WN 82 - KIP 267	M ₃	-5-	---	77	160	~ 4,9	---	(208)
WN 64 - A 67.443	M3?	-2-	---	84	170	---	---	(202)

Les hauteurs et les indices d'hypsodontie des dents, même s'ils sont parfois approximatifs, montrent clairement que nous avons affaire à une sous-espèce évoluée. Selon BEDEN, l'indice n'atteint que 172 chez *E. recki ileretensis*, alors qu'il peut dépasser 200 chez *E. recki recki* (Olduvai beds III-IV, Omo K-L). La hauteur de A 67.443 est aussi nettement supérieure aux maximums relevés par BEDEN (1979, p. 481) chez *E. recki ileretensis*. La provenance stratigraphique précise de ce fragment est malheureusement inconnue.

Le plissement des lames (observable sur WN 82.700, sciée horizontalement à mi-hauteur) est assez grossier et irrégulier, et atteint le bord de la dent ; mais la tendance à la formation d'un sinus loxodonte demeure faible. Notons cependant que cette dent se distingue de celles que BEDEN rapporte à *E. recki recki* par sa grande largeur et l'épaisseur des lames. Le matériel de ces niveaux ne donne cependant qu'une faible idée de la variation individuelle.

Les dimensions d'un astragale WN 82 - KIP 75 (DT = 151, DAP = 118, H = 68) sont semblables à celles d'un *Loxodonta* actuel (respectivement 152, 119, 72) et, comme chez ce dernier, la facette calcanéenne interne est disposée plus antéro-postérieurement que chez *E. maximus*. Cet astragale ressemble néanmoins beaucoup à celui de *E. recki* selon BEDEN (*in litt.*).

Ceratotherium simum cf. *simum* Burchell, 1817

Nous avons eu la chance de découvrir en 1982, à l'extrémité SE des affleurements, près du site qui avait livré en 1964 un crâne de *Kolpochoerus*, un calvarium de jeune rhinocéros blanc (WN 82-923 ; Pl I, 3a, b) presque complet bien qu'écrasé transversalement, provenant sans aucun doute de la partie supérieure de la formation Humbu.

Les M² sont en cours d'éruption, et toutes les prémolaires de lait sont encore fonctionnelles. La plupart des dimensions crâniennes restent de ce fait comparables aux minimums relevés par GUÉRIN (1980, p. 47) chez la forme actuelle (tabl. III), mais les mesures dentaires montrent que même l'adulte n'aurait pas atteint la taille des plus grands rhinocéros modernes.

Dimensions (n° de GUÉRIN, 1980)	WN 82-923	Actuel (moyennes et extrêmes, d'après GUÉRIN, 1980 : 47)
Longueur condylo-basale (1)	~ 650	707 (649 - 748)
L. occipito-nasale (2)	690	742 (661 - 786)
L. nasal-chignon (3)	690	797 (667 - 836)
L. échancrure nasale (4)	140	148 (134 - 160)
largeur de la crête occipitale (15)	210+	224 (181 - 249)
hauteur de l'occipital (23)	~ 160	169 (149 - 185)

Le crâne n'offre guère de caractères distinctifs dans cette espèce. Selon HARRIS (1983 a), l'angle pariéto-occipital est aigu dans la forme vivante, mais presque droit chez *C. simum germanoaffricanum* ; il en est de même sur le crâne de Peninj, mais cette faible angulation n'est peut-être due qu'à l'âge peu avancé de l'individu. Les auteurs se sont surtout attachés à rechercher des différences dentaires : hypsodontie et inclinaison des lophes.

HOIJER a montré en 1973 que, dès le membre E de la formation Shungura, l'indice d'hypsodontie atteignait environ 170, et celui-ci n'a donc pas subi de variation importante au cours du Pléistocène.

Le degré d'obliquité des lophes tient à plusieurs facteurs. Avec l'usure, la surface occlusale des molaires s'élargit assez régulièrement, tandis que la longueur, après avoir augmenté au cours du premier tiers de la hauteur, diminue jusqu'à la base. Protolophe et métalophe tendent donc un peu à se redresser par rapport à l'ectolophe. D'une façon générale, ils semblent d'autant moins obliques que la dent est relativement large : prémolaires par rapport aux molaires, M^3 par rapport à M^2 . Ces causes de variation (auxquelles se superpose évidemment la variabilité individuelle) ne masquent cependant pas complètement les modifications évolutives. Dans les formes pliocènes (HOOIJER, 1969, pl. I ; HARRIS, 1983 a, pl. 4.3) le métalophe émerge transversalement en arrière de la médifossette, la partie externe du protolophe est à peu près rectiligne. Dans la forme actuelle, la médifossette se situe dans l'axe du métalophe, le protolophe est régulièrement incurvé. La transition s'opère peut-être vers le niveau du Bed II d'Olduvai où les deux types semblent coexister (HOOIJER, 1969, pl. 2, 3-4) ; il est cependant possible que le type moderne ait été présent dans le Bed I, comme semble l'indiquer une molaire incomplète au B.M. (sans n°). Des sections d'une M^2 du crâne de Peninj ont été effectuées à différentes hauteurs, et le schéma occlusal artificiel ainsi obtenu est toujours nettement de type moderne.

Il est à noter que les dents de type *germanoaffricanum* se retrouvent en Afrique du Nord à l'Aïn Hanech (ARAMBOURG, 1970, pl. 14, 5) dont elles confirment l'âge ancien (GERAADS, 1981, p. 83).

Quelques autres pièces montrent que *C. simum* était présent sur toute la séquence de Peninj. Les dimensions des dents sont voisines des maximums actuels, mais celles des rares os des membres sont moyennes.

Hipparion cf. cornelianum (van Hoepen, 1930)

WN 82 - KIP 29 est une jugale inférieure d'équidé, probablement une M_2 , dont les dimensions sont : $L = 23$; $l = 13,5$; longueur de la double boucle = 14. Le sillon vestibulaire vient au contact d'un sillon lingual en V très ouvert, à côtés à peu près rectilignes. L'extrémité postéro-interne du métastylide est nettement anguleuse. L'isolement d'un petit protostylide, à l'angle antéro-externe, est caractéristique d'*Hipparion* (EISENMANN, 1976, p. 361) ; l'ectostylide est bien développé.

WN 64-309 (A 67.285) USC (Pl. I, 4) est un fragment de prémaxillaire avec les I^1 , I^2 droite et les I^3 incomplètes. Les cornets, présents sur toutes les dents, sont un peu plissés et remplis de ciment ; la face linguale des incisives centrales est faiblement cannelée ; l'émail de la face labiale est épais. La réduction des I^3 demeure modérée, quoique nette. Dimension (DT . DVL) : $I^1 = 19,5 \times 18$; $I^2 = 18 \times \text{—}$; $I^3 = \text{—} \times 10$.

Tous ces caractères montrent qu'il s'agit là d'un hipparion « caballin » (EISENMANN, 1977), *H. cornelianum* ou *H. ethiopicum* (ces deux noms étant peut-être synonymes). Des dents très semblables ont été figurées par HOOIJER, d'Olduvai (spécialement : HOOIJER, 1975, pl. 11 et 14).

Equus sp.

