

THESE

Pour l'obtention du grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE POITIERS
UFR des sciences fondamentales et appliquées
Institut de paléoprimateologie, paléontologie humaine : évolution et paléoenvironnements - IPHEP
(Diplôme National - Arrêté du 7 août 2006)

École doctorale : Sciences pour l'environnement - Gay Lussac
Secteur de recherche : Paléontologie des vertébrés

Présentée par :
Antoine Souron

Histoire évolutive du genre *Kolpochoerus* (Cetartiodactyla : Suidae) au Plio-Pléistocène en Afrique orientale

Directeur(s) de Thèse :
Jean-Renaud Boisserie, Timothy D. White

Soutenue le 11 décembre 2012 devant le jury

Jury :

Président	Michel Brunet	Professeur des Universités - Collège de France
Rapporteur	Denis Geraads	Directeur de recherche CNRS - Paris
Rapporteur	John M. Harris	Professor - Natural history museum of Los Angeles
Membre	Jean-Renaud Boisserie	Chargé de recherche CNRS - Université de Poitiers
Membre	Timothy D. White	Professor - University of California, Berkeley
Membre	Patrick Vignaud	Professeur des Universités - Université de Poitiers
Membre	Stéphane Ducrocq	Directeur de recherche CNRS - Université de Poitiers
Membre	Sevket Sen	Directeur de recherche - Muséum national d'histoire naturelle de Paris

Pour citer cette thèse :

Antoine Souron. *Histoire évolutive du genre *Kolpochoerus* (Cetartiodactyla : Suidae) au Plio-Pléistocène en Afrique orientale* [En ligne]. Thèse Paléontologie des vertébrés. Poitiers : Université de Poitiers, 2012. Disponible sur l'Intranet de l'Université de Poitiers <<http://theses.univ-poitiers.fr>>

THESE

Pour l'obtention du Grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE POITIERS
(Faculté des Sciences Fondamentales et Appliquées)
(Diplôme National – Arrêté du 7 août 2006)

Ecole Doctorale : Sciences pour l'Environnement Gay Lussac
Secteur de Recherche : Terre Solide et Enveloppes Superficielles
Discipline : Paléontologie des vertébrés

Présentée par
Antoine SOURON

.....

Histoire évolutive du genre *Kolpochoerus* (Cetartiodactyla : Suidae) au Plio-Pléistocène en Afrique orientale

.....

Sous la direction de
Jean-Renaud BOISSERIE, Chargé de Recherche
Tim D. WHITE, Professeur

.....

Thèse soutenue publiquement le 11 décembre 2012
Devant la Commission d'Examen

.....

Membres du Jury

Denis GERAADS	Directeur de Recherche, CNRS, Paris	Rapporteur
John M. HARRIS	Professeur, Muséum d'Histoire Naturelle de Los Angeles	Rapporteur
Jean-Renaud BOISSERIE	Chargé de Recherche, Université de Poitiers	Examineur
Michel BRUNET	Professeur, Collège de France, Paris	Examineur
Stéphane DUCROCQ	Directeur de Recherche, Université de Poitiers	Examineur
Sevket SEN	Directeur de Recherche, MNHN, Paris	Examineur
Patrick VIGNAUD	Professeur, Université de Poitiers	Examineur
Tim D. WHITE	Professeur, Université de Californie, Berkeley	Examineur

Résumé

La sous-famille des Suinae est largement répandue en Afrique au Plio-Pléistocène et a été abondamment utilisée pour corrélér biochronologiquement les sites à hominidés en se basant sur l'évolution morphologique rapide des troisièmes molaires dans différentes lignées. À partir d'un échantillon important de suinés africains actuels, les schémas de variation morphologique crânio-mandibulaire et dentaire sont quantifiés par morphométrie géométrique. Ce référentiel actuel sert à estimer la variabilité morphologique dans le registre fossile. La révision de la paléobiodiversité du genre *Kolpochoerus* (le suiné plio-pléistocène le plus abondant) dans les bassins du Turkana et de l'Awash s'appuie sur l'étude anatomique et morphométrique de matériels publiés et inédits découverts dans la basse vallée de l'Omo (formation de Shungura) et dans la vallée moyenne de l'Awash en Éthiopie. Une nouvelle espèce fossile est décrite, les trajectoires évolutives au sein de chaque espèce sont quantifiées, et les interprétations biostratigraphiques sont révisées. Les liens de parenté au sein du genre *Kolpochoerus* sont décrits grâce à l'analyse cladistique. L'étude de la paléoécologie des suinés africains est basée sur l'anatomie comparée et la biogéochimie des isotopes stables (carbone et oxygène). Les suinés fossiles présentent une gamme de taille importante, ainsi que des régimes alimentaires et des habitats variés. Les nouvelles connaissances acquises sur leur biodiversité, leur phylogénie, et leur écologie permettent de proposer une histoire paléobiogéographique des Suinae en Afrique.

Evolutionary history of the genus *Kolpochoerus* (Cetartiodactyla : Suidae) during the Plio-Pleistocene in eastern Africa.

The subfamily Suinae is widespread in Plio-Pleistocene deposits in Africa, and was heavily used as a biochronological tool to correlate hominid-bearing sites based on the rapid morphological evolution of third molars in different lineages. A large sample of extant African suines enables to quantify patterns of variation in cranio-mandibular and dental morphology using geometric morphometrics. This modern referential is used to estimate the morphological variability in the fossil record. Revision of the paleobiodiversity of the genus *Kolpochoerus* (the most abundant Plio-Pleistocene suine) in Turkana and Awash basins is based on anatomical and morphometric studies of published and unpublished material discovered in the Lower Omo Valley (Shungura Formation) and in the Middle Awash Valley in Ethiopia. A new fossil species is described, evolutionary trajectories within each species are quantified, and biostratigraphic interpretations are revised. Phylogenetic relationships within the genus *Kolpochoerus* are described by the cladistic analysis. Paleoecological study of African suines is based on comparative anatomy and stable isotopic biogeochemistry (carbon and oxygen). Fossil suines display a wide range of body size, as well as various diets and habitats. The new results produced regarding their biodiversity, phylogeny, and ecology, enable to reconstruct a paleobiogeographic history of Suinae in Africa.

Mots clés : Afrique ; biodiversité ; Éthiopie ; évolution ; Hominidae ; paléobiogéographie ; paléoécologie ; Pléistocène ; Pliocène ; phylogénie ; Suidae.

Keywords: Africa ; biodiversity ; Ethiopia ; evolution ; Hominidae ; paleobiogeography ; paleoecology ; Pleistocene ; Pliocene ; phylogeny ; Suidae.

Laboratoire : iPHEP (Institut de Paléoprimatologie, Paléontologie Humaine : Évolution et Paléoenvironnements) – UMR CNRS 7262 – Université de Poitiers
Bât. B35 – 6, rue Michel Brunet, 86022 POITIERS Cedex

Remerciements

À l'issue de ces trois années de thèse, voici enfin l'occasion de remercier toutes les personnes qui ont partagé de près ou de loin cette expérience enrichissante et inoubliable ! Je tiens dans ces quelques pages à remercier tous les gens qui ont rendu ce travail possible et m'ont aidé et soutenu.

Après le mémoire de Master 2, c'est la deuxième fois que j'ai la chance et l'honneur d'être encadré par Jean-Renaud Boisserie dans mon cursus paléontologique. C'est plutôt la troisième fois puisqu'il avait également supervisé mon travail en Éthiopie avant le Master 2.

Les mots ne suffisent pas pour lui exprimer ma reconnaissance. Depuis que je le connais, Jean-Renaud m'a apporté beaucoup scientifiquement et personnellement. Il a toujours su me faire profiter de son érudition scientifique et de son sens critique sur les différents aspects de la recherche en paléontologie. Il a toujours été présent quand j'en avais besoin et il a fait preuve d'énormément de patience et de compréhension tout au long de cette thèse. Il n'a jamais ménagé son temps (en particulier ses soirées pendant ces dernières semaines) et son énergie pour répondre à tous mes besoins et mes interrogations.

En me confiant ce sujet de thèse sur les suidés et le matériel inédit collecté dans la formation de Shungura par son équipe, l'Omo Group Research Expedition, Jean-Renaud m'a mis en mains un sujet passionnant (je pense, autant pour lui que pour moi) et m'a donné tous les éléments pour conduire cette étude. Je lui en serai toujours reconnaissant.

Tout au long de la thèse, il m'a guidé dans les différents aspects méthodologiques et théoriques. De la définition des points homologues sur les crânes de cochons à la façon de faire tourner les logiciels de cladistique en passant par toutes les manières possibles d'interpréter un signal isotopique, j'ai pu profiter de son expérience et de son esprit critique. Je le considère comme un exemple, un maître et également un ami.

Je tiens également à exprimer toute ma gratitude à mon second directeur de thèse, Tim White. En me confiant l'étude de l'abondant matériel inédit collecté par le Middle Awash Research Project, il m'a témoigné de sa confiance et je l'en remercie. Pendant ses séjours à Addis Abeba, il a tout mis en œuvre pour que la préparation et l'organisation des collections de suidés soient terminées afin que je puisse les étudier. Malgré un emploi du temps surchargé, il a toujours été disponible et réactif (le mot est faible) à mes moindres demandes et m'a également régulièrement apporté son soutien pour des demandes de bourses. Il m'a fait profiter de ses connaissances encyclopédiques sur les suidés fossiles et plus généralement,

l'évolution des faunes africaines. Je le remercie particulièrement de m'avoir ouvert les yeux sur l'importance du contexte géologique et des datations (et leurs limites).

Cette thèse n'est que la première pierre d'un travail que j'envisage de poursuivre pendant de longues années. Tim White, en m'acceptant comme post-doctorant à l'Université de Californie, Berkeley, à partir de l'année prochaine, va me permettre de continuer notre collaboration et de l'étendre à d'autres projets menés par les chercheurs du Human Evolution Research Center (Leslea Hlusko et Henry Gilbert). Je suis impatient de faire partie de son équipe et je le remercie encore une fois de sa confiance et de son support.

John Harris et Denis Geraads m'ont fait l'honneur d'accepter les rôles de rapporteurs pour ce mémoire. C'est un privilège énorme de pouvoir être jugé par des scientifiques ayant autant d'expérience sur les suidés, et plus généralement les faunes plio-pléistocènes d'Afrique. J'attends beaucoup de leur expertise et je les remercie du temps qu'ils vont passer à relire et à juger mon travail.

Patrick Vignaud me fait également la faveur de faire partie de mon jury. Il a été pendant toute cette thèse un soutien moral et logistique sans faille. En tant que directeur de l'iPHEP, il a toujours tout mis en œuvre pour faciliter mes multiples missions à l'étranger. J'ai particulièrement apprécié ses encouragements perpétuels pendant ces dernières semaines et je l'en remercie sincèrement. D'une manière plus générale, il a toujours été disponible en cas de problème et ce depuis le Master 1.

Je tiens à remercier Sevket Sen qui a également accepté de faire partie de ce jury. Il avait déjà répondu présent lors de mon comité de thèse et c'est un plaisir d'avoir de nouveau l'occasion de partager un moment de science avec lui.

J'ai également l'honneur de compter parmi les membres de mon jury Michel Brunet. Je le remercie de m'accorder une partie de son emploi du temps surchargé. Pendant ces derniers mois de thèse, il est passé quelques fois dans mon bureau pour discuter les derniers papiers sur les suidés. Cette soutenance sera l'occasion d'échanger plus sur ce sujet passionnant.

Enfin, je remercie également Stéphane Ducrocq de se joindre à mon jury. Cela sera la deuxième fois qu'il jugera mon travail après le Master 1. Je suis certain que son expérience des cochons plus anciens m'apportera un éclairage nouveau.

Grâce à Jean-Renaud Boisserie et Tim White, j'ai eu la chance pendant cette thèse (et également une fois auparavant) de joindre les équipes de l'OGRE et du MARP sur le terrain. Ces expériences ont été très enrichissantes tant sur le point scientifique que sur le point humain. J'en profite pour remercier tous les membres de ces deux projets sans qui les

précieux fossiles n'auraient jamais été découverts. Je remercie les co-directeurs du MARP Berhane Asfaw, Giday WoldeGabriel et Yonas Beyene de m'avoir accueilli dans l'équipe. Je remercie tout particulièrement les quelques personnes qui m'ont particulièrement guidé et qui ont facilité mon adaptation à la vie sur le terrain : Weganu Amarga, Kampiro Kayranto, Bizuayehew Tegegn et Cesur Pehlevan.

La suite logique du travail sur le terrain est celui de préparation des fossiles. J'ai eu la chance de pouvoir compter sur Weganu Amarga, Yohannes Mekonnen et Bizuayehew Tegegn qui ont dégagé de nombreux fossiles de cochons étudiés pendant cette thèse. Les membres de l'OGRE et du MARP ont également passé de longues heures à nettoyer, recoller et chouchouter ces merveilles.

En plus du matériel de la vallée de l'Omo et du « Middle Awash », j'ai pu étudier du matériel publié et non publié d'autres sites éthiopiens. Je remercie donc vivement Gen Suwa, Berhane Asfaw et Yonas Beyene pour l'accès aux fossiles de Konso et Zeresenay Alemseged et Denis Geraads pour l'accès aux fossiles d'Asbole. Ces fossiles m'ont permis d'avoir une vision plus large et d'envisager des analyses supplémentaires pour le post-doctorat.

Mes missions d'étude des collections n'auraient pas pu être effectuées sans une multitude de personnes. Je remercie donc particulièrement les personnels des différentes institutions que j'ai visitées afin d'étudier le matériel de suidés actuels et fossiles :

- Joséphine Lesur, Christine Lefèvre, Cécile Callou et Céline Bens du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris ;
- Wim Wendelen et Emmanuel Gilissen du Musée Royal d'Afrique Centrale de Tervuren ;
- Richard Sabin, Roberto Portela (collections de zoologie), Andy Carrant et Jerry Hooker (collections de paléontologie) du Natural History Museum à Londres ;
- Emma Mbua, Frederick Kyalo Manthi, Ogeto Mwebi, Mary Muungu et l'ensemble du personnel des National Museums of Kenya à Nairobi ;
- Tim White, Leslea Hlusko, Henry Gilbert et Josh Carlson du Human Evolution Research Center, University of California, à Berkeley ;
- Chris Conroy du Museum of Vertebrate Zoology, University of California, à Berkeley ;
- Mark Goodwin et Patricia Holroyd du University of California Museum of Vertebrate Paleontology, University of California, à Berkeley.

Les analyses isotopiques ont été effectuées à l'Institut für Geowissenschaften, Eberhard-Karls Universität Tübingen en collaboration avec Hervé Bocherens. Mon séjour à

Tübingen a été rendu très agréable par l'accueil chaleureux d'Hervé Bocherens et de Dorothée Drucker. Je remercie également Christoph Wissing pour son aide pendant le traitement des échantillons, et Bernd Steinhilber pour avoir effectué les analyses isotopiques. Je remercie Philippe Havlik pour sa visite commentée enthousiaste de l'exposition de paléontologie de l'Université de Tübingen.

Le Muséum National d'Ethiopie (maintenant au sein de l'Authority for Research and Conservation of Cultural Heritage) à Addis Abeba tient évidemment une place particulière dans mon cœur. Les deux années passées là-bas avant le Master 2 et les trois missions d'étude des collections effectuées pendant ma thèse m'ont fait me sentir comme chez moi dans ce musée. Pour l'accès aux collections, je remercie particulièrement les directeurs successifs de l'ARCCH Jara Haile-Mariam et Yonas Desta. Je remercie également Mamitu Yilma, Yonas Beyene, Menkir Bitew et Getachew Senishaw. Les conservateurs des collections de paléontologie et d'anatomie comparée ont toujours facilité mon travail, malgré des conditions matérielles et climatiques parfois difficiles. J'adresse donc toute ma gratitude à Tomas Getachew, Yarid Assefa, Dawit Tibebe, Chalachew Mesfin, Andergachew Girmaye, Bizuayehew Tegegn et Alemu Ademassu. J'étends ces remerciements à l'ensemble du personnel du muséum et de l'ARCCH pour leur accueil chaleureux depuis 2006.

Je remercie également le personnel du Centre Français des Etudes Ethiopiennes, ainsi que les nombreux amis français croisés au CFEE et au Muséum : Katja, Clément, Mehdi, Tiphaine, Rémi et Quiterie pour ne citer que ceux que j'ai pu croiser le plus souvent.

Toutes ces missions n'auraient pas été réalisables sans l'apport financier de plusieurs institutions. Je remercie donc l'Agence Nationale pour la Recherche (ANR-09-BLAN-0238), le Ministère des Affaires Etrangères, le CNRS (Eclipse II), le Centre Français des Etudes Ethiopiennes et la fondation Fyssen qui ont financé le projet OGRE et mes missions. Ma mission au Natural History Museum a été financée entièrement par le programme SYNTHESYS : je remercie la coordinatrice Lucy Reeve qui a tout organisé. Ma participation au congrès de la SVP aux Etats-Unis a été financée en partie par une bourse de la Jackson School of Geosciences.

Au cours de ces missions, j'ai été hébergé gracieusement à maintes reprises. Je remercie particulièrement Tata Dany et Tonton Gérard qui m'ont régulièrement logé (et très bien nourri) lors de mes missions parisiennes. À Paris, j'ai également été hébergé par Edouard-Georges, Damien, Namjung Hyeong, SeungWook Hyeong, et Louis. Merci à tous !

À Addis Abeba, j'ai eu la chance d'être hébergé par Jean-Renaud et Bézanesh. Leur accueil chaleureux, ainsi que celui de toute leur famille, m'a permis de supporter les longues

saisons des pluies. Je garderai toujours d'excellents souvenirs de ces séjours éthiopiens passés comme en famille. Encore une fois, je ne trouve pas de mots assez forts pour les remercier.

Les différentes parties de cette thèse ont bénéficié de conseils d'une foule de personnes. Mes premiers pas périlleux dans le monde de la morphométrie géométrique ont été guidés par de nombreuses personnes : Franck Guy (« grand maître morphométricien »), Edouard-Georges Emonet, Thibaut Bienvenu, Dimitri Neaux, Renaud Boistel, Thomas Cucchi et Allowen Evin.

L'interprétation des données des isotopes stables a été grandement enrichie par les discussions avec Cécile Blondel, Hervé Bocherens, Alice Novello, Gildas Merceron, Faysal Bibi, Jean-Renaud Boisserie, Marie Balasse, Joël Ughetto et Delphine Frémondeau.

La partie dédiée à la systématique des suidés a bénéficié des conseils et de l'expérience de nombreux chercheurs « cochonophiles » : bien évidemment Tim White, Jean-Renaud Boisserie, mais aussi Gen Suwa, Yohannes Haile-Selassie, Scott Simpson, Jan van der Made, Jean-Pierre d'Huart, William Oliver, Henry Gilbert, Olivier Chavasseau, Denis Geraads et Hailay Gebreyesus.

D'une manière plus générale, j'ai beaucoup appris de mes rencontres avec les chercheurs croisés lors de mes différentes missions. Je remercie en particulier les personnes suivantes pour leurs discussions stimulantes : Steven Frost, Denné Reed, Berhane Asfaw, Faysal Bibi, Leslea Hlusko, Zeresenay Alemseged, Giday WoldeGabriel, Anne Delagnes, Yonas Beyene, Ray Bernor.

J'adresse tous mes remerciements à l'ensemble du personnel et des doctorants de l'iPHEP pour leur accueil chaleureux depuis le Master 1 et pour leurs encouragements cruciaux pendant toute la durée de cette thèse, et particulièrement ces dernières semaines. Je remercie particulièrement Patrick Vignaud, Ghislaine Florent et Carine Noël qui ont facilité la partie administrative et logistique de mes missions, toujours de bonne humeur et avec le sourire !

La bonne humeur des gens de l'iPHEP m'a permis de supporter les moments de découragement et de démotivation : merci à tout le monde ! Mention spéciale à Renaud Boistel pour les blagues et les granolas. Depuis le Master 1, j'apprécie énormément les conseils et l'affection des membres de l'iPHEP. Je remercie plus spécialement Franck Guy, Cécile Blondel, Olga Otero, Géraldine Garcia et Aurélie Pinton.

J'ai eu le bonheur pendant toute cette thèse de partager mon bureau avec Soizic Le Fur, Dimitri Neaux, Camille Grohé, Anne Le Maitre, et également Diogo de Mayrinck. Merci en particulier à Dimitri et Camille pour toutes nos discussions paléontologiques et autres (loutres,

cochons et autres animaux « so cute », étymologie et K-pop, pour ne citer que quelques sujets qui nous tiennent particulièrement à cœur). Leur soutien moral et affectif pendant les derniers mois a été primordial. Merci aussi à Tiphaine Coillot et Florian Lapalus pour les dernières relectures cruciales de la bibliographie ! Merci à Jacqueline Ntsama Atangana pour son sourire permanent !

J'ai une pensée pour mes anciens camarades de Master 2 qui sont eux-aussi proches de la fin (ou qui ont déjà terminé !). En particulier, je remercie Alice Novello pour son soutien dans les dernières semaines. Je leur souhaite toute la réussite pour le futur.

Cette thèse aurait été difficile sans le soutien de mes amis d'ici et d'ailleurs. À Addis Abeba, je pense particulièrement aux jeunes « douriyé » du musée : Weganu, Yohannes et Moges. Merci aussi à la communauté coréenne d'Addis Abeba (Sajangnim, Samonim, SunIl Hyeong), qui ont permis de rassasier mon appétit féroce de plats épicés et autres soirées karaoké ! Merci aussi à Jemal, Ato Babo, Dimitros, Tigist, Ididiya et toute leur famille.

Merci aussi à la communauté coréenne de Poitiers pour son support logistique (beaucoup de bons petits plats !) et moral. En particulier, je remercie mes dongsaeng Yena et Sebin qui m'ont également énormément aidé pour réaliser les planches de cette thèse.

Le séjour au Kenya n'aurait pas été si agréable sans la présence de Louis De Weyer et Jennifer Parkinson ! Merci pour votre bonne humeur permanente et votre humour dévastateur.

J'ai une pensée particulière pour les personnes qui m'ont inspiré et m'ont encouragé à persévérer dans la voix tortueuse de la recherche en paléontologie : mon grand-oncle géologue René Brosset, mes professeurs de paléontologie et de sédimentologie de la Licence STU à Nantes (Patrick Génot, Yves Bodeur et Grégoire Métais) et mon encadrant de mémoire de Master 1 (Stéphane Peigné). Je pense également aux professeurs de Montpellier, en particulier Laurent Marivaux qui m'avait fait l'honneur de se déplacer pour mon comité de thèse.

Je remercie également Sylvie Pérez de l'administration et l'équipe de l'école doctorale Gay Lussac (Sabrina Biais et Boniface Kokoh).

Avec les fossiles, l'autre outil indispensable du paléontologue est bien sûr la bibliographie. J'ai pu profiter de l'aide de nombreuses personnes pendant cette thèse pour dénicher de précieux articles. Jean-Renaud m'a notamment donné accès à l'ensemble de son impressionnante collection d'articles, ce qui m'a évité beaucoup de peine ! Anne Brunellière est aussi efficace dans son travail de recherche bibliographique qu'elle est aimable, je la remercie énormément pour toutes les fois où je l'ai sollicitée. D'autres personnes m'ont également fourni de nombreux articles : Faysal Bibi, Joshua Carlson, Henry Gilbert, Tim

White, Guillaume Billet, Olivier Chavasseau pour n'en citer que quelques uns. Je remercie particulièrement Faysal et Olivier qui m'ont fourni des photos de suidés fossiles de Laetoli et des Siwaliks.

Finalement, je remercie bien évidemment ma famille qui m'a toujours soutenu : mon père, mes sœurs, mon frère et toute la ménagerie de Cholet, et également mes tantes et tontons (Catherine, Arnaud, Maryvonne, Christian, Gérard, Danièle, et les petits cousins Maxence, Matthis, Mathieu et Clément !). Je remercie aussi ma (future) belle-famille de Busan pour les nombreux encouragements chaleureux à distance.

Last but not least, la vie ne serait rien sans ma chère et tendre Sohee. Elle a du supporté mes longues absences et mon rythme de vie légèrement chaotique des derniers mois. Je la remercie pour son amour et son soutien et je remercie tous les jours la contingence de m'avoir fait croiser sa route.

Table des matières

Résumé	3
Remerciements	5
INTRODUCTION	21
Problématique	23
Etat des lieux	29
I. Position des Suinae au sein des Cetartiodactyla	29
II. Présentation des suinés actuels	30
III. Présentation des suinés africains actuels	34
1. <i>Potamochoerus</i>	34
2. <i>Hylochoerus</i>	45
3. <i>Phacochoerus</i>	52
4. Remarques sur la conservation des suinés africains	61
IV. Présentation des suinés fossiles africains	62
1. Paléobiodiversité et relations de parenté des suinés africains	62
2. Le genre <i>Potamochoerus</i>	63
3. Le clade <i>Metridiochoerus-Phacochoerus</i>	65
4. Le clade <i>Kolpochoerus-Hylochoerus</i>	68
5. Phylogénie des suinés africains	75
6. Paléoécologie des suinés africains	75
7. Biostratigraphie	81
8. Modalités d'évolution	82
9. Biogéographie	82
Première partie :	
VARIABILITE MORPHOLOGIQUE CRÂNIO-MANDIBULAIRE	85
DES SUINÉS AFRICAINS ACTUELS	
I. Introduction	87
1. Importance de l'étude de la variabilité pour les études de systématique	87
2. Études précédentes	89
II. Matériel	89
1. Composition de l'échantillonnage	89
2. Limites de l'échantillonnage	92
III. Méthodologie	93
1. Points homologues 3D sur les crânes et mandibules	93
2. Mesures linéaires	101
3. Points semi-homologues 2D et points homologues 2D sur les troisièmes molaires	105
4. Analyse de complexité des troisièmes molaires	107
5. Analyses statistiques	107

IV. Résultats et discussion	108
1. Analyse globale : variations inter-génériques, inter-spécifiques, et comparaisons des ontogénies des genres de suinés africains actuels	108
2. Variabilité crânio-mandibulaire au sein du genre <i>Phacochoerus</i>	115
a) Analyse globale : adultes et juvéniles	115
b) Analyse restreinte aux spécimens adultes	119
3. Variabilité crânio-mandibulaire au sein du genre <i>Potamochoerus</i>	119
a) Analyse globale : adultes et juvéniles	119
b) Analyse restreinte aux spécimens adultes	128
c) Analyse restreinte aux spécimens adultes mâles	129
4. Variabilité crânio-mandibulaire au sein du genre <i>Hylochoerus</i>	131
a) Analyse globale : adultes et juvéniles	131
b) Analyse restreinte aux spécimens adultes	133
c) Analyse restreinte aux spécimens adultes mâles	137
V. Conclusions générales	139
1. Ontogénie et hétérochronies du développement	139
2. Dimorphisme sexuel	140
3. Variation géographique et problème des sous-espèces	140
4. Implications taxonomiques	141

Deuxième partie :

VARIABILITE MORPHOLOGIQUE (CRÂNIO-MANDIBULAIRE ET DENTAIRE) ET RELATIONS PHYLOGENETIQUES DU GENRE FOSSILE <i>KOLPOCHOERUS</i>	143
--	------------

Deuxième partie, première sous-partie :

Nouveaux fossiles de <i>Kolpochoerus</i> de sites plio-pléistocènes d'Éthiopie – Contexte et descriptions	145
I. Introduction	145
II. Présentation des sites	145
1. Les formations plio-pléistocènes du bassin du Turkana	146
a) Formation de Shungura	147
b) Formation de Koobi Fora	149
c) Formation de Nachukui	150
2. Les formations néogènes du bassin de l'Awash	151
a) L'aire de recherche du « Middle Awash »	151
b) Formation de Sagantole	153
c) Formation « W »	154
d) Formation « U »	155
e) Formation de Bouri	155

III. Description du matériel inédit de <i>Kolpochoerus</i>	156
1. <i>Kolpochoerus</i> de la Formation de Shungura	156
a) Matériel du membre J	162
b) Matériel du membre L	168
2. <i>Kolpochoerus</i> du « Middle Awash »	169
a) Matériel des sables de Maka	171
b) Matériel de Matabaietu	174
c) Matériel de l'unité supérieure de Bodo	178
d) Matériel de Herto (membre inférieur)	179
IV. Attributions taxonomiques du nouveau matériel	181

Deuxième partie, deuxième sous-partie : Variabilité morphologique et systématique des suinés africains **183**

I. Matériel	184
II. Méthodologie	184
1. Problèmes liés au degré de conservation de la morphologie dans le registre fossile	184
2. Problèmes liés aux déformations	188
III. Variabilité morphologique du genre <i>Kolpochoerus</i>	189
1. Variabilité morphologique du crâne	189
2. Variabilité morphologique de la mandibule	195
3. Conclusions des analyses morphométriques crânio-mandibulaires	199
4. Variabilité morphologique des troisièmes molaires	201
IV. Comparaisons morphologiques	211
1. Crâne	211
2. Denture supérieure	224
3. Mandibule	235
4. Denture inférieure	238
V. Discussion	244
1. Définition de la limite entre <i>Kolpochoerus afarensis</i> et <i>K. limnetes</i>	244
2. Définition des chrono-espèces au sein de la lignée <i>Kolpochoerus limnetes / olduvaiensis</i> en Afrique orientale	245
3. <i>Kolpochoerus paiceae</i> (Broom, 1931) d'Afrique australe et <i>K. "olduvaiensis"</i> (Leakey, 1942) d'Afrique orientale	247
4. <i>Kolpochoerus "evronensis"</i> (Haas, 1970)	249
5. " <i>Kolpochoerus</i> " <i>phacochoeroides</i> (Thomas, 1884)	250
6. " <i>Kolpochoerus</i> " <i>maroccanus</i> (Ennouchi, 1954)	251
7. " <i>Kolpochoerus</i> " <i>falconeri</i> (Lydekker, 1884) des Siwaliks	252
8. <i>Kolpochoerus afarensis</i> Cooke, 1978 et <i>Potamochoerus</i>	252
9. La « lignée » <i>Kolpochoerus deheinzeli / millensis / afarensis</i>	254
10. <i>Kolpochoerus majus</i> et l'origine du genre <i>Hylochoerus</i>	256
V. Systématique/biodiversité du genre <i>Kolpochoerus</i>	257

Genre <i>Kolpochoerus</i> Van Hoepen & Van Hoepen, 1932	257
<i>Kolpochoerus limnetes</i> (Hopwood, 1926)	261
<i>Kolpochoerus paiceae</i> (Broom, 1931)	265
<i>Kolpochoerus majus</i> (Hopwood, 1934)	268
<i>Kolpochoerus afarensis</i> Cooke, 1978	270
<i>Kolpochoerus deheinzeli</i> Brunet & White, 2001	272
<i>Kolpochoerus cookei</i> Brunet & White, 2001	273
<i>Kolpochoerus millensis</i> Haile-Selassie & Simpson, 2012	274
<i>Kolpochoerus</i> sp. nov. Matabaietu	275
Deuxième partie, troisième sous-partie :	
Relations phylogénétiques des suinés africains et implications pour la biostratigraphie et les modalités d'évolution	279
I. Matériel	279
II. Caractères	281
1. Crâne	282
2. Mandibule	286
3. Denture	286
III. Analyse cladistique	289
1. Groupe externe	289
2. Remarques sur le logiciel TNT	289
3. Résultats	290
a) Analyse du jeu de caractères complet	290
b) Analyses partitionnées	298
4. Discussion	299
a) Congruence des analyses complète et partitionnées	299
b) Changements d'états de caractères : importance de l'homoplasie	300
c) Choix de l'arbre	304
d) Comparaison avec les études précédentes	306
5. Conclusions	309
IV. Tendances évolutives et modalités d'évolution	310
1. Modalités d'évolution	310
2. Tendances évolutives	314
V. Implications biostratigraphiques	316
1. Les espèces pliocènes <i>Kolpochoerus deheinzeli</i> , <i>K. millensis</i> et <i>K. afarensis</i>	316
2. La lignée pléistocène <i>Kolpochoerus</i> sp. nov. Matabaietu / <i>majus</i>	317
3. La lignée pléistocène <i>Kolpochoerus limnetes</i> / <i>paiceae</i>	318
4. Biostratigraphie des sites d'Afrique septentrionale	320

Troisième partie	
PALÉOÉCOLOGIE ET PALÉOBIOGÉOGRAPHIE	323
DU GENRE <i>KOLPOCHOERUS</i>	
Troisième partie, première sous-partie :	325
Paléoécologie de <i>Kolpochoerus</i>	
I. Morphologie fonctionnelle et paléoécologie du genre <i>Kolpochoerus</i>	325
1. Morphologie crânio-mandibulaire	325
a) Morphologie de la mandibule	325
b) Morphologie crânio-mandibulaire et interactions entre mâles	327
c) Développement des muscles du rhinarium et comportement de fouissage	328
2. Morphologie dentaire et régime alimentaire de <i>Kolpochoerus</i>	330
a) Développement des incisives	330
b) Développement des prémolaires	331
c) Allongement des troisièmes molaires	332
d) Complexification du schéma d'usure des molaires	334
e) Hypsodontie des troisièmes molaires	335
f) Schéma de changement morphologiques des troisièmes molaires	336
3. Synthèse sur la morphologie fonctionnelle du genre <i>Kolpochoerus</i>	337
II. Biogéochimie des isotopes stables (carbone et oxygène)	338
1. Introduction	338
2. Matériel	339
3. Méthodologie	341
a) Isotopes stables du carbone et régime alimentaire	341
b) Isotopes stables de l'oxygène et environnement / physiologie	347
c) Diagenèse	350
d) Mode de prélèvement et protocole d'extraction de la bioapatite	351
4. Résultats	351
a) Isotopes stables du carbone	354
b) Isotopes stables de l'oxygène	358
c) Variations intra-unité et intra-localité	359
d) Variation inter-localité au sein d'un même ensemble stratigraphique	360
5. Discussion	362
a) Variations intra-unité et intra-localité du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{18}\text{O}$	362
b) Paléorégimes alimentaires du genre <i>Kolpochoerus</i> dans la formation de Shungura	364
c) Physiologie et habitat du genre <i>Kolpochoerus</i> dans la formation de Shungura	364
d) Paléoécologie isotopique du genre <i>Kolpochoerus</i> au Plio-Pléistocène	365

III.	Synthèse des données isotopiques et morpho-fonctionnelles	372
	1. Paléorégimes alimentaires de <i>Kolpochoerus</i> en Afrique orientale	372
	2. Implications paléoenvironnementales	374
	Deuxième sous-partie :	376
	Biogéographie des suinés africains	
I.	Biogéographie du genre <i>Potamochoerus</i>	376
II.	Biogéographie du clade <i>Metridiochoerus-Phacochoerus</i>	378
III.	Biogéographie du clade <i>Kolpochoerus-Hylochoerus</i>	379
IV.	Bilan sur l'histoire biogéographique des suinés africains	383
	1. Dispersions intra-continentales	383
	2. Abondance des suinés et relations avec les tétraconodontinés	383
	3. Comparaison de l'histoire biogéographique avec les datations moléculaires	384
	4. Extinctions pléistocènes des suinés	385
	CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES	387
I.	Conclusions	389
	1. Variation morphologique chez les suinés actuels et implications taxonomiques	
	2. Révision de la paléobiodiversité du genre <i>Kolpochoerus</i> en Afrique	390
	3. Relations phylogénétiques des suinés africains	391
	4. Paléoécologie du genre <i>Kolpochoerus</i>	392
	5. Paléobiogéographie des suinés africains	393
II.	Perspectives	394
	1. Améliorations méthodologiques	394
	a) Taxonomie et méthodes morphométriques	394
	b) Applications supplémentaires des analyses morphométriques	395
	c) Analyses phylogénétiques	396
	d) Paléoécologie	397
	e) Micro-structure de l'émail	398
	2. Elargissement géographique et taxonomique du champ d'étude	399
	a) Échantillonnage actuel	399
	b) Échantillonnage fossile	400
	3. Questions prioritaires	401
	a) Lignée <i>Kolpochoerus limnetes / paiceae</i>	401
	b) Clade des suinés bunolophodontes	402
	c) Espèces pliocènes <i>Kolpochoerus deheinzellini</i> , <i>K. millensis</i> et <i>K. afarensis</i>	402
	d) Clade <i>Metridiochoerus-Phacochoerus</i> et relations phylogénétiques des espèces problématiques " <i>Kolpochoerus</i> "	403

<i>phacochoeroides</i> et " <i>K.</i> " <i>falconeri</i>	
e) Phylogénie des suinés	403
f) Paléoécologie des suinés	404
g) Objectif à moyen terme : vers une synthèse de l'histoire évolutive des suinés...	404

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	405
------------------------------------	------------

ANNEXES	449
----------------	------------

Liste des Annexes

- I. Liste des institutions conservant le matériel étudié
- II. Liste du matériel actuel étudié
- III. Cadre temporel de l'étude.
- IV. Manuscrit soumis de l'article décrivant les nouveaux restes de *Kolpochoerus* de la zone de Matabaietu
- V. Liste du matériel fossile étudié
- VI. Règles de construction des listes de synonymie

INTRODUCTION

Problématique

Apport des faunes à la connaissance du contexte de l'évolution humaine

Depuis 1925 et la description de l'espèce *Australopithecus africanus* par Raymond Dart, l'attention des paléanthropologues s'est portée sur le continent africain. Il a cependant fallu attendre les découvertes spectaculaires *Australopithecus boisei* et *Homo habilis* par la famille Leakey à partir de la fin des années 50 en Tanzanie (Leakey, 1959 ; Leakey et al., 1964), coïncidant approximativement avec la révélation de la supercherie de l'homme de Piltdown (Gould, 1982), pour que le rôle crucial de l'Afrique dans l'histoire évolutive de l'homme soit pleinement reconnu.

Les années 60-70 correspondent à la formation des premières grandes expéditions internationales et multidisciplinaires, notamment celles dans les sites plio-pléistocènes d'Éthiopie (les projets International Omo Research Expedition dans la basse vallée de l'Omo et International Afar Research Expedition à Hadar) et du Kenya (Koobi Fora Research Project à Koobi Fora). Ces équipes ont mis l'accent sur l'importance de la reconstruction du contexte paléoenvironnemental de l'évolution humaine par l'étude détaillée des faunes et flores fossiles. Ce standard est toujours en cours à l'heure actuelle et il est renforcé par les progrès méthodologiques.

Les découvertes d'hominidés fossiles africains se sont ensuite succédées dans les différentes régions d'Afrique. Ces dernières décennies ont été particulièrement riches en avancées majeures dans la connaissance du registre fossile des hominidés, avec comme conséquence la multiplication des hypothèses et des débats (White et al., 1994 ; Brunet et al., 1995 ; Leakey et al., 1995 ; Suwa et al., 1997 ; Asfaw et al., 1999 ; Haile-Selassie, 2001 ; Leakey et al., 2001 ; Senut et al., 2001 ; Brunet et al., 2002 ; White et al., 2003, 2006b ; Berger et al., 2010 ; Haile-Selassie et al., 2012 ; Leakey et al., 2012). Dans ce contexte, la connaissance des paléoenvironnements des sites à hominidés est primordiale.

Les hominidés étant relativement peu abondants au sein des faunes, l'essentiel de l'information concernant leurs paléoenvironnements est obtenu par le biais de l'étude de la faune, de la flore, et du contexte géologique (e.g., White et al., 2009a ; WoldeGabriel et al., 2009). Au sein de chaque groupe taxonomique, des écologies et des adaptations différentes nous renseignent sur différents aspects de l'environnement. Par ailleurs, les scénarios de

dispersion envisagés pour les hominidés sont confrontés aux données paléobiogéographiques issues de l'étude du reste de la faune (e.g., Grubb et al., 1999).

Contexte : changements fauniques et climatiques au Plio-Pléistocène

La période de la fin du Pliocène et du début du Pléistocène est cruciale dans l'histoire de l'évolution des faunes africaines (hominidés inclus). D'importants changements ont été mis en évidence entre 3 Ma et 2 Ma dans les écosystèmes africains par des études sur les flores (Bonnefille, 1995, 2010) et les faunes (e.g., Bobe & Eck, 2001 ; Alemseged, 2003 ; Bobe & Behrensmeyer, 2004 ; Bobe et al., 2007). Vrba (1995) a notamment mis en évidence un renouvellement faunique important au sein des bovidés aux environs de 2,6 Ma (Fig. 0.1.).

Au sein des hominidés, les premiers représentants du genre *Homo* et de la branche robuste des australopithèques apparaissent aux environs de la transition Pliocène-Pléistocène (White, 1995 ; Suwa et al., 1996). De même, les plus anciens outils en pierre taillée datent d'environ 2,6 Ma et montrent que des changements comportementaux importants ont également eu lieu dans cet intervalle de temps (Roche et al., 1999 ; Semaw et al., 2003 ; Delagnes & Roche, 2005 ; Delagnes et al., 2011).

Différents facteurs (climat, tectonique, volcanisme, dynamique des populations) influencent les phénomènes évolutifs. Un rôle prépondérant a généralement été attribué au climat (voir notamment « l'évènement de l'(H)Omo » défini par Coppens (1975) et les travaux suivants : Vrba, 1999 ; deMenocal, 2004 ; Badgley et al., 2008). Cette relation causale potentielle entre les changements climatiques et les changements évolutifs dans les faunes plio-pléistocènes d'Afrique orientale doit être testée avec de nouvelles méthodes et de nouvelles données.

Les données paléoclimatologiques (e.g., Shackleton, 1995 ; Lisiecki & Raymo, 2005, 2007) montrent un changement important du climat global au Pliocène récent. Vers 2,8 Ma, des cycles climatiques glaciaire-interglaciaire se mettent en place dans l'hémisphère Nord avec le passage d'un cycle de précession dominant de 23000 ans à un cycle d'obliquité dominant de 41000 ans (Fig. 0.1. ; deMenocal, 2004 ; Maslin & Christensen, 2007). Ce changement climatique est caractérisé comme une tendance nette à l'aridification et au refroidissement qui aurait entraîné une ouverture des environnements en Afrique (Fig. 0.1.). L'autre aspect marquant de ce changement climatique global est ce que l'on pourrait définir comme une rupture de stabilité, c'est-à-dire le passage d'un climat peu variable à un climat de

plus en plus variable (à l'échelle du millier d'années). Les différences entre les périodes chaudes/humides et froides/sèches étaient de plus en plus importantes et cela a peut-être eu un impact important sur l'évolution des faunes (Shackleton, 1995 ; deMenocal, 2004 ; Potts, 2007). Ce changement climatique global et les contractions répétées des milieux (ouverture-fermeture) qui ont suivi en Afrique ont été confirmés par les études paléoclimatologiques utilisant les poussières éoliennes déposées dans les sédiments marins de l'Océan Atlantique comme indicateur d'aridité (deMenocal, 2004).

Les études paléoenvironnementales effectuées dans les sites pliocènes d'Afrique orientale ont plutôt détecté la tendance générale à l'aridification du fait de la résolution temporelle moins précise (de l'ordre de centaines de milliers d'années) : les études de paléobotanique (résumées par Bonnefille, 1995, 2010) et les études isotopiques des paléosols (e.g., Sikes & Ashley, 2007) et des dents de mammifères (e.g., Cerling et al., 2003a, 2010) indiquent toutes des environnements relativement plus fermés avant 3 Ma et des environnements relativement plus ouverts après 2,5 Ma (Fig. 0.1.).

Les données sont encore trop limitées dans le temps et dans l'espace pour avoir une compréhension globale de l'influence de ces changements environnementaux sur l'évolution des faunes. À long terme, seules des comparaisons plus détaillées des données taxonomiques, phylogénétiques, paléoécologiques et paléobiogéographiques issues de différents groupes permettront de tester ces hypothèses.

Outil : le genre *Kolpochoerus* en Afrique orientale

Parmi les différents groupes taxonomiques, les suidés ont été particulièrement étudiés pour leur utilisation en biostratigraphie du fait de leur diversité importante et de leur évolution morphologique rapide (White & Harris, 1977 ; Cooke, 1978b ; Harris & White, 1979). Quelques études plus récentes ont également exploré le potentiel des suidés pour les reconstructions paléoenvironnementales (Bishop, 1994 ; Harris & Cerling, 2002 ; Cuddahee, 2008). Comme les hominidés anciens, les suidés sont des mammifères terrestres de grande taille présentant des régimes alimentaires omnivores à herbivores. D'une manière générale, les suidés sont un groupe prometteur pour comprendre les relations entre évolution morphologique, changements de régime alimentaire et changements environnementaux (Harris & Cerling, 2002 ; Bishop et al., 2006).

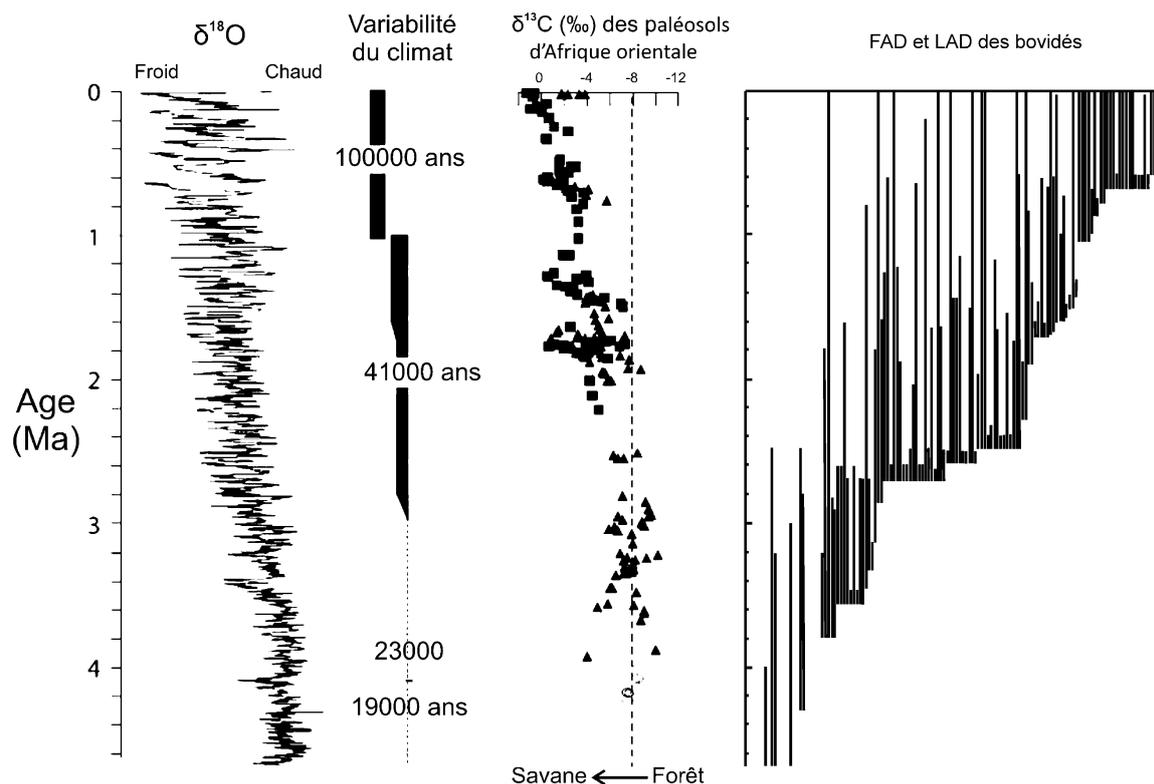


Figure 0.1. Changements climatiques et changements fauniques en Afrique au Plio-Pléistocène. À gauche, la courbe des rapports isotopiques de l'oxygène dans les tests de foraminifères océaniques indique les variations mondiales de climat. Au milieu, les rapports isotopiques du carbone des paléosols reflètent les variations de couverture végétale en Afrique orientale. À droite, les répartitions stratigraphiques des espèces de bovidés africains mettent en évidence des renouvellements fauniques importants entre 3 Ma et 2, 5 Ma. Modifié d'après Vrba (1995) et deMenocal (2004).

Au sein des suidés plio-pléistocènes, le genre *Kolpochoerus* présente plusieurs caractéristiques qui suggèrent un potentiel particulièrement important pour enrichir la connaissance du contexte paléoenvironnemental de l'évolution humaine.

1) Ce genre présente une vaste répartition géographique : il est présent dans toutes les régions d'Afrique (Harris & White, 1979 ; Hendeby & Cooke, 1985 ; Brunet & White, 2001 ; Geraads, 2004) et même au Proche-Orient (Geraads et al., 1986) et en Eurasie (Chavasseau, 2008 ; Pickford, 2012).

2) Il est relativement diversifié : plusieurs espèces sont présentes dans les sites plio-pléistocènes africains (Harris & White, 1979 ; Harris, 1983 ; Brunet & White, 2001 ; Geraads, 2004 ; Gilbert, 2008 ; Haile-Selassie & Simpson, 2012).

3) *Kolpochoerus* est un des genres de suidés les plus abondants. Comme la majorité des autres taxons, il est représenté essentiellement par des restes dentaires et gnatho-dentaires.

Contrairement à *Metridiochoerus*, l'autre genre de suiné dominant au Plio-Pléistocène, le genre *Kolpochoerus* est également connu par des restes crânio-mandibulaires relativement complets et abondants dans plusieurs sites d'Afrique orientale (Cooke, 1978a ; Harris & White, 1979 ; Harris, 1983 ; Geraads, 2004 ; Geraads et al., 2004a ; Gilbert, 2008).

4) Le genre *Kolpochoerus* comprend des espèces de taille très variable présentant des adaptations morphologiques variées, notamment avec tous les intermédiaires entre des régimes alimentaires omnivores et herbivores (Cooke & Wilkinson, 1978 ; Harris & White, 1979 ; Kullmer, 1999 ; Bishop et al., 2006).

5) Des taxons actuels qui sont présumés phylogénétiquement proches de *Kolpochoerus* sont présents en Afrique (Cooke & Wilkinson, 1978 ; Harris & White, 1979 ; Geraads, 2004). Ainsi, les genres actuels *Potamochoerus*, *Phacochoerus* et *Hylochoerus* forment un référentiel utile en termes de morphologies et d'écologies (Harris & White, 1979 ; Bishop, 2004 ; Geraads, 2004 ; Cuddahee, 2008).

Cadre de l'étude

Cette étude combine l'apport de matériel fossile inédit avec l'application de méthodologies originales. Le matériel fossile inédit provient de deux sites éthiopiens phares de la paléoanthropologie africaine : la formation de Shungura dans la basse vallée de l'Omo et la zone d'étude de la moyenne vallée de l'Awash dans la dépression de l'Afar. Ces deux régions éthiopiennes sont à l'origine de très nombreuses découvertes paléoanthropologiques (e.g., Arambourg & Coppens, 1968 ; White et al., 1993 ; Suwa et al., 1996 ; Asfaw et al., 1999). Les fossiles de la formation de Shungura ont joué un grand rôle dans la connaissance des paléoenvironnements africains au Plio-Pléistocène (Boisserie et al., 2008, 2010a).

Ce matériel fossile inédit a été directement comparé aux fossiles publiés de divers sites d'Afrique orientale. Les espèces de *Kolpochoerus* provenant des autres régions africaines ont été observées à partir de la littérature et de moulages.

La plupart des études précédentes s'étaient focalisées sur le matériel dentaire (Cooke & Wilkinson, 1978 ; Harris & White, 1979 ; Kullmer, 1999). Tout en affinant les analyses sur le matériel dentaire, j'ai donc choisi de mettre l'accent sur le matériel crânio-mandibulaire et d'explorer son potentiel important à la compréhension de l'histoire évolutive des suinés africains. Le matériel post-crânien n'a pas été abordé dans ce travail. Les spécimens post-

crâniens de suinés sont en effet rares et difficiles à attribuer au niveau spécifique car ils sont généralement isolés des restes crânio-mandibulaires et dentaires plus diagnostiques.

L'essentiel de ce travail de thèse est consacré à des problèmes de taxonomie. La connaissance de la taxonomie constitue le travail de base de la paléontologie sans lequel toutes les analyses ultérieures (biostratigraphie, paléoécologie, paléobiogéographie) sont impossibles.

Un des obstacles majeurs au travail du taxonomiste est la variation morphologique importante observée au sein des différents groupes. Les analyses taxonomiques du matériel fossile se sont donc appuyées sur un important référentiel documentant la variation morphologique crânio-mandibulaire et dentaire au sein des suinés africains actuels en utilisant des méthodes quantitatives.

En se basant sur ce travail de taxonomie, des analyses phylogénétiques, biostratigraphiques, paléoécologiques et paléobiogéographiques ont également été effectuées.

L'objectif de cette thèse est donc d'utiliser les suinés actuels pour mieux comprendre l'histoire évolutive du genre fossile *Kolpochoerus* en Afrique orientale. La perspective à long terme est l'exploration du potentiel des suinés pour éclairer le contexte de l'évolution humaine.

Etat des lieux

I. Position des Suinae au sein des Cetartiodactyla

Au sein des Cetartiodactyla, les Suinae font partie de la super-famille des Suoidea qui regroupe les familles actuelles Suidae et Tayassuidae, ainsi que d'autres formes fossiles telles que les Sanitheriidae et les Palaeochoeridae (Orliac et al., 2010). Les plus anciens suoïdes sont connus à l'Eocène récent de Thaïlande (Ducrocq et al., 1998).

Les relations phylogénétiques au sein des cétartiodactyles ont fait l'objet de nombreuses études morphologiques et moléculaires au cours des dernières décennies. Le groupement traditionnel des suiformes (incluant les familles actuelles Suidae, Tayassuidae, Hippopotamidae, et des familles fossiles comme les Anthracotheriidae) a été reconnu comme polyphylétique, les Hippopotamidae étant plus proches parents des Cetaceae et des Ruminantia que des Suidae et Tayassuidae (e.g., Nikaido et al., 1999 ; Boisserie et al., 2005a ; Hassanin et al., 2012).

Cependant, la position des Suoidea au sein des Cetartiodactyla est débattue. Quelques auteurs ont conclu à une divergence basale des Suoidea (Matthee et al., 2001 ; Marcot, 2007). La majorité des autres études ont conclu à une divergence basale des Tylopoda au sein des Cetartiodactyla avec les Suoidea en groupe-frère d'un clade comprenant les Cetancodonta et les Ruminantia (Murphy et al., 2001 ; Agnarsson & May-Collado, 2008 ; O'Leary & Gatesy, 2007 ; Zhou et al., 2011). Une étude récente sur les génomes mitochondriaux n'a cependant pas pu trancher entre les deux hypothèses (Hassanin et al., 2012).

Au sein des Suoidea, la famille Suidae est le groupe-frère de la famille Tayassuidae. Ce groupement est robustement soutenu à la fois par des données morphologiques (e.g., Wright, 1998 ; Boisserie et al., 2005a ; Geisler et al., 2007) et moléculaires (e.g., Agnarsson & May-Collado, 2008 ; Hassanin et al., 2012). Les tayassuidés et les suidés actuels sont respectivement restreints au Nouveau Monde et à l'Ancien Monde. Des populations férales de suidés sont cependant présentes sur tous les continents (excepté l'Antarctique) et sur de nombreuses îles d'Océanie (Oliver & Brisbin, 1993 ; Meijaard et al., 2011).

Au sein des Suidae, différentes sous-familles sont reconnues. L'analyse cladistique la plus récente et la plus exhaustive en reconnaît cinq : Suinae, Listriodontinae, Tetraconodontinae, Cainochoerinae, et Hyotheriinae (Orliac et al., 2010). Dans leur cladogramme des Suoidea, les Suinae sont placés en groupe-frère des Tetraconodontinae.

Toutes les espèces actuelles font partie de la sous-famille des Suinae. Elle est divisée en plusieurs tribus selon les auteurs : les Babyrousini, les Phacochoerini, les Suini et les Potamochoerini (Grubb, 2005). D'autres tribus sont entièrement fossiles, comme celle des Hippohyini (Thenius, 1970). Les suinés les plus anciens dateraient de la fin du Miocène moyen en Eurasie (Made et al., 1998).

Au sein des Cetartiodactyla, les Suinae sont généralement considérés comme étant primitifs parce qu'ils conservent un certain nombre de caractères plésiomorphes : des dents jugales à couronne basse avec des cuspides bunodontes, des membres aux doigts séparés, et un estomac simple. Ils possèdent cependant également des caractères dérivés et uniques à ce groupe. Par exemple, le groin des Suinae est soutenu par un os unique, appelé l'os rostral (aussi appelé os pré-nasal ou narial), qui participe au comportement de fouissage important chez la majorité des suinés (Herring, 1972 ; Barone, 1986). Les narines, qui peuvent se fermer, sont positionnées à l'extrémité rostrale de ce disque. Des muscles spéciaux contrôlent les mouvements du groin indépendamment des mouvements de la tête (Herring, 1972). Sur le crâne, la présence d'une crête osseuse rostralement à la racine de l'arcade zygomatique (la crête faciale) permettrait la séparation des muscles de la mastication et des muscles du rhinarium (Pickford, 1993). Cette crête serait une caractéristique unique de la sous-famille Suinae (Harris & Liu, 2007).

Les dents des suinés sont caractérisées par un réseau de sillons (« furchen ») qui divisent les cuspides principales en plusieurs parties (Ducrocq et al., 1998 ; Orliac et al., 2010). Bien que les dents soient bunodontes et brachyodontes, la structure dentaire est donc elle-aussi dérivée par rapport à la condition primitive des cétartiodactyles.

II. Présentation des suinés actuels

Les suinés actuels sont des animaux facilement identifiables, caractérisés par une grosse tête, un museau allongé se terminant par un disque mobile, un cou court, de longues oreilles, de petits yeux, de forts membres, des mâchoires robustes avec de longues canines, une queue courte, et un pelage dru. Les suinés actuels comprennent une gamme de taille importante : le poids de l'espèce *Porcula salvania* est de 6 kg-9 kg pour une longueur d'environ 60 cm, alors que l'espèce *Hylochoerus meinertzhageni* atteint des poids de 275 kg pour une longueur de 210 cm. Certaines populations de *Sus scrofa* et certaines races de cochons domestiques dépassent largement cette taille et atteignent plus de 350 kg (Meijaard et

al., 2011). Certaines espèces fossiles étaient cependant de taille beaucoup plus importante (Harris & White, 1979).

Les suinés actuels sont généralement classifiés en six genres : *Babyrousa*, *Porcula*, *Sus*, *Phacochoerus*, *Potamochoerus* et *Hylochoerus* (Meijaard et al., 2011). L'espèce *Porcula salvania* a longtemps été classée dans le genre *Sus* (Funk et al., 2007). Pickford (2012) reconnaît également le genre *Dasychoerus* pour les espèces actuelles *Sus verrucosus* et *Sus celebensis*, et plusieurs espèces fossiles.

La taxonomie au niveau spécifique est plus débattue et les estimations les plus récentes varient d'une dizaine à une vingtaine d'espèces (Groves, 1981 ; Oliver, 1993 ; Nowak, 1999 ; Grubb, 2005 ; Groves & Grubb, 2011 ; Meijaard et al., 2011). Les différences sont principalement liées à la reconnaissance par certains auteurs de plusieurs espèces au sein des genres *Babyrousa* (Groves, 2001 ; Meijaard & Groves, 2002 ; Groves & Grubb, 2011) et *Hylochoerus* (Groves & Grubb, 2011), et à des désaccords concernant le nombre d'espèces valides au sein du genre *Sus* (Groves, 1981 ; Groves & Grubb, 2011).

J'ai choisi d'utiliser la classification la plus récente de Meijaard et al. (2011). Les espèces reconnues par ces auteurs sont : *Babyrousa celebensis*, *B. babyrussa*, *B. togeanensis*, *Porcula salvania*, *Sus cebifrons*, *S. philippensis*, *S. oliveri*, *S. ahoenobarbus*, *S. barbatus*, *S. celebensis*, *S. verrucosus*, *S. scrofa*, *Potamochoerus porcus*, *Po. larvatus*, *Phacochoerus africanus*, *Ph. aethiopicus*, & *Hylochoerus meinertzhageni*, soit un total de 17 espèces réparties dans cinq genres.

La phylogénie moléculaire des suinés a été relativement peu étudiée par rapport à celle des autres groupes de cétartiodactyles (Lucchini et al., 2005 ; Wu et al., 2006 ; Funk et al., 2007 ; Gongora et al., 2011). La seule étude ayant échantillonné tous les genres et la majorité des espèces est celle de Gongora et al. (2011). À partir de gènes mitochondriaux et nucléaires, ces auteurs ont établi que le genre *Babyrousa* est le premier à avoir divergé au sein des suinés constitue donc le groupe-frère du reste des espèces qui sont divisées en deux clades correspondant aux espèces eurasiatiques du genre *Sus* et aux suinés africains *Potamochoerus*, *Hylochoerus*, et *Phacochoerus*. Le genre *Porcula* n'a été inclus que dans les analyses des gènes mitochondriaux, et est le groupe-frère du genre *Sus*. Ce placement de *Porcula* est également observé dans une partie des arbres obtenus par Funk et al. (2007). Au sein du clade africain, le genre *Potamochoerus* est le groupe-frère d'un clade comprenant les genres *Hylochoerus* et *Phacochoerus* (Gongora et al., 2011).

Peu d'études ont été consacrées à la phylogénie moléculaire au niveau infra-spécifique et la plupart concernent le genre *Phacochoerus*. La division du genre *Phacochoerus* en deux

espèces fortement divergentes génétiquement est établie par l'étude de Randi et al. (2002). Muwanika et al. (2003) se sont intéressés à la phylogéographie des différentes populations de *Phacochoerus africanus*. Leurs travaux sont globalement congruents avec les divisions taxonomiques de rang infra-spécifique établies sur les bases de la morphologie. Les populations d'Afrique occidentale sont les plus anciennes à avoir divergé et sont groupe-frère d'un clade rassemblant les populations d'Afrique orientale et les populations d'Afrique australe. Ce schéma phylogéographique (division est/ouest, puis nord-est/sud-est) est également retrouvé chez de nombreux autres ongulés africains actuels (Lorenzen et al., 2012).

La monophylie des deux espèces de *Potamochoerus* et les relations entre les sous-espèces au sein des genres *Potamochoerus* et *Hylochoerus* n'ont jamais été testées génétiquement.

Les différentes études moléculaires ont également permis à leurs auteurs de proposer des dates de divergence basées sur les distances moléculaires entre les clades. Randi et al. (2002) ont établi que les deux espèces de *Phacochoerus* auraient divergé il y a environ 4,5 Ma. Cette estimation est basée sur des taux de divergence moyens des séquences mitochondriales chez les mammifères. La date estimée est beaucoup plus ancienne que les plus anciens fossiles du genre *Phacochoerus*, qui seraient datés entre 2,5 Ma et 1 Ma selon les auteurs (Cooke & Wilkinson, 1978 ; Harris & White, 1979 ; Gilbert, 2008).

Gongora et al. (2011) ont estimé les dates de divergence des différents clades. La divergence basale au sein des suinés entre *Babyrousa* et les autres genres serait datée à environ 13,25 Ma (minimum 8,99 Ma-maximum 17,8 Ma). La divergence entre le clade eurasiatique de *Sus* et les suinés africains aurait eu lieu il y a environ 10,84 Ma (minimum 7,21 Ma-maximum 14,57 Ma). La divergence basale du genre *Potamochoerus* au sein des suinés africains serait datée à environ 8,66 Ma (minimum 5,6 Ma-maximum 11,87 Ma). La divergence entre les genres *Hylochoerus* et *Phacochoerus* aurait eu lieu il y a environ 7,36 Ma (minimum 4,84 Ma-maximum 10,49 Ma). Enfin, la divergence entre les deux espèces de *Potamochoerus* et les deux espèces de *Phacochoerus* seraient datées respectivement à environ 2,71 Ma (minimum 0,18 Ma-maximum 4,78 Ma) et environ 5,74 Ma (minimum 2,89 Ma-maximum 8,63 Ma). Ces dates seront comparées avec le registre fossile des suinés africains dans la partie consacrée à la biogéographie.

Les suinés actuels sont très largement distribués dans l'Ancien Monde. Ils occupent tous les milieux des forêts tropicales aux zones arides. Cependant, la grande majorité des espèces sont limitées aux zones tropicales. Seules les espèces *Sus scrofa* et *Porcula salvania* se sont adaptées à des milieux plus froids et tempérés. Les deux espèces du genre

Phacochoerus fréquentent les milieux ouverts en Afrique sub-saharienne (Meijaard et al., 2011). Cette diversité d'habitats et les nombreuses espèces de suinés présentes sur les îles en Asie du Sud-Est témoignent de leurs capacités importantes de dispersion.

Les phénomènes de migration sont rares chez les suinés, et cela est généralement relié à leur régime alimentaire adaptable. Tous les suinés sont de bons nageurs. Le record serait chez *Sus barbatus* où des individus ont été observés en mer à 45 km des côtes les plus proches (Meijaard et al. 2011).

Ce sont des animaux sociaux et non territoriaux. Les femelles vivent dans des groupes familiaux importants. Les mâles sont généralement solitaires (et rejoignent les femelles au moment de la saison du rut). Les genres *Hylochoerus* et *Potamochoerus* sont les seuls dans lesquels les mâles vivent avec les femelles de manière permanente.

Le taux de reproduction des Suinae est élevé par rapport aux autres ongulés : la durée de gestation et la maturation sont courtes, et les femelles ont des portées importantes (pouvant aller jusqu'à 14 chez *Sus scrofa*). Certaines espèces peuvent avoir deux portées par an (Meijaard et al., 2011).

Les suinés possèdent une ouïe développée et sont des animaux vocaux. Leur vision est relativement mauvaise. L'odorat est leur sens le plus développé puisqu'il est très impliqué dans la recherche de nourriture et également dans leur vie sociale. Ils possèdent en effet de nombreuses glandes odorantes sur tout le corps qu'ils utilisent pour communiquer. Le toilettage mutuel est une activité importante (Meijaard et al., 2011).

Les suinés sont généralement omnivores, et la composante végétale de leur alimentation varie entre 70 % et presque 100 %. Ils ont une préférence pour les herbes vertes, les fougères, les fruits, les graines, et les racines. Tous les suinés ont également une composante animale dans leur alimentation et consomment occasionnellement des charognes (Meijaard et al., 2011).

Notons que le terme herbivore sera utilisé dans ce travail pour désigner les animaux se nourrissant de plantes. J'utilise les termes paisseur (« grazer ») et brouteur (« browser ») pour les animaux qui se nourrissent respectivement d'herbes (généralement des graminées monocotylédones) et de plantes ligneuses (dicotylédones).

J'utilise dans ce travail le verbe « fouir » pour désigner le comportement consistant à creuser le sol pour chercher de la nourriture (ce qui correspond au verbe « to root » en anglais). Les suinés sont des fouisseurs efficaces, à l'exception de *Babyrousa* et *Hylochoerus* (Meijaard et al., 2011).

Presque toutes les espèces de suinés ont des estomacs simples, et utilisent la fermentation intestinale dans le caecum (Clauss et al., 2008).

III. Présentation des suinés africains actuels

Si tous les auteurs s'accordent sur la division des suinés africains actuels en trois genres (*Potamochoerus*, *Phacochoerus* et *Hylochoerus*), la taxonomie au niveau spécifique est plus débattue avec des estimations allant de trois à sept espèces (Kingdon, 1979 ; Grubb, 1993 ; Groves & Grubb, 2011 ; Meijaard et al., 2011). Dans les travaux récents, la majorité des auteurs reconnaissent deux espèces de *Potamochoerus*, deux espèces de *Phacochoerus*, et une espèce d'*Hylochoerus* (Kingdon, 1997 ; Nowak, 1999 ; Gongora et al., 2011 ; Meijaard et al., 2011).

Malgré une diversité faible, les trois genres actuels présentent une disparité importante en termes de morphologies et d'écologies (Herring, 1971 ; Kingdon, 1979 ; Cuddahee, 2008 ; Meijaard et al., 2011). Ils incluent des formes généralistes à morphologie relativement non spécialisée et au régime alimentaire omnivore (*Potamochoerus*), des formes spécialisées pour un régime alimentaire paisseur (*Phacochoerus*), et une forme souvent considérée comme intermédiaire, avec un régime alimentaire d'herbivore mixte plus varié (*Hylochoerus*).

1. *Potamochoerus*

Taxonomie

Potamochoerus porcus (Linné, 1766)

Potamochoerus larvatus Cuvier F., 1822

Po. l. hassama Heuglin, 1863

Po. l. koiropotamus Desmoulins, 1831

Po. l. somaliensis de Beaux, 1924

Po. l. larvatus Cuvier F. 1822

Po. l. hova Lönnberg, 1910

La plupart des études récentes reconnaissent deux espèces : *Potamochoerus porcus* et *Po. larvatus* (e.g., Grubb, 2005 ; Meijaard et al., 2011). Jusqu'à la révision de Grubb (1993),

de nombreux auteurs considéraient ces espèces comme des sous-espèces regroupées sous l'appellation *Po. porcus* (e.g., Kingdon, 1979).

Ces deux espèces ont été subdivisées en de nombreuses sous-espèces géographiques, d'après des variations de pelage et de taille. Dans sa révision de 1993, Grubb n'a reconnu aucune des sous-espèces précédemment nommées au sein de l'espèce *Potamochoerus porcus*, et il a reconnu valides cinq sous-espèces de *Po. larvatus* (listées ci-dessus).

Bien que la distinction entre les deux espèces et entre les sous-espèces de *Potamochoerus larvatus* soit principalement effectuée à partir du pelage et de la taille globale (Grubb, 1993 ; Vercammen et al., 1993 ; Meijaard et al., 2011), Boisserie (1998) et Cuddahee (2008) ont également proposé que l'absence de P¹ permet de distinguer *Potamochoerus porcus* de *Po. larvatus*.

Distribution

Le genre *Potamochoerus* est largement distribué géographiquement dans toute l'Afrique sub-saharienne (Fig. 0.2.). L'espèce *Po. porcus* occupe l'Afrique occidentale et centrale alors que l'espèce *Po. larvatus* occupe l'Afrique centrale, orientale et australe, ainsi que Madagascar et Mayotte (Comores).

L'espèce *Potamochoerus porcus* est distribuée en Afrique occidentale et centrale, du Sénégal à l'est de la RDC, et au sud jusqu'au nord de l'Angola. Elle est peut-être également présente au Soudan et au sud-ouest de l'Éthiopie (Meijaard et al., 2011).

La sous-espèce *Potamochoerus l. hassama* est présente en Afrique orientale, en Érythrée, en Éthiopie, au sud du Soudan, à l'est de la RDC, en Ouganda, au Rwanda, au Burundi, au Kenya, et en Tanzanie. La sous-espèce *Po. l. koiropotamus* occupe la rive gauche de la rivière Congo, l'Angola, le sud de la RDC, la Zambie, le Malawi, le Mozambique, le Zimbabwe, le Botswana, le Swaziland, et l'Afrique du Sud. La sous-espèce *Po. l. somaliensis* a une distribution très restreinte : elle serait présente uniquement le long des rivières Tana, Juba, et Shebelle au nord-est du Kenya et en Somalie.

Deux autres sous-espèces ont été décrites à partir de spécimens de Madagascar et de Mayotte. La sous-espèce nominative *Potamochoerus l. larvatus* est présente au nord-ouest de Madagascar et à Mayotte. Une seconde sous-espèce *Po. l. hova* est connue à l'est de Madagascar.

Les deux espèces de *Potamochoerus* sont allopatriques mais leurs aires de répartition se rejoignent en Afrique centrale, à l'est de la RDC. Elles pourraient être sympatriques par endroits, mais elles sont potentiellement séparées écologiquement dans les zones de contact

géographique. Grubb (1993) estime que les deux espèces sont séparées par le fleuve Congo en RDC, *Po. porcus* et *Po. larvatus* occupant respectivement les rives droite et gauche. De même, sur les hauts plateaux du rift Albert, en RDC, au Rwanda et au Burundi, les deux espèces seraient séparées altitudinalement, *Po. porcus* occupant les forêts dans les vallées, et *Po. larvatus* occupant les pentes montagneuses. Grubb (1993) considère qu'il n'y a aucune indication d'hybridation entre ces deux espèces. Certains auteurs reconnaissent cependant la possibilité d'une zone hybride entre les deux espèces (Kingdon, 1979 ; Ghiglieri et al., 1982).

Caractères généraux

Potamochoerus est le genre le plus petit des suinés africains actuels. L'espèce *Po. porcus* est en moyenne plus petite que l'espèce *Po. larvatus*. Le poids de *Po. porcus* est estimé entre 45 kg et 115 kg, et celui de *Po. larvatus* entre 50 kg et 115 kg (Meijaard et al., 2011). Les potamochères sont reconnaissables par leur corps compact, court, comprimé latéralement, avec des membres courts, un dos arrondi, et un museau allongé.

Le pelage est relativement dense, et très variable en couleur, et en aspect général. Les juvéniles sont de meilleurs thermorégulateurs que chez *Phacochoerus* (Sowls & Phelps, 1966). Le pelage de *Potamochoerus porcus* est court avec des poils plus longs au niveau des mâchoires et des flancs. Il est roux vif, avec un aspect très brillant et soyeux, et une crête dorsale blanche érectile. L'extrémité des oreilles est prolongée par une touffe de poils blancs, donnant aux potamochères le nom de « porc à pinceaux » (Dupuy, 1969). Un masque facial de couleur blanche recouvre le dessus des yeux et les joues. Les vibrisses sont également blanches. Le museau, les mâchoires, les oreilles et le front sont noirs (Meijaard et al., 2011).

Le pelage de *Potamochoerus larvatus* est plus dru, et plus variable en couleur allant du marron foncé/noir au roux, en passant par des couleurs plus claires. Les poils sont plus longs, moins nombreux, et plus drus par rapport à *Po. porcus*. Le masque facial est plus variable et la face est plus pâle (Meijaard et al., 2011).



Figure 0.2. Carte de répartition du genre *Potamochoerus* en Afrique. Modifié d'après Vercammen et al. (1993).

Ghiglieri et al. (1982) ont observé quatre types de pelages différents dans une population unique de *Potamochoerus* dans la forêt de Kibale en Ouganda. Les quatre morphes sont les suivants : 1) roux avec une crête dorsale et des masques faciaux blancs, correspondant au pelage typique de l'espèce *Po. porcus* ; 2) sombre/noir, correspondant aux descriptions du pelage de la sous-espèce *Po. larvatus koiropotamus* ; 3) brun clair ; 4) bicolore (roux clair et marron foncé). Les deux premiers types sont les plus abondants (41% et 33% respectivement). Les auteurs interprètent cette population comme étant potentiellement intermédiaire entre les deux espèces. Les différents types de couleur ont même été observés au sein d'une même unité familiale. Grubb (1993) considère que toute cette variation de pelage est visible au sein de la sous-espèce *Po. l. hassama*.

À partir de l'examen de nombreuses peaux de potamochères, Cuddahee (2008) a conclu que la couleur et l'aspect du pelage sont si variables que certaines peaux ne peuvent pas être classées dans une espèce avec certitude.

Ostéologie

La structure crânienne (Fig. 0.3.) est globalement similaire à celle de *Sus* et des suinés fossiles miocènes comme *Propotamochoerus*. La formule dentaire est 3/3I 1/1C 4-3/3P 3/3M (Fig. 0.4.), avec une variation importante au niveau de la P¹. Certains auteurs considèrent que la P¹ est habituellement absente chez *Potamochoerus* (Cooke & Wilkinson, 1978 ; Geraads, 2004 ; Arribas & Garrido, 2008 ; Haile-Selassie & Simpson, 2012). Cela est contredit par d'autres études (e.g., Boisserie, 1998 ; Cuddahee, 2008).

Les incisives inférieures et supérieures sont allongées (Fig. 0.3.). Les canines supérieures sont relativement courtes (6 cm à 7 cm de long chez *Potamochoerus larvatus*, Meijaard et al., 2011) Les molaires ont un émail épais et sont bunodontes, brachyodontes, et courtes mésio-distalement (Fig. 0.4.). Les prémolaires sont robustes, et moins tranchantes que celles du genre *Sus*.

La section du rostre est carrée. Les muscles contrôlant les mouvements du rhinarium sont parmi les plus développés au sein des suinés, et leurs zones d'insertion sur le crâne sont profondément marquées. Chez les mâles, une apophyse supra-canine est en forme de crête allongée dorso-ventralement du bord dorsal de l'alvéole de la canine supérieure au bord dorsal de l'os nasal (Fig. 0.3.). Cette apophyse et l'os nasal sont généralement recouverts d'os rugueux, un caractère lié à la présence d'épaississements dermiques importants au niveau de l'apophyse supra-canine (Hieronymus, 2009). Chez la femelle, l'apophyse supra-canine est très réduite, et limitée à une légère crête basse.

Le profil latéral du crâne est droit, l'angulation entre le rostre et la boîte crânienne étant très faible (Fig. 0.3.). Le frontal et le pariétal sont convexes, et les lignes temporales relativement rapprochées. Ventralement aux lignes temporales, l'os pariétal est convexe et bombé. L'occipital est haut et étroit. Le bord rostral de l'arcade zygomatique est orienté à environ 90° du plan sagittal du crâne. La pneumatisation de l'os zygomatique est très faible (Cooke & Wilkinson, 1978).

La branche mandibulaire est relativement courte (Fig. 0.3.). La symphyse mandibulaire est relativement longue et étroite. Son bord caudal est prolongé par une plateforme correspondant à la zone d'insertion des muscles génio-hyoïdiens, rappelant la plateforme « simienne » des grands singes. L'arcade incisive est pointue. Le corps

mandibulaire est très fin au niveau des prémolaires, et s'élargit au niveau de la jonction P₄-M₁ (Cooke & Wilkinson, 1978).

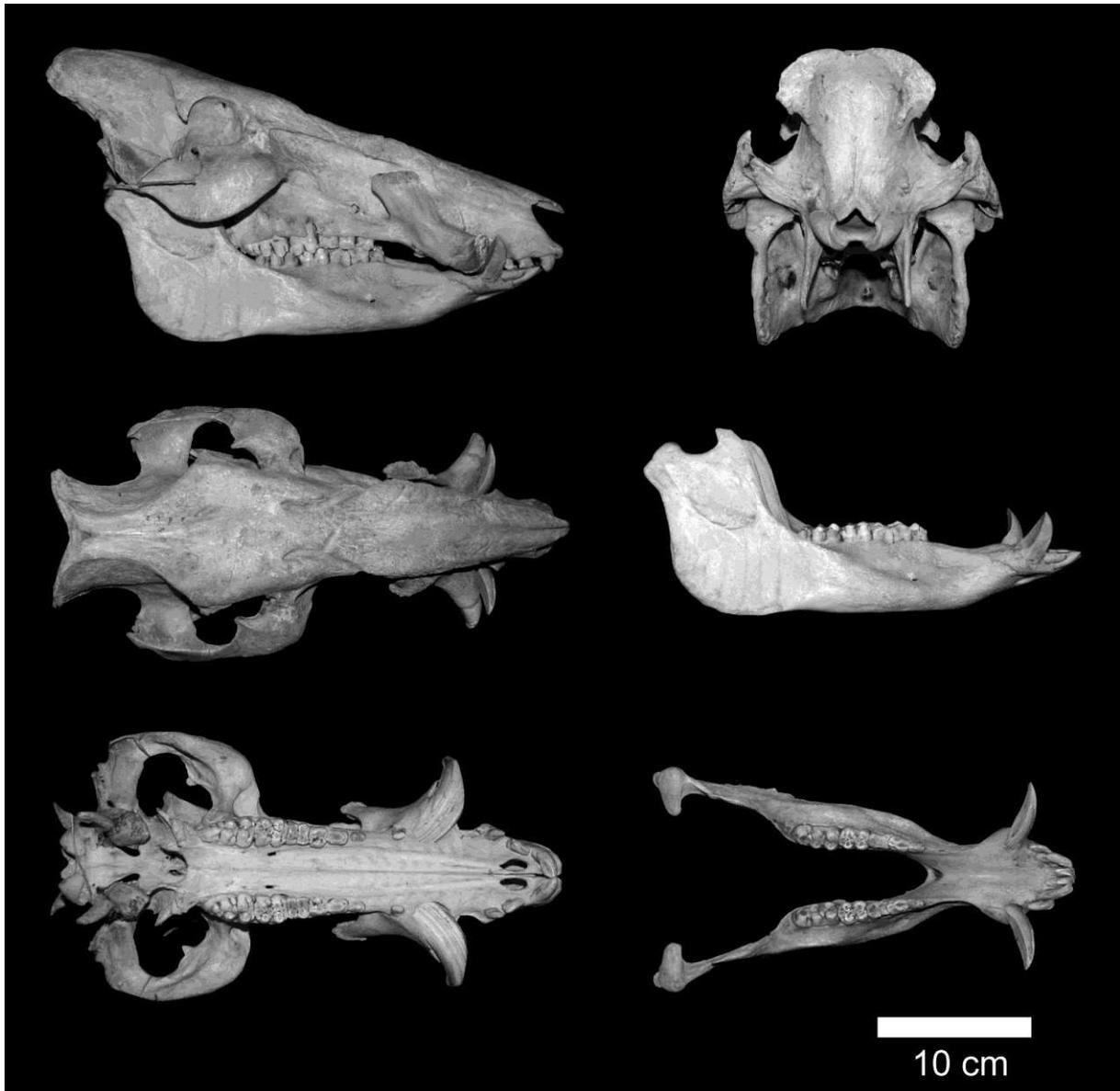


Figure 0.3. Morphologie crânio-mandibulaire du genre *Potamochoerus* (spécimen NHM 3.4.6.2, mâle, *Po. larvatus*). À gauche, de haut en bas, vues latérale, dorsale et ventrale du crâne. À droite, de haut en bas, vue occipitale du crâne, vues latérale et dorsale de la mandibule.

Écologie et comportement

Bien que les potamochères soient cosmopolites en Afrique sub-saharienne, leur écologie est mal connue, et peu d'études détaillées leur sont consacrées. Les principales sources d'information sur leur écologie sont les travaux détaillés menés en Afrique australe (e.g., Skinner et al., 1976 ; Breytenbach & Skinner, 1982 ; Jones, 1984 ; Seydack, 1990). Les

études effectuées en Afrique orientale et en Afrique occidentale sont moins nombreuses et plus anecdotiques.

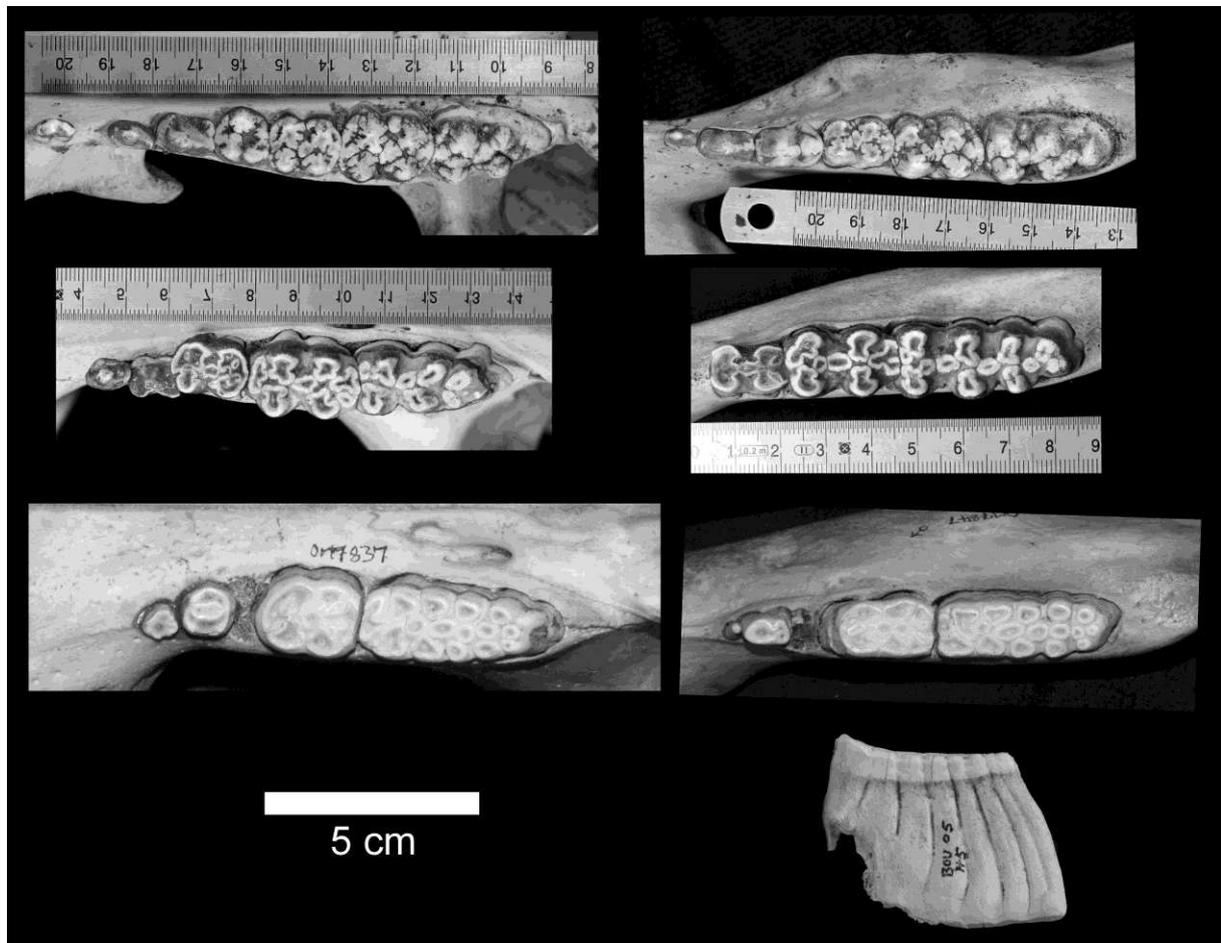


Figure 0.4. Morphologie de la denture jugale des suinés africains actuels. De haut en bas, vues occlusales des dentures jugales de *Potamochoerus larvatus* (NHM 34.4.1.235), *Hylochoerus meinertzhageni* (MRAC 2434), *Phacochoerus aethiopicus* (OM 7847), et vue latérale d'une M₃ de *Ph. africanus* (MCA BOU 05). À gauche, dentures jugales supérieures. À droite, dentures jugales inférieures.

Habitat

Les potamochères dépendent de la végétation dense pour s'abriter et dormir. Ils utilisent des terriers sous-terrains abandonnés par les hyènes, ou des tunnels dans la végétation dense (Copley, 1949). Ils peuvent cependant également se nourrir dans des zones plus ouvertes (Copley, 1949 ; Dorst & Dandelot, 1972 ; Cooke, 1976).

Potamochoerus porcus habite les zones forestières humides avec beaucoup de couvert végétal : forêts de galerie, marais des forêts tropicales primaires, mangroves, lits de roseaux et de papyrus (Kingdon, 1979). Ils sont très dépendants de l'eau. Ces potamochères visitent

cependant fréquemment les forêts plus sèches, les savanes arborées, et les zones cultivées pour se nourrir (Vercammen et al., 1993 ; Meijaard et al., 2011).

Potamochoerus larvatus occupe des milieux très variés. En Afrique orientale, les individus de cette espèce fréquentent les forêts tropicales, à basse et à haute altitude (jusqu'à 4000 mètres au Kilimandjaro), les savanes arborées, les forêts de galerie, et les zones d'arbustes et de buissons (Phillips, 1926 ; Stewart & Stewart, 1963 ; Meijaard et al., 2011). La sous-espèce *Po. l. hassama* occupe plutôt les forêts de haute altitude alors que *Po. l. somaliensis* occupe les forêts de galerie (Meijaard et al., 2011).

En Afrique du Sud, l'espèce *Potamochoerus larvatus* fréquente des zones de forêt et de fourrés, les lits de roseaux denses, et les ravins rocheux et boisés (Maberly, 1966). Les populations du Lac St Lucia, toujours en Afrique du Sud, occupent des prairies, des zones broussailleuses, des fourrés, et des forêts, et des marais selon les saisons et la nourriture disponible (Breytenbach & Skinner, 1982)

Les potamochères portent relativement bien leur nom latin qui signifie « cochon de fleuve ». Ils sont en effet très agiles dans l'eau (Copley, 1949 ; Kingdon, 1979) et sont même de bons nageurs (Bigourdan, 1948 ; Maberly, 1966). Ils sont rares dans les zones où les hylochères sont abondants, probablement à cause de la compétition pour les lieux de repos (Kingdon, 1979). Les potamochères sont plus compatibles avec les phacochères.

L'écologie des potamochères a également fait l'objet d'une étude utilisant la biogéochimie des isotopes stables de l'azote (Harris & Cerling, 2002). Les principes de la biogéochimie des isotopes stables seront détaillés dans la troisième partie consacrée à la paléoécologie. Les données sur les isotopes stables de l'oxygène confirment que les potamochères sont dépendants de l'eau et des milieux humides (Harris & Cerling, 2002).

Régime alimentaire

Les potamochères sont les seuls suinés réellement omnivores en Afrique subsaharienne (*Sus scrofa* est présent en Afrique septentrionale). Ils se nourrissent au crépuscule ou la nuit (Copley, 1949 ; Dorst & Dandelot, 1972 ; Cooke, 1976). Dans les zones où ils ne sont pas dérangés par l'activité humaine, ils sont aussi diurnes (Dupuy, 1969 ; Scotcher, 1973 ; Kingdon, 1979 ; Ghiglieri et al., 1982).

Les potamochères dépendent beaucoup de leur activité de fouissage (Kingdon, 1979). Le fouissage se fait principalement avec le rhinarium, mais les canines peuvent également être utilisées (Ewer, 1958a ; Deane, 1962 ; Ewer, 1970). Ils sont capables de creuser sur plus de 40

cm de profondeur pour atteindre les graines, les racines, les rhizomes et les insectes et autres invertébrés (Phillips, 1926 ; Thomas & Kolbe, 1942 ; Skinner et al., 1976).

L'effet de l'activité intensive de fouissage effectuée par les potamochères sur les écosystèmes forestiers serait positive (aération du sol et dispersion des graines : Phillips, 1926) ou négative (destruction des graines : Ghiglieri et al., 1982 ; Beaune et al., 2012). Bien que la majorité des graines consommées par les potamochères soient détruites, certaines sont trouvées entières dans les faeces, indiquant que les potamochères participent certainement à la dispersion des graines.

Skinner et al. (1976) ont montré que les zones fraîchement creusées par les potamochères en Afrique du Sud étaient totalement dépourvues de végétation et de vers de terre. Les différentes zones sont utilisées en rotation, avec une période de « jachère » de un ou deux mois (Skinner et al., 1976). Le fouissage nécessite un sol meuble, et plusieurs auteurs ont constaté une corrélation entre le montant des précipitations et l'intensité du fouissage (Jones, 1984 ; Nummelin, 1990).

Les deux espèces de *Potamochoerus* consomment entre autres des fruits, des graines, des organes sous-terrains (racines, rhizomes, bulbes) de plantes monocotylédones et de dicotylédones, des herbes, des fougères, des plantes aquatiques, des champignons, de l'écorce (Thomas & Kolbe, 1942 ; Bigourdan, 1948 ; Copley, 1949 ; Maberly, 1966 ; Jones, 1984 ; Skinner et al., 1976 ; Seydack, 1990 ; Meijaard et al., 2011 ; Beaune et al., 2012). Selon les régions et les saisons, la part principale de l'alimentation est constituée de fruits et de graines, d'organes sous-terrains de plantes, et d'herbes. Les potamochères ont également été observés en train de manger des faeces d'éléphants. Il se pourrait cependant qu'ils y recherchent principalement des insectes (Phillips, 1926).

Les potamochères sont également reconnus comme étant nuisibles pour les cultures (Skinner et al., 1976). Ils apprécient en particulier les cultures de patate douce, de maïs, de papaye, et de canne à sucre (Phillips, 1926 ; Thomas & Kolbe, 1942 ; Copley, 1949 ; Sows & Phelps, 1968 ; Dorst & Dandelot, 1972 ; Skinner et al., 1976 ; Melton et al., 1989).

Les potamochères exploitent également des ressources animales en quantité plus faible mais de manière constante. Ils ont été observés en train de consommer des invertébrés (insectes et vers de terre), des œufs, de petits vertébrés (amphibiens, reptiles, mammifères, oiseaux), des charognes, et des os (Phillips, 1926 ; Thomas & Kolbe, 1942 ; Copley, 1949 ; Skinner et al., 1976 ; Kingdon, 1979 ; Breytenbach & Skinner, 1982 ; Ghiglieri et al., 1982). Cumming (1975) a notamment trouvé de nombreux restes d'insectes dans les pellettes fécales des potamochères. Cet auteur a également eu l'occasion d'étudier des animaux semi-

apprivoisés qui consommaient volontiers de la viande crue et mâchaient des os. Les potamochères consomment également du bétail et des volailles domestiques (Skinner et al., 1976).

Les quelques études à long terme ont pu mettre en évidence des variations saisonnières importantes de régime alimentaire chez *Potamochoerus larvatus* (Breytenbach & Skinner, 1982 ; Jones, 1984 ; Melton et al., 1989). Les populations du lac de St Lucia en Afrique du Sud consomment principalement des fruits pendant l'été, et plus de racines et des bulbes pendant l'hiver (Breytenbach & Skinner, 1982). Melton et al. (1989) ont étudié une population de *Potamochoerus larvatus* vivant près d'une plantation de canne à sucre dans la région du Natal en Afrique du Sud. Ils ont estimé que la canne à sucre formait l'essentiel de l'alimentation des potamochères en hiver et au printemps, mais que les potamochères se nourrissaient plutôt de fruits dans la forêt environnante en été et en automne.

Jones (1984) a étudié une population de *Potamochoerus larvatus* du parc national de Matapos, au Zimbabwe. À partir d'observations directes, d'examen de fèces, et d'examen de zones creusées par les potamochères, il a pu décrire les variations saisonnières de régime alimentaire. Pendant la saison humide et la saison sèche froide, les potamochères consomment principalement des fruits, et également des racines de plantes herbacées. Pendant la saison sèche chaude, ils consomment principalement des racines de plantes ligneuses.

Bien que les travaux sur *Potamochoerus porcus* soient plus rares, ils semblent indiquer le même genre de régime alimentaire que *Po. larvatus* (Vercammen et al., 1993 ; Meijaard et al., 2011). Les potamochères sont des animaux très adaptables, qui exploitent les diverses sources de nourriture abondantes localement ou temporairement.

Les proportions des isotopes stables du carbone observées par Harris & Cerling (2002) dans l'émail des potamochères sont cohérentes avec les études de terrain concernant leur écologie et leur régime alimentaire : ils sont omnivores présentant des gammes de valeur des isotopes stables du carbone allant de valeurs de pisseurs à des valeurs de brouteurs, avec tous les intermédiaires possibles.

Structure sociale

La majorité des auteurs s'accordent sur le fait que les espèces du genre *Potamochoerus* possèdent des groupes plus importants que chez les autres suinés africains. Les estimations varient de quelques individus (une douzaine, forêt de Knysna, Afrique du Sud : Phillips, 1926 ; 1 à 11, forêt de Kibale, Ouganda : Ghiglieri et al., 1982 ; 1 à 10, province du Cap, Afrique du Sud : Seydack, 1990) à une soixantaine (RDC et Guinée :

Vercammen et al., 1993). D'autres auteurs citent des groupes de plusieurs dizaines (entre 20 et 30, Mont Kenya, Kenya : Copley, 1949 ; plus d'une vingtaine, Kingdon, 1979). Meijaard et al. (2011) mentionnent des valeurs moyennes de 6 à 20 femelles accompagnées d'un mâle dominant.

Ces groupements sont composés d'au moins un adulte mâle accompagné de plusieurs adultes femelles et de juvéniles. Ils sont toujours menés par un mâle dominant (Phillips, 1926). Kingdon (1979) a également observé des individus solitaires, et des groupements de jeunes mâles. Contrairement aux autres suinés africains, les mâles sont impliqués dans l'éducation des juvéniles (Meijaard et al., 2011).

Les potamochères sont donc généralement en petits groupes (4-6) mais sont parfois regroupés en nombres importants (60) quand les conditions sont favorables. En Afrique du Sud où les conditions sont moins favorables, le domaine vital est plus vaste et les groupes sociaux sont territoriaux, ce qui est inhabituel chez les suinés (Meijaard et al., 2011).

Type de combat entre mâles

Pendant la saison reproductive, les mâles s'affrontent pour obtenir les faveurs des femelles. Dans un premier temps, ils s'intimident en adoptant des postures latérales, la crête dorsale et les oreilles dressées verticalement, et en utilisant des sons et des claquements de dents. Si cette première étape ne suffit pas à déterminer le vainqueur, les mâles combattent en utilisant à la fois un style de combat latéral et frontal. Comme les espèces du genre *Sus*, ils se poussent épaule contre épaule en essayant de s'infliger des coups latéraux en utilisant les canines inférieures. Ils se poussent également tête contre tête en se donnant des coups frontaux (Kingdon, 1979 ; Meijaard et al., 2011). Pendant ces combats, l'apophyse supra-canine recouverte de callosités épaisses sert probablement à protéger les muscles et tendons du rhinarium des coups de l'ennemi (Kingdon, 1979).

Remarques

Les deux sous-espèces malgaches ne sont pas reconnues comme étant valides par Meijaard et al. (2011). D'après ces auteurs, les potamochères ont probablement été introduits par l'homme sur Madagascar et Mayotte, et seraient ensuite retournés à l'état sauvage. Les deux sous-espèces devraient ainsi être nommées de la même manière que leur population ancestrale sauvage (probablement *Potamochoerus l. koiropotamus*).

Cependant, certains auteurs émettent la possibilité que la dispersion des potamochères d'Afrique continentale vers Madagascar ait été naturelle, peut-être en empruntant des radeaux

de végétation (Kingdon, 1979). Si l'introduction par voie humaine était prouvée (ce qui n'est pas le cas), cela poserait un problème de nomenclature puisque la sous-espèce nominative de *Po. larvatus* provient de Madagascar. Grubb (1993) suggère de continuer à utiliser les noms des sous-espèces de Madagascar en attendant que plus de données soient disponibles.

2. *Hylochoerus*

L'hylochère est parmi les rares grands mammifères découverts au XX^{ème} siècle, en 1904, par le lieutenant Meinertzhagen dans la région Nandi et au Mont Kenya, au Kenya (Thomas, 1904). Sa découverte tardive est généralement reliée à son habitat de forêt dense et à ses habitudes discrètes. D'après les témoignages recueillis auprès des peuples de la région Nandi au moment de la découverte, les hylochères y étaient abondants jusqu'en 1891, période à laquelle leurs effectifs auraient été fortement diminués par l'épizootie de peste bovine (Meijaard et al., 2011).

Taxonomie

Hylochoerus meinertzhageni Thomas, 1904

H. m. meinertzhageni Thomas, 1904

H. m. rimator Thomas, 1906

H. m. ivoriensis Bouet & Neuville, 1930

La plupart des études récentes reconnaissent une espèce : *Hylochoerus meinertzhageni*, elle-même divisée en trois sous-espèces (Grubb, 1993, 2005 ; Meijaard et al., 2011). Groves & Grubb (2011) ont proposé d'élever au rang d'espèce ces trois sous-espèces, se basant sur une analyse discriminante de mesures crâniennes qui a révélé des différences de taille et de forme entre ces sous-espèces.

Distribution

L'espèce *Hylochoerus meinertzhageni* est limitée à la zone tropicale en Afrique (Fig. 0.5.). Ses différentes sous-espèces présentent des distributions disjointes. La sous-espèce d'Afrique occidentale *H. m. ivoriensis* est présente en Guinée, en Sierra Leone, au Libéria, en Côte d'Ivoire, au Ghana, et peut-être aussi en Guinée Bissau et au Togo. La sous-espèce d'Afrique centrale, *H. m. rimator*, occupe le sud-est du Nigéria, l'ouest et le sud-est du Cameroun, la RCA, le Gabon, la Guinée équatoriale, le nord du Congo, et le nord de la RDC.

La sous-espèce nominative *H. m. meinertzhageni* se trouve à l'est de la RDC, au Rwanda, au Burundi, en Ouganda, au Kenya, et au sud du Soudan (d'Huart, 1993 ; Grubb, 1993 ; Meijaard et al., 2011).



Figure 0.5. Carte de répartition du genre *Hylochoerus* en Afrique. Modifié d'après d'Huart (1993).

Des populations d'*Hylochoerus* sont également connues en Éthiopie, mais leur statut taxonomique est inconnu. Elles pourraient appartenir à la sous-espèce nominative ou potentiellement représenter une autre sous-espèce (d'Huart & Yohannes, 1995). Le record de taille des trophées de chasse de l'espèce *Hylochoerus meinertzhageni* est un spécimen

éthiopien, ce qui pourrait indiquer une taille importante, peut-être même plus importante que les spécimens de la sous-espèce *H. m. meinertzhageni*.

La sous-espèce d'Afrique occidentale est séparée de la sous-espèce d'Afrique centrale par le « Dahomey Gap », une bande de savane interrompant la ceinture de forêt tropicale (Ballouche et al., 2000). Cet ensemble de végétation ouverte au sein de la forêt tropicale est une barrière biogéographique connue (Booth, 1958). La zone de contact entre la sous-espèce d'Afrique centrale et celle d'Afrique orientale est sans doute très limitée géographiquement et restreinte aux hauts plateaux du rift Albert (d'Huart, 1993).

Caractères généraux

Hylochoerus meinertzhageni est l'espèce la plus grosse parmi les suinés africains, mais elle présente une importante variation géographique de taille : les spécimens d'Afrique occidentale sont beaucoup plus petits que ceux d'Afrique orientale. Le poids des hylochères varie entre 140 kg et 275 kg pour les mâles et entre 100 kg et 200 kg pour les femelles (Meijaard et al., 2011). Le poids maximal de la sous-espèce d'Afrique occidentale est de 150 kg (Rode, 1944). La sous-espèce d'Afrique orientale a un poids maximal de 275 kg (Meijaard et al., 2011). Seuls les spécimens d'Afrique orientale méritent l'adjectif « géant » de leur nom anglais (« giant forest hog »). Le pelage est dense, très noir, et dru. Il devient plus rare chez les individus âgés. Une crinière érectile plus pale est visible sur le dos. Les membres sont robustes, les sabots sont larges et arrondis. La queue est longue et fine et terminée par des poils épars (Meijaard et al., 2011).

La tête est massive, les vibrisses sont blanches à jaunâtres, et des poils plus longs sont présents sur le côté des mâchoires. Les oreilles sont relativement petites, pointues, en forme de feuilles. Chez les mâles, une dépression importante est visible sur le front, entourée par des crêtes osseuses dépourvues de pelage. Les glandes préorbitales sont gonflées. Les joues sont dépourvues de pelage. Le disque nasal est très large (diamètre maximal d'environ 17 cm) (Meijaard et al., 2011).

Le dimorphisme sexuel est très important. Kingdon (1979) met cela en relation avec la forte compétition intra-mâles pour l'accès aux femelles.

Ostéologie

La structure crânio-mandibulaire du genre *Hylochoerus* est dérivée par rapport à celle des genres *Potamochoerus* et *Sus* (Fig. 0.6.). La formule dentaire est réduite : 1/3I 1/1C 3-2/2P 3/3M (Fig. 0.4.). Les incisives et les prémolaires mésiales sont réduites relativement à

celles de *Potamochoerus*. Les troisièmes molaires sont allongées et modérément hypsodontes (plus hautes que *Potamochoerus*, mais plus basses que *Phacochoerus*). Le schéma d'usure des cuspides est simple et compressé mésio-distalement, ce qui donne un aspect bunolophodonte (Fig. 0.4.). Les vallées très développées entre les cuspides sont comblées par un abondant cément (Bouet & Neuville, 1931).

Le crâne est large et court. La section transversale du rostre est arrondie. Les muscles du rhinarium sont réduits, ne laissant pas d'insertions marquées sur les os du crâne. La crête de l'apophyse supra-canine des mâles est également réduite, restreinte à une basse crête peu individualisée par rapport à l'alvéole de la canine supérieure, qui est orientée latéralement et un peu dorsalement (Bouet & Neuville, 1931)..

L'arcade zygomatique est orientée un peu plus obliquement au plan sagittal du crâne relativement à *Potamochoerus* (Fig. 0.6.). Chez les mâles, l'arcade zygomatique présente une expansion médio-latérale importante, et elle est recouverte d'os rugueux, qui correspond à la callosité faciale présente sur la joue. Le pariétal est très large entre les lignes temporales. L'os occipital est relativement bas et large.

La mandibule présente une symphyse mandibulaire relativement large avec une arcade incisive aplatie. Le corps mandibulaire ne présente pas de variations importantes de l'épaisseur médio-latérale comme observées chez *Potamochoerus* (Fig. 0.6.).

Écologie et comportement

Les mœurs nocturnes et craintives de cet animal, associées à un habitat au moins en partie composé de forêt dense, ont empêché les zoologues d'étudier en détails son écologie et son comportement. Les hylochères seraient cependant diurnes dans les zones où ils ne sont pas dérangés par l'activité humaine (d'Huart, 1978).

Seules deux études de long terme ont été consacrées au genre *Hylochoerus*, celle de d'Huart (1978) sur la population du parc national des Virungas en RDC, et celle de Viehl (2003) sur la population du parc national de Queen Elizabeth en Ouganda. Ces deux études ne nous renseignent malheureusement que sur les populations d'*Hylochoerus* qui occupent des habitats relativement ouverts. Les informations sur les autres populations vivant dans des milieux plus fermés en Afrique centrale et en Afrique occidentale sont très rares et souvent anecdotiques.

Habitat

Les premières études en Afrique orientale décrivaient toutes l'hylochère comme un animal restreint à des milieux de forêt très denses de haute altitude (Thomas, 1904 ; Rothschild & Neuville, 1906 ; Edmond-Blanc, 1960 ; Stewart & Stewart, 1963). Copley (1949) les décrit comme étant restreints aux forêts et aux jungles de bambous.



Figure 0.6. Morphologie crânio-mandibulaire de l'espèce *Hylochoerus meinertzhageni* (spécimen NHM 34.4.1.232, mâle). À gauche, de haut en bas, vues latérale, dorsale et ventrale du crâne. À droite, de haut en bas, vue occipitale du crâne, vues latérale et dorsale de la mandibule.

Les travaux plus récents et plus détaillés de d'Huart (1978), Kingdon (1979) et Viehl (2003) donnent une image assez différente de cet animal. D'après d'Huart (1978), les

hylochères occupent toutes sortes d'habitats forestiers : zones de buissons et de fourrés, les savanes arborées, les forêts de galeries, les forêts humides de basse altitude, les zones marécageuses, les forêts secondaires, les forêts d'escarpement, les forêts sèches de basses et de hautes altitudes, les zones mosaïques de montagne, et les forêts altitudinales de montagnes.

D'après Kingdon (1979), les hylochères sont rares dans les zones de forêt fermée, et occupent plutôt les zones mosaïques de forêts et de prairies herbeuses. Dans les montagnes Aberdare, ils sont communs au-dessus de 2000 mètres. À des altitudes plus basses, les phacochères sont plus communs et les hylochères plus rares.

D'après Viehl (2003), les hylochères du parc national de Queen Elizabeth en Ouganda fréquentent des habitats variés allant de la forêt à la savane ouverte, en passant par les marécages et les zones buissonneuses.

Les hylochères sont dépendants d'une source permanente d'eau de surface et d'une couverture végétale importante qui leur permet de s'abriter et de dormir. d'Huart (1978, 1993) caractérise l'hylochère comme une espèce écotonale (qui occupe les zones de transition entre différents milieux). Les ressources de différents types de végétation peuvent ainsi être exploitées dans une zone limitée (Meijaard et al., 2011).

Les hylochères sont présents dans les forêts de basses et hautes altitudes, mais toujours dans des milieux très humides. La distribution discontinue de l'hylochère en Afrique correspondrait à la distribution de son habitat privilégié (Sjarmidi & Gérard, 1988).

Les analyses des isotopes stables de l'oxygène sont congruentes avec un habitat humide et une forte dépendance à l'eau (Harris & Cerling, 2002).

Régime alimentaire

L'hylochère est sans aucun doute le suiné africain dont le régime alimentaire est le moins bien compris. Il a par exemple été caractérisé comme un brouteur de dicotylédones spécialisé par Ewer (1958a, 1970), comme un paisseur par Kingdon (1979), et comme un mangeur mixte de milieux fermés par Mendoza et al. (2002).

Viehl (2003) a observé une grande versatilité dans le choix des aliments, avec un total de 105 espèces de plantes consommées, incluant des graminées, des cypéracées, et des dicotylédones ligneuses (dont les hylochères ne consomment que les pousses et les feuilles tendres). Dans le parc national des Virungas, les hylochères se nourrissent principalement d'herbes (d'Huart, 1978, 1993), et consomment surtout cinq espèces d'herbes qui poussent dans les savanes.

Comme tous les suinés, les hylochères incorporent dans leur régime alimentaire une petite partie de matière animale : ils consomment notamment des reptiles, des mammifères, des œufs (d'Huart, 1978), des insectes et des larves trouvés dans les troncs pourris (d'Huart, 1978 ; Ewer, 1970), des os et de la viande de charognes (d'Huart, 1978 ; Kingdon, 1979).

La coprophagie est peu commune excepté chez les juvéniles qui sont friands de fèces d'éléphants (d'Huart, 1978 ; Meijaard et al., 2011).

Leur groin mou et peu mobile n'est pas bien adapté au fouissage (Ewer, 1970). La plupart des études suggèrent que le fouissage est une activité peu fréquente chez les hylochères (Copley, 1949 ; d'Huart, 1978 ; Viehl, 2003). Ewer (1970) a cependant suggéré que le fouissage pourrait être en partie effectué en utilisant les incisives inférieures qui présentent une usure particulière. Herring (1972) a observé que les muscles du rhinarium sont relativement réduits par rapport aux autres suinés africains, ce qui est congruent avec les observations de terrain.

La géophagie, ou consommation de sol riche en minéraux, est commune chez les hylochères du parc national des Virungas en RDC (d'Huart, 1978), mais n'a pas été observée par Viehl (2003) en Ouganda.

Ainsi, d'après les observations de terrain, les hylochères sont à la fois herbivores et folivores (Meijaard et al., 2011). Ils se nourrissent principalement d'herbes et de cypéracées, mais exploitent également les dicotylédones, et les graines. Contrairement aux autres suinés africains, ils consomment peu d'organes sous-terrains de plantes. Ce ne sont ni des animaux restreints aux forêts, ni des pousseurs stricts. Différentes espèces de plantes sont consommées selon les saisons (Viehl, 2003).

Les données isotopiques concernant les hylochères sont peu nombreuses. Harris & Cerling (2002) ont analysé les isotopes stables du carbone et de l'oxygène de l'émail de sept spécimens. Ils ont classé les hylochères dans la catégorie des « hyper-brouteurs » car ils présentent des valeurs de carbone caractéristiques des plantes en C₃. Ces analyses semblent légèrement en désaccord avec les observations de terrain qui décrivent les hylochères comme ayant un régime alimentaire beaucoup plus varié et contenant une part importante de graminées en C₄. Cette incongruence pourrait être liée au faible nombre d'échantillons ou à la haute altitude des localités de provenance des spécimens (trois des cinq localités étudiées sont situées à plus de 2000 m d'altitude). En effet, au dessus de 1300 m, les herbes C₃ sont plus abondantes (Livingston & Clayton, 1980) et rend donc difficile l'interprétation des valeurs isotopiques du carbone en termes de régime alimentaire.

Cerling & Viehl (2003) ont analysé les isotopes stables du carbone dans des poils d'hylochères du parc national de Queen Elizabeth. Ils ont observé des variations saisonnières de régime alimentaire montrant une consommation plus importante de graminées (jusqu'à 20 % de plantes en C₄) pendant les saisons des pluies.

Structure sociale

La structure sociale de l'hylochère consiste en des groupes familiaux stables non territoriaux. Ces groupes sont composés d'un mâle adulte dominant, de une à quatre femelles, et de leurs juvéniles. D'autres mâles sont parfois présents, mais dans ce cas, seul le mâle dominant a accès aux femelles pour la reproduction (d'Huart, 1978 ; Klingel & Klingel, 2004). Au total, les groupes varient de deux à plus d'une vingtaine d'individus dans le parc national Queen Elizabeth en Ouganda (Klingel & Klingel, 2004). Dans le parc national des Virungas en RDC, les groupes familiaux varient de 6 à 14 individus (d'Huart, 1978).

Type de combat entre mâles

Les hylochères mâles se battent de manière unique au sein des suinés africains actuels. Après avoir pris de l'élan sur quelques mètres, les mâles se donnent des coups de tête au niveau de l'os frontal. Contrairement aux genres *Potamochoerus* et *Phacochoerus*, les canines inférieures et supérieures ne sont pas utilisées pendant le combat (Kingdon, 1979 ; Meijaard et al., 2011).

3. *Phacochoerus*

Taxonomie

Phacochoerus africanus (Gmelin, 1788)

Ph. af. africanus (Gmelin, 1788)

Ph. af. aeliani Cretzschmer, 1828

Ph. af. massaicus Lönnberg, 1908

Ph. af. sundevallii Lönnberg, 1908

Phacochoerus aethiopicus (Pallas, 1766)

†*Phacochoerus ae. aethiopicus* (Pallas, 1766)

Phacochoerus ae. delamerei Lönnberg, 1909

L'histoire taxonomique de ce genre est très complexe et est résumée par Grubb & d'Huart (2010). L'espèce *Phacochoerus africanus* est très commune en Afrique et son écologie est relativement bien comprise. Cela contraste fortement avec la situation de l'espèce *Ph. aethiopicus* : elle a été longtemps considérée comme éteinte en Afrique, mais récemment, des travaux ont mis en évidence qu'elle était présente dans la Corne de l'Afrique (Grubb, 1993 ; Grubb & d'Huart, 2010). Pratiquement aucune information n'est disponible sur cette espèce. Ces vingt dernières années, divers auteurs ont attiré l'attention sur le besoin de l'étudier (Grubb, 1993 ; Vercammen & Mason, 1993 ; Wilhelmi et al., 2004 ; d'Huart & Grubb, 2005 ; deJong et al., 2009 ; Butynski & deJong, 2010 ; Cotterill, 2010 ; Grubb & d'Huart, 2010 ; Muwanika et al., 2012).

Les révisions taxonomiques récentes reconnaissent deux espèces : *Phacochoerus africanus* et *Ph. aethiopicus*. La première espèce est divisée en quatre sous-espèces. La seconde espèce ne comprend qu'une sous-espèce actuelle, mais une seconde sous-espèce s'est éteinte récemment, à la fin du XIX^{ème} siècle (Grubb, 1993 ; Grubb, 2005 ; Grubb & d'Huart, 2010 ; Meijaard et al., 2011).

Distribution

Le phacochère commun (*Phacochoerus africanus*) est largement réparti dans toute l'Afrique subsaharienne. Le phacochère du désert (*Ph. aethiopicus*) est restreint aux zones arides de l'Afrique orientale, et était également présent dans les zones arides en Afrique du Sud (Fig. 0.7.).

La sous-espèce *Phacochoerus af. africanus* est présente de la Mauritanie à l'Éthiopie. La sous-espèce *Ph. af. aeliani* a une distribution plus limitée : elle est restreinte à l'Erythrée, Djibouti, et le nord de la Somalie. La sous-espèce *Ph. af. massaicus* est connue en Afrique orientale et en Afrique centrale : au nord de l'Ouganda, au sud du Kenya, à l'est et au sud de la RDC, au Rwanda, au Burundi, en Tanzanie, en Zambie, au Malawi, et au nord du Mozambique. La sous-espèce *Ph. af. sundevallii* est présente en Afrique australe, au sud-ouest de l'Angola, au nord et à l'est de la Namibie, au nord du Botswana, au Zimbabwe, au sud du Mozambique, et dans certaines régions de l'Afrique du Sud (Grubb, 1993 ; Vercammen et al., 1993 ; Künzel et al., 2004 ; Meijaard et al., 2011).

La sous-espèce éteinte *Phacochoerus ae. aethiopicus* était présente à l'est de la province du Cap, dans la haute vallée de la rivière Orange, et la région du Kwazulu-Natal, en Afrique du Sud. La sous-espèce actuelle *Phacochoerus ae. delamerei* occupe le nord de la Somalie (ouest du Somaliland), le sud de la Somalie (Jubaland), l'est de l'Éthiopie (Ogaden),

l'est et la partie centrale du Kenya (jusqu'au parc national du Tsavo), au Kenya (Grubb, 1993 ; Vercammen et al., 1993 ; d'Huart & Grubb, 2001 ; Wilhelmi et al., 2004 ; deJong et al., 2009 ; Grubb & d'Huart, 2010 ; Meijaard et al., 2011 ; Obanda et al., 2011).

Caractères généraux

Les phacochères sont les suinés les plus onguligrades. Les membres sont donc relativement longs. Le cou est court et la tête est massive. Le corps est gris, en forme de tonneau. La peau est presque nue, mais présente une crête dorsale composée de poils noirs ou jaunâtres. La queue est maintenue verticale pendant le trot et est terminée par une petite touffe de poils (Meijaard et al., 2011). Des poils plus longs et blancs sont visibles sur la face.



Figure 0.7. Carte de répartition du genre *Phacochoerus* en Afrique. Modifié d'après Vercammen & Mason (1993).

Trois paires de protubérances (« warts ») sont facilement observables sur la face et donnent au phacochère son nom. Ces protubérances sont composées de tissu fibreux et sont placées au niveau de l'angle gonial de la mandibule, sur le côté du museau, et sous l'œil. Elles sont coniques chez *Phacochoerus africanus* et en forme de crochets chez *Ph. aethiopicus*. La fonction de ces protubérances est inconnue, mais elles sont idéalement placées pour protéger la face pendant les combats, ou pendant les déplacements sous les buissons épineux pour se nourrir (Ewer, 1958a ; Kingdon, 1979).

Phacochoerus aethiopicus est un peu plus petit que *Ph. africanus*. Son pelage est plus épars et plus court. L'extrémité des oreilles est repliée vers l'arrière, ce qui leur donne un aspect arrondi. Les glandes sous-orbitales sont gonflées. La forme générale de la tête est ovale alors qu'elle a la forme d'un diabololo chez *Ph. africanus* (d'Huart & Grubb, 2005).

Les phacochères sont sexuellement dimorphiques. Le phacochère du désert est plus dimorphique que le phacochère commun car les mesures crâniennes ne se recoupent pas chez les deux sexes (Meijaard et al., 2011). Le poids des mâles de *Phacochoerus africanus* varie entre 60 kg et 150 kg, alors que celui des femelles varie entre 50 kg et 75 kg (Meijaard et al., 2011). Aucune donnée de poids n'est disponible pour *Ph. aethiopicus*.

Ostéologie

Les phacochères présentent la structure crânio-mandibulaire la plus dérivée au sein des suinés actuels et fossiles. L'orbite est placée très dorsalement et caudalement sur le crâne (Figs. 0.8 & 0.9). La région post-orbitale est très courte. Le maxillaire est profond pour accommoder les troisièmes molaires très hypsodontes. L'arcade zygomatique est orientée très obliquement au plan sagittal du crâne, lui donnant un aspect triangulaire en vue dorsale. Le zygomatique de *Ph. aethiopicus* est plus robuste, et présente un sinus plus développé donnant une forme sphérique au zygomatique (d'Huart & Grubb, 2005). Les proportions du crâne sont similaires chez les deux espèces (Meijaard et al., 2011). Chez *Ph. aethiopicus*, les dépressions du sphénoïde sont très élargies, et la ride vomérienne est très haute, délimitant deux dépressions importantes (Fig. 0.8.). Chez *Ph. africanus*, les dépressions du sphénoïde sont petites, et deux canaux relient le basicrâne à la cavité endocrânienne (Fig. 0.9. ; d'Huart & Grubb, 2005).

Chez les deux espèces de *Phacochoerus*, la branche montante de la mandibule est très allongée et inclinée caudalement. Le processus coronoïde est réduit. La symphyse mandibulaire est très large et l'arcade incisive très plate (Figs 0.8 & 0.9).

La formule dentaire est 1/3I 1/1C 2/2P 3/3M pour *Ph. africanus*. Chez *Ph. aethiopicus*, les incisives sont toutes réduites et la formule dentaire est 0/0I 1/1C 2/2P 3/3M. Les incisives inférieures sont présentes mais vestigiales (elles ne percent pas à travers la gencive de l'animal). Les troisièmes molaires sont très allongées et hypsodontes, composées de nombreux piliers ovales allongés mésio-distalement et entourés de ciment (Fig. 0.4.). Chez *Ph. aethiopicus*, la fusion des racines est retardée par rapport à *Ph. africanus*. Chez ce dernier, les racines des paires de piliers mésiales se referment avant même que les piliers les plus distaux soient usés. Chez *Ph. aethiopicus*, les racines des premières paires restent ouvertes même quand tous les piliers de la couronne sont usés (Ewer, 1957). Les canines supérieures de *Ph. africanus* font entre 25 cm et 30 cm de long chez les mâles, alors que leurs canines inférieures mesurent environ 13 cm. Les canines inférieures et supérieures de *Ph. aethiopicus* sont moins courbées, les canines inférieures sont moins compressées labio-lingualement. La facette d'usure des canines inférieures est placée différemment (Ewer, 1957 ; Meijaard et al., 2011).

Écologie et comportement

Le phacochère du désert étant très mal connu, l'essentiel des informations données dans cette section concerne le phacochère commun. Les études de long terme les plus significatives de *Phacochoerus africanus* sont celles de Cumming (1975) et Treydte et al. (2006).

Habitat

Les phacochères sont les seuls suinés africains actuels clairement adaptés à des habitats ouverts (Luck, 1965). Ils sont diurnes et suivent un cycle d'activité de 12 heures suivant le rythme du soleil (Clough & Hassam, 1970 ; Leuthold, 1977).

Les phacochères communs occupent généralement les plaines de savane et les zones de broussailles épineuses (Copley, 1949 ; Cumming, 1975 ; Kingdon, 1979 ; Vercammen & Mason, 1993). Ils fréquentent également les zones boisées comme les forêts d'altitude des montagnes du Balé en Éthiopie, et les forêts de Djibouti, et les milieux arides comme la région des Danakil, en Éthiopie (Meijaard et al., 2011).

Les phacochères du désert fréquentent les zones arides de végétation ouverte. En Afrique orientale, ces zones correspondent aux zones de buissons et de fourrés décidus à *Acacia* et *Commiphora* de la région Somalie-Masai et aux semi-déserts, plaines herbeuses et steppes sub-désertiques de la région Somalie-Masai. Les phacochères du désert apprécient les plaines sur sols sableux et évitent les zones de relief. Leur habitat correspond aux zones

recevant entre 100 mm et 600 mm de précipitations annuelles. Le phacochère du désert n'est donc pas un vrai animal de désert, mais est tout de même plus spécialisé que le phacochère commun pour la vie dans les environnements arides (Meijaard et al., 2011).



Figure 0.8. Morphologie crânio-mandibulaire de l'espèce *Phacochoerus aethiopicus* (spécimen NHM 64.2150, mâle). À gauche, de haut en bas, vues latérale, dorsale et ventrale du crâne. À droite, de haut en bas, vue occipitale du crâne, vues latérale et dorsale de la mandibule.

Les phacochères dépendent de terriers sous-terrains pour s'abriter, dormir, mettre à bas, et réguler leur température (Clough & Hassam, 1970 ; Bradley, 1971 ; Kingdon, 1979 ; Vercammen & Mason, 1993). Ces terriers possèdent plusieurs chambres qui peuvent faire jusqu'à 70 cm de hauteur (Bradley, 1971). Certains auteurs ont suggéré que les phacochères

sont capables de creuser leurs propres terriers (Geigy, 1955 ; Clough & Hassam, 1970). Mais d'autres auteurs contredisent cette idée et déclarent qu'ils utilisent généralement les terriers abandonnés des oryctéropes, des hyènes ou des porc-épics (Thomas & Kolbe, 1942 ; Copley, 1949 ; Vercammen & Mason, 1993). Les juvéniles sont de mauvais thermo-régulateurs car ils n'ont ni pelage, ni couche de graisse sous-cutanée (Sowls & Phelps, 1966 ; Frädriich, 1965, 1974 ; Vercammen & Mason, 1993).

Les phacochères sont beaucoup moins dépendants de l'eau de surface que les autres suinés africains. En cas de sécheresse, ils peuvent exploiter les rhizomes des plantes succulentes et des bulbes (Vercammen & Mason, 1993). Cette dépendance plus faible à l'eau de surface est également confirmée par les analyses des isotopes stables de l'oxygène (Harris & Cerling, 2002).

À partir d'analyses d'échantillons d'émail, Harris & Cerling (2002) ont mis en évidence des valeurs isotopiques de l'oxygène plus positives que chez les genres *Potamochoerus* et *Hylochoerus*, ce qui est congruent avec l'habitat plus sec et ouvert des phacochères, et une moins grande dépendance à l'eau de surface.

Régime alimentaire

Les phacochères passent environ 68 % de leur temps d'activité à se nourrir (Somers & Rasa, 1997). La posture d'alimentation des phacochères est unique parmi les ongulés. Du fait de leur court cou, ils se déplacent en s'appuyant sur les carpes (« carpal kneeling »). Ce comportement est inné chez les juvéniles et se traduit par des callosités présentes au niveau des carpes. Ces callosités sont visibles dès le stade embryonnaire (Kingdon, 1979).

Les phacochères communs sont caractérisés comme étant des paiseurs. Kingdon (1979) a observé qu'ils consommaient principalement des herbes pérennes courtes, mais aussi des fougères, des fruits, des cypéracées (voir aussi Vercammen & Mason, 1993), et des racines. Les phacochères sont des vrais spécialistes des herbes, les consommant à tous leurs stades de développement. Ils préfèrent généralement les zones d'herbes courtes (Bigourdan, 1948 ; Guiraud, 1948 ; Copley, 1949 ; Ewer, 1958a ; Clough & Hassam, 1970). Ils sont cependant également ouverts à d'autres sources d'alimentation qui sont temporairement ou localement abondantes (Cumming, 1975). Les phacochères sont parfois nuisibles aux récoltes, par exemple, aux cultures de riz en Tanzanie (Geigy, 1955).

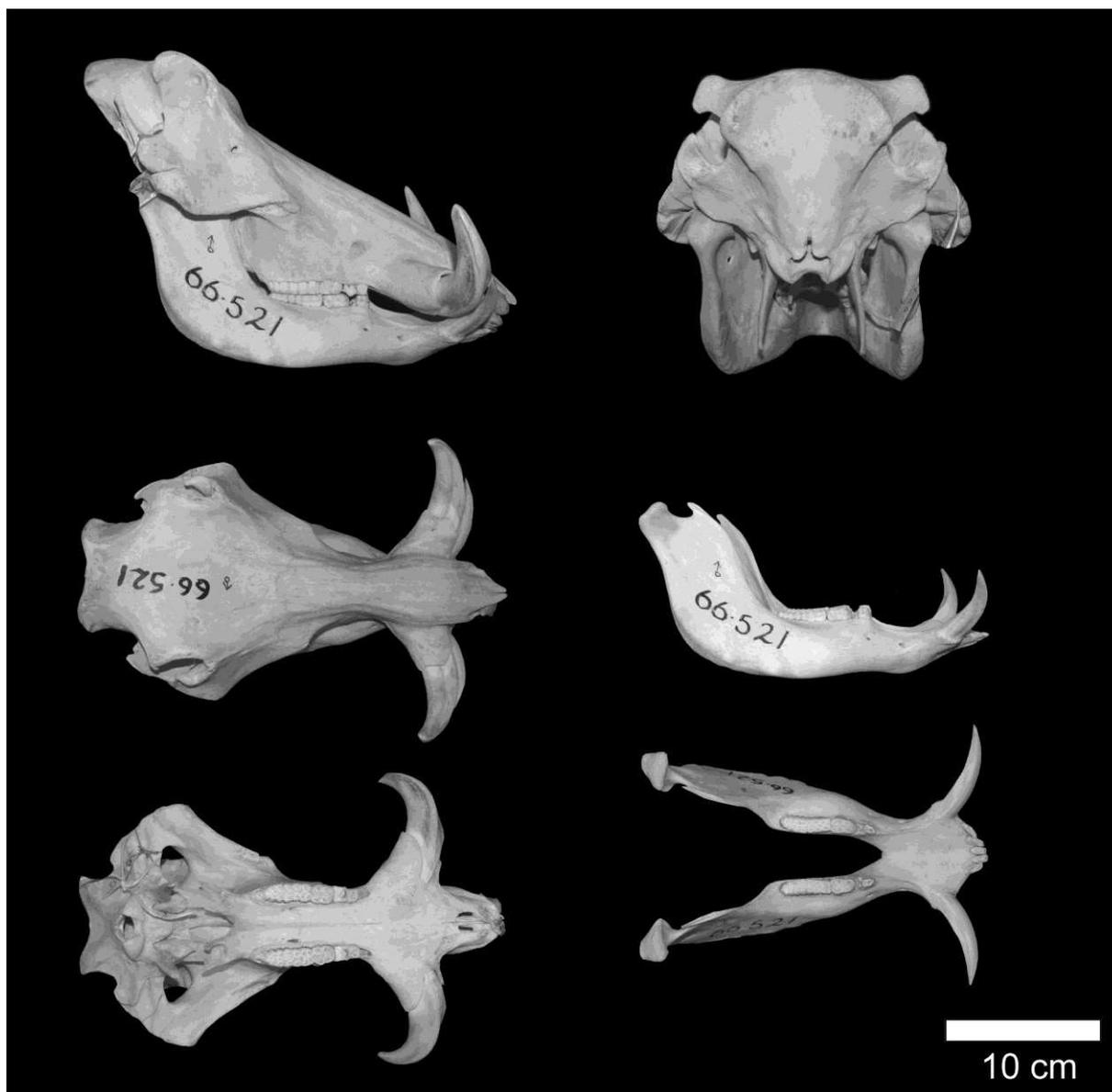


Figure 0.9. Morphologie crânio-mandibulaire de l'espèce *Phacochoerus africanus* (spécimen NHM 66.521, mâle). À gauche, de haut en bas, vues latérale, dorsale et ventrale du crâne. À droite, de haut en bas, vue occipitale du crâne, vues latérale et dorsale de la mandibule.

Les phacochères consomment également des dicotylédones, mais plus rarement. Sur 600 pellettes fécales examinées par Cumming (1975), seules 15 contenaient des restes de dicotylédones. Ils mangent occasionnellement les fruits de l'arbuste *Hexalobus* (Cumming, 1975) et des figues tombées (Ewer, 1958a).

De manière opportuniste, les phacochères consomment également des restes d'origine animale : invertébrés, charognes, petits vertébrés, et poissons (Cumming, 1975 ; Kingdon, 1979 ; Adjin et al., 2011). Sur 600 pellettes fécales, Cumming (1975) en a observé deux qui contenaient des petits os. Il a également observé que les phacochères apprivoisés mangent de

la viande crue. Ils tuent et mangent des serpents, consomment des carcasses et mâchent des os (Deane, 1962 ; Cumming, 1975). Field (1970) a également observé de la coprophagie.

Le régime alimentaire des phacochères communs est fortement saisonnier. Pendant la saison humide, ils consomment principalement des brins d'herbes alors que pendant la saison sèche, ils dépendent principalement de racines et rhizomes de graminées qu'ils récupèrent en fouissant le sol (Cumming, 1975). Le fouissage est effectué en utilisant le rhinarium et les sabots (et les canines supérieures pour Copley, 1949). Cela leur permet de survivre quand la nourriture de surface se fait plus rare. La consommation de ressources animales (viande et os des charognes) est également plus importante pendant la saison sèche (Kingdon, 1979).

Mgqtsa (2010) a étudié une population de phacochères communs en Afrique du Sud et a observé une diversité de plantes consommées et une consommation de fougères et de dicotylédones (buissons) plus importantes pendant la saison sèche.

Ces variations saisonnières n'ont pas été observées par Treydte et al. (2006) sur une population de phacochères communs fréquentant un ancien ranch en Tanzanie. Tout au long de l'année, les individus se nourrissaient presque exclusivement des herbes riches en nutriments de l'ancien ranch (terrains fertilisés par les fèces du bétail).

Aucune données directe n'existe sur le régime alimentaire de *Phacochoerus aethiopicus*. D'après sa morphologie dentaire, il est probable qu'il soit encore plus spécialisé pour un régime alimentaire herbivore que le phacochère commun. Il est nuisible aux récoltes dans le sud de la Somalie (Meijaard et al., 2011).

Les analyses des isotopes stables du carbone de Harris & Cerling (2002) confirment les observations de terrain en indiquant une régime alimentaire très fortement dominé par les plantes C₄ (graminées).

De même, Treydte et al. (2006) ont analysé les isotopes stables du carbone dans les fèces des phacochères communs de Tanzanie, et ont conclu à des pourcentages de graminées allant de 77 % à 98 % selon les zones étudiées. Dans les zones les plus riches en nutriments (ancien ranch), les variations saisonnières sont peu importantes et le régime alimentaire est presque exclusivement composé d'herbes C₄. Dans les zones plus pauvres (en dehors de l'ancien ranch), le pourcentage d'herbes dans le régime alimentaire est plus faible (environ 77 %) et les variations saisonnières sont plus importantes : le pourcentage d'herbes C₄ diminue pendant la saison sèche, ce qui semble correspondre à une consommation plus importante de fougères (plantes C₃).

Nyafu (2009) a exploré les différences de régime alimentaire en Afrique du Sud entre les espèces *Phacochoerus aethiopicus* et *Ph. africanus* à partir d'analyses des isotopes stables

du carbone de l'émail. Il a utilisé l'émail de dents modernes de *Ph. africanus* et de dents fossiles de *Ph. aethiopicus*. Il a trouvé des valeurs d'isotopes stables du carbone significativement plus élevées pour le phacochère du désert suggérant qu'il avait un régime alimentaire encore plus spécialisé dans la consommation d'herbes que le phacochère commun.

Structure sociale

Les phacochères communs forment des petites unités familiales matriarcales avec une ou plusieurs femelles adultes et les juvéniles. Les mâles adultes sont soit solitaires, soit regroupés entre célibataires (Vercammen & Mason, 1993 ; Somers et al., 1995). D'après Somers et al. (1995), la petite taille des terriers pourrait être un des facteurs influençant la taille des groupes familiaux.

Les données concernant le phacochère du désert sont très rares. Wilhelmi et al. (2004) ont observé dans le sud-est de l'Éthiopie des groupements de cinq à huit individus dans les zones buissonneuses, et des groupements plus importants (jusqu'à 30 individus) près des points d'eau (Meijaard et al., 2011).

Type de combat entre mâles

Les phacochères mâles utilisent un type de combat intermédiaire entre celui des potamochères et des hylochères. Comme les hylochères, ils prennent souvent quelques mètres d'élan pour rentrer dans l'adversaire canines supérieures contre canines supérieures. Ensuite, les deux adversaires luttent en se poussant avec les canines entrecroisées. Ils essaient finalement de déséquilibrer leur adversaire et de lui asséner des coups latéraux de canines inférieures dans la face à la manière des potamochères (Kingdon, 1979).

4. Remarques sur la conservation des suinés africains

Aucune des espèces de suinés africains actuels n'est considérée en danger par l'IUCN. Les suinés sont des espèces prisées pour le commerce de viande brousse, en particulier les potamochères. Leur taux de reproduction élevé leur permet cependant de compenser les pertes d'effectifs liés à la chasse.

Potamochoerus porcus est relativement commun et abondant. Cette espèce très adaptable voit ses effectifs augmenter dans les zones en cours de déforestation car ils y trouveraient des nourritures plus variées, et leurs prédateurs seraient moins nombreux. Aucune des deux espèces de *Potamochoerus* n'est considérée en danger par l'IUCN bien que

les effectifs globaux de *Po. porcus* déclinent, et que la distribution de *Po. larvatus* soit fragmentée dans certaines zones.

Les hylochères sont en revanche beaucoup plus vulnérables à la déforestation que les potamochères. La situation se détériore rapidement notamment pour la sous-espèce ouest-africaine (Meijaard et al., 2011).

Le phacochère du désert est abondant localement, commun dans la région de l'Ogaden. La compétition pour les pâturages et les points d'eau avec les hommes et leur bétail pourrait être un facteur limitant dans ces zones très arides (Meijaard et al. 2011).

Muwanika et al. (2012) se sont intéressés à la variation génétique au sein de la sous-espèce *Phacochoerus aethiopicus delamerei*. Ils ont mis en évidence une variation comparable à celle connue chez *Phacochoerus africanus*, ce qui suggère que le patrimoine génétique du phacochère du désert n'est pas appauvri malgré son extinction dans une partie de son aire de répartition originelle.

Les suinés sont très sensibles à certaines maladies comme la peste bovine qui a déjà eu un impact important dans le passé sur les populations d'hylochères et de phacochères du désert. Les suinés sauvages africains peuvent transmettre des maladies aux populations de porcs domestiques. En particulier, ils sont porteurs sains d'une maladie virale aux conséquences catastrophiques sur les porcs domestiques : « African Swine Fever ». Cette maladie d'origine africaine s'est propagée dans le monde entier, avec des conséquences économiques importantes (Jori et Bastos, 2009)

IV. Présentation des suinés fossiles africains

1. Paléobiodiversité et relations de parenté des suinés africains

Depuis la fin du XIX^{ème} siècle, de nombreux fossiles de suinés ont été collectés dans les sites plio-pléistocènes africains, en particulier en Afrique orientale et en Afrique du Sud (Cooke, 1978b ; Harris & White, 1979). Plusieurs dizaines de taxons ont été créés (e.g., Leakey, 1942 ; Arambourg, 1943 ; Leakey, 1943 ; Ennouchi, 1954 ; Singer & Keen, 1955 ; Keen & Singer, 1956 ; Leakey, 1958), résultant en une prolifération de synonymes et une grande confusion concernant la taxonomie et la phylogénie des suinés africains. Les spécialistes des suinés Tim White, John Harris, et Basil Cooke ont effectué des révisions

taxonomiques détaillées de tout le matériel africain (White & Harris, 1977 ; Cooke, 1978b ; Cooke & Wilkinson, 1978 ; Harris & White, 1979 ; Cooke, 1985).

Dans ces travaux qui font depuis référence, ces auteurs ont drastiquement réduit le nombre de taxons de suinés considérés valides : cinq genres et dix espèces pour Harris & White (1979), sept genres et quinze espèces pour Cooke (1978b). Ce dernier a tendance à diviser les lignées en plusieurs chrono-espèces et à reconnaître plus de différences entre les faunes d'Afrique orientale et celles d'Afrique australe. Au contraire, Harris & White (1979) ont tendance à accentuer la continuité morphologique et temporelle au sein des lignées phylétiques en ne les divisant pas en chrono-espèces, et ils reconnaissent les mêmes espèces dans toute l'Afrique.

Notons que les seules analyses utilisant des méthodes modernes de cladistique pour reconstruire la phylogénie des suinés africains sont celles de Geraads (1993, 2004) et sont limitées aux genres *Kolpochoerus*, *Potamochoerus*, *Hylochoerus*, et *Phacochoerus*. Les autres études présentent des arbres phylogénétiques synthétiques (White & Harris, 1977 ; Harris & White, 1979 ; Cooke, 1978b ; Bender, 1992 ; Brunet & White, 2001 ; Pickford, 2012), mais ils ne sont pas testés à l'aide d'algorithmes de parcimonie. Ces études suivent cependant les principes de la cladistique qui consiste à rapprocher les taxons sur la base de caractères dérivés partagés. Les termes « groupe-frère » et « clade » sont tout de même utilisés dans les sections suivantes pour décrire les différentes hypothèses phylogénétiques.

La plupart des études s'accordent sur la division des suinés africains en deux clades principaux : 1) *Kolpochoerus-Hylochoerus* ; 2) *Metridiochoerus-Phacochoerus*. La position du genre *Potamochoerus* est plus incertaine : ce genre pourrait être un proche parent de *Kolpochoerus*, ou représenter le groupe-frère du clade regroupant les clades *Kolpochoerus-Hylochoerus* et *Metridiochoerus-Phacochoerus* (White & Harris, 1977 ; Cooke, 1978b ; Cooke & Wilkinson, 1978 ; Harris & White, 1979 ; Bishop, 2010 ; Pickford, 2012).

Les plus anciens fossiles de suinés africains datent du Pliocène ancien, aux environs de 5,5 Ma (Brunet & White, 2001). Les fossiles de suinés récemment décrits par Pickford (2012) pourraient être un peu plus anciens et dater de la fin du Miocène. Leur origine serait eurasiatique, mais peu d'études ont abordé cette question (Brunet & White, 2001 ; Haile-Selassie & Simpson, 2012 ; Pickford, 2012).

2. Le genre *Potamochoerus*

Taxonomie et registre fossile

La position phylogénétique du genre *Potamochoerus* n'est pas bien résolue. D'après Cooke (1978b), ce genre est proche du genre fossile *Kolpochoerus*. White & Harris (1977) et Harris & White (1979) reconnaissent *Potamochoerus* comme une lignée séparée des autres groupes fossiles, mais ils incluent dans *Potamochoerus* des spécimens désormais considérés comme appartenant au genre *Kolpochoerus* (Cooke, 1978a). White (1995) considère *Potamochoerus* comme un descendant potentiel de l'espèce pliocène *K. afarensis*. Bender (1992) place *Potamochoerus* en groupe-frère du genre sud-africain *Potamochoeroides*, ce clade étant groupe-frère d'un clade comportant les groupes *Kolpochoerus-Hylochoerus* et *Metridiochoerus-Phacochoerus*. En se basant sur une analyse cladistique, Geraads (1993) place *Potamochoerus* au sein du clade *Kolpochoerus-Hylochoerus*. Ce résultat n'a pas été retrouvé dans l'analyse de Geraads (2004) où *Potamochoerus* est le groupe-frère du clade *Kolpochoerus-Hylochoerus*.

Se basant sur les résultats de l'analyse cladistique de Geraads (1993), Cooke (1997) et Bishop (2010, 2011) ont placé l'espèce *Kolpochoerus afarensis* dans le genre *Potamochoerus*. Cooke (2007) est revenu sur sa décision et a replacé cette espèce dans le genre *Kolpochoerus*.

Le registre fossile du genre *Potamochoerus* est très mal connu. Pendant de très nombreuses années, ce genre a servi de taxon-poubelle pour toutes les sortes de suinés fossiles présentant des caractères plésiomorphes de la denture : rétention d'une formule dentaire complète ou quasi-complète, dents bunodontes, brachyodontes, et courtes, émail épais et schéma d'usure simple (Harris & White, 1979 ; White, 1995).

Des espèces présentant des troisièmes molaires simples et peu allongées sont désormais placées dans le genre fossile *Kolpochoerus* (*K. deheinzeli*, *K. cookei*, *K. afarensis*, et *K. majus*) mais elles avaient été placées dans un premier temps dans le genre *Potamochoerus* sur la base de restes dentaires fragmentaires (Hopwood, 1934 ; Harris & White, 1979).

Le reste le plus ancien attribué à *Potamochoerus* en Afrique proviendrait de « Jacovec Cavern », à Sterkfontein en Afrique du Sud, et daterait d'environ 4 Ma. Il consiste en un fragment de mandibule avec P₃-P₄ très usées (Kibii, 2004 ; Reynolds & Kibii, 2011). Ce fragment peu diagnostique n'est vraisemblablement pas identifiable au niveau générique et son attribution au genre *Potamochoerus* n'est pas testable.

Plusieurs espèces attribuées au genre *Potamochoerus* ont été décrites en Asie : *Po. chihnsienensis*, *Po. palaeindicus*, *Po. theobaldi*, *Po. parvulus*, et *Po. nodosarius* (Pilgrim, 1926 ; Lee, 1963 ; Chang, 1974 ; Han, 1987). Barry et al. (1982) mentionnent également des spécimens attribués à *Potamochoerus* sp. dans les Siwaliks au Pakistan. Made (2011) ne considère qu'aucunes de ces espèces n'appartiennent au genre *Potamochoerus*.

Une nouvelle espèce fossile, *Potamochoerus magnus*, a été récemment créée par Arribas & Garrido (2008) à partir de restes crânio-mandibulaires et dentaires provenant du site de Fonelas P-1, daté à environ 2 Ma, dans le Pléistocène d'Espagne. Les caractères crâniens et dentaires de cette espèce s'accordent bien avec ceux des espèces actuelles de *Potamochoerus* malgré une taille plus importante. L'identification en tant que *Potamochoerus* pourrait donc être valable. Cependant, Made (2011) considère cette espèce comme appartenant au genre *Sus*.

Origine

D'une manière générale, les différents auteurs ne s'accordent pas sur l'ancienneté du genre *Potamochoerus*. White (1995) ne reconnaît que des formes récentes datant du Pléistocène récent, alors que Bishop (2010) et Harris & Liu (2007) estiment que ce genre est connu dans le registre fossile africain et asiatique depuis le Pliocène.

Récemment, Pickford (2012) a proposé que le genre *Potamochoerus* pourrait être dérivé de la sous-famille des tétraconodontinés, de l'espèce "*Sus*" *provincialis*, ou du genre *Dasychoerus*. Il accentue particulièrement la première hypothèse déclarant que les tétraconodontinés partageraient avec le genre *Potamochoerus* les caractères crânio-mandibulaires et dentaires suivants : des premières et deuxième prémolaires plus courtes et plus basses que les troisièmes et quatrièmes molaires, une canine inférieure scrofique (face distale plus importante que la face labiale : définition dans Made, 2010), des molaires simples et bunodontes, et une morphologie du zygomatic et de l'apophyse supra-canine similaires. Les caractères dentaires mentionnés sont communs chez les Suinae, et les caractères crâniens ne sont ni décrits, ni illustrés. Il est donc difficile d'évaluer cette hypothèse. Elle est cependant peu vraisemblable puisqu'elle contredirait l'ensemble des études précédentes établissant l'appartenance de *Potamochoerus* à la sous-famille des Suinae et des différences importantes entre Suinae et Tetraconodontinae (e.g., Cooke & Wilkinson, 1978 ; Harris & White, 1979 ; Orliac et al., 2010).

3. Le clade *Metridiochoerus-Phacochoerus*

Taxonomie

Harris & White (1979) et White (1995) reconnaissent quatre espèces : *Metridiochoerus andrewsi*, *M. compactus*, *M. hopwoodi*, et *M. modestus*. D'après ces auteurs, l'espèce *Potamochoeroides shawi* d'Afrique du Sud est un synonyme de *M. andrewsi*.

Cooke (1978b) reconnaît également *Metridiochoerus compactus* (qu'il maintient cependant dans le genre *Stylochoerus*), *M. hopwoodi*, et *M. modestus*. Il divise *M. andrewsi* en trois espèces : *M. jacksoni*, *M. nyanzae*, et *M. andrewsi*, et reconnaît *Potamochoeroides shawi* comme un taxon séparé, placé en groupe-frère des espèces de *Metridiochoerus*. Cooke (2005) replace *Potamochoeroides shawi* dans le genre *Metridiochoerus*, mais lui réserve un statut spécifique distinct de *M. andrewsi*.

Seul Bender (1992) ne considère pas que le genre *Potamochoeroides* est un proche-parent du groupe *Metridiochoerus-Phacochoerus*. Il place ce genre comme groupe-frère de *Potamochoerus*. Les comparaisons détaillées de la morphologie crânio-mandibulaire et dentaire de *Potamochoeroides* et de *Metridiochoerus* effectuées par Cooke (2005) ne laissent cependant pas de doute que *Potamochoeroides* représente une forme primitive de *Metridiochoerus* même si la nature précise de ses relations avec les formes d'Afrique orientale reste incertaine.

Origine du groupe

Les plus anciens fossiles de *Metridiochoerus* proviennent de la formation d'Usno, dans le sud de l'Éthiopie, et sont datés à environ 3,4 Ma (White et al., 2006a). Ces auteurs proposent une origine eurasiatique du genre, mais sans spécifier d'ancêtre potentiel.

Pickford (2012) propose que le genre *Metridiochoerus* dérive de l'espèce "*Sus*" *provincialis* du Pliocène ancien d'Europe. Il base cette proposition sur des caractères crânio-dentaires qui seraient similaires entre "*Sus*" *provincialis* et le genre *Potamochoeroides* de Makapansgat en Afrique du Sud. Cependant, étant donné que ces caractères ne sont ni illustrés, ni décrits, cette proposition n'est pour l'instant pas évaluable. La figure 8 de Pickford (2012) représente des spécimens dentaires de "*Sus*" *provincialis*. Ces spécimens ne montrent aucune ressemblance particulière avec les fossiles de *Metridiochoerus* (*Potamochoeroides* inclus).

Made (2011) propose une relation phylogénétique proche entre le genre africain *Metridiochoerus* et certains suinés fossiles eurasiatiques de la tribu des Hippohyini.

Metridiochoerus et certains taxons d'Hippohyini partageraient des troisièmes molaires hypsodontes, un schéma d'usure des molaires similaire, et d'autres caractères des prémolaires. Cette hypothèse semble à première vue intuitive, les Hippohyini étant les seuls suinés eurasiatiques à troisièmes molaires hypsodontes. Cependant, les spécimens de *Metridiochoerus* les plus anciens d'Afrique décrits par White et al. (2006a) sont moins hypsodontes que les spécimens de *Metridiochoerus* plus récents. Cela pourrait indiquer que le caractère d'hypsodontie soit convergent entre *Metridiochoerus* et les Hippohyini. Les autres caractères proposés par Made (2011) devraient également être évalués.

Origine et registre fossile du genre *Phacochoerus*

Comme noté par Harris & White (1979) et White (1995), les dents recouvertes de ciment, comme celles des genres *Hylochoerus* et *Phacochoerus*, ou celles des équidés, se fossilisent parfois très rapidement, avec pour résultat l'incorporation de spécimens modernes ou sub-fossiles dans les collections de surface des assemblages plus anciens. Il convient donc d'être prudent avec les descriptions de fossiles de *Phacochoerus* (et également d'*Hylochoerus*) dans des sites anciens quand ces restes sont peu nombreux et présentent des fossilisations différentes de celles des autres fossiles.

Les fossiles les plus anciens de *Phacochoerus* seraient des dents isolées trouvées dans le membre C (daté à environ 2,8 Ma-2,5 Ma) de la formation de Shungura, en Éthiopie (Cooke, 1976). Ces spécimens sont rares, isolés et présentent des fossilisations souvent différentes de celles des autres fossiles trouvés dans les mêmes sites : ils pourraient provenir de la formation de Kibish dont les sédiments datés du Pléistocène récent affleurent dans les mêmes zones. Ce cas correspond aux conditions énoncées par White (1995) et doit être traité avec prudence.

Les fossiles provenant du membre Bouri de la formation de Daka (daté à environ 1 Ma) sont les plus anciens restes indiscutables trouvés de *Phacochoerus*, et comprennent une mandibule relativement complète trouvée in situ (Gilbert, 2008). D'autres restes de *Phacochoerus* (dents isolées et une mandibule relativement complète) ont également été trouvés dans les dépôts du Pléistocène récent de la formation de Kibish en Éthiopie (Assefa et al., 2008). Les fossiles de Daka et de Kibish n'ont pas été attribués à une espèce particulière.

D'autres restes fossiles plus complets (crânes complets, mandibules, et dents isolées) de *Phacochoerus* ont été attribués à l'espèce fossile *Ph. antiquus* relativement répandue dans les sites pléistocènes d'Afrique australe et d'Afrique orientale (Ewer, 1957 ; White, 1995).

Cette espèce serait intermédiaire morphologiquement entre *M. modestus* et les espèces modernes de *Phacochoerus*.

Les fossiles des deux espèces actuelles *Phacochoerus africanus* et *Ph. aethiopicus* sont abondants (essentiellement des restes gnatho-dentaires) dans les sites du Pléistocène récent d'Afrique du Sud. Ewer (1957) a été parmi les premières à distinguer ces deux espèces d'après des caractères dentaires.

Des fossiles (essentiellement des dents isolées) de *Phacochoerus* ont été trouvés en Afrique septentrionale dans des dépôts datant du Pléistocène récent (e.g., Raynal et al., 2008), témoignant d'une répartition géographique plus vaste de ce genre en Afrique à cette époque. Par ailleurs, une espèce fossile nommée *Ph. garrodae* a été décrite à partir d'une M³ isolée trouvée en Palestine dans un site datant du Pléistocène récent et constitue la seule preuve de ce genre en dehors de l'Afrique (Bate, 1934).

L'espèce *Metridiochoerus modestus* présente de nombreux caractères crânio-mandibulaires et dentaires similaires à ceux du genre *Phacochoerus*, ce qui suggère une relation de parenté proche (Cooke, 1982 ; Harris & White, 1979 ; White, 1995). Les détails de l'origine du genre *Phacochoerus* sont cependant encore ignorés. La coexistence de *M. modestus* et de *Phacochoerus* dans le membre Daka de la formation de Bouri (zone d'étude du Middle Awash) indiquerait que leur relation n'est pas simplement un lien d'ancêtre à descendant (Gilbert, 2008). Le genre *Phacochoerus* pourrait avoir dérivé de *M. modestus* par un épisode de cladogénèse bourgeonnante (avec continuation de l'espèce-mère : Foote, 1996) ou il pourrait être le groupe-frère de *M. modestus* et dériver d'un ancêtre commun assez similaire à cette dernière espèce.

4. Le clade *Kolpochoerus-Hylochoerus*

Taxonomie

Jusqu'à la fin des années 70, ce genre était appelé *Mesochoerus*. Cooke (1978b) a établi que le genre *Kolpochoerus* créé par Van Hoepen et Van Hoepen en 1932 avait priorité sur le genre *Mesochoerus* créé en 1941 par Shaw et Cooke. Les espèces du genre *Kolpochoerus* généralement reconnues sont : *K. deheinzlini*, *K. cookei*, *K. afarensis*, *K. limnetes* (aussi appelé *K. heseloni*), *K. olduvaiensis*, *K. paiceae*, *K. majus*, et *K. phacochoeroides* (White, 1995 ; Geraads et al., 2004a ; Bishop, 2010). Certains auteurs reconnaissent également l'espèce *K. maroccanus* (Geraads et al., 2004a ; Chaid-Saoudi et al.,

2006). Récemment, Haile-Selassie & Simpson (2012) ont créé une nouvelle espèce nommée *K. millensis*. Pickford (2012) reconnaît également l'espèce *K. falconeri* en Asie.

1) La lignée *Kolpochoerus limnetes / olduvaiensis*

L'espèce la mieux connue du genre est sans aucun doute *Kolpochoerus limnetes*. Elle est très abondante dans les sites du bassin du Turkana (formations de Shungura et de Koobi Fora), et est également connue dans de nombreux autres sites africains du Plio-Pléistocène (Cooke, 1978b ; Harris & White, 1979 ; White, 1995). La lignée phylétique *K. limnetes* a joué un rôle déterminant dans les corrélations biochronologiques des sites à hominidés dans les années 60-70, avec notamment l'épisode du tuf KBS de Koobi Fora (Cooke, 1976 ; White & Harris, 1977 ; Hay, 1980). Les différents auteurs ont mis en évidence l'élongation et la complexification progressive des troisièmes molaires au cours du temps (Cooke, 1978b ; Harris & White, 1979 ; Cooke, 2007).

L'holotype de *Kolpochoerus limnetes* est une M³ provenant de la formation de Kairo, en Ouganda (Hopwood, 1926). Son attribution au genre *Kolpochoerus* a été contestée par Pickford (1994). D'après la préservation et la morphologie de ce spécimen, Pickford (1994) suggère qu'il s'agirait d'un spécimen de *Nyanzachoerus*, un genre de tétraconodontiné. Il recommande donc d'utiliser le nom *K. phacochoeroides* à la place de *K. limnetes*.

Cooke (1997) a comparé l'holotype de *K. limnetes* avec des fossiles de *Nyanzachoerus* et des fossiles de *Kolpochoerus* et a conclu que, morphologiquement et morphométriquement, l'holotype appartenait bien au genre *Kolpochoerus*. Cependant, étant donné les doutes soulevés par Pickford (1994) sur la provenance stratigraphique de ce spécimen, Cooke (1997) conseille d'utiliser le nom *Kolpochoerus heseloni* pour les spécimens précédemment attribués à *K. limnetes*. Il n'a pas retenu l'appellation *K. phacochoeroides* suggérée par Pickford (1994), car il considère que cette dernière espèce, nommée d'après des spécimens d'Afrique septentrionale, est valide et différente des spécimens de *K. limnetes* d'Afrique orientale (voir ci-dessous).

Une partie des études ultérieures ont suivi cette suggestion de Cooke (1997) : e.g., Geraads et al., 2004a ; Bishop, 2010 ; Haile-Selassie & Simpson, 2012. La couleur de préservation des fossiles étant très variable au sein d'un ensemble géologique, au sein d'une localité fossilifère, et même au sein d'un fossile, l'invalidation d'un nom d'espèce ne me semble pas cependant pas justifiable si elle est basée uniquement sur ce critère. De plus, l'holotype de *K. limnetes* n'est pas un fossile isolé puisque d'autres fossiles dentaires et crânio-mandibulaires de *K. limnetes* provenant de la formation de Kairo ont été décrits par

Cooke et Coryndon (1970). J'utiliserai donc le nom *K. limnetes*, et non *K. heseloni*, dans cette thèse (comme dans White, 1995 ; Brunet & White, 2001 ; Suwa et al., 2003 ; Gilbert, 2008).

Les spécimens les plus anciens de *Kolpochoerus limnetes* proviennent du membre B de la formation de Shungura et sont datés à environ 2,95 Ma (White, 1995). Ces spécimens présentent des troisièmes molaires de petite taille, bunodontes, brachyodontes, et peu complexes (Harris & White, 1979). La transition progressive entre ces spécimens anciens et les spécimens plus récents (présentant des troisièmes molaires beaucoup plus allongées et plus hypsodontes) s'effectuerait entre 1,8 Ma et 1,6 Ma (White, 1995 ; Cooke, 2007). Certains auteurs considèrent cette transition anagénétique comme étant graduelle et conservent les spécimens récents dans l'espèce *K. limnetes* (Harris & White, 1979 ; Harris, 1983). D'autres auteurs considèrent que les spécimens récents sont suffisamment différents morphologiquement et morphométriquement des spécimens anciens pour mériter un statut spécifique différent et les attribuent à la chrono-espèce *K. olduvaiensis* (Cooke, 1978b ; Cooke & Wilkinson, 1978 ; Geraads et al., 2004a ; Gilbert, 2008 ; Bishop, 2010). La limite entre les chrono-espèces *K. limnetes* et *K. olduvaiensis* est définie par Leakey en 1942 comme correspondant à l'acquisition de cinq paires de piliers principaux sur les M₃. D'après Harris & White (1979), cette transition est totalement arbitraire.

Bishop (2011) a décrits des spécimens de *Kolpochoerus limnetes* (appelé *K. heseloni* dans son étude) provenant des sites de Laetoli en Tanzanie. Ces spécimens provenant de l'unité supérieure des « Laetolil Beds » sont datés radiochronologiquement entre 3,8 Ma et 3,6 Ma (Deino, 2011), et seraient donc les plus anciens connus en Afrique. L'âge ancien de ces spécimens contraste fortement avec leur grade évolutif relativement avancé (longueur et complexité de la M₃ semblables à celui des spécimens provenant des membres D à J de la formation de Shungura, datés entre 2,5 Ma et 1,5 Ma). Leur morphologie et leur taille sont totalement différents de ceux des spécimens contemporains de *Kolpochoerus* (espèces *K. deheinzellini*, *K. millensis*, et *K. afarensis*). Cela suggérerait un problème soit au niveau stratigraphique, soit au niveau de l'identification taxonomique.

Kolpochoerus paiceae est une autre espèce à morphologie dentaire très dérivée, et globalement similaire à *K. olduvaiensis*. Elle est connue en Afrique du Sud et au Zimbabwe (Broom, 1931 ; Singer & Keen, 1955 ; Keen & Singer, 1956 ; Hendey & Cooke, 1985). D'après Harris & White (1979) et White (1995), cette espèce est conspécifique avec la lignée *K. limnetes* sensu lato (incluant *K. olduvaiensis*) d'Afrique orientale.

2) *Kolpochoerus phacochoeroides*

L'espèce *Kolpochoerus phacochoeroides* a été décrite en 1884 par Thomas sous le nom *Sus phacochoeroides* à partir de restes provenant du site d'Aïn el Bey en Algérie. Geraads (1993, 2004) a transféré cette espèce dans le genre *Kolpochoerus* et a décrit en détail de très nombreux nouveaux fossiles (dont des restes crânio-mandibulaires subcomplets) provenant du site marocain d'Ahl al Oughlam. Certains auteurs ne reconnaissent pas cette espèce comme étant différente de la lignée *K. limnetes* d'Afrique orientale (e.g., Harris & White, 1979 ; Pickford, 1994). Les études de Geraads (1993, 2004) et Cooke (1997) ont cependant mis en évidence des différences importantes entre les spécimens d'Ahl al Oughlam et ceux des espèces de *Kolpochoerus* d'Afrique orientale, ce qui confirmerait le statut spécifique de cette forme endémique à l'Afrique septentrionale.

Le site d'Ahl al Oughlam serait daté biochronologiquement à environ 2,5 Ma, cette corrélation biochronologique étant effectuée en partie d'après le degré d'évolution dentaire (allongement et complexité des troisièmes molaires) de l'espèce *Kolpochoerus phacochoeroides* (Geraads, 1993).

Contrairement à Harris & White (1979), White (1995) reconnaît la nécessité de donner un nom d'espèce différent aux chrono-espèces dérivées de *Kolpochoerus limnetes*, i.e. *K. olduvaiensis* et *K. paiceae* (qui sont d'après lui conspécifiques) et les place en synonymie sous le nom *K. phacochoeroides*. Sahnouni et al. (2004) et Sahnouni & Made (2009) utilisent encore un schéma taxonomique différent puisqu'ils utilisent le nom *K. phacochoeroides* pour désigner à la fois le matériel d'Afrique septentrionale (Aïn el Bey et Ahl al Oughlam) et les spécimens les plus anciens de *K. limnetes* en Afrique orientale (correspondant aux membres B à F de la formation de Shungura, soit approximativement entre 2,9 Ma et 2,2 Ma). Ils restreignent donc le contenu de *K. heseloni* aux spécimens des membres E à H de la formation de Shungura (entre 2,2 Ma et 1,7 Ma). Les spécimens plus récents que 1,7 Ma sont considérés comme appartenant à l'espèce *K. olduvaiensis* / *paiceae* (Sahnouni & Made, 2009). Le nom *K. phacochoeroides* est ainsi appliqué à de nombreuses formes fossiles différentes qui ne sont vraisemblablement pas conspécifiques. D'après les analyses de Cooke (1997) et Geraads (1993, 2004), ce nom devrait être restreint au matériel d'Afrique septentrionale.

