

LES RONGEURS DU SITE PLIOCÈNE A HOMINIDÉS DE HADAR (ÉTHIOPIE)

par

Maurice SABATIER*

SOMMAIRE

	page
Introduction	2
I. Position stratigraphique et types de dépôts des gisements à rongeurs	3
II. Étude systématique	7
Famille des Muridae	7
<i>Saidomys</i>	8
<i>Golunda</i>	13
<i>Millardia</i>	21
<i>Praomys</i>	29
<i>Oenomys</i>	31
<i>Mus.</i>	35
Famille des Cricetidae	37
<i>Tatera</i>	37
Famille des Rhizomyidae	40
<i>Tachyoryctes</i>	41
III. Les taxons actuels et leurs milieux	47
IV. Essai de reconstitution des paléoenvironnements	49
Conclusion	50
Bibliographie	53
Légende des planches	55

*L.A. 327 du C.N.R.S., U.S.T.L., Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier Cedex.

RÉSUMÉ

La prospection intensive de la formation pliocène d'Hadar, riche en vestiges d'hominidés, nous a amenés à découvrir plusieurs niveaux à micromammifères. Dans certains d'entre eux, les rongeurs abondent. La répartition stratigraphique de ces niveaux ne couvre pas toute la série fossilifère de la formation, mais s'inclut uniquement dans les membres sédimentaires du Sidi Hakoma et du Denen-Dora, soit d'après les dernières données géochronologiques, entre environ 3,1 - 3,2 MA et 2,8 - 2,9 MA. Dans cet intervalle de temps, les espèces ne montrent pas d'évolution morphologique, ce qui nous a permis de rassembler au même rang systématique des formes d'âges légèrement différents.

Deux éléments très marquants et riches d'enseignement caractérisent ces faunules de rongeurs. En premier lieu, on constate une très nette dominance de la famille des Muridae, tant d'un point de vue qualitatif (nombre d'espèces) que quantitatif (nombre d'individus). Il apparaît ensuite que, parmi les Muridae, deux genres ne sont connus que du domaine de l'Asie du Sud-Ouest, ce qui autorise à envisager une certaine continuité de biotopes entre l'Afrique et le sous-continent indien à une époque antérieure à 3 MA. Cette hypothèse est lourde de conséquences puisqu'elle implique la possibilité pour les hominidés d'avoir pu, déjà à cette époque, quitter le « berceau » africain.

Enfin, la quasi-totalité des genres étudiés sont encore représentés dans la nature actuelle. Cet état de fait, déjà observé à Laetoli, l'Omo et Olduvai, contribue à accroître les difficultés pour établir une échelle biochronologique basée sur les rongeurs en domaine tropical. Néanmoins ceci nous permet de tenter une reconstitution du paléoenvironnement en appliquant le principe d'actualisme selon lequel des espèces fossiles très proches d'espèces actuelles pouvaient présenter les mêmes caractéristiques biologiques.

SUMMARY

The intensive exploration of the Pliocene Hadar Formation, rich in hominid remains, led us to the discovery of several micromammals' levels. In some of them, rodents are very abundant. The stratigraphic repartition of these levels do not cover the whole fossiliferous series of the formation but takes place only in the sedimentary members from Sidi Hakoma and Denen-Dora (ranging from 3,1 - 3,2 MY to 2,8 - 2,9 MY, according to the recent geochronological data). During this gap of time, the species do not show morphological changes, what allowed us to gather, in the same taxa, forms of slightly different ages.

Two striking facts, giving a lot of indications, characterize these small rodents' faunas. First, we notice the domination of the Muridae, as well on a qualitative way (number of species) as on a quantitative one (number of individuals). Then, it appears that, until now, two genera of these murids were known only in the south-western asiatic regions. So, we can suppose continuous biotops between Africa and Indian Subcontinent before 3 MY. In this hypothesis, the hominids had already the possibility to leave their african « cradle ». Finally, almost all studied genera are still represented at the present time. This fact, previously observed in Laetolil, Omo, Olduvai contributes to remove hope of establishing a biochronological scale based on rodents, in tropical zone. Nevertheless, that allows to try a reconstruction of the palaeoenvironment, by using the principle of actualism.

INTRODUCTION

Le bassin plio-pléistocène de Hadar, qui s'étend au pied des escarpements éthiopiens, dans la partie sud-ouest du triangle de l'Afar, est maintenant célèbre pour les nombreux restes d'hominidés et les remarquables faunes d'autres vertébrés rassemblés au cours des missions successives de l'I.A.R.E. (International Afar Research Expedition).

La présente étude est consacrée aux rongeurs de la formation de Hadar. Les localités fossilifères sont replacées dans leur contexte géologique par le biais d'une coupe géologique synthétique en regard de l'échelle paléomagnétique établie (fig. 1). Pour plus de précisions sur les divers aspects de la géologie de la formation de Hadar, on se référera utilement aux nombreux travaux publiés (Taieb *et al.*, 1976 ; Aronson *et al.*, 1977 ; Schmitt *et al.*, 1977 ; Taieb et Tiercelin, 1979).

I.— POSITION STRATIGRAPHIQUE ET TYPES DE DÉPÔTS DES GISEMENTS A RONGEURS

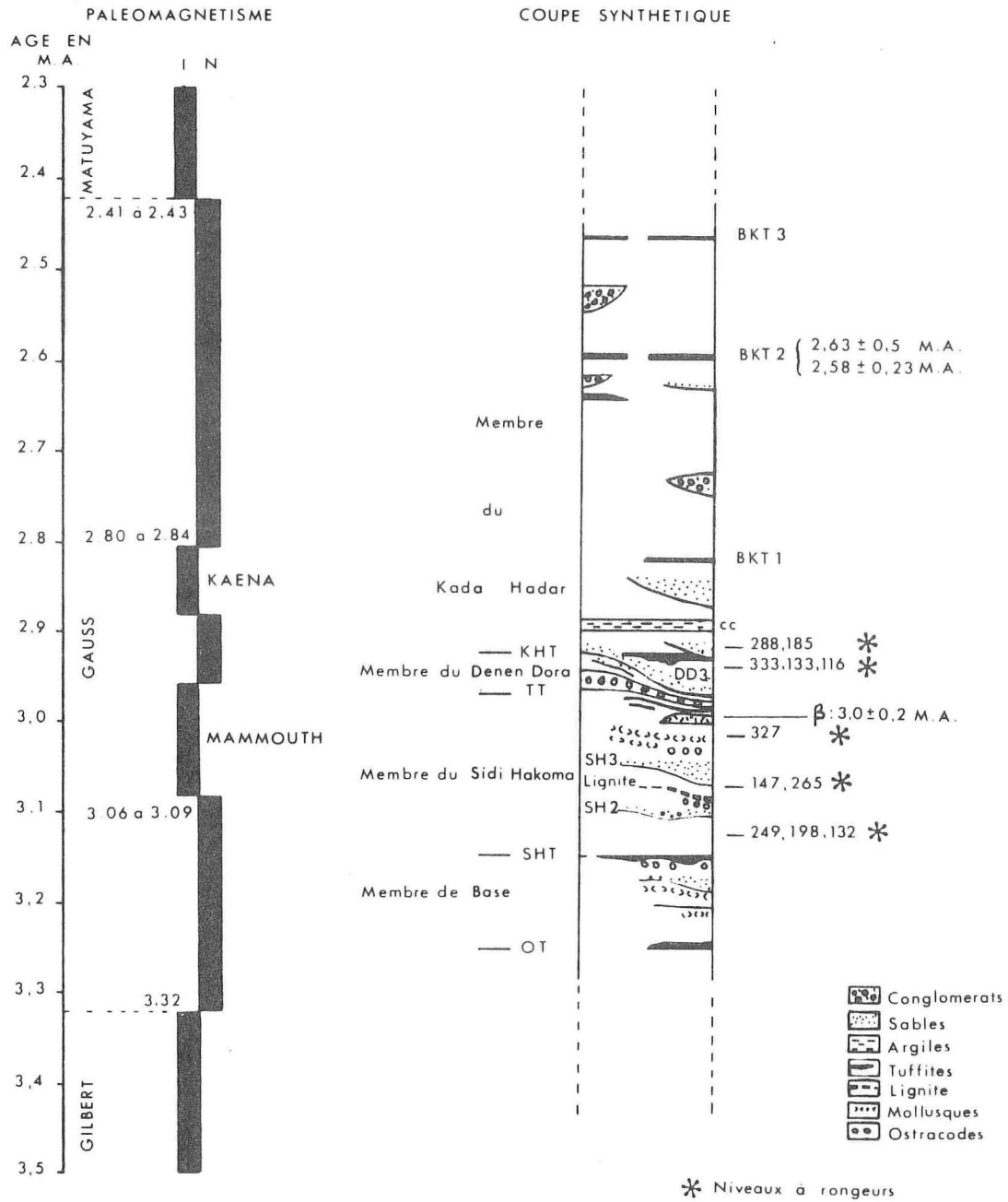


Fig. 1.— Paléomagnétisme et coupe synthétique de Hadar (d'après M. Taieb et J.J. Tiercelin, 1979).

Les différentes localités où ont été récoltés des restes de rongeurs ne s'échelonnent pas sur l'ensemble de la série. Elles s'étagent irrégulièrement du sous-membre SH1 au sous-membre KH1 (fig. 1). Nombre d'entre elles (AL. 132, AL. 198, AL. 249, AL. 265, AL. 133, AL. 135) ne s'illustrent que par quelques découvertes de surfaces effectuées lors des prospections des années 1973 et 1974, de sorte qu'il est impossible de rendre compte de leurs conditions taphonomiques précises. Les fossiles ainsi récoltés sont, bien sûr, de taille relativement importante (Hystricidae, fragments de mâchoires et fragments crâniens de *Tachyoryctes*) et ne reflètent qu'une image très partielle de la faune de rongeurs contemporaine.

Seules les localités AL. 147, AL. 327, AL. 333, AL. 116 et AL. 288, qui ont toutes été l'objet d'un tamisage intensif, montrent une certaine concentration de microfaune.

AL. 147 (fig. 2)

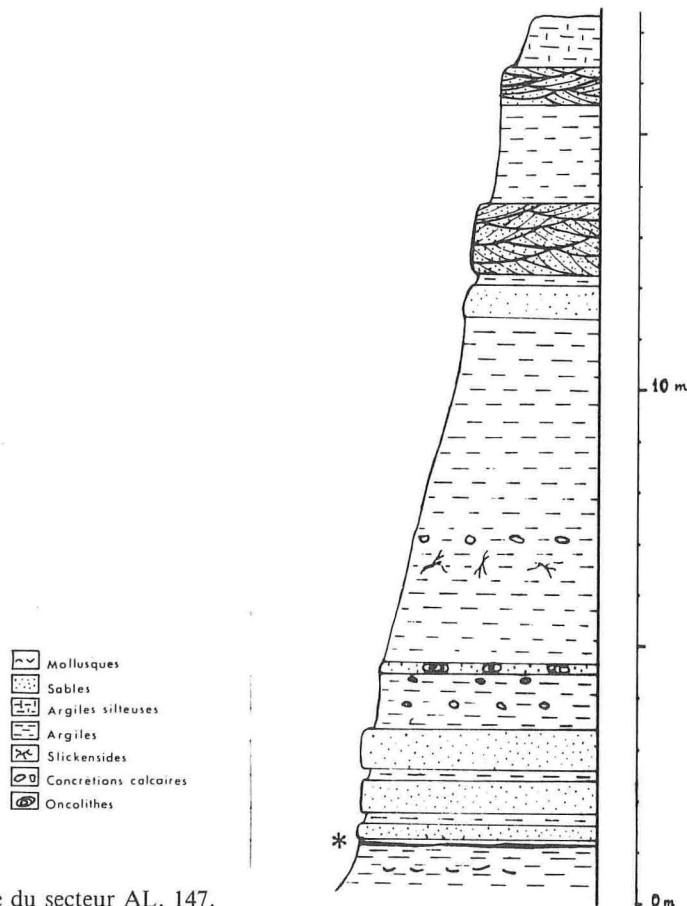


Fig. 2.— Coupe du secteur AL. 147.

Le niveau fossilifère est un sable jaune, légèrement lité, qui ne dépasse pas 25 cm d'épaisseur. Il repose sur une argile noire à débris végétaux (devenant, vers l'Est de la formation, un véritable lignite) terminant une importante phase de sédimentation

argileuse. Le sable jaune est surmonté par une autre unité sableuse plus puissante, de couleur grise, avec des intercalations de petits niveaux silteux.

Par ces bancs sableux débute un nouveau cycle sédimentaire que l'on peut rapporter au sous-membre SH2.

Des restes de poissons (Siluridae) et de reptiles (crocodiliens, chéloniens) accompagnent ceux de micromammifères.

AL. 327 (fig. 3)

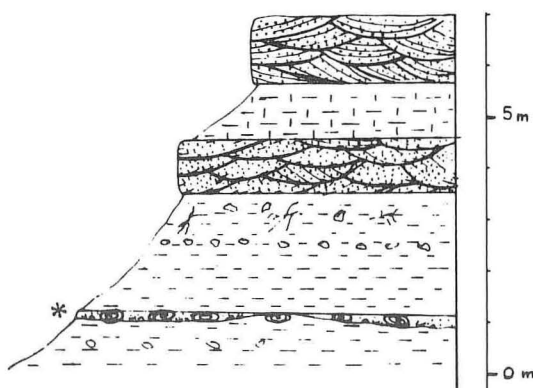


Fig. 3.— Coupe du secteur AL. 327.

A environ 400 m au nord-est de la localité précédente, un niveau de sable jaune a fourni la plus importante microfaune de vertébrés de la formation. Ce banc sableux, d'épaisseur maximale décimétrique, se présente sous un faciès lenticulaire où les fortes concentrations de fossiles sont très localisées dans ce qu'on peut considérer comme des fonds de petits chenaux. Il s'inclut dans un cycle argileux qui peut être rapporté au sous-membre SH2. La présence d'un niveau à oncolithes constant dans cette partie de la formation a permis de corréliser cette localité avec la précédente. Il en résulte que le niveau fossilifère de AL. 327 surmonte stratigraphiquement d'environ 3,5 m celui de AL. 147.

Outre quelques poissons, chéloniens, crocodiliens et mollusques, les restes de micromammifères sont diversifiés et abondamment représentés par des fragments de mâchoires, des os crâniens dissociés, toutes catégories d'ossements du squelette post-crânien et environ un millier de dents isolées. Une très petite quantité de ce matériel est roulée.

Après examen des faunules prélevées dans deux fonds de chenaux distants d'une centaine de mètres, aucune différence dans la composition faunique n'est apparue. C'est pourquoi, dans le reste de l'étude, le matériel sera considéré dans son ensemble, toutes faunules confondues.

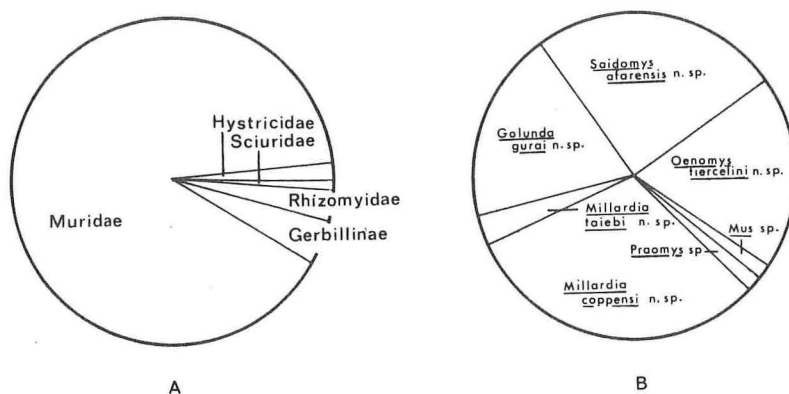


Fig. 4. — Composition quantitative des faunes de rongeurs de Hadar (membre SH) par familles (A) et par espèces chez les Muridae (B). Les comptages ont été réalisés sur la base des M/1.

AL. 333.

On trouvera la stratigraphie de ce secteur dans les récents travaux de Taieb et Tiercelin (1979). Les fossiles ont été recueillis dans des argiles silteuses à concrétions calcaires et horizons à « root-casts », immédiatement sous l'ensemble sableux DD/3 à stratifications entrecroisées. Les restes de rongeurs sont rares et disséminés, sans concentration, mais parfaitement conservés tels que les fragments crâniens de Muridae associés dans certains cas à des éléments du squelette post-crânien, le tout enveloppé d'une gangue calcaire.

C'est également de ce niveau que provient un ensemble de plus de 200 pièces représentant un minimum de 13 individus (Johanson et White, 1979) d'*Australopithecus afarensis* JOHANSON, WHITE et COPPENS, 1978.

AL. 116.

Cette localité se situe sur la rive gauche du Kada Hadar. Le niveau à microfaune constitue la base de la masse sableuse de la sous-unité DD/3. Il est donc immédiatement postérieur au précédent. Quelques rares dents y ont été récoltées.

AL. 288.

De cette localité proviennent les rongeurs (quelques mâchoires) les plus récents de la formation, mais aussi le plus célèbre hominidé, « Lucy », dont on connaît environ 40 % du squelette. Ces vestiges ainsi que des œufs de crocodile et de tortue, et des pinces de crabes, ont été recueillis dans des chenaux sableux surmontant le tuf KHT.

Sous-membres	SH1		SH2		SH3		DD2		KH1	
Localités	132	198	147	265	327	333	116	133	185	288
MURIDAE										
<i>Millardia taiebi</i> n. sp.					+	+				
<i>Millardia coppensi</i> n. sp.			+		+	+	+			
<i>Golunda gurai</i> n. sp.			+		+	+	+			
<i>Mus</i> sp.					+					
<i>Oenomys tiercelini</i> n. sp.			+		+					
<i>Saidomys afarensis</i> n. sp.			+		+					
<i>Praomys</i> sp.	+				+					
GERBILLINAE										
<i>Tatera</i> sp.			+		+					
RHIZOMYIDAE										
<i>Tachyoryctes pliocaenicus</i>		+					+	+	+	+
SCIURIDAE										
? <i>Xerus</i>										+
HYSTRICIDAE										
<i>Xenohystrix crassidens</i>			+	+					+	
<i>Hystrix</i> aff. <i>cristata</i>	+									
CHIROPTERA indet.										
						+				
SORICIDAE indet.										
			+		+					
CARNIVORA										
<i>Herpestes</i> sp.					+					

TABLEAU 1
Répartition stratigraphique des micromammifères de Hadar.

II.— ÉTUDE SYSTÉMATIQUE

Cette étude est consacrée aux rongeurs Muridae, Gerbillinae et Rhizomyidae. Les Sciuridae et Hystricidae feront l'objet d'une publication ultérieure.

Sous-ordre des **MYOMORPHA** BRANDT, 1855

Famille des **MURIDAE** GRAY, 1821

Sous-famille des **MURINAE** GRAY, 1821

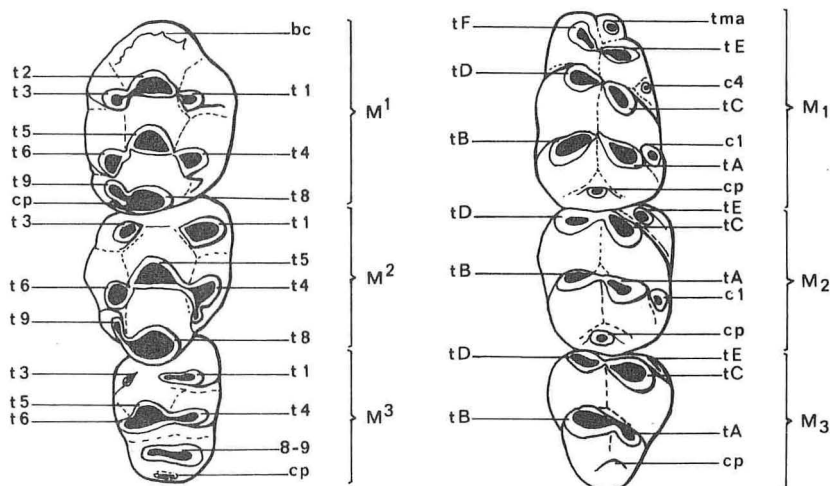


Fig. 5. — Nomenclature des molaires de Muridae selon Miller (1912) et Michaux (1971).