Les équidés monodactyles ne sont représentés que par des pièces très fragmentaires, insuffisantes pour préciser leurs affinités. Les dimensions des dents jugales sont les suivantes (tabl. IV) :

Supérieures	position estimée	L x l	L. protoc.	Inférieures	position estimée	L x l	L. double boucle
WN 64-127 BSC		30,5 x 29	11,5	WN 64-149 BSC	DP ₃	31,5 x 16	18,5
WN 64-217		27 x 28,5	11,5	WN 64-206 USC	P ₃	30,5 x 20	17
WN 64-310 MZ	P ₂	38 x 25	7	WN 64-109	P ₄	30,5 x 15,5	15,5
WN 64-217 MZ?	M ₃	29 x 24	11,5	WN 64-61	P ₄	32 x 17	19,5
WN 64-34	M ₃	28 x 24	11,5	WN 64-282	P ₄	27 x 16	15,5
				WN 64-206 USC	M ₂	29,5 x 16,4	15
				WN 82-652 MBT	M ₂	28 x 14	14,5
				WN 82-934 USC	M ₃	34,5 x —	14

Une jugale inférieure, WN 63 (A 67.424) possède un fût incliné vers l'arrière par rapport à la surface occlusale, mais le SV est court. Ce caractère asinien n'est cependant pas confirmé par la grande taille (31 x 17,5).

Dimensions des os post-crâniens

Humérus : WN 64 - 2PT3 USC, DT dist. = 71 — WN 82 - 1097 MZ, DT dist. = 68.

Métacarpiens (les numéros correspondent aux dimensions de EISENMANN, 1979) : WN 82 - 1187 MZ? : 3 = 33 ; 5 = 46 ; 7 = 40 ; 8 = 11 — WN 82 - 1356 MZ : 5 = 48 ; 7 = 39 ; 8 = 15 — WN 64-223 (A 67.433) : 10 = 46 ; 11 = 45 ; 12 = 35 ; 13 = 29,5 ; = 30,5 — WN 82-942 : 10 = 46 ; 11 = 44 ; 13 = 27,5 ; 14 = 30,5.

Astragale : WN 64-30 (A 67.432) MZ, DT dist. max. = 57 ; H int. = 62,5. Les surfaces articulaires pour le calcanéum et le naviculaire sont largement confluentes.

La détermination d'équidés à partir de restes aussi fragmentaires est aléatoire, sinon impossible. Rapprocher, comme on serait tenté de le faire, cet (ou ces ?) équidé(s) de *E. oldowayensis* n'apporterait qu'une précision illusoire.

Hippopotamus cf. gorgops Dietrich, 1928

Comme dans tous les gisements est-africains de cet âge, l'hippopotame est un élément essentiel de la biomasse animale. Il n'existe aucune indication de l'existence d'une espèce de petite taille, et toutes les pièces semblent pouvoir être rapportées à une forme voisine de l'actuelle, vraisemblablement *H. gorgops*, définie à Olduvai. L'hippopotame est très rare dans les collections antérieures, mais nous l'avons trouvé en 1982 dans tous les niveaux, et il est spécialement abondant à Kipalagu.

Les jugales semblent assez hautes, la P⁴ ne comporte qu'un tubercule principal, intracingulaire. Les dimensions sont comparables à celles d'un grand *H. amphibius*, mais sans atteindre le gigantisme relevé à Melka-Kunturé (GERAADS, 1979) ou à Djibouti.

Dimensions des principales pièces

WN 82 - KIP 81 : M² (l = 51) et M³ (52 . 52).

Humérus, DT dist. artic. : WN 82 - 924 USC = 110 ; WN 82 - KIP 205 = 106.

Radio-ulna, MZ et KIP : DT prox. artic. = 91 à 105 ; DT mini. = 63 à 65. Les valeurs maximales correspondent au spécimen WN 82 - KIP 264 dont la longueur, mesurée sur la face antérieure, est de 285.

Astragale : les trois spécimens recueillis ne sont pas plus grands que ceux que GÈZE (1980) signale à l'Omo sous le nom de *H. gorgops*. WN 82 - 937 BSC : H int. = 86, H ext. = 104, DT dist. = 81 ; WN 82 - KIP 484 : H int. = 96, H ext. = 108, DT dist. = 83 ; WN 82 - KIP 462 : H int. = 87, H ext. = 102, DT dist. = 80.

Sivatherium maurusium (Pomel, 1892)

Ce grand giraffidé, commun dans la plupart des gisements du Plio-Pléistocène africain, est représenté par quelques pièces provenant surtout de la MZ.

WN 64 - 15 (A 67.227) MZ est un fragment d'appendice crânien épais d'environ 70 mm. Le bord externe (convexe) porte des tubercules distants d'environ 110 mm.

WN 64 - 71 (A 67.319) est un fragment de maxillaire avec 2 molaires dont les dimensions sont 49 x 47 pour la première, 46 x 50 pour la suivante.

WN 82 - 1348 MZ, un museau comportant la plupart des dents (Pl. I, 1), apporte d'intéressantes précisions sur la morphologie de cette région, rarement conservée. Les dents sont tout à fait semblables à celles décrites dans d'autres sites africains. Elles portent toutes du cément sur la face externe. Dimensions : P² - P⁴ = 104 ; M¹ - M² = 96 ; P² - M³ peut être estimé à 235.

Les trous palatins s'ouvrent à la limite Pal - Mx, au niveau de la limite M¹ - M² (donc plus en arrière que chez *Giraffa*). Les choanes atteignent presque en avant le niveau du bord intérieur de M³, alors que les incisures palatines dépassent vers l'avant le bord postérieur de cette dent (contrairement à ce que HARRIS, 1976, pl. 14 a figuré sur un crâne de Koobi Fora). Le maxillaire est bien déformé, mais il semble exister une forte tubérosité maxillaire au-dessus de M¹. Les nasaux forment une ensellure marquée. Très larges vers l'arrière, ils étaient probablement peu saillants au-dessus de l'ouverture nasale. L'orbite n'atteint pas le niveau de M³, mais demeure peu élevée au-dessus de la rangée dentaire.

L'espèce n'apporte guère d'indications biochronologiques. Elle apparaît au Pliocène, et persiste au moins jusque dans la deuxième moitié du Pléistocène moyen.

Giraffa cf. jumae Leakey, 1965

Quelques pièces appartiennent à une girafe de la taille de l'actuelle, *G. camelopardalis*. Les principales sont :

- WN 64-237 (A 67.449), humérus distal DT = 130, DAP mini. = 57.
- WN 82 - KIP 96, capitato-trapézoïde : la surface pour le semi-lunaire est très petite par rapport à celle pour le scaphoïde.
- WN 82 - 1337 MZ, astragale : H int. = 81, DT dist. = 70.
- WN 82 - 1031 MZ, molaire supérieure : L max. = 30. Cette dent, comme celles de *G. jumae*, n'a pas l'allure gonflée des molaires de *G. camelopardalis*.

Giraffa sp. (cf. *G. pygmaea* Harris, 1976)

WN 64 - 47 MZ (A 67.527) est un cubonaviculaire soudé aux cunéiformes, dont les dimensions (DT max. = 70, DAP max. = 55) restent inférieures à celles relevées dans les grandes espèces de *Giraffa*. La soudure de ces tarsiens évoque l'okapi, mais cette détermination est peu vraisemblable. Nous ne possédons malheureusement que peu d'indications sur le post-crânien de *G. gracilis*, *G. pygmaea* et *G. stillei*, petites girafes à la fois à peu près synchrones et sympatriques.

