

***Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868 et *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883 (Mammalia, Hippopotamidae) : anatomie crânio-dentaire et révision systématique**

Marius RAKOTOVAO

Géosciences-Environnement Toulouse, Université de Toulouse,
UPS (SVT-OMP), GET, CNRS, IRD,
14 avenue Édouard Belin, F-31400 Toulouse (France)
et Université de Mahajanga, BP 652, Mahajanga 401 (Madagascar)

Yves LIGNEREUX

Muséum d'Histoire naturelle,
35 allées Jules-Guesde, F-31000 Toulouse (France)
et École Nationale Vétérinaire,
23 chemin des Capelles, F-31076 Toulouse Cedex (France)

Maëva J. ORLIAC

Institut des Sciences de l'Évolution, UMR-CNRS 5554,
CC064, Université Montpellier 2,
Place Eugène-Bataillon, F-34095 Montpellier (France)
et Royal Museum for Central Africa, Department of African Zoology,
Leuvensesteenweg 13, 30080 Tervuren (Belgique)

Francis DURANTHON

Muséum d'Histoire naturelle,
35 allées Jules-Guesde F-31000 Toulouse (France)
et AMIS-UMR 5288 CNRS,
37 allées Jules-Guesde F-31073 Toulouse (France)

Pierre-Olivier ANTOINE

Institut des Sciences de l'Évolution, UMR-CNRS 5554,
CC064, Université Montpellier 2,
Place Eugène-Bataillon, F-34095 Montpellier (France)

Rakotovo M., Lignereux Y., Orliac M. J., Duranthon F. & Antoine P.-O. 2014. — *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868 et *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883 (Mammalia, Hippopotamidae) : anatomie crânio-dentaire et révision systématique. *Geodiversitas* 36 (1): 117-161. <http://dx.doi.org/10.5252/g2014n1a3>

RÉSUMÉ

Le Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (MHNT) conserve depuis le début du 20^e siècle environ 300 restes subfossiles d'hippopotames nains endémiques de Madagascar, ni décrits, ni déterminés jusqu'ici (collection Galliéni). Treize spécimens céphaliques, dont cinq têtes osseuses complètes (massifs crânio-faciaux et leurs mandibules), un massif crânio-facial sans la mandibule, une mandibule

isolée, un crâne et cinq fragments de crânes et de mandibules ont été décrits et mesurés. L'étude comparative de ces spécimens et de ceux conservés à Londres (Natural History Museum) et à Paris (Muséum national d'Histoire naturelle), et l'analyse d'une littérature relativement complexe et discutée, ont permis d'attribuer six têtes à *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883 et un crâne à *H. lemerlei* Grandidier, 1868. Nous proposons six nouveaux caractères diagnostiques de ces deux espèces (crête sagittale externe plus large, courte et plane chez *H. lemerlei*, forams mastoïdiens parfois convertis en fontanelle chez *H. lemerlei*, arc zygomatique plus puissant chez *H. madagascariensis*, striction faciale plus longue chez *H. lemerlei*, orbites dirigées plus rostralement chez *H. lemerlei*, plus latéralement chez *H. madagascariensis*, condyles occipitaux plus axiaux de profil chez *H. lemerlei*, plus ventro-caudaux chez *H. madagascariensis*). La variation individuelle, liée ou non au sexe ou à l'âge, est marquée; le contrôle systématique de l'ensemble des 20 caractères diagnostiques crâniens retenus sur chacun des spécimens montre en outre que ces caractères n'appartiennent pas tous exclusivement à l'une ou à l'autre de ces espèces, ils ne sont donc pas tous univoques. Les plus diagnostiques sont la configuration des orbites et la longueur de la face. Les lésions crânio-mandibulaires rencontrées sont essentiellement de type traumatique (batailles intraspécifiques) et stomatologiques (fractures et chutes dentaires, parodontolyse). Ces espèces, potentiellement sympatriques, occupaient certainement des niches distinctes.

MOTS CLÉS

Hippopotames nains,
Holocène,
anatomie comparée,
morphologie,
taxonomie
Muséum de Toulouse.

ABSTRACT

Hippopotamus lemerlei Grandidier, 1868 and *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883 (Mammalia, Hippopotamidae): craniodental anatomy and systematic revision.

Since the 1900s, the Muséum d'Histoire naturelle of Toulouse has housed about 300 subfossil specimens of dwarf endemic hippopotamuses of Madagascar (Galliéni collection), neither described, nor determined so far. Thirteen cranial specimens, of which five complete skulls, two crania, a mandible and five fragments were described and measured. A comparative study of these specimens with those from the Natural History Museum, London, and from the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris was undertaken, complemented by the analysis of a relatively complex and disputed literature. This study allowed referring six skulls to *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883 and one to *H. lemerlei* Grandidier, 1868. We propose six new differential diagnostic characters for these species (external sagittal crest larger, shorter, and flatter in *H. lemerlei*; possible presence of a fontanelle instead of mastoid forams in *H. lemerlei*; zygomatic arch more robust in *H. madagascariensis*; facial constriction longer in *H. lemerlei*; orbits more rostrally oriented in *H. lemerlei*, more laterally in *H. madagascariensis*; occipital condyles more axial in *H. lemerlei* and more caudo-ventral in *H. madagascariensis* in lateral view). Individual variation, sex- and/or age-dependent, is marked; besides, thorough examination of 20 'diagnostic' cranial characters on the available sample shows that these characters are not unambiguously differential. Configuration of the orbit and relative length of the face are the most diagnostic features. Observed cranio-mandibular lesions are either traumatic (wounds: intra-specific struggles) or bucco-dental (dental wear/deletion, parodontolysis). These two species were probably sympatric, but occupying distinct niches.

KEY WORDS

Dwarf hippopotamuses,
Holocene,
comparative anatomy,
morphology,
taxonomy,
Toulouse Museum.

INTRODUCTION

Le 5 mai 1905, le Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (MHNT) a reçu du général Joseph Gallieni, natif de Saint-Béat (Haute-Garonne) et Gouverneur de Madagascar, un lot d'ossements provenant d'une dizaine d'individus d'hippopotames sub-fossiles, sans mention de leur origine géographique précise: la collection inclut cinq têtes osseuses, deux crânes, une mandibule isolée et des fragments de crânes et de mandibules, ainsi que des éléments du squelette postcrânien. À ce jour, cette collection est totalement inédite, puisqu'elle n'avait pas été déterminée du point de vue systématique, ni décrite, ni *a fortiori* illustrée.

Compte tenu de l'origine géographique de la collection, trois espèces sub-fossiles sont candidates: 1) *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868; 2) *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883 – deux espèces « naines », essentiellement distinguées l'une de l'autre par la hauteur de l'orbite et les proportions de la face; et 3) *H. laloumena* Faure & Guérin, 1990, qui se différencie notamment des deux premières par une plus grande taille générale (Faure & Guérin 1990; Faure *et al.* 2010). Concernant les deux premières espèces, une certaine confusion apparaît dans la littérature: les descriptions initiales sont sommaires (Grandidier 1868; Milne Edwards 1868; Grandidier & Filhol 1894; Forsyth Major 1902) ou fondées sur des prémisses fausses (Guldberg 1883). Par ailleurs, les types, n'ont été définis qu'*a posteriori* (lectotypes: Stuenes 1989; Fovet *et al.* 2011), ce qui laisse planer des doutes sur l'attribution des caractères diagnostiques à l'une ou à l'autre espèce, puisqu'en l'absence d'une description originale précise d'*H. lemerlei* et de la désignation de son spécimen type par Grandidier (1868), une ambiguïté subsistait sur la morpho-anatomie de cette espèce. La première description complète d'une forme à orbite basse et à face courte est fournie par Guldberg (1883); tout en précisant qu'il s'agissait « de la même espèce que celle de Grandidier » (soit *H. lemerlei*) et quoique estimant qu'il n'y avait qu'une seule espèce d'hippopotame malgache, Guldberg (1883) l'a nommée *H. madagascariensis*.

Il fallut attendre plus d'un siècle et la révision de Stuenes (1989) pour que soit formalisée

la distinction entre les deux espèces; cet auteur prend, dans la collection Grandidier, le spécimen MNHN IP 1414 (1911-12) - MAD 308 pour lectotype de l'espèce *H. lemerlei*, même si ce sujet, immature et incomplet, est finalement assez peu caractéristique. Dans cette révision, aucune mention n'est faite permettant de préciser si les crânes de cette collection sont tous du même type morphologique (orbite haute, face longue) ou non. Stuenes (1989) tient l'autre espèce, *H. madagascariensis* Guldberg, 1883, pour être celle à orbite basse et face courte, et lui désigne comme lectotype le spécimen Zool Mus Oslo 6153 décrit et illustré par Guldberg (1883). Récemment, Fovet *et al.* (2011) ont considéré que ce spécimen initialement décrit par Guldberg (1883) comme définissant *H. madagascariensis* appartenait au premier morphotype (orbite haute, face longue) et qu'il devait être rapporté à *H. lemerlei* Grandidier, 1868, dont « *H. madagascariensis* Guldberg, 1883 » aurait été par conséquent un nom de remplacement (synonyme récent). En toute logique, ce dernier nom n'aurait donc plus été disponible pour le morphotype à orbite basse et face courte. C'est la raison pour laquelle Fovet *et al.* (2011) ont proposé pour ce dernier un nouveau nom d'espèce, « *H. guldbergi* Fovet, Faure & Guérin, 2011 », avec pour lectotype le spécimen NHM M 7093/M 8153, conservé au Natural History Museum à Londres et initialement décrit et illustré par Forsyth Major sous le nom *H. madagascariensis* (1902).

La présente étude propose une description complète des spécimens crâniens et mandibulaires du MHNT et leur attribution spécifique (spécimens 1 à 13); elle permet aussi de lever ce qui nous est apparu comme un doute persistant sur les objets des publications initiales de Grandidier (1868) et de Milne Edwards (1868). La discussion permettra de réviser les caractères diagnostiques des deux espèces malgaches.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel étudié (environ 300 spécimens) appartient aux collections du MHNT; nous l'avons inventorié et numéroté. Le présent article concerne

TABLEAU 1. — Inventaire des spécimens céphaliques d'hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Galliéni). Les spécimens 1 à 6 sont les têtes osseuses complètes, le spécimen 7, un crâne isolé (face et mandibules absentes), et les spécimens 8-13 sont les fragments cités dans le texte [spécimen 8 : fragment de corps de mandibule ; spécimens 9, 10 : arrières-crânes (os occipital et temporaux) ; spécimens 11, 12 : fragments de bord orbitaire dorsal ; spécimen 13 : fragment de plan frontal portant une lésion circulaire].

Spé- cimen	Numéro d'inventaire MHNT	
	Massif crânio-facial	Mandibule
1	PAL.2006.280	PAL.2006.279
2	2006.278	PAL.2006.281
3	MAM.2002.109.1	MAM.2002.109.2
4	PAL.2012.0.207.1	PAL.2012.0.207.2
5	PAL.2012.0.208.1	PAL.2012.0.208.2
6	PAL.2012.0.209.1	PAL.2012.0.209.2
7	PAL.2012.0.210	non existante
8	non existant	PAL.2012.0.211
9	PAL.2012.0.183	—
10	PAL.2012.0.184	—
11	PAL.2012.0.185	—
12	PAL.2012.0.186	—
13	PAL.2012.0.187	—

le squelette crânien (Tableau 1) : le squelette post-crânien fera l'objet d'une étude ultérieure. Nous utilisons pour sa description la nomenclature anatomique officielle vétérinaire (International Committee on Veterinary Gross Anatomical Nomenclature [2005, rév. 2012], commentée et illustrée dans Barone [2010] et Constantinescu & Schaller [2011] et francisée sous l'égide du Collège Médical Français des Professeurs d'Anatomie, Barone [1977]), adaptée aux animaux domestiques mais qui convient aussi parfaitement qu'il est souhaitable à un artiodactyle morphologiquement proche du porc comme l'hippopotame. Les mesures ostéométriques suivent celles réalisées dans les publications anciennes (autant que possible, en raison de certaines imprécisions), pour comparaison, et celles préconisées par von den Driesch (1976: 38-41, 58, 59), une fois adaptées à l'hippopotame (Figs 1-3). Pour les structures dentaires, nous suivons la terminologie proposée par Boisserie *et al.* (2009: fig. 2), telle qu'illustrée en Fig. 4. Les descriptions précédentes (Grandidier & Filhol 1894 ; Stuenes 1989 ; Guldberg *in* Fovet *et al.* 2010 ; Orliac *et al.* 2010) sont sollicitées et rappelées.

En outre, la détermination des espèces a nécessité la visite des collections d'anatomie comparée du Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris (MNHN) et du Natural History Museum (NHM), à Londres. Le matériel de comparaison (hippopotames nains subfossiles de Madagascar) est listé ci-dessous.

MATÉRIEL D'*HIPPOPOTAMUS LEMERLEI*

Crânes

NHM M 4875 (sans le rostre), 4934 (sans le rostre), 4936 (sans la calvaria, ni le rostre), 42187 (extrémité rostrale), 82188 VA7, 82189, 82190, 82197 (sans les os incisifs).

MNHN.F.MAD308 (lectotype *H. lemerlei*), 1070, 1080, 1081, 1064, 1065, 1066, 1074, 1076, 1079, 1660, 7819, 7914, 7918, 8815, 8818, 8819, 1936-47.

Mandibules

NHM M 4937, 4938, 82191, 82192 VA8, 82193, 82194 VA6.

MNHN.F.MAD308 (lectotype *H. lemerlei*), 1078, 8823, 1059, 1068, 1078, 7351, 7372, 7373, 7412, 7453, 7906, 7913, 8820, 2001-01, 1937-50, 1932-589.

MATÉRIEL D'*HIPPOPOTAMUS MADAGASCARIENSIS*

Crânes

NHM M 4909, 5141, 7093 (lectotype *H. madagascariensis*), 33359 (sans les os nasaux), 1069, 1072, 7352, 7353, 7701, 8702.

MNHN.F.2007-1.

Mandibules

NHM M 4587 (p.p.), 4909, 4911 (p.p.), 5142, 8153 (lectotype *H. madagascariensis*), 82195, 82196, 82197 (juvénile).

MNHN.F.MAD1060, 1067, 7912, 8817, 8822, 1936-437, MNHN.F.2007-1.

MATÉRIEL D'*HIPPOPOTAMUS* SP.

(*H. LEMERLEI* OU *H. MADAGASCARIENSIS*)

Crânes

MNHN.F.MAD8825, 8821.

Mandibules

MNHN.F.MAD1071, 8824, 8816.

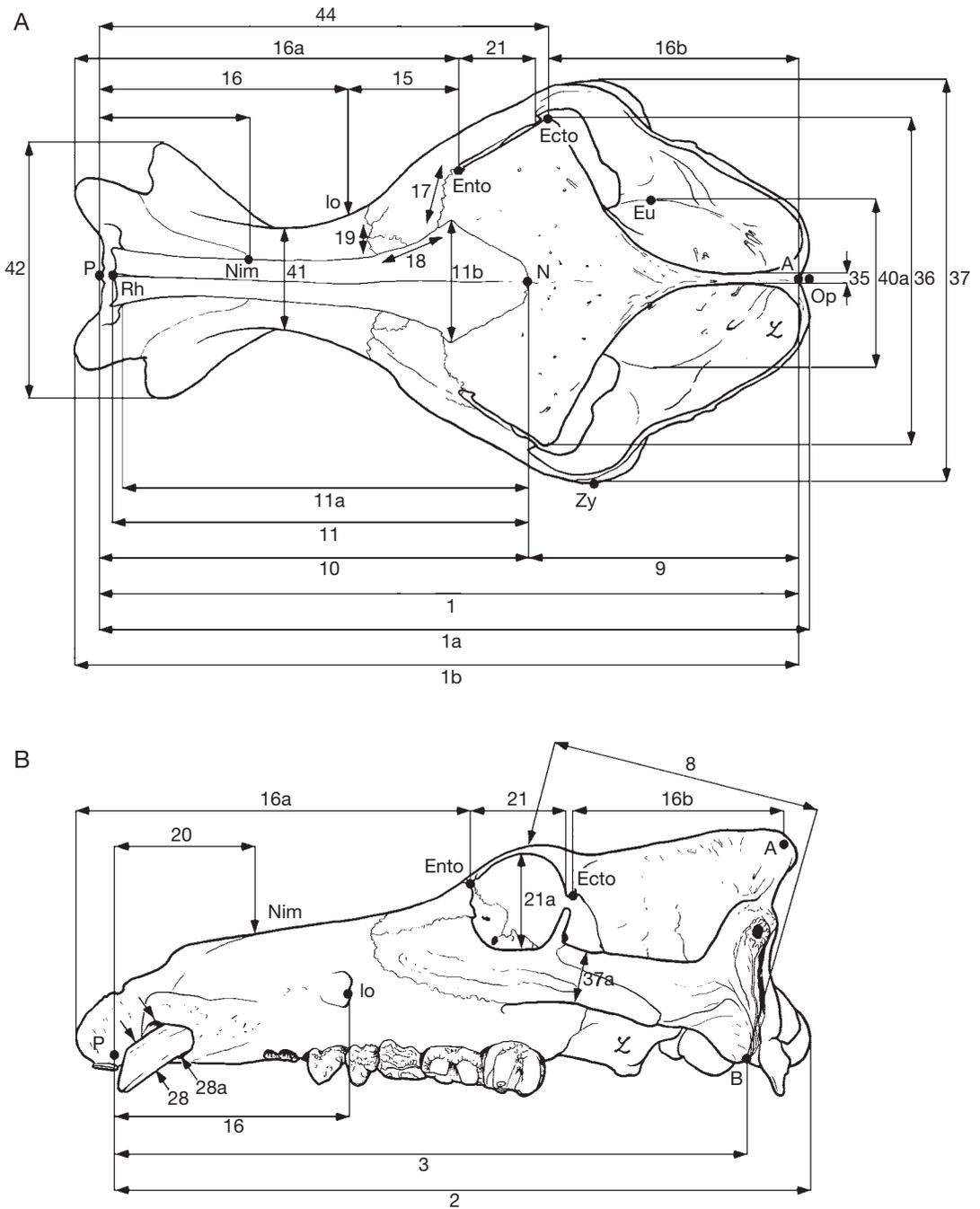


FIG. 1. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Gallieni). Mesures crâniennes, aspects frontal et latéral. Les numéros des mesures renvoient aux indications du Tableau 2.

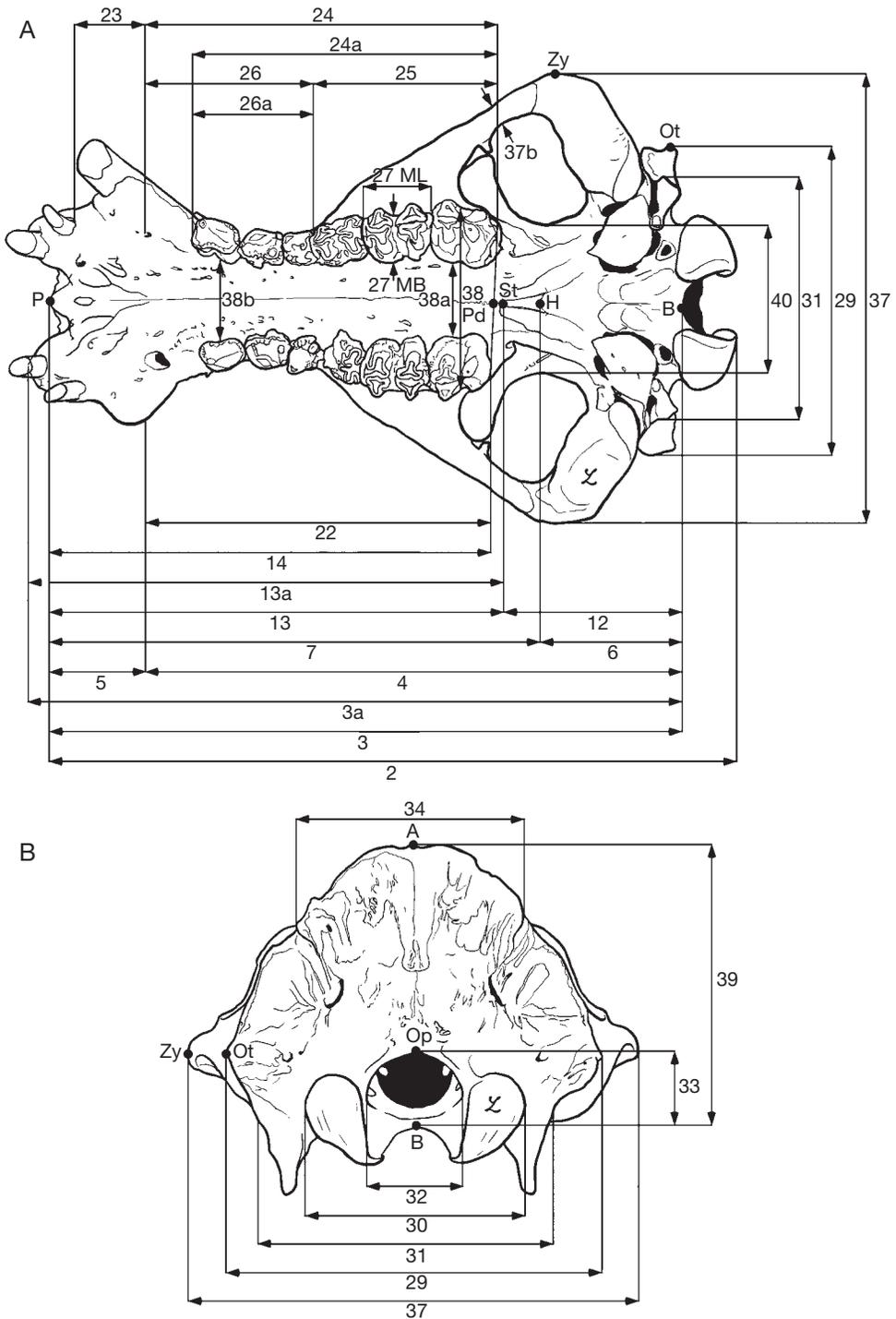


FIG. 2. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Galliéni). Mesures crâniennes, aspects basal et nuchal. Les numéros des mesures renvoient aux indications du Tableau 2.

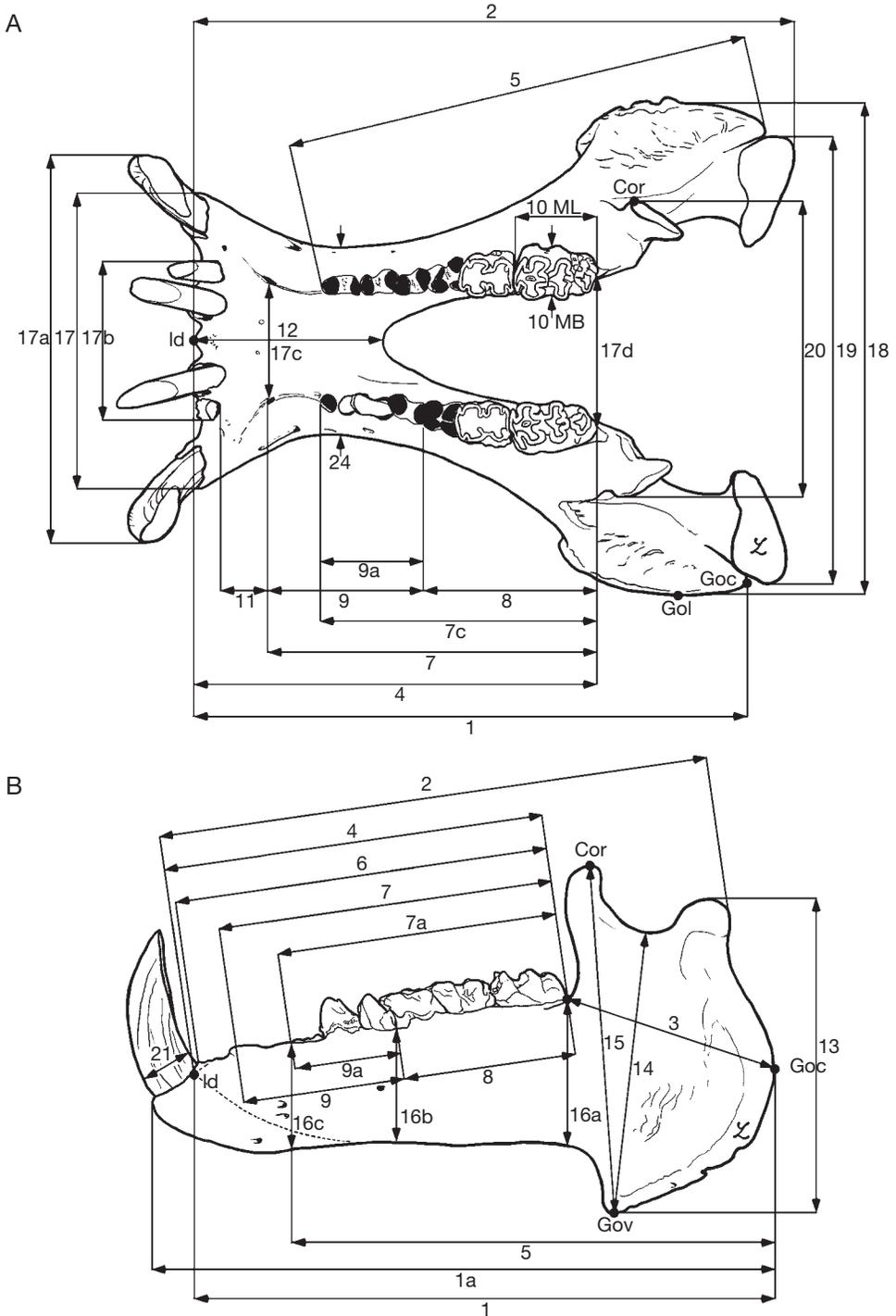


FIG. 3. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Gallieni). Mesures mandibulaires, aspects occlusal et latéral. Les numéros des mesures renvoient aux indications du Tableau 3.