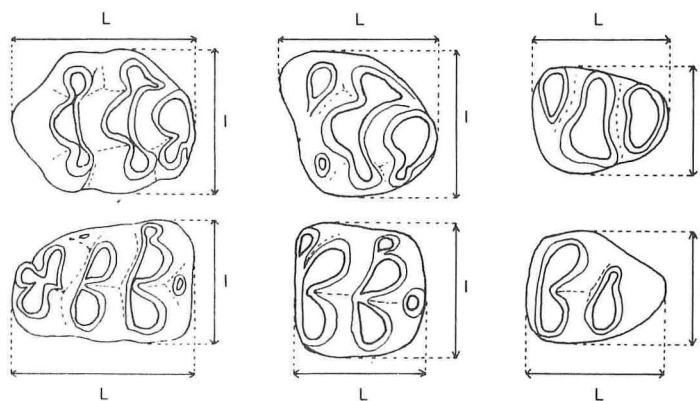


Fig. 6. — Localisation des mesures effectuées sur les molaires de Muridae.

Genre *SAIDOMYS* JAMES et SLAUGHTER, 1974

Espèce-type du genre : *S. natrunensis* JAMES et SLAUGHTER, 1974, fig. 5, p. 343.

Localité-type : Wadi El Natron : Egypte.

Diagnose originale : James et Slaughter, 1974, p. 342.

Diagnose amendée : très gros Muridae présentant la plupart des caractères relatifs à «l'Arvicanthis Division» (Misonne, 1969, p. 109). Sa morphologie dentaire le rapproche plus précisément de celle des genres *Pelomys*, *Arvicanthis* et *Dasymys*. Cependant quelques traits permettent de différencier *Saidomys* de chacun d'eux :

- de *Pelomys* par les incisives lisses, le t9 puissant, le large talon de la M3/, le pincement distal du t4, le fort tma de la M/1.
- de *Pelomys (Desmomys)* par une moindre stéphanodontie aux molaires supérieures et son absence totale aux inférieures, les lames moyenne et postérieure de la M3/ sans liaison, le fort tma de la M/1, l'important cingulum externe des M/1 et M/2 et le discret cingulum postérieur de la M/3.

Saidomys afarensis nov. sp.
(Pl. 1)

Pelomys sp. Sabatier 1978.
nov. gen. cf. *Pelomys* sp. Sabatier 1979 a.
Saidomys sp. Sabatier 1979 b.
Saidomys sp. Brandy, Sabatier et Jaeger 1980.

Holotype : M1/ supérieure droite (AL. 327.107).

Localité-type : AL. 327, membre SH, Formation de Hadar, Ethiopie.

Hypodigme : Environ 260 dents isolées, 23 fragments de mandibules et 12 de maxillaires.

Répartition : Sous-membres SH/2 et SH/3 de Hadar, dans les localités AL. 327 et AL. 147.

Matériel : Deux M/1 et une M/2 (AL. 147) en plus de l'hypodigme (AL. 327).

Mesures¹ : Tableau 2.

AL. 327

	LONGUEUR					LARGEUR				
	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.
M1/	59	3,06 ± 0,011	0,085	2,89 – 3,29	2,79	59	2,35 ± 0,007	0,058	2,22 – 2,49	2,46
M2/	62	2,48 ± 0,012	0,101	2,25 – 2,69	4,09	62	2,32 ± 0,009	0,070	2,10 – 2,47	3,01
M3/	41	2,22 ± 0,014	0,090	2,06 – 2,44	4,05	41	1,83 ± 0,013	0,086	1,67 – 2,10	4,70
M/1	60	2,97 ± 0,010	0,079	2,78 – 3,15	2,67	60	2,06 ± 0,010	0,081	1,85 – 2,27	3,95
M/2	55	2,23 ± 0,010	0,077	2,05 – 2,40	3,45	55	2,12 ± 0,010	0,076	1,97 – 2,30	3,58
M/3	47	2,07 ± 0,010	0,068	1,93 – 2,24	3,28	47	1,92 ± 0,010	0,069	1,75 – 2,14	3,57

AL. 147

M2/	1	2,48				1	2,30			
M/1	2	2,99		2,92 – 3,06		2	2,02		2,00 – 2,04	

1. Toutes les mesures sont exprimées en millimètres.

Diagnose : Espèce de même taille que *S. natrunensis*, n'en diffère que par le cingulum postérieur conique de la M/1 et de la M/2, ainsi que par le talon (t8-t9) plus large de la M3/ et la présence d'un c.p. sur la M/3.

Description : L'extrémité distale des foramens palatins antérieurs se situe variablement entre le prélobe et le t1 de la M1/, sans jamais atteindre ce dernier.

Les foramens palatins postérieurs s'ouvrent entre le t1 et le t4 de la M2/. L'ouverture des choanes se fait au niveau de la partie moyenne de la M3/, à la hauteur des t5 et t6. Les incisives supérieures sont lisses. Les dents jugales sont de type *Arvicanthis* (au sens de Misonne 1969, p. 109) ; leur massivité, les larges tubercules médians (t2, t5, t8) et la grande M3/ sont parmi les traits les plus caractéristiques.

Cette espèce est aussi remarquable par sa taille, car plus importante que celle des autres membres du groupe auquel elle appartient morphologiquement (cf. tableau 2).

Mise à part la M3/, toutes les molaires possèdent des tubercules bien individualisés ; ceux d'une même lame étant reliés entre eux par de minces moulures. Il n'y a pas de t7. La longueur de la M1/ est supérieure de 23 % à celle de la M2/.

• M1/ :

Les tubercules latéraux sont faiblement décalés distalement par rapport aux centraux. Un bourrelet cingulaire borde la base du prélobe. Le t1 est plus important que le t3. Ce dernier est plus en retrait que le t1 chez les individus juvéniles mais s'aligne avec lui dans les premiers stades d'usure. De plus ce t3, incliné vers l'arrière, est aussi orienté vers la partie interne de la couronne. La deuxième lame est symétrique, avec t4 et t6 de taille sensiblement égale ; ce dernier étant plus incliné distalement. Le t4, pincé distalement, tend à faire la jonction avec le t8. Celle-ci est assurée dans 24 cas sur 59. Le t9, réduit, n'est séparé du t6 que par un très étroit synclinal. Un très petit cingulum postérieur issu du t8 borde le t9. Le premier stade de la structure stéphanodonte (c'est-à-dire la disposition en couronne continue des tubercules t8, t9, t6, t5, t4, Schaub 1938, Michaux 1969) n'est pas totalement réalisé car le t9 n'est pas relié au t6 et le t4 reste séparé du t8 sur la majorité des dents.

Les racines sont au nombre de cinq : une antérieure énorme, deux grosses linguales et deux labiales étirées transversalement (fig. 7).

• M2/ :

Le t1, vertical et très développé, possède, dans 23 cas sur 62, un petit pincement distal. La muraille antérieure sur laquelle s'appuie la M1/ constitue un plan de même inclinaison que les tubercules. Le t1 et le t4 sont plus développés que sur la M1/. Le pincement distal du t4 prend l'allure d'une véritable crête. Comme sur la M1/, le t6 est très proche du t9 mais en reste séparé par une vallée étroite et profonde. Dans de rares cas, 4 sur 62, ils sont en connexion par un mince pont d'émail. Le t9 est le tubercule le moins puissant. Il n'y a pas de cingulum postérieur.

Le système radiculaire est assez complexe. Seules les deux racines antérieures sont simples. En coupe, la postéro-linguale est piriforme. Sur le côté labial, l'antérieure et la postérieure allongée encadrent une médiane dédoublée (fig. 7).

- M3/ :

A l'image des deux précédentes, elle est très massive et de taille assez exceptionnelle pour un Muridae. Le rapport Longueur M3 : M2 = 88 %.

Le t1 est fort et étiré transversalement. Le t3, par contre, est vestigial. Sur la deuxième lame, seul le t5 a gardé la même structure que celui des M1/ et M2/. Le t4, vertical et transversal, présente la même morphologie que le t1. Le t6 est très réduit ; t4 - t5 - t6 forment une lame continue presque rectiligne, légèrement infléchie vers l'arrière au niveau du t6. La troisième lame est régulière et résulte de la fusion complète des t8 et t9. Le talon se prolonge par un petit bourrelet postérieur surbaissé.

Deux racines linguales, dont l'antérieure est la plus développée, font face à une labiale étirée longitudinalement et étranglée en son milieu. La quatrième racine, postéro-centrale, est la plus importante des quatre (fig. 7).

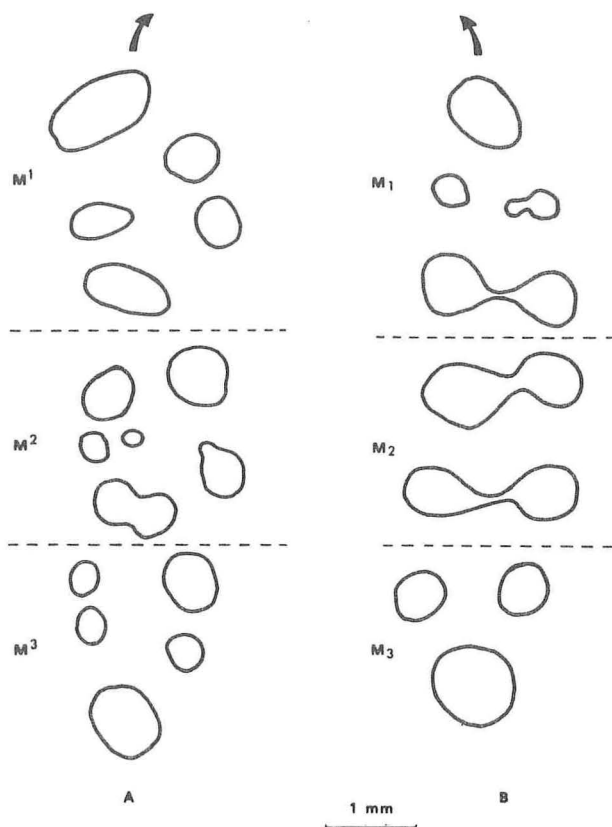


Fig. 7.— Radiculation des molaires supérieures droites (A) et inférieures droites (B) de *Saidomys afarensis* nov. sp.

- M/1 :

Le tma est très développé et plus rapproché du tF que du tE. Le tma et le tF ont leurs bases fusionnées et leurs parties supérieures reliées seulement par une étroite crête. Tma, tE et tF sont verticaux et forment le lobe antérieur, séparé de la partie moyenne par une profonde vallée transverse. Le tF, conique, forme avec le tma la

partie la plus avancée de la dent. Le tE est étiré transversalement. Un étroit pont d'émail relie les tubercules d'une même lame. Une profonde vallée sépare les lames moyenne et postérieure. Le cingulum labial est généralement discontinu et irrégulièrement développé selon les individus ; C/1 et C/4 ne manquent jamais. Le premier, bien développé, prolonge la troisième lame à hauteur du tA ; le second, très petit, ne forme qu'un bourgeon étiré sur le flanc du tC. Le cingulum postérieur conique est de taille inférieure ou égale au C1.

Une grosse racine antérieure et une postérieure allongée transversalement encadrent les deux petites de la partie moyenne (fig. 7).

• M/2 :

Son contour s'inscrit dans un carré. Une marge sur la paroi antérieure permet l'enchâssement de la M/1. Le tE, plus réduit que sur la M/1, se raccorde antérieurement au tC. Les tubercules labiaux sont légèrement décalés vers l'arrière.

La taille du C1 varie considérablement mais ne dépasse jamais celle atteinte sur la M/1. Le reste du cingulum labial n'apparaît que comme vestigial.

Sous chaque lame se situe une large racine (fig. 7).

• M/3 :

Le tE est relictuel (13 cas sur 47) ou absent, alors que les tC et tD, de taille égale, sont bien individualisés. Le tB constitue la plus grande partie du lobe postérieur auquel appartient un très petit tA. Le cingulum postérieur, minuscule à vestigial, fait défaut chez trois individus pour un total de 47. La présence de ce cingulum est un caractère très important car très rare chez les Muridae.

Les deux racines antérieures et l'unique postérieure sont disposées en un triangle isocèle (fig. 7).

Discussion : Cette forme rassemble tous les caractères morphologiques ou tendances évolutives que Misonne (1969) a retenus sur les molaires pour définir l'« *Arvicanthis* Division ». Il s'agit de :

- un élargissement des molaires ;
- une exagération dans la taille des tubercules médians (t2, t5, t8) ;
- les t1 et t4 bien développés ;
- l'absence totale ou presque du cingulum postérieur des molaires supérieures ;
- une grande M3/ ;
- le t9 mésial ;
- la présence du tma sur la M/1 ;
- Cp petit sur les molaires inférieures, mais plus grand sur la M/2 que sur la M/1 ;
- lames bien marquées après une faible usure.

Elle présente le maximum d'affinité avec les représentants des genres *Arvicanthis* et *Pelomys*. Elle s'en distingue par le fort développement du t3 des M1/ et M2/ et par la M3/ énorme à structure lamellaire. Elle diffère aussi d'*Arvicanthis* par son t1 vertical, la présence d'un gros tubercule médian antérieur sur la M/1 et les crêtes sur certains tubercules des molaires supérieures.

Sur la M1/, la petite crête issue du t4 et le rapprochement t6-t9 tendent à former une

couronne. Ce début de stéphanodontie se retrouve plus accentué chez *Pelomys (Desmomys) harringtoni* THOMAS, 1902. La ressemblance la plus grande est avec *Saidomys natrunensis*, décrit par James et Slaughter (1974 et 1979), dans le profil C du gisement du Wadi El Natron (Egypte). Les différences entre les deux formes sont minimales : le C1 de la M/1 de *S. natrunensis* s'étire dans le prolongement du cingulum labial bien marqué, le cingulum postérieur des M/1 et M/2 est étiré alors qu'il est conique chez *S. afarensis*. La M/3 de *Saidomys afarensis* possède un c.p. Les dimensions de l'espèce égyptienne peuvent être incluses dans le domaine de variation de celle de Hadar, tant pour les molaires inférieures que pour la M3/. Cette dernière, très usée, ne présente pas de différence morphologique importante, si ce n'est la moindre largeur du talon. Ces quelques traits distinctifs ne témoignent cependant pas d'une différence de degré évolutif significative.

D'après la faune des grands mammifères présents au Wadi El Natron, et en particulier *Hippopotamus protamphibus andrewsi* ARAMBOURG, 1947 (Membre C à Membre G de l'Omo, entre 2,95 et 1,90 M.A.) et *Libypithecus markgrafi* STROMER 1913, Thenius (1959) attribue à cette formation un âge pliocène (Plaisancien, Astien : - 3 à - 1,8 M.A.).

Parmi les autres formes fossiles apparentées au *Saidomys*, *Pelomys dietrichi* JAEGER, 1976, d'Oduvai Bed I, plus récent (1,70 à 1,75 M.A.), de dimensions beaucoup plus modestes, diffère dans sa morphologie essentiellement par le t3 et le t9 moins importants, la structure de la M3/ typiquement de *Pelomys* et l'absence du tma sur la M/1.

Euryotomys pelomyoides POCOCK, 1976, du Pliocène du Langebaanweg E. quarry (Afrique du Sud), possède une M3/ encore plus développée que celle de *Saidomys afarensis* ; en effet, deux lames supplémentaires accroissent le talon. Cette forme est considérée par Pocock comme un ancêtre vraisemblable des Otomyinae.

Genre *GOLUNDA* GRAY, 1837

Espèce-type du genre : *Golunda ellioti* GRAY, 1837.

Golunda gurai nov. sp.

(Pl. 2)

Golunda sp. Sabatier 1978, 1979 a et b ; Brandy, Sabatier et Jaeger 1980.

Holotype : M1/ supérieure gauche (AL. 327.01).

Localité-type : AL. 327, membre SH, Formation de Hadar, Ethiopie.

Hypodigme : 16 fragments de mandibules, 8 fragments de maxillaires, 250 dents isolées environ.

Répartition : sous-membres SH2, SH3 et DD2 de Hadar (AL. 147, AL. 333, AL. 116), membres B et C de la formation de Shungura (Omo, Ethiopie).

Matériel : Un crâne partiel, 12 fragments de mandibules, 3 fragments de maxillaires et une dizaine de dents isolées.

Mesures : Tableau 3.

AL. 327

	LONGUEUR					LARGEUR				
	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.
M1/	55	2,93 ± 0,012	0,092	2,77 – 3,14	3,16	55	2,12 ± 0,006	0,049	2,04 – 2,23	2,35
M2/	47	2,41 ± 0,012	0,083	2,15 – 2,68	3,47	47	2,15 ± 0,009	0,062	2,00 – 2,26	2,90
M3/	31	2,02 ± 0,018	0,103	1,84 – 2,26	5,12	31	1,74 ± 0,012	0,069	1,57 – 1,89	4,02
M/1	53	2,63 ± 0,009	0,069	2,44 – 2,73	2,63	53	1,85 ± 0,009	0,069	1,69 – 2,04	3,72
M/2	51	2,11 ± 0,011	0,081	1,98 – 2,34	3,85	51	2,02 ± 0,010	0,071	1,89 – 2,22	3,53
M/3	25	1,82 ± 0,016	0,081	1,65 – 1,95	4,44	25	1,83 ± 0,017	0,086	1,65 – 2,00	4,71

AL. 333

	N	M	V.L.	N	M	V.L.
M1/	4	2,91	—	4	2,15	—
M2/	1	2,60	—	1	2,20	—
M3/	2	2,30	—	2	1,70	—
M/1	9	2,71	—	9	1,84	—
M/2	8	2,07	—	8	1,98	—
M/3	4	1,83	—	4	1,81	—

AL. 147

	N	M	V.L.	N	M	V.L.
M1/	2	2,87	—	2	2,09	—
M3/	1	2,14	—	1	1,72	—
M/1	2	2,72	—	2	1,93	—
M/2	2	2,12	—	2	2,02	—
M/3	1	1,89	—	1	1,84	—

AL. 116

M2/	1	2,45	—	—	2,23	—	—
-----	---	------	---	---	------	---	---

Diagnose : Les rangées dentaires sont sensiblement de la même taille que celle de l'actuel *G. ellioti*, mais les proportions entre les molaires diffèrent. Les incisives supérieures sont lisses, la M2/ est moins étirée longitudinalement que celle de l'espèce actuelle ainsi que la M3/ où le t4 est accolé au t5 ; le C1 de la M/1 est bien développé, de même que le tE de la M/2.

	<i>G. ellioti</i>	<i>G. gurai</i>
M1/	107 ‰	121 ‰
M2/	—	—
M3/	94	84
M/1	140	124
M/2	—	—
M/3	102	86

TABLEAU 4
Longueur relative des molaires de
G. ellioti et de *G. gurai* nov. sp.

Description

Le crâne : L'arcade zygomatique est large. La fosse d'insertion du masseter médian antérieur ne se termine pas en abrupt vers l'avant, sa profondeur diminue progressivement. Les foramens palatins antérieurs sont très longs. Pour quatre maxillaires sur cinq observés, ils se prolongent distalement jusqu'au niveau du t2 de la M1/ ; sur le cinquième, ils n'arrivent qu'à la hauteur de l'alvéole de la racine antérieure de la première molaire. Trois observations des foramens palatins postérieurs montrent que ceux-ci se situent invariablement entre la M2/ et la M3/. Les choanes s'ouvrent au niveau de la partie la plus postérieure de la M3/.

Les incisives supérieures sont lisses (fig. 8).

Denture : Les deux premières molaires supérieures et les inférieures ont une couronne basse et des tubercules très inclinés provoquant ainsi un chevauchement de dents.

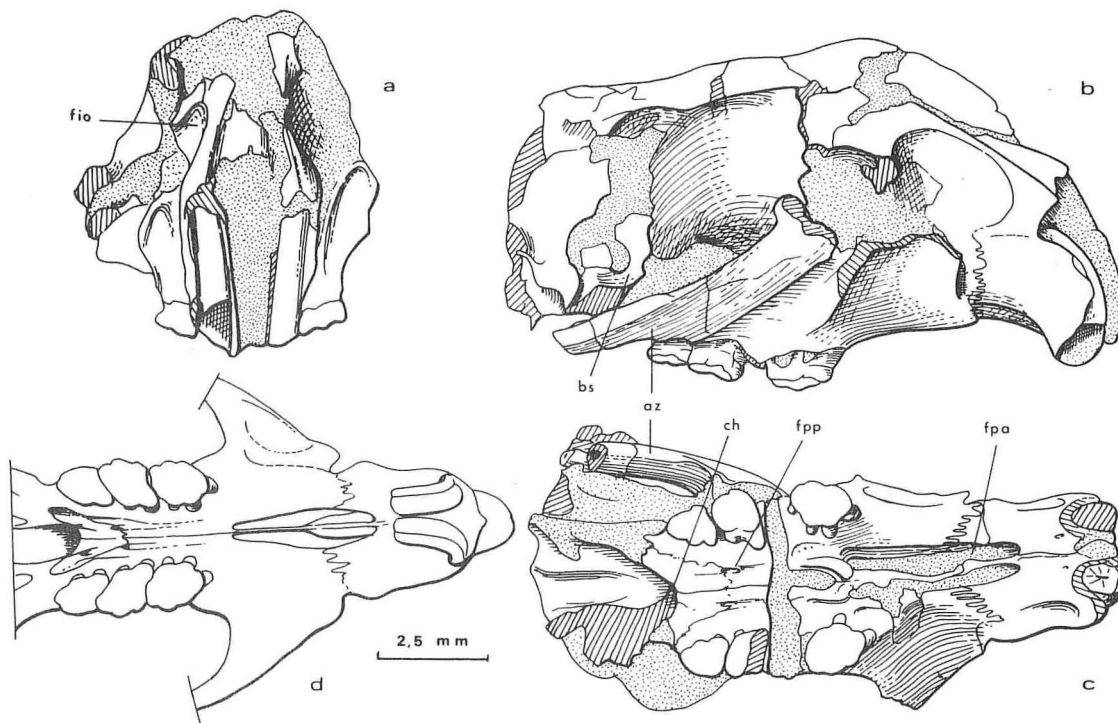


Fig. 8. — a/ vue antérieure ; b/ vue latérale droite ; c/ vue palatine : de l'avant crâne (AL. 333. R.01) de *Golundai gurai* nov. sp. ; d/ vue palatine de *Golundai ellioti* (M.H.N.P. C.B. 1956 n° 600). az : arcade zygomatique ; bs : basi-sphénoïde ; ch : choanes ; fi.o : foramen infra-orbitaire ; f.p.a. : foramen palatin antérieur ; f.p.p. : foramen palatin postérieur.