3) *Kolpochoerus majus*

Pendant le Pléistocène, une autre lignée est présente en addition à la lignée *Kolpochoerus limnetes* / *olduvaiensis*. Il s'agit de l'espèce *K. majus* décrite en 1934 par Hopwood à partir de restes provenant d'Olduvai. Cette espèce a depuis été signalée dans de

nombreux sites pléistocènes datés entre 1,9 Ma et ca. 0,5 Ma : le membre Daka de la formation de Bouri et l'unité supérieure de Bodo (vallée moyenne de l'Awash), le membre L de la formation de Shungura, les formations de Busidima (Asbole), de Melka Kunturé (Garba IV), de Konso, d'Olduvai, de Kapthurin, de Nachukui, d'Olorgesailie, et de Nyabusosi (Hopwood, 1934 ; Leakey, 1942 ; Harris & White, 1979 ; Harris et al. 1988a ; Pickford, 1994 ; White, 1995 ; Suwa et al. 2003 ; Geraads et al. 2004a, b). Un spécimen unique a également été mentionné par Harris et al. (1988a) dans des niveaux plus anciens de la formation de Nachukui (membre Lomekwi, daté à environ 2,6 Ma), mais cette attribution a été mise en doute par Bishop (1994, 2010). L'espèce *K. majus* est caractérisée par une dentition plus primitive que les spécimens de *K. limnetes / olduvaiensis* des sites contemporains (Harris & White, 1979). Les seules descriptions détaillées de matériel crânio-mandibulaire sont celles de Geraads et al. (2004a) et Gilbert (2008).

4) Les espèces pliocènes de *Kolpochoerus*

Kolpochoerus afarensis est une espèce à morphologie dentaire plus plésiomorphe relativement aux espèces mentionnées ci-dessus. Elle est caractérisée par des troisièmes molaires plus courtes et plus simples, ainsi qu'une formule dentaire moins réduite que *K. limnetes*. Elle a été décrite par Cooke (1978a) à partir d'un matériel crânio-mandibulaire et dentaire abondant provenant de la formation de Hadar et daté entre 3,3 Ma et 2,9 Ma (Cooke, 2007). Cette espèce a souvent été rapprochée, voire même incluse, dans le genre *Potamochoerus* (Geraads, 1993 ; Cooke, 1997 ; Bishop, 2010, 2011).

Jusqu'à récemment, *Kolpochoerus afarensis* était l'espèce la plus ancienne de *Kolpochoerus*. Brunet & White (2001) ont décrit une espèce plus ancienne nommée *K. deheinzeli*, et provenant de dépôts datés entre 5,5 Ma et 3,8 Ma dans la vallée moyenne de l'Awash en Éthiopie, et dans l'aire fossilifère de Kossom Bougoudi, au Tchad. Elle a récemment été signalée dans la zone d'étude de Gona (Haile-Selassie & Simpson, 2012). Cette espèce est de taille inférieure à *K. afarensis*, et présente une morphologie dentaire plus simple.

Pickford (2012) a placé *Kolpochoerus deheinzeli* en synonymie de l'espèce *Dasychoerus arvernensis* (auparavant placée dans le genre *Sus*, mais attribuée au genre *Dasychoerus* par Pickford, 2012), provenant du Pliocène ancien d'Europe. Dans l'étude de Pickford (2012), cette décision est uniquement basée sur le fait que *K. deheinzeli* et *D. arvernensis* ne soient pas distinguables morphométriquement à partir de diagrammes bivariés longueur sur largeur des troisièmes molaires. De ce fait, cette révision taxonomique semble

peu justifiable, étant donné que de nombreuses espèces de suinés actuels et fossiles présentent des recouvrements importants dans ce type d'analyses morphométriques (e.g., Geraads, 1993, 2004).

Brunet & White (2001) ont également créé une seconde nouvelle espèce nommée *Kolpochoerus cookei*, connue exclusivement dans la formation de Shungura dans des dépôts datés à environ 2,9 Ma. Cette espèce n'est représentée que par deux spécimens qui sont de taille très inférieure aux autres espèces du genre.

Haile-Selassie & Simpson (2012) ont nommé une nouvelle chrono-espèce à partir de matériel provenant des zones d'étude de Woranso-Mille et Gona : *Kolpochoerus millensis* est datée entre 3,8 Ma et 3,5 Ma et serait intermédiaire morphologiquement et temporellement entre les espèces *K. deheinzeli* et *K. afarensis*.

5) Autres espèces

D'autres espèces du genre *Kolpochoerus* ont été nommées mais sont rarement mentionnées. L'espèce *K. evronensis* a été décrite par Haas (1970) sous le nom de genre *Metridiochoerus* à partir de matériel pléistocène provenant de la carrière d'Evron à Israël. Elle a été transférée dans le genre *Kolpochoerus* par Geraads et al. (1986). Cette espèce est très similaire morphologiquement à l'espèce *K. olduvaiensis*.

Récemment, Chavasseau (2008) et Pickford (2012) ont attiré l'attention sur du matériel plio-pléistocène provenant des Siwaliks d'Inde et du Pakistan. Précédemment décrit sous le nom de *Sus falconeri* par Lydekker (1884), il s'agirait en fait d'une espèce de *Kolpochoerus*. Chavasseau (2008) la décrit sous le nom *Kolpochoerus* sp. alors que Pickford (2012) l'assigne à *K. falconeri*.

Ennouchi (1954) a décrit une espèce nommée *Omochoerus maroccanus* à partir de matériel non daté provenant du Maroc. Elle est incluse dans le genre *Kolpochoerus* dans les études plus récentes. Seuls certains des auteurs travaillant en Afrique septentrionale la considèrent comme valide (Geraads et al., 2004a ; Chaid-Saoudi et al., 2006). Les autres auteurs la placent en synonymie de *K. limnetes* (Harris & White, 1979 ; Bishop, 2010).

Origine du genre *Kolpochoerus*

Brunet & White (2001), dans leur description de *Kolpochoerus deheinzeli*, la plus ancienne espèce de ce genre, ont suggéré que *Kolpochoerus* dériverait d'une forme proche de l'espèce *Propotamochoerus hysudricus* connue en Eurasie, et également dans la péninsule

arabique, dans des dépôts de la formation de Baynunah datée du Miocène récent (Bishop & Hill, 1999).

Pickford (2012) a nommé une nouvelle espèce de suiné provenant du site de Wadi Natron en Egypte et l'a placée dans le genre *Dasychoerus* sous le nom *D. natrunensis*. Comme Pickford (2012) considère que *K. deheinzellini* fait également partie de ce genre, *D. natrunensis* correspondrait potentiellement à la première apparition du clade *Kolpochoerus-Hylochoerus* en Afrique. Le site de Wadi Natron n'est pas daté avec précision, mais il correspondrait à la période allant du Miocène terminal au Pliocène ancien (Pickford, 2012). Dans la révision taxonomique de Pickford (2012), le genre *Dasychoerus* contient une partie des espèces fossiles et actuelles précédemment attribuées au genre *Sus*. Il suggère que le genre *Dasychoerus* s'est dispersé de l'Asie vers l'Europe et l'Afrique pendant le Miocène récent, et qu'il a donné naissance à la radiation du genre *Kolpochoerus* en Afrique.

Une relation phylogénétique entre le genre *Kolpochoerus* et des espèces du Pliocène européen avait déjà été suggérée par Gallai (2007). Cet auteur considère que *Sus arvernensis* a donné l'espèce *Sus stozzii* qui est elle-même donné le genre *Kolpochoerus*.

Origine et registre fossile du genre *Hylochoerus*

Le genre *Hylochoerus* a un registre fossile très pauvre qui est potentiellement lié à son habitat forestier humide et fermé. Aucun fossile pré-holocène du genre *Hylochoerus* n'est connu en dehors de l'Afrique orientale. Pickford (1994) a attribué un spécimen provenant du membre Behanga de la formation de Nyabusosi, en Ouganda, daté à environ 1,8 Ma, à l'espèce *H. meinertzhageni*. Ce spécimen est très proche morphologiquement de l'espèce actuelle et représenterait la plus ancienne apparition du genre, le plaçant dans le Pléistocène ancien.

Leakey (1958) a également nommé une espèce fossile *Hylochoerus antiquus* à partir d'un spécimen issu de collections de surface du site de Kanjera, Kenya. Ce spécimen est potentiellement daté du Pléistocène moyen. Ce matériel est également similaire morphologiquement et métriquement à l'espèce actuelle, et *H. antiquus* a été mise en synonymie avec cette dernière par Harris & White (1979).

Des spécimens plus nombreux et indiscutables d'*Hylochoerus* ont également été décrits par Assefa et al. (2008) et proviennent de la formation de Kibish dans la basse vallée de l'Omo, en Éthiopie. Ils sont plus récents, datant d'environ 0,15 Ma.

Les dents d'*Hylochoerus* étant recouvertes d'un ciment abondant, comme pour *Phacochoerus*, il convient de considérer avec prudence les descriptions d'hylochères fossiles.

Les fossiles ougandais et kenyans décrits par Pickford (1994) et Leakey (1958) pourraient être concernés par le phénomène de contamination évoqué par White (1995).

Les différents auteurs s'accordent généralement pour dire que le genre *Hylochoerus* a vraisemblablement évolué à partir du genre fossile *Kolpochoerus*. (Harris & White, 1979 ; Geraads, 2004 ; Bishop, 2010). White (1995) considère que l'origine du genre actuel est potentiellement à rechercher chez les espèces *K. limnetes* ou *K. majus* aux alentours de 2 Ma. D'après Geraads et al. (2004a), *Hylochoerus* aurait divergé de la lignée *K. limnetes* vers 2,7 Ma-2,4 Ma. Jusqu'à présent, la morphologie crânio-mandibulaire et dentaire très spécialisée du genre actuel *Hylochoerus* a empêché d'identifier de manière plus précise un ancêtre plausible parmi les différentes espèces de *Kolpochoerus*.

Dans la phylogénie de Geraads (1993), le genre *Hylochoerus* est le groupe-frère de *Kolpochoerus paiceae*. Dans celle de Geraads (2004), il est le groupe-frère de *K. phacochoeroides*. Un point commun de ces deux études est le clade comprenant toutes les espèces à morphologie dentaire dérivée (prémolaires réduites, troisièmes molaires allongées et complexes) : *K. paiceae*, *K. phacochoeroides* et *H. meinertzhageni* (et également *K. olduvaiensis*, appelé « *K. heseloni* late » dans Geraads, 2004).

5. Phylogénie des suinés africains

Bien qu'il n'existe pas d'analyse phylogénétique de l'ensemble des suinés africains actuels et fossiles, il est possible de résumer les études précédemment mentionnées.

1) La position de *Potamochoerus* est très incertaine. Il pourrait être situé soit en groupe-frère de *Kolpochoerus*, au sein de *Kolpochoerus*, ou pourrait représenter une lignée séparée potentiellement groupe-frère du reste des suinés africains (Harris & White, 1979 ; Bender, 1992 ; White, 1995).

2) Les clades *Kolpochoerus-Hylochoerus* et *Metridiochoerus-Phacochoerus* sont potentiellement groupes-frères (Bender, 1992 ; Gongora et al., 2011).

3) *Hylochoerus* et *Phacochoerus* sont respectivement en position dérivée au sein des genres *Kolpochoerus* et *Metridiochoerus*. Le groupe-frère d'*Hylochoerus* n'est pas bien identifié et pourrait être *K. limnetes* sensu lato, *K. majus* ou *K. phacochoeroides* (Harris & White, 1979 ; Geraads, 1993 ; White, 1995 ; Geraads, 2004 ; Geraads et al., 2004a).

4) Au sein du genre *Kolpochoerus*, la lignée phylétique pliocène *K. deheinzeli* / *millensis* / *afarensis* donne naissance à une radiation modeste de formes pléistocènes (Brunet & White, 2001 ; Haile-Selassie et al., 2012 ; Pickford, 2012). *Kolpochoerus afarensis* est

potentiellement l'ancêtre des lignées pléistocènes de *K. limnetes* et *K. majus* (White, 1995). La position phylogénétique et l'origine des espèces *K. cookei* et *K. phacochoeroides* est incertaine (Brunet & White, 2001 ; Geraads, 1993, 2004).

6. Paléoécologie des suinés africains

Le faible nombre de publications consacrées à la paléoécologie des suinés africains contraste fortement avec l'abondante littérature consacrée à la taxonomie et ses applications biochronologiques. Les techniques utilisées pour reconstruire les paléohabitats et les paléorégimes alimentaires des suinés comprennent la biogéochimie des isotopes stables (Harris & Cerling, 2002 ; Bishop et al., 2006 ; Cerling et al., 2010), les micro-usures dentaires (Bishop et al., 1998 ; Townsend et al., 2007) et l'écomorphologie (Cooke & Wilkinson, 1978 ; Harris & White, 1979 ; Bishop, 1994 ; Bishop et al., 1998 ; Kullmer, 1999 ; Bishop, 1999 ; Bishop et al., 1999, 2006 ; Cuddahee, 2008).

Morphologie

1) Écomorphologie du post-crânien

L'écomorphologie examine les liens entre la morphologie et l'écologie (habitat et régime alimentaire) (Bishop, 1994 ; Cuddahee, 2008).

Bishop (1994) a tenté de reconstruire les habitats préférés par les suinés fossiles d'Afrique orientale en se basant sur des analyses de mesures linéaires de post-crânien effectuées sur un référentiel actuel comprenant différentes espèces de "suiiformes" (suidés, tayassuidés et hippopotamidés) d'habitat connu (classés en habitats ouvert, intermédiaire et fermé). Ses résultats indiquent que *Kolpochoerus limnetes* vivait dans des milieux intermédiaires comme le genre actuel *Potamochoerus*. Les espèces *K. majus* et *Metridiochoerus modestus* fréquentaient des milieux fermés comme ceux du genre actuel *Hylochoerus*. Parmi toutes les espèces fossiles étudiées (incluant des suinés et des tétraconodontinés), aucune espèce ne présente de post-crânien clairement adapté à des milieux ouverts comme ceux fréquentés par le genre actuel *Phacochoerus*.

2) Écomorphologie de la mandibule

Cuddahee (2008) a appliqué le même principe que Bishop (1994) à la morphologie de la mandibule des suinés actuels et fossiles. En utilisant un jeu de données de mesures linéaires

collecté sur un référentiel actuel de suinés africains et asiatiques, elle a estimé l'habitat et le régime alimentaire des différentes espèces fossiles. Les analyses multivariées effectuées indiquent que les proportions de la M₃ et la robustesse de l'angle gonial sont les variables qui discriminent le mieux les différentes catégories utilisées (milieu fermé/omnivore, milieu intermédiaire/omnivore, milieu fermé/herbivore mixte, et milieu ouvert/paisseur). La forme de la branche montante de la mandibule permet de discriminer entre les pisseurs et les non-pisseurs. Les proportions de la symphyse mandibulaire permettent de distinguer les omnivores des non-omnivores.

Cuddahee (2008) a ainsi mis en évidence que *Kolpochoerus limnetes* présentait une combinaison de caractéristiques ne correspondant pas à un seul type d'habitat/régime alimentaire : les proportions de la M₃ indiquent une écologie similaire à celle d'*Hylochoerus* (milieu fermé/mangeur mixte) alors que les proportions de la symphyse sont semblables à celles de *Potamochoerus* (milieu intermédiaire/omnivore). La forme de la branche montante rapproche *K. limnetes* de *Potamochoerus* ou *Hylochoerus*. Elle conclut que *K. limnetes* pourrait être une espèce écotonale comme *H. meinertzhageni*. Ses caractéristiques morphologiques correspondant à plus d'une sorte d'habitat/régime alimentaire indiqueraient une versatilité écologique importante. Toutes les espèces de *Metridiochoerus* sont regroupées avec le genre actuel *Phacochoerus* dans les analyses multivariées de Cuddahee (2008) : elles ont donc été caractérisées comme des pisseurs de milieu ouvert.

3) Morphologie fonctionnelle crânienne et dentaire

Les différences importantes existant entre les écologies des genres actuels ont régulièrement été mises en relation avec les différences de morphologie crânienne et surtout dentaire. Les genres *Potamochoerus* et *Phacochoerus* représentent les deux morphologies extrêmes entre le morphotype omnivore et le morphotype pisseur. L'omnivorie est ainsi associée aux espèces fossiles présentant des caractères semblables à ceux de *Potamochoerus* : formule dentaire peu réduite, molaires bunodontes et brachyodontes, à émail épais, troisièmes molaires courtes, incisives inférieures et supérieures fortement développées, et insertions des muscles du rhinarium fortement marquées sur le crâne. Un régime alimentaire de pisseur est associé aux espèces fossiles présentant des caractères semblables à ceux de *Phacochoerus* : des incisives et des prémolaires réduites, et des troisièmes molaires très allongées mésio-distalement, hypsodontes, à émail fin, rugueux, et couvert de ciment (Cooke, 1978b ; Harris & White, 1979 ; Kullmer, 1999 ; Cooke, 2007).

Les troisièmes molaires des différentes espèces de *Metridiochoerus* (à l'exception des spécimens les plus anciens) sont fortement hypsodontes, présentent un émail fin, et les piliers principaux ont un aspect prismatique (largeur constante sur toute la hauteur de la dent). La surface de l'émail est rugueuse et les dents jugales sont recouvertes de ciment. Toutes ces espèces sont interprétées comme ayant un régime alimentaire abrasif dominé par les herbes (Kullmer, 1999).

D'après la morphologie dentaire, le genre *Kolpochoerus* présente plus de types écologiques différents. Les espèces pliocènes *K. deheinzeli*, *K. millensis*, *K. afarensis* et *K. cookei* ont globalement des caractères dentaires très semblables à ceux de *Potamochoerus* et sont généralement interprétés comme ayant un régime alimentaire omnivore (Cooke, 1978a ; Cooke & Wilkinson, 1978 ; Brunet & White, 2001 ; Haile-Selassie & Simpson, 2012). C'est également le cas des spécimens les plus anciens de *K. limnetes* (membre B de la formation de Shungura).

Au sein de la lignée *Kolpochoerus limnetes*, la tendance à l'acquisition de troisièmes molaires plus allongées mésio-distalement par addition de cuspides dans la partie distale est généralement reliée à une adaptation progressive à un régime alimentaire de moins en moins omnivore et de plus en plus pisseur (Harris & White, 1979 ; Kullmer, 1999). L'hypsodontie augmente également mais de manière moins flagrante (Cooke, 2007). Les formes les plus dérivées de cette lignée, les espèces *K. olduvaiensis* et *K. paiceae*, présentent des troisièmes molaires très allongées et hypsodontes, avec un émail rugueux et du ciment abondant. Par analogie avec le phacochère, ces espèces étaient vraisemblablement des pisseurs spécialisés et habitaient des environnements ouverts de type savane (Kullmer, 1999).

La paléoécologie de *Kolpochoerus majus* est rarement discutée. Sa morphologie dentaire est relativement simple par rapport aux spécimens contemporains de la lignée *K. limnetes / olduvaiensis* : les troisièmes molaires sont plus courtes, l'émail est plus épais, et le schéma d'usure des cuspides est plus simple. Les spécimens les plus anciens de *K. majus* de la formation de Konso sont brachyodontes (Suwa et al., 2003), mais les spécimens du pléistocène moyen ont des couronnes plus hautes, à l'émail rugueux, associé à du ciment (Gilbert, 2008). Cooke (2007) interprète cette espèce comme vivant dans des milieux buissonneux et humides.

Kolpochoerus phacochoeroides présente des troisièmes molaires de grade évolutif similaire à celui des spécimens de *K. limnetes* datés à environ 2,5 Ma (Geraads, 1993). L'hypsodontie est cependant plus importante, et le schéma d'usure des cuspides est plus complexe. Geraads (2004) interprète cette espèce comme étant modérément adaptée à un

régime alimentaire de pisseur, ce qui expliquerait ses adaptations convergentes avec le groupe *Metridiochoerus-Phacochoerus*.

Biogéochimie des isotopes stables de l'émail (carbone et oxygène)

La biogéochimie des isotopes stables est fréquemment utilisée pour reconstruire les paléorégimes alimentaires et les paléohabitats des mammifères néogènes d'Afrique (e.g., Cerling et al., 2010). Les isotopes stables du carbone renseignent sur les proportions de plantes de type C₃ et de type C₄, nommées d'après le type de photosynthèse utilisé (O'Leary, 1988). Dans les habitats actuels d'Afrique subtropicale situés à basse altitude, cela correspond grossièrement aux proportions de plantes ligneuses (arbres, arbustes, fruits) et de graminées. Les isotopes stables du carbone permettent donc de distinguer les pisseurs des brouteurs dans ces habitats (e.g., Tieszen et al., 1979 ; Cerling et al., 2005).

Les isotopes stables de l'oxygène renseignent sur le climat, l'habitat et la physiologie des animaux (Kohn, 1996). Ils permettent notamment de discriminer les animaux dépendants de l'eau de surface de ceux plus indépendants (Harris & Cerling, 2002 ; Levin et al., 2006).

Cette méthodologie a été appliquée aux suinés africains actuels et fossiles, notamment par Harris & Cerling (2002). Ces auteurs, dont l'étude est la plus détaillée, ont caractérisé l'écologie des suinés actuels : isotopiquement, 1) *Potamochoerus* est un omnivore (ses valeurs couvrent toute la gamme allant du pur C₃ au pur C₄) et il est fortement dépendant des habitats humides ; 2) *Hylochoerus* est caractérisé comme un brouteur spécialisé consommant des plantes C₃ et étant lui-aussi très dépendant des habitats humides ; 3) *Phacochoerus* est un pisseur spécialisé consommant principalement des herbes C₄, et il est moins dépendant des milieux humides que les deux autres genres actuels.

En comparant les valeurs isotopiques du carbone des suinés fossiles provenant des formations de Koobi Fora et Nachukui au Kenya avec celles des suinés actuels, Harris & Cerling (2002) ont estimé que l'espèce *Kolpochoerus limnetes* et les espèces de *Metridiochoerus* étaient des pisseurs d'herbes C₄. D'après les valeurs isotopiques de l'oxygène, *K. limnetes* était plus dépendant de l'eau que les espèces de *Metridiochoerus*.

D'autres spécimens de *Kolpochoerus limnetes* ont livré des valeurs isotopiques de carbone indiquant une part de végétation en C₃ non négligeable dans le régime alimentaire (Bishop et al., 2006 ; Kingston & Harrison, 2007). Ces études suggèrent un régime alimentaire plus variable selon l'âge géologique et la répartition géographique.

Isotopiquement, l'espèce *Kolpochoerus deheinzeli* est caractérisée comme étant omnivore, consommant majoritairement des ressources en C₃ mais avec une part importante de ressources en C₄ (Levin et al., 2008 ; White et al., 2009a). D'après les valeurs isotopiques de l'oxygène, cette espèce habitait des milieux fermés (White et al., 2009a).

Kingston (2011) a analysé des spécimens de *Kolpochoerus afarensis* provenant de dépôts pliocènes de Laetoli (Tanzanie). Les valeurs isotopiques du carbone indiquent un régime alimentaire variable, allant du pur C₄ à majoritairement C₃.

Très peu de données isotopiques existent concernant l'espèce *Kolpochoerus majus*. Bedaso et al. (2010) ont analysé deux spécimens provenant de la formation de Busidima (zone d'étude d'Asbole, Éthiopie) et ont estimé qu'ils se nourrissaient presque exclusivement de ressources en C₄, qu'ils interprètent comme étant des herbes. Les valeurs isotopiques de l'oxygène indiquent des animaux plutôt dépendants de l'eau de surface.

Micro-usures dentaires

Bien que les micro-usures dentaires soient une des méthodes les plus communément utilisées pour la reconstruction des paléorégimes alimentaires (e.g., Merceron et al., 2005), seules deux études ont été consacrées à l'application de cette méthode aux suinés fossiles africains (Bishop et al., 1998, 2006 ; Townsend et al., 2007).

Bishop et al. (2006) n'ont pas pu relier clairement les différentes variables de micro-usures dentaires aux régimes alimentaires des suinés actuels. Leur interprétation du régime alimentaire du genre *Kolpochoerus* est donc essentiellement basée sur les autres méthodes de paléoécologie utilisées (écomorphologie du postcrânien et biogéochimie des isotopes stables).

Townsend et al. (2007) indiquent que les micro-usures dentaires sont différentes entre l'espèce *Kolpochoerus deheinzeli* et les tétraconodontinés du genre *Nyanzachoerus*. Comme Bishop et al. (2006), leurs conclusions concernant les régimes alimentaires sont cependant essentiellement basées sur la biogéochimie des isotopes stables du carbone.

Synthèse

La paléoécologie des suinés fossiles reste mal connue. À l'exception de la morphologie fonctionnelle, les autres méthodes ont toutes été appliquées sur peu de spécimens par espèce. Les résultats entre les différentes méthodes sont contradictoires et donc difficiles à interpréter.

La morphologie dentaire et les analyses isotopiques indiquent que les espèces du genre *Metridiochoerus* sont des paiseurs. Les analyses du post-crânien sont limitées à quelques spécimens mais semblent indiquer des habitats intermédiaires pour *Metridiochoerus*.

Concernant le genre *Kolpochoerus*, la discordance entre les analyses du post-crânien, les analyses isotopiques, et la morphologie dentaire est encore plus évidente. Les espèces pléistocènes *K. limnetes* et *K. majus* ont des régimes alimentaires très riches en ressources C₄ généralement interprétées comme correspondant à des graminées. Harris & Cerling (2002) et Bedaso et al. (2010) observent qu'il ne semble pas y avoir de relation entre la morphologie dentaire et le régime alimentaire tel qu'il est indiqué par les analyses isotopiques. Les analyses du post-crânien indiquent des habitats fermés à intermédiaire pour *K. limnetes* et fermés pour *K. majus* (Bishop, 1999). Bishop (1999) a suggéré que les suinés fossiles exploitaient les milieux fermés pour s'abriter et se nourrissaient dans des milieux intermédiaires ou ouverts, ce qui pourrait expliquer la discordance entre les données isotopiques et celles issues de l'analyse du post-crânien.

Le paléorégime alimentaire des espèces pliocènes de *Kolpochoerus* semble plus simple à interpréter : elles ont une morphologie dentaire et des signatures isotopiques semblables à celles du genre actuel *Potamochoerus*, et seraient donc des omnivores habitant des milieux fermés (Levin et al., 2008 ; White et al., 2009a ; Kingston, 2011).

7. Biostratigraphie

Les suinés ont joué un rôle prépondérant dans les corrélations biochronologiques des sites à hominidés du Plio-Pléistocène en Afrique. Les deux lignées principalement utilisées par Harris & White (1979) sont celles de *Kolpochoerus limnetes / olduvaiensis* et *Metridiochoerus andrewsi*. L'allongement progressif des troisièmes molaires, leur complexification et l'augmentation de l'hypsodontie dans ces deux lignées sont bien documentés, particulièrement dans les formations de Shungura (Éthiopie) et de Koobi Fora (Kenya).

Les autres espèces pléistocènes de *Metridiochoerus* ont été moins utilisées en biostratigraphie parce qu'elles ne présentent pas de tendances évolutives évidentes et sont représentées par beaucoup moins de spécimens. De même, les changements morphologiques au cours du temps chez l'espèce *Kolpochoerus majus* n'ont pas été décrits en détail.

L'utilisation de ces taxons en biochronologie a donc été limitée à des déductions basées sur des absences ou présences dans des listes fauniques (e.g., Geraads et al., 2004a ; Frost et al., 2012). Ce procédé est potentiellement plus sensible aux différences d'environnements entre sites qui peuvent brouiller le signal biochronologique des listes fauniques (Harris & White, 1979).

Dans le Pliocène, le genre *Kolpochoerus* est représenté par une lignée phylétique unique *K. deheinzeli / millensis / afarensis* (Cooke, 1978a ; Harris, 1987 ; Brunet & White, 2001 ; Cooke, 2007 ; Haile-Selassie & Simpson, 2012). D'après Haile-Selassie & Simpson (2012), les trois chrono-espèces sont bien définies morphologiquement et métriquement, et sont donc potentiellement de bons marqueurs biostratigraphiques pour la période allant de 5 Ma à 3 Ma.

L'espèce *Kolpochoerus phacochoeroides* n'est pas trouvée dans des sites datés de manière absolue. D'après Sahnouni et al. (2004), l'estimation biochronologique de l'âge de Ahl al Oughlam à 2,4 Ma à partir du degré évolutif dentaire (longueur et complexité) de cette espèce par Geraads (1993, 2004) n'est pas justifiable puisque ce dernier maintient que *K. phacochoeroides* est endémique à l'Afrique septentrionale et spécifiquement différent des espèces de *Kolpochoerus* d'Afrique orientale, sur lesquelles est basée la relation entre grade évolutif et âge.

8. Modalités d'évolution

Les différentes lignées de suinés présentent des espèces qui deviennent progressivement adaptées aux environnements plus ouverts qui se développent en Afrique pendant le Néogène. Ces adaptations à des régimes alimentaires de pisseurs s'expriment de manière convergente au niveau dentaire dans les différentes lignées (Harris & White, 1979 ; Kullmer, 1999).

Les schémas de modalités d'évolution ont été peu étudiés chez les suinés. Les lignées *Kolpochoerus limnetes / olduvaiensis* et *Metridiochoerus andrewsi* illustrent bien l'importance de l'évolution phylétique, ou anagénèse (Harris & White, 1979). Ce point est également souligné par Haile-Selassie & Simpson (2012) à propos de la lignée pliocène *K. deheinzeli / millensis / afarensis*.

Gould (2002 : p. 162) considère que l'évolution des suinés africains (suinés et tétraconodontinés) est congruente avec le modèle des équilibres ponctués (événements importants de cladogénèse et stases au sein des espèces), puisque la majorité des espèces évoluent peu entre les événements de cladogénèse.

Haile-Selassie & Simpson (2012) considèrent que l'origine de *Kolpochoerus limnetes*, *K. majus* et *K. phacochoeroides* autour de 3 Ma-2,5 Ma à partir de la lignée principale connue dans le Pliocène est un événement de cladogénèse important.

Une meilleure connaissance de la biodiversité, des relations phylogénétiques et des changements morphologiques au cours du temps sera nécessaire pour réévaluer les modalités d'évolution au sein des suinés africains.

9. Biogéographie

L'histoire évolutive des suinés africains est caractérisée par des dispersions initiales d'Eurasie en Afrique suivies de radiations adaptatives modestes (Harris & White, 1979 ; Pickford, 2012). Des dispersions d'Afrique vers l'Eurasie sont également documentées, mais les taxons concernés ont eu une importance très limitée dans les faunes eurasiatiques (Geraads et al., 1986 ; Pickford, 2012).

La composante biogéographique de l'histoire évolutive des suinés est mal comprise. Le fait que la majorité des fossiles proviennent d'Afrique orientale rend difficile les comparaisons entre les différentes régions d'Afrique. Les différences d'interprétation taxonomique sont le deuxième facteur qui complique les interprétations de la biogéographie des suinés.

En effet, certains auteurs considèrent que de nombreuses espèces de suinés sont communes aux différentes régions d'Afrique, ce qui permet de mettre en évidence des liens biogéographiques, par exemple, entre l'Afrique orientale et l'Afrique australe (Harris & White, 1979), entre l'Afrique centrale et l'Afrique orientale (Brunet & White, 2001), ou entre l'Afrique orientale et l'Afrique septentrionale (Sahnouni & Made, 2009).

D'autres auteurs accentuent le fort endémisme des faunes de suinés dans les différentes régions africaines (Cooke, 1978b ; Geraads et al., 2004a). Ils reconnaissent des espèces différentes en Afrique orientale, en Afrique australe et en Afrique septentrionale : *Kolpochoerus phacochoeroides* et *K. maroccanus* seraient restreints à l'Afrique septentrionale (Geraads, 1993, 2004 ; Chaid-Saoudi et al., 2006), et *K. paiceae* et *Metridochoerus shawi* seraient restreints à l'Afrique australe (Cooke, 1978b ; Hendey & Cooke, 1985). En l'absence d'une phylogénie bien résolue, ce schéma taxonomique ne permet pas de comprendre les relations biogéographiques entre ces différentes régions.

Certains suinés africains se sont également dispersés d'Afrique vers l'Eurasie. Pendant le Plio-Pléistocène, le genre *Kolpochoerus* est connu au Proche-Orient (*K. evronensis* et *K. olduvaiensis* en Israël : Haas, 1970 ; Geraads et al., 1986) et en Asie (*K. falconeri* en Inde et au Pakistan : Chavasseau, 2008 ; Pickford, 2012). Le genre *Phacochoerus* est également connu au Proche-Orient dans un site du Pléistocène récent de Palestine (Bate, 1934).

Première partie

VARIABILITE MORPHOLOGIQUE CRÂNIO-MANDIBULAIRE DES SUINÉS AFRICAINS ACTUELS

Première partie

VARIABILITE MORPHOLOGIQUE CRÂNIO- MANDIBULAIRE DES SUINÉS AFRICAINS ACTUELS

I. Introduction

1. Importance de l'étude de la variabilité pour les études de systématique

La variabilité morphologique a toujours été un thème de recherche très important dans les sciences de l'évolution, et ce dès les premiers ouvrages de Darwin et sa définition du mécanisme de la sélection naturelle (Darwin, 1859). La sélection naturelle agit comme un filtre sur les variations préexistantes dans une population et est ainsi le principal agent d'évolution morphologique. Malgré le rôle primordial de la variabilité morphologique pour la compréhension de l'évolution, elle reste en général peu étudiée. Certains groupes comme les primates ont été étudiés en détail (e.g., Guy et al., 2003 ; Baab, 2008 ; Guy et al., 2008). Les études de variabilité consacrées aux autres groupes de mammifères sont plus rares (e.g., Boisserie, 2002 sur les hippopotamidés). Ce manque de connaissances sur la variabilité morphologique est un des écueils majeurs pour les systématiciens qu'ils s'intéressent aux êtres vivants actuels ou fossiles.

La définition des espèces est la tâche de base du systématicien. Des dizaines de concepts de définition d'espèce existent et ils peuvent aboutir à des estimations de biodiversité variant du simple au double sur un même groupe (Navarro-Sigüenza & Peterson, 2004 ; Wilkins, 2009). Malgré l'émergence de nombreux autres concepts, un des plus utilisés reste le concept biologique de l'espèce. Une espèce est constituée d'un ensemble de populations dont les individus peuvent se reproduire entre eux et engendrer une descendance féconde dans des conditions naturelles (Mayr, 1942). Ce critère est impossible à vérifier dans le registre fossile et il n'est pas facile à appliquer dans de nombreux cas concernant des animaux actuels.

Dans la suite de ce travail, j'entendrai par espèce un ensemble d'individus qui forment un ensemble morphologique homogène (concept de morpho-espèce ou concept phénétique : Wilkins, 2009) probablement équivalent à une espèce biologique. Même pour les êtres vivants

actuels, savoir comment définir une espèce se révèle très difficile si l'on n'a pas une bonne connaissance de la variabilité morphologique des caractères entre les sexes, entre les populations de différentes zones géographiques, ou entre différentes classes d'âge. Tous ces facteurs sont des sources de variation morphologique qui peuvent entraîner la confusion des systématiciens. Les données moléculaires ou le critère reproductif restent donc utiles, mais ces données sont rares, notamment chez les suinés africains.

La systématique en paléontologie est une tâche d'autant plus délicate que les restes fossiles sont le plus souvent limités aux parties minéralisées (dents et squelette) des organismes, et qu'ils sont très souvent rares et fragmentaires. De plus, le paléontologue doit aussi prendre en compte la composante temporelle de la variabilité. Tous ces facteurs rendent la définition des espèces fossiles très complexe et subjective, d'où la subdivision classique (un peu caricaturale) des systématiciens paléontologues entre « splitters » et « lumpers ». Les premiers reconnaissent de nombreuses espèces avec peu de variabilité intra-spécifique alors que les derniers acceptent peu d'espèces avec une variabilité intra-spécifique importante.

Au moins pour les paléontologues travaillant sur des groupes toujours représentés dans l'actuel, il est possible d'étudier les schémas de variabilité des espèces actuelles pour ensuite les comparer aux variations observées dans le registre fossile. S'il est possible de quantifier la variabilité morphologique et ses différentes composantes sur les espèces actuelles, il devrait être possible de reconnaître ces mêmes schémas dans les échantillons fossiles et par conséquent, définir les morpho-espèces fossiles de manière plus quantitative et objective.

Bien que la biodiversité des suinés africains soit relativement faible (en général, cinq espèces reconnues), ils représentent des morphotypes très différents et échantillonnent donc probablement une large portion des schémas de variation possibles dans ce groupe et ses représentants fossiles. Le genre *Potamochoerus* est généralement considéré comme proche du morphotype ancestral des suinés, relativement semblable aux suinés eurasiatiques du genre *Sus*. Le genre *Phacochoerus*, au contraire, est généralement considéré comme étant le suiné actuel le plus dérivé morphologiquement. Enfin, le genre *Hylochoerus* est souvent considéré comme représentant un morphotype intermédiaire entre *Potamochoerus* et *Phacochoerus* (Cooke & Wilkinson, 1978 ; Cuddahee, 2008).

De plus, les cinq espèces de suinés africains actuels présentent des écologies et des aires de répartition très différentes ce qui laisse présager que leurs schémas de variation morphologiques sont suffisamment variés pour servir de référentiel à l'étude des suinés fossiles, notamment les genres *Kolpochoerus* et *Metridiochoerus*, qui sont probablement

étroitement apparentés aux trois genres de suinés africains actuels (Harris & White, 1979 ; Geraads, 2004), ces derniers formant un groupe monophylétique (Gongora et al., 2011).

L'objectif de cette première partie est donc de quantifier la variabilité au sein des suinés actuels pour établir un référentiel qui servira de base pour estimer la variabilité observée au sein des espèces fossiles et mieux comprendre leur systématique.

2. Études précédentes

La variation morphologique des suinés actuels a fait l'objet de peu de travaux, et généralement, les études qui y ont été consacrées se sont concentrées sur la variation de morphologie et de taille dentaire. Peu d'auteurs ont considéré en détails la variation de morphologie du crâne et de la mandibule. Les travaux les plus détaillés sur la variabilité morphologique des suinés sont les suivants : Herring, 1971 ; Harris & White, 1979 ; Groves, 1981 ; Made, 1991 ; Bishop, 1994 ; Geraads, 2004 ; Cuddahee, 2008 ; Groves & Grubb, 2011.

Aucune étude n'a jusque là effectué d'analyses quantitatives détaillées en utilisant les méthodes de géométrie morphométrique sur des échantillons importants des cinq espèces de suinés africains actuels. Le travail proposé dans cette première partie est donc une étude quantitative de la variabilité morphologique crânio-mandibulaire des cinq espèces de suinés africains. Dans la perspective de l'application à la systématique des suinés fossiles d'Afrique orientale, les modalités de variabilité morphologique du crâne et de la mandibule des suinés africains actuels sont explorées et quantifiées. Le choix des méthodes s'est porté sur les analyses multivariées de géométrie morphométrique (GM) qui permettent de quantifier la morphologie globale et de traiter les informations de taille et de forme de manière indépendante.

II. Matériel

1. Composition de l'échantillonnage

Cette étude se base sur un échantillon de 219 individus (la plupart représentés par des crânes et mandibules associés) appartenant aux cinq espèces actuelles, dont 137 crânes et 150 mandibules complets qui forment le référentiel de base pour les analyses de GM. Le reste des

spécimens sont plus ou moins fragmentaires et sont utilisés dans des analyses de mesures linéaires en complément des analyses de GM.

La liste des institutions conservant le matériel actuel (et fossile) est donnée en Annexe I. Une liste complète des spécimens actuels est donnée en Annexe II. Ce référentiel comprend des spécimens des différentes classes d'âge, des mâles et des femelles, et couvre la majorité des aires de répartition des cinq espèces.

Les composition de l'échantillonnage inclus dans les analyses de GM est détaillée dans le tableau 1.1. Les espèces *Phacochoerus aethiopicus* et *Potamochoerus porcus* sont les moins bien représentées avec respectivement 13 et 24 spécimens. Les échantillons des espèces *Ph. africanus*, *Po. larvatus* et *H. meinertzhageni* sont plus importants (49, 37 et 42 spécimens respectivement).

Espèce	Effectif total	Juveniles	Adultes mâles	Adultes femelles
<i>H. meinertzhageni</i>	42	7	18	15
<i>Ph. aethiopicus</i>	13	0	9	4
<i>Ph. africanus</i>	49	10	20	10
<i>Po. porcus</i>	24	4	10	10
<i>Po. larvatus</i>	37	6	23	8
<i>Po. sp.</i>	6	1	3	2

Tableau 1.1. Composition par espèce, sexe et âge du matériel inclus dans les analyses de morphométrie géométrique.

Les différentes classes d'âge utilisées dans ce travail ont été adaptées de celles définies par Boisserie (1998) et correspondent à des stades de développement dentaire (éruption et usure) qui sont facilement observables à la fois sur les dents supérieure et inférieure, et sur les fossiles fragmentaires. Elles sont définies dans le tableau 1.2.

Les juvéniles sont définis comme comprenant les spécimens des classes d'âge J1 à J5. Les adultes sensu lato comprennent les trois dernières classes d'âge : les jeunes adultes (JA), les adultes sensu stricto (A) et les vieux adultes (VA). Le stade adulte s. l. est défini à partir du début de l'éruption des troisièmes molaires. La définition de ces classes d'âge permet donc

de tester un éventuel changement de morphologie au cours de l'ontogénie, que ce soit sa première phase (de J1 à J5) ou sa seconde phase (ou phase de vieillissement, de JA à VA).

Classe d'âge	Définition
J1	dP ³ et dP ₄ en cours d'éruption
J2	dP ⁴ en place, dP ² et dP ₂ absentes
J3	Toutes les déciduales en place, M ¹ et M ₁ absentes
J4	M ¹ et M ₁ en place, dP ² en place, M ² et M ₂ absentes
J5	M ² et M ₂ en place, M ³ et M ₃ absentes
JA	M ³ et M ₃ en cours d'éruption (plus de la moitié de la couronne visible)
A	M ³ et M ₃ totalement éruptées
VA	Usure importante des molaires (fusion des cuspidés principales des M ² /M ₂)

Tableau 1.2. Classes d'âge utilisées dans cette étude. Adapté de Boisserie (1998).

Le sexe des différents spécimens a été soit relevé à partir des données des conservateurs, soit estimé en utilisant certains critères morphologiques. Pour de nombreux spécimens, l'information liée au sexe n'était pas disponible. À partir de la littérature (Bouet & Neuville, 1931 ; Herring, 1971 ; Cooke & Wilkinson, 1978 ; Geraads, 2004) et des spécimens de sexe connu, il a été établi que les critères suivants permettent de distinguer les mâles des femelles :

- pour toutes les espèces, les mâles ont des canines plus développées que les femelles ;
- chez *Hylochoerus* et *Potamochoerus*, les arcades zygomatiques des mâles sont plus transverses par rapport au plan sagittal du crâne, et leur largeur maximale est généralement située plus rostralement que pour les individus femelles ;
- chez *Potamochoerus*, la crête supra-canine n'est développée que chez les mâles, comme cela est également le cas chez certaines espèces du genre *Sus* ;
- chez *Hylochoerus*, l'os zygomatique des mâles est élargi et contient un vaste diverticule zygomatique du sinus maxillaire. En vue ventrale, il est ainsi facile de distinguer les mâles des femelles grâce au bord ventral du zygomatique qui est élargi latéro-médialement et forme une surface plate ;

- chez *Phacochoerus*, l'identification des mâles et des femelles est plus difficile, spécialement pour les jeunes adultes. Les canines supérieures des mâles sont largement écartées vers l'extérieur, alors que celles des femelles se recourbent vers l'intérieur et ont une forme de « cœur » en vue rostrale.

Tous les spécimens avec des informations géographiques assez précises ont été localisés sur GoogleEarth avec des coordonnées (latitude et longitude) qui sont ensuite utilisées comme variable dans les analyses multivariées. À partir de ces coordonnées et de la littérature, chaque spécimen a été attribué aux différentes sous-espèces, telles que définies par Grubb (1993).

2. Limites de l'échantillonnage

Comme toutes les études se basant sur des spécimens de musées, il est impossible de savoir avec certitude si l'échantillon est représentatif de la population biologique. De nombreux biais conscients ou inconscients de la part du collecteur influencent ces collections. D'une manière générale, les femelles et les juvéniles sont largement sous-représentés par rapport aux mâles dans la plupart des musées. La composition des collections est évidemment étroitement liée à la géopolitique des différents pays, et certaines régions du monde sont beaucoup moins bien représentées dans les collections. Par conséquent, certaines espèces sont relativement abondantes dans les collections, comme *Phacochoerus africanus* et *Potamochoerus larvatus*, alors que certaines sont au contraire très rares, comme *Po. porcus*, *Hylochoerus meinertzhageni*, et surtout *Ph. aethiopicus*.

J'ai déjà mentionné l'absence d'informations sur le sexe des individus, mais les informations géographiques sont elles-aussi souvent manquantes. Enfin, la date de collecte est rarement indiquée. La date d'enregistrement dans les collections du musée est plus courante, mais elle peut-être très différente de la date de collecte. Ainsi, il n'y a généralement pas de moyens de vérifier si les individus d'une région correspondent réellement à une population contemporaine, et le référentiel étudié contient sans doute des spécimens ayant vécu à des époques éloignées de plusieurs dizaines d'années, ce qui pourrait avoir des conséquences importantes sur les analyses. L'étude de la variabilité géographique peut être en particulier influencée si les relations géographiques entre les différentes populations étudiées ont changé rapidement au cours des derniers siècles, par exemple, en réponse aux bouleversements anthropogéniques.

III. Méthodologie

Les méthodes de GM n'ont que très peu été appliquées à l'étude des suinés (Cucchi et al., 2011 ; Evin et al., 2013). J'applique dans cette thèse deux types de méthodes de GM, une pour les crânes et mandibules, et une pour les dents (dans la troisième partie consacrée aux fossiles). L'analyse des mesures linéaires et l'analyse qualitative des cuspidés complètent les résultats tirés des analyses de GM et permettent la confrontation des résultats aux travaux précédents.

1. Points homologues 3D sur les crânes et mandibules

Définition et saisie des points homologues

Je me suis basé sur les travaux de Boisserie (1998) et Cuddahee (2008) pour définir les PH qui me permettent de quantifier la morphologie des crânes et des mandibules. Au total, 90 PH ont été saisis sur chaque crâne : PH de 1 à 39 sur la face dorsale, et PH de 40 à 90 sur la face ventrale. Tous ces points sont illustrés sur la figure 1.1. et définis dans le tableau 1.3.

À partir des PH documentant la position de chaque dent jugale, les coordonnées des extrémités mésiales de la rangée dentaire jugale, des limites entre séries prémolaire et molaire, et les extrémités distales de la rangée dentaire jugale ont été compilées comme PH 91 à 96 du crâne et PH 46 à 51 de la mandibule. Finalement, certains PH supplémentaires (non figurés) ont été saisis non pour être utilisés dans l'analyse de GM, mais pour calculer certaines mesures linéaires supplémentaires (PH 97 à 114 du crâne et PH 52 à 61 de la mandibule).

Les PH ont été numérisés en 3D sur chaque spécimen. La saisie des PH se fait avec un microscribe Immersion G2X qui enregistre des coordonnées cartésiennes (x, y, z) avec une précision de $\pm 0,38$ mm. De nombreuses études utilisent cette méthode et sa précision a été testée et reconnue (e.g., Sholts et al., 2011).

Dans un premier temps, les trois points du référentiel cartésien sont définis et fixés sur chaque spécimen en utilisant des gommettes marquées d'une croix en leur milieu. Pour les crânes des spécimens actuels, l'akrokranium (point médian de la protubérance occipitale externe) fixe l'origine du repère ; l'extrémité rostro-ventrale de l'os nasal fixe la direction de l'axe des abscisses ; et le point le plus latéral de l'arcade zygomatique droite fixe la direction

de l'axe des ordonnées. La direction de l'axe z est fixée automatiquement comme étant perpendiculaire au plan formé par les deux premiers axes.

Pour les mandibules des spécimens actuels, l'infradentale (point médian entre les incisives inférieures centrales) fixe l'origine ; le point le plus caudal de la symphyse mandibulaire fixe la direction de l'axe des abscisses ; et le bord alvéolaire mésio-buccal de la M₁ fixe la direction de l'axe des ordonnées. Pour les fossiles ou les spécimens actuels fragmentaires, j'ai adapté ce protocole, toujours en conservant l'origine et le point fixant la direction de l'axe des abscisses positionnés sur le plan sagittal du spécimen.

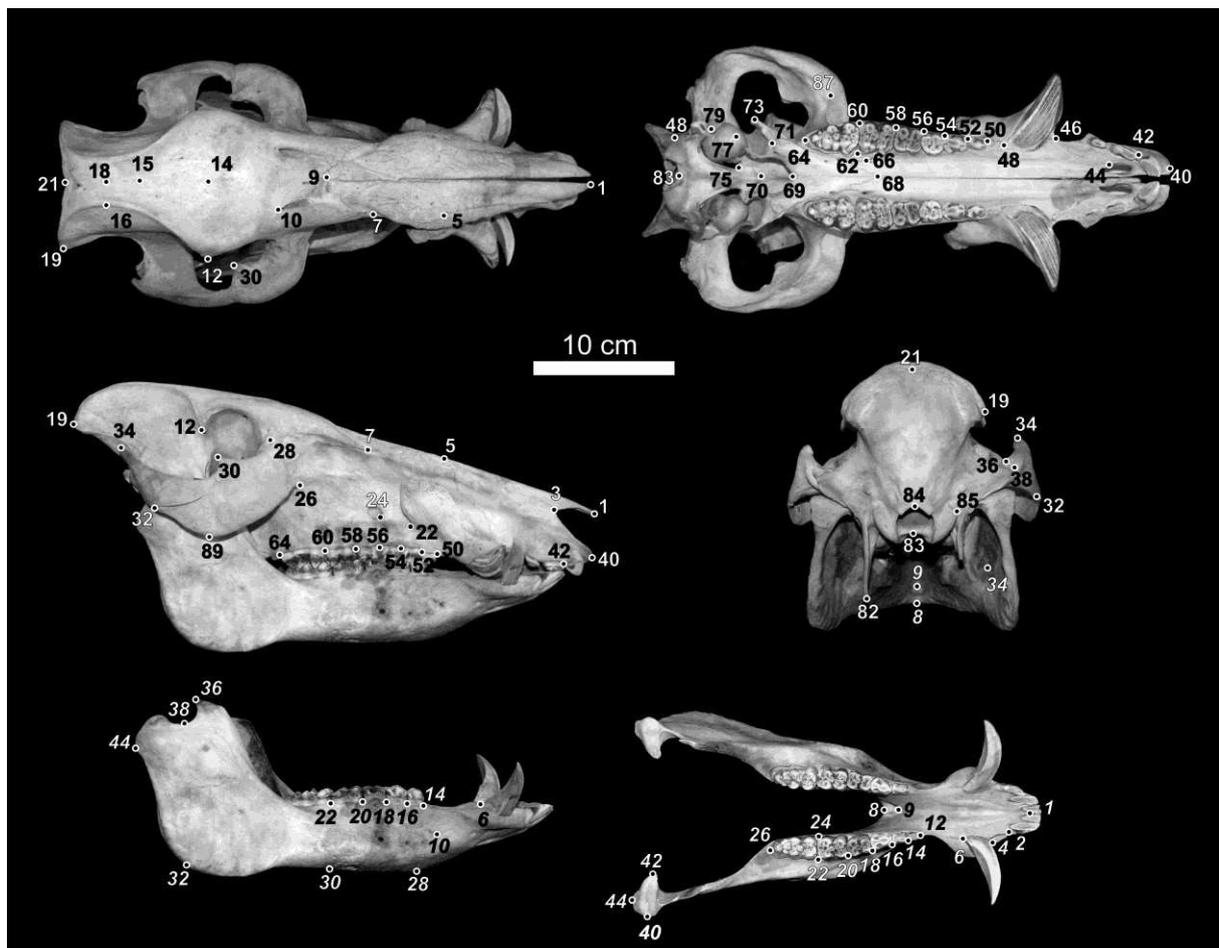


Figure 1.1. Points homologues utilisés pour cette étude illustrés sur un spécimen de *Potamochoerus* sp. (MNHN SN2). À gauche, de haut en bas, vues dorsale et latérale du crâne, et vue latérale de la mandibule. À droite, de haut en bas, vues ventrale et caudale du crâne et vue dorsale de la mandibule.

CRÂNE

N° de PH	Description
1, 2	Extrémité rostrale de l'os nasal
3, 4	Incisure naso-incisive (au niveau de la suture des os prémaxillaires et nasaux)
5, 6	Point triple aux sutures des os nasaux, prémaxillaires, et maxillaires
7, 8	Point triple aux sutures des os frontaux, maxillaires, et nasaux
9	Point quadruple aux sutures des os nasaux et frontaux (point médian sur la suture nasal-frontal)
10, 11	Bord caudal du foramen supra-orbitaire
12, 13	Processus orbitaire de l'os frontal
14	Point médian du toit crânien au niveau du processus orbitaire du frontal
15	Point médian de la suture entre les os pariétaux et frontaux
16, 17	Point le plus médial de la ligne temporale au niveau de la constriction post-orbitaire
18	Point médian du toit crânien au niveau de la constriction post-orbitaire
19, 20	Extrémité de la crête nuchale (Intersection des lignes temporales, nuchales et de la protubérance occipitale externe)
21	Akrokranion (point médian de la protubérance occipitale externe)
22, 23	Bord caudal de la bosse canine à la jonction du maxillaire (en vue ventrale)
24, 25	Bord ventro-caudal du foramen infra-orbitaire
26, 27	Extrémité rostrale de la crête faciale
28, 29	Foramen lacrymal dorsal
30, 31	Processus orbitaire de l'os zygomatique
32, 33	Extrémité dorso-caudale du processus temporal de l'os zygomatique
34, 35	Processus supra-méatique du processus temporal de l'os temporal
36, 37	Bord dorsal du méat acoustique externe au niveau de la crête nuchale
38, 39	Bord ventral du méat acoustique externe au niveau de la crête mastoïde
40, 41	Extrémité rostrale de l'os prémaxillaire
42, 43	Bord alvéolaire distal de la I1
44, 45	Extrémité rostrale de la suture ventrale des os prémaxillaires et maxillaires (au contact de la fissure palatine)

46, 47	Point rostro-ventral de la suture des os prémaxillaires et maxillaires
48, 49	Bord alvéolaire distal de la C
50, 51	Bord alvéolaire mésio-buccal de la P ²
52, 53	Bord alvéolaire mésio-buccal de la P ³
54, 55	Bord alvéolaire mésio-buccal de la P ⁴
56, 57	Bord alvéolaire mésio-buccal de la M ¹
58, 59	Bord alvéolaire mésio-buccal de la M ²
60, 61	Bord alvéolaire mésio-buccal de la M ³
62, 63	Bord alvéolaire mésio-lingual de la M ³
64, 65	Bord alvéolaire distal de la M ³
66, 67	Bord caudal du foramen grand palatin
68	Point quadruple aux sutures des os maxillaires et palatins
69	Epine nasale de l'os palatin
70	Extrémité caudale de l'os vomer au contact de l'os sphénoïde
71, 72	Extrémité ventrale de la suture à la base du processus pyramidal de l'os palatin
73, 74	Extrémité caudo-latérale du crochet ptérygoïdien
75, 76	Extrémité rostro-médiane du trou déchiré antérieur (foramen lacerum)
77, 78	Extrémité ventrale du processus musculaire de la bulle tympanique
79, 80	Foramen stylo-mastoïdien
81, 82	Extrémité ventrale de l'apophyse paroccipitale
83	Basion (point médian du bord ventral du foramen magnum)
84	Opisthion (point médian du bord dorsal du foramen magnum)
85, 86	Extrémité latérale du condyle occipital
87, 88	Point rostro-ventral de la suture des os zygomatiques et maxillaires
89, 90	Point ventral du zygomatique à la verticale du processus orbitaire de l'os zygomatique
91, 92	Extrémité mésiale de la rangée dentaire
93, 94	Limite entre série prémolaire et série molaire
95, 96	Extrémité distale de la rangée dentaire
97, 98	Racine de l'arcade zygomatique
99, 100	Point latéral du prémaxillaire au niveau des I3
101, 102	Extrémité labiale de l'alvéole de la C
103, 104	Extrémité linguale de l'alvéole de la C

105, 106	Extrémité médiale de la fosse glénoïde
107, 108	Bord dorsal de l'orbite
109, 110	Extrémité distale de la I ³
111, 112	Extrémité mésiale de la P ¹
113, 114	Extrémité distale de la P ¹

MANDIBULE

N° de PH	Description
1	Point médian à l'extrémité antérieure de la symphyse mandibulaire
2, 3	Bord alvéolaire distal de la I ₂
4, 5	Bord alvéolaire mésial de la canine inférieure
6, 7	Bord alvéolaire distal de la canine inférieure
8	Point médian à l'extrémité postérieure de la symphyse mandibulaire
9	Point médian entre les foramens mentonniers médiaux (Foramen sur le bord caudal de la symphyse mandibulaire)
10, 11	Principal foramen mentonnier rostral sur la face latérale (au niveau de la constriction post-canine)
12, 13	Bord alvéolaire mésio-buccal de la P ₂
14, 15	Bord alvéolaire mésio-buccal de la P ₃
16, 17	Bord alvéolaire mésio-buccal de la P ₄
18, 19	Bord alvéolaire mésio-buccal de la M ₁
20, 21	Bord alvéolaire mésio-buccal de la M ₂
22, 23	Bord alvéolaire mésio-buccal de la M ₃
24, 25	Bord alvéolaire mésio-lingual de la M ₃
26, 27	Bord alvéolaire distal de la M ₃
28, 29	Point sur la face ventrale au niveau du bord alvéolaire mésial de la P ₄
30, 31	Point sur la face ventrale au niveau du bord alvéolaire mésial de la M ₃
32, 33	Gonion (maximum de courbure de l'angle mandibulaire)
34, 35	Bord rostro-ventral du foramen mandibulaire
36, 37	Extrémité dorsale du processus coronoïde
38, 39	Point le plus ventral de la fosse sigmoïde
40, 41	Extrémité latérale du condyle mandibulaire
42, 43	Extrémité médiale du condyle mandibulaire
44, 45	Extrémité caudale du condyle mandibulaire (au niveau du "coude")

46, 47	Extrémité mésiale de la rangée dentaire
48, 49	Limite entre série prémolaire et série molaire
50, 51	Extrémité distale de la rangée dentaire
52, 53	Extrémité distale de la I ₃
54, 55	Extrémité linguale de l'alvéole de la canine inférieure
56, 57	Extrémité labiale de l'alvéole de la canine inférieure
58, 59	Bord ventral du processus angulaire
60, 61	Extrémité dorsale du condyle mandibulaire

Tableau 1.3. Définition des points homologues utilisés dans les analyses de morphométrie géométrique. Les PH bilatéraux sont indiqués par deux numéros (le plus petit correspondant au côté droit).

Pour les crânes, la saisie des PH s'effectue en deux fois : d'abord la face ventrale, puis la face dorsale. Les PH étant dans le même repère référentiel pour chaque face, aucune manipulation n'est nécessaire pour regrouper les PH des deux faces du crâne. Avant chaque saisie d'une des faces du crâne, ou de la mandibule, les coordonnées des trois points du référentiel sont enregistrées. Après chaque saisie, ces trois points sont une nouvelle fois saisis et leurs coordonnées sont comparées aux coordonnées initiales afin de vérifier que le spécimen n'a pas bougé pendant la saisie. Tous les PH bilatéraux ont été saisis d'abord à droite puis à gauche, permettant d'effectuer la saisie de manière identique des deux côtés et donc de minimiser l'asymétrie liée à l'erreur de saisie.

Analyses Procrustes

Pour décrire et quantifier les variations de forme et de taille, des analyses Procrustes généralisées (« Generalized Procrustes Analysis » ou GPA) ont été effectuées sur les configurations (nuages de points 3D) de PH saisis (Bookstein, 1991).

Pour les crânes, la configuration choisie pour décrire au mieux la morphologie tout en permettant de comparer toutes les espèces, ainsi que les juvéniles et les adultes dans une même analyse est la suivante : PH de 1 à 4, 10 à 14, 16 à 41, 44 à 49, 66, 67, 69 à 80, et 83 à 96. Les PH 5 à 9, 15 et 68 décrivent les points de jonction des sutures des différents os du rostre et du neurocrâne. Ils n'ont pas été inclus dans les analyses car ces sutures se ferment et s'oblitérent relativement rapidement chez les suinés. Les PH 42 et 43 sont définis par la position des incisives supérieures centrales, qui sont totalement absentes chez les spécimens de l'espèce *Phacochoerus aethiopicus*. Les PH 50 à 65, correspondant à la denture jugale, ont

été remplacés par les PH 91 à 96 qui décrivent la position des séries prémolaire et molaire. Enfin, les PH 81 et 82 sont définis comme les extrémités ventrales des apophyses paroccipitales qui sont très souvent cassées même sur les spécimens actuels.

Pour les mandibules, la configuration retenue est la suivante : PH 1, 4 à 11, et 28 à 51. Les PH 2 et 3 sont définis par la position des incisives inférieures centrales, qui sont vestigiales et souvent complètement absentes chez les spécimens de l'espèce *Phacochoerus aethiopicus*. Ces PH n'ont pas été inclus afin de maximiser le nombre de spécimens complets dans l'analyse de GM. Les PH 12 à 27, correspondant à la denture jugale, ont été remplacés par les PH 46 à 51 qui décrivent la position des séries prémolaire et molaire.

Les analyses Procrustes ont été effectuées avec le logiciel Morphologika 2.5 (O'Higgins & Jones, 2006). Pour chaque configuration de PH, le centroïde est défini comme le barycentre du nuage de PH. La taille centroïde (TC) est ensuite définie comme la racine carrée de la somme des distances au carré entre chaque PH et le centroïde. La TC est la mesure de taille utilisée dans les analyses de GM : elle est une variable simple représentative de la taille globale du spécimen, et elle est indépendante de la forme (à moins qu'il n'y ait un effet d'allométrie). Les analyses statistiques manipulant la TC sont systématiquement effectuées sur le logarithme normal de TC, $\ln(TC)$.

L'analyse Procrustes se déroule ensuite en trois étapes (Bookstein, 1991) : 1) les centroïdes de chaque configuration sont superposés par translation ; 2) toutes les configurations sont réduites à une taille centroïde de 1 (mise à l'échelle) ; 3) des rotations sont appliquées aux configurations de PH afin de minimiser la somme des distances au carré entre leurs PH et ceux de la configuration moyenne. Ainsi, par ces trois opérations (translation, mise à l'échelle, et rotation), les effets de la position, de la taille, et de l'orientation sont éliminés, et il ne reste que les informations liées à la forme (Bookstein, 1991).

Afin d'explorer la variation morphologique, des Analyses en Composantes Principales (ACP) ont ensuite été effectuées sur les coordonnées Procrustes (après la superposition), ce qui permet d'interpréter les changements globaux de forme sur quelques axes de variation maximale. Morphologika permet de visualiser les changements de forme le long des axes de l'ACP en utilisant des « wireframe » ou « fil de fer » (des segments reliant les PH entre eux). Pour chaque ACP, le test du « scree-plot » a été utilisé pour déterminer le nombre de composantes significatives à interpréter. Ce test consiste à repérer les « cassures » dans la pente de l'histogramme des valeurs propres, toutes celles étant au dessus du point de « cassure » étant considérées comme significatives.

Répétabilité

Afin d'estimer l'erreur intra-observateur, j'ai répété la totalité du protocole de saisie des PH 3D dix fois de suite sur trois spécimens, un de chaque genre. Les séances de répétabilité (trois répétitions par spécimen aux deux premières séances et quatre répétitions à la troisième) ont été effectuées à plusieurs jours d'intervalle pour éviter de mémoriser la morphologie des spécimens, ce qui conduirait à surestimer la répétabilité.

J'ai inclus ces spécimens avec l'ensemble du référentiel actuel et j'ai effectué une superposition Procrustes et une ACP pour estimer la dispersion des répétitions dans l'espace morphologique. Les trois premiers axes principaux des analyses de répétabilité des crânes et des mandibules sont présentés sur la figure 1.2.

La dispersion dans l'espace morphologique des trois premiers axes de l'ACP est très faible pour les crânes (Fig. 1.2.). Les dix répétitions de chaque spécimen sont regroupées et présentent des valeurs de CP1, CP2 et CP3 très proches. Cette dispersion est négligeable par rapport à l'amplitude des variations observées au sein du référentiel actuel. J'ai observé les mêmes résultats sur les six premières composantes principales.

La dispersion des valeurs de TC des crânes parmi les dix répétitions est également faible. L'écart-type de la TC sur les dix valeurs est compris entre 0,8 et 2,4. L'écart-type représente entre 0,09 % et 0,25 % de la valeur moyenne de TC, ce qui est négligeable.

Des résultats similaires ont été obtenus sur l'analyse de répétabilité des mandibules (Fig. 1.2.). La dispersion dans l'espace morphologique est négligeable mais elle est un peu plus importante que pour l'analyse des crânes. Cela est sans doute en partie lié au plus faible nombre de PH utilisés dans l'analyse des mandibules par rapport à celles des crânes. Plus le nombre de PH est élevé, plus une petite différence de saisie sur un des PH va être contrebalancée par la stabilité des autres PH.

De plus, les PH de la mandibule comportent plus de points construits géométriquement (par exemple, les PH 28 à 33 : Fig. 1.1., Tab. 1.3.). Ces PH sont les moins répétables et sont certainement ceux qui influencent le plus cette analyse de répétabilité. Je les ai tout de même conservés car ils quantifient une partie importante de la mandibule (hauteur du corpus mandibulaire et position du gonion).

Cette expérience de répétabilité montre que le protocole utilisé est précis et peu sensible à l'erreur intra-observateur. Il souligne cependant le fait que les données de points homologues 3D saisies sur les mandibules sont moins répétables que celles saisies sur les crânes.

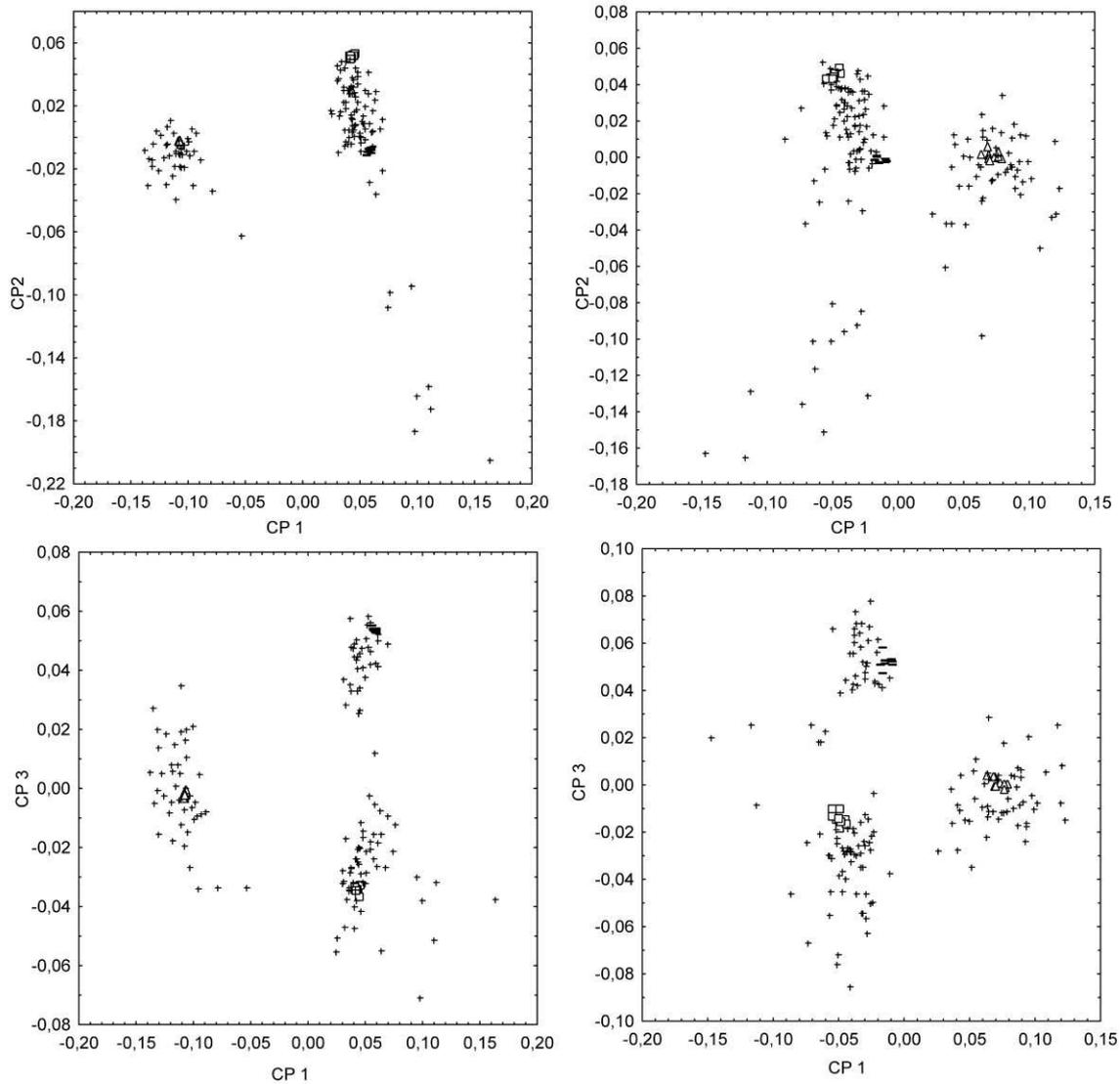


Figure 1.2. Répétabilité de l'analyse Procrustes des points homologues 3D sur les crânes (à gauche) et les mandibules (à droite). Les trois premiers axes des ACPs sont présentés. Petites croix : ensemble des spécimens du référentiel actuel ; tirets : 10 répétitions d'un spécimen d'*Hylochoerus* (MNHN 1951-208) ; carrés : 10 répétitions d'un spécimen de *Potamochoerus* (MNHN 1921-300) ; triangles : 10 répétitions d'un spécimen de *Phacochoerus* (MNHN 1948-25).

2. Mesures linéaires

Jeu de mesures linéaires

Afin de compléter les analyses en GM avec un nombre de spécimens plus important, les mesures linéaires crânio-mandibulaires ont été compilées à partir de chaque configuration de PH. En utilisant les coordonnées 3D des PH, il est possible de calculer les mesures entre n'importe quelle paire de PH. Un protocole de mesures linéaires a donc été adapté d'un

protocole mis en place par J.-R. Boisserie et en partie adapté de la littérature (e.g., Cooke & Ewer, 1972). Une série de rapports décrivant au mieux la morphologie a été calculée. La liste des mesures est indiquée dans le tableau 1.4. Pour les dents, les mesures ont été effectuées avec un pied-à-coulisses numérique (précision 0,1 mm) selon le protocole de Harris & White (1979, fig. 135). Seules les mesures de longueur, largeur et hauteur ont été effectuées. L'indice d'hypsodontie a été calculé d'après Cooke (2007) comme étant égal à $100 * \text{hauteur} / \text{largeur}$.

CRÂNE	
Mesure	Définition
L1	Longueur akrokranon (arrière occipital)-extrémité nasale
L2	Longueur extrémité prémaxillaire-basion
L3	Longueur extrémité prémaxillaire-staphylion (arrière palais)
L4	Longueur basion-staphylion
L5	Longueur incisive nasoincisive-foramen lacrymal
L6	Longueur processus orbitaire du frontal-foramen lacrymal
L7	Longueur extrémité latérale crête nuchale-foramen lacrymal
L8	Racine arcade zygomatique-méat acoustique
L9	Extrémité prémaxillaire-point antérieur canine
I1	Largeur au niveau médian des I ³
I2	Largeur entre les bords linguaux des canines
I3	Largeur entre les bords externes des canines
I4	Largeur aux extrémités mésiales de la rangée dentaire jugale
I5	Largeur aux faces internes des P ⁴
I6	Largeur aux extrémités distales de la rangée dentaire jugale
I7	Largeur aux processus pyramidaux du palatin
I8	Largeur maximale aux nasaux
I9	Largeur maximale aux zygomatiques
I10	Largeur maximale aux processus orbitaires du frontal
I11	Largeur minimale aux lignes temporales
I12	Largeur maximale de la crête nuchale
I13	Largeur maximale aux méats acoustiques
I14	Largeur aux extrémités médianes des glénoïdes
I15	Largeur aux foramens infra-orbitaires
I16	Largeur maximale aux apophyses supra-canines

l17	Largeur max aux condyles occipitaux
l18	Largeur distale I ¹
l19	Largeur arrière zygomatique (suture jugal-temporal)
l20	Largeur aux foramens supraorbitaires
l23	Largeur aux foramens lacrymaux
l30	Largeur aux points distaux des alvéoles des canines
l31	Largeur aux points mésiaux des alvéoles des canines
h1	Hauteur du rostre au niveau P ⁴ -M ¹
h2	Hauteur extrémité distale rangée dentaire jugale-bord orbitaire dorsal
h3	Hauteur akrokranion-opisthion (point médian crête nuchale-arrière foramen magnum)
h4	Hauteur de l'orbite (entre processus orbitaires du frontal et du zygomatique)
h5	Hauteur du zygomatique (entre processus orbitaire du zygomatique et point ventral du zygomatique)
d1	Longueur I ¹ -I ³
d2	Longueur I ¹ -C
d3	Diastème I ³ -C
d4	Diastème C ¹ -P ¹
d5	Diastème C ¹ -point antérieur rangée prémolaire (à partir de P ²)
d6	Diastème P ¹ -P ²
d7	Longueur de la rangée prémolaire
d8	Longueur de la rangée prémolaire (sans P ¹)
d9	Longueur de la rangée molaire
d10	Longueur de la rangée dentaire jugale (sans P ¹)
Angle p2	Angle entre le segment avant canine-arrière rangée dentaire et le segment avant canine-prémaxillaire
Angle o1	Angle entre le segment akrokranion-basion et le segment basion-épine palatine
Angle o2	Angle entre le segment reliant les foramens stylomastoïdiens et le segment foramen stylomastoïdien-méat acoustique

MANDIBULE

Mesure	Définition
L1	Longueur incision-extrémité caudale du condyle
L2	Longueur incision-extrémité distale de la rangée dentaire jugale
L3	Longueur incision-extrémité caudale de la symphyse

L4	Longueur extrémité distale de la rangée dentaire jugale-extrémité caudale du condyle
l1	Largeur au niveau distal des I ₃
l2	Largeur au niveau des faces linguales des canines
l3	Largeur au niveau des faces labiales des canines
l4	Largeur aux extrémités mésiales de la rangée dentaire jugale
l5	Largeur entre les faces linguales des P ₄
l6	Largeur aux extrémités distales de la rangée dentaire jugale
l7	Épaisseur du corps au niveau médian de la M ₁
l8	Largeur du corps au niveau des M ₁ -M ₂
l9	Largeur de la mandibule aux condyles
h1	Hauteur du corps au niveau P ₂ -P ₃
h2	Hauteur du corps au niveau M ₂ -M ₃
h3	Hauteur processus coronoïde-bord ventral
h4	Hauteur condyle-bord ventral
d1	Longueur I ₁ -I ₃
d2	Longueur I ₁ -C ₁
d3	Diastème I ₃ -C ₁
d5	Diastème C ₁ -extrémité mésiale de la rangée dentaire jugale
d5'	Diastème C ₁ -P ₃
d8	Longueur de la série prémolaire
d9	Longueur de la série molaire
d10	Longueur de la rangée dentaire jugale
s1	Longueur extrémité caudale symphyse-foramen symphysaire
s2	Largeur du condyle
Angle i	Angle entre la droite passant par les canines et la droite avant canine-incision
Angle s	Angle entre la symphyse et la droite reliant incision et avant de rangée prémolaire

Tableau 1.4. Définition des mesures linéaires utilisées dans l'étude.

Répétabilité

À partir du même jeu de 30 répétitions (10 fois un spécimen de chaque genre), j'ai également estimé la répétabilité des mesures linéaires. L'écart-type calculé sur les 10 répétitions représente entre 0,4 % et 2 % de chaque mesure, ce que je considère comme étant négligeable.

3. Points semi-homologues 2D et points homologues 2D sur les troisièmes molaires

Afin d'étudier les variations de morphologie dentaire chez les suinés fossiles (dans la troisième partie), un protocole de GM a été mis au point en collaboration avec A. Evin et T. Cucchi (MNHN) pour quantifier à la fois la forme du contour des molaires, mais aussi les relations des différentes cuspidés. Il est adapté de celui utilisé dans Cucchi et al. (2011) et Evin et al. (2013). Ces analyses ont été restreintes au genre fossile *Kolpochoerus*. Seul le genre actuel *Potamochoerus* aurait pu aussi être analysé avec cette méthode. Les molaires des genres *Hylochoerus* et *Phacochoerus* ne sont pas adaptées à ce type d'analyse : comme leurs couronnes sont plus hypsodontes et recouvertes de ciment, ni le collet (limite couronne-racines), ni les sillons marquant les limites des cuspidés ne sont clairement visibles.

Le protocole consiste en la quantification de la forme du contour des troisièmes molaires en vue occlusale au collet, en utilisant des courbes sur lesquelles sont capturés des points semi-homologues (PSH) en 2D, combinée à une quantification des éléments de la couronne par des PH situés aux interactions des sillons des cuspidés. Les PH et PSH utilisés dans ce travail sont définis sur la figure B. L'approche des « sliding » PSH développée par Bookstein (1997) permet de combiner des PH et des PSH dans une même analyse. Pendant la superposition Procrustes, une procédure de « glissement » des PSH permet de minimiser les artefacts liés au fait que les PSH positionnés le long des courbes ne sont pas définis précisément (non homologues).

Les données ont été collectées à partir de photographies numériques 2D des surfaces occlusales de chaque molaire en utilisant un protocole standard décrit dans Evin et al. (2013). Les molaires sont positionnées de manière à ce que le collet soit horizontal et parallèle au plan focal de l'objectif (l'orientation de l'objectif est contrôlée en utilisant un niveau à bulle). La parallaxe latérale a été contrôlée en plaçant les deux cuspidés les plus mésiales de manière symétrique au centre de la photographie. Les photographies ont été effectuées avec un appareil photo (Canon EOS 500D) équipé d'un macro-objectif 50 mm. Une échelle est positionnée au niveau du collet pour chaque photographie pour permettre par la suite de calibrer la TC en mm. Si possible, la photographie s'effectue du côté droit des spécimens, avec le côté distal vers la droite. Quand les spécimens étudiés ne préservent que le côté gauche, leurs photographies sont inversées pour qu'elles correspondent à des spécimens du côté droit.

La saisie des PH et PSH a été effectuée avec le logiciel tpsDig 2.16 (Rohlf, 2010b). La saisie des PH s'effectue toujours dans l'ordre indiqué par les nombres sur la figure 1.3. La forme du contour est quantifiée à l'aide des courbes reliant ces PH. Les PSH sont ensuite numérisés automatiquement par le logiciel le long de ces courbes.

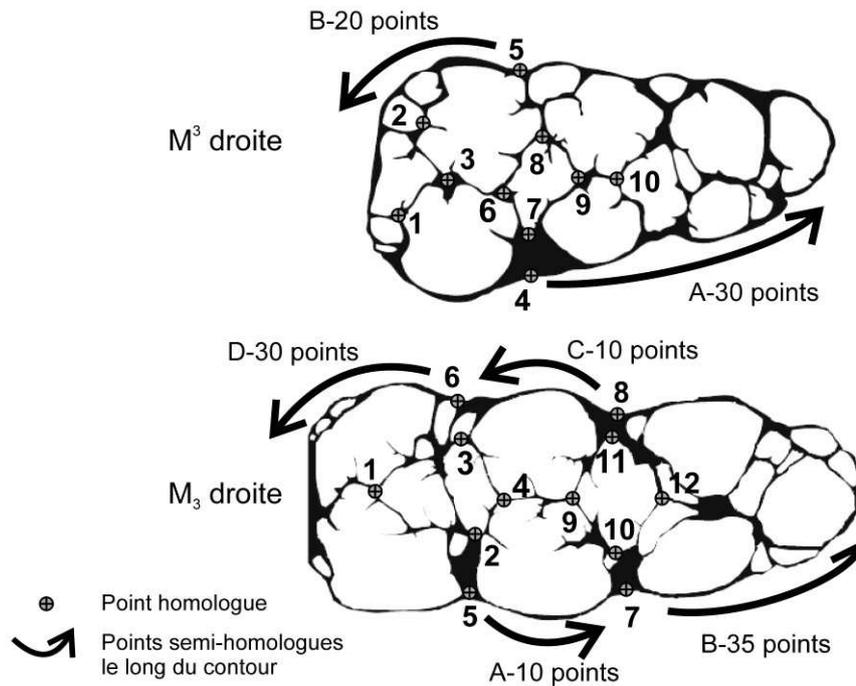


Figure 1.3. Protocole d'étude des contours des troisièmes molaires (ici, *Sus scrofa*) à l'aide de points-homologues 2D sur la couronne et de points semi-homologues 2D le long du contour en vue occlusale. Modifié d'après Evin et al. (2013).

Les procédures de « glissement » et superpositions Procrustes ont été effectuées avec le logiciel tpsRelw 1.49 (Rohlf, 2010a), avec la méthode de minimisation des distances Procrustes, qui est plus économe en temps que la méthode de minimisation de la « bending energy », et qui donne des résultats similaires (com. pers. A. Evin). À partir des coordonnées Procrustes, les analyses statistiques sont les mêmes que pour les PH 3D sur les crânes et mandibules. Des analyses PH et PSH ont été effectuées sur les dents assez peu usées pour permettre la saisie des PH sur la couronne. Des analyses se limitant aux contours de la dent ont été effectuées pour maximiser le nombre de spécimens et inclure les individus dont les molaires étaient trop usées pour saisir les PH.

4. Analyse de complexité des troisièmes molaires

Les troisièmes molaires du genre *Kolpochoerus* ont également été caractérisées par un codage de leur complexité. Pour les M_3 , le nombre de paires de cuspides principales est ajouté au score individuel du développement du pilier terminal (le plus distal), ce qui donne le score de complexité. Le pilier terminal est codé de la manière suivante : absent (0), très réduit (0,25), bien développé (0,50), bien développé avec tendance à la division en trois sous-piliers (0,75). Le stade suivant est la formation d'une nouvelle paire de cuspides principales, et le pilier terminal est absent. Pour les M_3^3 , le nombre de cuspides principales présentes sur le côté lingual donne le score de complexité. Un exemple de codage des scores de complexité est illustré sur la figure 1.4. Par exemple, au sein du genre *Potamochoerus*, le score de complexité des M_3 varie entre 2,5 et 3,5.

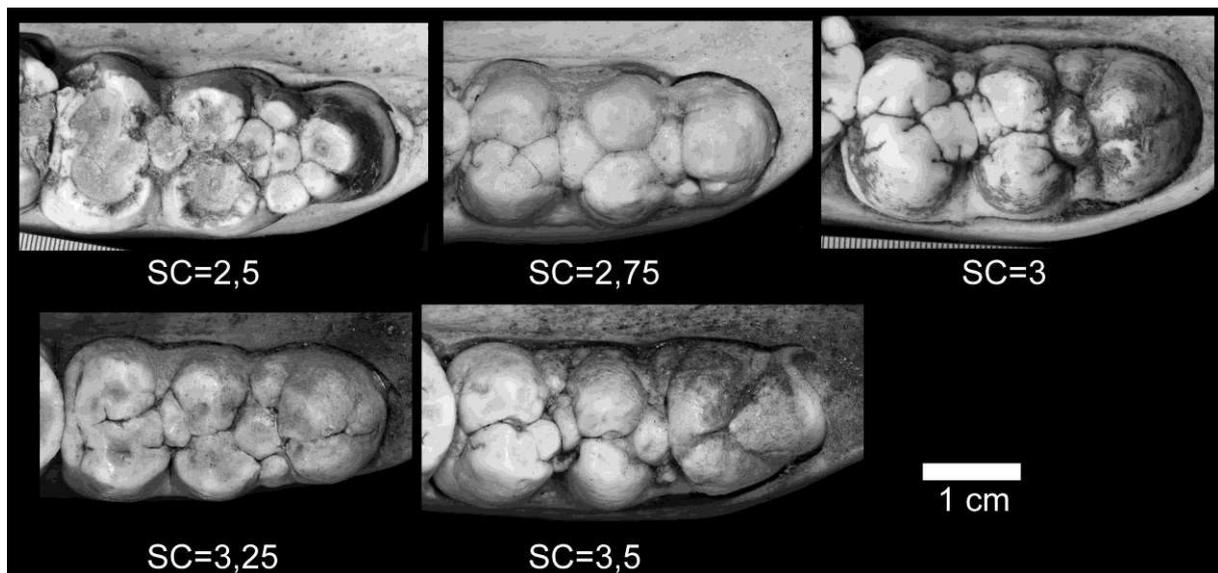


Figure 1.4. Exemples de codage des codes de complexité sur cinq M_3 droites de *Potamochoerus*. Ces cinq spécimens représentent toute la gamme de variation de ce genre.

5. Analyses statistiques

Afin de tester l'effet de l'allométrie (changements de forme associés à des changements de taille), des régressions des composantes principales (CP) sur la taille centroïde ont été systématiquement effectuées. Les analyses statistiques mentionnées ci-dessous ont été faites à la fois sur les CP et sur leurs équivalents régressés (rCP). Afin de tester les différences visibles le long des axes des ACP, des ANOVA et MANOVA sont effectuées sur les CP significatives issues de la superposition Procrustes. Les

ANOVA/MANOVA permettent de tester pour des différences significatives entre les moyennes de différents groupes en prenant en compte les tailles des échantillons et la variance inter- et intra-groupe. Des tests posthoc LSD de Fisher ont été ensuite utilisés pour tester la direction des différences détectées par les ANOVA/MANOVA (comparaisons deux-à-deux). Toutes les analyses statistiques ont été effectuées avec le logiciel Statistica 7.1 (StatSoft).

IV. Résultats et discussion

1. Analyse globale : variations inter-génériques, inter-spécifiques, et comparaisons des ontogénies des genres de suinés africains actuels

Une analyse globale a été effectuée sur tous les spécimens complets, adultes et juvéniles (n=136 crânes, et n=150 mandibules). Les résultats de l'ACP sur les coordonnées Procrustes sont discutés pour mettre en évidence les changements de forme et de taille ayant lieu pendant l'ontogénie des suinés africains actuels. En utilisant le test du « scree-plot », les 3 premières composantes principales sont significatives. Elles représentent 77 % de la variance totale pour le crâne et 68 % pour la mandibule. Les trois premiers axes des analyses des crânes et des mandibules sont représentés respectivement sur les figures 1.5. et 1.6.

Taille

Les trois axes CP1 à CP3 sont significativement corrélés avec la taille centroïde que ce soit pour les crânes ou les mandibules. La corrélation est la plus forte pour CP2 car cet axe représente presque exclusivement les différences de forme pendant l'ontogénie. Les corrélations sont plus faibles pour les axes CP1 et CP3 car ces axes expriment principalement les différences entre taxons, et plus secondairement les différences de forme pendant l'ontogénie, surtout chez les phacochères (axes CP1 et CP3) et les hylochères (axe CP3). Un effet de taille est donc toujours présent malgré la superposition Procrustes : il est lié à l'allométrie pendant l'ontogénie. Ainsi, les analyses statistiques sont effectuées sur les axes principaux régressés sur la taille centroïde pour éliminer cet effet de taille et comparer uniquement la forme.

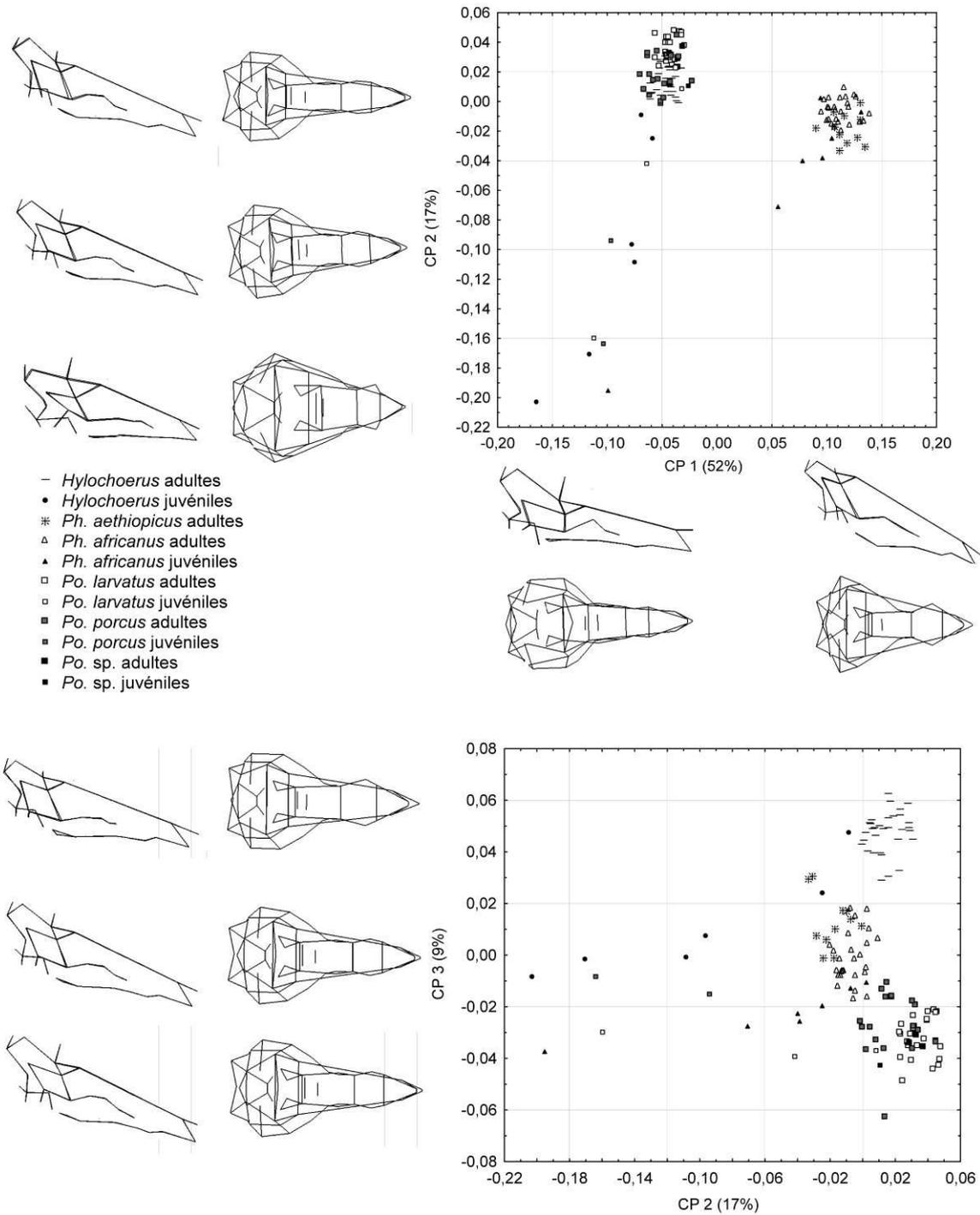


Figure 1.5. Espace morphologique des trois premiers axes de l'ACP effectuée sur les configurations de PH des crânes de suinés africains actuels (adultes et juvéniles). Les changements morphologiques sont indiqués par des représentations en « fil de fer » des vues dorsales et latérales des crânes qui représentent les formes extrêmes le long des axes principaux.

Forme

La répartition des spécimens dans l'espace morphologique de l'ACP est similaire pour les crânes et les mandibules. L'axe CP1 (52% crâne, 36% mandibule) discrimine les potamochères et hylochères (valeurs faibles) des phacochères (valeurs élevées), et également les juvéniles (valeurs faibles) des adultes (valeurs élevées) surtout pour les phacochères.

L'axe CP2 (17% crâne, 19% mandibule) discrimine les juvéniles (valeurs faibles) des adultes (valeurs élevées), et dans une moindre mesure les phacochères (valeurs faibles) des potamochères et hylochères (valeurs élevées). L'axe CP3 (9% crâne, 13% mandibule) discrimine les potamochères (valeurs faibles) des hylochères (valeurs élevées), les phacochères montrant des valeurs intermédiaires. L'axe CP3 discrimine également dans une moindre mesure les juvéniles des adultes pour les phacochères et surtout les hylochères.

Les adultes des trois genres sont parfaitement discriminés dans l'espace morphologique défini par les axes CP1 à CP3. La différence entre les phacochères et les autres genres (exprimée sur l'axe CP1) est beaucoup plus importante que celle entre les potamochères et les hylochères (exprimée sur l'axe CP3). Cela est logique au vu de la morphologie très dérivée et spécialisée du genre *Phacochoerus*, lié à ses adaptations poussées à un régime alimentaire de pisseur.

Il est également possible de comparer les trajectoires ontogénétiques dans l'espace des formes en comparant les axes CP1 à CP3. L'ontogénie des phacochères s'exprime surtout sur l'axe CP1, et dans une moindre mesure sur les axes CP2 et CP3. L'ontogénie des potamochères et hylochères s'exprime principalement sur l'axe CP2, et dans une moindre mesure sur les axes CP1 et CP3 (seulement pour le crâne). Ainsi, il est clair que la trajectoire ontogénétique de *Phacochoerus* est très différente de celles de *Potamochoerus* et *Hylochoerus*. Sa morphologie très particulière est détectable très tôt dans l'ontogénie dès le stade J1 (représenté par un seul spécimen de *Ph. africanus*). Les phacochères subissent des changements de forme très importants au cours de l'ontogénie, alors que les potamochères et hylochères changent relativement peu au niveau de la forme.

Les principaux changements de forme du crâne au cours de l'ontogénie des suinés sont les suivants (Fig. 1.5.):

- un raccourcissement de la région post-orbitale par rapport au crâne (CP1)
- une arcade zygomatique plus importante dorso-ventralement, avec redressement vertical du bord caudal du zygomatique et augmentation de hauteur du processus supra-méatique (CP1 et CP2)
- un prémaxillaire plus incliné ventralement (CP1 et CP2) ;
- un occipital plus incliné (CP1 et CP2) ;
- une compression du pariétal plus importante (CP1 et CP2) ;
- une bulle tympanique relativement moins importante (et plus généralement basicrâne) (CP1 et CP2) ;
- un rostre relativement long par rapport au neurocrâne (CP2) ;
- un développement latéral de l'arcade zygomatique et une individualisation de la crête faciale (CP1 et CP2) ;
- l'apparition d'un angle au niveau de la protubérance occipitale externe (CP2) ;
- la diminution de la taille relative de l'orbite (CP2) ;
- un neurocrâne plus plat, moins globuleux (CP1 et CP2) ;
- des proportions générales du crâne plus haut, plus long et plus étroit ;
- la forme de l'occipital passant de trapézoïdal à losangique (CP2).

Les principaux changements de forme de la mandibule au cours de l'ontogénie sont les suivants (Fig. 1.6.) :

- une augmentation de la hauteur de la branche montante (CP1 et CP2) ;
- un condyle mandibulaire plus dorsal par rapport au processus coronoïde (CP1) ;
- une augmentation de la longueur du diastème (CP1) ;
- une symphyse plus longue et plus étroite (CP2) ;
- une symphyse avec un bord caudal plus vertical et épais dorso-ventralement (CP1 et CP2) ;
- des branches montantes plus convergentes rostralement (en vue caudale) (CP1) ;
- des canines plus développées (CP2) ;
- un plan symphysaire dorsal plus proche de l'horizontale (CP1 et CP2).

Les principaux changements morphologiques du crâne qui distinguent *Phacochoerus* des genres *Potamochoerus*/*Hylochoerus* sont les suivants (tous sur l'axe CP1) (Fig. 1.5.) :

- un prémaxillaire plus incliné ;
- une extrémité rostrale de l'os nasal plus ventrale ;
- une région post-orbitale plus courte par rapport au crâne ;
- une arcade zygomatique plus haute dorso-ventralement ;
- une orbite positionnée plus dorsalement et caudalement ;
- un ptérygoïde plus dorsal par rapport à la rangée dentaire ;
- un occipital plus incliné ;
- une bulle tympanique moins importante ;
- des canines supérieures plus développées ;
- une constriction pariétale plus importante ;
- un occipital plus étroit relativement au frontal ;
- une arcade zygomatique moins transverse par rapport à l'axe sagittal du crâne ;
- un palais relativement étroit par rapport au crâne ;
- un canal otique plus incliné ;
- une fosse glénoïde plus inclinée ;
- des foramens supra-orbitaires plus écartés.

Les principaux changements morphologiques de la mandibule qui distinguent *Phacochoerus* des genres *Potamochoerus*/*Hylochoerus* sont les suivants (tous sur l'axe CP1) (Fig. 1.6.) :

- une augmentation de la hauteur et de l'inclinaison de la branche montante ;
- un condyle mandibulaire plus dorsal que le processus coronoïde ;
- un infradentale positionné plus ventralement par rapport à la rangée dentaire ;
- une symphyse plus courte et plus large, avec un bord caudal plus vertical et dorso-ventralement épais ;
- une arcade incisive plus aplatie rostro-caudalement ;
- des branches montantes plus convergentes rostralement (visible en vue caudale).

Les principaux changements morphologiques du crâne qui distinguent *Hylochoerus* de *Potamochoerus* (*Phacochoerus* ayant une position intermédiaire) sont les suivants (tous sur l'axe CP3) (Fig. 1.5 .) :

- une augmentation de la hauteur de l'arcade zygomatique, avec un bord dorsal plus vertical ;
- un toit crânien moins bombé, plus aplati, et même présentant une dépression pour *Hylochoerus* ;
- une bulle tympanique plus inclinée rostralement ;

- une incisure naso-incisive plus marquée ;
- une constriction du pariétal moins importante ;
- un occipital plus large relativement au frontal, plus large et moins haut en proportions ;
- une fosse glénoïde moins inclinée ;
- des foramens supra-orbitaires plus serrés ;
- des rangées dentaires divergentes rostralement ;
- un zygomatique plus vertical en vue caudale.

Les principaux changements de forme de la mandibule qui distinguent *Hylochoerus* de *Potamochoerus* (*Phacochoerus* ayant une position intermédiaire) sont les suivants (tous sur l'axe CP3) (Fig. 1.6.) :

- un diastème relativement long par rapport à la mandibule ;
- une arcade incisive plus plate ;
- un foramen mentonnier rostro-latéral positionné plus dorsalement ;
- un corps mandibulaire relativement bas par rapport à la mandibule ;
- un processus coronoïde moins développé dorsalement ;
- des condyles mandibulaires plus allongés rostro-caudalement et plus symétriques.

Discussion

L'ontogénie des trois genres est clairement exprimée sur l'axe CP2, et pour le genre *Phacochoerus* également sur l'axe CP1. Les ontogénies des genre *Potamochoerus* et *Hylochoerus* sont relativement semblables alors que celle de *Phacochoerus* est clairement distincte dès le stade juvénile J3. D'une manière générale, les différences entre les ontogénies correspondent aux différences inter-génériques entre les adultes, surtout pour les mandibules, et les crânes des juvéniles de J4 et J5. Pour les stades J1 à J3, la distinction semble exister mais n'est pas nette, peut-être à cause du faible nombre de spécimens de juvéniles. Cela indique que ce genre d'analyses pourrait probablement permettre de distinguer les juvéniles des genres fossiles entre eux. La séparation parfaite des spécimens adultes des trois genres sur les axes CP1 et CP3 était attendue et permet essentiellement de valider la méthodologie et le choix des configurations de PH. La morphologie très dérivée du genre *Phacochoerus* est également bien mise en évidence à la fois graphiquement et quantitativement (pourcentages des axes de l'ACP).

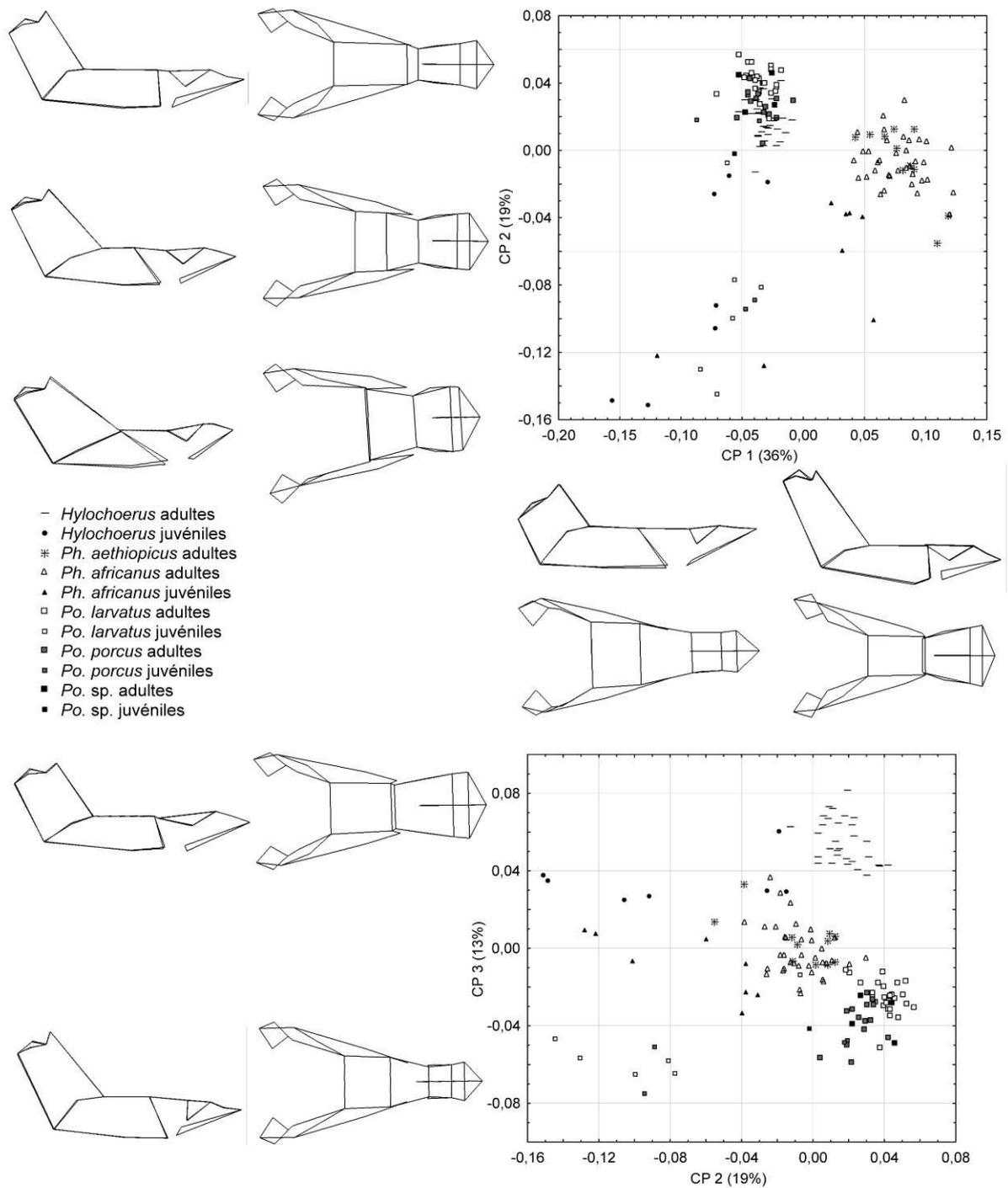


Figure 1.6. Espace morphologique des trois premiers axes de l'ACP effectuée sur les configurations de PH des mandibules de suinés africains actuels (adultes et juvéniles). Les changements morphologiques sont indiqués par des représentations en « fil de fer » des vues dorsales et latérales des mandibules qui représentent les formes extrêmes le long des axes principaux.

Sur l'axe CP2, les différences graphiques entre les spécimens de *Potamochoerus porcus* et *Po. larvatus* sont les mêmes qu'entre femelles et mâles de *Potamochoerus*, et ces différences correspondent à la direction de changement de forme entre les juvéniles et les

adultes. Un schéma globalement similaire semble apparent pour le genre *Phacochoerus*, avec des mâles montrant des valeurs sur CP1 qui sont au-delà des valeurs des femelles dans la même direction de changement de forme que l'ontogénie. Cela indique qu'il y a sans doute des effets combinés des variations liées à l'ontogénie, au dimorphisme sexuel, et parfois même la taxonomie sur la forme globale. Cela rappelle les phénomènes des hétérochronies du développement. Ces résultats graphiques seront testés plus en détails dans les parties suivantes, restreintes chacune à un genre.

2. Variabilité crânio-mandibulaire au sein du genre *Phacochoerus*

a) Analyse globale : adultes et juvéniles

Une analyse Procrustes sur les PH crâniens et mandibulaires a été effectuée sur l'ensemble des spécimens complets du genre *Phacochoerus*, soit un total de 44 crânes et 55 mandibules, représentant les deux espèces *Ph. africanus* et *Ph. aethiopicus*. D'après le test du « scree-plot », les cinq premières composantes de l'ACP sur les crânes et les sept premières composantes de l'ACP sur les mandibules sont significatives, représentant 74 % et 78 % de la variance totale. Dans les deux cas, l'axe CP1 représente une part beaucoup plus importante de la variance que les axes suivants (41 % pour les crânes, et 33 % pour les mandibules). Les résultats des analyses sur les crânes sont décrits en détail. D'une manière générale, les résultats obtenus sur les mandibules sont très similaires. Seules les différences importantes sont donc mentionnées.

Taille

Conformément aux attentes, l'effet de l'âge sur la taille centroïde du crâne est très significatif ($F(3, 40)=12,35$; $p=0,00$). Le test posthoc confirme que les juvéniles (classe d'âge de J1 à J5 regroupées pour l'ANOVA) sont beaucoup plus petits que les spécimens adultes s. l. Cette analyse concerne uniquement l'espèce *Phacochoerus africanus*, car aucun spécimen juvénile de l'espèce *Ph. aethiopicus* n'a pu être inclus dans l'analyse.

Les ANOVA suivantes ont pour but de tester l'influence des facteurs âge, sexe et espèce sur la taille et ont été effectuées en se restreignant aux spécimens adultes s. l. L'effet de l'âge sur la taille centroïde du crâne est très significatif ($F(2, 36)=4,9$; $p=0,01$). Le test posthoc indique que les jeunes adultes sont significativement plus petits que les adultes et les vieux adultes ($p=0,01$), indiquant une augmentation de la taille au cours du vieillissement. Les

mâles sont significativement plus gros que les femelles ($F(1, 32)=20,3$; $p=0,00$) pour les deux espèces confondues. Enfin, l'espèce *Phacochoerus africanus* est significativement plus grosse que l'espèce *Ph. aethiopicus* ($F(1, 35)=5,9$; $p=0,02$). Une ANOVA sur les facteurs sexe et espèce avec interaction est effectuée sur les adultes s. l. Les effets des facteurs espèce ($F(1, 29)=9,0$; $p=0,01$) et sexe ($F(1, 29)=23,1$; $p=0,00$) sont très significatifs. L'effet de l'interaction ne l'est pas ($F(1, 29)=0,1$; $p=0,71$). Le test posthoc LSD de Fisher indique que toutes les paires sexe-espèce sont significativement différentes sauf les mâles *Ph. aethiopicus* et les femelles *Ph. africanus* ($p=0,19$). Sur les mandibules, les différences entre espèces sont moins significatives ($p=0,05$).

Forme

La figure 1.7. illustre la répartition des spécimens le long des axes CP1 et CP2 de l'analyse des crânes. L'axe CP1 (41%) illustre les changements de forme au cours de l'ontogénie en partant des spécimens les plus jeunes (valeurs élevées) aux vieux adultes (valeurs faibles), ainsi que le dimorphisme sexuel. L'axe CP2 (13%) illustre la phase tardive de l'ontogénie et le dimorphisme sexuel, ainsi que la taxonomie. L'axe CP3 (9%) illustre la taxonomie.

Conformément aux attentes, l'effet de l'âge sur la forme globale crânienne est très significatif ($F(18, 99)=7,05$; $p=0,00$). L'effet de l'âge est notamment exprimé sur les axes CP1, CP2, CP3, rCP2 et rCP3. Sur l'axe CP1, les juvéniles sont très différents des trois groupes d'adultes s. l. Les différences de forme sur cet axe sont principalement liées aux différences de taille associées et illustrent l'allométrie au cours de l'ontogénie, d'où l'absence de significativité de l'effet de l'âge sur l'axe régressé correspondant (rCP1). Ainsi, les coordonnées des spécimens sur l'axe CP1 sont très fortement corrélées avec la TC pour les crânes ($r=-0,96$; $p=0,00$) et les mandibules ($r=-0,87$; $p=0,00$), ce qui confirme une allométrie importante. Sur les axes CP2 et rCP2, les différences sont entre les différents groupes des adultes s. l. (surtout entre les jeunes adultes et les adultes et les vieux adultes). Sur les axes CP3 et rCP3, les vieux adultes sont différents des autres groupes.

La même analyse restreinte aux adultes s. l. révèle un effet significatif de l'âge ($F(12, 62)=6,30$; $p=0,00$) révélant des changements importants de forme pendant le vieillissement (phase tardive de l'ontogénie). On retrouve également le changement de forme allométrique sur l'axe CP1, et les différences de forme liées à l'ontogénie tardive sur les axes CP2 et CP3 et axes régressés correspondants. Des analyses similaires (ANOVAs sur le facteur âge) ont également été réalisées en se restreignant aux spécimens de *Phacochoerus africanus*. Les

résultats obtenus confirment les différences observées dans l'analyse globale des *Phacochoerus*.

La forme du crâne des adultes s. l. est significativement différente entre les sexes ($F(6, 27)=4,45$; $p=0,00$), avec notamment des effets sur les axes CP1, CP2, et les axes régressés correspondants. Les mêmes résultats ont été obtenus en se restreignant aux *Phacochoerus africanus*. Sur les mandibules, l'effet global du sexe est moins important.

La forme crânienne globale des adultes s. l. est très significativement différente entre les espèces *Phacochoerus africanus* et *Ph. aethiopicus* ($F(6, 30)=49,38$; $p=0,00$). Cette différence taxonomique s'exprime notamment sur les axes CP2, CP3, CP4, et rCP1, rCP2, rCP3, et rCP4. Sur les axes CP2 à CP4, les spécimens de *Ph. aethiopicus* ont des valeurs en moyenne plus élevées que les spécimens de *Ph. africanus*. Pour les mandibules, les différences de forme ne sont significatives que pour les axes CP6 et CP7 qui représentent chacun seulement 4 % de variance totale. La discrimination taxonomique sur la forme des mandibules est donc moins importante que pour les crânes où elle s'exprime sur des axes principaux plus importants en termes de pourcentage de variance totale.

L'analyse ANOVA avec les facteurs sexe et espèce et interaction confirme les effets significatifs de ces deux facteurs sur la forme globale crânienne des adultes s. l. (espèce : $F(6, 24)=37,3$; $p=0,00$; et sexe : $F(6, 24)=4,02$; $p=0,01$), mais sans interaction ($F(6, 24)=0,94$; $p=0,48$). Sur l'axe rCP1, le test posthoc indique que toutes les paires sexe-espèce sont différentes sauf les femelles *Phacochoerus africanus* et les mâles *Ph. aethiopicus*.

Discussion

Les changements de forme au cours de l'ontogénie des *Phacochoerus* sont différents pour la première phase et la phase de vieillissement (Fig. 1.7.). L'ontogénie au sein des juvéniles est principalement exprimée le long de l'axe CP1 et correspond globalement à des changements de forme allométriques. Les changements de forme crânio-mandibulaire au cours du vieillissement (entre les classes d'âge JA, A et VA) sont relativement importants et sont exprimés le long de l'axe CP2 (et dans une moindre mesure CP3). Le dimorphisme sexuel est exprimé sur l'axe CP2, et il pourrait également y avoir un effet sur l'axe CP1 combinant des changements allométriques à des changements de forme. La séparation taxonomique entre les deux espèces sur la base de la forme crânienne est bien marquée notamment sur les axes CP2, CP3 et CP4. Comme pour le facteur sexe, il pourrait également y avoir une combinaison de changements allométriques et de changements de forme sur l'axe CP1. Le dimorphisme sexuel et la discrimination taxonomique entre les deux espèces sont

moins importantes pour la mandibule que pour le crâne, ce qui pourrait être expliqué par la complexité plus faible de la mandibule en terme de structure anatomique, et du nombre de PH plus réduit.

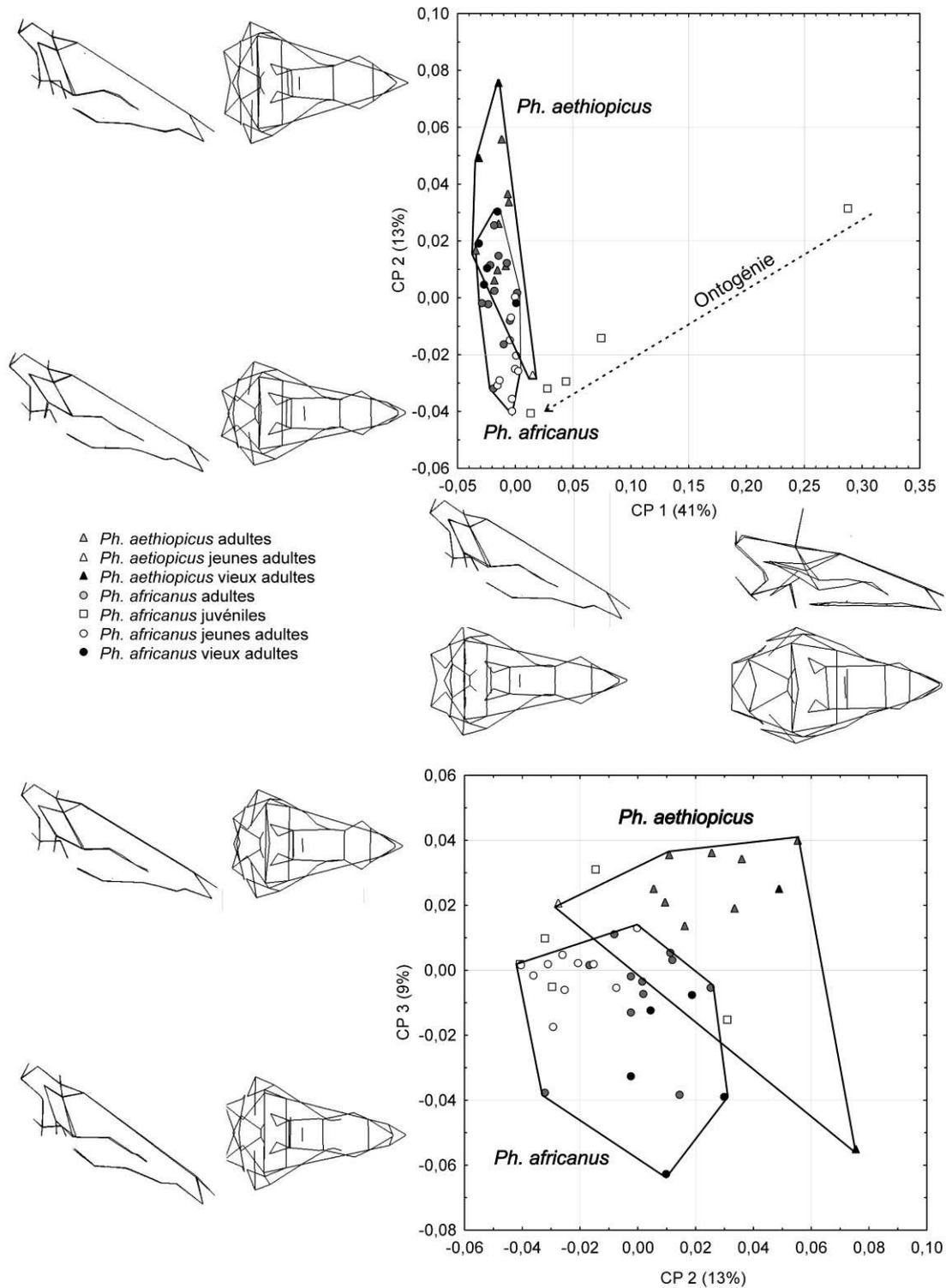


Figure 1.7. Espace morphologique des trois premiers axes de l'ACP effectuée sur les configurations de PH des crânes de *Phacochoerus* (adultes et juvéniles).

Les différences de taille centroïde des crânes et des mandibules confirment l'important dimorphisme sexuel de taille, l'augmentation de la taille au cours du vieillissement, et la différence de taille entre les deux espèces.

En combinant les informations liées à la forme et à la taille, on a confirmation : 1) d'un dimorphisme sexuel important chez les espèces du genre *Phacochoerus*, visible principalement sur le crâne ; 2) de la discrimination taxonomique importante entre les deux espèces qui confirme les caractères qualitatifs crâniens et dentaires ; 3) de l'importance des changements de forme et de taille liée à la phase de vieillissement.

Sur l'axe CP1, les changements liés au dimorphisme sexuel entre femelles et mâles se faisant dans la même direction que ceux liés à l'ontogénie des juvéniles aux adultes s. l., il semblerait que les mâles ont une forme crânio-mandibulaire péramorphe par rapport aux femelles sur cet axe, indiquant l'importance potentielle des phénomènes d'hétérochronie des développements pour la mise en place du dimorphisme sexuel chez l'espèce *Ph. africanus*. Une morphologie péramorphe des mâles par rapport aux femelles est bien connue chez les Primates (Shea, 2005), et est sans doute un phénomène courant chez les mammifères sexuellement dimorphiques.

b) Analyse restreinte aux spécimens adultes

Une analyse Procrustes a été effectuée sur l'ensemble des spécimens adultes s. l., suivis des mêmes analyses statistiques que dans la partie précédente, afin d'évaluer précisément les effets des facteurs âge, sexe et espèce sur la forme et la taille du crâne et de la mandibule.

Les résultats sont très similaires à ceux obtenus ci-dessus, et ne seront pas discutés plus en détail. Les axes CP1 et CP2 correspondent aux axes CP2 et CP3 de l'analyse des juvéniles et adultes, mais les changements de forme observés sont les mêmes.

3. Variabilité crânio-mandibulaire au sein du genre *Potamochoerus*

a) Analyse globale : adultes et juvéniles

Une analyse Procrustes sur les PH crâniens et mandibulaires a été effectuée sur l'ensemble des spécimens complets du genre *Potamochoerus*, soit un total de 53 crânes et 56 mandibules. D'après le test du « scree-plot », les cinq premières composantes principales sont

significatives pour l'analyse des crânes, et les quatre premières pour celle des mandibules. Les composantes principales significatives représentent 72 % et 68 % de la variance totale pour les crânes et les mandibules respectivement. Dans les deux cas, l'axe CP1 représente une part de variance beaucoup plus importante que les axes suivants (44 % pour les crânes, et 47 % pour les mandibules) alors que tous les autres axes principaux représentent moins de 13 % de variance. Comme pour les *Phacochoerus*, les résultats concernant les mandibules ne seront indiqués que si ils sont différents de ceux obtenus sur les crânes. Les trois premiers axes de l'analyse des crânes sont représentés sur la figure 1.8.

Taille

Conformément aux attentes, l'effet de l'âge sur la taille centroïde du crâne est très significatif ($F(3, 49)=31,27$; $p=0,00$). Le test posthoc confirme que les juvéniles (classes d'âge de J1 à J5 regroupés pour l'ANOVA) sont très significativement ($p=0,00$) plus petits que les adultes s. l.

Des ANOVA ont été également effectuées en se restreignant aux spécimens adultes s. l. afin de tester les effets des facteurs âge, sexe, et espèce sur la forme. L'effet global de l'âge sur la taille centroïde du crâne est peu significatif ($F(2, 44)=2,6$; $p=0,08$). Le test posthoc indique que les jeunes adultes sont significativement plus petits que les vieux adultes ($p=0,03$) et peu significativement plus petits que les adultes s. s. ($p=0,07$). Il semble y avoir une augmentation de taille au cours du vieillissement, mais le faible nombre de spécimens de jeunes adultes et de vieux adultes ne permet de tester ce résultat de manière satisfaisante.

Si l'on ne considère que les adultes s. l., l'effet du sexe est très significatif ($F(1, 45)=19$; $p=0,00$), confirmant la taille crânienne plus importante des mâles par rapport aux femelles. La différence de taille centroïde crânienne entre les adultes s. l. des deux espèces de *Potamochoerus* est très significative ($F(1, 42)=11,9$; $p=0,00$), *Po. porcus* étant plus petit en moyenne que *Po. larvatus*.

Une analyse ANOVA sur les facteurs espèce et sexe avec interaction a été effectuée pour confirmer les résultats précédents sur les spécimens adultes s. l. Comme précédemment, les effets des facteurs sexe ($F(1, 40)=7,7$; $p=0,01$) et espèce ($F(1, 40)=13,4$; $p=0,00$) sur la taille crânienne sont très significatifs. En revanche, l'effet de l'interaction de ces deux facteurs n'est pas significatif ($F(1, 40)=1,2$; $p=0,27$). Le test posthoc indique des différences significatives entre les femelles de *Potamochoerus porcus* et tous les autres groupes, ainsi qu'une différence peu significative entre les mâles et les femelles de *Po. larvatus* ($p=0,07$). Il est intéressant de noter l'absence de différence de taille crânienne entre les mâles de *Po.*

porcus et les femelles de *Po. larvatus*. La différence de taille serait donc un bon critère taxonomique, mais seulement si le sexe peut-être identifié. Les implications pour l'étude du registre fossile sont importantes puisque de nombreux fossiles sont difficiles voire impossibles à identifier comme mâles ou femelles.

Tous les résultats mentionnés ci-dessus sont également applicables à l'analyse sur la taille centroïde des mandibules. Cependant, la différence de taille entre les mandibules des mâles et des femelles de *Po. larvatus* est significative ($p=0,04$).

Forme

La figure 1.8. illustre la répartition des spécimens le long des axes CP1 et CP2 de l'analyse des crânes. L'axe CP1 (44%) illustre les changements de forme au cours de l'ontogénie des spécimens les plus jeunes (valeurs faibles) aux spécimens adultes (valeurs élevées). L'axe CP2 (13%) permet de discriminer graphiquement les spécimens des deux espèces *Po. porcus* (valeurs faibles) et *Po. larvatus* (valeurs élevées). L'axe CP3 (6%) exprime graphiquement la différence entre mâles (valeurs élevées) et femelles (valeurs faibles). Globalement, les résultats de l'analyse des mandibules présentent le même schéma.

Confirmant les résultats graphiques, l'effet de l'âge sur la forme globale du crâne est très significatif ($F(21, 124)=5,47$; $p=0,00$). L'effet de l'âge est notamment significatif sur les axes CP1, CP2, CP4, et rCP4. Le test posthoc indique que les juvéniles (classes d'âge J1 à J5 regroupées pour l'ANOVA) sont très significativement différents des adultes s. l. sur l'axe CP1. Sur l'axe CP2, les juvéniles sont significativement différents des adultes et des vieux adultes, mais pas des jeunes adultes. Étant donné que les différences exprimées sur les axes CP1 et CP2 ne sont pas significatives sur leurs équivalents régressés sur la taille centroïde (rCP1 et rCP2), les changements de forme au cours de l'ontogénie des *Potamochoerus* sont essentiellement allométriques. Ainsi, les coordonnées des spécimens sur l'axe CP1 sont très fortement corrélées avec la taille centroïde pour les crânes ($r=0,94$; $p=0,00$) et les mandibules ($r=-0,97$; $p=0,00$). La même analyse sur les mandibules a donné des résultats globalement similaires, mais sans différences significatives sur l'axe CP2.

En se restreignant aux spécimens adultes s. l., l'effet de l'âge sur la forme crânienne n'est globalement pas significatif ($F(14, 70)=0,82$; $p=0,64$). En revanche, la même analyse sur les mandibules a révélé un effet de l'âge globalement significatif, notamment sur les axes CP3, CP4, rCP1, rCP3 et rCP4. Le test posthoc indique que les jeunes adultes sont différents des adultes et des vieux adultes sur les axes CP3 et rCP3. Sur les axes CP4 et rCP4, les jeunes adultes diffèrent significativement des vieux adultes, et les différences entre les autres paires

sont peu significatives ($p=0,06$). Sur l'axe rCP1, les vieux adultes diffèrent des jeunes adultes et des adultes et la différence entre les autres paires est peu significative ($p=0,06$). Bien que ces résultats soient basés sur des échantillons peu importants, ils semblent indiquer que l'ontogénie tardive (ou vieillissement) est exprimée sur les axes CP3, CP4, rCP1, rCP3 et rCP4 pour les mandibules. Le fait qu'aucune différence significative n'ait été détectée sur l'axe CP1 pourrait indiquer que les changements de forme liées aux changements de taille sur cet axe masquent les véritables changements de forme qui ne sont détectables que sur l'axe régressé sur la taille centroïde.

La différence de forme globale crânienne entre les spécimens adultes s. l. des deux espèces est très significative ($F(6, 37)=16,22$; $p=0,00$). Cet effet taxonomique se retrouve notamment sur les axes CP1, CP2, CP5 et les axes régressés correspondants. Le test posthoc indique que *Po. porcus* est caractérisé par des valeurs plus faibles sur ces six axes par rapport à *Po. larvatus*. La différence de forme exprimée le long de l'axe CP1 est en partie liée à l'allométrie, étant donné que la p-value est moins importante sur l'axe régressé rCP1 que sur l'axe CP1. Les résultats obtenus sur les mandibules sont similaires, avec un effet significatif du facteur espèce sur les axes CP1, CP2, et rCP2, avec pour chaque axe, les spécimens de *Po. porcus* caractérisés par des valeurs plus élevées que les *Po. larvatus*.

L'effet du facteur sexe sur la forme globale crânienne des adultes s. l. de *Potamochoerus* est très significatif ($F(7, 39)=12,48$; $p=0,00$), notamment sur les axes CP1, CP3, CP4, CP5, rCP3, rCP4, et rCP5. Pour ces sept axes, le test posthoc LSD de Fisher indique que les femelles ont des valeurs plus faibles que les mâles. La différence de forme sur l'axe CP1 est liée à la différence de taille entre les mâles et les femelles (allométrie). Les résultats obtenus sur les mandibules sont globalement similaires, à l'exception que les valeurs des femelles sont plus élevées que celles des mâles sur l'axe CP1.

Une analyse ANOVA sur les facteurs espèce et sexe avec interaction a été effectuée pour confirmer les résultats précédents sur les spécimens adultes s. l. Comme indiqué par les analyses précédentes, les effets séparés des facteurs espèce ($F(6, 35)=12,26$; $p=0,00$) et sexe ($F(6, 35)=10,95$; $p=0,00$) sont tous les deux très significatifs sur la forme globale du crâne. En revanche, l'effet d'interaction entre ces deux facteurs n'est globalement pas significatif ($F(4, 37)=0,82$; $p=0,56$). Comme dans les analyses précédentes, l'effet du facteur espèce est significatif sur les axes CP1, CP2, CP5 et les axes régressés correspondants, et l'effet sexe est significatif sur CP3, CP4, CP5, rCP3, rCP4, et rCP5. En revanche, un effet significatif du sexe est mis en évidence sur CP2, et non plus sur CP1 comme dans précédemment. Sur l'axe CP1, le test posthoc indique des différences significatives entre quatre des six paires sexe-espèce, à

l'exception d'une différence peu significative entre mâles de *Po. porcus* et femelles de *Po. larvatus* ($p=0,09$), et des mâles et femelles de *Po. larvatus* ($p=0,21$). Toutes ces différences de forme sont liées à l'allométrie. Sur les axes CP2 et rCP2, les différences sont significatives entre les mâles et les femelles pour chaque espèce, confirmant l'effet du dimorphisme sexuel sur cet axe. Sur les axes CP3 et rCP3, les différences significatives se retrouvent entre les mâles et femelles des *Po. porcus*, les femelles *Po. porcus* et les mâles *Po. larvatus*, et également de manière peu significative entre les femelles des deux espèces. Sur les axes CP4 et rCP4, les différences significatives sont entre les mâles *Po. larvatus* et les femelles des deux espèces. L'effet d'interaction est significatif sur les axes CP3 et rCP3 ($p=0,03$). Sur cet axe, les mâles et femelles de *Po. larvatus* ont des valeurs intermédiaires entre les femelles (valeurs les plus faibles) et les mâles (valeurs les plus élevées) de *Po. porcus*, ce qui suggère un dimorphisme sexuel plus fort de *Po. porcus* (pour les changements morphologiques observés sur l'axe CP3).

Ainsi, l'axe CP1 (44 %) des crânes illustre les changements de forme au cours de l'ontogénie des juvéniles (valeurs faibles) aux adultes (valeurs élevées). Ces changements distinguent également dans une moindre mesure les femelles des mâles et l'espèce *Potamochoerus porcus* de l'espèce *Po. larvatus*. Au cours de l'ontogénie, les principaux changements sont (Fig. 1.8.) :

- un crâne relativement plus long, plus étroit et plus haut ;
- un rostre relativement plus long, et un neurocrâne plus court ;
- des lignes temporales bien individualisées ;
- une arcade zygomatique bien individualisée, avec redressement du bord caudal et individualisation du processus supra-méatique ;
- une arcade zygomatique plus haute dorso-ventralement ;
- un développement des canines supérieures ;
- un occipital plus haut que large, et également plus incliné ;
- une diminution de la taille relative de l'orbite, du basicrâne, et du foramen magnum ;
- un aplatissement du toit crânien ;
- une incisive naso-incisive plus profonde ;
- un prémaxillaire plus incliné ;
- une extrémité du ptérygoïde plus dorsale (=développement du ptérygoïde).

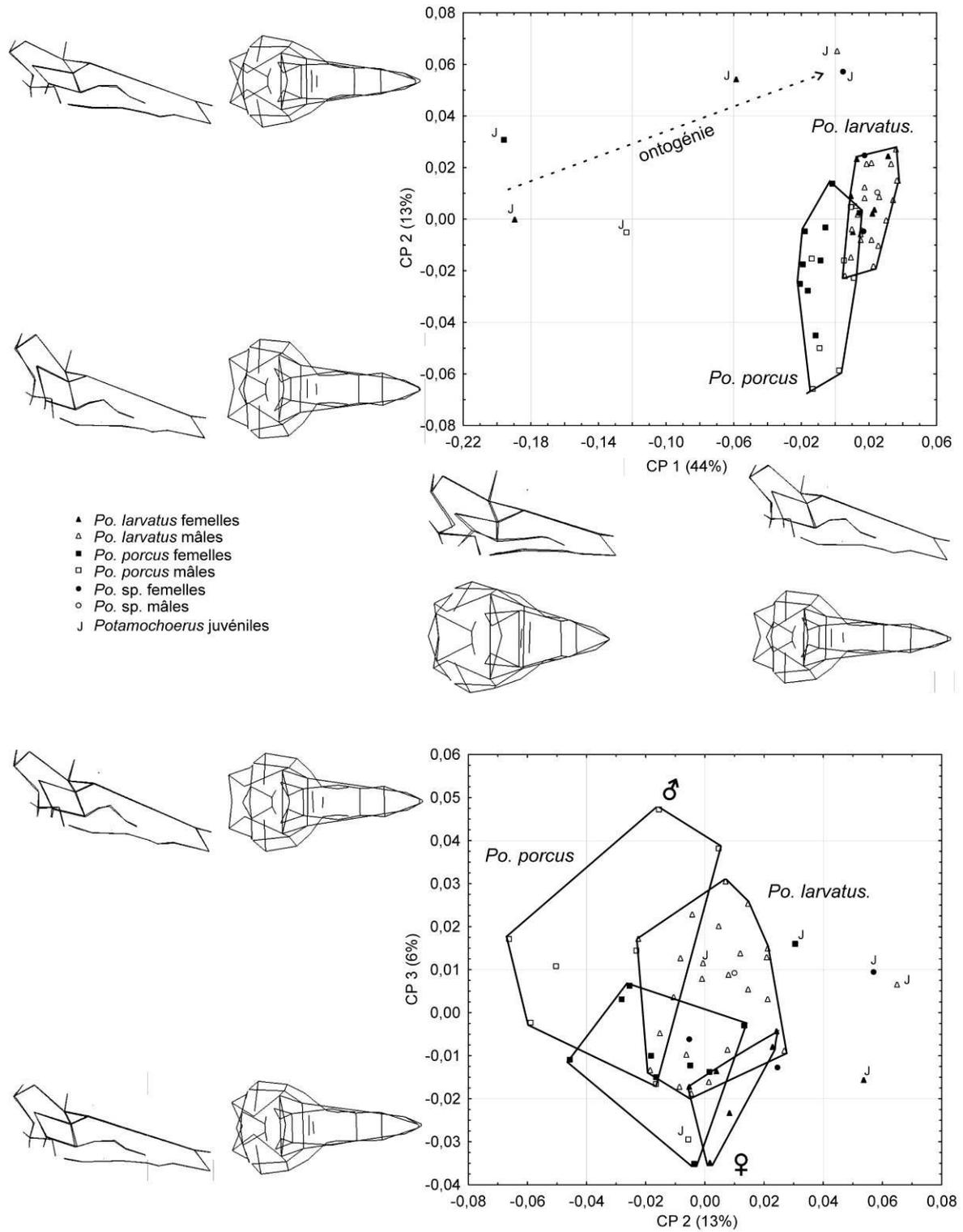


Figure 1.8. Espace morphologique des trois premiers axes de l'ACP effectuée sur les configurations de PH des crânes de *Potamochoerus* (adultes et juvéniles).

De la même manière, l'axe CP1 (47 %) des mandibules illustre les changements de forme au cours de l'ontogénie des juvéniles (valeurs élevées) aux adultes (valeurs faibles). Les principaux changements sont :

- une mandibule relativement plus longue et étroite ;
- une symphyse mandibulaire plus longue et étroite, et moins inclinée ;
- des canines plus développées ;
- un diastème canine-prémolaire plus long ;
- un épaissement dorso-ventral de la symphyse mandibulaire avec une individualisation du bord caudal (plateforme « simienne ») ;
- un corpus mandibulaire relativement plus haut ;
- une augmentation de la longueur du corps et de la symphyse mandibulaires par rapport à la branche montante.

Les changements de forme crânienne entre les deux espèces *Potamochoerus larvatus* (valeurs faibles) et *Po. porcus* (valeurs élevées) sont surtout visibles le long de l'axe CP2 (13 %). Contrairement à l'axe CP1, ces changements ne sont pas allométriques. Les spécimens de *Po. porcus* sont différenciés de ceux de *Po. larvatus* par les caractéristiques suivantes (Fig. 1.8.) :

- un crâne plus bas et plus étroit ;
- un occipital plus bas et plus incliné ;
- une arcade zygomatique moins développée dorso-ventralement, et avec un bord caudal plus incliné ;
- une bulle tympanique plus inclinée rostralement ;
- une orbite plus développée dorso-ventralement ;
- une extrémité du ptérygoïde plus ventrale ;
- une extrémité nasale plus ventrale, et une incisure naso-incisive plus profonde ;
- un foramen magnum relativement plus grand ;
- une protubérance occipitale externe formant un angle plus faible ;
- une constriction du pariétal plus importante (par rapport à la taille du crâne) ;
- un mur latéral de l'arcade zygomatique plus incliné médialement (visible en vue caudale).

De la même manière, les changements de forme mandibulaire entre les deux espèces *Potamochoerus larvatus* (valeurs faibles) et *Po. porcus* (valeurs élevées) sont visibles le long de l'axe CP2 (8 %). Les spécimens de *Po. porcus* sont différenciés de ceux de *Po. larvatus* par les caractéristiques suivantes :

- une mandibule relativement plus courte et plus large ;
- un diastème canine-prémolaires plus court ;
- une série prémolaire relativement plus longue par rapport à la série molaire ;
- un corps mandibulaire relativement plus haut ;
- une branche montante plus inclinée caudalement ;
- une symphyse mandibulaire plus inclinée résultant en un infradentale (point médian entre les deux incisives inférieures centrales) positionné plus dorsalement par rapport à la rangée dentaire.

Les changements de forme crânienne entre les mâles (valeurs élevées) et les femelles (valeurs faibles) sont visibles le long de l'axe CP3 (6 %). Contrairement à l'axe CP1, ces changements de forme ne sont pas allométriques. Les mâles sont différenciés des femelles par les caractéristiques suivantes (Fig. 1.8.) :

- un os frontal plus bombé ;
- une rotation anti-horaire de l'arrière-crâne (neurocrâne et basicrâne) par rapport au rostre ;
- un occipital plus incliné et plus haut ;
- une constriction du pariétal moins importante par rapport au crâne et à la largeur de l'occipital ;
- un point de moindre largeur du pariétal (entre les lignes temporales) situé plus caudalement ;
- une protubérance occipitale externe formant un angle plus ouvert.

De la même manière, les changements de forme mandibulaire entre les mâles (valeurs élevées) et les femelles (valeurs faibles) sont visibles le long de l'axe CP3 (7%). Les mâles sont différenciés des femelles par les caractéristiques suivantes :

- une symphyse mandibulaire nettement plus longue, avec un bord caudal plus incliné (plateforme simienne) ;
- une symphyse moins inclinée, résultant en un infradentale positionné plus ventralement ;

- des canines plus développées ;
- des branches montantes moins inclinées médio-latéralement (visibles en vue caudale) ;
- une mandibule plus longue et plus étroite ;
- un diastème canine-prémolaires plus long ;
- une série prémolaires relativement plus courte ;
- des condyles mandibulaires plus longs que larges, et positionnés plus dorsalement.

Discussion

Les deux espèces généralement reconnues dans le genre *Potamochoerus* semblent bien discriminées par l'analyse Procrustes à la fois sur les crânes et les mandibules. Les différences semblent liées à la fois à la taille centroïde et à la forme sur CP1 et CP2, et confirmerait donc le statut spécifique de *Po. porcus* et *Po. larvatus* déjà déterminé sur des mesures linéaires par les études précédentes (Grubb, 1993 ; Groves & Grubb, 2011).

Le dimorphisme sexuel est exprimé à la fois au niveau de la forme crânio-mandibulaire sur CP1 et CP3, et de la taille centroïde. Contrairement aux genres *Phacochoerus* et *Hylochoerus*, le genre *Potamochoerus* est généralement considéré comme peu dimorphique sexuellement (Cooke & Wilkinson, 1978 ; Geraads, 2004). Les résultats obtenus semblent indiquer que la différence est relativement importante et n'est pas limitée aux caractères déjà connus (crête supra-canine, diamètre des canines). Par exemple, une longueur relative et absolue importante de la symphyse mandibulaire, combinée à un bord caudal très incliné (développement d'une plateforme) est un caractère permettant de distinguer les mâles des femelles.

Si l'axe CP1 correspond principalement aux changements de forme pendant l'ontogénie des juvéniles aux adultes, il montre également des différences de forme des *Po. porcus* par rapport aux *Po. larvatus*, et des femelles par rapport aux mâles. Ces différences de forme, contrairement à celles visibles sur les axes CP2 (taxonomie) et CP3 (dimorphisme sexuel), sont liées aux différences de taille centroïde associées (allométrie). Les juvéniles, les *Po. porcus* et les femelles montrent des valeurs différentes par rapport aux adultes, aux *Po. larvatus* et aux mâles respectivement.

Cette analyse des variations de forme et de taille au sein du genre *Potamochoerus* met donc en évidence l'importance des hétérochronies du développement (changements développementaux dans la succession des événements donnant lieu à des modifications de taille et de forme) pour la compréhension de la taxonomie de ce genre. Il semble en effet que

les changements de forme le long de l'axe CP1, associés aux changements de taille, représente une péramorphocline, les spécimens de *Po. larvatus* et les mâles ayant une morphologie générale péramorphe par rapport aux spécimens de *Po. porcus* et aux femelles respectivement.

Ces résultats justifient d'autant plus le besoin de documenter de manière précise et quantitative la variation inter- et intra-spécifique (particulièrement l'ontogénie et le dimorphisme sexuel) puisque ces phénomènes d'hétérochronies entraînent des morphologies et des tailles similaires entre des groupes de sexe ou d'âge différent. Par exemple, dans l'analyse effectuée, les mâles de l'espèce *Po. porcus* ont une forme (sur l'axe CP1) et une taille similaire aux femelles de l'espèce *Po. larvatus*. Si des changements similaires sont mis en évidence dans des espèces fossiles, les conséquences pour la pratique de la systématique pourraient être importantes. La mise en évidence de ces hétérochronoclines pourrait aussi être utilisée comme argument de rapprochement phylogénétique. Si une espèce fossile exhibe une morphologie correspondant à celle des juvéniles d'une autre espèce, cela pourrait indiquer que ces deux espèces sont proches phylogénétiquement. Cela pourrait aussi nous renseigner sur les modalités d'évolution. Les phénomènes d'hétérochronies du développement permettent de modifier les morphologies à partir de faibles changements au niveau des gènes contrôlant le rythme de l'ontogénie (Gould, 1966, 1977).

b) Analyse restreinte aux spécimens adultes

Afin d'explorer plus en détails les variations morphologiques au sein des adultes, une analyse Procrustes a été effectuée en retirant les spécimens juvéniles. Au total, 46 crânes et 45 mandibules ont été analysés. D'après le test du « scree-plot », les quatre premières composantes principales sont significatives pour l'analyse des crânes et des mandibules, représentant 51 % et 47 % de la variance totale respectivement.

Taille

Les différentes ANOVAs effectuées sur la taille centroïde des crânes et des mandibules ont donné des résultats identiques à celles effectuées dans la partie précédente (ANOVA sur les spécimens adultes s. l., mais issus d'une superposition Procrustes différente). Ces résultats confirment la taille crânio-mandibulaire plus importante des mâles par rapport aux femelles, et des *Potamochoerus larvatus* par rapport aux *Po. porcus*.

Notons que comme dans la partie précédente, la différence de taille entre mâles et femelles de *Potamochoerus larvatus* n'est que peu significative ($p=0,07$). Cela est peut-être dû au fait que les variations de taille sont importantes entre les différentes populations géographiques, ce qui pourrait interférer avec l'analyse du dimorphisme sexuel.

Forme

Comme pour la taille centroïde, les ANOVAs effectuées sur les axes principaux de l'analyse Procrustes limitée aux spécimens adultes s. l. donnent des résultats très similaires aux ANOVAs de la partie précédente. Les changements de forme entre *Potamochoerus porcus* et *Po. larvatus* sont exprimés le long de l'axe CP1 (crâne : 23% ; mandibule : 16%), qui correspond à l'axe CP2 de l'analyse sur les juvéniles et les adultes. Les changements de forme entre les mâles et les femelles sont exprimés le long de l'axe CP2 (crâne : 12% ; mandibule : 13%), qui correspond à l'axe CP3 de l'analyse sur les juvéniles et les adultes. Les changements de forme au cours de vieillissement sont non significatifs.

L'axe CP3 (crâne : 10 % ; mandibule : 11 %) exprime également les différences entre les mâles (valeurs élevées) et les femelles (valeurs faibles). Les changements de forme crânienne caractérisant les mâles sont les suivants :

- un crâne plus large ;
- une constriction du pariétal plus importante ;
- des canines supérieures plus développées ;
- un diastème canine-prémolaires plus long ;
- une arcade zygomatique plus transverse.

Les résultats mentionnés ci-dessus confirment ceux de la première analyse réalisée sur les juvéniles et les adultes et mettent en évidence le dimorphisme sexuel et les différences inter-spécifiques au sein du genre *Potamochoerus*.

c) Analyse restreinte aux spécimens adultes mâles

Afin d'explorer en détails les variations liées au facteur géographique, une analyse Procrustes a été effectuée sur les spécimens de mâles adultes s. l., soit un total de 30 crânes et 30 mandibules. D'après le test du scree-plot, les quatre premières composantes principales

sont significatives pour l'analyse des crânes et les sept premières pour celles des mandibules, représentant 51% et 47% de la variance totale respectivement.

Taille

Dans cette analyse, j'ai traité l'espèce *Po. porcus* comme une sous-espèce pour la comparer directement aux sous-espèces de *Po. larvatus*. Cela permet de tester le statut spécifique de *Po. porcus* en comparant les différences entre *Po. porcus* et *Po. larvatus* aux différences d'ordre infra-spécifique au sein de *Po. larvatus*. Une ANOVA effectuée sur la taille centroïde crânienne avec le facteur sous-espèce n'indique pas de différences de taille significatives entre les différentes sous-espèces de *Potamochoerus*.

Cependant, le test posthoc indique une différence très significative entre *Potamochoerus porcus* et *Po. l. koiropotamus*, et dans une moindre mesure, entre *Po. l. koiropotamus* et les sous-espèces *Po. l. larvatus/hova* ($p=0,05$) et *Po. l. hassama* ($p=0,08$). Ainsi, la sous-espèce *Po. l. koiropotamus* est sensiblement plus grosse que *Po. porcus*, et dans une moindre mesure, que les autres sous-espèces de *Po. larvatus*. Les sous-espèces *Po. l. hassama* et *Po. l. larvatus/hova* ne sont pas significativement plus grandes que *Po. porcus*. L'analyse sur les mandibules a donné des résultats similaires.

Forme

L'effet global du facteur sous-espèce géographique sur la forme crânienne est significatif ($F(27, 38)=2,26$; $p=0,01$), en particulier sur l'axe CP1 et rCP1. Le test posthoc indique une différence significative *Po. porcus* et *Po. larvatus*, et peu significative entre les sous-espèces de *Po. larvatus*.

L'axe CP1 est fortement corrélé ($r=0,87$; $p=0,01$) avec la longueur pour les spécimens de *Potamochoerus porcus*, révélant une variation géographique de forme crânienne entre l'Est et l'Ouest avec les spécimens de *Po. porcus* les plus à l'Est (en RDC) présentant une morphologie générale proche de celle de *Po. larvatus*. Cependant, cette corrélation est basée sur seulement 7 spécimens.

Discussion

Il semble y avoir un cline géographique de forme crânienne est-ouest au sein de *Potamochoerus porcus*, mais pas de cline de taille. En ce qui concerne *Po. larvatus*, les différences de taille semblent relativement importantes entre les sous-espèces, alors que les différences de forme sont relativement faibles. Les différences entre les sous-espèces au sein

de *Po. larvatus* sont essentiellement allométriques, du fait de leur taille différente. La sous-espèce *Po. l. koiropotamus* d'Afrique centrale et australe étant plus grosse que les sous-espèces *Po. l. hassama* d'Afrique orientale et *Po. l. larvatus/hova* de Madagascar.

Les résultats obtenus indiquent que les variations de taille au sein du genre *Potamochoerus* ne suivent pas des clines géographiques. En effet, les deux taxons les plus proches géographiquement (*Po. porcus* et *Po. l. koiropotamus*) sont les plus différents en taille. Cela est congruent avec le statut spécifique séparé de *Po. porcus* et *Po. larvatus* : le fait que ces deux espèces exhibent des différences de forme et de taille plus grandes entre les populations situées de part et d'autre de la limite les séparant (en RDC) rappelle les phénomènes de déplacement de caractères écologiques fréquemment observés chez des espèces phylogénétiquement et morphologiquement proches dans les zones où elles sont en contact géographique (e.g., Grant & Grant, 2006). Cela est congruent avec les conclusions de Grubb (1993) qui ne reconnaît pas de zone d'hybridation entre les deux espèces.

4. Variabilité crânio-mandibulaire au sein du genre *Hylochoerus*

a) Analyse globale : adultes et juvéniles

Une analyse Procrustes sur les PH crâniens et mandibulaires a été effectuée sur l'ensemble des spécimens complets de l'espèce *Hylochoerus meinertzhageni*, soit un total de 39 crânes et 39 mandibules. D'après le test du « scree-plot », les deux premières composantes principales sont significatives pour l'analyse des crânes, et également pour celle des mandibules. Les axes CP1 et CP2 représentent 68 % et 61 % de la variance totale pour les crânes et les mandibules respectivement. Dans les deux cas, l'axe CP1 représente la majorité de la variance (61 % pour les crânes, et 52 % pour les mandibules) alors que tous les autres axes principaux représentent moins de 10 % de variance.

Taille

La différence de taille du crâne est très significative entre les juvéniles (classes d'âge de J1 à J5 regroupées ensemble) et les adultes s. l. ($F(3, 35)=33,02$; $p=0,00$). Dans cette analyse, les différences de taille ne sont pas significatives entre les autres classes d'âge (JA, A et VA).

La différence de taille de crâne n'est pas significative entre les mâles et les femelles ($F(1, 36)=0,02$; $p=0,89$). La même ANOVA réalisée en enlevant les spécimens juvéniles (J1

à J5) donne un effet significatif du sexe ($F(1, 32)=5,2$; $p=0,03$), les mâles étant plus gros que les femelles.

Les mêmes ANOVAs effectuées sur les tailles centroïdes des mandibules donnent des résultats globalement similaires, mais la différence de taille entre les sexes est peu significative ($F(1, 30)=3,6$; $p=0,07$). Des analyses similaires seront effectuées et discutées plus en détails dans la partie suivante (analyse restreinte aux adultes s. l.).

Forme

La figure 1.9. illustre la répartition des spécimens le long des axes CP1 et CP2 de l'analyse des crânes. L'axe CP1 illustre les changements de forme au cours de l'ontogénie (des juvéniles de la classe d'âge J1 aux adultes s. l.). Ainsi, les spécimens sont répartis le long de l'axe CP1 en fonction de leur âge : le spécimen de la classe d'âge J1 a la valeur la plus faible alors que les adultes s. l. ont les valeurs les plus élevées sur l'axe CP1.

Les changements de forme exprimés sur l'axe CP2 (7%) sont négligeables par rapport à ceux de l'axe CP1 (61%). Ils illustrent à la fois la première phase de l'ontogénie des classes d'âge J1 (valeurs faibles) à J4-J5 (valeurs élevées) et le dimorphisme sexuel (les mâles ayant des valeurs plus faibles que les femelles). Graphiquement, les valeurs des spécimens mâles et femelles sur l'axe CP2 se recoupent. L'effet du dimorphisme sexuel sera discuté plus en détails dans l'analyse suivante (restreinte aux spécimens adultes).

Globalement, les résultats de l'analyse des mandibules sont similaires, avec en particulier l'axe CP1 (52%) qui représente l'ontogénie (des valeurs élevées aux valeurs faibles). Cependant, l'axe CP2 (9%) ne révèle pas de répartition particulière des spécimens en fonction du sexe ou de l'âge.

Les changements principaux de forme du crâne au cours de l'ontogénie sont visibles le long de l'axe CP1 des spécimens les plus jeunes (J1) aux spécimens adultes s. l.. On observe en particulier (Fig. 1.9.) :

- un allongement du rostre et la réduction du volume relatif du neurocrâne ;
- un aplatissement du toit crânien et la formation de la dépression du pariétal ;
- une élévation du neurocrâne ;
- une individualisation des lignes temporales ;
- une inclinaison de l'os occipital ;
- un développement de l'arcade zygomatique (plus large, plus haut dorso-ventralement, bord caudal moins incliné, processus supra-méatique individualisé) ;

- un développement des canines ;
- une diminution de taille relative de l'orbite, du basicrâne, du foramen magnum, et de la bulle tympanique ;
- une incisure naso-incisive plus profonde.

Sur les mandibules, on observe les changements suivants au cours de l'ontogénie :

- une augmentation de la hauteur de la branche montante ;
- une symphyse mandibulaire moins inclinée, ayant pour conséquence un infradentale (point situé entre les incisives inférieures centrales) positionné plus ventralement ;
- une augmentation de la longueur du diastème canine-prémolaires ;
- un développement des canines ;
- une diminution de la hauteur relative du corpus mandibulaire.

Les différences entre mâles et femelles sont apparentes à partir de la classe d'âge JA (correspondant à l'éruption des troisièmes molaires). Jusqu'à la classe d'âge J5, il n'y a pas de différence sur les axes CP1 et CP2. Les individus de la classe d'âge J4 sont tous regroupés dans les valeurs élevées de l'axe CP2. Le seul individu J5 est un mâle mais présente des valeurs élevées sur l'axe CP2. À partir de la classe d'âge JA, le zygomatique est élargi médio-latéralement par la présence d'un sinus. Les individus plus jeunes, qu'ils soient mâles ou femelles, ont tous un zygomatique très fin médio-latéralement. La morphologie caractéristique d'*Hylochoerus* est clairement reconnaissable à partir de la classe d'âge J4 pour les crânes (dépression du pariétal, constriction du pariétal très faible). Il est intéressant de noter que les proportions de la symphyse mandibulaire d'*Hylochoerus* par rapport à la largeur de la mandibule ne changent que très peu au cours de l'ontogénie.

b) Analyse restreinte aux spécimens adultes

L'analyse suivante a été effectuée sur l'ensemble des spécimens adultes s. l. d'*Hylochoerus meinertzhageni* (33 crânes et 32 mandibules). D'après le test du « scree-plot », les sept premières composantes principales sont significatives pour l'analyse des crânes, et les six premières pour celle des mandibules. Ces composantes principales représentent 63 % et 61 % de la variance totale pour les crânes et les mandibules respectivement.

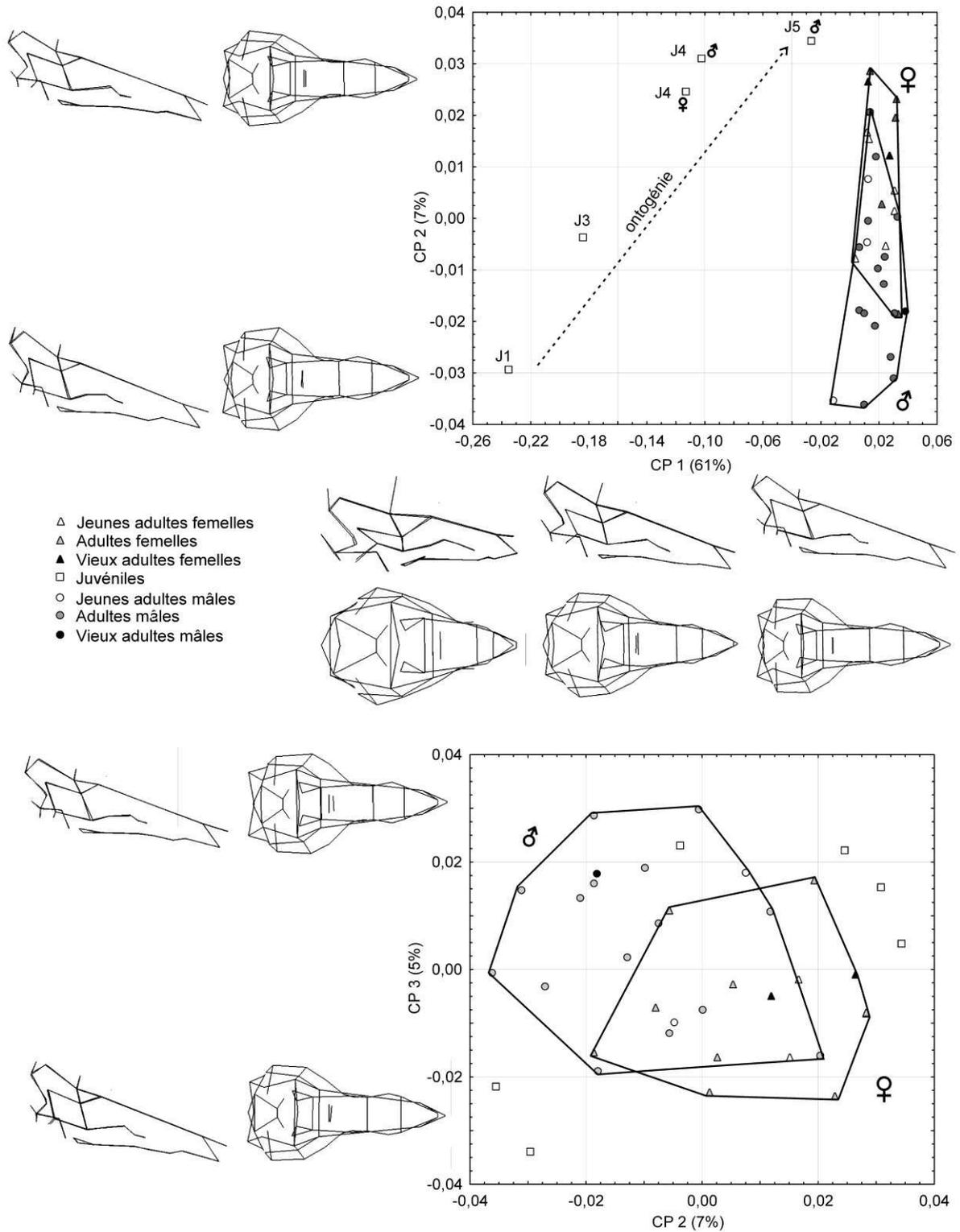


Figure 1.9. Espace morphologique des trois premiers axes de l'ACP effectuée sur les configurations de PH des crânes d'*Hylochoerus* (adultes et juvéniles).

Taille

La taille centroïde des crânes ne diffère pas significativement parmi les différentes classes d'âge des adultes, JA, A et VA ($F(2, 30)=1,1$; $p=0,33$). En revanche, les mâles sont significativement plus gros que les femelles ($F(1, 31)=5,1$; $p=0,03$). Cela est également confirmé par la corrélation positive entre l'axe CP1 (discriminant les mâles et femelles par leur forme allométrique) et la taille centroïde ($r=0,73$; $p=0,00$).

La même analyse sans inclure les spécimens d'*Afrique occidentale* (*H. m. ivoriensis*, $n=3$), donne une différence très significative de taille entre les sexes ($F(1, 28)=7,7$; $p=0,01$), et peu significative entre les âges ($F(2, 27)=2,8$; $p=0,08$). Le test posthoc indique que les jeunes adultes (JA) sont significativement plus petits que les adultes ($p=0,03$). La différence entre les jeunes adultes et les séniles n'est que peu significative ($p=0,09$) mais cela est sans doute dû en partie au faible nombre de spécimens séniles ($n=3$). Cela souligne l'importance des points atypiques dans ce genre d'analyse. Les spécimens de la sous-espèce ouest-africaine sont sensiblement plus petits que ceux des deux autres sous-espèces, et ils peuvent donc fausser les analyses statistiques s'intéressant au dimorphisme sexuel et à l'ontogénie.

Les sous-espèces sont très significativement différentes en termes de taille crânienne ($F(2, 27)=27,1$; $p=0,00$). Le test posthoc indique que *Hylochoerus m. meinertzhageni* est très significativement plus gros que les sous-espèces *H. m. ivoriensis* et *H. m. rimator* ($p=0,00$). Ainsi, la différence de taille crânienne est plus importante entre sous-espèces qu'entre mâles et femelles, mettant en évidence l'importance des variations de taille géographiques au sein de cette espèce. Les résultats obtenus sur les mandibules sont globalement similaires.

Forme

Les mâles sont significativement différents des femelles en termes de forme crânienne ($F(8, 24)=3,93$; $p=0,01$). Le test posthoc indique que les différences sont significatives sur les axes CP1 ($p=0,00$) et rCP1 ($p=0,00$), les mâles ayant des valeurs plus élevées que les femelles. L'effet du sexe sur l'axe CP1 est un peu plus important que celui sur rCP1, indiquant que qu'une partie de la différence de forme entre mâles et femelles est liée à l'allométrie. L'axe CP1 (18%) illustre donc le dimorphisme sexuel et correspond à l'axe CP2 de l'analyse juvéniles et adultes.

L'effet global de l'âge sur la forme n'est pas significatif ($F(16, 46)=0,99$; $p=0,49$). Le test posthoc indique que les jeunes adultes sont peu significativement différents en forme crânienne des adultes ($p=0,08$) sur l'axe CP1 (et pas sur l'axe rCP1, indiquant que cette légère

différence est liée à la différence de taille), et que la différence entre les jeunes adultes et les séniles est peu significative sur les axes CP5 ($p=0,05$) et rCP5 ($p=0,06$).

L'effet global du facteur sous-espèce est très significatif ($F(16, 40)=11,95$; $p=0,00$), et particulièrement sur les axes CP1, CP3, CP6, et rCP3. La non-significativité sur les axes rCP1 et rCP6 indique que les changements de forme entre sous-espèces sur les axes CP1 et CP6 sont surtout liés à l'allométrie. Sur l'axe CP1, le test posthoc indique que les différences significatives sont entre la sous-espèce *Hylochoerus m. meinertzhageni* et les deux autres (*H. m. rimator* et *H. m. ivoriensis*). Sur les axes CP3 et rCP3, la sous-espèce *H. m. ivoriensis* est très significativement différente des deux autres sous-espèces. De même, sur les axes CP5 et rCP5, la sous-espèce *H. m. ivoriensis* est significativement différente de *H. m. rimator*.

L'analyse des mandibules donne des résultats légèrement différents. L'effet du sexe n'est pas significatif indiquant un dimorphisme sexuel non clairement détectable sur la mandibule. Les différences de forme mandibulaire entre les sous-espèces sont très significatives. Comme pour les crânes, la sous-espèce *Hylochoerus m. ivoriensis* est distinguée des autres sous-espèces sur les axes CP3 et rCP3. Les différences entre les sous-espèces *H. m. rimator* et *H. m. meinertzhageni* sont liées à l'allométrie.

Les différences de forme crânienne entre les mâles et les femelles sont exprimées le long de l'axe CP1 (18 %), les mâles ayant des valeurs plus élevées. Par rapport aux femelles, le crâne des mâles est caractérisé par :

- un crâne plus large (au niveau de l'os frontal et de l'occipital) ;
- une arcade zygomatique plus large et plus développée dorso-ventralement ;
- des canines supérieures plus développées ;
- une dépression du pariétal plus prononcée ;
- une constriction du pariétal plus marquée ;
- un foramen magnum relativement plus grand ;
- un occipital plus large, plus haut, et plus incliné ;
- un prémaxillaire moins incliné ;
- une extrémité rostrale de l'os nasal plus dorsale ;
- un rostre relativement plus long.

Discussion

Le dimorphisme sexuel est important sur le crâne, que ce soit au niveau de la taille ou de la forme. Le dimorphisme sexuel de la mandibule est moins important et semble limité à des différences de taille. La différence de taille crânio-mandibulaire est très importante entre les sous-espèces géographiques. Les différences de forme entre *Hylochoerus m. meinertzhageni* et les autres sous-espèces sont liées à leur différence de taille. Ces différences correspondent aux différences relevées sur l'axe CP1 entre femelles et mâles, indiquant que la sous-espèce d'Afrique orientale a une morphologie (taille et forme) d'hyper-mâle par rapport aux sous-espèces plus petites. En revanche, *H. m. ivoriensis* semble différer des autres sous-espèces à la fois par la taille et par la forme (non allométrique) sur les axes CP3 (10%) et CP5 (7%). Bien que ces conclusions soient basées sur des échantillons très faibles (n=3), cela semble confirmer l'étude de Groves & Grubb (2011).

c) Analyse restreinte aux spécimens adultes mâles

Au vu de l'analyse précédente, les différences entre sous-espèces géographiques semblent importantes. Afin d'explorer plus en détails la variation géographique au sein de l'espèce *Hylochoerus meinertzhageni* sans l'effet du dimorphisme sexuel, une analyse a été effectuée sur les spécimens adultes mâles (soit un total de 15 crânes). D'après le test du « scree-plot », les sept premières composantes principales sont significatives pour l'analyse des crânes soit 76 % de la variance totale. Dans le même but, une analyse a été effectuée sur les spécimens femelles adultes (sans les jeunes adultes et les séniles), soit au total 24 spécimens. D'après le test du « screeplot », les six premières composantes principales sont significatives, soit 70 % de la variance totale.