TABLEAU 2. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Gallieni). Mesures crâniennes, en cm. Abréviations : **HI**, *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868 ; **Hm**, *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883. Les numéros (1-10) sont ceux des mesures crâniennes de *Sus scrofa domesticus* (von den Driesch 1976: 38-41). Les lettres (A-F) correspondent à des rapports entre dimensions.

Mesures crâniennes	Spécimens MHNT							HI	Hm
	1 (Hm)	2 (Hm)	3 (Hm)	4 (Hm)	5 (Hm)	6 (Hm)	7 (HI)	Stuenes (1989) ; Fovet <i>et al.</i> (2010) ; Grandidier & Filhol (1894)	
1 Prosthion-Acrocranion	43,9	[43,7]	42,5	40,5	41,5	[37,5]	–	M : 43,8-49,7 F : 39-45,7	36,8-45,4
1a Prosthion-Opisthocranion	45,8	[44,7]	42,8	41	42	[38,4]	–		
1b Tubercule incisif-Opisthocranion	[43]	46,4	43,5	41,5	43,3	40,2	–		
2 Prosthion-Condyle occipital	45,9	[44,2]	41,5	40	41,3	[38,2]	–		
3 Prosthion-Basion	43	[41,3]	38,6	37,3	38,5	[35,7]	–		
3a Tubercule incisif-Basion	[41,5]	43,4	39,9	38,4	40,3	37,5	–	46 (p. 154)	
4 Pm ¹ -Basion	33	31,6	30,5	30,3	[31,2]	28,8	–		
5 Prosthion-P ¹	9,2	[9]	7,7	8,3	7,9	[7,5]	–		
6 Hormion-Basion	8,5?	8,5?	7,8	8,2	7,2	[6,6]	7,4		
7 Prosthion-Hormion	34,5?	32,8?	30,8	29,1?	31,3	[29,1]	–		
8 Nasion-Basion	19	18,3	[18,6]	17,9	18,3	16,4	–		
9 Nasion-Acrocranion	15,3	14,8	[16,2]	14,5	15,9	12,6	–		
10 Prosthion-Nasion	31	[29,5]	[26,2]	26,3	25,2	[25,7]	–		
11 Rhinion-Nasion	25,2	23,1	–	23,5	21,9	19,7	–		
11a Nasion-suture naso-maxillaire	26,1	24,5	–	23,1	21,8	–	–		
11b Plus grande largeur nasale	6,9	6,2	7,2	[6]	[5,7]	5,7	–	5,6-7,4	5,3-7,2
12 Staphylon-Basion	10,1	9,5	9,2	[9,6]	10,1	9	10,2	(10-11)-M : 9,8-11 F : 8,8-10	8,7-10,5
13 Prosthion-Staphylon	32,8	[30,5]	29,2	27,6	28,2	–	–		
13a Tubercule incisif-Staphylon	[30,6]	33,2	31	[28,8]	[30,2]	28,2	–	35-36	
A Rapport 13a/12	3,03	3,49	3,37	3	2,99	3,13	–	3,18-3,6	
14 Prosthion-Postdentale	31,1	[29,5]	26,4	27,2	25,6	–	–		
15 Entorbitale-Infraorbitale	11,3	10,8	[8,9]	8,7	8,6	8,3	≥ 10,6		
16 Prosthion-Infraorbitale	18,3	[16]	16,5	15,4	14,9	–	–		
16a Tub incisif-bord rostral orbite (dist AV orbite-Pointe os incisif)	[26]	27,5	25	23,6	24,4	23,4	–		
16b Bord caudal orbite-extrémité caudale crâne (dist AR orbite-POE)	15	15,6	16	15,6	15,1	13,7	14,2		
	16	16,2		15,9	15,6	14,2	15,3		
17 Longueur suture frontolacrurale	4,4	5	[3,6]	[4,4]	[3,7]	3,6	[4]		
18 Longueur suture nasolacrurale	2,5	2,7	[2,8]	[2,8]	[2,7]	[3,3]	–		
19 Longueur suture maxillo-lacrurale	2,7	2,6	[2,8]	[2,1]	[2,6]	2,5	–		
20 Prosthion-Naso-intermaxillaire	14,1	[12,8]	12,8	–	12,4	–	–		
21 Entorbitale-Ectorbitale (largeur orbite)	5,6	5,8	5,8	5,9	5,4	5,3	5,1	M : 4,4-5,3 F : 4-4,8	5,4-6,2
21a Hauteur orbite	5,6	5,5	5,1	5,3	5,2	5,2	5,2	M : 5,2-6,2 F : 4,9-5,3	5,1-6,2
22 Longueur C-M ³	22	23	22,2	22,8	21	22	–		
23 Longueur I ² -P ¹	5,3	4,5	[5]	[4,4]	[4,3]	4,1	–		

TABLEAU 2. — Suite.

	Spécimens MHNT							<i>HI</i>	<i>Hm</i>
	1 (Hm)	2 (Hm)	3 (Hm)	4 (Hm)	5 (Hm)	6 (Hm)	7 (HI)	Stuenes (1989) ; Fovet <i>et al.</i> (2010) ; Grandidier & Filhol (1894)	
Mesures crâniennes									
24 Longueur P ¹ -M ³	21,4	19,5	[18,7]	19,7	[18,2]	20,5	–		
24a Longueur P ² -M ³	18	15,6	14,9	16,4	15,5	16,8	–	18,7-20,8 (p. 174)	
25 Longueur M ¹ -M ³	10,2	8,2	8,8	9,9	9,5	8,5	10,4		
26 Longueur P ¹ -P ⁴	11,2	11,6	10,3	10,4	9,4	9,9	–		
26a Longueur P ² -P ⁴	8,1	7,8	6,5	6,9	6,7	7,2	–		
27 LM ³ Longueur M ³	3,51	3,27	3,4	3,25	3,34	[3,28]	3,85	(3,6-3,9)-M : 3,2-3,7 F : 3,5-4,2	2,9-4,3
27 BM ³ Largeur M ³	3,26	3,56	3,2	3,32	3,26	[2,73]	[2,9]	(3,8-3,9)-M : 3,2-3,7 F : 2,7-3,8	2,7-3,8
27 LM ² Longueur M ²	3,01	3,78	2,84	3,57	[3,2]	3,87	3,9	3,3-3,4	
27 BM ² Largeur M ²	2,6	3,44	3,1	3,2	3,15	3,24	2,84	3,4-3,6	
27 LM ¹ Longueur M ¹	–	2,87	2,55	[2,42]	–	2,9	3,05	2,6-2,9	
27 BM ¹ Largeur M ¹	–	2,65	2,26	2,26	–	2,44	2,59	2,5-2,8	
27 LP ⁴ Longueur P ⁴	–	2,95	1,92	1,76	–	1,75	–	2,1-2,3	
27 BP ⁴ Largeur P ⁴	–	2,1	1,65	1,7	–	1,43	–	2,2-2,3	
27 LP ³ Longueur P ³	–	2,71	2,33	2,42	–	2,28	–	2,5-2,7	
27 BP ³ Largeur P ³	–	1,83	1,38	1,67	–	1,47	–	1,7-1,8	
27 LP ² Longueur P ²	–	–	–	–	2,12	2,37	–	2,2-2,6	
27 BP ² Largeur P ²	–	–	–	–	1,47	1,5	–	1,4-1,6	
28 Largeur alvéole canine	3,1	3,2						3,2-3,5	
			2,8	2,4	[2,7]	[2,3]		2,1-2,8	2,5-3
28a Grand diamètre Canine	[3]	3,1	2,6	2,3	2,3	–	–		
29 Otion-Otion	15,1	17,3	18,2	14,4	16	15	14,8		
30 Condyle-Condyle		10	10,2			9,9		M : 9,7-10,7 F : 8,1-10,1	8,5-11,4
	9,5		9,5	9		7,7			
31 Proc paracondyloire- Proc parac.	13,5	13,3	12,1	13	12,2	12,7	11		
32 Largeur Foramen magnum	3,6	4,4	3,9	4,4	[4]	3,1	[3,6]	M : 3,4-4,4 F : 2,9-4,4	3,5-5,5
33 Opisthion-Basion	3,9	4,1	3,4	3,9	3,9	3,4	3,3	M : 3,3-4 F : 2,8-3,5	2,9-4
34 Largeur occipitale	10,2	13	13	10,8	11,7	9,9	8,8		
35 Crête sagittale externe	0,3	0,5	0,9	0,6	0,6	0,6	1,1		
36 Ectorbitale-Ectorbitale	20	20	19,4	20,2	18,1	18,1	20,4	M : 20,4-23 F : 17,2-20,2	17,6-22,2
37 Zygion-Zygion	25,6	26,4	25,2	26,5	25,9	23,5	24,5	M : 25,8-26,8 F : 22-24,7	23,9-30,3
B rapport 37/1	0,58	–	0,59	0,65	0,62	–	–		
C Rapport 37/36	0,78	0,76	0,77	0,76	0,70	0,77	0,83		
37a Hauteur arc zygomatique	2,6	2,6	3,4	3	2,6	2,4	2,4		
37b Épais. arc zygomatique	1,9	1,8	1,9	1,4	1,3	1,2	1,2		
38 Grande largeur palatine	10,5	11,2	10,5	10,2	10,3	10,1	10,1		
38a Largeur palais entre M ³	4,44	4,67	4,3	4,44	4,46	4,75	4,9	3,6-4,0	
38b Largeur palais entre P ²	4,8	5,46	4,85	4,1	4,09	3,9	–	4,4-4,9	
39 Acrocranion-Basion	13,3	12,6	13,9	13,3	13,1	12,6	12,2		
40 Petite largeur boîte crânienne	8	8,7	8,5	9,6	8,1	8,4	9	M : 8,1-8,7 F : 8-9	8-9,9
40a Euryon-Euryon	10,3	10,1	10,5	10,5	9,2	9,4	9,4		
41 Petite largeur face	5,9	6,5	6,1	5,9	5,7	5,3	–	M : 5-6,1 F : 4-6,3	4,3-6,8
42 Largeur aux alvéoles canines	[19,3]	17	18,3	[16,4]	15	–	–	M : 18,7-20,5 F : 14,6-18,9	14,3-17,4
D Rapport 42/37	[0,75]	0,64	0,73	0,62	0,58	–	–	M : rostre robuste F : rostre gracile	

TABLEAU 2. — Suite.

Mesures crâniennes	Spécimens MHNT							<i>Hl</i>	<i>Hm</i>
	1 (<i>Hm</i>)	2 (<i>Hm</i>)	3 (<i>Hm</i>)	4 (<i>Hm</i>)	5 (<i>Hm</i>)	6 (<i>Hm</i>)	7 (<i>Hl</i>)	Stuenes (1989) ; Fovet <i>et al.</i> (2010) ; Grandidier & Filhol (1894)	
43 Prosthion-Ectorbitale	[29,5]	[33,5]	30,7	29,5	[29,5]	[28,5]	–		
E Rapport 43/1a	[0,64]	[0,75]	0,72	0,72	[0,70]	[0,74]	–		
F Rapport 43/1b	[0,69]	[0,72]	0,71	0,71	[0,68]	[0,71]	–	9/16 = 0,56	
	Mâle	Mâle	Fem.	Fem.	Fem.	indét.			

Massifs crânio-faciaux

Les sept massifs crânio-faciaux conservés au MHNT sont numérotés de 1 à 7, le spécimen 7 étant réduit à la partie caudale de la face et au crâne (la correspondance avec les numéros d'inventaire est donnée dans le Tableau 1); les mandibules associées appartiennent aux spécimens 1, 2, 4, 5 et 6 et le fragment de mandibule isolé prend le numéro 8. La mandibule du spécimen 3 ne correspond pas au crâne du même numéro. Les spécimens 9 à 13 sont des fragments crâniens: 9 et 10, des arrières-crânes, 11 et 12, des parois orbitaires et 13, un fragment de plan frontal.

Les dimensions crâniennes et mandibulaires des spécimens étudiés apparaissent respectivement dans les Tableaux 2 et 3.

Dans la description et les sections suivantes, les binoms *Hippopotamus madagascariensis* et *H. lemerlei* seront respectivement abrégés en *Hm* et *Hl*.

SYSTÉMATIQUE

Ordre ARTIODACTYLA Owen, 1841
 Famille HIPPOPOTAMIDAE Gray, 1821
 Genre *Hippopotamus* Linnaeus, 1758

Hippopotamus lemerlei Grandidier, 1868
 (Figs 5D, 6B, 7C, 8B, 9G)

DIAGNOSE CRÂNIO-DENTAIRE. — Émendée à partir de Grandidier & Filhol (1894) et Stuenes (1989). Hippopotame au crâne gracile et allongé sagittalement; crête sagittale externe large, courte et plane; bord dorsal de l'orbite épais; orbite plus haute que large et orientée plus vers l'avant que chez *H. madagascariensis*; arc zygomatique gracile; fosse glénoïdale relativement courte et profonde; foramens mastoïdiens parfois convertis en

fontanelle; condyle occipital dans l'axe d'allongement du crâne; biseau de la canine supérieure éloigné de l'alvéole; sillon distal de la canine supérieure absent ou indistinct; mandibule gracile, avec un corps plus long et moins haut que chez *H. madagascariensis*; condyle et processus coronoïde de hauteurs similaires.

LECTOTYPE. — MNHN.F.MAD308 (MNHN IP 1414 [1911-12]), crâne et mandibule associés figurés par Grandidier & Filhol (1894: pls VII, VIII, IX et XIII-fig. 2) et conservés au MNHN. Désigné par Stuenes (1989).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MHNT.PAL.2012.0.210 (crâne incomplet, spécimen 7); MHNT.PAL.2012.0.183 (fragment crânien, spécimen 9); MHNT.PAL.2012.0.184 (fragment crânien, spécimen 10); MHNT.PAL.2012.0.185 (fragment crânien, spécimen 11); MHNT.PAL.2012.0.186 (fragment crânien, spécimen 12).

Hippopotamus madagascariensis

Guldberg, 1883

(Figs 5A-C; 6A; 7A, B; 8A, C; 9A-F; 10)

Hippopotamus guldbergi – Fovet *et al.* 2011: 61-82, figs 1, 2.

Pour une synonymie antérieure à 2011, voir Fovet *et al.* (2011: 78, 79).

DIAGNOSE. — Émendée d'après Guldberg (1883), Forsyth Major (1902), Stuenes (1989) et Fovet *et al.* (2011). Hippopotame au crâne robuste et ramassé longitudinalement; bord dorsal de l'orbite mince; orbite à peu près aussi haute que large ou plus large que haute; orbite orientée plus latéralement que chez *H. lemerlei*; arcade zygomatique robuste; fosse glénoïdale relativement longue, étroite et peu profonde; foramens mastoïdiens jamais convertis en fontanelle; condyle occipital orienté ventro-caudalement; rangées dentaires supérieures le plus souvent convergentes rostralement; distance courte entre la partie dorsale du biseau d'usure de la canine supérieure et le bord alvéolaire; sillon distal bien marqué sur les canines supérieures; man-

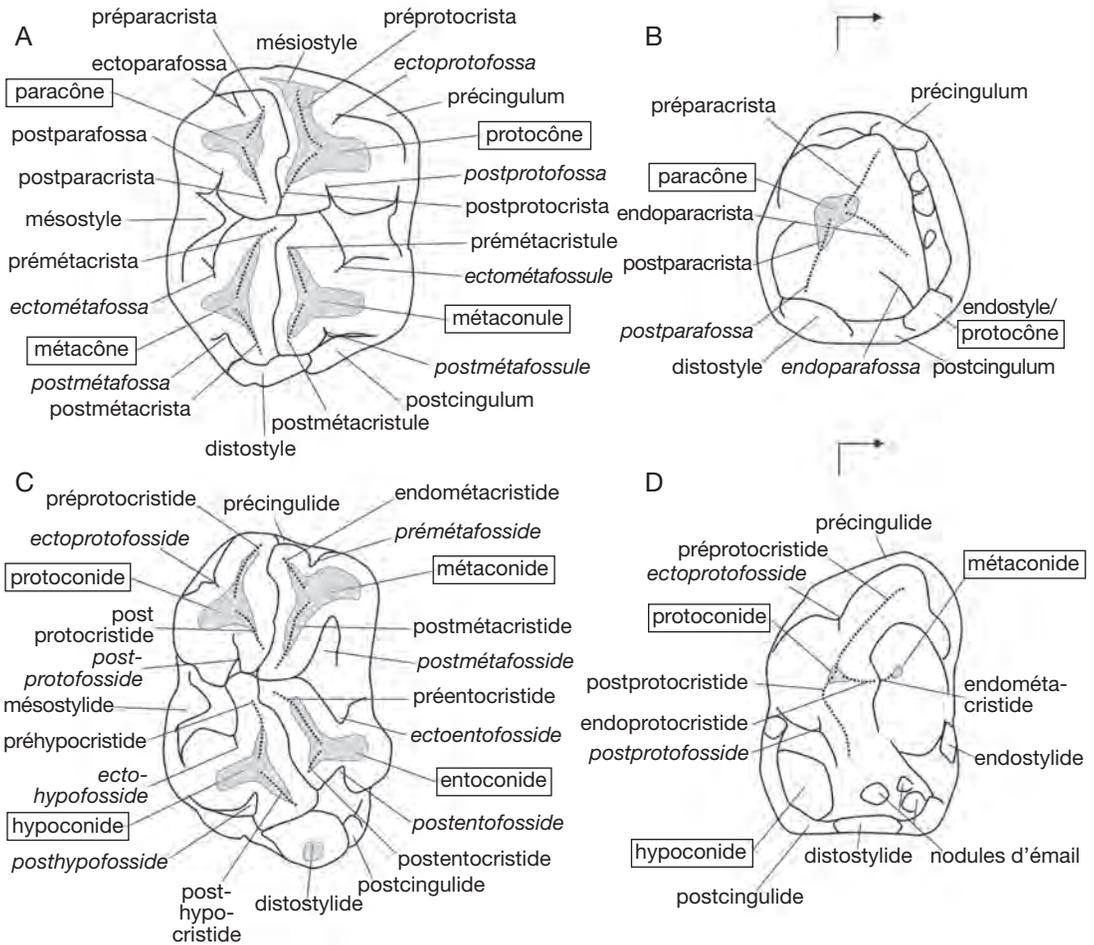


FIG. 4. — Hippopotames subfossiles de Madagascar. Terminologie dentaire, aspect occlusal des dents jugales vierges : **A**, molaire supérieure droite ; **B**, prémolaire supérieure droite ; **C**, molaire inférieure gauche ; **D**, prémolaire inférieure gauche. La flèche indique la direction mésiale et linguale. Sans échelle.

dibule robuste et trapue ; par rapport à *H. amphibius*, taille générale bien plus faible ; radius et tibia relativement longs ; humérus et fémur courts ; Mc III court et Mc IV relativement allongé ; Mt II et III courts, Mt IV long. Par rapport à *H. lemerlei*, taille générale un peu plus forte ; tibia, Mc IV et Mt IV longs ; fémur, Mc III, Mt II et Mt V plus courts.

LECTOTYPE. — NHM M 7093 et 8153, crâne et mandibule associés figurés par Forsyth Major (1902: pl. XII et texte-fig. 3) et conservés au NHM. Désigné par Fovet *et al.* (2011).

MATÉRIEL EXAMINÉ. — MHNT.PAL.2006.280 (crâne, spécimen 1) et MHNT.PAL.2006.279 (mandibule, spéci-

men 1), même individu ; MHNT.PAL.2006.278 (crâne, spécimen 2) et MHNT.PAL.2006.281 (mandibule, spécimen 2), même individu ; MHNT.MAM.2002.109.1 (crâne, spécimen 3) et MHNT.MAM.2002.109.2 (mandibule, spécimen 3), n'appartenant pas au même individu ; MHNT.PAL.2012.0.207.1 (crâne, spécimen 4), MHNT.PAL.2012.0.207.2 (mandibule, spécimen 4), même individu ; MHNT.PAL.2012.0.208.1 (crâne, spécimen 5) et MHNT.PAL.2012.0.208.2 (mandibule, spécimen 5), même individu ; MHNT.PAL.2012.0.209.1 (crâne, spécimen 6) et MHNT.PAL.2012.0.209.2 (mandibule, spécimen 6), même individu ; MHNT.PAL.2012.0.211 (mandibule, spécimen 8) ; MHNT.PAL.2012.0.187 (fragment crânien, spécimen 13).

TABLEAU 3. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Galliéni). Mesures mandibulaires, en cm. Abréviations : **HI**, *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868 ; **Hm**, *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883. Les numéros (1-10) sont ceux des mesures mandibulaires du porc domestique (von den Driesch 1976: 58, 59).

Mesures mandibulaires	Spécimens MHNT							HI Stuenes 1989 ; Fovet <i>et al.</i> 2011 ; Grandidier & Filhol 1894	Hm
	1 (Hm)	2 (Hm)	3 (Hm)	4 (Hm)	5 (Hm)	6 (Hm)	8 (Hm)		
1 Gonion caudale-Infra-dentale	32,5	–	35,1	–	33,3	–	–		
1a Gonion caudale-alvéole C	35,1	–	36,1	[33,7]	31,3	–	–	M : 36,3-40,3 F : 32,8-37,5	32,2-40,2
2 Infradentale-Condyle	34,6	–	35,4	33,6	33,5	–	–		
3 M ₃ -Gonion caudale	13,6	–	12,4	[12]	12,7	–	–		
4 Infradentale-M ₃	23,8	26,6	25,8	25,1	24,1	24,4	–		
5 P ₂ -Gonion caudale	27,4	–	28	[28,5]	26	–	–		
6 Longueur C-M ₃	23,5	25,3	24,7	22,4	22	22,9	[24]		
7 Longueur P ₁ -M ₃	19,1	22,9	[21,7]	[19,9]	19,4	20,7	21,8		
7a Longueur P ₂ -M ₃	16	19,2	19,1	17,7	17,1	18,5	19,7	18,7-20,8 (p. 174)	
8 Longueur M ₁ -M ₃	9,4	11,8	11,7	11,5	10,1	11,8	11,1		
9 Longueur P ₁ -P ₄	[9,7]	11,3	10,1	[9,2]	[9,5]	9,8	11		
9a Longueur P ₂ -P ₄	6,5	8	7,5	7,3	7,1	7,1	8,6		
10 LM ₃ Longueur M ₃	4,61	4,74	5,3	4,43	4,58	5,1	5,65	(5,7-6,1)-M : 4,1-6,1 F : 3,9-5,8	4,1-5,7
10 BM ₃ Largeur M ₃	2,74	2,8	2,5	2,59	2,6	2,56	2,84	(2,7-3,1)-M : 2,4-3 F : 1,9-2,9	2,2-2,8
10 LM ₂ Longueur M ₂	2,87	3,94	3,7	2,81	3,23	4,06	3,47	2,6-3,2	
10 BM ₂ Largeur M ₂	2,56	2,77	2,58	2,62	2,65	2,62	2,81	2,6-3	
10 LM ₁ Longueur M ₁	–	2,7	–	2,76	2,15	2,96	–	2,9	
10 BM ₁ Largeur M ₁	–	[1,94]	–	2,19	1,67	2,04	–	2,8	
10 LP ₄ Longueur P ₄	–	2,1	–	2,35	2,37	2,34	2,52	2,8	
10 BP ₄ Largeur P ₄	–	1,75	–	1,58	1,55	1,66	1,52	1,9	
10 LP ₃ Longueur P ₃	[2,0]	–	–	2,4	–	2,52	2,62	2,7	
10 BP ₃ Largeur P ₃	1,1	–	–	1,36	–	1,42	1,27	1,5	
10 LP ₂ Longueur P ₂	–	–	–	–	–	–	–	2,4	
10 BP ₂ Largeur P ₂	–	–	–	–	–	–	–	1,4	
11 Longueur I ₂ -P ₂	6,4	5,8	[5,4]	4,8	4,7	4,8	–		
12 Longueur symphyse	11,4	12,5	10,7	11,7	10,3	9,6	–	(10,3-11,6)-M : 10,7-12,5 F : 9,3-11,7	10,2-13,8
13 Condyle-Gonion ventrale	19	–	20,2	–	17,6	–	–	M : 20,5-21,4 F : 16,4-19,2	16,2-20,5
14 Échancrure-Gonion ventrale	17,4	–	17,1	–	16	–	–		
15 Coronion-Gonion ventrale	[21]	–	–	–	20,3	–	–	M : 19,1-22,1 F : 17-19,6	17,6-22,8
16a Hauteur corps à la M ₃	9,6	9,2	10,2	8,1	8,6	7,4	–	M : 8-10,7 F : 6,8-8,8 (8-10)	7,8-10,7
16b Hauteur corps à la M ₁	8,1	8,1	7,6	7,7	6,9	6,8	6,8	M : 6,9-8,1 F : 5,4-7	5,8-9,2
16c Hauteur corps à la P ₂	7,1	6,7	7	7,1	6	6	5,7	(4,8-7,3)-M : 6,4-7 F : 4,5-5,7	5,5-8,4
17 Largeur Canine-Canine	18,2	17,9	17,5	[18,5]	15,3	16,1	–	16,6-21,6 (18,2)	
17a Largeur externe Canines	20,2	21,2	[19,6]	[20,7]	–	17,1	–	M : 19,1-23,3 F : 17-19,5	14,7-22,5
17b Largeur incisive	9,9	9,9	8,6	9,9	8,3	8,14	–	7,5-10,4	
17c Largeur niveau mésial P ₁	[6,42]	7,32	[7,86]	[6,6]	[6,56]	6,64	–	6,8-7,3	
17d Largeur niveau distal M ₃	8,5	10	9,8	9,84	9,6	10,4	–	9,7-10,2	

TABLEAU 3. — Suite.