• M1/ :

C'est une dent très différenciée. Tous les tubercules sont fortement inclinés vers l'arrière ; les latéraux décalés par rapport aux larges centraux. Les vallées sont évasées et bien marquées. Un bourrelet cingulaire borde le prélobe et s'affirme sur ses bords. La largeur maximale de la dent se situe au niveau de la lame moyenne. Le t1 est plus massif que le t3 et parfois légèrement décalé distalement. Le rapport t5-t6 est particulier. Ils restent isolés tardivement dans les stades d'usure avancés. Ce caractère exceptionnel se rencontre chez l'actuel *Golunda ellioti* GRAY, 1837, et *Myomys dybowskii* (POUSARGUES, 1893).

Il n'y a aucune trace de t7. Le t8 est très large et le t9 fort, tous deux bien soudés et situés à la même hauteur.

Une très grosse racine antérieure est disposée sous le prélobe. Une petite labiale fait face à deux linguales soudées dans 22 cas sur 55. La plus distale est issue du complexe t8-t9 (fig. 9).

• M2/ :

Elle est sub-losangique à cause du t1 très étiré mésio-lingualement. Le t3, vertical, est très fortement réduit. Ceci pourrait être la conséquence d'un fort recouvrement par

la M1/. Le t6 est toujours séparé du tubercule médian par une profonde vallée. Le t9, mésial, est nettement moins important que sur la M1/.

Quatre racines, l'antéro-labiale, la postérieure et les deux linguales sont de taille sensiblement égale. La postéro-labiale, très petite, se situe sous le t6 (fig. 9).

• M3/ :

Le t3, relictuel, forme seulement une petite crête sur le flanc du t5. Le t4 est intimement soudé au t5, de même que le t6, à peine individualisé. Le talon, vertical, est constitué par deux tubercules arrondis qui se fusionnent rapidement au cours de l'usure pour former une lamelle transverse.

Une racine antéro-labiale, une antéro-linguale et une postérieure se situent respectivement sous le t1, le complexe t5-t6 et l'ensemble t8-t9 (fig. 9).

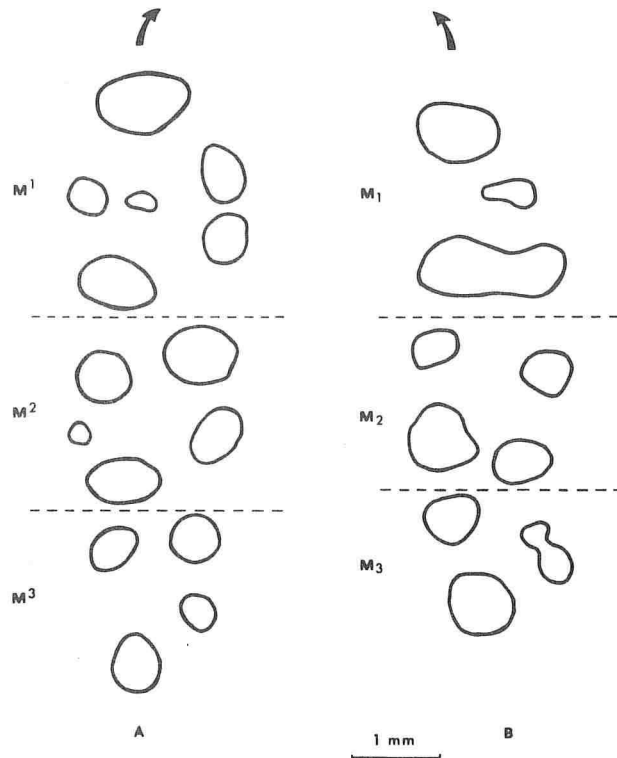


Fig. 9. — Radiculation des molaires supérieures droites (A) et inférieures droites (B) de *Golunda gurai* nov. sp.

• M/1 :

Le tma est absent ou réduit à l'état d'un très petit bourrelet à la base du tF. TF et tE sont verticaux, tE étant plus petit que le premier. Ces deux tubercules, bien que très rapprochés, ne sont que rarement reliés (5 individus sur 55) par une mince moulure.

Les tubercules linguaux, plus volumineux que les labiaux, sont décalés mésialement. Ceux des lames médiane et postérieure sont inclinés vers l'avant. Leur liaison transversale reste toujours discrète. Un léger cingulum externe court de l'arrière du tE jusqu'au C1 conique de taille moyenne. Le cingulum postérieur est conique à son sommet.

et de la taille du C1. Plus proche du tA que du tB, il présente à sa base une étroite crête qui aboutit sur le flanc de ce dernier.

Cette dent possède une grosse racine antérieure, une petite sous le tC et une postérieure transversale qui se dédouble à son apex (fig. 9).

- M/2 :

Un cingulum borde toute la base antérieure de la dent. Le tA est surbaissé. TC et tD se fusionnent faiblement. Le tE, volumineux, présente une forme en croissant. Le cingulum externe est encore moins marqué que sur la M/1. Le C1, bien plus petit que le Cp, se situe dans la vallée qui sépare les tubercules labiaux.

Quatre racines de taille moyenne sont disposées aux coins de la dent (fig. 9).

- M/3 :

Les proportions sont très particulières : le lobe antérieur très large et le talon étroit forment un triangle. Les tC et tD sont reliés par deux étroites moulures issues de chacun d'eux. Le tE est vestigial. Une large marge antérieure correspond à la zone d'enchâssement de la M/2. Le tB est étiré transversalement ; à sa base, le tA ne se manifeste que par une minuscule protubérance. Le cp n'existe pas.

Des racines, la labiale est la plus réduite et présente une tendance au dédoublement (fig. 9).

Discussion : L'inclinaison des tubercules des molaires supérieures (sauf M3/) et inférieures, le fort développement des tubercules linguaux des molaires supérieures, la disposition du t9 de la M1/ au niveau du t8, le t3 de la M2/ réduit, l'absence de tma sur la M/1, les cp de la M/1 et M/2 identiques, justifient l'attribution de cette forme au genre *Golunda*. Ce dernier n'est représenté actuellement que par une seule espèce, *Golunda ellioti*, limité à l'Asie du Sud-Ouest.

Les deux espèces sont morphologiquement très semblables. Ainsi, *G. gurai* et *G. ellioti* pourraient posséder un ancêtre commun relativement récent. On peut aussi supposer une évolution convergente à partir de deux formes ancestrales différentes, l'une africaine, l'autre asiatique. La présence dans le même gisement de deux autres espèces à affinités asiatiques témoigne en faveur de la première hypothèse.

Crâne : Les foramens palatins antérieurs des deux espèces sont longs et larges, mais, chez *G. ellioti*, ils ne se prolongent que très rarement jusqu'à l'alvéole de la racine antérieure de la M1/ alors que chez le fossile ils atteignent le t1. Chez ce dernier l'ouverture des foramens palatins postérieurs et des choanes est légèrement plus distale. La région d'insertion du masseter médian antérieur est moins nettement délimitée chez *Golunda ellioti*.

Denture : Alors que les incisives supérieures de l'espèce actuelle sont pourvues d'un sillon peu profond, celles du fossile n'en présentent aucune trace.

Tous les tubercules de *G. ellioti* sont nettement plus allongés que ceux de *G. gurai*. Le t9 de la M1/ de ce dernier est plus distal, donc plus éloigné du t6, que celui du *Golunda* actuel. La M2/ de *G. ellioti* est plus étirée mésio-lingualement. Mais c'est essentiellement la M3/ qui différencie les deux espèces. Celle du fossile n'a pas l'allure très étirée de l'actuel, ni la position très inclinée de tous les tubercules. Le t4 est soudé au t5, conservant ainsi le plan général des M3/ de Muridae, alors que chez *G. ellioti* ces

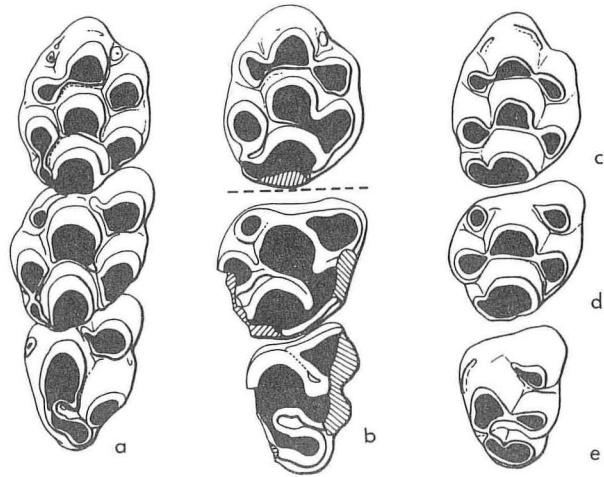


Fig. 10. — Comparaison des molaires supérieures droites de *Golunda ellioti* (a) et de *Golunda gurai* nov. sp. (b : M1/-M3-AL.333.R. O1 ; c : M1/ ; d : M2/ ; e : M3/).

deux mêmes tubercules sont séparés par une profonde vallée. Cependant, sur certaines M3/ usées de l'espèce fossile, se manifeste une liaison longitudinale du t4 avec le t8 (2 spécimens sur 34), mais la fusion t4-t5 se maintient (fig. 11). Très peu de différences apparaissent sur les molaires inférieures (fig. 12). Le *Golunda* éthiopien se caractérise par l'important C1 de la M/1, parfois plus discret et accolé au tA (20 % environ des individus). La M/2 présente un tE massif et toujours présent contrairement à l'espèce actuelle.

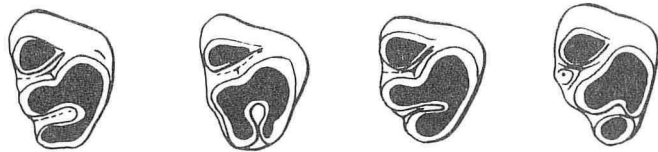


Fig. 11. — Variabilité des M3/ supérieures de *Golunda gurai* nov. sp.

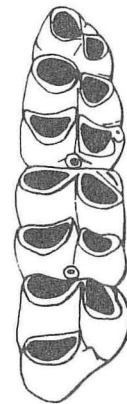


Fig. 12. — Rangée dentaire inférieure droite de *Golunda ellioti*.

L'ensemble des caractères morphologiques des molaires différenciant la nouvelle espèce de l'actuelle peuvent être considérés comme primitifs, sauf pour la position du t9. Les proportions entre les molaires apportent un argument en ce sens (fig. 13). Elles sont, pour *G. gurai*, du même type que pour *Progonomys cathalal*, le plus ancien Muridae connu.

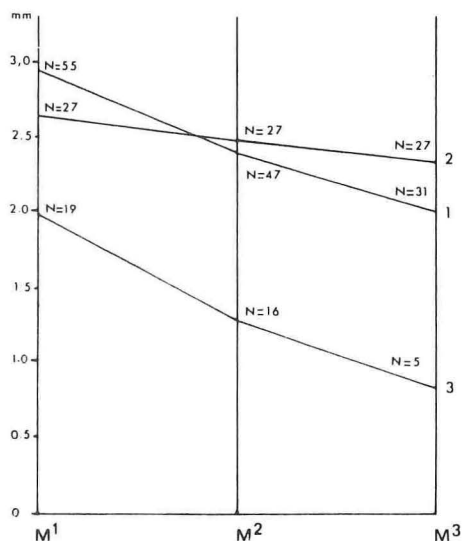


Fig. 13. — Représentation graphique de la longueur moyenne des molaires supérieures de *Golunda gurai* nov. sp. (1), *G. ellioti* (2) et *Progonomys cathalal* (3, mesures in Jaeger 1977).

Par ces structures dentaires primitives, *G. gurai* montre ce qui a pu être l'ancêtre de *G. ellioti*. Les deux espèces sont vraisemblablement issues d'un stock ancestral commun, la séparation des deux lignées ayant eu lieu avant 3 M.A.

Jaeger et Wesselman (1976) signalent du membre B de la formation de Shungura (Omo, Ethiopie), une forme qu'ils attribuent provisoirement à *Pelomys* tout en faisant remarquer de possibles affinités avec *Golunda* : « Thirteen specimens represent a large murid and are morphologically close to the contemporary genus *Pelomys*, but they show characters which are unknown in any living species of this genus. These characters are present in the contemporary Asiatic genus *Golunda*, indicating a possible phylogenetic link between the two genera. »

Seules les deux premières molaires supérieures et inférieures de cette forme sont connues et le seul matériel de comparaison que j'ai pu en obtenir sont des dessins. Par sa morphologie et ses dimensions on peut provisoirement attribuer cette forme à l'espèce de Hadar.

Sur le plan biochronologique, cette espèce présente un grand intérêt. Commune au membre B de la formation de Shungura et aux membres SH et DD de Hadar, elle est un élément complémentaire de corrélation entre les deux formations.

Golunda Kelleri JACOBS, 1978, du Pléistocène du Pakistan, bien que connu uniquement par des molaires inférieures et une incisive supérieure corrodée (Jacobs, 1978) apparaît morphologiquement très proche de *G. ellioti*.

Genre *MILLARDIA* THOMAS, 1911

Espèce-type : *Golunda meltada* GRAY, 1837.

Millardia taiebi nov. sp.

(Pl. 3, fig. 7 à 13)

Millardia sp. Sabatier 1978.

Millardia cf. *meltada* Sabatier 1979 a.

Millardia sp. 1 Sabatier 1979 b.

Holotype : M1/ supérieure gauche (AL. 327.25) (Pl. III, fig. 7).

Localité-type : AL. 327, membre SH, Formation de Hadar, Ethiopie.

Hypodigme : Un fragment de maxillaire avec M1/, 24 dents isolées.

Répartition : sous-membres SH3/ (AL. 327) et DD2 (AL. 333).

Matériel : Une mandibule de la localité AL. 333 et l'hypodigme.

Mesures : Tableau 5.

AL. 327

LONGUEUR						LARGEUR				
N	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.
M1/	12	2,84 ± 0,025	0,086	2,73 – 3,02	3,03	12	1,79 ± 0,014	0,049	1,71 – 1,87	2,72
M2/	3	2,00 ± 0,117	0,203	1,87 – 2,24	10,12	3	1,81 ± 0,073	0,126	1,72 – 1,96	6,97
M3/	1	1,27	—	—	—	1	1,31	—	—	—
M/1	6	2,33 ± 0,014	0,036	2,28 – 2,37	1,57	6	1,45 ± 0,022	0,054	1,35 – 1,50	3,78
M/2	8	1,68 ± 0,020	0,058	1,60 – 1,78	3,47	8	1,56 ± 0,023	0,064	1,50 – 1,69	4,15
M/3	4	1,34 ± 0,022	0,045	1,27 – 1,37	3,42	4	1,33 ± 0,035	0,070	1,25 – 1,42	5,30

AL. 333

	N	LONGUEUR	N	LARGEUR
M/1	1	2,51	1	1,47
M/2	1	1,76	1	1,60
M/3	1	1,32	1	1,31

Diagnose : Taille comparable à celle de l'actuel *M. kathleenae*. M1/ avec t1 massif et tubercules linguaux très déjetés linguo-distalement ; t1 de la M2/ et de la M3/ non réduit ; lobe postérieur de la M/3 large.

Description : L'extrémité postérieure du foramen palatin antérieur atteint le niveau du t1 de la M1/. Les tubercules des molaires sont très redressés.

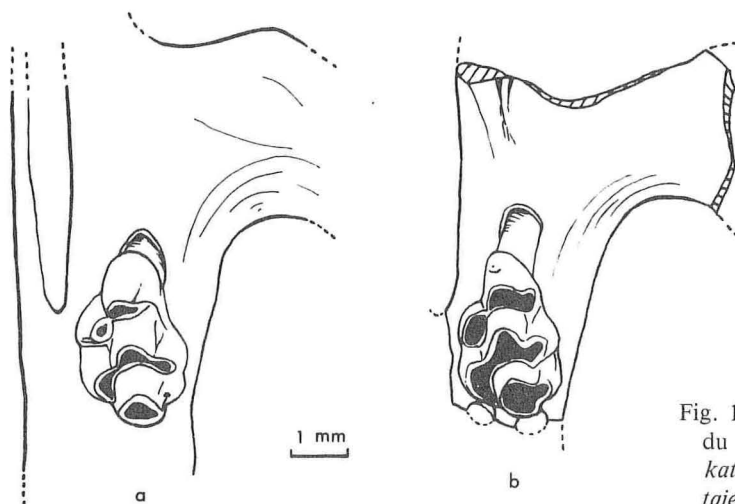


Fig. 14. — Région antérieure du maxillaire de *Millardia kathleena* (a) et *Millardia taiebi* nov. sp. (b).

• M1/ :

Elle est nettement plus longue que large et sa longueur représente 137 % de celle de la M2/. Le prélobe fait saillie vers l'avant tel un rostre. Un bourrelet cingulaire borde son flanc antérieur ; sa morphologie varie de façon assez importante puisqu'il peut représenter un simple petit cône ou une véritable crête, avec tous les intermédiaires. Les tubercules labiaux t3 et t6 sont de petite taille, très étroitement accolés aux médians et en légère position de retrait par rapport à ceux-ci. Le t6 globuleux forme une saillie sur le rebord labial de la couronne. Les tubercules centraux, les plus importants, sont relativement étroits. Les t1 et t4, très décalés distalement forment avec ces derniers un angle moins ouvert que chez *Arvicanthis*. Le t9 est disposé au même niveau que le t8. Un petit cingulum postérieur borde ce complexe. D'étroites et profondes vallées séparent les trois lames, avec seulement une fine moulure reliant le t4 au t8.

Cinq racines cylindriques se répartissent régulièrement à la périphérie de la couronne. Seule l'antérieure se différencie par sa taille plus conséquente (fig. 15).

• M2/ :

Elle est relativement réduite, avec un t3 très petit et vertical. Le t1 et la lame moyenne ont la même structure que celle vue sur la M1/. Le t9 est un peu plus petit et le cingulum postérieur de la même taille que sur la précédente. Quatre racines délimitent un carré (fig. 15).

• M3/ :

Sa longueur représente 60-67 % de celle de la M2/. Son contour est subtriangulaire. t2 et t3 manquent totalement. Les tubercules sont verticaux, sauf le complexe t5-t6 faiblement incliné vers la dépression interne de la couronne. Le t4 est largement fondu dans la crête qui le joint aux t5-t6. Ces derniers, étroitement accolés, sont déjetés sur la

bordure labiale. T8 et t9 distincts forment le talon ; le t8 est plus petit que sur les M1/ et M2/.

Trois racines principales sont disposées en triangle. Une petite est soudée à la base de l'antéro-linguale (fig. 15).

• M/1 :

Elle est allongée (L.M/1 = environ 140 % L.M./2) avec un lobe antérieur étroit. Les tE et tF forment un angle aigu. On note l'absence totale d'un tma. Les tubercules antérieurs et intermédiaires, fusionnés à la base, délimitent une dépression tétralobée, en direction de laquelle s'orientent leurs sommets. Les linguaux sont un peu plus développés et proximaux que les labiaux. Le chevron tA-tB est très ouvert. Un mince cingulum externe, d'importance variable et quelquefois absent, ferme le synclinal antéro-labial. Le C1, conique ou allongé, est de taille variable. Un petit conule à la base linguale du tF a été observé sur un individu. Le cingulum postérieur, massif, occupe presque la moitié du talon.

Une grosse racine cylindrique antérieure et une postérieure transversale encadrent deux petites médianes (fig. 15).