Taille

Sur l'ensemble des spécimens, la taille centroïde du crâne est corrélée avec les coordonnées géographiques (latitude : $r=-0,63$; $p=0,01$, et longitude : $r=0,80$; $p=0,00$). Si l'on recalcule les coefficients de corrélation en retirant les spécimens de la sous-espèce *H. m. ivoriensis*, les résultats sont globalement similaires (latitude : $r=-0,73$; $p=0,04$, et longitude : $r=0,61$; $p=0,28$). Il semble donc y avoir une variation géographique de taille croissante du nord-ouest au sud-est pour les crânes d'*Hylochoerus meinertzhageni*, ce qui correspond bien à la définition des trois sous-espèces. Les spécimens d'Afrique occidentale sont sensiblement plus petits que ceux d'Afrique centrale et d'Afrique orientale. Au sein de l'ensemble *H. m.*

rimator/meinertzhageni, la variation de taille ne semble pas suivre un schéma clinal, mais montre plutôt des sous-ensembles géographiques homogènes puisque les spécimens de *H. m. meinertzhageni* du Kenya (les plus à l'Est) ne sont pas plus grands que ceux de *H. m. meinertzhageni* des montagnes d'Ouganda et de RDC (les plus à l'Ouest, très proches géographiquement des *H. m. rimator*). Ces résultats sont confirmés par ceux obtenus sur les mandibules. Cela confirmerait le statut bien différencié des trois sous-espèces. Cependant, avec si peu de spécimens, il est impossible de tester rigoureusement si la variation de taille est clinale ou si il y a vraiment trois sous-ensembles géographiques différents.

Forme

La corrélation de CP1 avec la taille centroïde ($r=0,87$; $p=0,00$) indique que les différences significatives entre les trois sous-espèces sont principalement allométriques. Si on enlève *Hylochoerus m. ivoriensis*, il semble y avoir un cline de forme sur CP2 (valeurs croissantes du sud-est au nord-ouest) au sein des *H. m. rimator/meinertzhageni* (latitude ; $r=0,71$; $p=0,07$, et longitude : $r=-0,75$; $p=0,03$). Les différences entre sous-espèces sont retrouvées dans les analyses des mandibules, mais aucune corrélation importante n'est observée avec les coordonnées géographiques.

Discussion

Ainsi, cette analyse des variations géographiques confirme les différences de taille entre les sous-espèce, avec *Hylochoerus m. meinertzhageni* caractérisé par une taille beaucoup plus importante que les autres sous-espèces. D'une manière générale, au sein du genre *Hylochoerus*, la taille crânio-mandibulaire augmente du sud-est au nord-ouest. Quand on considère en détail la covariation entre les coordonnées géographiques et la taille, il semble que la variation géographique ne suive pas un schéma clinal mais plutôt forme de sous-ensembles géographiques assez homogènes et correspondant aux sous-espèces définies dans la littérature (Grubb, 1993).

Les différences de forme entre sous-espèces sont principalement allométriques, mais la sous-espèce *H. m. ivoriensis* semble également caractérisée par des différences de forme non liées à l'allométrie. Ces résultats, bien que préliminaires et basés sur un petit nombre d'individus sont congruents avec la proposition de statut spécifique de la sous-espèce *H. m. ivoriensis* suggérée par Groves & Grubb (2011). Une reconnaissance de ce statut spécifique aurait des conséquences importantes en termes de mesures de conservation de la biodiversité car très peu de données existent sur la sous-espèce ouest-africaine, et les quelques données

existantes indiquent des effectifs en nette diminution au cours des dernières décennies. Les résultats de ce travail ne semblent pas indiquer de différence de forme majeure entre les sous-espèces *H. m. meinertzhageni* et *H. m. rimator*, la première étant un modèle hyper-mâle et plus gros que la seconde. Bien que la différence soit liée à la taille, les deux sous-espèces semblent former des ensembles homogènes qui pourraient correspondre à des morpho-espèces bien définies, comme argumenté dans Groves & Grubb (2011). Seules des données moléculaires permettront de tester ces hypothèses.

V. Conclusions générales

1. Ontogénie et hétérochronies du développement

Les résultats obtenus sur les deux espèces du genre *Potamochoerus* indiquent clairement que les différences de forme majeures développées pendant l'ontogénie sont aussi retrouvées entre les femelles et les mâles d'une part, et entre les espèces *Po. porcus* et *Po. larvatus* d'autre part. Cela souligne l'importance de la documentation et quantification des changements de forme au cours de l'ontogénie pour comprendre les conséquences de la spéciation, et les interactions entre le dimorphisme sexuel, la taxonomie et l'ontogénie. Les hétérochronies du développement sont régulièrement discutées en systématique, mais dans ce cas, l'utilisation des méthodes de GM permet de tester les deux composantes importantes de l'hétérochronie (taille et forme) de manière indépendante et de les comparer à la troisième composante (âge, ici un âge dentaire).

Dans le genre *Phacochoerus*, on retrouve également cette interaction entre le dimorphisme sexuel et l'ontogénie. Les mâles présentent des tailles supérieures aux femelles, et leurs morphologies sont obtenues par continuation des changements observés au cours de l'ontogénie. Comme chez *Potamochoerus*, les mâles exhibent une morphologie crânienne péramorphe par rapport à celle des femelles. Malheureusement, le faible échantillon de l'espèce *Ph. aethiopicus* ne permet pas de tester si on retrouve également une interaction de la taxonomie et de l'ontogénie.

2. Dimorphisme sexuel

Les genres *Hylochoerus* et *Phacochoerus* sont généralement considérés comme fortement dimorphiques entre mâles et femelles alors que le genre *Potamochoerus* est considéré comme faiblement dimorphique en termes de taille et de morphologie générale (Cooke & Wilkinson, 1978 ; Harris & White, 1979 ; Geraads, 2004).

Les résultats obtenus montrent un dimorphisme sexuel de taille et de forme toujours important pour les crânes et les mandibules chez les trois genres. En revanche, le dimorphisme sexuel de forme de la mandibule est relativement plus faible chez le genre *Hylochoerus*.

J'ai déjà mentionné ci-dessus l'importance de l'ontogénie dans la détermination du dimorphisme sexuel chez les genres *Potamochoerus* et *Phacochoerus*. En revanche, pour le genre *Hylochoerus*, les différences de forme entre mâles et femelles ne se font pas dans la même direction que l'ontogénie dans l'espace des formes.

Le fait que les trois genres de suinés africains actuels ne présentent pas les mêmes schémas de variation laisse penser que les espèces fossiles qui leur sont apparentées devraient elles-aussi présenter des schémas variés.

3. Variation géographique et problème des sous-espèces

La variation géographique est importante principalement au sein des espèces *Potamochoerus larvatus* et *Hylochoerus meinertzhageni*. Des différences de taille importantes sont notées par exemple entre les sous-espèces *H. m. meinertzhageni* et les autres sous-espèces du genre, et entre *Po. l. koiropotamus* et les autres sous-espèces de *Po. larvatus*.

Pour les hylochères, les différences entre sous-espèces géographiques sont exprimées par une part importante de la variation totale, et elles impliquent à la fois la taille et la forme, surtout entre *H. m. ivoriensis* et *H. m. meinertzhageni*. Pour les potamochères, les différences entre *Po. porcus* et *Po. larvatus* sont liées surtout à la forme et un peu à la taille. Les différences entre sous-espèces au sein de *Po. larvatus* sont revanche principalement liées à la taille. Notons que les spécimens de *Po. l. larvatus/hova* de Madagascar présentent une taille plus faible que leur supposée population d'origine sur le continent *Po. l. koiropotamus*, ce qui pourrait être lié au phénomène d'insularisation déjà bien connus chez les mammifères (Lomolino, 2005).

4. Implications taxonomiques

D'un point de vue taxonomique, cette étude a confirmé les différences entre les deux espèces de *Phacochoerus*. Ces différences ne se limitent donc pas à des caractères qualitatifs mais sont également visibles sur la forme globale et la taille.

Les résultats obtenus semblent également confirmer le statut spécifique des deux espèces de *Potamochoerus*, la différence de forme et de taille entre *Po. porcus* et *Po. l. koiropotamus* étant bien marquée. Cependant, le nombre de *Po. porcus* étant faible, il serait intéressant d'explorer plus en détails la variation géographique au sein de cette espèce, étant donné que les spécimens d'Afrique centrale (RDC) sont plus proches en forme des *Po. larvatus*.

Les analyses effectuées sont congruentes avec les analyses de Groves & Grubb (2011) qui ont montré des différences de forme importantes entre *Hylochoerus m. ivoriensis* et les autres sous-espèces du genre *Hylochoerus*, et des différences de taille importante entre *H. m. meinertzhageni* et les autres sous-espèces. Bien que ces analyses et celles de Groves & Grubb (2011) soient congruentes avec un statut spécifique des différentes sous-espèces du genre *Hylochoerus*, seul le critère biologique d'interfécondité permettrait de le confirmer.

Dans le cas des sous-espèces d'Afrique centrale et d'Afrique orientale, cela devrait être testable par des observations de terrain car elles occupent les mêmes zones géographiques sur une partie de leur répartition. La sous-espèce ouest-africaine est en revanche isolée géographiquement des autres sous-espèces ce qui rend le test de l'interfécondité non testable dans le milieu sauvage.

Deuxième partie

VARIABILITE MORPHOLOGIQUE (CRÂNIO-MANDIBULAIRE ET DENTAIRE) ET RELATIONS PHYLOGENETIQUES DU GENRE FOSSILE *KOLPOCHOERUS*

Deuxième partie, première sous-partie

Nouveaux fossiles de *Kolpochoerus* de sites plio-pléistocènes d'Éthiopie – Contexte et descriptions

I. Introduction

Cette étude se place dans le cadre plus large de l'étude des faunes et des environnements africains au Néogène entreprises par les équipes de l'Omo Group Research Expedition (OGRE, projet dirigé par Jean-Renaud Boisserie) et du Middle Awash Research Project (MARP, co-dirigé par Tim White et ses collègues). Ces deux projets se concentrent sur deux bassins géologiques différents (le bassin du Turkana pour l'OGRE et le bassin de l'Awash pour le MARP). Ils visent à documenter de manière précise le contexte environnemental de l'évolution humaine. Un soin tout particulier est apporté à la collecte des spécimens fossiles par ces deux projets : l'objectif est de lier chaque fossile à des informations de contexte géologique (taphonomie, sédimentologie, ...) et de position géographique au sein des sites (positionnement GPS) (White, 2004 ; Boisserie et al., 2008).

Les registres fossiles très riches explorés par ces deux projets constituent une opportunité unique de tester les relations entre changements fauniques et changements environnementaux pendant le Plio-Pléistocène (deMenocal, 2004). La description de matériel inédit de suinés appartenant au genre *Kolpochoerus* et provenant de ces gisements est une contribution à l'objectif à long terme de ces projets.

II. Présentation des sites

Je présente brièvement la géologie et plus particulièrement la stratigraphie des différents sites étudiés pendant la thèse. La grande majorité du matériel original et publié inclus dans les analyses qui suivront provient du bassin du Turkana (sud-ouest de l'Éthiopie et nord-ouest du Kenya) et du bassin de l'Awash (nord-est de l'Éthiopie). Je décris dans un premier temps les formations du bassin du Turkana, puis celles du bassin de l'Awash, et enfin, j'introduis plus généralement les autres sites n'appartenant pas à ces deux grands bassins. La position géographique des différents sites d'Afrique orientale étudiés et discutés dans cette

thèse sont indiqués sur la figure 2.1. Le cadre temporel des principaux sites étudiés est représenté dans l'Annexe III.

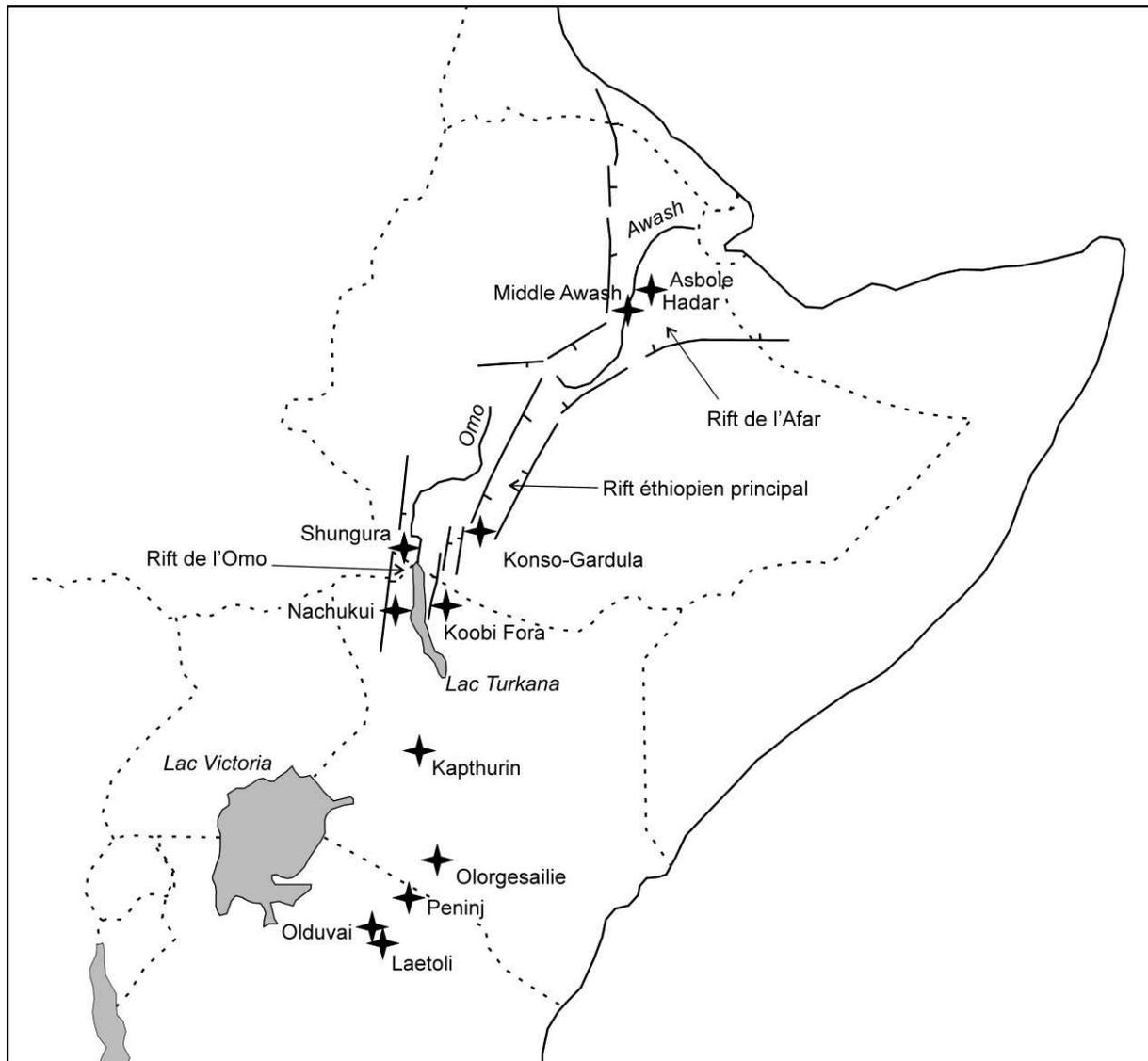


Figure 2.1. Carte de l'Afrique orientale présentant les principaux sites paléontologiques étudiés. Modifié d'après WoldeGabriel et al. (2000) et McBrearty (2001).

1. Les formations plio-pléistocènes du bassin du Turkana

Les sédiments du bassin du Turkana sont parmi les plus étudiés en Afrique orientale et ont été décrits et synthétisés de nombreuses fois (e.g. Heinzelin, 1983 ; Harris et al., 1988a, b ; Feibel et al., 1989 ; Brown, 1994, 1995 ; Feibel, 2011). Par conséquent, cette présentation sera focalisée sur les dépôts ayant livré les restes fossiles de suidés étudiés.

Le bassin du Turkana est un des segments du système de rift d'Afrique orientale. Situé au sud de l'Éthiopie et au nord-ouest du Kenya, ce bassin est actuellement occupé par le lac

Turkana, dans lequel se jette la rivière Omo. Le groupe Omo est un ensemble géologique qui regroupe plusieurs formations plio-pléistocènes localisées dans le bassin du Turkana. Il comprend les formations d'Usno, de Mursi, et de Shungura dans la basse vallée de l'Omo en Éthiopie, et les formations de Koobi Fora et de Nachukui, situées respectivement à l'est et à l'ouest du lac Turkana au Kenya (Heinzelin, 1983 ; Feibel, 2011). Chacune des trois formations principales du groupe Omo, Shungura, Koobi Fora, et Nachukui, est divisée en membres, chacun de ces membres présentant un tuf volcanique à sa base qui lui donne son nom (par exemple, le membre F de la formation de Shungura est nommé d'après le tuf F qui définit sa base ; Annexe III).

L'intervalle de temps couvrant le Pliocène récent (Plaisancien) et le Pléistocène ancien (Gélasien et Calabrien) de 3,6 Ma à 0,7 Ma est particulièrement bien documenté par les sédiments fossilifères de ces trois formations. Ces sédiments ont livré de très abondants restes fossiles de suidés, en particulier la lignée évolutive *Kolpochoerus limnetes / olduvaiensis* qui est représentée par plusieurs centaines de spécimens. En revanche, l'espèce *K. majus* est extrêmement rare et n'est représentée que par une poignée de spécimens dans tout le bassin du Turkana.

Les différentes formations du groupe Omo ont été datées radiochronologiquement et corrélées les unes aux autres en utilisant la téphrostratigraphie. Les âges et les corrélations téphrostratigraphiques des principales formations de la partie nord du bassin du Turkana sont résumées dans la figure 3 par McDougall et al. (2012) et représentés dans l'Annexe III.

a) Formation de Shungura

Les affleurements de la formation de Shungura s'étendent sur 60 km de long (orientation nord-sud) à l'ouest de la basse vallée du fleuve Omo (correspondant globalement à la zone de l'aire type) et dans les plaines du delta de l'Omo plus au sud (zone de Kalam) (Heinzelin, 1983).

L'aire type fait 20 km de long et est située dans la partie nord de la formation. Elle a été intensivement prospectée et a livré l'essentiel des fossiles collectés. Elle est divisée en 27 secteurs géographiques du nord au sud. La zone de Kalam, située dans la partie sud, fait 39 km de long. Les affleurements sont plus pauvres en fossiles et plus dispersés que dans l'aire type. Elle est divisée en seulement 10 secteurs.

Les dépôts sédimentaires de la formation de Shungura sont les plus continus et les mieux datés en Afrique pour la période du Plio-Pléistocène. La séquence composite totale a

une puissance de 766 mètres (Heinzelin, 1983) et est précisément datée par une combinaison de méthodes radiochronologiques et magnétostratigraphiques (Feibel et al., 1989 ; McDougall et al., 2012). Les plus anciens dépôts sont compris dans le membre basal, qui est suivi des membres A à L (il n'y a pas de membre I). Chacun de ces membres est divisé en plusieurs unités identifiées par un nombre. Au total, la formation de Shungura est divisée en 111 unités datées entre 3,6 Ma et environ 1 Ma, offrant un contrôle stratigraphique très précis pour la plupart des localités. De la base de la formation à l'unité G-13 (limite entre les parties inférieure et supérieure du membre G), la sédimentation est principalement de type fluviatile et relativement continue. Dans la partie supérieure du membre G, la sédimentation est lacustre. Les membres H et J et L sont largement influencés par le lacustre/deltaïque (Heinzelin, 1983). Les phases de sédimentation fluviatile correspondent à des dépôts sableux, silteux et argileux de plaines d'inondation d'une rivière à méandres, analogue à la rivière Omo actuelle alors que les phases lacustres correspondent aux transgressions du paléo-lac Turkana. L'établissement de la stratigraphie dans la formation de Shungura est relativement simple par rapport à d'autres gisements paléontologiques africains (comme la formation de Koobi Fora ou les formations de la moyenne vallée de l'Awash), ses dépôts sédimentaires ayant peu été affectés par la tectonique (Heinzelin, 1983).

Les dépôts sédimentaires de la formation de Shungura sont très fossilifères avec plus de 50000 fossiles de vertébrés collectés par l'IORE (International Omo Research Expedition) de 1967 à 1976 (Arambourg et al., 1967 ; Howell, 1968 ; Arambourg et al., 1969 ; Howell, 1969 ; Bonnefille et al., 1970 ; Coppens et al., 1973 ; Coppens, 1975 ; Coppens & Howell, 1976), et par l'OGRE depuis 2006 (Boisserie et al., 2008, 2010a). Le registre fossile de la formation de Shungura, de part sa richesse, sa continuité et son contrôle chronologique précis, est une des sources majeures d'informations sur l'évolution des faunes et des paléoenvironnements au Plio-Pléistocène. Les hominidés sont relativement rares (environ 250 spécimens) dans la formation de Shungura (Howell, 1969 ; Coppens, 1977), mais au moins cinq espèces sont représentées (Suwa et al., 1996) et une industrie lithique parmi les plus anciennes d'Afrique a été mise au jour dans le membre F (Chavaillon, 1970 ; Merrick et al., 1973 ; Delagnes et al., 2011).

Les suidés représentent une part importante de la faune collectée avec environ 5300 spécimens collectés, dont approximativement 1600 spécimens attribués au genre *Kolpochoerus*. Ce genre apparaît dans le sommet du membre B, approximativement aux niveaux B-9/B-10, mais il reste relativement rare, particulièrement par rapport aux tétraconodontinés. Il devient plus abondant à partir du membre D. Comme dans les autres

formations du groupe Omo, la quasi-totalité des fossiles de *Kolpochoerus* sont attribués à la lignée évolutive *K. limnetes / olduvaiensis* alors que l'autre lignée importante du Pléistocène, *K. majus*, n'est représentée que par quelques spécimens (Harris & White, 1979 ; Cooke, 2007). Les dépôts des membres H, J, K et L ont livré relativement moins de fossiles que la partie inférieure de la séquence. Les prospections depuis 2006 par l'OGRE ont permis d'enrichir considérablement les échantillons de fossiles pour cette période sous-représentée dans les anciennes collections de l'IORE. En particulier, plusieurs crânes et mandibules partiels de *Kolpochoerus* ont été collectés dans les membres J et L.

Les localités de la formation de Shungura présentent plusieurs types de notations. Les localités prospectées par l'équipe française de l'IORE sont nommées par le préfixe OMO suivi d'un numéro de localité. L'année de découverte et le numéro de spécimen s'ajoutent au nom de localité (par exemple, OMO 18-1968-187 pour le 187^{ème} fossile découvert à OMO 18, en 1968). Les localités prospectées par l'équipe américaine de l'IORE sont nommées par le préfixe L suivi d'un numéro de localité. Le numéro de spécimen est ajouté directement au nom de localité sans ajouter l'année de découverte (par exemple, L 193-109, pour le 109^{ème} fossile de la localité L 193). D'autres notations de localités sont aussi utilisées : OMO K pour les localités de la zone de Kalam, P pour les localités correspondant aux coupes géologiques effectuées par Jean de Heinzelin, et F pour les localités nommées par Franck Brown. Les nouvelles localités découvertes par l'OGRE depuis 2006 sont toutes nommées en utilisant le préfixe OMO. L'année de découverte n'est pas incluse dans la notation. Pour éviter la confusion avec les spécimens découverts par l'IORE, la numérotation des spécimens de l'OGRE commence à partir de 10001 (Boisserie et al., 2008).

b) Formation de Koobi Fora

Les prospections dans la formation de Koobi Fora ont commencé en 1968 sous l'impulsion de Richard Leakey. Elles ont continué jusqu'à maintenant et ont livré de nombreux hominidés (e.g., *Homo rudolfensis* : Leakey, 1973 ; Leakey et al., 2012).

La formation de Koobi Fora affleure à l'est du lac Turkana. Elle est divisée en 8 membres. Du plus ancien au plus récent, se succèdent les membres Lonyumun, Moiti, Lokochot, Tulu Bor, Burgi, KBS, Okote et Chari. Elle est datée entre approximativement 4 Ma et 0,75 Ma (McDougall et al., 2012, fig. 3). La grande majorité des fossiles étudiés proviennent des membres de Burgi (partie supérieure), KBS et Okote (Harris & White, 1979 ; Harris, 1983). La sédimentation de cette formation est également relativement continue mais

deux discordances importantes sont présentes. La première se situe au milieu du membre Burgi, représentant environ 500 Ka entre 2,5 Ma et 2 Ma, et divise ce membre en une partie inférieure et une partie supérieure. Tous les spécimens de *Kolpochoerus* du membre Burgi proviennent de la partie supérieure. La seconde discordance d'environ 500 Ka entre 1,3 Ma et 0,75 Ma est dans le membre Chari en dessous du tuf Silbo (Brown & Feibel, 1986). Les conditions de sédimentation étaient majoritairement fluviales, mais avec de brefs épisodes lacustres communs. Pendant la période de dépôt des sédiments de la partie supérieure du membre Burgi, les conditions étaient lacustres (Brown & Feibel, 1986), ce qui a contribué au nombre important de crânes et mandibules subcomplets de vertébrés, dont de nombreux spécimens de *K. limnetes / olduvaiensis* (Harris & White, 1979 ; Harris, 1983).

Les fossiles de la formation de Koobi Fora reçoivent dans un premier temps un numéro de terrain, puis un numéro définitif aux National Museums of Kenya sous la forme KNM-ER (ER pour « East Rudolf ») suivie d'un numéro de spécimen (par exemple, KNM-ER 788).

c) Formation de Nachukui

Les prospections dans la formation de Nachukui ont démarré au début des années 80 sous l'impulsion de John Harris et Franck Brown (Harris et al., 1988a, b). Cette formation est particulièrement célèbre pour ses découvertes d'hominidés dont le squelette subcomplet d'*Homo erectus* surnommé « Turkana Boy » (Brown et al., 1985) et le crâne d'*Australopithecus aethiopicus* surnommé « Black Skull » (Walker et al., 1986).

La formation de Nachukui, située à l'ouest du Lac Turkana, est elle-aussi divisée en 8 membres. Du plus ancien au plus récent, se succèdent les membres Lonyumum, Kataboi, Lomekwi, Lokalelei, Kalochoro, Kaitio, Nattoo et Nariokotome (McDougall et al., 2012, fig. 3). Comme la formation de Koobi Fora, elle est datée entre approximativement 4 Ma et 0,75 Ma.

La sédimentation dans le membre Lomekwi est majoritairement fluviale. Au milieu du membre Kalochoro, une phase lacustre importante est observée, ce qui correspond à la transgression du Lac Turkana observée dans la partie supérieure du membre G de Shungura, et dans la partie supérieure du membre Burgi de Koobi Fora. Au dessus de ces dépôts lacustres, on retrouve une alternance de conditions fluviales et lacustres dans la formation de Nachukui (Harris et al., 1988a).

À l'exception des deux membres les plus anciens (Lonyumun et Kataboi), tous les membres ont livré des fossiles de *Kolpochoerus*, mais en nombre beaucoup plus réduit (quelques dizaines) que les formations de Shungura et de Koobi Fora (Harris et al., 1988a).

Les fossiles de la formation de Koobi Fora reçoivent dans un premier temps un numéro de terrain, puis un numéro définitif aux National Museums of Kenya sous la forme KNM-WT (WT pour « West Turkana ») suivie d'un numéro de spécimen (par exemple, KNM-WT 15000).

2. Les formations néogènes du bassin de l'Awash

a) L'aire de recherche du « Middle Awash »

Le bassin de l'Awash, est avec celui du Turkana, un des endroits les plus riches en fossiles pour la période du Néogène en Afrique. Il est particulièrement connu pour ses nombreuses découvertes de spécimens subcomplets d'hominidés. La stratigraphie des différentes formations du bassin de l'Awash étudiées pendant la thèse sont résumées ici.

La première phase d'exploration de la vallée de l'Awash a été effectuée sous l'impulsion du géologue Maurice Taieb entre la fin des années 1960 et le début des années 1970 (Taieb, 1974). Les premiers travaux paléontologiques importants ont été consacrés à la formation de Hadar qui a livré des faunes importantes datées du Pliocène supérieur (principalement autour de 3,2 Ma), et notamment de nombreux spécimens d'*Australopithecus afarensis* (Johanson et al., 1978 ; Kimbel et al., 1994). Cette formation a livré l'holotype et l'essentiel du matériel crânio-mandibulaire et dentaire publié de *Kolpochoerus afarensis* (Cooke, 1978a ; Fessaha, 1999).

Cette première phase d'exploration a été suivie de nombreuses autres découvertes de gisements paléontologiques dans la région de l'Afar. Pendant cette thèse, j'ai étudié le matériel publié et inédit de la moyenne vallée de l'Awash, collecté par le MARP depuis 1980 sous l'impulsion de J. Desmond Clark et de Tim White, de l'Université de Californie, Berkeley. Ce projet est actuellement co-dirigé par Tim White, Berhane Asfaw, Yonas Beyene et Giday WoldeGabriel. J'ai également inclus le matériel précédemment collecté par le RVRME (Rift Valley Research Mission in Ethiopia) de 1976 à 1978 par l'équipe de Jon Kalb dans la même zone d'étude. En tant que matériel de comparaison, une partie des fossiles publiés de *Kolpochoerus* provenant des gisements d'Hadar (Pliocène supérieur) et d'Asbole

(début du Pléistocène moyen) ont également été inclus dans les analyses (Cooke, 1978a ; Geraads et al., 2004).

La stratigraphie et la paléontologie de l'aire de recherche du « Middle Awah » ont fait l'objet de nombreuses études (Kalb et al. 1982b ; White et al., 1993 ; Clark et al., 1994 ; WoldeGabriel et al. 1994 ; Heinzelin et al., 1999 ; WoldeGabriel et al., 2009, 2013). Les formations ayant livré des restes de suidés étudiés dans la thèse sont présentées ci-dessous.

L'aire de recherche de la moyenne vallée de l'Awash est située dans la dépression de l'Afar, au nord de l'Éthiopie. Cette dépression, aussi appelée le « Triangle Afar », est à la jonction des trois branches principales du rift d'Afrique orientale : le rift d'Afrique orientale, le rift de la Mer Rouge, et celui du Golfe d'Aden. La région de l'Afar est encadrée par la Mer Rouge à l'est, et par les plateaux somaliens et éthiopiens au sud et au nord-ouest respectivement (WoldeGabriel et al., 2000).

Cette région est mondialement connue du fait de ses très nombreuses découvertes paléoanthropologiques couvrant de nombreux aspects de l'évolution humaine : *Ardipithecus kadabba* (Haile-Selassie, 2001), *Ar. ramidus* (White et al., 1994, 1995 ; Suwa et al., 2009 ; White et al., 2009b), *Australopithecus anamensis* (White et al., 2006b), *Au. afarensis* (White et al., 2000), *Au. garhi* (Asfaw et al., 1999), *Homo erectus* (Gilbert et al., 2003), *H. rhodesiensis* (Kalb et al., 1980 ; White, 1986 ; Rightmire, 1996) et *H. sapiens idaltu* (White et al., 2003).

L'aire de recherche du « Middle Awash Research Project » est située le long des rives est et ouest de la rivière Awash. La vallée de l'Awash est un graben allongé, bordé par les plateaux éthiopiens à l'ouest et des plateaux basaltiques moins élevés à l'est (Asfaw et al., 1990). Les sédiments déposés dans la moyenne vallée de l'Awash sont datés entre le Miocène récent et le Pléistocène récent et comprennent plusieurs formations géologiques distinctes (Kalb et al., 1982b ; Kalb, 1993 ; Renne et al., 1999 ; White, 2000).

Ces sédiments sont fortement affectés par la tectonique, résultant en une série complexe d'affleurements et de localités paléontologiques (Kalb et al., 1982a ; White et al., 1993 ; Clark et al., 1994 ; WoldeGabriel et al., 1994 ; Heinzelin et al., 1999 ; Renne et al., 1999). Cette complexité et la difficulté à corréler précisément les dépôts sédimentaires d'une zone géographique à l'autre ont conduit le MARP à ne pas accepter la nomenclature stratigraphique établie par le RVRME (Kalb et al., 1982b ; Clark et al., 1994). Un certain nombre de tufs intercalés dans la séquence ont été datés par radiochronologie et certains ont pu être corrélés à d'autres tufs datés dans le bassin du Turkana, le golfe d'Aden et Hadar. Ces datations radiochronologiques combinées aux corrélations paléomagnétiques donnent un

contrôle chronologique relativement précis pour la plupart des localités étudiées (White et al., 1993 ; Clark et al., 1994 ; WoldeGabriel et al., 1994 ; Heinzelin et al., 1999 ; Renne et al., 1999).

Les fossiles collectés par le MARP sont identifiés par un préfixe de trois lettres correspondant au sous-bassin versant où se situe la localité, suivi du numéro de localité et du numéro de spécimen. Les numéro de localité et de spécimen sont séparés par la notation « VP » (pour « Vertebrate Paleontology »). Par exemple, le spécimen ARA-VP-1/806 correspond au 806^{ème} spécimen collecté à la localité 1 du sous-bassin versant d'Aramis.

Les fossiles collectés par le RVRME sont identifiés par le préfixe KL (« Kalb Locality ») suivi du numéro de localité et du numéro de spécimen. : par exemple, KL 255-1 est le premier fossile collecté à la localité KL 255.

b) Formation de Sagantole

Les dépôts les plus anciens considérés dans cette étude sont compris dans la formation de Sagantole qui affleure principalement dans la zone du « Central Awash Complex » (CAC). Ces dépôts les plus anciens sont inclus dans le membre Kuseralee (Renne et al., 1999). Le CAC est un horst positionné à l'ouest de la rivière Awash. Il comprend principalement des sédiments lacustres, alluviaux et volcanoclastiques d'âge Miocène récent à Pliocène ancien, intercalés avec des téphras et des basaltes. La base de la formation de Sagantole a été datée à 5,6 Ma et son sommet à 3,89 Ma. Il y a sept membres : du plus ancien au plus récent, Kuseralee, Gawto, Haradaso, Aramis, Beidareem, Adgantole et Belohdelie (Renne et al. 1999). Seuls les membres Aramis et Belohdelie ont livré des fossiles de suinés et sont donc discutés ci-dessous (Brunet & White, 2001).

Le membre Aramis a livré les restes les plus complets de l'espèce d'hominidé *Ardipithecus ramidus* (White et al., 1994, 1995 ; Suwa et al., 2009 ; White et al., 2009b). Il est défini à sa base par le « Gàala Vitric Tuf Complex » (GATC) daté à 4,39 Ma (WoldeGabriel et al., 1994, 2009). Ces sédiments sont majoritairement fluviaux et alluviaux et ont été déposés dans des plaines d'inondation. Des environnements lacustres peu profonds sont également représentés au sommet du membre.

Le membre Belohdelie est connu pour avoir livré des restes fragmentaires d'*Australopithecus afarensis* (Asfaw, 1987). Il affleure surtout sur la rive est de la rivière Awash, dans les sous-bassins versants de Wee-ee et Wilti Dora. Ces sédiments sont principalement lacustres. La base du membre est datée à 3,89 Ma par le tuf VT-1 (« Vitric

Tuff 1 » : White et al., 1993), et son sommet à 3,85 Ma par le tuf CT (« Cindery Tuff » : WoldeGabriel et al., 2000). Les membres Aramis et Belohdelie ont livré des restes dentaires de la petite espèce *Kolpochoerus deheinzeli*, la plus ancienne de ce genre (Brunet & White, 2001). Ces restes dentaires seront brièvement discutés dans les parties suivantes.

c) Formation « W »

Sur la rive est de la rivière Awash, une série de sédiments plus récents que la formation de Sagantole a été nommée formation « W » par White et al. (1993). La base de cette formation est le tuf CT. Après son dépôt, la sédimentation est passée de principalement lacustre à principalement pédi-alluviale (Adamson & Williams, 1987; Renne et al., 1999). Le tuf VT-3, situé dans la formation « W », plus haut que le CT, a été daté à 3,75 Ma (White et al., 1993 ; Renne et al., 1999), et corrélé par géochimie au tuf Wargolo dans le bassin du Turkana (Haileab & Brown, 1992).

Au dessus du VT-3, il y a un tuf qui a été corrélé au tuf Sidi Hakoma (SHT) à Hadar et au tuf Tulu Bor dans le bassin du Turkana (White et al., 1993). Le SHT a été daté à 3,4 Ma à Hadar (Walter et Aronson, 1993), et cet âge a été confirmé par corrélation isotopique dans le « Middle Awash » (White et al., 1993 ; Renne et al., 1999). Une collection de *Kolpochoerus* provient des sables de Maka (« Maka sands »), des niveaux situés sous le SHT. Étant donné la présence d'une discordance érosive entre les sables de Maka et le tuf VT-3 situé plus bas, l'âge des fossiles provenant des sables de Maka est vraisemblablement plus proche de 3,4 Ma que de 3,75 Ma, ce qui semble confirmé par le degré évolutif de la faune (White et al., 1993).

Des sédiments principalement fluviaux affleurant à l'est de la rivière Awash dans les sous-bassins versants de Wilti Dora et Matabaietu ont été décrits comme faisant partie de la formation de Matabaietu (Kalb et al., 1982b) puis réassignés à la formation « W » par White et al. (1993). Ces sédiments seraient globalement équivalents au membre Hata de la formation de Bouri sur la rive ouest de l'Awash. Les estimations biochronologiques, notamment à partir des bovidés, indiquent que les fossiles collectés dans cette formation sont proches de 2,5 Ma (Kalb et al. 1982a ; Vrba, 1997 ; White et al., 2005 ; Bibi, 2011). L'étude géochronologique de cette zone est en cours et devrait permettre un placement stratigraphique plus précis de ces localités. Les localités MAT-VP-1 et 5, ainsi que des localités RVRME d'âge équivalent, ont livré des restes de *Kolpochoerus* comprenant un crâne et une mandibule d'un même individu retrouvé in situ, et de quelques restes dentaires isolés. Ces restes sont décrits dans la section suivante.

d) Formation « U »

À l'est de la rivière Awash, des sédiments majoritairement fluviaux de Bodo, Dawaitoli, et Hargufia, datant du Pléistocène moyen, ont été regroupés dans le membre Bodo de la formation de Wehaitu par Kalb et al. (1982b). Ils ont cependant été placés par la suite dans la formation « U » par Clark et al. (1994). Un tuf près de la base de « U » a été daté radiochronologiquement à 0,64 Ma (Clark et al., 1994). La plupart des fossiles ont été collectés dans l'unité supérieure au dessus de ce tuf, et en sont probablement proches en âge (autour de 0,6 Ma-0,5 Ma). Les fossiles collectés dans ces niveaux par le MARP et le RVRME incluent notamment un échantillon important de *Kolpochoerus majus* (Kalb et al., 1982a).

Les sédiments des bassins versants d'Andalee et Issie ont été décrits comme représentant le membre Andalee de la formation Wehahietu par Kalb et al. (1982b). Ils sont plus récents que la formation « U » et sont divisés en une unité inférieure et une unité supérieure, toutes les deux sans doute datées du Pléistocène moyen, et plus récentes que les sédiments de Bodo. L'équipe du RVRME a collecté des fossiles de *Kolpochoerus majus* dans ces dépôts.

e) Formation de Bouri

La formation de Bouri est située sur le côté ouest de la rivière Awash, au sud d'Aramis. Elle est divisée en trois membres qui sont, du plus ancien au plus récent, les membres Hatayae (« Hata »), Dakanihylo (« Daka »), et Herto (Heinzelin et al., 1999). Le membre Hata, le plus ancien, est composé principalement de sédiments fluviaux déposés à proximité d'un lac peu profond. Le «Maoleem Vitric Tuf» (MOVT) est situé dans la partie inférieure du membre et a été daté radiochronologiquement à 2,5 Ma. D'après les corrélations magnétostratigraphiques et biochronologiques, les fossiles collectés dans ce membre sont tous proches de 2,5 Ma en âge. L'étude magnétostratigraphique indique qu'ils sont probablement compris entre 2,6 Ma et 2,45 Ma. (Heinzelin et al., 1999).

La base du membre Daka a été datée à 1,0 Ma (WoldeGabriel et al., 2008). Les sites situés dans ce membre ont livré une importante faune, dont une calotte crânienne d'*Homo erectus* (Gilbert et al., 2003), et une collection importante de suidés (*Kolpochoerus majus* et *K. olduvaiensis*, *Metridiochoerus* et *Phacochoerus*) étudiée par Gilbert (2008). *Kolpochoerus*

majus y est notamment représenté par plusieurs spécimens crânio-mandibulaires relativement complets.

Le membre le plus récent de la formation de Bouri est le membre Herto. Il a notamment livré les plus anciens hommes modernes, *Homo sapiens idaltu*, dans sa partie supérieure, datée à environ 0,16 Ma (Clark et al., 2003 ; White et al., 2003). La partie inférieure du membre Herto est datée à environ 0,25 Ma grâce à la datation radiochronologique d'un tuf situé 1 mètre sous la limite entre les parties inférieure et supérieure du membre Herto (Clark et al., 2003). Les niveaux inférieurs ont livré une mandibule subcomplète de *Kolpochoerus* trouvée in situ lors de l'excavation de la localité archéologique BOU-A10.

III. Description du matériel inédit de *Kolpochoerus*

Dans les descriptions qui suivent, je me réfère à la taxonomie de Gilbert (2008).

1. *Kolpochoerus* de la Formation de Shungura

Depuis 2006, les fouilles paléontologiques ont repris dans la vallée de l'Omo par l'OGRE sous la direction de Jean-Renaud Boisserie (Boisserie et al., 2008, 2010a). De nombreux spécimens de suidés ont été collectés depuis 2006, dans des niveaux allant des membres B à L, échantillonnant ainsi la quasi-totalité de la formation de Shungura. Le matériel étudié comprend trois crânes relativement complets et 137 restes dentaires et gnathodentaires plus fragmentaires (Tab. 2.1.). Les restes crâniens sont décrits en détail ci-dessous. Les restes gnathodentaires et dentaires sont inclus dans la partie d'analyses morphométriques sur les dents.

Spécimen	Element	Côté	Stratigraphie
F 162-10010	Frag M3 inf (?)	?	H-2
F 164-10002	Frag max. droit avec P4 et M1	D	G-27/G-28
L 132-10003	P4 inf	D	C-8
L 17-10006	Frag max. avec M2 et M3	D	C-8
L 184-10001	Frag mand. avec M3 (et alvéole M2)	D	C-6

Spécimen	Element	Côté	Stratigraphie
L 188-10006	Frag distal M3 inf (?)	?	C-8
L 193-10006	M1 sup (?)	D	C-7/C-9
L 193-10007	P4 sup	G	C-7/C-9
L 193-10010	M2 sup	D	C-7/C-9
L 203-10014	M3 sup	G	C-5
L 218-10001	Frag mand. avec P4 à M2 + M3 inf	G	C-9
L 220-10003	Frag distal M3 inf	G	C-5/C-7
L 220-10012	C sup (?)	?	C-5/C-7
L 279-10009	Frag distal M3 sup	D	C-6
L 292-10003	Frag distal M3 sup (?)	D?	C-7
L 36-10018	P4 sup	D	D-3
L 406-10005	M3 inf	G	L 400/L 400
L 422-10001	Frag M3 inf	G	G-4
L 422-10020	P4 sup (?)	D	G-4
L 444-10008	Frag distal M3 inf (?)	G?	C-9
L 451-10001	Frag distal M3 sup gauche + P4 sup droite	DG	C-7/C-8
L 546-10004	M3 sup	G	G-8
L 750-10018	Frag distal M3 sup	D	C-5
L 78-10007	M2 inf	G	C-8
L 78-10027	Frag distal M3 sup	G	C-8
L 78-10032	Frag distal M3 sup	D	C-8
L 806-10001	M2 inf	D	C-8
L 823-10004	M1 ind	D	C-8
L 823-10005	P3 sup	G	C-8
L 823-10008	Frag distal M3 sup	D	C-8
L 833-10003	P4 inf	G	B-9
L 833-10028	Frag distal M2 inf (?)	?	B-9
L 833-10034	Frag distal M3 inf (?)	?	B-9
OMO 112/1-10027	C sup (?)	?	B-9

Spécimen	Element	Côté	Stratigraphie
	M2 inf droite + M2 inf gauche +		
OMO 120-10007	M1 inf droite + frag mésial M3 inf gauche	DG	C-9/D-1
OMO 122-10005	P4 sup	G	C-8
OMO 122-10006	Frag mésial M3 inf	D	C-8
OMO 153-10022	M3 inf	G	D-3
OMO 156-10005	Frag mand. avec M3	D	C-5/C-6
OMO 18-10009	Frag max. avec P3	G	C-8
	Frag max. gauche avec P3 sup +		
OMO 18-10032	M1 sup gauche + Frag M2 sup droite + Frag M3 sup (?) + nombreux frags	DG	C-8
OMO 18-10051	P3 sup	G	C-8
OMO 18-10060	Frag distal M3 inf	G	C-8
OMO 18-10070	P3 inf	D	C-8
OMO 18-10086	dP3 sup	D	C-8
OMO 18-10103	P3 sup + P2 sup + P1 sup (?)	D	C-8
OMO 18/bis-10013	C sup	?	D-5
OMO 18/sup-10017	M2 sup	G	C-8/C-9
OMO 18/sup-10045	P4 sup	G	C-8/C-9
OMO 18/sup-10046	M1 inf	D	C-8/C-9
OMO 18/sup-10085	M2 inf	D	C-8/C-9
OMO 2-10001	Frag mand. avec dP4	D	G-28/G-29
OMO 2/P-10001	I3 inf	?	H-1/H-4
OMO 211-10005	M3 inf	D	B-10
	Frag mésial P4 inf + Frag mésial		
OMO 211-10008	P3 sup droite + P2 sup droite + Frag Molaire	D	B-10
OMO 211-10012	M3 sup	G	B-10
OMO 278-10001	Frag mand. avec P3 à M2	D	H-4
OMO 279-10009	P3 sup	D	H-2

Spécimen	Element	Côté	Stratigraphie
OMO 279-10014	P3 sup	?	H-2
OMO 279-10023	dP3 sup	D	H-2
OMO 279-10024	P3 sup	D	H-2
OMO 279-10026	I1 sup	D	H-2
OMO 294-10002	P4 sup	G	D-0
OMO 3/1-10010	Frag distal M3 inf	D	C-2
OMO 3/O-10029	Frag distal M3 inf	G	B-12
OMO 3/O-10054	P4 inf	D	B-12
OMO 3/O-10077	Frag distal M3 sup	G	B-12
OMO 310-10029 et 10030	Frag mand. droite avec P3 à M1 et C inf + Palais avec P3 à M3	DG	G-8
OMO 310-10031	M3 sup	D	G-8
OMO 319-10023	Frag distal M3 inf	D	H-4/H-6
OMO 323-10008	Frag distal M3 inf	G	G-8
OMO 323-10013	Frag mand. avec M2	G	G-8
OMO 323-10014	P4 sup	G	G-8
OMO 323-10017	dP4 inf	G	G-8
OMO 323-10031	Frag max. avec P4, M2 et M3 + C sup + frags crâne	D	G-8
OMO 323-10034	M3 sup	G	G-8
OMO 329-10026	P2 sup (?)	D	C-8
OMO 329-10056	Frag émail	?	C-8
OMO 330-10004	Frag mand. avec M3 et frag distal M2	D	G-8
OMO 335-10011	Frag distal M3 inf	G?	B-10
OMO 349-10006	Frag mand. avec M3	D	C-4
OMO 349-10014	Frag mésial M3 sup	D	C-4
OMO 349-10031	I2 sup	D	C-4
OMO 349-10033	Frag mand. avec frag distal M1 et M2	D	C-4

Spécimen	Element	Côté	Stratigraphie
OMO 351-10018	M3 inf droite + M2 inf gauche + Frag distal M2 inf droite + Frag mand. gauche avec P4 et frag M1 + Frag distal M3 inf gauche + Frag mésial M3 inf gauche + P3 inf droite + P3 inf gauche	DG	H-1/H-7
OMO 351-10024	Frag distal M3 inf	D	H-1/H-7
OMO 351-10032	Frag distal M3 sup	D	H-1/H-7
OMO 351-10038	Frag distal M3 inf	D?	H-1/H-7
OMO 351-10075	P4 inf	G	H-1/H-7
OMO 352-10040	Frag distal M3 sup (?)	G?	J-3/K-0
OMO 352-10070	M2 sup	D	J-3/K-0
OMO 354-10004	M3 inf	G	J-1/J-3
OMO 354-10005	Crâne avec P2 à M3	DG	J-1/J-3
OMO 354-10006	Crâne avec P3 à M3	DG	J-1/J-3
OMO 354-10010	Frag distal M3 inf	D	J-1/J-3
OMO 354-10011	Frag distal M3 inf	G	J-1/J-3
OMO 355-10001	Frag distal M3 inf	G	L-1/L-9
OMO 355-10005	Crâne avec P4 à M3	DG	L-1/L-9
OMO 355-10015	Frag distal M3 inf (?)	D?	L-1/L-9
OMO 355-10070	Max. avec M1 à M3 (gauches) + M2 sup droite + P3 sup gauche + P3 sup droite + frag P4 sup gauche	DG	L-1/L-9
OMO 355-10078	Frag mand. avec M2 et M3	D	L-1/L-9
OMO 355-10087	Frag distal M3 sup (?)	G	L-1/L-9
OMO 355-10098	Frag max. avec P3 + frag I1 inf	D	L-1/L-9
OMO 356-10004	M3 inf	D	L-1/L-9
OMO 356-10009	Frag mand. avec frag distal M3	G	L-1/L-9

Spécimen	Element	Côté	Stratigraphie
OMO 356-10010	Frag mand. avec M2 et M3	G	L-1/L-9
OMO 356-10022	Frag max. avec frag mésial M3	G	L-1/L-9
OMO 50/2-10020	Frag mand. avec M2 et M3	G	G-5
OMO 50/3-10003	P3 sup	D	G-7/G-10
OMO 50/3-10036	Frag mand. avec P3 à M3	D	G-7/G-10
OMO 50/3-10050	Frag distal M3 sup	D	G-7/G-10
OMO 50/4-10006	Frag max. avec frag distal M2 et M3	G	G-11/G-13
OMO 50/4-10028	Frag mand. avec M3	D	G-11/G-13
OMO 52-10031	Frag mand. gauche avec P4 à M2 + M3 inf droite	DG	G-5
OMO 52-10064	P4 inf	D	G-5
OMO 56-10015	Frag mand. avec c inf, P3 et P4 + frag mand. avec M1, M2 et frag mésial M3	G	C-5
OMO 56-10019	P3 sup	G	C-5
OMO 56-10021	M2 sup	G	C-5
OMO 56-10024	I1 sup	D	C-5
OMO 56-10037	I1 sup	G	C-5
OMO 56-10038	Frag C inf (?)	?	C-5
OMO 56/sup-10003	Frag mand. avec P4 et M1	G	C-6/C-9
OMO 56/sup-10038	P3 inf	G	C-6/C-9
OMO 84-10015	M1 inf	D	C-8
OMO 89-10006	Frag distal M3 sup	D	J-3
OMO 89-10015	C sup	D	J-3
OMO SH1/2-10004	P3 inf	G	G-3/G-5
OMO SH1/2-10005	Frag mand. avec P4 et alvéoles P2 et M3	D	G-3/G-5
OMO VE3-10013	Frag mésial M3 inf	D?	H-4/H-7

Spécimen	Element	Côté	Stratigraphie
OMO VE3-10019	P4 sup	G	H-4/H-7
OMO VE3-10051	Frag distal M3 sup	D	H-4/H-7
OMO VE3-10053	M3 sup	D	H-4/H-7
OMO VE3-10074	Frag mand. avec frag distal M3	G	H-4/H-7
OMO VE3-10093	Frag distal M3 inf	D	H-4/H-7
OMO VE3-10096	Frag distal M3 inf (?)	?	H-4/H-7
OMO VE3-10097	Frag distal M3 sup	G	H-4/H-7
OMO VE3-10098	P4 sup	D	H-4/H-7
OMO VE3-10120	P3 sup	G	H-4/H-7
OMO VE3-10130	P3 sup	D	H-4/H-7
OMO VE3-10135	Hémi-mandibule droite avec P3 à M3 et symphyse	DG	H-4/H-7

Tableau 2.1. Liste du matériel étudié de *Kolpochoerus* provenant de la formation de Shungura (collections OGRE). D : droit ; G : gauche ; inf : inférieur ; sup : supérieur ; mand. : mandibule ; max. : maxillaire ; frag. : fragment.

a) Matériel du membre J

La localité OMO 354 a été découverte par l'OGRE dans l'aire de Kalam (secteur Ilgwa). Elle correspondrait à des dépôts attribués au membre J, sous l'unité J-3. Deux crânes relativement complets de *Kolpochoerus* ont été découverts en 2011 à cinq mètres d'intervalle. OMO 354-10005 est un crâne subcomplet préservant la denture jugale complète ainsi que les alvéoles des canines supérieures (Fig. 2.2.). Il s'agit d'un individu femelle car il présente une canine supérieure très réduite, et une arcade zygomatique ne montrant pas de sinus zygomatique développé et orientée obliquement au plan sagittal du crâne. La denture est relativement usée, et toutes les cuspidés de la M³ sont en cours d'usure. L'ensemble du crâne a subi une déformation importante qui a entraîné une forte asymétrie, la partie dorsale du crâne étant déportée vers le côté gauche (principalement visible en vues rostrale et caudale). Malgré la déformation, les caractéristiques principales du crâne sont parfaitement observables.

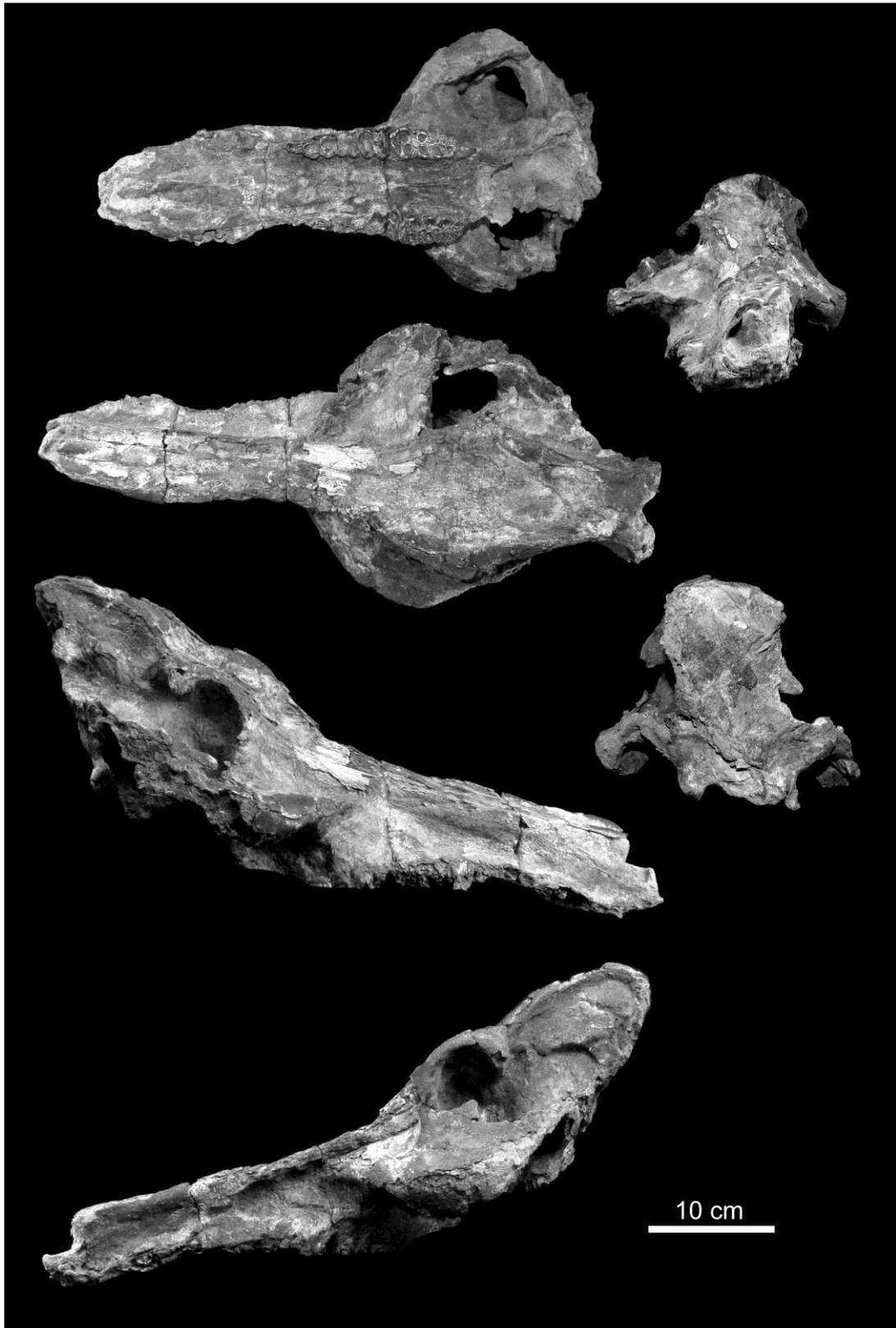


Figure 2.2. Morphologie crânienne du spécimen de *Kolpochoerus* (OMO 354-10005) du membre J de la formation de Shungura. À gauche de haut en bas, vues ventrale, dorsale, latérale droite et latérale gauche. À droite, de haut en bas, vues rostrale et caudale.

Le rostre est relativement fin et long, et peu élevé au niveau de la jonction avec le neurocrâne. Ce caractère, combiné à l'élévation de l'orbite au dessus du bord dorsal du frontal, accentue d'autant plus la forte angulation présente entre le rostre et le neurocrâne qui est typique des genres *Kolpochoerus* et *Metridiochoerus*. Le prémaxillaire est incliné rostro-ventralement, et relativement large par rapport à sa longueur. La largeur du prémaxillaire est importante quand on considère la réduction extrême de la taille de la canine (le diamètre médio-latéral mesure seulement 15 mm). L'arcade zygomatique est peu élargie médio-latéralement, mais tout de même beaucoup plus que chez le genre actuel *Potamochoerus*. Chez ce dernier, en vue ventrale, la portion caudale de l'arcade zygomatique a une apparence de lame très étroite médio-latéralement. Le degré d'élargissement chez OMO 354-10005 est comparable à celui du spécimen femelle de *K. limnetes* KNM-WT 17514 de la formation de Nachukui, et au crâne de femelle de *K. afarensis* provenant des sables de Maka (décrit dans la section 2.1). Le OMO 354-10005 est relativement étroit à la fois au niveau du frontal et de l'occipital. La constriction pariétale au niveau des lignes temporales est importante, semblable aux spécimens de *K. afarensis* et de *Potamochoerus*. Ce caractère est généralement très variable intra-spécifiquement chez *K. limnetes* et *Potamochoerus*, contrairement aux espèces *K. majus* et *Hylochoerus meinertzhageni* qui présentent toujours des constriction pariétales faibles (surtout chez ce dernier). L'os occipital est plus haut que large et relativement incliné caudalement (en vue latérale).

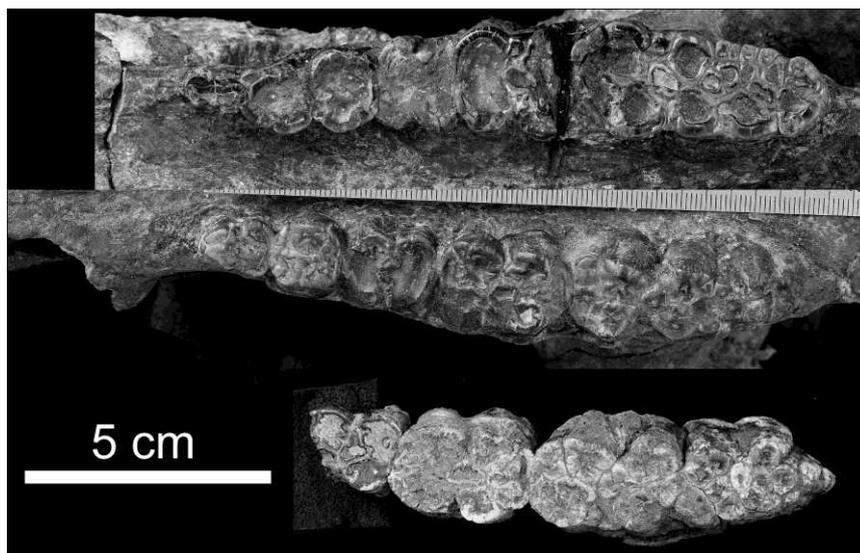


Figure 2.3. Morphologie dentaires des trois nouveaux crânes de *Kolpochoerus* de la formation de Shungura. De haut en bas, vues occlusales de la rangée dentaire jugale gauche (P²-M³) du spécimen OMO 354-10005, de la rangée dentaire jugale droite du spécimen OMO 354-10006 (P³-M³), et des M¹-M³ droites du spécimen OMO 355-10005.

Chez OMO 354-10005, le diastème C¹-P² est relativement long. La P² est réduite, et très fine médio-latéralement (Fig. 2.3.). Les P³ et P⁴ sont bien développées, chacune présentant des cuspides mésio-linguales importantes. La M¹ n'est préservée que par un reste de dentine, et la M² est très usée et seulement partiellement conservée de chaque côté. La M³ est relativement complexe (score de complexité de 4).

Le crâne OMO 354-10006 est relativement moins complet qu'OMO 354-10005, mais il n'est pas déformé (Fig. 2.4.). La moitié droite du rostre est relativement complète avec la denture jugale de P³ à M³, mais la partie gauche est cassée rostralement au niveau correspondant à la M¹ (non préservée de ce côté). La P² est absente, et aucun alvéole n'est visible rostralement à la P³ bien que l'os soit parfaitement préservé (Fig. 2.3.). Cette dent était donc absente du vivant de cet animal. Le prémaxillaire est cassé rostralement à l'alvéole de la canine supérieure, qui est lui-aussi seulement partiellement préservée. L'arcade zygomatique droite est complète, et celle du côté gauche est partiellement préservée. Les orbites et la partie rostrale du frontal sont préservées. La boîte crânienne est cassée quelques centimètres caudalement aux orbites, et la partie dorsale de l'occipital est totalement manquante. Le basicrâne et la partie ventrale de l'os occipitale (juste dorsalement aux condyles occipitaux) est présente.

OMO 354-10006 appartenait à un spécimen mâle subadulte. Les prémolaires et la M² sont peu usées et la M³ est en fin d'éruption, seules les deux premières paires de piliers étant usées jusqu'à la dentine. La morphologie de l'arcade zygomatique est celle typiquement observée sur les spécimens mâles de *K. limnetes / olduvaiensis*, avec un important sinus zygomatique provoquant un élargissement médio-latéral important (clairement visible en vue ventrale). La surface latérale de l'arcade zygomatique ne présente pas d'os rugueux habituellement observé sur les spécimens mâles de *K. limnetes*, mais ce caractère n'est pas systématiquement présent en particulier chez les jeunes adultes. Bien que l'alvéole de la canine ne soit pas totalement préservée, elle était sans aucun doute beaucoup plus développée que celle du spécimen femelle OMO 354-10005.

La cassure du toit crânien caudalement aux orbites ne permet pas de juger complètement du degré d'élévation de l'orbite. Cependant, il semble qu'elle soit élevée au moins un peu au dessus de l'os frontal. L'élévation de l'orbite est bien plus apparente sur le spécimen femelle, mais c'est probablement dû au fait que ce caractère s'accroît pendant l'âge adulte, et n'est donc pas encore totalement développé sur le spécimen mâle qui est un jeune adulte. En effet, chez les suinés actuels des genres *Phacochoerus* et *Hylochoerus*, les adultes présentent des orbites plus nettement surélevées par rapport aux jeunes adultes et aux

juvéniles. Au niveau dentaire, excepté l'absence de la P², OMO 354-10006 est relativement similaire avec des P³ et P⁴ présentant des cuspides mésio-linguales développées et une M³ de complexité similaire (sans doute 3,75 ou 4, le pilier terminal n'étant pas totalement apparent) (Fig. 2.3.).

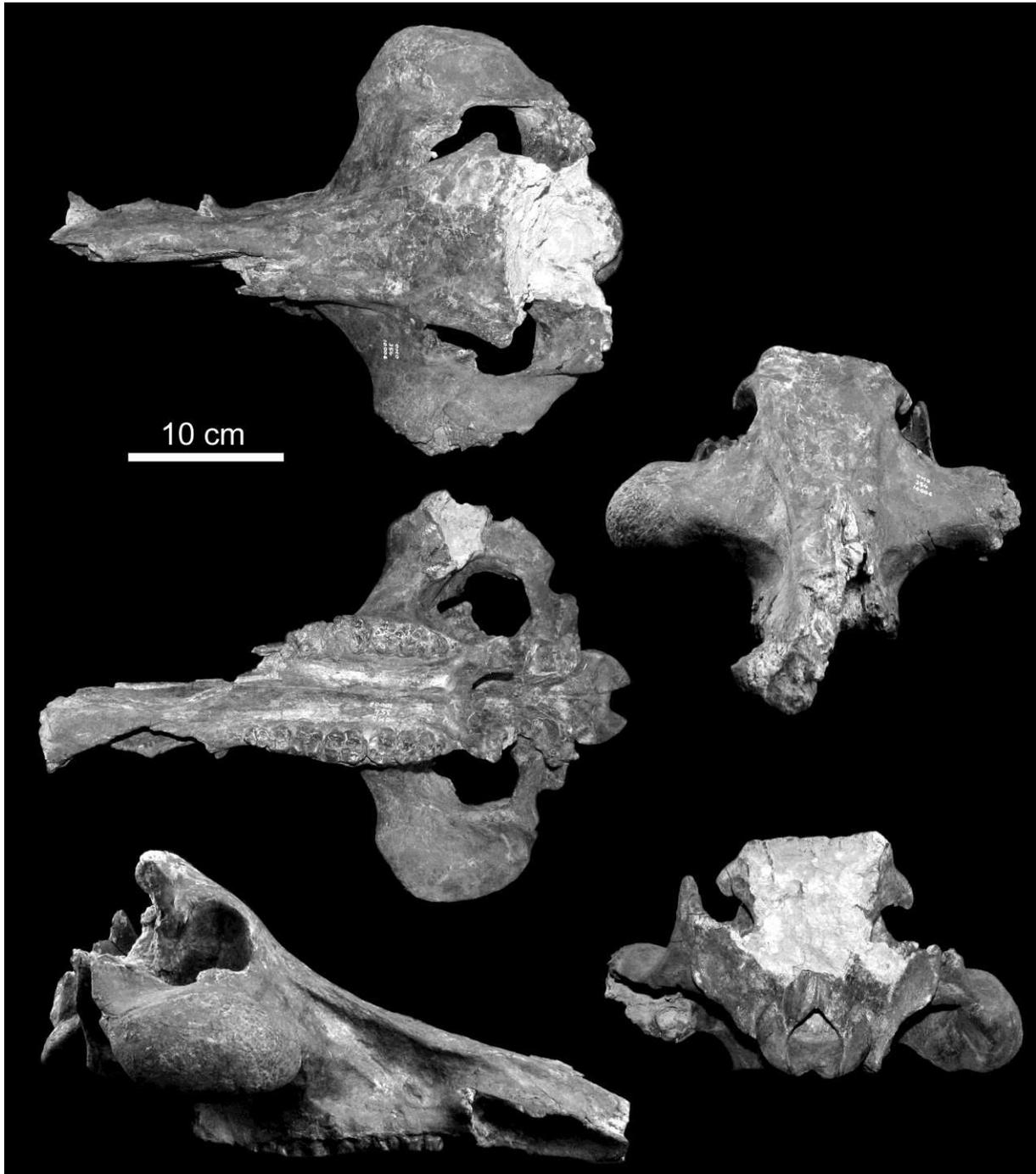


Figure 2.4. Morphologie crânienne du spécimen de *Kolpochoerus* (OMO 354-10006) du membre J de la formation de Shungura. À gauche de haut en bas, vues dorsale, ventrale et latérale. À droite, de haut en bas, vues rostrale et caudale.



Figure 2.5. Morphologie crânienne du spécimen de *Kolpochoerus* (OMO 355-10005) du membre L de la formation de Shungura. De haut en bas, vues dorsale, rostrale, latérale et ventrale.

Ces deux individus appartiennent au même stade évolutif de *Kolpochoerus limnetes*. Ils sont de taille globalement similaire aux individus des membres Burgi (partie supérieure) et KBS de la formation de Koobi Fora, mais nettement plus petits que les spécimens de *K. olduvaiensis* du membre Okote de Koobi Fora et du membre L de Shungura. Les M³ sont clairement moins allongées et moins complexes que les M³ des *K. olduvaiensis* du membre L. Elles correspondraient bien aux M₃ isolées retrouvées dans le membre H et à la base de J. La dernière saison de prospection de l'OGRE en 2012 a également livré deux mandibules venant de niveaux contemporains dans l'aire de Kalam (secteurs Ilgwa et Errum), et présentant une morphologie compatible avec les crânes (Boisserie, com. pers.).

b) Matériel du membre L

La localité OMO 355 est elle-aussi une des nouvelles localités découvertes par l'OGRE en 2011 dans l'aire de Kalam (secteur Guro Nakwarnia). Elle est située dans le membre L. Cette localité a livré sept fossiles attribués au genre *Kolpochoerus*, dont un crâne relativement complet qui est décrit dans cette partie.

Le crâne OMO 355-10005 est celui d'un spécimen adulte assez jeune puisque les piliers principaux de la M³ sont peu usés, et que le pilier terminal ne l'est pas. C'était très vraisemblablement un mâle car ses canines supérieures sont très développées (Fig. 2.5), et il représente un des plus gros crânes connus de *Kolpochoerus*. Il est par exemple beaucoup plus gros que le crâne KNM-ER 788 du membre Okote de Koobi Fora (largeur aux frontaux 110=213 mm contre 164 mm). Le rostre et la boîte crânienne sont relativement complets, mais de nombreuses fractures affectent cette dernière. La partie caudale du rostre est complète avec les deux canines supérieures et la denture jugale de P³ à M³. Le rostre est cassé dans sa partie rostrale, juste au niveau rostral des canines. À gauche, les alvéoles de P³ et P⁴ sont visibles. Des deux côtés, les couronnes des M¹ à M³ sont complètes. La P⁴ et la I¹ droites sont isolées. Le toit pariétal et les lignes temporales sont globalement bien conservés, mais la partie caudale droite du toit et la protubérance occipitale externe sont manquantes. Le basicrâne et l'occipital sont également manquants.

Le crâne est long, avec une boîte crânienne élevée par rapport au rostre. L'orbite est également élevée au dessus de la surface dorsale de l'os frontal, comme c'est généralement le cas chez *K. olduvaiensis*. Le maxillaire est haut au niveau des M³ et nettement plus bas au niveau des M¹. L'apophyse supra-canine est semblable à celle des crânes de *K. olduvaiensis* du membre Okote de Koobi Fora et du seul crâne mâle connu de *K. majus* (BOU-VP-25/107

du membre Daka de la formation Bouri : Gilbert, 2008). Un sillon assez profond est situé entre le bord latéral du nasal et l'apophyse supra-canine, qui est réduite à une crête très basse sur le bord dorsal de l'alvéole de la canine supérieure. Les canines supérieures présentent des sillons marqués entre les bandes d'émail, et elles sont très fortement recourbées vers le côté dorsal et légèrement vers le côté caudal. Le crâne est très large au niveau de l'orbite, et la constriction du toit pariétal est relativement importante, comme chez les spécimens de *K. limnetes*, alors qu'elle est peu importante chez les *K. majus*. Le rostre est étroit relativement à la largeur du crâne, et devient légèrement plus large au niveau des canines, ce qui est généralement le cas chez les *K. limnetes* / *olduvaiensis* alors que la largeur du nasal est relativement constante chez les *K. majus*.

2. *Kolpochoerus* du « Middle Awash »

Les recherches effectuées par le MARP ont livré des fossiles inédits de *Kolpochoerus* provenant de quatre niveaux stratigraphiques différents : les sables de Maka (ca. 3,4 Ma), les localités de la zone de Matabaietu (ca. 2,5 Ma), l'unité supérieure de Bodo (ca. 0,6 Ma-0,5 Ma), et l'unité inférieure de Herto (ca. 0,25 Ma). Ces fossiles inédits échantillonnent donc une grande partie de la répartition stratigraphique de ce genre.

Le tableau 2.2. présente la liste des spécimens étudiés de *Kolpochoerus* provenant de la basse vallée de l'Awash. Ce matériel représente un total de 19 spécimens dont trois crânes et quatre mandibules relativement complets.

Spécimen	Element	Côté	Strati
BOD-VP-1/11	Frag mand. avec M3 et alvéoles M1 et M2	G	Unité sup. Bodo
BOD-VP-1/16	Frag mand. avec M2 et M3 (et alvéole M1)	D	Unité sup. Bodo
BOD-VP-1/7	Rostre avec P2 à M3 (et alvéole de P1?)	DG	Unité sup. Bodo
BOD-VP-1/8	Frag mand. avec M3	G	Unité sup. Bodo

BOD-VP-1/9	Hémi-mandibule avec P2 à M3 et C inf	D	Unité sup. Bodo
BOU-A10	Mandibule avec P2 à M3 et symphyse	DG	Unité inf. Herto
MAK-VP-1/101	Crâne partiel avec P2 à M3	DG	Sables de Maka
MAK-VP-1/169	Frag max. avec M3 et frag M2 sup	D	Sables de Maka
MAK-VP-1/29	Frag mand. avec M2 et M3	G	Sables de Maka
MAK-VP-1/36	Frag max. gauche avec P4 à M2 + M3 sup gauche + Frag C sup + P4 sup droite	DG	Sables de Maka
MAK-VP-1/41	Frag max. avec M2 et M3	D	Sables de Maka
MAK-VP-1/7	Frag mand. avec M3 inf	D	Sables de Maka
MAK-VP-1/77	Mandibule (en 2 fragments) avec P2 à M3 et symphyse	DG	Sables de Maka
MAK-VP-1/86	Frag mand. avec P4 à M3	D	Sables de Maka
MAK-VP-1/88	Mandibule avec P3 à M3 (et alvéole p2) et symphyse	DG	Sables de Maka
MAK-VP-1/90	M3 sup	D	Sables de Maka
MAT-VP-1/5	Crâne avec P1 à M3 + Mandibule avec P2 à M3 et symphyse	DG	formation "W"
MAT-VP-5/1	Frag mand. avec P4 à M3	G	formation "W"
MAT-VP-5/2	M3 sup	D	formation "W"

Tableau 2.2. Liste du matériel inédit étudié de *Kolpochoerus* provenant de la moyenne vallée de l'Awash. Mêmes abréviations que dans le tableau 2.1.

a) Matériel des sables de Maka

Le matériel étudié consiste en dix spécimens de *Kolpochoerus* provenant de la localité MAK-VP-1 des sables de Maka. L'échantillon consiste en un crâne et deux mandibules relativement complets, ainsi que sept restes gnatho-dentaires et dentaires.

Le crâne MAK-VP-1/101 est relativement complet (Fig. 2.6.). Le rostre est cassé rostralement à la P² du côté droit, et rostralement à la M² du côté gauche. Malgré cette cassure, il est évident que l'angulation entre le neurocrâne et le rostre était relativement importante. La denture jugale est représentée par P²-M³ à droite, et M²-M³ à gauche. La M³ est totalement érudée et très peu usée : l'individu était donc un jeune adulte. La cassure du rostre juste rostralement à la P² droite ne permet pas de savoir si une P¹ était présente, comme c'est le cas sur une partie du matériel de *K. afarensis* de la formation de Hadar (Cooke, 1978a). Le basicrâne et l'arcade zygomatique droite ne sont pas conservés. Du côté gauche, l'arcade zygomatique est préservée de la racine (extrémité rostrale) jusqu'à l'extrémité caudale de l'os zygomatique. La partie caudale de l'arcade zygomatique, composée de l'os temporal, est cassée.

Le neurocrâne est relativement haut, comme dans tous les suinés du genre *Kolpochoerus* et *Metridiochoerus*. La partie gauche du toit crânien est bien préservée : la ligne temporale gauche est visible de l'orbite à l'extrémité latérale de la protubérance occipitale externe, dont une petite partie subsiste. Le côté droit du toit crânien est moins bien préservé. L'os pariétal montre une constriction importante des lignes temporales. La limite entre le toit pariétal et la partie latérale du neurocrâne est très nettement marquée, l'os temporal ne présentant pas d'excursion latérale marquée sous la ligne temporale comme c'est le cas chez le genre *Potamochoerus*. Cette condition observée sur le crâne MAK-VP-1/101 est également présente chez tous les spécimens connus du genre *Kolpochoerus*. L'os occipital est en partie conservé, ce qui permet de se faire une idée de sa forme même si les extrémités dorsale et ventrale sont cassées : l'occipital était relativement plus étroit que haut, similaire à celui de *Potamochoerus*, et plus étroit que les occipitaux des espèces plus récentes de *Kolpochoerus*.

D'après la structure de l'arcade zygomatique, ce spécimen est vraisemblablement celui d'un individu femelle. Chez les mâles de *Kolpochoerus afarensis* (spécimen A.L. 602-1 de Hadar), l'arcade zygomatique est orientée à un angle proche de 90° par rapport au plan sagittal du crâne et elle est élargie médio-latéralement du fait de la présence d'un important sinus, probablement dérivé du sinus maxillaire.

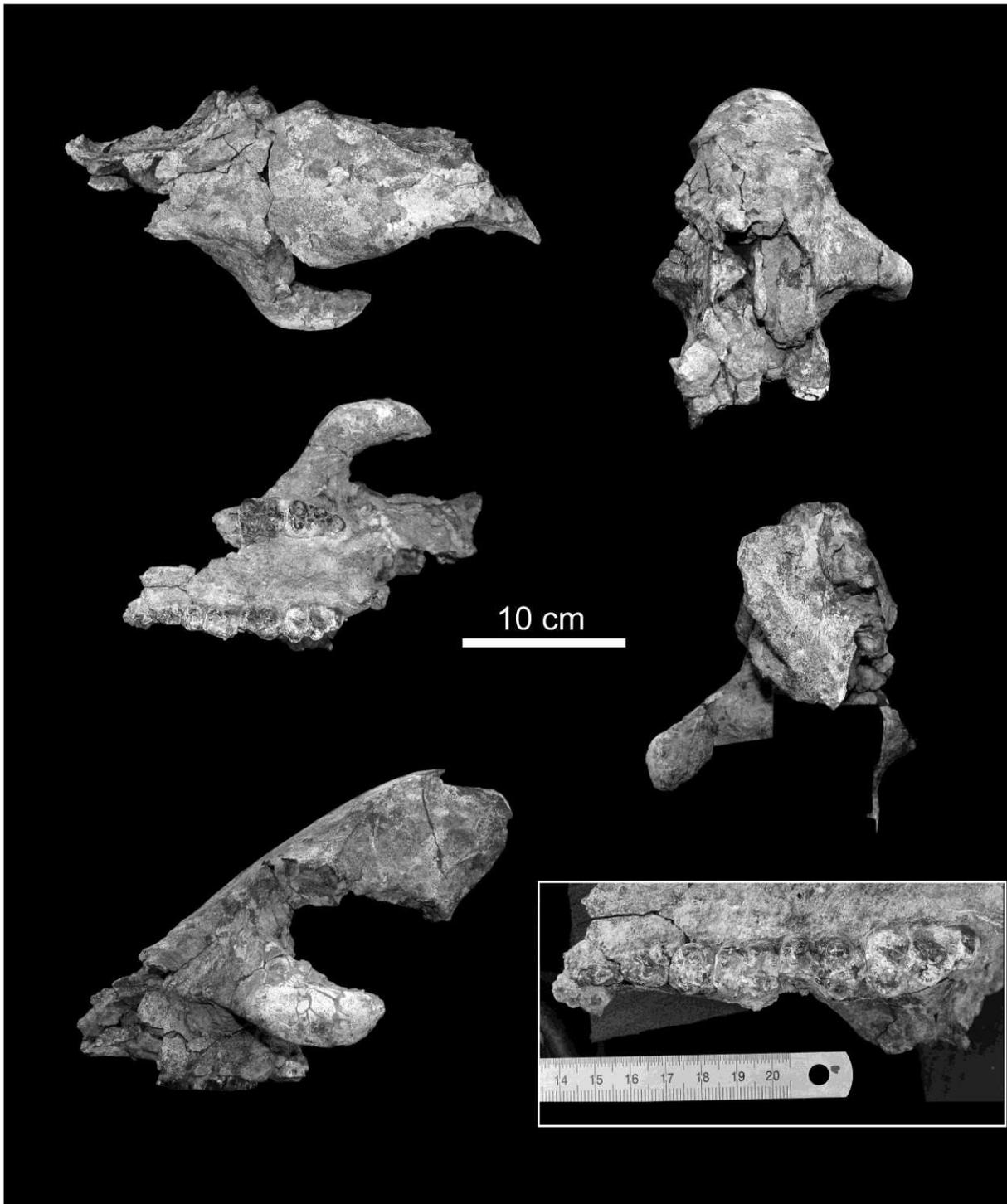


Figure 2.6. Morphologie crânienne du spécimen MAK-VP-1/101 des sables de Maka. À gauche, de haut en bas, vues dorsale ventrale et latérale. À droite, de haut en bas, vues rostrale et caudale du crâne, et vue occlusale de la rangée dentaire droite P²-M³.

Comme chez de nombreuses espèces de suidés, la surface de l'os de la partie rostro-latérale de l'arcade zygomatique des mâles montre un aspect « rugueux » (Hieronymus, 2009). Toutes ces caractéristiques se retrouvent également chez les spécimens mâles de la lignée *K*.

limnetes / *olduvaiensis*. Le spécimen MAK-VP-1/101 montre au contraire une arcade zygomatique orientée avec un angle d'environ 40° par rapport au plan sagittal, sans expansion médio-latérale importante, et ne présentant pas d'os rugueux. L'arcade zygomatique est cependant plus large médio-latéralement que chez les individus mâles ou femelles du genre actuel *Potamochoerus*. Chez ces derniers, le bord ventral de l'arcade zygomatique n'est pas du tout élargi médio-latéralement et a un aspect de lame.

Le matériel original de Maka comporte également deux mandibules partielles MAK-VP-1/77 et MAK-VP-1/88 (Fig. 2.7.). Aucun des deux spécimens ne conserve les branches montantes de la mandibule. Le spécimen MAK-VP-1/77 est préservé en deux fragments : le premier comprend la symphyse mandibulaire subcomplète et le corps mandibulaire droit avec P₂-M₃, et le second est un fragment de corps mandibulaire gauche avec M₁-M₃. La symphyse préserve les couronnes des I₁ et C₁ de chaque côté, et la couronne de I₂ à droite. La partie de la symphyse qui contenait vraisemblablement les I₃ est mal préservée, mais l'espace entre les I₂ et les canines étant peu important, les I₃ devaient être de petite taille, et le diastème I₃-C₁ très réduit. Le bord ventral des corps mandibulaires est préservé tout le long de la mandibule. Le bord latéral des corps mandibulaires est cassé dans sa partie rostrale (au niveau des M₂).

La seconde mandibule MAK-VP-1/88 est plus partielle. Elle comprend la symphyse partiellement conservée et les corps mandibulaires avec, à droite, l'alvéole de P₂ et les couronnes de P₃-P₄, et à gauche, l'alvéole de P₂ et les couronnes de P₃-M₃. Le corps mandibulaire droit est cassé caudalement à la P₄. L'extrémité rostrale de la symphyse, ainsi que les canines et les incisives, ne sont pas préservées, à l'exception de la racine de la canine gauche. Le bord ventral des corps mandibulaires est préservé tout le long de la mandibule.

Ces deux individus étaient d'âge biologique similaire à leur mort. Les dents conservées sont complètes, et peu usées (à l'exception de leurs M₁). Leurs M₃ sont presque totalement éruptées (leurs extrémités distales sont visibles du fait des cassures des corps mandibulaires), ces deux individus étant donc des subadultes (très proche de l'âge adulte). Le spécimen MAK-VP-1/77 présente une canine de taille très réduite alors que la racine de la canine préservée sur le spécimen MAK-VP-1/88 semble plus importante. Ces spécimens pourraient donc être respectivement des individus femelle et mâle.

Ces deux mandibules de *Kolpochoerus* *afarensis* sont de morphologie similaire. Les couronnes des prémolaires et molaires sont simples et de petite taille (similaire à un *Potamochoerus* actuel). La symphyse mandibulaire est étroite (plus longue que large) et peu épaisse dorso-ventralement. L'extrémité rostrale de la symphyse (le point infradentale) est positionnée ventralement relativement au plan défini par les rangées dentaires. L'extrémité

caudale de la symphyse ne présente pas de plateforme « simienne » (correspondant à des insertions développées des muscles génio-hyoïdiens ; Barone, 1986) comme chez le genre *Potamochoerus*. Les corps mandibulaires sont élargis médio-latéralement au niveau de la jonction M₁-M₂. Les première et deuxième incisives de MAK-VP-1/77 sont très allongées et parallèles.

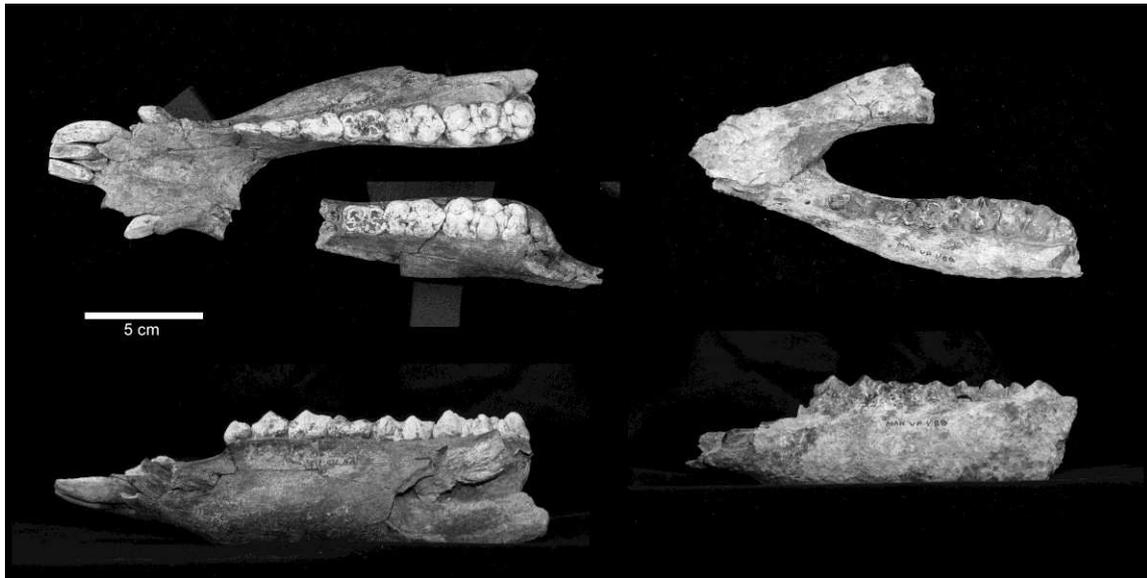


Figure 2.7. Spécimens mandibulaires des sables de Maka. À droite, MAK-VP-1/77, à gauche, MAK-VP-1/88. En haut, vues dorsales. En bas, vues latérales (inversée pour MAK-VP-1/77).

b) Matériel de Matabaietu

La localité MAT-VP-1 a livré in situ un crâne relativement complet associé à une mandibule subcomplète d'un même individu (MAT-VP-1/5). Quelques restes dentaires ont également été retrouvés dans les mêmes sites ou dans des localités RVRME d'âge similaire (KL 10, KL 24, KL 39, KL 73 et KL 234). La description de ces spécimens et l'étude des relations phylogénétiques de cette forme sont la base d'un manuscrit co-écrit avec Jean-Renaud Boisserie et Tim White (Annexe IV).

Le crâne de MAT-VP-1/5 est relativement complet (Fig. 2.8.). Il préserve le rostre complet avec la denture subcomplète : alvéoles de I¹ à I³, racines des canines supérieures, couronnes de P¹ à M³. Les couronnes des C¹, I¹ et I² droites ont également été retrouvées séparément du crâne. Une grande partie du toit crânien et de l'arcade zygomatique gauche sont également préservés. Le rostre est complet et le toit crânien et l'arcade incisive sont relativement complets. Le crâne est brisé caudalement à la racine de l'arcade zygomatique

droite. Les parties caudales de l'arcade zygomatique et du toit crânien sont cassées. L'os occipital et la boîte crânienne ventralement aux lignes temporales sont absents. Un fragment de basicrâne a été trouvé séparément, mais il est mal préservé et ne joint pas avec le crâne.

La mandibule de MAT-VP-1/5 est subcomplète. La symphyse et les corps mandibulaires sont préservés, ainsi que les branches montantes. La dentition jugale est complète, de P₂ à M₃. La symphyse préserve les alvéoles de I₃, les couronnes de I₁ (des deux côtés) et I₂ (à gauche), et les bases des canines (une partie de la couronne de la canine droite a été trouvée isolée, mais ne joint pas parfaitement sur la base de la canine). La branche montante droite est complète, alors que la branche montante gauche est cassée au niveau du processus coronoïde et de l'angle gonial.



Figure 2.8. Crâne et mandibule associés (MAT-VP-1/5) de *Kolpochoerus* de Matabaietu. À gauche, de haut en bas, vues dorsale, rostrale et latérale de la mandibule, et vue rostrale du crâne. À droite, de haut en bas, vues dorsale, ventrale et latérale du crâne.

Cet individu était un adulte relativement âgé, car les dents présentent toutes un état d'usure avancée, particulièrement les premières et deuxièmes molaires. Il s'agit très vraisemblablement d'un mâle car il présente une apophyse supra-canine bien développée dorso-ventralement comme c'est le cas pour les mâles d'autres espèces de suidés actuels (*Potamochoerus*, *Sus celebensis* : Hardjasmita, 1987), et les spécimens vraisemblablement mâles des *Kolpochoerus limnetes* anciens (par exemple, les spécimens crâniens des sites L 193 dans le membre C, et OMO 75/S de la partie inférieure du membre G). D'autres caractères abondent également dans ce sens : l'arcade zygomatique occupée par un sinus arrondi, une canine bien développée (relativement aux femelles de *K. afarensis* et *K. limnetes*), et une symphyse allongée. Ce dernier caractère est présent chez les mâles du genre *Potamochoerus*, et également chez les spécimens présumés mâles des espèces *K. limnetes / oluvaiensis* et *K. majus*. Le sinus zygomatique arrondi est cependant présent chez les femelles de *K. majus* des sites du Pléistocène moyen. Chez le seul crâne relativement complet attribué à un mâle de *K. majus* (BOU-VP-25/107 du membre Daka de la formation de Bouri), le sinus zygomatique est extrêmement développé latéralement (la largeur médio-latérale de l'arcade zygomatique est d'environ 10 cm) (Gilbert, 2008).

En ce qui concerne la morphologie crânio-mandibulaire, ce spécimen présente des différences assez marquées à la fois avec les spécimens de *Kolpochoerus afarensis* et ceux de *K. majus* du Pléistocène moyen. L'apophyse supra-canine est développée en une crête allongée à la fois dorso-ventralement (comme *Potamochoerus* et *K. afarensis*), et rostro-caudalement (comme les spécimens anciens de *K. limnetes* (jusqu'à la partie inférieure du membre G de la formation de Shungura). Chez *K. majus* et les formes avancées de *K. limnetes / olduvaiensis* (à partir de la partie supérieure du membre G de la formation de Shungura), l'apophyse supra-canine est réduite et ne présente plus une morphologie de crête bien différenciée de l'alvéole de la canine supérieure. L'arcade zygomatique est orientée avec un angle d'environ 40° par rapport au plan sagittal comme chez les spécimens femelles de *K. afarensis*, *K. limnetes*, et *K. majus*.

La symphyse est plus étroite (plus longue que large) contrairement aux symphyses relativement larges des spécimens de *Kolpochoerus majus* du Pléistocène moyen. L'arcade incisive est aplatie (angle i faible, Tab. 1.3.) comme chez *K. majus*, et contrairement à *K. afarensis* et aux spécimens femelles de *K. limnetes* qui présentent eux-aussi une symphyse mandibulaire étroite. L'extrémité rostrale de la symphyse est amincie dorso-ventralement

relativement à l'extrémité caudale, comme chez les *K. majus* et contrairement à la majorité des *K. limnetes*.

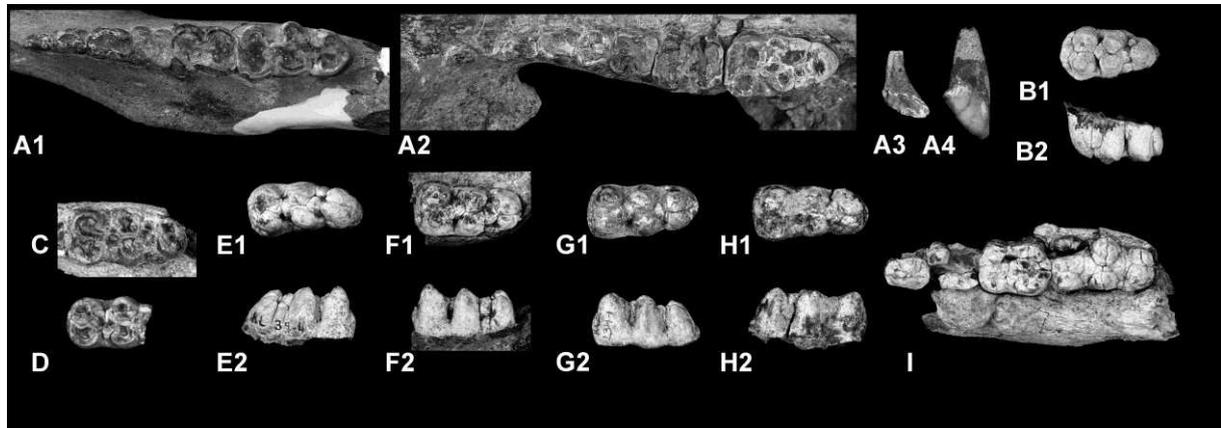


Figure 2.9. Morphologie dentaire de la forme de *Kolpochoerus* de Matabaietu. A. MAT-VP-1/5, vues occlusales de P₂-M₃ gauches (A1) et de P¹-M³ droites (A2), vues labiales de I² droite (A3) et I¹ droite (A4). B. MAT-VP-5/2, M³ droite en vues occlusale (B1) et labiale (B2). C. KL 24-1 b, M₃ gauche en vue occlusale. D. KL 10-3, fragment mésial de M₃ gauche en vue occlusale. E. KL 39-4, M₃ gauche en vues occlusale (E1) et linguale (E2). F. KL 73-1, M₃ droite en vues occlusale (F1) et linguale (F2). G. KL 234-1, M₃ droite en vues occlusale (G1) et linguale (G2). H. KL 234-3-5, M₃ gauche en vues occlusale (H1) et linguale (H2). I. MAT-VP-5/1, P₄-M₃ gauches en vue occlusale.

Concernant la morphologie dentaire, ce spécimen est rappelle fortement l'espèce *Kolpochoerus majus*. La formule dentaire est presque complète, avec la présence d'une P¹, comme dans la quasi-totalité des crânes connus de *K. majus*. Aucune trace de P₁ n'est visible. L'émail est relativement épais et le schéma d'usure est typique de *K. majus* avec des cuspidés compressées méso-distalement, ce qui résulte en un aspect bunolophodonte (Fig. 2.9). L'aspect du schéma d'usure est également plus arrondi et moins complexe que celui de *K. limnetes / olduvaiensis*. La complexité des troisièmes molaires est semblable à celle des *K. majus* de Konso, et un peu inférieure à celle des *K. majus* des sites datant du Pléistocène moyen (Daka, Asbole, Kapthurin) et celle des *K. limnetes* contemporains de la nouvelle espèce (par exemple, dans la partie supérieure du membre C de la formation de Shungura). L'émail est lisse, comme chez les spécimens de *K. majus* de Konso (Suwa et al., 2003), et contrairement aux spécimens de *K. majus* plus récents du Pléistocène moyen qui présentent un émail rugueux, lié à l'apparition d'une couche de cément relativement développée sur la couronne (Gilbert, 2008). La canine supérieure ne présente pas de sillons développés comme c'est le cas des spécimens mâles de *K. majus* et *K. limnetes / olduvaiensis*.

Ainsi, la forme de Matabaietu est morphologiquement et temporellement intermédiaire entre les spécimens de *Kolpochoerus afarensis* et ceux de *K. majus* du Pléistocène moyen. Ne présentant pas de spécialisation, elle représente potentiellement une souche ancestrale pour les *K. majus* plus récents. Sa position phylogénétique sera discutée plus en détail dans la partie traitant de la phylogénie du genre *Kolpochoerus*.

c) Matériel de l'unité supérieure de Bodo

Le site de Bodo avait déjà été fouillé par l'équipe de Jon Kalb dans les années 70. Son équipe avait collecté une série de restes crânio-mandibulaires très complets et bien préservés attribués à l'espèce *Kolpochoerus majus* (Kalb et al., 1982a). Les fouilles du MARP dans les mêmes gisements ont permis d'enrichir cette collection d'un crâne partiel et de plusieurs restes dent-gnathiques de *Kolpochoerus*.

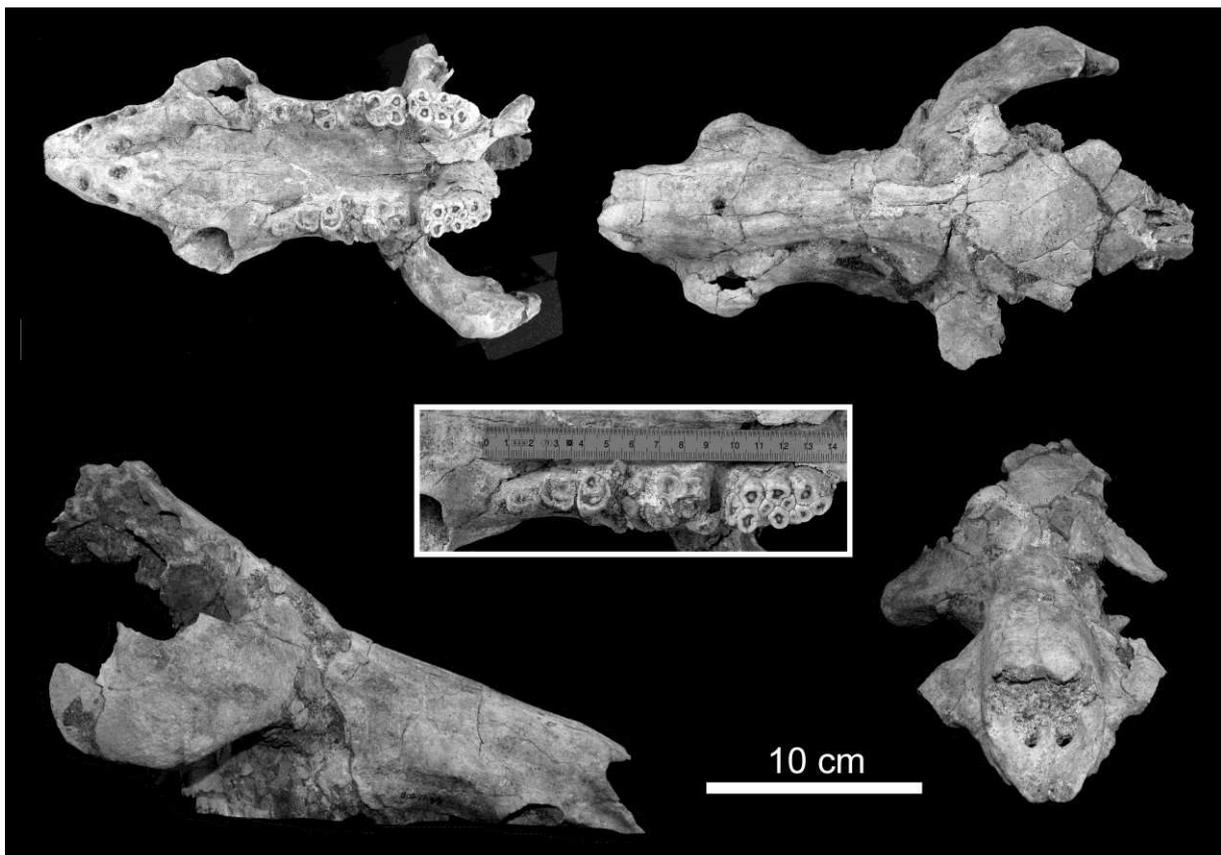


Figure 2.10. Morphologie crânienne du spécimen de *Kolpochoerus* BOD-VP-1/7. À gauche, de haut en bas, vues ventrale et latérale du crâne. À droite, de haut en bas, vues dorsale et frontale. Au centre, gros plan de la rangée dentaire jugale droite P²-M³.

Le crâne partiel BOD-VP-1/7 préserve le rostre complet avec la denture jugale subcomplète (Fig. 2.10.). À droite, les couronnes des P²-P⁴ et M³ sont complètes ; à gauche, celles des P², M²-M³ sont complètes. La M¹ est usée jusqu'à la racine et n'est préservée que du côté gauche. Il semble y avoir un petit alvéole correspondant à la P¹ juste rostralement à la P² du côté droit. Le prémaxillaire est complet et les alvéoles des incisives I¹-I³ sont visibles, ainsi que ceux des canines supérieures. L'arcade zygomatique est en partie préservée du côté droit, mais elle est brisée caudalement à l'extrémité caudale de l'os zygomatique. La portion rostrale du toit crânien, correspondant principalement à l'os frontal, est préservée, ainsi que l'orbite droite. D'après la morphologie de l'apophyse supra-canine, cet individu était vraisemblablement une femelle. L'usure des dents jugales, toutes éruptées, indique un adulte d'un âge moyen.

Ce crâne possède toutes les caractéristiques morphologiques de *Kolpochoerus majus* : une arcade zygomatique inclinée dans le plan sagittal, une angulation marquée entre rostre et neurocrâne, un rostre relativement court, un prémaxillaire large et de forme triangulaire (en vue ventrale), fortement incliné rostro-ventralement. Par toutes ces caractéristiques, ce nouveau spécimen est très proche morphologiquement des spécimens femelles de *K. majus* de Daka ou de Bodo (collectés par le RVRME). La morphologie des molaires (schéma d'usure compressé mésio-distalement à aspect bunolophodonte) et l'orientation de l'arcade zygomatique en vue dorsale rapprochent également sans aucun doute ce spécimen de l'espèce *K. majus*.

d) Matériel de Herto (membre inférieur)

Une mandibule subcomplète de *Kolpochoerus* a été collectée lors de la fouille d'un site archéologique BOU-A10 situé à Herto, dans la partie inférieure de la stratigraphie, datée à environ 0,25 Ma (Clark et al., 2003).

Cette mandibule préserve la symphyse subcomplète, les corps mandibulaires complets, et les branches montantes subcomplètes (Fig. 2.11.). La denture est elle-aussi subcomplète, avec à droite, l'alvéole de P₂, et les couronnes de P₃-M₃, et à gauche les couronnes de P₂-M₃. Les couronnes des canines sont également complètes, et la symphyse préserve les couronnes des I₁ et les alvéoles des I₃ de chaque côté, et la couronne de I₂ à gauche. L'extrémité caudale de la symphyse mandibulaire est mal préservée. La partie gauche de la mandibule est déformée au niveau du contact entre le corps mandibulaire et la symphyse, ce qui a entraîné la dépression de tout le corps mandibulaire gauche ventralement à la position d'origine.



Figure 2.11. Morphologie mandibulaire du spécimen de *Kolpochoerus* de la localité BOU-A10. De haut en bas, vues rostrale, dorsale et latérale de la mandibule, et gros plan sur la rangée dentaire jugale droite.

Les prémolaires et les premières molaires sont bien usées, la M₃ est totalement sortie, et tous ses piliers sont usés jusqu'à la dentine. Cet individu était donc un adulte. D'après la grande taille de la mandibule, le développement des canines, et l'allongement important de la symphyse mandibulaire, cet individu était très vraisemblablement un mâle.

La symphyse mandibulaire est relativement large comme chez les spécimens de *Kolpochoerus majus* (Gilbert, 2008), et contrairement au genre *Potamochoerus*, aux spécimens présumés femelles de *K. limnetes*, et au spécimen mâle du matériel de Matabaietu. Par conséquent, la constriction caudalement à la canine inférieure est peu importante. Le corps mandibulaire est fortement épaissi latéralement au niveau des M₂, comme dans la quasi-totalité des spécimens de *Kolpochoerus*. Le corps mandibulaire est relativement haut, comme chez *K. limnetes / olduvaiensis*, et contrairement au genre actuel *Hylochoerus* et à l'espèce *K. afarensis*.

Concernant la morphologie dentaire, les incisives inférieures sont relativement réduites et I₂ est oblique à I₁. Les canines inférieures sont très développées, et se projettent latéralement sur plus de 10 cm par rapport à leur alvéole. D'après son alvéole, la P₂ était relativement réduite. Les troisièmes molaires sont plus complexes (quasiment 4 paires de piliers latéraux, soit un score de complexité de 3,75 ou 4) que celles des spécimens de *K. majus* de Konso, et celles de la forme de Matabaietu (qui présentent trois paires de piliers latéraux et un pilier terminal peu développé, soit un score de complexité de 3,25) (Figs. 2.9. & 2.11.).

IV. Attributions taxonomiques du nouveau matériel

Tous les spécimens étudiés appartiennent clairement au genre *Kolpochoerus*. Ils possèdent les caractères utilisés diagnostiques de ce genre d'après Cooke & Wilkinson (1978), notamment des mandibules présentant une forte inflation latérale du corps mandibulaire au niveau des M₂-M₃ et des arcades zygomatiques larges avec présence de sinus développés (relativement à ceux de *Potamochoerus* par exemple), et inclinées en vue latérale.

Les spécimens de la partie inférieure du membre J de la formation de Shungura (OMO 354-10005 et OMO 354-10006) sont identiques en termes de morphologie dentaire aux spécimens de *Kolpochoerus limnetes*. La morphologie crânienne de cette espèce étant peu connue pour les femelles, ce nouveau matériel renseigne sur le dimorphisme sexuel.

Le spécimen OMO 355-10005 du membre L de la formation de Shungura est de taille beaucoup plus importante. Sa taille, sa morphologie crânienne et l'allongement de ses molaires le rapprochent des spécimens typiquement attribués à l'espèce *Kolpochoerus olduvaiensis* dans le membre Okote de la formation de Koobi Fora.

Les nouveaux spécimens crâniens de Maka correspondent bien au niveau dentaire avec les spécimens de *Kolpochoerus afarensis* de Hadar (décrits dans Cooke, 1978a). Les caractères crânio-mandibulaires sont également similaires. Étant donné l'âge des spécimens de Maka et leur morphologie, j'attribue ce matériel à l'espèce *K. afarensis*.

Le matériel collecté à Matabaietu semble se rapproche de *Kolpochoerus majus* en termes de morphologie dentaire. Mais au niveau crânio-mandibulaire, il présente des différences importantes avec à la fois *K. afarensis* et *K. majus*. Ce matériel est intermédiaire morphologiquement et temporellement entre *K. afarensis* (ou un stade ancien de *K. limnetes*) et *K. majus* du Pléistocène moyen (des sites de Daka, Bodo, Kapthurin).

Enfin, les sites du Middle Awash datant du Pléistocène (Bodo et Herto) ont livré des spécimens qui présentent tous les caractères crânio-mandibulaires et dentaires de *Kolpochoerus majus*. Les nouveaux spécimens de *K. majus* de l'unité supérieure de Bodo complètent le matériel déjà collecté par l'équipe du RVRME. La nouvelle mandibule de la partie inférieure de Herto représente parmi les plus récents spécimens de *K. majus*. Ces nouveaux spécimens de *Kolpochoerus* de la formation de Shungura et du bassin de l'Awash vont être intégrés dans les comparaisons plus larges de la partie suivante.

Deuxième partie, deuxième sous-partie

Variabilité morphologique et systématique des suinés africains

Dans cette sous-partie, les méthodes morphométriques sont appliquées aux fossiles de *Kolpochoerus* d'Afrique orientale pour estimer la variabilité morphologique crânio-mandibulaire et dentaire et la comparer à celle observée chez les taxons actuels. Dans un second temps, j'utilise ces analyses et des observations qualitatives pour réviser la systématique de ce genre.

I. Matériel

Les taxons étudiés sont présents en Afrique orientale du Pliocène inférieur vers 4,4 Ma à la fin du Pléistocène moyen vers 0,25 Ma et renseignent ainsi la quasi-totalité de l'histoire évolutive du groupe. La grande majorité des fossiles étudiés sont des restes dentaires isolés ou gnatho-dentaires. Au total, environ 2100 spécimens ont été mesurés et photographiés, mais l'essentiel des analyses morphométriques se concentrera sur les troisièmes molaires inférieures (environ 700 spécimens) et supérieures (environ 500 spécimens). La majorité de ces spécimens sont attribués à la lignée évolutive *Kolpochoerus limnetes* / *olduvaiensis*. L'espèce *K. majus* est également bien représentée, mais les autres espèces sont beaucoup plus rares. Les restes crâniens et mandibulaires sont eux-aussi beaucoup plus rares : au total, environ 75 spécimens crâniens et 40 spécimens mandibulaires relativement complets ont été inclus dans les analyses quantitatives (morphométrie géométrique et mesures linéaires). La liste du matériel fossile utilisé dans cette étude est donnée en Annexe V.

Les fossiles étudiés proviennent principalement des formations de Shungura, de Koobi Fora et de Nachukui dans le bassin du Turkana et de la moyenne vallée de l'Awash dans le bassin de l'Awash. Les autres gisements (formations de Hadar, Busidima et Kapthurin) inclus dans l'étude pour comparaisons sont représentés par moins de fossiles.

Le matériel des sites de Konso a également été étudié mais il n'est pas discuté en détail, étant en cours de publication par Gen Suwa et ses collègues. De même, un abondant matériel des sites pléistocènes des zones de Halibee et Talalak (« Middle Awash ») n'est pas discuté car la stratigraphie de ces sites est en cours d'étude.

II. Méthodologie

Les méthodes utilisées pour étudier les fossiles de *Kolpochoerus* sont celles qui sont décrites dans la première partie pour analyser la variabilité morphologique chez les suinés africains actuels : analyses de géométrie morphométrique (GM) utilisant des points homologues (PH) en 3D sur les crânes et mandibules.

J'ai également utilisé sur les fossiles une seconde méthode de GM adaptée à l'étude du matériel dentaire : les points semi-homologues (PSH) en 2D sur les photographies en vue occlusale des troisièmes molaires (présentée en première partie). Comme pour les spécimens actuels, ces données de PH et PSH ont été traitées en utilisant des superimpositions Procrustes, puis des ACPs sur les coordonnées Procrustes des spécimens. Le score de complexité (défini dans la première partie, Fig. 1.4) est comparé aux données de forme et de taille issues de l'analyse de morphométrie géométrique.

Deux problèmes limitent particulièrement l'application des méthodes de géométrie morphométrique en paléontologie et sont discutés ci-dessous.

1. Problèmes liés au degré de conservation de la morphologie dans le registre fossile

L'application des méthodes de GM est basée sur l'utilisation des points homologues, que ce soit une homologie anatomique, fonctionnelle, ou géométrique (comme dans le cas des PSH). Pour pouvoir effectuer une analyse regroupant plusieurs spécimens fossiles, chaque spécimen devrait idéalement préserver toutes les structures anatomiques qui sont utilisées pour la définition des PH et PSH propres à cette analyse.

La fossilisation est un processus aléatoire, peu fréquent et très complexe. Les risques de fragmentation de l'os ou la dent sont multiples tout au long du processus : entre la mort de l'animal et l'enfouissement, pendant la fossilisation, au cours de l'érosion des roches fossilifères, et même pendant toutes les étapes menant du terrain au laboratoire pendant les phases de collecte, de préparation et d'étude.

Les fossiles complets sont très rares et limiter les analyses de GM à ces seuls fossiles reviendrait à éliminer plus de 99 % de l'échantillon, ce qui ne permettrait pas d'explorer la variabilité intraspécifique des espèces fossiles. Chaque fossile est préservé d'une manière unique, et plus le nombre de PH utilisé dans l'analyse est important, plus la probabilité

d'avoir exactement la même combinaison de PH préservés sur deux fossiles diminue. Combiner deux fossiles dans une même analyse est possible en ne prenant que les PH conservés de manière commune. Si on utilise la même technique sur plusieurs fossiles, le nombre de PH inclus dans l'analyse risque de diminuer très fortement et d'aboutir à des analyses de GM basées sur des configurations de PH ne décrivant pas la morphologie globale de manière précise.

Chez les suinés actuels, le pouvoir de discrimination taxonomique des ACPs effectuées sur les coordonnées Procrustes diminue quand on s'intéresse à une partie anatomique représentée par un nombre plus faible de PH. Par exemple, une analyse de GM effectuée seulement sur les PH de la symphyse mandibulaire entraîne une discrimination moins claire des différents genres de suinés actuels par rapport à l'analyse effectuée sur la mandibule entière. Les analyses effectuées sur des restes très fragmentaires (maxillaire, symphyse mandibulaire) ne sont donc pas des bons outils taxonomiques et l'accent est mis sur les analyses de restes relativement plus complets.

Différentes méthodes existent pour analyser ensemble des fossiles qui sont incomplets et ne préservent pas les mêmes parties. Il est notamment possible d'estimer les PH manquants. Ces techniques sont généralement basées sur les méthodes de régression multiple et utilisent donc les formes des spécimens complets pour estimer la position des PH manquants sur les fossiles. Si possible, les spécimens complets utilisés pour la régression doivent appartenir au même groupe (taxonomie, sexe, âge) que le spécimen à estimer.

Ces méthodes d'estimation des PH manquants sont très complexes et sont inapplicables quand les fossiles complets sont absents. Dans ce cas, l'estimation des PH manquants en se basant sur des régressions tirées d'autres groupes pourra donner des estimations faussées. Même sur des spécimens du même groupe, on peut fortement douter de la validité de ces estimations. Ce champ méthodologique est très dynamique et les équipes de morphométriciens développent sans cesse des méthodes plus complexes souvent dans l'optique de les appliquer aux spécimens partiels d'hominidés fossiles (e.g., Gunz et al., 2009 ; Grine et al., 2010 ; Neubauer et al., 2012).

Couette & White (2010) ont testé l'efficacité des méthodes de reconstruction des PH manquants par régressions multiples en établissant des modèles basés sur le ré-échantillonnage de référentiels complets en les appauvrissant de plus en plus et comparant les reconstructions aux originaux. Ils concluent que les estimations par régressions sont globalement valables jusqu'à environ 15 % de PH manquants, particulièrement lorsque l'on s'intéresse à des différences taxonomiques. Ces résultats suggèrent que des analyses

Procrustes effectuées sur un même échantillon avec des configurations de PH un peu différentes (jusqu'à 15 %) donneraient des résultats similaires. En partant de cette hypothèse, et en la vérifiant empiriquement, j'ai appliqué une méthode simple pour traiter le problème des données manquantes dû à l'état fragmentaire des fossiles.

Afin de combiner plusieurs fossiles fragmentaires, j'ai établi un protocole pour superposer de manière schématique les différentes ACPs individuelles obtenues en incluant chaque fossile séparément dans la base de données des actuels. Le référentiel de base utilisé dans la première partie de la thèse est important à la fois en nombres de spécimens, et en termes de disparité morphologique puisqu'il regroupe des taxons qui occupent des zones très différentes dans l'espace morphologique de l'ACP (discrimination parfaite des genres dans l'espace CP1-CP2-CP3). La conséquence de cette disparité et de ce nombre important de spécimens est que lorsque deux analyses Procrustes différentes sont effectuées en incluant à chaque fois un fossile différent dans la base de données des actuels, la répartition des spécimens actuels dans l'espace morphologique de l'ACP ne change quasiment pas, que ce soit au niveau des valeurs absolues des différents spécimens le long des axes, ou de la répartition relative des groupes.

Ainsi, j'ai classé ensemble les fossiles préservant globalement les mêmes parties anatomiques (les crânes subcomplets, les arrière-crânes, les mandibules sans les branches montantes...) et j'ai effectué une superposition Procrustes suivie d'une ACP individuelle pour chaque fossile en l'incluant dans le référentiel actuel. La différence de répartition des spécimens modernes entre les analyses de deux spécimens d'un même groupe (par exemple, deux crânes) a été examinée graphiquement, et lorsqu'elle a été estimée négligeable (par examen graphique), j'ai superposé les coordonnées des deux spécimens fossiles dans le même repère d'ACP.

La figure 2.12. illustre ce principe. Deux crânes subcomplets de *Kolpochoerus majus* (ASB 198-2 d'Asbole illustré dans Geraads et al., 2004a, fig. 9.2, et KL 6-1 de l'unité supérieure de Bodo) ont été analysés chacun à leur tour avec l'ensemble des spécimens actuels. Chaque crâne comporte quelques PH manquants, et ce ne sont pas les mêmes. Le résultat de la superposition illustre bien le fait que les valeurs absolues et relatives de l'ensemble des spécimens actuels ne sont que très peu différentes (Fig. 2.12.)

Dans certains cas, la directionnalité des axes principaux de l'ACP différaient entre les analyses individuelles (par exemple, les spécimens de *Potamochoerus* étaient du côté positif de CP1 dans l'analyse incluant un spécimen fossile, alors qu'ils étaient du côté négatif dans l'analyse de base limitée aux actuels).

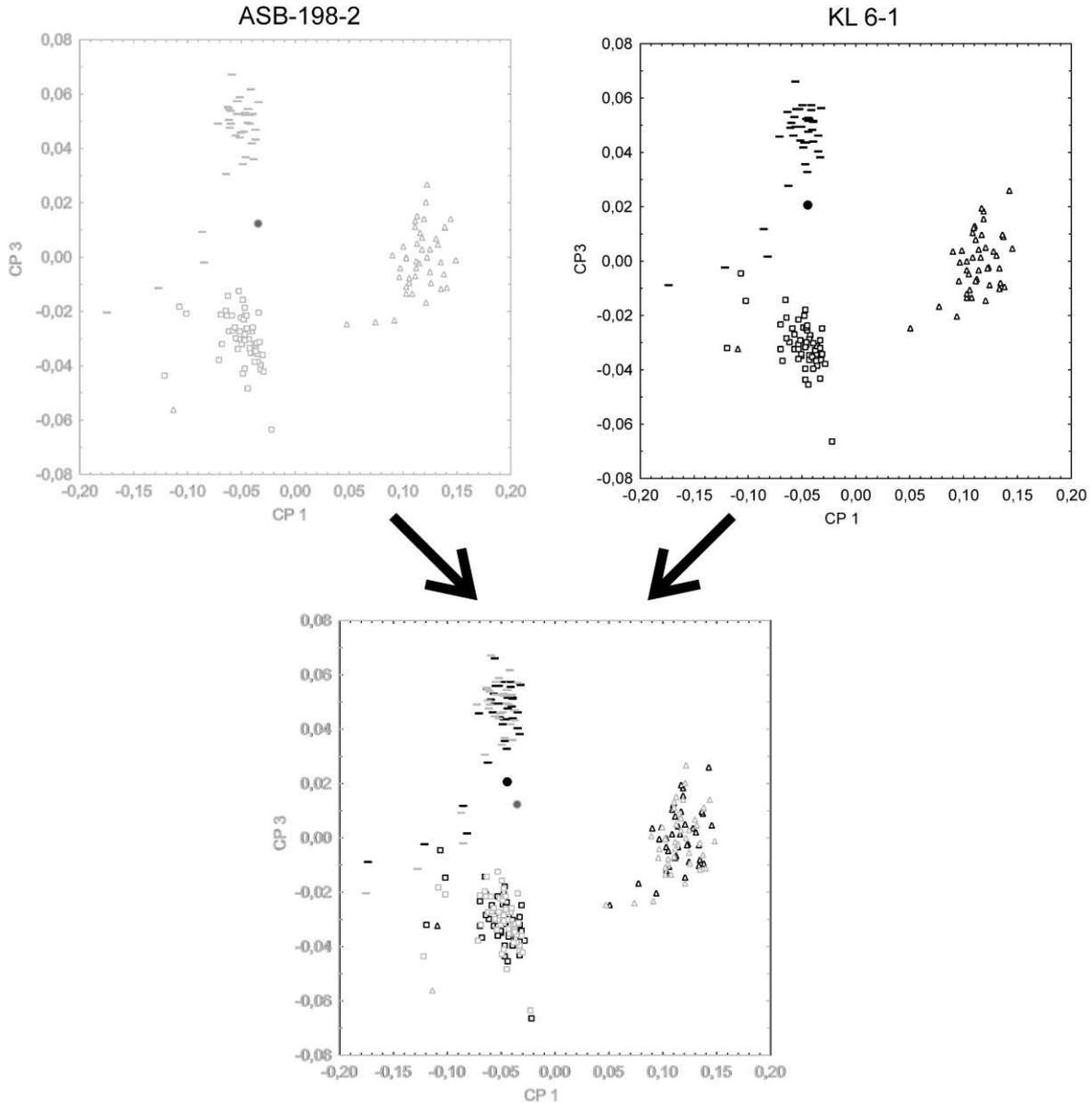


Figure 2.12. Superposition des ACPs individuelles pour obtenir un espace morphologique synthétique. Les ronds représentent les fossiles, les autres symboles représentent les actuels. Les deux graphiques en haut représentent les ACPs obtenues en intégrant séparément deux spécimens fossiles différents dans le référentiel actuel. Le graphique en bas illustre la faible différence de répartition des valeurs des spécimens actuels dans l'espace morphologique synthétique issu de la superposition des deux ACPs.

Cet artefact est souvent observé dans les calculs d'ACP parce que la direction des axes principaux est arbitraire et n'a pas de sens biologique (Fleagle et al., 2010). Avant de superposer les différentes ACP individuelles sur un même graphique, elles ont donc toutes été présentées de manière à correspondre aux graphiques des analyses limitées aux spécimens modernes présentées dans la première partie. Pour cela, le signe des coordonnées sur les axes principaux a été inversé si besoin. En répétant ces étapes, j'ai pu obtenir plusieurs espaces

morphologiques synthétiques (correspondant aux différentes parties morphologiques) résumant la répartition des spécimens fossiles relativement aux spécimens de suinés actuels.

Le même problème de degrés de conservation différents des fossiles se pose également pour le calcul de la taille centroïde (TC). En effet, cette mesure représente la taille, mais pour une configuration de PH particulière. Lorsqu'un spécimen fossile est inclus dans le référentiel actuel, et que les PH manquants sont supprimés de l'analyse, les tailles centroïdes obtenues ne sont plus directement comparables avec celles obtenues pour différentes analyses, que ce soit les analyses limitées aux spécimens actuels, ou d'autres analyses incluant un autre fossile dans la base actuelle.

Pour contourner ce problème, j'ai choisi un spécimen actuel de référence pour les analyses des mandibules et un autre pour les analyses des crânes. Pour chaque analyse individuelle de fossile, la TC de ce dernier a été divisée par la TC du spécimen de référence et multiplié par 100. Cela donne une taille centroïde relative (RTC) qui indique si le fossile analysé est plus gros ($RTC > 100$) ou moins gros ($RTC < 100$) que le spécimen de référence. Les deux spécimens de référence ont été choisis parce que leur TC était proche de la TC moyenne de l'analyse effectuée sur l'échantillon de référence actuel. Ainsi, l'utilisation de la RTC à la place de la TC permet de comparer les tailles de fossiles qui ont été analysés séparément et avec des configurations de PH légèrement différentes. Comme pour les analyses de forme décrites ci-dessus, il faut cependant limiter les comparaisons de taille à des spécimens qui préservent globalement les mêmes parties anatomiques. Ainsi, la comparaison de la RTC d'un maxillaire avec celle d'un crâne subcomplet induira en erreur puisque les « objets » biologiques concernés sont trop différents.

2. Problèmes liés aux déformations

Un autre problème courant lié aux processus taphonomiques est la distorsion. Elle peut être cassante ou ductile, et avoir lieu de multiples manières : par exemple, aplatissement du fossile par compression sous le poids des sédiments le recouvrant, expansion de matrice remplissant les fissures (White, 2003).

Le fossile ainsi déformé perd donc sa symétrie et peut changer substantiellement de forme. En paléanthropologie, le faible nombre de fossiles inversement proportionnel à leur importance incite les chercheurs à tout mettre en œuvre pour inverser les effets de la déformation et retrouver la forme originelle du fossile. On peut citer par exemple les cas du

crâne holotype de *Sahelanthropus tchadensis*, de celui de *Kenyanthropus platyops*, ou du crâne d'*Ardipithecus ramidus* auxquels ont été appliquées des méthodes visant à leur redonner leur forme d'origine (Zollikofer et al., 2005 ; Suwa et al., 2009 ; Spoor et al., 2010).

Quelques spécimens importants de suinés sont également affectés par une distorsion importante. Par exemple, l'holotype de *Kolpochoerus afarensis* est fortement écrasé et déformé. Il n'a tout simplement pas été inclus dans les analyses morphométriques. En revanche, des spécimens plus légèrement déformés ont été inclus et les résultats sont discutés avec prudence. J'ai constaté cependant que ces spécimens déformés se retrouvaient dans leur groupe taxonomique dans l'espace morphologique défini par les axes CP1-CP2, ce qui semble suggérer qu'une déformation peu importante ne change pas suffisamment la forme des fossiles pour les éloigner complètement de leur groupe d'origine. Le problème de changement de forme lié à la distorsion semble plus problématique à partir de l'axe CP3.

D'une manière plus générale, les mesures linéaires calculées à partir des PH saisis sur les crânes et les mandibules ont permis de comparer le degré d'asymétrie entre fossiles et actuels. Pour les actuels comme pour les fossiles, les différentes mesures bilatérales ont tout d'abord été calculées à la fois pour les côtés droit et gauche, puis la moyenne a été calculée. La différence entre les deux côtés et le pourcentage relatif de cette différence par rapport à la mesure ont ensuite été examinés pour comparer les spécimens actuels aux spécimens fossiles. Pour la grande majorité des fossiles, le degré d'asymétrie de chaque mesure était proche des valeurs communes pour les spécimens actuels. Il semble donc que, au moins dans la plupart des cas, la fossilisation ne provoque pas d'asymétrie supplémentaire influençant la forme du fossile.

III. Variabilité morphologique du genre *Kolpochoerus*

1. Variabilité morphologique du crâne

En suivant la méthode décrite dans la section II.1., les différentes analyses individuelles de GM de chaque crâne subcomplet ont été superposées et synthétisées dans la figure 2.13. Les crânes subcomplets comprennent tous les spécimens qui préservent à la fois le rostre et la boîte crânienne et présentent peu de données manquantes. Au total, 12 spécimens appartiennent à la lignée *Kolpochoerus limnetes / olduvaiensis*, trois spécimens à *K. majus*, et un spécimen à la forme de Matabaietu.

Pour chaque ACP individuelle incluant le référentiel actuel et un spécimen fossile, les pourcentages de variance expliquée par les axes principaux sont très proches de ceux obtenus lors de l'analyse ACP originelle limitée aux spécimens actuels. Les CP1, CP2, et CP3 représentent respectivement environ 45 %-55 %, 15 %-20 %, et 5 %-10 % de la variance totale, soit un total proche de 80%. Plus le spécimen fossile est complet, plus les pourcentages sont similaires à ceux de l'analyse limitée aux spécimens actuels (52 %, 17 %, et 9 % pour CP1, CP2, et CP3 respectivement).

Taille

L'examen des tailles centroïdes relatives (voir définition dans la section II.1.) permet de quantifier les différences de taille entre les fossiles et les actuels. Les tableaux 2.3. et 2.4. présentent respectivement les RTC des spécimens actuels, et celles des spécimens inclus dans l'analyse synthétique des crânes subcomplets fossiles.

Globalement, les spécimens de *Kolpochoerus* analysés présentent une RTC moyenne (tous taxons confondus) de 138 et sont donc de taille beaucoup plus imposante que les suinés africains actuels puisque même les plus gros spécimens du genre *Hylochoerus* ont une RTC de 124. L'unique spécimen de Matabaietu, le crâne de mâle MAT-VP-1/5, a une RTC similaire à celles des spécimens les plus grands de *Phacochoerus* et *Hylochoerus* et également similaire aux spécimens de *K. majus* (RTC moyenne = 123 ; n=4), espèce qui n'est représentée dans cette analyse que par des spécimens femelles. Les spécimens de *K. limnetes* (RTC = 141 ; n=9) et de *K. olduvaiensis* (RTC moyenne = 156 ; n=3) sont de taille plus importante que ceux de *K. majus*, mais ils sont principalement représentés par des spécimens mâles. Cela dit, même en prenant en compte le sexe, les spécimens de *K. limnetes* /*olduvaiensis* sont de taille plus importante que ceux de *K. majus*. Les spécimens de *K. olduvaiensis* sont de taille plus importante que ceux de *K. limnetes*.

Au sein de *Kolpochoerus majus*, bien que l'échantillon soit limité à trois spécimens femelles, il pourrait y avoir une diminution de taille entre les populations de Daka et celles plus récentes de Bodo et Asbole. Le crâne BOU-VP-1/7 présente une RTC de 135 alors que les deux autres spécimens KL 6-10 et ASB-198-2 ont des tailles inférieures (et très semblables entre eux : RTC= 119 et RTC=118).

Forme

Dans l'espace morphologique de CP1-CP2, les spécimens de *Kolpochoerus*, toutes espèces confondues, sont regroupés avec les genres actuels *Potamochoerus* et *Hylochoerus*, et ils sont clairement distincts du genre actuel *Phacochoerus*. Leur morphologie est relativement conservative comparé à la morphologie très particulière de *Phacochoerus*.

L'axe CP1 (45 %-55 %) représente essentiellement les différences de forme entre les suinés proches du morphotype ancestral (genres *Potamochoerus*, *Hylochoerus*, et *Kolpochoerus* : valeurs faibles) et le genre *Phacochoerus* à la morphologie la plus dérivée (valeurs élevées). Sur cet axe, les spécimens de *Kolpochoerus* ont des valeurs en moyenne plus élevées que les genres *Potamochoerus* et *Hylochoerus*, surtout pour la lignée *K. limnetes / olduvaiensis* (Fig. 2.13.).

Sur l'axe CP2 (15 %-20 %), qui représente essentiellement les changements de forme au cours de l'ontogénie, les spécimens de *K. majus* et de *K. limnetes / olduvaiensis* sont bien discriminés puisque les valeurs de CP2 ne se recoupent pas. Le premier groupe a plutôt des valeurs faibles comme le genre actuel *Hylochoerus* et une partie des spécimens de *Potamochoerus* (majoritairement ceux de l'espèce *Po. porcus*) alors que le second groupe a des valeurs en moyenne plus élevées que les deux genres actuels *Potamochoerus* et *Hylochoerus*. L'unique spécimen de Matabaietu montre une valeur parfaitement intermédiaire entre les deux autres groupes de *Kolpochoerus* (Fig. 2.13.).

Sur l'axe CP3 (5 %-10 %), tous les spécimens de *Kolpochoerus* présentent des valeurs intermédiaires entre celles des *Potamochoerus* (valeurs faibles) et celles des *Hylochoerus* (valeurs élevées), semblables à celles du genre actuel *Phacochoerus*. Parmi les *Kolpochoerus*, les spécimens de *K. majus* ont des valeurs en moyenne plus élevées que celles des spécimens de *K. limnetes / olduvaiensis* et de Matabaietu (Fig. 2.13.).

Ainsi, dans l'espace morphologique formé par les trois premiers axes de l'espace morphologique synthétique des crânes subcomplets, le genre *Kolpochoerus* occupe une zone bien différente des trois genres actuels. L'espèce *K. majus* est discriminée des genres actuels mais seulement en combinant les trois premiers axes principaux. En revanche, la lignée *K. limnetes / olduvaiensis* est bien différente des genres actuels sur les axes CP1 et CP2, même si une partie des valeurs se recoupent. De plus, les deux lignées du genre fossile, *K. majus* et *K. limnetes / olduvaiensis* sont relativement bien séparées sur les axes CP2 et CP3. Graphiquement, elles semblent plus différentes entre elles que les espèces actuelles à l'intérieur des genres *Potamochoerus* et *Phacochoerus*.

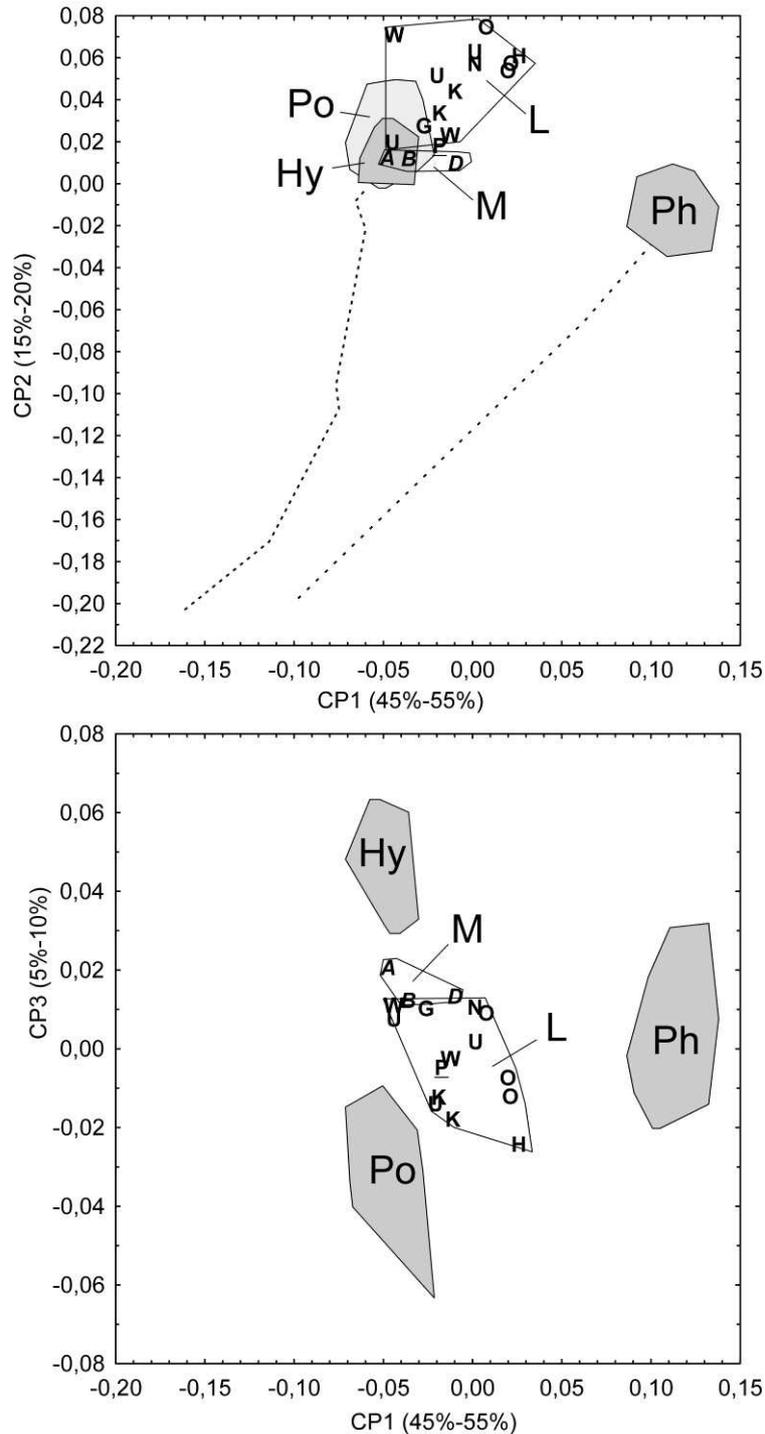


Figure 2.13. Espace morphologique synthétique regroupant les spécimens actuels et les crânes subcomplets de *Kolpochoerus*. Les espaces morphologiques occupés par les spécimens adultes des suinés actuels sont indiqués par les polygones grisés (Ph : *Phacochoerus* ; Hy : *Hylochoerus* ; Po : *Potamochoerus*). Les lignes pointillées schématisent les trajectoires ontogénétiques des genres actuels. Les lettres représentant les spécimens des taxons *K. majus* et *K. Matabaietu* sont en italique et souligné respectivement. Polygône L : *K. limnetes / olduvaiensis* – U: Mb. Burgi (partie sup.), Koobi Fora ; K : Mb. indet, Koobi Fora ; W : Kaitio Mb., Nachukui ; G : Mb. G (partie inf.), Shungura ; J : Mb. J, Shungura. *K. olduvaiensis* – O : Mb. Okote, Koobi Fora ; N : Peninj. Polygône M : *K. majus* – A : Asbole ; B : Bodo ; D : Daka ; *Kolpochoerus* Matabaietu – P.

Taxon	Mâles	Femelles	Mâles et femelles
<i>Hylochoerus</i>	114 ± 8 (18) (97 ; 124)	108 ± 8 (15) (94 ; 122)	112 ± 8 (33) (94 ; 124)
<i>Ph. aethiopicus</i>	107 ± 7 (7) (96 ; 116)	95 ± 10 (4) (82 ; 104)	103 ± 10 (11) (82 ; 116)
<i>Ph. africanus</i>	113 ± 6 (14) (99 ; 123)	102 ± 2 (8) (98 ; 104)	110 ± 8 (26) (97 ; 123)
<i>Po. porcus</i>	98 ± 5 (8) (92 ; 105)	92 ± 3 (8) (88 ; 95)	95 ± 5 (16) (88 ; 105)
<i>Po. larvatus</i>	101 ± 4 (21) (91 ; 107)	97 ± 3 (6) (92 ; 100)	100 ± 4 (27) (91 ; 107)

Tableau 2.3. Statistiques descriptives des tailles centroïdes relatives (RTC) des crânes complets de suidés actuels (seulement les adultes). Les données sont présentées sous la forme : moyenne ± écart-type (effectif) (min ; max).

Spécimen	Taxon	Stratigraphie	RTC
KNM-ER 212	<i>K. limnetes</i>	Mb. indet	135
KNM-ER 221	<i>K. limnetes</i>	Mb. indet	144
KNM-ER 3463	<i>K. limnetes</i>	Mb. Burgi (partie sup.)	134
KNM-ER 3499	<i>K. limnetes</i>	Mb. Burgi (partie sup.)	159
KNM-ER 409	<i>K. limnetes</i>	Mb. Burgi (partie sup.)	151
KNM-WT 17514	<i>K. limnetes</i>	Mb. Kaitio	140
KNM-WT 17542	<i>K. limnetes</i>	Mb. Kaitio	134
OMO 75/S-1969-187	<i>K. limnetes</i>	Mb. G (partie inf.)	140
OMO 354-10005	<i>K. limnetes</i>	Mb. J	134
KNM-ER 788	<i>K. olduvaiensis</i>	Mb. Okote	160
KNM-ER 772	<i>K. olduvaiensis</i>	Mb. Okote	159
KNM-ZP 650	<i>K. olduvaiensis</i>	Peninj	149
MAT-VP-1/5	<i>K. Matabaietu</i>	"W"	121
BOU-VP-1/7	<i>K. majus</i>	Mb. Daka	135
ASB198-2	<i>K. majus</i>	Asbole	119
KL 6-10	<i>K. majus</i>	Bodo	118

Tableau 2.4. Tailles centroïdes relatives (RTC) des crânes subcomplets de *Kolpochoerus*

Les changements morphologiques ont été observés comme dans la première partie sur les actuels en utilisant la visualisation des graphiques en « fil de fer » sur le logiciel Morphologika. Sur l'axe CP1, les spécimens de *Kolpochoerus olduvaiensis* du membre Okote de Koobi Fora et de Peninj sont regroupés vers des valeurs plus élevées par rapport à la majorité des *K. limnetes* et *K. majus*. Ces valeurs plus élevées de CP1 se traduisent par un neurocrâne plus élevé au dessus du rostre, une orbite plus élevée au dessus de l'os frontal, un palais plus étroit relativement à la largeur du crâne (mais plus large relativement à sa longueur), un diastème C¹-P plus développé, une série prémolaire réduite, un prémaxillaire relativement plus large que long, et un rostre relativement long. Le spécimen OMO 354-10005, le crâne femelle de *K. limnetes* du membre J de Shungura, est lui aussi groupé avec les spécimens de *K. olduvaiensis*. Bien qu'il soit déformé, les caractères cités sont observables et l'affinité morphologique de ce spécimen est considérée comme globalement fiable.

Sur l'axe CP2, l'espèce *K. limnetes / olduvaiensis* (valeurs élevées) se distingue de l'espèce *K. majus* (valeurs faibles) par un crâne plus étroit et plus long, un rostre plus étroit, un neurocrâne plus large que haut, une constriction pariétale plus importante, et un occipital moins large et plus incliné en vue latérale.

Au sein des spécimens de *Kolpochoerus majus*, les trois spécimens sont discriminés selon leur âge géologique : les deux spécimens d'Asbole et de Bodo sont proches en âge géologique et ils présentent une morphologie un peu différente de celle du spécimen de Daka. Ces différences ne sont pas liées au sexe puisque tous les spécimens sont des femelles. Comme pour les changements de taille, cela pourrait correspondre à un changement temporel. Les spécimens récents présentent des crânes un peu plus courts et larges que celui de Daka. Le neurocrâne est également un peu moins élevé.

Sur l'axe CP3, l'espèce *Kolpochoerus majus* est caractérisée par des valeurs plus élevées que *K. limnetes / olduvaiensis*. Cela se traduit morphologiquement par une constriction pariétale plus faible, occipital relativement plus large par rapport à sa hauteur, un rostre et un palais larges par rapport au crâne, et un crâne globalement court. Le crâne MAT-VP-1/5 présente des valeurs plus faibles que *K. majus* et compatibles avec les *K. limnetes / olduvaiensis*.

Le crâne OMO 354-10005 présente la valeur la plus faible de l'échantillon fossile sur l'axe CP3. Cette position pourrait être en partie liée la distorsion qui l'affecte.

Taxon	Mâles	Femelles	Mâles et femelles
<i>Hylochoerus</i>	118 ± 6 (16) (103 ; 126)	114 ± 9 (16) (104 ; 132)	116 ± 8 (32) (103 ; 132)
<i>Ph. aethiopicus</i>	94 ± 6 (7) (85 ; 104)	86 ± 7 (4) (77 ; 93)	91 ± 7 (11) (77 ; 104)
<i>Ph. africanus</i>	98 ± 5 (18) (88 ; 105)	92 ± 5 (9) (86 ; 104)	96 ± 6 (35) (85 ; 108)
<i>Po. porcus</i>	100 ± 6 (7) (91 ; 108)	93 ± 2 (7) (91 ; 97)	96 ± 5 (14) (91 ; 108)
<i>Po. larvatus</i>	103 ± 4 (20) (95 ; 111)	97 ± 4 (7) (91 ; 103)	101 ± 5 (27) (91 ; 111)

Tableau 2.5. Statistiques descriptives des tailles centroïdes relatives des crânes complets de suidés actuels (seulement les adultes). Les données sont présentées sous la forme : moyenne ± écart-type (effectif) (min ; max).

2. Variabilité morphologique de la mandibule

Les mandibules subcomplètes, qui comprennent tous les spécimens préservant à la fois la symphyse, les corps mandibulaires et les branches montantes, sont très rares et sont donc difficiles à interpréter en termes de variabilité. Les analyses ont donc été effectuées sur les configurations des mandibules dépourvues de branches montantes.

Les différentes analyses individuelles de GM de chaque mandibule réduite ont été superposées et synthétisées dans la figure 2.14. Sur un total de 24 spécimens, trois appartiennent à *Kolpochoerus afarensis*, 13 à la lignée *K. limnetes*, sept à *K. majus*, et un spécimen au matériel de Matabaietu. Deux spécimens sont des juvéniles : KNM-ER 3459 est un juvénile de *K. limnetes* de stade J5, et ASB 172 est un juvénile de *K. majus* de stade J5.

Pour chaque ACP individuelle incluant le référentiel actuel et un spécimen fossile, les pourcentages de variance expliquée par les axes principaux sont très proches de ceux obtenus lors de l'analyse ACP originelle limitée aux spécimens actuels. Les CP1, CP2, et CP3 représentent respectivement environ 35 %, 25 %, et 10 % de la variance totale, soit un total proche de 70 %.

Taille

Les tableaux 2.5. et 2.6. présentent respectivement les RTC des spécimens actuels, et celles des spécimens inclus dans l'analyse synthétique des mandibules réduites fossiles.

Les trois spécimens de *Kolpochoerus afarensis* ont une RTC moyenne de 103, et sont donc de taille similaire à la moyenne des *Potamochoerus larvatus*. Les 12 spécimens adultes de *K. limnetes* ont une RTC moyenne de 142, et sont donc de taille largement supérieure aux suinés actuels, puisque le plus gros des *Hylochoerus* a une RTC de 132. Les spécimens adultes de *K. majus* (RTC moyenne = 141 ; n=7) sont très proches en taille globale des *K. limnetes*. Le spécimen MAT-VP-1/5 (RTC = 118) est considérablement plus petit que les spécimens de *K. majus*. Étant donné que ce spécimen est un vieil adulte mâle, la forme de Matabaietu était vraisemblablement de la taille d'un *Hylochoerus* actuel moyen (Tab. 2.7.).

Spécimen ID	Taxon	Stratigraphie	RTC
AL 134-7A	<i>K. afarensis</i>	Hadar	116
MAK-VP-1/77	<i>K. afarensis</i>	Maka	102
MAK-VP-1/88	<i>K. afarensis</i>	Maka	91
KNM ER 432	<i>K. limnetes</i>	Mb. Indet	144
KNM ER 433	<i>K. limnetes</i>	Mb. Indet	132
KNM ER 4304	<i>K. limnetes</i>	Mb. Indet	152
KNM ER 3459	<i>K. limnetes</i>	Mb. Burgi (partie sup.)	131
KNM ER 3462	<i>K. limnetes</i>	Mb. Burgi (partie sup.)	141
KNM ER 2712	<i>K. limnetes</i>	Mb. Burgi (partie sup.)	114
KNM ER 1314	<i>K. limnetes</i>	Mb. Burgi (partie sup.) ou Mb. Okote	143
KNM ER 946	<i>K. limnetes</i>	Mb. KBS	169
L 36-27	<i>K. limnetes</i>	D-3	134
L 635-1	<i>K. limnetes</i>	Mb. G inf.	146
OMO 75-1969-4909	<i>K. limnetes</i>	G-4/G-13	126
L 595-2	<i>K. limnetes</i>	G-11	150
OMO 27/3-1967-1044	<i>K. limnetes</i>	G-28/G-29	157
MAT-VP-1/5	<i>K. Matabaietu</i>	Matabaietu	118
BOU-VP-1/58	<i>K. majus</i>	Mb. Daka	132
BOU-VP-3/10	<i>K. majus</i>	Mb. Daka	157

BOU-VP-4/1	<i>K. majus</i>	Mb. Daka	154
KL 6-1	<i>K. majus</i>	Bodo	129
ASB 172	<i>K. majus</i>	Asbole	114
KL 255-1	<i>K. majus</i>	Andalee	149
BOU-A10	<i>K. majus</i>	Herto	150

Tableau 2.6. Tailles centroïdes relatives (RTC) des mandibules réduites de *Kolpochoerus*.

Forme

Contrairement aux analyses effectuées sur les crânes, les différentes espèces de *Kolpochoerus* sont moins bien discriminées dans l'espace morphologique des mandibules. Dans l'espace morphologique CP1-CP2-CP3, les trois spécimens de *K. afarensis* présentent des valeurs similaires à celles des *Potamochoerus* actuels (Fig. 2.14.).

Les spécimens de *Kolpochoerus majus* sont bien définis sur l'axe CP1, leurs valeurs étant peu dispersées. Ils se rapprochent des *Hylochoerus*. Sur l'axe CP2, leurs valeurs sont plus dispersées et s'étendent de la gamme de valeurs des *Hylochoerus* et des jeunes adultes de *Phacochoerus* aux valeurs et d'une partie des *Potamochoerus* (Fig. 2.14.). Sur l'axe CP3, les *K. majus* présentent des valeurs similaires aux *Potamochoerus* et aux *Phacochoerus* et différentes de celles des *Hylochoerus* (qui sont plus élevées). Les deux spécimens de juvéniles sont proches de la trajectoire ontogénétique des *Hylochoerus* et *Phacochoerus* actuels (Fig. 2.14.).

Les spécimens de *K. limnetes* montrent une dispersion importante des valeurs sur les trois premiers axes principaux. Sur l'axe CP1, leurs valeurs sont intermédiaires entre les *Potamochoerus* (valeurs faibles) et les *Hylochoerus* et les jeunes adultes des *Phacochoerus* (valeurs élevées). Sur l'axe CP2, leur valeurs sont relativement élevées et en moyenne intermédiaires entre les valeurs des *Hylochoerus* et celles des *Potamochoerus*. Sur l'axe CP3, les valeurs sont très dispersées et s'étendent des valeurs élevées similaires à celles des *Hylochoerus* aux valeurs plus faibles d'une partie des *Potamochoerus* et des *Phacochoerus*. Dans le plan CP1-CP2, le spécimen juvénile de *K. limnetes* présente des valeurs intermédiaires entre les valeurs des trajectoires ontogénétiques de *Potamochoerus* et *Hylochoerus* (Fig. 2.14.).

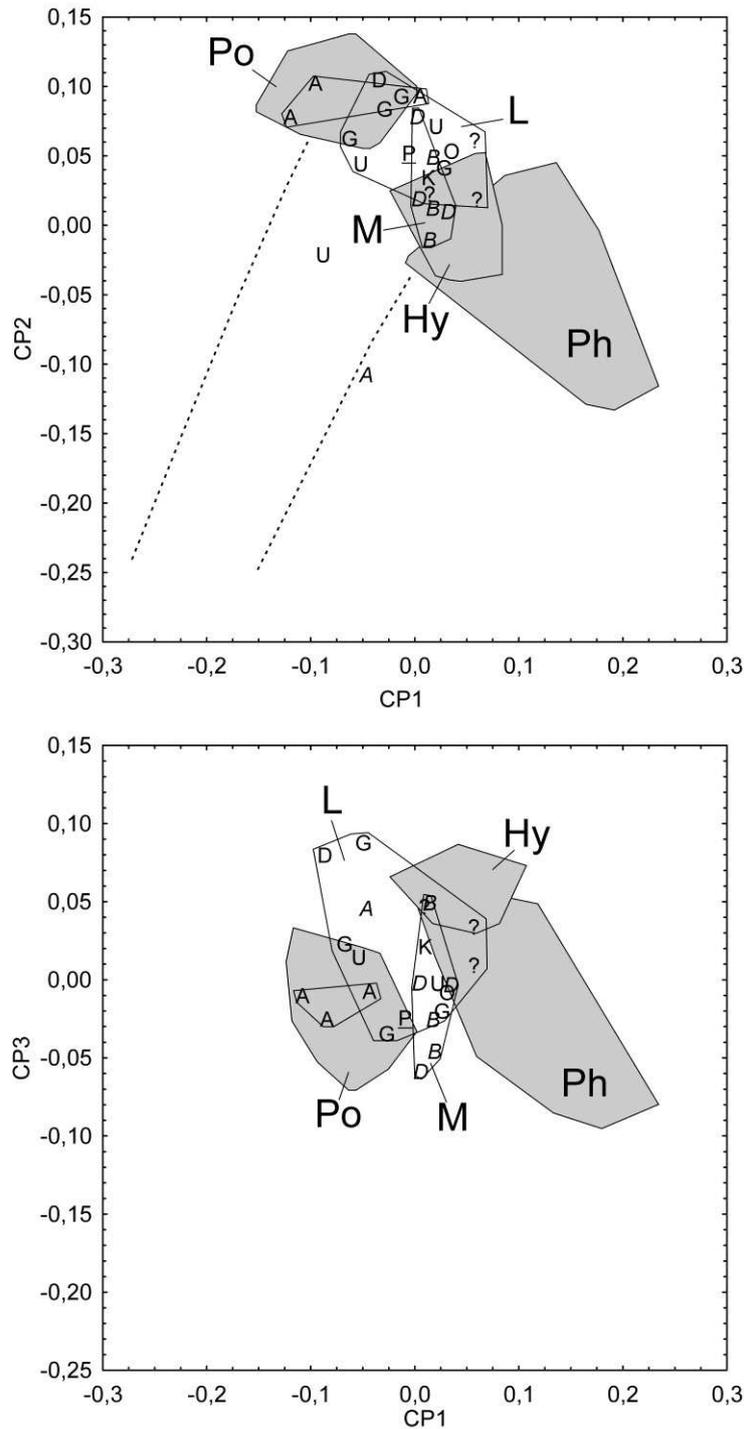


Figure 2.14. Espace morphologique synthétique regroupant les spécimens actuels et les mandibules dépourvues de branches montantes de *Kolpochoerus*. Les espaces morphologiques occupés par les spécimens adultes des suidés modernes sont indiqués par les polygones grisés (Ph : *Phacochoerus* ; Hy : *Hylochoerus* ; Po : *Potamochoerus*). Les lignes pointillées schématisent les trajectoires ontogénétiques des genres actuels. Les lettres représentant les spécimens des taxons *K. majus* et *Kolpochoerus* Matabaietu sont en italique et souligné respectivement. Polygone A : *K. afarensis*. Polygone L : *K. limnetes* – U: Mb. Burgi (partie sup.), Koobi Fora ; O : Mb. Burgi (partie sup.) ou Mb Okote, Koobi Fora ; ? : Mb. indet, Koobi Fora ; D : Mb. D, Shungura ; G : Mb. G, Shungura. Polygone M : *K. majus* – A : Asbole ; B : Bodo ; D : Daka ; H : Herto. *Kolpochoerus* Matabaietu – P.

Le spécimen MAT-VP-1/5 de *Kolpochoerus* de Matabaietu a des valeurs très proches de celles des spécimens de *K. majus* sur les trois premiers axes principaux, mais ces valeurs sont également dans les gammes de variation des *K. limnetes*. Sur l'axe CP1 et CP3, les valeurs de MAT-VP-1/5 sont également dans la gamme de variation des *Potamochoerus* modernes. Sur l'axe CP2, il est situé entre les valeurs des *Potamochoerus* (valeurs élevées) et celles des *Hylochoerus* (valeurs faibles).

Les changements de forme au sein de l'espèce *Kolpochoerus limnetes* sont au moins en partie liés à l'important dimorphisme sexuel puisque les spécimens femelles (petites canines, symphyse mandibulaire plus courte) présentent des valeurs plus faibles que les spécimens mâles (grosses canines, symphyses mandibulaires plus longues) sur l'axe CP1. Les femelles ont des morphologies globales plus proches des *Potamochoerus* (valeurs faibles) alors que les mâles se rapprochent davantage des *Hylochoerus* et des jeunes adultes de *Phacochoerus* (valeurs élevées). Les spécimens femelles ont des diastèmes C₁-P plus courts, une symphyse mandibulaire relativement plus étroite (plus longue que large) et plus courte (en valeur absolue). Leur arcade incisive est également plus pointue que celle des mâles, et leurs rangées dentaires jugales sont plus convergentes rostralement, ce qui est également lié à l'étroitesse de la symphyse. Des changements morphologiques de même nature sont également visibles sur l'axe CP2 où les femelles ont des valeurs plus élevées que les mâles. Ainsi, la discrimination entre individus mâles et femelles est principalement visible dans l'espace CP1-CP2.

En revanche, les individus femelles de *K. majus* ne sont pas différents des mâles le long de l'axe CP1, car leurs symphyses sont de proportions similaires (même rapport longueur/largeur, valeurs similaires de l'angle de l'arcade incisive). Sur les deux autres axes principaux, la variation observée ne semble pas non plus être liée au sexe. La variation observée n'est pas non plus liée à l'âge géologique des spécimens puisque les spécimens de Bodo et ceux de Daka présentent des valeurs couvrant toute la gamme de variation. La variation observée est donc essentiellement idiosyncratique, indiquant un faible dimorphisme sexuel sur la forme de la mandibule.

3. Conclusions des analyses morphométriques crânio-mandibulaires

Les analyses de la variabilité crânio-mandibulaire permettent de discriminer les espèces *K. limnetes* / *olduvaiensis* et *K. majus* à la fois sur la forme et sur la taille. La discrimination est parfaite sur les trois premiers axes principaux de l'analyse des crânes : les

spécimens des deux espèces de *Kolpochoerus* sont à la fois différenciées entre elles, et au sein des espèces actuelles. La discrimination taxonomique des analyses effectuées sur les mandibules est moins claire. Cela est sans doute lié au fait que la mandibule représente une structure anatomique beaucoup moins complexe que le crâne.

Les spécimens de *K. limnetes* / *olduvaiensis* présentent un dimorphisme sexuel de forme et de taille très important sur le crâne et la mandibule. Au contraire, le dimorphisme sexuel chez *K. majus* est observable seulement au niveau de la taille (analyses limitées aux mandibules).

Des changements au cours du temps s'effectuent dans deux directions opposées de l'espace morphologique synthétique des crânes : les spécimens avancés de *K. olduvaiensis* présentent des morphologies plus dérivées caractérisées notamment par un allongement du crâne et une élévation du neurocrâne importants. Les spécimens anciens de *K. limnetes* présentent une forme globale (sur les axes CP1-CP2) assez proche des spécimens actuels de *Potamochoerus* mais sont différenciés sur l'axe CP3. Les spécimens plus récents de *K. olduvaiensis* sont très différents de toutes les autres espèces en termes de forme sur les trois premiers axes.

Au contraire, les spécimens plus récents de *Kolpochoerus majus* tendent à montrer des formes plus similaires aux spécimens actuels d'*Hylochoerus* au cours du temps. Notons que cette conclusion est basée sur seulement trois spécimens crâniens. Les crânes d'Asbole ASB-198-2 et Bodo KL 6-10 sont tous les deux ressemblants aux spécimens d'*Hylochoerus*. *Kolpochoerus majus* et *Hylochoerus meinertzhageni* ont en commun un crâne court, large, avec un occipital large et peu incliné en vue latérale et une constriction pariétale peu importante. Ces similarités crâniennes suggèrent un lien phylogénétique entre ces deux espèces, d'autant plus que la morphologie des molaires est également similaire (schéma d'usure compressé mésio-distalement résultant en un aspect bunolophodonte).

L'espace morphologique synthétique CP1-CP2 reflète principalement les changements morphologiques de la forme globale pendant l'ontogénie des suinés africains. Dans l'espace CP1-CP2 des crânes, les spécimens de *Kolpochoerus limnetes* / *olduvaiensis* sont clairement péramorphes (traits morphologiques adultes tels que l'allongement du rostre et l'élévation du neurocrâne plus accentués) par rapport à *Kolpochoerus majus* et aux espèces de suinés actuels des genres *Hylochoerus* et *Potamochoerus* (Fig. 2.13.). Au contraire, les spécimens de *K. majus* et *Hylochoerus* sont relativement pédomorphes et présentent des traits morphologiques qui rappellent la morphologie des juvéniles (crâne court, pariétal plus large entre les lignes temporales, neurocrâne et orbite moins élevés). La situation au sein du genre *Kolpochoerus*

est similaire à celle observée au sein du genre *Potamochoerus*, mais de manière beaucoup plus marquée : les espèces *Po. porcus* et *K. majus* sont relativement pédomorphes (forme plus « juvénile » et taille moins importante) respectivement aux espèces *Po. larvatus* et *K. limnetes / olduvaiensis* (voir première partie pour les potamochères). Comme chez les espèces actuelles, les différences morphologiques entre les espèces de *Kolpochoerus* peuvent donc être interprétées en termes d'hétérochronies du développement.

Dans ce cadre ontogénétique du plan CP1-CP2 de l'espace morphologique synthétique des crânes, le spécimen MAT-VP-1/5 de Matabaietu est situé exactement entre les spécimens de *Kolpochoerus limnetes* et ceux de *K. majus*, mais est plus proche de la forme globale de *K. limnetes* quand on considère les trois premiers axes (Fig. 2.13.). Étant donné les similarités dentaires avec *K. majus*, cela souligne le caractère unique de ce matériel.

4. Variabilité morphologique des troisièmes molaires

Les résultats de l'ACP sur les coordonnées Procrustes issues de la superposition des contours de l'ensemble des M₃ de *Kolpochoerus* (configuration réduite aux PSH du contour) sont représentés dans la figure 2.15. (trois premiers axes principaux). Les analyses incluant les PH de la couronne ont donné des résultats similaires mais restreints aux spécimens non usés. Ils ne sont pas présentés.

L'analyse présentée inclut 332 M₃ de *Kolpochoerus* et comprend les espèces suivantes : *K. deheinzeli* (n=7 ; Kossom Bougoudi et « Middle Awash »), *K. afarensis* (n=14 ; formations de Hadar et sables de Maka), *K. cookei* (n=2 ; formation de Shungura), *K. limnetes* (n=215 ; formations de Shungura, Koobi Fora et Nachukui), *K. olduvaiensis* (n=60 ; formations de Shungura, Koobi Fora, Nachukui et Bouri), *K. majus* (n=27, Bodo, formations de Bouri, Busidima, Ologesailie et Kapthurin) et la forme de Matabaietu (n=7). Les holotypes de "*K. heseloni*" (BNHM 17118 a et BNHM 17118 b) et *K. olduvaiensis* (BNHM 17090) sont notamment inclus. La distinction entre les chrono-espèces *K. limnetes* et *K. olduvaiensis* a été effectuée en utilisant le seuil limite de score de complexité égal à 5, d'après la définition par Leakey (1942).

Des analyses similaires ont été effectuées sur les M³ et ont donné des résultats similaires. Elles ne sont pas discutées en détail ci-dessous.