Quoi qu'il en soit, les deux espèces de *Giraffa* présentes à Peninj sont connues jusqu'à la zone à *Metridiochœrus compactus* de Koobi Fora, et n'offrent donc guère d'intérêt biochronologique.

Tragelaphus strepsiceros grandis Leakey, 1965

Les bovidés de Peninj ont été brièvement décrits par GENTRY (*in* ISAAC, 1967) puis revus par comparaison avec ceux d'Olduvai par GENTRY et GENTRY (1978). Je n'apporterai donc ici que quelques compléments.

En 1982 ont en particulier été découverts trois fragments de chevilles qui montrent que ces auteurs avaient correctement assimilé le grand tragélaphe de Peninj à *T. strepsiceros grandis* connu du Middle Bed II au Bed IV d'Olduvai. Aucune de ces pièces (WN 82 - KIP 338, WN 82 - KIP 479 et WN 82 - 803 USC) ne comporte la zone d'insertion sur le frontal, de sorte que l'orientation ne peut évidemment être déterminée, mais il est clair que ces chevilles étaient moins comprimées transversalement que chez le grand koudou actuel. Leurs dimensions maximales sont respectivement : 63,5 x 61 ; 62 x 56 ; 50 x 47. La tendance à la forme triangulaire de la section est particulièrement nette sur les deux spécimens de Kipalagu.

Les restes dentaires sont rares ; à ceux que mentionnent GENTRY et GENTRY, il faut ajouter une M₃ incomplète, WN 82 - 670 MZ.

Taurotragus sp.

WN 82 - 939 BSC est une M₃ trop grande pour appartenir à *Tragelaphus* (L occl. ≈ 39 ; la longueur basale devait être proche de 43). Aucune autre pièce ne peut être rapportée à un élan.

Pelorovis sp.

Quelques fragments seulement appartiennent à un Bovini, plus grand qu'un buffle. WN 64-256 (A 67.282) est une mandibule incomplète provenant sans doute de la formation Moinik, que GENTRY et GENTRY (1978, p. 313) ont rapportées avec doute à *Pelorovis antiquus*. La plupart des autres pièces, de la formation Humbu (MZ et Kipalagu), correspondraient aussi bien à *P. oldowayensis* (qui ne dépasse probablement pas le Bed III à Olduvai). Mentionnons aussi une extrémité distale d'humérus (A 67.414, DT = 99 ; DAP = 46) et un astragale (A 67.381, H int. = 78 ; DT dist. = 58) dont la provenance précise est inconnue.

Kobus cf. kob Erxleben, 1977

La base d'une corne, A 67.238.1, bien courbée vers l'arrière et à nombreux bourrelets transversaux, a été rapportée par GENTRY et GENTRY (1978, p. 336) à un kob voisin de ceux du Bed II d'Olduvai, sans doute en raison de sa faible compression transversale (DAP = 55 ; DT = 54). Notons néanmoins que ces dimensions sont fortes, et qu'une section basale presque ronde se retrouve occasionnellement plus tardivement.

Quelques autres pièces correspondent, par leurs dimensions un peu supérieures à celles de l'actuel *K. kob*, à ce fragment de cheville. WN 82 - 901 BSC est une mandibule avec P₄ - M₃ (longueur M₁ - M₃ ≈ 55) ; le paraconide de P₄ reste largement séparé du métaconide, faiblement développé.

WN 82 - KIP 270 est probablement une M² (L = 17,5 ; l = 15,5). L'espèce est donc présente à la base comme au sommet de la formation Humbu.

Hippotragus gigas Leakey, 1965

Le seul spécimen appartenant avec certitude à cette espèce (pas de bourrelets transversaux, sinus frontal subdivisé dans sa partie supérieure) a été mentionné par GENTRY et GENTRY (1978, p. 350). La longueur de la partie conservée de la cheville est de 385 mm ; elle devait atteindre environ 550 sur le vivant. La provenance stratigraphique de cette pièce est inconnue.

Parmularius angusticornis (Schwarz, 1937)

Plusieurs spécimens de cet Alcelaphini ont été mentionnés par GENTRY et GENTRY (1978, p. 390). La cheville la plus complète, A 67.243 (Pl. II, 3), mesure 210 mm, mais 1 ou 2 cm manquent à son extrémité. Elle est rectiligne en vue antérieure, et très faiblement courbée vers l'arrière en vue interne. Le diamètre transversal diminue brutalement au-dessus de l'épaississement basal. La divergence entre les chevilles était remarquablement faible. Quelques autres fragments de chevilles, dont les dimensions (DAP x DT) sont indiquées ci-dessous, présentent les mêmes caractéristiques générales. WN 64 - 12 MZ (A 67.254) : 51 x 41 ; A 67.252 : 42 x 42 (la courbure vers l'arrière est mieux marquée) ; A 67.526 : 63 x — ; WN 82-620 et WN 82-622, trouvés en surface, proviennent probablement du Main Basaltic Tuff (respectivement 53 x 49 et 49 x 42). WN 64-117 (A 67.526) est un fragment d'arrière-crâne ; l'occipital situé presque dans le prolongement du pariétal et la bosse allongée que porte ce dernier ne laissent aucun doute quant à l'attribution de cette pièce à *P. angusticornis*.

L'espèce n'est donc connue avec certitude que dans la partie moyenne de la séquence. Du fait de l'existence d'un autre Alcelaphini de taille moyenne, *Damaliscus niro*, il n'est pas possible d'établir sa présence dans les autres niveaux à partir de dents ou d'os des membres. A Olduvai, l'espèce est limitée, selon GENTRY et GENTRY (1978), au Bed II, mais persiste à Isimila, site nettement plus récent.

Megalotragus kattwinkeli (Schwarz, 1932)

Les chevilles de cette espèce se distinguent aisément de celles de *Connochaetes* par leur moindre divergence vers l'arrière, à condition que des restes du plan sagittal soient présents. Ce n'est pas le cas sur la base de cheville gauche WN 64 - 2PT3 - 299 USC (A 67.228), déterminée comme *Megalotragus* par GENTRY et GENTRY (1978, p. 361), mais celle-ci semble effectivement trop peu comprimée (59 x 59) pour appartenir à *Connochaetes*. Plusieurs autres spécimens comprennent des fragments du frontal. Les chevilles divergent d'environ 30° par rapport au plan sagittal, et leur bord antérieur dépasse peu, vers le haut, en vue latérale, le plan du frontal ; les bords postérieurs sont proches (2 x 17 sur WN 64-18). Leurs dimensions sont les suivantes (DT oblique x DDV) : WN 64-18 (A 67.234) MZ = 56 x 61 ; WN 64-22 (A 67.522) MZ = 47 x 57 ; WN 82 - 659 MBT 3 = 63 x 65, DT post-orbitaire = 2 x 65 ; WN 82 - 930 MBT ? = 54 x 59, DT post-orbitaire = 129 (Pl. II, 2).