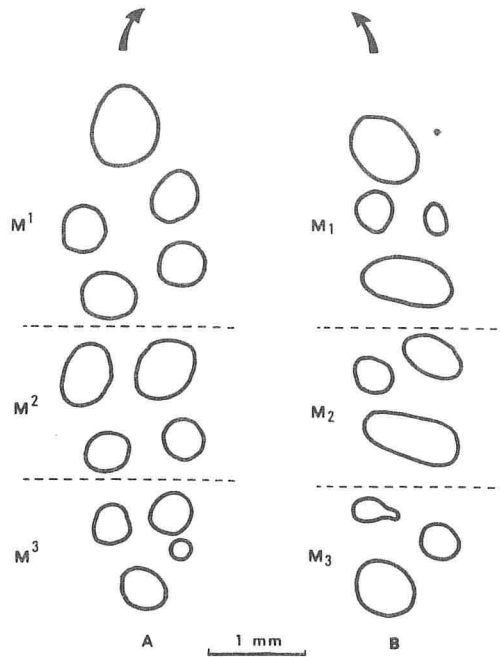


Fig. 15. — Radiculation des molaires supérieures droites (A) et inférieures droites (B) de *Millardia taiebi* nov. sp.

• M/2 :

Le chevron antérieur domine par sa taille le postérieur. Le tE, constant, surbaissé, est en contact avec un faible cingulum externe. Le cp réniforme est moins développé que celui de la M/1.

Elle possède un couple de racines antérieures et une large racine postérieure (fig. 15).

• M/3 :

Elle représente environ 80 % de la longueur de la M/2. Elle est triangulaire, sans tE, ni c.p., avec un tA très large dans lequel se fond un tB difficilement perceptible. Le lobe antérieur (tC-tD) forme une lame rectiligne.

Trois racines délimitent un triangle. La postérieure est de loin la plus grosse (fig. 15).

Discussion : Cette espèce possède la majorité des caractères morphologiques qui définissent le genre *Millardia*. Les cuspidés des molaires inférieures et supérieures sont hauts. Les supérieures sont les plus caractéristiques avec des tubercules labiaux plus réduits que les autres, les centraux les plus développés, les linguaux fortement décalés vers l'arrière, une M1/ longue et une M3/ réduite, le t3 réduit sur la M2/ et absent sur la M3/ (fig. 16).

On connaît quatre espèces actuelles de ce genre : *M. meltada* (GRAY, 1837), *M. gleadowi* MURRAY, 1885, *M. kondana* MISHRA et DHANDA, 1975 et *M. kathleenae* THOMAS, 1914. Cette dernière est morphologiquement très proche du fossile. Les proportions entre les dents ne montrent pas de différences significatives.

M. taiebi se distingue de *M. kathleenae* par le t1 de la M1/ plus globuleux, les tubercules linguaux plus déjetés vers l'arrière, le t9 de la M2/ plus proximal et le t3 moins réduit, le talon de la M3/ possédant toujours deux tubercules distincts, le lobe antérieur de la M/1 toujours parfaitement tétralobé, le tE de la M/2 encore bien représenté et la M/3 à lame postérieure large.

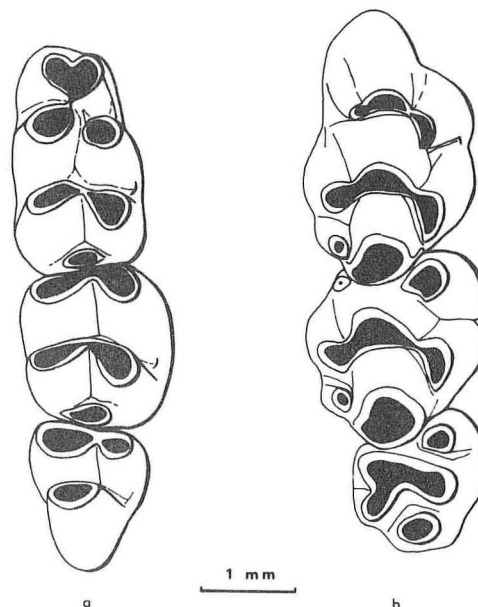


Fig. 16. — Rangées dentaires inférieure droite (a) et supérieure droite (b) de *Millardia kathleenae*.

Millardia meltada diffère assez peu des deux précédentes. On notera en particulier l'aspect plus trapu de la M1/ par rapport à la M2/ et l'étirement moindre des tubercules linguaux.

Millardia kondana est de grande taille et à cuspides moins bien différenciés.

Millardia gleadowi, outre sa très petite taille, se caractérise, par rapport au fossile, par le t4 réduit sur la M1/, une M3/ petite et arrondie, une vallée moins profonde entre les tE et tF de la M/1, un C1 constant sur la M/2 et un tE sur la M/3.

La répartition des espèces actuelles est limitée au sous-continent indien : Pakistan, Inde, Sri-Lanka et Népal. Malgré la grande distance géographique, une relation phylétique étroite doit exister entre l'espèce africaine et les asiatiques, mais en l'absence de tout autre matériel fossile il est pour l'instant impossible de la déceler. On peut seulement penser que, comme pour *Golunda*, toutes ces formes dérivent d'un groupe ancestral commun dont *Millardia taiebi* représenterait un rameau propre à l'Afrique orientale.

Millardia copensi nov. sp.

(Pl. 3, fig. 1-6)

Cremnomys sp. Sabatier 1978, 1979 a.

Millardia sp. 2 Sabatier 1979 b.

Holotype : Fragment de maxillaire droit avec M1/-M3/ (AL. 327.18) (Pl. III, fig. 1).

Localité-type : AL. 327, membres SH, Formation de Hadar, Ethiopie.

Hypodigme : 13 fragments de mandibules, 5 fragments de maxillaires, et environ 220 molaires isolées.

Répartition : Sous-membres SH2 (AL. 147), SH3 (AL. 327), DD2 (AL. 116 et 333) de Hadar.

Matériel : Un fragment de maxillaire avec M1/-M2/, un fragment de maxillaire avec M1/, un fragment de mandibule avec M/1-M/2, une M1/ et une M/1 de AL. 147 ; une mandibule avec M/1-M/3 et un fragment avec M/1-M/2 de AL. 333 ; un maxillaire avec M1/-M2/, une M2/ et une M/2 de AL. 116.

Mesures : Tableau 6.

AL. 327

	LONGUEUR					LARGEUR				
	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.
M1/	74	2,22 ± 0,011	0,035	1,93 - 2,44	4,30	74	1,39 ± 0,006	0,056	1,25 - 1,51	4,04
M2/	33	1,37 ± 0,011	0,066	1,20 - 1,58	4,83	33	1,23 ± 0,051	0,051	1,13 - 1,33	4,22
M3/	6	0,84 ± 0,016	0,040	0,80 ± 0,89	4,68	6	0,87 ± 0,023	0,056	0,81 - 0,97	6,46
M/1	88	1,76 ± 0,088	0,072	1,54 - 1,90	4,12	88	1,15 ± 0,007	0,064	0,93 - 1,29	5,56
M/2	37	1,26 ± 0,007	0,045	1,15 - 1,37	3,60	37	1,17 ± 0,007	0,045	1,06 - 1,27	3,89
M/3	7	0,93 ± 0,059	0,136	0,77 - 1,12	14,60	7	0,93 ± 0,018	0,049	0,85 - 1,01	5,32

AL. 333

M/1	2	1,75	—	1,71 – 1,80	—	2	1,14	—	1,12 – 1,60	—
M/2	2	1,26	—	1,20 – 1,32	—	2	1,14	—	1,13 – 1,16	—
M/3	1	1,01	—	—	—	1	0,89	—	—	—

AL. 147

M1/	2	1,26	—	2,16 – 2,37	—	2	1,39	—	1,35 – 1,43	—
M2/	1	1,43	—	—	—	1	1,26	—	—	—
M/1	1	1,68	—	—	—	1	1,10	—	—	—
M/2	1	1,25	—	—	—	1	1,16	—	—	—

AL. 116

M1/	1	2,22	—	—	—	1	1,27	—	—	—
M2/	2	1,33	—	1,23 – 1,44	—	2	1,27	—	1,09 – 1,46	—
M/2	1	1,38	—	—	—	1	1,25	—	—	—

Diagnose : Espèce de très petite taille. Le t9 de la M1/ est très gros. La M3/, très réduite, ne possède pas de t1 mais un petit t3. Le lobe antérieur de la M/1 se ferme par la fusion complète des tE et tF et se prolonge labialement par un petit cingulum. Les lames postérieures des M/1 et M/2 sont rectilignes et ne forment pas de chevron.

Description : Le foramen palatin antérieur se termine au niveau du t1 de la M1/ et le foramen palatin postérieur s'ouvre entre le t8 de celle-ci et le t1 de la M2/.

• M1/ :

Les tubercules, élevés, comprimés dans leur partie supérieure, sont réunis en trois lames transversales. Celles-ci sont dissymétriques par rapport à l'axe longitudinal de la dent du fait de l'infléchissement important des tubercules linguaux (t1 et t4) vers l'arrière. Cette flexure amène les crêtes des t1 et 4 en position sub-longitudinale. Le t3, très réduit, au même niveau que le t2, se fusionne largement avec ce tubercule. La deuxième lame apparaît moins dissymétrique que la première, dans la mesure où le t6 globuleux est en position distale par rapport au t5. Le t9, bien développé, largement fusionné au t8, se situe au même niveau que ce dernier. Une dépression très évasée sur le flanc antérieur de ce complexe permet de reconnaître l'individualité de chacun des deux tubercules. Du t8 part un cingulum postérieur relictuel.

L'axe longitudinal de la dent forme un angle important avec celui de la rangée dentaire. La plus grande largeur de la couronne s'observe au niveau de la lame moyenne (t4-t5-t6).

Cette dent possède quatre racines : une antérieure, une linguale comprimée transversalement par rapport à l'axe de la dent, une postérieure et une petite labiale (fig. 17).

- M2/ :

Trapue, aux contours arrondis, elle est légèrement plus longue que large. Les tubercules internes t1 et t4 sont moins étirés vers l'arrière que sur la M1/. Le t3, étiré transversalement, est très réduit.

Une racine borde le côté lingual de la dent ; deux autres sont en position antéro-labiale et postérieure (fig. 17).

- M3/ :

Elle est très petite et globuleuse. Le tubercule antéro-externe (t3 ?) est le seul individualisé et, fait assez rare chez les Muridae, le t1 manque totalement. Dans cette famille on observe généralement le cas inverse. Le reste de la dent présente deux lames arquées opposées à leurs extrémités, que séparent deux sillons très étroits et peu profonds. La lame antérieure pourrait être l'homologue de l'ensemble t4-t6 et la postérieure du t8-t9.

Deux racines antérieures et une postérieure sont disposées en triangles (fig. 17).

- M/1 :

Les deux tubercules antérieurs, tE et tF, sont entièrement fusionnés à l'extrémité de la dent. Une faible échancrure antérieure permet de reconnaître l'individualité de chacun. Un cingulum labial haut et mince descend du tE et s'abaisse jusqu'à la base antérieure du tC. Une crête longitudinale relie la face antéro-interne de ce dernier à la partie médiane du prélobe. L'équivalent entre tD et tF existe, mais moins bien développé et plus rarement observé. Les tC et tD restent longtemps isolés. Un exemplaire sur trente montre les lames antérieure et moyenne totalement isolées par une vallée transverse, sans la moindre trace de crête longitudinale. Ces structures sont visibles sur des individus juvéniles et s'estompent progressivement chez les adultes jusqu'à disparaître et laisser une surface d'usure tétralobée. La lame postérieure n'est pas en chevron mais rectiligne et prolongée par le C1 surbaissé.

Par l'ensemble de ces caractères, la morphologie de cette dent est très originale au sein des Muridae.

Les chevrons moyen et postérieur, très peu marqués en raison du faible décalage des tubercules externes tA et tC, sont séparés par un sillon transverse très profond. On remarque un petit tubercule facultatif entre tB et tD ainsi qu'entre tD et tF. Le c.p., bien marqué, est étiré et décalé du côté du tB. Cette dent ne possède que deux racines, une antérieure cylindrique et une postérieure transversale (fig. 17).

- M/2 :

La lame antérieure est plus massive, plus large et plus haute que la postérieure. Le tE, en croissant, est situé en contrebas du tC auquel il est relié par une étroite moulure sur sa face antérieure. Comme sur la M/1, les tubercules tA et tB sont alignés et prolongés par le C1. Le c.p. est petit, peu étiré transversalement et relevé sur le flanc du tA.

Les deux racines de cette dent sont étirées, la postérieure est oblique par rapport à l'antérieure (fig. 17).

• M/3 :

Elle est triangulaire. Sa lame antérieure épaissie au niveau du tC. Le tE a la même structure que sur la M/2, mais il est moins bien développé. La lame postérieure surbaissée, s'incurve dans sa partie linguale et n'est séparée du tD que par un synclinal étroit. Le C1 est discret et niché à la base des tubercules externes.

Une racine à section ovoïde occupe toute la partie antérieure de la dent ; la deuxième racine est postérieure (fig. 17).

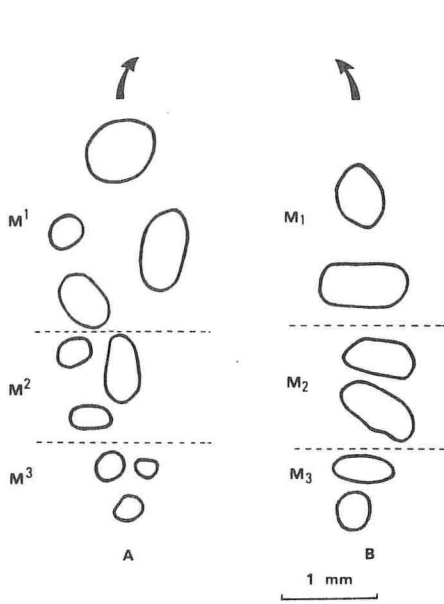


Fig. 17. — Radiculation des molaires supérieures droites (A) et inférieures droites (B) de *Millardia coppensi* nov. sp.

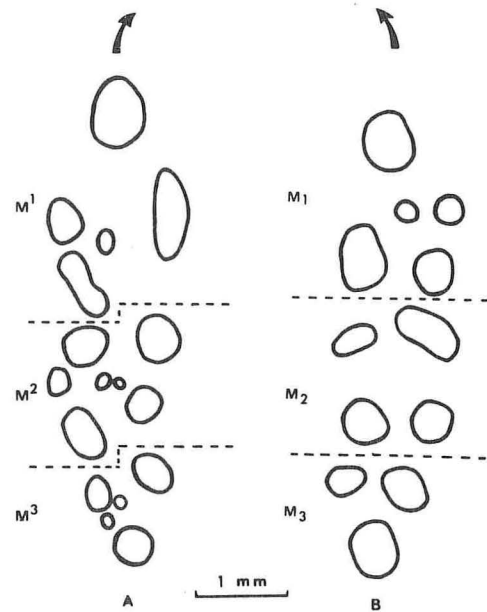


Fig. 18. — Radiculation des molaires supérieures droites (A) et inférieures droites (B) de *Cremnomys cutchicus*.

Discussion : Comme la précédente, cette forme rassemble les caractères de *Millardia*. C'est actuellement l'espèce la plus petite que l'on puisse attribuer à ce genre. Le statut générique de *Millardia* proposé par Misonne (1969) en fonction de la denture est donc conservé ici, en particulier à cause de la position très distale des deux tubercules internes, du t9 plus proximal et moins soudé au t8 que la majorité des *Praomys* ainsi que le t3 mieux individualisé et très réduit. Sur la base d'autres caractères anatomiques, ce statut a également été retenu par Walker (1964), Agrawal (1970), Mishra et Dhanda (1975) alors que Roberts, dans « The Mammals of Pakistan » (1977), persiste à maintenir *Millardia* comme sous-genre de *Rattus* suivant en cela Ellermann (1961).

L'espèce décrite ici, aux cuspidés très hauts et avec un t1 distal et en forme d'onglet, nous rappelle *M. kathleenae* et *M. taiebi* nov. sp. Par contre, le lobe antérieur très peu échancré et le cingulum labial bien marqué sur la M/1 ainsi que le t9 massif de la M1/ se retrouvent chez *Cremnomys cutchicus* (fig. 19), autre forme du sud-ouest asiatique très proche des *Millardia*.

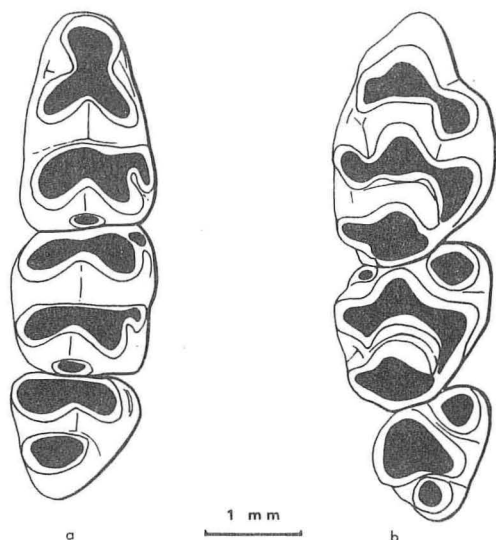


Fig. 19. — Rangées dentaires inférieure droite (a) et supérieure droite (b) de *Cremnomys cutchicus*.

Cependant *M. coppensi* nov. sp. reste très originale par la morphologie de ses molaires inférieures. La lame postérieure rectiligne (sur M/1-M/2), prolongée par le C1 et le cingulum antérolabial très marqué évoquent plutôt un plan structural rencontré chez des *Dendromurinae* ou dans une moindre mesure chez les *Cricetomyinae* comme *Saccostomus* ou *Beamys*.

Genre *PRAOMYS* THOMAS, 1915

Espèce-type du genre : *Mus tullbergi* (THOMAS, 1894).

Praomys sp.

(Pl. 3, fig. 14-15 et 16)

Praomys sp. Sabatier 1978, 1979 a et b.

Répartition : AL. 327 (SH3) et AL. 132 (SH1).

Matériel : une M1/ et une M/1 (AL. 327) ; un fragment de mandibule droite avec M/1-M/3 (AL. 132).

Mesures : Tableau 7.

		L	l
	M1/	2,27	1,41
AL. 327	M/1	1,99	1,20
	M/1	1,87	1,15
AL. 132	M/2	1,30	1,16
	M/3	1,00	0,92

Description :

• M1/ :

La couronne est basse et les vallées séparant les tubercules peu profondes. Les tubercules internes, en forme de croissant, sont plus distaux que les externes. Ceux d'une même lame sont largement fusionnés. Le t3 est le plus petit. Le t9, massif, se situe au même niveau que le t8. Ce dernier se prolonge sur le côté lingual par un petit pincement qui rejoint la partie postérieure du t4.

Cette dent ne possède que trois racines : une antérieure, une linguale et une postérieure.

• M/1 :

Elle est d'aspect relativement trapu et représente 144 % de la M/2. Les quatre tubercules antérieurs forment une dépression tétralobée. Le tE est plus petit que le tF et en retrait par rapport à celui-ci. La trace d'un tma persiste sur l'échantillon de la localité 132. La marge cingulaire n'est représentée que par un petit tubercule (C4) entre le tC et le tE, et un C1 long et étroit au niveau du tA. Le chevron postérieur tA-tB est très marqué et plus fermé que le moyen tC-tD. Le c.p. s'étire du flanc postérieur du tA à celui du tB.

Il n'y a que deux racines : une antérieure sous le prélobe et une postérieure sous le talon.

• M/2 :

Les tubercules externes sont légèrement en retrait des internes. Le tE, étroit et en croissant, se prolonge jusque sur le bord labial du tD. Le chevron postérieur, bien marqué, forme un angle plus ouvert que celui de la M/1. Le C1, petit, se situe au niveau du tA. Le c.p. est sensiblement le même que sur la dent précédente.

• M/3 :

Sa longueur relative par rapport à celle de la M/2 n'est que de 77 %.

Elle se caractérise par son talon volumineux formé par le tB. Un bourgeon labial peut représenter le reste du tA. Les tubercules de la lame antérieure (tC-tD) sont largement fusionnés, le tD de taille supérieure au tC. Ce dernier se raccorde au talon par une nette liaison longitudinale inhabituelle chez les Muridae. Le tE, aussi réduit que le tA, se situe à l'avant du tC.

Discussion : La pauvreté du matériel est une entrave sérieuse à la détermination de la position systématique de cette forme. Cependant il ne semble pas qu'il y ait de doute quant à son attribution au genre *Praomys* en fonction des caractères cités plus haut. La morphologie de la première molaire supérieure aussi bien que celle des molaires inférieures ne permet pas de le différencier de l'actuel *Praomys (Myomyscus) albipes* (RÜPPELL, 1842). Ils possèdent en particulier tous les deux des chevrons bien marqués sur la M/1 et la M/2, un petit tubercule antérieur sur la marge cingulaire labiale de la M/1 et un tE étroit sur la M/2 ; le *Praomys* sp. d'Hadar se caractérise par sa petite taille (cf. mesures).