Mesures mandibulaires	Spécimens MHNT							HI	Hm
	1 (Hm)	2 (Hm)	3 (Hm)	4 (Hm)	5 (Hm)	6 (Hm)	8 (Hm)	Stuenes 1989 ; Fovet <i>et al.</i> 2011 ; Grandidier & Filhol 1894	
18 Gonion latérale- Gonion latérale	32,5	[27,8]	[28]	—	[27,8]	—	—	(26,5)-M : 29,5-31,7 F : 20,4-32	22,6-33,4
19 Largeur Condyle- Condyle	21,6	—	[23]	23,5	[23,3]	—	—		
20 Coronion-Coronion	[18,6]	—	—	—	[14,5]	—	—		
21 Grand diamètre Canine	3,1	3,1	3,4	2,8	2,9	[2,8]	—		
21a Diamètre alvéole canine	3,28	3,66	3,56	[3,7]	3	3,24	—	2-3,7	
22 Diamètre alvéole I ₁	2,1	2,9	2,56	2	2,04	2,2	—	1,3-2,2	
23 Diamètre alvéole I ₂	1,8	1,78	1,46	1,84	1,66	1,62	—	1,1-1,9	
24 Plus petite largeur mandibule	12,1	12	12,5	13,1	12	11,1	—		
	Mâle	Mâle	Mâle	indét.	indét.	indét.	indét.		

DESCRIPTION COMPARATIVE

Nous envisagerons successivement le massif crânio-facial, la mandibule, la denture, les spécimens considérés individuellement, les lésions osseuses, et fournirons les mesures crâniométriques correspondantes (Tableaux 2 ; 3).

MASSIF CRÂNIO-FACIAL

(FIGS 1, 2, 5, 7, 8 ; TABLEAU 2)

Nous disposons de sept spécimens (1 à 7) et huit fragments isolés.

Le massif crânio-facial sera décrit sous chacun de ses aspects : latéral, caudal (nuchal), dorsal (frontal), rostral, et ventral (basilaire).

Aspect latéral (Figs 1 ; 5A, B, D)

Le profil dorsal de la tête est presque rectiligne chez *H. lemerlei* (spécimen 7) et de forme très variable chez *H. madagascariensis* : concave sur le spécimen 4 (qui présente un léger « stop »), subrectiligne sur les spécimens 1, 2, 5, 6 et convexe sur le spécimen 3.

La face (*Facies*, anciennement splanchnocrâne) est presque deux fois plus longue que le crâne (*Cranium*, anciennement neurocrâne) chez *H. madagascariensis* (spécimens 1 à 6) ; elle s'étrécit vers l'avant, le profil dorsal formant avec le profil ventral, matérialisé par le bord alvéolaire jugal, un angle très aigu.

L'os incisif (*Os incisivum*) porte en avant et sur le côté une tubérosité forte et rugueuse (que l'on

pourrait baptiser *Tuber incisivum*, à l'instar du *Tuber maxillae*) et le maxillaire présente un fort relief déterminé par le processus alvéolaire de la canine, la « bosse canine » (Barone 2010: 165), et qui pourrait quant à lui être nommé *Tuber caninum* ; selon Grandidier & Filhol (1894: 170), « cette disposition, comme l'a fait remarquer M. Guldberg, est propre à l'*Hippopotamus Lemerlei* » ; on ne sait si la tubérosité dont parlent ces auteurs est bien celle de l'alvéole de la canine (le « *Tuber caninum* »), ou bien le relief dorsal porté par cette tubérosité. En effet, l'alvéole de la canine porte un relief dorsal plus ou moins fort, formé d'os spongieux, de hauteur 15 mm, pour une longueur à la base de 35 mm ; selon Stuenes (1989: 246, 253), chez *H. lemerlei* ce relief est haut de 15-25 à 35 mm en fonction du sexe et chez *H. madagascariensis*, il atteint 25 à 40 mm. Entre les deux reliefs, incisif et canin, un diastème et une profonde échancrure ménagent l'espace nécessaire à la canine inférieure pendant l'occlusion buccale ; chez *H. madagascariensis*, ils sont parcourus par la suture maxilloincisive (*Sutura maxilloincisiva*) (spécimen 6), tôt remplacée par une synostose (spécimens 1 à 5).

Le foramen infraorbitaire (*Foramen infraorbitale*), vaste [16-19 mm de hauteur ; 15 mm selon Guldberg *in* Fovet *et al.* (2011: 67)] et situé à mi-hauteur du maxillaire, surplombe la P³ dans les spécimens 1, 2 et 3, et la limite entre P³ et P⁴ dans les spécimens 4, 5 et 6 (*Hm*). Selon Stuenes (1989: 246, 253), le



Fig. 5. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Gallieni) : crânes en vues latérales gauches et mandibule en vue latérale droite. **A-C**, *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883 ; **A**, spécimen 2 (mâle, MHNT.PAL.2006.278) ; **B**, spécimen 6 (femelle, MHNT.PAL.2012.0.209.1) ; **C**, spécimen 1 (mâle, MHNT.PAL.2006.279) ; **D**, *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868, spécimen 7, dépourvu de rostre (sexe indéterminé, MHNT.PAL.2012.0.210). Échelle : 10 cm.



FIG. 6. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Galliéni) : crânes en vue nuchale. **A**, *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883, « spécimen 2 » (mâle, MHNT.PAL.2006.278) ; **B**, *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868, « spécimen 7 », dépourvu de rostre (sexe indéterminé, MHNT.PAL.2012.0.210). Échelle : 10 cm.

foramen infraorbitaire s'ouvre au-dessus de P³ chez *H. madagascariensis*, et au-dessus de P³ et P⁴ chez *H. lemerlei*. La série des dents jugales, subrectiligne, se termine au-dessous du bord caudal de l'orbite dans les spécimens 4 et 5 (*Hm*), plus en avant dans les spécimens 1-3, 6 (*Hm*) et 7 (*Hl*).

L'arc zygomatique (*Arcus zygomaticus*) est haut, rectiligne et dirigé en arrière vers le bas (en vue latérale) ; il est parcouru dans tous les spécimens par la suture temporozygomatique (*Sutura temporozygomatica*) oblique vers arrière et vers le bas, entièrement synostosée sur les spécimens 1 et 4 (*Hm*), seulement à son extrémité rostrale sur le spécimen 5 (*Hm*) ; l'extrémité latérale du processus temporal de l'os zygomatique (*Processus temporalis*) descend légèrement au-dessous de la fosse mandibulaire (*Fossa mandibularis*).

La crête faciale (*Crista facialis*) est puissante. Elle se forme à la face latérale de l'os zygomatique (*Os zygomaticum*) et se termine en avant de l'orbite au-dessus de M¹ chez *H. madagascariensis* et de la limite entre M¹ et M² chez *H. lemerlei* (spécimen 7). Elle s'achève par l'épais tubercule facial (*Tuber faciale*), au-delà duquel elle se perd sur le maxillaire, latéralement à l'os nasal, au-dessus du processus alvéolaire de la canine. La crête faciale surplombe la suture zygomatocamaxillaire (*Sutura zygomatocamaxillaris*) qui est permanente, même sur les sujets âgés : les contraintes imposées par l'articulé des molaires empêchent probablement la synostose complète de cette suture.

L'orbite (*Orbita*) forme un cône ouvert à sa base et sur son versant ventro-latéral, où elle communique largement avec les fosses temporale et ptérygopalatine (cette communication se réduit à une étroite fissure orbitaire inférieure, *Fissura orbitalis inferior* ou fente sphéno-maxillaire, chez l'homme). Elle s'étend au-dessus de la M³, plus en arrière chez *H. lemerlei* (spécimen 7). L'ouverture de l'orbite (*Aditus orbitae*), rostro-latérale, est dirigée légèrement vers le haut chez *H. madagascariensis* (spécimens 1 à 6), vers le bas et sensiblement plus en avant chez *H. lemerlei*, où elle est presque aussi large que haute (spécimen 7) ; plus large que haute dans les spécimens 1 à 6 (*Hm*), elle est quasi circulaire chez *H. lemerlei* (spécimen 7) et chez certains spécimens d'*H. madagascariensis* (spécimens 1, 2 et 5), tandis qu'elle est plus quadrilatère dans le spécimen 3 (*Hm*) et paraît étirée obliquement d'avant et arrière et de haut en bas dans les spécimens 4 et 6 (*Hm*) [selon Stuenes (1989: 246, 252), la hauteur de l'orbite est supérieure à sa largeur chez *H. lemerlei*, égale ou inférieure chez *H. madagascariensis*]. Son bord rostral surplombe le lobe distal de M² chez *H. madagascariensis* (spécimens 1-6), et le lobe mésial de M³ chez *H. lemerlei* (spécimen 7) [selon Stuenes (1989: 246, 252), chez *H. lemerlei* le bord rostral de l'orbite « is in no adult specimen situated more anteriorly than the anterior part of M³ » tandis que chez *H. madagascariensis*, it « falls in the line with the middle of M² » ; Guldberg (*in*

Fovet *et al.* 2011: 66) le situe de même, au-dessus de M² ; l'incisure infratrochléaire de l'os lacrymal (à laquelle participe aussi l'os frontal) y forme une profonde indentation.

L'orbite dépasse légèrement au-dessus du toit du crâne (selon Grandidier *in* Milne Edwards 1868), les orbites « ne se relèvent que peu au-dessus du front », mais c'est en comparaison avec *H. amphibius*: nous ne pouvons pas en tirer renseignement sur le type du spécimen décrit (*lemerlei* ou *madagascariensis*)... Nous lisons toutefois, sous la plume de Grandidier & Filhol (1894: 168): « C'est sur de vieux mâles que nous avons toujours vu l'orbite avoir une direction presque antérieure, alors que son bord supérieur très épais était considérablement élevé ». Cette remarque nous montre que le matériel étudié, celui de la collection Grandidier – donc documentant *H. lemerlei* –, était de la forme à orbites saillantes et à bord dorsal épais – du moins pour ceux qu'ils considéraient être de « vieux mâles ». Le bord supraorbitaire (*Margo supraorbitalis*) est mince chez *H. madagascariensis* (légèrement plus dans les spécimens 1, 2, 3, 5 et 6 que dans le spécimen 4), alors qu'il est épais chez *H. lemerlei* (spécimens 7 [crâne], 11 et 12 [fragments isolés]), proportionnellement à l'étendue du sinus frontal (*Sinus frontalis*) sous-jacent. Cette différence avait déjà été signalée par Stuenes (1989: 246, 252). Le processus zygomatique (*Processus zygomaticus*) de l'os frontal (« processus postorbitaire ») forme une forte lame transversale qui s'abaisse latéralement en une courbe régulière vers le processus frontal (*Processus frontalis*) de l'os zygomatique; celui-ci s'élève presque à la perpendiculaire au bord dorsal de l'os zygomatique; les deux processus ne sont pas jointifs dans les spécimens 1, 3 à 6 (*Hm*) et 7 (*Hl*), où ils sont espacés de 4 à 22 mm, mais ils se rejoignent dans le spécimen 2 (*Hm*), formant un pont osseux étroit (5 × 9 mm) à l'arrière de l'orbite, qui est ainsi entièrement circonscrite par de l'os. Selon Stuenes (1989: 253), ce caractère, éminemment variable selon les individus, n'a pas de valeur spécifique. Le bord caudal de l'orbite surplombe le lobe distal de M³ (spécimen 6) ou son bord distal (spécimens 1-5) chez *H. madagascariensis*, et se situe au-dessus du bord caudal du tubercule maxillaire chez *H. lemerlei* (spécimen 7).

La paroi caudale de l'orbite est formée par le processus zygomatique de l'os frontal qui constitue là une forte lame transversale; elle est limitée, en arrière par la crête orbitotemporale (*Crista orbitotemporalis*, de l'os frontal) et par la crête ptérygoïdienne (*Crista pterygoidea*, du processus ptérygoïde de l'os basisphénoïde) qui la continue, et en bas par la crête orbitaire ventrale (*Crista orbitalis ventralis*, de l'os frontal); ces crêtes convergent vers la fosse orbitaire.

La fosse (hiatus ou récessus) de l'orbite (Barone 2010: 93, 207, 222) est, au fond de l'orbite, le lieu d'accès des formations vasculo-nerveuses et d'origine de la plupart des muscles moteurs de l'œil; on y distingue plusieurs orifices: dans le sens dorso-ventral et caudal, le *Foramen ethmoidale* et un foramen ethmoïdal accessoire éventuel [selon Guldberg (*in* Fovet *et al.* 2011: 66), « l'orbite présente deux foramens ethmoïdaux, l'un près du bord postérieur du plafond orbitaire, l'autre sur la paroi médiale, dirigé vers le foramen optique qui est aussi grand »], le canal optique (*Canalis opticus*), le vaste trou orbitorond (*Foramen orbitorotundum*, réunion de la fissure orbitaire et du *Foramen rotundum*), et le minuscule canal ptérygoïdien (*Canalis pterygoideus*). Dorso-latéralement au trou orbitorond, s'étend un profond sillon vasculaire qui parcourt la crête orbitotemporale en direction du foramen supraorbitaire (*Foramen supraorbitale*). Le foramen lacrymal (*Foramen lacrimale*) est visible sur les spécimens 2, 5, 6 (*Hm*) et 7 (*Hl*), où il s'ouvre à la surface orbitaire (*Facies orbitalis*) de l'os lacrymal, juste au-dessus de la bulle lacrymale (*Bulla lacrymalis*); il se poursuit par le canal lacrymal (*Canalis lacrymalis*). Selon Grandidier & Filhol (1894: 164), la surface orbitaire de l'os lacrymal est importante relativement à celle observée chez *H. amphibius*.

Au-dessous de l'orbite, dont elle est séparée par la crête orbitaire ventrale et la crête ptérygoïdienne, la fosse ptérygopalatine (*Fossa pterygopalatina*) est formée par: 1) la face orbitaire (*Facies orbitalis*) de l'os frontal; 2) la lame orbitaire (*Lamina orbitalis*) de l'os ethmoïde entièrement soudée aux os voisins dans les spécimens 1 à 5 (*Hm*); 3) la lame perpendiculaire (*Lamina perpendicularis*) de l'os palatin; et 4) le tubercule (tubérosité) maxillaire (*Tuber maxillae*). Elle est occupée en avant par la bulle lacrymale; juste au-dessous, le tubercule maxillaire est parcouru

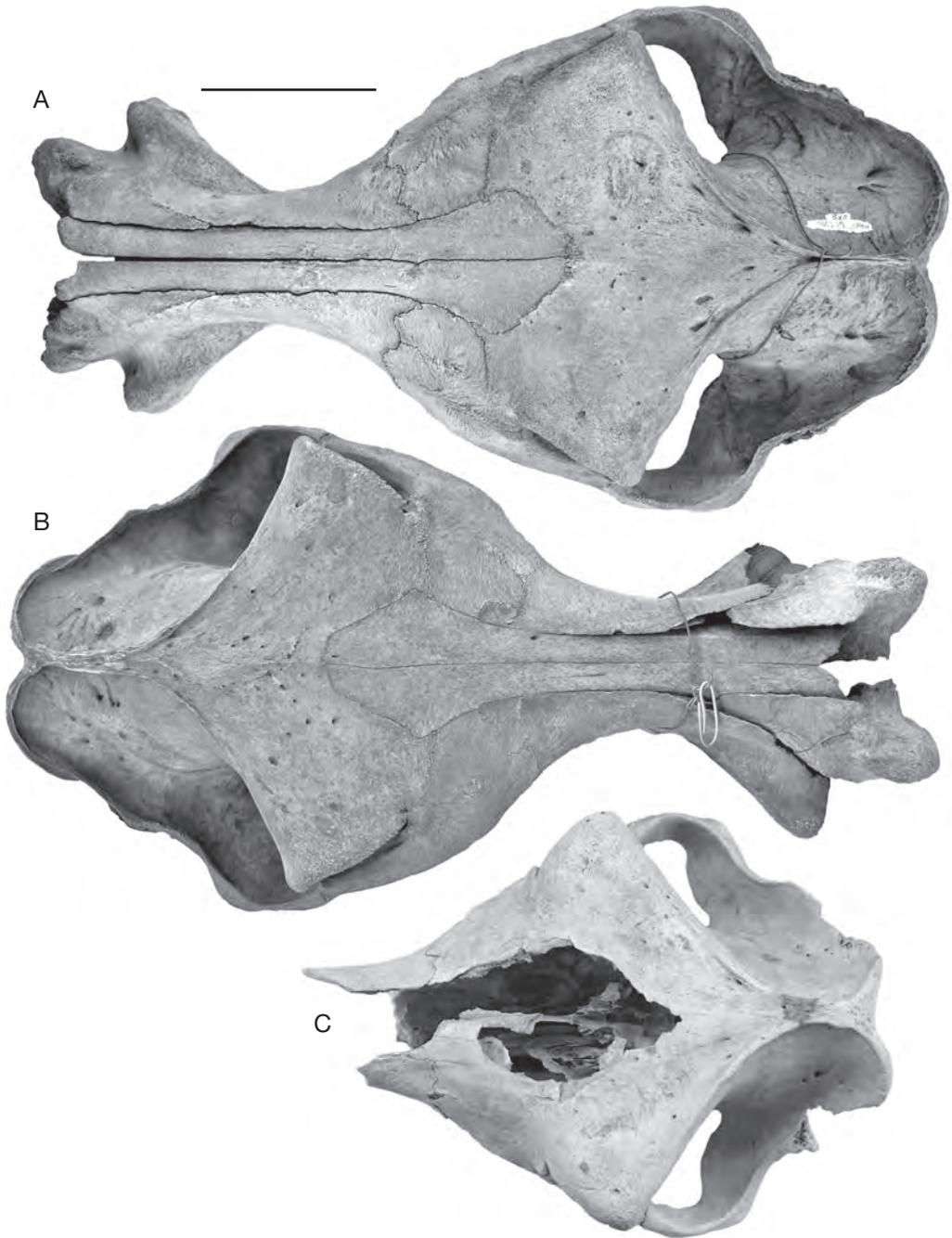


FIG. 7. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Gallieni) : crânes en vues dorsales : **A, B**, *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883 ; **A**, spécimen 2 (mâle, MHNT.PAL.2006.278) ; **B**, spécimen 6 (femelle, MHNT.PAL.2012.0.209.1) ; **C**, *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868, spécimen 7, dépourvu de rostre (sexe indéterminé, MHNT.PAL.2012.0.210). Échelle : 10 cm.

par un vaste sillon conduisant au *Foramen maxillare* (vers le canal infraorbitaire, *Canalis infraorbitalis*); à l'extrémité caudale de cette gouttière, la suture palatomaxillaire (*Sutura palatomaxillaris*, entre le tubercule maxillaire et la lame perpendiculaire de l'os palatin) est traversée d'arrière en avant par le foramen palatin caudal (*Foramen palatinum caudale*, vers le canal grand palatin, *Canalis palatinus major*) et le foramen sphéno-palatin (*Foramen sphenopalatinum*); d'autres orifices moins importants, les *Foramina alveolaria*, s'ouvrent directement sur le tubercule maxillaire. Le tubercule maxillaire, formé par l'os alvéolaire de la dernière molaire, évolue avec elle: lorsque la M³ n'a pas terminé son éruption, ce tubercule est dilaté et occupe le plancher rostral de la fosse ptérygopalatine (spécimens 6 et 7: *Hm* et *Hl*); à mesure que la dent sort de l'alvéole, il s'avance et s'étrécit tandis que la face continue de s'allonger (*Hm*: spécimens 4 et 2, puis 1 et 5); et si la M³ se décale encore plus vers l'avant, le tubercule maxillaire peut encore s'amincir caudalement et former une lame verticale (*Hm*: spécimen 3). La bulle lacrymale, mince paroi osseuse qui abrite un vaste diverticule du sinus maxillaire au-dessus de la tubérosité maxillaire, est fragile et le plus souvent cassée; elle n'est guère présente que dans le spécimen 5 (*Hm*).

En vue latérale, le crâne offre à la description les os occipital, pariétal, temporal et frontal.

La fosse temporale (*Fossa temporalis*) est courte, mais haute et profonde. Elle est très nettement circonscrite par le processus zygomatique et la ligne temporale (*Linea temporalis*) saillante de l'os frontal, la crête sagittale externe (*Crista sagittalis externa*), la crête nuchale (*Crista nuchae*, « crête lambdaïde »), haute et formant comme une collerette, la crête supramastoïdienne (*Crista supramastoïdea*, « crête temporale » et « processus supraméatique » de Barone [2010: 118]) et le processus frontal (de l'os zygomatique); celui-ci, bien développé (de 10 à 24 mm de hauteur), s'élève presque à la perpendiculaire de l'arc zygomatique. La limite rostro-médiale de la fosse temporale est formée par la crête orbitotemporale et dans son prolongement latéro-ventral, par la crête infratemporale (*Crista infratemporalis*, de l'aile de l'os basisphénoïde). Dans le fond de la fosse temporale, constitué essentiellement par la surface temporale

(*Facies temporalis*) de l'écaïlle temporale, la suture squameuse (*Sutura squamosa*, pariéto-temporale) est visible sur les spécimens 6 (*Hm*) et 7 (*Hl*), elle n'est plus visible (synostose) dans les cinq autres (*Hm*).

Le processus mastoïde (*Processus mastoïdeus*), qui correspond extérieurement à la partie pétreuse (*Pars petrosa*), incluse, de l'os temporal, est porté par le processus rétrotympanique (*Processus retrotympanicus*) et le processus occipital (*Processus occipitalis*) de l'écaïlle temporale (*Pars squamosa*): il est formé par le bord caudal de l'écaïlle temporale, comme chez les ruminants et les suinés (Barone 2010: 101); c'est un relief vertical épais, en saillie entre le processus rétroarticulaire et le condyle occipital.

Le bord caudal du crâne montre un profil concave, quasi vertical; formé essentiellement par la crête nuchale et la crête supramastoïdienne décrites ci-dessus, il s'étend de haut en bas, depuis la protubérance occipitale externe (*Protuberantia occipitalis externa*) jusqu'au processus mastoïde. Le condyle occipital déborde en arrière la face caudale du crâne.

Le condyle occipital (*Condylus occipitalis*), le processus paracondylaire (*Processus paracondylaris*, « paroccipital », « paramastoïde ») et le tubercule articulaire (*Tuberculum articulare*) de l'os temporal s'alignent dans un même plan subhorizontal. La direction du condyle occipital paraît plus inclinée ventro-caudalement chez *H. madagascariensis* (spécimens 1 à 6; Fig. 4A, B), plus horizontale chez *H. lemerlei* (spécimen 7: Fig. 4D). Le processus paracondylaire forme une saillie ventrale; il est cassé sur les spécimens 1 et 2, à droite et à gauche, et 4, à gauche (*Hm*).

Le méat acoustique externe (*Meatus acusticus externus*, qui appartient à la partie tympanique de l'os temporal) prend une direction transversale et quasi verticale, longé par une crête qui continue la crête vaginale. Le pore acoustique externe (*Porus acusticus externus*) est circulaire dans les spécimens 3, 4 et 5 (*Hm*), elliptique à grand diamètre vertical dans les spécimens 1, 2, 6 (*Hm*) et 7 (*Hl*); il s'ouvre très au-dessus de la fosse mandibulaire, en direction latéro-dorsale (30-40° sur l'horizontale), amenant l'oreille à la hauteur de l'œil (voir Orliac et al. 2013).