Forme

Les trois premiers axes représentent 81 % de la variance totale. L'axe CP1 (69 %) illustre les changements de proportions générales de la M₃, et en particulier, son allongement mésio-distal : les spécimens à valeurs faibles sont des M₃ courtes (rapport longueur/largeur faible), alors que les spécimens à valeurs élevées sont des M₃ longues (rapport longueur/largeur élevé). L'axe CP2 (8 %) est lié aux différences relatives de largeur entre les lobes mésiaux et distaux de la M₃. Les spécimens présentant des valeurs faibles présentent une partie mésiale de la dent (deux premiers lobes) plus large que la partie distale. Au contraire, les spécimens présentant des valeurs élevées ont des lobes distaux relativement plus larges, la différence de largeur entre lobes mésiaux et lobes distaux étant moins importante. L'axe CP3 (3 %) contribue peu à la variance totale et les changements de forme associés sont très faibles. Ils concernent l'asymétrie de la partie distale de la M₃. Les spécimens à valeurs élevées présentent des lobes distaux plus symétriques que ceux des spécimens à valeurs faibles dont les lobes distaux ne sont pas alignés sur l'axe mésio-distal de la dent, mais plutôt déportés vers le côté labial de la dent (Fig. 2.15.).

Ainsi, sur l'axe CP1, toutes les espèces à dents courtes et simples sont regroupées vers les valeurs faibles. Ce groupement inclut les spécimens de *Kolpochoerus deheinzeli*, *K. afarensis*, *K. cookei*, *K. majus*, la forme de Matabaietu, ainsi que certains spécimens de *K. limnetes*. Les deux autres espèces à dents plus allongées, *K. limnetes* et *K. olduvaiensis*, sont regroupées vers les valeurs plus élevées. L'espèce *K. olduvaiensis* présente des valeurs de CP1 en moyenne plus élevées que celles de *K. limnetes*. Les gammes de valeur des trois groupes (espèces à dents courtes, *K. limnetes*, et *K. olduvaiensis*) le long de l'axe CP1 ne se recoupent pratiquement pas (Fig. 2.15.).

Au sein de l'ensemble des espèces à dents courtes, l'axe CP2 permet de discriminer les spécimens de *Kolpochoerus majus* (valeurs élevées) de ceux appartenant aux autres espèces à dents courtes (valeurs faibles). Sur l'axe CP2, la variation de forme au sein de la lignée *K. limnetes / olduvaiensis* est également importante, mais elle ne correspond pas à des groupements taxonomiques ou temporels (Fig. 2.15.).

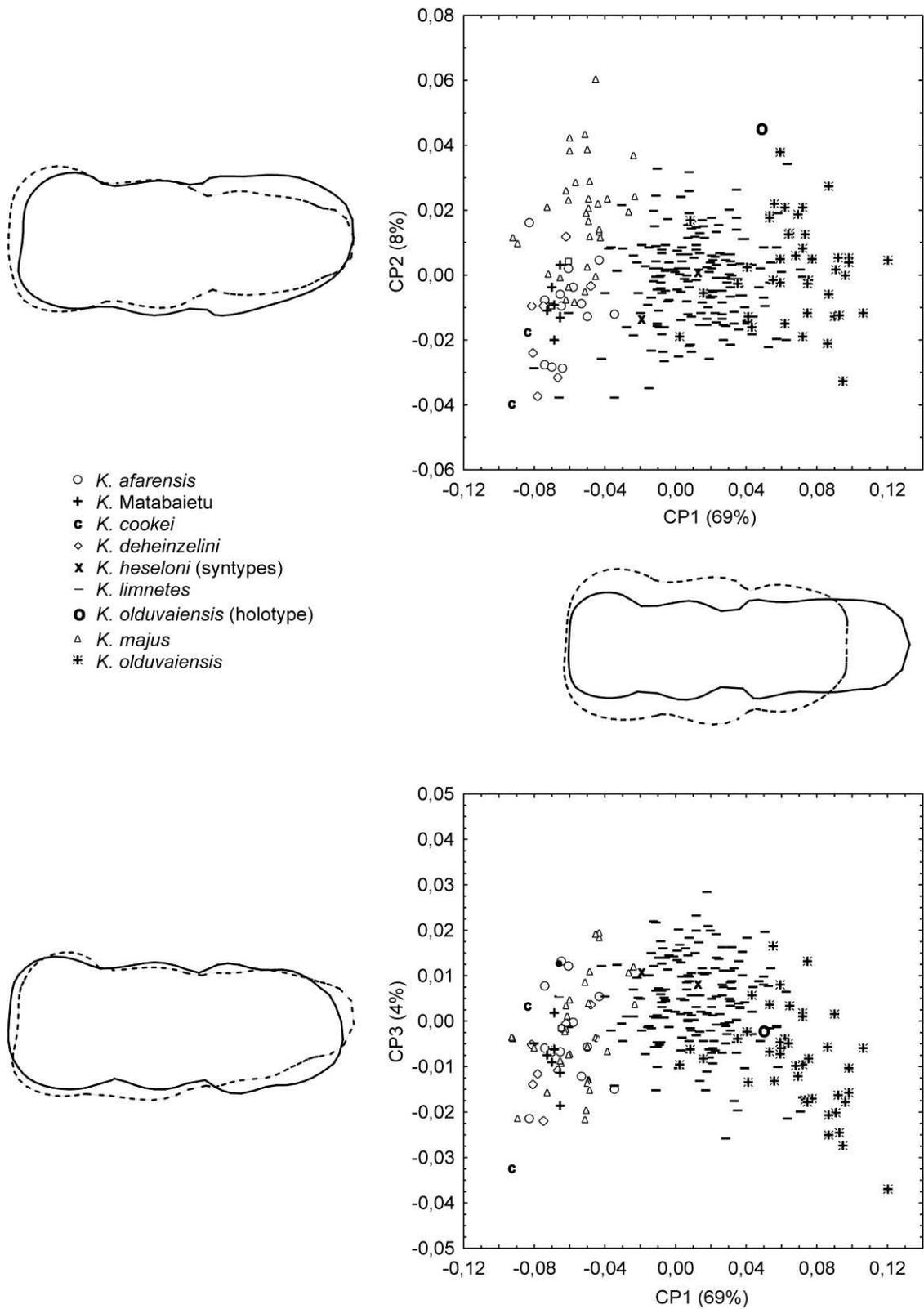


Figure 2.15. Trois premiers axes principaux décrivant les variations de contour des M₃ et changements morphologiques associés. Les contours en traits plein et pointillé indiquent respectivement les formes maximale et minimale de chaque axe.

Sur l'axe CP3, toutes les espèces à dents courtes présentent une dispersion importante des valeurs. Les valeurs de CP3 ne permettent pas d'établir de groupements parmi ces espèces. En revanche, les spécimens de *K. olduvaiensis* sont caractérisés par des valeurs en moyenne plus faibles que celles des *K. limnetes*. Dans ce cas-là, l'asymétrie au niveau distal des M₃ de *K. olduvaiensis* ne semble pas liée à la forme de la couronne, mais plutôt à l'accentuation de l'inclinaison des piliers distaux vers le côté lingual, ce qui donne en contour 2D une forme asymétrique où l'essentiel de la surface de la partie distale est déportée vers le côté labial (Fig. 2.15.).

Taille

La figure 2.16. présente les variations de forme sur l'axe CP1 en fonction de la taille centroïde. Les espèces *Kolpochoerus deheinzeli* et *K. cookei* sont les plus petites, suivies par un ensemble de taille plus importante comprenant les espèces *K. afarensis*, le matériel de Matabaietu et une partie des spécimens de *K. limnetes* (les plus anciens, de la partie supérieure du membre B de Shungura). Les spécimens de *K. majus* plus récents (Pléistocène moyen), et les *K. limnetes* des membres C à G de Shungura, et Burgi (partie supérieure) de Koobi Fora sont de taille centroïde similaire et plus importante que les groupes précédents. Les spécimens de *K. olduvaiensis* sont nettement plus grands que ceux des autres espèces bien qu'une partie des spécimens de *K. limnetes* présentent des tailles similaires.

La taille centroïde (toutes espèces combinées) est fortement corrélée positivement aux valeurs de l'axe CP1 ($r=0,87$; $p=0,00$). Cela indique que le changement de forme décrit par l'axe CP1 est essentiellement lié à l'augmentation de taille correspondant à l'allongement des M₃. La pente de la régression semble être différente pour les spécimens de *Kolpochoerus limnetes* et *K. olduvaiensis* qui ont les valeurs de CP1 les plus élevées ($CP1 > 0,07$). Dans cette partie de l'espace morphologique, la taille centroïde augmente de manière relativement plus importante avec l'allongement des M₃ (Fig. 2.16.).

Les valeurs de CP1 sont également fortement corrélées positivement à la longueur ($r=0,90$; $p=0,00$), au ratio longueur/largeur ($r=0,94$; $p=0,00$), et au score de complexité des M₃ ($r=0,90$; $p=0,00$). Cela confirme que l'allongement des M₃ se fait principalement par le développement de la polycuspidie (ajout de cuspides à la partie distale de la dent).

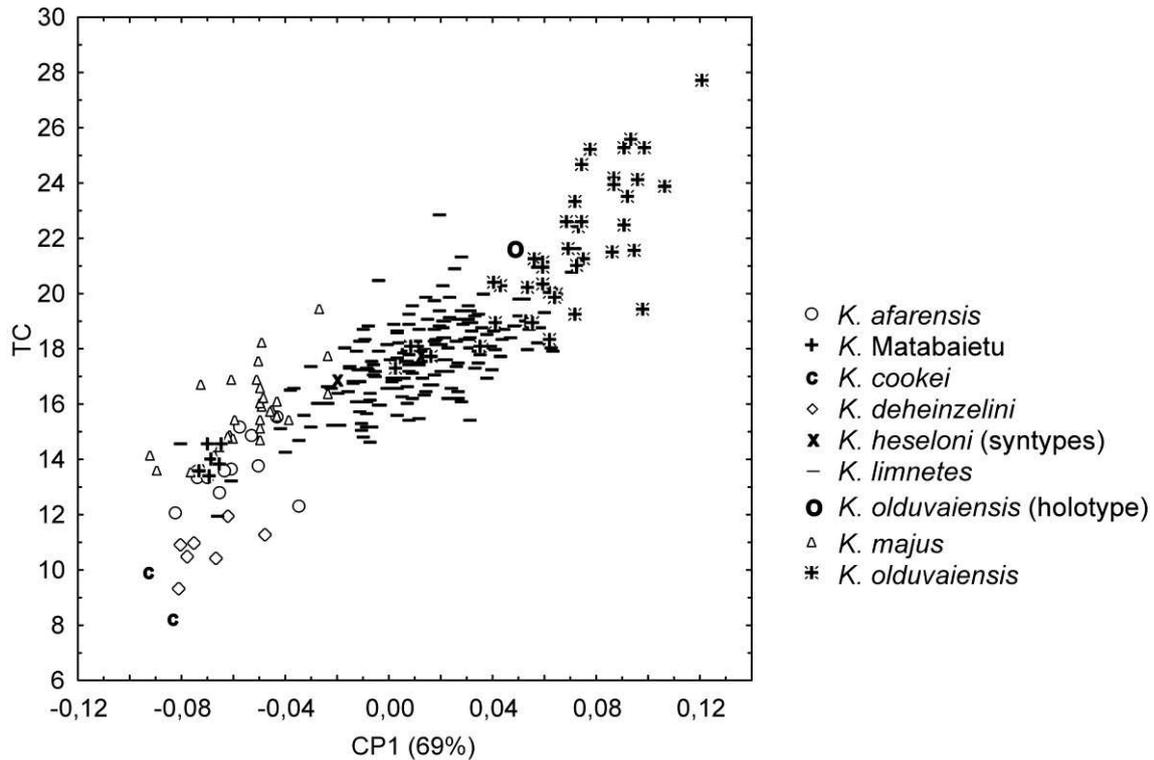


Figure 2.16. Taille centroïde des M₃ en fonction de la forme globale (valeurs de CP1)

Changements de forme, de taille, et de complexité au cours du temps

La figure 2.17. présente les valeurs de CP1, CP2 et de taille centroïde, ainsi que les scores de complexité et la longueur des M₃ en fonction de l'âge géologique. Sur l'axe CP2, aucun changement temporel important n'est observé.

Les variations des valeurs de CP1, TC, longueur, et scores de complexité des M₃ au cours du temps présentent des schémas globaux très similaires. Les spécimens de *Kolpochoerus deheinzellini* sont plus petits que ceux de *K. afarensis*, mais présentent des scores de complexité et une forme globale (CP1) similaires. Entre 3 Ma et 2,5 Ma, une partie des spécimens de *Kolpochoerus* sont caractérisés par une taille, une complexité et une forme qui sont semblables à celles observées chez les spécimens plus anciens de *K. afarensis* : il s'agit des spécimens de *K. limnetes* du membre B (partie supérieure) de Shungura et du matériel de Matabaietu. La variation de taille, forme et complexité est importante au sein des *K. afarensis* malgré un échantillon réduit (seulement quelques spécimens d'Hadar et de Maka étant inclus) : leurs valeurs englobent à la fois des valeurs faibles similaires à celles de l'ensemble mentionné ci-dessus, et des valeurs plus élevées similaires à celles des *K. limnetes* du membre C de Shungura (à partir d'environ 2,7 Ma).

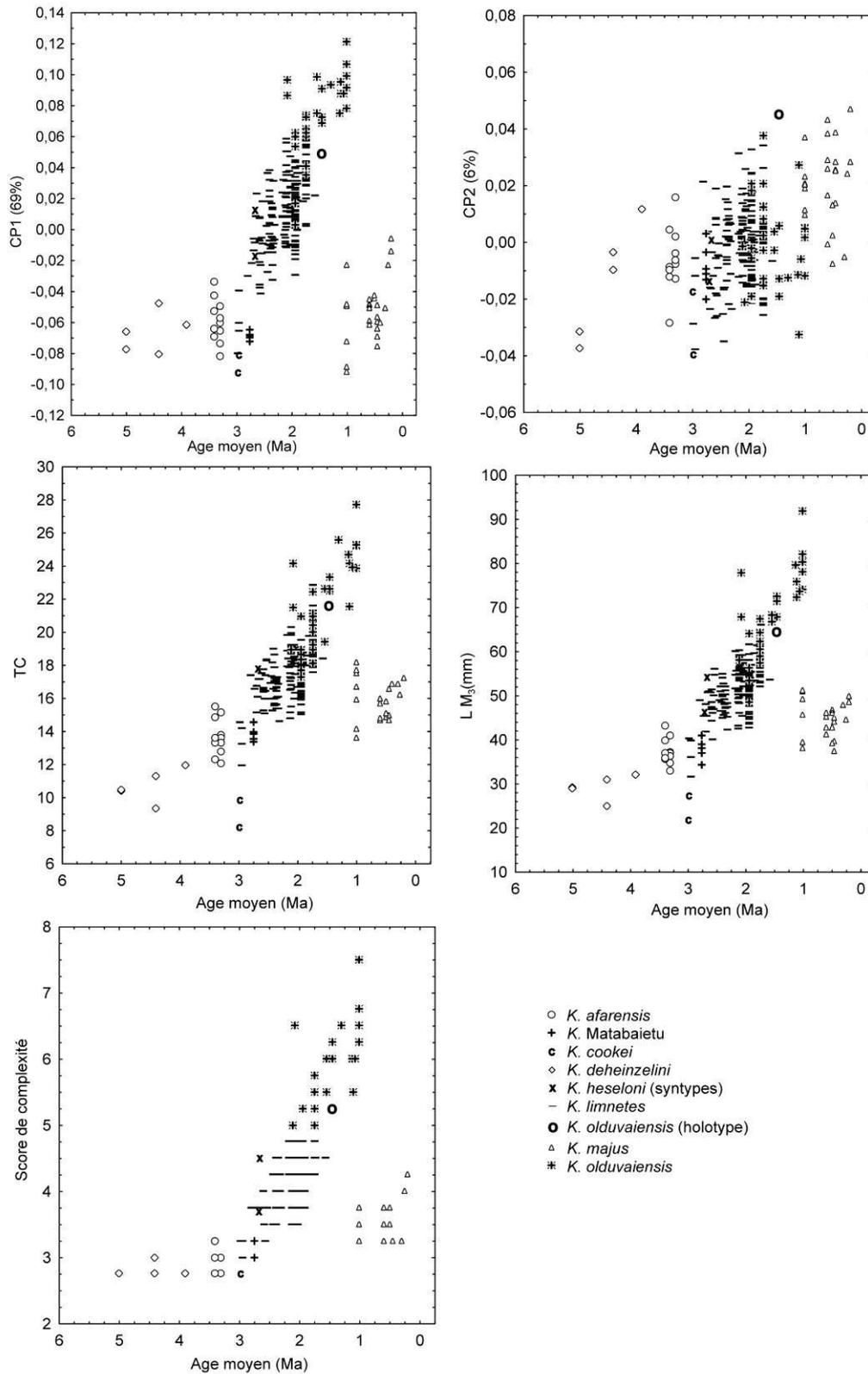


Figure 2.17. Changements de forme et de taille des M_3 au cours du temps. Les deux premiers axes principaux, la taille centroïde, la longueur de la M_3 , et le score de complexité sont présentés en fonction de l'âge.

Discussion

À partir de 2,7 Ma, la division du genre *Kolpochoerus* en deux grandes lignées est évidente. D'un côté, on retrouve les spécimens de *K. limnetes* et sa chrono-espèce avancée *K. olduvaiensis* qui expérimentent une augmentation considérable des valeurs de CP1, TC, et des scores de complexité au cours du temps jusqu'à 1 Ma, une date proche de l'extinction de la lignée pendant le Pléistocène moyen à environ 0,8 Ma (White, 1995). Cette transition entre des spécimens à dents courtes et simples et des spécimens plus allongés et plus complexes semble se produire dans l'intervalle de temps entre le membre B (partie supérieure) de Shungura (les spécimens les plus récents présentant des dents courtes, d'après la TC, la CP1 et le SC, sont ceux de l'unité B-10, soit approximativement 2,98 Ma) et le membre C (partie inférieure) de Shungura (les plus anciens spécimens à dents plus longues sont dans l'unité C-4, soit approximativement 2,74 Ma). Bien que les échantillons soient relativement peu importants, les gammes de valeur de ces deux échantillons sont nettement différentes et ne se recoupent pas (Fig. 2.15.).

À partir du membre G de Shungura, certains spécimens de *K. limnetes* atteignent le seuil de complexité de 5 qui définit la chrono-espèce plus dérivée *K. olduvaiensis* (Leakey, 1942). Cette transition est arbitraire puisque des spécimens d'un même niveau stratigraphique sont attribués à des chrono-espèces différentes, comme dans le membre KBS de Koobi Fora (voir discussion dans Harris & White, 1979). Dans la formation de Shungura, qui permet un contrôle chronologique plus précis qu'à Koobi Fora, il semble y avoir un saut morphologique entre les spécimens provenant de la localité OMO 354 dans la partie inférieure du membre J (J-1/J-3) et ceux de la localité P 994, dans le sommet du membre J ou à la base du membre K (J-7/K-0). Les spécimens du membre J (partie inférieure) sont moins allongés, moins complexes, et surtout moins hypsodontes. Le collet de la M₃ dans la partie distale est légèrement incliné vers les racines. C'est également le cas des spécimens un peu plus anciens du membre H de Shungura, et de la plupart de ceux du membre KBS de Koobi Fora. Les spécimens de P 994 et des localités plus récentes (membres L de Shungura, Okote de Koobi Fora, et Nattoo de Nachukui) montrent d'un part un allongement plus important, une augmentation de taille et de complexité, et d'autre part, un développement de l'hypsodontie. Le collet des M₃ présente une forte inclinaison du côté des racines dans la partie distale, et la hauteur des piliers distaux est plus importante (de l'ordre de 30 mm, contre 20 mm pour les spécimens des membres H et J (partie inférieure)).

Si l'on se restreint aux spécimens de la formation de Shungura, les valeurs de CP1 des *Kolpochoerus* des membres H et J (partie inférieure) ne recoupent pas celles des spécimens

plus récents (à partir de la partie supérieure du membre J / partie basale du membre K) et discriminent parfaitement la forme hypsodonte de la forme plus brachyodonte. Quelques spécimens du membre KBS de Koobi Fora présentent des valeurs de CP1 plus élevées semblables à celles de la forme hypsodonte. Ces spécimens pourraient être mal placés stratigraphiquement, ce qui est un problème courant à Koobi Fora du fait de la complexité de la stratigraphie. Alternativement, ils pourraient provenir de l'extrémité supérieure du membre KBS, entre les tufs Morutot et "Lower Ileret" datés respectivement à 1,61 Ma et 1,53 Ma, ce qui correspondrait potentiellement à la partie supérieure du membre J de Shungura. Les spécimens du membre Nattoo de Nachukui sont similaires aux spécimens du membre L de Shungura. Ils sont datés entre 1,6 Ma et 1,33 Ma et sont donc probablement postérieurs à la date charnière d'approximativement 1,61 Ma-1,55 Ma qui semble séparer les formes hypsodontes et non hypsodontes au sein de la lignée *K. limnetes / olduvaiensis*. Cette limite temporelle entre les deux formes correspond également à la rupture de pente visible sur le graphique TC en fonction de CP1 (Fig. 2.16.).

Les seuls spécimens réellement discordants avec ce schéma sont ceux de *Kolpochoerus* des localités « L 400 » de Shungura, assignés à la partie inférieure du membre G d'après la nature géologique des sédiments (Boaz et al., 1978). Ils présentent cependant une morphologie typique de la forme hypsodonte des membres plus récents. Tim White et John Harris White avaient déjà suggéré que ces localités appartenaient aux membres plus récents de Shungura (membres K ou L) (White & Harris, 1977, 1978 ; Harris & White, 1979). Les résultats de l'analyse morphométrique semblent être congruents avec leurs conclusions puisque les valeurs de CP1 et de TC sont largement supérieures à celles des spécimens du membre G, et totalement compatibles avec celles des spécimens postérieurs à la limite entre les parties inférieure et supérieure du membre J.

Certains spécimens de Konso assignés à l'espèce *K. limnetes / olduvaiensis* (Suwa et al., 2003) présentent des scores de complexité (d'après Suwa et al., 2003, fig. 3) et des longueurs faibles (d'après Suwa et al., 2003, fig. 5) par rapport à leur âge géologique (ca. 1,4 Ma). La datation radiochronologique de ces spécimens est cependant très solide (ils sont situés entre deux tufs datés à 1,43 Ma et 1,41 Ma : Katoh et al., 2000). Il pourrait s'agir d'une population relique de la forme non hypsodonte de *K. limnetes / olduvaiensis* comme on la trouve dans le bassin du Turkana avant 1,6 Ma-1,5 Ma.

La lignée de *Kolpochoerus majus* est caractérisée par des valeurs de CP1 beaucoup plus faibles, et sa forme est donc plus proche de celle des espèces de *Kolpochoerus* plus anciennes. Les plus anciens spécimens de *K. majus* de Konso présentent des scores de

complexité similaires à ceux des spécimens de *Kolpochoerus* de Matabaietu (d'après Suwa et al., 2003, fig. 3). Comme pour la lignée *K. limnetes / olduvaiensis*, *K. majus* montre une augmentation de taille et de complexité au cours du temps, mais d'une manière beaucoup moins spectaculaire. Cette augmentation semble relativement progressive, bien qu'il pourrait y avoir une augmentation plus rapide à la fin du Pléistocène moyen entre les spécimens de Bodo et celui du membre inférieur de Herto. Les échantillons sont cependant très faibles.

D'après la morphologie globale et la taille des M₃ seules, il apparaît difficile de placer une limite taxonomique entre les spécimens de *Kolpochoerus* antérieurs à 2,9 Ma et le matériel de Matabaietu. La distinction entre ce matériel d'un côté, et les spécimens de *K. limnetes* du membre B (partie supérieure) de Shungura ou de *K. afarensis* de Hadar et Maka de l'autre, semble possible en se basant sur l'aspect du dessin d'usure des cuspidés principales puisque la forme de Matabaietu est très semblable à *K. majus* sur cet aspect (dessin d'usure simple et compressé mésio-distalement). Ce critère n'est cependant pas applicable aux dents non usées.

La figure 2.18. présente la variation de CP 1 en fonction du temps et résume ce qui a été discuté ci-dessus. Les deux « sauts » morphologiques sont indiqués et leurs intervalles de temps respectifs sont estimés à partir des spécimens de la formation de Shungura. Le premier saut correspond au passage d'un morphotype semblable à *K. afarensis* au morphotype observé chez les spécimens de *K. limnetes* des membres C à G de Shungura. Les spécimens de *Kolpochoerus* du membre B (partie supérieure) de Shungura sont similaires en forme, en taille et en complexité aux spécimens de *K. afarensis* plus anciens. Désigner les spécimens du membre B (partie supérieure) comme *K. afarensis* permettrait de concilier les limites morphologiques et taxonomiques. Après 2,7 Ma, on trouve cependant des spécimens de morphologie simple (matériel de Matabaietu) dans la vallée moyenne de l'Awash. La morphologie de ces spécimens est différente de celle des *K. limnetes* contemporains (membre C de Shungura) et pourrait correspondre à la première étape de l'évolution de la lignée *K. majus*, représentée par des restes crânio-mandibulaires diagnostiques à Matabaietu.

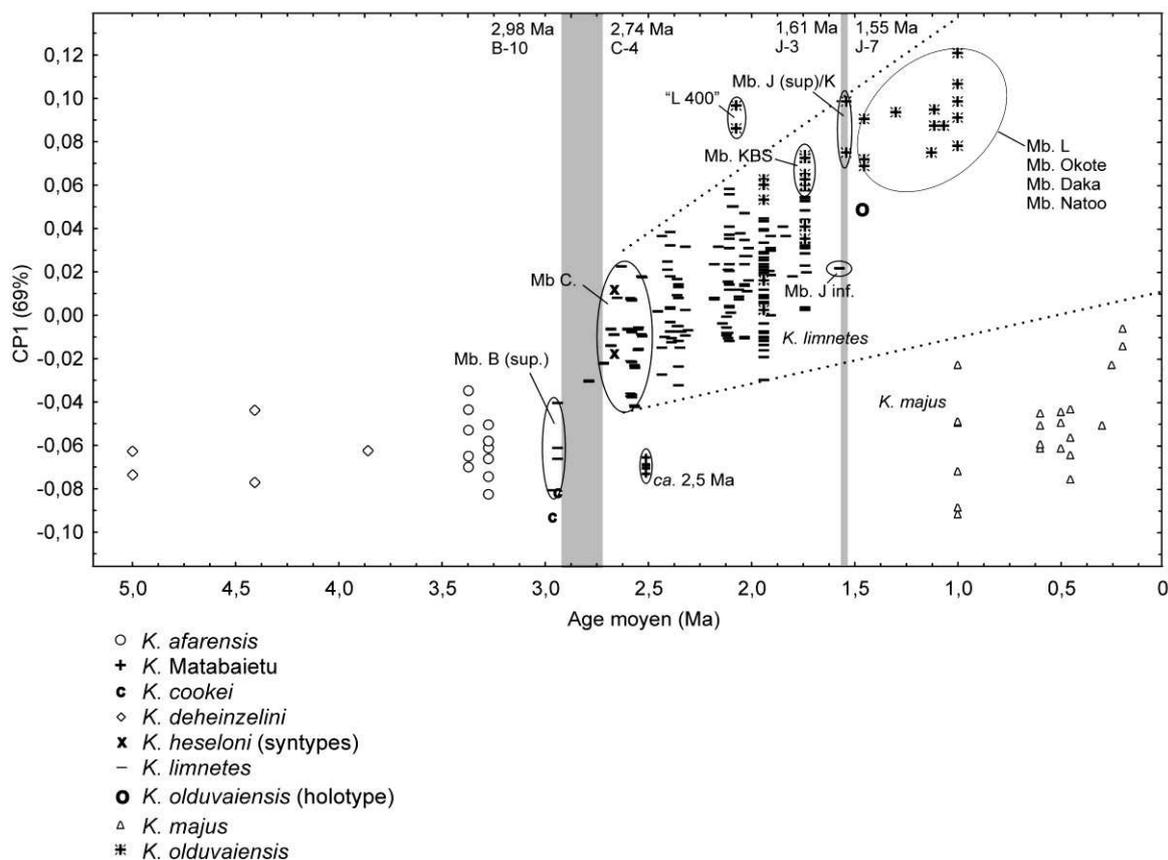


Figure 2.18. Changements de forme et de taille des M_3 au cours du temps. Les principaux échantillons et évènements discutés dans le texte sont figurés.

Le second saut correspond à la transition rapide (géologiquement) entre les formes non hypsodonte et hypsodonte de *Kolpochoerus limnetes* / *olduvaiensis*. Les changements morphologiques sont importants (allongement, augmentation de la complexité, et développement important du cément et de l'hypsodontie) et permettent une distinction relativement aisée des deux formes. Ce schéma devra être confirmé par l'inclusion de matériel supplémentaire échantillonnant la période d'intérêt, entre 1,7 Ma et 1,4 Ma. Le matériel collecté en 2012 par l'OGRE dans la partie inférieure du membre J est compatible avec le matériel de cette étude et permettra donc d'en renforcer les conclusions (com. pers. JRB).

La figure 2.18. présente donc de manière synthétique les changements de forme et de taille (CPI étant fortement corrélée à la taille centroïde) et met en évidence les processus de spéciation au sein du genre *Kolpochoerus*, avec dans un premier temps entre 3 Ma et 2,5 Ma, la division du stock ancestral (potentiellement similaire à *K. afarensis*) en deux lignées plus dérivées, et dans un second temps, un saut morphologique rapide vers 1,6 Ma-1,5 Ma documentant le passage d'une forme non hypsodonte de taille moyenne à une forme hypsodonte de grande taille au sein de la lignée *K. limnetes* / *olduvaiensis*. Cette transition

morphologique est nette et bien contrainte dans le temps (au contraire de la limite arbitraire actuelle entre *K. limnetes* et *K. olduvaiensis* définie par Leakey, 1942) et pourrait donc servir de limite taxonomique entre ces deux formes.

Les spécimens de *Kolpochoerus paiceae* du Pléistocène d'Afrique australe (sites d'Elandsfontein, Skurwerug et Cornelia) ont des dents hypsodontes très semblables à celles des membres supérieurs de Shungura (partie supérieure du membre J, membres K et L) (Singer & Keen, 1955 ; Keen & Singer, 1956 ; Hendeby & Cooke, 1985). Si le statut conspécifique de *K. paiceae* et de la forme hypsodonte des bassins du Turkana et de l'Awash est confirmé, cela amènerait à rebaptiser cette dernière *K. paiceae* en Afrique orientale après 1,6 Ma-1,5 Ma, et réserver la combinaison *K. limnetes* pour les spécimens plus anciens (du membre C à la partie inférieure du membre J). En effet, le nom *K. paiceae* (Broom, 1931) aurait priorité sur le nom *K. olduvaiensis* (Leakey, 1942).

Les deux holotypes de *Kolpochoerus "heseloni"* sont morphologiquement et métriquement (CP1, TC et SC) semblables aux spécimens contemporains de *K. limnetes* du membre C de la formation de Shungura (Figs. 2.15., 2.16., & 2.17.). Cela confirme la conspécificité de ces deux taxons. *Kolpochoerus limnetes* (Hopwood, 1926) a cependant priorité sur *K. heseloni* (Leakey, 1942).

IV. Comparaisons morphologiques

Dans cette partie, j'effectue la synthèse des informations obtenues à partir des analyses morphométriques sur le crâne, la mandibule, et les troisièmes molaires avec les observations qualitatives. Cette section suit la même organisation que Harris & White (1979), mais en insistant plus sur l'anatomie crânio-mandibulaire. Cette partie est la base de la révision de la taxonomie du genre *Kolpochoerus* et une présentation des diagnoses émendées (section V).

Lorsqu'un caractère est inconnu pour une espèce, elle n'est pas discutée dans la section correspondante.

1. Crâne

Prémaxillaire

Les suinés présentent des prémaxillaires de proportions variées. D'une manière générale, la largeur du prémaxillaire rostralement aux canines supérieures (l31) et la longueur

du prémaxillaire (L9) sont corrélées positivement chez les suinés: plus le prémaxillaire est long, plus il est large. Le prémaxillaire est relativement large chez les spécimens de *Kolpochoerus limnetes*, *K. olduvaiensis*, *K. majus*, de la forme de Matabaietu, *Phacochoerus aethiopicus*, et quelques spécimens d'*Hylochoerus* (rapport $l31/L9*100 > 90$). Chez *Potamochoerus*, *Ph. africanus*, et la majorité des spécimens d'*Hylochoerus*, le prémaxillaire est relativement étroit (rapport $l31/L9*100 < 90$). Au sein des espèces à prémaxillaire large, les spécimens de *K. limnetes* et *K. olduvaiensis* ont un prémaxillaire relativement plus large que ceux de *K. majus* et la forme de Matabaietu.

Le degré d'inclinaison rostro-ventral du prémaxillaire est quantifié par l'angle p2 (Tab. 1.4.) qui est fortement corrélé négativement aux proportions du prémaxillaire. Plus les spécimens ont un prémaxillaire large, plus l'angle p2 est faible, ce qui correspond à un prémaxillaire fortement incliné rostro-ventralement. Le genre *Potamochoerus* présente un prémaxillaire étroit et sub-horizontal comme chez la plupart des espèces de *Sus* (Hardjasmita, 1987). Les espèces de *Kolpochoerus* présentent toutes un prémaxillaire relativement élargi et fortement incliné rostro-ventralement. Les spécimens d'*Hylochoerus* présentent des prémaxillaires relativement étroits et peu inclinés, sauf pour quelques spécimens. Chez le genre *Phacochoerus*, les morphologies de prémaxillaire sont variées : *Ph. aethiopicus* présente le prémaxillaire le plus élargi et le plus incliné au sein des suinés ; les spécimens de *Ph. africanus* sont intermédiaires entre ceux de *Ph. aethiopicus* et ceux de *Potamochoerus*, et présentent des valeurs similaires aux spécimens de *Kolpochoerus*.

Le spécimen de *Kolpochoerus paiceae* de Skurwerug (SAM-PQ2166) présente un prémaxillaire large et fortement incliné (Hendey & Cooke, 1985, fig. 2), comme chez les autres espèces de *Kolpochoerus*. Le prémaxillaire du crâne Aao-3655 (*K. phacochoeroides* d'Ahl al Oughlam) semble relativement élargi, mais il ne m'a pas été possible d'observer son inclinaison (Geraads, 2004, fig. 1).

Apophyse supra-canine

Cette région du crâne est fortement dimorphique entre les mâles et les femelles des suinés. Les spécimens mâles des espèces de suinés examinées présentent quatre morphotypes d'apophyse supra-canine. Chez les spécimens femelles de la majorité des espèces, l'apophyse supra-canine est peu marquée. L'espèce *K. paiceae* d'Afrique australe n'est représentée que par un spécimen femelle (Hendey & Cooke, 1985).

Le type 1 correspond à une apophyse supra-canine en forme de fine crête très faiblement développée à la fois rostro-caudalement et dorso-ventralement. Il est présent chez

certaines suinés asiatiques actuels (par exemple, *Sus scrofa*) et fossiles (par exemple, *Propotamochoerus hysudricus* du Miocène des Siwaliks).

Le type 2 se présente sous la forme d'une crête fortement développée dorso-ventralement atteignant le niveau dorsal du rostre. L'extrémité ventrale de cette crête n'est pas allongée rostro-caudalement. Ce type d'apophyse supra-canine est observable chez *Potamochoerus* et certaines espèces de *Sus* (comme *Sus celebensis*, Hardjasasmita, 1987). Chez *Potamochoerus*, en particulier chez les spécimens assez âgés, la crête s'élargit un peu dans sa partie dorsale (Fig. 0.3) et chez certains individus âgés, l'extrémité dorsale fusionne avec le bord dorso-latéral du rostre par extension de l'os rugueux qui recouvre à la fois l'apophyse supra-canine et l'os nasal.

Le type 3 correspond à une crête de l'apophyse supra-canine haute dorso-ventralement et plus épaisse médio-latéralement que chez *Potamochoerus*. Elle est surtout beaucoup plus allongée rostro-caudalement dans sa partie ventrale. caractéristique des spécimens anciens de *Kolpochoerus limnetes* (jusqu'au membre G de Shungura) et de la forme de Matabaietu (Figs. 2.8. & 2.19).

Le type 4 est caractérisé par une apophyse supra-canine réduite à une crête allongée rostro-caudalement mais basse dorso-ventralement, et peu différenciée du bord dorsal de l'alvéole de la canine. Cette diminution de hauteur de l'apophyse supra-canine est probablement liée à l'orientation de l'alvéole de la canine : chez ces espèces, la canine étant fortement développée et recourbée vers le côté dorsal, le bord dorsal de l'alvéole est placé plus dorsalement que chez les autres espèces. Ce type est observable chez les spécimens plus avancés de *Kolpochoerus limnetes* (dans les niveaux plus récents que le membre G de Shungura) ainsi que les spécimens de *K. olduvaiensis*, *K. majus*, et *Hylochoerus*. Chez *K. olduvaiensis*, le bord dorsal de l'alvéole de la canine supérieure est pratiquement au même niveau que le bord dorsal du rostre (Figs. 2.5. & 2.19.). Un sillon profond est situé entre le bord latéral du rostre et l'apophyse supra-canine. Chez *K. majus* et *Hylochoerus*, le bord dorsal de l'alvéole est placé moins dorsalement et le sillon est donc moins profond (Figs. 0.6. & 2.19.).

Chez *Phacochoerus* et *Kolpochoerus phacochoeroides*, l'apophyse supra-canine des spécimens mâles est globalement semblable à celle du type 4 avec un sillon très profond. En revanche, la crête de l'apophyse supra-canine est extrêmement réduite.

Nasaux/Rostre

Chez les femelles du genre *Potamochoerus*, le rostre devient plus fin rostralement et s'élargit légèrement au niveau de l'incisure naso-incisive. Chez les mâles du même genre, le rostre s'élargit nettement quelques centimètres caudalement aux canines, au niveau atteint par l'extrémité dorsale des apophyses supra-canines (qui fusionnent avec le bord latéral du rostre chez certains mâles âgés) (Fig. 0.3.). L'extrémité dorsale de l'apophyse supra-canine et les bords dorsal et latéral du rostre à ce niveau sont couverts d'os rugueux.

Chez *Hylochoerus*, l'extrémité caudale du rostre est large, puis le rostre s'amincit rostralement au niveau du foramen infra-orbitaire, puis il s'élargit de nouveau au niveau des canines (Fig. 0.6.), mais de manière moins prononcée que chez *Potamochoerus*. Cette morphologie du rostre se retrouve également chez *Phacochoerus* (Figs. 0.8. & 0.9.).

Chez *Kolpochoerus majus*, le rostre n'est que très peu élargi au niveau des canines, et peu aminci caudalement au niveau du foramen infra-orbitaire. Le rostre est de largeur relativement constante sur toute sa longueur (Figs. 2.10. & 2.19.).

Le plus ancien crâne connu de *Kolpochoerus limnetes*, L 193-109 du membre C de Shungura, un individu mâle, présente un rostre qui est de largeur sub-constante sur toute sa longueur. Le rostre ne s'élargit pas, même au niveau des apophyses supra-canines qui sont bien développées. Les spécimens mâles de *K. limnetes* à partir du membre G de Shungura présentent un élargissement important du rostre au niveau de l'apophyse supra-canine, puis une diminution importante de largeur entre cette zone et l'incisure naso-incisive (par exemple, sur les spécimens OMO 75/S-1969-187 et OMO 75/S-1969-4905 de la partie inférieure du membre G de Shungura) (Fig. 2.19.). Les spécimens du membre G de Shungura et de la partie supérieure du membre Burgi de Koobi Fora ont une morphologie du rostre globalement similaire à celle de *Potamochoerus*. Les spécimens plus récents montrent un élargissement du rostre au niveau des canines moins important, et une morphologie plus proche de celle observée chez *Hylochoerus*. Cette même morphologie se retrouve sur le crâne de *K. paiceae* (Hendey & Cooke, 1985) et celui de *K. phacochoeroides* (Geraads, 2004).

Potamochoerus, *Kolpochoerus afarensis*, la forme de Matabaietu, et les spécimens anciens de *K. limnetes* (jusqu'au membre G de Shungura) présentent une section du rostre carrée avec le bord dorsal du nasal qui s'étend latéralement au dessus du bord latéral du maxillaire. Cela est lié au développement important des muscles du groin (Ewer, 1958a, 1970 ; Herring, 1972). Chez *Hylochoerus*, *Phacochoerus*, *K. majus*, et les spécimens de *K. limnetes* plus avancés, la section du rostre est quadrangulaire à arrondie, et les insertions des muscles du groin sont moins marquées. Bien que la vue frontale ne soit pas figurée dans

Hendey & Cooke (1985), la section du rostre du crâne de *K. paiceae* SAM-PQ2166 semble également être arrondie. Elle est plutôt quadrangulaire arrondie sur le crâne de *K. phacochoeroides* (Geraads, 2004).

Orbite

Chez *Potamochoerus*, *Kolpochoerus afarensis*, la forme de Matabaietu et les spécimens femelles de *K. majus*, l'orbite n'est pas surélevée et son bord dorsal est légèrement ventral au bord dorsal de l'os frontal. L'orbite n'est pas connue chez les spécimens mâles de *K. majus*. Chez les spécimens les plus anciens de *K. limnetes* (jusqu'au membre G de Shungura), l'orbite n'est pas surélevée dorsalement au frontal.

Chez les spécimens de *Kolpochoerus olduvaiensis* mâles (par exemple, OMO 355-10005 et KNM-ER 788 : Figs 2.5. & 2.19.), l'orbite est fortement élevée et son bord dorsal est épaissi (Harris & White, 1979). Chez les spécimens femelles de *K. olduvaiensis* (KNM-ZP 650 de Peninj : Fig. 2.19.) et de *K. paiceae* (SAM-PQ2166 de Skurwerug : Hendey & Cooke, 1985, fig. 2), le bord dorsal de l'orbite est légèrement surélevé et atteint le bord dorsal du frontal. C'est également le cas du spécimen juvénile de *K. olduvaiensis* de Daka (BOU-VP-3/150 : Gilbert, 2008, fig. 11.2) et du spécimen mâle subadulte de *K. limnetes* de la partie inférieure du membre J de Shungura (OMO 354-10006) (Fig. 2.4.). Chez le spécimen femelle adulte de *K. limnetes* associé (OMO 354-10005), l'orbite apparaît fortement surélevée, et son bord dorsal est clairement individualisé (Fig. 2.2.). Il est donc clair que l'orbite devient plus élevée au cours du temps au sein de la lignée *K. limnetes / olduvaiensis*. Ce caractère est plus fortement exprimé chez les spécimens mâles, à l'exception du crâne femelle OMO 354-10005. Chez ce dernier, l'élévation de l'orbite pourrait toutefois être accentuée par la distorsion du toit crânien.

Chez *Kolpochoerus phacochoeroides* et *K. falconeri*, l'orbite est similaire en position et en élévation à l'espèce *K. olduvaiensis* (Lydekker, 1884, pl. X ; Geraads, 2004, fig. 1).

Chez *Hylochoerus*, l'orbite apparaît légèrement surélevée au dessus du frontal en raison de la dépression du toit crânien entre les orbites. Le bord dorsal de l'orbite est moins bien individualisé que chez les spécimens de *Kolpochoerus olduvaiensis* (Fig. 0.6.).

Le genre *Phacochoerus* présente la morphologie la plus dérivée, avec des orbites placés très caudalement et dorsalement sur le crâne, et le bord dorsal de l'orbite bien individualisé et fortement élevé au dessus du frontal (Figs. 0.8 & 0.9).

Arcade zygomatique

L'arcade zygomatique des suinés, comme l'apophyse supra-canine, est sexuellement très dimorphique. Les femelles ont généralement des arcades zygomatiques beaucoup moins développées latéralement à sinus plus réduits (Fig. 2.19.). Chez les mâles, l'expansion importante du diverticule zygomatique du sinus maxillaire entraîne la formation de véritables protubérances zygomatiques de formes variées (Harris & White, 1979). Chez *Potamochoerus*, les femelles et les mâles ont des arcades zygomatiques dont la partie rostrale est orientée à approximativement 90° du plan sagittal du crâne (Fig. 0.3.). Le diverticule zygomatique du sinus maxillaire est très peu développé et n'occupe que la partie rostrale de l'os zygomatique. Ce sinus est cependant un peu plus développé chez les mâles que chez les femelles. Le bord ventral de l'arcade zygomatique a un aspect de lame fine (très peu épaisse médio-latéralement). En vue latérale, le bord ventral de l'arcade zygomatique de *Potamochoerus* est orienté presque parallèlement à la rangée dentaire jugale (Fig. 0.2.) alors qu'il est oblique chez les espèces du genre *Kolpochoerus* (Fig. 2.19.).

Chez toutes les espèces de *Kolpochoerus* pour lesquelles la morphologie de l'arcade zygomatique est connue, les protubérances zygomatiques sont plus développées que chez *Potamochoerus*. Chez les mâles de *K. afarensis*, *K. limnetes* et *K. olduvaiensis*, le sinus occupant l'intérieur de l'arcade zygomatique est extrêmement développé, provoquant une expansion latérale importante (Fig. 2.19.). En vue ventrale, le zygomatique est ainsi très large médio-latéralement, et cette expansion est de largeur médio-latérale constante de l'extrémité rostrale à l'extrémité caudale de l'arcade zygomatique (jusqu'à l'extrémité caudale de l'os zygomatique, latéralement à la fosse glénoïde) (Fig. 2.19.).

Chez l'unique crâne de Matabaietu, MAT-VP-1/5, qui est un mâle, l'expansion latérale du zygomatique est plus réduite, et restreinte à l'extrémité rostrale de l'arcade zygomatique, et la protubérance zygomatique est de forme sphérique. En vue dorsale, l'arcade zygomatique de ce spécimen est orientée obliquement à l'axe sagittal, comme c'est le cas chez les spécimens femelles de *Kolpochoerus afarensis* (MAK-VP-1/101 de Maka) et *K. majus* (crânes femelles d'Asbole, Daka et Bodo) (Fig. 2.8.).

Le crâne BOU-VP-25/107 de *Kolpochoerus majus* du membre Daka (formation de Bouri, « Middle Awash »), est l'unique crâne mâle connu pour cette espèce (Gilbert, 2008, fig. 11.3). Comme sur le spécimen de Matabaietu, la protubérance zygomatique est de forme sphérique. Elle est cependant beaucoup plus développée médio-latéralement. Comme chez *K. afarensis*, *K. limnetes* et *K. olduvaiensis*, l'expansion latérale occupe la totalité de la longueur de l'arcade zygomatique. En revanche, elle est médio-latéralement plus réduite dans ses

parties rostrale et caudale. L'aspect en vue ventrale est donc arrondi plutôt que carré (Fig. 2.19.). Un fragment isolé de zygomatique, KL 190-8, collecté par le RVRME dans des niveaux pléistocènes d'Andalee dans le « Middle Awash », présente une morphologie et une taille similaires à celle du spécimen de Daka et est associé à des spécimens dentaires de *K. majus*.

Les femelles de *Kolpochoerus* présentent une arcade zygomatique qui est toujours orientée obliquement (environ 40°-50°) par rapport au plan sagittal. Le crâne MAK-VP-1/101 décrit précédemment est le seul crâne relativement complet et non déformé de femelle de *K. afarensis*. Chez cet individu, la protubérance zygomatique est peu développée, mais l'expansion médio-latérale du zygomatique en vue ventrale est tout de même substantiellement plus développée que chez les individus de *Potamochoerus*, mâles ou femelles (Figs. 0.3. & 2.6.)

L'arcade zygomatique des rares spécimens femelles de *Kolpochoerus limnetes* (OMO 354-10005 du membre J de Shungura et KNM-WT 17514 du membre Kaitio de Nachukui) présente une morphologie similaire à celle du crâne femelle de *K. afarensis* (MAK-VP-1/101), avec une expansion latérale présente mais très peu développée (Figs. 2.2., 2.6., & 2.19.).

L'unique spécimen femelle connu de *Kolpochoerus olduvaiensis* est un crâne provenant de la formation de Humbu du groupe Peninj, dans le bassin de Natron, Tanzanie (moulage KNM-ZP 650) (Fig. 2.19.). L'arcade zygomatique présente une expansion latérale importante, de l'ordre de celle du crâne mâle de *K. majus* de Daka (BOU-VP-25/107). L'arcade zygomatique est cependant orientée obliquement à l'axe sagittal du crâne comme chez les autres spécimens femelles de *Kolpochoerus*. En vue dorsale ou ventrale, l'aspect de la protubérance zygomatique est triangulaire, et rappelle celle du spécimen de Daka par son expansion médio-latérale moins importante dans ses extrémités rostrale et caudale (Fig. 2.19.).

Un spécimen juvénile (stade d'éruption J5 : absence de M³, mais toutes les autres dents éruptées) de *Kolpochoerus olduvaiensis* (BOU-VP-3/150) a été collecté dans le membre Daka de la formation de Bouri (Gilbert, 2008, fig. 11.2). L'arcade zygomatique gauche de ce spécimen est complète. En vue dorsale, son orientation est oblique au plan sagittal du crâne. En vue ventrale, le zygomatique présente une protubérance zygomatique de forme sphérique restreinte à la partie rostrale. Comme tous les spécimens adultes connus de *K. olduvaiensis* présentent des expansions importantes des zygomatiques, il est impossible d'estimer le sexe de ce spécimen (l'extrémité rostrale étant manquante, il n'est pas possible d'examiner la région des canines).

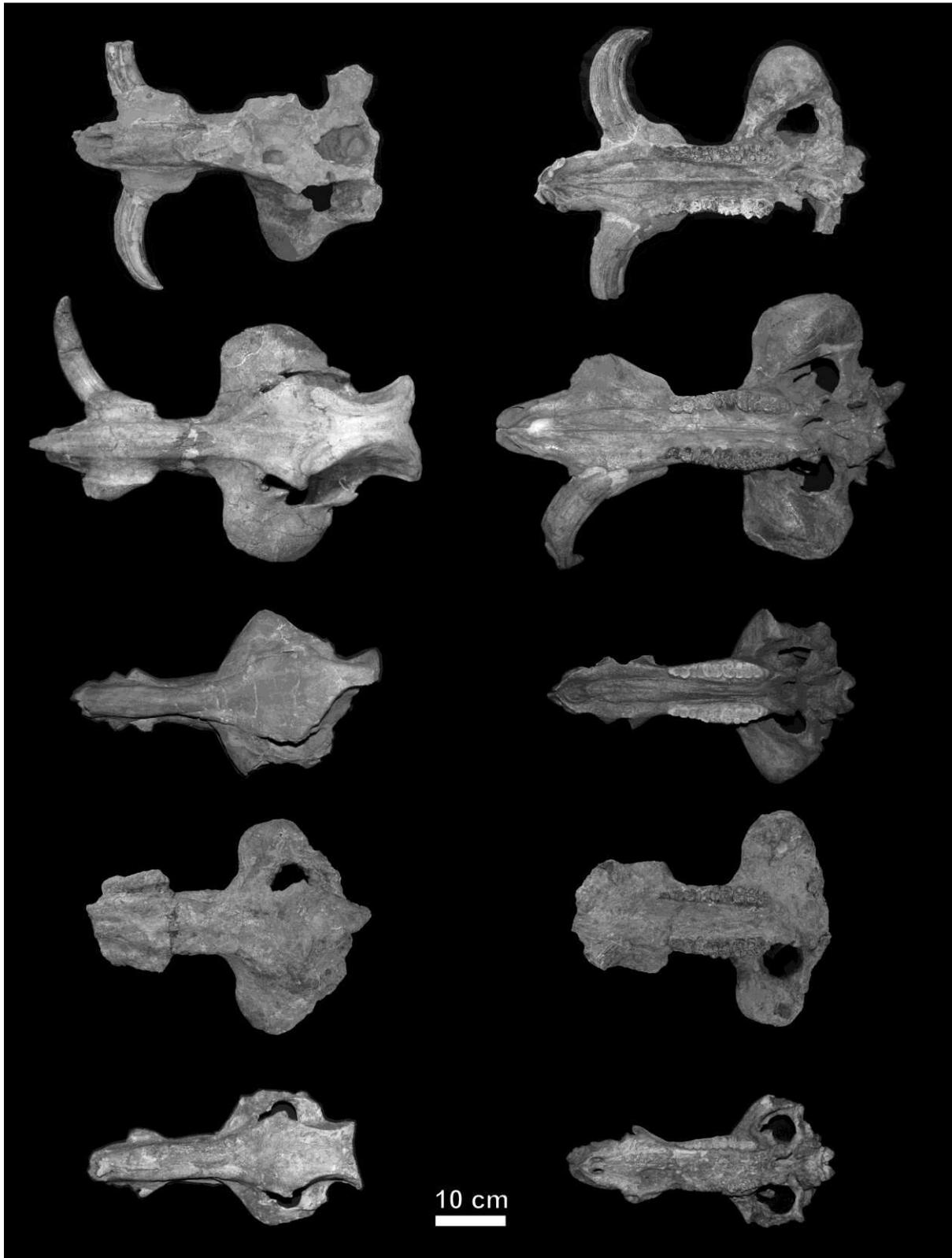


Figure 2.19. Morphologie crânienne de *Kolpochoerus*. De haut en bas, vues dorsales (à gauche) et ventrales (à droite) de BOU-VP-25/107 (*K. majus*, mâle, membre Daka, formation de Bouri), KNM-ER 788 (*K. olduvaiensis*, mâle, membre Okote, formation de Koobi Fora), KNM-ZP 650 (moulage, *K. olduvaiensis*, femelle, formation de Humbu, Peninj), OMO 75-S-1969-187 (*K. limnetes*, mâle, membre G, formation de Shungura) et KNM-WT 17514 (*K. limnetes*, femelle, membre Kaitio, formation de Nachukui).

Les crânes femelles de *Kolpochoerus majus* présentent une morphologie de l'arcade zygomatique très semblable à celle du spécimen mâle de Matabaietu (Fig. 2.8.) : l'arcade est orientée obliquement à l'axe sagittal du crâne et une protubérance zygomatique de forme sphérique et peu développée est présente dans la partie rostrale (Fig. 2.10.). Cette partie étant creuse et fragile, les crânes sont souvent brisés à cet endroit.

Chez les individus mâles d'*Hylochoerus*, l'expansion latérale de l'arcade zygomatique est plus importante que chez la forme de Matabaietu, mais moins importante que chez *Kolpochoerus afarensis*, *K. limnetes*, *K. olduvaiensis*, et *K. majus*. En vue dorsale, l'aspect de la protubérance zygomatique est sphérique. En vue ventrale, la largeur médio-latérale du zygomatique est plus faible aux extrémités rostrale et caudale de l'arcade (Fig. 0.6.). Chez les femelles, l'expansion latérale du zygomatique est réduite et similaire à celle des spécimens femelles de *K. afarensis* et *K. limnetes*. L'arcade zygomatique est cependant orientée moins obliquement à l'axe sagittal du crâne. Chez les mâles comme chez les femelles, l'arcade zygomatique est proche de l'horizontale en vue latérale.

Chez les spécimens mâles de *Kolpochoerus phacochoeroides*, la partie rostrale de l'arcade zygomatique est fortement inclinée en vue latérale. En vue dorsale, le bord rostral de l'arcade est orientée à 90° de l'axe sagittal du crâne. L'expansion médio-latérale du zygomatique est importante, et de forme arrondie ovale. En vue ventrale, l'arcade zygomatique est moins épaisse médio-latéralement dans les parties rostrale et caudale (Geraads, 2004, fig. 1). Par rapport aux autres espèces de *Kolpochoerus*, l'arcade zygomatique est relativement courte rostro-caudalement et haute dorso-ventralement.

Chez *Phacochoerus*, l'arcade zygomatique est orientée obliquement au plan sagittal du crâne. En vues ventrale et dorsale, elle donne au crâne une forme triangulaire (Figs. 0.8. & 0.9.). Elle est très compressée rostro-caudalement et développée dorso-ventralement. Chez les mâles de *Ph. aethiopicus*, un sinus arrondi est présent dans la partie caudale de l'arcade zygomatique, rostralement à la suture entre les os zygomatique et temporal (Fig. 0.8.). L'aspect en vues dorsale et ventrale est similaire à celui des femelles de *K. majus* (par exemple, le crâne KL 287-1 de Bodo). Chez *Ph. africanus*, le bord ventral du zygomatique est légèrement épaissi médio-latéralement, de manière similaire aux spécimens femelles de *K. afarensis* ou *K. limnetes* (Figs. 0.9., 2.6., & 2.19.).

La morphologie de l'arcade zygomatique semble être un caractère important pour la taxonomie du genre *Kolpochoerus* car il présente des caractéristiques assez différentes entre les sexes et les espèces. Toutes les espèces de *Kolpochoerus* présentent une expansion médio-latérale du zygomatique plus importante que chez *Potamochoerus* ou *Sus* que ce soit chez les

mâles et les femelles. Et les femelles présentent toujours une arcade orientée obliquement au plan sagittal du crâne. La morphologie de l'arcade zygomatique des mâles est la même chez les trois espèces *K. afarensis*, *K. limnetes* et *K. olduvaiensis* : l'expansion latérale est importante et de largeur constante entre les extrémités rostrale et caudale. Combinée à l'orientation transverse de l'arcade par rapport au plan sagittal du crâne, cela confère un aspect carré en vues dorsale et ventrale. Chez le spécimen mâle de Matabaietu et les spécimens mâles et femelles de *K. majus*, l'aspect est nettement différent puisque la protubérance zygomatique est sphérique et de largeur non constante entre les extrémités rostrale et caudale (Figs. 2.8. & 2.19. ; Gilbert, 2008, fig. 11.3.). Cet aspect se retrouve chez le juvénile de *K. olduvaiensis* de Daka (Gilbert, 2008, fig. 11.2). Le spécimen femelle de *K. olduvaiensis* de Peninj (KNM-ZP 650) présente quant à lui une morphologie globalement intermédiaire entre le juvénile et les adultes mâles de la même espèce.

Toit crânien

Chez *Potamochoerus*, la boîte crânienne est relativement longue et basse (Fig. 0.3.). Chez *Hylochoerus*, elle est également longue et basse, mais relativement plus large que chez *Potamochoerus* (Fig. 0.6.). Chez *Phacochoerus*, la boîte crânienne est courte, large et très élevée (Figs. 0.8. & 0.9.). Toutes les espèces de *Kolpochoerus* examinées dont l'anatomie crânienne est connue présentent une boîte crânienne relativement longue et haute, ce qui est également le cas chez *K. paiceae* (Hendey & Cooke, 1985, fig. 2). La seule exception semble être *K. phacochoeroides* qui présente une boîte crânienne également haute, mais plus courte et plus large (Geraads, 2004 ; fig. 1).

La constriction pariétale est définie par le rapport entre la largeur minimale au niveau des lignes temporales (I11) et la largeur au frontal (I10). Un rapport $I11/I10 \cdot 100$ faible est caractéristique d'une constriction pariétale importante, alors qu'un rapport élevé est caractéristique d'une constriction pariétale faible. La constriction la plus faible est observée chez *Hylochoerus* (Fig. 0.6.). Chez ce dernier, le degré de constriction pariétale varie peu intra-spécifiquement. Les spécimens anciens de *Kolpochoerus limnetes* des membres Kaitio de Nachukui et de la partie supérieure du membre Burgi de Koobi Fora (spécimens KNM-WT 17542, KNM-WT 17514, KNM-ER 409 et KNM-ER 3499) montrent une constriction faible (Fig. 2.19.), alors que les spécimens de *K. limnetes* plus avancés de la partie inférieure du membre J de Shungura (OMO 354-10005) et les spécimens de *K. olduvaiensis* des membres L de Shungura (OMO 355-10005) et Okote de Koobi Fora (KNM-ER 772 et KNM-ER 788) présentent une constriction pariétale plus forte (Figs. 2.2., 2.5., & 2.19.). Tous les spécimens

de *K. majus* présentent des constrictions pariétales relativement faibles (e.g., ASB-198-2 dans Geraads et al., 2004a, fig. 9.2.), du même ordre que les spécimens anciens de *K. limnetes*. C'est également le cas du crâne de Matabaietu (MAT-VP-1/5), mais les dommages affectant le crâne ne permettent pas de quantifier la constriction pariétale précisément (Fig. 2.8.). Les deux espèces de *Phacochoerus*, ainsi que l'espèce *K. afarensis*, sont caractérisées par des constrictions pariétales relativement importantes. Cependant, chez *Phacochoerus*, cette constriction importante est due à une largeur au frontal importante, alors que chez *K. afarensis*, le crâne est plus étroit au frontal et les lignes pariétales sont réellement rapprochées. Au sein du genre *Potamochoerus*, le degré de constriction pariétale est très variable à la fois interspécifiquement et intra-spécifiquement. La gamme de variation inclut à la fois des valeurs proches de celles des *K. majus* et *K. limnetes* anciens (constriction pariétale faible de certains *Po. porcus*) et des valeurs proches de celles des *Phacochoerus* (constriction pariétale importante du reste des *Po. porcus* et des *Po. larvatus*) (Figs. 0.3. & 1.1.).

La constriction du pariétal du crâne de *Kolpochoerus paiceae* de Skurwerug, SAM-PQ2166, est plutôt importante (Hendey & Cooke, 1985, fig. 2), comme pour les spécimens de *K. olduvaiensis* (Figs. 2.5. & 2.19.). C'est également le cas du crâne de *K. phacochoeroides* d'Ahl al Oughlam, AaO-3655, bien que la forme de la boîte crânienne soit très différente (Geraads, 2004, fig. 1).

Chez *Hylochoerus*, *Kolpochoerus majus*, *K. limnetes*, et *K. olduvaiensis*, la largeur de la crête nuchale (I12) est aussi importante ou légèrement inférieure à la largeur du frontal aux orbites (I10). C'est également le cas chez *K. paiceae* (Hendey & Cooke, 1985). Chez *K. afarensis* et *Potamochoerus*, le rapport $I12/I10 \times 100$ est plus faible, indiquant que la crête nuchale est relativement plus étroite par rapport au frontal. Chez *Phacochoerus*, le rapport $I12/I10 \times 100$ est nettement plus faible, traduisant une crête occipitale très étroite par rapport à la largeur frontale (Figs. 0.8. & 0.9.). La largeur relativement importante du frontal par rapport au reste du crâne chez *Phacochoerus* accentue cet aspect. Cette morphologie de la boîte crânienne se retrouve chez *Metridiochoerus modestus*, un ancêtre potentiel du genre *Phacochoerus* (Harris & White, 1979 ; Cooke, 1982). De la même manière, chez *K. phacochoeroides*, la crête nuchale est relativement étroite par rapport au frontal élargi (Geraads, 2004, fig. 1).

Chez *Potamochoerus*, le côté latéral de la boîte crânienne, situé ventralement aux lignes temporales, est convexe et la transition entre les bords dorsal et latéral de la boîte crânienne est continue et seulement interrompue par la ligne temporale (Figs. 0.3. & 1.1.). Chez *Hylochoerus* et toutes les espèces de *Kolpochoerus* examinées, le côté latéral de la boîte

crânienne, situé ventralement aux lignes temporales, est plat ou concave, et la rupture entre les bords dorsal et latéral de la boîte crânienne est très nette, les lignes temporales formant une limite nette entre ces deux ensembles (Figs. 0.6., 2.2., 2.5., 2.6., & 2.19.). C'est également le cas chez *K. paiceae* (Hendey & Cooke, 1985, fig. 2).

Chez *Phacochoerus aethiopicus*, la morphologie est globalement plus proche de celle de *Potamochoerus*, mais plus accentuée : les lignes temporales sont peu marquées et très rapprochées, le côté latéral de la boîte crânienne situé latéro-ventralement à la ligne temporale est très arrondi et convexe (Fig. 0.8.). Chez les spécimens âgés de *Ph. africanus* (stade VA), la morphologie est identique à celle de *Ph. aethiopicus*, alors que chez les spécimens plus jeunes, la rupture entre les bords dorsal et latéral de la boîte crânienne est plus nette (Fig. 0.9.).

Chez *Kolpochoerus phacochoeroides*, le côté latéral de la boîte crânienne est de morphologie similaire à celle présente chez *Potamochoerus* (observations d'après Geraads, 2004, fig. 1).

Région occipitale

Toutes les espèces actuelles de suinés africains ont des valeurs absolues de hauteur occipitale (h3) similaires. Les variations de proportions de l'occipital (rapport $h3/112*100$) sont donc principalement liées aux variations de largeur de la protubérance occipitale (112). Chez *Hylochoerus*, l'occipital est relativement large et bas (rapport $h3/112*100$ compris entre 60 et 90) (Fig. 0.6.). Chez toutes les autres espèces fossiles et actuelles examinées, l'occipital présente une hauteur proche ou nettement supérieure à sa largeur (rapport $h3/112*100 > 80$). Au sein de cet ensemble, *Phacochoerus aethiopicus* et *Kolpochoerus majus* ont des occipitaux relativement larges, alors que les autres espèces montrent une variation importante de proportions de l'occipital, allant d'occipitaux larges à des occipitaux plus étroits. Au sein des différentes espèces, la variation de proportions de l'occipital ne semble pas être liée ni au dimorphisme sexuel, ni à l'ontogénie, et est vraisemblablement idiosyncratique.

Le crâne de *Kolpochoerus paiceae* de Skurwerug a un rapport $h3/112*100$ de 116 (d'après Hendey & Cooke, 1985, tab. 1), et est donc compris dans la gamme de variation de *K. limnetes*, *K. olduvaiensis* et *K. afarensis*. Le crâne de *K. phacochoeroides* AaO-3655 présente un occipital aussi large que haut (rapport $h3/112*100$ de 106 d'après les mesures présentées dans Geraads, 2004, tab. 2).

Chez *Hylochoerus*, l'occipital est sub-vertical, orienté à environ 90° de la rangée dentaire jugale (Fig. 0.6.). Chez les différentes espèces de *Kolpochoerus*, l'occipital est relativement plus incliné caudalement en vue latérale. Au sein de *Kolpochoerus*, les

spécimens de *K. olduvaiensis* sont ceux dont l'occipital est le plus incliné alors que l'espèce *K. majus* présente l'occipital le moins incliné, avec une inclinaison plus proche de celle d'*Hylochoerus*. Chez *K. limnetes*, tous les intermédiaires entre *K. majus* et *K. olduvaiensis* sont observés. Chez *Potamochoerus*, certains spécimens ont des occipitaux sub-verticaux comme *Hylochoerus*, alors que d'autres ont des occipitaux plus inclinés, comme certains *Kolpochoerus*. Les spécimens de *Phacochoerus* présentent des occipitaux plus inclinés qu'*Hylochoerus*, mais moins que *K. olduvaiensis*. D'une manière générale, la variation intra-spécifique est importante et ne semble liée ni au dimorphisme sexuel, ni à l'ontogénie.

Basicrâne

Le basicrâne est rarement préservé. Les bulles tympaniques sont fortement développées dorso-ventralement et rostro-caudalement chez *Potamochoerus* et *Hylochoerus*. Chez *Hylochoerus*, elles sont également élargies médio-latéralement. Des bulles tympaniques bien développées et de morphologie similaire sont également observées chez *Kolpochoerus afarensis* (Cooke, 1978a), *K. paiceae* (Hendey & Cooke, 1985), et *K. limnetes* (KNM-ER 3499 et KNM-WT 17514). Chez ces espèces, la bulle tympanique est si développée dorso-ventralement que son extrémité ventrale atteint presque le niveau du processus pyramidal du palatin. Chez *K. majus*, la bulle tympanique est de morphologie similaire mais moins développée dorso-ventralement (KL 6-10 et BOU-VP-1/7).

Chez *Phacochoerus*, les bulles tympaniques sont également bien arrondies chez les individus juvéniles, mais elles s'aplatissent rostro-caudalement pendant l'ontogénie. La partie arrondie est beaucoup moins développée et est restreinte à l'extrémité dorsale de la bulle. L'extrémité ventrale est plate et pointue en forme d'épine.

Chez *Kolpochoerus phacochoeroides*, Geraads (2004) décrit la bulle tympanique comme étant petite, comme chez *Phacochoerus*, et moins allongée que chez *K. majus*.

Les apophyses paroccipitales sont très allongées chez *Phacochoerus*, et plus courtes et robustes chez *Potamochoerus* et surtout *Hylochoerus*. Cette apophyse n'est presque jamais préservée sur les spécimens fossiles. Le crâne de juvénile de *K. olduvaiensis* de Daka (BOU-VP-3/150) est un des seuls spécimens où l'apophyse est complète. Elle est très longue et gracile, et même si ce spécimen n'est pas adulte, l'apophyse était certainement relativement longue chez cette espèce (Gilbert, 2008, fig. 11.2).

Chez les suinés *Hylochoerus*, *Potamochoerus* et *Kolpochoerus*, le basicrâne a la même structure. Le basioccipital et le basisphénoïde forment un ensemble triangulaire allongé

rostro-caudalement dont l'apex contacte le vomer rostralement. En vue ventrale, le vomer apparaît comme une fine crête osseuse, entourée par les os ptérygoïdes.

La structure du basicrâne de *Phacochoerus* est en revanche très différente. Chez *Ph. africanus*, deux dépressions peu profondes appartenant au basisphénoïde sont placées de part et d'autre de la crête du vomer. Rostralement à ces deux dépressions, le basisphénoïde comporte deux foramens importants qui représentent les orifices de sortie de canaux reliant la partie ventrale du sphénoïde à la cavité cérébrale. Cette condition est connue uniquement chez *Ph. africanus* et est observable même chez des individus juvéniles de stade J1. Sa fonction biologique est totalement inconnue. Chez *Ph. aethiopicus*, les deux dépressions sphénoïdales sont extrêmement élargies et profondes. Séparées par une crête du vomer très haute, elles occupent la totalité de la fosse ptérygoïdienne. Les canaux présents chez *Ph. africanus* sont absents (Figs. 0.8. & 0.9. ; Grubb, 1993 ; d'Huart et Grubb, 2005).

Sur le basioccipital des suinés, entre les bords distaux des foramens lacerum, des tubérosités sont généralement présentes, mais peu développées, à l'extrémité rostrale de la crête médiane du basioccipital. Elles sont fortement développées chez certains spécimens âgés de *Phacochoerus* et les spécimens de *Kolpochoerus olduvaiensis*.

2. Denture supérieure

Formules dentaires

Chez *Potamochoerus*, la formule dentaire supérieure est relativement complète : 3I 1C 4-3P 3M. Contrairement à ce qui est indiqué à maintes reprises dans la littérature (Cooke & Wilkinson, 1978 ; Geraads, 2004 ; Arribas & Garrido, 2008 ; Haile-Selassie & Simpson, 2012), la première prémolaire est fréquemment présente chez *Potamochoerus*. Sur l'ensemble des 371 crânes de *Potamochoerus* observés pendant la thèse, j'ai observé un pourcentage de présence de P¹ d'environ 25% chez *Po. porcus* et d'environ 75% chez *Po. larvatus*. La présence la P¹ n'est ni liée au sexe, ni à l'âge (contra Cuddahee, 2008), et elle est fréquemment présente unilatéralement.

Chez *Hylochoerus*, la formule dentaire supérieure est 1I 1C 3-2P 3M. Les incisives supérieures sont réduites à une paire. Bien que la P² soit presque toujours absente chez les spécimens adultes, elle est souvent présente chez les juvéniles et les jeunes adultes. Cas unique chez les suinés, l'éruption de la P⁴ est retardée par rapport au schéma classique : elle a fréquemment lieu après que la M³ soit complètement éruptée et même relativement usée. On observe donc fréquemment des spécimens adultes présentant une rangée dentaire à quatre

dents molariformes, une dP^4 et trois molaires. L'éjection tardive de la dP^4 implique également que de nombreux spécimens adultes présentent un espace vide entre la P^3 et la M^1 car la dP^4 vient de tomber, la P^4 n'étant pas encore éruptée.

Chez *Phacochoerus*, la formule dentaire supérieure est également réduite comme pour *Hylochoerus*. Chez *Ph. africanus*, la formule est : 1I 1C 3-2P 3M. Chez *Ph. aethiopicus*, la réduction des incisives est plus importante : elles sont totalement absentes. La formule est 0I 1C 3-2P 3M. Comme chez *Hylochoerus*, la P^2 est généralement absente à l'âge adulte, mais elle existe chez les juvéniles et les jeunes adultes.

Les espèces fossiles de *Kolpochoerus* présentent différents degrés de réduction de leurs incisives et prémolaires supérieures. Chez *K. afarensis*, la formule dentaire est : 3I 1C 4-3P 3M. D'après Cooke (1978a), la P^1 est présente dans la majorité des spécimens. Chez les spécimens anciens de *K. limnetes*, la formule est 3I 1C 4-3P 3M. La majorité des spécimens ne présentent pas de P^1 . Harris (1983) a signalé un unique spécimen mâle présentant une P^1 très réduite, KNM-ER 212. J'ai également observé une P^1 préservée par son alvéole sur le crâne femelle partiel KNM-ER 1035 de Koobi Fora, et sur le crâne mâle KNM-WT 17542 du membre Kaitio de Nachukui. Le crâne de *K. limnetes* le plus ancien, L 193-109 du membre C de Shungura, présente également une petite P^1 (aussi discuté dans Hendeby & Cooke, 1985). Dans ces trois cas, la P^1 est séparée de P^2 par un diastème de quelques centimètres et est située à proximité de l'alvéole de la canine. Sur l'ensemble des spécimens de *K. limnetes* examinés pendant la thèse, seuls quatre spécimens sur 17 présentaient une P^1 . En revanche, *K. majus* présente dans la grande majorité des cas une formule dentaire complète 3I 1C 4P 3M. Presque tous les spécimens connus ont une P^1 (13 spécimens sur 14 ayant une bonne préservation du maxillaire entre la P^2 et la canine). Le crâne mâle de Daka (BOU-VP-25/107) et un crâne femelle de Bodo (KL 6-10) ne présentent par contre que deux paires d'incisives supérieures. Le crâne de Matabaietu (MAT-VP-1/5) présente lui-aussi une P^1 (Fig. 2.9.) *Kolpochoerus olduvaiensis* présente une formule dentaire plus réduite du type : 2-1I 1C 3-2P 3M. I^2 est réduite. P^2 est fréquemment absente, et quand elle est présente (souvent de manière unilatérale), elle est relativement réduite. Les spécimens de *K. limnetes* de la partie inférieure du membre J de Shungura se rapprochent de *K. olduvaiensis* car ils présentent eux-aussi une P^2 réduite (OMO 354-10005) ou absente (OMO 354-10006) (Fig. 2.3.).

Le crâne de *Kolpochoerus paiceae* de Skurwerug (SAM-PQ2166) présente le même degré de réduction des incisives et des prémolaires que les spécimens de *K. olduvaiensis* (Hendeby & Cooke, 1985, fig. 2) : I^2 et P^2 présentes mais réduites. L'espèce *K. phacochoeroides* présente une P^1 réduite sur la majorité des spécimens (Geraads, 2004).

Proportions générales

Par rapport à la taille globale du crâne, la largeur entre les rangées dentaires jugales est relativement élevée chez *Hylochoerus*, et relativement étroite chez les autres genres. *Kolpochoerus limnetes* et *K. olduvaiensis* présentent les palais les plus étroits relativement à la taille globale du crâne.

La rangée dentaire jugale est longue relativement au crâne chez *Potamochoerus* et *Kolpochoerus*, alors qu'elle est courte chez *Hylochoerus* et surtout *Phacochoerus*. Au sein des *Kolpochoerus*, *K. majus* a une rangée dentaire jugale relativement plus longue que *K. olduvaiensis*. Les genres *Hylochoerus* et *Phacochoerus* présentent un palais relativement large alors que les genres *Potamochoerus* et *Kolpochoerus* ont des palais relativement longs et étroits. Les rangées dentaires jugales sont sub-parallèles chez tous les suinés, à l'exception des spécimens de *K. majus* qui présentent des rangées dentaires jugales divergentes rostralement (caractère aussi mentionné dans Geraads, 2004).

Potamochoerus, *Kolpochoerus limnetes* et *K. majus* sont les suinés qui présentent les séries prémolaires les moins réduites par rapport aux rangées dentaires complètes. La réduction relative des prémolaires par rapport à la rangée dentaire jugale est observable sur les spécimens de *K. olduvaiensis* et surtout chez *Phacochoerus* et *Hylochoerus*. La longueur de la série molaire est fortement corrélée positivement à celle de la rangée dentaire jugale, indiquant que les différences de proportions sont principalement dues à des variations de longueur des molaires. *Potamochoerus*, *K. majus*, la forme de Matabaietu et *K. limnetes* ont des séries molaires relativement courtes, alors que *K. olduvaiensis*, *Hylochoerus* et *Phacochoerus*, les séries molaires sont une contribution relativement plus importante à la longueur totale de la rangée dentaire jugale. Au sein de la lignée *K. limnetes / olduvaiensis*, la taille absolue des prémolaires ne change pas, mais étant donné l'importante augmentation de taille crânienne et de taille des séries molaires, les prémolaires sont de plus en plus réduites relativement à la taille.

Développement des incisives supérieures

Les I^3 , quand elles sont présentes, sont toujours relativement réduites, et de morphologie très simple. Elles sont souvent absentes chez les individus âgés.

Potamochoerus possède trois paires d'incisives supérieures (Fig. 0.3.). Les I^1 et I^2 sont fortement développées. Relativement à la taille du crâne, les I^1 de *Potamochoerus* sont très robustes et hautes. Chez *Phacochoerus africanus* et *Hylochoerus*, seules les I^1 sont présentes,

et sont très réduites par rapport à celles de *Potamochoerus* (Figs. 0.6., 0.8., & 0.9.). Elles sont très basses, et de longueur et largeur réduites.

Chez *Kolpochoerus afarensis*, la forme de Matabaietu, *K. limnetes*, et *K. majus*, les I¹ et I² sont bien développées et ont une morphologie globalement similaire à celles de *Potamochoerus* (Fig. 2.9.). *Kolpochoerus olduvaiensis* présente généralement des I² réduites, mais les I¹ sont bien développées. C'est également ce qui est observé sur le crâne femelle de *K. paiceae* (Hendey & Cooke, 1985, fig. 2). Chez *K. phacochoeroides*, Geraads (2004) décrit les incisives supérieures comme étant réduites par rapport à celles de *Potamochoerus*, *K. limnetes*, ou *K. majus*.

Canine supérieure

Les canines supérieures de *Potamochoerus* sont peu développées, orientées latéralement dans le plan horizontal et légèrement recourbées caudalement (Fig. 0.2.). L'apex est dirigé rostralement et un peu dorsalement. Plusieurs bandes d'émail sont observables, parmi lesquelles la plus développée est positionnée ventralement et est parcourue de nombreux fins sillons de la racine vers l'apex. La section est en forme de triangle arrondi. Les canines supérieures des femelles et des mâles sont de morphologie et d'orientation similaires, les mâles ayant des canines un peu plus développées.

Les canines supérieures de *Kolpochoerus afarensis* sont très réduites. L'alvéole du crâne holotype d'Hadari (AL 147-10) est triangulaire et de très petite taille (Cooke, 1978a). La canine supérieure des femelles de *K. afarensis* est beaucoup plus réduite que celle des femelles de *Potamochoerus*.

MAT-VP-1/5 présente une canine supérieure beaucoup plus développée en longueur et en largeur que *Kolpochoerus afarensis* et *Potamochoerus* (Fig. 2.8.). En vue dorsale, elle est orientée à environ 40°-50° du plan sagittal du crâne. L'apex de la canine est dirigé dorsalement et rostralement. Les bandes d'émail sont bien développées. La section de la canine supérieure est ronde, sans sillons marqués.

Le spécimen mâle de *Kolpochoerus majus*, BOU-VP-25/107 de Daka, présente des canines supérieures fortement développées. La partie basale est orientée légèrement rostralement. Du fait de la forte courbure, l'apex de la canine est orienté dorsalement et légèrement caudalement. En vue dorsale, la canine est approximativement orientée à 90° du plan sagittal du crâne. La canine présente des bandes d'émail bien développées. Entre ces bandes, des sillons donnent à la section un aspect trilobé : deux sillons assez profonds sont

situés dorso-latéralement et ventro-latéralement, un troisième moins marqué est situé ventro-médialement (Fig. 2.19. ; Gilbert, 2008, fig. 11.3.).

Les spécimens femelles de *Kolpochoerus majus* ont une canine supérieure plus courte et moins large. Le spécimen KL 250-1 de Bodo est un des rares crânes à la préserver entièrement. La canine supérieure est orientée ventralement et rostralement, et les sillons entre les crêtes d'émail sont moins développés que sur le spécimen mâle de Daka.

Le crâne KNM-WT 17542 du membre Kaitio de Nachukui est un des rares crânes de mâles de *Kolpochoerus limnetes* à préserver la canine supérieure dans sa totalité. Elle est relativement longue et fine, assez semblable aux canines supérieures d'*Hylochoerus*. Elle est orientée rostralement et légèrement dorsalement. Les sillons entre les bandes d'émail sont observés comme sur le spécimen mâle de *K. majus*, mais sont moins développés.

Les spécimens mâles de *Kolpochoerus olduvaiensis* présentent des canines supérieures extrêmement développées à la fois en longueur et en largeur. Par exemple, le diamètre médio-latéral des canines supérieures des spécimens KNM-ER 788 et OMO 355-10005 est de 42 mm et 63 mm respectivement (voir aussi Cooke, 2007, fig., 9). Les canines supérieures de cette espèce sont orientées à environ 90° du plan sagittal du crâne (Figs. 2.5. & 2.19.). La partie médiane proche de l'alvéole est orientée rostralement, mais la partie apicale pointe dorsalement et caudalement du fait de la très forte courbure des canines. Les sillons entre les bandes d'émail sont profonds. L'apex atteint la hauteur du bord ventral de l'orbite.

Les canines des femelles de *Kolpochoerus limnetes* et *K. olduvaiensis* sont très réduites. Les crânes de *K. limnetes* KNM-ER 1085, KNM-WT 17514, et OMO 354-10005 présentent un petit alvéole triangulaire (diamètre médio-latéral de 13,5 mm pour OMO 354-10005) (Figs. 2.2. & 2.19.). Le crâne KNM-ZP 650 de Peninj a un alvéole de la canine supérieure plus important, mais très réduit comparé à celui des spécimens mâles (Fig. 2.19.).

Chez *Hylochoerus*, la canine supérieure des mâles présente la structure caractéristique des spécimens mâles de *Kolpochoerus limnetes*, *K. majus* et *K. olduvaiensis* avec trois sillons marqués positionnés aux mêmes endroits donnant une section d'aspect trilobé (Fig. 0.6.). Les bandes d'émail sont plus fines que chez *Potamochoerus*. En vue dorsale, les canines supérieures sont orientées à environ 90° de l'axe sagittal du crâne. L'apex de la canine supérieure est dirigé légèrement dorsalement et caudalement, comme chez les spécimens mâles de *K. majus* (BOU-VP-25/107) et de la forme de Matabaietu (MAT-VP-1/5) (Figs. 2.8. & 2.19.). Les spécimens femelles d'*Hylochoerus* présentent une morphologie et une taille de canine supérieure peu différentes de celles des mâles.

Le spécimen femelle de *Kolpochoerus paiceae* SAM-PQ2166 présente des canines relativement réduites, avec des sillons faiblement marqués, et orientées de la même manière que chez *Potamochoerus*, latéralement et sub-horizontalement (Hendey & Cooke, 1985, fig. 2).

Chez *Kolpochoerus phacochoeroides*, les canines sont de taille importante chez les mâles et les femelles. La section est trilobée du fait de la présence de trois sillons bien marqués. Cas unique au sein de *Kolpochoerus*, la canine est dépourvue d'émail chez les spécimens adultes. La canine est très développée en longueur et en largeur. Elle est orientée légèrement rostralement, et fortement dorsalement (Geraads, 2004, fig. 1).

Chez *Phacochoerus*, les canines supérieures sont très fortement développées en longueur et en largeur. Elles sont dépourvues d'émail et présentent trois sillons relativement profonds. La canine est orientée dorsalement et légèrement caudalement (Figs. 0.8. & 0.9.). Chez les femelles, les canines sont très fortement recourbées, et l'apex est orienté vers le côté médian. Chez les mâles, les canines sont moins fortement recourbées et donc orientées plus latéralement.

En termes de taille et de morphologie, le dimorphisme sexuel de la canine est fortement marqué chez *Kolpochoerus limnetes*, *K. majus* et *K. olduvaiensis*. En revanche, il est relativement réduit chez *Potamochoerus*, *Hylochoerus*, *Phacochoerus* et *K. phacochoeroides*.

Prémolaires supérieures

La terminologie dentaire utilisée pour la description des prémolaires supérieures et inférieures est celle de Boisserie et al. (2010b).

Chez *Potamochoerus*, la P² est très simple, et sa partie linguale est toujours dépourvue de cuspide bien développée présente sur les P³ et P⁴. La P³ est de forme rectangulaire arrondie. La cuspide principale, le paracône, est très large labio-lingualement, et elle occupe à la fois le côté labial et la partie mésio-linguale de la dent. Un protocône bien individualisé mais relativement peu développé est situé disto-lingualement et séparé du paracône par une fosse. Le protocône peu développé et la partie mésio-linguale élargie donnent aux P³ une forme caractéristique avec la partie mésiale presque aussi large que la partie distale. La P⁴ présente trois cuspides principales : le paracône (mésio-labial) et le métacône (mésio-distal) sont de taille similaire, et le côté lingual est occupé par un protocône très développé et bien individualisé. Le protocône est de taille égale ou supérieure à chacune des cuspides labiales. Il

est isolé des cingula mésial et distal par des sillons bien formés, et une vallée sagittale profonde le sépare du métacône (Fig. 0.4.).

Les deux genres *Phacochoerus* et *Hylochoerus* sont caractérisés par une P² très réduite et présente uniquement chez les juvéniles et jeunes adultes. Les P³ et P⁴ sont de formes irrégulières, arrondies ou ovales et couvertes de ciment. Leur structure n'est pas discernable jusqu'à ce qu'elles soient usées. *Hylochoerus* montre une P³ qui est assez variable en morphologie, de forme ovale allongée ou plus arrondie. La cuspide principale labiale, le paracône, est bien développée, et toujours complétée par une petite cuspide disto-linguale, séparée du paracône par un sillon. Une autre cuspide située mésio-lingualement est très variable en développement : elle peut être presque inexistante et limitée à un petit bourrelet, ou elle peut être très développée, donnant à la dent une forme arrondie plus large mésialement. La P⁴ d'*Hylochoerus* a généralement une cuspide principale mésio-labiale bien développée, et une cuspide disto-labiale plus petite. Ces deux cuspides correspondent aux paracône et métacône respectivement. Du côté lingual, on observe généralement trois cuspides plus petites. Une de ces cuspides est parfois plus développée et pourrait correspondre au protocône.

Chez *Phacochoerus*, la structure des cuspides des P³ et P⁴ est très différente et il est très difficile d'établir les homologues avec les autres suinés actuels. La P³ est très simple, petite et de forme arrondie. Sur les P⁴ peu usées, le côté labial est généralement occupé par une crête composée de quatre ou cinq petites cuspides accolées les unes aux autres. D'autres cuspides de développement très variable occupent le côté lingual et sont au nombre de deux ou trois. Les cingula mésial et distal peuvent aussi être constitués de petits styles qui font le lien entre les cuspides labiales et linguales. Entre les deux rangées de cuspides labiale et linguale, la vallée sagittale est bien marquée. Au fur et à mesure que la dent s'use, les petites cuspides fusionnent et forment dans un premier temps, deux rides labiale et linguale, puis dans un second temps, un cercle autour de la vallée sagittale (Fig. 0.4.).

La P² montre une forte variation de proportions au sein du genre *Kolpochoerus*. Chez *K. afarensis* et la majorité des spécimens de *K. limnetes*, la P² est très fine labio-lingualement, et elle ne présente pas de développement de cuspides ou de cingula linguaux. Chez *K. olduvaiensis*, quand elle n'est pas absente, la P² est très fine labio-lingualement. En revanche, chez *K. majus*, la partie disto-linguale de la P² est nettement développée, ce qui lui donne un aspect triangulaire rappelant celui des P³ de *K. afarensis*. Contrairement à *Potamochoerus*, le côté mésio-lingual est développé sous forme de petits styles individualisés à partir du cingulum lingual.

Au sein du genre *Kolpochoerus*, les P³ sont plus variables en morphologie que les P⁴. Une cuspid principale (paracône) est située au centre de la couronne sur le bord labial, et des crêtes mésiale et distale complètent le mur labial. Une cuspid disto-linguale (protocône) est également bien développée. Mésialement à cette cuspid, le mésiostyle est variablement développé selon les espèces. Chez *K. afarensis*, le mésiostyle est peu développé et la P³ a une forme triangulaire (Fig. 2.6.). Chez *K. limnetes*, *K. olduvaiensis*, la forme de Matabaietu, et *K. majus*, le mésiostyle est plus fortement développé, ce qui donne à la dent un aspect moins triangulaire et plus trapézoïdal arrondi (Fig. 2.3.). Le développement de la partie mésio-linguale est généralement plus fort chez les spécimens de *K. majus*, ce qui donne un aspect proche de celui des P⁴ de *Kolpochoerus*.

Les P⁴ de *Kolpochoerus* sont peu variables en termes de morphologie, et assez différentes de celles de *Potamochoerus*. Chez les espèces *K. deheinzellini*, *K. afarensis*, *K. limnetes*, *K. majus* et *K. olduvaiensis*, le paracône est le plus développé, et le métacône est de taille un peu inférieure. Du côté lingual, le protocône est bien développé, et il y a également un mésiostyle variablement développé qui est accolé au protocône. Les cingula mésial et distal sont bien développés et constitués de nombreuses petites styles. Les cuspides sont moins bien individualisées que chez *Potamochoerus*. Chez certains spécimens de *K. olduvaiensis*, les cuspides accessoires deviennent plus nombreuses, et le schéma d'usure des cuspides principales est plus complexe. Chez *K. majus*, la structure de la P⁴ est globalement plus simple. Le cingulum mésial est moins développé que chez *K. limnetes* et *K. olduvaiensis*, surtout dans sa partie linguale, ce qui donne un aspect moins large au niveau lingual. Le schéma d'usure des cuspides principales est également plus simple.

Les mesures de longueur et largeur des P³ et P⁴ ne permettent pas de discriminer les différentes espèces. Seules l'espèce *Kolpochoerus deheinzellini* présentent des prémolaires nettement plus petites, mais leurs proportions sont semblables à celles des espèces plus grandes. Comme pour les mesures des troisièmes molaires, la taille des P³ et P⁴ augmente légèrement au sein de *K. limnetes* des membres C à G de Shungura. Les spécimens de *K. olduvaiensis* sont de taille similaire à ceux de *K. limnetes*. Étant donné leur taille crânienne plus importante de *K. olduvaiensis*, cela implique que les P³ et P⁴ sont relativement réduites chez cette espèce par rapport à *K. limnetes*. En moyenne, *K. majus* présente des P² et des P³ plus larges que *K. limnetes*. Au sein de *K. majus*, les spécimens de Daka présentent des P², P³ et P⁴ de taille plus importante et relativement plus étroites que les spécimens plus anciens de Konso, et ceux plus récents de Bodo.

Chez *Kolpochoerus majus*, la forme de Matabaietu, *K. limnetes* et *K. olduvaiensis*, la P³ est plus molariforme (développement de cuspides mésio-linguales) par rapport à *K. afarensis*. Chez *K. afarensis*, *K. limnetes* et surtout *K. olduvaiensis*, la P² est étroite et ne présente pas de cuspides linguales bien développées. Relativement à la taille du crâne, la P² est particulièrement réduite chez *K. olduvaiensis* (quand elle est présente). Chez *K. majus*, la P² et la P³ sont fortement molarisées, et présentent des cuspides linguales bien développées. D'une manière générale, relativement à la taille du crâne, *K. majus* présente la série prémolaire la plus développée. Chez *K. paiceae*, la morphologie et la taille des P², P³ et P⁴ est similaire à celle observée chez *K. olduvaiensis* (Hendey & Cooke, 1985).

Les P² de *Kolpochoerus phacochoeroides* sont réduites en tailles absolue et relative par rapport à celles de *K. limnetes*, *K. majus* ou *Potamochoerus* (Geraads, 2004). Les P³ sont courtes, avec des cuspides accessoires mésio-linguales bien développées qui donnent un aspect très arrondi. D'une manière générale, les cuspides des prémolaires supérieures de cette espèce sont peu développées labio-lingualement, et les fosses sont bien individualisées, alors que chez les espèces d'Afrique orientale, les cuspides sont larges labio-lingualement et les fosses sont réduites à des sillons peu profonds (Geraads, 1993). Du côté lingual, le protocône est situé plus mésialement que chez les autres espèces de *Kolpochoerus*, en face du paracône. Les styles distaux sont bien développés, et la fovéa disto-linguale est située entre ces styles et le protocône mésial (Geraads, 1993, 2004). Au contraire, chez les autres espèces de *Kolpochoerus* d'Afrique orientale, le côté lingual des P⁴ est occupé par un protocône central très développé, et les styles distaux sont réduits ou confondus avec le cingulum distal.

D'après Geraads (1993, 2004), les espèces endémiques à l'Afrique septentrionale *Kolpochoerus maroccanus* et *K. phacochoeroides* présentent une P⁴ particulière puisque une fovéa postéro-linguale est présente sur la quasi-totalité des spécimens de *K. phacochoeroides* d'Ahl al Oughlam (Geraads, 1993, 2004), et sur l'holotype de *K. maroccanus* (Ennouchi, 1954). Cette fovéa n'est pas présente sur les spécimens des espèces d'Afrique orientale examinés pendant cette thèse. Cependant, Echassoux et al. (2004) décrivent un spécimen de Fejej (daté à environ 2,3 Ma-2,1 Ma) attribué à *K. limnetes*, et qui présente une fovéa disto-linguale réduite. D'après Echassoux et al. (2004, fig. 41), cette fovéa semble beaucoup moins développée et surtout placée plus distalement par rapport aux spécimens illustrés par Geraads (2004).

La P³ et la P⁴ de l'holotype de *Kolpochoerus maroccanus* (Ennouchi, 1954, fig. 2) sont proches en morphologie de celles de *K. phacochoeroides* : les cuspides labiales sont compressées labio-lingualement et les vallées sagittales sont bien définies. Les cingula sont

composés de nombreux petits styles, ce qui donne à la couronne un aspect beaucoup plus complexe que les prémolaires des espèces de *Kolpochoerus* d'Afrique orientale. Cette morphologie est également observée sur les spécimens de *Metridiochoerus shawi* de Makapansgat (Bender, 1992).

Molaires supérieures

Les M^1 et M^2 présentent le même aspect morphologique que la partie mésiale des M^3 . Les tailles et les proportions (rapport largeur/longueur) ne montrent pas de tendances temporelles nettes. Les espèces *Kolpochoerus deheinzeli* et *K. afarensis* ont des M^1 et M^2 larges relativement à leur longueur. Au sein des espèces *K. majus*, *K. limnetes* et *K. olduvaiensis*, les proportions des M^1 et M^2 sont variables et comprennent des spécimens relativement larges comme les espèces *K. deheinzeli* et *K. afarensis*, et des spécimens relativement étroits. Les tailles similaires des M^1 et M^2 chez des individus de taille crânienne assez différente indique que la série molaire mésiale (M^1 - M^2) est relativement réduite chez les spécimens plus récents, de taille crânienne importante, en particulier pour *K. olduvaiensis*.

Les M^3 de *Kolpochoerus deheinzeli* et *K. afarensis* sont très simples, courtes et brachyodontes. À partir de la section inférieure du membre C de Shungura, l'allongement des M^3 est notable au sein de l'espèce *K. limnetes*. Du membre C au membre L, l'allongement est relativement constant et le placement d'une limite basée sur la longueur entre la forme ancienne *K. limnetes* et la forme avancée *K. olduvaiensis* est nécessairement arbitraire. L'hypsodontie augmente légèrement des membres C à G. À partir du membre G, les spécimens de *K. limnetes* présentent des couronnes plus élevées, et également un collet qui s'incline vers les racines dans la partie distale de la dent. Une inclinaison du collet et une hypsodontie plus importantes sont observées chez les spécimens du membre L. Le schéma d'usure des cuspides présente un bord latéral arrondi chez les plus anciens *K. limnetes*, et à partir des membres G/H, le schéma d'usure devient plus complexe et son bord latéral plus rectiligne. L'émail devient plus fin, plus rugueux, et couvert de ciment.

Chez *Kolpochoerus majus*, la taille et la complexité des M^3 augmente également au cours du temps, mais de manière beaucoup moins importante que dans la lignée *K. limnetes* / *olduvaiensis*. L'hypsodontie augmente également légèrement au cours du temps, mais n'atteint jamais le niveau de *K. olduvaiensis*. L'inclinaison du collet reste très faible. L'émail est relativement plus épais que pour *K. limnetes* et *K. olduvaiensis*, et la forme du schéma d'usure est plus simple, plus arrondie et compressée mésio-distalement ce qui donne un aspect bunolophodonte. Les spécimens de Matabaietu présentent la même forme de schéma d'usure

des cuspides que *K. majus* (Figs. 2.9. & 2.10.). Cet aspect bunolophodonte se retrouve aussi, mais de manière plus accentuée chez *Hylochoerus meinertzhageni* (Fig. 0.4.). Les spécimens anciens de *K. majus* de Konso sont peu hypsodontes (Suwa et al., 2003), et leur émail est lisse, indiquant une absence de ciment (Suwa et al., 2003, fig. 3). C'est également le cas des spécimens de Matabaietu (Fig. 2.9.). Les spécimens de *K. majus* plus récents de Daka, Asbole, et Bodo présentent tous un émail rugueux (indiquant une présence vraisemblable de ciment) et une hypsodontie plus importante.

Les tailles et proportions des molaires de *Kolpochoerus paiceae* sont identiques à celles de *K. olduvaiensis* (Singer & Keen, 1955 ; Keen & Singer, 1956 ; Hendey & Cooke, 1985). Le schéma d'usure des cuspides des molaires (bord latéral rectiligne) et l'inclinaison importante du collet dans la partie distale des troisièmes molaires sont également semblables chez ces deux espèces.

Chez *Kolpochoerus phacochoeroides*, les molaires supérieures ont une morphologie sensiblement différente des autres espèces de *Kolpochoerus*. Le schéma d'usure des cuspides principales est rectiligne sur le bord latéral par rapport à *K. limnetes*. Les piliers latéraux des molaires sont aplatis et des sillons verticaux peu profonds sont visibles sur leur côté. Le collet est incliné dans sa partie distale et la couronne des molaires est relativement haute par rapport à *K. limnetes*. De nombreuses cuspides accessoires sont présentes, mais elles sont mal individualisées par des sillons peu profonds. Le score de complexité des M³ est d'environ 2,75 (estimé sur 4 spécimens d'après Geraads, 1993, pl. 2). Malgré des tailles (longueurs et largeurs) similaires, le score de complexité est plus faible que chez les spécimens de *K. limnetes* (qui ont des scores de complexité compris entre 3 et 4 pour la période entre 2,5 Ma et 2 Ma).

L'holotype de *Kolpochoerus maroccanus* (Ennouchi, 1954, fig. 2 (dessin) ; Geraads, 2010, fig. 4 (photographie)) comprend une M³ subcomplète. Son score de complexité est de 3,25. De nombreux piliers accessoires sont visibles dans la partie distale du côté labial. Le bord latéral des cuspides principales est relativement aplati.

Une autre M³ complète a été attribuée à *Kolpochoerus maroccanus* par Geraads (2002, 2010). Elle provient du niveau L de la carrière Thomas au Maroc, site dont l'âge est estimé à environ 1 Ma par magnétostratigraphie et datation OSL (Sahnouni & Made, 2009). Cette molaire présente cependant une morphologie assez différente de celle de l'holotype de *K. maroccanus* (contra Geraads, 2002, 2010). En particulier, le bord latéral des piliers principaux est clairement plus arrondi, et les cuspides principales sont moins compressées labio-latéralement par rapport à l'holotype de *K. maroccanus* (Ennouchi, 1954). Son score de

complexité est de 3, et elle est dépourvue de styles accessoires (endostyles et ectostyles). Ce spécimen a une morphologie et une taille proche des spécimens de *K. limnetes* (des membres C à G) ou des *K. majus* de Daka d'Afrique orientale. Il est difficile de conclure avec certitude de l'attribution taxonomique de ce spécimen sans l'étudier directement, mais il pourrait s'agir du seul spécimen de *Kolpochoerus majus* d'Afrique septentrionale. Il est considéré comme tel dans Sahnouni & Made (2009).

3. Mandibule

Région symphysaire

Les symphyses mandibulaires sont caractérisées par deux grands types de proportions : les symphyses relativement étroites (rapport $l_3/L_3*100 < 85$) et celles relativement larges (rapport $l_3/L_3*100 > 85$ élevé). Ce rapport est légèrement corrélé négativement à la longueur symphysaire : au sein de chaque espèce, les symphyses plus longues (généralement celles des mâles) sont relativement plus étroites en proportions. En valeurs absolues, les symphyses mandibulaires des mâles sont à la fois plus larges et plus longues, mais la différence de longueur est proportionnellement plus importante que la différence de largeur, d'où des symphyses de proportions plus étroites chez les mâles que chez les femelles. Cela est vraisemblablement lié au développement plus important dans canines inférieures chez les mâles. La symphyse relativement plus allongée aurait une fonction biomécanique permettant de résister aux forces subies par les canines pendant les combats.

Les spécimens de *Potamochoerus*, de *Kolpochoerus afarensis*, les femelles de *K. limnetes*, et le spécimen MAT-VP-1/5 de Matabaïetu, présentent des symphyse étroites et longues ($l_3/L_3*100 < 85$) (Figs. 0.3., 1.1., 2.7. & 2.8.).

Les spécimens de *Phacochoerus*, *Hylochoerus*, *Kolpochoerus majus*, et les mâles de *K. limnetes* ont des symphyses relativement larges (rapport $l_3/L_3 * 100 > 85$). Les proportions les plus larges sont observées chez *Phacochoerus* (Figs. 0.8. & 0.9.). La largeur relative de la symphyse décroît de *Phacochoerus* à *K. limnetes* en passant par *K. majus* et *Hylochoerus* (Figs. 0.6. & 2.11.). les spécimens mâles de *K. limnetes* présentent toutefois des symphyses plus larges que celles du premier groupe à symphyses étroites.

La longueur relative de la symphyse par rapport à celle de la mandibule réduite (symphyse et corps mandibulaires) est fortement corrélée à la longueur absolue de la symphyse. Le rapport L_3/L_2*100 est sexuellement dimorphique : les mâles ont des rapports

élevés, c'est-à-dire des symphyses mandibulaires relativement longues par rapport à la mandibule réduite, alors que les femelles ont des symphyses mandibulaires relativement courtes.

L'angle de l'arcade incisive est élevé (angle $i > 40^\circ$) (Tab. 1.3.) chez la majorité des *Potamochoerus*, *Kolpochoerus afarensis*, et les spécimens femelles de *K. limnetes*, et leur arcade incisive est caractérisée comme étant pointue (Figs. 0.3., 1.1., & 2.7.). Chez *Phacochoerus africanus*, *Hylochoerus*, quelques spécimens mâles de *Potamochoerus*, et les spécimens mâles de *K. limnetes*, la valeur de l'angle i est intermédiaire (comprise entre 25° et 40°) (Figs. 0.6. & 0.9). Les spécimens de *Ph. aethiopicus* et de *K. majus* présentent les valeurs de l'angle i les plus faibles (angle $i < 25^\circ$) (Figs. 0.8. & 2.11.). Dans ces deux derniers ensembles, l'arcade est caractérisée comme plate et très plate respectivement. L'unique spécimen de Matabaietu a une valeur d'angle i de 26° , et est entre les catégories plate et très plate (Fig. 2.8.). Chez *K. phacochoeroides*, le spécimen Aao-3478 a une arcade incisive clairement pointue (angle i estimé à 46° d'après Geraads, 2004, fig. 2). Le spécimen femelle de *K. paiceae* de Skurwerug (SAM-PQ2166) présente une arcade incisive intermédiaire entre pointue et plate (angle i estimé à 40° d'après Hendey & Cooke, 1985, fig. 6). Un autre spécimen de *K. paiceae* provenant du site d'Elandsfontein est probablement un mâle (canine plus développé, symphyse plus longue) et son arcade incisive est plus plate (angle i estimé à 30° d'après Hendey & Cooke, 1985, fig. 13).

Toutes les espèces de *Kolpochoerus* examinées présentent des symphyses dont l'axe d'allongement principal est relativement proche de l'horizontale. C'est également le cas chez le spécimen ARI-VP-2/60 de *K. millensis* (Haile-Selassie & Simpson, 2012, fig. 4) et les spécimens de *K. paiceae* SAM-PQ2166 et SAM-PQ-E20928 (Hendey & Cooke, 1985, figs. 6 & 13). L'infradentale (point rostro-médian entre les incisives centrales inférieures) est situé ventralement au plan des rangées dentaires jugales (Figs. 2.7., 2.8., & 2.11.). Ainsi, les incisives inférieures chez *Kolpochoerus* sont orientées relativement horizontalement en vue latérale.

Chez les femelles d'*Hylochoerus*, l'inclinaison de la symphyse est similaire à celle des *Kolpochoerus*, et l'infradentale est positionné ventralement au plan des rangées dentaires jugales. Chez les mâles d'*Hylochoerus*, la symphyse est plus inclinée en vue latérale, et l'infradentale est situé plus dorsalement, presque au niveau du plan des rangées dentaires jugales (Fig. 0.6.).

Chez *Phacochoerus*, l'inclinaison de la symphyse est similaire à celle des *Kolpochoerus* (Figs. 0.8. & 0.9.). Chez *Potamochoerus*, le point infradentale est positionné un

peu ventralement au niveau des rangées dentaires jugales, de manière intermédiaire entre les femelles et les mâles d'*Hylochoerus*. En revanche, à la différence de ces derniers, les incisives inférieures (I₁ et I₂) sont très développées et l'apex de leur couronnes est orienté vers la face dorsale (Figs. 0.3. & 1.1.).

Corps mandibulaire

D'une manière générale, le degré de robustesse du corps mandibulaire est sexuellement fortement dimorphique. L'épaisseur médio-latérale du corps mandibulaire au niveau de la M₁ est corrélé positivement avec d'autres mesures qui discriminent les mâles et les femelles comme la longueur de la symphyse mandibulaire ou le diamètre de la canine inférieure.

Chez *Potamochoerus*, le corps mandibulaire n'est pas particulièrement épais au niveau de la M₁. Cependant, comme l'os dentaire est très fin médio-latéralement au niveau des prémolaires, cela donne un aspect gonflé au corps mandibulaire au niveau des molaires (Fig. 0.3.). Chez *Kolpochoerus* et *Hylochoerus*, le corps mandibulaire est relativement plus épais que chez *Potamochoerus* au niveau des prémolaires (Figs. 0.6., 2.8., & 2.11.). Chez *Hylochoerus*, le gonflement au niveau des molaires est peu marqué, ce qui donne une épaisseur médio-latérale du corps à peu près constante entre les parties rostrale et caudale (Fig. 0.6). Au contraire chez *Kolpochoerus*, le corps est non seulement relativement épais au niveau des prémolaires, mais il présente également un gonflement très accentué au niveau des molaires, généralement le plus épais au niveau de la jonction entre M₂ et M₃ (Figs. 2.8. & 2.11.). Cette caractéristique est sexuellement fortement dimorphique, et les spécimens aux corps les plus épais médio-latéralement correspondent vraisemblablement à des mâles.

Le rapport entre la largeur de M₃ et l'épaisseur médio-latérale du corps mandibulaire au niveau de la jonction M₂-M₃ indique une augmentation du gonflement mandibulaire au sein de *Kolpochoerus limnetes* vers 2 Ma. Les spécimens de *K. limnetes* plus récents que 2 Ma, et ceux de *K. olduvaiensis* ont des corps mandibulaires relativement plus gonflés médio-latéralement que les spécimens plus anciens de *K. limnetes* et ceux de *K. afarensis*. Les spécimens de *K. majus* présentent des gonflements importants tout au long de leur histoire évolutive, avec cependant une variation très importante sans doute liée au dimorphisme sexuel. Les femelles de *K. majus* (identifiées par des canines plus petites et une symphyse mandibulaire plus courte) présentent des corps mandibulaires plus fins. La mandibule de Matabaietu montre également un gonflement important, semblable à celui des spécimens mâles de *K. majus* (Fig. 2.8. & 2.11.).

Branche montante

La branche montante de la mandibule est très rarement fossilisée du fait de la fragilité et la finesse de l'os formant le bord gonial et le processus coronoïde. Chez *Phacochoerus*, la branche montante est très allongée dorso-ventralement. Les bords rostraux et caudaux sont sub-parallèles et inclinés caudalement en vue latérale. Le processus coronoïde est réduit et positionné ventralement au condyle mandibulaire, et la fosse sigmoïde est asymétrique (Figs. 0.8. & 0.9.). Chez tous les autres genres, la branche montante est beaucoup moins haute dorso-ventralement, et moins inclinée caudalement (Figs. 0.3., 0.6., 1.1., 2.8., & 2.11.).

Chez *Potamochoerus*, le processus coronoïde est bien développé et positionné dorsalement au condyle mandibulaire. La fosse sigmoïde est légèrement asymétrique (Fig. 0.3.). Chez *Hylochoerus*, le processus coronoïde est positionné légèrement dorsalement au condyle mandibulaire. La fosse sigmoïde est symétrique et allongée rostro-caudalement (Fig. 0.6.).

Chez *Kolpochoerus limnetes*, le processus coronoïde et le condyle mandibulaire sont approximativement positionnés au même niveau, et la fosse sigmoïde est symétrique. L'orientation de la branche montante est similaire à celle de *Potamochoerus* et d'*Hylochoerus* mais elle relativement plus haute dorso-ventralement.

Chez la forme de *Kolpochoerus* de Matabaietu, le processus coronoïde est légèrement ventral au condyle mandibulaire et il est bien développé, plus que chez *K. limnetes*, ce qui donne une fosse sigmoïde d'aspect plus profond. Cette dernière est symétrique. Les bords rostral et caudal de la branche sont approximativement à la verticale des corps mandibulaires (Fig. 2.8.). La même morphologie se retrouve chez *Kolpochoerus majus* (le spécimen de la localité BOU-A10 de la partie inférieure du membre Herto) (Fig. 2.11.).

4. Denture inférieure

Formules dentaires

Chez *Potamochoerus*, la formule dentaire inférieure est : 3I 1C 3P 3M. Sur les 371 spécimens examinés, un seul spécimen présentait une P₁. La formule dentaire inférieure d'*Hylochoerus* est 3-2I 1C 2P 3M. Les I₃ sont fréquemment absentes. Bien que la P₃ soit presque toujours absente chez les spécimens adultes, elle est souvent présente chez les juvéniles et les jeunes adultes. Chez *Phacochoerus*, la formule dentaire inférieure est réduite comme pour *Hylochoerus*. *Phacochoerus africanus* présente la formule suivante : 3I 1C 2P 3M. Chez *Ph. aethiopicus*, la réduction des incisives est plus importante : les trois paires

d'incisives inférieures sont présentes sous une forme vestigiale et n'éruptent pas à travers la gencive du vivant de l'animal. D'un point de vue fonctionnel, elles sont considérées comme étant absentes. La formule dentaire inférieure fonctionnelle est donc : 0I 1C 2P 3M. Comme chez *Hylochoerus*, la P₃ est généralement observable chez les juvéniles et les jeunes adultes, mais absente chez les adultes plus âgés.

Chez *Kolpochoerus afarensis*, la formule dentaire inférieure est : 3I 1C 4-3P 3M. D'après Cooke (1978), la P₁ est observable sur une partie des spécimens de Hadar. Les deux spécimens examinés de Maka (MAK-VP-1/77 et MAK-VP-1/88) ne présentent pas de P₁ (Fig. 2.7.). Chez les spécimens de *K. majus*, et la forme de Matabaietu, la formule est 3I 1C 3P 3M. Chez quelques spécimens de *K. limnetes*, la P₂ est absente (par exemple, KNM-ER 6, KNM-ER 3256, et KNM-ER 3266). Aucun spécimen examiné ne présente de P₁. *Kolpochoerus olduvaiensis* présente une série prémolaire plus réduite et la formule dentaire inférieure est : 3I 1C 2P 3M. Chez les spécimens de *K. olduvaiensis* provenant d'Olduvai (Leakey, 1942, 1958), du membre Daka de Bouri (Gilbert, 2008), et de Buia en Erythrée (Martinez-Navarro et al., 2004), la P₂ est absente.

La mandibule de *Kolpochoerus paiceae* de Skurwerug SAM-PQ2166 présente également une série prémolaire réduite composée uniquement des P₃ et P₄ (Hendey & Cooke, 1985, fig. 6), et c'est également le cas de SAM-PQ-E20928, un autre spécimen mandibulaire de *K. paiceae* provenant d'Elandsfontein (Hendey & Cooke, 1985, fig. 13). Chez *K. phacochoeroides*, la P₂ est très réduite et absente chez les spécimens âgés (Geraads, 2004).

Développement des incisives inférieures

À l'exception de *Phacochoerus aethiopicus*, les espèces examinées présentent généralement trois paires d'incisives inférieures. Les I₃ sont toujours très petites et de morphologie très simple. Elles sont souvent absentes chez les individus âgés.

Chez *Potamochoerus* et *Kolpochoerus afarensis*, les couronnes de I₁ et I₂ sont parallèles, et I₂ est l'incisive la plus longue (Figs. 0.3., 1.1., & 2.7.). Les quatre incisives centrales forment une sorte de « peigne ». Chez *Potamochoerus*, ces incisives sont très allongées, orientées obliquement au plan horizontal, et leur apex est dirigé dorsalement (Figs. 0.3. & 1.1.). Chez *K. afarensis*, les incisives inférieures I₁ et I₂ sont de longueur plus réduite, et sont orientées plutôt sub-horizontalement (par exemple, le spécimen de Maka MAK-VP-1/77 : Fig. 2.7.).

Chez *Kolpochoerus limnetes*, *K. olduvaiensis*, *K. majus* et la forme de Matabaietu, la I₂ est plus courte, et implantée obliquement à la I₁ (son apex converge médialement) (Figs.,

2.8. & 2.11.). La même disposition se retrouve chez *K. paiceae* (Hendey & Cooke, 1985). Chez *Hylochoerus*, *Phacochoerus africanus*, et *Kolpochoerus phacochoeroides*, les incisives inférieures sont encore plus réduites en taille (Figs. 0.6. & 0.9).

Canines inférieures

Chez *Potamochoerus*, les canines inférieures sont peu développées en longueur. Leur section est de type intermédiaire entre scrofique (facette distale plus importante que la facette labiale : Made, 2010) et verrucose (facette distale moins importante que la facette labiale : Made, 2010).

Chez *Kolpochoerus afarensis*, la canine inférieure est de type verrucose (contra Geraads, 2004). Par rapport à tous les autres suinés africains, sa section a un aspect triangulaire relativement plus fermé, du fait d'une compression médio-latérale plus importante (Fig. 2.7. ; Cooke, 1978a).

Toutes les espèces de *Kolpochoerus* plus récentes que *K. afarensis*, présentent des canines inférieures de type verrucose. Leur section forme un triangle plus ouvert. La forme de Matabaietu, les spécimens femelles de *K. majus*, *K. limnetes*, *K. olduvaiensis* et *K. paiceae* présentent des canines inférieures peu développées en longueur, comme chez *Potamochoerus* (Fig. 0.2., Hendey & Cooke, 1985). En revanche, les mâles de *K. majus*, *K. limnetes* et *K. olduvaiensis* présentent des canines inférieures très développées en longueur et en largeur (Fig., 2.11. ; Leakey, 1942, 1958 ; Harris, 1983 ; Gilbert, 2008).

Prémolaires inférieures

Les prémolaires inférieures des suinés sont labio-lingualement comprimées et leur couronne est haute, ce qui leur donne un aspect en lame. En vue occlusale, la forme de la P₄ est trapézoïdale, avec la partie distale généralement la plus large.

Chez *Potamochoerus*, la P₂ est réduite, simple et labio-lingualement comprimée, parfois absente. La P₃ et la P₄ sont d'aspect rectangulaire, la différence de largeur entre parties distale et mésiale étant faible. Ces prémolaires sont relativement robustes, peu hautes par rapport à leur largeur (Fig. 0.4.).

Chez *Hylochoerus*, comme les prémolaire supérieures, les inférieures sont couvertes de cément. La P₃ est réduite à une petite cuspide ronde et généralement tombe avant l'âge adulte. La P₄ est une dent de structure simple, conique, avec une cuspide principale et une crête reliant cette cuspide à la partie distale. Dans certains cas, la dent est un peu plus complexe et la structure « classique » de la P₄ des suinés devient reconnaissable, avec l'individualisation

d'une cuspide linguale opposée à la cuspide principale labiale, et deux sillons distaux entre ces cuspides et la partie distale.

Chez *Phacochoerus*, les P₃ et P₄ sont également recouvertes de ciment. La P₃ est généralement absente. Elle est très réduite, simple et constituée d'une unique cuspide arrondie. La P₄ est triangulaire en vue occlusale et constituée d'une cuspide principale mésiale, et de deux cuspides distales plus petites (Fig. 0.4.). Comme chez *Hylochoerus*, le développement de cette dent est assez variable, mais sur certains individus, des sillons sont visibles et la structure « classique » de la P₄ est reconnaissable.

Chez *Kolpochoerus afarensis*, les prémolaires sont fines labio-lingualement et hautes, ce qui leur donne un aspect en lame beaucoup plus prononcé que chez *Potamochoerus* ou les autres espèces de *Kolpochoerus* plus récentes. La P₂ est simple mais moins réduite que chez *Potamochoerus* : la différence de taille entre P₂ et P₃ est moins importante. La P₃ est similaire à la P₄, mais en légèrement plus simple et plus petite. Contrairement à *Potamochoerus*, la partie distale de la P₄ est visiblement plus large que la partie mésiale (Fig. 2.7.).

Chez les espèces plus récentes de *Kolpochoerus*, les prémolaires inférieures sont plus robustes relativement à *K. afarensis*. Chez *K. limnetes*, *K. majus* et la forme de Matabaietu, en vue occlusale, la forme est rectangulaire, les parties mésiale et distale étant élargies comme chez *Potamochoerus*. La P₂ est très réduite et simple, labio-latéralement compressée, et parfois absente. La P₃ est similaire à P₄ mais plus réduite (Figs. 2.9. & 2.11.). Chez *Kolpochoerus olduvaiensis*, P₂ est toujours absente, et P₃ est réduite et simplifiée (Leakey, 1942, 1958 ; Martinez-Navarro et al., 2004). C'est également le cas des spécimens de *K. paiceae* (Hendey & Cooke, 1985).

Chez *Kolpochoerus phacochoeroides*, les prémolaires inférieures sont de manière générale plus réduites que chez *K. limnetes* et *K. majus*. Les P₂, P₃ et P₄ sont de forme ovoïdes, et non rectangulaires. Les P₂ sont très réduites, monocuspides et absentes chez certains individus âgés. Les P₃ sont de taille relativement réduite par rapport à celles de *K. limnetes*. Les P₄ sont sensiblement plus fines dans leur partie mésiale par rapport à la partie distale (Geraads, 1993, 2004).

Molaires inférieures

Comme pour les molaires supérieures, les analyses métriques sur les M₁ et M₂ n'ont pas révélé de changements de taille au cours du temps, ce qui indique tout de même une diminution de leur taille relativement à la taille crânienne (qui augmente au cours du temps au sein de la lignée *Kolpochoerus limnetes / olduvaiensis*).

Les comparaisons effectuées sur les molaires supérieures sont également valables pour les molaires inférieures. Les changements décrits sur les M³ sont également observables sur les M₃, mais l'amplitude des changements de taille et de morphologie de ces dernières est plus importante. C'est la raison pour laquelle les M₃ sont plus diagnostiques et plus utiles en biostratigraphie (Harris & White, 1979).

Au sein de la lignée *K. limnetes / olduvaiensis*, la transition morphologique majeure a lieu entre la partie inférieure du membre J et le sommet du membre J ou la base du membre K de Shungura, entre 1,61 Ma et 1,55 Ma (Fig. 2.18.). Les spécimens de la partie inférieure du membre J présentent déjà le schéma d'usure à bord latéral rectiligne caractéristique des spécimens hypsodontes attribués à *K. olduvaiensis*. L'inclinaison du collet dans la partie distale de la M₃ est plus marquée que chez les spécimens antérieurs, mais moins marquée que ceux plus récents de la partie supérieure du membre J (Fig. 2.20.).

Les spécimens de la partie supérieure du membre J sont nettement plus hypsodontes que ceux de la partie inférieure du membre J et du membre H. Le collet est fortement incliné dans sa partie distale (particulièrement visible sur les spécimens fortement usés, comme F 413-19). L'acquisition d'un émail rugueux et de ciment sont associés à ce changement d'hypsodontie (Fig. 2.20.).

Les molaires inférieures de *Kolpochoerus phacochoeroides* présentent le même schéma que les molaires supérieures. Le score de complexité des M₃ est compris entre 3,75 et 4,25, ce qui est similaire aux valeurs des spécimens contemporains de *K. limnetes*. Le schéma d'usure des piliers latéraux est rectiligne, des sillons sont visibles sur les faces latérales des cuspidés, et de nombreux styles sont présents (Geraads, 1993, 2004). Les M₃ sont relativement hypsodontes par rapport à celles spécimens contemporains de *K. limnetes* contemporains.

Chaid-Saoudi et al. (2006) ont attribué trois M₃ provenant du site de Mansourah, (Algérie) à l'espèce *Kolpochoerus cf. maroccanus*. D'après ces auteurs, ces M₃ sont dans les gammes de longueur des spécimens des membres G de Shungura, et des membres de Burgi (partie supérieure) et KBS de Koobi Fora. Ils observent que les M₃ de même taille dans le bassin du Turkana sont plus complexes et plus hypsodontes que celles de Mansourah, et que celles de complexité similaire sont plus petites. Ils en concluent donc que malgré la similarité globale de morphologie, les spécimens de *Kolpochoerus* de Mansourah n'appartiennent pas à *K. limnetes* (Chaid-Saoudi et al., 2006).

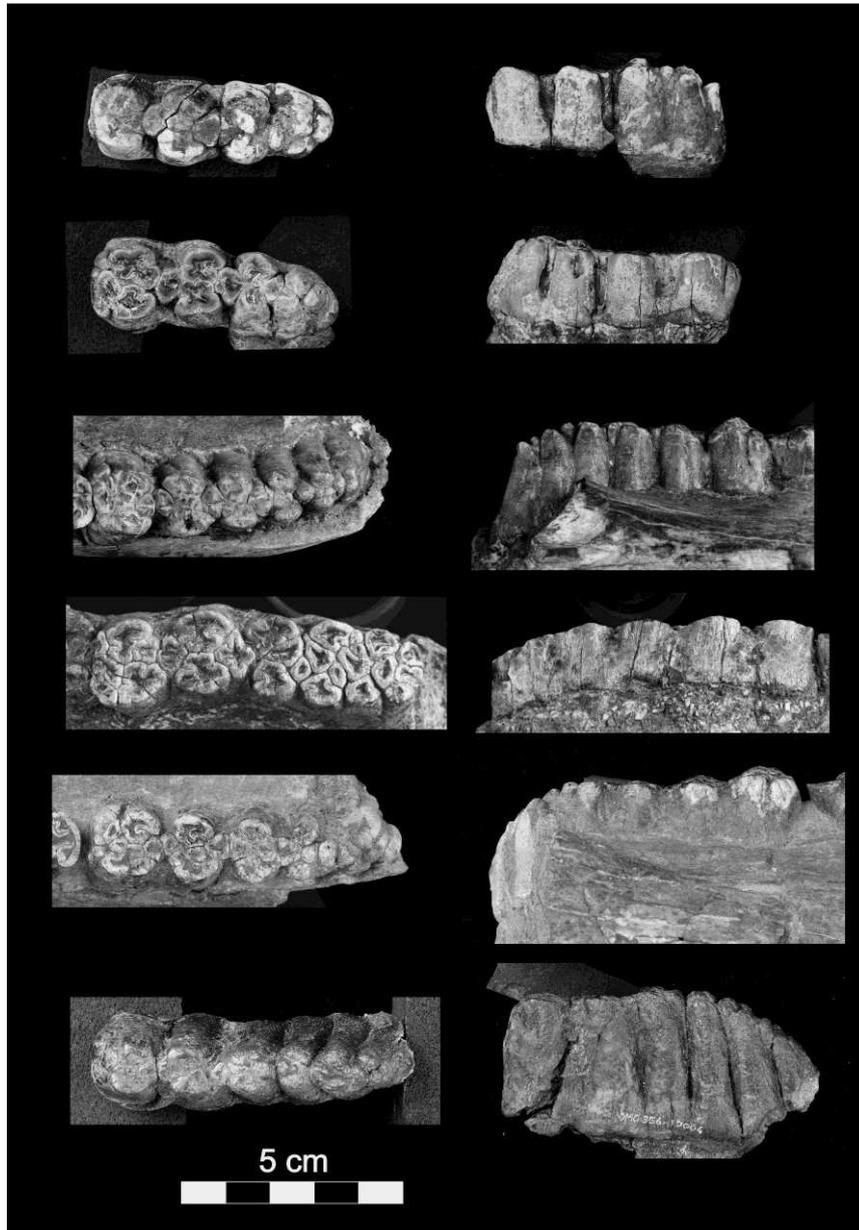


Figure 2.20. Changements morphologiques des M₃ au sein de la lignée *K. limnetes / olduvaiensis* illustrés avec des spécimens de la formation de Shungura. De haut en bas, vues occlusales (à gauche) et latérales (à droite) des spécimens OMO 351-10018 (M₃ droite, membre H), OMO 354-10004 (M₃ gauche, partie inférieure du membre J), P 994-11 c (M₃ droite, partie supérieure du membre J ou partie basale du membre K), F 413-19 (M₃ gauche, membre L), OMO 351-10003 (M₃ droite, membre L) et OMO 356-10004 (M₃ droite, membre L).

Leurs analyses ne tiennent pas compte de la forte variation de ces variables au sein de chaque unité stratigraphique. Par exemple, dans le membre F de Shungura, le score de complexité des spécimens de *K. limnetes* est compris entre 3,5 et 4,5. Cette même gamme de variation est observée au sein du genre actuel *Potamochoerus* (Fig. 1.4.) Le score de complexité des spécimens de Mansourah est de 4 (d'après Chaid-Saoudi et al., 2006, fig. 2). La longueur des spécimens de complexité équivalente dans le bassin du Turkana est comprise

entre 42 mm et 56 mm. Les spécimens de Mansourah mesurant environ 57 mm de long (moyenne = 57,1 mm, n=3 : Chaid-Saoudi et al., 2006), ils sont donc juste à la limite supérieure de l'intervalle de variations des longueurs pour cette complexité donnée. La différence de longueur de 1 mm entre ces spécimens et les spécimens les plus longs dans le bassin du Turkana est vraisemblablement de l'ordre de grandeur de l'erreur de mesure inter-observateurs.

L'index d'hypsodontie du spécimen non usé de Mansourah est d'environ 98. Dans le bassin du Turkana, des spécimens non usés de la partie supérieure du membre C au membre G de Shungura et du membre KBS de Koobi Fora présentent des scores de complexité proches (entre 3,75 et 4,5) et des taux d'hypsodontie similaires (par exemple, les spécimens OMO 333-10007 et L 655-2 k du membre C (partie supérieure), le spécimen KNM-ER 3381 du membre KBS et les spécimens OMO 100-1970-2309 et L 737-1 du membre G). Le spécimen OMO 100-1970-2309 du membre G (partie supérieure) est particulièrement ressemblant aux spécimens de Mansourah avec un score de complexité de 4, un taux d'hypsodontie de 98 et une longueur de 55,4 mm.

Morphologiquement et métriquement, les spécimens de Mansourah attribués à *Kolpochoerus cf. maroccanus* par Chaid-Saoudi et al., (2006) ne sont pas différents des spécimens de *K. limnetes* du bassin du Turkana.

V. Discussion

1. Définition de la limite entre *Kolpochoerus afarensis* et *K. limnetes*

White (1995) considère que les plus anciens spécimens appartenant à l'espèce *Kolpochoerus limnetes* sont ceux provenant de la partie supérieure du membre B de la formation de Shungura (spécimens datés à environ 2,9 Ma). L'ancêtre de *K. limnetes* serait *K. afarensis* (White, 1995). Les analyses effectuées dans cette étude ont révélé que ces spécimens anciens sont morphométriquement et morphologiquement indistinguables des spécimens de *K. afarensis* provenant de la formation de Hadar et des sables de Maka et datés aux environs de 3,4 Ma-3,2 Ma (Fig. 2.17.). La similarité concerne la taille (longueur et taille centroïde des troisièmes molaires), la forme (CP1) et le degré de complexité de la couronne (SC).

Considérant ces variables, la transition entre les espèces *Kolpochoerus afarensis* et *K. limnetes* interviendrait plutôt entre 2,98 Ma et 2,74 Ma (entre la partie supérieure du membre B et la partie inférieure du membre C). Les plus anciens spécimens de *Kolpochoerus* qui diffèrent morphologiquement de *K. afarensis* sont les spécimens de *K. limnetes* de la partie inférieure du membre C : ils sont reconnaissables par leur plus grande complexité (SC supérieur à 3,5), leur forme plus allongée (CP1 plus élevé) et leur taille plus importante (CT et longueur des troisièmes molaires).

Ces analyses suggèrent que la limite morphologique entre ces deux taxons se situe entre les membres B et C. Attribuer les spécimens du membre B (partie supérieure) à l'espèce *K. afarensis* plutôt qu'à l'espèce *K. limnetes* permettrait de faire coïncider les limites taxonomiques avec les limites morphologiques. Je définis donc l'espèce *K. limnetes* comme apparaissant entre 2,9 Ma et 2,7 Ma et étant caractérisée par des troisièmes molaires un peu plus complexes et grandes.

Les spécimens de *Kolpochoerus afarensis* présentent une gamme de variation de taille, de complexité et de forme des troisièmes molaires assez élevée (Fig. 2.7.) bien que le nombre de spécimens de cette étude soit relativement faible. Cette gamme de variation englobe à la fois des valeurs proches de celles des plus anciens spécimens de *K. limnetes* (du membre C de la formation de Shungura) et des valeurs typiques du matériel de Matabaietu (troisièmes molaires plus simples et plus petites). Cela pourrait correspondre à un cas de spéciation par cladogénèse avec division de l'espèce-mère *K. afarensis* en deux espèces-filles *K. limnetes* et le matériel de Matabaietu. Pour l'instant, la forme de Matabaietu n'est connue que dans l'Afar et les plus anciens spécimens de *K. limnetes* sont connus dans le bassin du Turkana. Cela suggère un épisode potentiel de vicariance avec *K. afarensis* qui engendre *K. limnetes* dans le bassin du Turkana et le matériel de Matabaietu dans le bassin de l'Awash.

2. Définition des chrono-espèces au sein de la lignée *Kolpochoerus limnetes* / *olduvaiensis* en Afrique orientale

Les comparaisons effectuées montrent que la limite entre les deux chrono-espèces traditionnellement définie par le passage d'une M₃ de 4 à 5 paires de piliers (d'après Leakey, 1942) est arbitraire et ne correspond pas à d'autres changements morphologiques importants, que ce soit dentaires ou crânio-mandibulaires. En raison de cette définition basée sur un critère variable, les deux chrono-espèces se retrouvent dans des sites contemporains (Harris & White, 1979 ; Cooke, 2007, figs. 5 & 6).

Les analyses effectuées ont mis en évidence un changement important et relativement soudain de morphologie dentaire avec le passage d'une forme brachyodonte dans les membres C à J (partie inférieure), à une forme relativement plus hypsodonte, *Kolpochoerus* dans les membres J (partie supérieure) à L. Cette dernière forme correspond à une partie de *K. olduvaiensis* (qui n'inclut pas les spécimens les plus récents de cette espèce, c'est-à-dire une partie des spécimens des membres G, H et J de Shungura et KBS de Koobi Fora datés entre environ 1,9 Ma et 1,6 Ma). Dans la formation de Shungura, ce changement est bien calibré dans le temps et a eu lieu approximativement entre les unités J-3 et J-7, ca. 1,61 Ma-1,55 Ma (Fig. 2.17.). Les autres sites ne permettent pas une résolution chronologique aussi fine, mais globalement, ce schéma est également retrouvé dans les formations de Koobi Fora et Nachukui.

Ce changement de morphologie des troisièmes molaires est également associé à des changements importants de taille et de morphologie crânio-mandibulaire et dentaire : augmentation importante de taille globale (environ 20 % d'augmentation de la taille centroïde crânienne), développement des canines supérieures, allongement du rostre, élévation des orbites, développement d'une protubérance zygomatique importante chez les femelles (Fig. 2.17), réduction relative des prémolaires et des incisives supérieures. Ces changements sont remarquablement documentés par les nouvelles collections de l'OGRE dans la formation de Shungura : les deux crânes OMO 354-10005 et OMO 354-10006 sont parmi les derniers spécimens appartenant à la forme brachyodonte et OMO 355-10005 est le crâne le plus complet de la forme hypsodonte (correspondant en partie à *K. olduvaiensis*) connu dans la formation de Shungura (membre L).

Ainsi, la limite entre ces deux formes est bien définie, morphologiquement et temporellement. Je propose de conserver le binôme *Kolpochoerus limnetes* pour les spécimens de *Kolpochoerus* des membres C à J (partie inférieure), et de redéfinir une chrono-espèce plus dérivée en établissant la limite à environ 1,61 Ma-1,55 Ma pour correspondre au « saut » morphologique important et rapide entre ces deux formes. La désignation *K. olduvaiensis* n'est pas adaptée à cette forme hypsodonte, puisque l'holotype (NHM M.17090, du « Bed II » d'Olduvai, daté entre 1,8 Ma et > 1 Ma : McHenry, 2012) de cette espèce est dans la catégorie des spécimens de *Kolpochoerus* peu hypsodontes. La M₃ de ce spécimen a des valeurs de CP1, SC, TC et longueur de la M₃ compatibles avec les spécimens de *K. limnetes* du membre KBS de Koobi Fora et du membre H de Shungura. Ces valeurs sont très différentes de celles des spécimens du bassin du Turkana postérieurs à 1,6 Ma. Cela indiquerait que l'âge de ce spécimen est compris entre 1,8 Ma et 1,6 Ma.

Les analyses des troisièmes molaires supérieures ont intégré l'holotype de *Kolpochoerus limnetes* (Hopwood, 1926). Elles ont confirmé que métriquement et morphologiquement, ce spécimen est tout à fait compatible avec le genre *Kolpochoerus* (Cooke, 1997) et le nom *K. limnetes* est donc valide (contra Pickford, 1994 ; Cooke, 1997) et utilisable pour la forme brachyodonte de la formation de Shungura entre les membres C et J (partie inférieure). Il est toutefois nécessaire de trouver un nom valide pour nommer la forme hypsodonte et remplacer *K. "olduvaiensis"* (Leakey, 1942). Dans la suite de ce travail, je mentionnerai cette espèce entre guillemets pour exprimer mon opinion quant à sa validité taxonomique.

3. *Kolpochoerus paiceae* (Broom, 1931) d'Afrique australe et *K. "olduvaiensis"* (Leakey, 1942) d'Afrique orientale

Les comparaisons effectuées ont permis de mettre en évidence les nombreuses similarités morphologiques entre *Kolpochoerus paiceae* d'Afrique australe et la forme hypsodonte de *Kolpochoerus* d'Afrique orientale, correspondant aux spécimens les plus dérivés attribués à *K. "olduvaiensis"* postérieurs à environ 1,55 Ma. Ces similarités sont à la fois dentaires et crânio-mandibulaires. Les deux espèces partagent des troisièmes molaires complexes (SC des M₃ supérieur à 5 pour *K. "olduvaiensis"* : Figs. 2.17. & 2.20. ; SC supérieur à 5 pour *K. paiceae* : Singer & Keen, 1955 ; Keen & Singer, 1956 ; Hendeby & Cooke, 1985), allongées mésio-distalement (Figs. 2.17. & 2.20. ; Hendeby & Cooke, 1985, figs. 5 & 9), hypsodontes (avec une forte inclinaison du collet dans la partie distale : Singer & Keen, 1955 ; Keen & Singer, 1956) et à émail rugueux (cément abondant). Le schéma d'usure des cuspides est également similaire : il présente un bord latéral rectiligne (Fig. 2.20.). Les autres similarités dentaires incluent la réduction relative des prémolaires (réduction de P² et disparition de P₂) et des incisives supérieures (disparition de I³, réduction de I²). La morphologie crânio-mandibulaire du seul spécimen complet de *K. paiceae*, l'individu SAM-PQ2166 de Skurwerug, est également identique à celle des spécimens connus en Afrique orientale : l'orbite est légèrement élevée au dessus du frontal, le rostre est long et étroit, légèrement élargi au niveau des canines, le prémaxillaire est fortement incliné rostro-ventralement, l'arcade zygomatique est occupée par un sinus fortement développé, et la constriction pariétale est relativement importante (Fig. 2.19. ; Hendeby & Cooke, 1985, fig. 2).

D'après Cooke & Wilkinson (1978) et Hendeby & Cooke (1985), *Kolpochoerus paiceae* serait une forme endémique à l'Afrique australe et spécifiquement distincte des

espèces d'Afrique orientale. Ils basent leur argumentation essentiellement sur les canines supérieures qui sont d'après eux beaucoup moins développées et moins recourbées dorsalement chez *K. paiceae* par rapport à la forme d'Afrique orientale *K. olduvaiensis*. Cette observation a été effectuée sur des canines supérieures isolées du site d'Elandsfontein que ces auteurs ont attribué à des mâles d'après leur robustesse relativement à celles du crâne femelle de Skurwerug (Hendey & Cooke, 1985). Les canines isolées d'Elandsfontein mesurent environ 110 mm de long et 30 mm de diamètre alors que celles de la femelle mesurent 50 mm de long à partir de l'alvéole et 25 mm de diamètre (Hendey & Cooke, 1985, tab. 1, fig. 10). Si l'on considère la partie de la canine préservée à l'intérieur de l'alvéole, la différence de longueur et de largeur entre les canines isolées et les canines du crâne femelle de Skurwerug était sans doute relativement faible (de l'ordre de quelques centimètres en longueur). De plus, l'individu femelle est une jeune adulte présentant des M³ pas encore totalement éruptées, et les canines n'avaient pas totalement achevé leur croissance. L'attribution des canines isolées à des mâles semble donc d'autant plus douteuse que *Kolpochoerus* est un genre où toutes les espèces connues présentent un dimorphisme sexuel fort au niveau des canines (Figs. 2.2., 2.4., 2.5. & 2.19. ; Cooke, 2007, fig. 9). La comparaison de ces canines avec celles des spécimens mâles d'Afrique orientale n'est donc pas un argument valable pour justifier une séparation d'ordre spécifique entre ces deux taxons, car il est vraisemblable que ces canines supérieures isolées correspondent à des spécimens femelles de *K. paiceae*.

Ainsi, au vu des fortes similarités entre les spécimens de *Kolpochoerus paiceae* d'Afrique australe et la forme hypsodonte de *Kolpochoerus* d'Afrique orientale (spécimens de *K. "olduvaiensis"* postérieurs à environ 1,55 Ma), je suis la proposition de Harris & White (1979) et White (1995) et considère ces deux formes comme étant conspécifiques (contra Cooke & Wilkinson, 1978 ; Hendey & Cooke, 1985). Je les regroupe donc sous le nom *K. paiceae* (Broom, 1931) qui a priorité sur *K. olduvaiensis* (Leakey, 1942).

Notons qu'un néotype a été désigné par Shaw & Cooke (1941) pour l'espèce "*Mesochoerus*" *paiceae*. Jusqu'à 1941, cette espèce était en effet placée dans le genre *Notochoerus*. En décrivant du nouveau matériel des « Vaal River Gravels », Shaw & Cooke (1941) ont jugé que cette espèce appartenait à un différent genre, plus proche du genre actuel *Hylochoerus* que des autres espèces fossiles de *Notochoerus*. Ils ont donc transféré cette espèce dans un nouveau genre et créé le nom *Mesochoerus*. Ils ont désigné leur nouveau matériel comme néotype de l'espèce *Mesochoerus paiceae*. Toutefois, cette désignation d'un

néotype alors que l'holotype est toujours connu et valide n'est pas en accord avec les règles de l'ICZN et ce néotype est par conséquent invalide.

4. *Kolpochoerus "evronensis"* (Haas, 1970)

Kolpochoerus evronensis n'est connu que par deux M₃ du même individu provenant de la carrière d'Evron, au Proche-Orient. Ce site a été daté entre environ 1 Ma et 0,78 Ma par magnétostratigraphie (Ron et al., 2003) et au minimum à 0,68 Ma par ESR (Résonance de Spin Electronique) (Porat & Ronen, 2002). Cette espèce a d'abord été nommée par Haas en 1970 sous la combinaison *Metridiochoerus evronensis*, puis placé dans le genre *Kolpochoerus* par Geraads et al. (1986). Ces auteurs ont remarqué la similarité morphologique entre ces spécimens et ceux de *K. "olduvaiensis"* d'Afrique orientale et de *K. paiceae* d'Afrique australe. En étudiant les proportions de la M₃, Geraads et al. (1986) ont observé que le rapport longueur sur largeur du spécimens d'Evron était de 3,2. D'après eux, ce rapport est plus élevé que chez les espèces africaines, et c'est la raison pour laquelle ils conservent la distinction de rang spécifique pour les spécimens d'Evron. Pourtant, plusieurs M₃ du membre L de la formation de Shungura et du membre Daka de la formation de Bouri présentent des rapports longueur (L) sur largeur (W) supérieurs ou voisins de 3,2 : par exemple, les spécimens OMO 341-10003 (L/W=3,1), OMO K 7-1969-321 (L/W=3,0), OMO K 6-1969-310 (L/W=2,8), F 413-19 (L/W=3,1), BOU-VP-3/124 (L/W=3,2), BOU-VP-3/65 (L/W=3,5), BOU-VP-2/22 (L/W=2,8) et KL 108-5 (L/W=3,4). L'holotype et le « néotype » de *K. paiceae* ont également des proportions voisines (rapports longueur sur largeur de 3,1 et 3,2 respectivement, d'après les données de Broom, 1931, et Shaw & Cooke, 1941).

Tous ces spécimens se situent dans le haut de la gamme des rapports, et sont relativement étroits. Les proportions du spécimen de *Kolpochoerus evronensis* sont donc compatibles avec celles des espèces africaines, et au vu des similarités de morphologie, il n'y a pas de raison de conserver un statut spécifique séparé pour ces spécimens, que j'attribue donc à *K. paiceae*.

Geraads et al. (1986) ont également décrit des restes de *Kolpochoerus olduvaiensis* provenant d'un autre site au Proche-Orient, 'Ubeidiya, dont la datation est débattue. Les dates absolues obtenues par radiochronologie sur les formations géologiques encadrant 'Ubeidiya permettent de contraindre son âge entre 1,78 Ma et 0,78 Ma. Les estimations biochronologiques et magnétostratigraphiques suggèrent un âge inférieur à 1,5 Ma d'après Einsenmann et al. (1983), et ca. 1,6 Ma-1,2 Ma d'après Belmaker (2006). Une autre étude

biochronologique avait cependant estimé l'âge de ce site à 2,5 Ma-1,9 Ma (Repenning & Fejfar, 1982).

Aucune troisième molaire complète n'a été trouvée à 'Ubeidiya. Cependant, Geraads et al. (1986, fig. 1) et Sahnouni et al. (2004, fig. 3) illustrent plusieurs fragments distaux de troisièmes molaires. Ces spécimens montrent une couronne assez haute et un collet assez incliné dans sa partie distale. La hauteur maximale de la couronne dans la partie distale de l'holotype est de 42 mm (Haas, 1970). Ces spécimens peuvent donc être rapprochés de *K. paiceae* (Broom, 1931). L'apparition de *K. paiceae* en Afrique orientale vers 1,55 Ma est congruente avec l'étude biochronologique de Einsenmann et al. (1983) et contredit celle de Repenning & Fejfar (1982). Ces deux études avaient été effectuées sans intégrer l'espèce de *Kolpochoerus*.

5. "*Kolpochoerus*" *phacochoeroides* (Thomas, 1884)

Les comparaisons effectuées ci-dessus montrent que l'espèce décrite comme *Kolpochoerus phacochoeroides* par Geraads (1993, 2004) présente de nombreuses différences morphologiques avec les autres espèces du genre *Kolpochoerus*. Les différences au niveau dentaire incluent la morphologie de la P⁴, avec une vallée sagittale bien définie et une fovéa disto-linguale, l'absence d'émail sur les canines des spécimens adultes, des troisièmes molaires à hypsodontie importante (relativement à des dents de même longueur chez les autres espèces de *Kolpochoerus*), avec une inclinaison du collet distalement, un schéma d'usure complexe, avec des bords latéraux aplatis, des sillons verticaux le long des piliers, une tendance à la division des piliers distaux en multiples cuspides accessoires, et un gradient d'usure mésio-distal important (les prémolaires étant fortement usées alors que les troisièmes molaires viennent juste d'érupter).

Au niveau crânien, les caractéristiques suivantes distinguent *Kolpochoerus phacochoeroides* des autres espèces du genre : une absence de crête marquée au niveau de l'apophyse supra-canine, des bulles tympaniques peu développées, une protubérance occipitale externe étroite relativement à la largeur du crâne aux orbites, une région post-orbitaire raccourcie et une boîte crânienne dont le côté latéral est convexe ventralement à la ligne temporale.

Les caractères mentionnés ci-dessus éloignent clairement *Kolpochoerus phacochoeroides* du genre *Kolpochoerus* et le rapprochent des genres *Metridiochoerus* et *Phacochoerus*. La morphologie des troisièmes molaires (hypsodontie, schéma d'usure

rectiligne, sillons sur les bords latéraux et nombreuses cuspides accessoires) de *K. phacochoeroides* se retrouve chez les spécimens de *Metridiochoerus andrewsi* dans le bassin du Turkana (Harris & White, 1979 ; White et al., 2006a), et *M. shawi* de Makapansgat, en Afrique australe (Ewer, 1958b ; Bender, 1992 ; Cooke, 2005). Les espèces *M. compactus*, *M. modestus* et celles du genre *Phacochoerus* présentent une canine supérieure dépourvue d'émail. Une région postorbitaire raccourcie, une orbite élevée au dessus du frontal et des bulles tympaniques réduites sont observées chez *M. modestus* et *Phacochoerus*. *Metridiochoerus shawi*, *M. modestus* et *Phacochoerus* présentent également une protubérance occipitale externe de largeur nettement inférieure à la largeur du crâne aux orbites (Figs. 0.8. & 0.9. ; Harris & White, 1979, pl. 16 ; Bender, 1992, fig. 4 ; Cooke, 2005, fig. 1).

Ainsi, l'espèce représentée à Ahl al Oughlam appartient vraisemblablement au clade *Metridiochoerus-Phacochoerus*. Dans le reste de ce travail, j'utiliserai la notation "*Kolpochoerus*" *phacochoeroides* pour souligner la très probable non-appartenance de cette espèce au genre *Kolpochoerus*. Une étude directe de l'ensemble du matériel devrait permettre de tester si le matériel d'Ahl al Oughlam est spécifiquement différent des espèces de *Metridiochoerus* et *Phacochoerus* d'Afrique orientale ou d'Afrique australe.

6. "*Kolpochoerus*" *maroccanus* (Ennouchi, 1954)

Kolpochoerus maroccanus représente la seconde espèce de suiné qui soit potentiellement endémique à l'Afrique septentrionale (Chaid-Saoudi et al., 2006). L'holotype de cette espèce, nommée par Ennouchi en 1954, est un fragment de maxillaire avec une M³ subcomplète, un fragment de maxillaire avec une P³ et une P⁴ complètes, et un fragment apical de canine supérieure gauche. Comme dans le cas du matériel d'Ahl al Oughlam, les caractères discutés dans la partie précédente rapprochent ce spécimen du genre *Metridiochoerus* : M³ à schéma d'usure aux bord latéraux aplatis, et P³ et P⁴ complexes, présentant des cuspides labiales compressées labio-lingualement et de nombreux styles cingulaires.

Ce type devrait donc être attribué au genre *Metridiochoerus*, même si cette attribution doit être traitée avec plus de prudence au vu du faible nombre de spécimens. Ce spécimen semble néanmoins différer de "*Kolpochoerus*" *phacochoeroides* par la présence d'émail sur la canine supérieure, et pourrait donc représenter une espèce différente.

D'autres fossiles des sites algériens de Mansourah et Ain Hanech ont été rapprochés de "*Kolpochoerus*" *maroccanus* (Chaid-Saoudi et al., 2006). Les comparaisons métriques et

qualitatives (hypsodontie, longueur, complexité de la couronne) effectuées ci-dessus ont montré qu'il s'agissait vraisemblablement de spécimens pouvant être attribués à *Kolpochoerus limnetes*.

Ainsi, je considère que l'espèce "*Kolpochoerus*" *maroccanus* n'appartient probablement pas au genre *Kolpochoerus*. Je place également en synonymie de *K. limnetes* les spécimens attribués à *K. cf. maroccanus* par Chaid-Saoudi et al. (2006).

7. "*Kolpochoerus*" *falconeri* (Lydekker, 1884) des Siwaliks

Des spécimens provenant des Siwaliks d'Inde et du Pakistan avaient été décrits par Lydekker (1884) comme *Sus falconeri*. Une partie de ce matériel a récemment été attribuée au genre *Kolpochoerus* par Chavasseau (2008), sous la forme *K. sp.*, suivi par Pickford (2012), sous la forme *K. falconeri*. Ils seraient datés du Plio-Pléistocène, mais sans plus de précision possible.

Chavasseau (2008) les décrit comme présentant des molaires étroites, des couronnes hautes, un schéma d'usure complexe résultant en la formation d'îles d'émail chez les individus âgés et une tendance à la réduction des prémolaires. À partir des photographies fournies par O. Chavasseau, j'ai pu compléter ces observations : le collet des troisièmes molaires est incliné dans sa partie distale, les piliers latéraux des molaires sont parcourus de sillons verticaux bien marqués, le schéma d'usure présente des bords latéraux aplatis et de nombreuses cuspides accessoires et styles peu différenciés sont visibles.

Toutes ces caractéristiques sont typiques du genre *Metridiochoerus*, et je rapproche donc ces spécimens de ce genre. Comme dans le cas de "*K.*" *phacochoeroides*, une étude directe de l'ensemble du matériel devrait permettre de tester si ce matériel des Siwaliks est spécifiquement différent des espèces de *Metridiochoerus* d'Afrique orientale ou d'Afrique australe. En l'attente d'une révision complète du groupe *Metridiochoerus-Phacochoerus*, j'utiliserai la notation "*K.*" *falconeri* dans le reste de ce travail pour souligner la très probable non-appartenance de cette espèce au genre *Kolpochoerus*.

8. *Kolpochoerus afarensis* Cooke, 1978 et *Potamochoerus*

L'espèce *Kolpochoerus afarensis* a été décrite par Cooke en 1978. D'après Harris & White (1979), les dents jugales de *K. afarensis* sont indistinguables de celles du genre actuel *Potamochoerus*. Geraads (1993) a effectué une analyse cladistique des différentes espèces du

genre *Kolpochoerus*, ainsi que les genres actuels *Potamochoerus* et *Hylochoerus*. Il a obtenu une topologie où *K. afarensis* était placé en groupe-frère d'un clade comprenant *Potamochoerus* et le reste des espèces de *Kolpochoerus* et le genre *Hylochoerus*. *Potamochoerus* partagerait les synapomorphies suivantes avec les autres espèces de *Kolpochoerus* et *Hylochoerus* : des prémolaires inférieures moins épaisses, et une canine supérieure moins verticale chez la femelle (Geraads, 1993). Cet auteur a donc suggéré le placement de *K. afarensis* dans le genre *Potamochoerus*. Sa suggestion a été discutée et acceptée par Cooke (1997). Bien que ce dernier ait ensuite rejeté cette idée (com. pers. citée dans Cuddahee, 2008 ; voir aussi Cooke, 2007), l'attribution de *K. afarensis* au genre *Potamochoerus* est maintenue par Bishop (2010, 2011) à la suite de Cooke (1997).

D'après les comparaisons effectuées, il est clair que les seules caractéristiques partagées par *Potamochoerus* et *Kolpochoerus afarensis* sont vraisemblablement des caractères plésiomorphes au sein des suinés : petite taille, molaires bunodontes et brachyodontes simples, non allongées mésio-distalement, séries prémolaires peu ou pas réduites, incisives développées et symphyse mandibulaire étroite.

De nombreux caractères essentiellement crânio-mandibulaires différencient toutefois nettement *Kolpochoerus afarensis* de *Potamochoerus* :

- un développement important de l'expansion médio-latérale de l'arcade zygomatique chez les mâles (Fig. 0.3) ;
- une expansion latérale de l'arcade zygomatique modeste mais présente chez les femelles (Fig. 2.6.) ;
- la boîte crânienne élevée par rapport au rostre résultant en un profil latéral du crâne concave (Figs. 0.3. & 2.6.) ;
- la rupture de pente nette entre le toit crânien et le côté latéral de la boîte crânienne ventralement à la ligne temporale (Figs. 0.3. & 2.6.) ;
- le positionnement ventral de l'extrémité rostrale de la symphyse mandibulaire par rapport aux rangées dentaires (Figs. 0.3. & 2.7.) ;
- l'absence de plate-forme « simienne » sur le bord caudal de la symphyse mandibulaire (Figs. 0.3. & 2.7.) ;
- des incisives inférieures sub-horizontales en vue latérale (Figs. 0.3. & 2.7.) ;
- des prémolaires inférieures plus étroites (Figs. 0.4. & 2.7.).

D'après l'orientation des incisives inférieures et le positionnement ventral de l'extrémité rostrale de la symphyse, il est également possible d'estimer que le prémaxillaire de *Kolpochoerus afarensis* est fortement incliné rostro-ventralement pour permettre le contact incisives supérieures-incisives inférieures. Ce caractère est également observé chez les autres espèces de *Kolpochoerus*, mais pas chez *Potamochoerus*.

Tous ces caractères rapprochent sans aucun doute *Kolpochoerus afarensis* des autres espèces du genre. Un certain nombre de ces caractères sont probablement dérivés au sein des suinés et pourraient représenter des synapomorphies unissant *K. afarensis* et les autres espèces de *Kolpochoerus*. L'attribution de *K. afarensis* au genre *Potamochoerus* n'est donc pas justifiable et masque les relations phylogénétiques réelles de cette espèce (contra Bishop, 2010, 2011).

9. La « lignée » *Kolpochoerus deheinzeli* / *millensis* / *afarensis*

Les mesures linéaires des troisièmes molaires des trois chrono-espèces présumées *Kolpochoerus deheinzeli*, *K. millensis* et *K. afarensis* sont résumées dans Haile-Selassie & Simpson (2012, fig. 8). L'augmentation de longueur au cours du temps est clairement visible si l'on compare les moyennes des différentes chrono-espèces (à l'exclusion des spécimens de Laetoli).

Cependant, Haile-Selassie & Simpson (2012) ne définissent pas clairement les étendues stratigraphiques des trois chrono-espèces. La nouvelle espèce *Kolpochoerus millensis* est datée entre 3,8 Ma et 3,5 Ma. Ces auteurs considèrent que l'unique spécimen de *K. deheinzeli* provenant du membre Belohdelie (« Middle Awash ») daté à environ 3,8 Ma appartient probablement à *K. millensis*. Ils indiquent tout de même la répartition stratigraphique de *K. deheinzeli* comme étant comprise entre >4,6 Ma et 3,8 Ma.

De même, ils indiquent la répartition stratigraphique de *Kolpochoerus afarensis* comme étant comprise entre 3,4 Ma et 3 Ma alors qu'ils considèrent que les spécimens de *K. afarensis* provenant de Laetoli et datés à environ 3,8 Ma sont probablement les plus anciens fossiles de cette espèce (Haile-Selassie & Simpson, 2012). Dans leurs comparaisons métriques, ils traitent les fossiles de Laetoli comme appartenant à *Kolpochoerus* sp., et ils sous-entendent que même cette attribution générique est à prendre avec prudence du fait de la taille légèrement supérieure de ces fossiles par rapport à ceux de Hadar. Haile-Selassie & Simpson (2012) ne concluent pas sur la question du statut taxonomique des fossiles de Laetoli.

Malgré cela, ils accentuent la séparation morphologique et temporelle entre les trois chrono-espèces.

D'après mon observation directe des moulages de Laetoli conservés aux KNM (deux spécimens mandibulaires préservant la M₃, LAET 526 et LAET 2247), je pense que l'attribution à l'espèce *Kolpochoerus afarensis* de Bishop (2010) est valable, que ce soit métriquement ou morphologiquement. Métriquement, ces deux spécimens sont compris dans la gamme de variation de *K. afarensis* à Hadar et Maka. C'est également le cas des deux spécimens de M³ de Laetoli (mesures dans Harris, 1987 et Bishop, 2011). Un seul spécimen de M₃ (LAET 438) provenant de Laetoli présente clairement une taille supérieure à celle des spécimens de *K. afarensis* d'Hadar (mesures dans Harris, 1987).

J'ai observé des photographies du matériel de Laetoli publié par Dietrich (1942). Ces spécimens ne sont pas datés et leur position stratigraphique est inconnue. Certains spécimens sont plus proches en morphologie des spécimens anciens de *Metridiochoerus* d'Afrique orientale et d'Afrique australe. Ils sont légèrement plus longs que les spécimens de *K. afarensis*, comme cela semble généralement le cas pour les spécimens anciens de *Metridiochoerus* (Cooke, 2005 ; White et al., 2006a). Ainsi, il est possible que le spécimen LAET 438 publié dans Harris (1987) représente un spécimen de *Metridiochoerus*. L'exclusion de ce spécimen des analyses métriques atténuerait grandement la différence de taille entre les spécimens de Laetoli et ceux de Hadar.

Même si ces spécimens ne représentent pas *Metridiochoerus*, mais bien *Kolpochoerus afarensis*, la différence de taille entre les spécimens de Laetoli et d'Hadar est basée sur des échantillons de tailles très différentes (quelques spécimens à Laetoli, plusieurs dizaines à Hadar : Cooke, 1978a ; Harris, 1987 ; Bishop, 2011), et pourrait donc ne pas être significative statistiquement.

Sans étudier tout ce matériel directement, il est difficile de conclure quant au statut taxonomique de ces trois espèces pliocènes de *Kolpochoerus* et je considère donc les trois espèces comme valides. Cependant, l'attribution des spécimens de Laetoli à *K. afarensis* ne fait pas de doute, et cela complique grandement le scénario évolutif proposé par Haile-Selassie & Simpson (2012).

10. *Kolpochoerus majus* et l'origine du genre *Hylochoerus*

Des similarités importantes de morphologie crânio-mandibulaire ont été détectées par les analyses de géométrie morphométrique entre les spécimens de *Kolpochoerus majus* du Pléistocène moyen (sites de Bodo et d'Asbole, datés à environ 0,6 Ma-0,5 Ma : Clark et al., 1994 ; Geraads et al., 2004a) et les spécimens actuels d'*Hylochoerus meinertzhageni*. Notamment, la forme générale du crâne, de la boîte crânienne et de la symphyse mandibulaire sont globalement semblables. Cela suggère un lien phylogénétique fort entre ces deux espèces. La morphologie de leurs molaires est également similaire : leurs molaires sont légèrement hypsodontes, couvertes de ciment, et présentent un aspect bunolophodonte caractéristique.

Le spécimen de *Kolpochoerus majus* de Daka est lui plus différent d'*Hylochoerus*, ce qui suggère que l'espèce *K. majus* aurait évolué vers une morphologie plus proche de celle du genre actuel entre 1 Ma et 0,5 Ma. L'origine du genre *Hylochoerus* est sans doute à rechercher aux alentours de 0,5 Ma à partir d'une forme proche des spécimens de *K. majus* du Pléistocène moyen. Cela semble en contradiction avec le fossile d'*Hylochoerus* décrit par Pickford (1994) comme provenant du membre Behanga de la formation de Nyabusosi, daté à environ 1,8 Ma. Cela suggère que ce fossile provient probablement de contaminations plus récentes.

Malgré des similarités crânio-mandibulaires et dentaires, la morphologie d'*Hylochoerus* reste tout de même très différente de celle de *Kolpochoerus majus*, en particulier, au niveau des proportions de la denture. Alors que *K. majus* a une formule dentaire quasi-complète, *Hylochoerus* a des prémolaires et des incisives fortement réduites. Cela indique que des changements morphologiques importants ont eu lieu pendant la transition entre ces formes, potentiellement de manière assez rapide. Les fossiles d'*Hylochoerus* de la formation de Kibish étant datés à environ 0,15 Ma, cette transition pourrait avoir eu lieu entre 0,5 Ma et 0,15 Ma.

Les seuls autres fossiles de suinés présentant la morphologie bunolophodonte des molaires observée chez *Kolpochoerus majus* et *Hylochoerus* sont ceux de la forme de Matabaietu. D'après les nombreuses caractéristiques présumées plésiomorphes de ce matériel, il représente potentiellement l'origine de l'espèce *K. majus*, et donc indirectement celle du genre *Hylochoerus*. Si ce fort lien phylogénétique entre le nouveau matériel de Matabaietu, *Kolpochoerus majus* et *Hylochoerus* est confirmé, la nomenclature taxonomique devra être adaptée.

V. Systématique/biodiversité du genre *Kolpochoerus*

Je présente ci-dessous les diagnoses de chaque espèce du genre *Kolpochoerus*, ainsi que des listes de synonymies. J'ai suivi les règles de construction des synonymies énoncées dans Matthews (1973) et Pajaud (1989). Elles sont rappelées en Annexe VI.

L'établissement de listes de synonymie est sans doute l'une des tâches les plus difficiles en paléontologie. Les listes présentées ci-dessous ne sont certainement pas exhaustives. Elles s'appuient sur les listes très détaillées établies par Harris & White (1979) et ont été modifiées pour intégrer les publications plus récentes et refléter les changements taxonomiques énoncés dans la section précédente.