Lors de récents travaux dans le site de Gadeb, sur le haut bassin de la rivière Webi Shebeli (plateau éthiopien oriental) à 2300 m d'altitude, J.-D. Clark et ses collaborateurs ont récolté une petite faune de rongeurs. Le gisement se situe dans des argiles

brunes surmontant une épaisse série de diatomites, le tout encadré à la base par un basalte de 2,51 M.A. et au sommet par un banc ignimbrétique daté de 2,35 M.A. Les restes des rongeurs fossiles, à la fois des mandibules et des maxillaires, semblent n'appartenir qu'à une seule espèce, morphologiquement très proche de *P. (Myomyscus) albipes* et donc du *Praomys* sp. d'Hadar. Sa taille, inférieure à celle de l'espèce actuelle, est nettement plus grande que celle de Hadar. Il est donc possible que ces trois espèces appartiennent à la même lignée. On serait donc en présence d'un chronocline de taille échelonné sur trois millions d'années environ, les termes extrêmes actuellement connus étant *P. albipes* et *Praomys* sp. de Hadar.

Genre *OENOMYS* THOMAS, 1904

Espèce-type : *Mus hypoxanthus* (PUCHERAN, 1855).

Oenomys tiercelini nov. sp.

(Pl. 4, fig. 1 à 12)

Oenomys sp. Sabatier 1978, 1979 a et b.

Holotype : M1/ supérieure droite (AL. 327.17).

Hypodigme : 3 fragments de maxillaire et environ 200 molaires isolées.

Localité-type : AL. 327, membre SH, Formation de Hadar, Ethiopie.

Répartition : sous-membres SH2 (AL. 147) et SH3 (AL. 327).

Matériel : 2 fragments de maxillaire avec M1/-M2/, 2 fragments de mandibule avec M/2-M/3, une M1/, une M2/ et une M/2 de AL. 147, en plus de l'hypodigme.

Mesures : Tableau 8.

A. 327

	LONGUEUR					LARGEUR				
	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.
M1/	59	2,87 ± 0,011	0,090	2,67 - 3,13	3,14	59	1,93 ± 0,008	0,064	1,72 ± 2,08	3,34
M2/	58	2,26 ± 0,011	0,085	2,11 - 2,47	3,77	58	1,98 ± 0,008	0,061	1,86 - 2,12	3,08
M3/	21	1,81 ± 0,002	0,101	1,65 - 1,97	5,57	21	1,55 ± 0,010	0,049	1,45 - 1,67	3,18
M/1	59	2,68 ± 0,010	0,083	2,48 - 2,92	3,12	59	1,74 ± 0,008	0,062	1,62 - 1,94	3,56
M/2	43	2,14 ± 0,010	0,065	2,02 - 2,28	3,06	43	1,85 ± 0,008	0,058	1,69 - 1,99	3,15
M/3	31	1,89 ± 0,015	0,083	1,75 - 2,06	4,43	31	1,76 ± 0,010	0,058	1,68 - 1,91	3,33

AL. 147

M2/	2	2,25	2,21 – 2,29	2	1,95	1,93 – 1,97
M3/	1	1,90	—	1	1,44	—
M/2	3	2,17	2,09 – 2,15	3	1,79	1,76 – 1,82
M/3	2	1,79	1,78 – 1,80	2	1,66	1,65 – 1,67

Diagnose : *Oenomys* dont la taille rentre dans le domaine de variation d'*O. olduvaiensis* JAEGER, 1976 et d'*O. hypoxanthus* (PUCHERAN, 1855). Sa stéphanodontie, plus marquée que sur la première espèce, est voisine de celle de la deuxième. Le t9 et le cingulum postérieur des M1/ et M2/ sont très développés. Le t6 de la M3/ est massif alors que le t8 est réduit. Les M/1 et M/2 possèdent une très forte marge cingulaire externe. Le tA de la M/3 est moins réduit que chez les deux espèces précédentes.

Description : Cinq échantillons permettent d'observer les foramens palatins antérieurs. Sur trois, ils arrivent au niveau de la racine antérieure de la M1/, alors que sur les deux autres ils se prolongent jusqu'à la hauteur du t2. Les foramens palatins postérieurs s'ouvrent entre le t1 et le t4 de la M2/.

Les molaires sont relativement étroites, les supérieures stéphanodontes et les inférieures, notamment la M/1 et la M/2, flanquées d'un cingulum labial très important. Les cuspidés sont hauts et parfaitement individualisés.

• M1/ :

Cette dent, de contour grossièrement hexagonal, apparaît stéphanodonte dans la mesure où les tubercules des lames moyenne et postérieure sont disposés en couronne et reliés entre eux par d'étroites moulures.

Les tubercules latéraux des lames antérieure et moyenne sont décalés distalement et symétriquement par rapport aux médians. La crête stéphanodonte prolongeant le t1 vers l'arrière est plus importante que celle du t3. Le synclinal antérieur entre les t3 et t2 s'ouvre moins que celui entre t1 et t2. Le t4 s'étire jusqu'au flanc lingual du t8 par une étroite moulure. Les interruptions superficielles entre t4 et t5 d'une part, et t5 et t6 d'autre part, disparaissent en cours d'usure. Le t9, bien développé et individualisé, se raccorde à l'avant au t6 et à l'arrière au t8. Cette dernière jonction, le plus souvent directe, se réalise parfois sur des dents juvéniles, par l'intermédiaire du cingulum postérieur toujours bien développé.

Deux racines de taille égale et moyenne occupent le côté lingual, une très grosse antérieure et une postérieure sensiblement égale, encadrent une médio-externe très petite (fig. 20).

• M2/ :

Plus larges que M1/ les t1 et t3 sont verticaux. La crête du t4 est plus forte que sur la M1/. Le t9 et le c.p. sont plus volumineux et plus mésiaux que sur la précédente.

Quatre racines de grosseur moyenne délimitent approximativement un carré (fig. 20).

• M3/ :

La couronne est haute. Le t1 est aussi gros que sur les M/1 et M/2 mais ne possède pas de crête stéphanodonte. Le t3 forme l'angle antéro-externe ; il se raccorde antérieurement sur le flanc du t5 et se prolonge par une crête sur le bord externe de la dent. Le t5 est le tubercule le mieux développé. Le t6, plus petit que le t4, fait suite postérieurement au t5. Le t8, très réduit et vertical, soudé au t6, forme avec celui-ci le talon. Le t9 a entièrement disparu.

Trois racines de taille moyenne sont disposées en triangle. Entre l'antéro-interne et la postérieure se situe un germe (fig. 20).

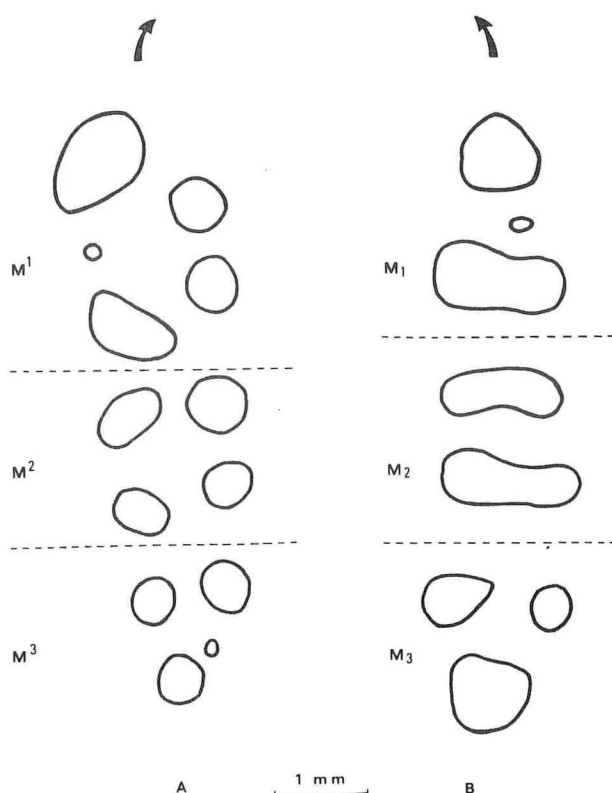


Fig. 20. — Radiculation des molaires supérieures droites (A) et inférieures droites (B) de *Oenomys tierce-lini* nov. sp.

• M/1 :

Elle est très allongée. Les chevrons sont très bien marqués et tous les tubercules sont comprimés et étirés, les internes étant décalés vers l'avant. Le tma est petit et accolé au t1. La crête postérieure de ce dernier rejoint dans la partie centrale du prélobe celles des tC et tD. Le tE, transversal, se raccorde au tF. Le chevron postérieur, accentué par les crêtes des tA et tB, reste isolé de l'intermédiaire.

Un très fort cingulum labial court du tE à l'extrémité postérieure du tA. Il peut s'y individualiser jusqu'à cinq conules. Trois restent constants : le plus gros au niveau du tA, le plus petit à la base du tE, le troisième, intermédiaire, contre le tC. Le c.p. est conique.

Une grosse racine antérieure et une très large postérieure encadrent une petite médio-externe (fig. 20).

• M/2 :

Elle s'inscrit dans un rectangle court aux angles tronqués. Les tubercules sont alternes. Sur le bord antérieur se différencie une petite marge. tC et tD sont soudés à l'avant ; le tE constitue l'angle antéro-labial et se raccorde à l'avant du tC. Le chevron postérieur est identique à celui de la M/1. Deux importants conules forment la majeure partie du cingulum externe : l'un en retrait du tC, l'autre, plus gros, au niveau du tA. Le cingulum postérieur est de taille égale ou légèrement supérieure à celui de la M/1.

Il y a deux très grosses racines transversales : une antérieure et une postérieure (fig. 20).

• M/3 :

La dent est grossièrement triangulaire. Ici aussi une marge borde la partie basale antérieure de la couronne. Les tubercules sont moins comprimés et moins décalés. Le tE, très petit, soudé antérieurement au tC, se prolonge par une crête labiale vers l'arrière. Le tA, très réduit, est disposé au niveau du tB. Le c.p. n'est plus que relictuel.

Deux racines antérieures de taille moyenne et une grosse postérieure délimitent un triangle (fig. 20).

Discussion : Les molaires stéphanodontes, le volumineux cingulum postérieur des M1/ et M2/, la crête du t4 très importante et tendant à se différencier en tubercule (t7) et, sur les molaires inférieures, le tma petit, l'important cingulum externe aux conules très développés ainsi que la présence de crêtes longitudinales s'orientant plutôt vers les tubercules d'une même rangée que vers ceux du côté opposé, permettent l'attribution de cette forme au genre *Oenomys*.

Ce dernier, exclusivement africain, ne compte actuellement qu'une seule espèce : *O. hypoxanthus* (PUCHERAN, 1855).

Par rapport à cette dernière, *O. tiercelini* montre un moindre allongement relatif de la M/1 (cf. tableau 9), mais les M/3 présentent les mêmes proportions.

	<i>O. tiercelini</i>	<i>O. olduvaiensis</i>	<i>O. hypoxanthus</i>
	‰	‰	‰
M/1	118 – 136	138	136 – 150
M/2	100	100	100
M/3	84 – 94	101	84 – 96

TABLEAU 9

Longueur relative des molaires inférieures par rapport à la M/2.
(Proportions de *O. olduvaiensis* et *O. hypoxanthus* d'après Jaeger 1976)

D'autres caractères distinctifs peuvent encore être relevés : il n'y a pas de facettes d'usures très abruptes sur les flancs latéraux des tubercules comme chez *O. hypoxanthus*. Le t9 et le cingulum postérieur des M1/ et M2/ sont beaucoup plus importants et moins fusionnés au t6. Sur la M/1 et la M/2 les crêtes stéphanodontes du chevron postérieur sont moins bien marquées et le cingulum labial nettement plus développé. Le tA de la M/3 est plus gros.

Ce genre est signalé à l'état fossile dans le membre C de la formation de Shungura à l'Omo (Jaeger et Wesselman *o.c.*) et dans le Bed I (1,75 M.A. environ) d'Olduvai (Jaeger 1976, *o.c.*). Seule, cette dernière forme, *O. olduvaiensis* a été décrite et figurée ; comparée à celle de Hadar, ses tubercules sont moins comprimés latéralement. Le t9 et le c.p. sont moins développés, le t1 de la M1/ ne possède pas de crête, le cingulum labial des M/1 et M/2 est moins important, le tF est plutôt transversal (et non comprimé labio-lingualement), la M/3 est relativement plus allongée avec un tA et un tE moins gros. Il ne semble pas qu'*O. tiercelini* puisse être considéré comme un ancêtre possible d'*O. olduvaiensis*, ce dernier bien que plus récent (1,75 M.A.) présentant des caractères plus primitifs.

Une partie de la microfaune de l'Omo se trouve actuellement au laboratoire de Paléontologie de Montpellier. Ainsi, il m'a été possible d'observer une M/1 de l'*Oenomys* sp. (membre C, Omo 18). C'est une dent étroite, avec en particulier un gros tma et un cingulum labial moins développé.

Jaeger (1976, *o.c.*) a déjà fait remarquer l'importante similitude des structures dentaires entre *Oenomys* et *Pelomys (Desmomys) dembeensis* RÜPPELL, 1845, endémique des hauts plateaux éthiopiens. Il a dégagé les caractères communs et les différences principales existant entre ce dernier et *O. olduvaiensis*. *O. tiercelini* partage les mêmes caractéristiques qu'*O. olduvaiensis* vis-à-vis de *P. (Desmomys) harringtoni*, sauf pour le t6 qui est incliné vers l'arrière.

Genre *MUS* LINNAEUS, 1758

Espèce-type : *Mus musculus* LINNAEUS, 1758.

Mus sp.

(Pl. 4, fig. 13, 14, 15)

Mus sp. Sabatier 1978, 1979 a et b.

Matériel : une M2/, deux M/1 et une M/2.

Répartition : AL. 327, membre SH, Formation de Hadar, Ethiopie.

Mesures : Tableau 10.

		Longueur	Largeur
M2/	AL. 327.42	0,97	0,84
M/1	AL. 327.43	1,25	0,77
	AL. 327.47	1,32	0,78
M/2	AL. 327.48	0,88	0,79

Description : La M2/ appartient à un individu juvénile. Les tubercules internes (t1 et t4) sont de taille comparable ; le t1 est presque vertical. Le t3, bien que très réduit, ne fait pas défaut. La lame moyenne est très symétrique, le t4 débordant à peine le t6 vers l'arrière de la dent ; le t4 étant un peu moins large que le t6. Le t8 est le plus gros tubercule ; dans celui-ci s'inclut un t9 très discret.

Cette dent porte trois racines : une grosse antéro-linguale oblique par rapport à l'axe longitudinal, une petite labiale au même niveau et une postérieure de taille intermédiaire.

La longueur de la M/1 représente environ 147 % de la longueur de la M/2, ce qui est un allongement relatif faible comparé à celui de *Mus musculus* (164 %) ou *Mus petteri* (158 %) d'Olduvai. Les tubercules antérieurs et moyens délimitent une dépression tétralobée. Le tE est le plus mésial ; le tF, réduit, est bien en retrait de ce dernier. Les tubercules externes, tA et tC, ne sont pratiquement pas décalés par rapport aux internes. Les angles qu'ils forment deux à deux sont très fermés et égaux sur les lames moyenne et postérieure. Le C1, étroit et surbaissé, est le seul tubercule accessoire à subsister de la marge cingulaire externe. Le cingulum postérieur présente un développement moyen. La radication est simple avec une seule racine antérieure et une postérieure élargie.

La M/2 possède deux lames d'importance différente : l'antérieure nettement plus large que l'autre. Les angles formés par les tubercules de ces lames sont plus ouverts que sur la M/1. tA et tB sont de taille égale, alors que tC est plus massif que tD. Le tE, en croissant, est déjeté sur le bord antéro-externe de la couronne. Le C1, relictuel, se devine à peine.

Les deux racines, antérieure et postérieure, sont larges.

La très faible taille de l'échantillonnage ne permet pas la détermination de cette espèce. Certaines molaires faisant défaut, en particulier la M1/ et la M3/, sur lesquelles est basée en grande partie la classification du groupe des *Mus*, toute comparaison avec des espèces connues manquera de précision. Néanmoins, le peu de matériel que nous possédons est susceptible de nous fournir quelques informations.

Par rapport à *Mus minutoïdes* SMITH, 1834, de Somalie, la M2/ est plus grosse, le t3 plus lingual (proche de la base du t2), le t8 plus massif, le t4 plus mésial ; la M/1 de *Mus* sp. 1 ne montre aucune trace de tma et son rapport longueur/largeur est faible ; l'angle du chevron postérieur de la M/2 est plus fermé.

La très petite taille des molaires, le t9 minuscule, le t4 peu distal sur la M2/, le rapport des longueurs M/1-M/2 et le tF de la M/1 relativement peu mésial semble l'écarter de *Mus musculus*. Ces mêmes caractères rappellent plutôt *Mus booduga*. Je n'ai pu comparer la souris de Hadar à celles du sous-continent indien. Mais le cortège d'éléments d'origine asiatique qui l'accompagne autorise à envisager d'éventuelles affinités qui ne pourront être précisées qu'avec un supplément de matériel.

Famille des **CRICETIDAE** ROCHEBRUNE, 1883

Sous-famille des **GERBILLINAE** ALSTON, 1876

Genre **TATERA** LATASTE, 1882

Sous-genre **TATERA** LATASTE, 1882

Espèce-type du genre : *Dipus indicus* HARDWICKE, 1807.

Tatera sp.

Tatera sp. Sabatier 1978, 1979 a et b.

Matériel : Cette forme est représentée à Hadar par une M1/ dans la localité AL. 147, une héli-mandibule gauche avec M/1-M/2 dans la localité AL. 333 et de nombreuses dents isolées dans la localité AL. 327.

Mesures : Tableau 11.

AL. 327

LONGUEUR						LARGEUR				
	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.
M1/	19	3,20 ± 0,021	0,089	3,01 – 3,40	2,7	19	2,16 ± 0,013	0,056	2,03 – 2,25	2,6
M2/	16	1,85 ± 0,024	0,094	1,66 – 1,98	5,1	16	1,98 ± 0,014	0,055	1,89 – 2,08	2,7
M3/	1	1,07	—	—	—	1	1,40	—	—	—
M/1	19	3,17 ± 0,023	0,094	3,01 – 3,38	3,0	19	1,98 ± 0,015	0,056	1,89 – 2,06	2,9
M/2	19	1,85 ± 0,012	0,047	1,75 – 1,96	2,6	19	1,92 ± 0,017	0,070	1,79 – 2,05	3,6
M/3	2	0,96	—	0,93 – 1,00	—	2	1,29	—	1,27 – 1,32	—

AL. 147

LONGUEUR						LARGEUR				
	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.
M1/	1	3,39	—	—	—	1	2,27	—	—	—

AL. 333

LONGUEUR						LARGEUR				
	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.	N	M ± Esm	σ	V.L.	C.V.
M/1	1	2,98	—	—	—	1	1,93	—	—	—
M/2	1	1,81	—	—	—	1	1,92	—	—	—

Description : Quelques incisives supérieures, fortement comprimées labio-lingualement et portant un sillon décalé sur le côté labial, peuvent être attribuées à cette forme.

- M1/ (fig. 21) :

La longueur de cette dent équivaut en moyenne à 173 % de celle de la M2/. Les tubercules, disposés en trois lames transversales, s'inclinent fortement vers l'arrière. La lame antérieure, équivalant à l'antérocone, est la plus étroite et se dédouble dans la partie médiane de son apex ; un étroit sillon sur la muraille antérieure s'oppose à une encoche plus large sur la face distale de ce tubercule. Dans 3 cas sur 20, un petit cône orne la base médiane de l'antérocone. Le protocone et le paracone, de taille voisine, ne sont séparés qu'à leur extrême sommet. Après une usure prononcée ils forment une unique lame déprimée mésio-distalement où la position légèrement mésiale du paracone par rapport au protocone apparaît plus clairement. La muraille postérieure de la troisième lame est rectiligne. Sur des dents peu usées, le métacone se distingue aisément de l'hypocône. Ce dernier, plus large, a tendance à se dédoubler et à émettre parfois vers l'arrière du métacone un petit cingulum postérieur (4 cas sur 9 pour des molaires très peu usées).

Cette dent possède une grosse racine antérieure, une postérieure et deux intermédiaires, linguale et labiale.

- M2/ (fig. 21) :

Cette molaire est constituée de deux crêtes entièrement séparées par le sinus. L'antérieure est la plus large et présente une concavité prononcée sur sa muraille postérieure. La postérieure légèrement courbée a sa convexité orientée vers l'arrière.