Le méat acoustique externe est encastré dans l'échancrure tympanique (*Incisura tympanica*). Celle-ci, de même direction, est encadrée par les

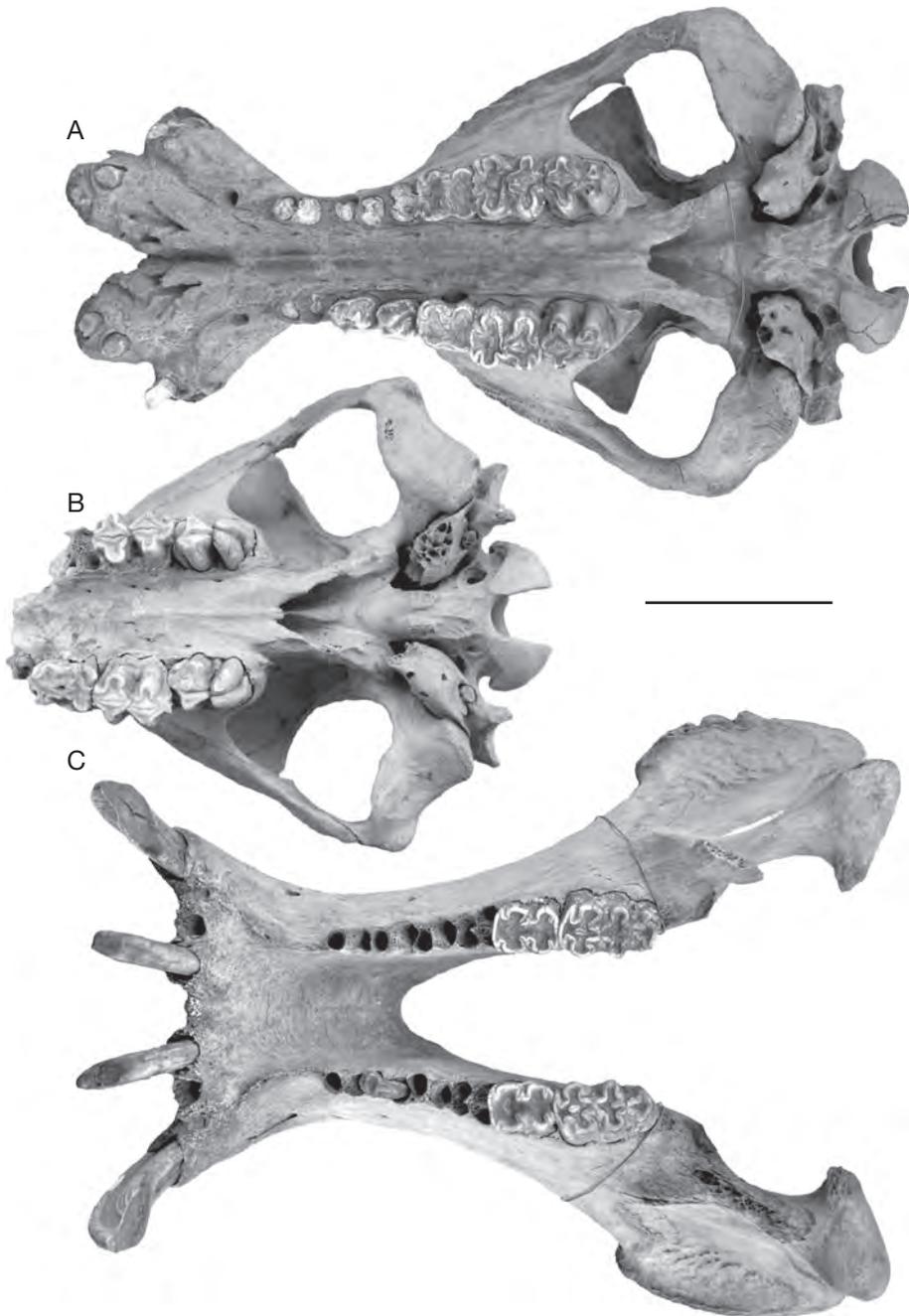


FIG. 8. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Galliéni) : crânes en vues palatines et mandibule en vue dorsale : **A, C**, *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883 ; **A**, spécimen 2 (mâle, MHNT. PAL.2006.278) ; **C**, spécimen 1 (mâle, MHNT.PAL.2006.279) ; **B**, *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868, spécimen 7, dépourvu de rostre (sexe indéterminé, MHNT.PAL.2012.0.210). Echelle : 10 cm.

processus de l'écaïlle temporale (base du processus zygomatique, processus rétroarticulaire, crête supramastoïdienne, processus mastoïde et processus rétrotympanique confondu avec la base du processus mastoïde) et la partie latérale de l'occipital (processus paracondylaïre); dans cet espace étroit, le méat acoustique externe est soudé, mais ses synostoses laissent apparaître (spécimens 1, 3, 6, 7) ou effacent presque complètement (spécimens 2, 4, 5) les limites osseuses (fissures tympanosquameuse et tympanomastoïdienne, *Fissura tympanosquamosa*, *F. tympanomastoïdea*), quel que soit le taxon considéré (*Hm* ou *Hl*).

Plus bas, l'échancrure tympanique se rétrécit encore entre le processus rétroarticulaire (*Processus retroarticularis*) et les processus rétrotympanique et jugulaire/paracondylaïre soudés; la partie tympanique s'y réduit à une mince crête transversale qui rejoint médialement la bulle tympanique (*Bulla tympanica*) et vient entourer partiellement le processus styloïde (gaine du processus styloïde, *Vagina processus styloïdei*, ou « crête vaginale »).

La limite ventrale de la bulle tympanique descend au niveau du condyle occipital, plus bas que le processus rétroarticulaire (spécimens 3, 5, 6 [*Hm*] et 7 [*Hl*], où elle est intacte) elle n'est dépassée que par le processus paracondylaïre.

La surface articulaire (*Facies articularis*) de l'os temporal est elliptique, elle comprend médio-caudalement la fosse mandibulaire (« cavité glénoïde ») concave, et latéro-crânialement le tubercule articulaire qui porte le point le plus latéral du crâne (zygion); elle se place sur un plan nettement dorsal à celui du palais. Le processus rétroarticulaire est bien développé et le foramen rétroarticulaire (*Foramen retroarticulare*) manque dans la fissure tympanosquameuse.

Aspect caudal ou nuchal (Figs 2B; 6)

La face nuchale du crâne s'inscrit dans un plan quasi vertical, concave (Figs 1B, 5). Elle dessine un triangle aux côtés et aux angles arrondis, ourlée par la protubérance occipitale externe et les très fortes crêtes nuchales (« lambdoïdes ») et supramastoïdiennes (« temporales ») droites et gauches, qui lui forment une limite continue. À la jonction entre la crête nuchale et la crête supramastoïdienne, une

lame verticale, comme une « crête mastoïdienne », se détache en direction du processus mastoïde puis du processus paracondylaïre. Le processus jugulaire (*Processus jugularis*) est assez peu développé; il se place au-dessus du bord ventral du condyle occipital dans sa partie latérale, mais sa partie médiale est prolongée vers le bas jusqu'au niveau du plan occlusal par le processus paracondylaïre sur environ 20 (*Hm*: spécimen 4) à 25 mm (*Hm*: spécimens 5, 6; *Hl*: spécimen 7), comme cela est noté pour *H. madagascariensis* par Guldberg (*in* Fovet *et al.* 2011: 67) et Stuenes (1989: 252).

Le processus occipital de l'écaïlle temporale s'étend à la face nuchale; les foramens mastoïdiens (*Foramina mastoïdea*), au nombre de deux ou trois, confluent parfois en une vaste fissure (*Hm*: spécimen 4) convertie en une véritable fontanelle (*Hl*: spécimen 7 et plans occipitaux isolés 9 et 10), se situent à la limite du processus occipital de l'écaïlle temporale et de l'écaïlle occipitale; ils font suite à de profonds sillons vasculaires qui convergent vers eux; le processus mastoïde (de la partie pétreuse de l'os temporal) forme là un fort relief latéro-caudal, débordé latéralement par le processus zygomatique de l'os temporal.

La vaste écaïlle occipitale (*Squama occipitalis*) est marquée par de puissants reliefs musculaires, surtout sur le spécimen 3 (*Hm*), et par la crête occipitale externe (*Crista occipitalis externa*), large et haute mais peu saillante (*Hm*: spécimens 2, 3, 4), étroite et plus proéminente (*Hm*: spécimens 1, 5, 6; *Hl*: spécimen 7). Selon Grandidier & Filhol (1894: 169), la « crête occipitale est assez courte et de forme ovale ».

Les condyles occipitaux, ovoïdes, volumineux, sont étirés latéro-dorsalement chez *H. madagascariensis* (spécimens 1 à 6), mais plus verticaux chez *H. lemerlei* (spécimen 7); ils sont plus volumineux dans le spécimen 3 (*Hm*: c. 34 mm) que dans les autres (c. 28, et même 25 mm pour le spécimen 7: *Hl*). Leur bord ventral se place dans un plan situé au-dessous de celui de la fosse mandibulaire. Le grand trou occipital (*Foramen magnum*) s'ouvre ventro-caudalement; il est plus étroit chez *H. lemerlei* (spécimen 7). Le bord dorsal du foramen magnum est mince, en arcade dans les spécimens 1, 2, 4 (*Hm*) et 7 (*Hl*), et en arc brisé dans les spécimens 3, 5,

6 (*Hm*) [selon Grandidier & Filhol (1894: 168), «le trou occipital, très large, est disposé en forme de cœur dans sa partie supérieure»]; il est parfois marqué par une aspérité, le tubercule nuchal (*Tuberculum nuchale*), qui s'étend variablement sur l'écaïlle en une zone rugueuse (*Hm*: spécimen 3; *Hl*: spécimen 7). Le bord ventral du foramen magnum est plus épais, horizontal et légèrement concave dorsalement.

Aspect dorsal (frontal) (Figs 1; 7)

En vue dorsale, l'ensemble crânio-facial a la silhouette cintrée d'un sablier ou d'une caisse de violon: le crâne est large, la région moyenne de la face, étroite et son extrémité rostrale, élargie. Sur trois têtes d'*H. madagascariensis* (spécimens 1, 3 et 6) les sutures sont bien visibles, alors que sur quatre (*Hm*: spécimens 2, 4, 5; *Hl*: spécimen 7), la plupart ont disparu, remplacées par des synostoses.

La région de la face. Elle montre les os zygomatiques, lacrymaux, nasaux, incisifs («prémaxillaires») et les maxillaires, droits et gauches.

La région dorsale du nez (*Regio dorsalis nasi*, le «chanfrein»), étroite dans sa partie moyenne, est arrondie et lisse. L'os nasal (*Os nasale*) est allongé; sur les deux tiers de la longueur, le long de l'os incisif ($\leq 1/3$) et du maxillaire ($\geq 1/3$), ses bords sont presque parallèles; les sutures nasoincisive (*Sutura nasoincisiva*) et nasomaxillaire (*S. nasomaxillaris*), du type en écaïlle, sont rectilignes; l'os nasal s'élargit caudalement, au contact des os lacrymal et frontal ($\leq 1/3$), dans l'angle médial de l'œil (*Angulus medialis oculi*); il se termine au niveau de la ligne interorbitaire moyenne. La suture frontonasale (*Sutura frontonasale*), de type denté, légèrement arquée en une «courbe surbaissée» comme la décrivent Grandidier & Filhol (1894: 158), prend une direction générale oblique, médiale et caudale (*Hm*: spécimens 1, 2, 4 et 6). Selon Stuenes (1989: 247, 253), sa forme est plus variable chez *H. lemerlei* que chez *H. madagascariensis*; la suture frontonasale est synostosée dans les spécimens 4 et 5 (*Hm*). Chez *H. madagascariensis*, l'extrémité rostrale de l'os présente soit deux pointes, l'une médiale et l'autre latérale (spécimen 4), soit seulement la pointe latérale (spécimens 1, 3 et 6).

L'os lacrymal (*Os lacrimale*). Il forme un quadrilatère irrégulier, étiré du chanfrein à l'orbite, interposé variablement (d'un spécimen à l'autre ou d'un côté à l'autre) entre l'os frontal et le maxillaire et entre les os nasal et zygomatique. Ses bords frontal et zygomatique convergent vers l'angle médial de l'œil, où ils forment le bord rostral de l'orbite, pourvu de deux échancrures superposées, l'échancrure infratrochléaire, *Incisura infratrochlearis*, plus importante et dorsale, et une «échancrure lacrymo-zygomatique», ventrale. Il a tendance à se souder aux os adjacents: la suture lacrymozygomatique (*Sutura lacrymozygomatica*) disparaît (synostose) dans l'ensemble des spécimens; elle a tendance à former une crête parallèle à la crête faciale, entre les processus lacrymaux caudal (*Processus lacrimalis caudalis*) et rostral (*P. l. rostralis*); cette crête est la plus forte chez *H. madagascariensis* (spécimens 2, 4 et 5), alors qu'elle n'est presque pas marquée chez *H. lemerlei* (spécimen 7). C'est elle qui détermine l'échancrure ventrale du bord orbitaire rostral; les sutures lacrymomaxillaire (*Sutura lacrimomaxillaris*) et nasolacrymale (*S. nasolacrimalis*) sont synostosées sur les spécimens 4, 5 (*Hm*) et 7 (*Hl*). La longueur de la suture nasolacrymale varie de 16 à 31 mm. Chez *H. madagascariensis*, elle représente environ $1/6$ de la longueur de l'os nasal (Stuenes 1989: 253), soit 30 mm sur le spécimen 2, mais peut être plus courte (spécimens 1 et 6, où existe un os sutural); selon Forsyth Major (1902: 195) un processus de l'os frontal ou des os suturaires (*Ossa suturarum*) s'interposent parfois entre les os nasal et lacrymal, «disposition connue chez l'hippopotame fossile *Hexaprotodon sivalensis* et l'hippopotame nain actuel *Choeropsis liberiensis*». La suture disparaît aussi lorsqu'une synostose intervient (spécimens 4 et 5). Cette région présente donc une grande variabilité (Grandidier & Filhol 1894: 164-166); la suture frontolacrymale (*Sutura frontolacrimalis*) est entièrement libre sur le spécimen 6 (*Hm*: parties faciale et orbitaire), synostosée sur la moitié caudale de sa partie faciale sur les spécimens 1 et 2 (*Hm*), synostosée sur toute la longueur de la partie faciale sur le spécimen 7 (*Hl*) et entièrement synostosée (parties faciale et orbitaire) sur les spécimens 3, 4 et 5 (*Hm*).

Un os sutural (« os intermédiaire », « wormien » ou « surnuméraire ») est présent sur le spécimen 6 (le plus jeune ; *Hm*), de chaque côté, aux dépens de l'os lacrymal, interposé entre les os lacrymal et nasal et le maxillaire, ainsi que le mentionnent Grandidier & Filhol (1894: 160-164), Forsyth Major (1902: 195) et Stuenes (1989: 247, 254, figs. 2, 12), dans les deux espèces. Le processus lacrymal caudal forme un fort tubercule au-dessous (et non au-dessus) de la vaste incisure infratrochléaire, qui est traversée par la suture frontolacrymale (cette échancrure est ainsi formée par les deux os, lacrymal et frontal, adjacents). Le processus lacrymal rostral forme une surface rugueuse aux limites imprécises, à mi-longueur de la suture lacrymozygomatique, il manque sur le spécimen 7 (*Hl*).

En vue dorsale, la striction faciale est dessinée, en arrière (et plus dorsalement) par le prolongement rostral de la crête faciale, qui forme une ligne courbe rostralement au tubercule facial, et en avant (et plus ventralement), par le bord latéral quasi rectiligne du processus alvéolaire de la canine, qui semble couper cette ligne courbe. Le rétrécissement facial est bref.

L'élargissement rostral de la face est déterminé par les alvéoles (*Alveoli dentales*) des puissantes canines et incisives. Le processus alvéolaire (*Processus alveolaris*) des os incisifs droit et gauche forme, de part et d'autre du plan médian, deux fortes tubérosités divergentes rostro-latéralement, ménageant entre elles une large fissure interincisive (*Fissura interincisiva*). La fissure interincisive est occupée en son milieu par l'épine nasale rostrale (*Spina nasalis anterior s. rostralis*: Feneis 1982), formée par la synostose des processus palatins (*Processus palatinus*) des os incisifs droit et gauche (*Hm*: spécimens 1, 3, 4, 5). Cette partie manque dans les spécimens 2 et 6 (*Hm*): il en résulte la mise en continuité de la fissure interincisive et du canal interincisif (*Canalis interincisivus*) dans le spécimen 2. Stuenes (1989: 245, 251, fig. 9) a signalé et illustré cette échancrure dans les sujets imparfaitement préservés des deux espèces; le défaut de synostose des os incisifs et leur désolidarisation causent la perte de l'épine nasale rostrale (*Hm*: spécimen 6).

La région du crâne montre, en avant, la région frontale et en arrière, la région pariéto-temporale.

La région frontale (*Regio frontalis*), formée par la surface externe (*Facies externa*) des deux écailles frontales (*Squama frontalis*) droite et gauche, est large, plane, subconcaue, limitée latéralement par le bord supraorbitaire et en arrière par le bord caudal de l'orbite et la ligne temporale. Elle peut présenter une petite crête interfrontale médiane (*Hm*: spécimens 1 à 5) étendue de la ligne interorbitaire à la limite fronto-nasale; cette crête interfrontale est signalée par Stuenes (1989: 253) et par Guldberg (*in* Fovet *et al.* 2011: 66) chez *H. madagascariensis*, où elle peut rejoindre la crête sagittale externe. Le canal supraorbitaire (*Canalis supraorbitalis*) est absent, remplacé par de multiples pertuis osseux supraorbitaires. Le sillon supraorbitaire (*Sulcus supraorbitalis*) n'est de ce fait pas marqué, ou à peine. Les lignes temporales, saillantes, se rejoignent très caudalement en formant un angle aigu dans la crête sagittale externe. Milne Edwards (1868: 1166) décrit ainsi cette région: « l'angle de la voûte qui recouvre l'orbite est aigu, et la partie moyenne du crâne forme un losange assez régulier ».

La fosse temporale est ample, assez courte mais très large: c'est au niveau des tubercules articulaires des deux os temporaux que le crâne atteint sa largeur maximale (largeur bizygomatique). La crête sagittale externe, plus ou moins large et saillante, est rectiligne dans la plupart des spécimens mais convexe dans le spécimen 1 (*Hm*); ses dimensions sont variables: entre 30 et 60 mm de longueur, 4 et 15 mm de largeur, 10 et 20 mm de hauteur; elle est la plus longue dans les spécimens 4 et 5 (*Hm*) et la plus courte dans le spécimen 7 (*Hl*), où elle est aussi la plus large et la plus basse. Selon Grandidier & Filhol (1894: 168), la crête sagittale externe est courte et bien détachée. Elle peut être parcourue par un sillon, probable rémanence de la suture sagittale (*Sutura sagittalis*, interpariétale).

La boîte crânienne paraît resserrée à la jonction entre les fosses ptérygopalatine et temporale: cette « striction postorbitaire » est marquée dans le spécimen 3 (*Hm*), la boîte crânienne s'élargissant brusquement en arrière, alors qu'elle l'est plus modérément dans le spécimen 1 (*Hm*), avec une section transversale arrondie. Elle reste plus large que la zone rétrécie de la face: ce caractère est ainsi remarqué, tant chez *H. madagascariensis* par

Guldberg (*in* Fovet *et al.* 2011: 65, 67) que chez *H. lemerlei* par Grandidier & Filhol (1894: 168) et Stuenes (1989: 247), alors que chez les hippopotames actuels, les deux zones ont sensiblement la même largeur (*C. liberiensis*) ou dans un rapport inversé (*H. amphibius*).

Aspect rostral

L'ouverture osseuse du nez (*Apertura nasi ossea*) est arrondie, elle forme une ellipse verticale presque circulaire. Chez *H. madagascariensis*, elle est délimitée par les os nasaux, qui ménagent entre eux une échancrure internasale plus (spécimens 1, 3, 6) ou moins (spécimens 4, 5) profonde, et les os incisifs; l'échancrure nasoincisive (*Incisura nasoincisiva*) est peu marquée. De chaque côté, le corps de l'os incisif est dilaté au niveau du processus alvéolaire, formant une sorte de bulbe en avant de la fosse canine, qui soutient le vaste muffle de l'animal; une échancrure vasculo-nerveuse traverse la partie dorsale de ce « tubercule incisif », en direction rostro-médiale: elle est d'autant moins profonde qu'elle est plus large (5-10 mm de largeur). Dans le plan médian, la fissure interincisive, large, et l'épine nasale rostrale, mince, forment le plancher de l'ouverture nasale.

Aspect ventral, ou basilaire (Figs 2A; 8A, C)

On retrouve les caractéristiques générales de l'aspect dorsal: grande largeur de la région crânienne, en raison du développement latéral des fosses temporales, rétrécissement de la région maxillo-nasale moyenne, « bosses canines » et « bosses incisives ».

À la limite entre le crâne et la face, l'arc zygomatic s'écarte caudalement en direction du tubercule articulaire de l'écaïlle temporale. Il est nettement plus haut et plus épais dans le spécimen 3 (*Hm*) et c'est dans les spécimens 6 (*Hm*) et 7 (*Hl*) qu'il est le plus bas et le plus mince.

Le palais osseux (*Palatum osseum*) est trois fois plus long que la base du crâne. Il est long et étroit, enserré entre les arcs dentaires jugaux qui dessinent deux lignes sigmoïdes quasi rectilignes et parallèles. – La région gutturale du palais osseux est reportée très loin en arrière, ce qui est un caractère adaptatif à la vie amphibie (Hildebrand & Goslow 2001: 513). La choane (*Choana*) dessine un triangle largement ouvert caudalement, limité latéralement par la lame

ptérygopalatine. Le bord caudal du palais osseux est marqué par l'épine nasale caudale (*Spina nasalis caudalis*), sauf dans les spécimens 1 et 4 (*Hm*), où elle manque; il se situe en arrière du bord distal de M³. Les crêtes ptérygopalatines droite et gauche (formées par le processus ptérygoïde de l'os basisphénoïde, l'os ptérygoïde et la lame perpendiculaire de l'os palatin, tous synostosés), décrivent un V, plus (*Hm*: spécimens 5 et 6) ou moins (spécimens 3 [*Hm*] et 7 [*Hl*]) ouvert caudalement; elles se terminent au trou déchiré.

Entre l'os ptérygoïde (médial), la lame ptérygoïdienne du sphénoïde (latérale), et le processus pyramidal (*Processus pyramidalis*) de la lame perpendiculaire de l'os palatin (rostral), se dégage une fosse ptérygoïdienne (*Fossa pterygoidea*) peu profonde, ouverte en arrière sur la fosse infratemporale (*Fossa infratemporalis*). Lorsqu'il n'est pas cassé (*Hm*: spécimens 2 et 5), le crochet ptérygoïdien (*Hamulus pterygoideus*) est puissant.

– La partie faciale du palais osseux est longue, étroite entre les arcades jugales, mais très large à la hauteur des dents canines, où elle est légèrement concave. Elle présente de nombreux petits orifices vasculaires tout au long du bord lingual de l'arc dentaire. Les os qui constituent le palais ont tendance à se souder, mais la suture palatine transverse (*Sutura palatina transversa*) et la suture palatomaxillaire subsistent dans les spécimens 3, 5, 6 (*Hm*) et 7 (*Hl*).

La fissure interincisive est large; elle s'interpose entre les processus alvéolaires écartés des os incisifs. Chez *H. madagascariensis*, elle est occupée en son milieu par l'épine nasale rostrale formée par la synostose des processus palatins des os incisifs droit et gauche (spécimens 1, 3, 4 et 5). Cette partie manque dans d'autres sujets de la même espèce (spécimens 2 et 6): il en résulte la mise en continuité de la fissure interincisive et du canal interincisif. Selon cette observation, l'incisive perdue chez les hippopotames tétraprotodontes (*Hippopotamus*) pourrait être l'incisive mésiale (I¹). Gratiolet (1867: 188-190) et Milne Edwards & Milne Edwards (1868 à 1875: t I, 49, 50; t II, pl. 3) avaient déjà souligné et illustré l'écartement des os incisifs et leur séparation par une fissure médiane chez les hippopotames actuels, « considérable » chez *H. amphibius*, moindre chez *C. liberiensis*. Le canal interincisif, lorsqu'il

est individualisé, dessine une fente allongée de 12 à 21 mm. Selon Stuenes (1989: 245, 251), il s'agit d'une « *elliptical aperture, about 10-20 mm* » chez *H. lemerlei*, et d'une « *elongated aperture* » chez *H. madagascariensis*.

La suture palatine médiane (*Sutura palatina mediana*) est libre dans les spécimens 6 (*Hm*) et 7 (*Hl*), mais entièrement synostosée dans les spécimens 1 à 5 (*Hm*); elle s'étend de l'épine nasale rostrale (ou de l'extrémité caudale du canal interincisif confondu dans la fissure interincisive) à l'épine nasale caudale; elle forme une petite crête médiane dans le tiers moyen du palais dur. La suture palatine transverse marque le tiers caudal de la partie palatine; elle est libre chez *H. lemerlei* et variable chez *H. madagascariensis* (libre dans le spécimen 6, en voie de synostose dans les spécimens 3 et 5, et synostosée dans les spécimens 1, 2 et 4). Il en est de même pour la suture maxilloincisive: libre dans le spécimen 6, en voie de synostose dans le spécimen 3, et synostosée dans les spécimens 1, 2, 4 et 5.