Classe MAMMALIA Linné, 1758

Ordre CETARTIODACTYLA Montgelard, Catzeflis & Douzery, 1997

Super-famille SUOIDEA Gray, 1821

Famille SUIDAE Gray, 1821

Sous-famille SUINAE Gray, 1821

Genre *Kolpochoerus* Van Hoepen & Van Hoepen, 1932

- v. 1926 *Sus* ; Hopwood : p. 20, fig. 6a, pl. 2 (11-12)
- 1929 *Hylochoerus* ; Hopwood : p. 289
- 1931 *Notochoerus* ; Broom : p. 167, fig. 1
- v. 1934 *Koiropotamus* ; Hopwood : p. 547
- 1937 *Koiropotamus* ; Dietrich : p. 91
- p. 1938 *Notochoerus* ; Shaw : p. 25
- p. 1938 *Notochoerus* ; Shaw : p. 85
- 1941 *Mesochoerus* ; Shaw & Cooke : p. 21, pl. 1 (1-2)
- 1942 *Sus* ; Dietrich : p. 109, pl. 19 (151)
- 1942 *Potamochoerus* ; Leakey : p. 183, pl. 61
- 1942 *Mesochoerus* ; Leakey : p. 179, figs. 1a-b, pl. 60 (a)
- 1942 *Sus* ; Leakey : p. 195, fig. 1 (f)
- 1942 *Potamochoerus* ; Dietrich
- p. 1943 *Metridiochoerus* ; Arambourg : p. 473
- 1943 *Omochoerus* ; Arambourg : p. 474-475, figs. 1-2
- 1943 *Sus* ; Leakey : p. 60, pl. 20 (14b)
- 1943 *Mesochoerus* ; Arambourg : p. 475

- 1943 *Mesochoerus* ; Leakey : p. 55, pls. 19 (11-12), 20 (13, 14a)
- 1947 *Omochoerus* ; Arambourg : p. 335, pls. 14 (5), 15, 16 (1-3), 18 (1), 20 (1, 3, 6)
- p. 1947 *Metridiochoerus* ; Arambourg : p. 346
- 1947 *Potamochoerus* ; Arambourg : p. 363
- 1947 *Omochoerus* ; Arambourg : p. 363
- p. 1949 *Tapinochoerus* ; Cooke : p. 28, fig. 15
- 1949 *Potamochoerus* ; Cooke : p. 39
- 1949 *Sus* ; Cooke : p. 39
- 1949 *Mesochoerus* ; Cooke : p. 34
- 1949 *Mesochoerus* ; Cooke ; p. 40
- 1949 *Mesochoerus* ; Cooke : p. 31, pls. 22-23
- 1955 *Mesochoerus* ; Singer & Keen : p. 170, fig. 1
- 1956 *Mesochoerus* ; Keen & Singer : p. 350, pl. 33 (A-D)
- 1956 *Mesochoerus* ; Keen & Singer : p. 352, pl. 33 (E)
- p. 1958 *Mesochoerus* ; Leakey : p. 13
- 1958 *Mesochoerus* ; Leakey : p. 14, pl. 4 (1-5)
- 1958 *Mesochoerus* ; Leakey : p. 16, pls. 5-7
- 1958 *Mesochoerus* ; Leakey : p. 23, pl. 4 (7)
- 1958 *Potamochoerus* ; Leakey : p. 7, pls. 2, 3 (1-3, 5-7)
- p. 1958 *Mesochoerus* ; Leakey : p. 13
- p. 1958 *Notochoerus* ; Leakey : p. 34, pl. 3 (3-4)
- 1965 *Mesochoerus* ; Leakey : p. 27
- 1965 *Mesochoerus* ; Leakey : p. 27
- 1965 *Promesochoerus* ; Leakey : p. 28, pls. 23-24
- 1965 *Ectapotamochoerus* ; Leakey : p. 30, pls. 25-26
- 1965 *Potamochoerus* ; Leakey : p. 32, pl. 28
- 1967 *Ectapotamochoerus* ; Leakey : p. 21
- 1967 *Promesochoerus* ; Leakey : p. 21
- 1967 *Potamochoerus* ; Leakey : p. 21
- 1967 *Mesochoerus* ; Leakey : p. 21
- 1967 *Mesochoerus* ; Leakey : p. 21
- 1969 *Potamochoerus* ; Leakey et al. : p. 72
- p. 1970 *Mesochoerus* ; Cooke & Coryndon : pl. 10 (L-N)
- 1970 *Sus* ; Cooke & Coryndon : p. 166, pl. 7 (F-H)
- p. 1970 *Mesochoerus* ; Cooke & Coryndon : pl. 10 (L-N)
- 1971 *Potamochoerus* ; Bishop et al. : p. 393
- 1972 *Mesochoerus* ; Cooke & Maglio : p. 310
- 1972 *Mesochoerus* ; Cooke & Maglio : p. 310
- 1972 *Mesochoerus* ; Cooke & Maglio : p. 310
- 1972 *Mesochoerus* ; Cooke & Maglio : p. 310

- 1972 *Potamochoerus* ; Maglio : p. 380
 1973 *Mesochoerus* ; Leakey : p. 293
 1973 *Mesochoerus* ; Leakey : p. 293
 1973 *Promesochoerus* ; Leakey : p. 293
 1973 *Potamochoerus* ; Leakey : p. 293
 1974 *Mesochoerus* ; Coppens & Howell ; p. 2276
 1976 *Mesochoerus* ; Coppens & Howell ; p. 181
 1976 *Mesochoerus* ; Cooke : p. 255
 1976 *Mesochoerus* ; Cooke : p. 255
 v 1977 *Mesochoerus* ; White & Harris : p. 14, fig. 3 (b)
 v 1979 *Mesochoerus* ; Harris & White : p. 35, pls. 8-12
 v 1979 *Potamochoerus* ; Harris & White : p. 32, figs. 56-58
 v 1987 *Potamochoerus* ; Harris : p. 351
 v. 2004 *Metridiochoerus* ; Geraads et al. : p. 712
 2010 *Kolpochoerus* ; Haile-Selassie et al. : p. 409, tab. 2
 v 2010 *Potamochoerus* ; Bishop : p. 842
 v 2011 *Potamochoerus* ; Bishop : p. 331

NOT

- . 1884 *Sus* ; Thomas : p. 10, pl. 4 (1-2)
 . 1884 *Sus* ; Lydekker : p. 66, pls.VII (figs. 1, 2, 5-9), X (figs. 1, 2)
 . 1954 *Omochoerus* ; Ennouchi : p. 649, fig. 2
 . 1993 *Kolpochoerus* ; Geraads : p. 723, pls. 1-2
 p. 1994 *Kolpochoerus* ; Pickford : p. 356, pl. VI (fig. 6)
 . 2004 *Kolpochoerus* ; Geraads : p. 70, figs. 1-2
 . 2008 *Kolpochoerus* ; Chavasseau : p. 285, fig. 8
 . 2012 *Kolpochoerus* ; Pickford : p. 29, fig. 15

Espèce-type : *K. limnetes* (Hopwood, 1926) : p. 20

Espèces incluses : *K. limnetes* (Hopwood, 1926) : p. 20, *K. paiceae* (Broom, 1931) : p. 167, *K. majus* (Hopwood), 1934, p. 547, *K. afarensis* Cooke, 1978a : p. 32, *K. deheinzellini* Brunet & White, 2001 : p. 52, *K. cookei* Brunet & White, 2001 : p. 55, *K. millensis* Haile-Selassie & Simpson, 2012 : sous presse.

Distribution

Du Pliocène ancien au Pléistocène récent, en Afrique et au Proche-Orient.

Diagnose émendée

Un genre de Suinae de tailles très variées, au dimorphisme sexuel important particulièrement au niveau des canines, de l'apophyse supra-canine, de l'arcade zygomatique et de la taille crânio-mandibulaire globale. Arcade zygomatique des mâles présentant toujours une protubérance (inflation médio-latérale liée au développement du diverticule zygomatique du sinus maxillaire). Arcade zygomatique des femelles présentant une inflation médio-latérale plus réduite, mais toujours plus développée que chez *Sus* ou *Potamochoerus*. Boîte crânienne surélevée par rapport au rostre, résultant en un profil latéral concave (angulation entre rostre et boîte crânienne). Protubérance occipitale externe de largeur similaire à la largeur maximale au niveau des orbites. Prémaxillaire fortement incliné rostro-ventralement. P⁴ à cuspides principales développées labio-lingualement, avec cuspides accessoires disto-linguales, et vallée sagittale peu développée. Bulle tympanique fortement développée. Extrémité rostrale de la symphyse mandibulaire située ventralement aux rangées dentaires jugales. Inflation latérale importante du corps mandibulaire au niveau des molaires M₂-M₃.

Remarques

L'espèce *Kolpochoerus paiceae* a été nommée par Broom en 1931 et attribuée dans un premier temps au genre *Notochoerus*. Van Hoepen et Van Hoepen ont nommé le genre *Kolpochoerus* un an après en 1932, en créant une nouvelle espèce *K. sinuosus* du site de Cornelia en Afrique du Sud. Shaw & Cooke (1941) ont reconnu des différences importantes entre "*Notochoerus*" *paiceae* et les autres espèces de *Notochoerus*, et ont attribué cette espèce à un nouveau genre nommé *Mesochoerus*. Cooke (1976, 1978b) a considéré que *Mesochoerus paiceae* et *Kolpochoerus sinuosus* étaient conspécifiques. D'après lui, l'espèce *K. sinuosus* est un synonyme junior de *Mesochoerus paiceae*, mais le nom de genre *Kolpochoerus* (créé en 1932) a priorité sur celui de *Mesochoerus* (créé en 1941). Entre 1941 et 1978, le nom *Mesochoerus* a donc été largement utilisé pour les espèces aujourd'hui reconnues comme appartenant au genre *Kolpochoerus*. Au contraire de Cooke (1978b), Harris & White (1979) ne reconnaissent pas l'espèce *K. paiceae*, et l'incluent dans l'espèce *K. limnetes*, espèce créée en 1926 par Hopwood, sous la combinaison "*Sus*" *limnetes*. Ils considèrent cette dernière comme étant l'espèce-type du genre, ce qui respecte les règles de priorité.

Les différentes espèces du genre *Kolpochoerus* montrent des morphologies dentaires très variées, *K. deheinzlini* et *K. paiceae* formant les deux extrêmes de morphologie avec d'un côté des troisièmes molaires courtes, simples, bunodontes et brachyodontes, et de l'autre côté, des troisièmes molaires très allongées, complexes et hypsodontes. Cette diversité de

morphologie, alliée à la forte convergence des dents entre les différents genres de suidés, a entraîné une grande confusion taxonomique, illustrée par la longueur des synonymies du genre et des espèces. Des spécimens archaïques de *Kolpochoerus* ont été attribués aux genres *Potamochoerus* et *Metridiochoerus*, et vice versa (e.g., White et al., 2006a). De même, des spécimens avancés de *Kolpochoerus* ont été attribués par erreur au genre *Notochoerus* (Harris & White, 1979).

Notons que certains des caractères mentionnés ci-dessus dans la diagnose pourraient à terme se révéler être des caractères également partagés avec le genre *Metridiochoerus*. En l'attente d'une révision complète de ce genre, et particulièrement l'identification des caractères crânio-mandibulaires des plus anciens spécimens de *Metridiochoerus*, il semble utile de conserver ces caractères dans la diagnose du genre *Kolpochoerus*.

***Kolpochoerus limnetes* (Hopwood, 1926)**

- v 1926 *Sus limnetes* ; Hopwood : p. 20, fig. 6a, pl. 2 (11-12)
- 1929 *Hylochoerus grabhami* ; Hopwood : p. 289
- 1942 *Potamochoerus cf. major* ; Dietrich
- 1942 *Sus falconeri* ; Dietrich : p. 179, pl. 19 (151)
- 1942 *Mesochoerus olduvaiensis* ; Leakey : p. 179, figs. 1a-b, pl. 60 (a)
- ? 1942 *Sus limnetes* ; Leakey : p. 195, fig. 1(f)
- p. 1943 *Metridiochoerus andrewsi* ; Arambourg : p. 473
- 1943 *Omochoerus pachygnathus* ; Arambourg : p. 474, figs. 1-2
- 1943 *Mesochoerus grabhami* ; Arambourg : p. 475
- 1943 *Mesochoerus hesloni* ; Leakey : p. 55, pls. 19 (11-12), 20 (13, 14a)
- 1943 *Sus limnetes* ; Leakey : p. 60, pl. 20 (14b)
- 1947 *Omochoerus hesloni* ; Arambourg : p. 335, pls. 14 (5), 15, 16 (1-3), 18 (1), 20 (1, 3, 6)
- p. 1947 *Metridiochoerus andrewsi* ; Arambourg : p. 346
- 1947 *Omochoerus phacochoeroides* ; Arambourg : p. 363
- p. 1949 *Tapinochoerus meadowsi* ; Cooke : p. 28, fig. 15
- ? 1949 *Sus limnetes* ; Cooke : p. 39
- 1949 *Mesochoerus hesloni* ; Cooke : p. 40
- 1958 *Mesochoerus hesloni* ; Leakey : p. 14, pl. 4 (1-5)
- ? 1958 *Mesochoerus olduvaiensis* ; Leakey : p. 16, pls. 5-7
- 1958 *Mesochoerus grabhami* ; Leakey : p. 23, pl. 4 (7)
- p. 1958 *Notochoerus hopwoodi* ; Leakey : p. 34, pl. 13 (3-4)
- ? p. 1965 *Mesochoerus olduvaiensis* ; Leakey : p. 27
- 1965 *Mesochoerus hesloni* ; Leakey : p. 27
- ? 1965 *Promesochoerus mukiri* ; Leakey : p. 28, pls. 23-24

- ? 1965 *Ectapotamochoerus dubius* ; Leakey : p. 30, pls. 25-26
- ? 1965 *Potamochoerus intermedius* ; Leakey : p. 32, pl. 28
- ? 1967 *Mesochoerus olduvaiensis* ; Leakey : p. 21
- ? 1967 *Mesochoerus hesloni* ; Leakey : p. 21
- ? 1967 *Ectapotamochoerus dubius* ; Leakey : p. 21
- ? 1967 *Potamochoerus intermedius* ; Leakey : p. 21
- ? 1967 *Promesochoerus mukiri* ; Leakey : p. 21
- 1970 *Sus waylandi* ; Cooke & Coryndon : p. 166, pl. 7 (F-H)
- p. 1970 *Mesochoerus limnetes* ; Cooke & Coryndon : pl. 10 (L-N)
- 1972 *Potamochoerus* sp. ; Maglio : p. 380
- ? 1972 *Mesochoerus olduvaiensis* ; Cooke & Maglio : p. 310
- ? 1972 *Mesochoerus dubius* ; Cooke & Maglio : p. 310
- ? 1973 *Mesochoerus hesloni* ; Leakey : p. 293
- ? 1973 *Mesochoerus olduvaiensis* ; Leakey : p. 293
- 1973 *Potamochoerus intermedius* ; Leakey : p. 293
- 1973 *Promesochoerus mukiri* ; Leakey : p. 293
- ? 1974 *Kolpochoerus sinuosis* ; Cooke : p. 73, fig. 5
- ? 1974 *Mesochoerus olduvaiensis* ; Coppens & Howell ; p. 2276
- ? 1976 *Mesochoerus* cf. *olduvaiensis* ; Coppens & Howell ; p. 181
- ? 1976 *Mesochoerus olduvaiensis* ; Cooke : p. 255
- 1976 *Mesochoerus dubius* ; Cooke : p. 255
- p.v* 1977 *Mesochoerus limnetes* ; White & Harris : p. 14, fig. 3 (b)
- p.v* 1979 *Mesochoerus limnetes* ; Harris & White : p. 35, pls. 8-12
- p.v* 1983 *Kolpochoerus limnetes* ; Harris : p. 238, pls. 6.10, 6.11, 6.12
- p.v* 1988 *Kolpochoerus limnetes* ; Harris et al. : p. 61
- v. 2002 *Kolpochoerus phacochoeroides* ou *K. hesloni* ; Sahnouni et al. : p. 929, fig. 2
- p.v. 2002 *Kolpochoerus olduvaiensis* ssp. b ; Sahnouni et al. : p. 929, fig. 2
- v. 2002 *Kolpochoerus hesloni* ; Sahnouni et al. : p. 929, fig. 2
- v. 2003 *Kolpochoerus limnetes/olduvaiensis* ; Suwa et al. : p. 905, fig. 3 (D-F)
- p.v. 2004 *Kolpochoerus phacochoeroides* ; Sahnouni et al. : p. 768, fig. 3
- v. 2004 *Kolpochoerus hesloni* ; Sahnouni et al. : p. 768, fig. 3
- . 2006 *Kolpochoerus* cf. *maroccanus* ; Chaid-Saoudi et al. : p. 965, fig. 2
- v 2009 *Kolpochoerus phacochoeroides* ; Sahnouni & Made : p. 183, figs. 2, 4
- v 2009 *Kolpochoerus hesloni* ; Sahnouni & Made : p. 183, figs. 2, 4
- p.v. 2010 *Kolpochoerus hesloni* ; Bishop : p. 842
- ? 2011 *Kolpochoerus hesloni* ; Bishop : p. 332
- NOT
- . 1954 *Omochoerus maroccanus* ; Ennouchi : p. 649, fig. 2
- p. 1958 *Mesochoerus paiceae* ; Leakey : p. 13

- p. 1970 *Mesochoerus limnetes* ; Cooke & Coryndon : pl. 10 (L-N)
. 1994 *Kolpochoerus phacochoeroides* ; Pickford : p. 356, pl. VI (fig. 6)

Holotype

M³ droite (NHM M.12614), collections de surface de la formation de Kaiso, Ouganda.
Spécimen conservé dans les collections du Natural History Museum, Londres.

Horizon et localités

Du Pliocène récent au Pléistocène ancien en Afrique orientale, septentrionale et centrale :

- formation de Shungura, membres C à J (partie inférieure), Éthiopie ;
- formation de Konso, Éthiopie ;
- Fejej, Éthiopie ;
- formation de Koobi Fora, membres Burgi (partie supérieure) et KBS, Kenya ;
- formation de Nachukui, membres Lomekwi à Kaitio, Kenya ;
- Olduvai, Tanzanie ;
- Laetoli, « Upper Ndolanya beds », Tanzanie ;
- formation de Kaiso, Ouganda ;
- couches de Lusso (Séries de la Semliki), RDC ;
- Mansourah, Algérie ;
- Ain Hanech, Algérie ;
- El Kherba, Algérie.

Diagnose émendée

Espèce de *Kolpochoerus* de taille intermédiaire entre *K. afarensis* et *K. paiceae*, au dimorphisme sexuel important (taille et forme des canines supérieures, structure de l'apophyse supra-canine, morphologie de l'arcade zygomatique, et proportions de la symphyse mandibulaire).

Diffère des espèces plus anciennes de *Kolpochoerus* (*K. deheinzeli*, *K. millensis*, *K. cookei*, *K. afarensis*) par des troisièmes molaires plus allongées et plus complexes (score de complexité des M₃ supérieur à 3). Diffère également de *K. millensis* et *K. afarensis* par une symphyse mandibulaire épaissie dorso-ventralement, des incisives inférieures relativement réduites (I₂ oblique à I₁), et une inflation latérale du corps mandibulaire au niveau des M₂-M₃ plus importante. Diffère également de *K. deheinzeli* et *K. afarensis* par une P¹ généralement

absente, des P² et P₂ relativement réduites, les parties mésio-linguale des P³ et disto-labiale des P⁴ plus développées, et des canines supérieures présentant trois sillons bien marqués. Diffère également de *K. afarensis* par une canine inférieure plus développée, de section triangulaire moins compressée labio-lingualement.

Diffère de *Kolpochoerus paiceae* par des troisièmes molaires moins complexes (score de complexité des M₃ inférieur à 5), moins hypsodontes (avec le collet peu ou pas incliné dans sa partie distale), des prémolaires moins réduites (P² et P₂ généralement présentes), un schéma d'usure des cuspidés des molaires plus arrondi pour les spécimens anciens (niveaux équivalents aux membres C à G de Shungura), une constriction pariétale moins forte, une section du rostre carrée avec l'os nasal s'étendant latéralement au dessus du maxillaire, et des insertions musculaires du groin bien marquées (surtout chez les spécimens anciens). Les mâles de *K. limnetes* diffèrent de ceux de *K. paiceae* par une orbite positionnée plus ventralement (surtout sur les spécimens anciens), une absence de dépression du toit crânien entre les orbites, des canine moins développées avec des sillons dentinaires moins marqués, et une apophyse supra-canine en forme de crête allongée rostro-caudalement et dorso-ventralement (surtout chez les spécimens anciens).

Diffère de *K. majus* et du matériel de Matabaietu par un schéma d'usure des cuspidés des molaires plus complexe, et non compressé mésio-distalement, un rostre élargi au niveau des canines chez les mâles, et une symphyse mandibulaire épaisse dorso-ventralement dans sa partie rostrale. Diffère également de *K. majus* par un rostre relativement plus long et moins haut, une constriction pariétale en moyenne plus importante, des rangées dentaires jugales supérieures parallèles ou légèrement convergentes rostralement, un occipital moins large et plus incliné caudalement, une canine supérieure moins orientée dorsalement chez les mâles, une symphyse mandibulaire étroite et une arcade incisive pointue chez les femelles. Diffère également de la forme de *Kolpochoerus* de Matabaietu par une arcade zygomatique orientée à environ 90° du plan sagittal du crâne chez les mâles.

Remarques

L'espèce *Kolpochoerus paiceae* est une chrono-espèce dérivée de *K. limnetes*. Les spécimens les plus anciens de *K. limnetes* (par exemple, des membres C à G de Shungura, et Burgi de Koobi Fora) sont très différents en morphologie crânio-dentaire de *K. paiceae*. Les spécimens de *K. limnetes* plus récents (des membres H et J de Shungura) présentent des caractères intermédiaires entre les spécimens plus anciens et *K. paiceae* : réduction de l'apophyse supra-canine, élévation de l'orbite, réduction des prémolaires, inclinaison du collet

dans la partie distale des troisièmes molaires, schéma d'usure des molaires plus complexe et aux bords latéraux aplatis. Les spécimens récents de *K. limnetes* tendent vers la morphologie de *K. paiceae*. La nouvelle nomenclature proposée est basée sur la reconnaissance d'un « saut » morphologique visible entre les spécimens de la base du membre J (vers 1,61 Ma) et ceux du sommet du membre J ou de la base du membre K (vers 1,55 Ma) de la formation de Shungura. Cette distinction est jugée moins arbitraire que la distinction entre les chrono-espèces *K. limnetes* et *K. olduvaiensis* définie par Leakey (1942).

Le nom *Kolpochoerus limnetes* (Hopwood, 1926) est considéré ici comme étant valable et ayant priorité sur *K. heseloni* (Leakey, 1943). Comme Cooke (1997), je considère que l'holotype de *K. limnetes* (NHM M.12614) est morphologiquement et métriquement compatible avec son statut de *Kolpochoerus* (contra Pickford, 1994). Malgré cela, Cooke (1997), sur la base de la couleur de préservation de l'holotype, a suivi la suggestion de Pickford (1994) que ce spécimen ne provient pas de la formation de Kaiso et a proposé d'utiliser le nom *K. heseloni* (Leakey, 1943) à la place de *K. limnetes*. Cet argument n'est pas soutenu par les règles de l'ICZN : la certitude de la position stratigraphique de l'holotype n'est pas un critère d'invalidation d'un nom d'espèce. Le nom *K. limnetes* est valide et d'après les règles de priorité, devrait être utilisé.

***Kolpochoerus paiceae* (Broom, 1931)**

- 1931 *Notochoerus paiceae* ; Broom : p. 167, fig. 1
- 1932 *Kolpochoerus sinuosus* ; Van Hoepen & Van Hoepen : p. 59, figs. 72-77
- p. 1938 *Notochoerus capensis* ; Shaw : p. 25
- p. 1938 *Notochoerus capensis* ; Shaw : p. 85
- 1941 *Mesochoerus paiceae* ; Shaw & Cooke : p. 21, pl. 54 (1-2)
- ? 1942 *Mesochoerus olduvaiensis* ; Leakey : p. 179, figs. 1a-b, pl. 60 (a)
- 1949 *Mesochoerus paiceae* ; Cooke : p. 34
- 1949 *Mesochoerus paiceae* ; Cooke : p. 31, pls. 22-23
- 1955 *Mesochoerus lategani* ; Singer & Keen : p. 170, fig. 1
- 1956 *Mesochoerus lategani* ; Keen & Singer : p. 350, pl. 33 (A-D)
- 1956 *Mesochoerus paiceae* ; Keen & Singer : p. 352, pl. 33 (E)
- p. 1958 *Mesochoerus paiceae* ; Leakey : p. 13
- 1970 *Metridiochoerus evronensis* ; Haas : p. 179, pl. 1
- 1972 *Mesochoerus paiceae* ; Cooke & Maglio : p. 310
- 1972 *Mesochoerus lategani* ; Cooke & Maglio : p. 310
- p.v* 1977 *Mesochoerus limnetes* ; White & Harris : p. 14, fig. 3 (b)

- p.v* 1979 *Mesochoerus limnetes* ; Harris & White : p. 35, pls. 8-12
- p.v* 1983 *Kolpochoerus limnetes* ; Harris : p. 238, pls. 6.10, 6.11, 6.12
- 1986 *Kolpochoerus olduvaiensis* ; Geraads et al. : p. 94, pl. 1 (figs. 1-2)
- p.v* 1988 *Kolpochoerus limnetes* ; Harris et al. : p. 61
- 1992 *Kolpochoerus olduvaiensis* ; WoldeGabriel et al. : p. 483
- p.v* 1995 *Kolpochoerus phacochoeroides* ; White : p. 381
- 2002 *Kolpochoerus olduvaiensis* ssp. a ; Sahnouni et al. : p. 929, fig. 2
- p. 2002 *Kolpochoerus olduvaiensis* ssp. b ; Sahnouni et al. : p. 929, fig. 2
- 2004 *Kolpochoerus olduvaiensis* ; Martinez-Navarro et al. : p. 71, figs. 8-9
- v. 2004 *Metridiochoerus hopwoodi* ou *M. andrewsi* ; Geraads et al. : p. 712
- 2004 *Kolpochoerus olduvaiensis* ; Sahnouni et al. : p. 768, fig. 3
- 2004 *Kolpochoerus evronensis* ; Sahnouni et al. : p. 768, fig. 3
- v. 2008 *Kolpochoerus olduvaiensis* ; Gilbert : p. 234, fig. 11.2
- 2008 *Kolpochoerus paiceae/olduvaiensis* ; Sahnouni & Made : p. 183, figs. 2, 4
- p. 2010 *Kolpochoerus heseloni* ; Bishop : p. 842
- v. 2012 *Kolpochoerus* sp. ; Frost et al. : p. 7, tab. 1
- 2012 *Kolpochoerus heseloni* ; Brink et al. : p. 529, tab. 1

Holotype

Fragment de corpus mandibulaire droit avec M₃ complète. « Diamond gravels » de Windsorton, Afrique du Sud.

Horizon et localités

Du Pléistocène ancien (ca. 1,55 Ma) au Pléistocène moyen (ca. 0,8 Ma) :

- formation de Shungura, des membres J (partie supérieure) à L, Éthiopie ;
- formation de Bouri, membres Daka, Éthiopie ;
- Asbole, Éthiopie ;
- Kesem-Kebena, Éthiopie ;
- formation de Koobi Fora, membre Okote, et quelques spécimens dans le membre KBS, Kenya ;
- formation de Nachukui, membres Nattoo et Nariokotome, Kenya ;
- formation de Buia, Érythrée ;
- Olduvai, Tanzanie ;
- Carrière d'Evron, Israël ;
- 'Ubeidiya, Israël ;
- « Vaal River Diamond gravels » de Windsorton, Afrique du Sud ;
- Elandsfontein, Afrique du Sud ;

- Skurwerug, Afrique du Sud ;
- Cornelia, Afrique du Sud.

Diagnose émendée

Espèce de *Kolpochoerus* de taille très importante (crâne environ deux fois plus gros que celui d'*Hylochoerus*). Diffère de toutes les autres espèces de *Kolpochoerus* par une taille plus importante, des troisièmes molaires plus complexes (entre 4 et 7 paires de piliers latéraux sur les M₃), plus hypsodontes (avec la partie distale du collet fortement inclinée), couvertes de ciment et présentant un émail rugueux, des canines supérieures plus développées et orientées plus dorsalement, avec des sillons dentinaires plus profonds chez les mâles, des P² et P₂ réduites voire absentes, une I³ absente, et une I² réduite, un rostre allongé, une arcade zygomatique des femelles également pourvue d'une protubérance fortement développée, de forme arrondie (donnant un aspect triangulaire à l'arcade zygomatique en vue dorsale).

Diffère également de *Kolpochoerus afarensis*, *K. majus*, la forme de *Kolpochoerus* de Matabaietu, et des spécimens anciens de *K. limnetes* (niveaux équivalents aux membres C à G de Shungura) par un schéma d'usure des molaires plus complexe et aux bords latéraux plus aplatis, et une orbite élevée positionnée dorsalement au frontal chez les mâles. Diffère également des spécimens anciens de *K. limnetes* (des membres C à G de Shungura) par une apophyse supra-canine réduite, limitée à une crête basse, allongée rostro-caudalement, et mal différenciée du bord dorsal de l'alvéole de la canine supérieure. Diffère également de *K. limnetes* et *K. majus* par une constriction pariétale plus marquée. Diffère également de *K. majus* par une arcade zygomatique des mâles présentant une expansion médio-latérale constante sur toute sa longueur.

Remarques

D'après leur morphologie crânio-mandibulaire et dentaire, je considère les spécimens de *Kolpochoerus paiceae* d'Afrique australe et ceux de *K. "olduvaiensis"* d'Afrique orientale comme étant conspécifiques. Le nom *K. paiceae* (Broom, 1931) a priorité sur celui de *K. olduvaiensis* (Leakey, 1942).

***Kolpochoerus majus* (Hopwood, 1934)**

- v. 1934 *Koiropotamus majus* ; Hopwood : p. 547
1942 *Potamochoerus majus* ; Leakey : p. 183, pl. 61
1949 *Potamochoerus majus* ; Cooke : p. 39
1958 *Potamochoerus majus* ; Leakey : p. 7, pls. 2-3 (3, 5-7)
1965 *Potamochoerus majus* ; Leakey : p. 27
1967 *Potamochoerus majus* ; Leakey : p. 21
1969 *Potamochoerus* sp. ; Leakey et al. : p. 72
- p. 1970 *Mesochoerus limnetes* ; Cooke & Coryndon : pl. 10 (L-N)
1971 *Potamochoerus* sp. ; Bishop et al. : p. 393
1973 *Potamochoerus majus* ; Leakey : p. 293
1977 *Mesochoerus majus* ; White & Harris : p. 14
1979 *Mesochoerus majus* ; Harris & White : p. 37 : figs. 68, 78, 79

Holotype

Fragment de corps mandibulaire gauche avec couronnes complètes de P₃ à M₁ et alvéole de P₂ (NHM M.14682). Bed IV d'Olduvai. Spécimen conservé dans les collections du Natural History Museum, Londres.

Horizon et localités

Du Pléistocène ancien (ca. 1,9 Ma) au Pléistocène récent (ca. 0,25 Ma) :

- formation de Shungura, membre L, Éthiopie ;
- formation de Bouri, membres Daka et Herto (partie inférieure), Éthiopie ;
- unité supérieure de Bodo, « Middle Awash », Éthiopie ;
- couches pléistocènes non nommées de Halibee, « Middle Awash », Éthiopie ;
- formation de Konso, Éthiopie ;
- formation de Melka-Kunturé, site de Garba IV, Éthiopie ;
- Kesem-Kebena, Éthiopie ;
- Asbole, Éthiopie ;
- formation de Nachukui, membre Nariokotome, Kenya ;
- formation de Kapthurin, Kenya ;
- formation d'Ologesailie, Kenya ;
- formation de Nyabusosi, membre Behanga, Ouganda ;
- Olduvai, Tanzanie ;
- formation de Buia, Érythrée ;

- potentiellement, carrière Thomas, niveau L, Maroc.

Diagnose

Espèce de *Kolpochoerus* de taille moyenne, plus grosse que *K. afarensis*, et plus petite que *K. paiceae*. Dimorphisme sexuel important (taille globale, arcade zygomatique, taille et orientation de la canine, apophyse supra-canine, inflation latérale du corps mandibulaire). Diffère de toutes les espèces de *Kolpochoerus* par des rangées dentaires jugales divergentes rostralement. Diffère de *K. deheinzellini*, *K. millensis*, *K. afarensis*, *K. cookei*, *K. limnetes*, et *K. paiceae* par un schéma d'usure simple et arrondi des molaires, avec un aspect bunolophodonte (compression mésio-distale des cuspides).

Diffère également de *Kolpochoerus deheinzellini*, *K. millensis*, *K. afarensis* et *K. cookei* par des troisièmes molaires plus complexes et allongées, plus hypsodontes, et des prémolaires plus élargies labio-lingualement. Diffère également de *K. afarensis*, *K. limnetes* et *K. paiceae* par la forme sphérique de la protubérance zygomatique dont l'épaisseur médio-latérale n'est pas constante le long de l'arcade zygomatique, une constriction pariétale plus faible, un occipital plus large et orienté verticalement en vue latérale, et des P² et P³ plus développées mésio-lingualement. Diffère également de *K. limnetes* et *K. paiceae* par la présence habituelle d'une P¹.

Diffère également de *Kolpochoerus afarensis* et *K. millensis* par une symphyse mandibulaire dorso-ventralement épaissie dorso-ventralement, et une inflation latérale du corps mandibulaire plus développée au niveau des M₂-M₃. Diffère également de *K. limnetes* et *K. paiceae* par un rostre plus court, avec des os nasaux ne montrant pas d'élargissement prononcé au niveau des canines. Diffère également de *K. deheinzellini*, *K. afarensis* et la forme de *Kolpochoerus* de Matabaietu par une canine supérieure des mâles avec trois sillons dentinaires. Diffère également de *K. millensis*, *K. afarensis*, *K. limnetes* et *K. paiceae* par une symphyse mandibulaire amincie dorso-ventralement dans sa partie rostrale. Diffère de *K. afarensis*, la forme de *Kolpochoerus* de Matabaietu, et des spécimens femelles de *K. limnetes* par une symphyse mandibulaire large.

Diffère également de la forme de Matabaietu par une apophyse supra-canine réduite à une crête basse allongée rostro-caudalement, mal différenciée du bord dorsal de l'alvéole de la canine supérieure, une protubérance zygomatique beaucoup plus développée latéralement chez les mâles, une constriction pariétale plus faible et une symphyse mandibulaire plus large.

Diffère d'*Hylochoerus* par une constriction pariétale plus forte, une série prémolaire non réduite, des molaires moins allongées et moins complexes, un développement du cément

moins important, une compression mésio-distale des cuspides des molaires moins marquée, un dimorphisme sexuel beaucoup plus important et une boîte crânienne positionnée plus dorsalement (angulation entre le rostre et la boîte crânienne plus importante).

Remarques

Les caractéristiques crânio-mandibulaires discutées ci-dessus sont limitées aux spécimens postérieurs à 1 Ma, et n'incluent pas les spécimens crâniens de Konso (Suwa et al., 2003), actuellement en cours d'étude par Gen Suwa et ses collègues. Ces restes sont potentiellement de morphologie et taille intermédiaires entre les spécimens de *K. majus* plus récents et ceux de la forme de Matabaietu.

Cooke & Wilkinson (1978) ont considéré l'holotype de *Kolpochoerus majus* comme étant indistinguable d'un spécimen de *K. "olduvaiensis"*. L'holotype présente pourtant un schéma d'usure des molaires distinctement plus simple et arrondi que les spécimens contemporains de *K. "olduvaiensis"*. Bien qu'il soit relativement peu informatif du point de vue anatomique, je considère ce spécimen comme étant un type valide pour l'espèce *K. majus*.

***Kolpochoerus afarensis* Cooke, 1978**

- 1977 *Potamochoerus porcus* ; White & Harris: p. 15
p. 1979 *Potamochoerus porcus* ; Harris & White : p. 32 : figs. 55-58
v 1987 *Potamochoerus porcus* ; Harris : p. 351
v 2010 *Potamochoerus afarensis* ; Bishop : p. 842
v 2011 *Potamochoerus afarensis* ; Bishop : p. 331

Holotype

Crâne relativement complet, mais déformé, avec denture de P³ à M³ (AL 147-10). Formation de Hadar, partie inférieure du membre Sidi Hakoma. Spécimen conservé à l'ARCCCH, Addis Abeba, Éthiopie.

Horizon et localités

Pliocène récent (ca. 3,8 Ma-2,9 Ma) :

- formation de Shungura, membre B, Éthiopie ;
- sables de Maka, « Middle Awash », Éthiopie ;
- formation de Hadar, membres Sidi Hakoma, Denen Dora, et Kada Hadar, Éthiopie ;
- Dikika, Éthiopie ;

- Laetoli, Tanzanie ;
- aire fossilifère de Koro Toro, Tchad.

Diagnose émendée

Espèce de *Kolpochoerus* de taille modeste, comme *Potamochoerus*. Diffère de *Potamochoerus* par un neurocrâne élevé et une angulation marquée entre rostre et boîte crânienne, une arcade zygomatique présentant une protubérance fortement développée chez les mâles, et une inflation médio-latérale également présente chez les femelles, des prémolaires supérieures simples, sans développement des parties mésio-linguales, des prémolaires inférieures plus fines labio-lingualement, en formes de lame, une extrémité rostrale de la symphyse mandibulaire positionnée ventralement aux rangées dentaires jugales, et l'absence de plate-forme « simienne » sur le bord caudal de la symphyse..

Diffère des espèces *Kolpochoerus limnetes*, *K. paiceae*, *K. majus* et du matériel de Matabaietu) par une taille moins importante, une constriction pariétale plus forte et une P₁ parfois présente, des prémolaires et des molaires plus simples (au maximum 3 paires de piliers sur les M₃), une symphyse mandibulaire plus fine dorso-ventralement, une arcade incisive pointue chez les mâles et les femelles, des incisives inférieures longues avec I₁ et I₂ parallèles, et une inflation latérale du corps mandibulaire moins importante.

Diffère également du matériel de Matabaietu et de *Kolpochoerus majus* par des molaires à cuspides non compressées mésio-distalement, un schéma d'usure plus complexe (semblable à celui de *K. limnetes*), une protubérance zygomatique des mâles semblable à celle de *K. limnetes* (inflation médio-latérale de largeur constante sur toute la longueur de l'arcade).

Diffère également de *Kolpochoerus paiceae* par une orbite positionnée plus ventralement, et des molaires brachyodontes. Diffère des espèces de *Kolpochoerus* plus anciennes (*K. deheinzeli* et *K. millensis*) et de *K. cookei* par une taille dentaire plus importante et des molaires légèrement plus complexes.

Remarques

Kolpochoerus afarensis a été placé plusieurs fois dans le genre *Potamochoerus* (Geraads, 1993 ; Cooke, 1997 ; Bishop, 2010, 2011). Cette espèce représente le suiné africain le plus ancien représenté à la fois par du matériel dentaire et crânio-mandibulaire. Malgré cela, son importance pour la compréhension du début de l'histoire évolutive du genre a été sous-estimée par l'accentuation de ses caractéristiques plésiomorphes semblables à *Potamochoerus*.

Au contraire, *K. afarensis* présente toutes les caractéristiques principales des espèces plus récentes de *Kolpochoerus*, et nous renseigne sur les premiers stades de l'évolution du genre.

***Kolpochoerus deheinzeli* Brunet & White, 2001**

Holotype

Fragment de maxillaire avec C¹, P²-P⁴ et M³ à droite, C¹, P²-P³, et M²-M³ à gauche. Spécimen ARA-VP-1/986 conservé à l'ARCCH, Addis Abeba, Éthiopie.

Horizon et localités

Proche de la limite Miocène-Pliocène et Pliocène récent :

- formation de Sagantole, membres Aramis et Belohdelie, « Middle Awash », Éthiopie ;
- Gona, Éthiopie ;
- aire fossilifère de Kossom Bougoudi, Tchad.

Diagnose (reformulée d'après Brunet & White, 2001)

Diffère de *Kolpochoerus afarensis* par une plus petite taille, la présence d'une P₁ monoradiculée et d'un court diastème P₁-P₂, un diastème C₁-P₂ plus court, des P₂ et P₃ sub-égales, une série prémolaire proportionnellement plus longue et donc un rapport prémolaires / molaires plus grand, et des molaires à couronne plus basse, avec des cuspides moins arrondies.

Remarques

Geraads (2004) observe que Brunet & White (2001) n'ont pas précisé de caractères morphologiques justifiant l'attribution de cette espèce au genre *Kolpochoerus*. La création par Haile-Selassie & Simpson (2012) d'une chrono-espèce intermédiaire entre *K. deheinzeli* et *K. afarensis* apporte des arguments qui sont congruents avec l'opinion de Brunet & White (2001). Haile-Selassie & Simpson (2012) décrivent en détails les caractères morphologiques et métriques de la denture qui permettent de relier, d'après eux, les trois chrono-espèces *K. deheinzeli*, *K. millensis* et *K. afarensis* dans une seule et même lignée phylétique. La mandibule partielle de *K. millensis* décrite est très similaire avec celle de *K. afarensis* et présente des caractères typiques du genre *Kolpochoerus*, en particulier la position ventrale de l'extrémité rostrale de la symphyse mandibulaire par rapport aux rangées dentaires jugales (observé d'après Haile-Selassie & Simpson, 2012, fig. 4). L'espèce *K. deheinzeli* est une

espèce ancestrale à *K. millensis*, elle-même peut-être ancestrale à *K. afarensis*, et ces deux espèces sont bien définies comme faisant partie de *Kolpochoerus* sur des caractères non seulement dentaires, mais aussi crâniens (*K. afarensis*) et mandibulaires (*K. afarensis* et *K. millensis*). Ces nouvelles données sont congruentes avec l'attribution de *K. deheinzellini* au genre *Kolpochoerus*.

***Kolpochoerus cookei* Brunet & White, 2001**

v* p. 1979 *Potamochoerus porcus* ; Harris & White : p. 32

Holotype : M₃ droite complète (L 116-14). Formation de Shungura, membre B-10. Conservé à l'ARCCH, Addis Abeba, Éthiopie.

Horizon et localités

Pliocène ancien, ca. 2,9 Ma :

-formation de Shungura, membre B-10.

Diagnose (reformulée d'après Brunet & White, 2001)

Plus petite espèce du genre *Kolpochoerus*. Diffère de *K. deheinzellini* par une hauteur de couronne des troisièmes molaires plus importante, et comparable à celle de *K. afarensis*.

Remarques

Cette espèce n'est connue que par deux spécimens : l'holotype une M₃ droite (L 116-14), et une seconde troisième molaire OMO 112/2-1974-733 initialement décrite comme une M³ droite, qui est en fait une M₃ droite. Les différences de taille et de proportions entre ces deux M₃ ne sont pas plus importantes que celles observées au sein d'autres espèces, et cette espèce semble donc valide.

***Kolpochoerus millensis* Haile-Selassie & Simpson, 2012**

2010 *Kolpochoerus* sp. nov. ; Haile-Selassie et al. : p. 409, tab. 2

Holotype

Mandibule (corpus mandibulaire gauche et symphyse partielle) avec I₁ à M₃. Spécimen ASA2/P22 conservé à l'ARCCH, Addis Abeba, Éthiopie.

Horizon et localités

Pliocène de la dépression de l'Afar :

- zone d'étude de Woranso-Mille, Afar, Éthiopie ;
- zone d'étude de Gona, sédiments As Aela, Afar, Éthiopie ;
- formation du Mont Galili, Afar, Éthiopie.

Diagnose (reformulée d'après Haile-Selassie & Simpson, 2012, sans changer la terminologie dentaire)

Kolpochoerus millensis diffère de *K. afarensis* par des troisièmes molaires à couronnes plus basses avec une partie distale peu développée, des cuspides accessoires linguales et labiales moins développées entre la seconde paire de piliers (hypoconide-entoconide) et les cuspides terminales (pentaconide-hexaconide) des M₃, des cuspides accessoires distales et médianes plus petites et positionnées plus lingualement sur les M³, des cuspides accessoires médianes habituellement divisées en deux moitiés mésiale et distale, des cuspides des molaires inférieures à émail moins plissé, des cuspides principales plus coniques, un gradient d'usure des molaires moins important, des cuspides accessoires distales de la M₂ beaucoup moins développées, et un corps mandibulaire plus robuste relativement à la largeur des molaires.

Diffère de *Kolpochoerus deheinzlini* par des M³ plus allongées, étroites, à partie distale plus étroite labio-lingualement, présentant une orientation des cuspides différente (protocône positionné plus distalement par rapport au paracône, pentacône aligné avec les cuspides linguales), des M₃ avec une cuspide accessoire médiale distale bifurquée, et un hexaconide aussi développé que l'hypoconulide.

Troisièmes molaires de taille et de morphologie intermédiaires entre *K. deheinzlini* et *K. afarensis*, plus grandes que celles de *K. cookei*, plus petites que celles de *K. majus*, plus petites et plus simples que celles de *K. limnetes* et *K. paiceae*.

Diffère des espèces de *Potamochoerus* par la rétention de P¹/P₁.

Remarques

Cette diagnose a seulement été reformulée dans un style télégraphique sans en changer le sens. Certains points comme la différence de *Kolpochoerus millensis* avec *Potamochoerus* par la rétention de P¹ ne sont pas valables au vu des résultats de cette thèse. Les autres points n'ont pas été étudiés en détail.

Haile-Selassie & Simpson (2012) définissent *Kolpochoerus millensis* comme une chrono-espèce morphologiquement, métriquement, et temporellement intermédiaire entre *K. deheinzellini* et *K. afarensis*. Par rapport aux changements morphologiques observés chez les espèces plus récentes (les lignées *K. limnetes* / *paiceae* et *K. majus*), ceux observés dans la lignée *K. deheinzellini* / *millensis* / *afarensis* paraissent peu importants. Les futurs travaux amèneront peut-être à repenser la division de cette lignée en trois chrono-espèces.

En particulier, les spécimens de *Kolpochoerus afarensis* de Laetoli décrits par Harris (1987) et Bishop (2011) sont contemporains avec *K. millensis* (ca. 3,8 Ma) mais sont métriquement et morphologiquement similaires aux spécimens plus récents de *K. afarensis* (de la formation de Hadar et des sables de Maka). Cela suggère que la relation supposée anagénétique entre *K. deheinzellini*, *K. millensis* et *K. afarensis* est certainement plus complexe. Il est possible que *K. millensis* et *K. afarensis* soient des groupe-frères, tous les deux descendants de *K. deheinzellini* et occupant différentes zones géographiques à 3,8 Ma (*K. millensis* dans l'Afar, *K. afarensis* à Laetoli).

Malgré les doutes concernant cette espèce, je la considère cependant comme valide en l'attente d'une étude plus détaillée de l'ensemble du matériel pliocène de *Kolpochoerus*.

***Kolpochoerus* sp. nov. Matabaietu**

Holotype

Crâne avec dentition subcomplète (alvéoles de I¹ à I³, racine et fragment de la couronne de la canine supérieure, couronnes de P¹ à M³), mandibule subcomplète avec dentition subcomplète (alvéoles de I₃, couronnes de I₁ et I₂, racine et couronne cassée de la canine inférieure, couronnes de P₂ à M₃), couronnes isolées de I¹ et I² droites, et fragments isolés de basicrâne et toit pariétal. Spécimen MAT-VP-1/5 conservé à l'ARCCH, Addis Abeba, Éthiopie.

Horizon et localités de l'holotype : Matabaietu “Vertebrate Paleontology Locality One”, zone de recherche du “Middle Awash”, dépression de l’Afar, Éthiopie. Zone de Matabaietu, unité 9, grès, *in situ*.

Paratype : Fragment de corpus mandibulaire gauche avec P₄ à M₃ (MAT-VP-5/1) conservé à l’ARCCH, Addis Abeba, Éthiopie.

Horizon et localités de l'holotype : Matabaietu “Vertebrate Paleontology Locality Five”, zone de recherche du “Middle Awash”, dépression de l’Afar, Éthiopie. Zone de Matabaietu, unité 4, *in situ*.

Autres matériels : six M₃ et une M³ isolées ont été attribuées à *Kolpochoerus* cf. sp. nov. Matabaietu

Diagnose

Espèce de *Kolpochoerus* de taille intermédiaire entre *K. afarensis* et *K. majus*, proche de la taille d’*Hylochoerus*. Diffère de toutes les espèces de *Kolpochoerus*, excepté *K. majus*, par ses molaires à piliers latéraux compressés mésio-distalement (résultant en un aspect bunolophodonte) et une arcade zygomatique des mâles orientée obliquement par rapport au plan sagittal du crânes. Diffère également de *K. deheinzellini*, *K. millensis*, et *K. cookei* par ses dents plus complexes et de taille plus importante. Diffère également de *K. millensis* et *K. afarensis* par une symphyse mandibulaire épaissie dorso-ventralement, un corps mandibulaire plus élargi latéralement au niveau des M₂-M₃ et des incisives inférieures moins développées (I₂ oblique à I₁). Diffère également de *K. afarensis* par des canines inférieures et supérieures plus développées, une arcade incisive plus plate, et une constriction pariétale moins importante.

Diffère également de *Kolpochoerus limnetes* et *K. paiceae* par un crâne relativement plus court, un rostre de largeur quasi-constante (sans élargissement au niveau des canines), des M₃ moins symétriques et moins complexes. Diffère de *K. majus*, *K. limnetes* et *K. paiceae* par une symphyse mandibulaire plus étroite et des canines supérieures dépourvues de sillons dentinaires chez les mâles. Diffère également de *K. majus* et *K. paiceae* par des apophyses supra-canines des mâles présentant une crête allongée dorso-ventralement. Diffère également de *K. paiceae* par des troisièmes molaires beaucoup plus courtes et à couronnes basses, des prémolaires non réduites, et des orbites positionnées ventralement à l’os frontal. Diffère

également de *K. majus* par une constriction du pariétal plus importante et des rangées dentaires jugales supérieures sub-parallèles.

Remarques

Harris et al. (1988a) ont attribué une M₃ provenant du membre Lomekwi de la formation de Nachukui à l'espèce *Kolpochoerus majus*. Ce spécimen a un âge géologique similaire à la nouvelle espèce décrite. Je n'ai pas pu observer ce spécimen, mais il pourrait appartenir à la nouvelle espèce et être sa plus ancienne description. Alternativement, il pourrait s'agir d'un spécimen de *Kolpochoerus limnetes* (Bishop, 1994, 2010) ou d'un spécimen de *K. majus*, indiquant la contemporanéité des deux espèces.

Deuxième partie, troisième sous-partie

Relations phylogénétiques des suinés africains et implications pour la biostratigraphie et les modalités d'évolution

Malgré le nombre important d'études consacrées à la systématique des suinés africains (voir listes de synonymie de la sous-partie précédente), peu d'études ont discuté en détail leurs relations phylogénétiques (Bender, 1992 ; Geraads, 1993, 2004).

La résolution de la phylogénie des suinés est pourtant une étape cruciale pour la compréhension de leur histoire évolutive. La connaissance des liens de parenté est en effet primordiale pour la reconstruction des dynamiques de dispersion des suinés en Afrique.

I. Matériel

Cette analyse cladistique comporte 12 taxons de Suinae. Elle comprend les cinq espèces de *Kolpochoerus* connues par des restes crânio-mandibulaires et dentaires relativement complets (*K. afarensis*, *K. limnetes*, *K. paiceae*, *K. sp. nov.* Matabaietu et *K. majus*), les trois genres actuels *Potamochoerus*, *Hylochoerus* et *Phacochoerus*, et l'espèce problématique "*K.*" *phacochoeroides*. Les deux autres taxons sont des suinés eurasiatiques des genres *Sus* et *Babyrousa*.

Les genres actuels *Potamochoerus*, *Phacochoerus* et *Babyrousa* ont été codés au niveau générique car les différences intra-génériques sont relativement faibles par rapport à la disparité observée entre les autres taxons, et principalement d'ordre quantitatif (cf. première partie pour *Potamochoerus* et *Phacochoerus*, et Meijaard & Groves, 2002 pour *Babyrousa*). Les caractères discrets qui différencient les deux espèces de *Phacochoerus* n'ont pas été utilisés dans l'analyse (structure du basicrâne, formule dentaire).

Le genre *Kolpochoerus* a été codé au niveau spécifique, et même infra-spécifique pour l'espèce *K. paiceae* : les formes d'Afrique orientale et d'Afrique australe ont été incluses et codées séparément pour tester l'hypothèse de leur conspécificité avancée dans la partie précédente. De même, cette analyse représente un test de la position phylogénétique de

l'espèce "*K.* *phacochoeroides* puisqu'elle est comparée aux espèces de *Kolpochoerus* et aux autres genres africains.

Les espèces du genre *Metridiochoerus* n'ayant pas été décrites en détails dans les parties précédentes, elles n'ont pas été incluses dans l'analyse.

La liste suivante présente les différents taxons étudiés, ainsi que les références et les collections directement étudiées et utilisées lors du codage :

- *Babyrousa* sp., actuel, Asie du Sud-Est (collections du MNHN) ;
- *Sus scrofa*, actuel, Eurasie (collections de l'iPHEP et du MNHN) ;
- *Potamochoerus* sp., actuel, Afrique sub-saharienne (collections de l'iPHEP, du MNHN, du NHM, du MRAC et des KNM) ;
- *Hylochoerus meinertzhageni*, actuel, Afrique subtropicale (collections de l'iPHEP, MNHN, NHM, MRAC, et KNM) ;
- *Phacochoerus* sp., actuel, Afrique sub-saharienne (collections de l'iPHEP, du MNHN, du NHM, du MRAC, de l'ARCCH et des KNM) ;
- *Kolpochoerus afarensis*, Pliocène, sites d'Hadari et de Maka (« Middle Awash »), Éthiopie (collections de l'ARCCH, Cooke, 1978a ; Fesseha, 1999) ;
- *K. limnetes*, Pliocène récent et Pléistocène, localités de la formation de Shungura, Éthiopie, et des formations de Koobi Fora et Nachukui, Kenya (collections de l'ARCCH et des KNM, Harris & White, 1979 ; Harris, 1983 ; Harris et al., 1988a) ;
- *K. paiceae* 1 (Afrique orientale), Pléistocène, localités des formations de Shungura et Bouri, Éthiopie, de la formation de Koobi Fora, Kenya, et de la formation de Humbu, Tanzanie (collections de l'ARCCH et des KNM, Harris & White, 1979 ; Harris, 1983 ; Gilbert, 2008) ;
- *K. paiceae* 2 (Afrique australe), Pléistocène, sites de Skurwerug et d'Elandsfontein, Afrique du Sud (Hendey & Cooke, 1985) ;
- *K. majus*, Pléistocène, sites de la formation de Bouri, de celle de Konso, de Bodo, et d'Asbole, Éthiopie, et la formation de Kapthurin, Kenya (collections de l'ARCCH et des KNM, Harris & White, 1979 ; Geraads et al., 2004a ; Gilbert, 2008) ;
- *K.* sp. nov. Matabaietu, limite Pliocène-Pléistocène, zone de Matabaietu, « Middle Awash », Éthiopie (collections de l'ARCCH) ;
- "*K.* *phacochoeroides*, Pléistocène ancien, Ahl al Oughlam, Maroc (Geraads, 1993, 2004).

II. Caractères

La matrice comprend 28 caractères qui sont définis ci-dessous. Les états des caractères sont illustrés dans les figures 2.21., 2.22., 2.23., 2.24., & 2.25. La matrice de caractères utilisée est présentée dans le tableau 2.7.

Taxon / Caractère	1	2	3	4	5	6	7	8	9	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2				
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	2	3	4	5	6	7	8			
<i>Babyrousa sp.</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0			
<i>Sus scrofa</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Potamochoerus sp.</i>	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
<i>Hylochoerus meinertzhageni</i>											0					0																
	0	0	1	0	1	1	0	1	1	1	+	1	1	0	1	+	0	0	1	0	0	0	1	1	0	0	1	0	1	0		
											1					1																
<i>Phacochoerus sp.</i>	0	1	0	1	0	0	1	0	1	0	1	0	-	-	1	0	0	0	1	1	0	1	1	0	0	1	1	0	1	1	0	
<i>Kolpochoerus afarensis</i>	?	1	0	0	0	1	0	2	2	1	?	1	?	?	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>K. sp. nov.</i>	0	1	0	0	?	1	?	1	1	?	1	1	1	1	1	0	0	1	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Matabaietu</i>																																
<i>K. majus</i>	0	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>K. limnetes</i>	1	1	0	0	0	1	0	2	2	1	1	1	1	1	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	0	+	0	+	0	0	
<i>K. paiceae 1</i>	1	1	0	0	0	1	0	2	2	2	1	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
<i>K. paiceae 2</i>	1	1	0	0	0	1	0	?	?	2	1	?	?	?	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	1	1	1	1	1	1
"K".																																
<i>phacochoeroides</i>	0	1	0	1	0	0	1	1	1	?	1	0	-	-	0	?	0	?	1	1	0	1	1	0	1	1	1	1	1	1	1	

Tableau 2.7. Matrice de 28 caractères codés pour 12 taxons utilisée dans l'analyse cladistique. ? : état de caractère inconnu ; - : état de caractère inapplicable ; + : polymorphisme.

La liste des mesures utilisées pour définir les états de caractères est dans le tableau 1.4. (première partie). La plupart des différences de morphologie entre les espèces de suinés actuels sont des caractères continus qu'il faut donc discrétiser pendant le codage. Bien que la variation intra-spécifique soit importante au sein des différentes espèces actuelles et fossiles

(voir respectivement la première partie et la première sous-partie de la deuxième partie), elle n'est généralement pas prise en compte par les analyses phylogénétiques.

Les diagrammes présentés dans cette partie montrent que pour chaque ratio de mesures utilisé, la gamme de variation au sein des espèces actuelles et fossiles est importante (Figs. 2.21., 2.23., 2.24. & 2.25.). Les cas de distribution disjointes des valeurs permettant de coder deux états de caractères sont très rares. Les états de caractère choisis sont donc généralement très subjectifs. J'ai utilisé des seuils limites de ratios en essayant de prendre en compte la moyenne des valeurs de chaque taxon pour effectuer le codage.

1. Crâne

1. *Longueur relative du crâne* : **(0)** crâne relativement court (rapport moyen $100 \cdot 110 / L1 > 36$) ; **(1)** crâne relativement long (rapport moyen $100 \cdot 110 / L1 < 36$) (Fig. 2.21.).
Ce caractère a été codé comme valeur manquante chez *Kolpochoerus afarensis*, aucun crâne suffisamment complet n'étant connu (Cooke, 1978a).
2. *Angulation entre le rostre et la boîte crânienne (profil latéral du crâne concave)* : **(0)** angulation faible, voire absente ; **(1)** angulation forte (Fig. 2.22.).
Ce caractère est adapté du caractère 0 de Geraads (2004). Le genre *Hylochoerus* a été codé comme présentant une angulation faible. Cependant, certains spécimens mâles ont une angulation un peu plus marquée et pourraient être codés différemment. Ces individus étant rares, j'ai choisi d'effectuer le codage en considérant la morphologie dominante plutôt que d'indiquer un polymorphisme.
3. *Constriction du toit pariétal caudalement aux orbites* : **(0)** constriction importante ($100 \cdot 111 / 10 < 45$) ; **(1)** constriction faible ($100 \cdot 111 / 10 > 45$) (Fig. 2.21.).
4. *Protubérance occipitale externe* : **(0)** relativement large, de largeur voisine de celle du frontal ($100 \cdot 110 / 112 < 140$) ; **(1)** relativement étroite par rapport à la largeur du frontal ($100 \cdot 110 / 112 > 140$) Les états de caractères 4(0) et 4(1) sont observables respectivement sur les figures 2.21. et 0.8.
5. *Proportions de l'occipital* : **(0)** occipital étroit ($100 \cdot h3 / 112 > 110$) ; **(1)** occipital large ($100 \cdot h3 / 112 < 110$). Les états de caractères 5(0) et 5(1) sont observables respectivement

sur les figures 0.3. et 0.6.

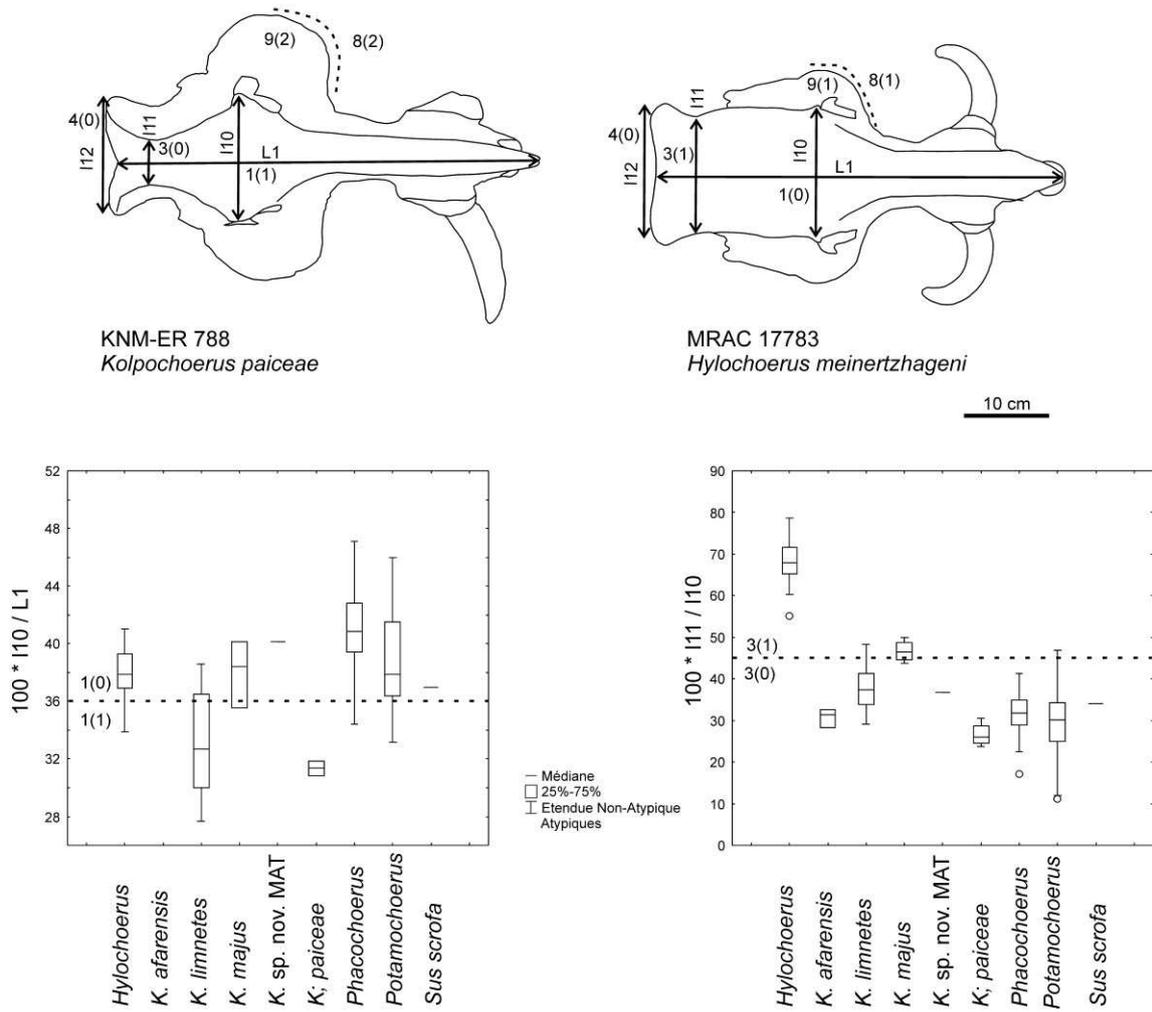


Figure 2.21. Etats des caractères 1, 3, 4, 8 et 9.

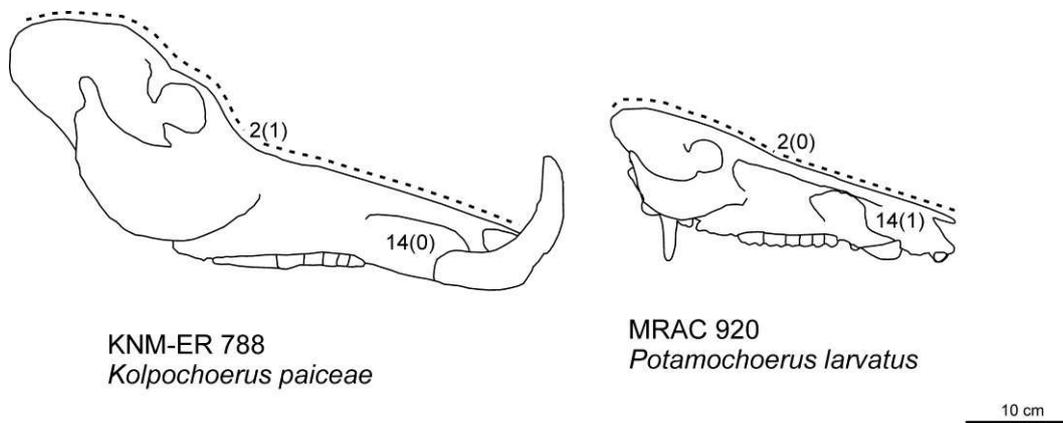


Figure 2.22. Etats des caractères 2 et 14.

6. *Bord latéral de la boîte crânienne ventralement aux lignes temporales* : **(0)** bombement latéral de l'os pariétal ventralement aux lignes temporales, pas de rupture de pente nette entre la fosse temporale et le toit pariétal ; **(1)** os pariétal plat ou concave directement caudalement aux lignes temporales, rupture de pente marquée entre la fosse temporale et le toit pariétal par une angulation de l'os.
La définition de ce caractère est basée sur les observations de Cooke & Wilkinson (1978). Les états de caractères 6(0) et 6(1) sont observables respectivement sur les figures 0.3. et 0.6.
7. *Développement des bulles tympaniques* : **(0)** importantes ; **(1)** réduites.
Ce caractère correspond au caractère 14 de Geraads (2004). Les états de caractères 7(0) et 7(1) sont observables respectivement sur les figures 0.3. et 0.8.
8. *Orientation de l'arcade zygomatique des mâles en vue dorsale* : **(0)** peu oblique au plan sagittal du crâne (angle ca. 30°) ; **(1)** oblique au plan sagittal du crâne (angle entre 30° et 80°) ; **(2)** orientée à 90° du plan sagittal du crâne. L'état de caractères (0) est observable sur la figure 0.8., les états de caractères 8(1) et 8(2) sont observables sur la figure 2.21.
9. *Protubérance de l'arcade zygomatique du mâle* : **(0)** absente; **(1)** arrondie (expansion médio-latérale de largeur non constante sur la longueur de l'arcade) ; **(2)** aspect rectangulaire en vues dorsale et ventrale (expansion médio-latérale de largeur constante sur la longueur de l'arcade) (Figs. 2.21. & 2.23.).
10. *Protubérance de l'arcade zygomatique de la femelle* : **(0)** absente ; **(1)** peu développée ; **(2)** fortement développée, aspect triangulaire en vue dorsale. L'état de caractère (0) est observable sur la figure 0.3. (ce spécimen est un mâle, mais le développement des arcades zygomatiques est similaire entre mâles et femelles de *Potamochoerus*. Les états de caractères 10(1) et 10(2) sont observables sur les figures 2.6. et 2.19. (KNM-ZP 650, *Kolpochoerus paiceae*) respectivement.
11. *Proportions et inclinaison du prémaxillaire* : **(0)** relativement étroit ($100 \cdot L9/131 < 85$) et sub-horizontale (angle $p2 > 150^\circ$) ; **(1)** relativement large ($100 \cdot L9/131 > 85$) et incliné

rostro-ventralement (angle $p2 < 150^\circ$) (Fig. 2.23.).

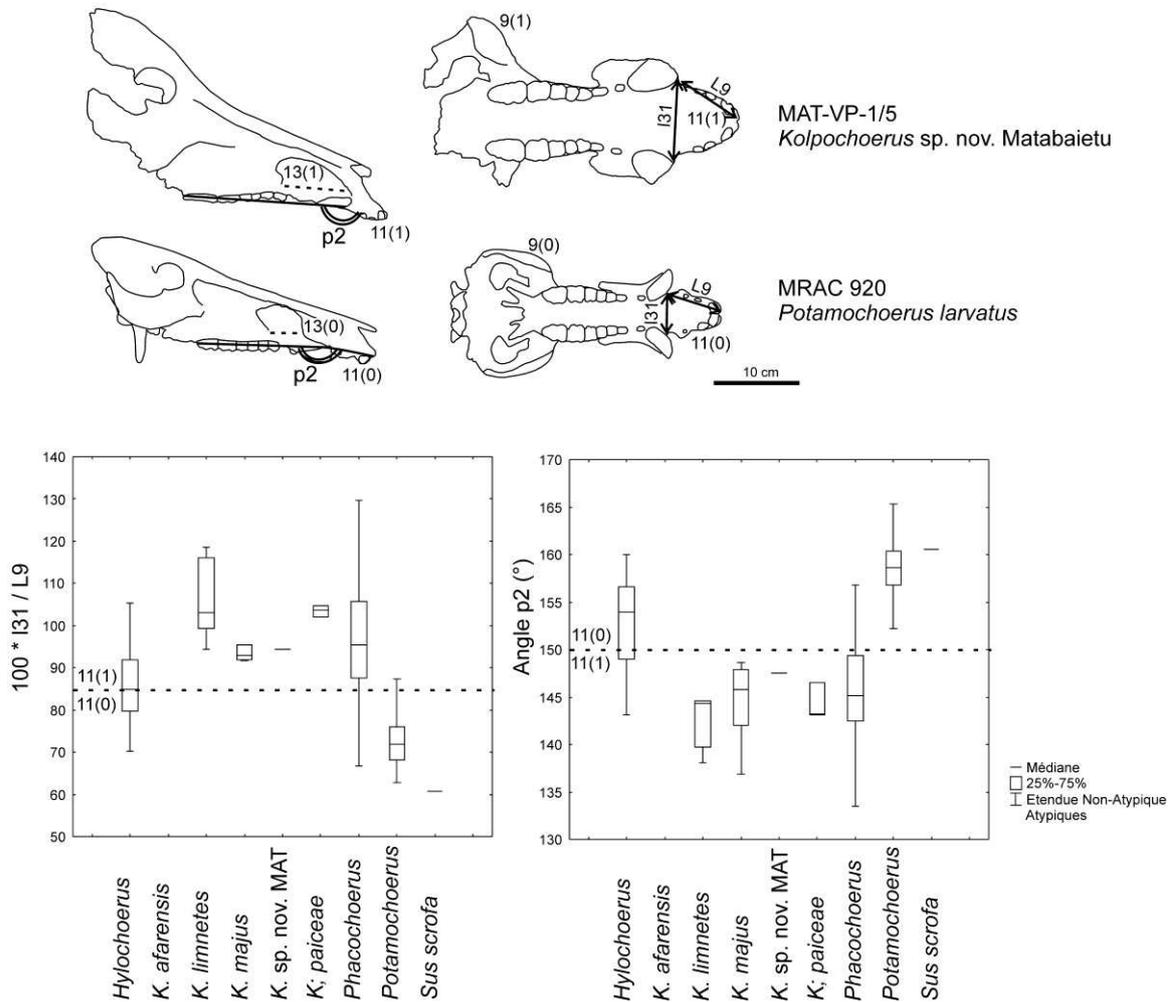


Figure 2.23. Etats des caractères 9, 11 et 13.

12. *Crête de l'apophyse supra-canine* : (0) présente ; (1) absente.

L'apophyse supra-canine ne présente pas de crête clairement individualisée pour les taxons *Phacochoerus* et "*Kolpochoerus*" *phacochoeroides* (Geraads, 2004). Les deux caractères suivants concernent le développement de la crête de l'apophyse supra-canine et ont été codés comme inapplicables (-) chez ces deux taxons. Les états de caractères 12(0) et 12(1) sont observables respectivement sur les figures 0.3. et 0.8.

13. *Développement rostro-caudal de la partie ventrale de l'apophyse supra-canine des mâles* : (0) rostro-caudalement courte ; (1) rostro-caudalement allongée (Fig. 2.23.).

14. *Développement dorso-ventral de l'apophyse supra-canine* : **(0)** basse ; **(1)** haute (Fig. 2.22).

2. Mandibule

15. *Arcade incisive inférieure des mâles* : **(0)** pointue (angle i moyen $>40^\circ$) ; **(1)** aplatie (angle i moyen $<40^\circ$) (Fig. 2.24.).
16. *Position de l'extrémité rostrale de la symphyse mandibulaire par rapport au plan des rangées dentaires jugales* : **(0)** nettement ventrale ; **(1)** à peu près alignée avec les rangées dentaires jugales. Les états de caractères (0) et (1) sont observables respectivement sur les figures 0.3. et 2.7.
17. *Plate-forme "simienne" à l'extrémité caudale de la symphyse mandibulaire* : **(0)** absente ; **(1)** présente (Fig. 2.24.).
18. *Degré d'inflation latérale du corps mandibulaire au niveau des M_2 - M_3 relativement à la largeur de la M_3* : **(0)** faible inflation latérale ($100 \cdot 17 / \text{largeur } M_3 < 160$) ; **(1)** forte inflation latérale ($100 \cdot 17 / \text{largeur } M_3 > 160$). Les états de caractères 18(0) et 18(1) sont observables respectivement sur les figures 0.6. et 2.11.

3. Denture

19. *Développement de la canine supérieure* : **(0)** petite canine, sans sillons ; **(1)** canines développées présentant des sillons profonds ; **(2)** canines développées en longueur, sans sillons.

Ce caractère est adapté des caractères 19 et 29 de Geraads (2004). Les états de caractères 19(0) et 19(1) sont observables respectivement sur les figures 0.3. et 2.19. (spécimens KNM-ER 788 et BOU-VP-25/107).

20. *Émail de la canine supérieure* : **(0)** présence ; **(1)** absence.

Ce caractère correspond au caractère 20 de Geraads (2004).

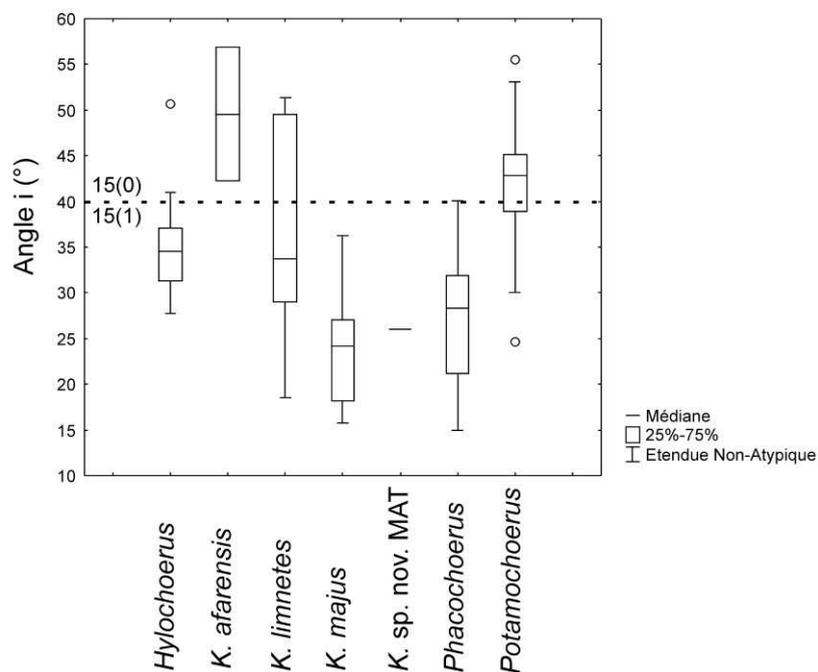
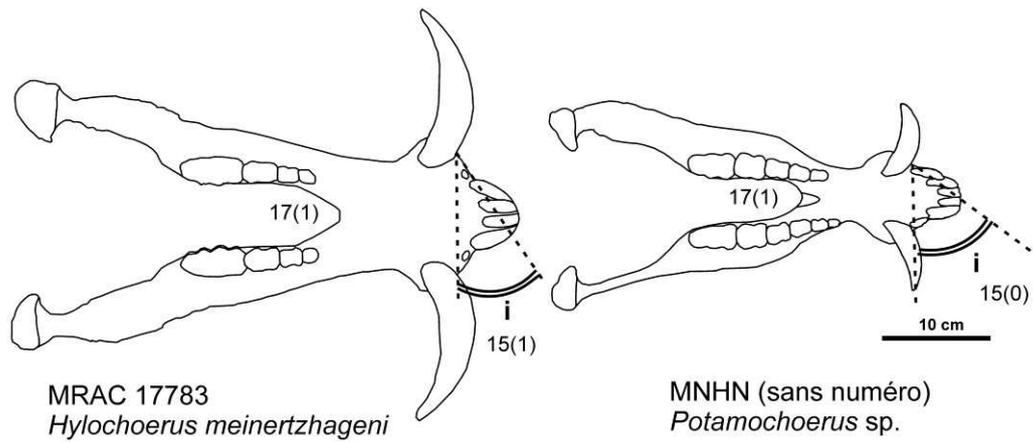


Figure 2.24. Etats des caractères 15 et 17.

21. Degré de convergence des rangées dentaires supérieures : **(0)** sub-parallèles ($100 \cdot 14 / 16 < 130$) ; **(1)** divergentes rostralement ($100 \cdot 14 / 16 > 130$) (Fig. 2.25.).

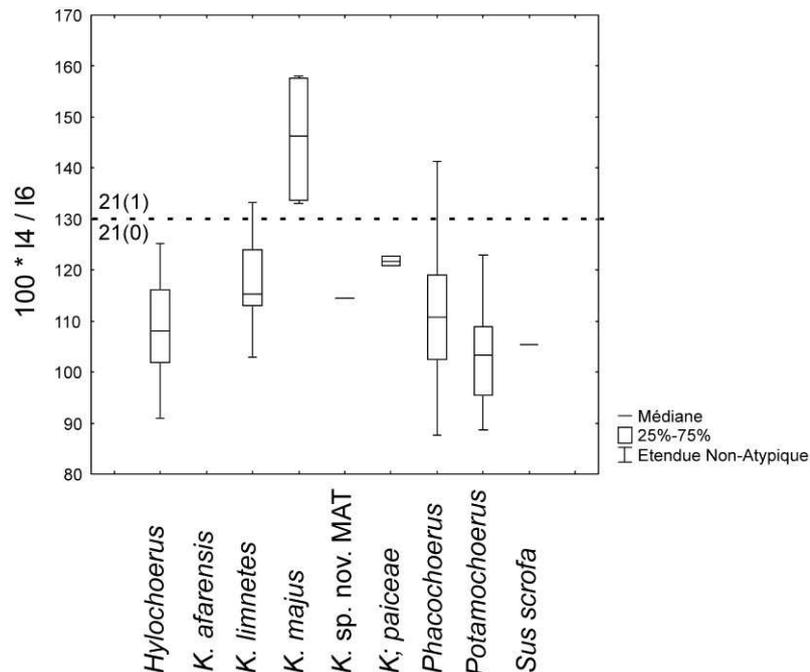


Figure 2.25. Etats du caractère 21.

22. *Morphologie de la P^d* : **(0)** vallée sagittale peu profonde, cuspides labiales développées labio-lingualement ; **(1)** vallée sagittale bien développée, et cuspides labiales compressées labio-lingualement. Les états de caractère 22(0) et 22(1) sont observables sur la figure 0.4. (respectivement les spécimens de *Potamochoerus* et de *Phacochoerus*).
23. *Partie linguale de la P^d* : **(0)** protocône bien individualisé, absence de styles distaux ; **(1)** protocône et style distaux bien développés. Les états de caractère 23(0) et 23(1) sont observables respectivement sur les figures 0.4. (spécimen de *Potamochoerus*) et 2.3. (OMO 354-10005 *Kolpochoerus limnetes*).
24. *Compression mésio-distale des cuspides principales des molaires* : **(0)** non compressées ; **(1)** compressées. Les états de caractère 24(0) et 24(1) sont observables respectivement sur les figures 0.4. (spécimen d'*Hylochoerus*) et 2.20.
25. *Nombre de cuspides accessoires dans la région distale des molaires* : **(0)** faible ; **(1)** élevé.

26. *Bord latéral du schéma d'usure des cuspidés des molaires*: **(0)** arrondi ; **(1)** rectiligne. L'espèce *Kolpochoerus limnetes* présente les deux états de caractère : les spécimens anciens (membres C à G de Shungura) présentent un schéma d'usure arrondi alors que les spécimens plus récents (membres H à J de Shungura) présentent un schéma d'usure aplati similaire à celui de *K. paiceae*. J'ai donc codé comme polymorphique (0+1) pour l'espèce *K. limnetes*. Les états de caractère 26(0) et 26(1) sont observables respectivement sur les figures 2.9. et 2.20.
27. *Collet des troisièmes molaires* : **(0)** sub-horizontal, parallèle à la surface occlusale ; **(1)** fortement incliné. Les états de caractère 27(0) et 27(1) sont observables sur la figure 2.20. (respectivement spécimens OMO 351-10018 et F 413-19).
28. *Sillons verticaux sur les faces latérales des piliers des molaires* : **(0)** absents ; **(1)** présents. Comme pour le caractère 26, j'ai codé ce caractère comme polymorphique (0+1) chez *Kolpochoerus limnetes*.

III. Analyse cladistique

1. Groupe externe

Les taxons *Babyrousa* sp. et *Sus scrofa* ont été utilisés comme groupes externes dans les deux analyses suivantes. L'utilisation d'un seul de ces taxons ou des deux taxons comme groupe externe n'a pas donné de différence de topologie.

Ces taxons ont été sélectionnés car les données moléculaires indiquent que *Babyrousa* est le genre le plus basal au sein des Suinae, et que *Sus* fait partie du groupe-frère du clade des suinés africains (*Potamochoerus*, *Hylochoerus* et *Phacochoerus*) (Gongora et al., 2011).

2. Remarques sur le logiciel TNT

Les analyses cladistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel TNT v.1.1 (Goloboff et al., 2008). Ce logiciel ne permet de placer qu'un seul taxon en groupe externe (Goloboff et al., 2008). Il est cependant possible d'en utiliser plusieurs en introduisant une commande qui

indique au logiciel de contraindre tous les taxons du groupe interne à former un groupe monophylétique. La commande utilisée est : « force ».

Contrairement à PAUP, le logiciel TNT ne permet pas de choisir entre les deux algorithmes différents d'optimisation des caractères (ACCTTRAN et DELTRAN). Ainsi, le logiciel TNT n'indique que les synapomorphies inambigües. Les synapomorphies ambiguës (correspondant aux synapomorphies qui sont placées à des nœuds différents selon l'algorithme d'optimisation utilisé dans PAUP) ne sont pas indiquées, mais peuvent être observées graphiquement en étudiant les changements de caractères.

Dans la suite du texte, j'utilise le terme « synapomorphie » pour signifier synapomorphie inambigüe. Quand je discute des synapomorphies ambiguës, je le précise.

3. Résultats

a) Analyse du jeu de caractères complet

Le jeu de données complet est composé des 28 caractères présentés ci-dessus, codés pour les 13 taxons (Tab. 2.7.). Une recherche exhaustive des arbres les plus parcimonieux a été effectuée avec le logiciel TNT (Goloboff et al., 2008). Aucun caractère n'a été ordonné ou pondéré. Les arbres les plus parcimonieux (longueur d'arbre = 48 pas) sont au nombre de trois. Leurs indices de consistance IC (recalculés sans prendre en compte les caractères non informatifs) et leurs indices de rétention IR sont respectivement de 0,64 et 0,74.

Arbre de consensus strict

L'arbre de consensus strict est illustré sur la figure 2.26. Les changements de caractères observés sur chaque arbre sont indiqués sur les figures 2.27., 2.28., et 2.29. Trois caractères (17, 21 et 25) ne sont pas informatifs (IC=0, IR=0) : ils représentent des autapomorphies et ont été conservés uniquement pour leur intérêt diagnostique. Treize caractères (1, 3, 4, 5, 7, 10, 11, 12, 13, 16, 22, 23, et 24) sont non homoplasiques (IC=1, IR=1). Les indices de Bremer ont été calculés pour chaque nœud pour estimer leur soutien (Fig. 2.26.). Dans la suite du texte, les changements de caractères (car.) sont indiqués par leur numéro suivi de leur état en exposant.

Dans l'arbre de consensus strict, *Potamochoerus* est situé à la base du cladogramme dans une polytomie avec les deux taxons du groupe externe et un clade regroupant tous les

autres taxons du groupe interne. Ce genre est caractérisé par une autapomorphie : la présence d'une plate-forme « simienne » sur le bord caudal de la symphyse mandibulaire (car. 17¹).

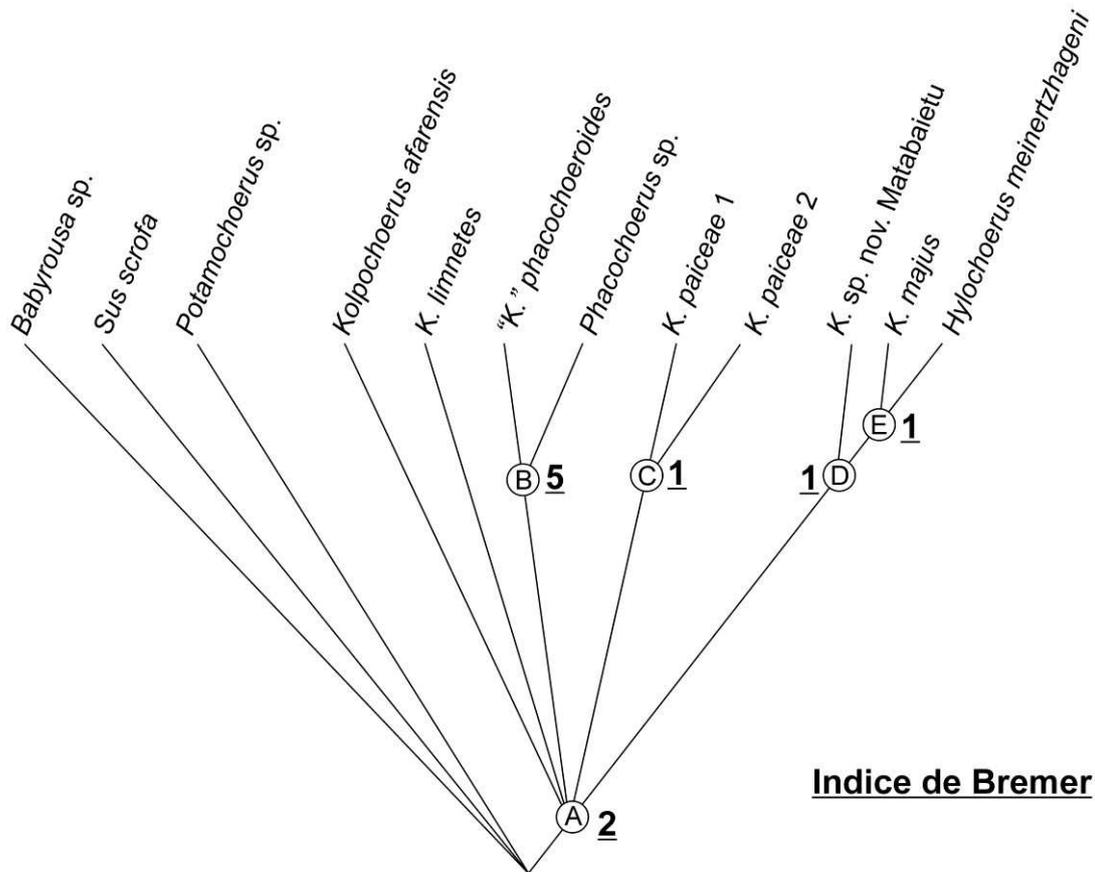


Figure 2.26. Résultats de l'analyse de la matrice complète. Arbre de consensus strict. Les indices de Bremer sont indiqués à chaque nœud. Les lettres indiquent les clades discutés dans le texte.

Cinq clades sont observés sur l'arbre de consensus strict (Fig. 2.26.) : 1) les genres *Kolpochoerus*, *Phacochoerus* et *Hylochoerus* forment un groupe monophylétique (clade A) ; 2) "*K.*" *phacochoeroides* est le groupe-frère du genre actuel *Phacochoerus* (clade B) ; 3) les deux formes géographiques de *K. paiceae* (Afrique orientale et Afrique australe) sont regroupées (clade C) ; 4) la nouvelle espèce de *Kolpochoerus* de Matabailetu est regroupée avec l'espèce *K. majus* et le genre actuel *Hylochoerus* (clade D) ; 5) *K. majus* et *Hylochoerus* sont groupes-frères (clade E).

1) Clade A : les suinés africains à l'exception du genre *Potamochoerus*

Ce clade est soutenu dans tous les arbres par trois synapomorphies : une angulation marquée entre le rostre et la boîte crânienne (car. 2¹), une mandibule dont l'extrémité rostrale

de la symphyse est située nettement ventralement à la rangée dentaire jugale (car. 16⁰), et des P⁴ présentant des styles distaux bien développés (car. 23¹) (Figs. 2.27., 2.28., & 2.29).

Ce clade est également soutenu par un prémaxillaire relativement large et incliné rostro-ventralement (car. 11¹) dans les arbres n°1 et n°2 (Figs. 2.27. & 2.28.). Dans l'arbre n°3, ce caractère est une synapomorphie ambiguë du clade A (Fig. 2.29.). Ce caractère n'est pas observé chez *Potamochoerus* et les taxons du groupe externe. L'ambiguïté de ce changement de caractère dans ces deux arbres résulte de l'incertitude concernant le codage de ce caractère chez *Kolpochoerus afarensis*, la morphologie du prémaxillaire n'étant pas connue.

Une protubérance zygomatique du mâle développée et de forme arrondie (car. 9¹) soutient le clade A dans les arbres n°2 et n°3 (Figs. 2.28. & 2.29.).

Dans l'arbre n°3, ce clade est également soutenu par : la morphologie concave ou plate de la boîte crânienne ventralement à la ligne temporale (car. 6¹), une protubérance zygomatique développée chez les femelles (car. 10¹), et un corps mandibulaire présentant une inflation latérale forte au niveau des molaires (car. 13¹).

2) Clade B : "*Kolpochoerus*" *phacochoeroides* et *Phacochoerus*

Ce clade est le mieux soutenu de l'analyse (indice de Bremer de 5). Dans chacun des trois arbres, ce clade est soutenu par sept synapomorphies qui sont : une protubérance occipitale externe relativement étroite par rapport à la largeur au frontal (car. 4¹), une réduction des bulles tympaniques (car. 7¹), une crête de l'apophyse supra-canine absente (car. 12¹), une réduction de l'émail sur la canine supérieure (car. 20¹), une P⁴ présentant une vallée sagittale bien individualisée, avec des cuspidés labiales compressées labio-lingualement (car. 22¹), un bord latéral aplati du schéma d'usure des cuspidés des molaires (car. 26¹), et des troisièmes molaires présentant un collet fortement incliné dans sa partie distale (car. 27¹) (Figs. 2.27., 2.28., & 2.29). Parmi ces sept caractères, les caractères 4, 7 et 12 sont non homoplasiques (IC=1, IR=1).

Dans l'arbre n°3, ce clade est également soutenu par un bord latéral de la boîte crânienne convexe ventralement aux lignes temporales (car. 6⁰). Ce caractère correspond à une réversion vers l'état plésiomorphe du groupe externe et de *Potamochoerus* (Fig. 2.29.).

L'espèce "*Kolpochoerus*" *phacochoeroides* est définie par deux caractères dans les trois arbres : un développement important des cuspidés accessoires dans la partie distale des troisièmes molaires (car. 25¹), et des sillons verticaux marqués sur les faces latérales des cuspidés principales des molaires (car. 28¹). Le premier est une autapomorphie de ce taxon. Le second est acquis de manière convergente avec l'espèce *K. paiceae* (Figs. 2.27., 2.28., &

2.29.). Dans l'arbre n°3, cette espèce est également caractérisée par une arcade incisive inférieure pointue chez les mâles (car. 15⁰). Ce caractère subit une réversion vers l'état du groupe externe (Fig. 2.29.).

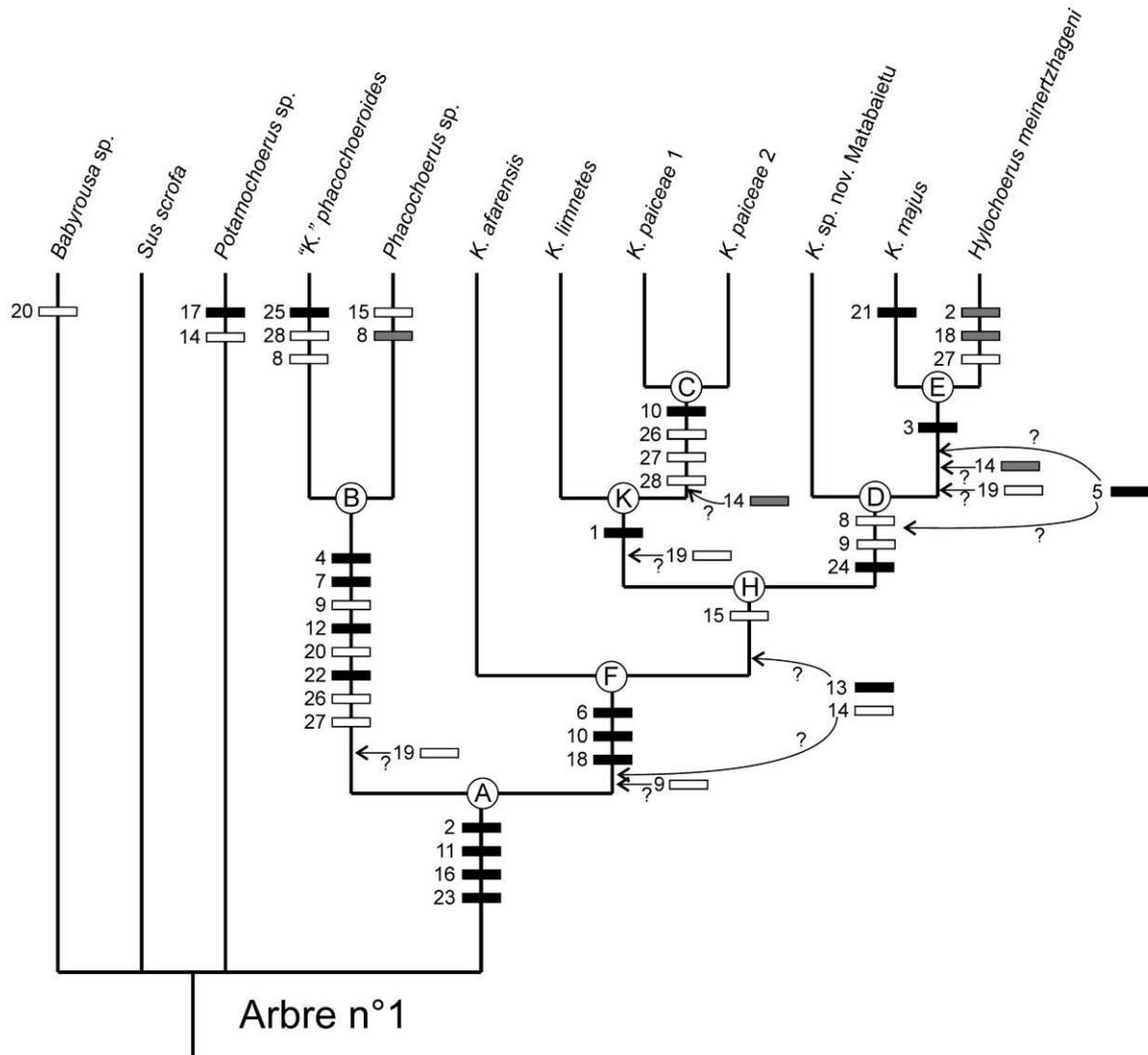


Figure 2.27. Changements d'états de caractères observés sur le premier arbre de l'analyse du jeu de caractères complet. Les synapomorphies non homoplasiques sont en noir, les synapomorphies homoplasiques sont en blanc (convergences) et en gris (réversions). Les synapomorphies ambiguës sont indiquées par des points d'interrogation. Les lettres correspondent aux clades discutés dans le texte.

Le genre *Phacochoerus* est caractérisé par deux caractères dans les arbres n°1 et n°3. Dans l'arbre n°1, il s'agit d'une arcade incisive inférieure aplatie chez les mâles (car. 15¹) acquise de manière convergente avec un clade regroupant les espèces pléistocènes de *Kolpochoerus* et *Hylochoerus* (Fig. 2.27.). Dans l'arbre n°3, il s'agit d'une arcade

zygomatique peu oblique au plan sagittal du crâne des mâles (car. 8⁰). Ce caractère subit une réversion vers l'état du groupe externe. (Fig. 2.29.).

3) Clade C : les deux formes géographiques de *Kolpochoerus paiceae*

Dans les trois arbres, le groupement des deux formes géographiques de *Kolpochoerus paiceae* est soutenu par deux synapomorphies : une protubérance du zygomatique très développée chez les femelles (car. 10²) et un collet incliné dans la partie distale des troisièmes molaires (car. 27¹) (Figs. 2.27., 2.28., & 2.29.). Le premier caractère est non homoplasique (IC=1, IR=1). Le codage de ces deux taxons est identique, mais la forme d'Afrique australe étant moins bien connue, le nombre de données manquantes est plus important (cinq caractères sur 28 : Tab. 2.7.).

4) Clade D : les suinés bunolophodontes

Dans chacun des trois arbres, ce clade est soutenu par une synapomorphie non homoplasique, la compression mésio-distale des cuspidés principales des molaires (car. 24¹), résultant en un aspect bunolophodonte très caractéristique (Figs. 2.27., 2.28., & 2.29.). Dans l'arbre n°1, une synapomorphie supplémentaire soutient ce clade : une arcade zygomatique peu oblique par rapport au plan sagittal du crâne des mâles (car. 8¹). Dans ce scénario, l'arcade serait devenue oblique à partir d'une arcade zygomatique orientée à 90° du plan sagittal du crâne, comme chez les espèces *K. afarensis*, *K. limnetes* et *K. paiceae*.

3) Clade E : *Kolpochoerus majus* et *Hylochoerus*.

Une synapomorphie non homoplasique soutient ce clade : une constriction pariétale faible (car. 3¹). Un occipital large (car. 5¹) est une synapomorphie ambiguë de ce clade, car elle pourrait également soutenir le clade des suinés bunolophodontes (clade D, voir ci-dessus). Cet état de caractère est connu uniquement chez *K. majus* et *Hylochoerus* mais il n'est pas observable chez la nouvelle espèce de Matabaietu.

Kolpochoerus majus est caractérisé par une autapomorphie : des rangées dentaires jugales supérieures divergentes rostralement (car. 21¹). *Hylochoerus* est caractérisé par une angulation faible entre le rostre et la boîte crânienne (car. 2⁰), une faible inflation latérale du corps mandibulaire au niveau des M₂-M₃ (car. 18⁰), et des troisièmes molaires à collet incliné dans sa partie distale (car. 27¹). Les deux premiers états de caractères représentent des réversions vers l'état plésiomorphe. Le troisième est acquis de manière convergente avec les espèces des clades B et C.

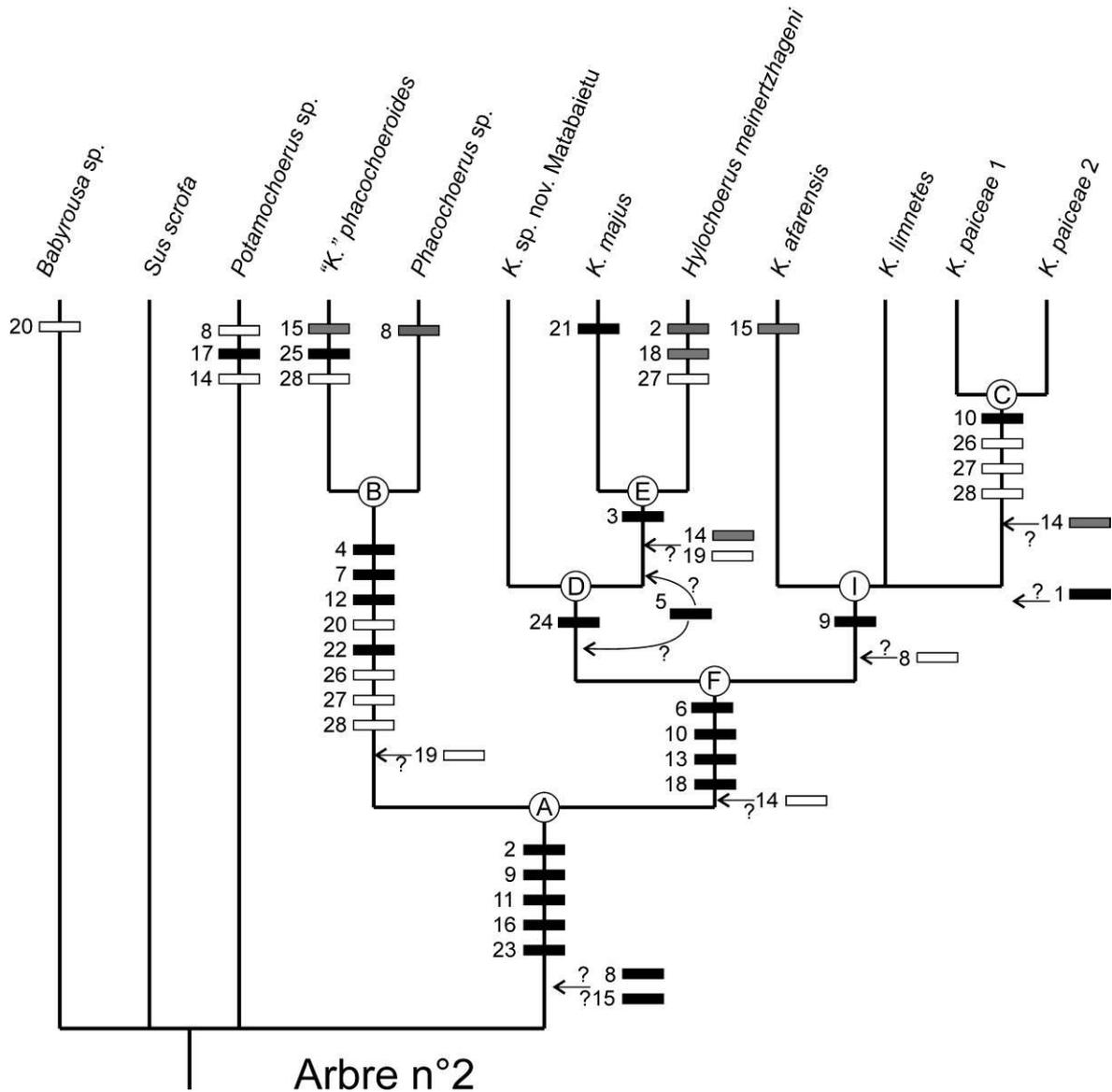


Figure 2.28. Changements d'états de caractères observés sur le deuxième arbre de l'analyse du jeu de caractères complet. Même légende que la figure 2.26.

Topologies différentes dans les trois arbres

Les arbres obtenus présentent trois différences de topologie. Elles concernent la position phylogénétique du clade B ("*Kolpochoerus*" *phacochoeroides*, *Phacochoerus*), et celles des espèces *K. afarensis* et *K. limnetes*.

Dans les arbres n°1 et n°2, le clade B est le groupe-frère d'un clade comportant les autres espèces du genre *Kolpochoerus* et le genre actuel *Hylochoerus* (noté clade F : Figs. 2.27. & 2.28.). Dans l'arbre n°3, le clade B est inclus au sein des autres espèces de *Kolpochoerus*, en groupe-frère du clade D des suinés bunolophodontes. Ce regroupement est noté clade G (Fig. 2.29.).

Dans l'arbre n°1, l'espèce *Kolpochoerus afarensis* est située à la base du clade comportant les espèces de *Kolpochoerus* pléistocènes et le genre *Hylochoerus* (noté clade H : Fig. 2.27.). Dans l'arbre n°2, *K. afarensis* est inclus dans une tritomie avec le clade D (*K. paiceae*) et *K. limnetes*. Cette tritomie forme un clade (noté clade I : Fig. 2.28.) qui est placé en groupe-frère du clade D (suinés bunolophodontes). Dans l'arbre n°3, *K. afarensis* est le groupe-frère du clade regroupant les autres espèces de *Kolpochoerus*, *Phacochoerus*, et *Hylochoerus* (noté clade J : Fig. 2.29.).

L'espèce *Kolpochoerus limnetes* est le groupe-frère du clade C (*K. paiceae*) dans les arbres n°1 et n°3. Ce clade est noté K (Figs. 2.27. & 2.29.).

1) Clade F : *Kolpochoerus* et *Hylochoerus*

Ce clade, observé dans les arbres n°1 et n°2, est soutenu par trois synapomorphies : une boîte crânienne présentant un bord latéral plat ou concave ventralement aux lignes temporales (car. 6¹), une protubérance zygomatique développée chez les femelles (car. 10¹), et une inflation importante du corps mandibulaire au niveau des M₂-M₃ (car. 18¹) (Figs. 2.27. & 2.28.).

Dans l'arbre n°2, ce clade est également soutenu par une apophyse supra-canine présentant une crête allongée rostro-caudalement (car. 13¹). Ce changement de caractère est ambigu dans l'arbre n°1.

2) Clade G : clades B et D (suinés bunolophodontes et clade de *Phacochoerus* et "*K.*" *phacochoeroides*)

Ce clade, observé uniquement dans l'arbre n°3 est soutenu par deux caractères (Fig. 2.29.) : une arcade zygomatique des mâles oblique au plan sagittal du crâne (car. 8¹) et une protubérance zygomatique développée et arrondie chez les mâles (car. 9¹).

3) Clade H : clades D et K (suinés bunolophodontes et lignée *K. limnetes* / *paiceae*)

Ce clade, observé uniquement dans l'arbre n°1, est soutenu par une synapomorphie, une arcade incisive inférieure aplatie chez les mâles (car. 15¹). Cette synapomorphie est homoplasique : elle apparaît de manière convergente chez le genre *Phacochoerus*.

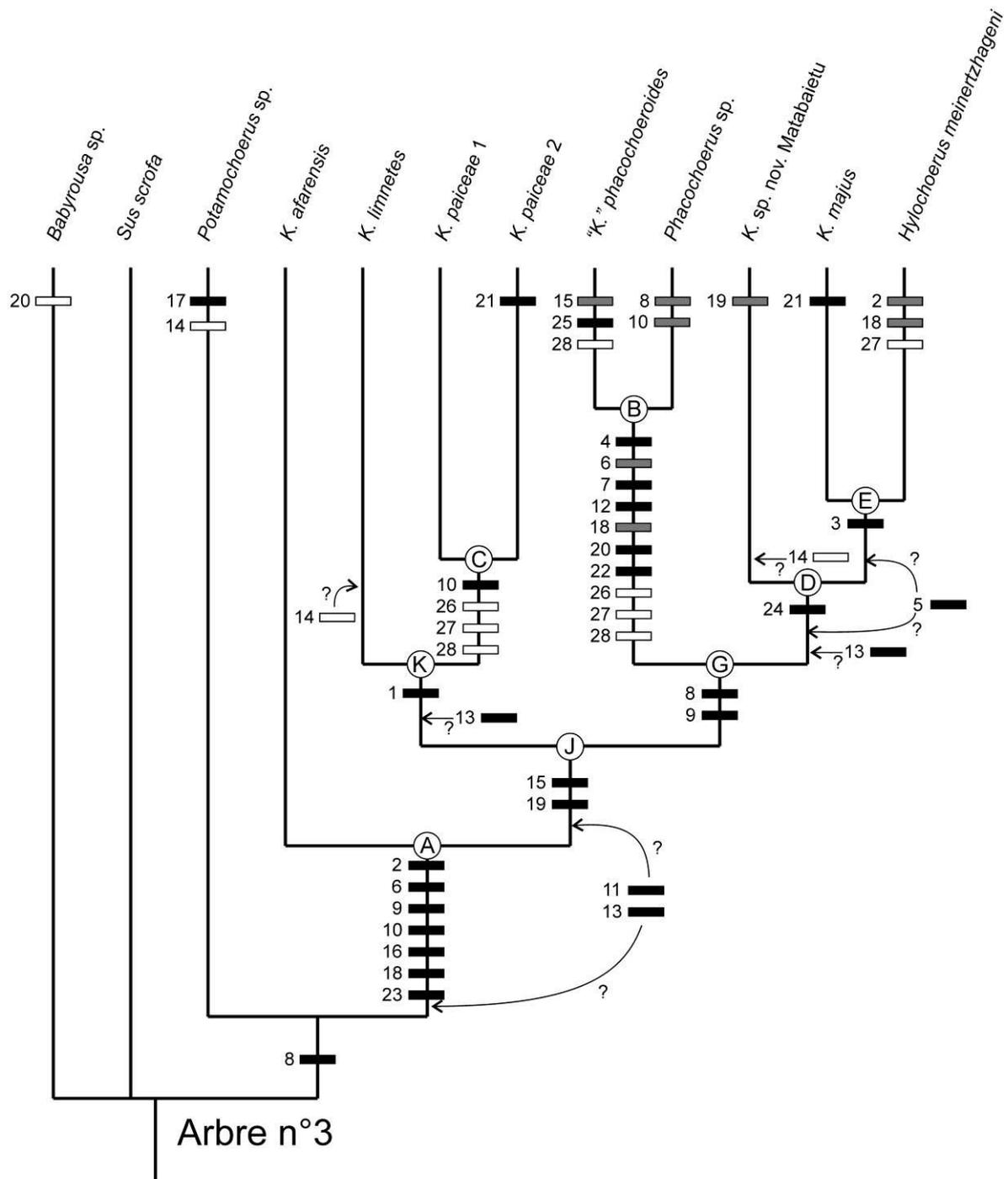


Figure 2.29. Changements d'états de caractères observés sur le troisième arbre de l'analyse du jeu de caractères complet. Même légende que la figure 2.26.

Ce clade est également soutenu par des synapomorphies ambiguës concernant la morphologie de l'apophyse supra-canine. Une crête de l'apophyse supra-canine allongée rostro-caudalement (car. 13¹) est observée chez toutes les espèces du clade H. Une crête élevée dorso-ventralement est observée chez les espèces basales des deux clades constituant le clade H : *Kolpochoerus limnetes* et *K. sp. nov. Matabaietu* exhibent ce type de morphologie

respectivement au sein des clades K et D. Ces deux caractères sont ambigus car ils pourraient également soutenir le clade F si l'espèce *K. afarensis* présentait ce type de morphologie. Malheureusement, aucun spécimen mâle de *K. afarensis* ne préserve l'apophyse supra-canine. Notons qu'ils ne sont pas observés au sein du clade B.

4) Clade I : tritomie *Kolpochoerus afarensis*, *K. limnetes* et *K. paiceae*

Ce clade, observé uniquement dans l'arbre n°2, est soutenu par une synapomorphie non homoplasique, une protubérance zygomatique très développée de forme rectangulaire chez les mâles (car. 9²) (Fig. 2.28.).

5) Clade J : clades G et K (*Hylochoerus*, *Phacochoerus* et *Kolpochoerus*, à l'exception de *K. afarensis*)

Ce clade est observé uniquement dans l'arbre n°3 (Fig. 2.29). Il est soutenu par deux synapomorphies : une arcade incisive inférieure des mâles aplatie (15¹) et une canine supérieure développée et présentant des sillons (car. 19¹). Dans ce scénario, des réversions des caractères 15 et 19 s'effectuent respectivement chez "*Kolpochoerus*" *phacochoeroides* (car. 15⁰) et *K. sp. nov. Matabaietu* (car. 19⁰) (Fig. 2.28.).

6) Clade K : *Kolpochoerus limnetes* et *K. paiceae*

Dans les arbres n°1 et n°3, l'espèce *Kolpochoerus limnetes* est regroupée avec les deux formes géographiques de *K. paiceae* sous la base d'une synapomorphie : un crâne relativement long (car. 1¹).

b) Analyses partitionnées

Afin d'estimer la contribution des différents types de caractères (crânio-mandibulaires et dentaires), deux analyses séparées ont été effectuées.

Caractères crânio-mandibulaires

L'analyse limitée aux caractères crânio-mandibulaires (car. 1 à 18) a donné deux arbres également parcimonieux (longueur = 30 pas). Les topologies de ces deux arbres (n°4 et n°5) sont présentées sur la figure 2.30.

La topologie et les changements de caractères de l'arbre n°4 sont identiques à ceux de l'arbre n°1 de l'analyse globale. Dans l'arbre n°5, au sein du clade F, on observe une tritomie

comportant la nouvelle espèce de Matabaietu et les clades I (*K. afarensis*, *K. limnetes*, *K. paiceae*) et E (*K. majus*, *Hylochoerus*) (Figs. 2.27. & 2.30.).

Caractères dentaires

L'analyse limitée aux caractères dentaires (car. 19 à 28) a donné seize arbres de longueur minimale égale (longueur = 15 pas). Le consensus strict de ces arbres est présenté sur la figure 2.31. Étant donné le faible nombre de caractères par rapport au nombre de taxons, les arbres obtenus ne constituent qu'un test préliminaire destiné à explorer le comportement des différents types de caractères.

Seuls deux clades sont soutenus dans ce consensus strict : 1) un clade comprenant les genres *Kolpochoerus*, *Hylochoerus* et *Phacochoerus* (équivalent au clade A des analyses précédentes) ; 2) le clade regroupant *Phacochoerus* et l'espèce "*K.*" *phacochoeroides* (équivalent au clade B).

Le premier clade est soutenu par une synapomorphie : la présence de styles distaux sur la P⁴ (car. 23¹). Le second clade est soutenu par deux synapomorphies : l'absence d'émail sur les canines supérieures (car. 20¹, convergent avec *Babyrousa* sp.) et une P⁴ présentant une vallée sagittale bien développée et des cuspides labiales compressées labio-lingualement (car. 22¹).

4. Discussion

a) Congruence des analyses complète et partitionnées

Deux résultats sont communs à toutes les analyses : 1) le clade A comprenant les genres *Kolpochoerus*, *Hylochoerus* et *Phacochoerus* ; 2) le clade B regroupant l'espèce problématique "*K.*" *phacochoeroides* et le genre *Phacochoerus*. Ces deux clades sont soutenus à la fois par des caractères crânio-mandibulaires et des caractères dentaires et ce résultat est donc considéré robuste.

L'importance des caractères crânio-mandibulaires pour la résolution de la phylogénie est évidente au vu de la faible résolution de l'arbre consensus issu de l'analyse restreinte aux caractères dentaires qui sont globalement très sujets aux convergences. Des résultats différents entre caractères crânio-mandibulaires et dentaires sont notamment bien documentés dans les analyses phylogénétiques des cétartiodactyles (Naylor & Adams, 2001). Plusieurs auteurs ont avancé l'hypothèse que les caractères dentaires seraient plus homoplasiques que

les caractères crânio-mandibulaires (Hunter & Jernvall, 1995 ; Naylor & Adams, 2001), ce qui semble confirmé par des études de développement dentaire (e.g., Kangas, 2004).

Le clade F regroupant les espèces de *Kolpochoerus* et *Hylochoerus* est soutenu exclusivement par des caractères crâniens. Ce clade est observé dans deux des trois arbres de l'analyse complète et dans les deux arbres des analyses restreintes aux caractères crânio-mandibulaires. Les caractères dentaires de ces taxons sont essentiellement plésiomorphes par rapport à ceux du clade B ("*K.*" *phacochoeroides*, *Phacochoerus*).

Dans l'analyse complète, le clade D qui regroupe les suinés bunolophodontes (*Kolpochoerus* sp. nov. Matabaietu, *K. majus* et *Hylochoerus*) est observé dans les trois arbres. Il est soutenu par au moins un caractère dentaire (aspect bunolophodonte des dents, car. 24¹), et de manière ambiguë aussi des caractères liés à l'arcade zygomatique (dans l'arbre n°1). Dans l'analyse limitée aux caractères crânio-mandibulaires, ce clade est observé dans l'arbre n°4, de topologie identique à celle de l'arbre n°1 de l'analyse complète.

L'analyse restreinte aux caractères crânio-mandibulaires est congruente avec les arbres n°1 et n°2 de l'analyse complète puisqu'elle ne retrouve pas le clade D en position dérivée au sein des espèces de *Kolpochoerus* comme dans l'arbre n°3.

La comparaison des analyses complètes et partitionnées suggère que les arbres n°1 et n°2 sont plus probables que l'arbre n°3. Quelques caractères doivent être discutés pour appuyer cette hypothèse.

b) Changements d'états de caractères : importance de l'homoplasie

L'arbre n°3 est le seul dans lequel le clade B ("*K.*" *phacochoeroides* et *Phacochoerus*) est placé en groupe-frère du clade D (suinés bunolophodontes). Ce groupement est soutenu par la morphologie de l'arcade zygomatique du mâle (oblique au crâne : car. 8¹) et le développement de sa protubérance (arrondie : car. 9¹). Dans ce scénario, cinq réversions sont nécessaires au sein du clade B (6⁰, 18⁰ à la base du clade, 8⁰ et 10⁰ chez *Phacochoerus*, 15⁰ chez "*K.*" *phacochoeroides*).

De même, dans cet arbre, l'arcade incisive inférieure subit une réversion chez "*Kolpochoerus*" *phacochoeroides*. Elle passe d'une morphologie pointue à aplatie (car. 15¹, synapomorphie du clade J), puis change de nouveau pour une morphologie pointue chez "*K.*" *phacochoeroides* (car. 15⁰) (Fig. 2.29.).

Dans l'arbre n°1, l'état de caractère dérivé (arcade incisive aplatie) apparaît de manière convergente chez trois clades différents, chez *Phacochoerus* au sein du clade B et à

la base des clades D et K (Fig. 2.27.). Cette convergence n'est pas surprenante étant donné que ce caractère est connu chez de nombreuses autres espèces notamment au sein des genres *Metridiochoerus* et *Notochoerus* (Harris & White, 1979).

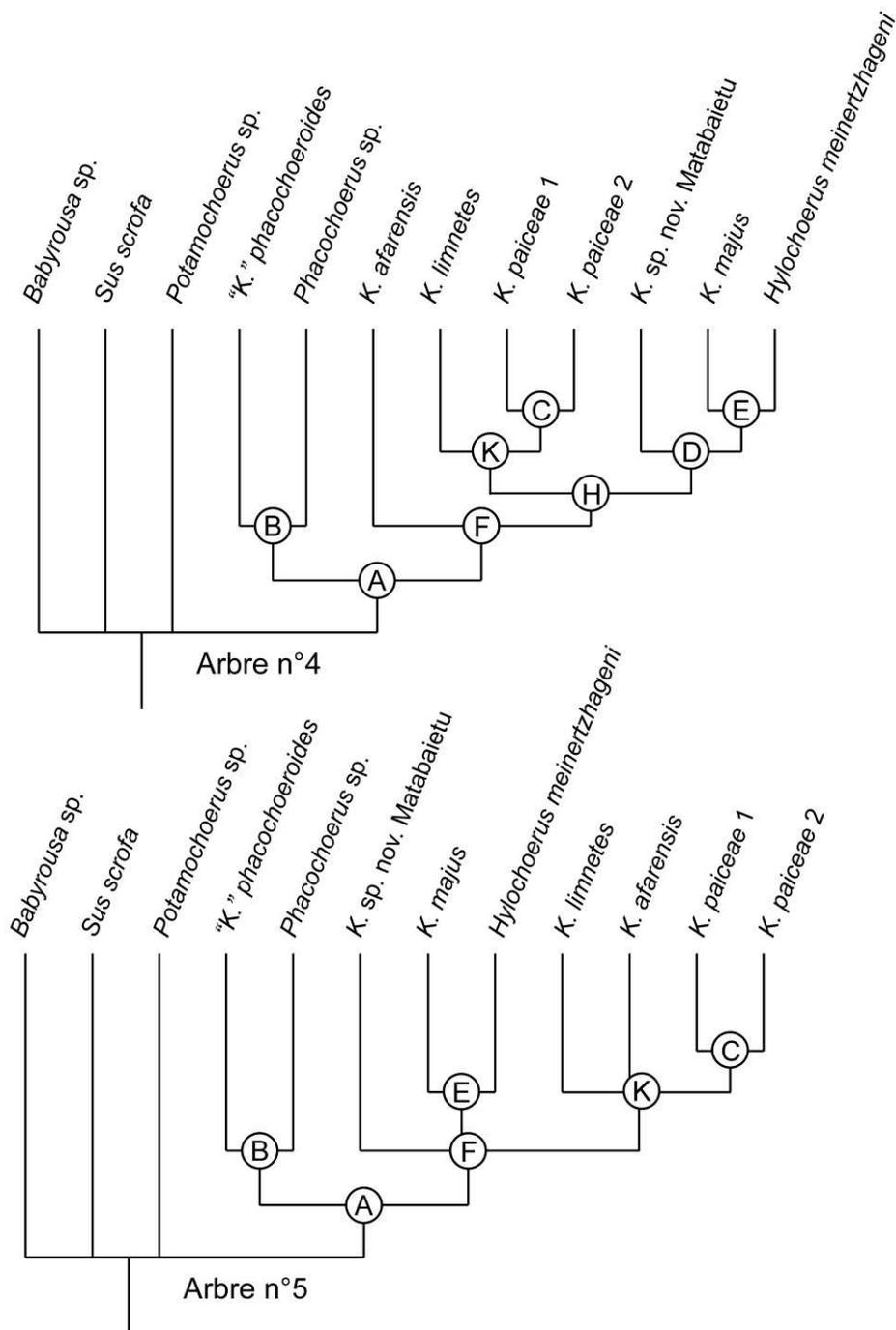


Figure 2.30. Topologies des deux arbres les plus parcimonieux de l'analyse limitée aux caractères crânio-mandibulaires.

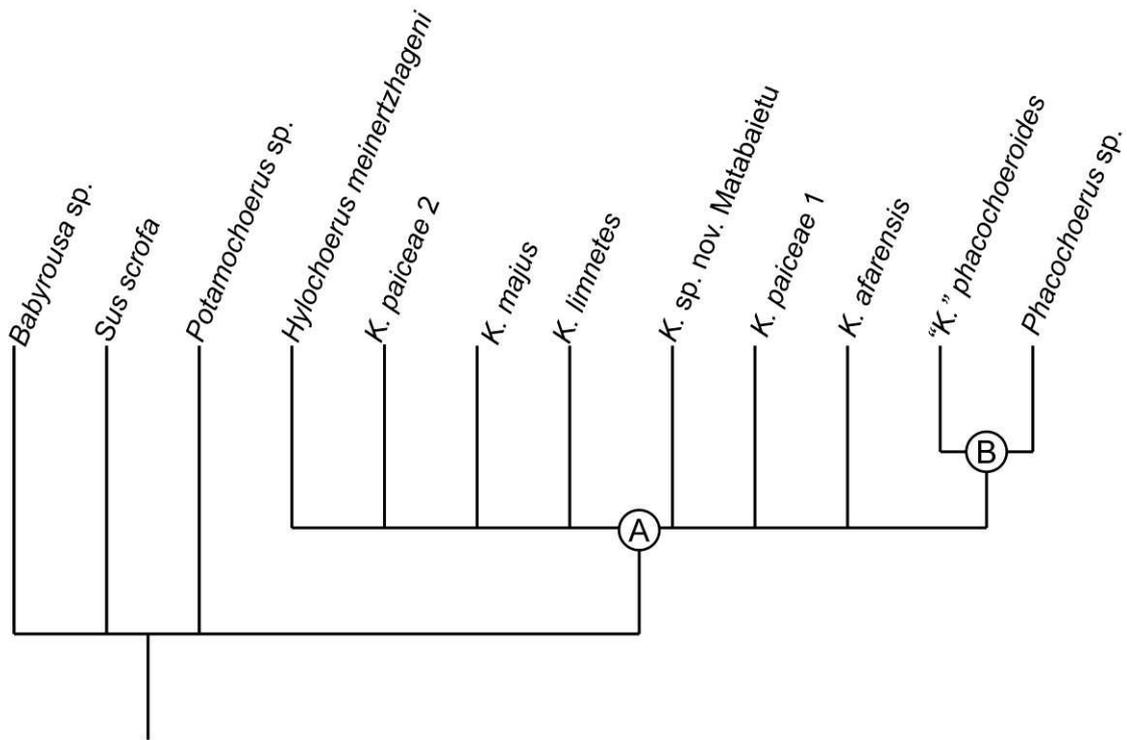


Figure 2.31. Arbre de consensus strict de l'analyse limitée aux caractères dentaires

Le développement de la protubérance zygomatique des femelles est un autre caractère exhibant une réversion dans le clade B dans l'arbre n°3 puisque cette protubérance passe de présente à absente (10^0) (Fig. 2.29.).

Dans l'arbre n°3, la répartition des caractères liés à la morphologie de l'apophyse supra-canine indique qu'une crête supra-canine allongée rostro-caudalement était la condition plésiomorphe au sein du clade J. La topologie de cet arbre implique une réduction totale de la crête de l'apophyse supra-canine au sein du clade B à partir d'une crête très développée (Fig. 2.29.). Chez *Kolpochoerus limnetes* et *K. majus*, bien que la hauteur de la crête soit réduite, elle est encore bien développée en longueur et elle est bien individualisée par rapport à la morphologie observée chez "*K.*" *phacochoeroides* et *Phacochoerus*. Cette réversion semble peu plausible.

Enfin, la topologie de l'arbre n°3 requiert également une réversion du développement des canines chez l'espèce *Kolpochoerus* sp. nov. Matabaietu. Des canines développées caractérisées par trois sillons profonds auraient été acquises à la base du clade J (car. 19^1) et de nouveau réduites en taille chez la nouvelle espèce de Matabaietu, avec de plus une

disparition totale des sillons (car. 19⁰). Cela semble d'autant plus surprenant que le genre *Hylochoerus* est caractérisé par des canines supérieures relativement réduites en taille par rapport à son ancêtre potentiel *K. majus*, mais qu'il a conservé les trois sillons typiques des espèces de *Kolpochoerus* de grande taille.

Dans tous les arbres obtenus, des réversions caractérisent également le genre *Hylochoerus* : le corps mandibulaire passe d'une inflation latérale importante à une inflation faible (car. 18⁰) et d'une angulation importante entre le rostre et la boîte crânienne à une angulation faible (car. 2⁰) (Figs. 2.27., 2.28., & 2.29.).

Les réversions au sein du genre *Hylochoerus* sont compréhensibles si on les considère dans le cadre ontogénétique esquissé dans la partie consacrée à la morphologie. Au sein des suinés, les espèces de *Kolpochoerus limnetes* et *K. paiceae* sont plutôt péramorphes, avec des morphologies et des tailles exagérées en se basant sur les changements communs aux suinés pendant l'ontogénie. Au contraire, l'espèce *K. majus* et le genre actuel *Hylochoerus* ont plutôt des morphologies pédomorphes, relativement plus « juvéniles », plus « féminisées ». Les femelles de *K. majus* ont une forme crânienne relativement similaire à celles des spécimens d'*Hylochoerus*. Les réversions observées chez *Hylochoerus* sont congruentes avec cette hypothèse : comme certains spécimens femelles de *K. majus*, les spécimens d'*Hylochoerus* présentent un corps mandibulaire moins robuste. L'absence d'angulation entre le rostre et la boîte crânienne est également un caractère juvénile puisque cette angulation se développe pendant l'ontogénie. Au sein du genre *Hylochoerus*, certains spécimens mâles, généralement les vieux individus, présentent une angulation plus marquée, peu différente de celle de *K. majus*.

L'évolution de la morphologie de l'arcade zygomatique peut également être considérée dans ce cadre ontogénétique. D'après l'arbre n°2, la morphologie primitive serait une absence de protubérance développée et une orientation oblique (états des groupes externes). Il y aurait ensuite eu acquisition à la base du clade A d'une protubérance développée et arrondie combinée à une arcade zygomatique oblique. L'orientation transverse de l'arcade avec une protubérance rectangulaire serait un caractère dérivé caractéristique du clade I au sein des suinés (Fig. 2.28.). De même, dans l'arbre n°1, une arcade transverse avec protubérance rectangulaire est une morphologie dérivée au sein du clade F (*Kolpochoerus* et *Hylochoerus*) (Fig. 2.27.). Au contraire, dans l'arbre n°3, une arcade oblique avec protubérance arrondie serait une morphologie dérivée caractéristique du clade G (Fig. 2.29.).

Toujours en considérant ce caractère dans le cadre ontogénétique des suinés, la morphologie de l'arcade zygomatique au sein du genre *Kolpochoerus* reflète bien les

phénomènes d'hétérochronies du développement : l'orientation et le développement de la protubérance de *K. sp. nov. Matabaietu* (spécimen mâle MAT-VP-1/5) est similaire à celle des spécimens femelles de *K. majus*, et à celle du spécimen juvénile de *K. paiceae* du membre Daka de la formation de Bouri. On peut imaginer une hétéromorphocline au sein du genre *Kolpochoerus* avec de la morphologie la plus « juvénile » (oblique, protubérance peu développée) à la morphologie la plus « adulte » (transverse, fortement développée) : *K. sp. nov. Matabaietu*, *K. majus*, *K. afarensis*, *K. limnetes* et *K. paiceae*. Des changements de rythme de croissance peuvent facilement changer la morphologie de l'arcade zygomatique.

Ainsi, les changements de morphologie de l'arcade zygomatique observés au sein des espèces de *Kolpochoerus* sont cohérents avec l'hypothèse d'un processus de pédomorphie observé sur la forme globale du crâne au sein du clade des suinés bunolophodontes relativement aux espèces *K. afarensis*, *K. limnetes* et *K. paiceae* qui tendent vers des morphologies plus péramorphes. Cela suggère que les changements de caractères observés dans l'arbre n°1, où le clade D descend d'un ancêtre vraisemblablement semblable à *K. afarensis* sont plausibles.

Cela suggère également que ce genre de caractères sont potentiellement homoplasiques puisqu'ils peuvent changer de morphologie rapidement et facilement (action sur quelques gènes du développement). De plus, ce type de caractère étant lié aux changements de style de combats chez les suinés, ils sont probablement fortement soumis à la pression de la sélection sexuelle.

Ainsi, le rapprochement du clade D des suinés bunolophodontes avec le clade B de *Phacochoerus* et "*K.*" *phacochoeroides*, basé sur des caractères liés à la morphologie de l'arcade zygomatique est un choix peu plausible, d'autant plus qu'il requière de nombreuses réversions de caractères au sein du clade B. Certaines de ces réversions (par exemple, passage d'une arcade incisive inférieure aplatie à une arcade pointue) n'ont jamais été observées au sein des différentes lignées de suinés.

c) Choix de l'arbre

Les critères évoqués ci-dessus me permettent d'éliminer l'arbre n°3 des possibilités. Les caractères rapprochant les suinés bunolophodontes du clade B sont interprétables comme des convergences. De plus, cette topologie requière de nombreuses réversions qui ne semblent pas plausibles au vu de ce qui est connu de la biologie et de l'évolution des suinés.

Parmi les deux arbres restants, la seule différence est la position phylogénétique de l'espèce *Kolpochoerus afarensis*. Elle serait à la base du clade F en groupe-frère des autres espèces de *Kolpochoerus* et d'*Hylochoerus* dans l'arbre n°1 alors qu'elle serait en position plus dérivée dans l'arbre n°2, dans le clade I avec les espèces *K. limnetes* et *K. paiceae*.

Les similarités entre les arbres n°1 de l'analyse complète et de l'analyse crânio-mandibulaire m'amènent à retenir cette topologie. Elle est également congruente avec la répartition stratigraphique des espèces étudiées, puisque l'espèce pliocène *K. afarensis* se retrouve à la base du clade regroupant les espèces pléistocènes de *Kolpochoerus* et le genre *Hylochoerus*, lui-aussi connu exclusivement par des fossiles pléistocènes. De plus, la chrono-espèce *K. limnetes* est à la base du clade formé par les deux formes géographiques de la chrono-espèce plus dérivée *K. paiceae*, et *K. sp. nov. Matabaietu* est à la base du clade (*K. majus*, *Hylochoerus*), ce qui est congruent avec l'hypothèse que cette nouvelle espèce représente potentiellement une chrono-espèce ancestrale de *K. majus*.

Au niveau dentaire, les analyses morphométriques sur les M₃ ont montré que l'espèce *Kolpochoerus afarensis* présentait les caractéristiques potentielles (taille, forme, complexité) d'un ancêtre à la fois pour la lignée *K. limnetes / paiceae* et pour la nouvelle espèce de Matabaietu (et donc indirectement de *K. majus*). La morphologie et la taille crânio-mandibulaires sont également congruentes avec cette hypothèse. D'après ce qui est connu, *K. afarensis* peut être considéré comme une version plus petite de l'espèce *K. limnetes*. Elle présente notamment une arcade zygomatique et une boîte crânienne très proches de celle de *K. limnetes*. D'un autre côté, les changements entre *K. afarensis* et la nouvelle forme de Matabaietu ont pu intervenir rapidement par des phénomènes d'hétérochronies du développement résultant en une morphologie crânienne (en particulier l'arcade zygomatique) plus « juvénile » et « féminisée ».

Plusieurs autres caractéristiques morphologiques de *Kolpochoerus afarensis* non incluses dans cette analyse pourraient également se révéler être plésiomorphes relativement à celles des espèces pléistocènes du même genre : des incisives inférieures plus développées, une symphyse mandibulaire plus étroite et plus fine dorso-ventralement, des prémolaires moins robustes, moins molarisées et une formule dentaire moins réduite.

Les caractères qui soutiennent les clades mis en évidence dans cette étude peuvent sembler trop peu nombreux pour que les conclusions soient robustes. Cependant, si l'on suppose une origine des deux clades pléistocènes aux environs de 3 Ma-2,7 Ma à partir de l'espèce *Kolpochoerus afarensis*, il est logique que les formes les plus anciennes (*K. sp. nov.*

Matabaietu et *K. limnetes*) soient très semblables en morphologies et ne diffèrent que par quelques caractères.

De plus, il est possible que l'évolution des deux clades pléistocènes à partir de *Kolpochoerus afarensis* se soit faite si rapidement que les synapomorphies soient impossibles à repérer. Les polytomies « dures » sont notamment une des prédictions du modèle des équilibres ponctués : Gould (2002) explique que si plusieurs espèces descendent d'une même espèce ancestrale par ponctuations à des périodes légèrement différentes (l'espèce ancestrale continuant d'exister), le résultat d'une analyse cladistique sera une polytomie « dure ». De telles polytomies ne seraient pas liées à des problèmes d'observation, de codage, ou d'analyse des caractères, mais seraient plutôt un reflet de l'évolution rapide et complexe des caractères au moment de la séparation des différentes lignées. Cette hypothèse rendrait les arbres n°1 et n°2 plus compatibles.

Sur l'ensemble des éléments disponibles (analyses morphométriques, observations qualitatives, et changements des caractères dans l'analyse cladistique), l'arbre n°1 me semble le plus plausible. Il est le plus congruent avec la répartition stratigraphique. La morphologie plésiomorphe, la position basale et l'âge géologique plus ancien de *Kolpochoerus afarensis* en feraient un ancêtre idéal des deux clades pléistocènes K (*K. limnetes*, *K. paiceae*) et D (suinés bunolophodontes).

d) Comparaison avec les études précédentes

Les travaux de Geraads (1993, 2004) sont les seuls à avoir exploré les relations phylogénétiques au sein des suinés africains, et plus particulièrement du genre *Kolpochoerus*, en utilisant des méthodes cladistique. Dans son analyse de 1993, Geraads a inclus les genres actuels *Potamochoerus* et *Hylochoerus*, et les espèces *K. afarensis*, *K. limnetes* (incluant la forme dérivée d'Afrique orientale), *K. paiceae* (d'Afrique australe) et "*K.*" *phacochoeroides*. En 2004, il a ajouté l'espèce *K. majus*, et séparé *K. limnetes* en une forme ancienne et une forme récente (*K. paiceae* d'Afrique orientale).

Dans ces deux analyses, on retrouve *Potamochoerus* et *K. afarensis* en positions basales, et les espèces *K. paiceae*, "*K.*" *phacochoeroides*, et *Hylochoerus meinertzhageni* en position plus dérivée. Le genre *Kolpochoerus* est reconnu comme monophylétique sur la base d'un profil latéral concave et d'une pneumatisation plus importante du crâne. Mon analyse suggère que ces deux caractères (respectivement angulation entre rostre et boîte crânienne, et développement des protubérances zygomatiques dans mon étude) pourraient en fait être des

synapomorphies plus basales au sein des suinés africains puisqu'elles sont également présentes chez *Phacochoerus*. Certaines espèces de *Metridiochoerus* présentent elles-aussi une pneumatisation importante et un profil latéral concave (par exemple, le crâne mâle de *M. andrewsi* KNM-ER 1210 : Harris & White, 1979, pl. 14).

Dans Geraads (2004), les taxons dérivés *Kolpochoerus paiceae*, "*K.*" *phacochoeroides* et *Hylochoerus* sont regroupés sur la base de synapomorphies exclusivement dentaires : une réduction des prémolaires et des troisièmes molaires plus allongées et à cuspides plus complexes. Le groupement de "*K.*" *phacochoeroides* et *Hylochoerus* est basé sur une apophyse supra-canine réduite, des condyles occipitaux relativement peu élevés au dessus des rangées dentaires, des incisives supérieures centrales réduites, des prémolaires courtes, et seulement un pilier central entre les deuxième et troisième paires de piliers principaux des M₃.

Les caractères liés au développement de l'apophyse supra-canine sont fortement homoplasiques dans mon analyse. Ces caractères, sexuellement très dimorphiques, sont sujets à des pressions de sélection sexuelle forte.

Des prémolaires et des incisives réduites sont des caractères communs aux espèces de suinés dérivées dans les différentes lignées notamment chez *Kolpochoerus* (*K. paiceae*), *Metridiochoerus* (*M. compactus*), *Notochoerus* (*N. clarki*) (Harris & White, 1979 ; White & Suwa, 2004). Le caractère des piliers centraux est très variable chez *Hylochoerus meinertzhageni*, et chez certains individus dont les M₃ ne sont que peu usées, deux piliers centraux individualisés sont visibles. De plus, chez "*K.*" *phacochoeroides*, un double pilier central entre les deuxième et troisième paires des M₃ est présent au moins sur certains spécimens (par exemple, Aao-141 et Aao-3478 2 : Geraads, 2004, fig. 2). L'espèce *Metridiochoerus shawi*, l'espèce la plus plésiomorphe de ce genre, présente également des doubles piliers centraux sur certains spécimens (observations personnelles du matériel de Makapansgat, moulages de l'HERC).

Dans les analyses de Geraads (2004), l'absence du genre *Phacochoerus* et le nombre important de caractères dentaires potentiellement convergents entraînent le regroupement de toutes les espèces dérivées adaptées à un régime herbivore. Dans mon analyse, certains caractères dentaires comme l'inclinaison du collet dans la partie distale des troisièmes molaires, le schéma d'usure à bord latéral rectiligne, et la présence de sillons verticaux sur le côté latéral des piliers principaux, sont effectivement convergents entre les espèces pléistocènes.

Gongora et al. (2011) ont proposé une phylogénie moléculaire des suinés africains et eurasiatiques. Leur étude conclut que les suinés africains actuels forment un clade, groupe-frère des suinés eurasiatiques, et qu'au sein de ce clade africain, le genre *Hylochoerus* est le groupe-frère du genre *Phacochoerus*. L'analyse cladistique effectuée dans la présente étude sur des caractères morphologiques et incluant les espèces fossiles est congruente avec cette analyse moléculaire. La monophylie des suinés africains n'a pas été testée puisque les genres eurasiatiques ont été utilisés comme groupes externes. Cependant, au sein des suinés africains, la topologie (*Potamochoerus* (*Hylochoerus*, *Phacochoerus*)) est retrouvée par l'analyse morphologique.

Gongora et al. (2011) ont également proposé que les caractères morphologiques communs aux deux genres actuels *Phacochoerus* et *Hylochoerus* pourraient être des synapomorphies de ce clade. Par rapport au genre *Potamochoerus*, ces caractères incluent notamment des canines supérieures développées, des troisièmes molaires allongées et hypsodontes, un émail fin, une réduction des prémolaires et des incisives supérieures et une symphyse mandibulaire large. Ces caractères, à l'exception du développement des canines supérieures, n'ont pas été inclus dans mon analyse morphologique parce qu'ils sont connus chez de nombreuses lignées de suidés, et potentiellement liées à l'adaptation au régime herbivore.

Un examen de ces caractères replacés sur l'arbre n°1 de l'analyse complète (Fig. 2.32.) révèle qu'ils seraient interprétés plutôt comme des convergences entre les genres *Phacochoerus* et *Hylochoerus*, puisque "*K.*" *phacochoeroides*, le taxon groupe-frère de *Phacochoerus*, et les espèces de *Kolpochoerus* plus basales que le genre *Hylochoerus* présentent des états de caractères présumés plésiomorphes (troisièmes molaires plus courtes et brachyodontes, à émail plus épais, une formule dentaire moins réduite, et une symphyse mandibulaire étroite).

Seule une analyse étendue à l'ensemble des espèces de suinés africains actuels et fossiles et comprenant plus de caractères crânio-mandibulaires et dentaires permettrait de confirmer que les genres *Hylochoerus* et *Phacochoerus* ont acquis de manière convergente les caractères morphologiques partagés. Cependant, étant donné les exemples connus par exemple chez les tétraconodontinés, cette hypothèse est plausible.

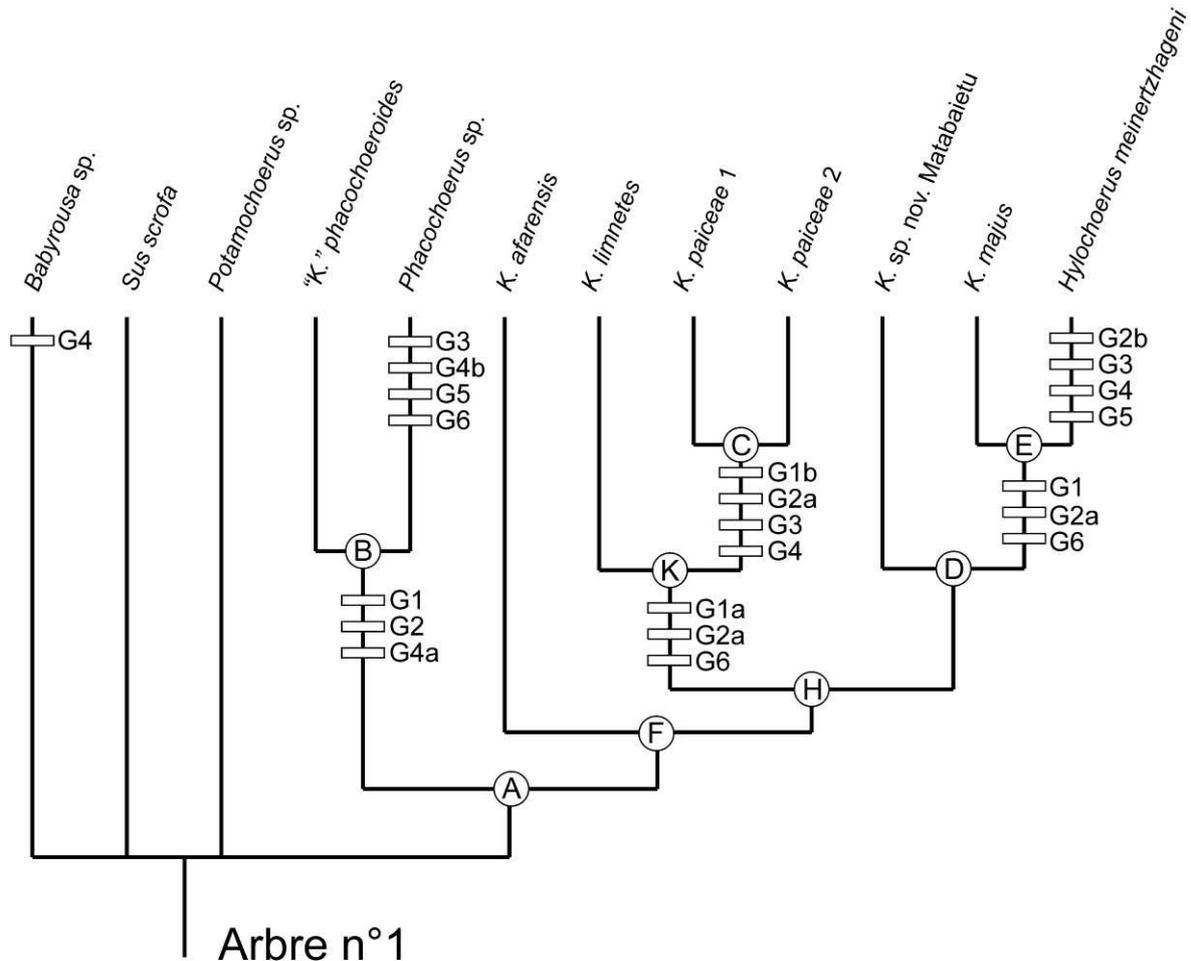


Figure 2.32. Remplacement des caractères décrits par Gongora et al. (2011) sur l'arbre n°1. G1 : canines supérieures développées ; G2 : troisièmes molaires allongées et hypsodontes ; G3 : émail fin ; G4 : prémolaires supérieures réduites ; G5 : incisives inférieures réduites ; G6 : symphyse mandibulaire élargie. Les lettres a et b représentent deux stades de développement relatif des caractères (a étant moins développé que b). Même légende que la figure 2.26.

5. Conclusions

L'analyse effectuée a permis d'obtenir une phylogénie d'une partie des suinés africains actuels et fossiles. Les principales conclusions sont :

1) les genres *Kolpochoerus*, *Hylochoerus* et *Phacochoerus* forment un clade à l'exclusion du genre *Potamochoerus* ;

2) l'espèce problématique "*Kolpochoerus*"*phacochoeroides* est fortement rapprochée du genre *Phacochoerus* à la fois sur des caractères dentaires et crânio-mandibulaires. Cela soutient sa non-appartenance au genre *Kolpochoerus* proposée dans la sous-partie précédente. Des études plus détaillées incluant les espèces de *Metridiochoerus* devraient permettre de

placer cette espèce soit dans le genre *Phacochoerus* soit dans le genre *Metridiochoerus*. Les caractères dentaires la rapprocheraient plus probablement des espèces anciennes de *Metridiochoerus*, *M. shawi* et *M. andrewsi* ;

3) un clade regroupe les espèces bunolophodontes *Kolpochoerus* sp. nov. Matabaietu, *K. majus* et *Hylochoerus meinertzhageni*. La nouvelle espèce de Matabaietu est basale par rapport au clade (*K. majus*, *Hylochoerus*). Combinée à son absence d'autapomorphies, cette position est compatible avec son statut potentiel de chrono-espèce ancestrale à *K. majus* ;

4) les deux formes géographiques de *Kolpochoerus paiceae* sont regroupées, ce qui confirme leur statut conspécifique.

Les relations phylogénétiques obtenues sont replacées dans la stratigraphie dans la figure 2.33. qui forme la base des discussions des deux prochaines sections sur les modalités d'évolution et la biostratigraphie.

Les résultats obtenus suggèrent que le genre *Hylochoerus* trouve son origine au sein du genre *Kolpochoerus* pendant le Pléistocène. Les similarités dentaires et crânio-mandibulaires le rapprochent particulièrement de *K. majus*. Si ce résultat est confirmé par les études ultérieures, le problème de la classification de ce genre se posera. Le genre *Hylochoerus* ayant été créé en 1904 par Thomas, il aurait priorité sur le nom de genre *Kolpochoerus*. Une solution possible serait donc de renommer *K. sp. nov. Matabaietu* et *K. majus* et de les attribuer au genre *Hylochoerus*.

IV. Tendances évolutives et modalités d'évolution

1. Modalités d'évolution

Foote (1996) définit l'anagénèse (ou évolution phylétique) comme l'évolution morphologique au sein d'une espèce. L'anagénèse est généralement considérée comme un processus lent et progressif. MacLeod (1991) distingue l'anagénèse ponctuée pour les cas où l'évolution phylétique au sein d'une espèce exhibe des changements importants et rapides (quelques milliers d'années). Foote (1996) distingue deux types de cladogénèse : 1) la cladogénèse bifurquante quand l'espèce ancestrale engendre deux espèces-filles et disparaît ; 2) la cladogénèse bourgeonnante quand l'espèce ancestrale engendre une ou des espèces-filles sans disparaître. La stase (ou l'absence d'évolution directionnelle) est également un

phénomène répandu et est à l'origine du modèle des équilibres ponctués de Gould (2002) qui suggère que la majorité de l'évolution morphologique s'effectue pendant de courtes périodes (géologiques) pendant lesquelles ont eu de nombreuses spéciations par cladogénèse bourgeonnante. Entre ces épisodes de cladogénèse, la morphologie est globalement stable. Gould (2002) a notamment suggéré que ce modèle s'appliquait aux suidés africains.

Les études précédentes consacrées au genre *Kolpochoerus* ont mis l'accent sur la prédominance de l'évolution phylétique (White & Harris, 1977 ; Harris & White, 1979 ; Haile-Selassie & Simpson, 2012).

La quantification des changements morphologiques au cours du temps dans les différentes espèces de *Kolpochoerus* a donné des résultats globalement similaires à ceux de ces études. L'anagénèse est certainement un processus important dans l'évolution du genre *Kolpochoerus*. Certains résultats mentionnés ci-dessus suggèrent cependant que la situation pourrait être plus compliquée, avec par exemple, de l'anagénèse ponctuée ou de la cladogénèse par bourgeonnement. Les modalités d'évolution au sein du genre *Kolpochoerus* sont indiquées sur la figure 2.33.

Le matériel de *Kolpochoerus deheinzeli* est encore trop rare pour tester de manière précise si des changements temporels significatifs ont eu lieu pendant la durée de vie de l'espèce. Brunet & White (2001) ont décrit cette espèce à partir de matériel provenant de deux gisements différents assez éloignés en termes d'âge mais ils n'ont pas détecté de différence morphologique ou morphométrique. Cela pourrait donc être un exemple de stase avec une morphologie dentaire conservée pendant plus d'un million d'années (entre 5,5 et 3,8 Ma).

La compréhension de la transition entre les différentes espèces pliocènes de la présumée lignée anagénétique *Kolpochoerus deheinzeli* / *millensis* / *afarensis* est fortement compliquée si l'on inclut les spécimens de Laetoli attribués à *K. afarensis*. Les spécimens de Laetoli pourraient représenter les plus anciens représentants de *K. afarensis* qui auraient coexisté temporellement (mais pas géographiquement) avec l'espèce *K. millensis*. Cela contredit l'hypothèse émise par Haile-Selassie & Simpson (2012) d'une simple transition anagénétique entre ces différentes espèces. Elles pourraient provenir d'un événement de cladogénèse bifurquante ou bourgeonnante à partir de *K. deheinzeli*.

La période entre 3 Ma et 2,5 Ma voit la disparition de l'espèce *Kolpochoerus afarensis* et l'émergence de *K. limnetes* et *K. sp. nov.* Matabaietu. Cet événement pourrait correspondre à une cladogénèse bifurquante. Il sera cependant nécessaire de mieux comprendre à quel moment *K. afarensis* disparaît. Si sa date d'extinction est postérieure à 2,7 Ma (apparition de *K. limnetes*), cela pourrait suggérer une cladogénèse bourgeonnante. Dans

le cas contraire, cela serait plutôt congruent avec une cladogénèse bifurquante. Les spécimens de *K. sp. nov. Matabaietu* étant connus seulement dans l'Afar et les plus anciens spécimens de *K. limnetes* étant trouvés dans la formation de Shungura, on peut imaginer une spéciation par vicariance avec *K. afarensis* donnant une lignée différente dans des régions différentes.

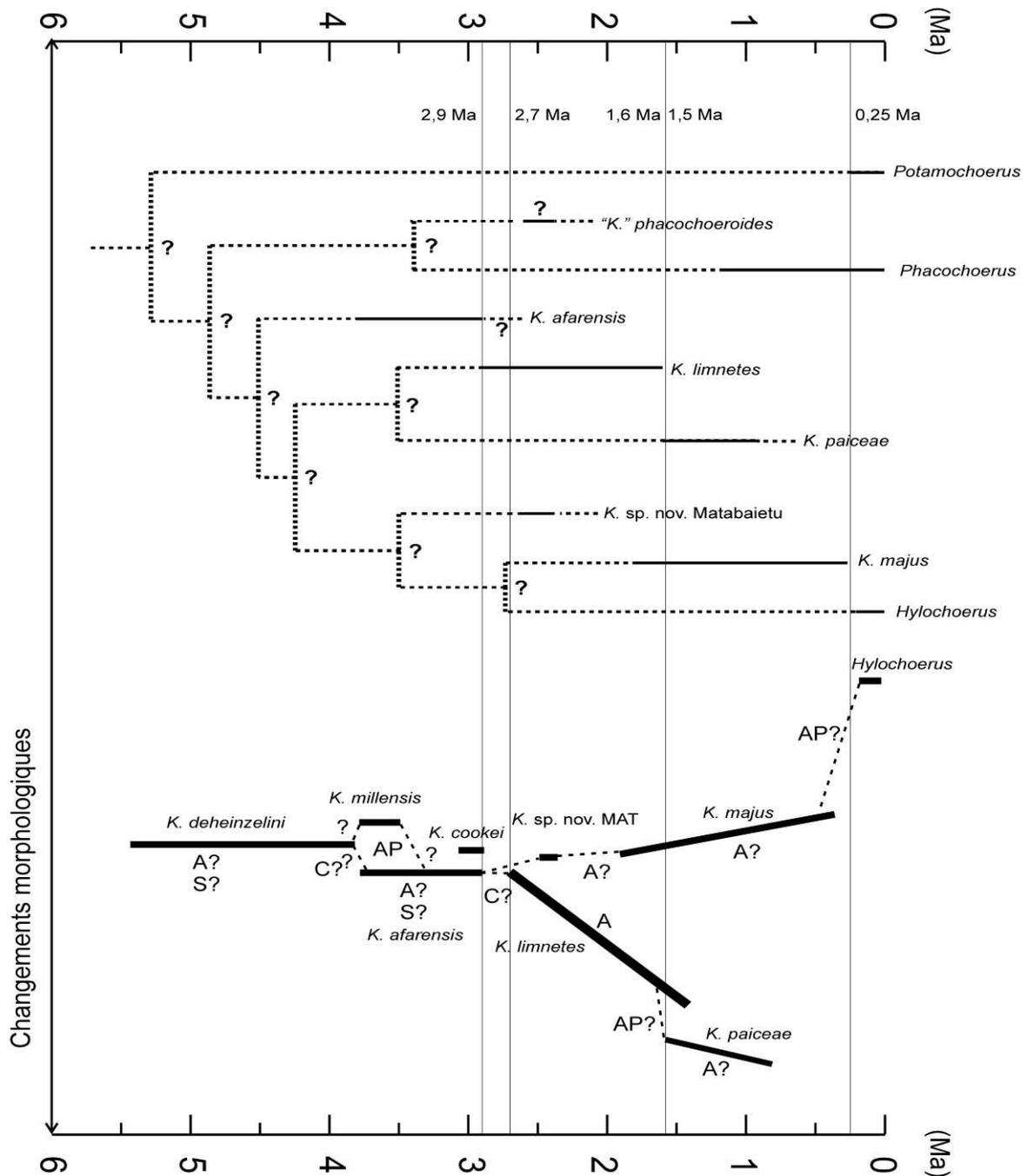


Figure 2.33. Phylogénie du genre *Kolpochoerus*. En haut, répartitions stratigraphiques superposées au cladogramme des suinés africains. En bas, arbre phylogénétique reflétant également les modalités d'évolution. A : anagénèse ; AP : anagénèse ponctuée ; C : cladogénèse ; S : stase ; ? : incertitude. L'axe des ordonnées est une représentation synthétique du degré de changements morphologiques au cours du temps.

Les changements morphologiques pendant la durée de vie de l'espèce *Kolpochoerus limnetes* représentent un exemple classique d'anagénèse, avec le déplacement de la morphologie moyenne dans une direction de manière progressive et lente. J'ai caractérisé le changement morphologique entre les deux chrono-espèces *K. limnetes* et *K. paiceae* comme étant d'une ampleur importante et relativement rapide (entre 1,61 Ma et 1,55 Ma). Ce cas correspondrait à une anagénèse ponctuée : les changements morphologiques sont brefs et importants mais toujours au sein d'une même espèce. Dans la formation de Shungura, aucune localité ne contient des fossiles attribués aux deux espèces, indiquant une absence de contemporanéité entre ces deux chrono-espèces.

Une hypothèse alternative à l'anagénèse ponctuée serait celle d'une dispersion de *Kolpochoerus paiceae* depuis une autre région vers l'Omo suivie du remplacement de *K. limnetes*. Les spécimens de *K. limnetes* des membres G à J de la formation de Shungura présentent cependant des caractères intermédiaires entre ceux des spécimens des membres C à G et ceux des spécimens de *K. paiceae* des membres J (partie supérieure) à L. Cela suggère que la transition morphologique a eu lieu sur place.

Cependant, la présence dans la formation de Konso de restes de *Kolpochoerus* datés à environ 1,4 Ma et morphologiquement et métriquement similaires aux spécimens de *K. limnetes* complique la situation (Suwa et al., 2003). Si cette forme appartient réellement à *K. limnetes*, il pourrait s'agir d'une population relique. Cela serait congruent avec un épisode de cladogénèse par bourgeonnement avec continuation de l'espèce ancestrale sans changer morphologiquement. Ce cas illustre bien à quel point ces différentes modalités d'évolution peuvent être difficiles à distinguer si le registre fossile est incomplet.

Le clade des suinés bunolophodontes est moins bien connu. La nouvelle espèce de Matabaietu présente des caractères crânio-mandibulaires et dentaires plésiomorphes par rapport à l'espèce *K. majus* et elle est dépourvue d'autapomorphies. Elle constitue une souche ancestrale probable de *K. majus*. La transition entre ces espèces pourrait s'effectuer par anagénèse, les spécimens de Konso établissant le lien morphologique et temporel entre les spécimens plus anciens de Matabaietu et ceux plus récents de Daka, Bodo et Asbole.

D'après les données de Suwa et al. (2003) et mes observations personnelles du matériel de Daka (décrit dans Gilbert, 2008), il est évident que l'espèce *Kolpochoerus majus* a augmenté de taille entre 1,4 Ma à Konso et 1 Ma à Daka. Les études morphométriques sur les crânes, les mandibules et les dents semblent indiquer une diminution de taille entre les spécimens de Daka et ceux plus récents d'Asbole et de Bodo.

Cette diminution de taille, si elle est confirmée par la suite, pourrait être à relier avec l'origine d'*Hylochoerus* pendant le Pléistocène moyen à partir de spécimens proches en morphologie de ceux de Bodo et Asbole. Une morphologie plus pédomorphe associée à une taille et un dimorphisme sexuel relativement réduits (par rapport aux espèces fossiles) pourrait caractériser cet épisode de spéciation.

2. Tendances évolutives

Les tendances évolutives au sein des différentes lignées présentent des similarités et concernent les mêmes éléments morphologiques. Ainsi, la position basale de *Kolpochoerus afarensis* au sein du genre *Kolpochoerus* et de la nouvelle espèce de Matabaietu au sein de clade des suinés bunolophodontes impliquerait l'acquisition convergente de plusieurs caractères chez les clades *K. limnetes / paiceae* et (*K. majus*, *Hylochoerus*).

1) L'allongement et l'augmentation de l'hypsodontie des troisièmes molaires : cette tendance se retrouve au sein des clades *K. limnetes / paiceae* et (*K. majus*, *Hylochoerus*). Les schémas sont cependant différents puisque dans la première lignée, l'augmentation de longueur est beaucoup plus importante, et l'augmentation d'hypsodontie est plus récente que l'augmentation de longueur. Dans la deuxième lignée, les deux phénomènes se font de manière plus modeste et plus synchrone. Dans les deux lignées, l'émail devient également plus rugueux et couvert de ciment. Ces convergences se retrouvent également chez les espèces du genre *Metridiochoerus* et chez les tétraconodontinés (Cooke, 1978b ; Harris & White, 1979 ; Kullmer, 1999 ; Cooke, 2007). Le schéma est très différent chez *Metridiochoerus* puisque l'hypsodontie se développe avant l'allongement des troisièmes molaires. Le schéma chez les tétraconodontinés est globalement similaire à celui observé dans la lignée *K. limnetes / paiceae*.

2) La réduction des prémolaires et des incisives : cette tendance se retrouve au sein de la lignée *Kolpochoerus limnetes / paiceae* et chez le genre *Hylochoerus*. Dans la première lignée, la réduction des prémolaires et des incisives semble progressive : elle est bien documentée par des spécimens présentant des degrés de réduction intermédiaires dans les formations de Shungura, de Koobi Fora, et de Nachukui. Chez *K. majus*, seules les incisives supérieures sont légèrement réduites (surtout I² et I³). Les prémolaires sont toujours fortement développées. Chez *Hylochoerus*, les incisives supérieures et les prémolaires sont très réduites en taille et en nombre. D'après les similarités de structure des molaires et de morphologie crânienne, le genre *Hylochoerus* pourrait potentiellement dériver des spécimens de *K. majus*

du Pléistocène moyen. La réduction des incisives supérieures et des prémolaires a pu être très rapide, mais la pauvreté du registre fossile du genre *Hylochoerus* ne permet pas de tester cette hypothèse pour le moment. Comme pour l'allongement et l'augmentation de l'hypsodontie, la réduction des prémolaires et des incisives sont également observées dans les genres *Metridiochoerus* et les tétraconodontinés (Harris & White, 1979 ; Cooke, 2005).

3) Le développement des canines supérieures et leur orientation dorsale : cette tendance se retrouve dans la lignée *Kolpochoerus limnetes / paiceae* et dans le clade des suinés bunolophodontes. La canine supérieure des espèces pléistocènes est beaucoup plus développée et recourbée dorsalement et latéralement que celle de *K. afarensis*. Ce caractère pourrait être une synapomorphie du clade comprenant les espèces pléistocènes de *Kolpochoerus* et le genre *Hylochoerus*. D'après la phylogénie obtenue, la présence de sillons fortement développés sur les canines supérieures serait une convergence entre les clades *K. limnetes / paiceae* et (*K. majus, Hylochoerus*). Cette convergence se retrouve également au sein du clade (*Phacochoerus, "K." phacochoeroides*).

4) L'élargissement de la symphyse mandibulaire et l'aplatissement de l'arcade incisive inférieure : cette tendance se retrouve dans les clades *Kolpochoerus limnetes / paiceae* et celui des suinés bunolophodontes. D'après la morphologie de la nouvelle espèce de Matabaietu, la symphyse mandibulaire s'est élargie après l'aplatissement de l'arcade incisive inférieure dans le clade des suinés bunolophodontes. Chez *K. limnetes / paiceae*, une symphyse élargie et une arcade incisive aplatie sont tous les deux présentes chez les spécimens mâles, et elles sont absentes chez les spécimens femelles. Encore une fois, les changements de caractères ne s'effectuent sans doute pas de la même façon au sein des différentes lignées. Ces convergences de la morphologie de la symphyse mandibulaire sont également observées dans le genre *Metridiochoerus* et les tétraconodontinés (Harris & White, 1979 ; White & Suwa, 2004 ; Cooke, 2005). L'espèce "*K.*" *phacochoeroides* est particulièrement intéressante puisqu'elle serait la seule espèce du groupe *Metridiochoerus-Phacochoerus* à présenter une arcade incisive inférieure pointue. Cela suggérerait une position phylogénétique primitive au sein de *Metridiochoerus*.