Quelques dents ou séries dentaires d'Alcelaphini sont probablement trop grands pour appartenir à *Connochaetes*. Sur la mandibule de la formation Moinik, WN 64 - 18/8 - PT 2.283 (A 67.271) la P₂ est absente et même la P₃ est réduite (P₃ - M₃ = 130 ; M₁ - M₃ = 100). WN 63-389 (A 67.269) est une série M₁ - M₃ qui ne mesure que 88 mm en raison de la forte usure, mais la longueur de M₃ (44) est supérieure aux maximums relevés chez *C. taurinus prognu* de Ternifine (42 mm ; GERAADS, 1981, p. 72).

GENTRY et GENTRY (1978, p. 361) ont rattaché à cette espèce le radius WN 64-2PT3 USC 300 (A 67.345 ; L ant. = 365 ; DT mini. \neq 41) qui appartenait sans doute au même individu qu'un métacarpe WN 64-298 (A 67.323) particulièrement massif (L = 255 ; DT mini. = 39). Des matériaux plus abondants seraient nécessaires pour préciser la variabilité des proportions des pièces rapportées à cette espèce, attestée à Olduvai à partir du Middle Bed II, et présente à Peninj à partir du MBT.

Connochaetes taurinus prognu Pomel, 1894

WN 64-388 (A 67.268) BSC est un crâne de gnou malheureusement dépourvu de cornes. Le tableau V indique quelques-unes de ses principales dimensions.

	WN 64-388 (Pl. II, 1)	<i>C. t. olduvaiensis</i> M21.451 type	<i>C. t. prognu</i> Ternifine	<i>C. t. taurinus</i> actuel ; N : 9 moyennes et extrêmes
du basion au bord antérieur de P ²	287	---	---	277 (262 - 290)
du bord ant. de l'orbite au sommet post. de l'échancrure nasale	210	---	---	184 (170 - 195)
DT entre les bords externes des M ²	107	---	---	94,5 (86 - 97,5)
DT mini post-orbitaire	~ 160	170	150	142 (135,5 - 149)
distance de la cheville à l'orbite	< 50	47	~ 55	60 (48 - 75)
de l'opisthion au sommet de la crête occipitale	61	---	---	59 (50 - 67)
DT mini entre les fosses temporales, sur l'occipital	71	92	---	85,5 (78 - 97)
Longueur P ² - M ³	~ 126	---	(P ₃ -M ₃ : 102,5 à 127)	104 (95 - 111)

Comme l'ont noté GENTRY et GENTRY (1978, p. 368), les chevilles sont donc un peu plus proches de l'orbite que dans la forme actuelle. Le spécimen de Peninj permet d'ajouter que le crâne de *C. t. prognu* (= *C. t. olduvaiensis*) est un peu plus large, au niveau du frontal comme du maxillaire. Ce dernier est aussi plus long, de même que la série dentaire. En revanche, l'occipital ne semble pas fournir de critère distinctif constant.

WN 64-419 (A 67.377) est la base d'un crâne de plus petite taille (DT bicondylien 77 au lieu de 90) ; la dépression large et peu profonde du basioccipital permet d'écartier les autres Alcelaphini.

WN 64-14 (A 67.233) MZ semble être une corne de *Connochaetes*, mais ne se distingue guère de celles de *Megalotragus* que par la rapidité de la diminution du DDV (à la base : DAP = 80, DDV = 65 ; à 10 cm : DAP = 53, DDV = 38). WN 82-701 est aussi la base d'une corne de gnou (à la base : 67 x 46). WN 64-142 (A 67.250) BSC est la pointe d'une cheville, moins recourbée vers l'intérieur que dans la forme actuelle. Il s'agit probablement d'une caractéristique générale de *C. t. prognu* (GENTRY et GENTRY, 1978, p. 370).

Des dents et des os des membres pouvant appartenir à *Connochaetes* proviennent de tous les niveaux de la formation Humbu. Un maxillaire WN 64-154 (A 67.273) indique un animal plus petit que le crâne (P³ - M³ = 97). Les longueurs de 4 M₃, probablement trop grandes pour appartenir à *Damaliscus niro* (L = 35 ; 35,5 ; 35,5 ; 37) ne dépassent pas le minimum relevé à Ternifine, localité-type de la sous-espèce. L'hypsodontie semble, en revanche, un peu supérieure (d'après un seul spécimen). Peninj WN 64-27 (A 67.293) MZ : L = 37, H = 67+ (au moins 70 pour la dent fraîche) — Ternifine (sans n°) : L = 37, H = 65 (dent fraîche).

Ces différences, apparemment contradictoires, autorisent n'importe quelle interprétation biochronologique, mais s'expliquent peut-être simplement par des causes physiologiques ou écologiques (règle de Bergmann par exemple).

Damaliscus niro (Hopwood, 1936)

Le spécimen le plus complet, une cheville gauche attachée à un fragment de crâne, a déjà été décrit et discuté par GENTRY (1965) et GENTRY et GENTRY (1978, p. 398, pl. 27). Les autres chevilles sont très semblables, mais en l'absence de restes crâniens la distinction d'avec celles d'*Hippotragus* demeure parfois incertaine.

WN 63-390 (A 67.236) est la base d'une cheville droite (64 x 50). Les faces médiale et latérale ne sont pas aplaties, et la DT max. se situe plutôt vers l'arrière ; il n'y a pas de bourrelets transversaux. Ces caractères

évoquent *Hippotragus*, mais les chevilles étaient très redressées par rapport au plan du pariétal, comme chez *Damaliscus*. Ce spécimen a été attribué à *D. niro* par GENTRY et GENTRY (1978, p. 399). WN 64-23 (A 67.235) MZ et WN 64-239 (A 67.231) USC ? (66 x 55 à la base) sont deux autres fragments de chevilles qui pourraient aussi appartenir à *D. niro* (GENTRY et GENTRY, 1978, p. 399)

Ces auteurs ont tenté de relier ces cornes de Peninj à leur « type B » du site BKII d'Olduvai, supposé correspondre à des femelles. Les chevilles du lac Natron sont cependant très grandes, et certainement au moins en partie du sexe mâle. Les dimensions des chevilles paraissant de plus indépendantes du temps à Olduvai (où l'espèce existe dans les beds II et III), *D. niro* ne semble pas apporter d'information biochronologique plus précise.

Aepyceros melampus (Lichtenstein, 1812)

Nous n'avons retrouvé aucun nouveau reste d'impala en 1982, et les principaux spécimens ont été signalés par GENTRY et GENTRY (1978, p. 416). Les dimensions des chevilles sont les suivantes (DAP . DT) WN 64 - 318 BSC : 30 x 25 ; WN 64 - 97 BSC : 33 x 27 ; WN 64 - 222 USC/MZ : 40 x 37.

Les impalas fossiles sont rares ailleurs qu'à l'Omo (GENTRY, MS) et ne diffèrent que peu de l'actuel *A. melampus*.

Antidorcas cf. recki (Schwarz, 1932)

La pièce la plus complète est un crâne (WN 82-1502) découvert par B. Hanson sur le « sampling-plot » 82-I, dans la partie supérieure du BSC. Ce crâne, où manquent le museau et les extrémités des chevilles, a subi une légère déformation dont le principal effet a été d'accentuer la flexure cranio-faciale. La surface de l'os est de plus en très mauvais état. Dimensions : DAP x DT cheville = 34,5 x 29 ; DT post-orbitaire mini. = 64⁺ ; DT sur tubérosités post. du basioccipital = 33 ; DT sur tubérosités ant. du basioccipital = 19 ; DT bicondylienne = 46 ; DT bimastoïdienne = 80 ? ; H de l'occipital, de l'opisthion à la crête occipitale = 33.