Sur des dents peu usées une échancrure décalée labialement entame la muraille postérieure.

Cette dent possède une large racine antérieure parfois dédoublée lingualement et une racine postérieure de taille plus modeste.

- M3/ (fig. 21) :

Cette dent n'est connue dans l'échantillonnage que par un seul spécimen. Sa taille, très réduite, représente en longueur 58 % de la moyenne de celle de la M2/ et 70 % de sa largeur. Elle est constituée d'une lame antérieure un peu élargie du côté labial et d'un tubercule postérieur légèrement étiré labio-lingualement et faiblement décalé vers le côté lingual. Ces deux crêtes étroitement juxtaposées ne sont séparées que par un étroit sinus qui traverse entièrement la couronne. Celle-ci se prolonge par une racine unique mais très massive.

- M/1 (fig. 21) :

Cette dent représente en moyenne 171 % de la longueur de la M/2. Le prélobe forme une crête en fer-à-cheval sur les spécimens à usure prononcée. Sur des dents presque vierges un sillon médian très étroit et très peu profond divise cette crête en deux lobes égaux. Une étroite crête s'abaisse du bord postéro-labial du prélobe jusqu'à la base antéro-labiale du protoconide.

Le protoconide et le métaconide forment une crête inclinée vers l'avant de la dent et légèrement oblique par rapport à l'axe longitudinal en raison de la position plus distale du protoconide. Celui-ci est de taille inférieure au métaconide. La muraille antérieure de cette crête est affectée d'une concavité plus profonde que celle qui lui est

apposée sur la muraille postérieure. Entre le protoconide et l'hypoconide, une crête très basse ferme labialement le sinuside. L'hypoconide et l'entoconide, pincés mésio-distalement sur leurs bords externes, constituent la crête postérieure. Le bord labial de l'hypoconide s'oriente plus nettement vers l'intérieur de la dent que le bord lingual de l'entoconide. L'individualité de ces deux tubercules n'est observable que sur des dents très peu usées où deux encoches entament les murailles antérieure et postérieure de la crête.

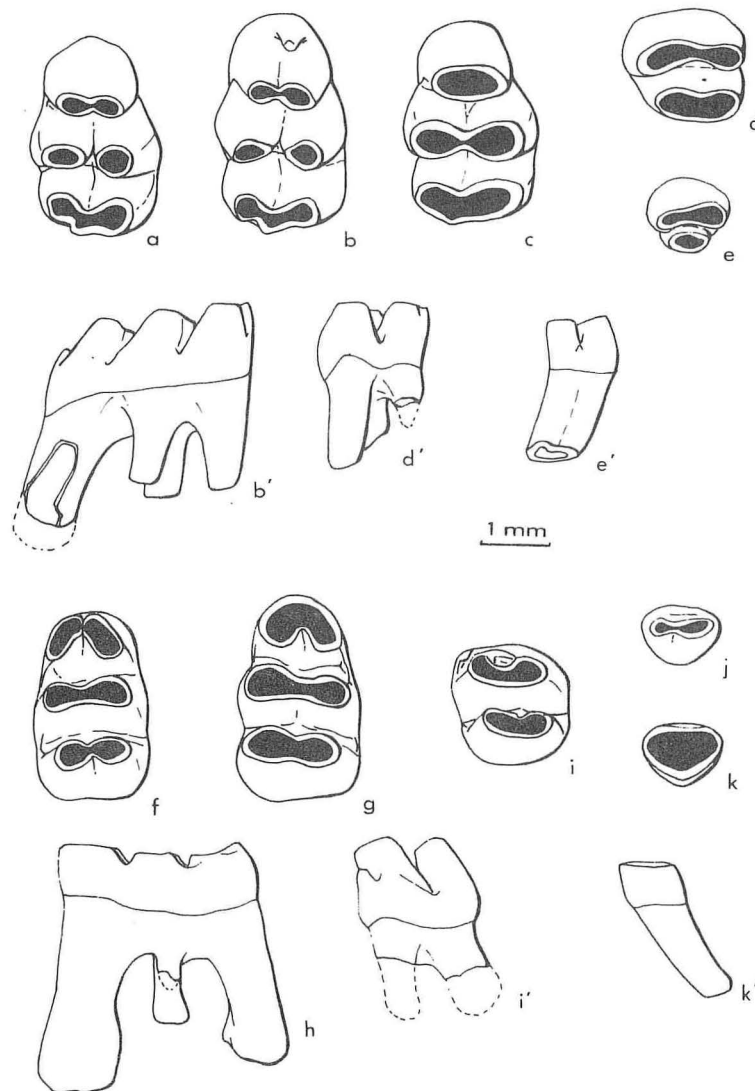


Fig. 21. — *Tatera* sp. a : M1/ droite (AL. 327.160) ; b : M1/ droite (AL. 327.161) en vue occlusale et labiale (b') ; c : M1/ droite (AL. 327.162) ; d : M2/ droite (AL. 327.163) en vue occlusale et labiale (d') ; e : M3/ gauche (AL. 327.164) en vue occlusale et labiale (e') ; f : M/1 gauche (AL. 327.165) ; M/1 droite (AL. 327.166) ; h : M/1 droite en vue linguale (AL. 327.167) ; i : M/2 gauche (AL. 327.168) en vue occlusale et labiale (i') ; j : M/3 droite (AL. 327.169) ; k : M/3 gauche (AL. 327.170) en vue occlusale et labiale (k').

Une grosse racine antérieure et une grosse postérieure encadrent une racine labiale de taille moyenne et une linguale très réduite.

• M/2 (fig. 21) :

Cette dent est constituée de deux lames transverses dont l'antérieure est la plus large. Un cingulum de taille variable, pouvant prendre l'allure d'un petit tubercule, borde la face antéro-labiale du protoconide. Ce dernier forme avec le métaconide une crête rectiligne sur la muraille postérieure et fortement concave sur l'antérieure. Du bord antérieur du protoconide court un cingulum antérieur jusqu'à mi-hauteur du bord antéro-interne du métaconide. Ce dernier est plus étiré transversalement que le protoconide. La crête postérieure simple possède une petite dépression dans la partie médiane de la muraille antérieure et un bord labial moins abrupt que le lingual.

Cette dent possède deux puissantes racines transverses.

• M/3 (fig. 21) :

Cette dent est très réduite par rapport à la M/2, tant pour sa longueur (52 %) que pour sa largeur (67 %). La couronne, de structure simple, ne montre qu'une étroite lame transverse sur le seul spécimen peu usé de l'échantillonnage et, après une usure importante, la surface d'abrasion détermine un triangle isocèle dont la base s'appuie sur la M/2.

Comme sur la M3/, il n'y a qu'une seule racine.

Discussion : Les incisives supérieures pourvues d'un seul sillon permettent l'attribution de cette forme au sous-genre *Tatera*. Celui-ci comprend les groupes *afra* et *robusta* que l'on peut distinguer par la largeur relative des molaires et la plus ou moins grande élévation des crêtes de la couronne (D.H.S. Davis, 1971). La morphologie dentaire ne permet pas de pousser plus loin la détermination. Celle-ci ne peut se faire au niveau spécifique que sur des animaux actuels et nécessite l'utilisation de caractères tels que la couleur du pelage ou la formule chromosomique.

Les molaires relativement étroites et le protocône séparé du paracône sur les M1/ des jeunes individus rapprochent cette forme du groupe *robusta* plutôt que du groupe *afra*.

Le groupe *robusta* compte trois espèces : *Tatera leucogaster*, *Tatera nigricauda* et *Tatera robusta*. Ces deux dernières espèces se rencontrent en Ethiopie.

La présence de rongeurs à affinités asiatiques, associés avec le *Tatera* de Hadar, nous a amenés à le comparer à *Tatera indica*. Ce dernier se distingue aisément par sa grande taille et le développement de liaisons médianes entre les lames transversales sur les molaires des individus adultes.

Famille des **RHIZOMYIDAE** MILLER et GIDLEY, 1918

Cette famille comprend trois genres actuels, tous adaptés à la vie fouisseuse :

— *Rhizomys* GRAY, 1831, dont l'aire de répartition s'étend du Népal à la Chine du Sud et de la Birmanie à la Péninsule Malaise.

— *Cannomys* THOMAS, 1915, qui vit au Népal, dans l'État indien d'Assam, en Birmanie et en Thaïlande.

— *Tachyoryctes* RÜPPELL, 1835, qui se limite à l'Est africain avec une distribution discontinue à l'Est de la République du Congo (Kinshasa), en Ethiopie, au Kénya, en Somalie, en Tanzanie, en Ouganda, au Rwanda et au Burundi.

Le plus ancien représentant fossile, *Tachyoryctoïdes* BOHLIN, 1937, provient de l'Oligocène supérieur de Chine. De ce même pays ont été décrits les genres *Pararhizomys* TEILHARD et YOUNG, 1931, et *Brachyrhizomys* TEILHARD, 1942, tous deux du Pliocène supérieur.

Cependant les Rhizomyidae fossiles les plus abondants et les mieux connus proviennent des Siwaliks. Plusieurs espèces des genres *Rhizomyoides* BOHLIN, 1946, et *Kanisamys* WOOD, 1937, se succèdent dans les séries miopliocènes. *Rhizomyoides* apparaît dans la zone du Pinjor. La lignée *Kanisamys-Protachyoryctes* débute au Chinji et s'achève dans la zone du Tatrot, à la limite plio-pléistocène (C.C. Black, 1972).

Trois sous-familles sont retenues (Chaline *et al.*, 1977, *o.c.*) :

- Tachyoryctoïdinae SCHAUB, 1958
- Rhizomyinae MILLER et GIDLEY, 1918
- Tachyoryctinae MILLER et GIDLEY, 1918.

Sous-famille des TACHYORYCTINAE MILLER et GIDLEY, 1918

Cette sous-famille, exclusivement africaine, ne compte que le genre *Tachyoryctes*.

La différence la plus marquée entre Tachyoryctinae et Rhizomyinae tient à la structure du foramen infraorbitaire. *Tachyoryctes* possède un foramen proche de celui des Muridae, c'est-à-dire que sa partie inférieure est en forme de fente, bien que peu profonde. Alors que, chez les Rhizomyinae, ce foramen est horizontal à sa base et plus large que haut, cette structure étant considérée comme plus spécialisée que la précédente (Ellerman *o.c.*, 1, p. 645).

Denture : Les incisives sont fortement proodontes et les molaires plus hypsodontes que chez les *Rhizomys*. La surface d'abrasion des M1/ et M2/ est formée respectivement de quatre et trois lames dans les premiers stades d'usure. Sur les dents fortement usées il n'en reste plus que deux. La M3/ en possède constamment trois, de même que les trois molaires inférieures.

Genre TACHYORYCTES RÜPPELL, 1835

Espèce-type du genre : *Bathyergus splendens* RÜPPELL, 1835.

Deux espèces sont pour l'instant retenues (Misonne, 1971) : *T. macrocephalus* et *splendens*. Cette dernière rassemble quatorze sous-espèces qu'Allen, en 1939, considérait comme de véritables espèces.

Les caractères originaux de ce genre — répartition discontinue en fonction des hauts reliefs, mode de vie fouisseur — ajoutés au manque d'études détaillées des populations actuelles, ne permettent pas de refuser *a priori* la position d'Allen.

Comme l'ont suggéré Yalden, Largen et Kock (1976, p. 57), un cline de taille pourrait certainement être mis en évidence en fonction de l'altitude. Comme pour le genre

Spalax, autre rongeur fouisseur, l'étude des caryotypes (Nevo et Shaw, 1972) pourrait apporter un important élément de réponse à l'éclaircissement de la taxonomie de ce genre, et par là une meilleure compréhension du matériel fossile.

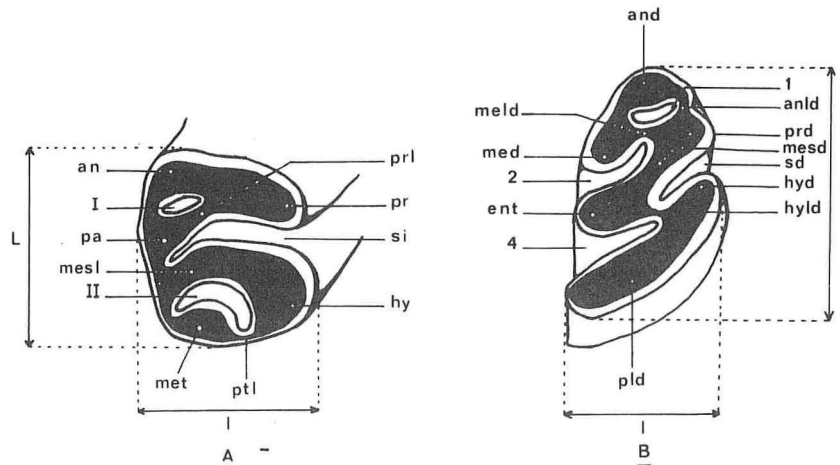


Fig. 22. — Terminologie dentaire de *Tachyoryctes* avec indication des dimensions mesurées (L = longueur, l = largeur).

A/ Molaire supérieure : I et II = synclinaux ; an : antérolophe ; hy : hypocône ; mesl : mésolophe ; met : métacône ; pa : paracône ; pr : protocône ; prl : protolophule ; ptl : postérolophe ; si : sinus.

B/ Première molaire inférieure : 1,2 et 4 = synclinides ; and : antéroconide ; anld : antérolophulide ; ent : entoconide ; hyd : hypoconide ; hyld : hypolophulide ; med : métaconide ; meld : métalophide ; mesd : bras postérieur du protoconide (= mésoconide ?) ; pld : postérolophide ; prd : protoconide ; sd : sinuside.

Tachyoryctes pliocaenicus SABATIER, 1978

Tachyoryctes sp. Aronson, Coppens, Johanson et Taieb, 1976.

Holotype : un fragment de mandibule droite avec M/1-M/3 (AL. 288.29), National Museum, Addis Abeba (Ethiopie).

Localité-type : AL. 288, membre de Kada Hadar, Formation de Hadar, Ethiopie.

Hypodigme : Huit mandibules ou fragments de mandibules (AL. 288.28, 30, 31, 32, 33, 34, 36) et un fragment crânien (AL. 288.35) avec M1/-M2/ droites et gauches.

Répartition : AL. 198 (sous-membre SH1), AL. 333 et 116 (sous-membre DD2), AL. 185 et 288 (sous-membre KH1).

Diagnose : (in Sabatier, 1978) « *Tachyoryctes* de taille inférieure (moyenne M/1-M/3 = 8,00 mm) à celle de *T. splendens*, RÜPPELL, 1836 (moyenne M/1-M/3 = 9,6 mm) ; molaires moins hypsodontes que celles des représentants actuels. Il se caractérise par la persistance au stade adulte du synclinide 1 sur la M/1, la présence d'une échancrure sur la face antérieure du complexe entoconide — bras postérieurs du protoconide chez les jeunes individus et la fermeture des synclinaux et synclinides par apparition des crêtes longitudinales labiales, médianes et linguales dès les premiers stades d'usure. »

Mesures : Tableau 12.

	N	M	E. Type	V. Limites	C.V.
M/1 Long.	6	3,02	0,17	2,74 – 3,16	5,6
M/1 Larg.	6	2,20	0,28	1,75 – 2,42	13,0
M/2 Long.	7	2,57	0,13	2,41 – 2,76	5,0
M/2 Larg.	6	2,52	0,21	2,11 – 2,73	8,6
M/3 Long.	6	2,28	0,56	1,33 – 2,75	24,4
M/3 Larg.	6	2,39	0,60	1,35 – 2,89	25,4
M/1 – M/3	6	8,00	0,37	7,62 – 8,62	4,6

Description :

Crâne : La description se fonde sur deux crânes. L'un AL. 288.35 (Pl. 2, fig. 7),

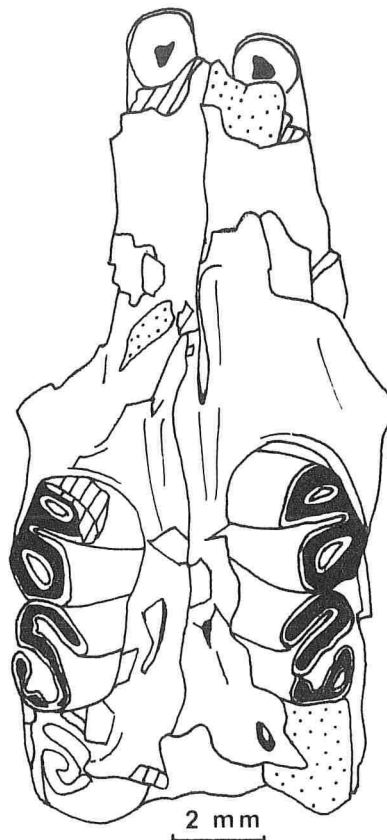


Fig. 23. — Vue palatine de l'avant crâne AL. 288.35 de *T. plio-caenicus*.

appartient à un individu juvénile dont la M3/ est à l'état de bourgeon. L'autre, AL. 185.19, avec ses rangées dentaires très usées, peut être attribué à un adulte âgé. L'importante différence de taille observée entre les deux spécimens est imputable, selon toute vraisemblance, à cette différence d'âge et non à une différence spécifique. Seuls, le rostre et le palais sont conservés sur les deux spécimens. Dans les deux cas, le foramen palatin antérieur est court, avec son bord mésial situé à mi-distance entre l'alvéole de l'incisive et l'alvéole de la M1/ ; le bord distal s'arrêtant nettement en avant de la M1/ ; le foramen palatin postérieur s'ouvre au niveau de la M2/ ; les deux rangées dentaires sont également divergentes, ce qui a pour effet d'avoir une plus grande distance entre les deux M3/ qu'entre les deux M1/ ; les choanes s'ouvrent au niveau de la M3/.

Le spécimen AL. 185.19 a conservé en grande partie sa plaque zygomatique droite. Bien que celle-ci soit fortement déformée on peut voir que le foramen infraorbitaire a sa base en V comme chez les *Tachyoryctes* actuels.

Denture :

• M1/ :

Un profond sinus sépare la couronne en deux parties à peu près égales, qui, de forme triangulaire chez le jeune individu (fig. 23 et pl. 2, fig. 7), acquièrent un contour en croissant chez l'adulte (fig. 24). Le sinus traverse presque entièrement la dent dans le premier cas, mais sa longueur se réduit avec l'usure jusqu'à ne plus atteindre que la moitié de la largeur de la couronne. Le synclinal I, peu profond, disparaît progressivement. La réunion des métacône, hypocône, métalophe et postérolophe, délimite le synclinal II. Sur l'individu adulte l'usure a provoqué l'isolement d'un puselet, en avant du synclinal II, correspondant à une partie du sinus ; de plus il n'y a plus d'émail dans la partie la plus postérieure.

• M2/ :

Par la réunion des crêtes et l'ouverture du synclinal II la surface d'usure prend, chez le jeune individu, l'allure d'un S. Le sinus, aussi profond que sur la dent précédente, subit la même évolution, avec l'isolement d'un petit puselet chez l'adulte ; le synclinal II se ferme par fusion du métacône avec le mésolophe sur le côté labial. On obtient ainsi, après usure, un dessin dentaire identique pour la M1/ et la M2/.

• M3/ :

On ne peut l'observer correctement que sur le spécimen adulte (fig. 24). Sa taille



Fig. 24. — M1/-M3/ droites de
T. pliocaenicus (AL. 185.19)
(× 6).

dépasse celle des M1/ et M2/. Le sinus s'oriente fortement vers l'avant ; l'abrasion a isolé un puiaset au niveau de son inflexion vers le côté labial. L'orientation postéro-labiale du postérolophe donne cet aspect allongé de la partie distale de la couronne. Le synclinal II se prolonge par deux diverticules en avant et en arrière du métacône boursofflé.

• M/1 : (Pl. 2, fig. 8, 9, 10)

Les synclinides 1, 2, 4 et le sinuside cloisonnent la surface occlusale en 3 crêtes bien différenciées plus un antéroconide. Celui-ci fusionné au métaconide sur le côté lingual se raccorde labialement au protoconide par l'antérolophulide. Cet ensemble isole le synclinide I, allongé et transversal dans les premiers stades d'usure, se transformant ensuite en un petit puiaset arrondi. Le métalophide est perpendiculaire à l'axe longitudinal de la couronne. Les deux lames obliques qui lui font suite (entoconide - bras postérieur du protoconide - protoconide d'une part, et postérolophide - hypoconide d'autre part) sont reliées par l'hypolophulide.

Sur les dents peu usées on peut observer un reste de l'ouverture du synclinide I sur le côté labial ainsi qu'une petite dépression sur le bord antérieur de la crête entoconide - protoconide (pl. 2, fig. 8 et 9). A des stades d'usure postérieurs, trois îlots d'émail sont répartis sur la surface d'abrasion. Il s'agit des synclinides 1, 2, 4. Ce dernier fait face au sinuside resté ouvert.