Ainsi, si l'on considère la phylogénie proposée dans cette étude, de nombreux caractères de la dentition et de la mandibule sont potentiellement convergents entre les différentes lignées pléistocènes de *Kolpochoerus* (incluant *Hylochoerus*), et également entre les différents genres de suinés (*Kolpochoerus* et *Metridiochoerus*) et les différentes sous-familles (suinés et tétraconodontinés). Ces caractères convergents sont généralement liés à l'acquisition d'un régime alimentaire herbivore et seront discutés dans la troisième partie

(paléoécologie). Le fait que ces morphologies similaires soient atteintes suivant des modalités différentes est intéressant d'un point de vue évolutif pour comprendre les relations entre changements morphologiques et changements de régime alimentaire.

V. Implications biostratigraphiques

La quantification des changements morphologiques au sein des différentes espèces de *Kolpochoerus* et la révision taxonomique effectuée permettent d'affiner l'utilisation de ce genre en biochronologie en Afrique. La prise en compte de la variabilité intra-spécifique importante et la compréhension des modalités d'évolution mentionnées dans la section précédente attirent également l'attention sur la grande prudence à adopter pour toute estimation biochronologique.

1. Les espèces pliocènes *Kolpochoerus deheinzeli*, *K. millensis* et *K. afarensis*

Haile-Selassie & Simpson (2012) ont mis en avant le potentiel de la nouvelle espèce *Kolpochoerus millensis* pour les études biochronologiques de la période entre 3,8 Ma et 3,5 Ma. Cependant, les spécimens de *Kolpochoerus* de Laetoli compliquent le scénario d'évolution phylétique décrit dans Haile-Selassie & Simpson (2012). Ils sont d'âge similaire aux spécimens de *K. millensis*, mais sont plus proches métriquement de ceux de *K. afarensis* d'Hadar. Ils ne sont pas inclus dans la gamme de variation de *K. millensis*.

Ainsi, entre 3,8 Ma et 3,5 Ma, les espèces *Kolpochoerus afarensis* et *K. millensis* ont potentiellement coexisté en Afrique orientale. Il est possible que ces deux espèces soient deux espèces très proches à répartitions disjointes comme dans les genres actuels *Potamochoerus* ou *Phacochoerus*. Elles pourraient également être des sous-espèces géographiques comme par exemple actuellement au sein de l'espèce *Potamochoerus larvatus*. La distance géographique entre l'Afar et Laetoli est en effet relativement importante (environ 1700 km).

Le principal intérêt biochronologique de ces espèces pliocènes de *Kolpochoerus* serait donc la distinction entre *K. deheinzeli* et les espèces plus récentes *K. millensis* et *K. afarensis*. La limite entre ces deux groupes serait aux environs de 4 Ma-3,8 Ma (Brunet & White, 2001 ; Haile-Selassie & Simpson, 2012).

2. La lignée pléistocène *Kolpochoerus* sp. nov. Matabaietu / *majus*

La transition entre les espèces *Kolpochoerus afarensis* et *K. sp. nov. Matabaietu* s'est certainement déroulée entre 2,9 Ma et 2,5 Ma. Les différences de morphologie crânio-mandibulaire sont importantes et nettes, mais elles ne sont basées que sur un spécimen pour la nouvelle espèce de Matabaietu. Les différences de taille et de morphologie dentaires sont plus fines et principalement basées sur la forme du schéma d'usure, qui n'est pas observable sur les spécimens non usés.

Au sein de la lignée *Kolpochoerus* sp. nov. Matabaietu / *K. majus*, les deux chrono-espèces potentielles peuvent être distinguées à la fois sur des caractères crânio-mandibulaires et dentaires, et sont donc de bons marqueurs biostratigraphiques pour le pléistocène.

Au niveau dentaire, les spécimens de *Kolpochoerus* sp. nov. Matabaietu et les spécimens anciens de *K. majus* de la formation de Konso partagent des troisièmes molaires à émail lisse, moins hypsodontes et à morphologie simple (Suwa et al., 2003, fig. 3), relativement aux spécimens de *K. majus* du Pléistocène moyen de Daka et de Bodo. Au niveau dentaire, il semblerait donc y avoir des changements importants entre 1,4 Ma et 1 Ma. Cette transition entre la forme de Konso et les formes plus récentes pourrait être utilisée en biochronologie.

Les différences morphologiques importantes au niveau de l'arcade zygomatique, de l'apophyse supra-canine et de la symphyse mandibulaire entre la nouvelle espèce de Matabaietu et les spécimens de *Kolpochoerus majus* du Pléistocène moyen indiquent le potentiel de la morphologie crânio-mandibulaire pour la biostratigraphie. Les spécimens crânio-mandibulaires de *Kolpochoerus majus* de Konso seront déterminants pour mieux caractériser temporellement la transition morphologique entre *K. sp. nov. Matabaietu* et les spécimens du Pléistocène moyen, et ainsi préciser l'application en biochronologie.

Au sein des spécimens de *Kolpochoerus majus* du Pléistocène moyen, il semble y avoir une diminution de taille entre 1 Ma et ca. 0,5 Ma, puis de nouveau une augmentation de taille entre 0,5 Ma et 0,25 Ma. Ces tendances sont pour l'instant observées sur des échantillons assez faibles et devront être testées par l'étude du matériel abondant non publié provenant de la zone d'Halibee dans le « Middle Awash ».

3. La lignée pléistocène *Kolpochoerus limnetes* / *paiceae*

Au niveau dentaire, la transition morphologique entre les spécimens de *Kolpochoerus afarensis* et les plus anciens spécimens de *K. limnetes* a été caractérisée temporellement en étudiant les spécimens de la formation de Shungura : elle se déroulerait entre 2,9 Ma et 2,7 Ma. Cette transition est nette et le recoupement entre les deux espèces est très faible pour les valeurs de longueur, de forme, et de complexité des troisièmes molaires. Cela permet de dater les sédiments contenant des fossiles de *K. limnetes* à moins de 2,7 Ma.

Les seuls fossiles qui sont incongruents avec ce schéma sont ceux de Laetoli (Bishop, 2011). Comme mentionné dans l'introduction, la discordance entre l'âge géologique ancien de ces fossiles (entre 3,8 Ma et 3,6 Ma) et leur morphologie dérivée indiquerait qu'une erreur de placement stratigraphique ou d'attribution taxonomique est vraisemblable. Les spécimens décrits par Bishop (2011) présentent des longueurs proches de 60 mm, ce qui est équivalent à des spécimens du membre G de la formation de Shungura (datés à environ 2 Ma) Ce sont les seuls spécimens aussi complexes et aussi longs dans toute l'Afrique à cette période. Ils contrastent nettement avec les espèces de petite taille (*K. millensis* et *K. afarensis*) conservées dans des dépôts du même âge. Je considère cette attribution comme douteuse.

Entre 2,7 Ma et 1,61 Ma, on observe un allongement progressif des troisièmes molaires au sein de *Kolpochoerus limnetes*. L'allongement n'est visible que sur les moyennes, et seuls des échantillons d'effectifs importants pourraient être utilisés en biochronologie pour cette période. D'autres critères peuvent cependant être utilisés : aux environs de 2 Ma, le bord latéral du schéma d'usure des molaires devient plus aplati, et le collet des troisièmes molaires devient plus incliné dans sa partie distale.

Aux environs de 1,61 Ma-1,55 Ma, dans la formation de Shungura, la transition morphologique entre *Kolpochoerus limnetes* et *K. paiceae* est nette. Elle correspond à une augmentation rapide de la hauteur des couronnes des troisièmes molaires, une inclinaison importante du collet dans leur partie distale, et également un allongement plus important. Le cément est important et l'émail est rugueux. Cette transition très bien caractérisée temporellement et morphologiquement et fournit ainsi un repère biostratigraphique précieux.

Dans la formation de Shungura, seuls quelques spécimens sont incongruents avec ce schéma. Les spécimens des localités « L 400 » de la formation de Shungura sont clairement attribuables à la chrono-espèce *Kolpochoerus paiceae*. Leur position stratigraphique a été publiée comme étant dans le membre G (Boaz et al., 1978 ; Heinzelin, 1983) et cette interprétation a été critiquée par White & Harris (1977, 1978). D'après eux, les suinés

retrouvés dans ces localités sont congruents avec une position stratigraphique plus récente, correspondant aux membres K ou L de la formation de Shungura.

Mon étude confirme l'identification des suinés de ces localités « L 400 » comme appartenant à l'espèce *Kolpochoerus paiceae* (spécimens dérivés de *K. limnetes* d'après Harris & White, 1977, 1978), et non pas à l'espèce de tétraconodontiné *Notochoerus euilus* (contra Boaz et al., 1978). La transition morphologique entre *K. limnetes* et *K. paiceae* ayant été définie sur des échantillons plus importants que ceux disponibles à l'époque de l'étude de White & Harris (1977), cela confirmerait l'erreur de placement stratigraphique de ces localités. L'étude des hippopotamidés est également congruente avec cette conclusion (com. pers. Boisserie).

Dans le bassin du Turkana, les spécimens des formations de Koobi Fora et de Nachukui sont également cohérents avec ce schéma. Seuls quelques spécimens du membre KBS sont attribués à *Kolpochoerus paiceae* et sont très différents des nombreux spécimens de *K. limnetes* trouvés dans ce membre. Ces spécimens peuvent résulter de contaminations du membre Okote dans le membre KBS, ou ils pourraient provenir du sommet du membre KBS, qui pourrait correspondre à des dépôts antérieurs à 1,55 Ma. Le tuf J-4-1 qui est situé juste au dessus des spécimens les plus récents de la formation de Shungura est en effet daté à 1,61 Ma (McDougall et al., 2012, fig. 3.). Ce tuf est corrélé avec les tufs Morutot dans les formations de Koobi Fora et de Nachukui, eux aussi datés à 1,61 Ma. Le tuf Morutot est situé sous la limite entre les membres KBS et Okote, datée à environ 1,5 Ma (la stratigraphie est particulièrement complexe dans cette zone, ce qui rend les corrélations téphrostratigraphiques très difficiles : l'âge de 1,5 Ma est une estimation). Il y a donc une petite partie du membre KBS qui est datée entre 1,61 Ma et 1,5 Ma et correspond à des dépôts contemporains de la partie supérieure du membre J de Shungura. D'après les fossiles de *Kolpochoerus* de Shungura, la transition entre les deux espèces s'effectue entre 1,61 Ma (âge des plus spécimens de *K. limnetes* les plus récents) et 1,55 Ma (âge des spécimens de *K. paiceae* les plus anciens). Il est donc possible que des fossiles provenant du sommet du membre KBS représentent des spécimens de *K. paiceae* un peu plus anciens ou du même âge que les premiers spécimens de *K. paiceae* de la formation de Shungura.

En Afrique orientale, seuls les spécimens de *Kolpochoerus limnetes* de la formation de Konso sont incongruents avec ce schéma. Les spécimens de Konso datés à environ 1,4 Ma sont similaires en termes de complexité et de longueur des troisièmes molaires aux spécimens de *K. limnetes* de la formation de Shungura. Cette population pourrait représenter la

continuation de l'espèce *K. limnetes* après la dérivation de l'espèce *K. paiceae* par cladogénèse bourgeonnante.

Ainsi, en Afrique orientale, les dates d'apparition des espèces *Kolpochoerus limnetes* et *K. paiceae* sont de bons marqueurs stratigraphiques correspondant respectivement aux périodes de transition datées à 2,9 Ma-2,7 Ma et 1,61 Ma-1,55 Ma d'après les fossiles de la formation de Shungura.

Cependant, la présence de *Kolpochoerus limnetes* et l'absence du taxon dérivé *Kolpochoerus paiceae* ne peuvent pas être équivalentes avec une datation antérieure à 1,55 Ma, comme le montre le cas de des spécimens de Konso. Cela a une importance pour la datation des sites d'Afrique septentrionale qui comprennent des spécimens morphologiquement attribuables à *K. limnetes*. Ainsi, les sites de Mansourah et Aïn Hanech pourraient être antérieurs à 1,55 Ma, ou alternativement être du même âge que les sites récents de Konso (1,4 Ma).

Les spécimens de *Kolpochoerus paiceae* d'Afrique australe et du Proche-Orient seraient congruents avec des âges plus récents que 1,55 Ma pour les sites concernés ('Ubeidiyah et la carrière d'Evron à Israël ; Elandsfontein, Skurwerug et Cornelia en Afrique du Sud).

4. Biostratigraphie des sites d'Afrique septentrionale

Les comparaisons morphologiques et morphométriques effectuées dans la section comparative de la sous-partie précédente ont montré que, en se basant sur un référentiel important, les spécimens de *Kolpochoerus* de Mansourah (trois spécimens appartenant à deux individus) ne semblent pas distinguables métriquement et morphologiquement des spécimens de *K. limnetes* du bassin du Turkana. L'hypothèse la plus conservatrice serait de les attribuer à *K. limnetes*. Leur taille (longueur et hypsodontie) et leur complexité les placent dans les gammes des membres F à H de Shungura et du membre KBS de Koobi Fora, soit approximativement entre 2,3 Ma et 1,7 Ma. Ils seraient plus proches des valeurs moyennes des membres H de Shungura et KBS de Koobi Fora, à environ 1,9 Ma-1,7 Ma, en accord avec l'estimation biochronologique effectuée par Sahnouni & Made (2009). Alternativement, les spécimens de Mansourah pourraient être plus proches des spécimens de Konso qui présentent des morphologies et des tailles de M₃ similaires à 1,4 Ma. La première hypothèse (2,3 Ma-1,7 Ma) est cohérente avec l'industrie lithique de type oldowayen, même si Sahnouni & Made

(2009) précisent qu'il n'est pas certain que la faune et l'industrie lithique proviennent des mêmes niveaux.

Deux autres sites d'Algérie ont également livré des restes attribués au genre *Kolpochoerus* : Ain Hanech et El Kherba. Ain Hanech a été daté à environ 1,9 Ma-1,8 Ma par magnétostratigraphie et biochronologie (Sahnouni et al., 2002, 2004), mais cette datation a été contestée par Geraads et al. (2004) et Chaid-Saoudi et al. (2006) qui ont suggéré une date plus proche de 1,4 Ma-1,2 Ma. Ain Hanech a livré une M₃ subcomplète de *Kolpochoerus* attribuée à *K. limnetes* par Sahnouni et al. (2002, 2004), et potentiellement rapprochée de "*K.*" *maroccanus* par Geraads et al. (2004) et Chaid-Saoudi et al. (2006). Dans la partie révision systématique du genre *Kolpochoerus*, j'ai proposé que l'holotype de "*K.*" *maroccanus* représente en fait probablement un suiné proche du genre *Metridiochoerus*. Le spécimen décrit par Sahnouni et al. (2002, 2004) est cependant attribuable sans aucun doute au genre *Kolpochoerus*.

La M₃ d'Ain Hanech est composée d'environ 4 paires de piliers principaux (score de complexité de 3,75-4,25), et mesure environ 55 mm de long. La couronne est dépourvue de cément et est relativement basse. Le collet est légèrement incliné dans sa partie distale (Sahnouni & Made, 2009). Toutes ces caractéristiques le rapprochent fortement des spécimens de Mansourah, et un âge similaire compris entre 2,3 Ma et 1,7 Ma est proposé, ce qui est en accord avec l'étude magnétostratigraphique (Sahnouni et al., 2002) et l'estimation biochronologique effectuée sur la faune entière par Sahnouni & Made (2009). En se basant sur l'analyse métrique et la morphologie, rien ne permet de douter que ce spécimen ne fasse pas partie de *K. limnetes*. Si la transition entre *K. limnetes* et la forme plus hypsodonte des membres J (partie supérieure), K, et L de Shungura qui a été précisée à 1,61 Ma-1,55 Ma est confirmée dans le futur, cela pourrait permettre de fixer des dates minimales pour les spécimens de suinés des sites d'Afrique septentrionale. La méconnaissance du matériel de Konso empêche cependant de considérer ces estimations comme étant probables. Il reste la possibilité que le matériel d'Ain Hanech représente aussi une lignée relique de formes plus anciennes.

Ainsi, les corrélations biostratigraphiques utilisant les fossiles de *Kolpochoerus* ont été précisées particulièrement pour la lignée *K. limnetes* / *paiceae* dans le bassin du Turkana. L'application des mêmes méthodes morphométriques à l'ensemble du matériel de *K. limnetes* / *paiceae* et *K. majus* permettra certainement de préciser encore leur utilisation en biochronologie en Afrique orientale et dans les autres régions d'Afrique.

Troisième partie

**PALÉOÉCOLOGIE
ET
PALÉOBIOGÉOGRAPHIE
DU GENRE
*KOLPOCHOERUS***

Troisième partie, première sous-partie

Paléoécologie de *Kolpochoerus*

Dans cette partie, j'utilise deux méthodes pour reconstituer la paléoécologie du genre *Kolpochoerus*.

L'analyse morpho-fonctionnelle vise à relier certaines morphologies observées sur les fossiles à des régimes alimentaires et des comportements. Dans le cas des suinés, le fait d'avoir accès à un référentiel actuel constitué d'espèces de morphologies et d'écologies variées facilite cette approche.

La biogéochimie des isotopes stables du carbone et de l'oxygène permet d'évaluer le régime alimentaire et l'habitat des suinés fossiles de manière indépendante et complémentaire de l'analyse morpho-fonctionnelle. Je présente ici des analyses inédites que je compare à la littérature.

I. Morphologie fonctionnelle et paléoécologie du genre *Kolpochoerus*

Peu d'études se sont intéressées à la paléoécologie du genre *Kolpochoerus* (voir introduction). Le régime alimentaire est généralement interprété d'après la morphologie des troisièmes molaires (Cooke & Wilkinson, 1978 ; Harris & White, 1979 ; Kullmer, 1999 ; Cooke, 2007). Certaines études ont tout de même exploré l'importance de la morphologie crânio-mandibulaire (Herring, 1971, 1972 ; Cuddahee, 2008).

1. Morphologie crânio-mandibulaire

a) Morphologie de la mandibule

Cuddahee (2008) a déterminé que la morphologie de la symphyse et de la branche montante de la mandibule permettait de distinguer respectivement les omnivores des non-omnivores et les paiseurs des non-paiseurs au sein des suinés actuels. Les paiseurs (limités au genre *Phacochoerus* chez les suinés actuels) sont caractérisés par une branche montante de la mandibule allongée et inclinée caudalement. Les omnivores sont caractérisés par une

symphyse mandibulaire étroite. Mendoza et al. (2002) associent le régime alimentaire paisseur avec une arcade incisive aplatie.

La morphologie de la branche montante varie peu chez les suinés du genre *Kolpochoerus*, et elle est similaire à celle observée chez les genres actuels *Potamochoerus* et *Hylochoerus*, alors qu'ils présentent des régimes alimentaires bien distincts. La morphologie très particulière de *Phacochoerus* utilisée par Cuddahee (2008) pour caractériser les paisseurs n'est observée que chez l'espèce fossile *Metridiochoerus compactus*, elle-aussi interprétée comme ayant un régime alimentaire de paisseur (Harris & White, 1979).

Les suinés présentent deux types de symphyses mandibulaires : les genres *Sus* et *Potamochoerus* ont une symphyse étroite, alors que les genres *Phacochoerus* et *Hylochoerus* ont une symphyse mandibulaire large (Cooke & Wilkinson, 1978 ; Cuddahee, 2008).

Au sein des suinés actuels, *Phacochoerus* et *Hylochoerus* sont les seuls genres qui ne sont pas omnivores (ils n'intègrent pas une part significative de matière animale dans leur alimentation), et ils présentent à la fois une symphyse large et une arcade incisive aplatie. Cette combinaison de caractères est apparue à maintes reprises chez les suidés. Elle est notamment observée chez les espèces pléistocènes du genre *Metridiochoerus* (*M. andrewsi*, *M. modestus*, *M. hopwoodi* et *M. compactus* : Harris & White, 1979 ; Cooke, 2005), des espèces de tétraconodontinés (e.g., *Notochoerus clarki* et *No. scotti* : Harris & White, 1979 ; White & Suwa, 2004) et les espèces *Kolpochoerus limnetes* (seulement les mâles), *K. paiceae* et *K. majus* (Cooke & Wilkinson, 1978 ; Harris & White, 1979).

Les spécimens de *Kolpochoerus afarensis* et les femelles de *K. limnetes* présentent une symphyse mandibulaire étroite, et une arcade incisive inférieure pointue comme le genre actuel *Potamochoerus* (Cooke, 1978a). Seule la nouvelle espèce de Matabaietu présente la combinaison d'une symphyse mandibulaire étroite et une arcade incisive inférieure aplatie.

L'observation de la répartition de ces caractères chez les suinés indiquent qu'ils sont observés à la fois chez des espèces à denture de paisseur (e.g., *Kolpochoerus paiceae*, *Metridiochoerus compactus*), et d'autres espèces à denture potentiellement plus omnivore (*K. majus*), ce qui pourrait contredire les résultats de Cuddahee (2008).

Toutes les espèces à symphyse large partagent le fait de présenter des canines inférieures (et également supérieures) très développées. Chez les suinés actuels, ces canines ne sont pas utilisées pendant l'alimentation mais plutôt pendant les affrontements entre mâles ou pour se défendre contre les prédateurs (Kingdon, 1979). L'élargissement de la symphyse mandibulaire observée dans différents groupes de suinés pourrait donc être lié aux contraintes biomécaniques résultant de la possession de canines développées. Chez les hippopotamidés, le

développement important des canines inférieures est un facteur déterminant la morphologie de la symphyse mandibulaire (Boisserie, 2002).

De même, le prémaxillaire élargi des espèces pléistocènes de *Kolpochoerus* est vraisemblablement une conséquence biomécanique du développement des canines supérieures. Ce caractère se retrouve chez d'autres suinés à canines élargies comme les espèces de *Phacochoerus*.

b) Morphologie crânio-mandibulaire et interactions entre mâles

Les suinés actuels à symphyse étroite et canines faiblement développées se battent en se donnant des coups latéraux de canines inférieures tout en se poussant épaule contre épaule (Kingdon, 1979).

Le genre actuel *Phacochoerus* présente des canines inférieures et supérieures développées. Les mâles se battent de face en se poussant canines supérieures contre canines supérieures : l'objectif est de déséquilibrer son adversaire et de tenter de lui donner des coups latéraux à l'aide des canines inférieures (Kingdon, 1979). Il est donc probable que le développement des canines de *Phacochoerus*, et donc indirectement l'élargissement de la symphyse et du prémaxillaire, soient liés au style de combat utilisé.

Le fait que les mâles et les femelles de l'espèce *Kolpochoerus limnetes* présentent des morphologies différentes de symphyses mandibulaires est également congruent avec le fait que ce caractère n'est pas lié au régime alimentaire. Les individus des deux sexes présentent des dents jugales similaires et devaient consommer les mêmes aliments.

Le style de combat frontal du genre *Phacochoerus* devait être répandu au sein des espèces fossiles de *Kolpochoerus* et *Metridiochoerus* qui présentent des canines développées : par exemple, *K. limnetes* (mâles) et *K. paiceae*. Le style d'affrontement latéral de *Potamochoerus* et *Sus* devait être présent chez l'espèce *K. afarensis*. Le développement des canines de *K. sp. nov. Matabaietu* étant intermédiaire entre celui de *K. afarensis* et celui des espèces *K. limnetes* et *K. paiceae*, cette espèce utilisait peut-être un style de combat intermédiaire.

Le style d'affrontement observé chez *Hylochoerus* consiste en des combats de coups de tête frontaux, sans interaction des canines (Kingdon, 1979). Les canines des mâles hylochères sont d'ailleurs faiblement recourbées dorsalement et fortement recourbées caudalement : cette orientation ne leur permet pas d'utiliser les canines supérieures pour se pousser comme les phachochères. Les caractères crâniens tels que l'élargissement et l'aplatissement du toit crânien

sont probablement liés à ce comportement de combat frontal par coups de tête. Une telle morphologie crânienne est inconnue chez les espèces fossiles du genre *Kolpochoerus*.

Notons cependant que la morphologie de la boîte crânienne est inconnue chez les mâles de *K. majus*. L'orientation des canines supérieures chez le seul spécimen mâle connu de *K. majus* (BOU-VP-25/107) est similaire à celle observée chez *Hylochoerus*, ce qui pourrait indiquer que les mâles de *K. majus* utilisaient également le style de combat frontal par coups de tête.

c) Développement des muscles du rhinarium et comportement de fouissage

Bien que l'os rostral soutenant le disque nasal du rhinarium soit une des caractéristiques les plus frappantes des suinés, ce dernier n'est presque jamais fossilisé. Le comportement de fouissage caractéristique des suinés est lié à la présence du groin et au développement des muscles associés. Il est possible d'estimer le développement des muscles du rhinarium en observant les zones d'insertions musculaires sur le crâne (Herring, 1972).

Herring (1972) a observé que les muscles du rhinarium sont très fortement développés chez les genres *Sus* et *Potamochoerus*, alors qu'ils sont plus réduits chez les genres *Phacochoerus*, et surtout *Hylochoerus*. La zone d'insertion du muscle *levator rostri* est située dorsalement à la crête faciale, rostralement à l'orbite (Herring, 1972). Elle est très développée chez les genres *Potamochoerus* et *Sus*, et le rostre présente une section carrée. Les observations anatomiques correspondent donc globalement au comportement de fouissage qui est beaucoup plus fréquent chez les genres *Sus* et *Potamochoerus* que chez les genres *Hylochoerus* et *Phacochoerus* (Meijaard et al., 2011). Ainsi, les insertions des muscles du rhinarium sur le crâne doivent pouvoir nous renseigner sur le comportement alimentaire des espèces fossiles (e.g., Orliac, 2007 chez les listriodontinés).

Notons que le fouissage est pratiqué de manière assez différente par les genres *Potamochoerus* et *Phacochoerus*. Les potamochères utilisent leur rhinarium comme un outil de grande précision très mobile leur permettant de rechercher leur nourriture dans des sols meubles (Skinner et al., 1976). Pendant la recherche de nourriture (que ce soit avant ou pendant le fouissage), les mouvements dorsaux-ventraux du rhinarium sont rapides et ininterrompus. Se nourrissant d'aliments sous-terrains variés (racines, invertébrés, graines...), le sens de l'odorat est vraisemblablement primordial pendant le fouissage. Cela est d'autant plus vrai que les potamochères se nourrissent dans des environnements humides où la transmission des odeurs est optimale.

Au contraire, les phacochères ont un groin beaucoup moins mobile (l'os rostral est d'ailleurs fusionné avec les os nasaux et prémaxillaires chez les individus âgés) et le comportement de fouissage a lieu dans les sols plus secs (Vercammen et al., 1993). Le rhinarium étant plus rigide et moins mobile relativement à *Potamochoerus*, le fouissage s'effectue par des mouvements de tête importants d'avant en arrière. Les aliments sous-terrains recherchés sont moins variés (essentiellement des racines de graminées monocotylédones) et ne nécessitent pas autant d'acuité olfactive.

Au sein du genre *Kolpochoerus*, les espèces *K. afarensis*, *K. sp. nov.* Matabaietu, et les spécimens anciens de *K. limnetes* (par exemple, le crâne L 193-109 du membre C de la formation de Shungura) présentent des insertions des muscles du rhinarium bien développées. Leur rostre est de section carrée et l'os nasal surplombe les bords latéraux du rostre (Cooke, 1978a). Ces espèces pratiquaient donc probablement le fouissage dans des terrains meubles de manière fréquente.

Les spécimens plus récents de *Kolpochoerus limnetes*, et ceux des espèces *K. majus* et *K. paiceae* sont caractérisés par une section de rostre plus arrondie, et des zones d'insertions des muscles du rhinarium moins marquées. Cela indiquerait une réduction du comportement de fouissage et une dépendance moins importante aux ressources sous-terraines de milieux fermés ou humides.

Au sein du genre *Metridiochoerus*, seule l'espèce *M. shawi* d'Afrique du Sud présente une morphologie primitive avec des insertions marquées des muscles du rhinarium (Bender, 1992). Les espèces plus récentes présentent toutes des insertions plus réduites et des sections de rostre plus arrondies (Harris & White, 1979). Cela suggère une réduction du comportement de fouissage chez les espèces pleistocènes de ce genre.

L'espèce "*Kolpochoerus*" *phacochoeroides* est décrite par Geraads (2004) comme présentant une insertion du muscle *levator rostri* plus développée que chez *Hylochoerus*, mais moins développée que chez *Potamochoerus*. L'espèce "*K.*" *falconeri* des Siwaliks présente des insertions musculaires fortement développées (Lydekker, 1884). Chez ces deux espèces problématiques, le comportement de fouissage était sans doute moins réduit que chez les espèces pléistocènes de *Metridiochoerus* en Afrique orientale.

Parmi toutes les espèces fossiles aux insertions musculaires du rhinarium réduites, il est cependant probable qu'elles ont conservé une capacité de fouissage semblable à celle observée chez les phacochères actuels (effectuée avec la tête entière comme un levier, en s'aidant des sabots). La mobilité réduite du groin doit cependant correspondre à une alimentation moins omnivore.

2. Morphologie dentaire et régime alimentaire de *Kolpochoerus*

a) Développement des incisives

Les incisives sont très développées chez les genres omnivores *Potamochoerus* et *Sus*. Les espèces non-omnivores *Phacochoerus africanus* et *Hylochoerus meinertzhageni* présentent des incisives réduites : elles ne présentent qu'une paire d'incisives supérieures et des incisives inférieures plus courtes avec I_2 positionnée obliquement à I_1 . Cette réduction est encore plus poussée chez l'espèce *Ph. aethiopicus* : les incisives supérieures sont absentes et les incisives inférieures sont non-fonctionnelles.

Chez les suinés omnivores, les incisives fortement développées sont vraisemblablement utilisées pendant l'alimentation comme des outils multi-fonctions permettant la manipulation d'une grande variété d'aliments. Chez les suinés dont le régime alimentaire est dominé par les aliments d'origine végétale, les incisives jouent un rôle moins important dans la manipulation de la nourriture et ce rôle est partiellement (voire totalement chez *Phacochoerus aethiopicus*) occupé par les lèvres et/ou la langue.

Au sein des suinés fossiles, des incisives non réduites sont connues chez l'espèce fossile *Kolpochoerus afarensis*. Les espèces pléistocènes du genre *Kolpochoerus* présentent toutes des incisives plus réduites. Leurs incisives inférieures sont semblables à celles des genres *Hylochoerus* et *Phacochoerus*, mais leurs incisives supérieures sont plus développées. Même chez *K. paiceae* et certains spécimens de *K. majus* chez lesquels I^2 et I^3 sont réduites ou absentes, I^1 est toujours nettement plus développée que chez ces deux genres actuels.

Les incisives inférieures fortement développées ne sont donc connues que chez les genres actuels *Sus* et *Potamochoerus*, et l'espèce fossile *Kolpochoerus afarensis*. La combinaison incisives inférieures développées / muscles du rhinarium développés pourrait donc suggérer que les incisives inférieures sont particulièrement utiles pour les omnivores quand ils fouissent le sol à la recherche d'aliments. La réduction des incisives inférieures et des muscles du rhinarium chez les espèces pléistocènes de *Kolpochoerus* et le genre *Phacochoerus* indiqueraient une importance moins grande du comportement de fouissage.

b) Développement des prémolaires

Au sein des suinés actuels, seules certaines espèces du genre *Sus* conservent une denture avec un jeu complet de prémolaires (quatre paires inférieures et supérieures). Chez *Potamochoerus*, P₁ est absente et P¹ est variablement présente. Chez *Phacochoerus* et *Hylochoerus*, les prémolaires mésiales sont réduites, et seules les P³, P⁴, et P₄ sont présentes et fonctionnelles. Mendoza et al. (2002) ont déterminé que des prémolaires réduites sont caractéristiques des non-omnivores au sein des ongulés actuels.

Au sein du genre *Kolpochoerus*, bien que les prémolaires deviennent légèrement réduites chez certaines espèces, les prémolaires restantes sont toujours bien développées. Chez *K. limnetes*, P¹ devient très réduite et généralement absente, mais P² est normalement développée. Chez *K. paiceae*, P² est très réduite, voire absente, mais P³ et P⁴ sont bien développées. Chez les espèces *K. deheinzellini*, *K. afarensis*, *K. sp. nov. Matabaietu* et *K. majus*, P¹ est généralement présente. Les spécimens de *K. majus* du Pléistocène moyen présentent des P², P³ relativement élargies par rapport aux autres espèces du genre.

Au sein du genre *Metridiochoerus*, une série pré-molaire complète est connue chez *M. shawi* (Bender, 1992 ; Cooke, 2005). Les spécimens anciens de *M. andrewsi* présentent également des séries prémolaires très peu réduites (Cooke, 2005), mais chez toutes les espèces plus récentes, les prémolaires sont fortement réduites (Harris & White, 1979).

La réduction des prémolaires au sein de plusieurs lignées de suinés africains est vraisemblablement liée à un régime de plus en plus herbivore. Chez les espèces de suinés omnivores, les prémolaires rostrales ont certainement un rôle important dans la fragmentation des aliments, avant leur mastication par les molaires. Chez les suinés herbivores, ce rôle de fragmentation n'est pas nécessaire, et les molaires fournissent l'essentiel du travail de réduction des aliments.

Cela suggère un régime alimentaire de type omnivore pour les espèces *Kolpochoerus afarensis*, *K. limnetes* (seulement les spécimens les plus anciens), *K. sp. nov. Matabaietu* et *K. majus*. L'élargissement des prémolaires de *K. majus* pourrait indiquer une consommation plus importante d'éléments durs (de type graines ou os).

c) Allongement des troisièmes molaires

De part son utilité en biostratigraphie, l'allongement progressif des troisièmes molaires des suidés fossiles a généré d'amples discussions dans la littérature (Cooke, 1978b ; Cooke & Wilkinson, 1978 ; Harris & White, 1979 ; Kullmer, 1999 ; Cooke, 2007 ; Haile-Selassie & Simpson, 2012).

Les auteurs ont généralement relié cette augmentation de longueur à une quantité plus importante d'herbes dans le régime alimentaire des suinés (Cooke, 1978b, 1985 ; Harris & White, 1979 ; Cooke, 1985 ; Kullmer, 1999). L'addition de cuspides supplémentaires dans la partie distale des troisièmes molaires aurait pour conséquence d'augmenter la surface de mastication, et donc d'augmenter la durée de vie des dents soumises à des aliments abrasifs tels que les graminées (Kullmer, 1999).

Une question se pose : pourquoi les suinés ont-ils tendance à allonger de manière exagérée leurs troisièmes molaires pour s'adapter à un régime alimentaire de paisseur alors que la plupart des autres ongulés paiseurs (bovidés, équidés) développent des troisièmes molaires hypsodontes comparativement courtes ?

Lucas (2004 : p. 169-170) attire l'attention sur la nécessité de ne pas seulement considérer les caractéristiques physiques des aliments consommés, mais également d'autres paramètres tels que le volume des bouchées consommées. À volume total de nourriture égal, un animal consommant des petites bouchées doit mâcher plus de fois qu'un animal consommant des grosses bouchées. Lucas (2004) considère donc que plus un mammifère consomme des aliments par petites bouchées, plus il sera avantagé par un nombre important de sites de réduction de la nourriture, et donc une surface des dents jugales plus importante.

Cette situation semble correspondre à celle des suinés. Les suinés herbivores ont tendance à consommer préférentiellement des végétaux très tendres. Par exemple, les phacochères se spécialisent sur les herbes courtes, qui sont souvent consommées par d'autres animaux avant eux (Treydte et al., 2006 ; Meijaard et al., 2011). Ainsi, les bouchées ingérées sont vraisemblablement peu volumineuses (bien qu'il n'existe pas de données à ce sujet), et la possession de troisièmes molaires allongées devient un avantage sélectif. Le fait que les suinés aient besoin de végétaux tendres est peut-être à mettre en relation avec leur système digestif non spécialisé et incapable de traiter des végétaux plus coriaces (Clauss et al., 2008).

Lucas (2004 : p. 170) évoque un autre facteur important : la taille des particules alimentaires. Plus les aliments consommés sont petits, plus le nombre de mouvements de mastication nécessaires à leur réduction est élevé. Les aliments de petite taille difficiles à

digérer nécessitent d'être réduits au moins une fois avant digestion. Lucas (2004) suggère donc que les mammifères consommant des aliments de petite taille qui nécessitent d'être fracturés avant digestion ont avantage à développer la surface de leurs dents jugales. Encore une fois, du fait de leur système digestif non spécialisé, ce cas s'applique potentiellement aux suinés paiseurs. Ils consomment des herbes (particules de petite taille) qui sont difficiles à digérer et donc nécessitent d'être mécaniquement réduites avant la digestion pour éviter qu'elles ne passent dans le système digestif sans être digérées.

Ces suggestions pourraient expliquer les adaptations convergentes à un régime alimentaire de paisseur (allongement progressif des troisièmes molaires) au sein de différentes lignées de suidés (tétraconodontinés, *Metridiochoerus-Phacochoerus* et *Kolpochoerus*). Une alimentation similaire combinée à des limitations similaires du système digestif auraient entraîné la même réponse évolutive.

L'allongement des troisièmes molaires commence dès 2,7 Ma dans la lignée *Kolpochoerus limnetes / paiceae*. Il est relativement progressif tout au long de la durée de vie de cette lignée. Entre 2,7 Ma et 0,8 Ma, la longueur des troisièmes molaires inférieures à pratiquement doublé. Ces changements spectaculaires sont généralement interprétés comme une spécialisation très forte de cette lignée vers un régime alimentaire de paisseur (Cooke & Wilkinson, 1978 ; Harris & White, 1979 ; Kullmer, 1999). Les éléments mentionnés ci-dessus étayent également cette hypothèse et précisent la valeur adaptative de l'allongement des troisièmes molaires pour la consommation de particules alimentaires de petite taille ingérées par petites bouchées (dans ce cas, des herbes).

Au sein de l'espèce *Kolpochoerus majus*, l'allongement des troisièmes molaires est beaucoup plus faible. Les spécimens du Pléistocène moyen sont toutefois un plus longs que ceux du Pléistocène ancien de Konso (Suwa et al., 2003 ; Geraads et al., 2004a ; Gilbert, 2008).

Au sein de l'espèce *Metridiochoerus andrewi*, l'allongement des troisièmes molaires est progressif au cours du Plio-Pléistocène (Harris & White, 1979 ; Cooke, 2007). Les autres espèces plus récentes du genre (*M. compactus*, *M. hopwoodi* et *M. modestus*) apparaissent avec des troisièmes molaires déjà allongées, mais elles ne changent pas (ou peu) pendant la durée de vie de ces taxons (Cooke, 2007). L'allongement des troisièmes molaires est également bien documenté au sein du clade de tétraconodontinés *Nyanzachoerus-Notochoerus* (Fessaha, 1999 ; Kullmer, 1999 ; White & Suwa, 2004).

d) Complexification du schéma d'usure des molaires

La complexité du schéma d'usure des cuspidés des molaires a également été mise en relation avec le régime alimentaire chez les suidés (e.g., Kullmer, 1999). Tous les suidés actuels présentent un schéma d'usure des molaires relativement similaire, avec des bords latéraux des cuspidés arrondis. Les phacochères présentent des cuspidés en colonnes avec un schéma d'usure ovale allongé. Chez *Hylochoerus*, les cuspidés sont comprimés mésio-distalement, et le schéma d'usure est simple.

Plusieurs groupes de suidés ont développé des schémas d'usure beaucoup plus complexes, avec de nombreuses crêtes d'émail, et des bords latéraux de cuspidés plus rectilignes. Cela est notamment le cas des espèces du genre *Metridiochoerus*, de l'espèce *Kolpochoerus paiceae*, et des espèces problématiques "*K.*" *phacochoeroides* et "*K.*" *falconeri*. Au sein d'autres sous-familles, cette tendance est également observée chez le genre *Notochoerus* en Afrique (Harris & White, 1979) et la tribu des Hippohyini en Eurasie (Chavasseau, 2008).

Comme l'allongement des troisièmes molaires, la complexification du schéma d'usure tend à augmenter la surface d'émail utilisée pendant la mastication. Ces caractères pourraient donc répondre aux mêmes pressions sélectives.

Le genre *Hylochoerus* est un cas particulier. Les troisièmes molaires sont allongées, mais l'écart important entre les cuspidés fait que le nombre de cuspidés est faible relativement à la longueur. De plus, le schéma d'usure des cuspidés des molaires est simple. Cet arrangement correspond plutôt au développement de crêtes lophodontes formées par les cuspidés principales comprimés mésio-distalement. Les morphologies lophodontes sont généralement reliées à un régime folivore alors que le régime alimentaire d'*Hylochoerus* est très varié et comporte une proportion importante d'herbes (d'Huart, 1978 ; Viehl, 2003). Il existe cependant d'autres ongulés lophodontes pisseurs, comme le rhinocéros blanc *Ceratotherium simum* (Kingdon, 1979).

Une morphologie dentaire assez similaire à celle d'*Hylochoerus* est observée chez le primate *Theropithecus gelada*, qui est pourtant considéré comme le seul primate pisseur. Des populations de *T. gelada* vivant sur le plateau de Guassa en Éthiopie, un des seuls endroits où leur habitat n'est pas fortement modifié par l'action anthropique, semblent toutefois avoir des régimes alimentaires plus variés, incorporant une plus grande variété de plantes et d'insectes

(Fashing & N'guyen, 2009). Dans le cas de *Theropithecus* et *Hylochoerus*, la dentition bunolophodonte pourrait correspondre à un régime alimentaire de mangeur mixte.

Les espèces *Kolpochoerus* sp. nov. Matabaietu et *K. majus* présentent des schémas d'usure des cuspides similaires à celui du genre actuel *Hylochoerus*. D'après leur morphologie, crânio-mandibulaire et dentaire, ces espèces étaient vraisemblablement des omnivores. Le comportement de fouissage était plus réduit chez *K. majus*. La signification fonctionnelle de ce schéma d'usure des cuspides compressé mésio-distalement est inconnue. Il pourrait correspondre à un régime alimentaire plus riche en plantes par rapport à l'espèce ancestrale *K. afarensis*. Alternativement, il pourrait avoir été exapté par *Hylochoerus* pour développer une morphologie plus lophodonte (paires de cuspides plus écartées, vallées profondes et remplies de ciment) et utiliser une mastication latérale adaptée à son régime alimentaire consistant de plantes très variées.

e) Hypsodontie des troisièmes molaires

L'hypsodontie est la troisième tendance importante au sein des suinés africains fossiles. Au sein des suinés actuels, seuls le genre *Phacochoerus* est fortement hypsodonte. Le genre *Hylochoerus* est modérément hypsodonte. Chez ces deux genres actuels et chez les formes fossiles, l'hypsodontie s'accompagne du développement important de ciment, et d'une rugosité de l'émail (Harris & White, 1979 ; Kullmer, 1999).

Au sein de *Kolpochoerus*, l'hypsodontie apparait deux fois. Dans la lignée *K. limnetes / paiceae*, la hauteur des troisièmes molaires augmente légèrement entre 2,7 Ma et 2 Ma. À partir de 2 Ma, le collet des troisièmes molaires est incliné dans sa partie distale qui est plus haute que la partie mésiale de la dent. Aux environs de 1,6 Ma-1,5 Ma, la transition entre les deux chrono-espèces *K. limnetes* et *K. paiceae* correspond à un saut d'hypsodontie : la hauteur de la couronne augmente fortement et le collet est fortement incliné dans sa partie distale (Sahnouni & Made, 2009).

Au sein de l'espèce *Kolpochoerus majus*, l'augmentation d'hypsodontie est plus progressive : les spécimens les plus anciens de Konso sont clairement brachyodontes, alors que les spécimens du Pléistocène moyen sont plus hypsodontes. L'hypsodontie reste cependant limitée par rapport à celle observée chez *K. paiceae*.

Au sein du genre *Metridiochoerus*, la situation est très différente puisque l'hypsodontie augmente dès le début de la radiation de ce genre. À l'exception des plus anciens spécimens de la formation d'Usno (White et al., 2006a), tous les spécimens de *Metridiochoerus andrewsi*

sont plus hypsodontes que les spécimens de *Kolpochoerus* de même âge (Harris & White, 1979 ; Kullmer, 1999 ; Cooke, 2007). Les espèces plus récentes (*M. compactus*, *M. hopwoodi*, et *M. modestus*) sont beaucoup plus hypsodontes.

Au sein de la sous-famille des tétraconodontinés, les espèces *Notochoerus euilus*, *No. capensis*, *No. scotti*, et *No. clarki* sont très hypsodontes (Harris & White, 1979 ; White & Suwa, 2004 ; Cooke, 2007).

Pendant très longtemps, l'hypsodontie a été mise en relation avec la consommation de graminées riches en phytolithes abrasifs. Les études plus récentes considèrent cependant que les particules minérales recouvrant les végétaux en milieux ouverts sont le facteur le plus déterminant dans l'évolution de l'hypsodontie (voir révision de Damuth & Janis, 2011). D'après cette hypothèse, l'augmentation de l'hypsodontie de manière convergente dans différentes lignées de suidés pourrait correspondre à leur adaptation à des milieux plus ouverts où la quantité de particules minérales sur les végétaux consommés est plus élevée.

f) Schéma de changement morphologiques des troisièmes molaires

Les différentes lignées de suidés africains présentent des tendances évolutives similaires au niveau de leurs troisièmes molaires, mais les schémas de changements des caractères sont très différents.

Au sein de la lignée *Kolpochoerus limnetes / paiceae*, le premier changement important correspond à l'allongement des troisièmes molaires à partir de 2,7 Ma, combiné à une légère augmentation de hauteur. Aux environs de 2 Ma, l'hypsodontie augmente un peu plus nettement (avec l'inclinaison du collet dans la partie distale) et le schéma d'usure des molaires devient plus complexe (avec un bord latéral rectiligne et des sillons verticaux sur les murs latéraux des cuspidés). Aux environs de 1,6 Ma-1,5 Ma, l'hypsodontie augmente fortement.

Au sein du genre *Metridiochoerus*, les troisièmes molaires des espèces *M. andrewsi* et *M. shawi* sont déjà modérément hypsodontes et présentent déjà un schéma d'usure complexe (à bord latéral rectiligne, avec des sillons verticaux), mais elles ne sont pas allongées. Ensuite, l'augmentation de longueur et de hauteur s'effectue de manière progressive. Les troisièmes molaires des différentes espèces *M. compactus*, *M. hopwoodi*, et *M. modestus* sont plus hautes que longues (Harris & White, 1979).

Au sein du clade *Nyanzachoerus-Notochoerus*, le schéma d'évolution des caractères est globalement similaire à celui observé dans la lignée *Kolpochoerus limnetes / paiceae*. L'allongement des troisièmes molaires est le changement intervenant en premier, puis la

complexification du schéma d'usure et l'augmentation de l'hypsodontie interviennent plus tard (Harris & White, 1979).

Les changements d'hypsodontie au sein du genre *Kolpochoerus* sont associés à des augmentations importantes de taille corporelle (entre *K. limnetes* et *K. paiceae*, et entre *K. sp. nov.* Matabaietu et *K. majus*). L'augmentation d'hypsodontie pourrait être une conséquence de l'augmentation de taille : les besoins en nourriture devenant plus importants (de manière absolue) et des contraintes morpho-fonctionnelles limitant l'allongement mésio-distal des troisièmes molaires, l'hypsodontie a été la solution sélectionnée pour continuer à augmenter la durabilité des troisièmes molaires et leur efficacité.

Ainsi, pendant l'histoire évolutive des suidés, plusieurs lignées se sont adaptées de manière convergente à un régime alimentaire de pousseur. Les morphologies obtenues sont parfois si similaires que même des systématiciens chevronnés peuvent confondre des espèces appartenant à différents genres. Cela suggère que ces changements morphologiques (allongement des troisièmes molaires, aplatissement du bord latéral des cuspides principales avec apparition de sillons verticaux, et développement de l'hypsodontie et du cément) sont potentiellement des parallélismes, c'est-à-dire des convergences qui résultent des mêmes modifications génétiques (Gould, 2002).

3. Synthèse sur la morphologie fonctionnelle du genre *Kolpochoerus*

D'après les différents points discutés ci-dessus, il est possible d'estimer la paléoécologie des différentes espèces du genre *Kolpochoerus*.

1) D'après leur morphologie dentaire, les espèces *Kolpochoerus deheinzellini*, *K. millensis*, *K. cookei*, et *K. afarensis* étaient vraisemblablement des omnivores. Le comportement de fouissage était développé au moins chez *K. afarensis*.

2) Les spécimens anciens de *Kolpochoerus limnetes* étaient probablement majoritairement omnivores et fousseurs, mais ils avaient une tendance à incorporer plus de graminées dans leur régime alimentaire. Chez les spécimens plus récents, la proportion d'herbes consommée est plus importante et le comportement de fouissage est réduit. L'hypsodontie peu importante pourrait suggérer des milieux intermédiaires, moins ouverts que ceux habités par la chrono-espèce plus hypsodonte *K. paiceae*.

3) *Kolpochoerus paiceae* était un pousseur très spécialisé de milieu ouvert.

4) D'après sa morphologie crânio-mandibulaire et dentaire, *Kolpochoerus sp. nov.* Matabaietu était sans doute un omnivore fousseur.

5) La paléoécologie de *Kolpochoerus majus* demeure énigmatique. Il était soit un omnivore au comportement fouisseur plus réduit, et consommant peut-être une plus grande diversité de plantes que son ancêtre, soit un pisseur.

II. Biogéochimie des isotopes stables (carbone et oxygène)

1. Introduction

La biogéochimie des isotopes stables utilise les abondances relatives des différents isotopes d'un élément conservées dans des tissus animaux pour reconstruire son écologie (régime alimentaire, habitat, comportement...). En raison de leur masse différente, les isotopes légers et lourds d'un élément ont des propriétés physico-chimiques différentes, ce qui fait qu'ils se comportent différemment selon les réactions chimiques. Ce comportement différent induit un phénomène appelé fractionnement isotopique : pendant un changement de phase, un des isotopes réagit moins que l'autre, ce qui entraîne des rapports isotopiques différents dans le produit de la réaction. Ces phénomènes de fractionnement sont utilisés pour pister différents éléments dans leurs cycles géochimiques et biogéochimiques. Depuis les années 80, les isotopes du carbone et de l'oxygène sont particulièrement utilisés en paléoécologie (voir par exemple, Ericson et al., 1981 pour une des études pionnières dans la formation de Shungura).

L'émail dentaire, de par sa forte minéralisation et sa faible porosité, est plus résistant aux échanges chimiques pendant la diagenèse (Wang & Cerling, 1994), et il constitue donc la cible privilégiée des analyses isotopiques appliquées au registre fossile. Une fois totalement minéralisé, l'émail n'est pas remodelé pendant la vie d'un individu. Les variations environnementales (au sens large, incluant les variations de régime alimentaire) sont ainsi enregistrées dans l'émail pendant la durée de sa formation. La minéralisation de l'émail est un processus complexe et discontinu se déroulant en plusieurs phases et invoquant plusieurs fronts de minéralisation successifs qui s'effectuent dans différentes directions (Suga, 1982). Ainsi, quelque soit la taille du prélèvement d'émail, la composition isotopique obtenue représente une moyenne sur une période de temps importante (Balasse, 2002).

Les analyses des isotopes stables du carbone et de l'oxygène se font sur la fraction carbonatée ou sur la fraction phosphatée de la bioapatite constituant l'émail. Dans cette étude, la fraction carbonatée a été utilisée. La fraction phosphatée ne renseigne que sur les isotopes

stables de l'oxygène. La fraction carbonatée a donc l'avantage de donner les valeurs isotopiques du carbone et de l'oxygène en une seule analyse.

Les proportions d'isotopes lourds par rapport aux isotopes légers (exprimées par les valeurs standardisées de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ en ‰) dans les tissus animaux étant corrélées à des paramètres environnementaux, les isotopes stables du carbone et de l'oxygène constituent des données particulièrement intéressantes pour la reconstruction des paléorégimes alimentaires et des paléoenvironnements (Ambrose & Norr, 1993 ; Krueger & Sullivan, 1984 ; Longinelli, 1984 ; Luz et al., 1984 ; Tieszen & Fragre, 1993 ; Cerling et al., 2010).

Les $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ sont indiqués comme des différences par rapport au standard V-PDB (« Vienna Pee Dee Bee Belemnite ») et sont calculés comme ceci :

$$\delta^{\text{H}}\text{X} = [(\text{R}_{\text{SAMPLE}} / \text{R}_{\text{STANDARD}} - 1)] * 1000$$

avec X = élément considéré ; H = masse de l'isotope lourd (18 pour l'oxygène, 13 pour le carbone) ; R= ratio de l'isotope lourd sur l'isotope léger.

2. Matériel

Soixante échantillons de poudre d'émail de *Kolpochoerus* provenant de la formation de Shungura (basse vallée de l'Omo, sud-ouest de l'Éthiopie) ont été analysés. Les espèces *K. afarensis* (n=3), *K. limnetes* (n=49), et *K. paiceae* (n=8) sont représentées.

Les spécimens sélectionnés échantillonnent presque toute la durée de la formation de Shungura, entre les unités B-10 (2,95 Ma) et L-9 (1,07 Ma) (Heinzelin, 1983). Il s'agit de la troisième étude de biogéochimie des isotopes stables menée sur les fossiles de la formation de Shungura. Les deux premières sont celles de Ericson et al. (1981) et Souron et al. (2012). La première était limitée à deux spécimens (un équidé et un giraffidé) et constituait uniquement un test de la méthodologie. Dans la deuxième, des analyses sériées (nombreux échantillons prélevés le long de l'axe de croissance de la dent) ont été effectuées sur deux canines d'hippopotamidés pour évaluer les variations saisonnières.

Cette étude est la première à examiner un nombre important de spécimens de *Kolpochoerus*, avec une précision stratigraphique importante : la majorité des spécimens sont placés dans la stratigraphie au niveau de l'unité. Le placement stratigraphique le moins précis, celui des spécimens du membre C, correspond à deux unités stratigraphiques. Les membres D, H, et J n'ont pas été échantillonnés car ils n'ont livré que peu de spécimens de *Kolpochoerus*.

Les niveaux stratigraphiques inclus dans cette étude sont les suivants :

- B-10	(n=2)	<i>Kolpochoerus afarensis</i> ;
- B-12	(n=1)	<i>K. afarensis</i> ;
- C-4/C-5	(n=6)	<i>K. limnetes</i> ;
- C-8/C-9	(n=7)	<i>K. limnetes</i> ;
- E-1	(n=10)	<i>K. limnetes</i> ;
- F-0	(n=10)	<i>K. limnetes</i> ;
- G-8	(n=16)	<i>K. limnetes</i> ;
- L-9	(n=8)	<i>K. paiceae</i> .

Le nombre important de spécimens par unité stratigraphique a permis d'évaluer la variabilité au sein des unités et des localités (six localités présentent au moins cinq spécimens). En raison du faible nombre de spécimens analysés dans les études précédentes, ce problème n'est jamais abordé (e.g., Harris & Cerling, 2002).

Tous les prélèvements ont été effectués sur les deuxièmes ou troisièmes molaires. Les suinés actuels sont sevrés au bout d'environ trois mois (Meijaard et al., 2011). La deuxième molaire érupte vers dix mois chez le phacochère (Mason, 1984), soit assez longtemps après le sevrage pour que la minéralisation de la deuxième molaire n'enregistre pas les données isotopiques correspondant à la période d'allaitement. Dans leur étude de l'hippopotame actuel (*Hippopotamus amphibius*), Boisserie et al. (2005b) ont en effet observé des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ significativement plus négatives (presque 3 ‰) pour l'émail des juvéniles non sevrés par rapport aux juvéniles sevrés et aux adultes.

Deux spécimens de la localité OMO 18 appartiennent au même individu. OMO 18-1968-2103 et OMO 18-1971-2823 sont deux fragments de mandibule avec M₂-M₃ qui présentent la même morphologie et la même usure, et sont de côtés opposés. Les prélèvements de poudre d'émail ont été effectués approximativement au même endroit sur les M₂.

3. Méthodologie

a) Isotopes stables du carbone et régime alimentaire

Relation entre le $\delta^{13}\text{C}$ de la bioapatite de l'émail et le régime alimentaire

La composition isotopique du carbone enregistrée dans l'émail d'un animal reflète celle des aliments qu'il a principalement consommés pendant la formation de la dent échantillonnée.

Le facteur de fractionnement α et le facteur d'enrichissement isotopique ε expriment le fractionnement isotopique, ou la différence entre les deux phases (émail et nourriture). Ces deux variables sont définies comme ceci (voir Cerling & Harris, 1999 et Passey et al., 2005b) :

$$\alpha_{\text{émail-nourriture}} = (1000 + \delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}) / (1000 + \delta^{13}\text{C}_{\text{nourriture}})$$

et

$$\varepsilon_{\text{émail-nourriture}} = (\alpha_{\text{émail-nourriture}} - 1) * 1000$$

Connaissant le facteur d'enrichissement isotopique, il est possible d'estimer $\delta^{13}\text{C}_{\text{nourriture}}$ à partir de $\delta^{13}\text{C}_{\text{émail}}$. Cette variable ε a été estimée à partir d'expérimentations utilisant des animaux nourris à partir d'aliments dont la composition isotopique était contrôlée ou connue a posteriori. Bien que les valeurs obtenues soient variables selon les individus, les conditions de l'expérimentation, et les taxons utilisés, ces études tendent à indiquer une valeur de ε proche de 14 ‰ pour les herbivores de grande taille (Cerling & Harris, 1999 ; Passey et al., 2005b ; Warinner & Tuross, 2009, 2010 ; Zazzo et al., 2010). De nombreuses études utilisent une valeur ε de 14,1 ‰ d'après les résultats obtenus par Cerling & Harris (1999) principalement sur des ruminants, mais quand les sujets d'étude sont des animaux très différents physiologiquement des ruminants (suinés pour Harris & Cerling, 2002 ; éléphants pour Cerling et al., 2004b). Harris & Cerling (2002) précisent cependant que le facteur d'enrichissement isotopique pourrait être légèrement inférieur à 14,1‰ en raison de la physiologie digestive différente des suinés par rapport aux ruminants.

J'ai choisi de considérer les variations observées dans les estimations du facteur ε . Ce facteur varie en fonction de la physiologie digestive de l'animal (Passey et al., 2005b), de la digestibilité des aliments consommés (Codron et al., 2011), et même en fonction d'autres paramètres mal compris qui pourraient être liés au stress et au bien-être de l'animal (Warinner & Tuross, 2010).

Peu d'études expérimentales ont été effectuées sur des suinés (Howland et al., 2003 ; Passey et al., 2005b ; Warinner & Tuross, 2009, 2010). Les résultats obtenus indiquent des valeurs de ϵ comprises entre 12,3 ‰ et 13,3 ‰ pour Passey et al. (2005b) en fonction de la digestibilité des aliments (respectivement pur C₃ versus pur C₄), entre 14,4 ‰ et 14,6 ‰ pour Warinner & Tuross (2009) pour une même alimentation. Warinner & Tuross (2010) ont obtenu une valeur extrême d'environ 18 ‰ sur un individu unique présentant des troubles de la croissance (comportement alimentaire inhabituel et croissance freinée par rapport aux autres spécimens). Ce résultat surprenant n'a été obtenu que sur un seul individu et les raisons de cette forte différence avec les autres individus ne sont pas connues. Cette valeur n'est donc pas considérée dans ce travail. Si les travaux futurs confirment cette étude, cela pourrait cependant avoir des conséquences importantes pour l'étude de la paléoécologie.

Pour cette étude, j'ai choisi d'utiliser comme facteur d'enrichissement isotopique ϵ les valeurs minimales et maximales des études de Passey et al. (2005b) et de Warinner & Tuross (2009), soit 12,3 ‰ et 14,4 ‰. La composition isotopique des aliments consommés peut être estimée à partir de celle de l'émail en utilisant l'équation suivante :

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{nourriture}} = 1000 + \delta^{13}\text{C}_{\text{émail}} * (1000 / (\epsilon_{\text{émail-nourriture}} + 1000)).$$

$\delta^{13}\text{C}$ des plantes et autres aliments consommés par les suinés

Le $\delta^{13}\text{C}$ des plantes terrestres dépend principalement du type de photosynthèse utilisé. Il en existe trois types principaux : C₃, C₄ et CAM (« Crassulacean Acid Metabolism »). Selon le type de photosynthèse, les plantes ne fractionnent pas les isotopes stables du carbone contenus dans le CO₂ de l'atmosphère de la même manière et elles ont donc des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ différentes. Les plantes C₃ présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ allant de -38 ‰ à -22 ‰ avec une valeur modale de -27 ‰ alors que les plantes C₄ ont des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ allant de -19 ‰ à -9 ‰ avec une valeur modale de -12,5 ‰. Les plantes CAM présentent des valeurs intermédiaires (Farquhar et al., 1989 ; Tieszen, 1991 ; Cerling & Harris, 1999 ; Kohn, 2010). Au sein des plantes C₄, plusieurs sous-types de photosynthèse existent : NADP-me, NAD-me, et PEP-ck (Cerling & Harris, 1999). Le sous-type NADP-me est présent dans les milieux plus mésiques, et les deux autres sous-types dans des milieux plus xériques. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des herbes C₄ du sous-type NADP-me sont supérieures de 1 ‰ à 2 ‰ à celles des autres sous-types (Cerling & Harris, 1999).

Les plantes C₃ qui occupent des milieux xériques sont caractérisées par des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus élevées, allant jusqu'à -22 ‰ (« high irradiance effect » dans Cerling et al., 1997 ; voir

aussi Cerling & Harris, 1999). Au contraire, les plantes C₃ vivant dans des milieux très fermés présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ très basses allant jusqu'à -36 ‰ (« canopy effect » dans Merwe & Medina, 1991 ; Cerling & Harris, 1999).

En Afrique tropicale et subtropicale, dans les zones de basses altitude, tous les arbres, la plupart des arbustes et des buissons (dicotylédones) sont des plantes C₃, alors que 90 % des herbes sont des plantes C₄ (monocotylédones) (Livingstone & Clayton, 1980 ; Sage & Monson, 1999 ; Still & Powell, 2010). Ces deux types de plantes correspondent grossièrement aux plantes consommées par les animaux brouteurs (« browse ») et pousseurs (« graze »). Étant donné que les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des plantes C₃ et C₄ ne se recoupent pas, il est possible de distinguer les brouteurs des pousseurs dans ces milieux tropicaux africains en utilisant les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de l'émail. Cette logique est utilisée dans la plupart des études concernant la paléoécologie des mammifères du néogène africain (voir synthèse de Cerling et al., 2010). De nombreuses études effectuées sur l'actuel ont testé cet argument et l'ont confirmé de manière générale (Harris & Cerling, 2002 ; Cerling et al., 2003b, 2004a, 2010).

À plus haute altitude, la situation est plus complexe puisque de nombreuses herbes sont des plantes C₃. À basse altitude, les herbes C₃ sont présentes, mais elles sont rares et limitées aux milieux ombragés et humides. À partir de 1300 m, leur abondance augmente, et elles sont les seules herbes présentes au dessus de 4000 m (Livingstone & Clayton, 1980). De même, dans les zones africaines non tropicales, et sur les autres continents à des latitudes élevées, les herbes C₄ sont très peu représentées (Still & Powell, 2010). Dans ces cas-là, la dichotomie brouteur / pousseur n'est pas détectable en utilisant la biogéochimie des isotopes stables du carbone.

D'autres facteurs compliquent également l'utilisation de cette dichotomie brouteur de plantes C₃ / pousseurs de plantes C₄ en paléoécologie, même en Afrique tropicale à basse altitude.

1) Les plantes CAM utilisent les deux types de photosynthèse C₃ et C₄ selon les conditions et présentent donc des valeurs intermédiaires de $\delta^{13}\text{C}$ entre celles des plantes C₃ et C₄. Elles sont généralement ignorées dans les études de paléoécologie sous prétexte qu'elles ne forment qu'une part négligeable de la biomasse végétale peu consommée par les herbivores africains généralement étudiés. Ces plantes sont représentées par les plantes xérophytes (de type cactus), les plantes succulentes de milieux arides et les plantes épiphytiques (de type liane) de milieux forestiers fermés (Sage & Monson, 1999). Ces plantes sont cependant consommées

par les suinés comme les phacochères dans les milieux secs (Vercammen & Mason, 1993) et les hylochères dans les milieux fermés (Viehl, 2003).

2) Les cypéracées sont des plantes généralement de milieux humides qui utilisent des types variés de photosynthèse (C_3 , C_4 , et mixtes). Elles incluent notamment de nombreuses sortes de roseaux. Ces plantes sont consommées en abondance par les suinés actuels (Viehl, 2003 ; Meijaard et al., 2011).

3) Les plantes aquatiques présentent des valeurs de $\delta^{13}C$ très variables et très différentes de celles des plantes terrestres. Leur $\delta^{13}C$ ne dépend pas principalement du type de photosynthèse utilisé, mais plutôt des paramètres physico-chimiques du milieu aquatique occupé : pH, quantité de matière organique dissoute, vitesse du courant (Keeley & Sandquist, 1992 ; Sage & Monson, 1999 ; Clementz & Koch, 2001). Tous les suinés actuels sont connus pour consommer au moins occasionnellement des plantes aquatiques, en particulier *Potamochoerus* (Meijaard et al., 2011).

4) Un autre facteur à prendre en compte est la variation saisonnière observée dans les valeurs de $\delta^{13}C$ des plantes. Les plantes C_3 sont fortement influencées par les variations environnementales saisonnières (stress hydrique, intensité lumineuse) et leurs valeurs de $\delta^{13}C$ présentent des valeurs saisonnières assez importantes, généralement de l'ordre de 2 ‰ à 3 ‰ (Smedley et al., 1991 ; Heaton, 1999). Bien que les données soient rares, les variations saisonnières du $\delta^{13}C$ des plantes C_4 semblent plus faibles, inférieures à 2 ‰ (Codron et al., 2005).

5) Les valeurs de $\delta^{13}C$ varient également au sein des plantes entre les différents organes. Ainsi, les tissus non photosynthétiques des plantes C_3 (tiges ligneuses, racines, graines et fruits) présentent des valeurs de $\delta^{13}C$ plus élevées que celles des feuilles (Cernusak et al., 2009). La différence entre les valeurs de $\delta^{13}C$ des racines et celles des feuilles a été estimée à environ 1 ‰-3 ‰ pour plusieurs plantes C_3 . Des valeurs similaires sont estimées pour la différence entre les feuilles et les graines (Hobbie & Werner, 2004). La variation intra-tissu au sein des plantes C_4 est plus faible et inférieure à 1 ‰ (Hobbie & Werner, 2004 ; Cernusak et al., 2009). Les suinés actuels consomment beaucoup de racines et de fruits de plantes C_3 (Meijaard et al., 2011).

6) Les suinés consomment tous au moins occasionnellement des matières animales (Meijaard et al., 2011). Les tissus animaux présentent des valeurs de $\delta^{13}C$ très différentes selon les organes (jusqu'à 6 ‰ de différence entre deux organes d'après Gearing, 1991). La

consommation de charognes par les suinés peut donc introduire une source supplémentaire de variation du $\delta^{13}\text{C}$ de l'émail des suinés.

7) Le dernier facteur à prendre en compte pour l'application au fossile est la répartition des herbes C_3 et C_4 au Plio-Pléistocène. Alors que la situation actuelle est relativement simple, avec les herbes C_4 qui dominent très fortement les herbes C_3 dans les milieux tropicaux de basse altitude, la situation était sans doute plus complexe dans le passé. Le moment et l'endroit de la mise en place de cette transition vers cette hyper-dominance des herbes C_4 sont totalement inconnus. Les herbes C_4 sont clairement abondantes depuis le Miocène récent (Cerling, 1992 ; Jacobs et al., 1999 ; Jacques, 2007 ; Ségalen et al., 2007 ; Bonnefille, 2010 ; Cerling et al., 2010 ; Boisserie & Merceron, 2011 ; Uno et al., 2011). Cependant, il est possible que les herbes C_4 n'étaient pas aussi dominantes qu'aujourd'hui, avec une situation plus mosaïque (herbes C_3 et C_4) au Pliocène et au début du Pléistocène (Bonnefille, 2010). Par exemple, d'après des études de phytolithes, Rossouw & Scott (2011) ont montré que la strate herbeuse à Laetoli au Pliocène récent combinait à la fois des herbes C_3 et C_4 . De même, les différentes études du $\delta^{13}\text{C}$ des paléosols indiquent que des valeurs assez faibles indicatives de milieux riches en plantes C_3 (autour de -8 ‰) étaient communes jusqu'à 2,7 Ma alors que les pollens d'herbes étaient abondants (Bonnefille, 2010). Cela serait congruent avec une plus grande abondance d'herbes C_3 dans la strate herbeuse.

Ce dernier point est particulièrement important pour l'interprétation des données isotopiques fossiles. Il est courant d'interpréter les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de l'émail des fossiles selon la dichotomie brouteur de C_3 / pousseur de C_4 observée dans les environnements actuels (tropicaux, de basse altitude). Or, cette dichotomie était potentiellement beaucoup plus floue pendant le Pliocène. La tendance des paléontologues à interpréter le pourcentage de C_3 contenu dans le régime alimentaire des mammifères fossiles comme représentant des plantes non herbacées peut donc conduire à sous-estimer la proportion d'herbes consommées (e.g., Zazzo, 2000 ; Harris & Cerling, 2002 ; Jacques, 2007 ; Brachert et al., 2010).

Quantification du régime alimentaire

En additionnant les deux valeurs du facteur d'enrichissement isotopique $\epsilon_{\text{émail-nourriture}}$ mentionnées ci-dessus ($12,3 \text{ ‰}$ et $14,4 \text{ ‰}$) aux valeurs modales des plantes C_3 (-27 ‰) et C_4 ($-12,5 \text{ ‰}$), j'ai estimé les valeurs des seuils de $\delta^{13}\text{C}$ de l'émail correspondant à des régimes alimentaires composés de 100% de plantes C_3 et 100% de plantes C_4 en utilisant un modèle de mélange linéaire simple (Phillips, 2012). Ainsi, je considère qu'un suiné consommant

exclusivement des aliments C₃ aura des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ inférieures à -15 ‰ ($\epsilon = 12,3$ ‰) ou -13 ‰ ($\epsilon = 14,4$ ‰), et qu'un suiné consommant exclusivement des aliments C₄ aura des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ supérieures à -0,7 ‰ ($\epsilon = 12,3$ ‰) ou +1,7 ‰ ($\epsilon = 14,4$ ‰). L'incertitude liée au facteur d'enrichissement isotopique entraîne une incertitude de 14 % (différence entre les deux estimations) concernant le pourcentage de plantes C₄ estimé dans le régime alimentaire à partir du $\delta^{13}\text{C}$ de l'émail.

Comme le $\delta^{13}\text{C}$ de l'atmosphère a fortement augmenté depuis 1850 à cause de l'activité anthropique (« fossil fuel effect »), il convient d'appliquer une correction de 1,4 ‰ aux spécimens fossiles avant d'estimer leurs paléo-régimes alimentaires (Freyer & Belacy, 1983 ; Stuiver et al., 1984 ; Friedli et al., 1986 ; Leavitt & Long, 1986 ; Francey et al., 1999). Les seuils de 100% de C₃ et 100% de C₄ du $\delta^{13}\text{C}$ de l'émail des suinés fossiles sont respectivement -13,6 ‰ ($\epsilon = 12,3$ ‰) ou -11,6 ‰ ($\epsilon = 14,4$ ‰), et +1,1 ‰ ($\epsilon = 12,3$ ‰) ou +3,1 ‰ ($\epsilon = 14,4$ ‰). Les seuils utilisés sont indiqués sur la figure 3.1. avec également un résumé des précédentes études isotopiques sur les suinés africains actuels. Dans toutes les figures combinant des spécimens actuels et fossiles, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des spécimens actuels sont décalées de 1,4 ‰ afin qu'elles soient directement comparables aux valeurs des spécimens fossiles.

Étant donné les imprécisions liées au facteur d'enrichissement isotopique entre l'émail et les aliments consommés et celles liées au modèle simplifié utilisant la dichotomie brouteur de C₃ / paisseur de C₄, les estimations du régime alimentaire doivent être interprétées avec prudence. Les schémas globaux sont cependant interprétables comme indiquant des différences entre des paisseurs de graminées C₄ et des consommateurs de plantes C₃. Il est cependant plus difficile de conclure quant à la nature des plantes C₃ consommées.

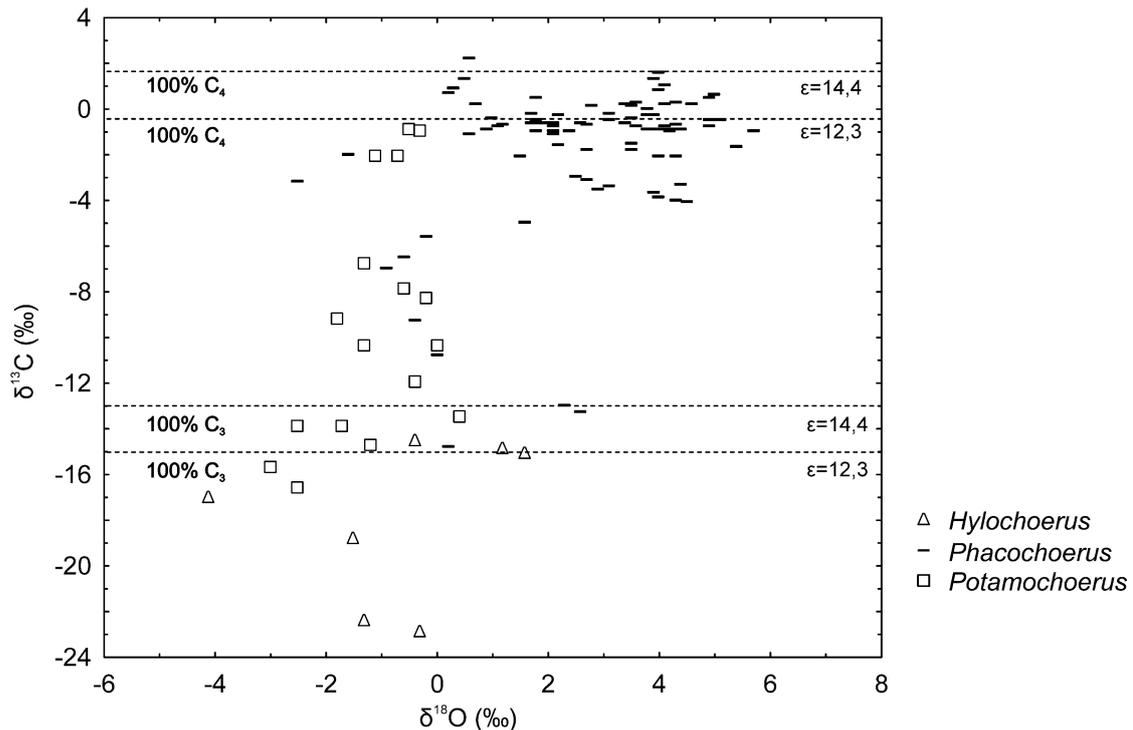


Figure 3.1. Valeurs isotopiques de l'émail des suinés africains actuels (d'après Harris & Cerling, 2002 ; Kingston & Harrison, 2007 ; Levin et al., 2008 ; Nyafu, 2009). Les seuils de 100 % de plantes C₃ et C₄ sont indiqués, avec à chaque fois le facteur d'enrichissement isotopique correspondant.

b) Isotopes stables de l'oxygène et environnement / physiologie

Contrairement au carbone, l'interprétation de la composition isotopique en oxygène d'un animal est beaucoup plus difficile à cause des complexes de facteurs qui rentrent en jeu : climat (température, précipitations, humidité), physiologie et régime alimentaire (Longinelli, 1984 ; Luz et al., 1984 ; Kohn, 1996 ; Kohn et al., 1998). Il est donc nécessaire de bien connaître la physiologie et le régime alimentaire des animaux étudiés afin de pouvoir interpréter correctement leur $\delta^{18}\text{O}$.

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de l'émail des animaux suivent celles du $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau corporelle. Selon les caractéristiques physiologiques et comportementales propres à chaque espèce, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau corporelle suivent plus ou moins celles du $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de surface (dérivées de celles des précipitations, elles-mêmes dépendantes du climat) (Kohn, 1996).

La différence entre le $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de surface et celui de l'eau corporelle d'un mammifère est déterminée par la balance entre tous les flux d'oxygène entrant et sortant de l'animal. Le modèle de balance de masse isotopique développé par Kohn (1996) pour une

variété d'animaux terrestres montre que la physiologie et le régime alimentaire peuvent modifier le $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau corporelle par rapport à l'eau de surface, mais que les cycles saisonniers sont tout de même reconnaissables (Kohn et al., 1998). Du fait de la complexité de ces mécanismes, il n'est pas possible d'interpréter les valeurs absolues du $\delta^{18}\text{O}$ sans connaître très précisément le contexte.

Levin et al. (2006) définissent les taxa sensibles à l'évaporation (taxa ES, par exemple, la girafe) comme les animaux ne buvant pas d'eau régulièrement, tolérant la sécheresse, et tirant une grande partie de leur eau corporelle des feuilles. Le $\delta^{18}\text{O}$ de leur émail est significativement enrichi (en ^{18}O) par rapport à l'eau de surface et est corrélé positivement avec l'aridité. Au contraire, les taxa insensibles à l'évaporation (taxa EI, par exemple, l'hippopotame, l'éléphant et le rhinocéros) sont des animaux dépendant de l'eau, buvant tous les jours et consommant les parties non feuillues (et donc moins enrichies en ^{18}O) des plantes quand l'eau devient rare. Le $\delta^{18}\text{O}$ de leur émail ne montre pas de corrélation avec l'aridité, mais plutôt une forte corrélation positive avec le $\delta^{18}\text{O}$ de l'eau de surface. Levin et al. (2006) ont établi un modèle permettant d'estimer le degré d'aridité d'une localité en comparant les valeurs isotopiques de l'oxygène des taxons EI et ES. Cette méthode nécessite d'échantillonner l'ensemble de la faune. Elle n'a été appliquée que par quelques études (Sponheimer & Lee-Thorp, 2009 ; Bedaso et al., 2010).

D'après Levin et al. (2006), le phacochère commun rentre dans la catégorie des taxons EI. Les données concernant le potamochère ne sont pas suffisantes pour le classer comme ES ou EI. Cependant, d'après son écologie, il est vraisemblablement lui-aussi un taxon EI, comme les autres animaux fortement dépendants de l'eau de surface (hippopotames, éléphants).

Les valeurs isotopiques de l'oxygène peuvent également être utilisées pour tester si un taxon est semi-aquatique ou aquatique (Clementz & Koch, 2001 ; Clementz et al., 2008 ; Liu et al., 2008). Deux caractéristiques du $\delta^{18}\text{O}$ distinguent les mammifères semi-aquatiques des mammifères terrestres (qu'ils soient ES ou EI). D'une part, l'écart-type du $\delta^{18}\text{O}$ d'une population semi-aquatique (<0,7 ‰) est significativement inférieur à celui des populations d'animaux terrestres (>1 ‰) (Clementz & Koch, 2001). Cela s'explique par la grande homogénéité du $\delta^{18}\text{O}$ des grandes masses d'eau (océans, fleuves, lacs) qui sont moins sensibles aux variations climatiques. D'autre part, le $\delta^{18}\text{O}$ moyen d'une population de mammifères semi-aquatiques est inférieur à celui de la faune d'herbivores associée (Bocherens et al., 1996 ; Cerling et al., 2008 ; Clementz et al., 2008).

D'une manière générale, plus un taxon est dépendant de l'eau de surface, plus les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de son émail seront proches de celles de l'eau de surface, et donc de celle de l'eau de pluie. Ainsi, les taxons EI (incluant probablement la majorité des suinés) et les taxons semi-aquatiques sont les plus aptes à apporter des informations sur le $\delta^{18}\text{O}$ des eaux de pluies.

Le $\delta^{18}\text{O}$ des précipitations montre d'importantes variations au niveau mondial sous l'effet de nombreux paramètres environnementaux : latitude, altitude, distance à la côte, montant des précipitations et température (Dansgaard, 1964 ; Rozanski et al., 1993 ; Bowen & Wilkinson, 2002). Dans les zones tropicales à basse altitude, le $\delta^{18}\text{O}$ des précipitations est corrélé négativement avec le montant des précipitations : un $\delta^{18}\text{O}$ des précipitations élevé correspond à la saison sèche alors qu'un $\delta^{18}\text{O}$ des précipitations faible correspond à la saison des pluies (Rozanski et al., 1993 ; Bowen, 2008).

De nombreuses études récentes utilisent des prélèvements sériés permettant d'accéder aux variations climatiques saisonnières (e.g., Balasse, 2002 ; Souron et al., 2012). Les valeurs absolues du $\delta^{18}\text{O}$ de l'émail des mammifères issues d'analyses ponctuelles (un prélèvement par spécimen) sont très complexes à interpréter. Certains les interprètent comme distinguant les environnements arides ($\delta^{18}\text{O}$ élevé) des environnements humides ($\delta^{18}\text{O}$ faible) (Jacques, 2007). D'autres l'utilisent comme un indicateur de la dépendance à l'eau des taxons étudiés : les taxons présentant des valeurs élevées de $\delta^{18}\text{O}$ sont interprétés comme étant peu dépendants de l'eau alors que ceux présentant des valeurs faibles sont considérés comme étant fortement dépendants de l'eau (Harris & Cerling, 2002).

Pour résumer, les valeurs absolues du $\delta^{18}\text{O}$ de l'émail des mammifères sont contrôlées par deux grands complexes de facteurs.

1) Le facteur qui influence le plus le $\delta^{18}\text{O}$ de l'émail des mammifères est le climat global. Ce dernier détermine en effet le $\delta^{18}\text{O}$ des précipitations. Mondialement, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ des précipitations varient d'environ 35 ‰ selon la latitude et l'altitude. En Afrique, la gamme de valeurs représente environ 10 ‰ de variation (Dansgaard, 1964 ; Rozanski et al., 1993 ; Bowen & Wilkinson, 2002). Ainsi, des variations climatiques globales au cours des temps géologiques peuvent entraîner des variations importantes du $\delta^{18}\text{O}$ des précipitations et donc du $\delta^{18}\text{O}$ de l'émail des mammifères. Bedaso et al. (2011) ont ainsi estimé une augmentation de 6 ‰ entre le $\delta^{18}\text{O}$ des précipitations entre le Pliocène moyen et le présent en Afrique orientale. Ils suggèrent que cette différence est liée principalement aux changements

climatiques globaux. Les facteurs du climat régional se surimposent à ceux du climat global. Le climat régional dépend en partie de la tectonique et de la végétation (Rozanski et al., 1996).

2) Les facteurs liés à la physiologie, le régime alimentaire, et le comportement des mammifères se surimposent aux facteurs climatiques et sont également responsables d'une part de la variation observée dans les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de l'émail (Kohn, 1996 ; Levin et al., 2006). Au sein d'une même faune, la variation du $\delta^{18}\text{O}$ de l'émail peut être de l'ordre de 10 ‰ à 15 ‰ (Harris & Cerling, 2002 ; Levin et al., 2006 ; White et al., 2009a ; Bedaso et al., 2010), les valeurs extrêmes correspondant à la dichotomie entre taxons ES et EI (Levin et al., 2006).

c) Diagenèse

La diagenèse est évidemment un des problèmes principaux de l'application de la biogéochimie des isotopes stables aux fossiles (Wang & Cerling, 1994 ; Rink & Schwarcz, 1995 ; Kohn et al., 1999 ; Sharp et al., 2000 ; Sponheimer & Lee-Thorp, 2006). Bien que l'émail soit vraisemblablement plus résistant à la diagenèse que les autres tissus comme l'os ou la dentine, il n'y échappe pas (Jacques et al., 2008). De nombreuses méthodes ont été développées ces dernières années pour évaluer ou même corriger l'effet de la diagenèse sur les compositions isotopiques de l'émail des fossiles (Zazzo et al., 2004 ; Jacques et al., 2008 ; Martin et al., 2008 ; Tükten et al., 2008 ; Gehler et al., 2011 ; Pellegrini et al., 2011 ; Thomas et al., 2011 ; Shin & Hedges, 2012).

La plupart de ces méthodes ne sont malheureusement pas encore applicables à un grand nombre de spécimens parce qu'elles sont complexes, chronophages et coûteuses. De plus, la diagenèse pouvant varier à l'intérieur même d'une localité, et même au sein d'un fossile, il faudrait idéalement pouvoir l'estimer pour chaque fossile analysé.

De nombreuses études se contentent de vérifier que les valeurs isotopiques obtenues sont plausibles écologiquement et sont contenues dans la gamme de valeurs « classiques » correspondant aux taxons étudiés. Ce procédé ne peut repérer que les altérations diagenétiques importantes : les changements de valeurs isotopiques de faible amplitude ne seront pas identifiés comme anormaux.

La comparaison des valeurs isotopiques des deux spécimens provenant de la même localité (OMO 18) permet un test limité des effets de la diagenèse. Ces deux spécimens ont été collectés à trois années d'intervalle. Le prélèvement ayant été effectué au même endroit sur les deux spécimens, les valeurs isotopiques devraient être très proches. Les dents des deux côtés sont en effet minéralisées au même moment et présentent des compositions isotopiques

très similaires (voir Balasse et al., 2006, fig. 1 pour une comparaison détaillée des valeurs des molaires droites et gauches d'un même individu de mouton).

d) Mode de prélèvement et protocole d'extraction de la bioapatite

Les dépôts et concrétions divers sur la surface de l'émail des canines fossiles ont été enlevés par abrasion avec une fraise en tungstène. La poudre d'émail a été prélevée en utilisant une fraise diamantée. Chaque échantillon (poids approximatif de 20 mg) est un sillon perpendiculaire à l'axe de croissance de la dent, de 1 mm de largeur, creusé sur presque toute l'épaisseur de l'émail. Les prélèvements ont été effectués à l'ARCCCH.

Le pré-traitement et le traitement ont été effectués à l'Université de Tübingen (Institut für Geowissenschaften, Abteilung Geochemie). Le protocole est le même que celui utilisé dans Pushkina et al. (2010). Dans un premier temps, les poudres d'émail ont été traitées pour extraire la bioapatite à l'hypochlorite de sodium (NaOCl) à 2,5 % (0,1 ml/mg) pendant 20 heures à 20°C pour éliminer la matière organique, et ensuite à une solution tampon (pH=4,75) d'acide acétique (CH₃COOH) à 1 M (0,1 ml/mg) pendant 24 heures à 20°C pour éliminer les carbonates exogènes. Notons que, théoriquement, l'émail fossile ne contient pas ou peu de matière organique. Cependant, les effets secondaires de ces traitements n'étant pas connus, les poudres d'émail fossile et actuel sont toutes traitées de la même manière. Les échantillons ont été rincés deux fois à l'eau distillée entre les deux traitements, et trois fois après le deuxième traitement. La dernière étape du pré-traitement consiste à faire sécher les échantillons de poudre au four à 70° pendant 24 heures.

Après le pré-traitement, les échantillons de poudre de bioapatite pesant environ 3 mg ont été réagis avec une solution pure d'acide orthophosphorique anhydre (H₃PO₄) à 70°C pendant 90 minutes. Les mesures des ratios isotopiques ont été effectuées en couplant un spectromètre de masse isotopique MAT 252 avec un ThermoFisher Scientific Gasbench II à flot continu. Les résultats obtenus sont normalisés sur le standard NBS-19. Les précisions analytiques sur le carbone et l'oxygène sont de 0,1 ‰.

4. Résultats

La liste des valeurs isotopiques est donnée dans le tableau 3.1., avec les pourcentages de plantes C₄ dans le régime alimentaire. Les statistiques descriptives pour chaque ensemble stratigraphique sont résumées dans le tableau 3.2.. Les résultats combinés du carbone et de

l'oxygène sont présentés sur la figure 3.2. Les variations des compositions isotopiques du carbone et de l'oxygène en fonction de l'âge géologique sont illustrées ensemble sur la figure 3.3. et séparément sur les figures 3.4. et 3.5. La figure 3.6. représente les variations du carbone et de l'oxygène au sein des différentes localités (également résumées dans le tableau 3.3.).

N° Spécimen	Taxon	Strati.	Age (Ma)	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰)	%C ₄ ($\epsilon=12,3\text{‰}$)	%C ₄ ($\epsilon=14,4\text{‰}$)
OMO 211-10012	<i>K. afarensis</i>	B-10	-3,0	-8,1	-5,9	37	23
OMO 112/1-10002	<i>K. afarensis</i>	B-10	-3,0	-5,2	-4,4	57	44
L 367-2	<i>K. afarensis</i>	B-12	-2,9	-6,0	-2,2	52	38
OMO 56-10017	<i>K. limnetes</i>	C-4/C-5	-2,7	-2,5	-2,7	75	62
L 335-27	<i>K. limnetes</i>	C-4/C-5	-2,7	-1,0	-4,1	86	72
L 27-50	<i>K. limnetes</i>	C-4/C-5	-2,7	-0,6	-7,7	88	75
OMO 349-10014	<i>K. limnetes</i>	C-4/C-5	-2,7	-3,1	-3,9	72	58
OMO 56-10015	<i>K. limnetes</i>	C-4/C-5	-2,7	-1,2	-3,0	84	71
OMO 56-10021	<i>K. limnetes</i>	C-4/C-5	-2,7	-2,8	-2,4	74	60
L 193-9 e	<i>K. limnetes</i>	C-8/C-9	-2,6	-2,0	-5,1	79	65
OMO 18-1968-2105	<i>K. limnetes</i>	C-8/C-9	-2,6	-2,2	-5,6	77	64
OMO 84-1976-20	<i>K. limnetes</i>	C-8/C-9	-2,6	-2,0	-6,1	79	65
OMO 18-1968-2103	<i>K. limnetes</i>	C-8/C-9	-2,6	-1,5	-5,3	83	69
OMO 18-1971-2823	<i>K. limnetes</i>	C-8/C-9	-2,6	-2,0	-4,9	79	65
OMO 122-10030	<i>K. limnetes</i>	C-8/C-9	-2,6	-0,6	-6,3	88	75
L 144-16 a	<i>K. limnetes</i>	C-8/C-9	-2,6	-0,2	-4,3	91	77
L 271-10001	<i>K. limnetes</i>	E-1	-2,4	-1,2	-4,5	84	70
OMO 71-1969-219	<i>K. limnetes</i>	E-1	-2,4	-3,3	-5,9	70	56
OMO 166-1973-778	<i>K. limnetes</i>	E-1	-2,4	-0,5	-5,8	89	75
OMO 71-1969-213	<i>K. limnetes</i>	E-1	-2,4	-0,1	-4,0	92	78
OMO 71-1969-335	<i>K. limnetes</i>	E-1	-2,4	-0,2	-3,7	91	78
OMO 71-1969-214	<i>K. limnetes</i>	E-1	-2,4	-1,1	-5,5	85	71
OMO 71-1969-216	<i>K. limnetes</i>	E-1	-2,4	-0,2	-2,8	91	78
OMO 71-1969-218	<i>K. limnetes</i>	E-1	-2,4	-1,3	-5,2	84	70
OMO 71-1969-215	<i>K. limnetes</i>	E-1	-2,4	-0,6	-4,5	88	75

OMO 71-1969-217	<i>K. limnetes</i>	E-1	-2,4	-0,3	-4,2	90	77
OMO 33-1969-329	<i>K. limnetes</i>	F-0	-2,3	0,0	-3,6	93	79
L 747-4	<i>K. limnetes</i>	F-0	-2,3	-1,3	-3,6	83	70
OMO 33-1969-326	<i>K. limnetes</i>	F-0	-2,3	1,1	-0,5	100	86
OMO 33-1970-2915	<i>K. limnetes</i>	F-0	-2,3	0,4	-4,1	95	81
L 398-2260	<i>K. limnetes</i>	F-0	-2,3	-0,9	-3,5	87	73
L 398-1224	<i>K. limnetes</i>	F-0	-2,3	0,0	-1,7	93	79
OMO 33-1974-6603	<i>K. limnetes</i>	F-0	-2,3	0,1	-1,9	93	80
L 398-2018	<i>K. limnetes</i>	F-0	-2,3	-0,5	-3,9	89	76
L 398-1970	<i>K. limnetes</i>	F-0	-2,3	-0,6	-0,5	89	75
OMO 33/J3-1973- 3356	<i>K. limnetes</i>	F-0	-2,3	-0,3	-2,3	90	77
OMO 310-10029	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	-2,6	-6,5	75	62
OMO 47-1970-2167	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	-2,0	-2,5	79	66
OMO 47-1970-2059	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	-0,8	-2,5	87	73
OMO 47-1968-3542	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	-0,3	-2,6	90	77
OMO 75/Sd-1970- 405	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	0,0	-5,6	92	79
OMO 47-1970-1578	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	-4,2	-7,4	64	50
OMO 47-1968-2127	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	-0,1	-2,0	92	78
OMO 47-1968-3553	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	-1,6	-3,4	81	68
OMO 323-1976-943	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	-0,3	-4,4	90	77
OMO 47-1973-1486	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	0,0	-3,2	93	79
OMO 323-10008	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	-0,2	-4,9	91	78
OMO 323-10034	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	-0,6	-5,1	88	74
OMO 323-10013	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	-0,3	-6,8	91	77
OMO 310-1976-537	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	-0,4	-6,6	90	76
OMO 323-1976-923	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	-0,5	-6,4	89	75
OMO 47-1968-2123	<i>K. limnetes</i>	G-8	-2,1	-0,4	-1,7	90	76
OMO K 7-1969-322	<i>K. paiceae</i>	L-9	-1,1	-1,1	-3,9	85	72
OMO K 7-1969- 4436	<i>K. paiceae</i>	L-9	-1,1	-0,3	-5,5	91	77

OMO K 7-1969-4430	<i>K. paiceae</i>	L-9	-1,1	0,5	-0,9	96	82
OMO 342-10071	<i>K. paiceae</i>	L-9	-1,1	-1,7	-3,3	81	67
OMO 342-10076	<i>K. paiceae</i>	L-9	-1,1	-0,1	-2,3	92	78
OMO 342-10045	<i>K. paiceae</i>	L-9	-1,1	-0,4	-2,4	90	76
OMO 342-10134	<i>K. paiceae</i>	L-9	-1,1	-0,3	-2,0	90	77
OMO 342-10088	<i>K. paiceae</i>	L-9	-1,1	0,6	-2,1	96	83

Tableau 3.1. Composition isotopique (carbone et oxygène) de l'émail des spécimens de *Kolpochoerus* de la formation de Shungura. Le régime alimentaire est quantifié en pourcentages de plantes C₄ en utilisant deux valeurs différentes de facteur d'enrichissement isotopique.

a) Isotopes stables du carbone

Une nette différence de $\delta^{13}\text{C}$ entre les spécimens de *Kolpochoerus afarensis* de la partie supérieure du membre B (B-10/B-12) et ceux des spécimens plus récents de *K. limnetes* et *K. paiceae* (des membres C à L) est clairement observée (Figs. 3.3. & 3.4.) Les trois spécimens attribués à *K. afarensis* présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ nettement plus faibles que celles des deux espèces plus récentes. Elles sont comprises entre -8,1 ‰ et -5,2 ‰, ce qui correspond à des pourcentages de plantes C₄ dans régime alimentaire allant de 23 %-37 % à 44 %-57 % (selon le facteur d'enrichissement isotopique choisi). Il n'y a donc aucun recoupement avec les valeurs des espèces plus récentes *K. limnetes* et *K. paiceae* dont les valeurs sont comprises entre -4,2 ‰ et +1,1 ‰. Ces valeurs correspondent à des pourcentages de plantes C₄ variant de 50 %-64 % à 86 %-100 %. La différence entre les valeurs médianes des spécimens de *K. afarensis* et de l'ensemble des spécimens plus récents est de 5,5 ‰, ce qui correspond à une différence de 37 % de plantes C₄ dans le régime alimentaire.

Taxon	Ensemble strati.	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{18}\text{O}$ (‰)	%C ₄ ($\epsilon=12,3$ ‰)	%C ₄ ($\epsilon=14,4$ ‰)
<i>K. afarensis</i>	B-10/B-12	3	-6,4 ± 1,5 [-8,1 ; -5,2]	-4,2 ± 1,9 [-5,9 ; -2,2]	49 ± 10 [37 ; 57]	35 ± 11 [23 ; 44]
<i>K. limnetes</i>	C-4/C-6	6	-1,9 ± 1,1 [-3,1 ; -0,6]	-4,0 ± 1,9 [-7,7 ; -2,4]	80 ± 7 [72 ; 88]	66 ± 7 [58 ; 75]
<i>K. limnetes</i>	C-8/C-9	7	-1,5 ± 0,8 [-2,2 ; -0,2]	-5,4 ± 0,7 [-6,3 ; -4,3]	82 ± 5 [77 ; 91]	69 ± 5 [64 ; 77]
<i>K. limnetes</i>	E-1	10	-0,9 ± 1,0 [-3,3 ; -0,1]	-4,6 ± 1,0 [-5,9 ; -2,8]	86 ± 6 [70 ; 92]	73 ± 7 [56 ; 78]
<i>K. limnetes</i>	F-0	10	-0,2 ± 0,7 [-1,3 ; 1,1]	-2,6 ± 1,4 [-4,1 ; -0,5]	91 ± 5 [83 ; 100]	78 ± 4 [70 ; 86]
<i>K. limnetes</i>	G-8	16	-0,9 ± 1,2 [-4,2 ; 0,0]	-4,5 ± 1,9 [-7,4 ; -1,7]	86 ± 8 [64 ; 93]	73 ± 8 [50 ; 79]
<i>K. paiceae</i>	L-9	8	-0,4 ± 0,8 [-1,7 ; 0,6]	-2,8 ± 1,4 [-5,5 ; -0,9]	90 ± 5 [81 ; 96]	77 ± 5 [67 ; 83]

Tableau 3.2. Statistiques descriptives des compositions isotopiques (carbone et oxygène) des spécimens de *Kolpochoerus* de la formation de Shungura, regroupés par ensemble stratigraphique. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$ et %C₄ sont présentées comme ceci : moyenne ± écart-type [minimum ; maximum]. n : nombre de spécimens analysés.

Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ des spécimens des membres C à L ne présentent pas de différences aussi importantes. Les spécimens de *Kolpochoerus limnetes* du membre C présentent tout de même des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus faibles que les spécimens de *K. limnetes* et *K. paiceae* plus récents des membres E à L (Figs. 3.3. & 3.4.). La différence entre les valeurs médianes des spécimens de *K. limnetes* du membre C et de l'ensemble des spécimens plus récents (membres E à L) est de 1,6 ‰, ce qui correspond à une différence de 10 % de plantes C₄ dans le régime alimentaire.

Au sein des spécimens des membres E à L, il semble y avoir une légère différence, visible sur les valeurs médianes, entre les spécimens des unités F-0 et L-9 qui présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ légèrement plus élevées que celles des spécimens des unités E-1 et G-8.

Ces différences graphiques sont globalement confirmées par une ANOVA effectuée sur les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ avec le facteur stratigraphie. L'effet global de la stratigraphie sur le $\delta^{13}\text{C}$ est très fortement significatif (F=103,7 ; p=0,00). Le test post-hoc LSD de Fisher indique des différences très significatives (p=0,00) entre l'ensemble stratigraphique B-10/B-12 et toutes les unités stratigraphiques plus récentes. Les spécimens du membre C sont

significativement différents de ceux des membres F à L ($p < 0,05$). La différence entre les spécimens du membre C et ceux du membre E est marginalement significative ($p = 0,06$). Les différences graphiques entre les unités E-1, F-0, G-8, et L-9 ne sont pas significatives ($p > 0,05$). Seule la différence entre les unités F-0 et G-8 est marginalement significative ($p = 0,08$).

Les résultats obtenus indiquent donc une augmentation importante (de l'ordre de 4 ‰) du $\delta^{13}\text{C}$ de l'émail de *Kolpochoerus* entre les membres B (partie supérieure) et le membre C, et une augmentation plus faible (de l'ordre de 1,5 ‰) entre le membre C et le membre E. Le $\delta^{13}\text{C}$ ne change pas de manière significative entre les membres E à L.

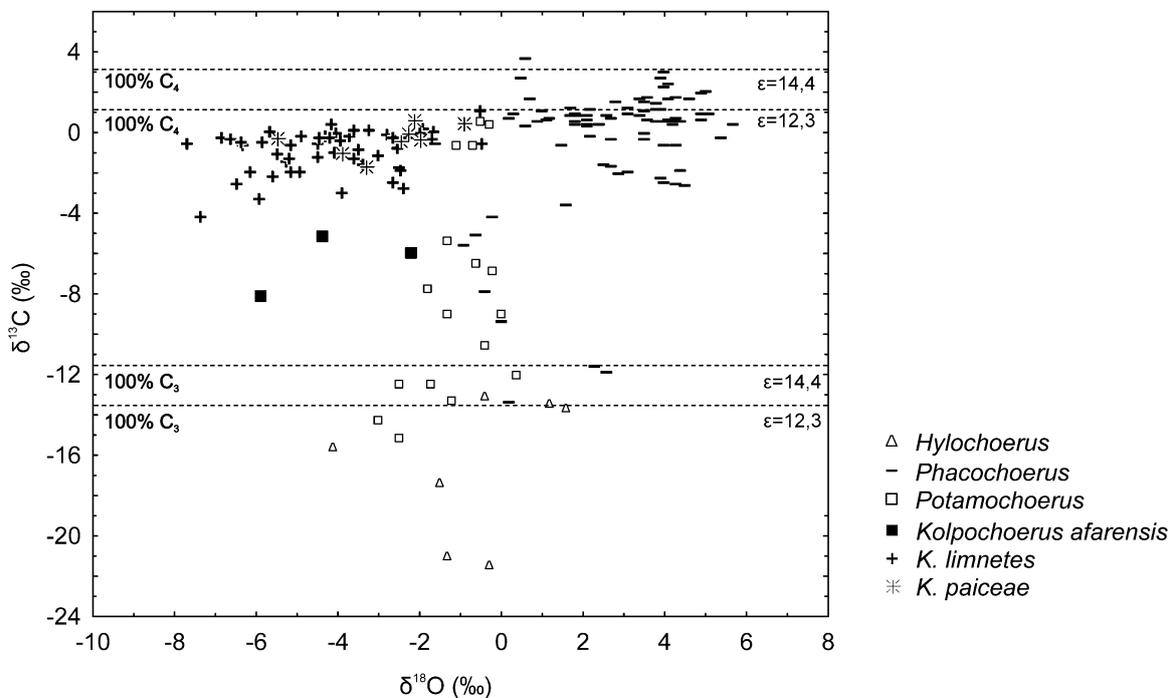


Figure 3.2. Répartition des valeurs isotopiques du carbone et de l'oxygène des spécimens de *Kolpochoerus* de la formation de Shungura et des spécimens actuels. Les seuils 100 % de plantes C₃ et C₄ sont indiqués avec leur valeur d'enrichissement isotopique. Modifié d'après Harris & Cerling, 2002 ; Kingston & Harrison, 2007 ; Levin et al., 2008 ; Nyafu, 2009.

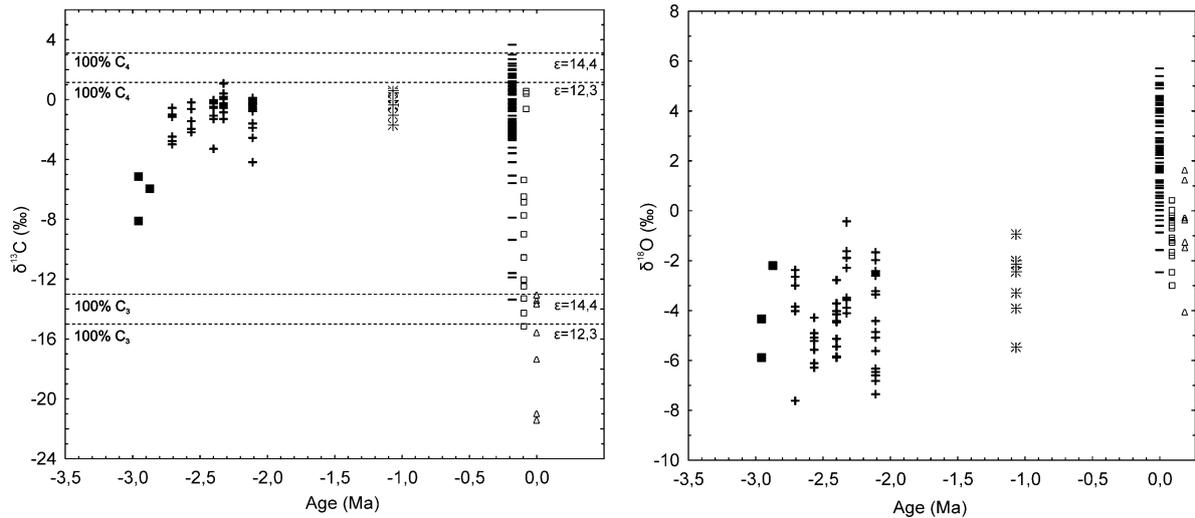


Figure 3.3. Répartition des compositions isotopiques de l'émail du genre *Kolpochoerus* dans la formation de Shungura : à gauche, les valeurs de carbone, à droite, les valeurs d'oxygène. Même légende que dans la figure 3.2.

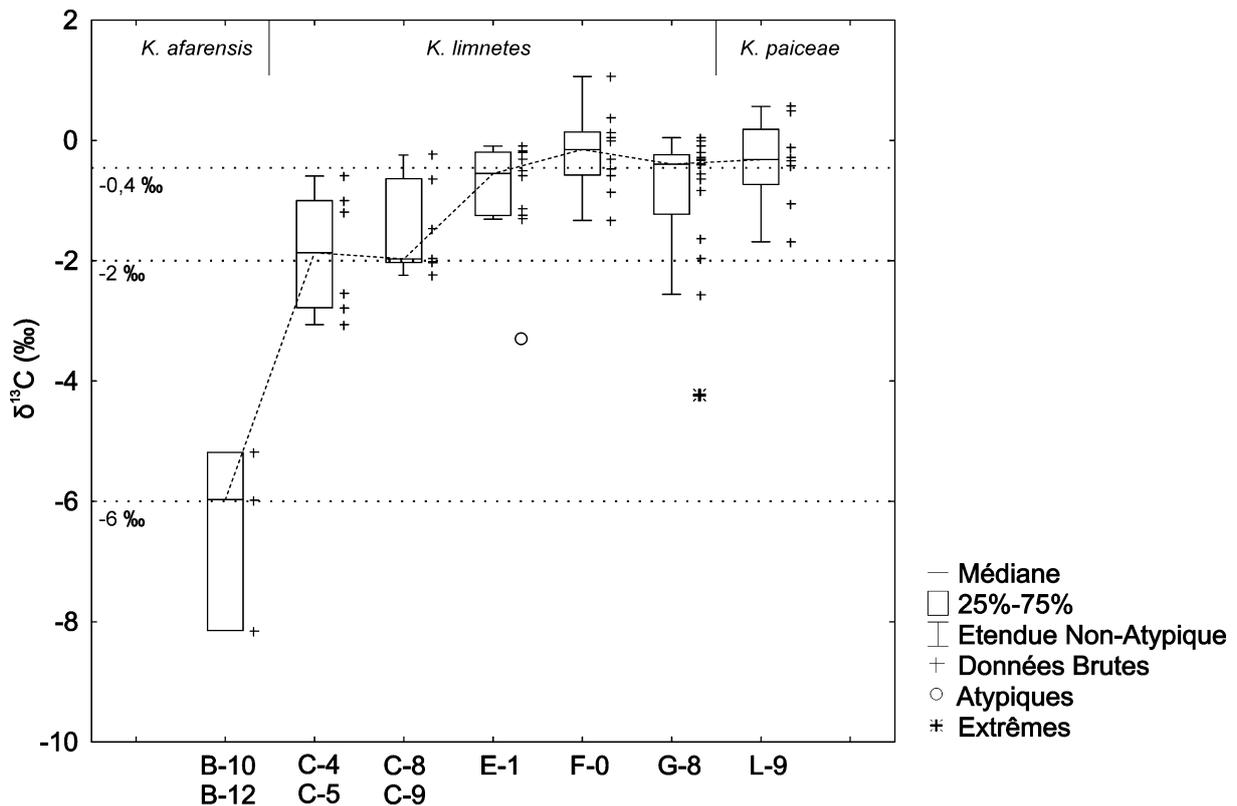


Figure 3.4. Distribution des compositions isotopiques du carbone chez les spécimens de *Kolpochoerus* de la formation de Shungura regroupés par ensemble stratigraphique. Les boîtes à moustache représentent la distribution des données brutes qui sont également indiquées à droite de chaque boîte. Le trait en pointillé relie les valeurs médianes. Les valeurs médianes des ensembles stratigraphiques B-10/B-12, C, et E-L sont également indiquées par des lignes horizontales pointillées.

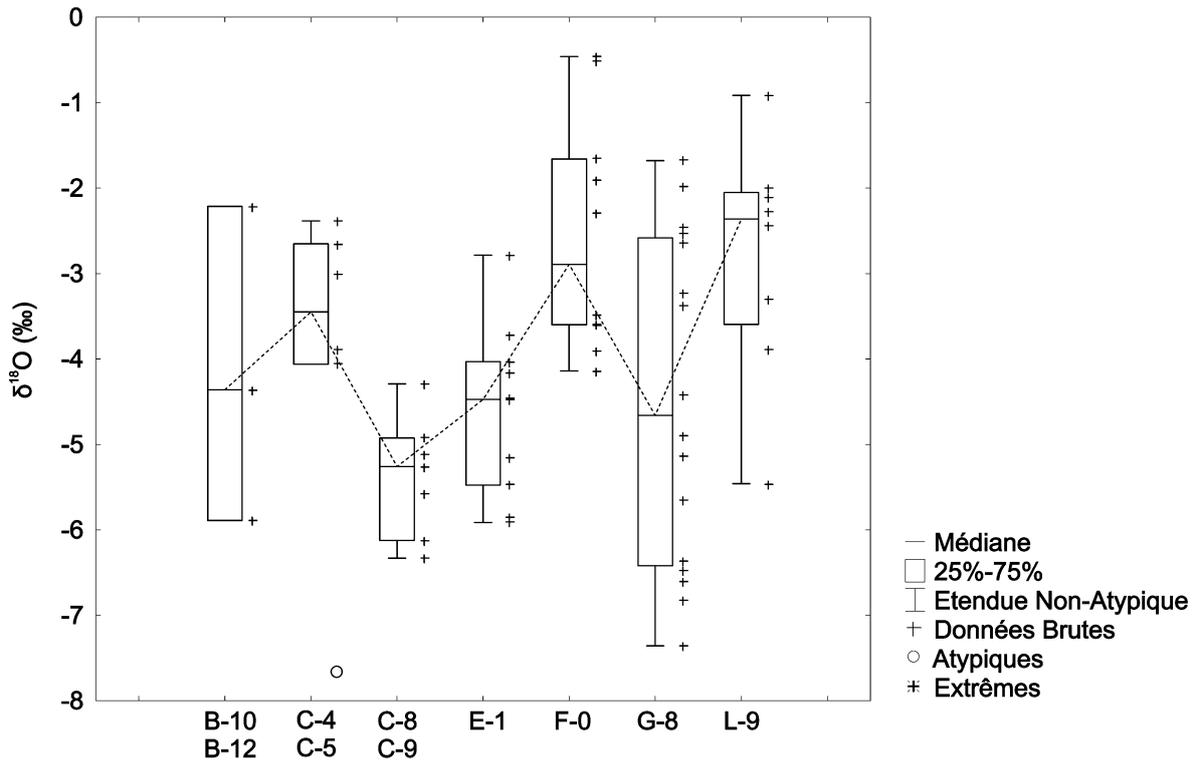


Figure 3.5. Distribution des compositions isotopiques de l'oxygène chez les spécimens de *Kolpochoerus* de la formation de Shungura regroupés par ensemble stratigraphique. Les boîtes à moustache représentent la distribution des données brutes qui sont également indiquées à droite de chaque boîte. Le trait en pointillé relie les valeurs médianes.

b) Isotopes stables de l'oxygène

Graphiquement, les unités F-0 et L-9 présentent des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ plus élevées que celles des autres ensembles stratigraphiques (Fig. 3.5, Tab. 3.2.). L'ANOVA effectuée sur le $\delta^{18}\text{O}$ avec comme facteur la stratigraphie confirme ces résultats graphiques. L'effet global de la stratigraphie sur le $\delta^{18}\text{O}$ est très significatif ($F=53,0$; $p=0,003$). Le test posthoc LSD de Fisher indique que les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ des spécimens des unités F-0 et L-9 sont significativement plus élevées que celles des spécimens des unités C-8/C-9, E-1 et G-8.

Contrairement au carbone, les variations de l'oxygène ne sont pas corrélées avec l'âge géologique, et ne montrent pas de différence significative entre les taxons. Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ sont comprises entre -7,7 ‰ et -0,5 ‰ (Fig. 3.5, Tab. 3.2.). Elles sont sensiblement plus faibles que celles des suinés actuels (Figs. 3.1. & 3.2.).

c) Variations intra-unité et intra-localité

Au sein de chaque ensemble stratigraphique, les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ varient peu. L'écart-type du $\delta^{13}\text{C}$ est toujours inférieur à 1,5 ‰ (Tab. 3.2.). Seules les unités E-1 et G-8 présentent des spécimens (un dans chaque unité) dont les valeurs sont plus faibles et clairement en dehors de la gamme de valeurs typique (Figs. 3.3. & 3.4.). Leurs valeurs restent tout de même plus élevées que celles des spécimens du membre B.

La variation intra-localité du $\delta^{13}\text{C}$ est relativement faible (Fig. 3.6, Tab. 3.3.). Les étendues de chaque localité sont comprises entre 0,4 ‰ et 4,2 ‰ (Tab. 3.3.). L'écart-type du $\delta^{13}\text{C}$ pour chaque localité varie entre 0,2 ‰ et 1,4 ‰. Les localités les plus variables sont OMO 47 et OMO 71, les deux localités ayant le plus de spécimens (n=8). Ces deux localités comprennent les spécimens atypiques mentionnés ci-dessus (OMO 47-1970-1578 et OMO 71-1969-219). Si l'on enlève ces deux spécimens, la dispersion des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ dans ces deux localités est semblable à celle des autres localités. Les valeurs atypiques de ces deux spécimens pourraient être dues à l'action de la diagenèse, ou tout simplement à des spécimens d'écologie légèrement différente. Plus le nombre de spécimens est important, plus la probabilité d'échantillonner des individus aux valeurs extrêmes augmente.

Relativement aux valeurs isotopiques du carbone, celles de l'oxygène varient plus fortement au sein des différents ensembles stratigraphiques. L'écart-type du $\delta^{18}\text{O}$ varie entre 0,7 ‰ et 1,9 ‰ (Tab. 3.2.). Dans cinq des sept ensembles stratigraphiques étudiés, il est plus important que celui du $\delta^{13}\text{C}$ (Tab. 3.2.).

Les étendues du $\delta^{18}\text{O}$ de chaque localité sont comprises entre 0,6 ‰ et 5,7 ‰. L'écart-type du $\delta^{18}\text{O}$ pour chaque localité varie entre 0,3 ‰ et 2,3 ‰ (Tab. 3.3.). Comme pour le carbone, la variation au sein de la localité OMO 47 est largement due à un spécimen aux valeurs atypiques. La dispersion des valeurs de l'oxygène est plus importante que celle des valeurs du carbone pour cinq localités (sur les huit listées dans le tableau 3.3.).

Notons finalement que les valeurs isotopiques des deux spécimens provenant du même individu sont très proches ($\delta^{13}\text{C} = -1,5$ ‰ et $-2,0$ ‰ ; $\delta^{18}\text{O} = -5,3$ ‰ et $-4,9$ ‰ pour les côtés droit et gauche respectivement). Les différences observées entre les côtés droit et gauche sont légèrement supérieures à celles obtenues par Balasse et al. (2006) sur les molaires droite et gauche d'un mouton (de l'ordre de 0,1 ‰-0,3 ‰). Cependant, étant donné le degré de précision du prélèvement et la précision analytique de 0,1 ‰, les valeurs obtenues pour les deux spécimens d'OMO 18 sont très proches. Bien que cela ne soit en aucune manière une

preuve formelle, cela suggérerait que le signal isotopique n'a pas été affecté par la diagenèse, au moins pour ce spécimen. Alternativement, la diagenèse pourrait avoir eu un effet identique sur ces deux spécimens.

d) Variation inter-localité au sein d'un même ensemble stratigraphique

Les unités stratigraphiques F-0, G-8, et L-9 comprennent chacune deux localités dont le nombre de spécimens est supérieur à 3. Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont similaires entre les localités d'une même unité stratigraphique (Fig. 3.6.). En revanche, les spécimens des deux localités de l'unité G-8, OMO 47 et OMO 323, montrent des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ très différentes, qui ne se recoupent pratiquement pas (Fig. 3.6.). La seule valeur partagée est celle du spécimen atypique de la localité OMO 47. Dans l'unité F-0, les spécimens des deux localités présentent des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ presque identiques. Dans l'unité L-9, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ des spécimens de la localité OMO 342 sont peu dispersées, alors qu'elles le sont plus pour les spécimens de la localité OMO K 7, bien que le nombre de spécimens soit plus important pour la première localité. Cette dispersion plus importante des valeurs au sein de la localité OMO K 7 (localité IORE de localisation précise inconnue) relativement à la localité OMO 342 (localité OGRE) pourrait s'expliquer par une moins grande contrainte au moment de la collecte à OMO K 7.

Localité	n	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{18}\text{O}$	$\delta^{18}\text{O}$
		écart-type (‰)	étendue (‰)	écart-type (‰)	étendue (‰)
L 398	4	0,4	0,9	1,6	3,4
OMO 323	5	0,2	0,4	1,0	2,4
OMO 33	5	0,5	1,4	1,4	3,6
OMO 342	5	0,8	2,3	0,5	1,3
OMO 47	8	1,4	4,2	1,8	5,7
OMO 56	3	0,9	1,6	0,3	0,6
OMO 71	8	1,1	3,2	1,0	3,1
OMO K 7	3	0,8	1,6	2,3	4,6

Tableau 3.3. Statistiques de dispersion intra-localité des compositions isotopiques du carbone et de l'oxygène de l'émail des spécimens de *Kolpochoerus* de la formation de Shungura. n = nombre de spécimens. Seules les localités avec plus de trois spécimens ont été retenues.

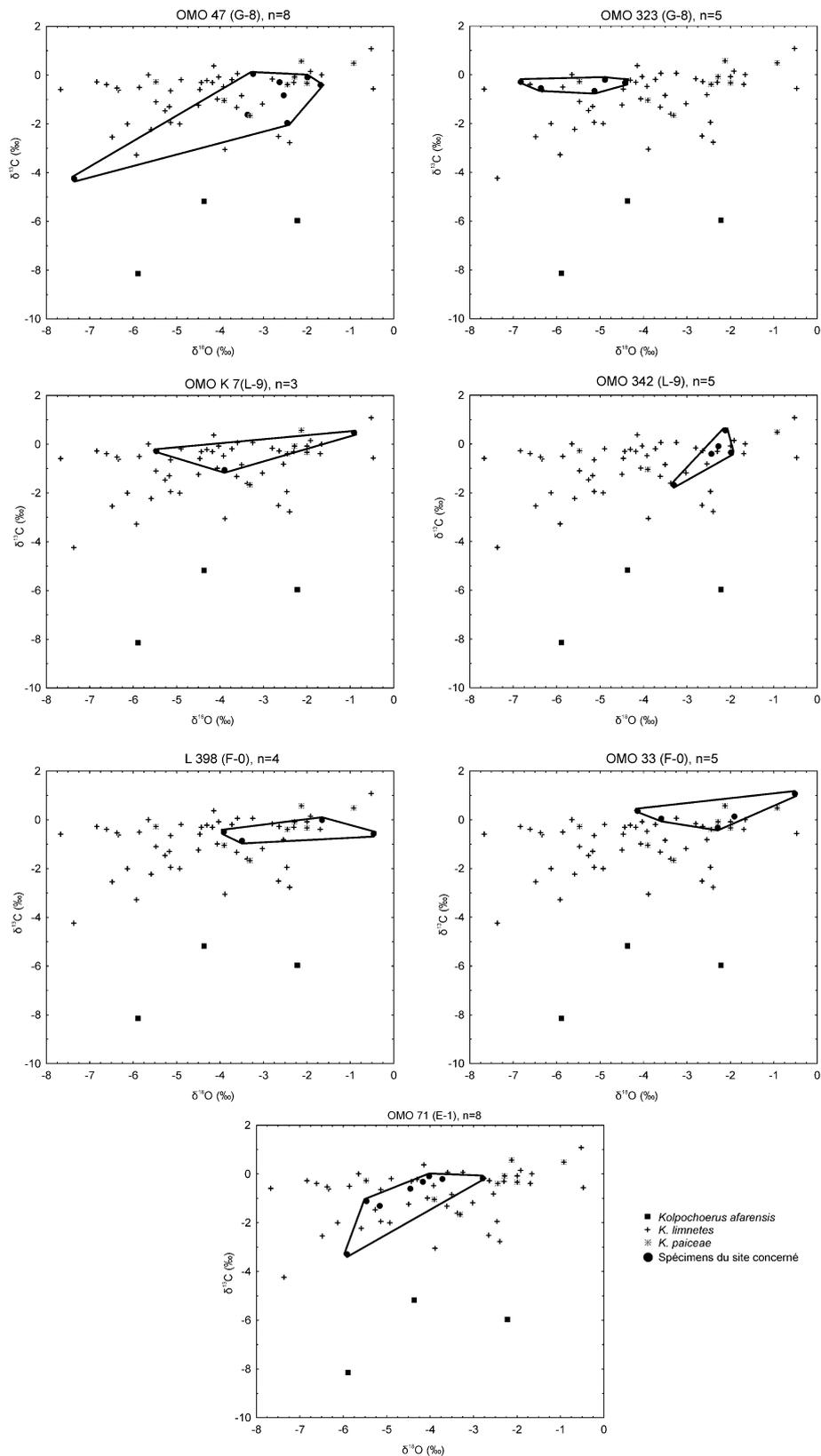


Figure 3.6. Répartition des compositions isotopiques du carbone et de l'oxygène de l'émail des spécimens de *Kolpochoerus* de la formation de Shungura regroupés par localité. n = nombre de spécimens de la localité concernée.

5. Discussion

a) Variations intra-unité et intra-localité du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{18}\text{O}$

Variation de l'oxygène et écologie de *Kolpochoerus*

Les variations importantes de $\delta^{18}\text{O}$ observées au sein des localités sont congruentes avec le mode de vie terrestre de *Kolpochoerus* (Clementz & Koch, 2001 ; Clementz et al., 2008). Elles sont similaires aux variations observées au sein des populations de suinés actuels des genres *Potamochoerus* et *Phacochoerus* (Figs. 3.1. & 3.2.). À l'exception des localités OMO 56 et OMO 342, l'écart-type du $\delta^{18}\text{O}$ est supérieur à 1 ‰. La localité OMO 56 ne comprend que trois spécimens, ce qui trop faible pour estimer précisément l'écart-type d'un échantillon (Clementz & Koch, 2001).

L'écart-type faible du $\delta^{18}\text{O}$ des cinq spécimens de la localité OMO 342 (écart-type = 0,5 ‰) pourrait s'expliquer par le contexte plus lacustre de cette localité : les eaux de lac sont en effet moins variables en composition isotopique de l'oxygène (Cerling et al., 2008). Les valeurs absolues de $\delta^{18}\text{O}$ sont également congruentes avec cette hypothèse puisqu'elles sont supérieures à celles des autres ensembles stratigraphiques (excepté l'unité F-0). Les eaux de lac sont également caractérisées par des compositions isotopiques de l'oxygène enrichies en isotopes lourds ($\delta^{18}\text{O}$ plus élevé) relativement aux eaux de rivière sur lesquelles le phénomène d'évaporation est moins important (Cerling et al., 2008).

Variation du carbone et régime alimentaire de *Kolpochoerus*

Les variations intra-unité et intra-localité faibles du $\delta^{13}\text{C}$ dans l'émail de *Kolpochoerus* pourraient indiquer que leur régime alimentaire était peu varié localement. Une situation analogue est observée chez le genre *Potamochoerus* où certaines populations se nourrissent presque exclusivement d'aliments très abondants dans leur milieu, même si d'autres sources de nourriture sont disponibles (par exemple, la canne à sucre dans Melton et al., 1989). De même, il est possible que l'environnement local était relativement homogène (isotopiquement) en termes de nourritures disponibles.

La faible variation intra-unité et intra-localité du $\delta^{13}\text{C}$ suggère également que les variations saisonnières de régime alimentaire au sein de ces populations de *Kolpochoerus* étaient relativement peu importantes et ne dépassaient pas 1 ‰. En effet, si les variations saisonnières de régime alimentaire étaient importantes, la variation au sein d'un échantillon

fossile (qui représente une condensation d'individus n'ayant pas vécu au même moment) serait vraisemblablement plus grande.

Par exemple, une variation saisonnière de 20 % de plantes C₄ observée par Cerling & Viehl (2004) sur un spécimen actuel d'*Hylochoerus* correspondrait à une variation isotopique d'approximativement 2 ‰. De même, Souron et al. (2012) ont démontré des variations saisonnières importantes (également de l'ordre de 2 ‰) chez un hippopotame actuel. Cette variation étant déduite d'un profil isotopique sérié le long des canines, elle correspond à une estimation minimale et la réelle variation saisonnière était potentiellement deux fois plus importante (Passey et al., 2005a ; Souron et al., 2012).

Un régime alimentaire peu saisonnier isotopiquement peut s'expliquer par un environnement peu saisonnier, ou un régime alimentaire qui ne change pas au cours des saisons, au moins d'un point de vue isotopique. Par exemple, les phacochères actuels ont un régime alimentaire assez saisonnier, avec une consommation beaucoup plus importante de racines de graminées pendant la saison sèche alors qu'ils consomment plutôt la partie aérienne des graminées pendant la saison humide (Vercammen & Mason, 1993 ; Treydte et al., 2006). Comme les racines des graminées présentent des valeurs isotopiques peu différentes du reste de la plante (Hobbie & Werner, 2004 ; Cernusak et al., 2009), la variation isotopique saisonnière devrait être relativement faible (aucune donnée isotopique de l'émail n'a permis de tester les variations saisonnières de régime alimentaire chez les phacochères).

Nombre d'échantillons dans les études paléoécologiques

Les résultats obtenus suggèrent que le nombre de spécimens nécessaires pour quantifier la paléoécologie des suinés fossiles est différent pour les isotopes du carbone et de l'oxygène. Il suffit en effet de quelques spécimens pour obtenir une estimation raisonnable du $\delta^{13}\text{C}$ moyen au sein d'une localité, alors que la variation importante du $\delta^{18}\text{O}$ nécessite d'utiliser un nombre plus important de spécimens pour obtenir des estimations du $\delta^{18}\text{O}$ moyen utilisables pour les interprétations paléoécologiques.

Par exemple, Bedaso et al. (2010) utilisent les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ de la faune entière d'Asbole pour estimer l'aridité d'après l'équation mise au point par Levin et al. (2006). Plus de la moitié des taxons utilisés sont représentés par un ou deux spécimens. La variation intra-localité du $\delta^{18}\text{O}$, si elle est importante, entraîne certainement une incertitude sur le calcul du degré d'aridité.

b) Paléorégimes alimentaires du genre *Kolpochoerus* dans la formation de Shungura

Les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ suggère que les trois spécimens de *Kolpochoerus afarensis* du membre B avaient une alimentation riche en plantes C_3 , ces dernières représentant au moins 50 % du régime alimentaire (Figs. 3.3. & 3.4., Tab. 3.2.). Ces valeurs sont semblables à celles des potamochères actuels (Figs. 3.1. & 3.2. ; Harris & Cerling, 2002). Cela serait congruent avec un régime alimentaire omnivore pour les spécimens de *K. afarensis*.

Tous les spécimens plus récents, appartenant aux espèces *Kolpochoerus limnetes* et *K. paiceae*, présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ qui indiquent des régimes alimentaires dominés par les plantes C_4 , vraisemblablement des graminées. À l'exception des deux spécimens atypiques des unités F-0 et G-8, tous les spécimens consommaient entre 75 % et 100 % de plantes C_4 et présentent des valeurs légèrement inférieures en moyenne à celles des phacochères (Figs. 3.2. & 3.3.). Cela suggère un régime alimentaire de pousseur de graminées C_4 pour ces espèces de *Kolpochoerus* dans la formation de Shungura. La part de plantes C_3 consommée étant légèrement supérieure à celle consommée par les phacochères, le régime alimentaire de ces spécimens de *Kolpochoerus* était peut-être plus varié et versatile.

La légère augmentation du $\delta^{13}\text{C}$ entre les membres C et E de la formation de Shungura correspond à l'augmentation de la part de graminées dans le régime alimentaire de *Kolpochoerus limnetes*. Ce changement correspond potentiellement à une partie de la transition d'un régime alimentaire omnivore C_3/C_4 observé chez *K. afarensis* à un régime alimentaire pousseur typique de *K. limnetes* et *K. paiceae* dans les niveaux plus récents (des membres E à L).

c) Physiologie et habitat du genre *Kolpochoerus* dans la formation de Shungura

Les données isotopiques de l'oxygène ne présentent pas de corrélation particulière avec l'âge géologique ou avec les valeurs du carbone. Elles semblent fluctuer au cours du temps sans montrer de tendance à long terme (Figs. 3.3. & 3.5.).

Le $\delta^{18}\text{O}$ de l'émail de *Kolpochoerus limnetes* est élevé dans les localités de la partie inférieure du membre C, puis il est plus faible dans la partie supérieure du même membre. Il est de nouveau élevé dans l'unité E-1 et encore plus dans l'unité F-0. Dans l'unité G-8, le

$\delta^{18}\text{O}$ est très variable : il est faible dans une localité et élevé dans l'autre. Les spécimens de *K. paiceae* de l'unité L-9 présentent des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ élevées (Fig. 3.5.).

Ces fluctuations pourraient correspondre à des variations liées à la physiologie, au climat et à l'environnement locaux, ou au climat régional. Étant donné les différences marquées entre les deux localités de l'unité G-8, l'hypothèse de variations locales de l'environnement ou du climat semble plus plausible. Les différences de composition isotopique entre eaux de rivière et eaux de lacs peuvent également entrer en jeu comme mentionné ci-dessus (Cerling et al., 2008 ; Harris et al., 2008). Les valeurs plus élevées de $\delta^{18}\text{O}$ des spécimens de la localité OMO 47 par rapport à ceux de la localité OMO 323 (Fig. 3.6.) pourraient correspondre à des périodes plus sèches, des milieux plus secs, ou des animaux s'abreuvant en bords de lacs ou de corps d'eau évaporés (méandres asséchés, mares...). Le contexte géologique des deux localités étant fluviale (Heinzelin, 1983), la première hypothèse me semble plus probable.

Dans les unités F-0 et L-9, les valeurs élevées de $\delta^{18}\text{O}$ correspondent également à des valeurs légèrement plus élevées de $\delta^{13}\text{C}$ (Figs. 3.4. & 3.5.). Cette corrélation serait congruente avec des milieux plus secs et plus ouverts, plus riches en graminées C_4 pendant ces périodes.

Les individus atypiques des localités OMO 47, OMO 342, et OMO 71 présentent tous des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$ nettement plus faibles que celles des autres spécimens des mêmes localités (Fig. 3.6.). Cela pourrait indiquer des individus qui se nourrissent de végétation plus riche en plantes C_3 dans des milieux relativement plus fermés et plus humides que la plupart des individus de la localité, ou des individus utilisant des sources d'eau différentes. L'alimentation reste cependant dominée par les plantes C_4 , indiquant des milieux toujours assez ouverts.

d) Paléoécologie isotopique du genre *Kolpochoerus* au Plio-Pléistocène

La figure 3.7. présente les données isotopiques des différentes espèces de *Kolpochoerus* tirées de la littérature (Bocherens et al., 1996 ; Zazzo et al., 2000 ; Harris & Cerling, 2002 ; Bishop et al., 2006 ; Kingston & Harrison, 2007 ; Levin et al., 2008 ; Plummer et al., 2009 ; White et al., 2009a ; Bedaso et al., 2010 ; Kingston, 2011).

Comparaisons avec les travaux précédents : isotopes du carbone

1) *Kolpochoerus deheinzeli*

Cette espèce, bien que connue dans seulement quelques sites en Afrique, a déjà fait l'objet de deux études de paléoécologie isotopique effectuées sur du matériel de deux zones de recherche situées dans la dépression de l'Afar : les zones d'étude du « Middle Awash » (site d'Aramis) et de Gona (Levin et al., 2008 ; White et al., 2009a).

Les composition isotopiques du carbone varient entre -9,2 ‰ et -3,2 ‰. Ces valeurs indiquent que cette espèce consommait majoritairement des plantes C₃ (pourcentages de plantes C₄ variant entre 12 %-25 % et 57 %-71 % (selon la valeur de ϵ). Ces valeurs sont proches de celles du genre actuel *Potamochoerus* (Harris & Cerling, 2002).

Les spécimens de *Kolpochoerus deheinzeli* analysés à Aramis et à Gona ont livré des rapports isotopiques du carbone similaires dans les deux sites (Fig. 3.7.), indiquant que ces suinés avaient un régime alimentaire omnivore et relativement homogène dans l'Afar.

Tous les spécimens d'Aramis proviennent de la même localité ARA-VP-1, qui couvre une période très courte dans le temps, quelques milliers d'années au plus (WoldeGabriel et al., 2009). La variation du $\delta^{13}\text{C}$ au sein de ce site est importante : l'étendue intra-site est de 6,7 ‰ et l'écart-type est de 2,5 ‰ (d'après les données de White et al., 2009a). Cette variation est beaucoup plus importante que celle observée au sein des localités de la formation de Shungura. Cela semble indiquer une plus grande variété de nourritures disponibles et/ou une plus grande versatilité des comportements alimentaires (incluant des variations saisonnières) chez les individus de *Kolpochoerus deheinzeli*.

Alternativement, cette variation importante pourrait être liée à l'effet de la diagenèse. Cependant, les données globales de la faune de ARA-VP-1 préservent les dichotomies classiques entre les brouteurs ($\delta^{13}\text{C}$ faible de *Deinotherium*) et les pisseurs ($\delta^{13}\text{C}$ élevé des Alcelaphini), et entre les taxons ES ($\delta^{18}\text{O}$ élevé des Giraffidae) et EI ($\delta^{18}\text{O}$ des Hippopotamidae) (White et al., 2009a). Ainsi, les données absolues et relatives des différents groupes semblent indiquer que la diagenèse n'a pas eu d'effet important.

2) *Kolpochoerus afarensis*

En dehors de cette thèse, les seules autres études de paléoécologie isotopique ayant intégré des spécimens de *Kolpochoerus afarensis* sont les travaux de Zazzo et al. (2000) et Kingston (2011) consacrés respectivement aux faunes de Koro Toro au Tchad et de Laetoli

(partie supérieure des « Laetoli Beds ») en Tanzanie. Le nombre total de spécimens analysés est faible (n=9, incluant ceux de la formation de Shungura).

Contrairement aux trois spécimens de la formation de Shungura, les spécimens provenant de Laetoli et de Koro Toro présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ beaucoup plus élevées avec quatre spécimens dont les valeurs sont comprises entre -0,5 ‰ et -2,4 ‰ (Fig. 3.7.). Ces valeurs correspondent à des régimes alimentaires très fortement dominés par les plantes C_4 , avec entre 63 %-76 % et 76 %-89%. Deux autres spécimens présentent des valeurs plus faibles (-4,2 ‰ et -7,7 ‰), similaires à celles des spécimens de la formation de Shungura, et correspondant à des pourcentages de plantes C_4 de 27 %-40 % et 50 %-64 % (Fig. 3.7.).

Ces résultats suggèrent que les spécimens de *Kolpochoerus afarensis* de Koro Toro et Laetoli présentaient des régimes alimentaires plus riches en graminées C_4 que les spécimens de la formation de Shungura. Cependant, les spécimens de Laetoli présentent également des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ d'omnivore, indiquant une plus grande quantité de ressources alimentaires à Laetoli relativement à la formation de Shungura, et en particulier plus de zones d'herbes C_4 .

Notons qu'un spécimen de *Kolpochoerus* provenant du bassin du Turkana et daté à 3,2 Ma est mentionné dans Cerling et al. (2011) comme ayant une valeur de $\delta^{13}\text{C}$ de -1,8 ‰. D'après son âge géologique, ce spécimen pourrait appartenir à l'espèce *K. afarensis*, mais comme les informations précises (taxonomie, provenance) du spécimen ne sont pas indiquées, ce résultat n'est pas exploitable.

3) *Kolpochoerus limnetes / paiceae*

Les précédentes études ayant effectué des analyses isotopiques sur des spécimens de la lignée *Kolpochoerus limnetes / paiceae* concernent les sites d'Anabo Koma à Djibouti (Bocherens et al., 1996), d'Olduvai (Bishop et al., 2006) et Laetoli (Kingston & Harrison, 2007 ; Kingston, 2011) en Tanzanie, de Nachukui et Koobi Fora (Harris & Cerling, 2002) et Kanjera (Bishop et al., 2006) au Kenya. Ces études représentent un total de 22 spécimens qui s'ajoutent aux 57 spécimens de la formation de Shungura analysés dans cette thèse.

Les résultats des études précédentes sont globalement en accord avec ceux de cette étude. Les spécimens de Laetoli (partie supérieure des « Ndolanya Beds ») sont contemporains de ceux du membre C de la formation de Shungura, et leurs compositions isotopiques du carbone sont similaires (Fig. 3.7.). Un spécimen de la formation de Nachukui, potentiellement du même âge géologique (ou un peu plus jeune) présente un $\delta^{13}\text{C}$ nettement plus élevé.

Les spécimens de *Kolpochoerus limnetes* plus récents des formations de Koobi Fora, Nachukui, et Kanjera présentent des valeurs élevées de $\delta^{13}\text{C}$ caractéristiques des pousseurs de graminées (Fig. 3.7.). Leurs valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ sont légèrement plus élevées que celles des spécimens contemporains de la formation de Shungura. Malgré le faible nombre de spécimens, la faible variation au sein des spécimens de la formation de Koobi Fora suggère que ces valeurs sont représentatives de leur site.

Les spécimens d'Olduvai et d'Anabo Koma présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ nettement plus faibles que les spécimens de *Kolpochoerus* contemporains dans le bassin du Turkana (Fig. 3.7.) indiquant des régimes alimentaires composés de 36 %-50 % de plantes C_4 pour l'unique spécimen d'Anabo Koma, et entre 47 %-61 % et 72 %-76 % pour les deux spécimens d'Olduvai. Ces spécimens indiquent donc que la lignée *K. limnetes* avait sans doute un régime alimentaire versatile, et était capable de consommer des plantes C_3 en quantités importantes. Ces résultats sont d'autant plus intrigants que les herbes en C_4 étaient abondantes dans ces sites (Bocherens et al., 1996). Le faible nombre de spécimens ne permet pas de conclure.

4) *Kolpochoerus majus*

La seule étude publiée ayant exploré le régime alimentaire de l'espèce *Kolpochoerus majus* à l'aide d'analyses biogéochimiques est celle de Bedaso et al. (2010) consacrée à la faune d'Asbole, dans la dépression de l'Afar.

Les deux spécimens analysés ont livré des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ de -0,3 ‰ et 0,2 ‰ (Fig. 3.7. ; Bedaso et al., 2010), ce qui équivaut à 77 %-90 % et 80 %-94 % de plantes C_4 dans leurs régimes alimentaires respectifs.

Cette proportion importante de plantes C_4 dans le régime alimentaire de cette espèce est surprenante étant donnée la morphologie simple de ses troisièmes molaires (Bedaso et al., 2010). Cependant, en se basant sur deux spécimens analysés, il est difficile de conclure quant au régime alimentaire de cette espèce. Elle pourrait être omnivore, avec certaines populations consommant une majorité d'herbes C_4 comme c'est le cas chez le genre actuel *Potamochoerus*. Elle pourrait également consommer d'autres types de plantes C_4 , comme par exemple des plantes aquatiques.

Comparaisons avec les travaux précédents : isotopes de l'oxygène

1) *Kolpochoerus deheinzeli*

L'étendue des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ au sein de l'espèce *Kolpochoerus deheinzeli* est de 12 ‰ (Fig. 3.7.). Cette étendue est la plus importante parmi les différentes espèces de *Kolpochoerus* (Fig. 3.7.), et elle est beaucoup plus importante que celle observée au sein des taxons actuels (environ 6 ‰ chez *Phacochoerus*, 3,5 ‰ chez *Potamochoerus*, et 5,5 ‰ chez *Hylochoerus*) (Fig. 3.1. ; Harris & Cerling, 2002).

Cette étendue importante résulte du fait que les échantillons des deux sites étudiés présentent des compositions isotopiques de l'oxygène très différentes. Les spécimens de *Kolpochoerus deheinzeli* d'Aramis ont des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ relativement élevées (comprises entre -4,9 ‰ et 1,8 ‰), comparables à celles des autres espèces de *Kolpochoerus* (Fig. 3.7. ; White et al., 2009a).

Au contraire, les spécimens de *Kolpochoerus deheinzeli* de Gona présentent des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ nettement plus faibles, comprises entre -10,2 ‰ et -3,5 ‰ (Fig. 3.7. ; Levin et al., 2008). Ces valeurs sont les plus faibles au sein des espèces de *Kolpochoerus* (Fig. 3.7.). Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ ne sont pas discutées dans Levin et al. (2008). Le $\delta^{18}\text{O}$ des spécimens de *K. deheinzeli* est très faible relativement à celui de l'espèce contemporaine *Ny. jaegeri* (qui présente lui un régime alimentaire de paisseur C_4).

D'après leur étude des compositions isotopiques du carbone, Levin et al. (2008) concluent que la faune de Gona habitait un environnement relativement ouvert, de type buissonneux ou herbeux, dominé par les graminées C_4 . Les données isotopiques concernant *Kolpochoerus deheinzeli* indiquent cependant un régime alimentaire omnivore C_3/C_4 et un milieu plus humide ou fermé. Les données isotopiques des primates sont également congruentes avec la présence de forêts. Cela suggère que des zones plus fermées de type forestières devaient également être présentes à Gona, même si l'environnement était relativement ouvert en moyenne (Levin et al., 2008).

2) *Kolpochoerus afarensis*

Au sein de l'espèce *Kolpochoerus afarensis*, les spécimens de Laetoli et de Koro Toro présentent des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ plus élevées que celles des spécimens de la formation de Shungura, et similaires à celles des spécimens de *K. limnetes* plus récents (Fig. 3.7.).

Au sein de l'espèce *Kolpochoerus afarensis*, les données disponibles indiquent une corrélation entre le $\delta^{18}\text{O}$ et le $\delta^{13}\text{C}$: quand le $\delta^{18}\text{O}$ est élevé, le $\delta^{13}\text{C}$ l'est aussi, et inversement (Fig. 3.7.). La consommation de graminées C_4 serait plus importante dans les milieux plus secs et plus ouverts. Cela indiquerait un régime omnivore versatile pour cette espèce avec des différences géographiques importantes liées aux environnements locaux.

Koro Toro est considéré comme un milieu ouvert, très riche en graminées C_4 (Zazzo et al., 2000). L'environnement de Laetoli au Pliocène ancien est très variable et comportait différents types de végétation soutenant une faune aux régimes alimentaires très variés (Kingston & Harrison, 2007 ; Kingston, 2011). Il était cependant très pauvre en taxons aquatiques (poissons, crocodiles et hippopotamidés), ce qui indiquerait un milieu relativement pauvre en eau. Les suinés de Laetoli se seraient donc abreuvés dans de petits corps d'eau évaporés, dont le $\delta^{18}\text{O}$ était élevé. Le $\delta^{18}\text{O}$ des spécimens de *K. afarensis* est congruent avec cette hypothèse.

3) *Kolpochoerus limnetes* / *paiceae*

Comme dans la formation de Shungura, les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ dans la formation de Koobi Fora sont plus variables que celles du $\delta^{13}\text{C}$ (Fig. 3.7. ; Harris & Cerling, 2002). Les autres sites ne comprennent pas assez de spécimens pour estimer la variation.

Les spécimens de *Kolpochoerus limnetes* anciens de Laetoli (partie supérieure des « Ndolonya Beds ») et de la formation de Nachukui (membres Lomekwi ou Lokalelei) présentent des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ plus élevées (comprises entre -3,4 ‰ et 0,2 ‰) que celles des spécimens contemporains de la formation de Shungura (membre C, valeurs comprises entre -7,7 ‰ et -2,4 ‰ : Tab. 3.2. ; Fig. 3.7.). Seul un spécimen de Laetoli a une valeur de $\delta^{18}\text{O}$ comprise dans la gamme de valeurs des spécimens de la formation de Shungura.

De même, les spécimens de *Kolpochoerus limnetes* et *K. paiceae* des formations de Koobi Fora, Olduvai et Kanjera présentent des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ en moyenne plus élevées que celles de la formation de Shungura (Fig. 3.7.). L'environnement à Kanjera était ouvert et riches en graminées C_4 (Plummer et al., 2009). De même, les analyses isotopiques des paléosols ont montré que l'environnement était plus ouvert dans les formations de Koobi Fora et Nachukui de part et d'autre du lac Turkana relativement à la formation de Shungura (Cerling et al., 2011 ; Levin et al., 2011). Les données isotopiques de l'oxygène et du carbone des spécimens de *K. limnetes* de la formation de Shungura sont congruentes avec cette hypothèse.

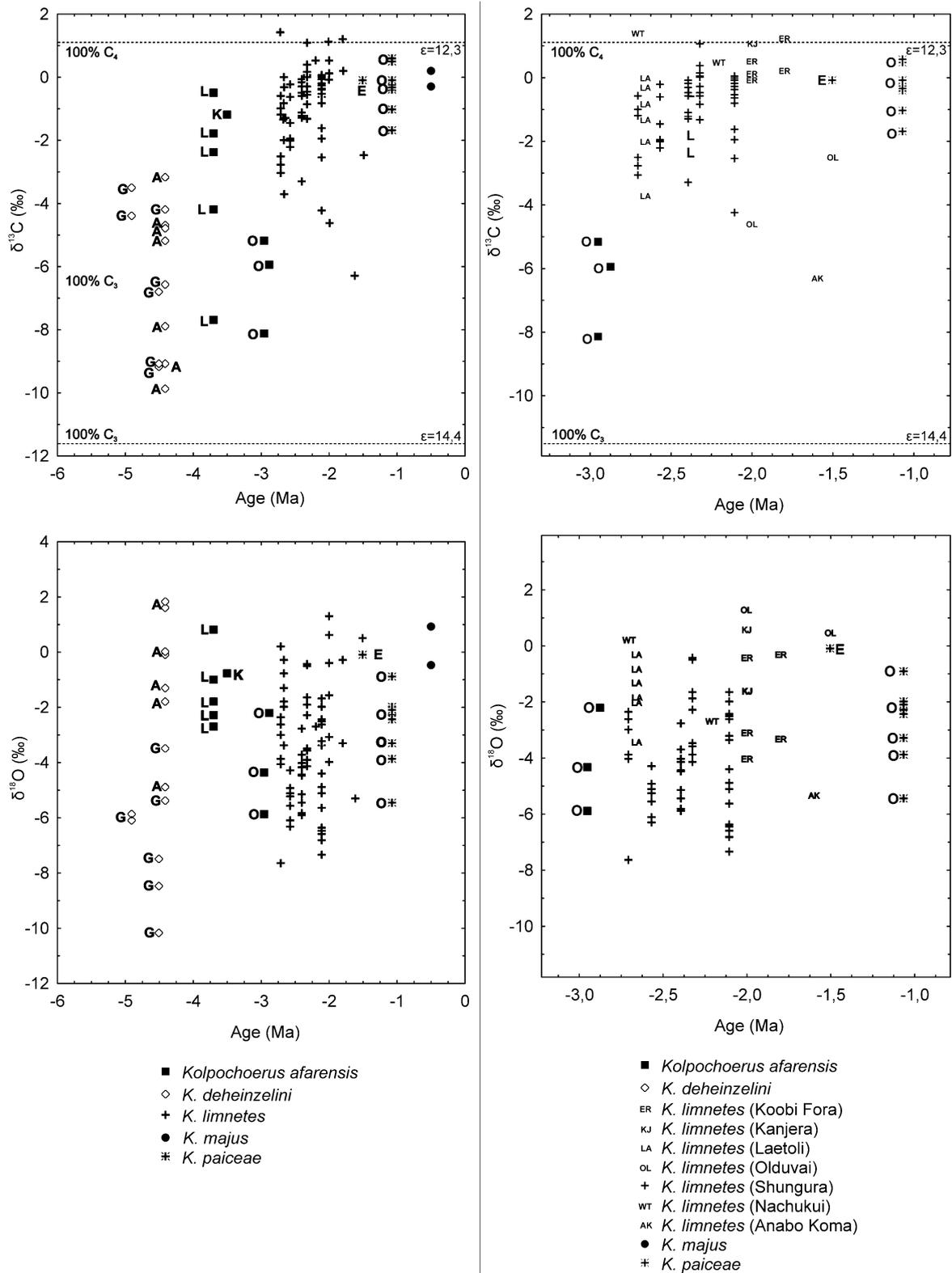


Figure 3.7. Composition isotopique de l'émail des espèces de *Kolpochoerus* en fonction de l'âge géologique. En haut, isotopes stables du carbone. En bas, isotopes stables de l'oxygène. Les graphiques à droite représentent des zooms concentrés sur la lignée *K. limnetes* / *paiceae*. A : Aramis ; G : Gona ; K : Koro Toro ; L : Laetoli ; O : Omo Shungura ; E : Koobi Fora.

Seul le spécimen d'Anabo Koma présente une valeur de $\delta^{18}\text{O}$ faible, mais comprise dans la gamme de valeurs des spécimens de *Kolpochoerus limnetes / paiceae* de la formation de Shungura (Fig. 3.7.). La valeur de $\delta^{18}\text{O}$ de ce spécimen est similaire à celle d'un spécimen d'hippopotamidé du même site, ce qui suggérerait une écologie de type EI (dépendant de l'eau de surface pour boire : Levin et al., 2006). La valeur de $\delta^{18}\text{O}$ est également congruente avec le régime alimentaire riche mixte C_3/C_4 .

4) *Kolpochoerus majus*

Les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ obtenues pour les deux spécimens de *Kolpochoerus majus* à Asbole sont plus élevées que celles des *K. limnetes / paiceae* de la formation de Shungura, et similaires à celles des spécimens de la formation de Koobi Fora (Fig. 3.7.).

Au sein de la faune d'Asbole, ces valeurs sont relativement élevées, ce qui serait congruent avec un régime alimentaire de paaisseur de graminées comme indiqué par les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ (Bedaso et al., 2010).

Ces valeurs sont cependant trop limitées pour nous renseigner sur l'écologie de l'espèce *Kolpochoerus majus*. Elles permettent seulement d'affirmer que au moins localement, cette espèce consommait majoritairement des graminées C_4 . Il n'est pas possible d'écarter l'hypothèse que cette espèce avait globalement un régime alimentaire omnivore similaire à celui du genre actuel *Potamochoerus* ou de l'espèce fossile *K. afarensis*.

III. Synthèse des données isotopiques et morpho-fonctionnelles

1. Paléorégimes alimentaires de *Kolpochoerus* en Afrique orientale

La comparaison des données issues de l'étude de la morphologie aux données isotopiques révèle qu'elles ne sont globalement pas congruentes : les transitions morphologiques importantes ne correspondent pas aux changements de régime alimentaire.

1) Les espèces pliocènes sont de petite taille, leur morphologie dentaire est typique de celle des suinés omnivores. L'anatomie crânio-mandibulaire de *Kolpochoerus afarensis* indique qu'il aurait été un omnivore fouisseur. Les résultats isotopiques sont congruents avec ces conclusions : *K. deheinzeli* et *K. afarensis* présentent des régimes alimentaires variés comportant la gamme de valeur complète entre des alimentations fortement dominées par les

plantes C₃ et celles fortement dominées par les herbes C₄. *Kolpochoerus afarensis* présente des régimes alimentaires très différents selon les sites : il consomme beaucoup de plantes C₄ à Laetoli et à Koro Toro, alors qu'il consomme principalement des plantes C₃ dans la basse vallée de l'Omo. Cela correspond bien au régime alimentaire des potamochères actuels qui sont omnivores et montrent des variations de régime alimentaire importantes selon les zones.

2) Les plus anciens spécimens de la lignée *Kolpochoerus limnetes / paiceae* (datés à environ 2,7 Ma) ont une morphologie crânio-mandibulaire proche de celle de *K. afarensis*, indiquant un régime alimentaire d'omnivore fouisseur. Les troisièmes molaires sont cependant un peu plus complexes, et les valeurs isotopiques sont clairement dominées par les herbes C₄. Le régime alimentaire devient encore plus riche en herbes C₄ entre 2,5 Ma et 2,4 Ma. Entre 2,4 Ma et 1 Ma, le régime alimentaire est très fortement dominé par les herbes C₄, et ce dans la majorité des sites examinés. Quelques spécimens présentent des pourcentages de plantes C₃ un peu plus élevés, indiquant que l'espèce conserve une versatilité quand les conditions le nécessitent (Bishop et al., 2006).

Les données isotopiques ne correspondent pas aux changements morphologiques. La différence importante de régime alimentaire détectée par les isotopes du carbone entre les spécimens de *Kolpochoerus afarensis* et ceux de *K. limnetes* dans la formation de Shungura ne correspond qu'à des différences faibles de morphologie (troisièmes molaires un peu plus allongées et complexes). De même, la transition entre les deux chrono-espèces *K. limnetes* et *K. paiceae* aux environs de 1,6 Ma-1,5 Ma est définie par une augmentation importante de taille corporelle et d'hypsodontie et une réduction des prémolaires, alors que le régime alimentaire ne change pas d'après les données isotopiques.

3) Les données isotopiques sont quasi-absentes pour l'espèce *Kolpochoerus majus*. Les données de deux spécimens d'Asbole indiquent un régime alimentaire dominé par les herbes C₄ (Bedaso et al., 2010). La morphologie dentaire indique cependant un régime omnivore mais avec un comportement de fouissage réduit par rapport à l'ancêtre probable *K. sp. nov. Matabaietu*. En l'absence de données isotopiques plus abondantes, il n'est pas possible de conclure avec certitude quant au régime alimentaire de *K. majus*, qui pourrait être un omnivore ou un pisseur.

Pendant le Pliocène, *Kolpochoerus* était ainsi représenté par des espèces omnivores de petite taille occupant des milieux relativement fermés (*K. deheinzeli* à Aramis et Gona, *K. afarensis* dans la formation de Shungura) ou plus ouverts (*K. afarensis* à Laetoli et Koro Toro). Ces espèces étaient potentiellement en compétition avec les autres taxons

omnivores (hominidés, cercopithecidés, suidés du genre *Nyanzachoerus* ...). Leur capacité à se nourrir d'aliments sous-terrains leur permettait peut-être de réduire cette compétition.

La transition Pliocène-Pléistocène a vu l'émergence de la lignée *Kolpochoerus limnetes / paiceae*, une lignée moins omnivore et plus herbivore, qui devient de plus en plus herbivore pendant le Pléistocène. L'augmentation de taille importante fait de *K. paiceae* un méga-herbivore en compétition avec la guildes de grands bovidés, d'éléphantidés, de périssodactyles, et d'hippopotamidés.

L'autre lignée dominante du Pléistocène, *Kolpochoerus* sp. nov. *Matabaietu / majus*, n'est pas suffisamment connue pour déterminer son environnement et son régime alimentaire.

2. Implications paléoenvironnementales

Les données isotopiques de l'oxygène de l'émail des suinés sont congruentes avec les données de Bedaso et al. (2011) suggérant que les valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ dans les précipitations en Afrique orientale au Plio-Pléistocène étaient nettement plus négatives qu'actuellement.

Les données isotopiques du carbone des espèces *Kolpochoerus afarensis*, *K. limnetes* et *K. paiceae* indiquent que pendant le Pliocène et le Pléistocène, les environnements représentés dans la formation de Shungura étaient plus humides et plus fermés que ceux situés plus au Sud dans les formations kenyanes de Koobi Fora, Nachukui, et Kanjera, et encore plus au Sud à Laetoli et à Olduvai.

Cela est en accord avec les études des abondances de bovidés dans ces sites effectuées par Bobe et al. (2007). En utilisant les proportions des tribus Alcelaphini / Antilopini / Hippotagini sur l'ensemble des Bovidae comme indicateur de l'importance des environnements ouverts et secs, ces auteurs ont conclu que la basse vallée de l'Omo restait significativement plus boisée et humide que les autres parties du bassin du Turkana entre 3,4 Ma et 2 Ma. Vrba (1988) avait déjà obtenu des résultats similaires.

Le $\delta^{13}\text{C}$ des paléosols révèle un schéma similaire, avec des valeurs plus négatives dans la formation de Shungura, correspondant à des environnements plus boisés que ceux des formations de Shungura et Nachukui (Levin et al., 2011).

Les analyses de Bobe et al. (2007) ainsi que celles de Geraads & Coppens (1995) indiquent que la basse vallée de l'Omo était relativement plus sèche et ouverte à partir de 2 Ma. Les analyses isotopiques de *Kolpochoerus* ne montrent cependant pas de différences de part et d'autre de cette date.

Dans la formation de Shungura, la différence de régime alimentaire entre les spécimens de *Kolpochoerus afarensis* datés à 2,9 Ma et ceux de *K. limnetes* datés à 2,7 Ma-2,5 Ma est congruente avec les résultats obtenus sur deux spécimens d'hippopotamidés par Souron et al. (2012). Ces auteurs ont montré qu'un spécimen d'hippopotamidé avait un régime alimentaire dominé par les plantes C₃ à 2,9 Ma alors que l'autre spécimen avait un régime alimentaire dominé par les herbes C₄ à 2,5 Ma. Les différences d'amplitude intradentaire du $\delta^{18}\text{O}$ suggèrent également une saisonnalité plus marquée à 2,5 Ma relativement à 2,9 Ma. D'autres travaux en cours du projet OGRE ont obtenu des résultats similaires sur les bovidés de la formation de Shungura.

Le changement de régime alimentaire mis en évidence entre *Kolpochoerus afarensis* et *K. limnetes* dans la formation de Shungura est synchrone avec le changement climatique majeur lié à la mise en place des glaciations dans l'hémisphère nord coïncidant avec le début d'une tendance générale à l'aridification en Afrique orientale (deMenocal, 2004 ; Maslin & Christensen, 2007).

Les changements synchrones de régime alimentaire dans trois clades d'herbivores différents (suinés, hippopotamidés et bovidés) indiquent que cela pourrait correspondre à un changement de végétation important dans la formation de Shungura. Le découplage entre les transitions morphologiques majeures et les changements isotopiques (également observée chez les hippopotamidés et les bovidés : com. pers. Bibi, Boiserie) indique que l'augmentation de la part des herbes C₄ dans le régime alimentaire des herbivores pourrait indiquer une ouverture du milieu et une augmentation de l'importance de la strate herbeuse plutôt que des changements de comportements alimentaires des herbivores.

Alternativement, cela pourrait correspondre à un remplacement des herbes C₃ par les herbes C₄. Dans ce cas, le changement isotopique ne correspondrait pas à un réel changement de régime alimentaire, mais reflèterait plutôt le changement de végétation dans la formation de Shungura.

La caractérisation de ces changements environnementaux nécessitera une étude plus précise des autres taxons associés dans la formation de Shungura, et surtout des comparaisons plus détaillées avec les faunes des autres sites africains contemporains. D'autres sources de données comme les micro-usures dentaires devront également être explorées.

Troisième partie, deuxième sous-partie

Biogéographie des suinés africains

La reconstruction de l'histoire biogéographique est sans doute une des tâches les plus difficiles pour les paléontologues. En effet, la biogéographie dépend avant tout d'une taxonomie solide et d'une phylogénie bien résolue. Toutes les incertitudes taxonomiques (exprimées en nomenclature ouverte) sont autant d'hypothèses différentes à prendre en compte. Les biais taphonomiques ou de collecte sont également cruciaux. L'absence de preuves n'étant pas équivalent à la preuve de l'absence, il est très difficile de conclure sur les implications de l'absence d'un taxon à un endroit. Le cadre temporel est également très important, et il est rarement d'une précision suffisante, particulièrement dans les régions où les datations radiochronologiques ne sont pas facilement applicables (par exemple, l'essentiel des sites d'Afrique septentrionale et d'Afrique australe).

J'ai donc essayé de distinguer les cas où il n'y a pas de preuves convaincantes de l'absence ou de la présence d'un taxon, et les cas où il est probable que le taxon était absent d'après les données disponibles. Par exemple, si un taxon n'est pas connu dans une région pour une période donnée alors que cette région comprend de nombreux sites qui échantillonnent cette période de temps et que ces sites ont livré de nombreux restes fossiles d'autres vertébrés ou d'autres suinés, je considère que ce taxon était vraisemblablement absent. Il est cependant possible qu'il était présent à une fréquence très faible, et qu'il n'a pas été fossilisé et collecté.

De même, quand peu de sites échantillonnent la période d'intérêt dans une région donnée, ou que ces sites sont très pauvres en fossiles, je considère qu'il n'est pas possible de savoir si le taxon était présent ou absent.

I. Biogéographie du genre *Potamochoerus*

Le genre *Potamochoerus* réunit tous les écueils mentionnés ci-dessus. Sa taxonomie est très mal comprise et sa position phylogénétique est également mal résolue. Du fait de sa préférence pour les milieux fermés, il est sans doute susceptible aux biais de fossilisation. Son histoire biogéographique est donc la plus hypothétique.

Le genre *Potamochoerus* a été souvent signalé dans les sites néogènes eurasiatiques et africains (Cooke, 1978b ; Harris & White, 1979 ; Harris & Liu, 2007 ; Arribas & Garrido, 2008 ; Bishop, 2010 ; Made, 2011). Je considère que la plupart des restes attribués au genre *Potamochoerus* sont probablement invalides. Ces restes, essentiellement des spécimens gnatho-dentaires fragmentaires, sont généralement attribués au genre *Potamochoerus* uniquement en raison de leur aspect morphologique primitif. Made (2011) est arrivé aux mêmes conclusions en examinant le registre fossile eurasiatique. Toutefois, à la différence de Made (2011), je considère probable la validité de l'espèce pléistocène *Po. magnus* provenant du site de Fonelas P-1 daté à 2 Ma (Arribas & Garrido, 2008 ; Arribas et al., 2009). Arribas & Garrido (2008) suggèrent que l'espèce *Potamochoerus magnus* dérive des potamochères africains. Deux scénarios biogéographiques sont possibles.