Le foramen grand palatin (*Foramen palatinum majus*) est absent dans sa situation caudale, habituelle chez les autres mammifères, mais une série de foramens petits palatins (*Foramina palatina minora*) longe le bord alvéolaire lingual du maxillaire; elle se termine par un ou deux orifices, très en avant à hauteur des canines, juste en arrière de la suture maxilloincisive: ces orifices vasculo-nerveux sont plus grands, irréguliers, anfractueux; ils s'ouvrent en direction rostrale et latérale, caudo-latéralement à la fissure palatine. Ce sont les « foramens incisifs » de Gulberg (*in Fovet et al. 2010: 67*), ils représentent le foramen grand palatin, reporté très en avant sur le palais osseux.

Chez *H. madagascariensis*, les fissures palatines (*Fissura palatina*) droite et gauche, oblongues (11-14 mm × 6-9 mm) et profondes (spécimens 1 à 5), sont séparées par les processus palatins des os incisifs.

En vue ventrale, le rétrécissement facial est annoncé, en arrière par le prolongement rostral de la crête faciale, et en avant par le bord latéral du processus alvéolaire de la canine; il répond à la partie moyenne du maxillaire, entre et P² et P⁴.

La base du crâne présente, d'arrière en avant et sur une distance très courte, comme télescopés, les os (basi)occipital, temporal, basisphénoïde et

présphénoïde. La synchondrose intersphénoïdale (*Synchondrosis intersphenoidalis*) est encore apparente sur les spécimens 6 (*Hm*) et 7 (*Hl*), la synchondrose sphénooccipitale (*Synchondrosis sphenoccipitalis*) est synostosée dans l'ensemble des sujets. Le bord caudal de la fosse mandibulaire se place en avant de l'extrémité caudale de la bulle tympanique, elle-même en avant de l'extrémité rostrale du condyle occipital.

La partie basilaire de l'os occipital (*Pars basilaris*, basioccipital) est brève, soudée au corps (*Corpus*) de l'os basisphénoïde à la hauteur des tubercules musculaires (*Tuberculum musculare*) relativement peu saillants.

Les condyles occipitaux sont plus larges dans leur partie dorsale; ils encadrent le foramen magnum dont le bord ventral dessine une échancrure à concavité caudale. La fosse condylaire ventrale (*Fossa condylaris ventralis*) est courte, percée par le canal du nerf hypoglosse (*Canalis nervi hypoglossi*) situé plus en avant chez les spécimens 2, 4 (*Hm*) et 7 (*Hl*), dirigé plus ventralement chez les spécimens 2 et 3 (*Hm*). Guldberg (*in Fovet et al. 2011: 67*) le désigne par erreur sous le nom de « foramen condylaire antérieur ». Latéralement et à l'avant de la fosse condylaire, s'étend le processus jugulaire qui porte le processus paracondylaire; dans nos spécimens, ils sont les plus rostraux (en avant du bord crânial des condyles occipitaux) dans les spécimens 4 et 6 (*Hm*), et les plus caudaux (au bord crânial des condyles) dans les autres. Selon Stuenes (1989: 246), ce processus traverse chez *H. lemerlei* « the anterior part of the condyles in some specimens, whereas in other specimens it has a more anterior course and traverses the basioccipital »; elle n'en dit rien chez *H. madagascariensis*.

Immédiatement en avant du canal de l'hypoglosse, le foramen jugulaire (*Foramen jugulare*) forme une fissure dirigée rostro-médialement, plus transversale chez *H. madagascariensis* (spécimens 1 à 6), plus longitudinale chez *H. lemerlei* (spécimen 7), en liaison avec une direction différente de la bulle tympanique (voir ci-dessous). Le trou jugulaire, la fissure pétrooccipitale (*Fissura petrooccipitalis*) et le trou déchiré (*Foramen lacerum*, délimité par les incisures ovale, épineuse et carotidienne de l'aile de l'os basisphénoïde et la partie tympanique de l'os

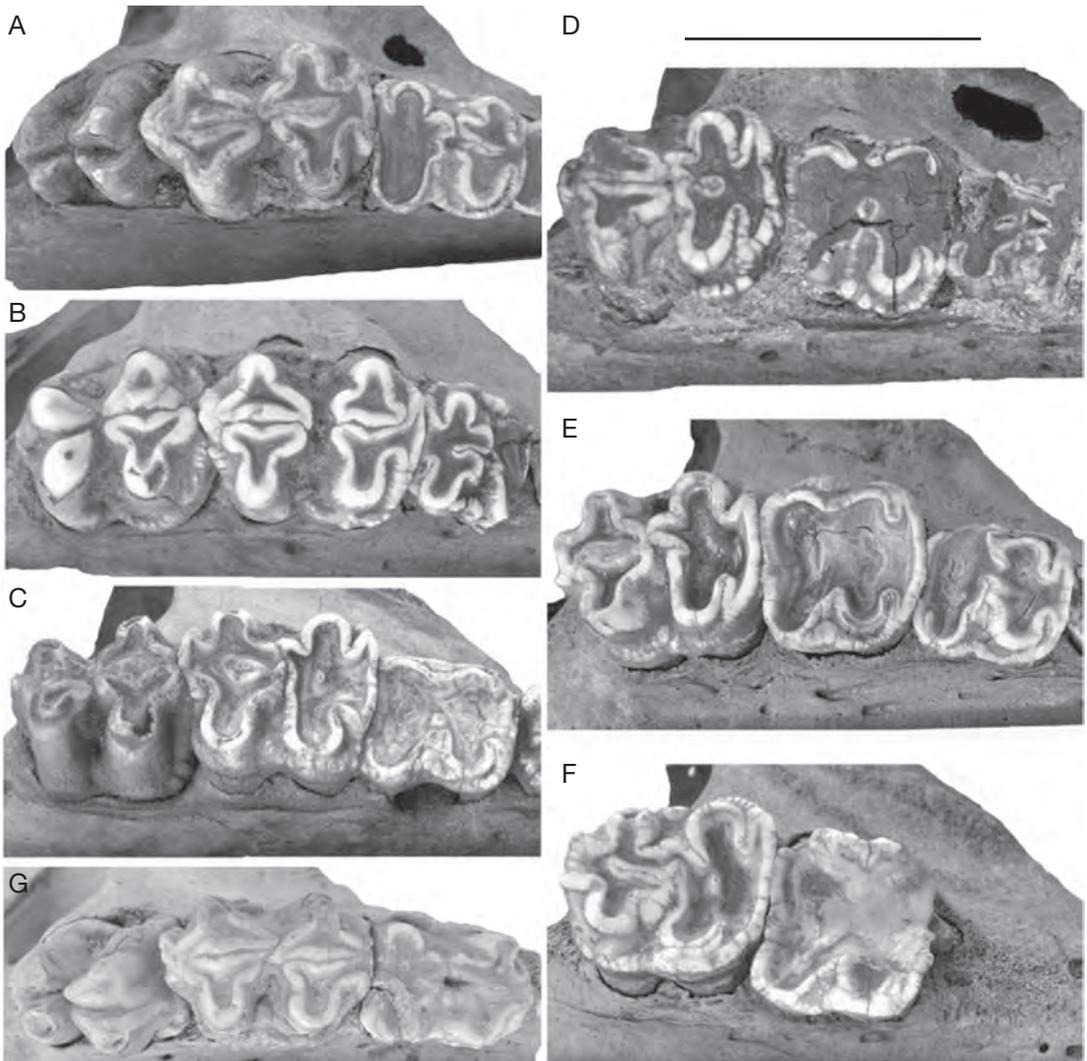


Fig. 9. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Galliéni). Usure des molaires supérieures droites, en vue occlusale. **A-F**, *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883 ; **A**, spécimen 6 (femelle, MHNT.PAL.2012.0.209.1) ; **B**, spécimen 4 (femelle, MHNT.PAL.2012.0.207.1) ; **C**, «spécimen 2» (mâle, MHNT.PAL.2006.278) ; **D**, spécimen 1 (mâle, MHNT.PAL.2006.280) ; **E**, spécimen 3 (femelle, MHNT MAM 2002 109-1) ; **F**, spécimen 5 (femelle, MHNT.PAL.2012.0.208.1). Les séries illustrées de A à F sont classées par usure croissante. **G**, *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868, spécimen 7, dépourvu de rostre (sexe indéterminé, MHNT.PAL.2012.0.210). L'usure est à peine plus prononcée que sur le spécimen 6 (**A**). Échelle : 5 cm.

temporal) encadrent caudalement, médialement et rostralement la bulle tympanique («hiatus occipito-sphénotemporal» ; Barone 2010: 105).

La partie tympanique (*Pars tympanica*) de l'os temporal est relativement peu développée, la bulle tympanique étant plus petite que le con-

dyle occipital : chez *H. madagascariensis*, la bulle est arrondie (spécimens 1 et 6) ou comprimée dans le sens rostro-caudal et étirée latéralement (spécimens 2, 3, 4 et 5) ; chez *H. lemerlei*, sa partie médiale prend une direction plus rostrale (spécimen 7) : elle se termine par une pointe triangulaire

d'environ 12-15 mm de hauteur et de direction rostro-ventrale, intacte sur le seul spécimen 7, correspondant au processus musculaire (*Processus muscularis*). Latéralement, la bulle tympanique se continue par une lame osseuse, la gaine du processus styloïde (« crête vaginale »); celle-ci débute en avant du processus styloïde (*Processus styloideus*), réduit, et du foramen stylomastoïdien (*Foramen stylomastoideum*), puis s'enfonce dans l'incisure tympanique, où on peut la suivre, dans les spécimens 2, 3, 5, 6 (*Hm*) et 7 (*Hl*), longeant latéralement le méat acoustique externe; chez *H. madagascariensis*, la crête vaginale disparaît pratiquement dans l'incisure tympanique réduite à une étroite fente dans les spécimens 1 et 4, cependant qu'elle est totalement synostosée dans l'incisure tympanique dans les spécimens 2 à 5. La fissure tympanomastoïdienne (« sillon tympanohyoïdien ») s'étend à la partie caudo-latérale et ventrale de la bulle tympanique: elle contient le processus styloïde et le foramen stylomastoïdien. La fissure tympanosquameuse, synostosée, est marquée dans les spécimens 2, 3, 5, 6 (*Hm*) et 7 (*Hl*); le foramen rétroarticulaire est absent dans l'ensemble des spécimens.

La base du processus zygomatique de l'os temporal porte, en avant du fort processus rétroarticulaire, la surface articulaire pour la mandibule: tubercule articulaire et fosse mandibulaire en ellipse à grand diamètre de direction rostro-latérale. Stuenes (1989: 245, 252) la décrit comme « short and stout [...] diagonal depression » chez *H. lemerlei*, « comparatively longer » et « more shallow » chez *H. madagascariensis*. Chez ce dernier, Guldberg (*in Fovet et al.* 2011: 68) la dit aussi « très peu profonde, concave en direction oblique d'arrière en avant et médio-latéralement »...

Latéralement à la surface articulaire, l'arc zygomatique s'infléchit rostro-médialement à 90°; cette inflexion marque le point le plus large du crâne, dans un plan qui passe en avant du trou déchiré (« du foramen ovale »; Guldberg *in Fovet et al.* 2011: 66).

La fosse infratemporelle, espace mal délimité situé entre la crête infratemporelle, les processus ptérygoïde et pyramidal, et la bulle tympanique, est peu profonde.

MANDIBULE

Hippopotamus madagascariensis: six spécimens, correspondant aux crânes 1, 2, 4, 5 et 6 et au spécimen 3 non associé au crâne du même numéro; spécimens 8 [segment jugal de mandibule droite ne coïncidant avec aucun crâne] et 17 fragments isolés non significatifs (Figs 3, 5C, 8C; Tableau 3).

Aucun spécimen de l'échantillon étudié n'est attribué à *H. lemerlei*.

Les deux mandibules (*Mandibula*), droite et gauche, sont soudées dans le plan médian au niveau d'une synostose intermandibulaire (*Synostosis intermandibularis*) particulièrement forte et planiforme à sa face ventrale. Elles forment un os volumineux, plus large que le crâne au niveau des angles, fortement rétréci à la hauteur des 2^e et 3^e prémolaires, en arrière des alvéoles des canines (« constriction post-canine »); la largeur des mandibules au niveau des canines est légèrement inférieure à leur largeur au niveau des troisièmes molaires.

Le corps de la mandibule forme avec sa branche un angle d'environ 90°.

Corps de la mandibule (Figs 3; 5D)

Le corps de la mandibule (*Corpus mandibulae*) est relativement haut. Selon Stuenes (1989: 248, 254), le corps est élancé chez *H. lemerlei*, plus compact et robuste chez *H. madagascariensis*. En vue occlusale, les arcs dentaires (*Arcus dentalis*), incisif d'une part, jugaux de l'autre, sont rectilignes, le premier perpendiculaire aux deux autres; ceux-ci sont sensiblement parallèles entre eux et leur écartement à peine inférieur à celui des arcs jugaux supérieurs correspondants.

La partie incisive (*Pars incisiva*), aplatie sur ses faces linguale et vestibulaire et élargie en pelle, se projette vers l'avant. Selon Stuenes (1989: 248, 254), la région rostro-ventrale de la « symphyse » est plane (« fairly flat ») chez *H. lemerlei* et relevée (« directed distinctively upwards ») chez *H. madagascariensis*. Elle porte de chaque côté les dents labiales, qui sont disposées en éventail: deux incisives obliques en avant et une défense (la canine), quasi verticale; l'os alvéolaire est criblé de multiples trous vasculaires (*Canales alveolares*). L'arc alvéolaire (*Arcus alveolaris*) est disposé de sorte que l'alvéole de la canine s'ouvre en avant des alvéoles incisives: le bord distal de

l'alvéole de la canine se situe en avant de la droite joignant le bord distal des incisives (spécimens 1 à 4) ou sensiblement au même niveau (spécimens 5 et 6); le bord latéral de l'alvéole de la canine est plus mince dans les spécimens 3, 5 et 6, plus épais dans les spécimens 1, 2 et 4. Stuenes (1989: 254) note que le bord de l'alvéole de la canine est mince chez *H. madagascariensis*, alors qu'il forme « a small platform on the anterior and lateral sides of the canine » chez *H. lemerlei*.

Distalement à la canine, sur une distance équivalant à sa hauteur, s'étend un espace interdentaire ou diastème, le bord interalvéolaire (*Margo interalveolaris*), occupé par une crête plus ou moins élevée et aiguë; sur les spécimens 2, 6 et 8, on note la présence de l'alvéole de P₁ très réduit, surplombant celui de la canine; sur les spécimens 4 et 5, l'emplacement de P₁ (ou de D₁) est marqué, le long de cette crête, par un épaississement rugueux. Au-dessous de cet espace et du processus alvéolaire incisif, s'ouvrent une dizaine de trous mentonniers (*Foramina mentalia*), orifices vasculo-nerveux de calibres variés, le plus caudal se situant à la hauteur de P₂ ou de P₃. Selon Guldberg (*in Fovet et al.* 2011: 68), ils sont au nombre de trois au-dessus des alvéoles des incisives, augmentés de un à plusieurs au niveau de l'alvéole de la canine. La synostose intermandibulaire, très inclinée vers l'horizontale, est longue; elle se prolonge jusqu'au niveau de P₃ (spécimens 2, 3, 4) ou de la limite entre P₂ et P₃ (spécimens 1, 5, 6). Sa longueur est légèrement inférieure à la largeur entre les bords mésiaux des alvéoles canines. Pour Guldberg (*in Fovet et al.* 2011: 68), ces valeurs sont à peu près égales.

La partie molaire (*Pars molaris*), buccale ou jugale, porte les prémolaires et les molaires: en vue occlusale, le bord alvéolaire (*Margo alveolaris*) est quasi rectiligne, très légèrement sigmoïde; la partie prémolaire est plus courte que la partie molaire: la longueur P₂-P₄ représente environ $\frac{2}{3}$ de la longueur M₁-M₃. Le bord ventral (*Margo ventralis*) du corps s'évase largement en arrière pour former là une très ample échancrure des vaisseaux faciaux (*Incisura vasorum facialis*), avant de rejoindre l'angle de la mandibule (*Angulus mandibulae*), qui appartient à la branche. La hauteur du corps de la mandibule augmente dans le sens mésio-distal.

Branche de la mandibule (Figs 3; 5C; 8C)

La branche de la mandibule (*Ramus mandibulae*) est très puissante et arquée. Elle se développe peu en direction dorsale (ce qui permet une très large ouverture de la bouche) mais son épais processus angulaire (*Processus angularis*) se projette largement au-dessous du bord ventral du corps tout en s'étalant latéralement. Selon Stuenes (1989: 248, 254), chez *H. lemerlei*, cet écartement latéral est moindre dans le « morphe à museau gracile » – qui serait celui des femelles –, que dans le morphe à museau robuste – les supposés mâles; chez *H. madagascariensis*, il est moindre chez les jeunes et le plus important dans la plupart des spécimens, plus âgés: de ce point de vue, nos spécimens s'apparenteraient soit au « morphe robuste » d'*H. lemerlei*, soit à *H. madagascariensis* (sub)adulte. Le bord rostral du processus angulaire se place au niveau du bord distal de M₃ et en avant du processus coronoïde (Fig. 8C). Toujours selon Stuenes (1989: 256, fig. 16), le processus angulaire se place en arrière du processus coronoïde chez *H. lemerlei*, au même niveau ou en avant chez *H. madagascariensis*. Du fait de cette forte expansion latéro-ventrale du processus angulaire, l'incisure vasculaire est particulièrement vaste.

La fosse massétérique (*Fossa masseterica*) est large, arrondie, concave, très nettement délimitée par une forte crête parallèle au bord caudal de la mandibule et parcourue en périphérie par des reliefs musculaires rayonnants à l'arrière et en bas, en arc de cercle en avant. Cette crête est décrite comme étant faible par Guldberg (*in Fovet et al.* 2011: 69).

Ces caractères contribuent très fortement à la physionomie si particulière des hippopotamidés: une gueule qui s'ouvre très largement, montrant des dents puissantes, et une mâchoire inférieure massive, très bombée.

Le processus coronoïde (*Processus coronoideus*), haut, triangulaire, relativement mince, dessine une pointe recourbée dorso-caudalement et se place dans un plan sagittal (spécimen 5) ou ouvert rostro-latéralement, l'échancrure mandibulaire (*Incisura mandibulae*) lui formant une sorte de contrefort (spécimen 1). Il est nettement plus haut que le processus condyalaire (*Processus condylaris*). Selon

Stuenes (1989: 248), chez *H. lemerlei* le processus condyloïde est sensiblement de même hauteur que le processus coronoïde dans le morphe à mufle robuste, mais plus bas dans le morphe à mufle gracile; chez *H. madagascariensis*, le processus coronoïde est plus élevé et plus courbe que le processus condyloïde: de ce point de vue, nos spécimens ressemblent soit au « morphe gracile » d'*H. lemerlei*, soit à *H. madagascariensis*. L'échancrure mandibulaire est longue et régulièrement arquée. Le col (*Collum mandibulae*), conique et fort, n'est pas marqué; la tête (*Caput mandibulae*), convexe, dessine un triangle rectangle aux angles émoussés en aspect dorsal, l'angle médial étant le plus aigu.

À la face médiale de la branche, la fosse ptérygoïdienne (*Fossa pterygoidea*) est large mais peu profonde, voire sub-convexe (en raison de l'évasement latéral de la mandibule), marquée par de cinq à sept fortes rugosités musculaires parallèles, obliques en bas et en arrière; le foramen mandibulaire, entrée du canal mandibulaire (*Foramen canalis mandibulae*), est vaste, arrondi et haut situé: il s'ouvre juste au-dessous du plan alvéolaire.

DENTURE (FIGS 4; 9; 10)

Les différents spécimens possèdent leur dentition permanente, à divers degrés d'usure; le spécimen 6 (*Hm*) possède cependant une dentition mixte, puisque la D^4 est encore en place, à droite.

La formule dentaire permanente est inconstante: $2/2, 1/1, (3-)/4/(3-)/4, 3/3 = 36 (40)$ dents.

Les dents labiales, incisives (*Dentes incisivi*, I) et canines (*Dentes canini*, C), sont à croissance prolongée ou continue (hypsodontie). Chaque mâchoire compte quatre incisives comme c'est le cas chez le genre *Hippopotamus* (Boisserie 2005). Les dents jugales, prémolaires (*Dentes pre-/praemolares*, P) et molaires (*Dentes molares*, M), sont de formes bien distinctes. Les prémolaires, brachyodontes, présentent une cuspidé (*Cuspis [coronae] dentis*) principale aiguë lorsqu'elle est vierge. Les molaires, tétracuspides et partiellement hypsodontes, sont de forme « buno-sélénodonte » ou « buno-bilophodonte ». La variation individuelle de la denture jugale est marquée, ce qui est notamment une caractéristique des hippopotamidés (Boisserie *et al.* 2009; Orliac *et al.* 2010: 11873).

Dents supérieures (Figs 4; 9)

La formule dentaire supérieure permanente est: deux incisives (probablement I^2 et I^3), parfois trois (I^3 dédoublée incomplètement sur le spécimen 4 [*Hm*]), une canine, quatre prémolaires et trois molaires par héli-mâchoire.

Les dents labiales sont disposées en éventail à l'avant de la mâchoire supérieure.

Les incisives sont présentes sur les spécimens 2 et 3 (très usées, au ras de l'os alvéolaire), le spécimen 4 (une seule, usée, dépassant le bord alvéolaire de 1,5 cm) et le spécimen 6 (dépassant le bord alvéolaire de 20 mm), tous attribués à *H. madagascariensis*. Selon Stuenes (1989: 255), la partie extra-alvéolaire de la dent est plus longue chez *H. lemerlei* (18-23 mm) que chez *H. madagascariensis*. La surface d'usure (face occlusale, *Facies occlusalis*) est oblique en arrière et en haut, ainsi que Gulberg le constate chez *H. madagascariensis* (in Fovet *et al.* 2011: 69). Selon Stuenes (1989: 248, 255), chez *H. lemerlei* la surface d'usure des incisives est oblique par rapport à l'axe de la dent, alors que chez *H. madagascariensis*, elle est plus ou moins « horizontale ».

De formes et de dimensions semblables, les incisives sont arquées en avant et vers le bas et leur direction générale est oblique; leur alvéole est très profond (4-5 cm).

L'incisive mésiale est plus forte que l'incisive distale dans les spécimens 1, 2, 5 et 6; elles sont de forces égales dans les spécimens 3 et 4, à gauche. Les alvéoles, de section légèrement ovalaire, ont des dimensions variant entre 13 et 15 mm (petit diamètre, mésio-distal) et entre 15 et 19 mm (grand diamètre, vestibulo-lingual). Dans le spécimen 4, l'alvéole de l'incisive distale droite est double: il y a eu deux incisives de rang 2, disposées mésio-distalement. Dans le spécimen d'*H. madagascariensis* décrit par Gulberg (in Fovet *et al.* 2011: 69), le diamètre transversal des incisives est de 11 mm et le diamètre antéro-postérieur, de 13 mm.

Les incisives des spécimens 1, 2, 4 et 5 sont plus fortes et plus rapprochées que celles des spécimens 3 et 6.

L'émail ne recouvre que la face labiale de la couronne des incisives mésiale et distale sur le spécimen 6; sur le spécimen 4, l'émail recouvre les trois quarts de la couronne, ne laissant à découvert que son quart distal.

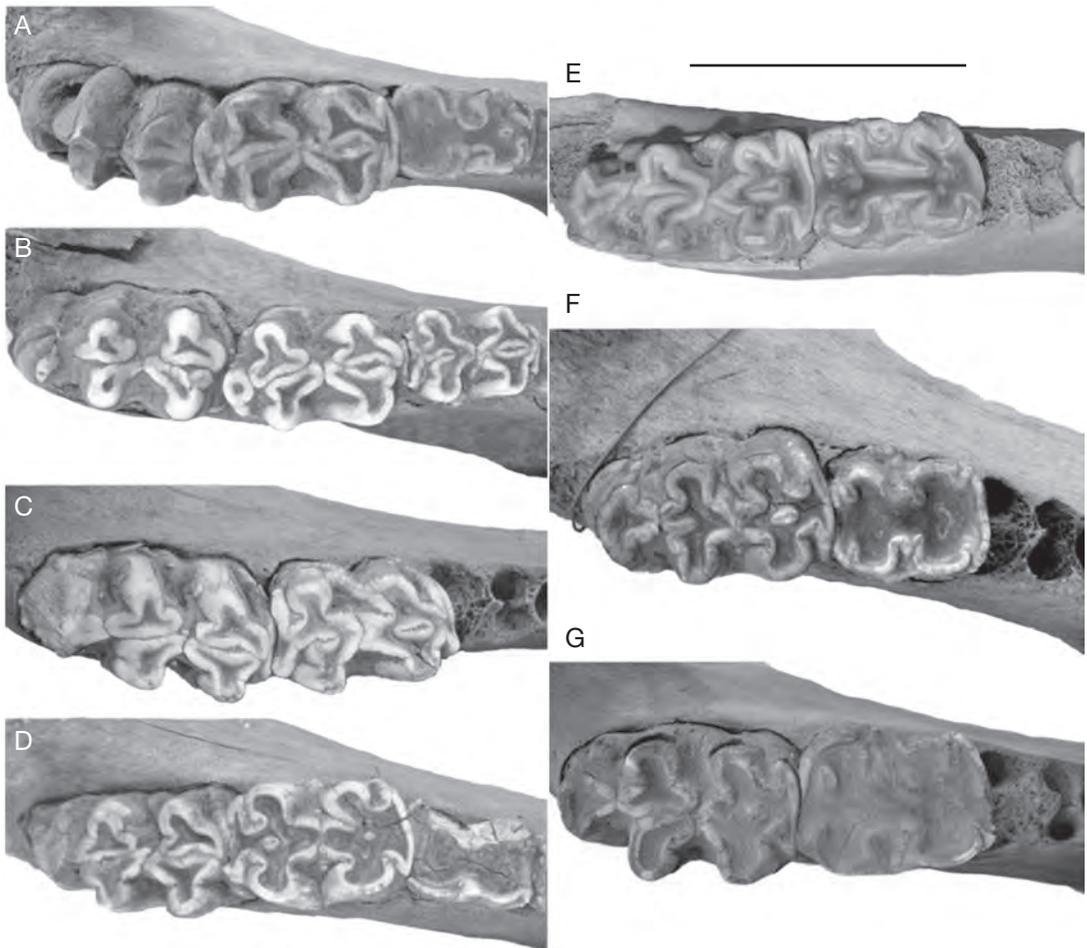


FIG. 10. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Galliéni). Usure des molaires inférieures gauches d'*Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883, en vue occlusale. **A**, spécimen 6 (femelle, MHNT.PAL.2012.0.209.2) ; **B**, spécimen 4 (femelle, MHNT.PAL.2012.0.207.2) ; **C**, spécimen 3 (mâle, MHNT.MAM.2002.109.2) ; **D**, spécimen 2 (mâle, MHNT.PAL.2006.281) ; **E**, spécimen 8 (MHNT.PAL.2012.0.211) ; **F**, spécimen 1 (mâle, MHNT.PAL.2006.279) ; **G**, spécimen 5, (femelle, MHNT.PAL.2012.0.208.1). Les séries illustrées sont classées par usure croissante de A à G. Échelle : 5 cm.