La face externe des lobes des molaires est fortement concave. Les chevilles sont peu comprimées transversalement, fortement courbées vers l'arrière à peu de distance de leur base, et peu ou pas du tout divergentes.

La bulle est plutôt grande, l'apophyse paroccipitale est plus étalée que chez *A. marsupialis*. Comme l'a noté GENTRY (1966, p. 79, pl. 7B), les tubérosités antérieures du basioccipital, très saillantes, sont très voisines l'une de l'autre en avant, mais le basioccipital est très large au niveau des tubérosités postérieures, d'où une forme plus trapézoïdale que rectangulaire, qui constitue le principal argument pour rattacher ce crâne à *A. recki* plutôt qu'à *A. marsupialis*.

Quelques autres pièces d'*Antidorcas* ont été rapprochées par GENTRY et GENTRY (1978, p. 433) de *A. recki*. Les principales sont les suivantes :

- WN 64-113 (A 67.257), cheville gauche. La courbure vers l'arrière est assez régulière, la section est presque symétrique et peu comprimée (29 x 26).
- WN 300B 2PT3 (A 67.274) USC, maxillaire. $P^2 - P^4 = 23$; $M^1 - M^3 = 44$ (soit un indice de 52, dans la zone de recouvrement de ceux de *A. recki* et de *A. marsupialis*).
- WN 64-241 (A 67.280) est une mandibule où les alvéoles indiquent des prémolaires très réduites ($P_2 - P_4 \approx 18$; $M_1 - M_3 \approx 49$).
- Le métatarsien WN 64-79 (A 67.335) BSC mentionné par GENTRY et GENTRY (1978, p. 433) mesure : L = 167 ; DT mini. = 11.

Le springbok de Peninj représente peut-être une forme de transition entre *A. recki* et *A. marsupialis* : ceci suggère plutôt une équivalence chronologique avec les niveaux supérieurs d'Olduvai.

Gazella sp.

Trois spécimens seulement appartiennent certainement à une gazelle. La base d'une cheville droite femelle, WN 64-126 (A 67.263) BSC mesure 17 x 16. Une cheville mâle, WN 64-75 (A 67.248), est courte, peu courbée vers

l'arrière et présente une légère torsion hétéronyme, de forts sillons longitudinaux et surtout une faible compression transversale (à la base 26 x 22,5) comme chez les gazelles d'Olduvai dont GENTRY et GENTRY (1978, p. 439) ont rapproché ce spécimen.

Cette section peu comprimée, si elle est inconnue chez les gazelles africaines modernes, se retrouve dans des formes fossiles nord-africaines, *G. pomeli* Arambourg, 1979 de l'Aïn Hanech (indice moyen de 7 spécimens : 29,2 x 24,0) et *G. atlantica* du Pléistocène moyen et supérieur ; mais il ne s'agit malheureusement sans doute que d'un trait primitif. La faible courbure distingue les chevilles est-africaines de celles du Maghreb, mais ce caractère, bien que probablement évolué, demeure insuffisant pour les rapprocher au contraire des espèces à cornes sub-rectilignes *G. leptoceros* actuelle ou *G. dracula* de Ternifine (GERAADS, 1981).

Le seul reste dentaire de *Gazella* est une mandibule (WN 82-1461 BSC, sample plot 82-I) avec M_3 , M_2 et les deux prémolaires antérieures, séparées des molaires par un espace beaucoup trop grand pour n'avoir logé qu'une M_1 ; il devait donc exister trois prémolaires assez longues. La longueur occlusale de M_2 , peu usée, est de 13,6 mm ; celle de P_3 : 7,6 mm.

Panthera pardus L.

En 1982, G.Ll. Isaac découvrait un crâne de panthère dans le fond du RDG.S (Pl. III, 4a, b). Bien qu'elle ait pu être légèrement remaniée après fossilisation, il ne fait pas de doute que cette pièce provient du BSC. Le calvarium, presque complet, est large et robuste, comparable à un fort léopard moderne (tabl. VI) :

	Peninj WN 82-941 BSC	<i>P. pardus</i> actuel (grand spécimen)	<i>P. crassidens</i> Broom, 1948 type
L. condylo-basale	≠ 220	220	---
largeur bizygomatique	165	157	---
canine	17 x 14	20 x 16,5	15 x 12
P^3	20,5 x 11	20,5 x 11,5	19,5 x 9,6
P^4	28 x 15	31,5 x 16	29 x 14,6
distance C- P^3 : alvéole	14,5	8	8
collet	18,5	11	

La P^3 plutôt basse, élargie dans sa partie postérieure, est dépourvue de tubercule antérieur, de même que la carnassière. De part et d'autre du plan sagittal, le basioccipital forme deux dépressions, pour l'insertion des fléchisseurs de la tête. Bien que peut-être accentuées par une légère déformation, ces dépressions semblent plus profondes que dans les formes actuelles du genre *Panthera* s.s., mais ce caractère est sujet à une certaine variabilité.

De la « Lower Zone » (sample 82-I de B. Hanson) provient encore une DP^3 (WN 82-1501), dont les dimensions (22,7 x 18) correspondent à celles du crâne.

Comparaisons

BROOM décrit en 1948, sous le nom de *Felis crassidens*, un félinid de Kromdraai se distinguant du léopard, selon cet auteur, par quelques caractères dont la plupart (absence de tubercule antérieur sur P^3 , présence d'un tubercule antérieur sur P^4 et P_3 , P^3 proche de C) se retrouvent occasionnellement chez *P. pardus*. Le matériel décrit par BROOM semble insuffisant pour démontrer la spécificité de *P. crassidens*. Notons aussi que les dimensions des pièces de Kromdraai rentrent parfaitement dans les limites de variation de l'actuel *P. pardus*, et *P. « crassidens »* n'est pas, comme on le prétend souvent, une forme de taille intermédiaire entre celles du lion et de la panthère. A Swartkrans, EWER (1956) a décrit *P. pardus incurva*, de plus petite taille, mais comme *P. « crassidens »* à P^3 simple. En Afrique de l'Est, *Felis* aff. *crassidens* a été mentionné par EWER (in LEAKEY, 1965) à Olduvai. La longueur de l'alvéole de M_1 (25,4 selon EWER) correspond néanmoins parfaitement à celle d'un lion. PETTER a, du même gisement, décrit en 1973 quelques os des membres dont l'utilisation semble bien difficile. Seul le matériel de l'Omo et de Koobi Fora, non encore publié, pourrait apporter confirmation de l'existence dans le Plio-Pléistocène africain d'une espèce de *Panthera* autre que *P. leo* et *P. pardus* (cf. TURNER, 1984).

Crocota crocota cf. *ultra* Ewer, 1954

WN 64-74 (A 67.473) BSC est un fragment de mandibule de hyène comportant la P_3 , isolée et bien usée, la P_4 incomplète, la M_1 très usée (Pl. III, 3). Les dimensions de ces dents sont les suivantes (L x l) : $P_3 = 19,4 \times 14,8$; $P_4 = - (23 ?) \times 13,2$; $M_1 \approx 28,7 \times 12,6$; longueur du trigonide de $M_1 \approx 25$.