1) L'ancêtre commun au *Potamochoerus* et aux autres suinés africains (*Kolpochoerus*, *Hylochoerus*, *Metridiochoerus* et *Phacochoerus*) s'est dispersé d'Eurasie vers l'Afrique sans doute entre le Miocène récent et le Pliocène ancien, puis cet a évolué sur place ultérieurement pour donner tous ces genres. Le genre *Potamochoerus* évolue en Afrique puis se disperse avant 2 Ma vers l'Eurasie pour donner l'espèce *Po. magnus*. L'absence de fossiles anciens de *Potamochoerus* en Afrique s'expliquerait par des biais taphonomiques ou écologiques. Ce genre était peut-être restreint à des zones très fermées dans des régions d'Afrique pauvres en gisements fossilifères comme l'Afrique occidentale. Les potamochères ont peut-être également été exclus écologiquement d'Afrique orientale par les espèces de *Kolpochoerus* de taille et d'écologies similaires (par exemple, *K. deheinzeli* ou *K. afarensis*).

2) La divergence phylogénétique entre *Potamochoerus* et les autres genres africains a eu lieu en Eurasie. L'ancêtre commun aux genres *Kolpochoerus* et *Metridiochoerus* s'est ensuite dispersé vers l'Afrique où il s'est diversifié. Le genre *Potamochoerus* est resté en Eurasie, où il a notamment engendré l'espèce *Po. magnus*, puis tardivement, pendant le Pléistocène, il s'est dispersé d'Eurasie vers l'Afrique pour donner les espèces de potamochères actuelles. Cela expliquerait l'absence de fossiles anciens dans les gisements d'Afrique orientale, à part dans des niveaux récents du Pléistocène.

La position phylogénétique basale du genre *Potamochoerus* au sein des suinés africains (cette étude ; Gongora et al., 2011) et sa position en groupe-frère du clade unissant les genres actuels *Phacochoerus* et *Hylochoerus* (Gongora et al., 2011) suggèrent cependant que le scénario impliquant une seule dispersion d'Eurasie vers l'Afrique des suinés africains est plus plausible (hypothèse 1).

II. Biogéographie du clade *Metridiochoerus-Phacochoerus*

Les plus anciens fossiles de *Metridiochoerus* connus en Afrique orientale datent de 3,4 Ma et proviennent des formations d'Usno en Éthiopie et de Nachukui au Kenya (White et al., 2006a). En Afrique australe, le genre *Potamochoeroides* qui appartient très vraisemblablement au genre *Metridiochoerus* (Cooke, 2005) est connu par des restes assez complets dans le site de Makapansgat, qui n'est pas précisément daté (son âge est estimé entre 3 Ma et 2,6 Ma : Herries et al., 2010). Différents auteurs suggèrent que l'origine du genre *Metridiochoerus* est eurasiatique (White et al., 2006a ; Made, 2011 ; Pickford, 2012). Cependant, aucun taxon eurasiatique n'a encore été identifié comme un ancêtre plausible.

La morphologie et la taille peu différentes des troisièmes molaires des plus anciens *Metridiochoerus* sont peu différentes de celles des spécimens anciens de *Kolpochoerus*. Jusqu'à l'étude de White et al. (2006a), les spécimens de *Metridiochoerus* d'Usno étaient notamment attribués au genre *Kolpochoerus*. Cela pourrait indiquer que ces deux genres ont divergé en Afrique pendant le Pliocène ancien à partir d'une forme ancienne d'un suiné appartenant peut-être aux formes anciennes de *Kolpochoerus* (*K. deheinzeli* ou *K. millensis*).

Les études de paléoécologie semblent indiquer que les différentes espèces du genre *Metridiochoerus* sont des pousseurs de graminées en C₄ qui habitent des milieux plutôt ouverts et sont peu dépendants de l'eau, de manière analogue au genre apparenté *Phacochoerus* (Harris & Cerling, 2002 ; Sponheimer & Lee-Thorp, 2009).

D'après la répartition géographique du clade *Metridiochoerus-Phacochoerus*, il est clair que ses espèces avaient des capacités de dispersion importantes : 1) *M. andrewsi* et *M. modestus* sont connus en Afrique orientale et Afrique australe ; 2) *M. compactus* est connu en Afrique orientale, Afrique australe et Afrique septentrionale) ; 3) *Potamochoeroides shawi* (ou *M. shawi*) n'est connu qu'en Afrique australe, mais il est potentiellement conspécifique avec *M. andrewsi* ; 4) "*Kolpochoerus*" *phacochoeroides* et "*K.*" *falconeri* sont respectivement connus en Afrique septentrionale et en Eurasie (Inde, Pakistan), mais leurs relations avec les autres espèces sont inconnues, et un examen détaillé révélera peut-être qu'ils sont conspécifiques avec d'autres espèces du clade *Metridiochoerus-Phacochoerus* ; 5) *Phacochoerus* est présent dans toutes les régions d'Afrique dès le Pléistocène moyen et même au Proche-Orient (Bate, 1934).

Cette large distribution géographique des différentes espèces de ce clade indique qu'il devait exister des environnements ouverts riches en graminées C₄ qui ont permis la dispersion

de ces espèces dans toutes les régions d'Afrique, et même en Eurasie, pendant le Pliocène-Pléistocène.

III. Biogéographie du clade *Kolpochoerus-Hylochoerus*

La figure 3.8. présente les répartitions stratigraphiques des différentes espèces de *Kolpochoerus* selon les grands ensembles géographiques. Les échanges et les dispersions potentielles entre régions sont indiqués. Le registre fossile du genre en Afrique orientale est représenté sur la figure 3.9.

Les plus anciens fossiles du genre *Kolpochoerus* datent d'environ 5,5 Ma-5 Ma (Brunet & White, 2001). Étant donné que plusieurs sites du Miocène terminal ont livré des faunes riches et abondantes en Afrique, il est plausible que cette date représente réellement la date de dispersion de *Kolpochoerus* d'Eurasie vers l'Afrique.

Au Pliocène, le genre *Kolpochoerus* est représentée par la lignée *K. deheinzeli* / *millensis* / *afarensis* (Cooke, 1978a ; Brunet & White, 2001 ; Haile-Selassie & Simpson, 2012), et la petite espèce très rare *K. cookei* qui n'est connue pour l'instant que dans la formation de Shungura (Brunet & White, 2001).

Toutes ces espèces sont de relativement petite taille (la plus grosse *Kolpochoerus afarensis* est de la taille d'un potamochère actuel). Leur morphologie dentaire et les études de biogéochimie isotopique indiquent que *K. deheinzeli* et *K. afarensis* étaient des espèces omnivores consommant principalement des plantes en C₃, mais avec une part non négligeable de plantes C₄. Par leur taille et leur régime alimentaire, ces espèces devaient occuper les niches écologiques des potamochères actuels.

Kolpochoerus deheinzeli et *K. afarensis* sont connus à la fois en Afrique orientale et en Afrique centrale (Brunet et al., 1995 ; Brunet & White, 2001 ; Haile-Selassie & Simpson, 2012). Cela indique que des zones de dispersion contenant des environnements relativement fermés existaient entre ces deux régions pendant le Pliocène. Ces espèces ne sont pas connues en Afrique australe et en Afrique septentrionale, mais les sites d'âge compatible sont très rares dans ces régions.

À la fin du Pliocène, proche de la limite Pliocène-Pléistocène (datée à environ 2,6 Ma), l'espèce *Kolpochoerus afarensis* engendre les deux grands clades de *Kolpochoerus* qui sont fréquents pendant le Pléistocène : 1) la lignée *K. limnetes* / *paiceae* ; 2) les suinés

bunolophodontes avec la lignée *K. sp. nov. Matabaietu / majus* et le genre *Hylochoerus* qui dérive de *K. majus*.

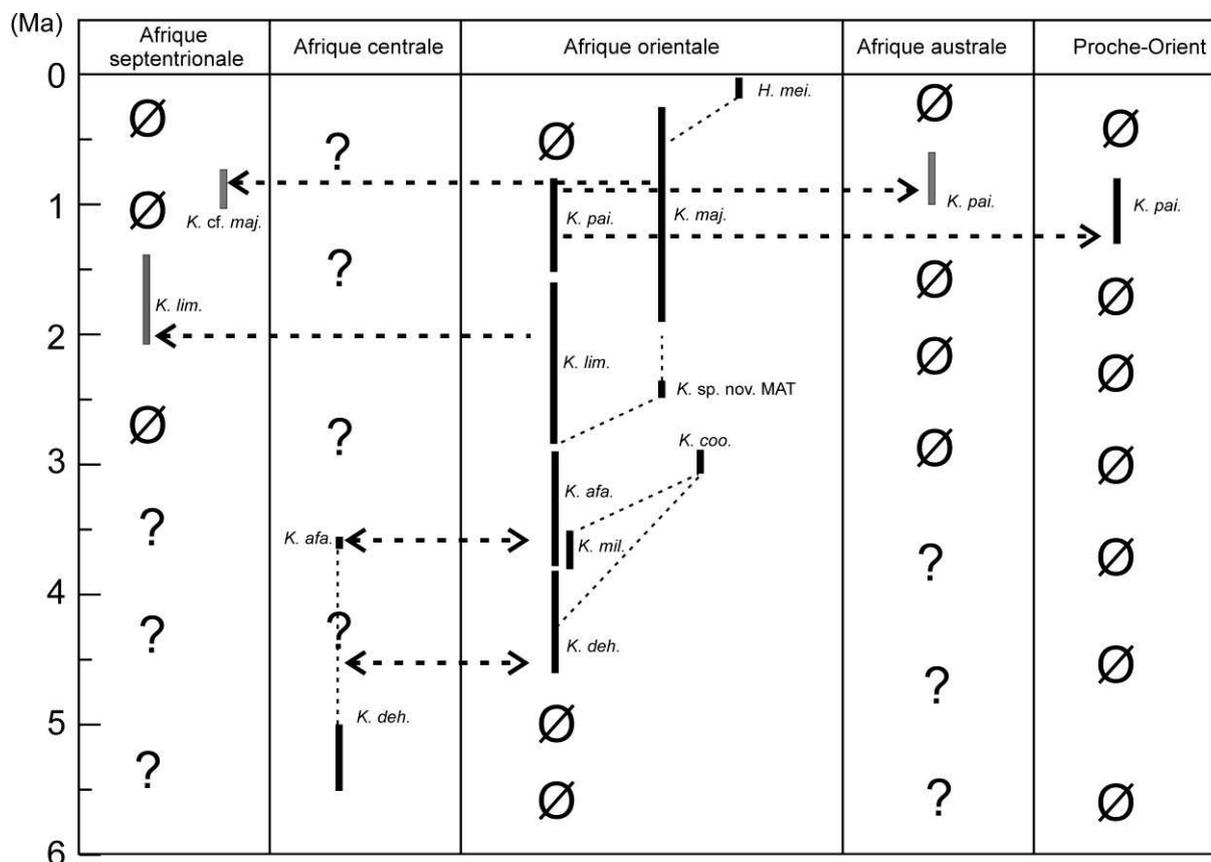


Figure 3.8. Répartition stratigraphique des espèces du clade *Kolpochoerus-Hylochoerus*. Les barres en noir représentent les répartitions stratigraphiques soutenues par des datations radiochronologiques, et les barres en gris représentent celles soutenues uniquement par des datations biochronologiques. Les tirets indiquent les relations phylogénétiques probables. Les flèches indiquent les dispersions. ? : peu ou pas de données disponibles, impossibilité de trancher quant à la présence ou l'absence d'un taxon. Ø : nombreuses données paléontologiques disponibles, véritable absence des taxons. *K. afa.* : *K. afarensis*. *K. deh.* : *K. deheinzeleni*. *K. lim.* : *K. limnetes*. *K. pai.* : *K. paiceae*. *K. maj.* : *K. majus*. *K. cf. maj.* : *K. cf. majus*. *K. coo.* : *K. cookei*. *K. sp. nov. MAT* : *K. sp. nov. Matabaietu*. *H. mei.* : *Hylochoerus meinertzhageni*.

Entre 2,9 Ma et 0,6 Ma, la lignée *Kolpochoerus limnetes / paiceae* s'adapte progressivement à un régime alimentaire de plus en plus paisseur (Harris & White, 1979 ; Kullmer, 1999 ; Harris & Cerling, 2002) : leur taille corporelle augmente et leur morphologie dentaire est de mieux en mieux adaptée à la consommation d'herbes. Vers 1,6 Ma, un saut morphologique permet de distinguer *K. paiceae* de sa chrono-espèce ancestrale *K. limnetes* : l'hypsodontie augmente rapidement, et l'émail devient rugueux et couvert de ciment. Les analyses isotopiques ne décèlent cependant pas de différences de régime alimentaire entre les

deux chrono-espèces. Il est possible que cette augmentation d'hypsodontie chez *K. paiceae* représente seulement une spécialisation plus poussée à un régime alimentaire de paisseur.

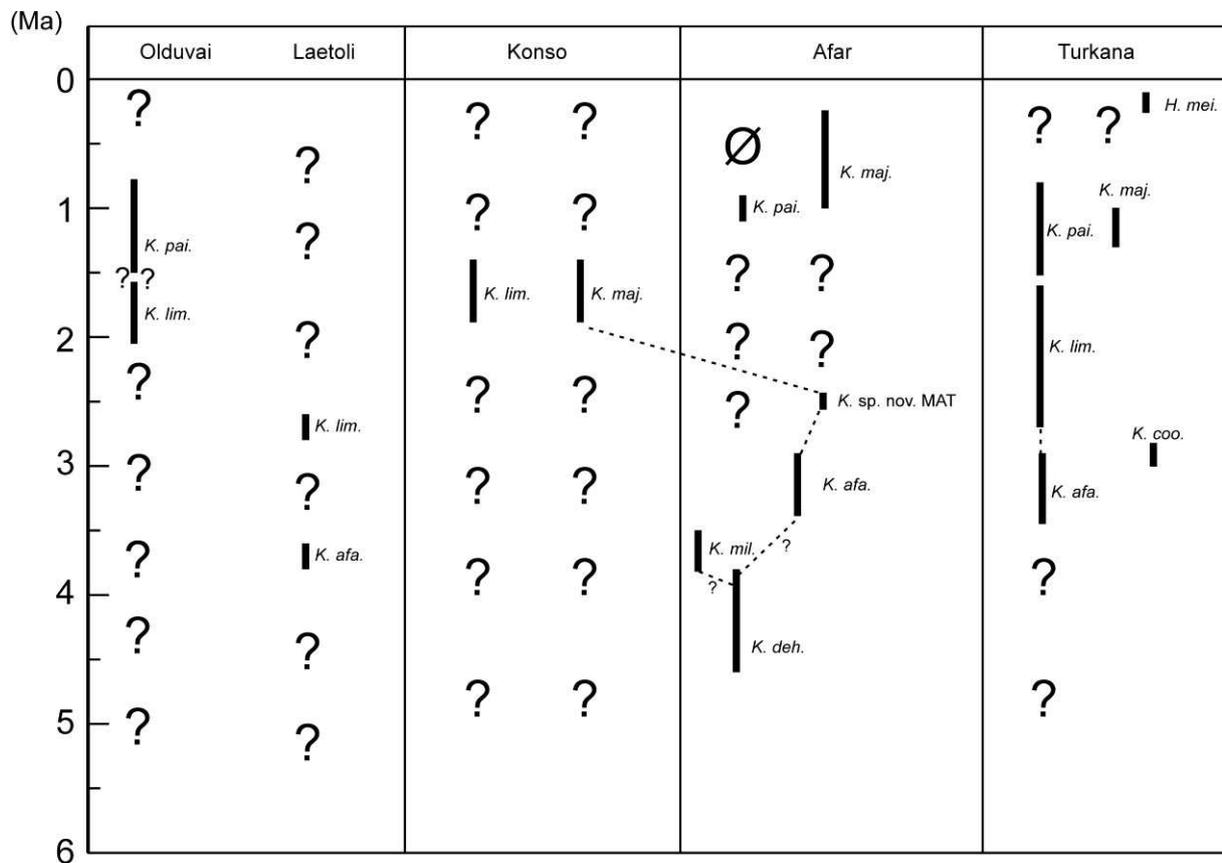


Figure 3.9. Répartition stratigraphiques des espèces du clade *Kolpochoerus-Hylochoerus* en Afrique orientale. Même légende que la figure 3.8.

Ces deux espèces sont très abondantes en Afrique orientale. *Kolpochoerus limnetes* est présent en Afrique septentrionale mais il y est relativement rare. Cette espèce n'est pas connue en Afrique centrale et en Afrique australe, mais il existe peu de sites d'âge compatible dans ces régions. *Kolpochoerus paiceae* est également présent en Afrique australe et au Proche-Orient, témoignant de la seule dispersion d'Afrique vers l'Eurasie d'une espèce de *Kolpochoerus*.

Bien que les sites pléistocènes d'âge compatible avec *Kolpochoerus paiceae* soient relativement nombreux en Afrique septentrionale, cette espèce n'y a jamais été signalée, contrairement à *Metridiochoerus compactus*, une autre espèce de grande taille à régime alimentaire de paisseur (Geraads, 2010, 2012). Les résultats isotopiques indiquent que les espèces de *Kolpochoerus* sont plus dépendantes de l'eau de surface que les espèces de *Metridiochoerus* (Harris & Cerling, 2002). L'espèce *K. paiceae* nécessite donc peut-être à la fois des milieux ouverts et suffisamment riches en cours d'eau ou lacs. Cela pourrait indiquer

la présence de milieux ouverts plus secs entre l'Afrique orientale et l'Afrique septentrionale, d'où l'effet filtrant sur *K. paiceae* mais pas sur *M. compactus*, une espèce plus adaptée à des milieux secs.

La dispersion de *Kolpochoerus paiceae* d'Afrique vers le Proche-Orient a potentiellement été effectuée à partir d'Afrique orientale, ce qui indiquerait la présence de milieux ouverts et suffisamment riches en eaux entre ces deux régions aux environs de 1,6-1,2 Ma (âge d'Ubeidiya, Belmaker, 2006). L'espèce *K. paiceae* s'est maintenue pendant plusieurs centaines de milliers d'années au Proche-Orient (elle est présente dans la carrière d'Evron, datée à environ 1 Ma-0,78 Ma : Ron et al., 2003), ce qui prouve la présence d'environnements favorables. Elle n'est cependant pas connue dans d'autres sites eurasiatiques, ce qui étant donné sa morphologie dentaire très particulière et facilement reconnaissable, suggère qu'elle n'a jamais réussi à se disperser plus loin en Eurasie.

Le clade des suinés buno-lophodontes est le seul clade qui semble restreint à une région particulière : les espèces *Kolpochoerus* sp. nov. Matabaietu et *K. majus* ne sont connues avec certitude qu'en Afrique orientale (Geraads et al., 2004a ; Gilbert, 2008). Les quelques restes de *Kolpochoerus* de la carrière Thomas au Maroc pourraient cependant représenter l'espèce *K. majus* (Sahnouni & Made, 2009). L'absence de *K. majus* en Afrique australe alors que de nombreux sites d'âge compatible existent semblent indiquer que cette espèce ne s'y est jamais dispersée.

La répartition des espèces de *Kolpochoerus* en Afrique orientale pendant le Pléistocène peut renseigner sur les dispersions entre bassins géologiques. *Kolpochoerus majus* et *K. limnetes / paiceae* présentent des répartitions totalement différentes : *K. majus* est abondant dans l'Arfar (Middle Awash, Asbole), Konso, et à Olduvai, alors qu'il est très rare dans le bassin du Turkana (Suwa et al., 2003). Au contraire, *K. limnetes / paiceae* est très abondant dans le bassin du Turkana et elle est plus rare dans le Middle Awash, à Konso, et à Olduvai (Suwa et al., 2003 ; Gilbert, 2008).

Ces abondances opposées pourraient s'expliquer soit par un facteur écologique, soit par une barrière biogéographique. Les deux lignées pourraient avoir des écologies très différentes et habiter des environnements qui ne se trouvent pas dans les mêmes zones géographiques. Il semble clair que *K. limnetes / paiceae* occupait des milieux ouverts et herbeux. L'écologie de *K. majus* est moins bien comprise mais la présence de cette espèce uniquement en Afrique orientale pourrait témoigner de capacités de dispersion restreintes, potentiellement liées à une écologie spécialisée. Les gisements où *K. majus* est abondant présentent des environnements variés, plutôt ouverts mais avec également des espèces de

milieux fermés (Suwa et al., 2003 ; Gilbert, 2008 ; Bedaso et al., 2010). Il n'est donc pas possible de préciser l'écologie de cette espèce.

Alternativement, il est possible que ces abondances opposées soient le résultat d'une séparation biogéographique qui filtre les dispersions entre les bassins. Par exemple, Konso présente de manière générale beaucoup de différences avec les faunes du bassin du Turkana pourtant très proches géographiquement (Suwa et al., 2003). Des roches volcaniques déposées en quantités très importantes entre Konso et le lac Turkana pourraient avoir formé une barrière biogéographique filtrant les dispersions des mammifères entre ces deux bassins (Bruhn et al., 2011).

IV. Bilan sur l'histoire biogéographique des suinés africains

1. Dispersions intra-continentales

La plus grande diversité spécifique au sein des clades *Kolpochoerus-Hylochoerus* et *Metridiochoerus-Phacochoerus* est observée en Afrique orientale. Il est donc tentant d'identifier cette région comme le centre de diversification et d'origine des dispersions pléistocènes, par exemple pour le genre *Kolpochoerus* : 1) *K. limnetes* d'Afrique orientale vers l'Afrique septentrionale ; 2) *K. paiceae* d'Afrique orientale vers l'Afrique australe et vers le Proche-Orient. Cependant, l'interprétation du sens des dispersions est très dépendante de la complétude du registre fossile, et sur ce point-là, l'Afrique orientale est la région qui a livré le plus de fossiles. Toutefois, la transition anagénétique dans la lignée *Kolpochoerus limnetes* / *paiceae* est bien documentée en Afrique orientale, ce qui suggère que cette transition a eu lieu dans cette région.

2. Abondance des suinés et relations avec les tétraconodontinés

Pendant le Pliocène, les suinés des genres *Kolpochoerus* et *Metridiochoerus* sont relativement rares par rapport aux tétraconodontinés (Cooke, 1978b ; Harris & White, 1979 ; Harris, 1987 ; Kullmer, 1999). Ces derniers sont de plus grande taille et exploitent des ressources de milieux ouverts plus tôt que les suinés (Harris & Cerling, 2002).

À la fin du Pliocène et au début du Pléistocène, le genre *Metridiochoerus* est plus rare que le genre *Kolpochoerus*. Bien qu'ils soient de morphologie dentaire globalement similaire,

les études paléoécologiques suggèrent que le genre *Metridiochoerus* a consommé des herbes C₄ plus tôt que le genre *Kolpochoerus* (Sponheimer & Lee-Thorp, 2009).

Au cours du Pléistocène, les suinés augmentent fortement de taille. Le genre *Metridiochoerus* donne des espèces de petite taille comme *M. modestus* et les espèces de *Phacochoerus*, et des espèces de plus grande taille comme *M. andrewsi*, *M. hopwoodi* et surtout *M. compactus* (Harris & White, 1979 ; Bishop, 2010). Le genre *Kolpochoerus* donne les espèces de grande taille *K. majus*, *K. limnetes* et surtout *K. paiceae* (Harris & White, 1979 ; Bishop, 2010). L'extinction des tétraconodontinés pisseurs pendant le Pléistocène correspond globalement avec l'avènement des suinés pisseurs de grande taille : *M. compactus* et *K. paiceae* apparaissent vers 1,6 Ma (White, 1995 ; cette étude), alors que les derniers tétraconodontinés sont représentés par l'espèce *Notochoerus clarki* il y a environ 1,8 Ma (White & Suwa, 2004). Comme souvent dans ces cas-là, il est difficile de savoir s'il y a eu compétition entre ces genres ou remplissage de niches vides après l'extinction de *Notochoerus*.

3. Comparaison de l'histoire biogéographique avec les datations moléculaires

Les datations moléculaires obtenues par Gongora et al. (2011) ont été données dans l'introduction. Ces dates ne correspondent pas bien avec le registre fossile tel qu'il est connu.

La séparation entre le clade eurasiatique du genre *Sus* et le clade des suinés africains aurait eu lieu entre 14,57 Ma et 7,21 Ma, vraisemblablement en Eurasie. Étant donné le peu de certitudes concernant le registre fossile des genres *Sus* et *Potamochoerus* en Eurasie, il est très difficile d'évaluer la plausibilité des dates proposées.

La divergence basale au sein des suinés africains entre le genre *Potamochoerus* et le clade (*Hylochoerus*, *Phacochoerus*) aurait eu lieu entre 11,87 Ma et 5,6 Ma (Gongora et al., 2011). Cette date suggère que cette divergence a eu lieu en Eurasie. Cependant, aucun ancêtre potentiel des suinés africains n'étant identifié en Eurasie à cette période, les dates sont encore une fois impossibles à évaluer.

La divergence entre les genres actuels *Hylochoerus* et *Phacochoerus* aurait eu lieu entre 10,49 Ma et 4,84 Ma (Gongora et al., 2011). Dans la phylogénie obtenue dans la deuxième partie, cette divergence devrait correspondre à celle entre les clades *Kolpochoerus-Hylochoerus* et *Metridiochoerus-Phacochoerus*. Si cette divergence a eu lieu avant 6 Ma, elle a probablement eu lieu en Eurasie, et les genres *Kolpochoerus* et *Metridiochoerus* se sont dispersés vers l'Afrique en deux épisodes séparés (le premier vers 5,5 Ma, le second peut-être

plus tard vers 4 Ma). Cela supposerait trois dispersions d'Eurasie vers l'Afrique dans l'histoire évolutive des suinés (*Potamochoerus*, *Kolpochoerus* et *Metridiochoerus*). Cela semble improbable que parmi toutes les formes fossiles de suinés eurasiatiques, seules ces trois formes phylogénétiquement proches aient pu se disperser vers l'Afrique, et ce en trois épisodes distincts. Une divergence entre les clades *Kolpochoerus-Hylochoerus* et *Metridiochoerus-Phacochoerus* en Afrique semble plus parcimonieuse.

La divergence entre les deux espèces actuelles de *Potamochoerus* est estimée entre 4,78 Ma et 0,18 Ma (Gongora et al., 2011). Étant donné les similarités morphologiques et écologiques de ces deux espèces et leur répartition géographique présentant une large zone de contact, il semble plus probable que leur séparation se soit effectuée en Afrique assez récemment, donc plus proche de 0,18 Ma.

Enfin, la divergence entre les deux espèces actuelles de *Phacochoerus* est estimée entre 8,63 Ma et 2,89 Ma (Gongora et al., 2011). La date la plus ancienne suggèrerait une séparation en Eurasie plusieurs millions d'années avant que le genre *Metridiochoerus* n'apparaisse en Afrique et semble donc très improbable. La date la plus récente serait compatible avec les plus anciens fossiles de *Phacochoerus* du membre C de la formation de Shungura. Cependant, il est probable que ces fossiles représentent des contaminations de couches plus récentes (White, 1995). Les fossiles de *Phacochoerus* les plus anciens et indiscutables seraient ceux du membre Daka de la formation de Bouri datés à 1 Ma (Gilbert, 2008). Dans ce cas, même la date de divergence la plus récente serait trop ancienne de presque deux millions d'années.

La précision de ces estimations est très faible et comprennent des dates très éloignées dans le temps. Elles ont été obtenues à partir de modèles probabilistes utilisant de nombreux paramètres dont certains sont totalement inconnus (Gongora et al., 2011). Sans une meilleure connaissance du registre fossile africain et eurasiatique, ces datations moléculaires ne sont toujours pas testables, et n'apportent pas d'informations supplémentaires utiles pour la compréhension de l'histoire évolutive des suinés africains.

4. Extinctions pléistocènes des suinés

Les suinés pisseurs de grande taille tels que *Kolpochoerus paiceae* et *Metridiochoerus compactus* se sont éteints aux environ de 0,8 Ma (White, 1995). L'espèce *K. majus* s'est éteinte beaucoup plus tard, à la fin du Pléistocène, sans doute après 0,25 Ma (l'âge des spécimens les plus récents décrits dans ce travail). Les cinq espèces actuelles présentent

un dimorphisme sexuel réduit par rapport aux espèces fossiles, surtout celles du Pléistocène, comme par exemple, *Kolpochoerus majus* et *K. paiceae*.

Cela rappelle la situation observée chez les tayassuidés américains. Wright (1993) a également montré que de nombreuses espèces fossiles étaient caractérisées par un dimorphisme sexuel très important, s'exprimant de la même manière que chez les suinés, par l'expansion latérale des arcades zygomatiques. Les quelques espèces de tayassuidés actuels (trois ou quatre : Roosmalen et al., 2006 ; Meijaard et al., 2011) présentent toutes des dimorphismes sexuels très réduits par rapport aux espèces fossiles (Wright, 1993). Comme dans le cas de *K. majus*, certaines espèces se sont éteintes récemment à la fin du Pléistocène (Gasparini, 2012).

Les extinctions d'espèces à fort dimorphisme sexuel et la survie de quelques espèces de plus petite taille et à dimorphisme sexuel réduit dans deux clades différents dans deux régions du monde différentes devrait amener à considérer quels facteurs pourraient entraîner ce phénomène. Sans aucun doute, l'action anthropique est un des facteurs potentiellement importants. Le seul suiné africain actuel de grande taille, l'hylochère, est d'ailleurs limité à des milieux peu fréquentés par l'homme (d'Huart, 1978).

**CONCLUSIONS
ET
PERSPECTIVES**

Conclusions et perspectives

Ce travail avait pour objectif d'explorer le potentiel du genre *Kolpochoerus* en vue d'améliorer sa contribution à la compréhension du contexte de l'évolution humaine au Plio-Pléistocène en Afrique.

Les données inédites présentées dans cette thèse et les méthodologies originales utilisées ont contribué à une meilleure connaissance de l'histoire évolutive du genre *Kolpochoerus*, et de manière plus générale des suinés africains.

Ce travail constitue une base solide aux futures études. Des éléments de réponse aux questions posées dans l'introduction ont été apportés, mais les questions soulevées sont nombreuses et les perspectives sont multiples.

I. Conclusions

1. Variation morphologique chez les suinés actuels et implications taxonomiques

Cette étude est la première à avoir appliqué les techniques de morphométrie géométrique aux suinés africains actuels. D'un point de vue méthodologique, la répétabilité des superpositions Procrustes de points homologues est excellente, en particulier sur le crâne (elle est sans doute en partie dépendante du nombre de points homologues utilisés).

De manière générale, la morphologie crânio-mandibulaire reflète bien la taxonomie, malgré une variation intra-spécifique importante dans chaque taxon. J'ai notamment pu caractériser les différences morphologiques (taille et forme) entre les deux espèces de *Potamochoerus* et les deux espèces de *Phacochoerus*.

Les schémas de variation sont assez différents entre les trois genres actuels. Les potamochères sont peu sexuellement dimorphiques relativement aux deux autres genres. Le genre *Phacochoerus* est très sexuellement dimorphique au niveau de la forme et de la taille alors que le genre *Hylochoerus* est surtout sexuellement dimorphique au niveau de la forme. Le dimorphisme sexuel est observable non seulement au niveau des canines et des zygomatiques, mais également sur la forme et la taille globales crânio-mandibulaires.

Les comparaisons des trajectoires ontogénétiques ont mis en évidence une séparation des phacochères dès les stades ontogénétiques précoces. Les comparaisons entre les

différentes classes d'âge et les sexes au sein des genres *Potamochoerus* et *Phacochoerus* ont révélé que les phénomènes d'hétérochronies du développement sont responsables des différences observées à la fois aux niveaux intra-spécifique et inter-spécifique. Cela suggère que ce référentiel actuel n'est pas seulement un outil servant de base à des analyses taxonomiques (descriptives), mais qu'il permet également d'explorer les processus à la base de la variation et de l'évolution morphologique.

En somme, cette partie consacrée à l'actuel a démontré que les méthodes choisies semblent adaptées pour mieux définir les espèces morphologiques, particulièrement en utilisant la morphologie crânienne.

2. Révision de la paléobiodiversité du genre *Kolpochoerus* en Afrique

La description de matériel inédit provenant de deux sites éthiopiens, combinée à la quantification de la variation morphologique au sein des espèces fossiles, a permis de réévaluer la paléobiodiversité du genre *Kolpochoerus*.

En utilisant les méthodes morphométriques et les observations qualitatives, les variations morphologiques inter-spécifiques, intra-spécifiques, et temporelles ont été discutées. Comme chez les suinés actuels, les différences inter-spécifiques et le dimorphisme sexuel des espèces de *Kolpochoerus* sont en partie liées à des processus d'hétérochronies du développement contrôlant les proportions générales crânio-mandibulaires et particulièrement la morphologie de l'arcade zygomatique.

Une nouvelle espèce de *Kolpochoerus* a été décrite à partir de matériel inédit provenant de la zone de Matabaietu dans le « Middle Awash ». Cette espèce éclaire l'origine de l'espèce *K. majus*, une des espèces les plus énigmatiques.

Les variations au sein de la lignée la plus abondante au Pléistocène dans le bassin du Turkana ont été décrites en détails et à partir de cela, la limite entre les deux chrono-espèces a été redéfinie temporellement et morphologiquement (correspondant à une augmentation rapide d'hypsodontie). Un changement de nomenclature a été proposé.

La mise en synonymie des populations de *Kolpochoerus paiceae* d'Afrique australe et d'Afrique orientale a d'importantes implications à la fois paléobiogéographiques et biostratigraphiques. La présence de cette espèce cosmopolite autorise les corrélations biostratigraphiques entre les régions africaines, et même le Proche-Orient.

Une autre conclusion importante de la révision taxonomique est la mise en évidence de plusieurs taxons problématiques qui présentent des caractères morphologiques les

éloignant du genre *Kolpochoerus* et les rapprochant du genre *Metridiochoerus* : "*K.*" *phacochoeroides* et "*K.*" *maroccanus* d'Afrique septentrionale, et "*K.*" *falconeri* des Siwaliks d'Inde. Encore une fois, les implications biostratigraphiques sont importantes puisque ces trois espèces représentaient la quasi-totalité des spécimens de *Kolpochoerus* d'Afrique septentrionale et le seul témoin d'une présence de *Kolpochoerus* en Eurasie.

3. Relations phylogénétiques des suinés africains

Les relations phylogénétiques des suinés actuels et du genre *Kolpochoerus* ont été réévaluées à l'aide d'une analyse cladistique. Au niveau taxonomique, il s'agit à ma connaissance de l'analyse la plus complète effectuée à ce jour.

Cette analyse est congruente avec l'arbre obtenu en phylogénie moléculaire (Gongora et al., 2011) puisque *Potamochoerus* est le groupe-frère d'un clade unissant *Hylochoerus* et *Phacochoerus* (avec des espèces fossiles intercalées).

L'espèce problématique "*Kolpochoerus*" *phacochoeroides* est regroupée avec le genre actuel *Phacochoerus* sur la base de plusieurs caractères crâniens et dentaires.

Au sein du clade *Kolpochoerus*-*Hylochoerus*, j'interprète l'espèce pliocène *K. afarensis* comme étant en position basale. Son âge géologique et cette position basale sont en accord avec un statut d'ancêtre commun potentiel aux lignées plus récentes.

Un clade regroupant les espèces *Kolpochoerus* sp. nov. *Matabaietu*, *K. majus* et le genre actuel *Hylochoerus* est essentiellement soutenu par un caractère dentaire : un schéma d'usure compressé mésio-distalement résultant en un aspect bunolophodonte.

Au sein de ce clade de suinés bunolophodontes, le genre actuel *Hylochoerus* est le groupe-frère de *Kolpochoerus majus*. La morphologie dentaire moins spécialisée de *K. majus* en fait la souche potentielle du genre *Hylochoerus*, ce qui suggère une origine du genre *Hylochoerus* pendant le Pléistocène moyen à récent.

Ce cladogramme, quand il est combiné avec les répartitions stratigraphiques et les observations morphométriques, permet d'estimer un arbre phylogénétique des suinés.

Une lignée unique pliocène donne deux lignées pléistocènes principales entre 2,9 Ma et 2,5 Ma. Les transitions au sein des deux lignées principales semblent essentiellement anagénétiques, mais elles pourraient également correspondre à des cladogénèses bourgeonnantes (avec continuation de l'espèce ancestrale inchangée morphologiquement).

Au niveau biochronologique, cela impliquerait que seule la présence d'une espèce dérivée est un bon marqueur temporel. Ainsi, les apparitions des espèces *Kolpochoerus*

limnetes vers 2,9 Ma et *K. paiceae* vers 1,6 Ma-1,5 Ma sont des bons repères biostratigraphiques, mais la persistance de formes similaires à leurs espèces ancestrales respectives *K. afarensis* et *K. limnetes* quelques centaines de milliers d'années après ces dates ne permet pas d'établir des corrélations stratigraphiques précises en se basant sur leur présence.

4. Paléoécologie du genre *Kolpochoerus*

Les analyses isotopiques effectuées pour la première fois sur les fossiles de suinés et leur comparaison avec les études précédentes et la morphologie fonctionnelle ont permis de caractériser le régime alimentaire des certaines espèces de *Kolpochoerus*.

L'espèce *Kolpochoerus afarensis* aurait une écologie analogue à celle du genre actuel *Potamochoerus* : régime alimentaire omnivore, fouisseur, habitant des milieux variés et se nourrissant de plantes C₃ ou C₄ selon leur disponibilité.

La lignée *K. limnetes* / *paiceae* correspond à un pisseur avec un régime alimentaire presque toujours fortement dominé par les herbes C₄. Malgré une différence morphologique très importante entre les deux chrono-espèces, aucune différence de régime alimentaire n'a été détectée d'après les analyses isotopiques.

D'après leur morphologie crânienne et dentaire, les espèces *Kolpochoerus* sp. nov. *Matabaietu* et *K. majus* sont vraisemblablement des omnivores. Le comportement de fouissage serait plus développé chez la première espèce. Les valeurs isotopiques des deux spécimens disponibles pour *K. majus* indiquent un régime alimentaire très riche en plantes C₄. Bien qu'il soit difficile de conclure sur si peu de données, *K. majus* pourrait être omnivore ou pisseur. Cette dernière hypothèse mettrait en évidence une discordance entre le régime alimentaire et la morphologie dentaire.

Les répartitions des lignées *Kolpochoerus limnetes* / *paiceae* et *K. majus* sont inversées dans les sites d'Afrique orientale. Cela est potentiellement dû à des différences importantes d'écologie. Cela pourrait indiquer que *K. majus* n'est pas un pisseur, contrairement à *K. limnetes*.

Ainsi, les analyses isotopiques et la morphologie fonctionnelle sont globalement discordantes. Le saut morphologique important entre *K. limnetes* et *K. paiceae* ne correspond pas à des changements de régime alimentaire alors que le changement morphologique léger entre *K. afarensis* et *K. limnetes* correspond dans la basse vallée de l'Omo à un changement de régime alimentaire important.

Globalement, les données isotopiques des suinés correspondent aux changements environnementaux indiqués par le reste de la faune : les environnements dans la basse vallée de l'Omo sont toujours un peu moins secs et moins ouverts que les sites contemporains kenyans et tanzaniens situés plus au Sud.

Le changement de régime alimentaire important observé entre 2,9 Ma et 2,7 Ma est également observé chez certains bovidés et hippopotamidés, ce qui suggère plutôt un remplacement général de végétation (plus riche en plantes C₄) aux alentours de 2,7 Ma dans la vallée de l'Omo qu'un changement ponctuel de régime alimentaire au sein de la lignée. Cela est à mettre en relation avec l'absence de liens entre changements morphologiques et changements de régime alimentaire tels qu'ils sont indiqués par les isotopes du carbone au sein de la lignée *K. limnetes / paiceae*.

5. Paléobiogéographie des suinés africains

D'après les répartitions stratigraphiques, la phylogénie et la paléoécologie, plusieurs scénarios paléobiogéographiques ont été suggérés. La plus grande incertitude est liée au registre fossile quasi-inexistant du genre *Potamochoerus*.

Deux scénarios paléobiogéographiques sont proposés : 1) une dispersion d'Eurasie vers l'Afrique de l'ancêtre commun à tous les suinés africains, suivies de trois dispersions d'Afrique vers l'Eurasie (pour les genres *Potamochoerus*, *Kolpochoerus* et *Metridiochoerus*) ; 2) trois dispersions d'Eurasie vers l'Afrique des ancêtres des trois genres *Potamochoerus*, *Kolpochoerus* et *Metridiochoerus*, suivies d'au moins deux dispersions d'Afrique vers l'Eurasie (les genres *Kolpochoerus* et *Metridiochoerus*). Le scénario faisant appel à un seul évènement de dispersion fondatrice d'Eurasie à l'Afrique semble cependant plus probable.

La répartition des espèces de *Kolpochoerus* en Afrique suggère des capacités de dispersion très différentes entre la lignée *K. limnetes / paiceae* et *K. majus*. Alors que la première est cosmopolite en Afrique et atteint même le Proche-Orient, la deuxième est endémique à l'Afrique orientale et inconnue en Afrique australe et septentrionale malgré de nombreux sites d'âges compatibles. Cela suggère que la répartition géographique de *K. majus* est limitée par des facteurs écologiques et/ou biogéographiques.

Les espèces de *Metridiochoerus-Phacochoerus* présentent une situation plus simple : la quasi-totalité des espèces sont cosmopolites et adaptées à des milieux ouverts.

En se basant sur ces données tirées essentiellement de l'étude du genre *Kolpochoerus*, il est difficile de relier les évènements évolutifs aux changements environnementaux et

climatiques. L'origine des espèces *K. limnetes* et *K. sp. nov.* Matabaietu entre 3 Ma et 2,5 Ma pourrait être liée aux changements climatiques importants observés à cette époque.

II. Perspectives

1. Améliorations méthodologiques

a) Taxonomie et méthodes morphométriques

Deux facteurs rendent difficile la comparaison des variabilités morphologiques entre les espèces actuelles et fossiles : d'une part, l'état de conservation des fossiles ; d'autre part, les fortes différences de tailles des échantillons.

Afin d'adresser le problème des valeurs manquantes, les configurations de points homologues pourront être symétrisées : les points manquants d'un côté pourront être estimés par réflexion relativement au plan de symétrie (e.g., Baab, 2008). Cela permettrait de ne pas prendre en compte l'asymétrie bilatérale des spécimens dans les analyses de variation (McNulty et al., 2006).

Cependant, même en estimant une partie des points manquants par symétrisation, les fossiles seront tout de même beaucoup moins complets que les actuels. La méthode utilisée dans cette thèse (superposition des ACP pour obtenir un espace morphologique synthétique) mériterait d'être développée et d'être testée de manière statistique pour confirmer son potentiel et définir les limites de son application.

Les différences de taille des échantillons entre les espèces actuelles et fossiles peuvent également biaiser l'analyse de la variabilité. Les échantillons des espèces actuelles sont typiquement beaucoup plus importants que ceux des espèces fossiles. Les techniques de rééchantillonnage (« bootstrapping ») utilisées notamment par Baab (2008) permettraient de comparer les échantillons fossiles à des échantillons actuels de même taille. Cette technique consiste en des tirages au sort répétés de sous-échantillons actuels de même taille que les échantillons fossiles.

b) Applications supplémentaires des analyses morphométriques

Les analyses de contour utilisant la morphométrie géométrique ont permis de quantifier en détails les changements de forme globale des troisièmes molaires en vue occlusale. Dans un premier temps, le protocole utilisé dans cette thèse pourra facilement être adapté pour explorer les variations du contour des premières et deuxièmes molaires en vue occlusale.

Le protocole d'étude du contour occlusal des troisièmes molaires ne permet cependant pas la quantification précise du développement relatif de chaque cuspide principale de la couronne. La mise en place d'un protocole d'étude du contour adapté aux faces labiales ou linguales des troisièmes molaires permettrait sans doute de mieux caractériser le développement mésio-distal des cuspides, ainsi que d'autres variables non examinées telles que l'inclinaison des cuspides en vue latérale et la forme des cuspides (coniques, colonnaires).

Il est également envisageable d'appliquer des méthodes similaires pour quantifier la variation de forme des prémolaires. L'objectif serait de tenter de distinguer les quatrièmes prémolaires isolées des différentes espèces d'après leur contour occlusal ou latéral. Les quatrièmes prémolaires isolées étant nombreuses par exemple dans la formation de Shungura, il serait utile de pouvoir les identifier au niveau spécifique avec certitude.

Ces applications des méthodes morphométriques aux vues latérales des dents nécessiteront de prendre en compte l'usure dentaire (par exemple, en la quantifiant d'après le système de stades d'usures mis au point par Kullmer, 1999).

Enfin, la quantification du schéma d'usure des cuspides pourrait également être effectuée en utilisant le même genre de méthodes de géométrie morphométrique. La forme du schéma d'usure des cuspides est un caractère diagnostique important au sein du genre *Kolpochoerus* : il permet notamment de distinguer les suinés buno-lophodontes *K. sp. nov. Matabaietu* et *K. majus* de l'espèce contemporaine *K. limnetes*. Ce caractère étant assez variable, il sera important de quantifier cette variation pour évaluer le pouvoir diagnostique de ce caractère, en particulier afin de mieux caractériser les transitions entre l'espèce pliocène *K. afarensis* et les espèces plus récentes.

c) Analyses phylogénétiques

L'analyse phylogénétique pourra être complétée par l'inclusion de taxons et de caractères morphologiques supplémentaires. Les principaux problèmes méthodologiques à régler concernent le choix des caractères (vérification de leur interdépendance) et la manière de coder les morphologies continues.

Le premier problème sera traité par des études de covariation entre les différents ensembles morphologiques étudiés (crâne, mandibule, dents). Cela permettra notamment de quantifier l'intégration et la modularité au sein du crâne et de la mandibule : les ensembles de points homologues qui covarient seront utilisés pour définir des caractères cladistiques interdépendants. La comparaison des schémas de covariation entre taxons permet également de tester l'homologie ou l'homoplasie des morphologies observées (Klingenberg, 2008).

Lorsque l'on s'intéresse à des taxons de morphologies relativement proches, les données de type continu sont particulièrement importantes. Par exemple, les deux espèces actuelles de *Potamochoerus* sont principalement différenciées sur des caractères continus (proportions du crâne et de la mandibule). Cela est également le cas de certaines espèces de *Kolpochoerus* : par exemple, les proportions générales du crâne de *K. afarensis* sont globalement très semblables à celles de *K. limnetes*.

Des études récentes se sont donc intéressées à l'utilisation des données de type point homologue dans des analyses cladistiques (Catalano et al., 2010 ; Goloboff & Catalano, 2011). Ces méthodes sont toujours en cours de développement. Alternativement, le programme TNT accepte également les caractères continus et peut les traiter sans transformation préalable (Goloboff et al., 2008). Il serait donc possible d'utiliser directement des mesures linéaires ou des ratios de mesures linéaires en tant que caractères.

La prise en compte des schémas d'intégration et des caractères continus dans l'analyse phylogénétique des suinés devrait permettre de prendre en compte la morphologie de manière plus globale, et de réduire la subjectivité du codage des caractères.

d) Paléoécologie

Biogéochimie

Les données des isotopes stables du carbone ont été utilisées pour déterminer le régime alimentaire des espèces de *Kolpochoerus*. Les isotopes stables de l'oxygène sont beaucoup plus difficiles à interpréter.

Les études isotopiques utilisant des prélèvements sériés le long de l'axe de croissance des dents permettent d'accéder aux variations saisonnières de régime alimentaire et de climat (e.g., Souron et al., 2012). L'application de cette méthode aux suinés actuels et fossiles permettra de mieux caractériser leur régime alimentaire et les changements environnementaux et climatiques en Afrique orientale. La majorité des suinés présentant des canines à croissance continue, il sera possible d'obtenir un enregistrement des variations isotopiques saisonnières sur plusieurs années. Cette méthode pourrait également être appliquée aux troisièmes molaires hypsodontes.

L'utilisation d'autres isotopes et d'autres éléments pourrait permettre de caractériser plus précisément les régimes alimentaires et les habitats des suinés fossiles. En particulier, le rapport Sr/Ca permet de caractériser la position des animaux dans la chaîne trophique (Sillen et al., 1995). Cette méthode pourrait nous renseigner sur la part de matière animale consommée par les suinés fossiles.

Le rapport Sr/Ba permettrait de mieux caractériser les habitats des suinés fossiles. Des valeurs faibles de Sr/Ba sont caractéristiques des animaux vivant dans des zones humides, comme les bovidés *Tragelaphus spekii* et *Kobus leche* (Shabel, 2009). Ce ratio appliqué aux suinés fossiles pourrait donc compléter les données isotopiques du carbone et de l'oxygène afin de déterminer si les habitats des suinés étaient secs ou humides.

La diagénèse étant un des obstacles majeurs à l'utilisation des isotopes stables en paléontologie, elle devra être testée et quantifiée dans la formation de Shungura.

Analyses morphofonctionnelles

Certains caractères dentaires ont évolué de manière convergente au sein des différentes lignées de suidés. Ces changements de caractères n'ont pas lieu au même moment. La signification adaptative de l'hypsodontie, de l'allongement et de la polycuspidie des troisièmes molaires est mal comprise.

L'exploration de la distribution de ces caractères dans d'autres groupes de mammifères et leur confrontation à d'autres méthodes (isotopes, micro-usures...) devrait

permettre d'estimer à quelles caractéristiques écologiques ou physiologiques (régime alimentaire, système digestif, habitat,...) ils correspondent. Les groupes des rongeurs et des proboscidiens sont particulièrement intéressants puisqu'ils présentent de nombreuses espèces montrant toutes les combinaisons analogues de caractères dentaires observés chez les suidés (hypsodontie, polycuspidie et cémentodontie).

Micro-usures dentaires de l'émail

L'étude des micro-usures dentaires est une méthode de reconstruction des paléorégimes alimentaires basée sur la quantification des traces microscopiques observées sur les facettes d'usure de l'émail dentaire. Cette méthode a été largement appliquée aux groupes des primates et des bovidés (e.g., Merceron et al., 2005, 2007).

Quelques études de micro-usures dentaires ont été effectuées sur les suidés. Les résultats obtenus ont toujours été difficiles à interpréter, sans doute à cause du faible nombre de spécimens actuels utilisés (Nelson, 2002 ; Bishop et al., 2006 ; Townsend et al., 2007).

Le développement d'un référentiel actuel de micro-usures dentaires des suinés africains sera donc l'étape primordiale avant d'ensuite appliquer cette méthode aux suinés plio-pléistocènes. Cela devrait notamment permettre de distinguer les paiseurs des omnivores. Ainsi, les résultats obtenus à partir des données isotopiques et morphologiques pourraient être confrontés de manière indépendante à d'autres estimations de régime alimentaire.

Cela sera particulièrement intéressant pour l'espèce *Kolpochoerus majus* (et son espèce ancestrale *K. sp. nov. Matabaietu*), espèce pour laquelle les données isotopiques et morphologiques ne permettent pas de caractériser le régime alimentaire de manière certaine.

e) Micro-structure de l'émail

La micro-structure de l'émail correspond à l'arrangement des prismes de bioapatite dans l'émail. Différents niveaux d'organisation de ces prismes font de la micro-structure de l'émail un ensemble complexe de caractères morphologiques. Cette méthode est potentiellement intéressante pour explorer trois aspects de l'histoire évolutive des suinés.

1) Des espèces morphologiquement et phylogénétiquement proches peuvent présenter des micro-structures de l'émail très différentes (voir Dubois, 2008 pour un exemple au sein des anthracothériidés). L'étude de la micro-structure de l'émail pourrait ainsi être utilisée au sein des suinés comme un outil taxonomique pour distinguer des espèces présentant des morphologies similaires.

2) Les caractères de la micro-structure de l'émail peuvent également être utilisés dans les analyses phylogénétiques (Tabuce et al., 2007 ; Coster et al., 2010).

3) Bien que le facteur phylogénie soit important pour la détermination de la micro-structure détaillée, les schémas plus globaux ont fréquemment été reliés aux régimes alimentaires. Par exemple, les hyaenidés et les canidés durophages présentent des micro-structures de l'émail qui permettent à l'émail de résister aux pressions subies (Rensberger & Wang, 2005 ; Tseng, 2012). Une autre étude sur les mammifères herbivores a révélé que les espèces à dents hypsodontes présentent un certain type de microstructure de l'émail (Pfretzschner, 1992). Cet auteur a notamment étudié les espèces *Sus scrofa* et *Phacochoerus aethiopicus*, ce dernier présentant une microstructure de l'émail renforcée.

Ainsi, la première étape nécessaire serait de compléter le référentiel actuel commencé par les études précédentes (Pfretzschner, 1992) en incluant les cinq espèces africaines actuelles. L'application aux espèces fossiles des genres *Kolpochoerus* et *Metridiochoerus* permettrait notamment d'enrichir l'éventail des caractères diagnostiques et phylogénétiques disponibles. Par exemple, l'espèce *M. modestus* a des troisièmes molaires très similaires morphologiquement à celles du genre *Phacochoerus*. Il serait donc intéressant de savoir si ces taxons ont des micro-structures de l'émail différentes.

L'apport de l'étude de la micro-structure de l'émail permettrait surtout d'explorer la morphologie fonctionnelle et la paléoécologie des suinés fossiles. Les changements de micro-structure de l'émail pourront être comparés aux changements de morphologie des troisièmes molaires et aux changements de régime alimentaire (tels qu'ils sont indiqués par les micro-usures et les isotopes).

2. Élargissement géographique et taxonomique du champ d'étude

a) Échantillonnage actuel

L'échantillonnage actuel a permis de décrire les différences morphologiques entre les différents taxons et de mettre en évidence la complexité des interactions entre l'ontogénie, le dimorphisme sexuel et les variations inter-spécifiques.

Du fait de la complexité de ces facteurs, il sera nécessaire d'augmenter la taille du référentiel actuel pour mieux caractériser les schémas de variation et comprendre leur influence dans les phénomènes de spéciation.

La collecte de données devra se concentrer sur les taxons rares comme *Phacochoerus aethiopicus* et *Hylochoerus meinertzhageni ivoriensis*. De même, le référentiel actuel est déséquilibré, avec plus de spécimens mâles que de spécimens femelles. Les femelles devront donc être échantillonnées en priorité. Ces spécimens supplémentaires permettront de mieux caractériser les différences entre les sous-espèces au sein des espèces *Ph. aethiopicus* et *H. meinertzhageni*.

Les analyses effectuées sur le référentiel actuel et sur le matériel fossile ont mis en évidence l'importance des phénomènes d'hétérochronies du développement pour la différenciation morphologique au sein des suinés africains. Il sera nécessaire d'échantillonner de nombreux spécimens de juvéniles supplémentaires afin de caractériser ces hétérochronies de manière plus précise.

À plus long terme, il serait intéressant d'étendre le référentiel actuel pour inclure les espèces de suinés eurasiatiques. Cela permettrait la documentation de schémas de variation différents et d'inclure la totalité de la diversité et de la disparité morphologique des suinés actuels. Un nombre plus important de taxons est nécessaire notamment pour tenter de distinguer les effets de la phylogénie de ceux de l'écologie sur la morphologie crânio-mandibulaire et dentaire.

Étendre l'étude au reste des suinés actuels sera également important pour mieux comprendre l'évolution des caractères morphologiques et tester la monophylie des suinés africains.

Au niveau taxonomique, la recherche de caractères dentaires diagnostiques au sein des suinés eurasiatiques et du genre africain *Potamochoerus* sera importante pour l'identification des genres *Sus* et *Potamochoerus* dans le registre fossile eurasiatique et africain. La compréhension de la paléobiogéographie globale des suinés dépendra fortement de la capacité à identifier les représentants fossiles de ces genres à morphologie dentaire peu spécialisée.

b) Échantillonnage fossile

Afin d'exploiter complètement le potentiel des suinés, il est impératif d'élargir cette étude pour intégrer le matériel supplémentaire du genre *Kolpochoerus* et le matériel du genre *Metridiochoerus*. Seule la confrontation des données issues de l'étude détaillée et complète de ces deux clades pourra éclairer le contexte paléoenvironnemental et paléobiogéographique de l'évolution humaine en Afrique.

Ainsi, il est prévu de continuer l'étude du genre *Kolpochoerus* en incluant des sites supplémentaires (Woranso-Mille, Konso, Kesses Kebena, Olduvai, et Laetoli) et du matériel supplémentaire des sites déjà étudiés en Afrique orientale, ainsi qu'en intégrant le matériel des autres régions africaines (*K. limnetes* et *K. cf. majus* d'Afrique septentrionale et *K. paiceae* d'Afrique australe).

L'étude détaillée du clade *Metridiochoerus-Phacochoerus* se basera sur les mêmes méthodologies et inclura le matériel d'Afrique orientale et d'Afrique australe. Les espèces problématiques "*Kolpochoerus*" *phacochoeroides* et "*K.*" *falconeri* appartiennent vraisemblablement à ce groupe et seront également incluses dans la base de données fossiles. L'objectif sera d'effectuer une révision de la taxonomie de ce groupe qui est sans doute plus compliquée que celle du genre *Kolpochoerus* (Cooke, 2005 ; White et al., 2006a).

L'étude paléoécologique combinant les micro-usures dentaires, la micro-structure de l'émail, et la biogéochimie des isotopes stables se concentreront essentiellement sur les espèces pléistocènes du clade *Kolpochoerus* sp. nov. Matabaietu-*K. majus*, et de *K. limnetes* / *paiceae*.

À plus long terme, il sera intéressant d'intégrer également les tétraconodontinés africains *Nyanzachoerus* et *Notochoerus* pour comparer leur registre fossile à ceux des suinés, ce qui aurait des implications biostratigraphiques, paléoenvironnementales et paléobiogéographiques intéressantes.

De même, la compréhension de l'histoire évolutive des suinés ne sera complète que quand le matériel fossile des suinés eurasiatiques du Néogène sera lui-aussi étudié pour identifier les relations phylogénétiques entre suinés eurasiatiques et africains et en déduire les dispersions entre ces deux continents.

3. Questions prioritaires

Les perspectives énoncées ci-dessus pourraient facilement remplir une vie de recherche (voire plusieurs). Je précise ci-dessous les questions les plus urgentes à explorer.

a) Lignée *Kolpochoerus limnetes* / *paiceae*

La transition entre ces deux chrono-espèces devra être caractérisée plus en détails par l'étude du matériel supplémentaire du membre J de la formation de Shungura collecté en 2012. Elle sera ensuite testée avec le matériel d'autres sites.

Les sites d'Olduvai seront particulièrement adaptés pour ce test puisqu'ils sont datés entre environ 2 Ma et 0,5 Ma (McHenry, 2012) et qu'ils ont livré d'abondants fossiles de la lignée *K. limnetes / paiceae* (Leakey, 1942 ; Harris & White, 1979). Si la transition entre les deux chrono-espèces se déroule bien entre 1,6 Ma et 1,5 Ma comme dans la formation de Shungura, elle devrait être observable à Olduvai dans la partie inférieure du Bed II (voir stratigraphie dans McHenry, 2012). L'étude du matériel de Konso sera également cruciale pour mieux comprendre les modalités d'évolution au sein de cette lignée.

Les fossiles d'Afrique du Sud (sites d'Elandsfontein, Skurwerug et Cornelia) et de la partie supérieure d'Olduvai (Bed III et IV) en Tanzanie permettront de caractériser les changements morphologiques potentiels dans les dépôts plus récents non représentés dans les sites étudiés pendant cette thèse. Il sera intéressant de tester si l'augmentation de longueur et de hauteur des troisièmes molaires se poursuit après 1 Ma.

b) Clade des suinés bunolophodontes

De nombreux fossiles de *Kolpochoerus majus* sont en cours d'étude et seront publiés prochainement : il s'agit des plus spécimens les plus anciens de *K. majus* des sites de Konso et des spécimens les plus récents de la zone d'Halibee/Talalak dans le « Middle Awash ». L'étude ces spécimens dentaires et crânio-mandibulaires permettra de décrire en détails les changements morphologiques au sein de cette espèce pendant le Pléistocène.

Ces descriptions et quantifications aideront à mieux définir les différences morphologiques entre *Kolpochoerus majus* et son espèce ancestrale *K. sp. nov.* Matabaietu. Les similarités crânio-mandibulaires et dentaires entre les spécimens du Pléistocène moyen de *K. majus* et le genre actuel *Hylochoerus* devront être aussi affinées pour permettre d'envisager un scénario de l'origine de ce dernier genre.

c) Espèces pliocènes *Kolpochoerus deheinzeli*, *K. millensis* et *K. afarensis*

Les restes dentaires et mandibulaires publiés de *Kolpochoerus millensis* de Woranso-Mille et Gona devraient être étudiés en détails. Leur comparaison avec les spécimens de *K. afarensis* des sites de Maka, Hadar et Laetoli et les spécimens de *K. deheinzeli* d'Aramis et de Kossom Bougoudi permettrait de tester la validité de l'espèce *K. millensis* ou pourrait aussi mieux caractériser les modalités d'évolution des espèces pliocènes de *Kolpochoerus*. Il est

possible que la situation ne corresponde pas à un simple cas d'évolution phylétique, mais potentiellement un cas de cladogénèse bourgeonnante.

d) Clade *Metridiochoerus-Phacochoerus* et relations phylogénétiques des espèces problématiques "*Kolpochoerus*" *phacochoeroides* et "*K.*" *falconeri*

En me basant sur la quantification de la variation morphologique au sein des différentes espèces de *Metridiochoerus*, l'objectif sera de proposer une révision taxonomique. L'accent sera mis sur les espèces les plus anciennes *M. shawi* d'Afrique du Sud et *M. andrewsi* d'Afrique orientale. En particulier, la question de leur potentielle conspécificité devra être abordée.

Concernant les espèces pléistocènes, la question de la transition morphologique et temporelle entre *Metridiochoerus modestus* et le genre actuel *Phacochoerus* sera abordée. Ces deux taxons présentent des morphologies très similaires (Harris & White, 1979 ; Cooke, 1982) et il sera intéressant de comparer les proportions crânio-mandibulaires pour tester si des phénomènes d'hétérochronies du développement sont observables dans ce groupe.

Les comparaisons du matériel crânio-mandibulaire et dentaire d'Ahl al Oughlam et des Siwaliks avec le matériel d'Afrique orientale devrait permettre de tester l'appartenance des espèces "*Kolpochoerus*" *phacochoeroides* et "*K.*" *falconeri* au genre *Metridiochoerus*, et même leur potentielle conspécificité avec des espèces d'Afrique orientale.

e) Phylogénie des suinés

En se basant sur les révisions taxonomiques des genres *Kolpochoerus* et *Metridiochoerus*, la première analyse cladistique comprenant tous les taxons actuels et fossiles de suinés africains plio-pléistocènes sera effectuée.

L'inclusion de quelques espèces eurasiatiques permettrait de tester la monophylie des suinés africains, qui est bien soutenue en phylogénie moléculaire (Gongora et al., 2011).

Les deux chantiers principaux de cette phylogénie seront : 1) les relations inter-génériques entre *Kolpochoerus* (incluant *Hylochoerus*), *Metridiochoerus* (incluant *Phacochoerus*), *Potamochoerus* et *Sus* ; 2) les relations au sein du clade *Metridiochoerus-Phacochoerus*. Le placement des espèces problématiques "*Kolpochoerus*" *phacochoeroides* et "*K.*" *falconeri* au sein de ce groupe aurait d'importantes implications biogéographiques étant donné les régions géographiques occupées par ces espèces.

f) Paléoécologie des suinés

En utilisant les méthodes mentionnées ci-dessus, il s'agira dans un premier temps de confirmer les données paléoécologiques déjà disponibles pour les espèces *Kolpochoerus deheinzellini*, *K. afarensis* et *K. limnetes / paiceae*, et le genre *Metridiochoerus*.

L'accent devra être mis sur les deux points suivants :

1) La caractérisation du régime alimentaire des suinés bunolophodontes *Kolpochoerus* sp. nov. Matabaietu et *K. majus*. D'après ces données, les raisons du schéma de répartition très particulier de *K. majus* devront être explorées en détails.

2) Les relations entre changements morphologiques et changements écologiques au sein des suinés seront elles-aussi explorées en détails. L'allongement des troisièmes molaires, l'hypsodontie, et la forme du schéma d'usure des cuspides devront être comparés à une échelle globale aux régimes alimentaires et aux changements environnementaux pour identifier les relations existantes.

g) Objectif à moyen terme : vers une synthèse de l'histoire évolutive des suinés...

Ces différentes questions, si elles sont résolues, permettront de révéler pleinement le potentiel des suinés. Cela permettrait d'affiner les corrélations biochronologiques entre les différentes régions africaines, et même avec l'Eurasie, en utilisant de manière indépendante les deux clades *Kolpochoerus-Hylochoerus* et *Metridiochoerus-Phacochoerus*.

Les nouvelles connaissances de la phylogénie permettront d'estimer les dispersions entre les régions africaines. Les nouvelles données concernant les modalités d'évolution et la paléoécologie permettront de confronter l'histoire évolutive des suinés aux registres paléoclimatiques, paléoenvironnementaux et fauniques pour explorer des potentielles relations de cause à effet.

À long terme, les suinés ont le potentiel pour fournir un excellent modèle de référence pour comprendre les relations entre changements environnementaux, changements morphologiques et changements de régime alimentaire et les transitions omnivore/herbivore dans d'autres groupes, par exemple, chez les hominidés.

RÉFÉRENCES
BIBLIOGRAPHIQUES

Références bibliographiques

- Adamson, D. A., & Williams, M. A. J. (1987) Geological setting of Pliocene rifting and deposition in the Afar Depression of Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, **16**, 597-610.
- Adjin, C. K., Lougbegnon, T. O., Codjia, J. T. C., & Mensah, G. A. (2011) Distribution, caractérisation écologique de l'habitat et notes sur le régime alimentaire du phacochère commun, *Phacochoerus africanus* (Gmelin, 1788) au Sud du Bénin. *International Journal of Biological and Chemical Sciences*, **5**, 1907-1921.
- Agnarsson, I., & May-Collado, L. J. (2008) The phylogeny of Cetartiodactyla: the importance of dense taxon sampling, missing data, and the remarkable promise of cytochrome b to provide reliable species-level phylogenies. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **48**, 964-985.
- Alemseged, Z. (2003) An integrated approach to taphonomy and faunal change in the Shungura Formation (Ethiopia) and its implication for hominid evolution. *Journal of Human Evolution*, **44**, 451-478.
- Ambrose, S. H., & Norr, L. (1993) Experimental evidence for the relationship of the carbon isotope ratios of whole diet and dietary protein to those of bone collagen and carbonate. In *Prehistoric human bone. Archaeology at the molecular level* (Ed. by J. P. Lambert & G. Grupe), pp. 1-37. Springer-Verlag, Berlin.
- Arambourg, C. (1943) Observations sur les suidés fossiles du Pléistocène d'Afrique. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle*, **15**, 471-476.
- Arambourg, C., Chavaillon, J., & Coppens, Y. (1967) Premiers résultats de la nouvelle mission de l'Omo (1967). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **265**, 1891-1896.
- Arambourg, C., Chavaillon, J., & Coppens, Y. (1969) Résultats de la nouvelle mission de l'Omo (2ème campagne 1968). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **268**, 759-762.
- Arambourg, C., & Coppens, Y. (1968) Découverte d'un australopithécien nouveau dans les gisements de l'Omo (Éthiopie). *South African Journal of Science*, **64**, 58-59.

- Arribas, A., & Garrido, G. (2008) A new wild boar belonging to the genus *Potamochoerus* (Suidae, Artiodactyla, Mammalia) from the Eurasian Late Upper Pliocene (Fonelas P-1, Cuenca de Guadix, Granada). In *Vertebrados del Plioceno superior terminal en el suroeste de Europa: Fonelas P-1 y el Proyecto Fonelas*. (Ed. by A. Arribas), pp. 337-364, Madrid.
- Arribas, A., Garrido, G., Viseras, C., Soria, J. M., Pla, S., Solano, J. G., et al. (2009) A Mammalian Lost World in Southwest Europe during the Late Pliocene. *PLoS ONE*, **4**, e7127, doi: 7110.1371/journal.pone.0007127.
- Asfaw, B. (1987) The Belohdelie frontal: new evidence of early hominid cranial morphology from the Afar, Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, **16**, 611-624.
- Asfaw, B., Ebinger, C., Harding, D., White, T. D., & WoldeGabriel, G. (1990) Space-based imagery in paleoanthropological research: an Ethiopian example. *National Geographic Research*, **6**, 418-434.
- Asfaw, B., White, T. D., Lovejoy, O., Latimer, B., Simpson, S., & Suwa, G. (1999) *Australopithecus garhi*: a new species of early hominid from Ethiopia. *Science*, **284**, 629-635.
- Assefa, Z., Yirga, S., & Reed, K. E. (2008) The large-mammal fauna from the Kibish Formation. *Journal of Human Evolution*, **55**, 501–512.
- Baab, K. L. (2008) The taxonomic implications of cranial shape variation in *Homo erectus*. *Journal of Human Evolution*, **54**, 827-847.
- Badgley, C., Barry, J. C., Morgan, M. E., Nelson, S. V., Behrensmeyer, A. K., Cerling, T. E., et al. (2008) Ecological changes in Miocene mammalian record show impact of prolonged climatic forcing. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 12145-12149.
- Balasse, M. (2002) Reconstructing dietary and environmental history from enamel isotopic analysis: time resolution of intra-tooth sequential sampling. *International Journal of Osteoarchaeology*, **12**, 155-165.
- Balasse, M., Tresset, A., & Ambrose, S. (2006) Stable isotope evidence ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) for winter feeding on seaweed by Neolithic sheep of Scotland. *Journal of Zoology*, **270**, 170-176.

- Ballouche, A., Akoègninou, A., Neumann, K., Salzmann, U., & Sowunmi, M. A. (2000) Le projet "Dahomey Gap": une contribution à l'histoire de la végétation au Sud-Bénin et Sud-Ouest du Nigéria. *Berichte des Sonderforschungsbereichs* **268**, 237-251.
- Barone, R. (1986) *Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome I. Ostéologie*. Vigot.
- Barry, J. C., Lindsay, E. H., & Jacobs, L. J. (1982) A biostratigraphic zonation of the middle and Upper Siwaliks of the Potwar Plateau of northern Pakistan. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **37**, 95-130.
- Bate, D. M. A. (1934) A fossil warthog from Palestine. *The Annals and Magazine of Natural History*, **13**, 120-129.
- Beaune, D., Bollache, L., Fruth, B., & Bretagnolle, F. (2012) Bush pig (*Potamochoerus porcus*) seed predation of bush mango (*Irvingia gabonensis*) and other plant species in Democratic Republic of Congo. *African Journal of Ecology*, **50**, 509-512.
- Bedaso, Z., Wynn, J. G., Alemseged, Z., & Geraads, D. (2010) Paleoenvironmental reconstruction of the Asbole fauna (Busidima Formation, Afar, Ethiopia) using stable isotopes. *Geobios*, **43**, 165-177.
- Bedaso, Z., Wynn, J. G., & Hujer, W. (2011) Carbon and oxygen isotopic signatures of tooth enamel as a proxy for the Pliocene paleoenvironment and paleoclimate from Mt. Galili Formation, Ethiopia. *Proceedings of the American Geophysical Union, Fall Meeting*.
- Belmaker, M. (2006) Community structure through time: 'Ubeidiya, a Lower Pleistocene site as a case study. PhD thesis, The Hebrew University, Jerusalem, 284 p.
- Bender, P. A. (1992) A reconsideration of the fossil suid, *Potamochoeroides shawi*, from the Makapansgat limeworks, Potgietersrus, northern Transvaal. *Navorsinge van die Nasionale Museum, Bloemfontein*, **8**, 1-67.
- Berger, L. R., de Ruiter, D. J., Churchill, S. E., Schmid, P., Carlson, K. J., Dirks, P. H. G. M., et al. (2010) *Australopithecus sediba*: A New Species of *Homo*-Like Australopith from South Africa. *Science*, **328**, 195-204.
- Bibi, F. (2011) *Tragelaphus nakuae*: evolutionary change, biochronology, and turnover in the African Plio-Pleistocene. *Zoological Journal of the Linnean Society*, **162**, 699-711.

- Bigourdan, J. (1948) Le phacochère et les suidés dans l'Ouest africain. *Bulletin de l'Institut Français d'Afrique Noire*, **10**, 285-360.
- Bishop, L. C. (1994) Pigs and the Ancestors: Hominids, Suids, and Environments during the Plio-Pleistocene of East Africa. PhD thesis, Yale University, New Haven, 429 p.
- Bishop, L. C. (1999) Suid paleoecology and habitat preferences at African Pliocene and Pleistocene hominid localities. In *African biogeography, climate change and human evolution* (Ed. by T. G. Bromage & F. Schrenk), pp. 216-225. Oxford University Press.
- Bishop, L. C. (2010) Suoidea. In *Cenozoic Mammals of Africa* (Ed. by L. Werdelin & W. J. Sanders), pp. 821-842. University of California Press, Berkeley.
- Bishop, L. C. (2011) Suidae. In *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context: Volume 2: Fossil hominins and the associated fauna* (Ed. by T. Harrison), pp. 327-337. Springer.
- Bishop, L. C., & Hill, A. (1999) Fossil Suidae from the Baynunah Formation, Emirate of Abu Dhabi, United Arab Emirates. In *Fossil Vertebrates of Arabia* (Ed. by P. J. Whybrow & A. Hill), pp. 254-270. Yale University Press, New Haven.
- Bishop, L. C., King, T., Hill, A., & Wood, B. (2006) Palaeoecology of *Kolpochoerus heseloni* (= *K. limnetes*): a multiproxy approach. *Transactions of the Royal Society of South Africa - Special Issue: A Festschrift to H. B. S. Cooke FRASSAf*, **61**, 81-88.
- Bishop, L. C., King, T., & Wood, B. (1998) Comparative study of East African omnivore dental microwear. *American Journal of Physical Anthropology*, **suppl. 26**, 111.
- Boaz, N. T., Brown, F. H., Heinzelin, J. d., & Howell, F. C. (1978) Stratigraphic interpretation of the Omo Shungura and Lake Turkana fossil suid record. *Science*, **202**, 1309.
- Bobe, R., & Behrensmeyer, A. K. (2004) The expansion of grassland ecosystems in Africa in relation to mammalian evolution and the origin of the genus *Homo*. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **207**, 399-420.
- Bobe, R., Behrensmeyer, A. K., Eck, G. G., & Harris, J. M. (2007) Patterns of abundance and diversity in late Cenozoic bovids from the Turkana and Hadar Basins, Kenya and Ethiopia. In *Hominin Environments in the East African Pliocene* (Ed. by R. Bobe, Z. Alemseged & A. K. Behrensmeyer), pp. 129-157. Springer, Dordrecht.

- Bobe, R., & Eck, G. G. (2001) Responses of African bovids to Pliocene climatic change. *Paleobiology memoirs*, **suppl. 27**, 1-47.
- Bocherens, H., Koch, P. L., Mariotti, A., Geraads, D., & Jaeger, J.-J. (1996) Isotopic biogeochemistry (^{13}C , ^{18}O) of mammalian enamel from African Pleistocene hominid sites. *Palaios*, **11**, 306-318.
- Boisserie, J.-R. (1998) Etude de la variabilité du crâne et de la denture de quelques suiformes d'Afrique subsaharienne. Mémoire de DEA de l'Université de Poitiers, Poitiers, 32 p.
- Boisserie, J.-R. (2002) Nouveaux Hippopotamidae du Mio-Pliocène du Tchad et d'Éthiopie : implications phylogénétiques et paléoenvironnementales. Thèse de l'Université de Poitiers, Poitiers, 440 p.
- Boisserie, J.-R., Delagnes, A., Beyene, Y., & Schuster, M. (2010a) Reconstructing the African background to human expansions in Eurasia: New research in the Shungura Formation, Ethiopia. *Quaternary International*, **223-224**, 426-428.
- Boisserie, J.-R., Guy, F., Delagnes, A., Hlusko, L. J., Bibi, F., Beyene, Y., et al. (2008) New palaeoanthropological research in the Plio-Pleistocene Omo Group, Lower Omo Valley, SNNPR (Southern Nations, Nationalities and People Regions), Ethiopia. *Comptes Rendus Palevol*, **7**, 429-439.
- Boisserie, J.-R., Lihoreau, F., & Brunet, M. (2005a) The position of Hippopotamidae within Cetartiodactyla. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 1537-1541.
- Boisserie, J.-R., Lihoreau, F., Orliac, M., Fisher, R. E., Weston, E. M., & Ducrocq, S. (2010b) Morphology and phylogenetic relationships of the earliest known hippopotamids (Cetartiodactyla, Hippopotamidae, Kenyapotaminae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **158**, 325-366.
- Boisserie, J.-R., & Merceron, G. (2011) Correlating the success of Hippopotaminae with the C_4 grass expansion in Africa: relationship and diet of early Pliocene hippopotamids from Langebaanweg, South Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **308**, 350-361.
- Boisserie, J.-R., Zazzo, A., Merceron, G., Blondel, C., Vignaud, P., Likies, A., et al. (2005b) Diets of modern and late Miocene hippopotamids: evidence from carbon isotope

- composition and micro-wear of tooth enamel. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **221**, 153-174.
- Bonnefille, R. (1995) A reassessment of the Plio-Pleistocene pollen record of East Africa. In *Paleoclimate and evolution with emphasis on Human origins* (Ed. by E. S. Vrba, G. H. Denton, T. C. Partridge & L. H. Burckle), pp. 299-310. Yale University Press, New Haven.
- Bonnefille, R. (2010) Cenozoic vegetation, climate changes and hominid evolution in tropical Africa. *Global and Planetary Change*, **72**, 390-411.
- Bonnefille, R., Chavaillon, J., & Coppens, Y. (1970) Résultats de la nouvelle mission de l'Omo (3^e campagne 1969). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **270**, 924-927.
- Bookstein, F. L. (1991) *Morphometric tools for landmark data*. Cambridge University Press.
- Bookstein, F. L. (1997) Landmark methods for forms without landmarks: morphometrics of group differences in outline shape. *Medical Image Analysis*, **1**, 225-243.
- Booth, A. H. (1958) The Niger, the Volta and the Dahomey Gap as Geographic Barriers. *Evolution*, **12**, 48-62.
- Bouet, G., & Neuville, H. (1931) Recherches sur le genre "*Hylochoerus*". *Archives du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris*, **5**, 215-303.
- Bowen, G. J. (2008) Spatial analysis of the intra-annual variation of precipitation isotope ratios and its climatological corollaries. *Journal of Geophysical Research*, **113**, D05113, doi: 05110.01029/02007D009295.
- Bowen, G. J., & Wilkinson, B. (2002) Spatial distribution of $\delta^{18}\text{O}$ in meteoric precipitation. *Geology*, **30**, 315-318.
- Brachert, T. C., Brüggemann, G. B., Mertz, D. F., Kullmer, O., Schrenk, F., Jacob, D. E., et al. (2010) Stable isotope variation in tooth enamel from Neogene hippopotamids: monitor of meso and global climate and rift dynamics on the Albertine Rift, Uganda. *International Journal of Earth Sciences*, **99**, 1663-1675.
- Bradley, R. M. (1971) Warthog (*Phacochoerus aethiopicus* Pallas) burrows in Nairobi National Park. *East African Wildlife Journal*, **9**, 149-152.

- Breytenbach, G. J., & Skinner, J. D. (1982) Diet, feeding and habitat utilization by bushpigs *Potamochoerus porcus* Linnaeus. *South African Journal of Wildlife Research*, **12**, 1-7.
- Broom, R. (1931) A new extinct giant pig from the diamond gravels of Windsorton, South Africa. *Records of the Albany Museum Grahamstown*, **4**, 167-168.
- Brown, F. H. (1994) Development of Pliocene and Pleistocene chronology of the Turkana Basin, East Africa, and its relation to other sites. In *Integrative paths to the past* (Ed. by R. S. Corrucini & R. L. Ciochon), pp. 285-312. Prentice-Hall, Englewood Cliffs.
- Brown, F. H. (1995) The potential of the Turkana Basin for paleoclimatic reconstruction in East Africa. In *Paleoclimate and evolution with an emphasis on human origins* (Ed. by E. S. Vrba, G. H. Denton, T. C. Partridge & L. H. Burckle), pp. 319-330. Yale University Press, New Haven, London.
- Brown, F. H., & Feibel, C. S. (1986) Revision of the lithostratigraphic nomenclature in the Koobi Fora region, Kenya. *Journal of the Geological Society*, **43**, 297-310.
- Brown, F. H., Harris, J. M., Leakey, R. E. F., & Walker, A. (1985) Early *Homo erectus* skeleton from west Lake Turkana, Kenya. *Nature*, **316**, 788-792.
- Bruhn, R. L., Brown, F. H., Gathogo, P. N., & Haileab, B. (2011) Pliocene volcano-tectonics and paleogeography of the Turkana Basin, Kenya and Ethiopia. *Journal of African Earth Sciences*, **59**, 295-312.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaye, A. H. E., & Pilbeam, D. (1995) The first Australopithecine 2 500 kilometres west of the Rift Valley (Chad). *Nature*, **378**, 273-274.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Mackaye, H. T., Likius, A., Ahounta, D., et al. (2002) A new hominid from the upper Miocene of Chad, Central Africa. *Nature*, **418**, 145-151.
- Brunet, M., & White, T. D. (2001) Deux nouvelles espèces de Suini (Mammalia, Suidae) du continent africain (Éthiopie ; Tchad). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **332**, 51-57.
- Butynski, T. M., & deJong, Y. A. (2010) Warthogs: An Alert to Zoos, Museums, Trophy Hunters, and Conservationists. *Suiform Soundings IUCN/SSC Pigs, Peccaries, and Hippos Specialist Group (PPHSG) Newsletter*, **9**, 10-13.

- Catalano, S. A., Goloboff, P. A., & Giannini, N. P. (2010) Phylogenetic morphometrics (I): the use of landmark data in a phylogenetic framework. *Cladistics*, **26**, 539-549.
- Cerling, T. E. (1992) Development of grasslands and savannas in East Africa during the Neogene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **97**, 241-247.
- Cerling, T. E., & Harris, J. M. (1999) Carbon isotope fractionation between diet and bioapatite in ungulate mammals and implications for ecological and paleoecological studies. *Oecologia*, **120**, 347-363.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., Ambrose, S. H., Leakey, M. G., & Solounias, N. (1997) Dietary and environmental reconstruction with stable isotope analyses of herbivore tooth enamel from the Miocene locality of Fort Ternan, Kenya. *Journal of Human Evolution*, **33**, 635-650.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., Hart, J. A., Kaleme, P., Klingel, H., Leakey, M. G., et al. (2008) Stable isotope ecology of the common hippopotamus. *Journal of Zoology*, **276**, 204-212.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., & Leakey, M. G. (2003a) Isotope paleoecology of the Nawata and Nachukui Formations at Lothagam, Turkana Basin, Kenya. In *Lothagam. The dawn of humanity in eastern Africa* (Ed. by M. G. Leakey & J. M. Harris), pp. 605-624. Columbia University Press, New York.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., & Leakey, M. G. (2005) Environmentally Driven Dietary Adaptations in African Mammals. In *A History of Atmospheric CO₂ and Its Effects on Plants, Animals, and Ecosystems* (Ed. by J. R. Ehleringer, T. E. Cerling & M. D. Dearing), pp. 258-272. Springer.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., Leakey, M. G., Passey, B. H., & Levin, N. E. (2010) Stable carbon and oxygen isotopes in East African mammals: modern and fossil. In *Cenozoic Mammals of Africa* (Ed. by L. Werdelin & W. J. Sanders), pp. 941-952. University of California Press, Berkeley.
- Cerling, T. E., Harris, J. M., & Passey, B. H. (2003b) Diets of East African Bovidae based on stable isotope analysis. *Journal of Mammalogy*, **84**, 456-470.
- Cerling, T. E., Hart, J. A., & Hart, T. B. (2004a) Stable isotope ecology in the Ituri Forest. *Oecologia*, **138**, 5-12.

- Cerling, T. E., Levin, N. E., & Passey, B. H. (2011) Stable isotope ecology in the Omo-Turkana Basin. *Evolutionary Anthropology*, **20**, 228-237.
- Cerling, T. E., Passey, B. H., Ayliffe, L. K., Cook, C. S., Ehleringer, J. R., Harris, J. M., et al. (2004b) Orphans' tales: seasonal dietary changes in elephants from Tsavo National Park, Kenya. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **206**, 367-376.
- Cerling, T. E., & Viehl, K. (2004) Seasonal diet changes of the forest hog (*Hylochoerus meinertzhageni* Thomas) based on the carbon isotopic composition of hair. *African Journal of Ecology*, **42**, 88-92.
- Cernusak, L. A., Tcherkez, G., Keitel, C., Cornwell, W. K., Santiago, L. S., Knohl, A., et al. (2009) Why are non-photosynthetic tissues generally ^{13}C enriched compared with leaves in C_3 plants? Review and synthesis of current hypotheses. *Functional Plant Biology*, **36**, 199-213.
- Chaid-Saoudi, Y., Geraads, D., & Raynal, J. P. (2006) The fauna and associated artefacts from the Lower Pleistocene site of Mansourah (Constantine, Algeria). *Comptes Rendus Palevol*, **5**, 963-971.
- Chang, Y. P. (1974) Miocene Suids from Kaiyuan, Yunnan and Linchu, Shantung. *Vertebrata Palasiatica*, **12**, 117-125.
- Chavaillon, J. (1970) Découverte d'un niveau oldowayen dans la basse vallée de l'Omo (Éthiopie). *Bulletin de la Société Préhistorique de France*, **67**, 7-11.
- Chavasseau, O. (2008) Les faunes miocènes de grands mammifères d'Asie du Sud-Est: biochronologie et biogéographie. Thèse de l'Université de Montpellier II, Montpellier, 299 p.
- Clark, J. D., Beyene, Y., WoldeGabriel, G., Hart, W. K., Renne, P. R., Gilbert, H., et al. (2003) Stratigraphic, chronological and behavioural contexts of Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, **423**, 747-752.
- Clark, J. D., Heinzelin, J. d., Schick, K. D., Hart, W. K., White, T. D., WoldeGabriel, G., et al. (1994) African *Homo erectus*: old radiometric ages and young oldowan assemblages in the Middle Awash Valley, Ethiopia. *Science*, **264**, 1907-1910.
- Clauss, M., Nijboer, J., Loermans, J. H. M., Roth, T., Kuilen, J. v. d., & Beynen, A. C. (2008) Comparative Digestion Studies in Wild Suids at Rotterdam Zoo. *Zoo Biology*, **27**, 305-319.

- Clementz, M. T., Holroyd, P. A., & Koch, P. L. (2008) Identifying aquatic habits of herbivorous mammals through stable isotope analysis. *Palaios*, **23**, 574–585.
- Clementz, M. T., & Koch, P. L. (2001) Differentiating aquatic mammal habitat and foraging ecology with stable isotopes in tooth enamel. *Oecologia*, **129**, 461-472.
- Clough, G., & Hassam, A. G. (1970) A quantitative study of the daily activity of the warthog in the Queen Elizabeth National park, Uganda. *East African Wildlife Journal*, **8**, 19-24.
- Codron, D., Codron, J., Lee-Thorp, J. A., Sponheimer, M., & Ruiters, D. d. (2005) Animal diets in the Waterberg based on stable isotopic composition of faeces. *South African Journal of Wildlife Research*, **35**, 43-52.
- Codron, D., Codron, J., Sponheimer, M., Bernasconi, S. M., & Clauss, M. (2011) When animals are not quite what they eat: diet digestibility influences ¹³C-incorporation rates and apparent discrimination in a mixed-feeding herbivore. *Canadian Journal of Zoology*, **89**, 453-465.
- Cooke, H. B. S. (1976) Suidae from Plio-Pleistocene strata of the Rudolf Basin. In *Earliest man and environments in the Lake Rudolf Basin: stratigraphy, paleoecology and evolution* (Ed. by Y. Coppens, C. Howell, G. Isaac & R. Leakey), pp. 251-263. University of Chicago Press, Chicago.
- Cooke, H. B. S. (1978a) Pliocene-Pleistocene Suidae from Hadar, Ethiopia. *Kirtlandia*, **29**, 1-63.
- Cooke, H. B. S. (1978b) Suid evolution and correlation of African hominid localities: an alternative taxonomy. *Science*, **201**, 460-463.
- Cooke, H. B. S. (1982) *Phacochoerus modestus* from Bed I, Olduvai Gorge, Tanzania. *Zeitschrift für Geologische Wissenschaften*, **10**, 899-908.
- Cooke, H. B. S. (1985) Plio-Pleistocene Suidae in relation to African hominid deposits. In *L'environnement des hominidés au Plio-Pléistocène* (Ed. by M. Beden, A. K. Behrensmeyer, N. T. Boaz, R. Bonnefille, C. K. Brain, H. B. S. Cooke, Y. Coppens, R. Dechamps, V. Eisenmann, A. Gentry, D. Geraads, R. Gèze, C. Guérin, J. Harris, J.-C. Koeniguer, R. Letouzey, G. Petter, A. Vincens & E. Vrba), pp. 101-117. Masson.
- Cooke, H. B. S. (1997) The status of the African fossil suids *Kolpochoerus limnetes* (Hopwood, 1926), *K. phacochoeroides* (Thomas, 1884) and "*K.*" *afarensis* (Cooke, 1978). *Geobios*, **30**, 121-126.

- Cooke, H. B. S. (2005) Makapansgat suids and *Metridiochoerus*. *Palaeontologia Africana*, **41**, 131-140.
- Cooke, H. B. S. (2007) Stratigraphic variation in Suidae from the Shungura Formation and some coeval deposits. In *Hominin Environments in the East African Pliocene* (Ed. by R. Bobe, Z. Alemseged & A. K. Behrensmeyer), pp. 107-127. Springer, Dordrecht.
- Cooke, H. B. S., & Coryndon, S. C. (1970) Pleistocene mammals from the Kaiso Formation and related deposits in Uganda. In *Fossil Vertebrates of Africa*, pp. 107-224. Academic Press.
- Cooke, H. B. S., & Ewer, R. F. (1972) Fossil Suidae from Kanapoi and Lothagam, Northwestern Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, **143**, 149-237.
- Cooke, H. B. S., & Wilkinson, A. F. (1978) Suidae and Tayassuidae. In *Evolution of African Mammals* (Ed. by V. J. Maglio & H. B. S. Cooke), pp. 435-482. Harvard University Press, Cambridge, London.
- Copley, H. (1949) The pigs of Kenya. *Nature in East Africa*, **2**, 6-10.
- Coppens, Y. (1975) Evolution des hominidés et de leur environnement au cours du Plio-Pléistocène dans la basse vallée de l'Omo en Éthiopie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **281**, 1693-1696.
- Coppens, Y. (1977) Hominid remains from the Plio/Pleistocene Formations of the Omo Basin, Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, **6**, 169-173.
- Coppens, Y., Chavaillon, J., & Beden, M. (1973) Résultats de la nouvelle mission de l'Omo (1972). Découverte de restes d'hominidés et d'une industrie sur éclats. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **276**, 161-164.
- Coppens, Y., & Howell, C. (1976) Mammalian faunas of the Omo Group: distributional and biostratigraphic aspects. In *Earliest Man and environments in the Lake Rudolf Basin* (Ed. by Y. Coppens, F. C. Howell, G. L. Isaac & R. E. F. Leakey), pp. 177-192. Chicago Press, Chicago.
- Coster, P., Benammi, M., Lazzari, V., Billet, G., Martin, T., Salem, M., et al. (2010) *Gaudeamus lavocati* sp. nov. (Rodentia, Hystricognathi) from the early Oligocene of Zallah, Libya: first African caviomorph? *Naturwissenschaften*, **97**, 697-706.

- Cotterill, F. P. D. (2009) The Warthog Debate (A reply from Fenton Cotterill to Butynski and deJong's communication). *Suiform Soundings IUCN/SSC Pigs, Peccaries, and Hippos Specialist Group (PPHSG) Newsletter*, **9**, 13-15.
- Couette, S., & White, J. (2010) 3D geometric morphometrics and missing-data. Can extant taxa give clues for the analysis of fossil primates? *Comptes Rendus Palevol*, **9**, 423-433.
- Cucchi, T., Hulme-Beaman, A., Yuan, J., & Dobney, K. (2011) Early Neolithic pig domestication at Jiahu, Henan Province, China: clues from molar shape analyses using geometric morphometric approaches. *Journal of Archaeological Science*, **38**, 11-22.
- Cuddahee, R. E. (2008) East African hominin and suid environments in the Turkana Basin: an analysis of fossil Suidae (Mammalia, Artiodactyla) mandibular ecomorphology. PhD thesis, State University of New York, Buffalo, 401 p.
- Cumming, D. H. M. (1975) *A field study of the ecology and behaviour of warthog*. The Trustees of the National Museums and Monuments of Rhodesia, Salisbury, Rhodesia.
- d'Huart, J.-P. (1978) *Écologie de l'hylochère (Hylochoerus meinertzhageni Thomas) au Parc National des Virunga*. Exploration du Parc National des Virunga, Deuxième Série, Fascicule 25, Fondation pour Favoriser les Recherches scientifiques en Afrique. Brussels.
- d'Huart, J.-P. (1993) The forest hog (*Hylochoerus meinertzhageni*). In *Pigs, peccaries and hippos : Status Survey and Conservation Action Plan* (Ed. by W. L. R. Oliver), pp. 84-93. IUCN, Gland.
- d'Huart, J.-P., & Grubb, P. (2005) A photographic guide to the differences between the Common Warthog (*Phacochoerus africanus*) and the Desert Warthog (*Ph. aethiopicus*). *Suiform Soundings IUCN/SSC Pigs, Peccaries, and Hippos Specialist Group (PPHSG) Newsletter*, **5**, 5-9.
- d'Huart, J.-P., & Yohannes, E. (1995) Assessment of the present distribution of the forest hog (*Hylochoerus meinertzhageni*) in Ethiopia. *IBEX Journal of Mountain Ecology*, **3**, 46-48.
- Damuth, J., & Janis, C. M. (2011) On the relationships between hypsodonty and feeding ecology in ungulate mammals, and its utility in palaeoecology. *Biological Reviews*, **86**, 733-758.

- Dansgaard, W. (1964) Stable isotopes in precipitation. *Tellus*, **16**, 436-468.
- Dart, R. A. (1925) *Australopithecus africanus*: the man-ape of South Africa. *Nature*, **115**, 195-199.
- Darwin, C. R. (1859) *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life*. John Murray.
- Deane, N. N. (1962) Bushpig and warthog feeding. *Lammergeyer*, **2**.
- Deino, A. L. (2011) $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of Laetoli, Tanzania. In *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context: Volume 1: Geology, Geochronology, Paleoecology, and Paleoenvironment* (Ed. by T. Harrison), pp. 77-98. Springer.
- deJong, Y. A., Culverwell, J., & Butynski, T. M. (2009) Desert warthog *Phacochoerus aethiopicus* found in Tsavo East National Park and Tsavo West National Park, southern Kenya. *Suiform Soundings IUCN/SSC Pigs, Peccaries, and Hippos Specialist Group (PPHSG) Newsletter*, **8**, 4-6.
- Delagnes, A., Boissarie, J.-R., Beyene, Y., Chuniaud, K., Guillemot, C., & Schuster, M. (2011) Archaeological investigations in the Lower Omo Valley (Shungura Formation, Ethiopia): New data and perspectives. *Journal of Human Evolution*, **61**, 215-222.
- Delagnes, A., & Roche, H. (2005) Late Pliocene hominid knapping skills: the case of Lokalalei 2C, West Turkana, Kenya. *Journal of Human Evolution*, **48**, 435-472.
- deMenocal, P. B. (2004) African climate change and faunal evolution during the Pliocene-Pleistocene. *Earth and Planetary Science Letters*, **220**, 3-24.
- Dietrich, W. O. (1942) Ältestquartäre säugetiere aus der südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrika. *Palaeontographica Abteilung A*, **94**, 43-133.
- Dorst, J., & Dandelot, P. (1972) *A field guide to the larger mammals of Africa*. Collins.
- Dubois, H. (2008) Microstructure de l'émail dentaire chez les Anthracotheriidae [Artiodactyla, Mammalia] : variabilité et implication phylogénétique. Mémoire de Master 2 de l'Université de Montpellier II, Montpellier, 34 p.
- Ducrocq, S., Chaimanee, Y., Suteethorn, V., & Jaeger, J.-J. (1998) The earliest known pig from the upper Eocene of Thailand. *Palaeontology*, **41**, 147-156.
- Dupuy, A. (1969) Contribution à l'étude du potamochère, *Potamochoerus porcus* (Linné) au Sénégal. *Mammalia*, **33**, 347-350.

- Echassoux, A., Moullé, P.-E., Desclaux, E., & Alemseged, Z. (2004) Les faunes plio-pléistocènes du site de Fejej FJ-1. In *Les sites préhistoriques de la région de Fejej, Sud-Omo, Éthiopie, dans leur contexte stratigraphique et paléontologique* (Ed. by H. d. Lumley & Y. Beyene), pp. 203-341. Editions Recherche sur les Civilisations, Paris.
- Edmond-Blanc, F. (1960) Contribution à l'étude du comportement et de la composition de la nourriture du bongo (*Boocercus eurycerus isaaci*) et de l'hylochère (*Hylochoerus meinertzhageni*) du versant sud du Mont Kenya. *Mammalia*, **24**, 538-541.
- Eisenmann, V., Balleisio, R., Beden, M., Faure, M., Geraads, D., Guérin, C., et al. (1983) Nouvelle interprétation biochronologique des grands mammifères d'Ubeidiya, Israël. *Geobios*, **16**, 629-633.
- Ennouchi, E. (1954) *Omochoerus maroccanus* nov. sp., nouveau suidé marocain. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **6**, 649-656.
- Ericson, J. E., Sullivan, C. H., & Boaz, N. T. (1981) Diets of Pliocene mammals from Omo, Ethiopia, deduced from carbon isotopic ratios in tooth apatite. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **36**, 69-73.
- Evin, A., Cucchi, T., Cardini, A., Vidarsdottir, U. S., Larson, G., & Dobney, K. (2013) The long and winding road: identifying pig domestication through molar size and shape. *Journal of Archaeological Science*, **40**, 735-743.
- Ewer, R. F. (1957) A collection of *Phacochoerus aethiopicus* teeth from the Kalkbank Middle Stone Age Site, Central Transvaal. *Palaeontologia Africana*, **5**, 5-20.
- Ewer, R. F. (1958a) Adaptive features in the skulls of African Suidae. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **131**, 135-155.
- Ewer, R. F. (1958b) The fossil Suidae of Makapansgat. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **130**, 329-372.
- Ewer, R. F. (1970) The head of the forest hog, *Hylochoerus meinertzhageni*. *East African Wildlife Journal*, **8**, 43-52.
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., & Hubick, K. T. (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, **40**, 503-537.

- Fashing, P. J., & Nguyen, N. (2009) Gelada feeding ecology in a tall grass ecosystem: influence of body size on diet. *American Journal of Primatology*, **71 (Suppl)**, 60.
- Feibel, C. S. (2011) A geological history of the Turkana Basin. *Evolutionary Anthropology*, **20**, 206-216.
- Feibel, C. S., Brown, F. H., & McDougall, I. (1989) Stratigraphic context of fossil Hominids from the Omo group deposits: Northern Turkana Basin, Kenya and Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology*, **78**, 595-622.
- Fessaha, N. (1999) Systematics of Hadar (Afar, Ethiopia) Suidae. PhD thesis, Howard University, Washington, D.C., 285 p.
- Field, C. R. (1970) Observations on the food habits of tame warthog and antelope in Uganda. *East African Wildlife Journal*, **8**, 1-17.
- Fleagle, J. G., Gilbert, C. C., & Baden, A. L. (2010) Primate Cranial Diversity. *American Journal of Physical Anthropology*, **142**, 565-578.
- Foote, M. (1996) On the probability of ancestors in the fossil record, *Paleobiology*, **22**, 141-151.
- Frädrich, H. (1965) Zur biologie und ethologie des warzenschweines (*Phacochoerus aethiopicus* Pallas), unter berücksichtigung des verhaltens anderer suiden. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **22**, 328-374.
- Frädrich, H. (1974) A comparison of behaviour of the Suidae. In *The behaviour of ungulates and its relation to management* (Ed. by V. Geist & F. Walther), pp. 133-143. IUCN Publications New Series, Morges.
- Francey, R. J., Allison, C. E., Etheridge, D. M., Trudinger, C. M., Enting, I. G., Leuenberger, M., et al. (1999) A 1000-year high precision record of $\delta^{13}\text{C}$ in atmospheric CO_2 . *Tellus*, **51B**, 170-193.
- Freyer, H. D., & Belacy, N. (1983) $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ records in northern hemispheric trees during the past 500 years—anthropogenic impact and climatic superpositions. *Journal of Geophysical Research*, **88**, 6844-6852.
- Friedli, H., Löttscher, H., Oeschger, H., Siegenthaler, U., & Stauffer, B. (1986) Ice core record of the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio of atmospheric CO_2 in the past two centuries. *Nature*, **324**, 237-238.

- Frost, S. R., Schwartz, H. L., Giemsch, L., Morgan, L. E., Renne, P. R., Wildgoose, M., et al. (2012) Refined age estimates and Paleoanthropological investigation of the Manyara Beds, Tanzania. *Journal of Anthropological Sciences*, **90**, 1-12.
- Funk, S. M., Verma, S. K., Larson, G., Prasad, K., Singh, L., Narayan, G., et al. (2007) The pygmy hog is a unique genus: 19th century taxonomists got it right first time round. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **45**, 427-436.
- Gallai, G. (2007) Sistematica, paleoecologia, paleogeografia dei Suidae fossili italiani. *PaleoItalia*, **17**, 17-22.
- Gasparini, G. M. (2012) Records and Stratigraphical Ranges of South American Tayassuidae (Mammalia, Artiodactyla). *Journal of Mammalian Evolution*, doi: 10.1007/s10914-10011-19172-z.
- Gearing, J. N. (1991) The study of diet and trophic relationships through natural abundance ¹³C. In *Carbon isotope techniques* (Ed. by D. C. Coleman & B. Fry), pp. 201-218. Academic Press, New York.
- Gehler, A., Tükten, T., & Pack, A. (2011) Triple oxygen analysis of bioapatite as tracer for diagenetic alteration of bones and teeth. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **310**, 84-91.
- Geigy, R. (1955) Observations sur le phacochère du Tanganyika. *Revue Suisse de Zoologie*, **62**, 139-163.
- Geisler, J. H., Theodor, J. M., Uhen, M. D., & Foss, S. E. (2007) Phylogenetic relationships of cetaceans to terrestrial artiodactyls. In *The evolution of artiodactyls* (Ed. by D. R. Prothero & S. E. Foss), pp. 19-31. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Geraads, D. (1993) *Kolpochoerus phacochoeroides* (Thomas, 1884) (Suidae, Mammalia), du Pliocène supérieur de Ahl Al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Géobios*, **26**, 731-743.
- Geraads, D. (2002) Plio-Pleistocene mammalian biostratigraphy of Atlantic Morocco. *Quaternaire*, **13**, 43-53.
- Geraads, D. (2004) New skulls of *Kolpochoerus phacochoeroides* (Suidae: Mammalia) from the late Pliocene of Ahl al Oughlam, Morocco. *Palaeontologia Africana*, **40**, 69–83.
- Geraads, D. (2010) Biochronologie mammalienne du Quaternaire du Maroc atlantique, dans son cadre régional. *L'Anthropologie*, **114**, 324-340.

- Geraads, D. (2012) The faunal context of human evolution in the Late Middle/Late Pleistocene of Northwestern Africa. In *Modern origins: a North African perspective* (Ed. by J.-J. Hublin & S. P. McPherron), pp. 49-60. Springer.
- Geraads, D., Alemseged, Z., Reed, D., Wynn, J., & Roman, D. C. (2004a) The Pleistocene fauna (other than Primates) from Asbole, lower Awash Valley, Ethiopia, and its environmental and biochronological implications. *Geobios*, **37**, 697-718.
- Geraads, D., & Coppens, Y. (1995) Evolution des faunes de mammifères dans le Plio-Pléistocène de la basse Vallée de l'Omo (Éthiopie) : apports de l'analyse factorielle. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, **320**, 625-637.
- Geraads, D., Eisenmann, V., & Petter, G. (2004b) The large mammal fauna of the Oldowan sites of Melka Kunture. In *Studies on the Early Paleolithic site of Melka Kunture, Ethiopia* (Ed. by J. Chavaillon & M. Piperno), pp. 169-192. Instituto Italiano di Preistoria e Protostoria, Firenze.
- Geraads, D., Guérin, C., & Faure, M. (1986) Les suidés du Pléistocène ancien d'Oubeidiyeh (Israël). *Mémoires et Travaux du Centre de Recherche Français de Jérusalem*, **5**, 93-105.
- Ghiglieri, M. P., Butynski, T. M., Struhsaker, T. T., Leland, L., Wallis, S. J., & Waser, P. (1982) Bush pig (*Potamochoerus porcus*) polychromatism and ecology in Kibale Forest, Uganda. *African Journal of Ecology*, **20**, 231-236.
- Gilbert, H. W. (2008) Suidae. In *Homo erectus: Pleistocene Evidence from the Middle Awash, Ethiopia* (Ed. by H. W. Gilbert & B. Asfaw), pp. 231-260. University of California Press.
- Gilbert, W. H., White, T. D., & Asfaw, B. (2003) *Homo erectus*, *Homo ergaster*, *Homo "cepranensis,"* and the Daka cranium. *Journal of Human Evolution*, **45**, 255–259.
- Goloboff, P. A., & Catalano, S. A. (2011) Phylogenetic morphometrics (II): algorithms for landmark optimization. *Cladistics*, **27**, 42-51.
- Goloboff, P. A., Farris, J. S., & Nixon, K. C. (2008) TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics*, **24**, 774–786.
- Gongora, J., Cuddahee, R. E., Nascimento, F. F., Palgrave, C. J., Lowden, S., Ho, S. Y. W., et al. (2011) Rethinking the evolution of extant sub-Saharan African suids (Suidae, Artiodactyla). *Zoologica Scripta*, **40**, 327-335.

- Gould, S. J. (1966) Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biological Reviews*, **41**, 587-640.
- Gould, S. J. (1977) *Ontogeny and phylogeny*. The Belknap Press of Harvard University Press.
- Gould, S. J. (1982) *The Panda's Thumb: More Reflections in Natural History*. W.W Norton and Company, New York.
- Gould, S. J. (2002) *The Structure Of Evolutionary Theory*. The Belknap Press of Harvard University Press.
- Grant, P. R., & Grant, B. R. (2006) Evolution of Character Displacement in Darwin's Finches. *Science*, **313**, 224-226.
- Grine, F. E., Gunz, P., Betti-Nash, L., Neubauer, S., & Morris, A. G. (2010) Reconstruction of the late Pleistocene human skull from Hofmeyr, South Africa. *Journal of Human Evolution*, **59**, 1-15.
- Groves, C. (1981) Ancestors for the pigs: taxonomy and phylogeny of the genus *Sus*. *Technical Bulletin*, **3**, 4-8.
- Groves, C. (2001) Mammals in Sulawesi: where did they come from and when, and what happened to them when they got there? In *Faunal and floral migrations and evolution in SE Asia-Australasia* (Ed. by I. Metcalfe, J. M. B. Smith, M. Morwood & I. Davidson), pp. 333-342. A. A. Balkema Publishers.
- Groves, C. P., & Grubb, P. (2011) *Ungulate Taxonomy*. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Grubb, P. (1993) The Afrotropical suids *Phacochoerus*, *Hylochoerus*, and *Potamochoerus*: taxonomy and description. In *Pigs, peccaries and hippos : Status Survey and Conservation Action Plan* (Ed. by W. L. R. Oliver), pp. 60-74. IUCN, Gland.
- Grubb, P. (2005) Family Suidae. In *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference, 3rd edition* (Ed. by D. E. Wilson & D. M. Reeder), pp. 637-642. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Grubb, P., & d'Huart, J.-P. (2010) Rediscovery of the Cape warthog *Phacochoerus aethiopicus*: a review. *Journal of East African Natural History*, **99**, 77-99.
- Grubb, P., Sandrock, O., Kullmer, O., Kaiser, T. J., & Schrenk, F. (1999) Relationships between eastern and southern African mammal faunas. In *African biogeography*,

- climate change and Human evolution* (Ed. by T. G. Bromage & F. Schrenk), pp. 253-271. Oxford University Press, Oxford.
- Guiraud, M. (1948) Contribution à l'étude du *Phacochoerus aethiopicus* (Pallas). *Mammalia*, **12**, 54-66.
- Gunz, P., Mitteroecker, P., Neubauer, S., Weber, G. W., & Bookstein, F. L. (2009) Principles for the virtual reconstruction of hominin crania. *Journal of Human Evolution*, **57**, 48-62.
- Guy, F., Brunet, M., Schmittbuhl, M., & Viriot, L. (2003) New approaches in hominoid taxonomy: morphometrics. *American Journal of Physical Anthropology*, **121**, 198-218.
- Guy, F., Mackaye, H. T., Likius, A., Vignaud, P., Schmittbuhl, M., & Brunet, M. (2008) Symphyseal shape variation in extant and fossil hominoids, and the symphysis of *Australopithecus bahrelghazali*. *Journal of Human Evolution*, **55**, 37-47.
- Haas, G. (1970) *Metridiochoerus evronensis* n. sp., a new middle Pleistocene phacochoerid from Israel. *Israel Journal of Zoology*, **19**, 179-181.
- Haile-Selassie, Y. (2001) Late Miocene hominids from the Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, **412**, 178-181.
- Haile-Selassie, Y., Saylor, B. Z., Deino, A., Levin, N. E., Alene, M., & Latimer, B. M. (2012) A new hominin foot from Ethiopia shows multiple Pliocene bipedal adaptations. *Nature*, **483**, 565-570.
- Haile-Selassie, Y., & Simpson, S. W. (2012) A new species of *Kolpochoerus* (Mammalia: Suidae) from the Pliocene of Central Afar, Ethiopia: its taxonomy and phylogenetic relationships. *Journal of Mammalian Evolution*, doi: 10.1007/s10914-012-9207-0.
- Haileab, B., & Brown, F. H. (1992) Turkana basin-Middle Awash Valley correlations and the age of the Sagantole and Hadar Formations. *Journal of Human Evolution*, **22**, 453-468.
- Han, D. F. (1987) Artiodactyla Fossils from Liucheng *Gigantopithecus* Cave in Guangxi. *Memoir of Institute of Vertebrate Paleontology and Paleanthropology*, **18**, 135-208.
- Hardjasmita, H. S. (1987) Taxonomy and phylogeny of the Suidae (Mammalia) in Indonesia. *Scripta Geologica*, **85**, 1-68.
- Harris, J. M. (1983) Family Suidae. In *The fossil ungulates: Proboscidea, Perissodactyla, and Suidae* (Ed. by J. M. Harris), pp. 215-302. Clarendon Press, Oxford.

- Harris, J. M. (1987) Fossil Suidae from Laetoli. In *Laetoli: a Pliocene site in Northern Tanzania* (Ed. by M. D. Leakey & J. M. Harris), pp. 349-358. Oxford University Press, Oxford.
- Harris, J. M., Brown, F. H., & Leakey, M. G. (1988a) Stratigraphy and paleontology of Pliocene and Pleistocene localities west of Lake Turkana, Kenya. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County*, **399**, 1-128.
- Harris, J. M., Brown, F. H., Leakey, M. G., Walker, A. C., & Leakey, R. E. (1988b) Pliocene and Pleistocene Hominid-Bearing Sites from West of Lake Turkana, Kenya. *Science*, **239**, 27-33.
- Harris, J. M., & Cerling, T. E. (2002) Dietary adaptations of extant and Neogene African suids. *Journal of Zoology*, **256**, 45-54.
- Harris, J. M., & Liu, L. (2007) Superfamily Suoidea. In *The evolution of artiodactyls* (Ed. by D. R. Prothero & S. E. Foss), pp. 130-150. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Harris, J. M., & White, T. D. (1979) Evolution of the Plio-Pleistocene African Suidae. *Transactions of the American Philosophical Society*, **69**, 1-128.
- Hassanin, A., Delsuc, F., Ropiquet, A., Hammer, C., van Vuuren, B. J., Matthee, C., et al. (2012) Pattern and timing of diversification of Cetartiodactyla (Mammalia, Laurasiatheria), as revealed by a comprehensive analysis of mitochondrial genomes. *Comptes Rendus Biologies*, **335**, 35-50.
- Hay, R. L. (1980) The KBS tuff controversy may be ended. *Nature*, **284**, 401.
- Heaton, T. H. E. (1999) Spatial, Species, and Temporal Variations in the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ Ratios of C_3 Plants: Implications for Palaeodiet Studies. *Journal of Archaeological Science*, **26**, 637-649.
- Heinzelin, J. d. (1983) *The Omo Group. Archives of the International Omo Research Expedition*. Musée Royal de l'Afrique Centrale, Tervuren.
- Heinzelin, J. d., Clark, J. D., White, T. D., Hart, W., Renne, P., WoldeGabriel, G., et al. (1999) Environment and behavior of 2.5-million-year-old Bouri hominids. *Science*, **284**, 625-629.

- Hendey, Q. B., & Cooke, H. B. S. (1985) *Kolpochoerus paiceae* (Mammalia, Suidae) from Skurwerug, near Saldanha, South Africa, and its palaeoenvironmental implications. *Annals of the South African Museum*, **97**, 9-56.
- Herries, A. I. R., Hopley, P. J., Adams, J. W., Curnoe, D., & Maslin, M. A. (2010) Geochronology and palaeoenvironments of southern African hominin-bearing localities: a reply to Wrangham et al., 2009. "Shallow-water habitats as sources of fallback foods for hominins". *American Journal of Physical Anthropology*, **143**, 640-646.
- Herring, S. W. (1971) Functional Aspects of Suoid Cranial Anatomy. PhD thesis, The University of Chicago, Chicago, 602 p.
- Herring, S. W. (1972) The facial musculature of the Suoidea. *Journal of Morphology*, **137**, 49-62.
- Hieronimus, T. L. (2009) Osteological Correlates of Cephalic Skin Structures in Amniota: Documenting the Evolution of Display and Feeding Structures with Fossil Data. PhD thesis, Ohio University, Athens, 254 p.
- Hobbie, E. A., & Werner, R. A. (2004) Intramolecular, compound-specific, and bulk carbon isotope patterns in C₃ and C₄ plants: a review and synthesis. *New Phytologist*, **161**, 371-385.
- Hopwood, A. T. (1926) Fossil Mammalia. In *The Geology and Palaeontology of the Kairo Bone Beds. Geological Survey of Uganda, Occasional Papers* (Ed. by E. J. Wayland), pp. 13-36.
- Hopwood, A. T. (1934) New fossil mammals from Olduvai, Tanganyika Territory. *Annals and Magazine of Natural History*, **14**, 546-550.
- Howell, F. C. (1968) Omo research expedition. *Nature*, **219**, 567-572.
- Howell, F. C. (1969) Remains of Hominidae from Pliocene/Pleistocene formations in the lower Omo basin, Ethiopia. *Nature*, **223**, 1234-1239.
- Howland, M. R., Corr, L. T., Young, S. M. M., Jones, V., Jim, S., Merwe, N. J. v. d., et al. (2003) Expression of the dietary isotope signal in the compound-specific $\delta^{13}\text{C}$ values of pig bone lipids and amino acids. *International Journal of Osteoarchaeology*, **13**, 54-65.

- Hunter, J. P., & Jernvall, J. (1995) The hypocone as a key innovation in mammalian evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **92**, 10718-10722.
- Jacobs, B. F., Kingston, J. D., & Jacobs, L. J. (1999) The origin of grass-dominated ecosystems. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **86**, 590-643.
- Jacques, L. (2007) Les préférences écologiques (paléorégimes alimentaires, paléohabitats) des grands mammifères herbivores des sites à hominidés du Miocène supérieur du Nord Tchad. Reconstitution au moyen de l'analyse isotopique en carbone et oxygène du carbonate de l'émail dentaire. Thèse de l'Université de Poitiers, Poitiers, 248 p.
- Jacques, L., Ogle, N., Moussa, I., Kalin, R., Vignaud, P., Brunet, M., et al. (2008) Implications of diagenesis for the isotopic analysis of upper Miocene large mammalian herbivore tooth enamel from Chad. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **266**, 200–210.
- Johanson, D. C., White, T. D., & Coppens, Y. (1978) A new species of the genus *Australopithecus* (Primates: Hominidae) from the Pliocene of eastern Africa. *Kirtlandia*, **28**, 2-14.
- Jones, M. A. (1984) Seasonal changes in the diet of bushpigs, *Potamochoerus porcus* Linn., in the Matopos National Park. *South African Journal of Wildlife Research*, **14**, 97-100.
- Jori, F., & Bastos, A. D. S. (2009) Role of Wild Suids in the Epidemiology of African Swine Fever. *EcoHealth*, **6**, 296-310.
- Kalb, J. E. (1993) Refined stratigraphy of the hominid-bearing Awash Group, Middle Awash Valley, Afar Depression, Ethiopia. *Newsletters Stratigraphy*, **29**, 21-62.
- Kalb, J. E., Jolly, C. J., Mebrate, A., Tebedge, S., Smart, C., Oswald, E. B., et al. (1982a) Fossil mammals and artefacts from the Middle Awash Valley, Ethiopia. *Nature*, **298**, 25-29.
- Kalb, J. E., Oswald, E. B., Tebedge, S., Mebrate, A., Tola, E., & Peak, D. (1982b) Geology and stratigraphy of Neogene deposits, Middle Awash Valley, Ethiopia. *Nature*, **298**, 17-25.
- Kalb, J. E., Wood, C. B., Smart, C., Oswald, E. O., Mebrate, A., Tebedge, S., et al. (1980) Preliminary geology and palaeontology of the Bodo d'Ar hominid site, Afar, Ethiopia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **30**, 107-120.

- Kangas, A. T., Evans, A. R., Thesleff, I., & Jernvall, J. (2004) Nonindependence of mammalian dental characters. *Nature*, **432**, 211-214.
- Katoh, S., Nagaoka, S., WoldeGabriel, G., Renne, P., Snow, M. G., Beyene, Y., et al. (2000) Chronostratigraphy and correlation of the Plio-Pleistocene tephra layers of the Konso Formation, southern main Ethiopian rift, Ethiopia. *Quaternary Science Reviews*, **19**, 1305-1317.
- Keeley, J. E., & Sandquist, D. R. (1992) Carbon: freshwater plants. *Plant, Cell and Environment*, **15**, 1021-1035.
- Keen, E. N., & Singer, R. (1956) Further fossil Suidae from Hopefield. *Annals and Magazine of Natural History*, **42**, 350-360.
- Kibii, J. M. (2004) Comparative taxonomic, taphonomic and palaeoenvironmental analysis of 4-2.3 million year old australopithecine cave infills at Sterkfontein. PhD thesis, University of the Witwatersrand, Johannesburg, 439 p.
- Kimbel, W. H., Johanson, D. C., & Rak, Y. (1994) The first skull and other new discoveries of *Australopithecus afarensis* at Hadar, Ethiopia. *Nature*, **368**, 449-451.
- Kingdon, J. (1979) *East African mammals. An atlas of evolution in Africa. Vol. III Part B (Large Mammals)*. Academic Press, London.
- Kingdon, J. (1997) *The Kingdon Field Guide to African Mammals*. Princeton University Press.
- Kingston, J. D. (2011) Stable Isotopic Analyses of Laetoli Fossil Herbivores. In *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context: Volume 1: Geology, Geochronology, Paleoecology, and Paleoenvironment* (Ed. by T. Harrison), pp. 293-328. Springer.
- Kingston, J. D., & Harrison, T. (2007) Isotopic dietary reconstructions of Pliocene herbivores at Laetoli: implications for early hominin paleoecology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **243**, 272–306.
- Klingel, H., & Klingel, U. (2004) Giant Forest Hog *Hylochoerus meinertzhageni* in Queen Elizabeth National Park, Uganda. *Suiform Soundings IUCN/SSC Pigs, Peccaries, and Hippos Specialist Group (PPHSG) Newsletter*, **4**, 24-25.
- Klingenberg, C. P. (2008) Morphological integration and developmental modularity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **39**, 115-132.

- Kohn, M. J. (1996) Predicting animal $\delta^{18}\text{O}$: accounting for diet and physiological adaptation. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **60**, 4811-4829.
- Kohn, M. J. (2010) Carbon isotope compositions of terrestrial C3 plants as indicators of (paleo)ecology and (paleo)climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **107**, 19691-19695.
- Kohn, M. J., Schoeninger, M. J., & Barker, W. W. (1999) Altered states: Effects of diagenesis on fossil tooth chemistry. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **63**, 2737-2747.
- Kohn, M. J., Schoeninger, M. J., & Valley, J. W. (1998) Variability in oxygen isotope compositions of herbivore teeth: reflections of seasonality or developmental physiology? *Chemical Geology*, **152**, 97-112.
- Krueger, H. W., & Sullivan, C. H. (1984) Models for carbon isotope fractionation between diet and bone. In *Stables isotopes in nutrition* (Ed. by J. R. Turnlund & P. E. Johnson), pp. 205-220. American Chemical Society, Washington, DC.
- Kullmer, O. (1999) Evolution of African Plio-Pleistocene Suids (Artiodactyla: Suidae) Based on Tooth Pattern Analysis. *Kaupia Darmstädter Beiträg zur Naturgeschichte*, **9**, 1-34.
- Künzel, T., Rayaleh, H. A., & Heckel, J.-O. (2004) Warthogs of Djibouti. *Suiform Soundings IUCN/SSC Pigs, Peccaries, and Hippos Specialist Group (PPHSG) Newsletter*, **4**, 55-57.
- Leakey, L. S. B. (1942) Fossil Suidae from Oldoway. *Journal of East African Natural Society*, **16**, 178-196.
- Leakey, L. S. B. (1943) New fossil Suidae from Shungura, Omo. *Journal of East African Natural Society*, **17**, 45-61.
- Leakey, L. S. B. (1958) Some East African Pleistocene Suidae. *Fossil Mammals of Africa*, **14**, 1-133.
- Leakey, L. S. B. (1959) A new fossil skull from Olduvai. *Nature*, **184**, 491-493.
- Leakey, L. S. B., Tobias, P. V., & Napier, J. R. (1964) A new species of the genus *Homo* from Olduvai Gorge. *Nature*, **202**, 7-9.
- Leakey, M. G., Feibel, C. S., McDougall, I., & Walker, A. (1995) New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*, **376**, 565-571.

- Leakey, M. G., Spoor, F., Brown, F. H., Gathogo, P. N., Klarie, C., Leakey, L. N., et al. (2001) New hominin genus from eastern Africa shows diverse middle Pliocene lineages. *Nature*, **410**, 433-440.
- Leakey, M. G., Spoor, F., Dean, M. C., Feibel, C. S., Anton, S., Kiarie, C., et al. (2012) New fossils from Koobi Fora in northern Kenya confirm taxonomic diversity in early *Homo*. *Nature*, **488**, 201-204.
- Leakey, R. E. F. (1973) Evidence for an advanced Plio-Pleistocene hominid from East Rudolph, Kenya. *Nature*, **242**, 447-450.
- Leavitt, S. W., & Long, A. (1986) Stable-carbon isotope variability in tree foliage and wood. *Ecology*, **67**, 1002-1010.
- Lee, Y. C. (1963) A New Species of *Potamochoerus* from Chihnsien, Shansi. *Vertebrata Palasiatica*, **7**, 161-167.
- Leuthold, W. (1977) *African ungulates: a comparative review of their ethology and behavioral ecology*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York.
- Levin, N. E., Brown, F. H., Behrensmeyer, A. K., Bobe, R., & Cerling, T. E. (2011) Paleosol carbonates from the Omo Group: Isotopic records of local and regional environmental change in East Africa. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **307**, 75-89.
- Levin, N. E., Cerling, T. E., Passey, B. H., Harris, J. M., & Ehleringer, J. R. (2006) A stable isotope aridity index for terrestrial environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**, 11201–11205.
- Levin, N. E., Simpson, S. W., Quade, J., Cerling, T. E., & Frost, S. R. (2008) Herbivore enamel carbon isotopic composition and the environmental context of *Ardipithecus* at Gona, Ethiopia. In *The Geology of Early Humans in the Horn of Africa* (Ed. by J. Quade & J. G. Wynn), pp. 215-234. Geological Society of America.
- Lisiecki, L. E., & Raymo, M. E. (2005) A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography*, **20**, PA1003, doi: 10.1029/2004PA001071.
- Lisiecki, L. E., & Raymo, M. E. (2007) Plio-Pleistocene climate evolution: trends and transitions in glacial cycle dynamics. *Quaternary Science Reviews*, **26**, 56-69.

- Liu, A. G. S. C., Seiffert, E. R., & Simons, E. L. (2008) Stable isotope evidence for an amphibious phase in early proboscidean evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **105**, 5786-5791.
- Livingstone, D. A., & Clayton, W. D. (1980) An altitudinal cline in tropical African grass floras and its paleoecological significance. *Quaternary Research*, **13**, 392-402.
- Lomolino, M. V. (2005) Body size evolution in insular vertebrates: generality of the island rule. *Journal of Biogeography*, **32**, 1683-1699.
- Longinelli, A. (1984) Oxygen isotopes in mammal bone phosphate: a new tool for paleohydrological and paleoclimatological research? *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **48**, 385-390.
- Lorenzen, E. D., Heller, R., & Siegmund, H. R. (2012) Comparative phylogeography of African savannah ungulates. *Molecular Ecology*, **21**, 3656-3670.
- Lucas, P. W. (2004) *Dental functional morphology: how teeth work*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lucchini, V., Meijaard, E., Diong, C. H., Groves, C. P., & Randi, E. (2005) New phylogenetic perspectives among species of South-east Asian wild pig (*Sus* sp.) based on mtDNA sequences and morphometric data. *Journal of Zoology, London*, **266**, 25-35.
- Luck, C. P. (1965) The comparative morphology of the eyes of certain African suiformes. *Vision Research*, **5**, 283-297.
- Luz, B., Kolodny, Y., & Horowitz, M. (1984) Fractionation of oxygen isotopes between mammalian bone phosphate and environmental drinking-water. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **48**, 1689-1693.
- Lydekker, R. (1884) Indian Tertiary and Post-Tertiary Vertebrata: Siwalik and Narbada Bunodont Suina. *Memoir of the Geological Survey of India, Palaeontologica indica*, **10**, 35-104.
- Maberly, C. T. A. (1966) African bushpigs. *Animals*, **9**, 556-564.
- MacLeod, N. (1991) Punctuated anagenesis and the importance of stratigraphy to paleobiology *Paleobiology*, **17**, 167-188.
- Made, J. v. d. (1991) Sexual bimodality in some recent pig populations and application of the findings to the study of fossils. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **56**, 81-87.

- Made, J. v. d. (2010) The pigs and "Old World peccaries" (Suidae and Palaeochoeridae, Suoidea, Artiodactyla) from the Miocene of Sandelzhausen (southern Germany): phylogeny and an updated classification of the Hyotheriinae and Palaeochoeridae. *Paläontologische Zeitschrift*, **84**, 43-121.
- Made, J. v. d. (2011) *On the origins of Metridiochoerus and Potamochoerus*. Third conference of the EAAPP, Addis Ababa.
- Made, J. v. d., Belinchón, M., & Montoya, P. (1998) Suoidea (Mammalia) from the lower Miocene locality of Buñol, Valencia, Spain. *Géobios*, **31**, 99-112.
- Marcot, J. D. (2007) Molecular phylogeny of terrestrial artiodactyls: conflicts and resolution. In *The evolution of artiodactyls* (Ed. by D. R. Prothero & S. E. Foss), pp. 4-18. John Hopkins University Press, Baltimore.
- Martin, C., Bentaleb, I., Kaandorp, R., Iacumin, P., & Chatri, K. (2008) Intra-tooth study of modern rhinoceros enamel $\delta^{18}\text{O}$: is the difference between phosphate and carbonate $\delta^{18}\text{O}$ a sound diagenetic test? *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **266**, 183–189.
- Martínez-Navarro, B., Rook, L., Segid, A., Yosief, D., Ferretti, M. P., Shoshani, J., et al. (2004) The large fossil mammals from Buia (Eritrea): systematics, biochronology and paleoenvironments. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia*, **110**, 61-88.
- Maslin, M. M., & Christensen, B. (2007) Tectonics, orbital forcing, global climate change, and human evolution in Africa: introduction to the African paleoclimate special volume. *Journal of Human Evolution*, **53**, 443-464.
- Mason, D. R. (1984) Dentition and age determination of the warthog *Phacochoerus aethiopicus* in Zululand, South Africa. *Koedoe*, **27**, 79-119.
- Mathee, C. A., Burzlaff, J. D., Taylor, J. F., & Davis, S. K. (2001) Mining the mammalian genome for artiodactyl systematics. *Systematic Biology*, **50**, 367-390.
- Matthews, S. C. (1973) Notes on open nomenclature and on synonymy lists. *Palaeontology*, **16**, 713-719.
- Mayr, E. (1942) *Systematics and the origin of species, from the viewpoint of a zoologist*. Harvard University Press.

- McBrearty, S. (2001) The Middle Pleistocene of East Africa. In *Human roots: Africa and Asia in the Middle Pleistocene* (Ed. by L. H. Barham & K. Robson-Brown), pp. 81-97. Western Academic & Specialist Press, Bristol.
- McDougall, I., Brown, F. H., Vasconcelos, P. M., Cohen, B. E., Thiede, D. S., & Buchanan, M. J. (2012) New single crystal $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ ages improve time scale for deposition of the Omo Group, Omo-Turkana Basin, East Africa. *Journal of the Geological Society*, **169**, 213-226.
- McHenry, L. J. (2012) A revised stratigraphic framework for Olduvai Gorge Bed I based on tuff geochemistry. *Journal of Human Evolution*, **63**, 284-299.
- McNulty, K. P., Frost, S. R., & Strait, D. S. (2006) Examining affinities of the Taung child by developmental simulation. *Journal of Human Evolution*, **51**, 274-296.
- Meijaard, E., & Groves, C. P. (2002) Proposal for taxonomic changes within the genus *Babyrousa*. *Suiform Soundings IUCN/SSC Pigs, Peccaries, and Hippos Specialist Group (PPHSG) Newsletter*, **2**, 9-10.
- Meijaard, E., Oliver, W. L. R., & d'Huart, J.-P. (2011) Suidae. In *Handbook of the Mammals of the World. Vol. 2. Hoofed Mammals* (Ed. by D. E. Wilson & R. Mittermeier), pp. 248-291. Lynx Edicions, Paris, Madrid.
- Melton, D. A., Cooper, S. M., & Whittington, A. E. (1989) The diet of bushpigs in a sugarcane agroecosystem. *South African Journal of Wildlife Research*, **19**, 48-51.
- Mendoza, M., Janis, C. M., & Palmqvist, P. (2002) Characterizing complex craniodental patterns related to feeding behaviour in ungulates: a multivariate approach. *Journal of Zoology*, **258**, 223-246.
- Merceron, G., Blondel, C., Bonis, L. d., Koufos, G. D., & Viriot, L. (2005) A new method of dental microwear analysis: application to extant primates and *Ouranopithecus macedoniensis* (late Miocene of Greece). *Palaios*, **20**, 551-561.
- Merceron, G., Schulz, E., Kordos, L., & Kaiser, T. M. (2007) Paleoenvironment of *Dryopithecus brancoi* at Rudabanya, Hungary: evidence from dental meso- and micro-wear analyses of large vegetarian mammals. *Journal of Human Evolution*, **53**, 331-349.
- Merrick, H. V., Heinzelin, J. d., Haesaerts, P., & Howell, F. C. (1973) Archaeological Occurrences of Early Pleistocene Age from the Shungura Formation, Lower Omo Valley, Ethiopia. *Nature*, **242**, 572-575.

- Merwe, N. J. v. d., & Medina, E. (1991) The Canopy Effect, Carbon Isotope Ratios and Foodwebs in Amazonia. *Journal of Archaeological Science*, **18**, 249-259.
- Mgqatsa, N. (2010) Diet and population trends of warthog in the Addo Elephant National Park. Master thesis, Nelson Mandela Metropolitan University, Port Elizabeth, 84 p.
- Murphy, W. J., Eizirik, E., Johnson, W. E., Zhang, Y. P., Ryderk, O. A., & O'Brien, S. J. (2001) Molecular phylogenetics and the origins of placental mammals. *Nature*, **409**, 614-618.
- Muwanika, V. B., Kock, R., Masembe, C., & Siegismund, H. R. (2012) Genetic diversity in the desert warthog (*Phacochoerus aethiopicus delameri*) population of eastern Africa. *South African Journal of Wildlife Research*, **42**, 54-59.
- Muwanika, V. B., Nyakaana, S., Siegismund, H. R., & Arctander, P. (2003) Phylogeography and population structure of the common warthog (*Phacochoerus africanus*) inferred from variation in mitochondrial DNA sequences and microsatellite loci. *Heredity*, **91**, 361-372.
- Navarro-Sigüenza, A. G., & Peterson, A. T. (2004) An alternative species taxonomy of the birds of Mexico. *Biota Neotropica*, **4**, 1-32.
- Naylor, G. J. P., & Adams, D. C. (2001) Are the fossil data really at odds with the molecular data ? Morphological evidence for Cetartiodactyla phylogeny reexamined. *Systematic Biology*, **50**, 444-453.
- Nelson, S. V. (2002) Faunal and environmental change surrounding the extinction of *Sivapithecus*, a Miocene hominoid, in the Siwaliks of Pakistan. Phd thesis, Harvard University, Cambridge, 290 p.
- Neubauer, S., Gunz, P., Weber, G. W., & Hublin, J.-J. (2012) Endocranial volume of *Australopithecus africanus*: new CT-based estimates and the effects of missing data and small sample size. *Journal of Human Evolution*, **62**, 498-510.
- Nikaido, M., Rooney, A. P., & Okada, N. (1999) Phylogenetic relationships among cetartiodactyls based on insertions of short and long interspersed elements: hippopotamuses are the closest extant relatives of whales. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **96**, 10261-10266.
- Nowak, R. M. (1999) *Walker's mammals of the world, sixth edition*. The Johns Hopkins University Press.

- Nummelin, M. (1990) Relative habitat use of duikers, bushpigs, and elephants in virgin and selectively logged areas of the Kibale Forest, Uganda. *Tropical Zoology*, **3**, 111-120.
- Nyafu, K. (2009) Warthog as an introduced species in the eastern Cape. Master thesis, Nelson Mandela Metropolitan University, Port Elizabeth, 99 p.
- O'Higgins, P., & Jones, N. (2006) Tools for statistical shape analysis. In. Hull York Medical School <http://sites.google.com/site/hymsfme/resources>.
- O'Leary, M. A., & Gatesy, J. (2007) Impact of increased character sampling on the phylogeny of Cetartiodactyla (Mammalia): combined analysis including fossils. *Cladistics*, **23**, 1–46.
- O'Leary, M. H. (1988) Carbon Isotopes in Photosynthesis. *BioScience*, **38**, 328-336.
- Obanda, V. O., Lekokool, I., Munyao, M., Chege, S. M., Manyibe, T., & Gakuya, F. (2011) New distribution records for the desert Warthog (*Phacochoerus aethiopicus delamerei* – Pallas 1766). *African Journal of Ecology*, **49**, 373-376.
- Oliver, W. L. R. (1993) Pigs, peccaries and hippos : Status Survey and Conservation Action Plan. IUCN, Gland.
- Oliver, W. L. R., & Brisbin, I. L. (1993) Introduced and feral pigs, problems, policy and priorities. In *Pigs, Peccaries and Hippos. Status Survey and Conservation Action Plan* (Ed. by W. L. R. Oliver), pp. 179-191. IUCN, Gland.
- Orliac, M. (2007) Le rôle des Listriodontinae dans la différenciation des Suidae (Mammalia) : paléoanatomie, systématique, phylogénie. Thèse de l'Université Pierre et Marie Curie - Paris VI, Paris, 702 p.
- Orliac, M., Antoine, P.-O., & Ducrocq, S. (2010) Phylogenetic relationships of the Suidae (Mammalia, Cetartiodactyla): new insights on the relationships within Suoidea. *Zoologica Scripta*, **39**, 315-330.
- Pajaud, D. (1989) *Nomenclature et taxinomie : pratiques de la dénomination et usage des concepts en ontologie*. Gaston Lachurié, Paris.
- Passey, B. H., Cerling, T. E., Schuster, G. T., Robinson, T. F., Roeder, B. L., & Krueger, S. K. (2005a) Inverse methods for estimating primary input signals from time-averaged isotope profiles. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **69**, 4101-4116.

- Passey, B. H., Robinson, T. F., Ayliffe, L. K., Cerling, T. E., Sponheimer, M., Dearing, M. D., et al. (2005b) Carbon isotope fractionation between diet, breath CO₂, and bioapatite in different mammals. *Journal of Archaeological Science*, **32**, 1459-1470.
- Pellegrini, M., Lee-Thorp, J. A., & Donahue, R. E. (2011) Exploring the variation of the $\delta^{18}\text{O}_p$ and $\delta^{18}\text{O}_c$ relationship in enamel increments. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **310**, 71-83.
- Pfretzschner, H. U. (1992) Enamel microstructure and hypsodonty in large mammals. In *Structure, function and evolution of teeth* (Ed. by P. Smith & E. Tchernov), pp. 147-162. Freund Publishing House, London, Tel Aviv.
- Phillips, D. L. (2012) Converting isotope values to diet composition: the use of mixing models. *Journal of Mammalogy*, **93**, 342-352.
- Phillips, J. F. V. (1926) "Wild pig" (*Potamochoerus choeropotamus*) at the Knysna: notes by a naturalist. *South African Journal of Science*, **23**, 655-660.
- Pickford, M. (1993) Old World suoid systematics, phylogeny, biogeography and biostratigraphy. *Paleontologia i Evolució*, **26-27**, 237-269.
- Pickford, M. (1994) Fossil Suidae of the Albertine Rift Valley, Uganda-Zaire. In *Geology and Palaeobiology of the Albertine Rift Valley, Uganda-Zaire. Vol. II: Palaeobiology* (Ed. by B. Senut & M. Pickford), pp. 339-373. CIFEG, Orléans.
- Pickford, M. (2012) Ancestors of Broom's pigs. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, **67**, 17-35.
- Pilgrim, G. E. (1926) The fossil Suidae of India. *Memoirs of the Geological Survey of India, New Series*, **8**, 65.
- Plummer, T. W., Ditchfield, P. W., Bishop, L. C., Kingston, J. D., Ferraro, J. V., Braun, D. R., et al. (2009) Oldest Evidence of Toolmaking Hominins in a Grassland- Dominated Ecosystem. *PLoS ONE*, **4**, e7199.
- Porat, N., & Ronen, A. (2002) Luminescence and ESR age determinations of the Lower Paleolithic site Evron Quarry, Israel. *Advances in ESR Applications*, **18**, 123-130.
- Potts, R. (2007) Environmental hypotheses of Pliocene human evolution. In *Hominin Environments in the East African Pliocene* (Ed. by R. Bobe, Z. Alemseged & A. K. Behrensmeyer), pp. 25-49. Springer, Dordrecht.

- Pushkina, D., Bocherens, H., Chaimanee, Y., & Jaeger, J.-J. (2010) Stable carbon isotope reconstructions of diet and paleoenvironment from the late Middle Pleistocene Snake Cave in northeastern Thailand. *Naturwissenschaften*, **97**, 299-309.
- Randi, E., d'Huart, J.-P., Lucchini, V., & Aman, R. (2002) Evidence of two genetically deeply divergent species of warthog, *Phacochoerus africanus* and *P. aethiopicus* (Artiodactyla, Suiformes) in East Africa. *Mammalian Biology*, **67**, 91-96.
- Raynal, J. P., Amani, F., Geraads, D., El Graoui, M., Magoga, L., Texier, J.-P., et al. (2008) La Grotte des Félins, site paléolithique du Pléistocène supérieur à Dar Bouazza (Maroc). *L'anthropologie*, **112**, 182-200.
- Renne, P. R., WoldeGabriel, G., Hart, W. K., Heiken, G., & White, T. D. (1999) Chronostratigraphy of the Mio-Pliocene Sagantole Formation, Middle Awash Valley, Afar Rift, Ethiopia. *Geological Society of America Bulletin*, **111**, 869-885.
- Rensberger, J. M., & Wang, X. (2005) Microstructural Reinforcement in the Canine Enamel of the Hyaenid *Crocuta crocuta*, the Felid *Puma concolor* and the Late Miocene Canid *Borophagus secundus*. *Journal of Mammalian Evolution*, **12**, 379-403.
- Repenning, C. A., & Fejfar, O. (1982) Evidence for earlier date of 'Ubeidiya, Israel, hominid site. *Nature*, **299**, 344-347.
- Reynolds, S. C., & Kibii, J. M. (2011) Sterkfontein at 75: review of palaeoenvironments, fauna and archaeology from the hominin site of Sterkfontein (Gauteng Province, South Africa). *Palaeontologia Africana*, **46**, 59-88.
- Rightmire, G. P. (1996) The human cranium from Bodo, Ethiopia: evidence for speciation in the middle Pleistocene ? *Journal of Human Evolution*, **31**, 21-39.
- Rink, W. J., & Schwarcz, H. P. (1995) Tests for Diagenesis in Tooth Enamel: ESR Dating Signals and Carbonate Contents. *Journal of Archaeological Science*, **22**, 251-255.
- Roche, H., Delagnes, A., Brugal, J. P., Feibel, C., Kibunjia, M., Mourre, V., et al. (1999) Early hominid stone tool production and technical skill 2.34 Myr ago in West Turkana, Kenya. *Nature*, **399**, 57-60.
- Rode, P. (1944) *Faune de l'Empire Français II, Mammifères ongulés de l'Afrique Noire. Deuxième partie : Tragulidés, Giraffidés, Suidés (Phacochère, Potamochère, Hylochère), Hippopotamidés (Hippopotame), Périssodactyles (Rhinocéros), Proboscidiens (Eléphant), Hyraciens (Damans)*. Larose, Paris.

- Rohlf, F. J. (2010a) Relative Warps. In. Ecology and Evolution. State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, NY.
- Rohlf, F. J. (2010b) tpsDig. In. Ecology and Evolution. State University of New York at Stony Brook, Stony Brook, NY.
- Ron, H., Porat, N., Ronen, A., Tchernov, E., & Horwitz, L. K. (2003) Magnetostratigraphy of the Evron Member: implications for the age of the Middle Acheulian site of Evron Quarry. *Journal of Human Evolution*, **44**, 633-639.
- Roosmalen, M. G. M. v., Frenz, L., Hooft, P. v., de, I. H. H., & Leirs, H. (2006) A new species of living peccary (Mammalia: Tayassuidae) from the Brazilian Amazon. *Bonner zoologische Beiträge*, **55**, 105–112.
- Rossouw, L., & Scott, L. (2011) Phytoliths and pollen, the microscopic plant remains in Pliocene volcanic sediments around Laetoli, Tanzania. In *Paleontology and Geology of Laetoli: Human Evolution in Context. Volume 1: Geology, Geochronology, Paleoecology and Paleoenvironment* (Ed. by T. Harrison), pp. 201-215. Springer.
- Rothschild, M. F., & Neuville, H. (1906) Sur l'*Hylochoerus meinerzhageni* O. Ths. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **142**, 646-648.
- Rozanski, K., Araguas-Araguas, L., & Gonfiantini, R. (1993) Isotopic patterns in modern global precipitation. In *Climate change in continental isotopic records* (Ed. by P. K. Swart, K. C. Lohmann, J. McKenzie & S. Savin), pp. 1-36. American Geophysical Union, Washington.
- Rozanski, K., Araguas-Araguas, L., & Gonfiantini, R. (1996) Isotope patterns of precipitation in the East African region. In *The limnology, climatology and paleoclimatology of the East African Lakes* (Ed. by T. C. Johnson & E. O. Odada), pp. 79-93. Gordon and Breach Publishers, Amsterdam.
- Sage, R. F., & Monson, R. K. (1999) *C₄ Plant biology*. Academic Press, London.
- Sahnouni, M., Hadjouis, D., Made, J. v. d., Derradji, A., Canals, A., Medig, M., et al. (2002) Further research at the Oldowan site of Ain Hanech, north-eastern Algeria. *Journal of Human Evolution*, **43**, 925-937.
- Sahnouni, M., Hadjouis, D., Made, J. v. d., Derradji, A., Canals, A., Medig, M., et al. (2004) On the earliest human occupation in North Africa: a response to Geraads et al. *Journal of Human Evolution*, **46**, 763-775.

- Sahnouni, M., & Made, J. v. d. (2009) The Oldowan in North Africa within a biochronological framework. In *The Cutting Edge: New Approaches to the Archaeology of Human Origins* (Ed. by K. Schick & N. Toth), pp. 179-210. Stone Age Institute Press.
- Scotcher, J. S. B. (1973) Diurnal feeding by bushpig. *Lammergeyer*, **19**, 33-34.
- Ségalen, L., Lee-Thorp, J. A., & Cerling, T. (2007) Timing of C₄ grass expansion across sub-Saharan Africa. *Journal of Human Evolution*, **53**, 549-559.
- Semaw, S., Rogers, M. J., Quade, J., Renne, P. R., Butler, R. F., Dominguez-Rodrigo, M., et al. (2003) 2.6-Million-year-old stone tools and associated bones from OGS-6 and OGS-7, Gona, Afar, Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, **45**, 169-177.
- Senut, B., Pickford, M., Gommery, D., Mein, P., Cheboi, K., & Coppens, Y. (2001) First hominid from the Miocene (Lukeino Formation, Kenya). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, **332**, 137-144.
- Seydack, A. H. W. (1990) Ecology of the bushpig *Potamochoerus porcus* Linn. 1758 in the Cape Province, South Africa. PhD thesis, Stellenbosch University, Stellenbosch, 729 p.
- Shabel, A. B. (2009) Craniodental morphology and biogeochemistry of African carnivorans: toward a new model of Plio-Pleistocene hominin evolution. PhD thesis, University of California, Berkeley, 373 p.
- Shackleton, N. (1995) New data on the evolution of Pliocene climatic variability. In *Paleoclimate and evolution with emphasis on Human origins* (Ed. by E. S. Vrba, G. H. Denton, T. C. Partridge & L. H. Burckle), pp. 242-248. Yale University Press, New Haven.
- Sharp, Z. D., Atudorei, V., & Furrer, H. (2000) The effect of diagenesis on oxygen isotope ratios of biogenic phosphates. *American Journal of Science*, **300**, 222-237.
- Shaw, J. C. M., & Cooke, H. B. S. (1941) New fossil pig remains from the Vaal River Gravels. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, **28**, 239-299.
- Shin, J. Y., & Hedges, R. E. M. (2012) Diagenesis in bone and enamel apatite carbonate: the potential of density separation to access the original composition. *Journal of Archaeological Science*, **39**, 1123-1130.

- Sholts, S. B., Flores, L., Walker, P. L., & Wärmländer, S. K. T. S. (2011) Comparison of coordinate measurement precision of different landmark types on human crania using a 3D laser scanner and a 3D digitiser: implications for applications of digital morphometrics. *International Journal of Osteoarchaeology*, **21**, 535-543.
- Sikes, N. E., & Ashley, G. M. (2007) Stable isotopes of pedogenic carbonates as indicators of paleoecology in the Plio-Pleistocene (upper Bed I), western margin of the Olduvai Basin, Tanzania. *Journal of Human Evolution*, **53**, 574-594.
- Sillen, A., Hall, G., & Armstrong, R. (1995) Strontium calcium ratios (Sr/Ca) and strontium isotopic ratios ($^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$) of *Australopithecus robustus* and *Homo* sp. from Swartkrans. *Journal of Human Evolution*, **28**, 277-285.
- Singer, R., & Keen, E. N. (1955) Fossil Suiformes from Hopefield. *Annals of the South African Museum*, **42**, 169-179.
- Sjarmidi, A., & Gérard, J. (1988) Autour de la systématique et la distribution des suidés. *Monitore Zoologico Italiano*, **22**, 415-448.
- Skinner, J. D., Breytenbach, G. J., & Maberly, C. T. A. (1976) Observations on the ecology and biology of the bushpig *Potamochoerus porcus* Linn. in the northern Transvaal. *South African Journal of Wildlife Research*, **6**, 123-128.
- Smedley, M. P., Dawson, T. E., Comstock, J. P., Donovan, L. A., Sherrill, D. E., Cook, C. S., et al. (1991) Seasonal carbon isotope discrimination in a grassland community. *Oecologia*, **85**, 314-320.
- Somers, M. J., & Rasa, O. A. E. (1997) A causal analysis of relationships between behaviour patterns of free living warthogs. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **62**, 93-98.
- Somers, M. J., Rasa, O. A. E., & Penzhorn, B. L. (1995) Group structure and social behaviour of warthogs *Phacochoerus aethiopicus*. *Acta Theriologica*, **40**, 257-281.
- Souron, A., Balasse, M., & Boisserie, J.-R. (2012) Isotopic record of seasonality in extant *Hippopotamus amphibius* and in Late Pliocene hippopotamids (Shungura Formation, south-western Ethiopia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **342-343**, 97-110.
- Sowls, L. K., & Phelps, R. J. (1966) Body Temperatures of Juvenile Warthogs and Bushpigs. *Journal of Mammalogy*, **47**, 134-137.

- Sponheimer, M., & Lee-Thorp, J. A. (2006) Enamel diagenesis at South African Australopithecus sites: Implications for paleoecological reconstruction with trace elements. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **70**, 1644-1654.
- Sponheimer, M., & Lee-Thorp, J. A. (2009) Biogeochemical Evidence for the Environments of Early *Homo* in South Africa. In *The First Humans: Origin and Early Evolution of the Genus Homo* (Ed. by F. E. Grine, J. G. Fleagle & R. E. Leakey), pp. 185-194. Springer.
- Spoor, F., Leakey, M. G., & Leakey, L. N. (2010) Hominin diversity in the Middle Pliocene of eastern Africa: the maxilla of KNM-WT 40000. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, **365**, 3377-3388.
- Stewart, D. R. M., & Stewart, J. (1963) The distribution of some large mammals in Kenya. *Journal of the East Africa Natural History Society and Coryndon Museum*, **24**, 107-159.
- Still, C. J., & Powell, R. L. (2010) Continental-scale distributions of vegetation stable carbon isotope ratios. In *Isoscapes: understanding movement, pattern, and process on Earth through isotope mapping* (Ed. by J. B. West, G. J. Bowen, T. E. Dawson & K. P. Tu), pp. 179-194. Springer.
- Stuiver, M., Burk, R. L., & Quay, P. D. (1984) $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratios in tree rings and the transfer of biospheric carbon to the atmosphere. *Journal of Geophysical Research*, **89**, 11731-11748.
- Suga, S. (1982) Progressive mineralization pattern of developing enamel during the maturation stage. *Journal of Dental Research*, **61**, 1532-1542.
- Suwa, G., Asfaw, B., Beyene, Y., White, T. D., Katoh, S., Nagaoka, S., et al. (1997) The first skull of *Australopithecus boisei*. *Nature*, **389**, 489-492.
- Suwa, G., Asfaw, B., Kono, R. T., Kubo, D., Lovejoy, C. O., & White, T. D. (2009) The *Ardipithecus ramidus* Skull and Its Implications for Hominid Origins. *Science*, **326**, 68e61-68e67.
- Suwa, G., Nakaya, H., Asfaw, B., Saegusa, H., Amzaye, A., Kono, R. T., et al. (2003) Plio-Pleistocene terrestrial mammal assemblage from Konso, Southern Ethiopia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **23**, 901-916.

- Suwa, G., White, T. D., & Howell, F. C. (1996) Mandibular postcanine dentition from the Shungura Formation, Ethiopia: crown morphology, taxonomic allocations, and Plio-Pleistocene hominid evolution. *American Journal of Physical Anthropology*, **101**, 247-282.
- Tabuce, R., Delmer, C., & Gheerbrant, E. (2007) Evolution of the tooth enamel microstructure in the earliest proboscideans (Mammalia). *Zoological Journal of the Linnean Society*, **149**, 611-628.
- Taieb, M. (1974) Evolution quaternaire du Bassin de l'Aouache. Thèse de l'Université de Paris VI, Paris, 327 p.
- Thenius, V. E. (1970) Zur evolution und verbreitungsgeschichte der Suidae (Artiodacyla, Mammalia). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **35**, 321-342.
- Thomas, A. D., & Kolbe, F. F. (1942) The wild pigs of South Africa: their distribution and habits, and their significance as agricultural pests and carriers of disease. *Journal of South African Veterinary Medical Association*, **13**, 1-11.
- Thomas, D. B., McGoverin, C. M., Fordyce, E., Frew, R. D., & Gordon, K. C. (2011) Raman spectroscopy of fossil bioapatite - a proxy for diagenetic alteration of the oxygen isotope composition. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **310**, 62-70.
- Thomas, O. (1904) On *Hylochoerus*, the Forest-Pig of Central Africa. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **2**, 193-199.
- Thomas, P. H. (1884) Recherches stratigraphiques et paléontologiques sur quelques formations d'eau douce de l'Algérie. *Mémoires de la Société Géologique de France*, **3**, 1-51.
- Tieszen, L. L. (1991) Natural variations in the carbon isotope values of plants: implications for archaeology, ecology, and paleoecology. *Journal of Archaeological Science*, **18**, 227-248.
- Tieszen, L. L., & Fragre, T. (1993) Effect of diet quality and composition on the isotopic composition of respiratory CO₂, bone collagen, bioapatite and soft tissues. In *Prehistoric human bone. Archaeology at the molecular level* (Ed. by J. P. Lambert & G. Grupe), pp. 121-155. Springer-Verlag, Berlin.

- Tieszen, L. L., Hein, D., Qvortrup, S. A., Troughton, J. H., & Imbamba, S. K. (1979) Use of $\delta^{13}\text{C}$ Values to Determine Vegetation Selectivity in East African Herbivores. *Oecologia*, **37**, 351-359.
- Townsend, K. E., Levin, N., Simpson, S. W., Quade, J., & Semaw, S. (2007) Diets of the Early Pliocene suids from Gona, Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology*, **132**, 233.
- Treydte, A. C., Bernasconi, S. M., Kreuzer, M., & Edwards, P. J. (2006) Diet of the common warthog (*Phacochoerus africanus*) on former cattle grounds in a Tanzanian savanna. *Journal of Mammalogy*, **87**, 889-898.
- Tseng, Z. J. (2012) Connecting Hunter-Schreger Band microstructure to enamel microwear features: New insights from durophagous carnivores. *Acta Palaeontologica Polonica*, **57**, 473-484.
- Tükten, T., Vennemann, T. W., & Pfretzschner, H.-U. (2008) Early diagenesis of bone and tooth apatite in fluvial and marine settings: Constraints from combined oxygen isotope, nitrogen and REE analysis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **266**, 254-268.
- Uno, K. T., Cerling, T. E., Harris, J. M., Kunimatsu, Y., Leakey, M. G., & Nakatsukasa, M. (2011) Late Miocene to Pliocene carbon isotope record of differential diet change among East African herbivores. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **108**, 6509-6514.
- Van Hoepen, E. C. N., & Van Hoepen, H. E. (1932) Vrystaatse wilde varke. *Paleontologiese Navorsing van die Nasionale Museum*, **2**, 39-62.
- Vercammen, P., & Mason, D. R. (1993) The warthogs (*Phacochoerus africanus* and *P. aethiopicus*). In *Pigs, peccaries and hippos : Status Survey and Conservation Action Plan* (Ed. by W. L. R. Oliver), pp. 75-84. IUCN, Gland.
- Vercammen, P., Seydack, A. H. W., & Oliver, W. L. R. (1993) The Bush Pigs (*Potamochoerus larvatus* and *P. porcus*). In *Pigs, peccaries and hippos : Status Survey and Conservation Action Plan* (Ed. by W. L. R. Oliver), pp. 93-101. IUCN, Gland.

- Viehl, K. (2003) Untersuchungen zur Nahrungsökologie des Afrikanischen Riesenwaldschweins (*Hylochoerus meinertzhageni* Thomas) im Queen Elizabeth National Park, Uganda. PhD thesis, Universität Hannover, Hannover, 130 p.
- Vrba, E. S. (1988) Late Pliocene climatic events and hominid evolution. In *The evolutionary history of the robust australopithecines* (Ed. by F. E. Grine), pp. 405-426. Aldine de Gruyter, New York.
- Vrba, E. S. (1995) The fossil record of African antelopes (Mammalia, Bovidae) in relation to human evolution and paleoclimate. In *Paleoclimate and evolution with emphasis on Human origins* (Ed. by E. S. Vrba, G. H. Denton, T. C. Partridge & L. H. Burckle), pp. 385-424. Yale University Press, New Haven.
- Vrba, E. S. (1997) New fossils of Alcelaphini and Caprinae (Bovidae: Mammalia) from Awash, Ethiopia, and phylogenetic analysis of Alcelaphini. *Palaeontologia Africana*, **34**, 127-198.
- Vrba, E. S. (1999) Habitat theory in relation to the evolution in African Neogene biota and hominids. In *African biogeography, climate change and Human evolution* (Ed. by T. G. Bromage & F. Schrenk), pp. 19-34. Oxford University Press, Oxford.
- Walker, A., Leakey, R. E. F., Harris, J. M., & Brown, F. H. (1986) 2.5-Myr *Australopithecus boisei* from west of Late Turkana, Kenya. *Nature*, **322**, 517-522.
- Walter, R. C., & Aronson, J. L. (1993) Age and source of the Sidi Hakoma Tuff, Hadar Formation, Ethiopia. *Journal of Human Evolution*, **25**, 229-240.
- Wang, Y., & Cerling, T. E. (1994) A model of fossil tooth and bone diagenesis: implications for paleodiet reconstruction from stable isotopes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, **107**, 281-289.
- Warinner, C., & Tuross, N. (2009) Alkaline cooking and stable isotope tissue-diet spacing in swine: archaeological implications. *Journal of Archaeological Research*, **36**, 1690-1697.
- Warinner, C., & Tuross, N. (2010) Tissue isotopic enrichment associated with growth depression in a pig: implications for archaeology and ecology. *American Journal of Physical Anthropology*, **141**, 486-493.
- White, T. D. (1986) Cut marks on the Bodo cranium: a case of prehistoric defleshing. *American Journal of Physical Anthropology*, **69**, 503-509.

- White, T. D. (1995) African omnivores: global climatic change and Plio-Pleistocene hominids and suids In *Paleoclimate and evolution with emphasis on human origins* (Ed. by E. S. Vrba, G. H. Denton, T. C. Partridge & L. H. Burckle), pp. 369-384. Yale University Press.
- White, T. D. (2000) Middle Awash. In *Encyclopedia of Human Evolution and Prehistory* (Ed. by E. Delson, I. Tattersall, J. A. V. Couvering & A. S. Brooks), pp. 851-858. Garland, New York.
- White, T. D. (2003) Early hominids : diversity or distortion? *Science*, **299**, 1994-1997.
- White, T. D. (2004) Managing paleoanthropology's nonrenewable resources: a view from Afar. *Comptes Rendus Palevol*, **3**, 339-349.
- White, T. D., Ambrose, S. H., Suwa, G., Su, D. F., Degusta, D., Bernor, R. L., et al. (2009a) Macrovertebrate Paleontology and the Pliocene Habitat of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, **326**, 87-93.
- White, T. D., Asfaw, B., Beyene, Y., Haile-Selassie, Y., Lovejoy, C. O., Suwa, G., et al. (2009b) *Ardipithecus ramidus* and the Paleobiology of Early Hominids. *Science*, **326**, 64-86.
- White, T. D., Asfaw, B., Degusta, D., Gilbert, H., Richards, G. D., Suwa, G., et al. (2003) Pleistocene *Homo sapiens* from Middle Awash, Ethiopia. *Nature*, **423**, 742-747.
- White, T. D., Asfaw, B., & Suwa, G. (2005) Pliocene hominid fossils from Gamedah, Middle Awash, Ethiopia. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, **60**, 79-83.
- White, T. D., & Harris, J. M. (1977) Suid evolution and correlation of African hominid localities. *Science*, **198**, 13-21.
- White, T. D., & Harris, J. M. (1978) Stratigraphic interpretation of the Omo Shungura and Lake Turkana fossil suid record. *Science*, **202**, 1309.
- White, T. D., Howell, F. C., & Gilbert, H. (2006a) The earliest *Metridiochoerus* (Artiodactyla: Suidae) from the Usno Formation, Ethiopia. *Transactions of the Royal Society of South Africa*, **61**, 75-79.
- White, T. D., & Suwa, G. (2004) A new species of *Notochoerus* (Artiodactyla, Suidae) from the Pliocene of Ethiopia. *Journal of Vertebrate Paleontology*, **24**, 474-480.

- White, T. D., Suwa, G., & Asfaw, B. (1994) *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia. *Nature*, **371**, 306-312.
- White, T. D., Suwa, G., & Asfaw, B. (1995) *Australopithecus ramidus*, a new species of early hominid from Aramis, Ethiopia (Corrigendum). *Nature*, **375**, 88.
- White, T. D., Suwa, G., Hart, W. K., Walter, R. C., WoldeGabriel, G., Heinzelin, J. d., et al. (1993) New discoveries of *Australopithecus* at Maka in Ethiopia. *Nature*, **366**, 261-264.
- White, T. D., Suwa, G., Simpson, S., & Asfaw, B. (2000) Jaws and teeth of *Australopithecus afarensis* from Maka, Middle Awash, Ethiopia. *American Journal of Physical Anthropology*, **111**, 45-68.
- White, T. D., WoldeGabriel, G., Asfaw, B., Ambrose, S., Beyene, Y., Bernor, R. L., et al. (2006b) Asa Issie, Aramis and the origin of *Australopithecus*. *Nature*, **440**, 883-889.
- Wilhelmi, F., Kaariye, X. Y., & Heckel, J. O. (2004) The Desert warthog in the Ogaden, Ethiopia *Suiform Soundings IUCN/SSC Pigs, Peccaries, and Hippos Specialist Group (PPHSG) Newsletter*, **4**, 52-54.
- Wilkins, J. S. (2009) *Species - A history of the idea*. University of California Press.
- WoldeGabriel, G., Ambrose, S. H., Barboni, D., Bonnefille, R., Bremond, L., Currie, B., et al. (2009) The Geological, Isotopic, Botanical, Invertebrate, and Lower Vertebrate Surroundings of *Ardipithecus ramidus*. *Science*, **326**, 65e61-65e65.
- WoldeGabriel, G., Endale, T., White, T. D., Thouveny, N., Hart, W. K., Renne, P. R., et al. (2013) The role of tephra studies in African paleoanthropology as exemplified by the Sidi Hakoma Tuff. *African Earth Sciences*, **77**, 41-58.
- WoldeGabriel, G., Gilbert, W. H., Hart, W. K., Renne, P. R., & Ambrose, S. H. (2008) Geology and geochronology. In *Homo erectus: Pleistocene Evidence from the Middle Awash, Ethiopia* (Ed. by W. H. Gilbert & B. Asfaw), pp. 13-43. University of California Press.
- WoldeGabriel, G., Heiken, G., White, T. D., Asfaw, B., Hart, W. K., & Renne, P. R. (2000) Volcanism, tectonism, sedimentation, and the paleoanthropological record in the Ethiopian Rift System. In *Volcanic hazards and disasters in human antiquity* (Ed. by F. W. McCoy & G. Heiken), pp. 83-99. Geological Society of America Special Paper, Boulder.