Le nombre fondamental des incisives des hippopotamidés est de trois par demi-mâchoire, comme c'est le cas général chez les mammifères placentaires. La disparition d'une incisive chez *Hippopotamus* pose la question du rang de l'incisive perdue. L'élargissement de la fissure interincisive et le report latéral du processus alvéolaire portent à considérer que l'incisive disparue chez les formes tétraprotodontes pourrait être I¹.

Les canines sont présentes dans les spécimens 3 (les deux côtés), 4 (à droite) et 5 (à gauche), tous

trois attribués à *H. madagascariensis*. Leur alvéole est très développée, arquée latéro-ventralement, il débute environ 35 mm en avant du foramen infraorbitaire, et se prolonge sur environ 70 mm (spécimen 6), 80 mm (spécimens 1, 4 et 5), 100 mm (spécimens 2 et 3), cette profondeur témoignant de la croissance prolongée à continue de la dent chez *H. madagascariensis* ; l'alvéole porte un fort relief vertical et latéral au-dessus de l'émergence de la dent.

La canine supérieure forme un *grès* comparable à celui des suidés : incurvé latéralement, avec une concavité distale ; aucune variation liée au sexe n'apparaît. Un large sillon longitudinal (cannelure) parcourt sa face distale dans les spécimens 1 à 6 (le spécimen 7, attribué à *H. lemerlei*, étant privé de cette partie de la face). Gulberg (*in Fovet et al.* 2011: 70) note, chez *H. madagascariensis*, que « la rainure du dessous de la dent semble moins profonde et moins en V que ce qu'on peut observer chez les hippopotames actuels » ; Stuenes (1989: 248) note, concernant *H. lemerlei*, que « the canines lack a posterior groove in most specimens. However, in a few, there is an indistinct depression, which can hardly be characterized as a posterior groove ». L'émail couvre ses faces labiale, distale et linguale, laissant à découvert la face mésiale ; la face occlusale, surface de contact avec la canine inférieure, est verticale et mésiale ; sa forme est celle d'une virgule dans le spécimen 2, et plus arrondie dans le spécimen 5. Elle est incomplète dans le spécimen 4 ; la plus courte distance entre la face occlusale et le bord de l'alvéole, de 2 à 7 mm (spécimens 3, 4 et 5), est faible ainsi que le mentionne Gulberg (*in Fovet et al.* 2011: 69) à propos d'*H. madagascariensis*, et à la différence de ce que relève Stuenes (1989: 246, 248 ; de 10 à 35 mm) chez *H. lemerlei*. La longueur de la canine approche 100 mm (spécimens 4 et 5) et 120 mm (spécimen 2). Les canines des spécimens 1, 2 et 3 sont plus volumineuses que celles des autres spécimens.

Les dents jugales sont disposées sur deux lignes sensiblement parallèles le long des maxillaires droit et gauche, légèrement évasées en avant. Gulberg (*in Fovet et al.* 2011: 70) les dit faiblement convergentes vers l'avant. L'écartement de ces deux rangées est moindre que celui des incisives mésiales. Les bords vestibulaires des deux arcs jugaux divergent distalement, essentiellement en raison de l'élargissement distal des dents.

Les prémolaires présentes et intactes sont les P² des spécimens 5 et 6, et les P³ et P⁴ des spécimens 2 (à droite), 3, 4 et 6. Les spécimens correspondants sont tous attribués à *H. madagascariensis*. Leur couronne relativement complexe (synapomorphie des hippopotaminés ; Orliac *et al.* 2010: 11873) présente trois cuspidés très inégales : la cuspidé

principale, mésiale et vestibulaire, élevée et en pointe légèrement recourbée en arrière, est le paracône ; la cuspidé accessoire distale et linguale, le protocône, est indépendante (spécimen 4) ou solidaire du paracône par sa crête linguale (endoparacrista) (spécimens 2, 3 : réduite à des nodules d'émail sur l'endoparacrista, et spécimen 6) ; enfin, la cuspidé accessoire distale et vestibulaire, le métacône, est réduite et peu distincte, simple renfort de la postparacrista. Des crêtes descendent depuis l'apex du paracône (préparacrista, postparacrista et endoparacrista), et déterminent la formation de « fosses » sur son versant distal, éventuellement sur le versant lingual (P⁴ : spécimens 3, 4, 6). Le cingulum est bien développé, particulièrement sur les versants lingual et distal de la dent. Selon Stuenes (1989: 249, 257), le cingulum des P²-P⁴ est bien distinct lingualemment et distalement ; son développement est variable, particulièrement chez *H. madagascariensis*. Il porte des nodules d'émail contigus (évoquant les perlures des bois de cervidés), de dimensions variables selon les individus ; le cingulum est épais sur les spécimens 2 et 4, ses nodules sont plus grands sur le spécimen 4 et nettement plus petits sur le spécimen 6, dont le cingulum est presque tranchant. D'après l'examen de leur alvéole, les prémolaires présentent une racine (P¹ chez trois spécimens), deux racines (P¹ chez trois spécimens, P² et P³) ou trois racines (P⁴). Les prémolaires sont de plus en plus grandes de la première à la troisième, la quatrième apparaissant plus réduite.

La P¹ paraît avoir été très petite. Son alvéole, peu profond, est présent sur les spécimens 1, 2, 3, 4 (à droite) et 6, mais la dent s'est perdue *post mortem*. L'alvéole de P¹ manque (oligodontie congénitale ou, plutôt, chute précoce) sur les spécimens 4 (à gauche) et 5 (des deux côtés). L'absence de P¹ n'est pas majoritaire sur nos spécimens. Selon Gulberg (*in Fovet et al.* 2011: 69), l'absence de P¹ est considérée chez *H. madagascariensis* comme résultant d'une chute très précoce de D¹, non remplacée. Stuenes (1989: 248, 256-257) considère cette absence comme occasionnelle chez *H. madagascariensis*, mais quasi constante chez *H. lemerlei*, en lien avec la gêne spatiale occasionnée par la présence sous-jacente de l'alvéole de la canine. Cette dent possède une racine (spécimen 2 à gauche, spécimen 3 à gauche et spéci-

men 4) ou deux, fusionnées (spécimen 2 à droite et spécimen 6) ou non (spécimen 1). L'amenuisement de P¹ et la simplification de sa racine témoignent de la tendance à la disparition de cette dent.

La P² (spécimen 5, très usée, et spécimen 6) présente une couronne à une cuspidé principale (paracône) et deux cuspidés accessoires (métacône et protocône) englobées dans les crêtes distales. Les trois crêtes sont très nettes; dans le spécimen 6, à gauche la préparacrista se divise en direction basale. Le cingulum est incomplet, lingual et distal, orné de petits nodules d'émail. L'espace triangulaire entre la post- et l'endoparacrista est subconcave, formant une fosse très peu profonde (ébauche de « disto-lingual basin »; Boisserie *et al.* 2009: 35). La dent possède deux racines. Un diastème de 3-7mm est présent entre P² et P³ dans les spécimens 3 et 5 à droite. Selon Stuenes (1989: 257), un court diastème de quelques millimètres est parfois présent entre P² et P³ chez *H. madagascariensis*.

La P³ (spécimens 2, 3, 4 et 6) ressemble à la P² mais en plus large. Selon Stuenes (1989: 257), la P³ est « somewhat larger » que la P² chez *H. madagascariensis*. La couronne porte une cuspidé principale identifiable, le paracône. Le protocône est peut-être présent mais englobé dans l'entoparacrista chez le spécimen 2; il est présent et isolé chez le spécimen 6. La couronne présente trois crêtes (préparacrista, endoparacrista et postparacrista), la mésiale (préparacrista) pouvant être dédoublée (spécimens 2 et 3 à droite, et surtout spécimen 6, à gauche) et porter des nodules d'émail (spécimens 2, 3 et 4) et un cingulum incomplet, lingual et distal épaissi simulant un talon qui détermine une cupule ou fosse disto-linguale entre la post- et l'endoparacrista. La dent possède deux racines, l'une mésiale et l'autre distale, qui déterminent une indentation intermédiaire du collet de la dent à la face vestibulaire. Cette indentation cervicale vestibulaire (« labiale ») de P³ constitue une synapomorphie « ambiguë » des hippopotaminés (Orliac *et al.* 2010: 11873).

La P⁴ (spécimens 2, 3, 4 et 6) est plus petite que la P³ et sa conformation est différente, plus « carrée »: presque aussi large que longue, elle semble avoir pivoté de quelques degrés mésio-lingualement. Sa couronne est dotée d'une cuspidé principale: le paracône. Ce dernier est réduit relativement à celui

de P² et P³, mais complexe (synapomorphie des hippopotaminés; Orliac *et al.* 2010: 11873) et de forme plus variable (très réduit dans le spécimen 6), entouré de fosses (ecto-, endo- et postparafosses); sa table d'usure (spécimens 2, 3, 4) a la forme d'un triangle à sommet obtus ou d'un croissant. Le protocône n'est identifiable que sur deux spécimens (spécimens 4, 6), chez lesquels il est de forme très simple, de taille très réduite et à peine dissocié du cingulum. Le métacône n'est pas identifiable en tant que cuspidé isolée. La face vestibulaire de la couronne est plus convexe que sa face linguale. On observe un patron de crêtes variable: la préparacrista (déboulée chez les spécimens 3, 6) prend une direction mésio-linguale; la postparacrista (dédoublée chez le spécimen 2) prend une direction disto-vestibulaire; l'endoparacrista est dirigée lingualement, vers le protocône ou l'entostyle. Le cingulum est relativement plus dilaté disto-lingualement que dans P² ou P³. La couronne présente des structures styloïdes intégrées aux cingulum: un distostyle (spécimens 2, 4) et un entostyle (spécimens 2, 3 à droite, 4 et 6).

Sur le spécimen 6, la dP⁴ droite est encore présente, molariforme et très usée, au-dessus de P⁴ incluse. La dent possède trois racines, une mésio-vestibulaire et deux distales, variablement fusionnées.

Les molaires sont alignées, comme les prémolaires, et augmentent globalement de taille de la première à la troisième: elles sont de plus en plus larges de M¹ à M³, mais la M² est plus longue que la M³ dans les spécimens 2, 4, 6 (*Hm*) et 7 (*Hl*). Selon Stuenes (1989: 250, 257), leur face vestibulaire se porte latéralement dans le sens mésio-distal dans les deux espèces: c'est le cas aussi sur nos spécimens. Elles présentent une couronne assez haute sur la M³ vierge d'*H. lemerlei* (spécimen 7). L'indice coronal H est supérieur à 70 (*sensu* Boisserie *et al.* 2009): les molaires supérieures présentent donc une hypsodontie partielle, ce qui est une synapomorphie des hippopotaminés (Orliac *et al.* 2010: 11873).

La couronne se compose de deux lobes, l'un mésial (formé par le protocône, lingual, et le paracône, vestibulaire), et l'autre distal (formé par le métaconule, lingual, et le métacône, vestibulaire), séparés par des « vallées », les « synclinaux » de Guldberg (*in* Fovet *et al.* 2011: 70); nous suivons Boisserie *et al.* (2009), qui nomment métaconule

et non hypocône la cuspidé disto-linguale. Il n'y a pas de paraconule entre protocone et paracône (synapomorphie ambiguë des hippopotaminés; Orliac *et al.* 2010: 11873).

Les cuspidés mésiales déterminent de chaque côté une dépression (ectoparafossa vestibulaire et ectoprotofossa linguale), mais c'est entre les lobes mésial et distal que se creusent de profondes vallées transversales (postparafossa + ectométafossa sur le côté vestibulaire et, surtout, postprotofossa + ectométafossule sur le côté lingual), séparées par les crêtes reliant les plis d'émail adjacents (postparacrista et prémétacrista; postprotocrista et prémétacristule).

Le cingulum est marqué et continu; il porte des nodules d'émail (comme des « perlures »), très variables en taille et en nombre; il est renforcé sur les faces mésiale (précingulum) et distale (postcingulum) et le renfort mésial (mésiostyle) peut s'imprimer sur le renfort distal (distostyle) de la dent précédente dans les deux espèces documentées (spécimens 2, 3, 4, 6 et 7). Une colonnette interlobaire vestibulaire (mésostyle ou ectostyle) peut être présente, toujours très basse, dans la vallée vestibulaire des deux taxons considérés (spécimens 1, 2, 3, 4, 5 et 7). Il n'y a pas de colonnette interlobaire linguale (entostyle).

Mesurée au cingulum, la longueur de la dent est à peine plus longue, parfois moins, que sa largeur.

La face occlusale présente des crêtes d'émail festonnées qui forment un dessin complexe et évolutif: la surface d'usure de chaque cuspidé est trifide (« trifoliée »), avec un pli d'émail collatéral arrondi (vestibulaire ou lingual), et deux plis axiaux aigus, l'un proximal et l'autre distal. Ces plis disparaissent avec le temps: la table d'usure se simplifie en s'élargissant et finit par englober les reliefs cingulaires. Comme à l'accoutumée chez les ongulés à série dentaire non simplifiée, M¹ est à un stade d'usure plus avancé que M², et elle-même que M³. Les plis d'émail adjacents et les crêtes correspondantes (postparacrista et prémétacrista) se chevauchent chez *H. lemerlei* (spécimen 7) et dans certains spécimens d'*H. madagascariensis* (spécimens 1 et 3). Ils sont en revanche alignés dans les autres spécimens attribués à cette dernière espèce (spécimens 2, 4, 5 et 6). Au vu des

alvéoles des molaires perdues ou fracturées au ras du collet (spécimen 1), le nombre de racines est très variable chez *H. madagascariensis*: trois racines (spécimen 5, M¹ gauche), quatre racines (spécimens 1 et 2, M¹ gauche; spécimens 1 et 5, M² gauche; spécimen 1, M³ gauche) ou même six racines (spécimen 3: M³ gauche). Seule la M¹ gauche (quatre racines) a pu être examinée pour *H. lemerlei*.

M¹ (spécimens 1, très usée, 2, 3, 4, 6 [*Hm*] et 7 [*Hl*]): le cingulum, qui porte des nodules d'émail, disparaît au niveau du métaconule sur les spécimens 1, 2 du côté gauche, 4, 6 et 7; il entoure complètement la dent sur les spécimens 2 *du côté droit* et 3; le précingulum est visible sur les spécimens 2, 3, 4, 6, 7, le postcingulum sur les spécimens 2, 3, 4 et 6 (sur le spécimen 2, l'usure a atteint la base du cingulum). La M¹ est la moins usée sur les spécimens 4 et 7; elle est très usée sur les spécimens 1, 2, 3 et 6; elle est tombée du vivant de l'animal (et son alvéole cicatrisé) sur le spécimen 5.

M² (spécimen 1, très usée, 2, 3, 4, 5, très usée, 6 [*Hm*] et 7 [*Hl*]): le cingulum porte des nodules d'émail et entoure la base de la couronne; le précingulum est visible sur les spécimens 1, 2, 3, 4, 6 et 7 et le postcingulum sur les spécimens 2, 3, 4, 5, 6 et 7: sur les spécimens 1, 3 et 5, l'usure a atteint la base du cingulum. La M² est peu usée sur les spécimens 4, 6 et 7, moyennement usée sur le spécimen 2, et très usée sur les spécimens 1, 3 et 5.

M³ (spécimens 1 à 6, tombée à gauche chez les spécimens 1 et 3 [*Hm*]; spécimen 7 [*Hl*]): la M³ est plus petite que la M² sur les spécimens 2, 4 et 6, plus grande sur les spécimens 1, 3 et 5, et de dimension égale sur le spécimen 7. Le précingulum et le postcingulum sont présents sur l'ensemble des spécimens; leur aspect change avec le niveau d'usure: il est vierge dans les spécimens 2, 4, 6 et 7, et usé dans les spécimens 1, 3 et 5. La dent dans son ensemble est non usée (spécimen 6), peu usée (spécimens 4 et 7), moyennement usée (spécimen 2) ou très usée (spécimens 1, 3 et 5). Le postcingulum, qui ne subit aucune contrainte distale, tend à se détacher par un fort distostyle ébauchant un « lobe distal »; il porte de forts nodules d'émail sur le spécimen 5.

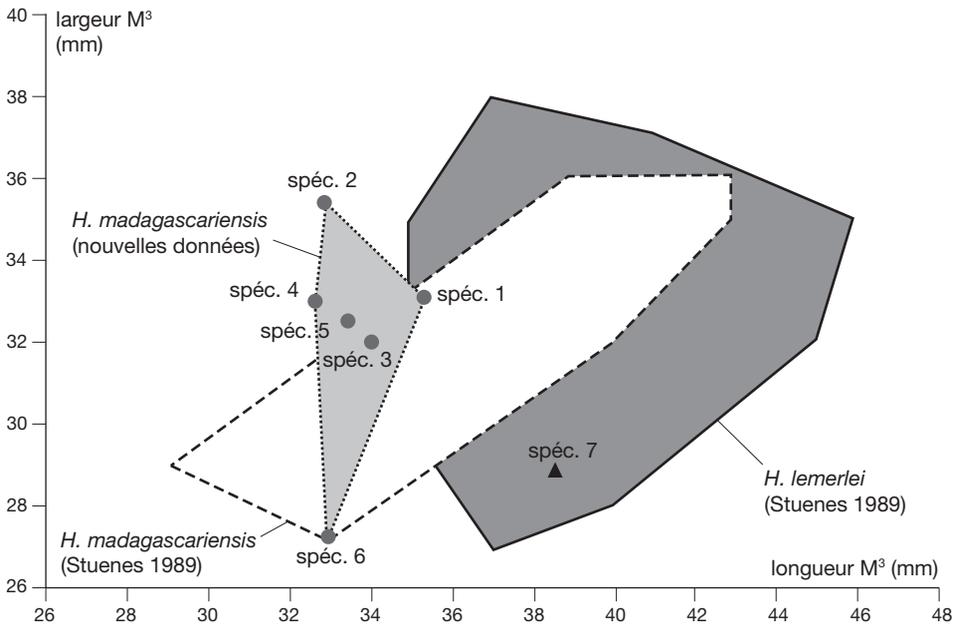


FIG. 11. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Gallieni). Diagramme de dispersion des M³ d'*Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868 et *H. madagascariensis* Guldborg, 1883 (mesures crâniennes 27 LM³ et 27 IM³ du Tableau 2). Modifié d'après Stuenes (1989: fig. 17).

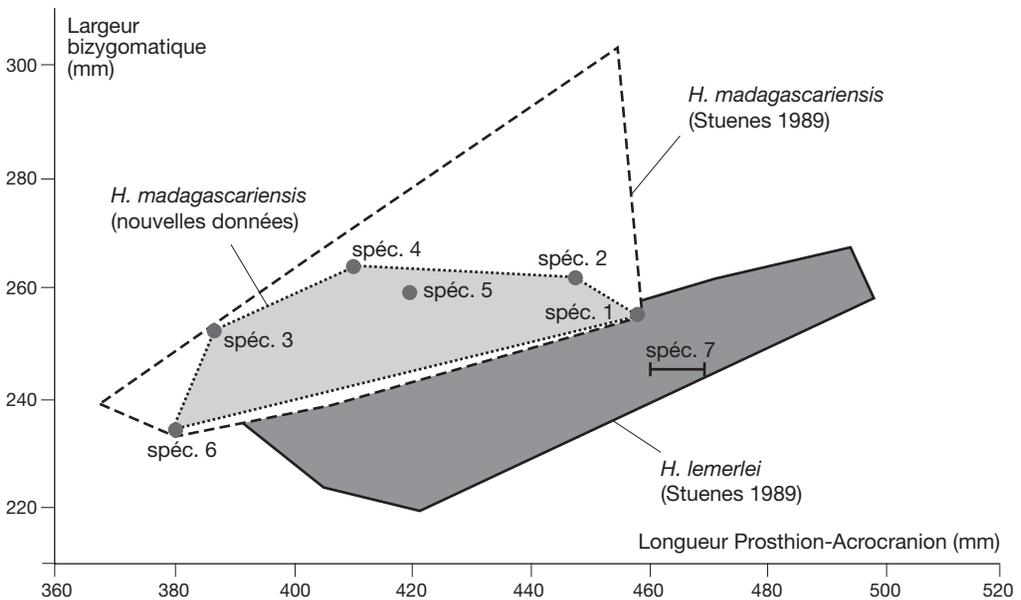


FIG. 12. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Gallieni). Diagramme de dispersion des longueurs et largeurs crâniennes d'*Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868 et *H. madagascariensis* Guldborg, 1883 (mesures crâniennes 1a et 37 du Tableau 2). Modifié d'après Stuenes (1989: fig. 18). Pour le crâne 7 (*H. lemerlei*), fragmentaire, une longueur comprise entre 460 et 470 mm a pu être estimée grâce aux figurations de Stuenes (1989: 248, fig. 6).

Dents inférieures (Figs 4; 10)

La formule dentaire inférieure permanente est : deux incisives, I_1 et I_2 , parfois trois, une canine, trois prémolaires (spécimens 2, 3, 4, 5 [*Hm*]) ou quatre (spécimens 1, 6 [*Hm*]) et trois molaires par demi-mâchoire. Les dents les plus mésiales, de I_1 à P_1 , sont espacées (bords interalvéolaires ou diastèmes).

Les dents labiales sont disposées sur une ligne transversale à l'avant de la mâchoire inférieure ; les alvéoles des canines s'ouvrent plus rostralement que ceux des incisives.

Les incisives ne sont documentées que chez *H. madagascariensis*. Elles sont présentes sur le spécimen 1 (les I_1), le spécimen 3 (les I_2), le spécimen 5 (les I_2 et I_1 à gauche) et le spécimen 6 (les I_1 et dI_2). Leur forme est régulière et cylindrique, les incisives mésiales sont plus grandes que les distales. Selon Stuenes (1989: 250, 257), ces caractères sont communs aux deux espèces. Elles sont longues, droites, profondément implantées dans leur alvéole, dirigées vers l'avant et sans contact entre elles. Leur section est presque circulaire, de grand diamètre (15 à 19 mm pour I_1 ; 10 à 16 mm pour I_2). Les valeurs correspondantes données par Guldberg (*in* Fovet *et al.* 2011: 70) sont respectivement de 16 et 10 mm chez *H. madagascariensis*. Leur surface est finement striée longitudinalement. Les surfaces d'usure sont obliques et regardent vers le haut. Nous n'avons pas d'argument permettant d'identifier le rang de l'incisive perdue.

Les canines sont présentes dans les spécimens 1, 2, 3, 4 et 5 (des deux côtés), tous attribués à *H. madagascariensis*. Elles forment de puissantes défenses orientées verticalement, incurvées vers le haut et l'arrière ; elles s'usent contre leurs homologues supérieures à leur face distale, bien au-dessus du bord alvéolaire ce que Guldberg (*in* Fovet *et al.* 2011: 70) formule ainsi : « la pointe de la canine n'atteint pas, et de loin, la base apparente de la canine inférieure ». Entièrement recouvertes d'émail sauf à leur face occlusale, elles présentent des stries longitudinales, éventuellement convergentes, et des stries de croissance transversales. La face mésiale de la dent présente une large cannelure longitudinale. La section transversale prend la forme d'un D ou d'un triangle avec une base mésiale, un sommet labial pointant en avant et sur le côté, et une face distale vaste et arrondie, entamée par la face

occlusale. Selon Stuenes (1989: 250, 257), la cannelure est présente et la section des canines inférieures est triangulaire dans les deux espèces. L'alvéole est profond, il atteint le niveau de la 4^e prémolaire. Ces dents sont de calibre légèrement supérieur dans les spécimens 1, 2 et 3 : si le dimorphisme sexuel se manifeste à la puissance des défenses, ces sujets pourraient être des mâles. Le calibre des défenses augmentant aussi quelque peu avec l'âge, le spécimen 5 (le plus âgé du lot et dont le calibre de la défense est l'un des plus faibles) correspond certainement à une femelle.