La P_3 n'était certainement pas très haute. Elle porte une forte crête antérieure, sans toutefois le tubercule qu'on rencontre chez *Hyaena hyaena*. Le talon de M_1 est réduit mais complexe, avec un tubercule central principal relié par une petite crête au protoconide, et, malgré la forte abrasion de la lame principale, dépourvu de toute trace d'usure ; le métaconide est petit, mais bien individualisé.

L'ensemble de ces caractères permet de rapprocher cette pièce des hyènes décrites à Kromdraai (EWER, 1954), Swartkrans (EWER, 1955) et des beds I et II d'Olduvai (PETTER, 1973) sous les noms de *C. c. ultra* (incluant *C. c. angella* et *C. spelaea capensis*) et *C. c. venustula*. La mandibule de Peninj confirme la synonymie entre ces deux sous-espèces qu'avait suggérée PETTER : en effet, la présence d'un métaconide et l'absence d'usure du talonide évoquent *C. c. « venustula »* (et la mandibule 263 d'Olduvai), alors que la grande taille est un caractère de *C. c. ultra*.

La validité de cette sous-espèce a été mise en question par TURNER (1984 b) qui pense que les spécimens du Pléistocène sud-africain ne sortent pas des limites de variation de la forme actuelle. Le problème taxonomique importe peu ; il demeure qu'en moyenne, par sa P_3 plus basse, sa carnassière souvent pourvue d'un métaconide et d'un talonide complexe, la *Crocota crocota* du Pléistocène inférieur n'avait pas atteint le stade évolutif actuel, qui s'établit, semble-t-il, dès le niveau de Elandsfontein (EWER, 1967).

? Canidé indéterminé.

B. Hanson a bien voulu me communiquer un schéma d'un fragment de maxillaire, WN 64-55B, avec les tuberculeuses incomplètes de ce qui semble bien être un fort chacal. N'ayant pas retrouvé cette pièce, une détermination plus précise est évidemment impossible.

CONCLUSIONS

Le tableau suivant (tabl. VII) indique la répartition des espèces étudiées ici (à l'exception de *Hippotragus*, dont l'origine stratigraphique est inconnue) dans les principaux ensembles sédimentaires de la formation Humbu, ainsi qu'à Kipalagu. L'abréviation cf. signifie que la détermination est incertaine.

A ce minimum de 23 espèces doivent être ajoutés 3 ou 4 suidés, autant de primates ainsi que quelques rongeurs et oiseaux, donc un total de 35, satisfaisant quoique bien inférieur à celui atteint dans plusieurs autres sites africains. Parmi ceux-ci Olduvai est le plus proche, tant par la géographie que par l'âge et l'écologie. La grande faune de Peninj indique aussi un milieu ouvert sec (la Middle Zone est spécialement riche en Alcelaphini), mais proche de l'eau. C'est à Kipalagu que le milieu aquatique est le mieux représenté : la quasi-totalité des restes de crocodiles et d'hippopotames proviennent de ce site. Ce changement est peut-être en rapport avec l'extension du lac coïncidant avec le dépôt de la formation Moinik.

Les grands mammifères fournissent quelques indications biostratigraphiques. Selon GENTRY et GENTRY (1978, p. 63) : « Obviously the best placing of these deposits [formation Humbu] according to their bovids is to have MZ correlating with some part of Olduvai Middle or Upper Bed II. USC is likely to be of the same broad age ».

Plusieurs espèces des USC et de Kipalagu montrent effectivement que ces niveaux peuvent être plus anciens que le Middle Bed II. *E. recki* est représenté par plusieurs fragments de dents dont deux au moins (un de KIP, et un dont la provenance exacte dans la formation Humbu est inconnue) sont plus hypsodontes que *E. recki ileretensis* du Bed II (BEDEN, 1979). *Ceratotherium* est nettement plus évolué que celui de l'Aïn Hanech. D'autres

	BSC	MZ	USC	KIP
<i>Crocodylus</i>	+	+		+
<i>Elephas recki</i> cf. <i>recki</i>	+	+	+	+
<i>Ceratotherium simum</i>	+	+	+	+
dont <i>C. s.</i> cf. <i>simum</i>			+	
<i>Hipparion</i> cf. <i>cornelianum</i>			+	+
<i>Equus</i> sp.	+	+	+	+
<i>Hippopotamus</i> cf. <i>gorgops</i>	+	+	+	+
<i>Sivatherium maurusium</i>		+		
<i>Giraffa</i> cf. <i>jumae</i>		+		
<i>Giraffa</i> cf. <i>pygmaea</i>		+		
<i>Tragelaphus strepsiceros grandis</i>	cf.	cf.	+	+
<i>Taurotragus</i> sp.	+			
<i>Pelorovis</i> sp.		+		+
<i>Kobus</i> cf. <i>kob</i>	cf.		+	cf.
<i>Parmularius angusticornis</i>		+		
<i>Megalotragus kattwinkeli</i>		+	+	
<i>Connochaetes taurinus prognu</i>	+	+	cf.	cf.
<i>Damaliscus niro</i>		+	cf.	
Alcelaphini de taille moyenne	+	+	+	+
<i>Aepyceros melampus</i>	+		+	
<i>Antidorcas</i> cf. <i>recki</i>	+		+	
<i>Gazella</i> sp.	+			
<i>Panthera pardus</i>	+			
<i>Crocuta crocuta</i> cf. <i>ultra</i>	+			

taxons n'apparaissent qu'avec le Middle Bed II : *T. strepsiceros grandis*, *Pelorovis*, *Megalotragus*, *Kobus kob*. HARRIS et WHITE (1979) ont par ailleurs noté que le crâne de *Kolpochoerus* était celui d'une forme évoluée. L'absence de *Parmularius angusticornis*, qui disparaît à la fin du Bed II à Olduvai, est un argument en faveur d'un âge plus récent, alors qu'en revanche celles de *P. rugosus* et de *Rabaticeros* (respectivement rare et absent avant le Bed III) n'ont qu'un poids contraire moindre, ces formes étant toujours peu abondantes. La corrélation la plus probable est donc : Upper Sandy Clays = limite Bed II / Bed III ou début du Bed III.

Un âge plus ancien que le Upper Bed II est en tout cas très peu vraisemblable.

Quelques différences fauniques, nettes sans être radicales, séparent des USC les niveaux inférieurs, et l'ensemble de la formation doit couvrir un laps de temps non négligeable (sa puissance, d'une cinquantaine de mètres, est de l'ordre de grandeur de celle du Bed I où la sédimentation, la plus rapide d'Olduvai, a néanmoins duré environ 150 000 ans). La Middle Zone évoque davantage le Upper Bed II (site BK II par exemple), avec plusieurs Alcelaphini parmi lesquels *Connochaetes* et *Megalotragus* semblent dominer. Le *Kolpochoerus* est moins évolué que celui des USC. On peut donc suggérer : Middle Zone = Upper Bed II.