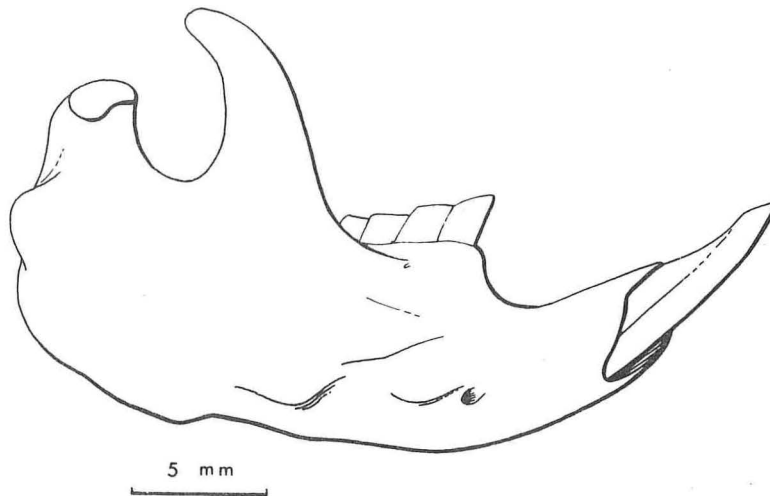


Fig. 25. — Héli-mandibule droite de *T. splendens*.

• M/2 (Pl. 2, fig. 8, 9 et 10) :

La surface d'usure est rectangulaire avec trois crêtes obliques séparées par le synclinide 2 et le synclinide 4 coalescent au sinuside chez les plus jeunes individus. Le métaconide, le métalophide, le protoconide, le bras postérieur du protoconide et l'entoconide forment les deux lames antérieures qui se joignent au niveau du protoconide.

Comme sur la M/1 une discrète flexure affecte le flanc antérieur de la deuxième lame, à proximité de l'entoconide. Immédiatement après les premiers stades d'usure

apparaît une liaison (hypolophulide) qui joint la lame postérieure à la moyenne. Après une usure importante les synclinides se ferment sur le bord lingual. Le synclinide 2 est allongé et oblique ; le synclinide 4, réduit à un puits, prolonge le sinuside toujours ouvert.

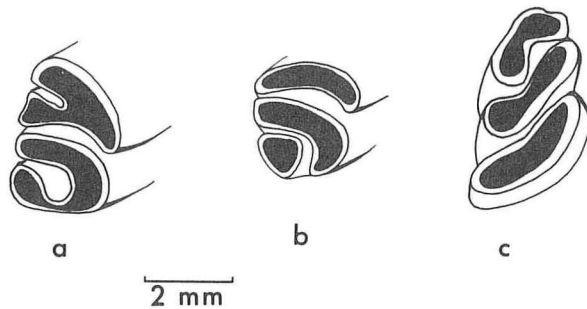
• M/3 (Pl. 2, fig. 8, 9 et 10) :

Le corps de la couronne est très courbé, la partie inférieure s'orientant vers l'arrière de la mandibule. Sur des spécimens peu usés l'individualité du métaconide est très marquée. Ce tubercule se fond ensuite avec le métalophide et le protoconide pour former la lame antérieure. Le bras postérieur du protoconide, oblique, rejoint l'entococonide orienté antéro-lingualement. L'hypolophulide est plus lingual que sur les deux molaires précédentes.

Discussion : Les quelques structures anatomiques que nous avons pu observer sur les deux fragments crâniens ne diffèrent en rien de celles des actuels *Tachyoryctes splendens*.

Seules les molaires présentent un certain nombre d'originalités. Les crêtes longitudinales linguales, médianes et labiales (hypolophulide, métalophide, antérolophulide), qui apparaissent chez le fossile dès les premiers stades d'usure ne deviennent visibles qu'à des stades plus avancés chez *T. splendens*. La dépression sur la face antérieure de la lame moyenne, à proximité de l'entococonide, observable sur les jeunes individus de *T. pliocaenicus*, n'apparaît plus du tout chez les actuels. L'hypolophulide des M/2 et M/3 du fossile, se développant dans la partie médiane de la couronne, a disparu chez *T. splendens*. Le métaconide de la M/1 de ce dernier est plus rabattu distalement que celui de la M/1 du fossile. La coalescence parfaite du synclinide 1 avec le synclinide 2, que l'on observe sur la M/1 des jeunes individus de *T. splendens* (fig. 26), n'est jamais réalisée sur les dents les moins usées de l'espèce de Hadar, en raison de la présence constante de l'antérolophulide et du métalophide.

Fig. 26. — Surface d'abrasion des molaires d'individus juvéniles de *T. splendens*. a : M1/ ; b : M2/ ; c : M1.



Ces différences morphologiques peuvent être imputables au moindre degré d'hypsodontie. La confluence des synclinides 1 et 2 et l'apparition tardive de toutes les liaisons longitudinales chez *T. splendens* résultent de l'élévation de la couronne par l'apex où se manifestent les modifications morphologiques.

Ce phénomène a été décrit chez d'autres rongeurs semi-hypsodontes ou hypsodontes, notamment chez certains Theridomyidae (Vianey-Liaud, 1972) et se distingue

de celui plus répandu où les caractères nouveaux apparaissent à la base de la couronne (Chaline, 1974). Une autre observation semble confirmer cette interprétation : la plus grande hypsodontie de *T. splendens* provoque des protubérances à la base du corps de la mandibule (fig. 25), ce qui n'est jamais le cas chez le fossile.

Comme nous l'avons vu plus haut, les Rhizomyidae montrent le maximum de diversité dans les régions asiatiques. L'étude de C.C. Black (1972) met en évidence l'existence de plusieurs lignées de cette famille dans les Siwaliks, en particulier la lignée *Kanisamys indicus-K. sivalensis-Protachyoryctes tatroti* au sein de laquelle on assiste à une augmentation de hauteur de la couronne parallèlement à la réduction du nombre de lames de quatre à trois.

La morphologie dentaire de *Protachyoryctes tatroti*, du Plio-Pléistocène du Punjab (Pakistan), conserve des caractères bien développés chez les *Rhizomys*, tels que les synclinides 1 et 3 sur les M/1 et M/2, tout en possédant une structure à trois lames comparable à celle de *Tachyoryctes*. Selon nous, l'échancrure de la face antérieure de la lame moyenne des M/1 et M/2 de *T. pliocaenicus* peut être considérée comme l'homologue du synclinide 3, bien visible sur l'holotype de *P. tatroti* figuré par Black (1972, *o.c.*, p. 261).

D'après ces observations, *Protachyoryctes* et *Tachyoryctes* peuvent être considérés comme phylétiquement très proches. Cependant, compte tenu de l'âge pléistocène ancien de *Protachyoryctes*, il ne peut être considéré comme l'ancêtre direct des *Tachyoryctes*. Il faut donc envisager qu'une forme plus ancienne, proche d'un *Kanisamys*, issue de cette lignée, a migré vers l'Ouest et est parvenue en Afrique à une époque anté-pliocène moyen.

III.— LES TAXONS ACTUELS ET LEURS MILIEUX

GOLUNDA

Golunda ellioti, seule espèce du genre, endémique du sous-continent indien, ne s'étend pas à l'ouest plus loin que le Pakistan. Ses exigences écologiques restent encore très mal connues. Ce « Bush Rat » des auteurs anglo-saxons n'est pas adapté aux milieux arides. Roberts (1977, *o.c.*) l'a trouvé au Pakistan dans des régions relativement sèches mais obligatoirement pourvues de buissons épineux ou de plages de graminées. Il semble aussi préférer les étendues rocheuses au fond de vallées cultivées. Il n'habite pas les vastes plaines alluviales telles que celles de l'Indus, sauf dans des régions où persistent des relictés de la forêt d'épineux.

MILLARDIA

Millardia kathleenae, confinée à la Birmanie, morphologiquement très proche de *M. taiebi* nov. sp., est la seule espèce du genre dont les données écologiques nous auraient éclairés. Or nous n'avons trouvé aucune référence bibliographique qui fasse mention de ses biotopes.

OENOMYS

On ne le trouve que dans des milieux humides en rapport avec les régions forestières

intertropicales. Cependant, ce n'est pas un animal vraiment forestier ; son biotope principal, toujours fermé, correspond à des savanes humides et denses, à la mosaïque forêt-savane et à la lisière des blocs forestiers des basses terres et de montagne. Il affectionne aussi les marécages, les bords de marais et les berges de cours d'eau où croît une végétation herbacée et arbustive haute et épaisse. Il abonde dans les savanes couvertes d'herbes à éléphant, *Pennisetum purpureum* (DIETERLEN, 1967).

Dans les régions marquées par une saison sèche de 4 à 5 mois (précipitations mensuelles inférieures à 50 mm), *Oenomys* se trouve confiné près de points d'eau permanents, soit dans les marécages, soit dans la forêt galerie.

En Afrique orientale, la répartition d'*Oenomys* est assez restreinte. On le trouve en Tanzanie dans la forêt de montagne de Mbisi et sur certaines îles du lac Victoria (Vesey-Fitzgerald, 1966). Il est fréquent au Kenya (Kingdon, 1974) et a été découvert récemment par Dieterlen et Rupp (1976) dans le sud et le sud-ouest de l'Ethiopie, entre des altitudes de 1 800 à 2 500 m, dans des biotopes identiques à ceux déjà cités.

PRAOMYS

Parmi les nombreuses espèces que compte ce genre, nous ne retiendrons que *P. albipes*, forme la plus proche du *Praomys* de Hadar.

P. albipes, très commun sur les hauts plateaux éthiopiens (1 500 à 3 000 m), vit également au Kenya et s'étend probablement sur d'autres territoires limitrophes. L'espèce se rencontre couramment dans les forêts de *Podocarpus* mais aussi dans des zones plus dégradées ou marécageuses, aux abords des villages et dans des plantations (Dorst, 1972). Sa présence est signalée à des altitudes nettement plus basses que celles où on la rencontre habituellement. Ainsi, elle est présente dans la forêt de Godare, à 820 m d'altitude, où d'autres espèces, dites de montagne, étendent leur aire de répartition (Yalden *et al.*, 1976, *o.c.*, p. 36). Le facteur limitant ne paraît pas être ici l'altitude mais plutôt l'humidité qui permet le maintien d'une forêt dense sur les basses terres du sud-ouest de l'Ethiopie.

TATERA, groupe *robusta*

T. robusta, *T. leucogaster* et *T. nigricauda* appartiennent à ce groupe. Comme la plupart des autres représentants du genre, ces trois espèces occupent des zones non boisées, sauf *T. leucogaster* qui peut s'installer dans le « bush » ou sur des pelouses en bordure de cours d'eau. Les deux autres espèces peuplent les savanes et des zones plus arides de l'Est africain. Toutes nécessitent des sols sableux, meubles et bien drainés où elles creusent des galeries à une profondeur moyenne de 50 cm. A partir de ce réseau souterrain, ces rongeurs, bien que peu spécialisés pour la vie fouisseuse, contrairement aux Spalacidae et Rhizomyidae, se nourrissent des tubercules, racines et rhizomes des plantes desséchées pendant la saison sèche. Au cours de la saison des pluies, ils quittent leurs terriers pour se nourrir à la surface des jeunes pousses d'herbe. A ce régime alimentaire s'ajoutent parfois des sauterelles, des termites et autres insectes. Ce mode de vie, ajouté à leur faculté de conserver des réserves liquides, leur permet de supporter des régimes climatiques saisonniers très contrastés en l'absence de points d'eau permanents. Ainsi, en Ethiopie, *T. robusta* vit entre des altitudes de 200 à 1 700 m, intervalle qui comprend des zones à forte aridité.

TACHYORYCTES

Les *Tachyoryctes* sont des rongeurs fouisseurs caractéristiques des hauts plateaux et montagnes d'Afrique orientale où ils ont une répartition discontinue.

T. macrocephalus, espèce endémique d'Ethiopie, est localisé sur les reliefs les plus élevés. Elle occupe préférentiellement la zone de landes afro-alpines, comme dans les Monts de Balé où elle vit entre 3 000 et 4 150 m. Aux altitudes les plus basses de son domaine, elle peut être sympatrique avec la deuxième espèce, *T. splendens*. Celle-ci, beaucoup plus répandue, descend jusqu'à 2 000 m et il est très rare de la rencontrer plus bas. Elle tolère un large éventail de végétation qui va de la prairie à la forêt ouverte dégradée ; mais des sols profonds et bien drainés lui sont indispensables. Elle semble préférer les prairies ouvertes, la savane, la lande et les cultures des hautes terres, faiblement arborées, surtout quand elles ont remplacé la forêt. D'importantes colonies se développent également dans des biotopes comme ceux des plaines alluviales au sud-ouest du lac Naivasha (Kingdon, 1974). Dans tous les cas, les précipitations annuelles de ces régions dépassent 500 mm, mais surtout sont relativement bien réparties dans l'année, bien que *T. splendens* puisse supporter une certaine sécheresse.

IV.— ESSAI DE RECONSTITUTION DES PALEOENVIRONNEMENTS

Contrairement à beaucoup de grands mammifères, les rongeurs sont souvent étroitement dépendants d'un type bien défini de couverture végétale, de nature du sol et de climat. Une des difficultés inhérentes à l'interprétation est liée au mode de concentration des micromammifères fossiles. Dans la plupart des cas ce sont des petits prédateurs qui, par leurs déchets alimentaires, pelotes de régurgitations de rapaces ou fèces de petits carnivores, réalisent l'accumulation initiale. Lorsqu'il s'agit d'un bassin sédimentaire de type plaine d'inondation, des crues peuvent entraîner, dissocier et reconcentrer ces restes dans des fonds de chenaux.

La présence presque exclusive de genres actuels et parfois l'importante similitude qui existe entre espèces actuelles et fossiles nous autorisent à appliquer le principe d'actualisme afin de tenter une reconstitution des environnements terrestres. Cependant une telle démarche doit également tenir compte de l'association faunique ainsi que des données morpho-fonctionnelles. De ce fait, une grande prudence s'impose dans la reconstitution. Celle-ci ne concerne guère que quelques aspects qualitatifs des biotopes considérés qui ne pourront être complétés ou précisés que grâce aux données conjuguées d'autres disciplines, en particulier la sédimentologie, la palynologie et la géochimie.

Comme le montre le tableau 1, les Muridae et Gerbillinae n'ont été récoltés que du sous-membre SH2 au sous-membre DD2, soit environ de 2,8 à 3,1 M.A. Cet état de fait résulte plus vraisemblablement du manque de gisements à micromammifères dans le reste de la série plutôt que d'une modification de la composition des faunes. En effet, seuls les taxons de plus grande taille (*Tachyoryctes*, Hystricidae) ont été recueillis dans les autres sous-membres.

Aucune modification dans le degré d'évolution n'apparaît dans ces faunes, alors qu'un intervalle de temps de 300 000 ans, bien que minimal, est suffisant dans la zone paléarctique pour observer des phénomènes évolutifs.

La stabilité dans la composition faunique indique la pérennité de milieux identiques pendant le dépôt des séries sédimentaires de Hadar.

La dominance des Muridae, jusqu'à sept espèces dans le même site, atteste de conditions humides excluant toute possibilité de milieux steppiques arides. La végétation devait correspondre à un milieu mixte où un couvert végétal dense de forêt galerie, savane haute et arbustive se relayait avec des prairies de graminées. Les milieux fermés de buissons et forêts, occupant les berges et abords proches des écoulements fluviaux de la plaine d'inondation mis en évidence par la sédimentologie, étaient l'habitat favori d'*Oenomys* et *Praomys*. Cependant, l'absence totale de rongeurs véritablement forestiers, tels que les Anomaluridae, plaide contre la proximité immédiate d'une forêt dense et étendue. En retrait des cours d'eau, des levées de terrains à sols épais et végétations herbacées plus rases étaient favorables aux *Tachyoryctes* et *Tatera*¹. *Golunda* et *Millardia* peuvent avoir occupé une zone intermédiaire de « bush » entre les milieux fermés et les étendues dégagées.

La présence de *Praomys* et *Tachyoryctes* à des altitudes aussi basses (l'altitude actuelle de Hadar est comprise entre 500 et 600 m) peut s'expliquer par une extension d'un climat humide jusque dans le fond du Rift. Mais cette région où règne encore une intense activité tectonique a très bien pu s'effondrer de quelques centaines de mètres depuis 3 M.A. Les deux phénomènes, effondrement et aridification, ont certainement joué de pair.

CONCLUSION

Les microfaunes qui font l'objet de ce travail viennent compléter les données encore très fragmentaires relatives au Rift Est-africain. Leur étude permet de confirmer quelques résultats généraux déjà obtenus préalablement, à savoir la présence de genres modernes dès environ 4 M.A., leur réunion en communautés souvent distinctes des actuelles jusqu'au début du Pléistocène et le faible taux de transformation morphologique, même à l'intérieur des lignées évoluant le plus vite (Jaeger, 1979).

A Hadar, dès 3 M.A., la microfaune se compose presque exclusivement de genres modernes, à l'exception du Muridae *Saidomys*. Le maintien de ces faunes tropicales depuis le Pliocène est dû sans doute à l'absence de crise climatique majeure contrairement à ce que l'on connaît dans le domaine paléarctique. Par contre, la communauté des rongeurs de Hadar ne trouve pas d'équivalent dans la nature actuelle. Sa composition, qui compte 2 genres actuellement exclusivement asiatiques sur 6, contraste avec la différence tranchée que l'on observe de nos jours entre les microfaunes d'Afrique orientale et d'Asie, séparées par la Mer Rouge, les déserts d'Arabie et le Golfe persique.

1. L'association de ces deux genres, *Tachyoryctes* et *Tatera*, est ici rencontrée pour la première fois.

Au sein de la microfaune de Hadar, dont on suit l'évolution pendant environ 0,4 M.A., aucun taxon n'a subi de transformation morphologique sensible. La lignée des *Tachyoryctes*, de *T. pliocaenicus* à *T. splendens* présente un taux de transformations morphologiques minime en 3 M.A. ; seule la taille augmente d'environ 30 %, ainsi que l'hypsodontie. Ces transformations paraissent minimales si on les compare à celles enregistrées chez les Arvicolinae d'Europe pour des périodes comparables (Michaux, 1971 ; Chaline et Michaux, 1975).

Un autre exemple de relative stabilité morphologique est bien illustré par le Muridae *Golunda*.

G. gurai nous donne une idée du stade structural atteint par l'ancêtre du *G. ellioti* actuel il y a 3 à 7 M.A. Des transformations nécessaires pour passer d'un stade à l'autre ont été minimales. Elles concernent une faible modification des proportions entre les molaires et une modification de la structure des M3/.

Dans le domaine paléarctique circumméditerranéen, au cours du Pliocène, certains Muridae, comme les genres *Stephanomys* et *Paraethomys*, par exemple, évoluent avec des taux de transformations morphologiques bien plus élevés, à la suite du passage, comme *Golunda*, d'un régime granivore à un régime herbivore (Jaeger, 1977 ; Cordy, 1976).

Il est actuellement difficile d'expliquer les raisons de ces différences de modalités évolutives. Une des raisons pourrait être recherchée dans le mode d'occupation des biotopes. En milieu tropical, où la diversité spécifique des rongeurs est nettement plus élevée, les niches écologiques doivent être plus étroitement subdivisées. Même pourvue d'une adaptation clef, une nouvelle espèce a peu de chance de coloniser une de ces niches. Par contre, au Plio-Pléistocène, dans le domaine paléarctique, la vacance de zones adaptatives et l'instabilité des milieux naturels ont favorisé les espèces pionnières (Jaeger, 1979, *o.c.*).

En plus de la confirmation d'hypothèses maintenant presque classiques, notre étude a permis d'en émettre de nouvelles. La microfaune de Hadar apporte la preuve d'échanges fauniques avec l'Asie sud-occidentale impliquant une continuité de biotopes avant 3 M.A. Les données actuelles relatives à l'évolution géologique de la Mer Rouge ne permettent pas d'envisager une possibilité de passage direct entre l'Est africain et l'Arabie du Sud après environ 5,5 M.A. (limite Miocène-Pliocène). De plus, les échanges fauniques avec les régions orientales restent en partie tributaires du Golfe Persique et sa propre histoire géologique. Néanmoins des découvertes récentes en Afghanistan et au Pakistan (Brandy, 1979 ; Sen *et al.*, 1979 ; Jacobs, 1978) attestent la présence, dès le Miocène supérieur, de Muridae à affinités africaines proches, mais plus primitifs que ceux du groupe *Arvicanthis-Pelomys*. Le fait que, à Hadar, *Golunda* soit accompagné de deux autres espèces asiatiques et que ces 3 formes, en nombre d'individus, représentent plus de 50 % des restes de Muridae, indique clairement qu'il s'agit d'un échange dans le sens Asie-Afrique qui est ici documenté. Toutefois, ce résultat n'exclut pas la possibilité d'un ou plusieurs échanges bilatéraux comme tendent à le prouver les travaux cités plus haut. Outre les petits mammifères, le gisement de Hadar a également fourni un Proboscidiien distinct de ceux présents dans les autres sites est-africains dont l'origine paraît être à rechercher dans les régions plus orientales (Beden, communication orale).