Les dents jugales sont alignées sur deux rangs parallèles le long des corps mandibulaires droit et gauche ; leur écartement est celui des incisives distales.

La formule des prémolaires est variable dans l'échantillon disponible (*H. madagascariensis*) ; on en compte trois ou quatre selon que la P_1 manque (spécimens 1, 3, 4, 5) ou est présente (spécimens 2, 6, 8). Les P_2 sont tombées sur tous les spécimens, les P_3 sont présentes sur les spécimens 1 à gauche, 4, et 6 à gauche, et les P_4 , sur les spécimens 2, 4, 5 à droite et 6.

Les prémolaires inférieures se ressemblent : leur couronne, basse, présente une cuspidé principale mésiale et légèrement recourbée vers l'arrière (le protoconide) et, éventuellement, des cuspidés accessoires variables (hypoconide disto-vestibulaire et entoconide lingual) reliées par des cristides (post-protocristide : spécimens 4 et 6 ; endoprotocristide : spécimen 6). Le cingulum est bien développé sur les contours mésial, lingual et distal, orné de nodules d'émail. Selon Orliac *et al.* (2010: 11873), le clade des hippopotaminés est caractérisé par des P_2 et P_3 possédant une cristide distale complexe, cependant, les présents spécimens semblent ne pas présenter cet état de caractère. D'après leur alvéole, les prémolaires présentent une racine (P_1 dans *trois spécimens*), ou deux (P^1 , P^2 et P^3). Les prémolaires sont de plus en plus grandes de la première à la troisième ; P^4 est plus petite que la pénultième et apparaît désaxée méso-lingualement, comme son homologue supérieure.

La P_1 est absente sur les spécimens 1, 3, 4 et 5 ; lorsqu'elle est présente (spécimens 2, 6 et 8), elle est réduite, et ne possède qu'une seule racine, implantée à mi longueur d'une crête qui occupe le diastème entre la défense et la rangée jugale. Sur

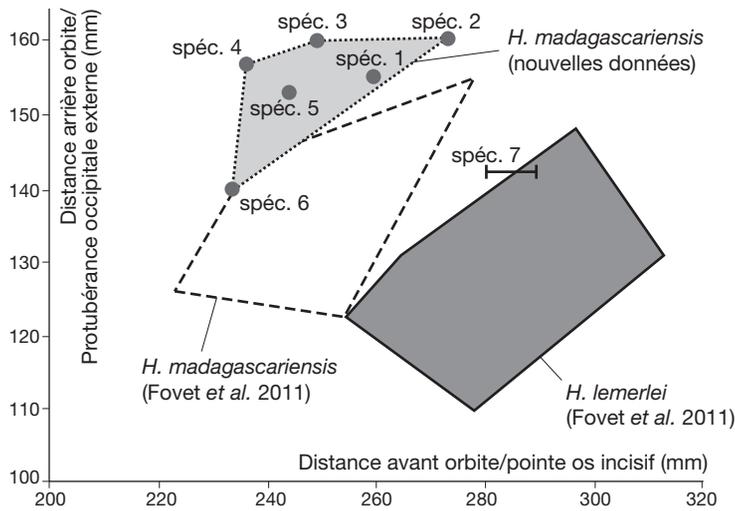


FIG. 13. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Galliéni). Diagramme de dispersion des mesures crâniennes 16a et 16b (mm), soit respectivement la distance du bord rostral de l'orbite (av orbite) à l'extrémité rostrale de l'os incisif (pointe os incisif) et la distance du bord caudal de l'orbite (ar orbite) à la protubérance occipitale externe (POE), chez *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868 et *H. madagascariensis* Guldberg, 1883. Modifié d'après Fovet *et al.* (2011: fig. 3). Pour le crâne 7 (*H. lemerlei*), fragmentaire, la longueur du rostre a pu être estimée grâce aux figurations de Stuenes (1989: 248, fig. 6). La distance «avant de l'orbite – pointe de l'os incisif» était vraisemblablement comprise entre 280 et 290 mm sur ce spécimen.

le spécimen 4 qui ne possède pas de P_1 , cette crête est nettement épaissie, surtout à droite, comme si une dent (déciduale ?) y eût été présente et en fût tombée, laissant une cicatrice. La P_1 est absente chez *H. madagascariensis* tel que décrit par Guldberg (*in* Fovet *et al.* 2011: 70), mais son emplacement est marqué, aux deux mâchoires, par une « faible proéminence », peut-être cicatricielle. Stuenes (1989: 250, 257) précise que P_1 est généralement absente dans les deux espèces, mais signale chez *H. lemerlei* un spécimen avec une racine double de P_1 , et une cicatrice (« probably of dm_1 » – dP_1) sur de nombreux autres spécimens, dont le lectotype; cet auteur signale aussi la présence probable de dP_1 , indiquée par de nombreux cas d'alvéoles plus ou moins oblitérés, chez *H. madagascariensis*.

La P_2 est tombée sur l'ensemble des spécimens. Elle possède deux racines: dans le spécimen 5, ces deux racines sont espacées de 8 mm à gauche, tandis qu'elles sont contiguës à droite, comme dans tous les autres spécimens. Sur le spécimen 4, la racine mésiale de la P_2 droite est déplacée vers le vestibule buccal; la déviation de l'axe dentaire se remarque souvent lorsque la mâchoire est rac-

courcie, situation observée dans les espèces ou les races domestiques naines (Lignereux *et al.* 1991). Le diastème entre P_2 et P_3 n'est présent sur les spécimens 2 (des deux côtés), 6 (à gauche) et 8 (à droite); sa longueur est respectivement de 5, 2 et 10 mm. Ce diastème est souvent observé chez *H. lemerlei* (Stuenes 1989: 250).

La P_3 est présente sur les spécimens 1 à gauche, 4, 6 à gauche et 8. Elle est très usée sur le spécimen 1. Elle porte le protoconide, du sommet duquel descendent des crêtes noduleuses (préprotocristide: spécimens 4, 6 et 8; postprotocristide: spécimens 4, 6 et 8; endoprotocristide: spécimens 6 et 8; ectoprotocristide: spécimens 4, 6 et 8) et l'hypoconide (spécimens 4, 6 et 8), qui est une cuspidé accessoire, distale et vestibulaire. Entre la postprotocristide et l'endoprotocristide, s'étend une petite dépression, l'endoprotofosse (spécimens 6 et 8). L'entoconide n'est pas distinct, en revanche un nodule d'émail cingulaire plus saillant que les autres, est ici interprété comme étant un entostylide (spécimen 6); le cingulum est développé et « perlé » sur tout le pourtour de la couronne; il se réduit à sa face vestibulaire. La P_3 possède deux racines.

La P₄, présente sur les spécimens 2, 4, 5 (à droite), 6 et 8, est plus petite que la P₃ (plus large dans le spécimen 8) ; elle manque sur les spécimens 1, 3 et 5 à gauche (à droite, elle est très usée) ; elle semble comprimée et elle est déviée méso-lingualement dans les spécimens 2, 4 et 6.

La couronne est irrégulière : la cuspid principale, le protoconide, est concurrencée par le métaconide haut, greffé sur son versant lingual. Selon Stuenes (1989: 257) « in P₄ there occurs a lingual accessory cusp in some specimens » chez *H. madagascariensis* ; l'hypoconide disto-vestibulaire reste bas, isolé et arrondi (spécimen 6) ; dans le spécimen 8, métaconide et hypoconide sont formés par une succession de nodules d'émail parallèles au cingulide, qu'ils paraissent doubler ; des crêtes (cristides : pré-, post-, endoprotocristide) la parcourent et y déterminent des fosses (fossides : ecto- et postprotofosside). Ces reliefs donnent un aspect lobé, « quadrifolié » (un « trèfle » pour le protoconide et une « foliole » supplémentaire pour le métaconide), à la table d'usure de P₄. Le cingulum est « perlé », grossièrement sur les spécimens 4 et 8, très finement sur le spécimen 6 ; il est continu (spécimen 1), mais réduit sur les faces vestibulaire et linguale (spécimens 4, 6 et 8) ; certaines « perlures » forment de petits stylides (entostylide : spécimen 2, à droite) ; le postcingulide peut présenter un distostylide (spécimen 8).

Les molaires inférieures, bilobées, ressemblent aux supérieures, mais en moins larges. Nous n'avons observé aucune différence notable entre les spécimens, tous attribués à *H. madagascariensis* (spécimens 1 à 6) et celles du spécimen 7 (*H. lemerlei*). Sur ces molaires, chaque lobe, en pain de sucre lorsque la couronne est vierge, porte deux cuspides « trifoliées ». Le lobe mésial porte ainsi une cuspid vestibulaire, le protoconide, et une linguale, le métaconide (nous suivons Boiserie *et al.* (2009: 7), qui nomment métaconide et non paraconide la cuspid méso-linguale) ; le lobe distal porte aussi une cuspid vestibulaire, l'hypoconide, et une linguale, l'entoconide, qu'une crête intermédiaire relie (M₃ non usée du spécimen 6). Le distostylide (sur M₁ et M₂) est fort. L'hypoconulide, particulier à la M₃, forme un petit « lobe distal ». Le cingulide, « perlé » par de

petits nodules d'émail, est renforcé mésialement (précingulide et mésiostylide) et distalement (postcingulide et distostylide) sauf sur la M₁ des spécimens 2 à droite et 6 à gauche. Selon Stuenes (1989: 257) chez *H. madagascariensis*, « in the molars, the cingulum is weakly developed or absent in the middle of the lingual and buccal sides, while distally and mesially it is well developed ». Mesurée au cingulum, la longueur de la dent est pratiquement deux fois plus longue que sa largeur. Les cuspides mésiales déterminent de chaque côté une dépression (ectoprotofosside vestibulaire et prémétafosside linguale plus réduite à l'avant ; posthypofosside vestibulaire et postentofosside linguale à l'arrière, plus comprimées), mais c'est entre les lobes mésial et distal que se creusent de profondes vallées transversales (postprotofosside + ectohypofosside sur le côté vestibulaire et, surtout, postmétafosside + ectoentofosside sur le côté lingual), séparées par les crêtes reliant les plis d'émail adjacents (postprotocristide et préhypocristide ; postmétacristide et préentocristide). Selon Orliac *et al.* (2010: 11873), le clade des hippopotaminés est caractérisé par des molaires inférieures dépourvues de postectoentocristide et d'ectoentocristide. Nous n'avons pas retrouvé ces crêtes sur les présents spécimens. Le cingulide est marqué, parfois effacé à la face linguale (spécimens 3, 4, 5 et 6) ; il porte des nodules (perlures), très variables en taille et en nombre (les plus importants sur les spécimens 1, 2, 3 et 8) ; il est renforcé sur les faces mésiale (précingulide) et distale (postcingulide) et le renfort mésial (mésiostylide) peut s'imprimer sur le renfort distal (distostylide) de la dent précédente (spécimens 2, 3, 5, 6 et 8). Une colonnette interlobaire vestibulaire basse (mésostylide ou ectostylide) est présente dans la vallée vestibulaire de M₂ (spécimens 1, 2, 4, 6 et 8) et M₃ (spécimens 1, 2, 3 et 8) ; sur le spécimen 1, ces colonnettes sont formées par un amas de nodules d'émail cingulaire. Il n'y a pas de colonnette interlobaire linguale (entostyle).

Comme à la mâchoire supérieure, la face occlusale montre des crêtes d'émail festonnées en « trèfle ». Les quatre cuspides principales sont trilobées et adossées deux à deux, avec un pli d'émail collatéral arrondi (vestibulaire ou lingual),

et deux plis axiaux plus aigus en début d'usure, l'un proximal et l'autre distal. Ces plis disparaissent avec le temps : la table d'usure se simplifie en s'élargissant et finit par englober les reliefs cingulaires. M_1 est à un stade d'usure plus avancé que M_2 , et elle-même que M_3 . Les plis d'émail adjacents et les crêtes correspondantes (postprotocristide et préhypocristide; postmétacristide et préentocristide) sont alignés mésio-distalement; la postprotocristide est plus mésiale que la postmétacristide; la « foliole » distale du protoconide est plus mésiale que celle du métaconide (synapomorphie ambiguë des hippopotaminés; Orliac *et al.* 2010: 11873) chez les spécimens 2, 3, 4 et 6; l'usure est trop avancée sur les spécimens 1 et 5 pour que l'on puisse contrôler ce caractère. Le nombre de racines ne peut être affirmé sans radiographie ou extraction dentaire. Nous estimons la présence de quatre racines pour M_1 et M_2 et de cinq pour M_3 , puisque les racines de chaque lobe paraissent ne pas être fusionnées. Cet état de caractère est, là encore, une synapomorphie potentielle des hippopotaminés (Orliac *et al.* 2010: 11873).

La M_1 est la plus petite molaire; sa section est rectangulaire (plus carrée, semble-t-il, dans le spécimen 8, où elle est tombée); elle présente deux lobes, renforcés respectivement par un précingulide et un postcingulide avec un distostylide net, dans lequel s'imprime M_2 (spécimens 1 et 6). Elle est peu usée sur le spécimen 4, très usée sur les spécimens 2, 3 (à droite) et 6, tombée sur les spécimens 1, 3 (à droite), 5 et 7 (à gauche).

La M_2 est plus grande, mais avec la même conformation que la M_1 ; le distostylide est puissant (spécimens 2, 3, 4 et 6). Elle est présente sur les sept spécimens; peu usée sur les spécimens 4 et 6, moyennement usée sur les spécimens 2 et 3, elle est très usée sur les spécimens 1, 5 et 8.

La M_3 est la plus grande. Présente sur l'ensemble des mandibules, elle montre trois « lobes »; le « lobe distal » (hypoconulide), libre de tout contact en arrière, est beaucoup plus développé que sur la M^3 et bordé par le cingulide. La M_3 est peu usée sur les spécimens 4 et 6, moyennement usée sur les spécimens 2 et 3, et très usée sur les spécimens 1, 5 et 8.

DISCUSSION SYSTÉMATIQUE

La première description d'*H. lemerlei* n'a été faite qu'en 1989 (Stuenes 1989), alors que l'espèce avait été nommée plus de 130 ans auparavant par Grandidier (1868); *H. madagascariensis* a été décrit successivement par Guldberg (1883), Forsyth Major (1902) et Stuenes (1989), avant que Fovet *et al.* (2011) ne considèrent ce dernier nom comme devant être « invalidé en tant que nom de remplacement » d'*H. lemerlei* (Fovet *et al.* 2011: 78-79) et ne proposent pour ce morphe le nom d'espèce *H. guldbergi*. Malgré la rigueur du travail de Stuenes (1989), dont l'objet était la définition de caractères diagnostiques permettant de différencier les deux taxons déjà nommés à l'époque, un doute subsistait aussi quant au type morphologique initialement nommé par Grandidier (1868), qui seul peut prétendre illustrer *H. lemerlei*. Stuenes (1989) a bien pris pour lectotype un spécimen ayant appartenu à la collection Grandidier (MNHN IP 1414 [1911-12] – MAD 308), mais elle n'a pas formellement précisé si les autres spécimens collectés par ce voyageur étaient du même type morphologique ou non. Nous avons donc consulté la collection Grandidier au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et le spécimen NHM M 7093/M 8153 décrit et illustré par Forsyth Major (1902) au Natural History Museum de Londres (le spécimen d'Oslo décrit et illustré par Guldberg (1883) n'a pu être retrouvé en collection; Fovet *et al.* 2011). Leur examen direct nous a permis de constater que la collection Grandidier comportait exclusivement des spécimens crâniens (peu nombreux et fragmentaires) de la forme à orbites hautes à bord dorsal épais et éventuellement museau allongé (c'est-à-dire *H. lemerlei*), alors que le spécimen de Forsyth Major était du type à orbites basses au bord dorsal mince et à museau trapu (c'est-à-dire *H. madagascariensis*). Aucun de nos spécimens ne peut être attribué à *H. laloumena* Faure & Guérin, 1990, notamment en raison des dimensions bien trop grandes des quelques os bien attestés de cette espèce, mandibule et autopodes (Faure & Guérin 1990; Faure *et al.* 2010), par rapport au présent échantillon.

TABLEAU 4. – Caractères crâniens distinctifs d'*Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868 et *H. madagascariensis* Guildberg, 1883 d'après la littérature (Stuenes 1989 ; Fovet et al. 2011) et nos propres observations. Les notations (±) à (+++) donnent une indication sur la fiabilité du caractère.

Espèces	<i>Hippopotamus lemerlei</i>	<i>Hippopotamus madagascariensis</i>
Figurations et types	Grandidier & Filho 1894: pls VII, VIII, IX, XIII-fig. 2 ; Stuenes 1989: figs 4, 7, 10, 15 ;	Guidberg 1883 ; Stuenes 1989 ; Fovet et al. 2011: figs 1 et 2 ; Stuenes 1989: fig. 12 ;
Caractères	Stuenes 1989 : Lectotype <i>H. lemerlei</i> MNHN IP 1414 (1911-12)-MNH.F.MAD308	Stuenes 1989 : Lectotype <i>H. madagascariensis</i> Zool Mus Oslo 6153
Longueurs relatives du crâne (+++)	Crâne court, face longue	Robuste (plus large), face plus courte
Crête sagittale externe (+)	Large (c. 10 mm), courte (< 60 mm) et plane	Plutôt mince, longue et convexe
Foramens mastoïdiens (+)	Parfois convertis en fontanelle	Jamais de fontanelle
Orbite : bord supraorbitaire (+++)	Épais	Mince
Orbite : dimensions relatives (++)	Plus haute que longue («large»)	Plus haute que longue
Orbite : situation (++)	Plus caudale : au-dessus de M ³	Bord rostral au-dessus limite M ² -M ³ Plus rostrale : au-dessus de M ² et M ³
Foramen infraorbitaire : situation (+)	Plus caudale : au-dessus de P ³ /P ⁴	Plus rostrale : au-dessus de P ³
Arc zygomatique (+)	Plus bas et mince	Plus haut et épais
Striction faciale entre la Canine et la crête faciale (++)	Longue et plane	Plus (/très) courte
Fosse glénoïdale (±)	Profonde et courte	Peu profonde, longue et étroite
Incisives : surface occlusale (+)	En ciseau, usure oblique (collatérale)	« oblique vers l'arrière et vers le haut » Horizontale, apicale i.e. en fait horizontale, et apicale.
Canine supérieure : sillon distal (+)	Absent ou indistinct	Distinct
Canine supérieure : surface occlusale (+++)	Plus éloignée de l'alvéole (10-35 mm)	Très proche de l'alvéole
Arcs jugaux maxillaires (+)	Parallèles ou divergents rostralement	Subparallèles/convergents
Mandibule : conformation (+++)	Profil plus gracile : corps long et bas	Profil plus robuste : corps bref, épais et large
Mandibule : largeur aux angles (+++)	À peine supérieure à la largeur aux canines	Beaucoup plus grande que la largeur aux canines
Processus coronoïde : hauteur (+)	À peine plus haut que le processus condyloïdalaire	Nettement plus haut que le processus condyloïdalaire
Processus coronoïde : situation (++)	Rostral à l'angle de la mandibule	Au niveau de/caudal à l'angle mandibulaire
Région intermandibulaire rostrale (+)	Plus longue et plane	Inclinée rostro-dorsalement
Formule dentaire (±)	2/2, 1/1, 4/4, 3/3	2/2, 1/1, 3/3, 3/3
Remarques	Jeune femelle, crâne incomplet, face plus courte, orbite plus rostrale	Orbite trop caudale sur la figure au-dessus de M ³) et trop courte, hauteur du processus coronoïde réduite

Les Tableaux 2 et 3 récapitulent les mensurations osseuses (crâniennes et mandibulaires, respectivement) que nous avons relevées et celles publiées par Grandidier & Filhol (1894), Stuenes (1989) et Fovet *et al.* (2011). Le Tableau 4 récapitule les caractères céphaliques distinctifs des deux espèces principales selon les données de la littérature (Stuenes 1989; Fovet *et al.* 2011) et nos propres observations (crête sagittale externe, arc zygomatique, striction faciale) des spécimens de Londres et Paris (NHM et MNHN). Le Tableau 5 reprend ces caractères dans les sept ensembles crânio-mandibulaires du MHNT. Enfin, les Figures 11 à 13 situent les spécimens du MHNT sur les diagrammes de dispersion publiés par Stuenes (1989: figs 17, 18) et Fovet *et al.* (2011: fig. 3).

Les caractères les plus évidents permettant de distinguer les deux espèces sont la longueur relative de la face (splanchnocrâne) et du crâne (neurocrâne) et la conformation (largeur, hauteur, disposition) de l'orbite. Guldberg (1883) présente deux illustrations du crâne qu'il décrit, en vue latérale gauche et en vue palatine (voir aussi Fovet *et al.* 2011: figs 1, 2), qui ne laissent aucun doute sur le fait qu'il s'agit bien de la forme à museau ramassé et orbites basses et au bord dorsal mince. Si l'on s'en tient à ces deux ensembles de caractères, les spécimens 1 à 6, 9, 10 et 13 appartiennent à l'espèce *H. madagascariensis* (telle qu'illustrée par Guldberg [1883]) et le spécimen 7 (crâne) appartient à l'espèce *H. lemerlei*. L'ensemble des autres caractères confirme, d'une manière générale mais non absolue, ces attributions (Tableau 5). Les diagrammes de dispersion montrent aussi que la plupart des dimensions des spécimens du MHNT (essentiellement spécimens 1 à 6) se situent à l'intérieur ou à proximité du domaine de variation métrique correspondant à *H. madagascariensis*, cependant que le spécimen 7 s'isole dans les parages d'*H. lemerlei* (Figs 8-10).

Nous ne souscrivons donc pas à la synonymie proposée par Fovet *et al.* (2011), selon laquelle *H. madagascariensis* Guldberg, 1883 ne serait qu'un nom de remplacement d'*H. lemerlei* Grandidier, 1868. Le crâne décrit et illustré par Guldberg (Fovet *et al.* 2011) possède en effet la plupart des caractéristiques diagnostiques du morphe à museau

ramassé, à orbites larges et à bord dorsal mince, qui le différencient sans ambiguïté d'*H. lemerlei* tel que décrit par Stuenes (1989) à partir des spécimens originels ayant servi à ériger l'espèce (Tableaux 4; 5). En d'autres termes, « le nom spécifique *madagascariensis* » (Guldberg *in* Fovet *et al.* 2011: 76) reste parfaitement disponible pour cette forme subfossile (ICZN 1999: article 1.3), puisque « pour être disponible, un nom doit, au moment de son établissement, avoir été employé comme le nom valide d'un taxon, sauf s'il a été publié à l'origine comme un synonyme plus récent et est devenu disponible par la suite en vertu de l'Article 11.6.1 » (ICZN 1999: 137-138, article 11.5). C'est précisément le cas du morphe à museau ramassé décrit et illustré par Guldberg (1883), dont le binom valide est donc « *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883 », en vertu des Articles 11.6 et 50.7 du code de nomenclature zoologique (ICZN 1999: 138-139, 183). Par ailleurs, le critère « d'intentionnalité », également invoqué par Fovet *et al.* (2011) pour invalider l'épithète *madagascariensis*, ne s'applique qu'aux noms publiés après 1999 (ICZN 1999: article 16). Le spécimen illustré par Guldberg (1883) étant perdu (Stuenes 1989; Fovet *et al.* 2011), nous souscrivons en revanche à la proposition de Fovet *et al.* (2011: 79) de choisir le crâne NHM M 7093 et la mandibule NHM M 8153 décrits et figurés par Forsyth Major (1902: pl. 12 et texte-fig. 3) comme formant le lectotype d'*H. madagascariensis* Guldberg, 1883.

La proportion numérique des têtes osseuses observée dans la collection du MHNT (huit individus *H. madagascariensis* pour cinq *H. lemerlei*) est à l'inverse de celles des collections du MNHN et du NHM, où *H. lemerlei* apparaît comme très largement majoritaire : les crânes de cette espèce y sont au moins deux fois plus nombreux que ceux d'*H. madagascariensis* (2,6 et 2 fois, respectivement) et les mandibules 1,5 fois plus nombreuses, globalement. Jusqu'à présent, *H. lemerlei* était considéré comme ayant été beaucoup plus abondant qu'*H. madagascariensis*, ce qui était justifié à partir de l'échantillon alors disponible (Fovet *et al.* 2011: 78). Désormais, une fois incluse la collection du MHNT, la proportion globale des échantillons

TABLEAU 5. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Galliéni). Pointage des caractères (voir Tableau 4) relevés sur les têtes osseuses. Les spécimens 1 à 6 sont attribués à *H. madagascariensis* Guldberg, 1883 et le spécimen 7 à *H. lemerlei* Grandidier, 1868. Les caractères en gras sont considérés comme diagnostiques. **Oui/Non**, caractères en accord/en désaccord avec la diagnose classique (littérature) ; **?**, lacune d'observation. Abréviations : **C**, canine ; **ext.**, externe ; **mbd**, mandibulaire ; **proc.**, processus ; **sagit.**, sagittale ; **rostralt.**, rostralement ; **zygom.**, zygomatique.