La faune des Basal Sandy Clays est moins riche en éléments chronologiquement caractéristiques. La présence probable de *T. strepsiceros grandis*, de *K. cf. kob*, celle, certaine, de *C. taurinus prognu*, suggèrent une équivalence avec le Middle ou Upper Bed II. Le degré d'hypsodontie du fragment de molaire d'*E. recki* (WN 82-1407), trouvé peu au-dessus de la « Hajaro lava », voisin du maximum relevé par BEDEN chez *E. r. ileretensis* et supérieur à celui de *E. r. atavus* (Beds I et II inf.), confirme cette corrélation. Enfin, la relative abondance de *Metridiochoerus compactus* oblige à corréler la quasi-totalité de la formation avec la zone à *M. compactus* de Koobi Fora.

En résumé :

- l'ensemble de la formation Humbu couvre probablement une fraction non négligeable de millions d'années ;
- tous les sites archéologiques (situés au-dessus du Main Basaltic Tuff) appartiennent, selon toute vraisemblance, à l'Olduvien supérieur de HARRIS (1983 b) ;

- il n'est pas impossible que les BSC (qui ont livré la mandibule d'*Australopithecus*) correspondent à un niveau un peu plus ancien dans le Bed II, mais une équivalence avec le Bed I, ou même le Lower Bed II, est invraisemblable.

Manuscrit déposé le 18 juin 1985 ; accepté le 11 avril 1986

BIBLIOGRAPHIE

- ARAMBOURG C. (1970) — Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Arch. Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, sér. 7, 10, p. 1-126.
- ARAMBOURG C. (1979) — Vertébrés villafranchiens d'Afrique du Nord. Ed. Fondation Singer-Polignac, Paris, 141 p.
- BEDEN M. (1979) — Les Eléphants (*Loxodonta* et *Elephas*) d'Afrique orientale. Thèse Sci. Univ. Poitiers, 2 vol., 567 p.
- BROOM R. (1948) — Some South African Pliocene and Pleistocene Mammals. *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, 21, p. 1-38.
- EISENMANN V. (1976) — Le Protostylide : valeur systématique et signification phylétique chez les espèces actuelles et fossiles du genre *Equus* (Perissodactyla, Mammalia). *Z. Säugetierkunde*, Hamburg, 41, 6, p. 349-365.
- EISENMANN V. (1977) — Les Hipparions africains : valeur et signification de quelques caractères des jugales inférieures. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 3e sér., 69, p. 69-86.
- EISENMANN V. (1979) — Les métapodes d'*Equus* sensu lato (Mammalia, Perissodactyla). *Géobios*, Lyon, 12, 6, p. 863-886.
- EWER R.F. (1954) — The fossil carnivores of the Transvaal caves. The Hyaenidae of Kromdraai. *Proc. zool. Soc. London*, 124, 3, p. 565-585.
- EWER R.F. (1955) — The fossil carnivores of the Transvaal caves. The Hyaenidae other than *Lycyaena*, of Swartkrans and Sterkfontein. *Proc. zool. Soc. London*, 124, 4, p. 815-837.
- EWER R.F. (1956) — The fossil carnivores of the Transvaal caves. Felinae. *Proc. zool. Soc. London*, 126, 1, p. 83-95.
- EWER R.F. (1967) — The fossil Hyaenids of Africa - a reappraisal. In « Background to Evolution in Africa », W.W. BISHOP & J.D. CLARK (Eds), Univ. Chicago Press, p. 109-123.
- GENTRY A.W. (1965) — New evidence on the systematic position of *Hippotragus niro* Hopwood, 1936 (Mammalia). *Ann. Mag. nat. Hist.*, London, 13, 8, p. 335-338.
- GENTRY A.W. (1966) — Fossil Antilopini of East Africa. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Geol.), 12, p. 43-106.
- GENTRY A.W. et GENTRY A. (1978) — Fossil Bovidae (Mammalia) of Olduvai Gorge, Tanzania. *Bull. Br. Mus. nat. Hist.*, (Geol.), part I, 29, 4, p. 289-446 ; part II, 30, 1, p. 1-83.
- GERAADS D. (1979) — La faune des gisements de Melka-Kunturé (Ethiopie) : Artiodactyles, Primates. *Abbay*, Paris, 10, p. 21-49.
- GERAADS D. (1981) — Bovidae et Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia) du Pléistocène de Ternifine (Algérie). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, 4e sér., C, 3, 1, p. 47-86.
- GEZE R. (1980) — Les Hippopotamidae (Mammalia, Artiodactyla) du Plio-Pléistocène de l'Ethiopie (Afrique orientale). Thèse Sci., Univ. Paris VI, 116 p.
- GUERIN C. (1980) — Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. *Doc. Labo. Géol. Lyon*, 79, 1-3, p. 1-1182.
- HARRIS J.M. (1976) — Pleistocene Giraffidae (Mammalia, Artiodactyla) from East Rudolf, Kenya. R.J.G. SAVAGE & S.C. CORYNDON (Eds), *Fossil Vert. Afr.*, 4, p. 283-332.

Légendes des planches

(la plupart des photos sont dues à C. Abrial)

Planche I

- 1 — *Sivatherium maurusium*, WN 82-1348 MZ, P² - M², x 2/3
- 2 — *Tragelaphus strepsiceros* cf. *grandis*, WN 64 - 91 BSC, P₄ - M₁, x 1
- 3 — *Ceratotherium simum* cf. *simum*, WN 82 - 923 USC — 3a : DP¹ - M¹, x 2/3 ; 3b : calvarium, x 1/4
- 4 — *Hipparion* cf. *cornelianum*, WN 64 - 309 USC, schéma des incisives supérieures (*occlusal pattern of the upper incisors*), x 1.

Planche II

- 1 — *Connochaetes taurinus prognus*, WN 64 - 388 BSC, x 1/3 — 1a : vue latérale (*lateral view*) ; 1b : vue basale (*basal view*) ; 1c : vue occipitale (*occipital view*)
- 2 — *Megalotragus kattwinkeli*, WN 82 - 930 MBT 3, frontal et base de la cheville droite (*frontal and base of right horn-core*), x 1/2
- 3 — *Parmularius angusticornis*, WN 64 - 214 MZ, cheville droite, vue latérale (*lateral view of the right horn-core*), x 1/2

Planche III

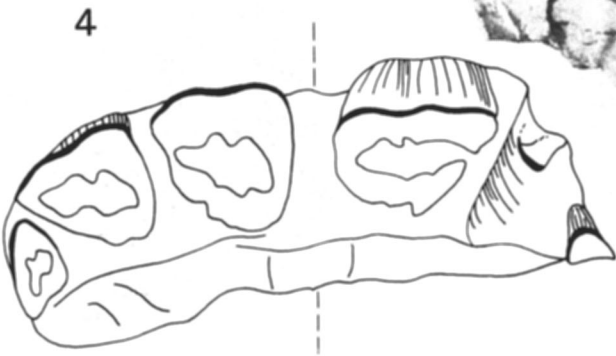
- 1 — *Crocodylus* sp. B, WN 82 - KIP 244, arrière crâne, vue postérieure (*posterior view of the skull*), x 1/2
- 2 — *Crocodylus* sp. A, WN 82 - KIP 263, museau, vue inférieure (*lower view of the snout*), x 1/3
- 3 — *Crocota crocuta* cf. *ultra*, WN 64 - 74 BSC, P₃ - M₁, x 1
- 4 — *Panthera pardus*, WN 82 - 941 BSC, 2 vues (*2 views*), x 1/2.