- WoldeGabriel, G., White, T. D., Suwa, G., Renne, P., Heizelin, J. d., Hart, W. K., et al. (1994) Ecological and temporal placement of early pliocene hominids at Aramis, Ethiopia. *Nature*, **371**, 330-333.
- Wright, D. B. (1998) Tayassuidae. In *Evolution of Tertiary mammals of North America - Volume 1: Terrestrial carnivores, ungulates, and ungulatelike mammals* (Ed. by C. M. Janis, C. M. Scott & L. J. Jacobs), pp. 389-401. Cambridge University Press.
- Wright, D. E. (1993) Evolution of sexually dimorphic characters in peccaries (Mammalia, Tayassuidae). *Paleobiology*, **19**, 52-70.
- Wu, G. S., Pang, J. F., & Zhang, Y. P. (2006) Molecular Phylogeny and Phylogeography of Suidae. *Zoological Research*, **27**, 197-201.
- Zazzo, A., Balasse, M., Passey, B. H., Moloney, A. P., Monahan, F. J., & Schmidt, O. (2010) The isotope record of short- and long-term dietary changes in sheep tooth enamel: Implications for quantitative reconstruction of paleodiets. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **74**, 3571-3586.
- Zazzo, A., Bocherens, H., Brunet, M., Beauvilain, A., Billiou, D., Mackaye, H. T., et al. (2000) Herbivore paleodiet and paleoenvironmental changes in Chad during the Pliocene using stable isotope ratios of tooth enamel carbonate. *Paleobiology*, **26**, 294-309.
- Zazzo, A., Lécuyer, C., Sheppard, S. M. F., Grandjean, P., & Mariotti, A. (2004) Diagenesis and the reconstruction of paleoenvironments: a method to restore original $\delta^{18}\text{O}$ values of carbonate and phosphate from fossil tooth enamel. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, **68**, 2245-2248.
- Zhou, X., Xu, S., Yang, Y., Zhou, K., & Yang, G. (2011) Phylogenomic analyses and improved resolution of Cetartiodactyla. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **61**, 255-264.
- Zollikofer, C. P. E., Ponce de León, M. S., Lieberman, D. E., Guy, F., Pilbeam, D., Likius, A., et al. (2005) Virtual cranial reconstruction of *Sahelanthropus tchadensis*. *Nature*, **434**, 755-759.

ANNEXES

Annexe I. Liste des institutions conservant le matériel étudié.

Abréviation	Nom officiel	Localisation	Matériel consulté
ARCCH	Authority for Research and Conservation of Cultural Heritage	Addis Abeba, Ethiopie	actuel (noté MCA) et fossile
HERC	Human Evolution Research Center	Berkeley, USA	fossile (moulages)
iPHEP	Institut de Paléoprimatologie, Paléontologie Humaine : Evolution et Paléoenvironnements	Poitiers, France	actuel
KNM-	Kenya National Museums	Nairobi, Kenya	actuel (noté OM) et fossile
MNHN	Muséum National d'Histoire Naturelle	Paris, France	actuel
MRAC	Musée Royal d'Afrique Centrale	Tervuren, Belgique	actuel
NHM	Natural History Museum	Londres, Angleterre	actuel et fossile

Annexe II. Liste du matériel actuel étudié.

C : crâne ; MD : mandibule ; M : mâle ; F : femelle ; ? : sexe estimé d'après la morphologie crânio-mandibulaire. La notation SN insérée dans la colonne des spécimens indique un spécimen sans numéro officiel. La colonne élément indique les spécimens complets utilisés dans les analyses morphométriques.

Element	Spécimen	Genre	espèce	Sous-espèce	Sex	Age	Pays
C	MNHN 1928-306	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>		?	J5	NA
C+M	MNHN 1930-402	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>ivoriensis</i>	M	A	Libéria
C+M	MNHN 1930-403	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>ivoriensis</i>	F	A	Côte d'Ivoire
C+M	MNHN 1947-839	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	F	JA	Congo
C+M	MNHN 1951-207	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>ivoriensis</i>	F	A	Sénégal
C+M	MNHN 1951-208	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>ivoriensis</i>	M	A	Sénégal
C+M	MNHN 1998-1791	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator?</i>	F	JA	RDC
C+M	MNHN 1998-1792	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator?</i>	F	A	RDC
C+M	MRAC 10460	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	M?	A	RDC
	MRAC 11826	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	?	J4	RDC
	MRAC 13842	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	F	A	RDC
	MRAC 14002	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator/meinertzhageni</i>	F	A	RDC
C+M	MRAC 14895	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	?	J1	RDC
	MRAC 15292	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	F	A	RDC
C+M	MRAC 15725	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M	A	Kenya
C	MRAC 15743	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	F	A	Kenya
C+M	MRAC 16832	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	F	J4	RDC

C+M	MRAC 16833	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	F	A	Rwanda
C+M	MRAC 16835	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M	J4	RDC
C+M	MRAC 17160	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M	A	RDC
	MRAC 17783	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M?	A	RDC
	MRAC 2226	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	F	A	RDC
	MRAC 2228	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	F	A	RDC
C+M	MRAC 2229	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	F	VA	RDC
C+M	MRAC 2434(2435)	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	F	A	RDC
	MRAC 2490	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	M	A	RDC
C+M	MRAC 2721	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator/meinertzhageni</i>	M	A	RDC
	MRAC 2908	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator/meinertzhageni</i>	M	A	RDC
	MRAC 3418	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	M?	A	RDC
C+M	MRAC 37446	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M	J5	RDC
C+M	MRAC 3869	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	F?	A	RDC
C	MRAC 4288	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	F?	A	RDC
C+M	MRAC 4289	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	M?	A	RDC
C+M	MRAC 4290	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	M?	A	RDC
C+M	MRAC 6009	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	M	J5	RDC
	MRAC 603	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	M	VA	RDC
C+M	MRAC 83006M544	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	F?	VA	RDC
C+M	MRAC 83006M546	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M?	VA	RDC
C+M	MRAC 8532	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	M	J3	RDC
C+M	NHM 13.3.2.6	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni?</i>	F?	A	Ethiopie
C+M	NHM 1914.4.16.1	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>rimator</i>	F?	A	Cameroun
C+M	NHM 1937.3.12.1	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M	JA	Kenya
C+M	NHM 1937.4.5.1	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	F	A	Kenya
C+M	NHM 34.4.1.232	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M?	A	Ouganda
C+M	NHM 4.11.5.14	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M	JA	Kenya
C	NHM 47.679	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M	A	Kenya
C+M	NHM 47.680	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	F?	A	Kenya
C+M	NHM 63.600.414	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M	A	Ouganda
C+M	NHM 63.603.416 a	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M	A	Ouganda
C+M	NHM 63.604.417	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M?	A	Ouganda
C+M	NHM 63.606.419	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M	A	Ouganda
C+M	NHM 63.617.430	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	F?	A	Ouganda
C+M	NHM 63.623.436 a	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M	A	Ouganda
	OM 2143	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	M?	A	Kenya

	OM 4944	<i>Hylochoerus</i>	<i>meinertzhageni</i>	<i>meinertzhageni</i>	F	A	Kenya
C+M	MNHN 1881-1277	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	F?	VA	Somalie? Ethiopie?
	MNHN 1985-1892	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	M?	VA	Kenya- Somalie
C+M	NHM 0.3.27.16	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	M?	A	Kenya
C+M	NHM 0.3.27.17	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	F?	A	Kenya
C+M	NHM 12.7.28.7	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	M?	A	Kenya
C+M	NHM 50.8.24.25	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>aethiopicus</i>	F?	JA/A	Afrique du Sud
C+M	NHM 64.2150	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	M	A	Somalie
C+M	NHM 719.14	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>aethiopicus</i>	?	J1	Afrique du Sud
C+M	NHM 719t	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>aethiopicus</i>	M	A	Afrique du Sud
C+M	NHM SN Kenya colony	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	M?	A	Kenya
	OM 2150	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	M?	VA	Kenya?
	OM 7847	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	M	A	Kenya
	OM 7848	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	M	A	Kenya
	OM 7849	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	M	A	Kenya
	OM 7923	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	M?	A	Somalie
	OM 7924	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	M?	VA	Somalie
	OM 7925	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	M?	A	Somalie
	OM 8485	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	F?	A	Kenya
	OM 8486	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	F	JA	Kenya

	OM 8487	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	M?	A	Somalie
	OM SN Ogeto site n°1	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	?	VA	Kenya
	OM SN Ogeto site n°2	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	M?	VA	Kenya
	OM SN Ogeto site n°3	<i>Phacochoerus</i>	<i>aethiopicus</i>	<i>delamarei</i>	?	VA	Kenya
C+M	MCA 155	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	?	?	Ethiopie
C+M	MCA 156	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	M?	JA	Ethiopie
C+M	MCA 162	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	M?	A	Ethiopie
C+M	MCA 166	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	?	J3	Ethiopie
C+M	MCA 267	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	M?	A	Ethiopie
C+M	MCA 270	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	M?	A	Ethiopie
C+M	MCA 276	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	?	J4	Ethiopie
C+M	MCA 283	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	?	J4	Ethiopie
C+M	MCA 284	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	?	J4	Ethiopie
C+M	MCA 287	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	M?	A	Ethiopie
C+M	MCA 289	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	?	J3	Ethiopie
C	MCA 290	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	?	J3	Ethiopie
C+M	MCA 291	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	?	J4	Ethiopie
C	MCA 294	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	F?	VA	Ethiopie
C+M	MCA 297	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	M?	JA	Ethiopie
C+M	MCA SN Gona	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	?	J (dp4)	Ethiopie
C+M	MCA SN Shungura 2008	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	?	J (dp4)	Ethiopie

C+M	MNHN 1940-1224	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	M?	JA	Guinée
C+M	MNHN 1905-436(ou636)	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	?	?	A	Afrique orientale
C+M	MNHN 1906-48	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	M?	VA	Mali
C+M	MNHN 1906-49	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	M?	VA	Mali
C+M	MNHN 1907-Vasse	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>massaicus</i>	?	A	Mozambique
C+M	MNHN 1944-138	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>		?	J5	NA
C+M	MNHN 1946-26	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	?	VA	Sénégal
C+M	MNHN 1948-22	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	?	JA	Sénégal
C+M	MNHN 1948-24	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	M	A	Sénégal
C+M	MNHN 1948-26	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	F	A	Sénégal
C+M	MNHN 1948-27	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	M	A	Sénégal
C+M	MNHN 1948-28	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	M	JA	Sénégal
C+M	MNHN 1948-29	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	M	VA	Sénégal
C+M	MNHN 1948-30	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	F	JA	Sénégal
C+M	MNHN 1948-32	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	?	J	Sénégal
C+M	MNHN 1948-34	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	F	JA	Sénégal
C+M	MNHN 1948-36	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	F	JA	Sénégal
C+M	MNHN 1948-37	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	F	JA	Sénégal
C+M	MNHN 1948-38	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	F	JA	Sénégal
C+M	MNHN 1965-1121	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	?	?	RCA
C+M	MNHN 1965-1122	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	M	A	RCA
C+M	MNHN 1965-1123	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	M	JA	RCA
C+M	MNHN 1965-1124	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	F	JA	RCA
C	MNHN 1965-1125	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	M	VA	RCA
C+M	MNHN 1969-496	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	F	J3	Ethiopie
C+M	MNHN 1970-50	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	M	JA	Burkina Faso
C+M	MNHN 1970-51	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	M	JA	Burkina Faso
C	MNHN 1970-52	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	F	VA	Burkina Faso
C+M	MNHN 1970-53	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	F	J4	Burkina Faso
C+M	MNHN 1972-435	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	M	JA	Ethiopie
C+M	MNHN 1972-436	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	M	A	Ethiopie
C+M	MNHN 1974-204	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	F	J3	Ethiopie
C+M	MNHN 1974-305	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	M	A	RCA
C+M	MNHN 1978-76	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	F	JA	Mauritanie
C+M	MNHN 1996-2519	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	M	VA	RCA
C+M	MNHN 2001-2122	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	?	JA	Sénégal
C+M	MNHN 2001-2123	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	?	JA	Sénégal
C+M	MNHN 2001-2125	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	?	JA	Sénégal
M	MNHN A2228	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus</i>	?	A	Sénégal
C+M	MNHN BourgdeBozasSN	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>africanus?</i>	?	A	Ethiopie?
	MNHN SN Somalie	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>aeliani</i>	M?	VA	Djibouti

C+M	MRAC 19224	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>massaicus</i>	M	J4	RDC
C+M	MRAC 2334B	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>massaicus</i>	?	J3	RDC
C+M	MRAC 33640	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>		?	J3	NA
	MRAC 36538	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>massaicus</i>	?	J5	RDC
C+M	MRAC 6188	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>		?	J3	NA
	NHM 2.18.4 (ou 218.4?)	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>massaicus</i>	?	A	Ouganda
C+M	NHM 34.4.1.234	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>massaicus</i>	M	J4	Ouganda
C+M	NHM 66.519	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>massaicus</i>	F	JA/A	Zambie
C+M	NHM 66.521	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>massaicus</i>	M	JA/A	Zambie
C+M	OM 2694	<i>Phacochoerus</i>	<i>africanus</i>	<i>massaicus?</i>	M	A	Kenya
C+M	MCA 158	<i>Phacochoerus</i>	<i>sp.</i>		F?	JA	Ethiopie
	OM 2165	<i>Phacochoerus</i>	<i>sp.</i>		?	A/VA	Kenya
C+M	MNHN 1880-722	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	M	J4	Madagascar
C+M	MNHN 1901-122	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	F	A	Madagascar
	MNHN 1901-123	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	F?	A	Madagascar
C+M	MNHN 1906-100	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>koiropotamus</i>	M	VA	Mozambique
C+M	MNHN 1906-101	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>koiropotamus</i>	F	A	Mozambique
C+M	MNHN 1921-300	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	M	A	Madagascar
C+M	MNHN 1922-131	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	M	J5	Madagascar
C+M	MNHN 1931-106	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	M	JA	Madagascar?
C+M	MNHN 1945-52	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>koiropotamus</i>	F	VA	Afrique du Sud
C+M	MNHN 1948-633	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	F	VA	Madagascar
C+M	MNHN 1948-634	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	M	A	Madagascar
C+M	MNHN 1948-635	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	M	A	Madagascar
C+M	MNHN 1961-269	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	?	J3	Madagascar
C+M	MNHN 1961-270	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	?	J4	Madagascar
C+M	MNHN 1961-271	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	?	J4	Madagascar
C+M	MNHN 1985-2024	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	M	J1	Madagascar
C+M	MNHN 7114	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	?	J1	Madagascar
M	MNHN SN Mada 1	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	?	A	Madagascar
M	MNHN SN Mada 2	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	?	A	Madagascar
	MNHN SN Mada 3	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	?	J5	Madagascar
M	MNHN SN Mada 4	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	?	A	Madagascar
	MRAC 11223	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>		M	A	RDC
	MRAC 14735	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>		M	A	RDC
	MRAC 18650	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>		F	A	RDC
C+M	MRAC 22266	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>		M	VA	RDC

	MRAC 25422	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>		M	A	RDC
	MRAC 25432	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>		F	A	RDC
C+M	MRAC 2699	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>koiropotamus</i>	M	A	Zambie
	MRAC 33245	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>hassama</i>	M	JA/A	Rwanda
	MRAC 35603	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>hassama</i>	F	A	Burundi
	MRAC 35727	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>hassama</i>	F	A	Burundi
C+M	MRAC 3611	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>hassama</i>	M	A	Kenya
C+M	MRAC 3671	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>		M	A	RDC
	MRAC 6005	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>		F	VA	RDC
	MRAC 920	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>hassama</i>	M	A	Ouganda
C+M	NHM 12.7.2.9	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>somaliensis</i>	F	JA	Kenya
C+M	NHM 1851.5.5.3.1364 a	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>koiropotamus</i>	M	A	Afrique du Sud
C+M	NHM 1938.4.21.15	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>hassama</i>	M	A	Tanzanie
C+M	NHM 1961.8.9.83.10423	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>koiropotamus</i>	F	JA/A	Zimbabwe
C+M	NHM 23.3.4.47	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>koiropotamus</i>	F	A	Tanzanie
C+M	NHM 3.6.4.2	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>koiropotamus</i>	M	A	Zimbabwe
C+M	NHM 31.11.1.162	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>hassama</i>	M	A	Ouganda
C+M	NHM 34.4.1.235	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>hassama</i>	M	JA	Ouganda
C+M	NHM 34.6.2.87	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>hassama</i>	M	A	Ouganda
C+M	NHM 35.1.8.352	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	M	A	Madagascar
C+M	NHM 36.3.14.41	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>hassama</i>	F	A	Ouganda
C+M	NHM 36.5.20.33	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>hassama</i>	M	A	Ethiopie
C+M	NHM 62.1138	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>		M	A	Kenya
C+M	NHM 66.512	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>koiropotamus</i>	F	A	Zambie
C+M	NHM 66.514	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>koiropotamus</i>	M	A	Zambie
C+M	NHM 7.10.25.3	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>koiropotamus</i>	M	VA	Mozambique
C+M	NHM 74.10.9.1.1659	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	M	A	Madagascar
C	NHM 97.9.1.162	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	M	A	Madagascar
C+M	NHM SN White Nile Mongalla	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>hassama</i>	F	A	Sud-Soudan
	OM 2100	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>		M	A	Kenya
C+M	MNHN 1855-19	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>		F	A	Gabon
C+M	MNHN 1885-832	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>		?	J3	Congo
C+M	MNHN 1904-281	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>		M	J5	Guinée
C+M	MNHN 1909-150	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>		?	J1-J2	NA
C+M	MNHN 1928-1911	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>		F	J5/A	Côte d'Ivoire
C+M	MNHN 1938-816	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>		F	A	Côte d'Ivoire
C+M	MNHN 1938-817	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>		F	VA	Côte d'Ivoire

C+M	MNHN 1938-818	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	F	VA	Côte d'Ivoire	
C+M	MNHN 1950-234	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	J4	Ménagerie	
C+M	MNHN 1962-1136	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	A	Ménagerie	
C+M	MNHN 1964-25	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	F	A	Ménagerie	
C+M	MNHN 1996-2518	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	A	RCA	
C+M	MNHN 2001-2127	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	VA	Sénégal	
C	MNHN SN Gabon 1	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	A	Gabon	
C+M	MNHN SN Gabon 2	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	F	A	Gabon	
C+M	MRAC 14514	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	A	RDC	
C+M	MRAC 16091	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	F	A	RDC	
	MRAC 1912	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	A	RDC	
	MRAC 1913	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	F	A	RDC	
	MRAC 2909	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	VA	RDC	
	MRAC 2940	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	A	RDC	
	MRAC 2941	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	F	A	RDC	
C+M	MRAC 33105	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	F	A	Guinée équatoriale	
	MRAC 4293	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	A	RDC	
	MRAC 5801	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	F	A	RDC	
	MRAC 5804	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	F	A	RDC	
	MRAC 5805	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	F	A	RDC	
	MRAC 5806	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	JA	RDC	
C+M	MRAC 8245	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	VA	RDC	
C+M	MRAC 83006M547	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	F	A	RDC	
C	MRAC 8433	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	A	RDC	
C	NHM 60.7.22.10.1363a	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	A	Cameroun	
C+M	NHM 76.1803 (ou 76.183)	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	A	Ghana	
C+M	MRAC 10293	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus?</i>	M	A	Burundi	
C+M	IPHEPPotamo	<i>Potamochoerus</i>	<i>sp.</i>	M	A	NA	
C+M	MNHN 1922-130	<i>Potamochoerus</i>	<i>sp.</i>	F?	J5	NA	
C+M	MNHN 1944-140	<i>Potamochoerus</i>	<i>sp.</i>	M	VA	NA	
	MNHN SN Congo belge	<i>Potamochoerus</i>	<i>sp.</i>	F	JA/A	RDC	
C+M	MNHN SNALR	<i>Potamochoerus</i>	<i>sp.</i>	F	A	NA	
C+M	MNHN SNP1supn°1	<i>Potamochoerus</i>	<i>sp.</i>	F	VA	NA	
C+M	MNHN SNP1supn°2	<i>Potamochoerus</i>	<i>sp.</i>	M	A	NA	
C+M	MNHN SNP1supn°3	<i>Potamochoerus</i>	<i>sp.</i>	M	A	NA	
	MNHN 2001-2128	<i>Potamochoerus</i>	<i>porcus</i>	M	A	Congo	
	MNHN 23	<i>Potamochoerus</i>	<i>larvatus</i>	<i>larvatus/hova</i>	F	VA	Madagascar

Annexe IV. Manuscrit soumis de l'article décrivant les nouveaux restes de *Kolpochoerus* de la zone de Matabaietu.

A new species of *Kolpochoerus* from Ethiopia.

ANTOINE SOURON, JEAN-RENAUD BOISSERIE, and TIM D. WHITE

The genus *Kolpochoerus* is well known in the Plio-Pleistocene of Africa. However, the evolutionary biology of one of its species (*K. majus*) remained obscured until recently when substantial fossil evidence has been forthcoming during the last 20 years, largely from Ethiopian sites. The origin of the clade has now been revealed by the recovery of a fairly complete skull and remains of additional individuals from ~ 2.5 Ma deposits at Matabaietu, in the Middle Awash study area of Ethiopia. *Kolpochoerus* sp. nov. is temporally and morphologically a potential ancestor of *K. majus*. A phylogenetic analysis including the new species suggests that it is part of a clade of “buno-lophodont” suines including *K. majus* and the extant giant forest hog *Hylochoerus meinertzhageni*.

Key-words: Suinae, *Kolpochoerus*, *Hylochoerus*, *Potamochoerus*, Pliocene, Pleistocene, Middle Awash.

Antoine Souron [antoine.souron01@univ-poitiers.fr], Institut de Paléoprimatologie,

Paléontologie Humaine : Évolution et Paléoenvironnements (UMR 7262), CNRS & Université de Poitiers, Bât. B 35 – 40, avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers Cedex, France;

Jean-Renaud Boisserie [jean.renaud.boisserie@univ-poitiers.fr], Institut de Paléoprimatologie,

Paléontologie Humaine : Évolution et Paléoenvironnements (UMR 7262), CNRS & Université de Poitiers, Bât. B 35 – 40, avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers Cedex, France ; Centre

*Français des Études Éthiopiennes (USR 3137), CNRS & Ministère des Affaires Etrangères,
Ambassade de France en Ethiopie, P.O. Box 5554, Addis Ababa, Ethiopia;*

*Tim D. White [timwhite@berkeley.edu] Human Evolution Research Center and Department of
Integrative Biology, The University of California, Berkeley, CA 94720 U.S.A.*

Introduction

Wild pigs (family Suidae) are represented by five modern species in sub-saharan Africa, filling omnivorous and herbivorous ecological niches. They have recently been the focus of research dealing mostly with biodiversity conservation (Oliver 1993, D'Huart and Yohannes 1995, Randi et al. 2002, Grubb and D'Huart 2010) as well as socio-economic and public health issues because African suids are reservoir hosts of African swine fever (ASF). The latter is a viral disease fatal to domestic pigs, with important economic consequences even beyond Africa (Jori and Bastos 2009).

A recent molecular study investigated phylogenetic relationships of the African suids, suggesting that they form a monophyletic group, and that *Hylochoerus* and *Phacochoerus* are more closely related to each other than either is to *Potamochoerus* (Gongora et al. 2011). However, due to a scarce fossil record of the modern genera, and controversy regarding the taxonomy and phylogeny of African fossil suids, very little is known about the origin and evolutionary history of the modern taxa. Notably, *Potamochoerus* has traditionally been a wastebasket taxon for many archaic-looking fossils (simple, short, brachyodont and bunodont teeth), resulting in general confusion regarding the antiquity of this genus (White 1995, Bishop 2010). The fossil record of *Hylochoerus* is also very poor, with the only securely-dated and well-identified fossils coming from the Member (Mb.) III of the Kibish Formation (Fm.), *ca.* 0.1 Ma (Assefa et al. 2008).

Knowledge about the origin and evolution of modern African suids is highly reliant on abundant Plio-Pleistocene fossils. *Hylochoerus* has been suggested as descending from the extinct genus *Kolpochoerus* (Harris and White 1979, Geraads 2004) whereas *Potamochoerus* could be the sister-group of *Kolpochoerus* (Cooke 1997, Geraads 2004) or a descendant of the Pliocene *K. afarensis* (White 1995). The genus *Kolpochoerus* is most famous for the good fossil record of its best represented lineage, *K. limnetes/olduvaiensis*, and for the biostratigraphic utility of that phyletic series (Cooke 1978a, Harris and White 1979).

Most, but not all authors recognize the following species: *K. deheinzeli*, *K. afarensis*, *K. limnetes* (also called *K. heseloni* following Cooke 1997), *K. olduvaiensis*, *K. paiceae*, *K. majus*, *K. cookei*, and *K. phacochoeroides* (White and Harris 1977, Cooke and Wilkinson 1978, Harris and White 1979, White 1995, Brunet and White 2001, Geraads 2004, Geraads et al. 2004a). Haile-Selassie and Simpson (2012) also recently described *K. millensis*, a chronospecies intermediate in morphology and time between *K. deheinzeli* and *K. afarensis*. The latter species, the best-known early species of the genus, is considered the ancestor of the younger species *K. limnetes* and *K. majus*, and it is sometimes put within the genus *Potamochoerus* (Cooke 1997, Bishop 2010). *Kolpochoerus olduvaiensis* is a derived chronospecies of *K. limnetes*, and is sometimes lumped with the latter species. This is also the case for *K. paiceae*, an apparent South African endemic similar to *K. olduvaiensis* (Harris and White 1979). *Kolpochoerus phacochoeroides* is endemic to northern Africa (Geraads 1993, 2004) and some authors interpret it as conspecific with *K. limnetes* from eastern Africa (e.g., Pickford 1994).

Recent discoveries in Ethiopia's Middle Awash study area augment the fossil record of this genus, providing evidence for a new species of *Kolpochoerus* with implications for the origin of the *K. majus* species lineage. The latter has been reported from various Pleistocene sites dating from 1.8 Ma to ca. 0.5 Ma: the Daka Mb. of the Bouri Fm. and upper Bodo beds

(Middle Awash), Mb. L of the Shungura Fm., Busidima Fm. (Asbole), Melka Kunturé Fm. (Garba IV), Konso Fm., Olduvai Fm., Kapthurin Fm., Nachukui Fm., Olororgesailie Fm., and Nyabusosi Fm. (Hopwood 1934, Leakey 1942, Harris and White 1979, Harris et al. 1988, Pickford 1994, White 1995, Suwa et al. 2003, Geraads et al. 2004b, Geraads et al. 2004a). However, due to the lack of an adequate fossil record prior to recent research at most of these localities, the evolutionary history of this lineage has, until now, resisted investigation.

Kolpochoerus majus was initially and inadequately described by Hopwood (1934) on the basis of a left mandibular fragment with P₃–M₁ (and the alveolus for P₂) from Bed IV of Olduvai Gorge. It was subsequently dentally characterized by a brachyodont, mesio-distally short and simple third molar with a bunolo-phodont wear pattern resulting from mesio-distally compressed lateral pillars of molars (Leakey 1942, 1958, Harris and White 1979). Some authors hypothesized that it was derived from early *K. limnetes* ~ 2.5 Ma, before a more derived dental morphology evolved in the latter species (White 1995, Geraads et al. 2004a).

The new fossil material we describe here belongs to an archaic chronospecies of *Kolpochoerus* displaying strong dental similarities with *K. majus* and revealing the cranio-mandibular anatomy of its apparent ancestor. This material sheds light on the transition from *K. afarensis* (or from an early *K. limnetes* morph) to *K. majus* as previously known from the Pleistocene.

Institutional abbreviations. ARCCH, Authority for Research and Conservation of Cultural Heritage, Addis Ababa, Ethiopia; KNM-, Kenya National Museums, Nairobi, Kenya; MNHN, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France; MRAC, Muséum Royal d'Afrique Centrale, Tervuren, Belgium; NHM, Natural History Museum, London, United Kingdom.

Other abbreviations. AL, “Afar Locality”, prefix of locality numbers in the Hadar Fm.; ER, “East Rudolf”, prefix of fossil specimens from the Koobi Fora Fm., Kenya; KL, “Kalb

Locality”, prefix of locality numbers in the Middle Awash area, RVRME (Rift Valley Research Mission in Ethiopia); L, Omo Shungura Formation, American locality number; MAT-VP-, Middle Awash locality Matabaietu; OMO, Omo Shungura Formation, French locality number; WIL-VP-, Middle Awash locality Wilti Dora.

Material and methods

We describe here new specimens of *Kolpochoerus* from the Middle Awash area, Afar depression, northern Ethiopia. The fossils described are from the Matabaietu area, collected by the RVRME prior to 1980, and by the Middle Awash research project thereafter. Geochronological control over this part of the Middle Awash local stratigraphy is a work in progress, with sediments in the catchment ranging from Middle Pleistocene to Middle Pliocene. The fossils described here (Table 1) are from the late Pliocene “W” Fm. of the Middle Awash (White et al. 1993), estimated to be roughly equivalent to the Hatayae Mb. of the Bouri Fm. (Heinzelin et al. 1999) on the western side of the study area. Based on biochronological considerations, these Middle Awash sediments and the fossils they contain are thought to be ~ 2.5 million years old pending further refinement of the geochronology in progress (Kalb et al. 1982a; Vrba 1997, White et al. 2005, Bibi, 2011).

The new specimens described below include the holotype of the new species, comprising a fairly complete skull, with the cranium and mandible found together and portions *in situ*. The paratype is a mandibular fragment with partial dentition and several isolated dental specimens from other individuals are tentatively referred to this new species (Table 1).

We used comparative anatomy and metric analyses to compare the new Middle Awash specimens to a broad sample of fossil and modern suids. The new specimens were compared with other species of the genus *Kolpochoerus*. Comparative fossil specimens included *K.*

afarensis from the Maka beds (Middle Awash) and Hadar Fm.; *K. limnetes/olduvaiensis* from the Shungura Fm., the Koobi Fora Fm., and the Nachukui Fm.; *K. majus* from the Bouri Fm., the Upper Bodo beds, and unnamed strata at Halibee (Middle Awash), and the Kapthurin Fm. Comparisons with *K. millensis*, *K. paiceae* and *K. phacochoeroides* were made from the literature (Hendey and Cooke 1985, Geraads 1993, 2004, Haile-Selassie and Simpson 2012). We also compared the new species to the two modern genera of African suids thought to be closely related to *Kolpochoerus*: *Potamochoerus* and *Hylochoerus*. These wide-ranging comparisons enabled us to take into account both sexual dimorphism and geographic variation within these two extant genera in order to better evaluate the variation observed in the fossil samples and its bearing on systematics. The modern suids used for comparison were adult specimens held in the following collections: ARCCH, KNM-, MNHN, MRAC, and NHM.

Crown length and width of teeth were measured using a digital caliper (precision 0.1 mm) following Harris and White (1979). To quantify differences in skull morphology, we used a new measurement protocol (see definition of cranio-mandibular measurements in Table 2) adapted in part from the literature (Cooke and Ewer 1972, Driesch 1976). Using a 3D-digitizer (microscribe G2X, Immersion Corporation), each measurement was taken between two anatomical landmarks. Whenever both sides were preserved, measurements were averaged. To estimate the reproducibility, we performed the measurements ten times on two skulls, one of *Hylochoerus* and one of *Potamochoerus*. The percentage of the standard deviation to the mean value for each measurement was, on average, close to 1%. Descriptive statistics of cranio-mandibular measurements of fossil and modern suids are reported in Tables 3 and 4. Dental measurements of the holotype of the new species are listed in Table 5.

Systematic paleontology

Class MAMMALIA, Linnaeus, 1758

Order CETARTIODACTYLA Montgelard, Catzeflis, and Douzery, 1997

Family SUIDAE Gray, 1821

Subfamily SUINAE Gray, 1821

Genus *KOLPOCHOERUS* van Hoepen and van Hoepen, 1932

Kolpochoerus sp. nov.

Holotype—MAT-VP-1/5 skull with dentition housed in the ARCCCH: cranium (alveoli of I¹ to I³, root and broken crown of upper canine, crowns of P¹ to M³), mandible (alveoli of I₃, crowns of I₁ and I₂, root and broken crown of lower canine, crowns of P₂ to M₃), and isolated I¹ and I², and non-fitting pieces of basicranium and parietal roof (Fig. 1 and 2). The skull belonged to an adult (all teeth erupted, first and second molars very worn) male (well-developed lower and upper canines, strong supra-canine flange, zygomatic knob, strongly swollen mandibular corpus, and long mandibular symphysis).

Holotype locality and horizon—Matabaietu Vertebrate Paleontology Locality One, Middle Awash study area, Afar Depression, Ethiopia. Matabaietu area, Unit 9 sandstone, *in situ*.

Paratype—MAT-VP-5/1 left mandible fragment with P₄ to M₃ housed in the ARCCCH: complete crowns of P₄ and M₂, subcomplete crown of M₃ and alveolus of M₁ (Fig. 2B).

Paratype locality and horizon—Matabaietu Vertebrate Paleontology Locality Five, Middle Awash study area, Afar Depression, Ethiopia. Matabaietu area, Unit 4 sandstone, *in situ*.

Other materials—A few isolated dental specimens are attributed to *Kolpochoerus* cf. sp. nov. They include seven isolated third molars (Table 1, Fig. 2C-I).

Differential diagnosis—*Kolpochoerus* sp. nov. differs from all species of *Kolpochoerus* except *K. majus* by its mesio-distally compressed lateral pillars of molars, and its zygomatic arches displaying a 40° angle to sagittal axis of the cranium in males. It differs

from *K. deheinzelini*, *K. millensis* and *K. cookei* by its much larger and more complex teeth. It differs from *K. afarensis* by a dorso-ventrally thickened mandibular symphysis, a more swollen mandibular corpus, less developed lower incisors, a less acute lower incisor arcade, more developed upper and lower canines, a less constricted parietal roof, and a rostro-caudally elongated supra-canine flange in males. It differs from *K. limnetes* by a relatively shorter cranium, a rostrum with constant breadth, a narrower mandibular symphysis, and less symmetric and less complex M₃ talonids. It differs from *K. olduvaiensis*, *K. paiceae* and *K. phacochoeroides* by much shorter, lower and simpler third molars, unreduced premolars, orbits not elevated above the frontal bone, and well-developed supra-canine flanges. It differs from *K. majus* by a strongly developed supra-canine flange in males, a narrower mandibular symphysis, a more constricted parietal, and near-parallel cheek tooth rows.

Etymology—

Comparative description

Cranium—The holotype cranium preserves the complete rostrum with full dentition, most of the parietal roof, and the incomplete left zygomatic arch (Fig. 1). It is broken and lacks anatomy in several places (the right zygomatic arch, caudal part of left zygomatic arch, and caudal extremity of the parietal roof). The entire occipital bone and the braincase ventral to the temporal lines are also missing. A piece of basicranium was found isolated but is poorly preserved and does not attach to its cranium. The cranium follows the typical pattern observed in *Kolpochoerus*: drooping and laterally expanded zygomatic arches and marked angulation between the rostrum and the elevated neurocranium (Fig. 1). It is thus easily distinguished from closely related genera such as *Potamochoerus* and *Hylochoerus*.

The holotype specimen is very likely a male based on the well-developed upper canines, lateral inflation (rounded knob) of the zygomatic arch, and the strongly developed

supra-canine flange. Sexual dimorphism in canine size is well-documented in the Suidae (Harris and White 1979, Groves 1981, Made 1991, Cooke 2007). A lateral expansion of male zygomatic arches is also reported in several species of African suids, including *Hylochoerus*. It is even more developed in the fossil genera, for example in *Kolpochoerus* and *Metridiochoerus* (Harris and White 1979, Geraads 2004). A dorso-ventrally strongly developed crest-like supra-canine flange is reported in male specimens of *Potamochoerus* and some species of *Sus* such as *S. celebensis* (Hardjasasmita 1987). This character is always restrained to males and is supposedly linked to protection of rhinarium muscles in species that fight using snout boxing (Kingdon 1979).

In overall size, the holotype skull is close to the average size of *Hylochoerus*, slightly smaller than female specimens of *K. majus*, and much smaller than *K. limnetes* and the uniquely known male specimen of *K. majus* (Table 3). In overall proportions, the cranium is relatively short, like that of *K. majus* and early specimens of *K. limnetes*, and unlike the advanced *K. olduvaiensis* that displays a relatively longer cranium (Fig. 3D).

The cranium is relatively high compared to *Potamochoerus* and *Hylochoerus*, as in other species of *Kolpochoerus* (Fig. 3D). Post-orbital constriction is weaker than in most *Potamochoerus* and *K. olduvaiensis*, and comparable to the average *K. limnetes*. In *K. majus* and *Hylochoerus* the constriction is even weaker (Fig. 3B). The dental rows are quasi-parallel, unlike in *K. majus* where the dental rows diverge rostrally (Fig. 3C). The premaxilla is relatively wide and inclined ventrally, as in *K. majus* and *K. limnetes*. In *Potamochoerus* and *Hylochoerus* it is relatively narrow and more horizontal (Fig. 3A). The coronal section of the rostrum is square, with vertical edges as in *Potamochoerus* and early specimens of *K. limnetes* (Fig. 1F). Rostrum breadth is constant along the entire length, in contrast to the condition seen in *K. limnetes* where the rostrum is widest a little caudally to the supra-canine flange and tapers rostrally. As in *Potamochoerus* and early *K. limnetes* the nasals tend to overhang the

maxilla (Fig. 1F). The orbit is below the surface of the frontal, unlike the elevated orbits of the advanced *K. olduvaiensis* and *K. paiceae*. Frontal and parietal areas are convexly arched, more than in *K. afarensis*, and similarly to *K. majus* and early *K. limnetes*.

The supra-canine flange is very developed, being rostro-caudally and dorso-ventrally elongate. It is similar to the condition seen in males of early *K. limnetes*, although the dorsal edge is more rounded. It is different from the high and rostro-caudally short supra-canine flange in males of *Potamochoerus* and *K. afarensis* (Cooke 1978b). In advanced *K. olduvaiensis* and *K. majus*, the supra-canine flange is much reduced and is similar to the one in *Hylochoerus*, displaying a weak lateral crest and a shallow gutter (Gilbert 2008). The zygomatic arch is strongly drooping ventrally and displays a 40° angle to sagittal axis of the cranium. It is inflated laterally, forming a rounded knob (Fig. 1). The orientation of the zygomatic arch is therefore quite similar to the condition seen in the female crania of *K. majus* from Daka Mb. (Bouri Formation, *ca.* 1 Ma) and Asbole site (Busidima Fm., *ca.* 0.6 Ma), but the rounded lateral inflation is present in a more-developed state in the male cranium of *K. majus* from Daka (Gilbert 2008). In male specimens of *K. afarensis*, *K. limnetes*, and *K. olduvaiensis*, the angle of the zygomatic arch to the sagittal axis of the cranium is close to 90°, and is usually covered with rugose bone. The insertion scars of rostral muscles are relatively well marked as in *K. afarensis* and early *K. limnetes*, but less so than in *Potamochoerus*. In *Hylochoerus* and derived species of *Kolpochoerus* the muscle scars are reduced.

Upper dentition—The maxillary dental formula is 3I, C, 4P, 3M. The three alveoli of the upper incisors are preserved; the right I¹ and I² were found isolated (Fig. 1D and 2A). They are similar in morphology to those of *K. limnetes* and *K. majus*. The upper canine is rounded and slightly triangular in cross section. It is much larger than in *Potamochoerus* and much smaller than in males of *K. limnetes* and *K. majus* (Table 3). There are no marked grooves as in the canines of male specimens assigned to *K. limnetes*, *K. majus* and

Hylochoerus. The ventral side of the upper canine displays a strongly ribbed enamel band. The upper canine is oriented as in *Hylochoerus*, emerging slightly dorsally and rostrally, with an angle of approximately 45° to the sagittal plane of the cranium. The total length of the cheek tooth row is similar to the largest specimens of *Potamochoerus*, *K. afarensis*, and the smallest specimens of *K. limnetes* and *K. majus* (Table 3). The diastema between upper canine and premolars is relatively long compared to *Potamochoerus*. It is within the range of *K. majus*, and relatively shorter than the average *K. limnetes* and *Hylochoerus*. The upper premolars are similar in proportions and size to the smallest *K. limnetes* and *K. majus*, and are relatively wider than in *K. afarensis*, especially the P³. P¹ is very small and separated from P² by a small diastema (Fig. 2A). The ratio between the premolar and molar row lengths is relatively high, similar to *Potamochoerus* and *K. majus*, and relatively higher than the average *K. limnetes*. The M¹ and M² are very worn. Their size and proportions are within the range of *K. afarensis*, *K. limnetes* and *K. majus*. The holotype M³ comprises two pairs of pillars followed by a strong terminal pillar and several small ectostyles (Fig. 2A). The size and proportions are within the range of *K. afarensis*, *K. majus*, and early *K. limnetes* from members B and C of the Shungura Formation (Fig. 4B). The wear pattern of lateral pillars is simple and similar to specimens of *K. majus*.

Mandible—The holotype mandible preserves the mandibular symphysis, the full dentition, the mandibular corpus, and the ascending ramus (Fig. 1). The well-developed lower canines, strongly inflated mandibular corpus, and relatively long mandibular symphysis are all congruent with the identification of this specimen as a male.

The cheek tooth rows are near-parallel, unlike the more convergent condition seen in *Potamochoerus*, and like the other species of *Kolpochoerus* and *Hylochoerus*. The mandibular symphysis is ventro-dorsally thick as in *K. majus* and *K. limnetes*, and unlike *Potamochoerus* and *K. afarensis* where it is thin. As in *K. majus*, the mandibular symphysis gets thinner close

to the rostral extremity (Fig. 5D). The symphyseal area is relatively narrow, its length/breadth ratio within the range of *Potamochoerus* and *K. afarensis*. It is narrower than in *K. majus* and males of *K. limnetes* (Fig. 5B and 5C). In female specimens of *K. limnetes* (recognized by their small lower canines and short mandibular symphyses), this region is quite narrow. In *Kolpochoerus* sp. nov., the caudal edge of the symphysis is fairly vertical, as in *K. majus*, and unlike the inclined condition seen in *K. limnetes* and *Potamochoerus* (Fig. 5D). The post-canine constriction is strong. This character is highly variable within each species, and related to sexual dimorphism and the differential development of canines in males and females. The incisor arcade is relatively straight, as in *Hylochoerus* and *K. majus* (Fig. 5C). In *Potamochoerus*, *K. afarensis* and *K. limnetes*, this character is highly variable and is likely related to sexual dimorphism, males having relatively straight incisor arcades, and females relatively sharp ones. The breadth across the mandibular corpi is relatively large compared to the breadth of the mandible across the mandibular condyles (Table 4). It is similar to the condition in *Hylochoerus* and *K. majus*, in contrast to *Potamochoerus*. The ascending ramus is relatively short, and the orientation similar to the one in other *Kolpochoerus* species. The mandibular corpus is relatively high compared to the overall height of the mandible. It displays a strong swelling at the level of the molars. This character, typical of *Kolpochoerus*, is also present in *Potamochoerus*, but in a less developed condition (Fig. 5A). The main rostro-lateral mental foramen is positioned relatively more dorsally than in *Potamochoerus* and *K. limnetes*, and more ventrally than in *Hylochoerus* and *K. majus*. The coronoid process is a little lower relative to the mandibular condyle, unlike in *Potamochoerus* and *Hylochoerus* and other species of *Kolpochoerus*, where it is usually higher than the mandibular condyle.

Lower dentition—The mandibular dental formula is 3I, C, 3P, 3M. There is no evidence for the presence of P₁ although it is possible that it may have been present and lost

earlier in life, and that the alveoli became fully resorbed. Lower incisors are relatively reduced compared to *Potamochoerus* and *Kolpochoerus afarensis*, as in *K. limnetes* and *K. majus*. The enamel of the cheek teeth is relatively thick, like in *K. afarensis*, *K. majus*, early *K. limnetes*, and *Potamochoerus*. The lower canine is verrucose (distal face smaller than labial one) as in every species of *Kolpochoerus*. It is relatively wider than in *K. afarensis*, resulting in a relatively open triangular cross-section as in *K. majus* and *K. limnetes*. However, the height of the canine is smaller than in these two species. The total length of the cheek tooth row is similar to *K. afarensis*, a little smaller than *K. limnetes* and *K. majus*, and larger than average *Potamochoerus* (Table 4). The diastema between lower canine and premolars is relatively short compared to the average *K. limnetes* and *K. majus*, and relatively longer than in *Potamochoerus* and *K. afarensis*. The premolars are similar in proportions and size to the smallest *K. limnetes* and *K. majus*. The ratio premolar row/molar row is similar to the one observed in *Potamochoerus*, early *K. limnetes* and *K. majus* (Fig. 4D). The M₁ and M₂ are very worn. Their size and proportions are within the range of *K. afarensis*, *K. limnetes*, and *K. majus* (Fig. 4C). When considering the isolated M₃ attributed to *K. cf. sp. nov.* (specimens KL 10-3, KL 24-1 b, KL 39-4 KL 73-1, KL 234-1, and KL 234-3-5; Fig. 2C-G), it seems that on average, the new species is smaller in dental size than *K. majus* and early *K. limnetes* (Mb. C of Shungura Fm.). The holotype is one of the largest specimens, which is congruent with its identification as a male (Fig. 4A). The holotype M₃ has three pairs of pillars, followed by a very small terminal pillar. The labial pillar of the third pair is more developed than the lingual one. The size and proportions of the M₃ do not enable to distinguish the holotype from some *K. afarensis*, early *K. limnetes* (e.g., from members B and C of the Shungura Formation) and *K. majus* (Fig. 4B). The M₃ talonid of the new species is more complex than in *K. afarensis*, where there are only two pairs of pillars followed by a single well developed terminal pillar. Early *K. limnetes* from upper Mb. B of the Shungura Fm. (ca. 2.9 Ma) are similar to the new

species in terms of M₃ talonid complexity (Fig. 2K-L), but specimens of *K. limnetes* from upper Mb. C (ca. 2.7 Ma-2.5 Ma), that are contemporary with the new species, have definitely more complex M₃ talonids, with a symmetric third pair of lateral pillars and a well-developed terminal pillar (Fig. 2M-N). In middle Pleistocene specimens of *K. majus*, M₃ display three pairs of lateral pillars, and a well-developed terminal pillar (Fig. 2P-S). The holotype M₃ morphology is similar to the one of *K. majus*, with well separated and mesio-distally compressed pillars and a simple, rounded wear-pattern, resulting in a bunolo-phodont aspect (Fig. 2A). The holotype M₃ are too worn to distinguish whether there are one or two central pillars between second and third pair of lateral pillars. Several authors consider this character as diagnostic of the genus *Kolpochoerus* (van Hoepen and van Hoepen 1932, Geraads 2004) although it is absent in *K. deheinzellini*, *K. millensis*, *K. cookei*, and usually also in *K. afarensis*. In *K. cf. sp. nov.*, the central pillar is single, or faintly divided (Fig. 2B-G), whereas there is a double median pillar in the earliest *K. limnetes* (Fig. 2K-L) and in *K. majus* (Fig. 2P-S).

Discussion

Evolutionary relationships

The drooping zygomatic arches, elevated neurocranium, dental morphology, and inflated mandibular corpus clearly align the new species within the genus *Kolpochoerus*. We therefore attempted to address the phylogenetic relationships of the newly described species among eastern African suid species by conducting a parsimony analysis. The matrix (given in Appendix 1) includes 23 characters (defined in Appendix 2, and illustrated in Appendices 3 and 4) coded for nine taxa. Some of the characters (ch. 0, 4, 7, 10-12, 18 and 22) were adapted from Geraads (2004). All characters were defined and coded based on direct observations of important samples taking into account sexual dimorphism, geographic, and

temporal variations. We restrained our analysis to species of *Kolpochoerus* and of two modern genera of African suids, *Potamochoerus* and *Hylochoerus*. We did not include *K. cookei* and *K. deheinzellini*, both species being known only by dental specimens. We did not include *K. millensis*, *K. phacochoeroides* and *K. paiceae* because we were not able to study the material directly. Those three species are very different from *K.* sp. nov. A recent phylogenetic analysis showed that the Eurasian genus *Sus* is the sister group to African suids, and that *Babyrousa* is the earliest diverging taxon within the subfamily Suinae (Gongora et al. 2011). Therefore, we used *Babyrousa* sp. as outgroup and we also included *Sus scrofa* within the ingroup.

We performed an exhaustive search using TNT (Goloboff et al. 2008) with all characters left unordered and unweighted. We obtained a single most parsimonious tree (Tree length = 38; Consistency index (CI) = 0.66; Retention index (RI) = 0.72) that is illustrated in Figure 6 with the changes of character states mapped. One character (ch. 20) is parsimony uninformative (CI = 0; RI = 0) but was kept for its diagnostic value. Eleven characters are homoplasy-free (ch. 3, 5, 6, 9, 12, 14, 16, 17, 19, 21, and 22; CI = 1; RI = 1). Bremer indices were calculated for each node to estimate support (Fig. 6).

African suids form a monophyletic group (node A) including *Potamochoerus*, the different species of *Kolpochoerus*, and *Hylochoerus* nested within them. This clade is supported by three unambiguous synapomorphies: a transverse zygomatic arch in dorsal view in males (ch. 1), a dorso-ventrally high supra-canine flange (ch. 11), and a strongly swollen mandibular corpus (ch.15).

A clade *Kolpochoerus* + *Hylochoerus* (node B) is supported by three unambiguous synapomorphies: a strongly drooping zygomatic arch in males (ch. 0), a latero-medially thickened zygomatic arch in males (ch. 2), and a strong angulation present between the rostrum and the neurocranium (ch. 4). Characters 8 and 9, that illustrate the morphology of

the premaxilla, were not coded for *K. afarensis* as the cranial specimens either do not preserve the premaxilla or are very distorted, as the holotype AL 147-10 (Cooke 1978b). However, based on the morphology of the mandibular symphysis, presenting an infradentale positioned very ventrally relative to the cheek teeth rows, it is likely that the premaxilla of *K. afarensis* was strongly inclined to allow the contact between lower and upper incisors and its morphology would therefore be coded as 8(1) and 9(1). If confirmed by new fossils, this would make the presence of a relatively wide and ventrally inclined premaxilla (ch. 8 and 9) a potential synapomorphy for the clade *Kolpochoerus*. The recently described species *K. millensis* also presents a mandibular symphysis whose morphology is very similar to the one in *K. afarensis* (Figure 4 in Haile-Selassie and Simpson 2012), which could also support the inclusion of *K. millensis*, and indirectly of its ancestral species *K. deheinzellini*, within the genus *Kolpochoerus* based on mandibular morphology.

Advanced *Kolpochoerus* species (*K. limnetes*, *K. olduvaiensis*, *K. majus* and *K. sp. nov.*) and *Hylochoerus* form a clade to the exclusion of *K. afarensis* (node C). This grouping is supported by three unique unambiguous synapomorphies (CI = 1; RI = 1): a rostro-caudally elongated supra-canine flange (ch. 12), a flat lower incisor arcade in males (ch. 16), and reduced lower incisors with I₂ being shorter and oblique to I₁ (ch. 19).

Within this clade, *Kolpochoerus limnetes* and *K. olduvaiensis* are sister taxa (node D). This relationship is supported by three unique unambiguous synapomorphies: a relatively long cranium (ch. 3), a relatively low rostrum (ch. 5), and molars that tend to display a flat wear pattern of the lateral pillars (ch. 22).

The sister group of *K. limnetes* + *K. olduvaiensis* is the clade (node E) composed of the “buno-lophodont suines” *K. majus*, *K. sp. nov.*, and *Hylochoerus*. This monophyletic group is supported by two unambiguous synapomorphies: an oblique zygomatic arch in dorsal

view in males (ch. 1) and molar teeth displaying mesio-distally compressed lateral pillars (ch. 21), resulting in a very characteristic bunolo-phodont appearance (Fig. 2A-J and 2P-S).

Within the “bunolo-phodont suines”, *Kolpochoerus majus* is the sister taxon of the extant *Hylochoerus meinertzhageni* (node F), to the exclusion of *K.* sp. nov. This relationship is supported by four unambiguous synapomorphies: a little constricted parietal roof (ch. 6), reduced scars of rhinarium muscles (ch. 7), an absence of crest-like supra-canine flange (ch. 10), and a dorso-ventrally low supra-canine flange (ch. 11).

Two characters (ch. 14 and 17) describe the mandibular morphology of female specimens (mandibular symphysis proportions and lower incisor arcade sharpness) and thus could not be coded for the new species. They are ambiguous synapomorphies that could support the *K. majus* + *Hylochoerus* clade, or alternately, the “bunolo-phodont suines” clade.

The only previous attempt of cladistic analysis on *Kolpochoerus* is by Geraads (1993, 2004). In Geraads' (2004) cladogram, all the dentally derived species (*K. olduvaiensis*, *K. paiceae*, *K. phacochoeroides*, and *Hylochoerus*) are united as a clade based on a reduction of premolars, and longer and more complex third molars. All these characters appear multiple times during the Plio-Pleistocene in different genera of African suids (*Kolpochoerus*, *Metridiochoerus*, *Nyanzachoerus*/*Notochoerus*), probably functionally linked to an adaptation to a more specialized herbivorous diet. They are notoriously known to be prone to convergence (Harris and White 1979). Accordingly, we did not include the characters dealing with the length of the third molars in our analysis. Also, in our cladogram, the reduction of upper premolars occurs at least in two groups in a convergent way (*K. limnetes*/*K. olduvaiensis* and *Hylochoerus*).

The new species does not display any autapomorphy, and given its geological age, its morphology is compatible with an ancestral status to the more derived *Kolpochoerus majus*. Their situation is analogous to the one of the phyletic lineage of *K. limnetes*/*K. olduvaiensis*,

with the former chronospecies characterized by an absence of autapomorphic characters, and numerous plesiomorphic characters compared to the latter chronospecies. Similarly, *K. sp. nov.* could be an early chronospecies of *K. majus*. Alternately, it could be an early offset of the “buno-lophodont suines” without being directly ancestral to *K. majus*. The abundant material of *K. majus* from Konso, southern Ethiopia, is dated to around 1.9 Ma-1.4 Ma. These unpublished fossils (currently under study by Gen Suwa and colleagues) will be crucial for understanding whether *K. sp. nov.* and *K. majus* represent chronospecies within a phyletic lineage or not.

In our cladogram, *Hylochoerus meinertzhageni* is characterized as a highly derived species of *Kolpochoerus*. This proposed phylogenetic relationship is interesting given the poor knowledge of this species’ evolutionary history, hindered by a very limited fossil record. It could suggest that *Hylochoerus* originated some time during the Pleistocene from a *K. majus*-like ancestor. Ongoing studies of the numerous *K. majus* from the Middle Awash area spanning the time range from 1 Ma to 0.1 Ma should shed light on this issue.

Biochronology

The newly described species closes the morphological gap between the small brachyodont and bunodont *K. afarensis* and the larger buno-lophodont middle Pleistocene *K. majus*. Although the lower third molars of the new species are a little shorter and less complex than the *K. majus* ones, the similarities in dental morphology and wear pattern are striking. It draws attention to the potential use of cranio-mandibular anatomy as a biostratigraphic tool within the *K. sp. nov.* + *K. majus* lineage. Especially interesting features include the supra-canine flange, the zygomatic arch, and the mandibular symphysis.

The sites of Konso Fm. (Ethiopia) and Nyabusosi Fm. (Uganda) are dated respectively around 1.9 Ma-1.4 Ma and 1.8 Ma, and have yielded numerous dental specimens assigned to

K. majus (Pickford 1994, Suwa et al. 2003). Dentally, these specimens are less complex than middle Pleistocene *K. majus*, the M₃ having three well-developed pairs of pillars followed by a small terminal pillar. They are thus more similar to the condition seen in the new species, although the terminal pillar could be a little more developed compared to *K. sp. nov.* They could therefore be intermediate between the two species. The cranio-mandibular material of Konso will enable a test of this hypothesis. Harris et al. (1988) also attributed to *K. majus* a single M₃ dated around 2.6 Ma (coming from the upper Lomekwi Mb. of the Nachukui Fm.). Providing it is correctly assigned, it would be near-contemporaneous with the new species and could be part of it. Unfortunately, no cranio-mandibular remains were found associated.

Paleoecology

Suid paleodiets are generally interpreted using the dental morphology of modern African species based on the strong differences between the three extant genera *Potamochoerus*, *Hylochoerus*, and *Phacochoerus*. *Potamochoerus* has short, brachyodont and simple third molars, as well as well developed lower and upper incisors, and well-marked scars for the rhinarium muscles. In contrast, *Phacochoerus* has very long, complex and hypsodont third molars with numerous pillars packed within cement, much reduced incisors, and reduced rhinarium muscle scars. These characteristics are thought to be adaptations to omnivorous (with a strong rootling behavior) and grazing diets (e.g., Kullmer 1999), respectively. *Hylochoerus* has moderately hypsodont and relatively complex bunio-lophodont cheek teeth that are thought to reflect its diet of soft browse (Harris and Cerling 2002) although other studies also indicate a more opportunistic diet (D'Huart 1978, Viehl 2003, Cerling and Viehl 2004).

Considered within this framework, the new species would definitely fall within the *Potamochoerus*-like omnivorous suids, based on the well-marked rhinarium muscle scars, the

square cross-section of the rostrum, and the unspecialized dentition. *K. majus* also retains an unspecialized dentition (although the M₃ do get a little more complex and more hypsodont through time), but the cross-section of its rostrum is less square and the rhinarium muscle scars are reduced. This would be congruent with an omnivorous diet with a reduced degree of rootling.

During the Pleistocene, we therefore have two different groups of *Kolpochoerus*: the *K. limnetes*/*K. olduvaiensis* phyletic lineage, and the newly described clade of “buno-lophodont suines.” The former displays clear progressive adaptations to diet made of graze: increased length, hypsodonty, and complexity of the third molars, and reduction of the premolars (Harris and White 1979). In sharp contrast, *K. sp. nov.* and *K. majus* retain their overall unspecialized basic dental patterns from the lineage’s apparent origin ~ 2.6 Ma up to the last known occurrence of the *K. majus*, around 0.1 Ma (Kalb et al. 1982b, Gilbert 2008, unpublished data). During this period, pillars apparently heightened relative to crown length, and enamel became more rugose as an anchor for thicker cementum, phenomena also observed in *Hylochoerus*. A buno-lophodont morphology associated with an otherwise unspecialized dentition and skull was therefore a hallmark of the lineage leading to *K. majus*, in contrast to the obviously specialized cranio-mandibular and derived dentition of *Hylochoerus*. Future paleoecological reconstructions using dental micro-wear, stable isotopes, and morpho-functional analysis should shed light on the relationships between cranio-mandibular morphology, dental morphology, and diet in these buno-lophodont suines.

Conclusions

The lack of temporal overlap between *K. sp. nov.* and *K. majus* combines with their morphological similarities to suggest that the former, newly described species, is temporally and morphologically the apparent ancestral chronospecies for the latter. In order to better

understand these evolutionary relationships, supplementary efforts are needed in several aspects. More collection is planned for the Matabaietu area to increase the number of fossils belonging to the new species, and especially estimate its sexual dimorphism within renewed stratigraphic and geochronological studies on both sides of the Awash river in the Middle Awash that will further refine the placement of the growing samples.

Acknowledgments

We are particularly grateful at the staff of the institutions where we spent much time studying collections of modern and fossil suids: Muséum National d'Histoire Naturelle in Paris (Joséphine Lesur-GebreMariam and Christine Lefèvre), Musée Royal d'Afrique Centrale in Tervuren (Wim Wendelen and Emmanuel Gilissen), Natural History Museum in London (Roberto Portela, Richard Sabin and Andy Carrant), Authority for Research and Conservation of Cultural Heritage in Addis Ababa (Jara HaileMariam, Yonas Desta, Mamitu Yilma, Dawit Tibebu, Tomas Getachew, Andergachew Girmaye), Kenya National Museums (Emma Mbua, Mary Mungu, and Ogeto Mwebi). A.S. was supported by a European Union SYNTHESYS grant (GB-TAF 886) for his work at the NHM, and also by the Agence Nationale pour la Recherche (project ANR-09-BLAN-0238, Michel Brunet) for other missions. We deeply thank Patrick Vignaud, Ghislaine Florent, and Carine Noël (iPHEP) for their support.

For funding of the Middle Awash research project, we thank NSF (this material is based on work supported by grants 8210897, 9318698, 9512534, 9632389, 9729060, 9727519, 9910344, and 0321893 (HOMINID-RHOI), the Institute of Geophysics and Planetary Physics of the University of California at Los Alamos National Laboratory (LANL), and the Japan Society for the Promotion of Science. Desmond Clark and Clark Howell inspired this effort and conducted laboratory and field research. We thank the Ministry of Tourism and Culture

and the Authority for Research and Conservation of the Cultural Heritage for permissions and facilitation; and the Afar Regional Government, the Afar people of the Middle Awash, and many other field workers who contributed directly to the research efforts and results.

References

- Assefa, Z., Yirga, S., and Reed, K.E. 2008. The large-mammal fauna from the Kibish Formation. *Journal of Human Evolution* 55: 501–512.
- Bibi, F. 2011. *Tragelaphus nakuae*: evolutionary change, biochronology, and turnover in the African Plio-Pleistocene. *Zoological Journal of the Linnean Society* 162: 699–711.
- Bishop, L.C. 2010. Suidae. In: L. Werdelin, and W.J. Sanders (eds.), *Cenozoic Mammals of Africa*, 821–842. University of California Press, Berkeley.
- Brunet, M. and White, T.D. 2001. Deux nouvelles espèces de Suini (Mammalia, Suidae) du continent africain (Ethiopie ; Tchad). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences* 332: 51–57.
- Cerling, T.E. and Viehl, K. 2004. Seasonal diet changes of the forest hog (*Hylochoerus meinertzhageni* Thomas) based on the carbon isotopic composition of hair. *African Journal of Ecology* 42: 88–92.
- Cooke, H.B.S. and Ewer, R.F. 1972. Fossil Suidae from Kanapoi and Lothagam, Northwestern Kenya. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 143 (3): 149–237.
- Cooke, H.B.S. 1978b. Pliocene-Pleistocene Suidae from Hadar, Ethiopia. *Kirtlandia* 29: 1–63.
- Cooke, H.B.S. 1978a. Suid evolution and correlation of African hominid localities: an alternative taxonomy. *Science* 201 (4354): 460–463.
- Cooke, H.B.S. 1997. The status of the African fossil suids *Kolpochoerus limnetes* (Hopwood, 1926), *K. phacochoeroides* (Thomas, 1884) and "*K.*" *afarensis* (Cooke, 1978). *Géobios* 30 (1): 121–126.

- Cooke, H.B.S. 2007. Stratigraphic variation in Suidae from the Shungura Formation and some coeval deposits. *In: R. Bobe, Z. Alemseged, and A.K. Behrensmeyer (eds.), Hominin Environments in the East African Pliocene*, 107–127. Springer, Dordrecht.
- Cooke, H.B.S. and Wilkinson, A.F. 1978. Suidae and Tayassuidae. *In: V.J. Maglio, and H.B.S. Cooke (eds.), Evolution of African Mammals*, 435–482. Harvard University Press, Cambridge, London.
- D'Huart, J.-P. 1978. Écologie de l'hylochère (*Hylochoerus meinertzhageni* Thomas) au Parc National des Virunga. *Exploration du Parc National des Virunga, Deuxième Série, Fascicule 25, Fondation pour Favoriser les Recherches scientifiques en Afrique. Brussels.*
- D'Huart, J.-P. and Yohannes, E. 1995. Assessment of the present distribution of the forest hog (*Hylochoerus meinertzhageni*) in Ethiopia. *IBEX J.M.E.* 3: 46–48.
- Driesch, A.v.d. 1976. A guide to the measurement of animal bones from archaeological sites. *Peabody Museum Bulletin* 1: 1–172.
- Geraads, D. 1993. *Kolpochoerus phacochoeroides* (Thomas, 1884) (Suidae, Mammalia), du Pliocène supérieur de Ahl Al Oughlam (Casablanca, Maroc). *Géobios* 26 (6): 731–743.
- Geraads, D. 2004. New skulls of *Kolpochoerus phacochoeroides* (Suidae: Mammalia) from the late Pliocene of Ahl al Oughlam, Morocco. *Palaeontologia Africana* 40: 69–83.
- Geraads, D., Alemseged, Z., Reed, D., Wynn, J., and Roman, D.C. 2004a. The Pleistocene fauna (other than Primates) from Asbole, lower Awash Valley, Ethiopia, and its environmental and biochronological implications. *Géobios* 37: 697–718.
- Geraads, D., Eisenmann, V., and Petter, G. 2004b. The large mammal fauna of the Oldowan sites of Melka Kunture. *In: J. Chavaillon, and M. Piperno (eds.), Studies on the Early Paleolithic site of Melka Kunture, Ethiopia*, 169–192. Istituto Italiano di Preistoria e Protostoria, Firenze.

- Gilbert, H.W. 2008. Suidae. In: H.W. Gilbert, and B. Asfaw (eds.), *Homo erectus: Pleistocene Evidence from the Middle Awash, Ethiopia*, 231–260. University of California Press.
- Goloboff, P.A., Farris, J.S., and Nixon, K.C. 2008. TNT, a free program for phylogenetic analysis. *Cladistics* 24: 774–786.
- Gongora, J., Cuddahee, R.E., Nascimento, F.F., Palgrave, C.J., Lowden, S., Ho, S.Y.W., Simond, D., Damayanti, C.S., White, D.J., Tay, W.T., Randi, E., Klingel, H., Rodrigues-Zarate, C.J., Allen, K., Moran, C., and Larson, G. 2011. Rethinking the evolution of extant sub-Saharan African suids (Suidae, Artiodactyla). *Zoologica Scripta* 40: 327–335.
- Groves, C. 1981. Ancestors for the pigs: taxonomy and phylogeny of the genus *Sus*. *Technical Bulletin* 3: 4–8.
- Grubb, P. and D'Huart, J.-P. 2010. Rediscovery of the Cape warthog *Phacochoerus aethiopicus*: a review. *Journal of East African Natural History* 99 (2): 77–99.
- Haile-Selassie, Y. and Simpson, S.W. 2012. A new species of *Kolpochoerus* (Mammalia: Suidae) from the Pliocene of Central Afar, Ethiopia: its taxonomy and phylogenetic relationships. *Journal of Mammalian Evolution* doi 10.1007/s10914-012-9207-099.
- Hardjasmita, H.S. 1987. Taxonomy and phylogeny of the Suidae (Mammalia) in Indonesia. *Scripta Geol.* 85: 1–68.
- Harris, J.M., Brown, F.H., and Leakey, M.G. 1988. Stratigraphy and paleontology of Pliocene and Pleistocene localities west of Lake Turkana, Kenya. *Contributions in Science, Natural History Museum of Los Angeles County* 399: 1–128.
- Harris, J.M. and Cerling, T.E. 2002. Dietary adaptations of extant and Neogene African suids. *Journal of Zoology* 256: 45–54.

- Harris, J.M. and White, T.D. 1979. Evolution of the Plio-Pleistocene African Suidae. *Transactions of the American Philosophical Society* 69 (2): 1–128.
- Heinzelin, J.de., Clark, J.D., White, T.D., Hart, W.K., Renne, P., WoldeGabriel, G., Beyene, Y., and Vrba, E. 1999. Environment and behavior of 2.5-million-year-old Bouri hominids. *Science* 284: 625–629.
- Hendey, Q.B. and Cooke, H.B.S. 1985. *Kolpochoerus paiceae* (Mammalia, Suidae) from Skurwerug, near Saldanha, South Africa, and its palaeoenvironmental implications. *Annals of the South African Museum* 97 (2): 9–56.
- Hopwood, A.T. 1934. New fossil mammals from Olduvai, Tanganyika Territory. *Annals and Magazine of Natural History* 14 (10): 546–550.
- Jori, F. and Bastos, A.D.S. 2009. Role of Wild Suids in the Epidemiology of African Swine Fever. *EcoHealth* 6: 296–310.
- Kalb, J.E., Jolly, C.J., Mebrate, A., Tebedge, S., Smart, C., Oswald, E.B., Cramer, D., Whitehead, P., Wood, C.B., Conroy, G.C., Adefris, T., Sperling, L., and Kana, B. 1982b. Fossil mammals and artefacts from the Middle Awash valley, Ethiopia. *Nature* 298: 25–29.
- Kalb, J.E., Oswald, E.B., Tebedge, S., Mebrate, A., Tola, E., and Peak, D. 1982a. Geology and stratigraphy of Neogene deposits, Middle Awash valley, Ethiopia. *Nature* 298: 17–25.
- Kingdon, J. 1979. East African mammals. An atlas of evolution in Africa. In: J. Kingdon (ed.), *East African Mammals - an atlas of evolution in Africa*, 184–249. Academic Press, London.
- Kullmer, O. 1999. Evolution of African Plio-Pleistocene Suids (Artiodactyla: Suidae) Based on Tooth Pattern Analysis. *Kaupia Darmstädter Beiträg zur Naturgeschichte* 9: 1–34.

- Leakey, L.S.B. 1942. Fossil Suidae from Oldoway. *Journal of East African Natural Society* 16: 178–196.
- Leakey, L.S.B. 1958. Some East African Pleistocene Suidae. *Fossil Mammals of Africa* 14: 1–133.
- Made, J.v.d. 1991. Sexual bimodality in some recent pig populations and application of the findings to the study of fossils. *Zeitschrift für Säugetierkunde* 56: 81–87.
- Oliver, W.L.R., ed. 1993. Pigs, peccaries and hippos. IUCN, Gland.
- Pickford, M. 1994. Fossil Suidae of the Albertine Rift Valley, Uganda-Zaire. In: B. Senut, and M. Pickford (eds.), *Geology and Palaeobiology of the Albertine Rift Valley, Uganda-Zaire. Vol. II: Palaeobiology*, 339–373. CIFEG, Orléans.
- Randi, E., D'Huart, J.-P., Lucchini, V., and Aman, R. 2002. Evidence of two genetically deeply divergent species of warthog, *Phacochoerus africanus* and *P. aethiopicus* (Artiodactyla, Suiformes) in East Africa. *Mammalian Biology* 67: 91–96.
- Suwa, G., Nakaya, H., Asfaw, B., Saegusa, H., Amzaye, A., Kono, R.T., Beyene, Y., and Katoh, S. 2003. Plio-Pleistocene terrestrial mammal assemblage from Konso, Southern Ethiopia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23 (4): 901–916.
- van Hoepen, E.C.N. and van Hoepen, H.E. 1932. Vrystaatse wilde varke. *Paleontologische Navorsing van die Nasionale Museum* 2: 39–62.
- Viehl, K. 2003. *Untersuchungen zur Nahrungsökologie des Afrikanischen Riesenwaldschweins (Hylochoerus meinertzhageni Thomas) im Queen Elizabeth National Park, Uganda*. 130 pp. PhD Thesis, Hannover.
- Vrba, E.S. 1997. New fossils of Alcelaphini and Caprinae (Bovidae: Mammalia) from Awash, Ethiopia, and phylogenetic analysis of Alcelaphini. *Palaeontologia Africa* 34: 127–198.

- White, T.D. 1995. African omnivores: global climatic change and Plio-Pleistocene hominids and suids *In*: E.S. Vrba, G.H. Denton, T.C. Partridge, and L.H. Burckle (eds.), *Paleoclimate and evolution with emphasis on human origins*, 369–384. Yale University Press.
- White, T.D., Asfaw, B., and Suwa, G. 2005. Pliocene hominid fossils from Gamedah, Middle Awash, Ethiopia. *Transactions of the Royal Society of South Africa* 60 (2): 79–83.
- White, T.D. and Harris, J.M. 1977. Suid evolution and correlation of African hominid localities. *Science* 198: 13–21.
- White, T.D., Suwa, G., Hart, W.K., Walter, R.C., WoldeGabriel, G., Heizelin, J.de, Clark, J.D., Asfaw, B., and Vrba, E. 1993. New discoveries of *Australopithecus* at Maka in Ethiopia. *Nature* 366: 261–264.

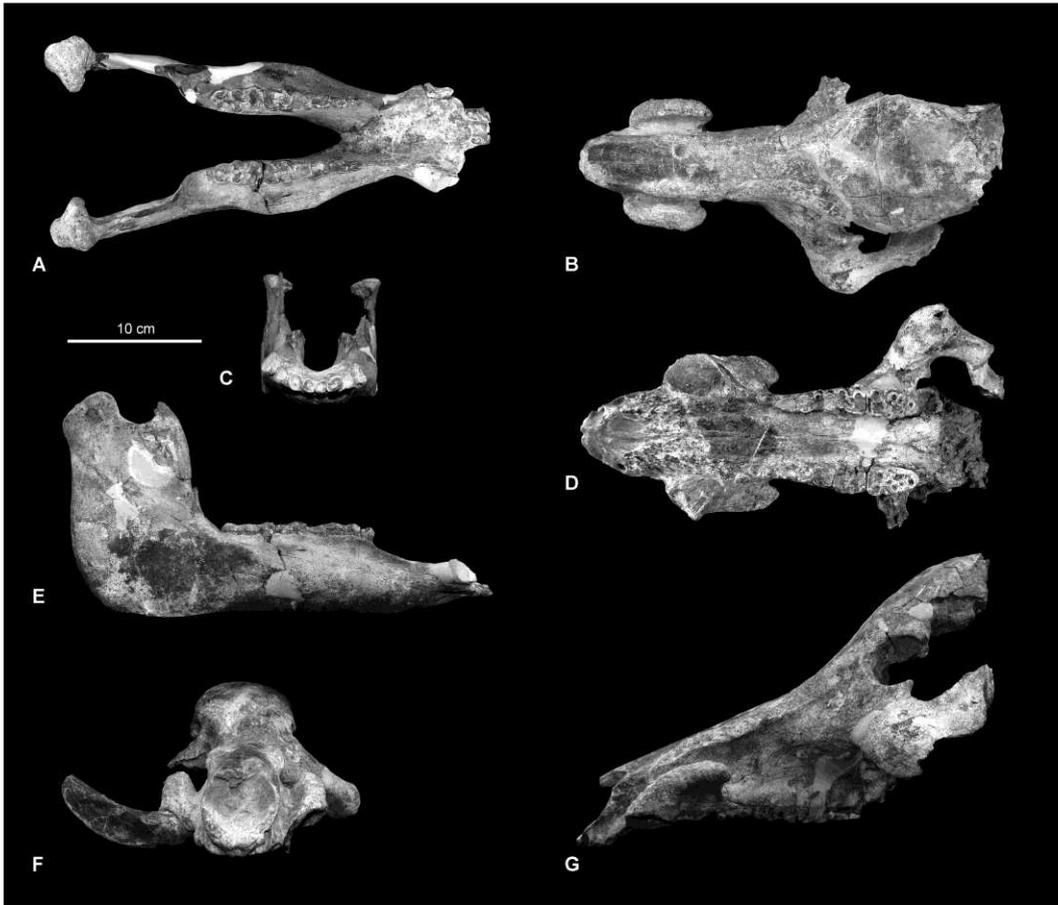


Figure 1. Holotype skull (MAT-VP-1/5) of *Kolpochoerus* [redacted] sp. nov. Cranium in dorsal (**B**), ventral (**D**), rostral (**F**), and lateral views (**G**). Mandible in dorsal (**A**), rostral (**C**), and lateral views (**E**).

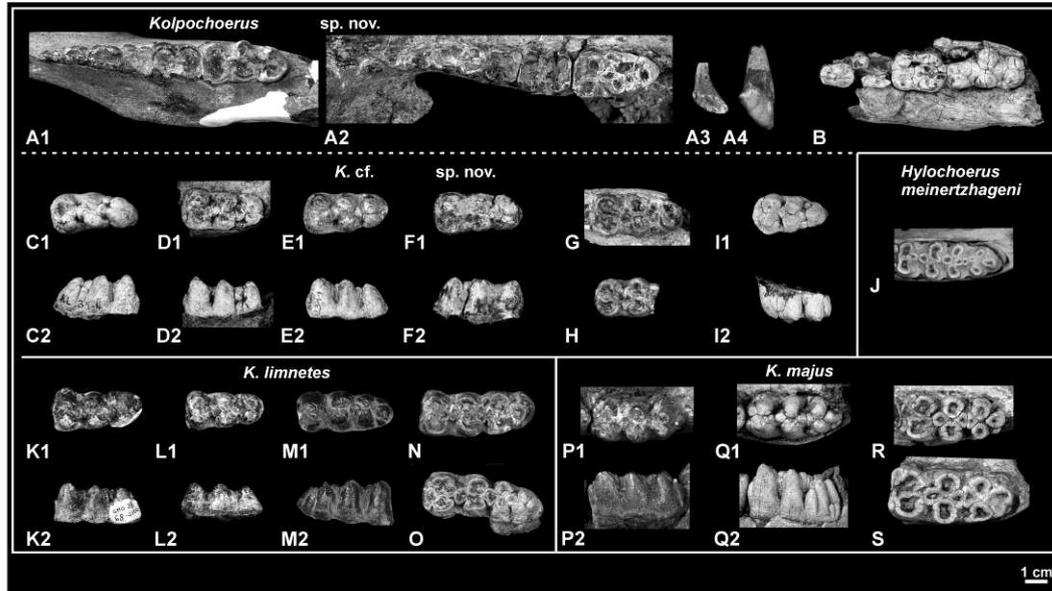


Figure 2. Dental morphology of *Kolpochoerus* [redacted] sp. nov. (A-B), *K. cf.* [redacted] sp. nov. (C-I), *Hylochoerus meinertzhageni* (J), *K. limnetes* (K-O), and *K. majus* (P-S). A. Holotype MAT-VP-1/5, left P₂-M₃ in occlusal view (A1), right P¹-M³ in occlusal view (A2), right I² (A3) and I¹ (A4) in labial views. B. Paratype MAT-VP-5/1, left P₄-M₃ in occlusal view. C. KL 39-4, left M₃ in occlusal (C1) and lingual (C2) views. D. KL 73-1, right M₃ in occlusal (D1) and lingual (D2) views. E. KL 234-1, right M₃ in occlusal (E1) and lingual (E2) views. F. KL 234-3-5, left M₃ in occlusal (F1) and lingual (F2) views. G. KL 24-1 b, left M₃ in occlusal view. H. KL 10-3, mesial fragment of left M₃ in occlusal view. I. MAT-VP-5/2, right M³ in occlusal (I1) and labial (I2) views. J. MNHN 1951-208, right M₃ in occlusal view. K. OMO 28-1968-2100, right M₃ in occlusal (K1) and lingual (K2) views. L. OMO 211-10005, right M₃ in occlusal (L1) and lingual (L2) views. M. OMO 18-1968-2823, left M₃ in occlusal (M1) and lingual (M2) views. N. OMO 18-1968-2104, right M₃ in occlusal view. O. OMO 354-10004, left M₃ in occlusal view. P. BOU-VP-3/50, right M₃ in occlusal (P1) and lingual (P2) views. Q. BOD-VP-1/9, right M₃ in occlusal (Q1) and lingual (Q2) views. R. KL 251-2, right M₃ in occlusal view. S. KL 185-2, right M₃ in

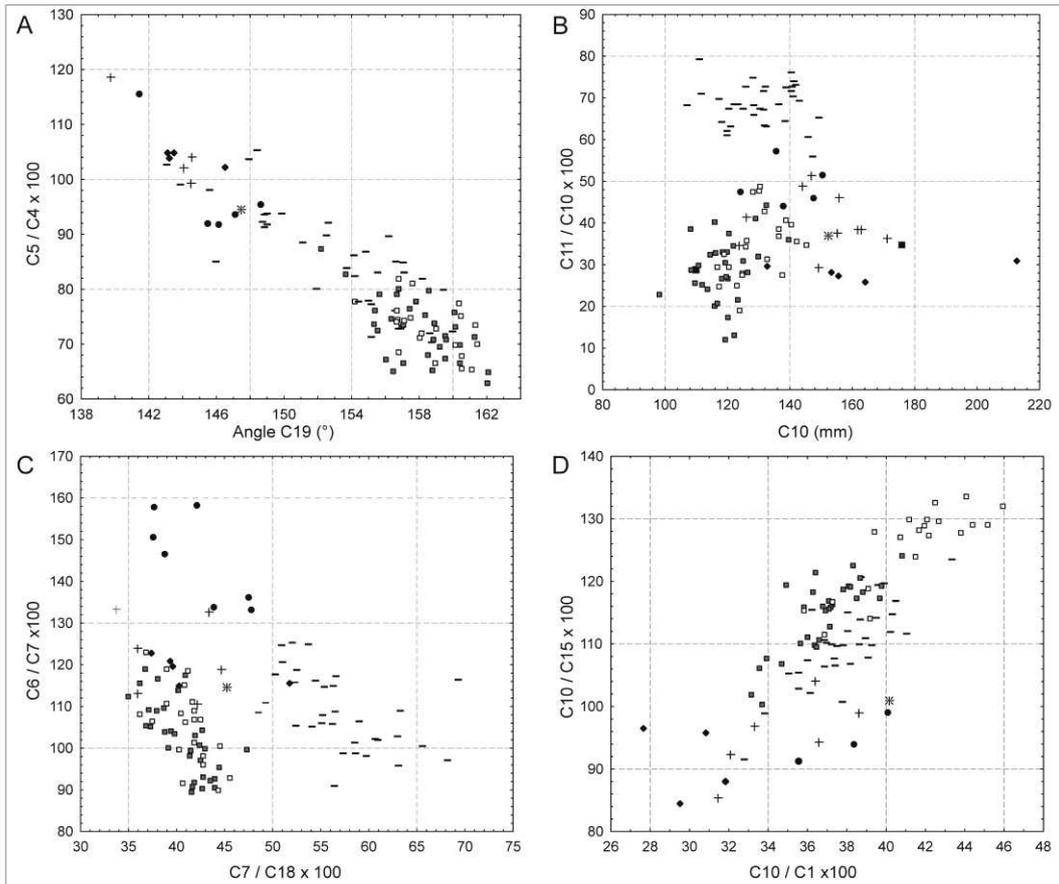


Figure 3. Scatterplots of cranial measurements comparing *Kolpochoerus* [redacted] sp. nov. with other species of *Kolpochoerus* and modern African species. A: premaxillary proportions vs. premaxillary orientation. B: parietal constriction vs. frontal breadth. C: palate convergence vs. palate proportions; D: cranium relative height vs. cranium relative length. *: *Kolpochoerus* [redacted] sp. nov.; ■: *K. afarensis*; + : *K. limnetes*; •: *K. olduvaiensis*; ●: *K. majus*; ◻: *Potamochoerus porcus*; ◻: *P. larvatus*; - : *Hylochoerus meinertzhageni*. C1: cranial length; C4: premaxillary length; C5: premaxillary breadth; C6: rostral palate breadth; C7: caudal palate breadth; C10: frontal breadth; C11: least parietal breadth; C15: neurocranium height; C18: cheek teeth row length; angle C19: angle of premaxillary bone in sagittal plane.

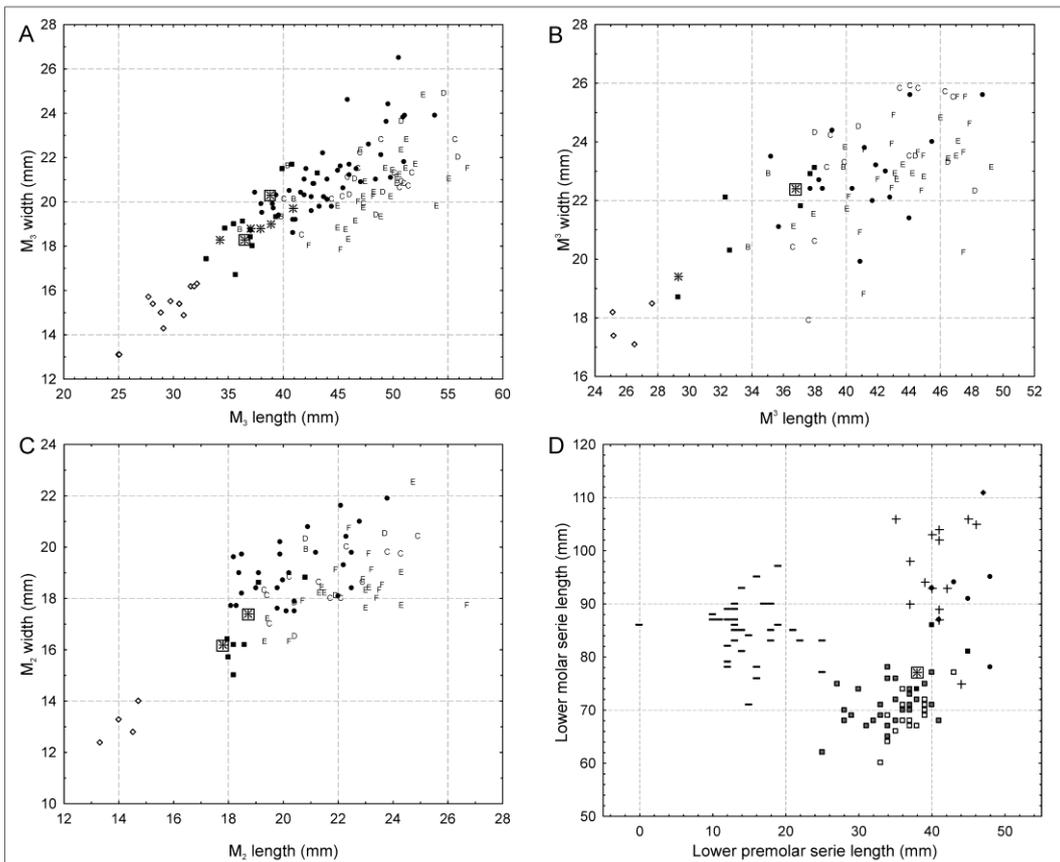


Figure 4. Scatterplots of dental measurements comparing *Kolpochoerus* [redacted] sp. nov. with other species of *Kolpochoerus* and modern species of African suids. **A.** Proportions of M_3 . **B.** Proportions of M_3 . **C.** Proportions of M_2 . **D.** Proportions of premolar and molar series. \diamond : *K. deheinzellini*, \boxtimes : *K.* [redacted] sp. nov., \ast : *K.* cf. [redacted] sp. nov., \blacksquare : *K. afarensis*, B, C, D, E, F: *K. limnetes* from members B, C, D, E and F of Shungura Formation, $+$: *K. limnetes* (all levels), \blacklozenge : *K. olduvaiensis*, \bullet : *K. majus*, \square : *Potamochoerus porcus*, \square : *P. larvatus*, $-$: *Hylochoerus meinertzhageni*.

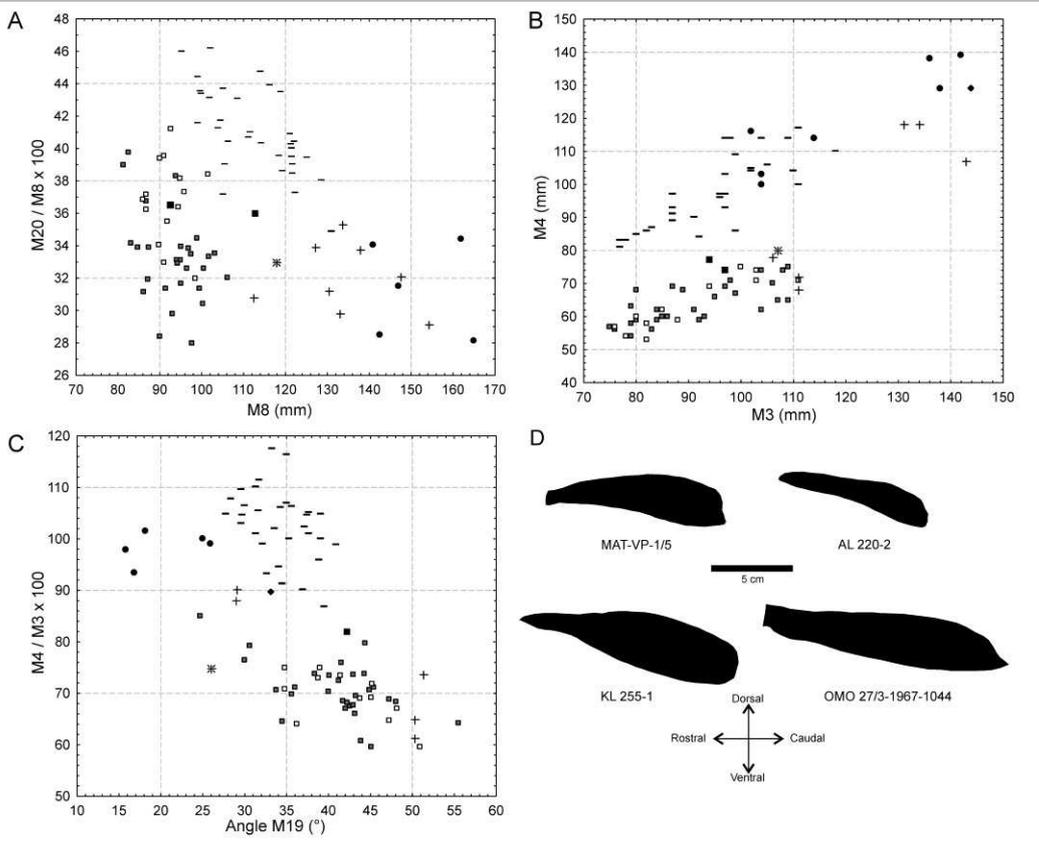


Figure 5. Scatterplots of mandibular measurements comparing *Kolpochoerus* [redacted] sp. nov. with other species of *Kolpochoerus* and modern African species. **A.** Degree of mandibular swelling. **B.** Proportions of mandibular symphysis. **C.** Proportions of symphysis vs. angle of incisor arcade. **D.** Sagittal profiles of mandibular symphysis in *K.* sp. nov. (MAT-VP-1/5), *K. afarensis* (AL 220-2), *K. majus* (KL 255-1), and *K. limnetes* (OMO 27/3-1967-1044).*: *K.* [redacted] sp. nov., ■: *K. afarensis*, +: *K. limnetes*, ◆: *K. olduvaiensis*, ●: *K. majus*, □: *Potamochoerus porcus*, ◻: *P. larvatus*, - : *Hylochoerus meinertzhageni*. M3: symphysis length; M4: symphysis breadth; M8: greatest breadth of mandible at M₁-M₂ level; M19: angle of incisor arcade; M20: mandible breadth between lingual faces of P₄.

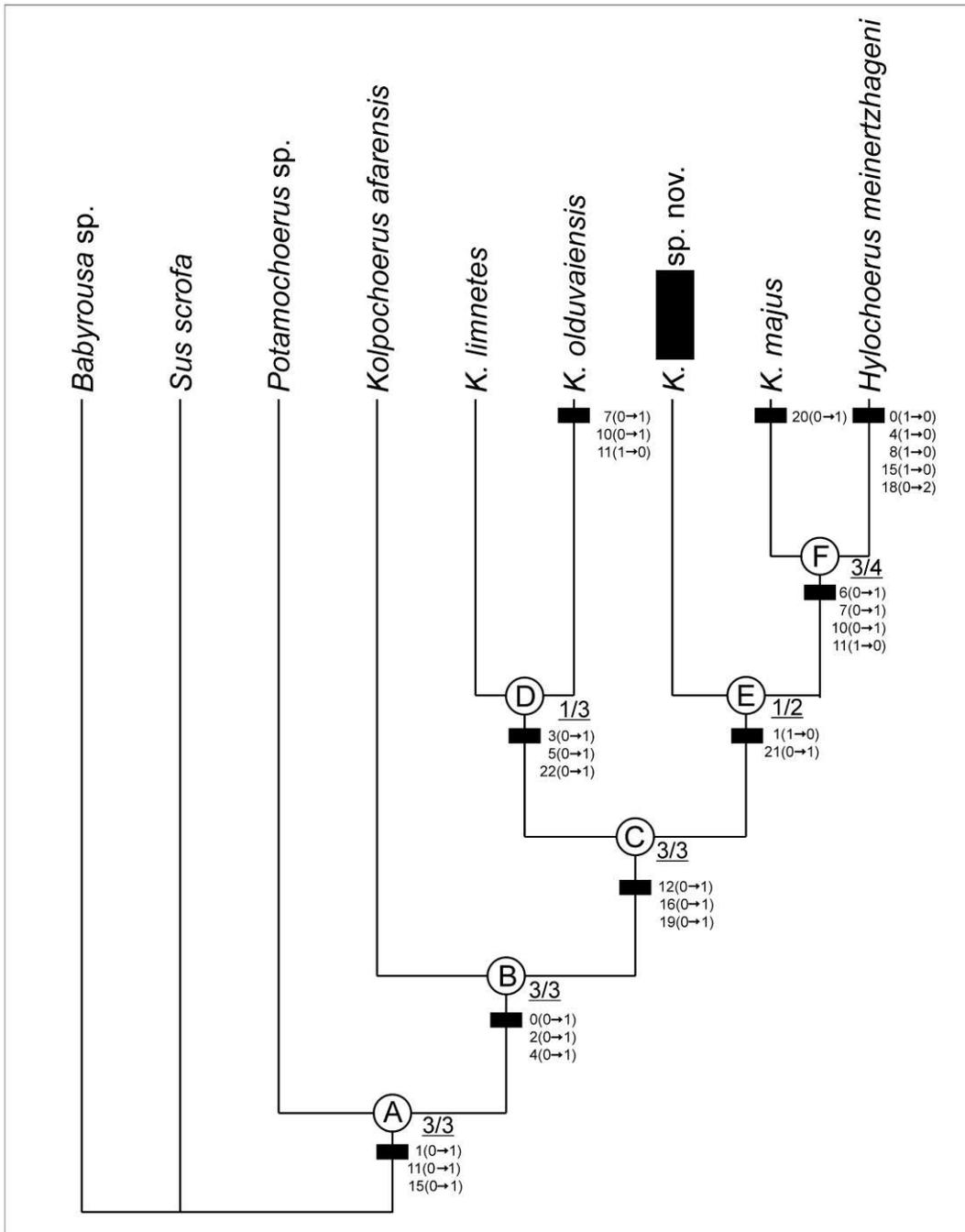


Figure 6. Single most parsimonious cladogram obtained from the matrix shown in Appendix 2. TL = 38, CI = 0.66, RI = 0.72. Synapomorphies are mapped. For each node, support is indicated by the bremer index followed by the number of unambiguous synapomorphies (separated by a dash).

Appendix 2. List of characters used in the cladistic analysis.

0. *Rostral part of male zygomatic arch in lateral view*: **(0)** Sub-horizontal; **(1)** Strongly drooping.
1. *Orientation of zygomatic arch in dorsal view in males*: **(0)** Oblique (angle $<90^\circ$); **(1)** Transverse (angle ca. 90°).
2. *Development of zygomatic arch in males*: **(0)** Thin; **(1)** Latero-medially thickened zygomatic; **(2)** Rounded knob.
3. *Relative cranium length*: **(0)** Relatively short (average $C10/C1*100 > 36$); **(1)** Relatively long (average $C10/C1*100 < 36$).
4. *Angulation between rostrum and neurocranium*: **(0)** Absent; **(1)** Present.
5. *Relative height of rostrum*: **(0)** Relatively high (average $C14/C15*100 > 50$); **(1)** Relatively low (average $C14/C15*100 < 50$).
6. *Constriction of parietal roof caudally to orbital processes*: **(0)** Constricted ($C11/C10*100 < 45$); **(1)** Little constricted ($C11/C10*100 > 45$).
7. *Development of rhinarium muscle scars*: **(0)** Well-marked scars; **(1)** Reduced scars.
8. *Premaxillary proportions and inclination in males*: **(0)** Relatively narrow ($C5/C4*100 < 85$) and sub-horizontal (angle $C19 > 150^\circ$); **(1)** Relatively wide ($C5/C4*100 > 85$) and inclined ventrally (angle $C19 < 150^\circ$).
9. *Premaxillary proportions and inclination in females*: **(0)** Relatively narrow ($C5/C4*100 < 85$) and sub-horizontal (angle $C19 > 150^\circ$); **(1)** Relatively wide ($C5/C4*100 > 85$) and inclined rostrally (angle $C19 < 150^\circ$).
10. *Crest-like supracanine flange*: **(0)** Present; **(1)** Absent.
11. *Supracanine flange dorso-ventral development*: **(0)** Low; **(1)** High.
12. *Supracanine flange rostro-caudal development*: **(0)** Short; **(1)** Elongated.
13. *Mandibular symphysis proportions in males*: **(0)** Relatively narrow ($M4/M3*100 > 85$); **(1)** Relatively wide ($M4/M3*100 < 85$).
14. *Mandibular symphysis proportions in females*: **(0)** Relatively narrow ($M4/M3*100 > 85$); **(1)** Relatively wide ($M4/M3*100 < 85$).
15. *Mandibular corpus swelling in males*: **(0)** Weak ($M20/M8*100 > 36$); **(1)** Strong ($M20/M8*100 < 36$).
16. *Lower incisor arcade angle in males*: **(0)** Sharp incisor arcade (average angle $M19 > 40^\circ$); **(1)** Flat incisor arcade (average angle $M19 < 40^\circ$).
17. *Lower incisor arcade angle in females*: **(0)** Sharp incisor arcade (average angle $M19 > 40^\circ$); **(1)** Flat incisor arcade (average angle $M19 < 40^\circ$).
18. *Development of upper premolars*: **(0)** P^1 usually present and well-developed.; **(1)** P^1 usually absent, P^2 well-developed; **(2)** P^2 reduced or even absent.
19. *Development of lower incisors*: **(0)** I_1 and I_2 very long and parallel, forming a comb; **(1)** I_2 smaller and oblique to I_1 .
20. *Degree of convergence of maxillary cheek teeth rows*: **(0)** Subparallel ($C6/C7*100 < 130$); **(1)** Rostrally divergent ($C6/C7*100 > 130$).
21. *Mesio-distal compression of lateral pillars in molars*: **(0)** Not compressed; **(1)** Compressed.
22. *Wear pattern of lateral pillars (labial and lingual walls)*: **(0)** Always rounded; **(1)** Tend to be flat.

Table 1. List of the specimens described as belonging to *Kolpochoerus* sp. nov. For the specimens collected by the RVRME, the equivalent localities of the Middle Awash research project are indicated.

Specimen ID	Element	Formation	Stratigraphic level	Taxon
MAT-VP-1/5	Skull with dentition	"W"	<i>In situ</i> , Unit 9 sandstone	<i>Kolpochoerus</i> sp. nov.
MAT-VP-5/1	Left mandible frag. with P ₄ to M ₃	"W"	<i>In situ</i> , Unit 4 sandstone	<i>K.</i> sp. nov.
MAT-VP-5/2	Right M ³	"W"	Unit 4 sandstone	<i>K.</i> cf. sp. nov.
KL 10-3	Left M ₃ mesial frag.	"W"	cf. WIL-VP-2	<i>K.</i> cf. sp. nov.
KL 24-1 b	Left mandible frag. with M ₃	"W"	cf. WIL-VP-2	<i>K.</i> cf. sp. nov.
KL 39-4	Left M ₃	"W"	cf. MAT-VP-2 or 4	<i>K.</i> cf. sp. nov.
KL 73-1	Right mandible frag. with M ₃	"W"	cf. MAT-VP-5	<i>K.</i> cf. sp. nov.
KL 234-1	Right M ₃	"W"	cf. part MAT-VP-3	<i>K.</i> cf. sp. nov.
KL 234-3-5	Left M ₃	"W"	cf. part MAT-VP-3	<i>K.</i> cf. sp. nov.

Table 2. Cranio-mandibular measurements used in the paper, based partly on Cooke and Ewer 1972 and Driesch 1976.

CRANIUM	
C1	Length akrokranium-nasoincisive notch
C2	Length prosthion-staphylion
C3	Length nasoincisive notch-ventral lacrimal foramen
C4	Length prosthion-rostral point of upper canine alveolus
C5	Breadth between rostral edges of upper canine alveoli
C6	Breadth between mesial extremities of cheek teeth row
C7	Breadth between distal extremities of M ³
C8	Greatest breadth of nasal bone
C9	Breadth zygion-zygion
C10	Greatest breadth between the orbital processes of frontal bone
C11	Least breadth of the parietal roof
C12	Breadth between the supra-canine flanges
C13	Medio-lateral diameter of upper canine alveolus
C14	Rostrum height at the P ⁴ -M ¹ level
C15	Height distal extremity of M ³ -dorsal edge of orbit
C16	Premolar row length (without P ¹)
C17	Molar row length
C18	Cheek teeth row length (without P ¹)
C19	Angle between cheek teeth row and premaxillary bone
MANDIBLE	
M1	Length infradentale-caudal extremity of mandibular condyle
M2	Length infradentale-distal extremity of M ₃
M3	Length infradentale-caudal extremity of mandibular symphysis
M4	Greatest breadth between labial edges of lower canines
M5	Breadth between mesial extremities of cheek teeth row
M6	Breadth between distal extremities of M ₃

M7	Breadth of corpus at the M ₁ -M ₂ level
M8	Greatest breadth of mandible at M ₁ -M ₂ level
M9	Breadth condylion laterale-condylion laterale
M10	Height of mandibular corpus rostrally to first premolar
M11	Height of mandibular corpus at M ₂ -M ₃ level
M12	Height ventral point of mandibular corpus at distal extremity of M ₃ level-condylion superior
M13	Length diastem canine-cheek teeth row
M14	Premolar row length
M15	Molar row length
M16	Cheek teeth row length
M17	Mesio-distal diameter of upper canine alveolus
M18	Medio-lateral diameter of upper canine alveolus
M19	Angle between the line joining the anterior edges of the lower canine alveoli and the line joining the anterior edge of canine alveolus to the infradentale
M20	Breadth of mandible between lingual faces of P ₄

Table 3. Cranium measurements of the holotype skull of *Kolpochoerus* sp. nov. (MAT-VP-1/5) compared to various suids. Measurements to nearest mm. Measurements are displayed as follows: mean \pm SD (n) (min ; max). e: estimate.

	<i>Kolpochoerus</i> sp. nov.	<i>Hylchoerus</i>	<i>Potamochoerus</i>	<i>K. afarensis</i>	<i>K. limnetes / olduvaiensis</i>	<i>K. majus</i>
C1	379 e	345 \pm 28 (35) (286 ; 390)	320 \pm 18 (59) (278 ; 359)	–	467 \pm 45 (11) (402 ; 519)	370 \pm 11 (3) (360 ; 382)
C2	265	254 \pm 20 (35) (217 ; 288)	228 \pm 13 (62) (203 ; 254)	–	336 \pm 30 (8) (296 ; 368)	269 \pm 29 (6) (234 ; 316)
C3	230	213 \pm 20 (35) (175 ; 246)	193 \pm 13 (62) (164 ; 221)	–	291 \pm 32 (13) (236 ; 334)	235 \pm 31 (6) (191 ; 281)
C4	68	77 \pm 9 (36) (61 ; 96)	67 \pm 4 (63) (56 ; 75)	–	90 \pm 8 (9) (74 ; 101)	80 \pm 9 (6) (70 ; 93)
C5	64	66 \pm 10 (36) (48 ; 88)	49 \pm 5 (63) (40 ; 69)	–	90 \pm 17 (17) (66 ; 137)	80 \pm 5 (5) (73 ; 86)
C6	60	63 \pm 6 (34) (51 ; 72)	45 \pm 4 (63) (39 ; 53)	–	67 \pm 8 (13) (53 ; 81)	80 \pm 5 (9) (73 ; 87)
C7	53	57 \pm 5 (35) (46 ; 67)	44 \pm 3 (61) (38 ; 51)	48 \pm 10 (3) (40 ; 59)	58 \pm 9 (31) (44 ; 86)	54 \pm 5 (12) (50 ; 64)
C8	59	47 \pm 4 (36) (38 ; 55)	52 \pm 11 (60) (37 ; 80)	–	58 \pm 10 (25) (33 ; 73)	49 \pm 9 (7) (38 ; 61)
C9	238 e	207 \pm 27 (35) (160 ; 264)	169 \pm 13 (60) (142 ; 196)	207 \pm 18 (2) (194 ; 220)	304 \pm 41 (14) (225 ; 369)	267 \pm 65 (5) (220 ; 376)
C10	152	130 \pm 11 (35) (107 ; 149)	124 \pm 11 (60) (98 ; 149)	143 \pm 47 (2) (110 ; 176)	154 \pm 20 (18) (124 ; 213)	139 \pm 11 (5) (124 ; 151)
C11	56	89 \pm 10 (35) (73 ; 107)	38 \pm 12 (59) (14 ; 63)	46 \pm 21 (2) (31 ; 61)	56 \pm 12 (16) (39 ; 76)	69 \pm 9 (5) (59 ; 78)
C12	125	102 \pm 14 (36) (77 ; 134)	83 \pm 15 (59) (56 ; 113)	62	131 \pm 24 (22) (73 ; 172)	114 \pm 19 (9) (90 ; 145)
C13	41	36 \pm 7 (34) (23 ; 51)	33 \pm 7 (52) (14 ; 48)	11	55 \pm 19 (20) (18 ; 94)	38 \pm 12 (8) (25 ; 61)

C14	77	70 ± 7 (36) (57 ; 85)	66 ± 7 (60) (53 ; 80)	72 ± 20 (3) (51 ; 89)	75 ± 10 (26) (52 ; 105)	90 ± 16 (9) (71 ; 117)
C15	151	119 ± 9 (35) (100 ; 137)	104 ± 6 (61) (90 ; 116)	144 ± 14 (2) (135 ; 154)	167 ± 17 (19) (138 ; 213)	152 ± 11 (5) (145 ; 171)
C16	39	22 ± 6 (36) (7 ; 34)	39 ± 2 (63) (32 ; 44)	40 ± 1 (2) (39 ; 40)	42 ± 4 (26) (33 ; 49)	45 ± 5 (13) (37 ; 54)
C17	79	80 ± 5 (36) (67 ; 92)	69 ± 3 (63) (60 ; 76)	78 ± 4 (3) (75 ; 83)	98 ± 9 (31) (86 ; 119)	87 ± 7 (13) (77 ; 99)
C18	117	102 ± 7 (36) (87 ; 113)	106 ± 5 (63) (95 ; 117)	114 ± 1 (2) (114 ; 115)	138 ± 10 (24) (128 ; 164)	129 ± 10 (10) (113 ; 145)
C19	147	153 ± 5 (36) (143 ; 160)	158 ± 3 (62) (143 ; 163)	–	145 ± 4 (9) (140 ; 156)	145 ± 3 (6) (141 ; 149)

Table 4. Mandible measurements of the holotype skull of *Kolpochoerus* sp. nov. (MAT-VP-1/5) compared to various suids. Measurements to nearest mm. Measurements are displayed as follows: mean ± SD (n) (min ; max)

<i>Kolpochoerus</i>		<i>Hylochoerus</i>	<i>Potamochoerus</i>	<i>K.</i>	<i>K. limnetes /</i>	<i>K.</i>
sp. nov.				<i>afarensis</i>	<i>olduvaiensis</i>	<i>majus</i>
M1	334	319 ± 22 (35) (274 ; 354)	279 ± 16 (55) (248 ; 313)	–	420 ± 52 (3) (385 ; 480)	404 ± 32 (2) (381 ; 426)
M2	208	214 ± 14 (36) (185 ; 241)	183 ± 11 (59) (161 ; 205)	204 ± 12 (3) (196 ; 218)	263 ± 25 (14) (213 ; 314)	241 ± 22 (8) (214 ; 266)
M3	107	96 ± 10 (36) (77 ; 118)	90 ± 12 (59) (68 ; 112)	96 ± 2 (2) (94 ; 97)	124 ± 16 (20) (90 ; 151)	113 ± 23 (12) (67 ; 142)
M4	80	98 ± 11 (31) (81 ; 117)	63 ± 6 (47) (53 ; 75)	68 ± 14 (3) (52 ; 77)	102 ± 26 (8) (68 ; 129)	119 ± 15 (8) (100 ; 139)
M5	51	53 ± 5 (34) (40 ; 63)	37 ± 3 (54) (29 ; 43)	41 ± 3 (2) (39 ; 43)	55 ± 8 (7) (44 ; 66)	61 ± 3 (6) (58 ; 65)
M6	59	69 ± 6 (35) (59 ; 81)	57 ± 4 (58) (49 ; 67)	57	70 ± 10 (9) (59 ; 88)	80 ± 8 (5) (73 ; 89)
M7	41	30 ± 4 (34) (22 ; 38)	28 ± 3 (45) (22 ; 37)	34 ± 5 (4) (29 ; 40)	44 ± 6 (12) (34 ; 54)	46 ± 8 (13) (29 ; 57)
M8	118	113 ± 10 (34) (95 ; 131)	94 ± 6 (45) (81 ; 106)	103 ± 14 (2) (93 ; 113)	135 ± 13 (8) (113 ; 154)	151 ± 11 (5) (141 ; 165)
M9	143	151 ± 13 (34) (114 ; 170)	134 ± 8 (52) (118 ; 154)	–	–	212 ± 5 (2) (208 ; 215)
M10	58	42 ± 5 (34) (31 ; 50)	46 ± 4 (45) (36 ; 55)	45 ± 4 (4) (41 ; 49)	56 ± 9 (9) (44 ; 72)	60 ± 11 (12) (41 ; 76)
M11	58	46 ± 4 (33) (37 ; 57)	44 ± 4 (45) (36 ; 53)	45 ± 6 (3) (39 ; 49)	57 ± 7 (11) (44 ; 68)	60 ± 9 (13) (42 ; 74)
M12	163	137 ± 11 (33) (114 ; 156)	129 ± 7 (43) (117 ; 144)	–	216 ± 26 (5) (181 ; 248)	214 ± 17 (3) (199 ; 233)
M13	52	67 ± 8 (36) (53 ; 89)	37 ± 7 (59) (18 ; 51)	37 ± 15 (5) (15 ; 49)	70 ± 14 (14) (42 ; 90)	54 ± 13 (12)

(39 ; 74)

M14	38	15 ± 5 (36) (0 ; 25)	36 ± 4 (59) (25 ; 43)	42 ± 3 (4) (38 ; 45)	42 ± 6 (16) (35 ; 61)	44 ± 4 (12) (37 ; 50)
M15	77	85 ± 5 (36) (71 ; 97)	70 ± 4 (59) (60 ; 78)	80 ± 5 (4) (74 ; 86)	99 ± 9 (20) (75 ; 111)	90 ± 6 (10) (78 ; 98)
M16	113	99 ± 7 (34) (86 ; 115)	105 ± 6 (57) (87 ; 119)	120 ± 8 (4) (110 ; 126)	137 ± 10 (15) (119 ; 157)	132 ± 6 (7) (124 ; 142)
M17	32	23 ± 4 (36) (17 ; 33)	19 ± 3 (59) (13 ; 24)	22 ± 7 (4) (13 ; 29)	32 ± 7 (25) (18 ; 45)	32 ± 7 (15) (19 ; 45)
M18	22	19 ± 3 (34) (14 ; 28)	17 ± 2 (47) (13 ; 21)	16 ± 5 (3) (11 ; 20)	26 ± 6 (22) (14 ; 33)	28 ± 5 (11) (20 ; 37)
M19	26	34 ± 3 (35) (28 ; 41)	42 ± 6 (59) (25 ; 56)	50 ± 10 (2) (42 ; 57)	37 ± 11 (17) (18 ; 51)	23 ± 5 (9) (16 ; 31)
M20	38	46 ± 3 (33) (39 ; 52)	32 ± 3 (48) (26 ; 39)	37 ± 5 (2) (34 ; 41)	44 ± 5 (10) (35 ; 52)	50 ± 6 (7) (37 ; 56)

Table 5. Dental measurements of the holotype skull of *Kolpochoerus* sp. nov. (MAT-VP-1/5) reported in millimeters. L: length; W: width; e: estimate.

P¹		P²		P³		P⁴		M¹		M²		M³	
L	W	L	W	L	W	L	W	L	W	L	W	L	W
6.1	5.1	9.0	8.2	9.2	13.3	9.6	14.0	12.0	15.7	18.0	20.4	36.8	22.4
P₂		P₃		P₄		M₁		M₂		M₃			
L	W	L	W	L	W	L	W	L	W	L	W		
7.9	5.7	12.2	8.3	10.6	11.4	13.5	12.7 e	19.0	17.4	38.8	20.3		

Annexe V. Liste du matériel fossile étudié.

Le premier tableau comprend les spécimens inclus dans les analyses morphométriques du contour des troisièmes molaires. Le second tableau comprend les spécimens crâniens et mandibulaires inclus dans les analyses morphométriques. Les attributions taxonomiques sont celles après révision.

Spécimen	Espèce	Element	Côté	Site	Strati
AL 116-15 HERC	<i>K. afarensis</i>	Frag mand. avec m1 à m3	D	Hadar	
AL 116-7 HERC	<i>K. afarensis</i>	M3 sup	G	Hadar	
AL 127-38 HERC	<i>K. afarensis</i>	Frag mand. avec p4 à m3	G	Hadar	
AL 131-4 HERC	<i>K. afarensis</i>	m3 inf	D	Hadar	
AL 169-16 HERC	<i>K. afarensis</i>	m3 inf	G	Hadar	
AL 296-1 HERC	<i>K. afarensis</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Hadar	
AL 5-1 HERC	<i>K. afarensis</i>	m3 inf	D	Hadar	
AL 99-14 HERC	<i>K. afarensis</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Hadar	
NHM M.12614	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Kaiso Village	Kaiso Formation
KNM-BK 71	<i>K. majus</i>	m3 inf	G	Kapthurin	
KNM-BK 72	<i>K. majus</i>	m3 inf	D	Kapthurin	
KNM-BK 73	<i>K. majus</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Kapthurin	
KNM-BK 75	<i>K. majus</i>	Frag mand. avec m3	G	Kapthurin	
KNM-BK 76	<i>K. majus</i>	Mandibule avec p4 à m3 et symphyse complète	DG	Kapthurin	
KNM-BK 76	<i>K. majus</i>	Mandibule avec p4 à m3 et symphyse complète	DG	Kapthurin	
KK 3-2 HERC	<i>K. majus</i>	M3 sup	G	Kessem Kebena	
KNM-ER 1082	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Koobi Fora	Indet
KNM-ER 1085	<i>K. limnetes</i>	Rostre avec P3 à M3 et alvéoles de C, P1 et P2	DG	Koobi Fora	Indet
KNM-ER 1122	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p3 à m3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 1126	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 1127	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3 (subcomp.)	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 1136	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	DG	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 1137	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 1139	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 1141	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 1142	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p4 à m3	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 1143	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 1144	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 1150	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 1151	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 1152	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 1153	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 1154	<i>K. limnetes</i>	m3 inf + p4 inf (incomp.) + m1 inf (incomp.)	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.

KNM-ER 1314	<i>K. limnetes</i>	Mandibule subcomplète avec p3 à m3 et alvéole de p2 et symphyse subcomplète et branche montante droite complète	DG	Koobi Fora	indet
KNM-ER 1445	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 1612	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. gauche avec p4 à m3 + Frag mand. droite avec m2 et m3	DG	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 1617	<i>K. limnetes</i>	M3 sup + P4 sup + frag. Max.	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 1624	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 188	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec P4 à M3	G	Koobi Fora	indet
KNM-ER 190	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M2 et M3	G	Koobi Fora	indet
KNM-ER 1967	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 1988	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 1996	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 203	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3 et racines de m1 et m2	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2105	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 212	<i>K. limnetes</i>	Crâne subcomplet avec P2 à M3 et alvéole de C	DG	Koobi Fora	indet
KNM-ER 2149	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2168	<i>K. limnetes</i>	Rostre avec P2 à M3 et C	DG	Koobi Fora	indet
KNM-ER 2189	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m1 à m3	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2191	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M3	DG	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2196	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 2198	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2203	<i>K. limnetes</i>	M3 sup (subcomp.)	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2209	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M2 et M3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2210	<i>K. limnetes</i>	Frag max. gauche avec M2 et M3 + Frag max. gauche avec P2 et P3 + M3 sup droite + Frag max. droit avec M1 et M2	DG	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2211	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2233	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 224	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec P4 à M3	G	Koobi Fora	indet
KNM-ER 227	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2380	<i>K. limnetes</i>	Rostre avec P3 à M3 et alvéole de P2	DG	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2634	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m1 à m3	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 2635	<i>K. limnetes</i>	Maxillaire avec P2 à M3	DG	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 2649	<i>K. limnetes</i>	Maxillaire avec M2 et M3 (et racines de P4 et M1) + frag. Canine inf.	DG	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 2653	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2693	<i>K. limnetes</i>	Hémi-mandibule avec p2 à m3 et c	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 2701	<i>K. limnetes</i>	Hémi-mandibule avec p4 à m3 et symphyse subcomplète	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2706	<i>K. limnetes</i>	Frag max. droit avec M1 + Frag max. gauche avec P3 et P4 + M3 sup droite et gauche	DG	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2761	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3 (incomp.)	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 2762	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p3 à m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 2778	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	G	Koobi Fora	indet

KNM-ER 3	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec P2 à M3	D	Koobi Fora	indet
KNM-ER 3256	<i>K. limnetes</i>	Hémi-mandibule avec p4 à m3 et symphyse incomplète	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 3270	<i>K. limnetes</i>	Hémi-mandibule avec p3 à m3 et alvéole de p2 et symphyse incomplète	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 3281	<i>K. limnetes</i>	M3 sup (subcomp.)	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 3283	<i>K. limnetes</i>	M3 sup + frags	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3289	<i>K. limnetes</i>	Frag Max. avec M3 (et racines de P4 à M2)	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3290	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3297	<i>K. limnetes</i>	Rostre avec P4 à M3	DG	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3314	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m1 à m3 et racines de p3 et p4	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3315	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3333	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 3341	<i>K. limnetes</i>	M3 sup (subcomp.) + M2 sup (partie distale) + P4 sup + frags	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3351	<i>K. limnetes</i>	M3 sup (subcomp.) + frag M2 sup + incisives	DG / D (M3 sup), G (M2 sup)	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3356	<i>K. limnetes</i>	M3 sup gauche + M3 sup droite + M2 sup droite + M2 sup gauche	DG	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3357	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m1 à m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3360	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3377	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 3381	<i>K. limnetes</i>	Mandibule avec p3 à m3	DG	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 3383	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 3386	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3390	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3427	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec P4 à M3 + frag P3 sup	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3430	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3433	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3 (incomp.)	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3436	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3 (subcomp.)	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3437	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3439	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3447 ^{1er}	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	DG	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3447 ^{1er}	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	DG	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3451	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3453	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p4 à m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3454	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3458	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 (moitié distale) et m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3462	<i>K. limnetes</i>	Mandibule avec p2 à m3 (incomplètes) et symphyse complète	DG	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3463	<i>K. limnetes</i>	Crâne assez complet (mal dégagé) avec P2 à M3 + Frag mand. avec alvéoles de p2 à m3	DG	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.

KNM-ER 3467	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec P4 à M3 + P3 sup	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3469	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3470	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p4 à m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3474	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. gauche avec p4 à m3 + Frag mand. droite avec p3 à m3	DG	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3475	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p4 à m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3480	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3488	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p3 à m3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 3496	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. droite avec m2 et m3 (incomp.) + Frag mand. gauche avec m3	DG	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3497	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p3, p4 et m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3499	<i>K. limnetes</i>	Crâne subcomplet avec P3 à M3	DG	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3501	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec P3 à M3	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3518	<i>K. limnetes</i>	Mandibule avec p3 à m3 et racines de p2, et symphyse incomplète	DG	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3522	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p3 à m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3531	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m1 (incomp.), m2 et m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3958	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec P2 à M3 + frags crâniens	G	Koobi Fora	indet
KNM-ER 3970	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 3974	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 (moitié distale) et m3	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3984	<i>K. limnetes</i>	Crâne assez complet, avec P2 à M3 + Héli-mandibule gauche avec p2 à m3 et symphyse subcomplète	DG	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 412	<i>K. limnetes</i>	M3 sup droite et gauche + C sup + incisives	DG	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 426	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3 et alvéoles de p2 à m1	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 432	<i>K. limnetes</i>	Mandibule avec p3 à m3 et alvéole de p2 et symphyse complète	DG	Koobi Fora	indet
KNM-ER 433	<i>K. limnetes</i>	Mandibule avec m2 et m3 et symphyse incomplète	DG	Koobi Fora	indet
KNM-ER 436	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Koobi Fora	indet
KNM-ER 445	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 449	<i>K. limnetes</i>	Crâne assez complet avec P2 à M3	DG	Koobi Fora	Indet
KNM-ER 5634	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	G	Koobi Fora	indet
KNM-ER 649	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M2 et M3 + P4 sup + P3 sup + m1 inf	G	Koobi Fora	Indet
KNM-ER 670	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m1 à m3	G	Koobi Fora	indet
KNM-ER 759	<i>K. limnetes</i>	Rostre avec P2 à M3 et C + arrière-crâne + zygomatique knob	DG	Koobi Fora	Indet
KNM-ER 760	<i>K. limnetes</i>	Héli-mandibule avec p3 à m3	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 761	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. droite avec m2 et m3 (incomp.) + Frag mand. gauche avec m2 (incomp.) et m3	DG	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 763	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M1 à M3	D	Koobi Fora	Okote Mb.

KNM-ER 765	<i>K. limnetes</i>	Rostre avec M3 et alvéoles de P2 à M2	DG	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 772	<i>K. limnetes</i>	Crâne subcomplet avec P2 à M3 et alvéole de C	DG	Koobi Fora	Okote Mb.
KNM-ER 782	<i>K. limnetes</i>	Rostre avec P2 à m3 et alvéoles C + Frag toit crânien	DG	Koobi Fora	indet
KNM-ER 788	<i>K. limnetes</i>	Crâne subcomplet avec P2 à M3 et C	DG	Koobi Fora	Okote Mb.
KNM-ER 1115	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m3 (en cours d'éruption)	D	Koobi Fora	Okote Mb.
KNM-ER 1121	<i>K. paiceae</i>	olduvaiensis	DG	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 1125	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Koobi Fora	indet
KNM-ER 1135	<i>K. paiceae</i>	Hémi-mandibule gauche avec p2 à m3 + Frag mand. droite avec m2 et m3 + p3 inf droite + Frag max. gauche avec P4 à M3 + symphyse subcomplète	DG	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 187	<i>K. paiceae</i>	Hémi-mandibule avec p2 à m3	G	Koobi Fora	indet
KNM-ER 215	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec p3 à m3 (en cours d'éruption)	G	Koobi Fora	indet
KNM-ER 2619	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m1 à m3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2665	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec p4 à m3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2717	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec p4 à m3	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3266	<i>K. paiceae</i>	Hémi-mandibule avec p3 à m3 et symphyse subcomplète	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3269	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m3 (subcomp.)	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 3292	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec p4 à m3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 3327	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m2 (frag) et m3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3389	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m1 à m3	D	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3460	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec p4 à m3 et racines de p3	G	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3528	<i>K. paiceae</i>	m3 inf (subcomp.)	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 3975	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 414	<i>K. paiceae</i>	Hémi-mandibule avec m2 et m3 et alvéoles de p4 et m1 et branche montante complète	D	Koobi Fora	indet
KNM-ER 4304	<i>K. paiceae</i>	Mandibule avec p3 à m3 et symphyse complète	DG	Koobi Fora	indet
KNM-ER 5237	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m2 (moitié distale) et m3	D	Koobi Fora	indet
KNM-ER 5629	<i>K. paiceae</i>	M3 sup	G	Koobi Fora	indet
KNM-ER 5633	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Koobi Fora	indet
KNM-ER 5636	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. gauche avec m3 + Frag mand. gauche avec m1 et m2 + Frag mand. gauche avec p3 et p4 + Frag mand. droite avec m3 et racines de p4 à m2	DG	Koobi Fora	indet
KNM-ER 6	<i>K. paiceae</i>	Hémi-mandibule gauche avec p3 à m3 + Hémi-mandibule droite avec m2 et m3, branches montantes complètes	DG	Koobi Fora	indet
KNM-ER 756	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m1 à m3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 758	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m3	G	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 8	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. droit avec p4, m2 et m3 + Frag mand. gauche avec m2 et m3 + symphyse subcomplète	DG	Koobi Fora	indet

KNM-ER 946	<i>K. paiceae</i>	Mandibule avec p2 à m3 et symphyse complète	DG	Koobi Fora	KBS Mb.
KB 3-97-165 HERC	<i>K. deheinzellini</i>	m3 inf	G	Kossom Bougoudi	
KB 4-97-184 HERC	<i>K. deheinzellini</i>	m3 inf	D	Kossom Bougoudi	
KNM-LAET 75S 2247	<i>K. afarensis</i>	Mandibule avec p1 à m3 et symphyse subcomplète	DG	Laetolil	
MAT-VP- 5/2	<i>cf. K. sp. nov.</i> <i>MAT</i>	M3 sup	D	Middle Awash	Matabaietu
MAK-VP- 1/101	<i>K. afarensis</i>	Crâne partiel avec P2 à M3	DG	Middle Awash	Sables de Maka
MAK-VP- 1/169	<i>K. afarensis</i>	Frag max. avec M3 et frag M2 sup	D	Middle Awash	Sables de Maka
MAK-VP- 1/29	<i>K. afarensis</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Middle Awash	Sables de Maka
MAK-VP- 1/36	<i>K. afarensis</i>	Frag max. gauche avec P4 à M2 + M3 sup gauche + Frag Csup + P4 sup droite	DG	Middle Awash	Sables de Maka
MAK-VP- 1/41	<i>K. afarensis</i>	Frag max. avec M2 et M3	D	Middle Awash	Sables de Maka
MAK-VP- 1/7	<i>K. afarensis</i>	Frag mand. avec m3 inf	D	Middle Awash	Sables de Maka
MAK-VP- 1/77	<i>K. afarensis</i>	Mandibule (en 2 fragments) avec p2 à m3 et symphyse	DG	Middle Awash	Sables de Maka
MAK-VP- 1/86	<i>K. afarensis</i>	Frag mand. avec p4 à m3	D	Middle Awash	Sables de Maka
MAK-VP- 1/88	<i>K. afarensis</i>	Mandibule avec p3 à m3 (et alvéole p2) et symphyse	DG	Middle Awash	Sables de Maka
MAK-VP- 1/90	<i>K. afarensis</i>	M3 sup	D	Middle Awash	Sables de Maka
MAT-VP- 5/1	<i>K. cf. sp. nov.</i> <i>MAT</i>	Frag mand. avec p4 à m3	G	Middle Awash	Matabaietu
ARA-VP- 1/3910	<i>K. deheinzellini</i>	m3 inf	G	Middle Awash	Aramis Mb.
ARA-VP- 1/806	<i>K. deheinzellini</i>	m3 inf droite + frag distal m3 inf gauche	DG	Middle Awash	Aramis Mb.
ARA-VP- 1/986	<i>K. deheinzellini</i>	Frag max. gauche avec M2 et M3 + M3 sup droite + M2 sup droite + P3 sup gauche + P4 sup droite + P2 sup gauche	DG	Middle Awash	Aramis Mb.
ARA-VP- 1/986	<i>K. deheinzellini</i>	Frag max. gauche avec M2 et M3 + M3 sup droite + M2 sup droite + P3 sup gauche + P4 sup droite + P2 sup gauche	DG	Middle Awash	Aramis Mb.
BEL-VP- ½	<i>K. deheinzellini</i>	m3 inf	G	Middle Awash	Belohdelie Mb.
SAG-VP- 4/2	<i>K. deheinzellini</i>	M3 sup	D	Middle Awash	Aramis Mb.
BOD-VP- 1/16	<i>K. majus</i>	Frag mand. avec m2 et m3 (et alvéole m1)	D	Middle Awash	Bodo (unité sup.)
BOD-VP- 1/7	<i>K. majus</i>	Rostre avec P2 à M3 (et alvéole de P1?)	DG	Middle Awash	Bodo (unité sup.)
BOD-VP- 1/7	<i>K. majus</i>	Rostre avec P2 à M3 (et alvéole de P1?)	DG	Middle Awash	Bodo (unité sup.)
BOD-VP- 1/8	<i>K. majus</i>	Frag mand. avec m3	G	Middle Awash	Bodo (unité sup.)
BOD-VP- 1/9	<i>K. majus</i>	Hémi-mandibule avec p2 à m3 et c inf	D	Middle Awash	Bodo (unité sup.)

BOU-VP- 1/58	<i>K. majus</i>	Mandibule avec m2 et m3 (et alvéoles p2 à m1) et symphyse	DG	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 1/59	<i>K. majus</i>	Frag mand. avec m1 à m3	G	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 1/7	<i>K. majus</i>	Crâne avec P2 à M3	DG	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 19/3	<i>K. majus</i>	Frag mand. avec frag distal m2 inf et m3 inf	D	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 25/107	<i>K. majus</i>	Crâne avec P1 à M3	DG	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 25/107	<i>K. majus</i>	Crâne avec P1 à M3	DG	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 3/10	<i>K. majus</i>	Mandibule avec p2 à m3 et symphyse	DG	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 3/10	<i>K. majus</i>	Crâne avec P3 à M3	DG	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 3/114	<i>K. majus</i>	Frag mand. avec m3 inf	D	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 3/50	<i>K. majus</i>	Hémi-mandibule avec p4 à m3 (et alvéole p3)	D	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 4/1	<i>K. majus</i>	Hémi-mandibule gauche avec p2 à m3 et symphyse	DG	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 4/3	<i>K. majus</i>	M3 sup	G	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 4/4	<i>K. majus</i>	Frag mand. avec m2 et m3 + c inf	G	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-A10	<i>K. majus</i>	Mandibule avec p2 à m3 et symphyse	DG	Middle Awash	Herto (unité inf.)
BOU-VP- 1/110	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. droite avec p4 à m3 + Frag mand. avec m2 et m3	DG	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 1/110	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. droite avec p4 à m3 + Frag mand. avec m2 et m3	DG	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 1/46	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m3 inf	D	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 1/96	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec frag distal m3 inf (et alvéole m2)	G	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 19/51	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 2/22	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 25/103	<i>K. paiceae</i>	Frag max. avec M2 et M3	D	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 25/69	<i>K. paiceae</i>	M3 sup	G	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 3/100	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m3 (et alvéoles de p3 à m2)	D	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 3/124	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m3 inf	G	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 3/65	<i>K. paiceae</i>	Hémi-mandibule avec p4 à m3 (et alvéole p3)	G	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 3/7	<i>K. paiceae</i>	Frag max. avec M1 à M3	D	Middle Awash	Daka Mb.
MAT-VP- 1/5	<i>K. sp. nov. MAT</i>	Crâne avec P1 à M3 + Mandibule avec p2 à m3 et symphyse	DG	Middle Awash	Matabaietu

KNM-WT 14956	<i>K. limnetes</i>	Frag max. gauche avec M2 et m3 + M3 sup droite (subcomp.) + Frag mand. gauche avec m2 et m3	DG	Nachukui	Kaitio Mb.
KNM-WT 14966	<i>K. limnetes</i>	m3 inf + nombreux fragments mandibule	G	Nachukui	Kalochoro Mb.
KNM-WT 15999	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p2 à m3 (en cours d'éruption)	G	Nachukui	Upper Lomekwi/Lokalele i Mb.
KNM-WT 16016	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. gauche avec m2 et m3 + Frag mand. droite avec alvéole de m3	DG	Nachukui	Lokalelei Mb.
KNM-WT 16017	<i>K. limnetes</i>	M3 sup droite et gauche + P4 sup gauche + P3 sup gauche (incomp.)	DG	Nachukui	Upper Lomekwi/Lokalele i Mb.
KNM-WT 16019	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	D	Nachukui	Kalochoro Mb.
KNM-WT 16020	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Nachukui	Lokalelei Mb.
KNM-WT 16026	<i>K. limnetes</i>	m3 inf droite (subcomp.) + m1 inf gauche + p4 inf droite (subcomp.) + p2 inf (?) droite	DG	Nachukui	Upper Lomekwi/Lokalele i Mb.
KNM-WT 16066	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M3	DG	Nachukui	Natoo Mb.
KNM-WT 16215	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Nachukui	lower Lomekwi Mb.
KNM-WT 16217	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. gauche avec m3 + Frag mand. gauche avec p3 et p4 + m3 inf droite + c inf droite et gauche	DG	Nachukui	upper Lomekwi Mb.
KNM-WT 17514	<i>K. limnetes</i>	Crâne subcomplet avec P2 à M3	DG	Nachukui	Kaitio Mb.
KNM-WT 17516	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M3 (subcomp.)	G	Nachukui	Kaitio Mb.
KNM-WT 17533	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. droite avec m1 et m2 + Frag mand. gauche avec m1 à m3	DG	Nachukui	Kaitio Mb.
KNM-WT 17534	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M3	D	Nachukui	Kaitio Mb.
KNM-WT 17542	<i>K. limnetes</i>	Crâne assez complet avec M3 et alvéoles de P2 à M2	DG	Nachukui	Kaitio Mb.
KNM-WT 17568	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M1 à M3	D	Nachukui	Kaitio Mb.
KNM-WT 16067	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Nachukui	Natoo Mb.
KNM-WT 16072	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m1 à m3 + symphyse incomp.	G	Nachukui	Natoo Mb.
KNM-WT 17428	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Nachukui	Natoo Mb.
NHM M 17090	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec frag. m1, m2 et m3	G	Olduvai	Bed II
KNM-OG 2219	<i>K. majus</i>	m3 inf	G	Olorgesailie	
L 367-2	<i>K. afarensis</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	B-12
L 367-2	<i>K. afarensis</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	B-12
OMO 112/1- 10002	<i>K. afarensis</i>	m2 inf + frag mand. avec m3	D	Omo Shungura	B-9
OMO 211- 10005	<i>K. afarensis</i>	m3 inf	D	Omo Shungura	B-10

OMO 211-10012	<i>K. afarensis</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	B-10
OMO 28-1968-2099	<i>K. afarensis</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	B-10
OMO 28-1968-2099	<i>K. afarensis</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	B-10
OMO 28-1968-2100	<i>K. afarensis</i>	m3 inf	D	Omo Shungura	B-10
OMO 28-1973-578	<i>K. afarensis</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	B-10
OMO 3-1969-202	<i>K. afarensis</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	B-12/C-4
L 116-14	<i>K. cookei</i>	m3 inf	D	Omo Shungura	B-10
OMO 112/1-1974-733	<i>K. cookei</i>	m3 inf	D	Omo Shungura	B-9
1/S4-16	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	?
NHM M. 17118 a	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p3 à m3 (en cours d'éruption)	G	Omo Shungura	C-5/C-6
NHM M.17118 b	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m1 à m3	G	Omo Shungura	C-5/C-6
F 165-5	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec frag. m2 et m3	D	Omo Shungura	G-13
F 255-1	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec frag m2 et m3	D	Omo Shungura	H-3
F 257-1	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec P4 à M3	D	Omo Shungura	
F 257-2	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	D	Omo Shungura	F 257
F 257-2	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	D	Omo Shungura	F 257
F 265-1	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	D	Omo Shungura	G-3
F 505-1	<i>K. limnetes</i>	Frag. mand. avec m3	G	Omo Shungura	G-27
L 123-3 d	<i>K. limnetes</i>			Omo Shungura	D-4
L 127-23	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2-m3	G	Omo Shungura	E-3
L 127-24	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	E-3
L 127-4	<i>K. limnetes</i>			Omo Shungura	E-3
L 128-14	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	E-3/F-0
L 128-14	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	E-3/F-0
L 144-16 a	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M2 et M3	G	Omo Shungura	C-9
L 144-16 a	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M2 et M3	G	Omo Shungura	C-9
L 146-110 a	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M2 et M3	G	Omo Shungura	E-1/E-2
L 146-136 a	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	D	Omo Shungura	E-1/E-2
L 146-46	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m1 à m3	D	Omo Shungura	E-1/E-2
L 17-10006	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M2 et M3	D	Omo Shungura	C-8

L 193-10	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	C-7/C-9
L 193-122	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	C-7/C-9
L 193-122	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	C-7/C-9
L 193-80	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	C-7/C-9
L 218-10001	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p4 à m2 + m3 inf	G	Omo Shungura	C-9
L 25-172 a	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Omo Shungura	G-13
L 26-51	<i>K. limnetes</i>	Crâne partiel + M3 sup droite + Frag mésial M3 sup gauche	DG	Omo Shungura	E-2
L 338/A-1	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	E-3/E-5
L 338Y-3	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Omo Shungura	E-3
L 36-27	<i>K. limnetes</i>	Hémi-mandibule avec p3 à m3 (et alvéole de p2)	G	Omo Shungura	D-3
L 36-37	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	D-3
L 36-37	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	D-3
L 36-47	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	D-3
L 36-47	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	D-3
L 393-934	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	E-3/F-1
L 398-(23)	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	F-0
L 398-1224	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec frag m2 et m3	D	Omo Shungura	F-0
L 398-318	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	F-0
L 398-699	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	F-0
L 398-934	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	F-0
L 399-1970	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Omo Shungura	F-0/F-1
L 428-1	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	G-6
L 44-47	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M2 et M3	D	Omo Shungura	G-5/G-7
L 463-3	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	F-5
L 463-3	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	F-5
L 5/6-1	<i>K. limnetes</i>	Mandibule avec m2 à m3 (droite) et p3 à m3 (gauche)	DG	Omo Shungura	E-3/E-4
L 5/6-2	<i>K. limnetes</i>			Omo Shungura	E-3/E-4
L 5/6-2 a	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	E-3/E-4
L 5/6-2 d	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	D	Omo Shungura	E-3/E-4
L 5/6-2 e	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	E-3/E-4

L 5/6-21	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Omo Shungura	E-3/E-4
L 5/6-258	<i>K. limnetes</i>			Omo Shungura	E-3/E-4
L 5/6-90	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	D	Omo Shungura	E-3/E-4
L 513-6	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Omo Shungura	G-5
L 530-11	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3 inf	D	Omo Shungura	G-7/G-9
L 531-3	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p4 à m3	D	Omo Shungura	G-5
L 546-10004	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	G-8
L 582-2	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Omo Shungura	D-5
L 59-15	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	C-8/D-2
L 595-2 HERC	<i>K. limnetes</i>	Mandibule avec p3 à m2	DG	Omo Shungura	G-11
L 607-21	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	G-5
L 607-21	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	G-5
L 615-7	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec P4 à M3	G	Omo Shungura	G-7/G-9
L 627-152	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	G-11/G-13
L 627-222	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Omo Shungura	G-11/G-13
L 627-228	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	G-11/G-13
L 627-228	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	G-11/G-13
L 627-228	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	G-11/G-13
L 627-383	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p3 à m3	D	Omo Shungura	G-11/G-13
L 627-384 b	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec frag m1, m2 et m3	G	Omo Shungura	G-11/G-13
L 627-384 c	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Omo Shungura	G-11/G-13
L 627-384 e	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M2 et M3 (et alvéoles de P4 et M1)	G	Omo Shungura	G-11/G-13
L 627-385	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	G-11/G-13
L 64-5	<i>K. limnetes</i>			Omo Shungura	D-5
L 655-2 k	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	C-9
L 669-4	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	G-9
L 669-4	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	G-9
L 675-33	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	G-8
L 68-2 a	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	D-5
L 7-205	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 frag. et m3	G	Omo Shungura	G-4/G-8

L 73-24	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	D	Omo Shungura	G-11/G-13
L 737-1	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Omo Shungura	G-4
L 738-1 (?)	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	G-7
L 740-18	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	G-11/G-13
L 747-4	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	F-0
L 747-4	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	F-0
L 750-2	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	G	Omo Shungura	C-5
L 754-4	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	G-4
L 852-1	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	C-6
L 9-131	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	D-5
L 9-131	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	D-5
OMO 100- 1970-2213	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. droite avec m1 à m3 + Frag mand. gauche avec p3 à m3	DG	Omo Shungura	G-28/G-29
OMO 100- 1970-2213	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. droite avec m1 à m3 + Frag mand. gauche avec p3 à m3	DG	Omo Shungura	G-28/G-29
OMO 100- 1970-2309	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	G-28/G-29
OMO 122- 10030	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. droite avec p4 à m3 + frag mésial m3 inf gauche	DG	Omo Shungura	C-8
OMO 135- 1972-17	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Omo Shungura	E-0/E-5
OMO 145- 1972-31	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	E-1/E-3
OMO 153- 10022	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	D-3
OMO 156- 10005	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Omo Shungura	C-5/C-6
OMO 166- 1973-777	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Omo Shungura	E-1
OMO 177- 1973-957	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	E-3/E-5
OMO 18/sup- 10063	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	C-8/C-9
OMO 18-1968- 2104	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	D	Omo Shungura	C-8
OMO 18-1969- 203	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	C-8
OMO 18-1971- 2823	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec frag distal m2 inf et m3 (dans l'alvéole)	G	Omo Shungura	C-8
OMO 195- 1973-1233	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	G-7/G-8
OMO 259- 1973-5416	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M3	DG	Omo Shungura	G-15/G-29
OMO 259- 1973-5416	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M3	DG	Omo Shungura	G-15/G-29

OMO 27/3-1967-1044	<i>K. limnetes</i>	Mandibule avec p2 à m3 et symphyse	DG	Omo Shungura	G-27/G-28
OMO 29-1969-4926	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	G-1/G-9
OMO 29-1969-4927	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	G	Omo Shungura	G-1/G-9
OMO 29-1969-4929	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Omo Shungura	G-1/G-9
OMO 29-1970-1155	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	G	Omo Shungura	G-1/G-9
OMO 294-1976-125	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec frag m2 et m3	G	Omo Shungura	D-0
OMO 294-1976-126	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	D-0
OMO 310-10029 et 10030	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. droite avec p3 à m1 et cinf + palais avec P3 à M3	DG	Omo Shungura	G-8
OMO 310-10031	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	G-8
OMO 310-1976-537	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3 inf	D	Omo Shungura	G-8
OMO 323-10031	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec P4, M2 et M3 + Csup + frags crâne	D	Omo Shungura	G-8
OMO 323-10034	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	G-8
OMO 323-1976-921	<i>K. limnetes</i>	Frag. mand. avec m2 et m3	G	Omo Shungura	G-8
OMO 323-1976-923	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3 inf	D	Omo Shungura	G-8
OMO 323-1976-925	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3 (et alvéoles p4 et m1)	G	Omo Shungura	G-8
OMO 323-1976-929	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	G-8
OMO 323-1976-930	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	G-8
OMO 325-1976-2093	<i>K. limnetes</i>	Crâne avec P4 à M3	DG	Omo Shungura	G-8
OMO 325-1976-2093	<i>K. limnetes</i>	Crâne avec P4 à M3	DG	Omo Shungura	G-8
OMO 33/J 3-1973-3356	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	F-0
OMO 330-10004	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3 et frag distal m2	D	Omo Shungura	G-8
OMO 33-1969-226	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D?	Omo Shungura	F-0
OMO 33-1969-325	<i>K. limnetes</i>			Omo Shungura	F-0
OMO 33-1969-328	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	F-0
OMO 33-1969-329	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	F-0
OMO 33-1970-2915	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	F-0
OMO 333-10007	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	C-8/C-9
OMO 349-10006	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Omo Shungura	C-4

OMO 351-10018	<i>K. limnetes</i>	m3 inf droite + m2 inf gauche + Frag distal m2 inf droite + Frag mand. gauche avec p4 et frag m1 + Frag distal m3 inf gauche + Frag mésial m3 inf gauche + p3 inf droite + p3 inf gauche	DG	Omo Shungura	H-1/H-7
OMO 354-10004	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	J-1/J-3
OMO 354-10005	<i>K. limnetes</i>	Crâne avec P2 à M3	DG	Omo Shungura	J-1/J-7
OMO 354-10006	<i>K. limnetes</i>	Crâne avec P3 à M3	DG	Omo Shungura	J-1/J-7
OMO 37-1973-4618	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	D-3/D-5
OMO 40/bis-1968-711	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	G	Omo Shungura	E-3/E-5
OMO 40-1968-2110	<i>K. limnetes</i>	Frag. mand. avec m3	D	Omo Shungura	C-4/C-9
OMO 46-1968-2138	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	G-28/G-29
OMO 47-1968-2122	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Omo Shungura	G-8
OMO 47-1968-2123	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	G-8
OMO 47-1968-2124	<i>K. limnetes</i>	Frag. M3 sup	D	Omo Shungura	G-8
OMO 47-1968-2155	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	G-8
OMO 47-1970-1707	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Omo Shungura	G-8
OMO 47-1971-118	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	G-8
OMO 47-1973-1029	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Omo Shungura	G-8
OMO 47-1973-1031	<i>K. limnetes</i>	Frag m3 inf	D	Omo Shungura	G-8
OMO 47-1973-1482	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	G-8
OMO 48-1973-4709	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M2 et M3	D	Omo Shungura	G-12
OMO 50/2-10020	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Omo Shungura	G-5
OMO 50/3-10036	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p3 à m3	D	Omo Shungura	G-7/G-10
OMO 50/3-1968-2119	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Omo Shungura	G-7/G-10
OMO 50/4-10006	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec frag distal M2 et M3	G	Omo Shungura	G-11/G-13
OMO 52-10031	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. gauche avec p4 à m2 + m3 inf droite	DG	Omo Shungura	G-5
OMO 56-10012	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Omo Shungura	C-5
OMO 57-1968-2113	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	G	Omo Shungura	E-3/F-1
OMO 58-?	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	E-5/F-1
OMO 58-1968-2115 a	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M2 et M3	G	Omo Shungura	E-5/F-1

OMO 71-1969-213	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	E-1
OMO 71-1969-214	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	E-1
OMO 71-1969-215	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	E-1
OMO 71-1969-216	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	E-1
OMO 71-1969-217	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	E-1
OMO 71-1969-335	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	E-1
OMO 71-1969-4912	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p4 à m3	D	Omo Shungura	E-1
OMO 71-1969-4913	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec P4 à M3	D	Omo Shungura	E-1
OMO 71-1969-4914	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M3	G	Omo Shungura	E-1
OMO 75/N-1971-127	<i>K. limnetes</i>			Omo Shungura	G-12/G-13
OMO 75/N-1971-139	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	D	Omo Shungura	G-12/G-13
OMO 75/S-1969-187	<i>K. limnetes</i>	Crâne avec P2 à M3	DG	Omo Shungura	G-1/G-13
OMO 75/S-1969-266	<i>K. limnetes</i>	Frag max. avec M3 (et alvéole P4 à M2)	G	Omo Shungura	G-1/G-13
OMO 75/S-1969-267	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m1 à m3	G	Omo Shungura	G-1/G-13
OMO 75/S-1969-269	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	G-1/G-13
OMO 75/S-1970-595	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	G-1/G-13
OMO 75/Sb-1970-585	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	G	Omo Shungura	G-4
OMO 75/Sd-1970-427	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Omo Shungura	G-8
OMO 75/Sd-1970-438	<i>K. limnetes</i>	Frag M3 sup	D	Omo Shungura	G-8
OMO 75-1969-276	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec p3 à m3	G	Omo Shungura	G-4/G-13
OMO 75-1969-278	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Omo Shungura	G-4/G-13
OMO 75-1969-287	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Omo Shungura	G-4/G-13
OMO 75-1970-1331	<i>K. limnetes</i>	Maxillaire avec P4 à M2 (droite) et M1 à M3 (gauche)	DG	Omo Shungura	G-4/G-13
OMO 75-1970-1331	<i>K. limnetes</i>	Maxillaire avec P4 à M2 (droite) et M1 à M3 (gauche)	DG	Omo Shungura	G-4/G-13
OMO 75-1971-128	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	G-4/G-13
OMO 76-1969-246	<i>K. limnetes</i>	Frag mand. avec m3	G	Omo Shungura	F-1/F-3
OMO 76-1969-248	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	F-1/F-3
OMO 78-1970-1216 et 1231	<i>K. limnetes</i>	m3 inf	G	Omo Shungura	G-27/G-29
OMO VE3-10135	<i>K. limnetes</i>	Hémi-mandibule droite avec p3 à m3 et symphyse	DG	Omo Shungura	H-4/H-7
P 815-6	<i>K. limnetes</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	G-19

F 409-3	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec frag m3	G	Omo Shungura	L-2/L-3
F 413-19	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m3 (et racines de m2)	G	Omo Shungura	L-6/L-9
L 402-1	<i>K. paiceae</i>	Frag. mand. avec m2 et m3	D	Omo Shungura	L400
L 414-10002	<i>K. paiceae</i>			Omo Shungura	L402
L 418-6	<i>K. paiceae</i>	M3 sup	G	Omo Shungura	L 400/L 400
L 635-1	<i>K. paiceae</i>	Hémi-mandibule avec p3 à m3 et symphyse	D	Omo Shungura	L 635
OMO 340-10145	<i>K. paiceae</i>	Frag. mand avec frag. distal m3	G	Omo Shungura	L-1/L-4
OMO 341-10003	<i>K. paiceae</i>	2 hémimandibules avec m2 et m3 subcomplètes (et racines de p3 à m1)	DG	Omo Shungura	L-6/L-9
OMO 355-10005	<i>K. paiceae</i>	Crâne avec P4 à M3	DG	Omo Shungura	L-1/L-9
OMO 355-10070	<i>K. paiceae</i>	Maxillaire avec M1 à M3 (gauches) + M2 sup droite + P3 sup gauche + P3 sup droite + frag P4 sup gauche	DG	Omo Shungura	L-1/L-9
OMO 355-10078	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Omo Shungura	L-1/L-9
OMO 356-10004	<i>K. paiceae</i>	m3 inf	D	Omo Shungura	L-1/L-9
OMO 47-1968-2121	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m3 inf	G	Omo Shungura	G-8
OMO K 10-1971-126	<i>K. paiceae</i>	Frag. max. M3 sup	G	Omo Shungura	K-1/L-9
OMO K 4-1968-2145	<i>K. paiceae</i>	M3 sup	D	Omo Shungura	K-1/L-9
OMO K 6-1969-310	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec frag m2 et m3	D	Omo Shungura	L-7
OMO K 7-1969-321	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m3 (et alvéoles m1 et m2)	D	Omo Shungura	L-9
OMO K 7-1969-330	<i>K. paiceae</i>	Frag M3 sup	G?	Omo Shungura	L-9
P 994-11 c	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m2 et m3 (et alvéoles p4 et m1)	D	Omo Shungura	J-7/K-0
P 994-87	<i>K. paiceae</i>	Frag mand. avec m2 et m3	D	Omo Shungura	J-7/K-0
KL 234-1	<i>K. cf. sp. nov. MAT</i>	m3 inf	D	RVRME	Matabaietu
KL 234-3	<i>K. cf. sp. nov. MAT</i>	m3 inf	G	RVRME	Matabaietu
KL 24-1 b	<i>K. cf. sp. nov. MAT</i>	Frag mand. avec m3 inf	G	RVRME	Wilti Dora
KL 24-1 b	<i>K. cf. sp. nov. MAT</i>	Frag mand. avec m3 inf	G	RVRME	Wilti Dora
KL 39-4	<i>K. cf. sp. nov. MAT</i>	m3 inf	G	RVRME	Matabaietu
KL 73-1	<i>K. cf. sp. nov. MAT</i>	Frag mand. avec m3	D	RVRME	Matabaietu
KL 185-2	<i>K. majus</i>	Frag mand. avec m3	D	RVRME	Andalee
KL 187-1	<i>K. majus</i>	Palais avec P3, P4, M2 et M3	DG	RVRME	Andalee
KL 189-18	<i>K. majus</i>	M3 sup	G	RVRME	Andalee
KL 191-158	<i>K. majus</i>	Frag mand. avec m3 inf (en fin d'éruption)	G	RVRME	Andalee

KL 191-168	<i>K. majus</i>	Frag mand. avec m1 à m3	D	RVRME	Andalee
KL 250-1	<i>K. majus</i>	Rostre avec P4 à M3 (et alvéoles P1 à P3)	DG	RVRME	Bodo (unité sup.)
KL 251-2	<i>K. majus</i>	Frag mand. avec m3 (et alvéoles de p3 à m2)	D	RVRME	Bodo (unité sup.)
KL 255-1	<i>K. majus</i>	Mandibule avec p3 à m3 (et alvéole p2) et symphyse	DG	RVRME	Andalee?
KL 285-1	<i>K. majus</i>	Rostre avec P3 à M3	DG	RVRME	Bodo (unité sup.)
KL 287-1	<i>K. majus</i>	Crâne partiel avec M2 et M3	DG	RVRME	Bodo (unité sup.)
KL 6-1	<i>K. majus</i>	Mandibule avec p3 à m3 et symphyse	DG	RVRME	Bodo (unité sup.)
KL 6-10	<i>K. majus</i>	Crâne subcomplet avec P1 à M3	DG	RVRME	Bodo (unité sup.)
KL 108-5 HERC	<i>K. paiceae</i>	m3 inf	D	RVRME	Daka Mb.

Spécimen	Espèce	Elément	Site	Strati
ASB 019-1	<i>K. majus</i>	MD	Asbole	
ASB 037-1	<i>K. majus</i>	MD	Asbole	
ASB 086-1	<i>K. majus</i>	CR	Asbole	
ASB 169-1	<i>K. majus</i>	CR	Asbole	
ASB 172	<i>K. majus</i>	MD	Asbole	
ASB 198-2	<i>K. majus</i>	CR	Asbole	
ASB 232-1	<i>K. majus</i>	CR	Asbole	
ASB 260-3	<i>K. majus</i>	CR	Asbole	
ASB 44-1	<i>K. majus</i>	MD	Asbole	
AL 134-7A	<i>K. afarensis</i>	MD	Hadar	
AL 147-10	<i>K. afarensis</i>	CR	Hadar	
AL 220-2	<i>K. afarensis</i>	MD	Hadar	
AL 224-3	<i>K. afarensis</i>	CR	Hadar	
AL 361-11	<i>K. afarensis</i>	MD	Hadar	
AL 395-1	<i>K. afarensis</i>	CR	Hadar	
AL 602-1	<i>K. afarensis</i>	CR	Hadar	
KNM-BK 76	<i>K. majus</i>	MD	Kapthurin	
KNM-ER 1085	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	
KNM-ER 1135	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 1314	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	U. Burgi-Okote?
KNM-ER 1730	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	Upper Burgi
KNM-ER 212	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	
KNM-ER 2138	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	KBS
KNM-ER 2168	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	
KNM-ER 221	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	
KNM-ER 2380	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 2635	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 2701	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	KBS
KNM-ER 2712	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.

KNM-ER 3256	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	KBS
KNM-ER 3266	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3270	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	KBS
KNM-ER 3450	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	Upper Burgi
KNM-ER 3459	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3462	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3463	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3499	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3984	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 3984	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 409	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	Upper Burgi Mb.
KNM-ER 410	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	
KNM-ER 414	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	
KNM-ER 4304	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	
KNM-ER 432	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	
KNM-ER 433	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	
KNM-ER 449	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	
KNM-ER 6	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	
KNM-ER 759	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	
KNM-ER 759	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	
KNM-ER 765	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	KBS Mb.
KNM-ER 782	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	
KNM-ER 787	<i>K. limnetes</i>	CR	Koobi Fora	
KNM-ER 946	<i>K. limnetes</i>	MD	Koobi Fora	
KNM-ER 772	<i>K. paiceae</i>	CR	Koobi Fora	Okote Mb.
KNM-ER 788	<i>K. paiceae</i>	CR	Koobi Fora	Okote Mb.
MAK-VP- 1/101	<i>K. afarensis</i>	CR	Middle Awash	Sables de Maka
MAK-VP- 1/77	<i>K. afarensis</i>	MD	Middle Awash	Sables de Maka
MAK-VP- 1/88	<i>K. afarensis</i>	MD	Middle Awash	Sables de Maka
BOD-VP- 1/7	<i>K. majus</i>	CR	Middle Awash	Bodo
BOD-VP- 1/9	<i>K. majus</i>	MD	Middle Awash	Bodo
BOU. A10	<i>K. majus</i>	MD	Middle Awash	Herto Mb.
BOU-VP- 1/58	<i>K. majus</i>	MD	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 1/7	<i>K. majus</i>	CR	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 25/107	<i>K. majus</i>	CR	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 25/98	<i>K. majus</i>	CR	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 3/10	<i>K. majus</i>	CR	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 3/10	<i>K. majus</i>	MD	Middle Awash	Daka Mb.

BOU-VP- 3/125	<i>K. majus</i>	MD	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 3/33	<i>K. majus</i>	CR	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 3/50	<i>K. majus</i>	MD	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 3/67	<i>K. majus</i>	CR	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 4/1	<i>K. majus</i>	MD	Middle Awash	Daka Mb.
BOU-VP- 3/150	<i>K. paiceae</i>	CR	Middle Awash	Daka Mb.
MAT-VP- 1/5	<i>K. sp. nov. MAT</i>	CR + MD	Middle Awash	Matabaietu
F I2-1	<i>K. limnetes</i>	CR	Omo Shungura	
L 193-109	<i>K. limnetes</i>	CR	Omo Shungura	C
L 26-51	<i>K. limnetes</i>	CR	Omo Shungura	E
L 36-27	<i>K. limnetes</i>	MD	Omo Shungura	D
L 4-1	<i>K. limnetes</i>	CR	Omo Shungura	E
L 5/6-1	<i>K. limnetes</i>	MD	Omo Shungura	E
L 595-2	<i>K. limnetes</i>	MD	Omo Shungura	G (inf.)
L 635-1	<i>K. limnetes</i>	MD	Omo Shungura	G (inf.)
L 698-3	<i>K. limnetes</i>	MD	Omo Shungura	G (inf.)
OMO 27/3-1967- 1044	<i>K. limnetes</i>	MD	Omo Shungura	G (inf.)
OMO 277-1974- 1491	<i>K. limnetes</i>	MD	Omo Shungura	H
OMO 310-10029	<i>K. limnetes</i>	CR	Omo Shungura	G (inf.)
OMO 33-1973- 3090	<i>K. limnetes</i>	CR	Omo Shungura	F
OMO 354-10005	<i>K. limnetes</i>	CR	Omo Shungura	J (inf.)
OMO 354-10006	<i>K. limnetes</i>	CR	Omo Shungura	J (inf.)
OMO 40 bis- 1968-711	<i>K. limnetes</i>	MD	Omo Shungura	E
OMO 58-1968- 2159	<i>K. limnetes</i>	MD	Omo Shungura	E
OMO 74-1974- 1985	<i>K. limnetes</i>	CR	Omo Shungura	H
OMO 75/S-1969- 187	<i>K. limnetes</i>	CR	Omo Shungura	G (inf.)
OMO 75/S-1969- 4905	<i>K. limnetes</i>	CR	Omo Shungura	G (inf.)
OMO 75-1969- 4909	<i>K. limnetes</i>	MD	Omo Shungura	G (inf.)
OMO 75-1970- 1331	<i>K. limnetes</i>	CR	Omo Shungura	G (inf.)
OMO 93-1970- 546	<i>K. limnetes</i>	MD	Omo Shungura	G (inf.)
OMO VE3- 10135	<i>K. limnetes</i>	MD	Omo Shungura	H

OMO 355-10005	<i>K. paiceae</i>	CR	Omo Shungura	L
OMO 355-10070	<i>K. paiceae</i>	CR	Omo Shungura	L
KNM-ZP 650	<i>K. paiceae</i>	CR	Peninj	
KL 187-1	<i>K. majus</i>	CR	RVRME	Bodo
KL 191-156	<i>K. majus</i>	MD	RVRME	Bodo
KL 250-1	<i>K. majus</i>	CR	RVRME	Bodo
KL 251-1	<i>K. majus</i>	MD	RVRME	Bodo
KL 255-4	<i>K. majus</i>	MD	RVRME	Bodo
KL 271-4b	<i>K. majus</i>	CR	RVRME	Bodo
KL 285-1	<i>K. majus</i>	CR	RVRME	Bodo
KL 287-1	<i>K. majus</i>	CR	RVRME	Bodo
KL 6-1	<i>K. majus</i>	MD	RVRME	Bodo
KL 6-10	<i>K. majus</i>	CR	RVRME	Bodo
KNM-WT 17514	<i>K. limnetes</i>	CR	West Turkana	Kaitio Mb.
KNM-WT 17542	<i>K. limnetes</i>	CR	West Turkana	Kaitio Mb.

Annexe VI. Règles de construction des listes de synonymie d'après Matthews (1973) et Pajaud (1989). L'année 2000 est prise comme exemple.

1) 2000 : une date en romain sans aucun autre signe indique une référence citée qui est considérée légitime. Il n'y a aucune raison de la mettre en cause.

2) *2000* : une date en italique sans aucun signe indique que la référence indiquée mentionne seulement l'espèce, sans la décrire, ni l'illustrer.

3) *2000 : une date en romain précédée d'un astérisque indique que le taxon étudié est valide d'après la référence et qu'il n'y a aucune ambiguïté.

4) .2000 : une date en romain précédée d'un point indique que l'auteur de la synonymie assume seul la responsabilité de l'attribution au taxon étudié.

5) ?2000 : une date en romain précédée d'un point d'interrogation indique le doute concernant la légitimité de l'attribution, notamment quand l'espèce mentionnée dans le passage a été divisée depuis en plusieurs espèces.

6) (?)2000 : une date en romain précédée d'un point d'interrogation entre parenthèses indique que la référence s'applique probablement au taxon étudié, mais cela ne peut pas être prouvé avec certitude.

7) (2000) : une date en romain placée entre parenthèses indique que la date de publication est incertaine.

8) ? : un point d'interrogation seul à la place de l'année indique que l'année de publication est inconnue.

9) p.2000 : la lettre p placée devant la date indique que la référence citée ne s'applique qu'en partie au taxon étudié.

10) v*2000 : la combinaison v* placée devant la date indique que l'auteur de la synonymie a vu les spécimens de la série type (dans les cas où il n'y a pas de discussion dans la littérature).

11) v.2000 : la combinaison v. placée devant la date indique que l'auteur de la synonymie a examiné la série type et que cela lui permet de prendre la responsabilité de l'attribution (dans les cas où il y a discussion dans la littérature).

12) v ?2000 : la combinaison v ? placée devant la date indique que l'auteur de la synonymie a examiné la série type mais que cela ne lui permet de prendre la responsabilité de l'attribution (dans les cas où il y a discussion dans la littérature).

J'utilise également la notation NOT d'après Harris & White (1979) pour indiquer des références où des spécimens sont attribués par erreur au taxon concerné.