Caractères	Spécimens							
	1	2	3	4	5	6	7	
<i>H. lemerlei</i>								
Crâne plus court / Face plus longue	Non	?	Non	Non	Oui	?	?	
Crête sagittale ext. large, courte, plane	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Oui	
Bord dorsal de l'orbite épais	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Oui	
For. mastoïdiens convertis en fontanelle	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Oui	
Orbite plus haute que large	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Oui	
Bord rostral de l'orbite au-dessus de M³	Non	Non	Non	Non	Non	Non	Oui	
Proc. frontal du zygomatic derrière M ³	Oui	Oui	Oui	Non	Non	Oui	Oui	
Arc zygomatique gracile	Non	Non	Non	Non	Non	Oui	Oui	
Constriction post-canine longue	Non	Non	Non	Non	Oui	Non	?	
Fosse glénoïdale courte & ou profonde	Non	Non	Non	Non	Oui	Oui	Oui	
Occlusion incisive en ciseaux	Non	Non	Non	Non	Non	Non	?	
Arcs jugaux parallèles ou divergents	Non	Non	Non	Non	Oui	Non	?	
Biseau de la Canine éloigné de l'alvéole	Non	Non	Non	Non	Non	Non	?	
Sillon distal de la C absent ou indistinct	Non	Non	Non	Non	Non	Non	?	
Mandibule gracile (corps + long, - haut)	Non	Non	Non	Non	Non	Non	?	
Hauteur condyle = H. proc. coronoïde	Non	?	?	Non	Non	?	?	
Angle mbd en arrière du proc. coronoïde	Oui	?	Non	Non	Oui	Non	?	
Synostose inter-mbd longue et plane	Non	Non	Non	Non	Non	Non	?	
Formule dentaire 2/2l, 1/1C, 4/4P, 3/3M	Non	Oui	Non	Non	Non	Oui	?	
Largeur aux angles mbd. peu > aux C	Non	Non	Non	Non	Non	Non	?	
<i>H. madagascariensis</i>								
Tête ramassée longitudinalement	Oui	Oui	Oui	Oui	Non	Oui	?	
Crête sagit. ext. mince, longue, convexe	Oui	Oui	Non	Oui	Oui	Oui	Non	
Bord dorsal de l'orbite mince	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Non	
Foramens mastoïdiens distincts	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Non	
Orbite aussi/plus large que haute	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Non	
Bord rostral orbite au-dessus de M²	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Non	
Proc. frontal du zygom. au-dessus de M ³	Non	Non	Non	Oui	Oui	Non	Non	
Arc zygomatique robuste	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Non	Non	
Constriction post-canine (très) courte	Oui	Oui	Oui	Oui	Non	Oui	?	
Fosse glénoïdale longue, peu profonde	Oui	Oui	Oui	Oui	Non	Non	Non	
Surface d'usure incisives « terminale »	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	?	
Arcs jugaux convergents/sigmoïdes	Oui	Oui	Oui	Oui	Non	Oui	?	
Biseau de la C proche de son alvéole	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	?	
Sillon distal de la canine marqué	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	?	
Mandibule robuste / trapue	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	?	
Proc. coronoïde > proc. condyalaire	Oui	?	?	Oui	Oui	?	?	
Angle mbd en avant du proc. coronoïde	Non	?	Oui	Oui	Non	Oui	?	
Synostose inter-mbd relevée rostralt	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	?	
Formule dentaire 2/2, 1/1, (4)3/3, 3/3	Oui	Non	Oui	Oui	Oui	Non	?	
Angles mandibulaires très écartés	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	?	
Sexe	(M, mâle ; F, femelle ; ?, indéterminé)	M	M	M+F	F	F	F	?

disponibles en collection correspond à quatre spécimens d'*H. lemerlei* pour trois d'*H. madagascariensis* (crânes ou mandibules). Les différences entre les collections peuvent refléter soit l'exclusion mutuelle des deux taxons s'ils partageaient les mêmes

territoires (ce que donnent à penser Fovet *et al.* 2011: 80), soit, plus probablement, suivant Stuenkel (1989: 260), une distribution géographique différente, les spécimens des deux espèces provenant de régions distinctes :

– des bassins côtiers du sud-ouest de l'île (Ambolisa-
tra, Amposa, Lamboharana et Itampolo-Bé, Beloha
et embouchure de la Ménarandra) pour *H. lemerlei*
du MNHN et du NHM;

– des plateaux centraux (Sirabé/Antsirabé, Masi-
nandreina, Antakara), pour les *H. madagascariensis*
du MNHN et du NHM, probablement aussi ceux
du MHNT.

Les mœurs d'*H. lemerlei* étaient probablement plus
aquatiques que celles d'*H. madagascariensis*, ainsi
qu'en témoigneraient, en particulier, l'élévation de
ses orbites au-dessus du plan frontal (pour revue,
voir Orliac *et al.* 2013) et, en suivant Stuenes (1989:
258, 260), les mouvements orthaux (verticaux) des
mâchoires (fosse mandibulaire plus courte et pro-
fonde, usure collatérale des incisives), plus adaptés
à une nourriture plus tendre, par opposition aux
mouvements de diduction (orthaux et latéraux)
chez *H. madagascariensis* (fosse mandibulaire plus
longue et moins profonde, usure terminale des
incisives) plus adaptés à une nourriture plus coriace.
Le port de la tête peut aussi avoir été influencé par
la direction générale des condyles occipitaux : plus
axiaux de profil chez *H. lemerlei*, ils s'accordaient
mieux à l'inspection des environs lorsqu'ils nageaient
avec la tête horizontale, et à une alimentation à
hauteur d'animal. Chez *H. madagascariensis*, qui
aurait été plus terrestre qu'aquatique, l'inclinaison
plus caudo-ventrale des condyles convenait mieux
à un port de tête au ras du sol et au broutement
d'herbe tandis que la direction plus latérale de ses
orbites lui donnait une vision plus large des envi-
rons, caractéristique d'herbivore terrestre toujours
sur le qui vive.

ÂGES INDIVIDUELS, VARIABILITÉ INTRA ET INTERSPÉCIFIQUE, DIMORPHISME SEXUEL

Les ensembles crânio-mandibulaires ont été recon-
stitués sur des bases morphologiques et confirmés,
pour la plupart, par la coïncidence des dimensions,
des articulés dentaires (occlusion congruente) et de
l'évolution de la denture, à l'exception du spécimen 3
(Tableaux 1 ; 6). Ce large échantillon incluant des
éléments associés (crâne/mandibule) permet de
mieux illustrer les différences morphologiques et
métriques (Tableaux 2 ; 3) d'origine interspécifique
ou intraspécifique – dans ce dernier cas, elles peuvent

être dues à la variation individuelle, à l'évolution
ontogénétique ou au dimorphisme sexuel.

L'usure des molaires et l'évolution des synos-
toses crânio-faciales (synchondrose intersphé-
noïdale, « fermeture » de l'incisure tympanique,
sutures squameuse, lacrymozygomatique, lacry-
momaxillaire, nasolacrurale, frontolacrurale,
palatines médiane et transverse, maxilloincisive)
permettent de proposer des âges individuels relatifs
pour l'ensemble de l'échantillon disponible, sans
distinction spécifique (du plus jeune au plus âgé :
Tableau 6) : l'ordre relatif des spécimens 6, 4, 2,
1 et 5 est cohérent d'une mâchoire à l'autre, mais
la mâchoire supérieure du spécimen 3 est plus
âgée que sa mâchoire inférieure : elles ne peu-
vent provenir que de deux individus différents.
D'après les synostoses crânio-faciales, l'ordre est
globalement cohérent avec les âges dentaires pour
les spécimens 6, 7, 2, 1 et 5, mais l'évolution
osseuse du spécimen 4 apparaît beaucoup plus
avancée que son évolution dentaire, et le spéci-
men 3 (crâne) est plus avancé que le spécimen 2
sur le plan dentaire, alors qu'il l'est moins sur le
plan osseux. Les crânes dont la M³ est la moins
entamée par l'usure sont aussi ceux dont les sutures
sont le plus persistantes, confirmant par là même
que les synostoses osseuses s'étendent avec l'âge
dans l'échantillon disponible ; la précocité de
l'ossification des spécimens 3 (crâne) et 4 est
peut-être en rapport avec le fait que ce sont des
femelles. Le spécimen 5, une autre femelle, est
l'individu le plus âgé : il en témoigne à la fois par
l'extrême usure de sa denture et par ses synostoses
crâniennes (Tableau 6).

Les spécimens 1, 2 et la mandibule du spéci-
men 3, aux canines légèrement plus dévelop-
pées, seraient des mâles, ce que suggèrent aussi
les cicatrices des crânes 1 et 2 (cf. ci-après) ; les
sujets aux synostoses crâniennes plus précoces
(spécimens 4, 3) ou quasi complètes (spécimen 5)
seraient des femelles. Le dimorphisme sexuel,
notamment dans les dimensions des défenses,
apparaît moindre dans les espèces malgaches que
chez *H. amphibius* (Laws 1968).

Les individus de l'échantillon possèdent tous leur
troisième molaire, qui est la dernière dent à faire
éruption. Selon Laws (1968: 26, tableau 1), les

TABLEAU 6. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Galliéni). Évolution osseuse et dentaire apparente des spécimens 1 à 8, du plus jeune (à gauche) au plus âgé (à droite), sans distinction spécifique. Le crâne et la mandibule du spécimen 3 appartiennent à deux individus différents, d'âges et de sexes distincts.

	← Plus jeune			Plus âgé →		
Synostoses	6	7	– 3	2	– 1	– 5 4
Molaires supérieures	6	7	4 –	2 –	1 3	5 –
Molaires inférieures	6	–	4 3	2 8	1 –	5 –

M₃ sont sorties et commencent à s'user (stade X) vers l'âge de 17 ans chez l'hippopotame commun actuel, qui vit environ 43 (± 5) ans; l'hippopotame du Libéria vit environ 35 ans (Grzimek 1975: t. 13, 102). Une longévité du même ordre de grandeur est envisageable pour les hippopotames de Madagascar. Sur cette base, un parallèle est tenté avec les schémas de Laws (1968), mais le retard à l'usure de M₁ et/ou de M₂ par rapport à M₃ dans les spécimens 3 et 4 montre les limites de ce modèle, focalisé sur l'hippopotame commun. L'usure des dents supérieures de notre échantillon paraît quant à elle plus conforme aux résultats de Laws (1968) et permet d'introduire le spécimen 7, privé de sa mandibule (Tableau 7). Comme attendu par la présence des dernières molaires (M³/M₃), les hippopotames de notre échantillon sont tous des sujets adultes, jeunes à âgés.

PALÉOPATHOLOGIE CRÂNIO-DENTAIRE

Plusieurs spécimens présentent des anomalies ou des lésions stomatologiques et traumatiques (crâne des spécimens 9 [Hl] et 13 [Hm]; mandibules des spécimens 1 et 2 [Hm]); ces ensembles correspondent au minimum à deux (ou trois) mâles et à trois femelles, adultes à très âgés (Tableau 7). Les mâles présentent des lésions traumatiques (spécimens 1, 2, et probablement 13 [Hm]).

– L'alvéole de l'incisive distale droite du spécimen 4 [Hm] est double: deux incisives de rang 2, disposées méso-distalement étaient présentes simultanément. Cela fait penser à la persistance de l'incisive déciduale de même rang, mais ces deux alvéoles, ou parties d'alvéoles, étant de mêmes dimensions, nous penchons plus en faveur d'un dédoublement de la cloche dentaire de l'incisive permanente.

– Le processus angulaire de la mandibule droite du spécimen 1 [Hm] présente des exostoses, d'origine probablement traumatique.

– Un crible vasculaire s'observe sur le processus alvéolaire, du côté vestibulaire, en regard de P2 à M1: c'est une lésion inflammatoire (alvéolite) qui trouve son origine dans une infection locale, le plus souvent intra-alvéolaire (abcès apical, poche parodontale) et souvent ancienne. Les spécimens 1, 3 et 5 (maxillaire [Hm]) et 2 (mandibule [Hm]), qui sont aussi parmi les plus âgés, sont porteurs de ce type de lésion.

– On observe une poche parodontale sur le crâne 3 [Hm], en regard de la M¹ droite, du côté lingual: l'os alvéolaire ménage une cavité entre la dent et le processus palatin du maxillaire.

– Les chutes dentaires ne sont pas rares, qu'il s'agisse des premières prémolaires ou, chez les sujets âgés, des molaires: la M¹ gauche du spécimen 5 [Hm] est tombée du vivant de l'animal, son alvéole est comblé.

– Un fragment isolé (spécimen 9, arrière-crâne: os occipital et temporaux *p.p.* [Hl]) présente une lésion circonscrite à la fosse mandibulaire de l'écaille temporale gauche: la surface articulaire est criblée comme dans les cas d'éburnation de l'os sous-chondral après érosion du cartilage articulaire, signant une ostéarthrose déformante de l'articulation temporo-mandibulaire (ATM), les productions osseuses étant limitées à une enthésopathie périarticulaire basse. La lésion est unilatérale, ce qui exclut une affection systémique mais évoque plutôt une cause locale ou de voisinage (traumatisme, infection).

– Des lésions arrondies d'ostéo-périostite sont visibles sur les régions frontales et nasales de deux crânes et d'un fragment isolé d'os frontal d'*H. madagascariensis* (spécimen 13): dans le spécimen 1, deux lésions juxtaposées du côté droit, l'une supraorbitaire (45 × 62 mm), et l'autre fronto-nasale (31 × 48 mm), et dans le spécimen 2, une lésion supraorbitaire à droite (24 × 33 mm) et une lésion naso-maxillaire à gauche (26 × 33 mm). Leur cause est le plus probablement traumatique: elle peut être recherchée dans le comportement des mâles qui se battent en se mordant et en se repoussant de leurs dents pointées en avant, occasionnant ainsi des blessures à la tête et au cou. Nous avons pu observer de telles

TABLEAU 7. — Hippopotames subfossiles de Madagascar conservés au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse (collection Galliéni). Correspondances entre spécimens, classes d'âges et genres (mâle/femelle). Abréviations : *HI*, *Hippopotamus lemerlei* Grandidier, 1868; *Hm*, *Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883; *indét.*, indéterminé.

Spécimen	N° d'inventaire MHNT	Stade (d'après Laws 1968)	Remarques	Âge relatif	Sexe
6 [<i>Hm</i>]	PAL.2012.0.209.1/2	XII		Adulte jeune	Femelle
7 (crâne) [<i>HI</i>]	PAL.2012.0.210	–	–	Adulte jeune	indét.
4 [<i>Hm</i>]	PAL.2012.0.207.1/2	VII (M ₁)-XIV (M ₃)	Retard usure M ₁ et M ₂	Adulte	Femelle
3 mandibule [<i>Hm</i>]	MAM.2002.109.2	XIII (M ₂)-XV (M ₃)	Retard usure M ₂	Adulte	Mâle
2 [<i>Hm</i>]	PAL.2006.278/281	XIV-XV		Adulte	Mâle
8 [<i>Hm</i>]	PAL.2012.0.211	XVI		Adulte mûr	indét.
1 [<i>Hm</i>]	PAL.2006.280/279	XVI-XVII		Âgé	Mâle
3 (crâne) [<i>Hm</i>]	MAM.2002.109.1	–		Âgé	Femelle
5 [<i>Hm</i>]	PAL.2012.0.208.1/2	XVI-XVII		Très âgé	Femelle

lésions sur de nombreux spécimens d'hippopotames nains subfossiles de Madagascar des collections du MNHN et du NHM, ainsi que Stuenes l'avait déjà signalé (1989: 244, fig. 3).

– L'absence de la région rostro-médiane des os incisifs remplacée par une vaste fissure interincisivo-palatine (spécimen 2 [*Hm*]; Stuenes 1989: fig. 9) peut s'expliquer par sa fracture suivie d'ostéolyse de l'esquille osseuse. La fragilité (ou la labilité) de cette région est à mettre en relation avec la disparition des incisives mésiales.

Stuenes (1989: 244) considère que les lésions traumatiques sont présentes sur les crânes des femelles et les attribue au comportement violent des mâles lors des ébats aquatiques, elle en déduit que le morphe avec le museau étroit (*H. lemerlei*) était celui des femelles. Nous ne souscrivons pas à ces affirmations. Chez les représentants actuels du groupe, les mâles sont plus batailleurs que les femelles (Grzimek 1975: XIII, 111; observations personnelles) et les probabilités de lésions traumatiques sont plus élevées chez eux.

CONCLUSION

Le MHNT conserve de nombreux ossements d'hippopotames de Madagascar (collection Galliéni) d'origine géographique inconnue, ni décrits ni déterminés jusqu'ici. Les spécimens crâniens ont été observés, décrits, mesurés et comparés aux spécimens des collections du MNHN (collection Grandidier

notamment) et du NHM (collection Forsyth Major notamment). Les caractères de diagnose reconnus dans la littérature (Stuenes 1989; Fovet *et al.* 2011) ont été vérifiés sur chacun des spécimens, révisés et complétés. Six ensembles crânio-mandibulaires et deux fragments crâniens présentent majoritairement (mais pas exclusivement) des caractères attribués à *H. madagascariensis* Guldberg, 1882; un crâne incomplet et quatre fragments crâniens présentent des caractères d'*H. lemerlei*. Les variations individuelles sont importantes, nonobstant celles dues au sexe ou à l'âge, ce qui contribue au « panachage » des caractères classiques et explique la confusion taxonomique entre ces deux espèces naines.

La proportion relative des espèces représentées (spécimens d'*H. madagascariensis* plus nombreux que ceux d'*H. lemerlei*) est à l'inverse de celles rencontrées dans les autres collections (Paris, Londres) et contribue à rétablir un certain équilibre numérique entre les deux taxons.

La présence, sur de nombreux spécimens, de caractères attribués « classiquement » à l'une ou à l'autre des deux espèces principales (Tableau 4), nous conduit à penser que les caractères qui séparent les deux espèces naines sont peu nombreux et que leurs domaines de variation morpho-anatomiques respectifs se chevauchaient largement (Fig. 9). Il n'en reste pas moins que, conformément aux conclusions de Stuenes (1989), *H. madagascariensis* avait plutôt un habitus d'animal paisseur de plantes herbacées et *H. lemerlei*, des caractères d'animal brouteur de pousses arbustives et d'herbes aquatiques.

Remerciements

Les auteurs remercient Yves Laurent et Pierre Dalous, en charge des collections du MHNT. Y. Lignereux remercie Andrew Carrant, Jessica McDonald (Londres) et Christine Argot (Paris) pour lui avoir permis d'accéder aux collections du NHM et du MNHN, respectivement ; il remercie aussi Eudes Huygue, pour les renseignements cruciaux qu'il lui a fournis sur les spécimens conservés à Uppsala. Pascal Tassy et un relecteur anonyme ont permis d'améliorer considérablement le manuscrit par leurs critiques, conseils et suggestions avisés, nous les en remercions vivement. M. Rakotovo est particulièrement reconnaissant à Jean-Renaud Boisserie (IPHEP, Poitiers) pour lui avoir fourni d'indispensables références bibliographiques et à Beby Ramanivosoa (Université de Majunga, Madagascar), pour son constant soutien.

RÉFÉRENCES

- BARONE R. 1977. — *Sobotta Atlas d'Anatomie Humaine, T. 4 Nomenclature Anatomique Française*. Urban & Schwarzenberg, Munich, 310 p.
- BARONE R. 2010. — *Anatomie Comparée des animaux domestiques. T. 1 : Ostéologie*. Vigot, Paris, 5^e édition, 761 p.
- BOISSERIE J.-R. 2005. — The phylogeny and taxonomy of Hippopotamidae (Mammalia: Artiodactyla): a review based on morphology and cladistic analysis. *Zoological Journal of the Linnean Society* 143: 1-26.
- BOISSERIE J.-R., LIHOREAU F., ORLIAC M., FISHER R. E., WESTON E. & DUCROCQ S. 2009. — Morphology and phylogenetic relationships of the earliest known hippopotamids (Cetardiodactyla, Hippopotamidae, Kenyapotaminae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 7: 1-42.
- CONSTANTINESCU G. & SCHALLER O. (DIR.) 2011. — *Illustrated Veterinary Anatomical Nomenclature*. Enke-Thieme, Stuttgart, 3^e édition, 625 p.
- DRIESCH A. VON DEN 1976. — Guide to the measurement of animal bones from archeological sites. *Peabody Museum Bulletin* 2: 1-137.
- FAURE M., GUÉRIN C., GENTY D., GOMMERY D. & RAMANIVOSOA B. 2010. — Le plus ancien hippopotame fossile (*Hippopotamus laloumena*) de Madagascar (Belobaka, Province de Mahajanga). *Comptes Rendus Palevol* 9: 155-162.
- FAURE M. & GUÉRIN C. 1990. — *Hippopotamus laloumena* nov. sp., la troisième espèce d'hippopotame holocène de Madagascar. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série II* 310: 1299-1305.
- FENEIS H. 1982. — *Anatomisches Bildwörterbuch der internationalen Nomenklatur*. Georg Thieme, Stuttgart, 451 p.
- FORSYTH MAJOR C. J. 1902. — Some account of a nearly complete skeleton of *Hippopotamus madagascariensis* Guld., from Sirabé, Madagascar, obtained in 1895. *Geological Magazine* IX, 455: 193-199.
- FOVET W., FAURE M. & GUÉRIN C. 2011. — *Hippopotamus guldbergi* n. sp.: révision du statut d'*Hippopotamus madagascariensis* Guldberg, 1883, après plus d'un siècle de malentendus et de confusions taxonomiques. *Zoosystema* 33: 61-82. <http://dx.doi.org/10.5252/z2011n1a3>
- GRANDIDIER A. 1868. — Sur les découvertes zoologiques faites récemment à Madagascar. *Annales des Sciences naturelles, Zoologie et Paléontologie, série 5*, tome 10: 375-378.
- GRANDIDIER A. & FILHOL H. 1894. — Observations relatives aux ossements d'hippopotames trouvés dans le marais d'Ambolisatra à Madagascar. *Annales des Sciences naturelles, Zoologie et Paléontologie, série 7*, tome 16: 151-190.
- GRATIOLET L.-P. 1867. — *Recherches sur l'anatomie de l'Hippopotame*. Masson, Paris, 403 p., 12 planches.
- GRZIMEK B. 1975. — *Le monde animal en 13 volumes. XIII. Mammifères 4*. Stauffacher, Zurich, 506 p.
- GULDBERG G. A. 1883. — Undersogelser over en subfossil flodhest fra Madagascar. *Christiana Videnskabs-Selskab Forhandling* 6: 1-24.
- HILDEBRAND M. & GOSLOW G. 2001. — *Analysis of Vertebrate Structure*. John Wiley & Sons, New York, 5^e éd., 635 p.
- ICZN 1999. — *International Code of Zoological Nomenclature*. International Trust for Zoological Nomenclature, Londres, 4^{ème} édition, 306 p.
- INTERNATIONAL COMMITTEE ON VETERINARY GROSS ANATOMICAL NOMENCLATURE 2005 RÉV. 2012. — *Nomina Anatomica Veterinaria*. 5^e édition, 198 p.
- LAWS R. M. 1968. — Dentition and ageing of the hippopotamus. *East African Wildlife Journal* 6: 19-52.
- LIGNEREUX Y., REGODÓN S. & PAVAUX C. 1991. — Typologie céphalique canine. *Revue de Médecine Vétérinaire* 142: 469-480.
- MILNE EDWARDS A. 1868. — Sur les découvertes zoologiques faites récemment à Madagascar par M. Alfred Grandidier. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 67: 1165-1167.
- MILNE EDWARDS H. & MILNE EDWARDS A. 1868 à 1874. — *Recherches pour servir à l'Histoire naturelle des Mammifères comprenant des considérations sur la classification de ces animaux, des observations sur l'hippopotame de Libéria et des études sur la faune de la Chine et du Tibet oriental*. Masson, Paris. I, texte, 394 p. ; II, atlas, 105 planches.
- ORLIAC M. J., BOISSERIE J.-R., MACLATCHY L. & LIHOREAU F. 2010. — Early Miocene hippopotamids

- (Cetardiodactyla) constrain the phylogenetic and spatiotemporal settings of hippopotamid origin. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 107 (26): 11871-11876.
- ORLIAC M. J., ANTOINE P.-O., CHARRUAULT A.-L., HERVET S., PRODEO F. & DURANTHON F. 2013. — Specialization for amphibiosis of *Brachyodus onoideus* (Artiodactyla, Hippopotamoidea) from the Early Miocene of France. *Swiss Journal of Geosciences* 106: 265-278. <http://dx.doi.org/10.1007/s00015-013-0121-0>
- STUENES S. 1989. — Taxonomy, habits and relationships of the subfossil Madagascan Hippopotami *Hippopotamus lemerlei* and *H. madagascariensis*. *Journal of Vertebrate Paleontology* 9: 241-268.

*Soumis le 20 février 2013;
accepté le 27 septembre 2013;
publié le 28 mars 2014.*