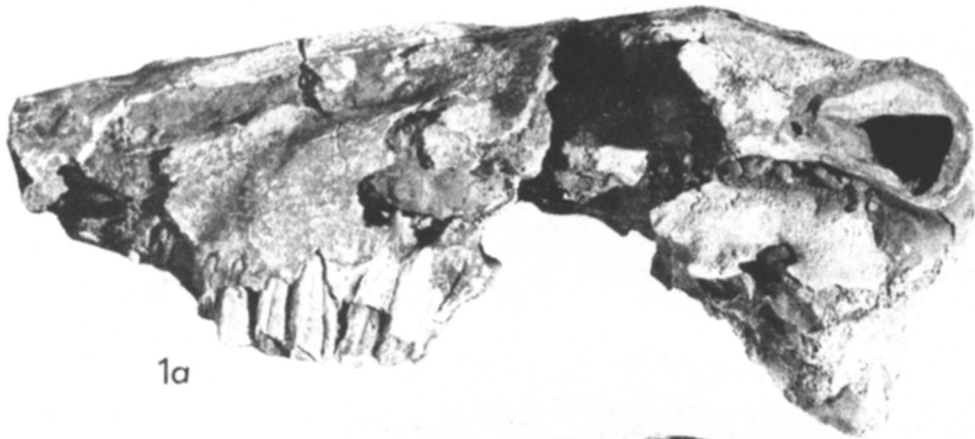


3a

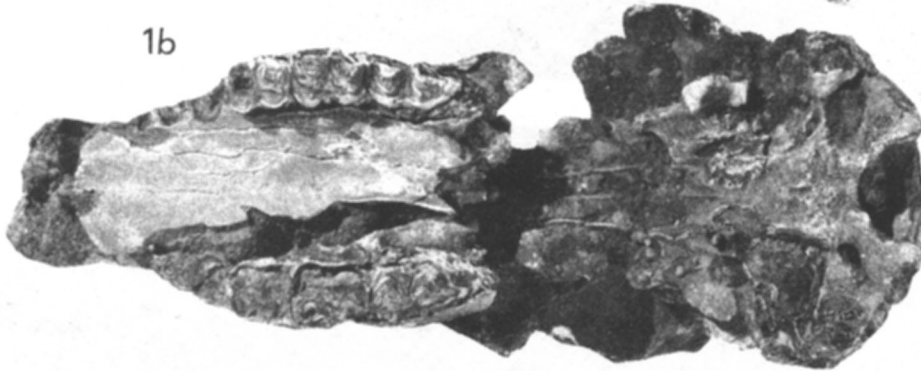


3b





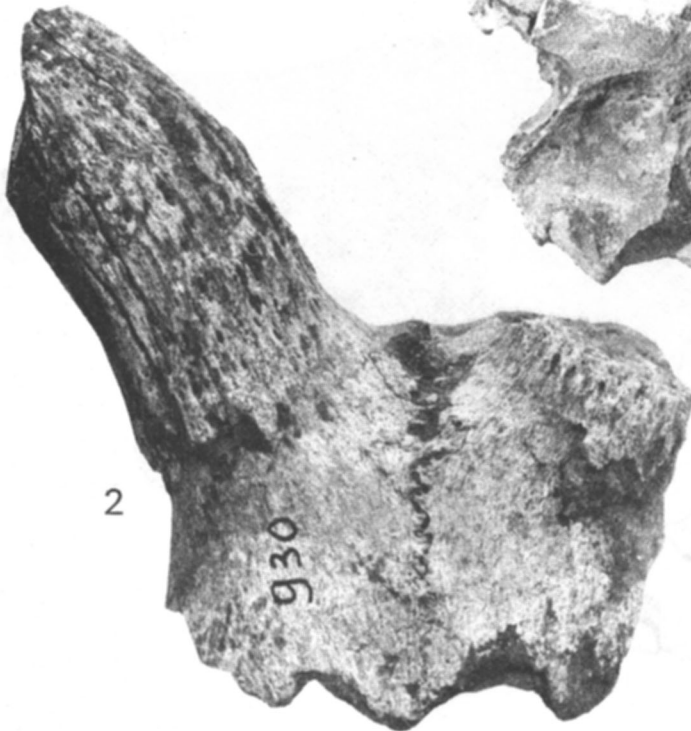
1a



1b



1c



2



3



- HARRIS J.M. (1983 a) — Family Rhinocerotidae. In « Koobi Fora Research Project », J.M. HARRIS (Ed.), Clarendon Press, Oxford, vol. 2, p. 130-155.
- HARRIS J.M. (1983 b) — Correlation of the Koobi Fora succession. In « Koobi Fora Research Project », J.M. HARRIS (Ed.), Clarendon Press, Oxford, vol. 2, p. 303-317.
- HARRIS J.M. et WHITE T.D. (1979) — Evolution of the Plio-Pleistocene African Suidae. *Trans. Amer. Phil. Soc.*, 69, 2, p. 1-128.
- HOOIJER D.A. (1969) — Pleistocene East African Rhinoceroses. L.S.B. LEAKEY (Ed.), *Fossil Vert. Afr.*, 1, p. 71-98.
- HOOIJER D.A. (1973) — Additional Miocene to Pleistocene Rhinoceroses of Africa. *Zool Meded.*, Leiden, 46, 11, p. 149-177.
- HOOIJER D.A. (1975) — Miocene to Pleistocene Hipparions of Kenya, Tanzania and Ethiopia. *Zool. Verh.*, Leiden, 142, p. 1-75.
- ISAAC G.LI. (1967) — The stratigraphy of the Peninj group. Early middle Pleistocene formations west of Lake Natron. Tanzania. In « Background to Evolution in Africa », W.W. BISHOP & J.D. CLARK (Eds), Univ. Chicago Press, p. 229-257.
- LEAKEY L.S.B. (1965) — Olduvai Gorge, 1951-1961, fauna and background. Cambridge Univ. Press, 109 p.
- PETTER G. (1973) — Carnivores pléistocènes du ravin d'Olduvai (Tanzanie). L.S.B. LEAKEY, R.J.G. SAVAGE & S.C. CORYNDON (Eds), *Fossil Vert. Afr.*, 3, p. 43-100.
- TCHERNOV E. (1976) — Crocodylidae from Pliocene/Pleistocene formations of the Rudolf basin. In « Earliest man and environments in the Lake Rudolf basin », Y. COPPENS, F.C. HOWELL, G.LI. ISAAC & R.E.F. LEAKEY (Eds), Univ. Chicago Press, p. 370-378.
- TURNER A. (1984 a) — *P. crassidens* Broom. The cat that never was ? *S. Afr. J. Sci.*, 80, p. 227-233.
- TURNER A. (1984 b) — The interpretation of variation in fossil specimens of spotted hyaena (*Crocuta crocuta* Erxleben, 1977) from Sterkfontein valley sites (Mammalia, Carnivora). *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, 33, 27, p. 399-418.
- VRBA E. (1973) — Two species of *Antidorcas* Sundevall at Swartkrans (Mammalia : Bovidae). *Ann. Transv. Mus.*, Pretoria, 28, 15, p. 287-352.