De ceci il ressort que l'installation d'éléments allochtones en Afrique de l'Est a eu lieu avant la formation du gisement de Hadar. Les implications sont lourdes de conséquences surtout dans le domaine de la biogéographie des hominidés. De nouvelles découvertes dans des niveaux plus anciens de cette région du Rift devraient montrer des associations encore plus riches en éléments asiatiques et par là même préciser l'époque à laquelle ont eu lieu ces échanges.

Notre étude permet également de soulever de nouveaux problèmes, en particulier dans le domaine de la paléobiogéographie du Rift. L'examen des microfaunes de 3 gisements grossièrement contemporains, datés d'environ 3 M.A., met particulièrement en évidence ce problème.

- Laetoli (1 500 m d'altitude) : sa faune, typiquement africaine, correspond à une savane sèche à Acacia.
- Omo (environ 450 m d'altitude) : sa faune correspond à celle d'un milieu de forêt galerie et de savane arborée. Elle ne renferme qu'un élément asiatique (*Golunda*).
- Hadar (altitude moyenne : 550 m) : sa faune caractérise une plaine alluviale avec des espèces qui sont confinées aujourd'hui aux hauts plateaux. Elle se distingue par le fort pourcentage d'éléments asiatiques.

Quand on connaît l'étroite dépendance des rongeurs vis-à-vis de la végétation, on peut se demander, à la vue des différences entre les communautés fossiles, ce qui déterminait à l'époque la répartition des provinces floristiques. Aujourd'hui l'altitude joue un rôle déterminant. Si l'on utilise ce principe à 3 M.A., les gisements de Hadar, Omo et Laetoli s'étageraient avec des altitudes respectivement de plus en plus faibles, mais ceci ne ferait intervenir que la tectonique sans tenir compte des modifications climatiques locales et de l'évolution des communautés végétales.

Pourtant, entre Hadar et l'Omo, deux gisements contemporains du fond du Rift, actuellement séparés de 900 km seulement, avec des paléoenvironnements relativement semblables, les associations de rongeurs sont très différentes entre elles. Il faut donc imaginer la présence d'une importante barrière, zone aride au bloc forestier, qui aurait joué le rôle de filtre.

La forte aridité qui règne aujourd'hui au fond du Rift est un facteur qui homogénéise les faunes. Mais, à une époque où le Rift n'était pas encore complètement effondré, la répartition des provinces floristiques pouvait très bien montrer une disposition différente de celle que l'on connaît à l'heure actuelle.

Compte tenu de l'importance du rôle de la géographie dans les phénomènes de spéciation chez les mammifères, on conçoit aisément toute l'attention qu'il faut apporter à une reconstitution minutieuse de la paléobiogéographie du Rift depuis la fin du Tertiaire jusqu'à nos jours. C'est seulement sur ces bases qu'il nous sera possible de comprendre vraiment les phénomènes évolutifs, notamment ceux relatifs à l'homme fossile. Cette approche ne pourra être menée que par une augmentation massive de nos documents, recueillis dans une optique pluridisciplinaire où la tectonique, la géochimie, la sédimentologie, la taxonomie, l'écologie et la paléobiologie devront s'associer encore plus étroitement qu'elles ne l'ont été jusqu'à maintenant.

BIBLIOGRAPHIE

- AGRAWAL V.C., 1970. — Taxonomic status of *Millardia* Thomas (Rodentia : Muridae). *Mammalia*, 34, (3), p. 496-504, 2 fig., 2 tabl.
- ALLEN G.M., 1939. — A checklist of African mammals. *Bull. Mus. comp. Zool. Harv.*, vol. 83, p. 1-763.
- ARAMBOURG C., 1959. — Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. *Publ. Serv. Carte Géol.*, Algérie - Alger. 3^e partie, p. 130-139, 2 tabl.
- ARONSON J.A., SCHMITT T.J., WALTER R.C., TAIEB M., JOHANSON D.C., NAESER C.W. et NAIRN A.E.M., 1977. — New geochronologic and palaeomagnetic data for the hominid-bearing Hadar Formation of Ethiopia. *Nature*, vol. 267, p. 323-327, 1 fig., 2 tabl.
- BLACK C.C., 1972. — Review of fossil rodents from the neogene siwalik beds of India and Pakistan. *Palaeontology*, vol. 15, (2), p. 238-266, 11 fig., 1 tabl.
- BRANDY L.D., 1979 a. — Rongeurs nouveaux du Néogène d'Afghanistan. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 289, D, p. 81-83, 2 pl.
- BRANDY L.D., 1979 b. — Données sur la succession des faunes de Rongeurs du Néogène de l'Afghanistan. *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 289, D, p. 269-270.
- BRANDY L.D., SABATIER M. et JAEGER J.J., 1980. — Implications phylogénétiques et biogéographiques des dernières découvertes de Muridae en Afghanistan, au Pakistan et en Ethiopie. *Géobios*, Lyon, (13), fasc. 4, p. 639-643.
- CHALINE J., 1974. — Palingénèse et phylogénèse chez les Campagnols (Arvicolidae, Rodentia). *C.R. Acad. Sci.*, Paris, 278, Série D - p. 437-440, 2 fig.
- CHALINE J. et MICHAUX J., 1975. — Microévolution chez les Campagnols (Arvicolidae, Rodentia) : la cladogénèse *Mimomys stehlini-Dolomys hungaricus*. *Coll. intern. C.N.R.S.*, n° 218, p. 749-758, 1 pl., 3 fig.
- CHALINE J., MEIN P. et PETTER F., 1977. — Les grandes lignes d'une classification évolutive des Muroidea. *Mammalia*, 41, (3), p. 245-252.
- COOKE H.B.S., 1978. — Pliocene-Pleistocene Suidae from Hadar, Ethiopia. *Kirtlandia*, Cleveland Mus. Nat. Hist. U.S.A., p. 1-63, 9 fig., 4 tabl., 13 pl.
- CORDY J.M., 1976. — Essai sur la microévolution du genre *Stephanomys* (Rodentia, Muridae). *Thèse Doct. es Sci.*, Univers. de Liège, 351 p.
- DAVIS D.H.S., 1971. — The Mammals of Africa : an identification manual. Part 6-4, Genera *Tatera* and *Gerbillurus*, p. 1-7, J. Meester, H.W. Setzer (eds). *Smithsonian Institution Press*, Washington.
- DIETERLEN F., 1967. — Ökologische Populations-studien an Muriden des Kivugebietes (Congo). Teil I. *Zool. Jb. Syst.*, Bd. 94 : 369-426.
- DIETERLEN F. et RUPP H., 1976. — Die Rotnasenratte *Oenomys hypoxanthus* (Pucheran, 1855, Muriden Rodentia) - Erstnachweis für Äthiopien und dritten Fund aus Tansania. Sonderdruck aus « Säugetierkundliche Mitteilungen », BLV. *Verl. mb H*, München, p. 229-235, 3 fig., 2 tabl.
- DODSON P., 1973. — The significance of small bones in paleoecological interpretation. *Contributions to geology*, V. 12, 1, p. 15-19, 5 tabl.
- DORST J., 1972. — Notes sur quelques Rongeurs observés en Ethiopie. *Mammalia* 36 (2), p. 182-192.
- ELLERMAN J.R., 1961. — Rodentia - in Roonwal, M.L., « The fauna of India - Mammalia », vol. 3, *Zool. Survey India*, Calcutta.
- JACOBS L.L., 1978. — Fossil Rodents (Rhizomyidae and Muridae) from Neogene Siwalik Deposits, Pakistan. *Mus. North. Arizona Press, Bull. Ser.* 52, p. 1-103, 36 fig., 21 tabl.
- JAEGER J.J., 1976. — Les Rongeurs (Mammalia, Rodentia) du Pléistocène inférieur d'Olduvai Bed I (Tanzanie). 1^e Partie : Les Muridae. *Fossil Vertebrates of Africa*, 4, p. 58-120, 3 pl. Academic Press, London, New York.
- JAEGER J.J., 1977. — Les Rongeurs du Miocène moyen et supérieur du Maghreb. *Palaeovertebrata*, Montpellier, 8 (1), 166 p., 33 fig., 37 tabl., 7 pl.
- JAEGER J.J., 1979. — Les faunes de rongeurs et de lagomorphes du Pliocène et du Pléistocène d'Afrique Orientale. *Soc. Geol. France*, 7^e série, T. XXI, n° 3, p. 301-308.
- JAEGER J.J. et WESSELMAN H.B., 1976. — Fossil remains of micromammals from the Omo Group deposits. In « Earliest Man and Environments in the lake Rudolf Basin », Y. Coppens, F. Clark-Howell, G.L.I. Isaac and R.E.F. Leakey Eds, p. 351-360, *Univers. of Chicago Press*, Chicago and London.
- JAMES G.T. et SLAUGHTER B.H., 1974. — A primitive new middle pliocene Murid from Wadi el Natrun, Egypt. *Annals of the geological Survey of Egypt* - Vol. IV, p. 333-362, 8 fig., 4 tabl.
- JOHANSON D.C. et WHITE T.D., 1979. — A systematic assessment of early african hominids. *Science*. Washington, p. 321-330, 10 fig., 1 tabl.
- JOHANSON D.C., WHITE T.D. et COPPENS Y., 1978. — A new species of the genus *Australopithecus* (Primates : Hominidae) from the Pliocene of Eastern Africa. *Kirtlandia*, Cleveland Mus. Nat. hist., U.S.A., p. 1-14, 4 fig.

- KINGDON J., 1974. — East African Mammals : An Atlas of Evolution in Africa. Vol. II, Part B - Hares and Rodents, 362 p., *Academic Press*, London, New-York.
- LEAKEY M.D., HAY R.L., CURTIS G.H., DRAKE R.E., JACKES M.K. et WHITE T.D., 1976. — Fossil hominids from the Laetolil Beds. *Nature*, vol. 262, p. 460-466, 7 fig., 3 tabl.
- MICHAUX J., 1969. — Muridae (Rodentia) du Pliocène supérieur d'Espagne et du Midi de la France. *Palaovertebrata*, Montpellier, vol. 3, fasc. 1, p. 1-25, 1 fig., 2 pl.
- MICHAUX J., 1971. — Arvicolinae (Rodentia) du Pliocène terminal et du Quaternaire ancien de France et d'Espagne. *Palaovertebrata*, Montpellier, 4 (5), p. 137-214, 26 fig., 11 tabl.
- MISHRA A.C. et DHANDA V., 1975. — Review of the genus *Millardia* (Rodentia : Muridae), with description of a new species. *Journal of Mammalogy*, vol. 56, 1, p. 76-80, 2 fig., 1 tabl.
- MISONNE X., 1969. — African and Indo-Australian Muridae evolutionary trends. Musée royal de l'Afrique centrale - Tervuren, Belgique. *Annales Sciences Zoologiques* 172, 219 p., 27 pl.
- MISONNE X., 1971. — The Mammals of Africa : an identification manual. Part 6. Order Rodentia. P. 1-39, 8 fig. J. Meester, H.W. Setler (eds). *Smithsonian Institution Press*, Washington.
- NEVO E. et SHAW C.R., 1972. — Genetic Variation in a Subterranean Mammal, *Spalax ehrenbergi*. *Biochemical Genetics*, 7, p. 235-241, 1 fig., 3 tabl.
- POCOCK T.N., 1976. — Pliocene Mammalian Microfauna from Langebaanweg : A new fossil genus linking the Otomyinae with the Murinae. *South African Journal of Science*. Vol. 72, p. 58-60, 1 fig., 2 tabl.
- ROBERTS T.J., 1977. — The Mammals of Pakistan. *Ernest Benn Limited*. London and Tonbridge - 1-361, 90 fig.
- SABATIER M., 1978. — Un nouveau *Tachyoryctes* (Mammalia, Rodentia) du bassin pliocène de Hadar (Ethiopie). *Géobios*, Lyon, (11), fasc. 1, p. 95-99, 1 tabl., 1 pl.
- SABATIER M., 1979 a. — Résultats préliminaires sur la faune de rongeurs de la formation de Hadar (Ethiopie). *Palaeoecology of Africa and the surrounding islands*. A.A. Balkema/Rotterdam. Eds. E.M. Van Zinderen et J.A. Coetsee. Vol. 11, p. 149-152
- SABATIER M., 1979 b. — Les rongeurs fossiles de la formation de Hadar et leur intérêt paléocéologique. *Bull. Soc. géol. France*. 7^e série, t. XXI, (3), p. 309-311.
- SCHAUB S., 1938. — Tertiäre und Quartäre Murinae. *Abh. Schweiz. pal. Ges.* Basel, 61, p. 1-39, 18 fig., 1 pl.
- SCHMITT T.J., WALTER R.C., TAIEB M., TIERCELIN J.J. et PAGE N., 1977. — Magnetostratigraphy of the Hadar Formation of Ethiopia. *VIII Congres Panaf. Prehist. Et. Quat.*, Nairobi, (sous presse).
- SEN S., BRUNET M. et HEINTZ E., 1979. — Découverte de Rongeurs « africains » dans le Pliocène d'Afghanistan (bassin Sarobi). Implications paléobiogéographiques et stratigraphiques. *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4^e série, 1, section C n° 1, p. 65-75, 3 fig., 1 tabl.
- SLAUGHTER B.H. et JAMES G.T., 1979. — *Saidomys natrumensis*, an arvicanthine rodent from the Pliocene of Egypt. *Journal of Mammalogy*. Vol. 60, (2), p. 421-425.
- TAIEB M., COPPENS Y., JOHANSON D.C. et ARONSON J.L., 1976. — Geological and palaeontological background of Hadar hominid site, Afar, Ethiopia. *Nature*. Vol. 260, 5549, p. 289-293, 4 fig., 2 tabl.
- TAIEB M., JOHANSON D.C., COPPENS Y., BONNEFILLE R. et KALB J., 1974. — Découverte d'hominidés dans les séries plio-pléistocènes de Hadar (Bassin de l'Awash ; Afar, Ethiopie). *C.R. Acad. Sc. Paris, Série D*, 279, p. 735-738, 1 fig., 1 pl.
- TAIEB M. et TIERCELIN J.J., 1979. — Sédimentation pliocène et paléoenvironnements de rift : exemple de la formation à hominidés de Hadar (Afar, Ethiopie). *Soc. Géol. France*, 7^e série, t. XXI, (3), p. 243-253.
- THENIUS E., 1959. — Handbuch der Stratigraphischen Geologie. Band 3, 2, Wirbeltierfaunen, F. Enke Verlag, Stuttgart, 1-328, 32 fig., 12 cartes, 10 pl.
- VESEY-FITZGERALD D.F., 1966. — The habits of small rodents in the Congo River catchment region of Zambia and Tanzania. *Zoologica Afr.*, 2 (1), p. 111-122.
- VIANEY-LIAUD M., 1972. — L'évolution du genre *Theridomys* à l'Oligocène moyen. Intérêt biostratigraphique. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 3^e sér., 98, Sc. Terre 18, p. 295-372, 27 fig., tabl. I-V, pl. I-V.
- WALKER E.P., 1964. — Mammals of the World. *J. Hopkins Press*, Baltimore. Vol. II, p. 647-1500.
- WHITE T.D. et HARRIS J.M., 1977. — Suid Evolution and Correlation of African Hominid Localities. *Science*, volume 198, number 4312, p. 13-21, 6 fig., 2 tabl.
- YALDEN D.W., LARGEN M.J. et KOCK D., 1976. — Catalogue of the mammals of Ethiopia. 2 : Insectivora and Rodentia. *Monitore Zoologico Italiano*, Firenze. Suppl. VIII, 1, p. 1-118, 36 fig.

LÉGENDE DES PLANCHES

PLANCHE 1

Saidomys afarensis nov. sp. × 19 environ :

- Fig. 1 — M/1 inférieure droite (AL. 327.108)
- Fig. 2 — M/2 inférieure droite (AL. 327.109)
- Fig. 3 — M/3 inférieure droite (AL. 327.110)
- Fig. 4 — M/1 inférieure droite (AL. 327.141)
- Fig. 5 — M/2 inférieure droite (AL. 327.142)
- Fig. 6 — M/3 inférieure gauche (AL. 327.143)
- Fig. 7 — M1/ supérieure gauche (holotype) (AL. 327.107)
- Fig. 8 — M2/ supérieure droite (AL. 327.105)
- Fig. 9 — M3/ supérieure droite (AL. 327.106)
- Fig. 10 — M1/ supérieure gauche (AL. 327.145)
- Fig. 11 — M2/-M3/ supérieures gauches (AL. 327.144)

PLANCHE 2

Golunda gurai nov. sp. :

- Fig. 1 — M/1-M/3 inférieures droites (AL. 333.102) (× 19 environ)
- Fig. 2 — M1/ supérieure gauche (holotype) (AL. 327.01) (× 19 environ)
- Fig. 3 — M2/ supérieure gauche (AL. 327.02) (× 19 environ)
- Fig. 4 — M3/ supérieure gauche (AL. 327.03) (× 19 environ)
- Fig. 5 — M1/-M2/ supérieures droites (AL. 327.100) (× 18)
- Fig. 6 — M2/M3/ supérieures droites (AL. 327.101) (× 19 environ)
- Fig. 7 — AL. 288.35 (× 6)
- Fig. 8 — AL. 288.28 (× 6)
- Fig. 9 — AL. 288.29 (× 6)
- Fig. 10 — AL. 288.31 (× 6)

Tachyoryctes pliocaenicus (× 6) :

- Fig. 7 — Denture du crâne AL. 288.35
- Fig. 8 — M/1-M/3 inférieures gauches (AL. 288.28)
- Fig. 9 — M/1-M/3 inférieures droites (AL. 288.29 ; holotype)
- Fig. 10 — M/1-M/3 inférieures droites (AL. 288.31)

PLANCHE 3

Millardia coppensi nov. sp. × 20 environ :

- Fig. 1 — M1/-M3/ supérieures droites (holotype) (AL. 327.18)
- Fig. 2 — M/1 inférieure droite (AL. 327.19B)
- Fig. 3 — M/2 inférieure droite (AL. 327.19C)
- Fig. 4 — M/3 inférieure droite (AL. 327.131)
- Fig. 5 — M/1 inférieure droite (AL. 327.130)
- Fig. 6 — M/2 inférieure droite (AL. 327.132)

Millardia taiebi nov. sp. × 19 environ :

- Fig. 7 — M1/ supérieure gauche (holotype) (AL. 327.25)
- Fig. 8 — M2/ supérieure gauche (AL. 327.26)
- Fig. 9 — M2/ supérieure droite (AL. 327.44)
- Fig. 10 — M3/ supérieure droite (AL. 327.46)
- Fig. 11 — M/1 inférieure droite (AL. 327.22)
- Fig. 12 — M/2 inférieure droite (AL. 327.45)
- Fig. 13 — M/3 inférieure droite (AL. 327.23)

Praomys sp. × 19 environ :

- Fig. 14 — M/1-M/3 inférieures droites (AL. 132.28B)
- Fig. 15 — M1/ supérieure gauche (AL. 327.20)
- Fig. 16 — M/1 inférieure gauche (AL. 327.21)

PLANCHE 4

Oenomys tiercelini nov. sp. × 19 :

- Fig. 1 — M/1 inférieure droite (AL. 327.120)
- Fig. 2 — M/2 inférieure droite (AL. 327.121)
- Fig. 3 — M/3 inférieure droite (AL. 327.12)
- Fig. 4 — M/1 inférieure droite (AL. 327.112)
- Fig. 5 — M/2 inférieure droite (AL. 327.115)
- Fig. 6 — M/3 inférieure droite (AL. 327.122)
- Fig. 7 — M1/ supérieure droite (holotype) (AL. 327.17)
- Fig. 8 — M2/ supérieure droite (AL. 327.16)
- Fig. 9 — M3/ supérieure droite (AL. 327.15)
- Fig. 10 — M1/ supérieure droite (AL. 327.111)
- Fig. 11 — M2/ supérieure droite (AL. 327.113)
- Fig. 12 — M3/ supérieure droite (AL. 327.114)

Mus sp. × 36 :

- Fig. 13 — M2/ supérieure droite (AL. 327.42)
- Fig. 14 — M/1 inférieure droite (AL. 327.43)
- Fig. 15 — M/2 inférieure droite (AL. 327.48)

