



Evolution

Gradual evolution in the African hunting dog lineage Systematic implications

Bienvenido Martínez-Navarro ^{a,*}, Lorenzo Rook ^b

^a ICREA Researcher, Grup d'Autoecologia Humana, Area de Prehistòria, Universitat Rovira i Virgili,
Plaça Imperial Tàrraco, 1, 43005 Tarragona, Spain

^b Department of Earth Sciences and Natural History Museum (Geology and Paleontology section), via G. La Pira 4, 50121 Firenze, Italy

Received 20 March 2003; accepted after revision 16 June 2003

Presented by Yves Coppens

Abstract

The hunting dog, *Lycaon pictus*, is one of the most representative species of the extant African fauna and one of the most efficient predators in the World. This species is actually a relict within Sub-Saharan Africa, but its lineage is well recorded in Eurasia during the Pliocene, and in Eurasia and Africa during the Early Pleistocene, while its record during the Middle Pleistocene is not well documented. Though postcranial skeletal remains dating from the Early Pleistocene show a tetradactyl forelimb, a characteristic feature of the extant lycaon, unique among canids, the upper and lower dentitions show gradual evolution from a primitive morphology in the Late Pliocene specimens to the highly specialized trenchant carnassials of the extant predatory species. We propose a new systematics for the lineage, grouping all the forms within the genus *Lycaon*. **To cite this article:** B. Martínez-Navarro, L. Rook, C. R. Palevol 2 (2003).

© 2003 Publié par Elsevier SAS pour Académie des sciences.

Résumé

Évolution graduelle de la lignée du lycaon africain. Le lycaon, *Lycaon pictus*, est une des espèces les plus caractéristiques de la faune africaine actuelle et l'un des prédateurs les plus efficaces du monde. Alors qu'il est aujourd'hui limité à l'Afrique sub-saharienne, sa lignée ancestrale est attestée en Eurasie au Pliocène supérieur, en Eurasie et en Afrique pendant le Pléistocène inférieur, tandis qu'elle est mal connue au Pléistocène moyen. Des restes fossiles post-crâniens datant du Pléistocène inférieur révèlent déjà un membre antérieur tétradactyle, caractéristique propre à cette lignée, alors que les molaires supérieures et inférieures montrent une évolution graduelle: de morphologie primitive chez les formes du Pliocène, elles sont très tranchantes chez l'espèce actuelle devenue hyperprédatrice. L'interprétation évolutive de cette lignée conduit à regrouper au sein du genre *Lycaon* toutes les formes qui lui ont été attribuées. **Pour citer cet article :** B. Martínez-Navarro, L. Rook, C. R. Palevol 2 (2003).

© 2003 Publié par Elsevier SAS pour Académie des sciences.

Keywords: *Lycaon*; Canidae; Plio-Pleistocene; Eurasia; Africa

Mots clés : *Lycaon* ; Canidae ; Plio-Pléistocène ; Eurasie ; Afrique

* Corresponding author.

E-mail addresses: bienvenido.martinez@icrea.es (B. Martínez-Navarro), brook@geo.unifi.it (L. Rook).

Version française abrégée

Introduction

Les canidés sont caractérisés par une formule dentaire primitive conservant l'ensemble des dents, à l'exception de la M^3 . Chez les espèces actuelles, seul le cyon, *Cuon alpinus*, un hypercarnivore, a perdu la M^3 . Grâce à cette formule dentaire primitive, les canidés font preuve d'un grand opportunisme adaptatif [27].

En Asie, la première occurrence d'un grand canidé de type moderne est signalée dans le « Villafranchien moyen », juste après la transition Gauss-Matuyama (2,5 Ma). En Europe, la première occurrence est un peu plus récente, vers 2,3 Ma, mais la radiation des canidés sur ce continent est connue juste avant la limite Plio-Pléistocène (autour de 2,0 Ma) [2,3,17].

Caractéristiques de la lignée des lycæons

Anatomie

Une systématique simplifiée a été établie pour les chiens de type lycæon du Pliocène récent et du Pléistocène ancien: toutes les formes de l'ancien monde ont été réunies dans un seul et unique ensemble spécifique, *Canis (Xenocyon) ex gr. falconeri* [16,25]. Or, les formes du Pléistocène ancien avaient déjà développé le caractère distinguant l'actuel *Lycaon pictus* des autres canidés, c'est-à-dire un membre antérieur tétradactyle [16]. Comme les lycæons, ces formes fossiles présentent un crâne relativement court, mais différent encore fortement de l'espèce actuelle par l'anatomie primitive de la série dentaire, moins spécialisée.

Éthologie

L'éthologie de la forme fossile du Pléistocène ancien a été décrite pour le site de Venta Micena, en Espagne [14], où un crâne complet et sa mandibule associée ont été trouvés. Ce spécimen correspond à un individu âgé. Or, ce crâne porte plusieurs pathologies: il est asymétrique et montre que, tout au long de sa vie, cet animal n'a possédé ni canine supérieure droite, ni M^3 droite. Seul un comportement de collaboration sociale, comparable à celui observé chez l'actuel *Lycaon pictus*, a pu permettre à cet individu de survivre jusqu'à un âge avancé, malgré l'absence de cette canine et l'asymétrie importante de son crâne. Ce type de

comportement était donc développé dès le Pléistocène ancien.

Évolution morphologique de la denture

L'évolution morphologique de cette lignée est dominée par la modification graduelle des fortes dents jugales primitives, connues dans le Pliocène ancien, vers des dents plus petites et en forme de lame, très hypercarnivores, connues chez le lycæon moderne (Fig. 1).

Les spécimens eurasiatiques du Pliocène supérieur (Figure 2) sont caractérisés par une M^1 à talonide large, avec deux cuspidés indépendantes, ainsi que par une M^2 possédant un trigonide à deux cuspidés, plus une cuspide pour le talonide. Les deux molaires supérieures sont larges et ont deux bassins, le plus grand étant au centre du trigône, le plus petit se situant entre le protocône et l'hypocône cingulaire. En conclusion, ces bassins accueillent respectivement le talonide de la M^1 et le trigonide de la M^2 . Cette forme primitive est notamment connue en Chine [23,28], mais elle a aussi été signalée en Europe [6].

L'espèce du Pléistocène ancien et du début du Pléistocène moyen est très bien documentée (Fig. 2) en Eurasie et en Afrique [1,4,5,7–9,11–15,18–21,24,26], mais sous des noms différents [16]. Elle se caractérise par la réduction en largeur du talonide de la M^1 , par l'augmentation de taille de l'hypoconide que tend à occuper le centre du talonide, et par la réduction de l'entoconide, qui peut être absent chez les formes du Pléistocène ancien terminal [20]. La largeur de la M^2 et son protoconide sont réduits eux aussi (Fig. 3). De même, les molaires supérieures présentent une largeur plus faible, ainsi qu'un bassin du trigône accru, le bassin situé entre le protocône et l'hypocône étant réduit jusqu'à avoir une taille très faible ou être totalement absent (Fig. 1).

Le Pléistocène moyen représente une sorte de goulet d'étranglement dans l'évolution des lycæons, avec pratiquement aucun enregistrement fossile, jusqu'à leur réapparition hors d'Afrique, à la porte de l'Eurasie, dans un site du début du Paléolithique moyen ancien, Hayonim en Israël. Ce site a livré une héli-mandibule droite [22]. La morphologie dentaire de ce spécimen est identique à l'actuelle forme africaine, *Lycaon pictus*, qui possède une M^1 avec un talonide totalement unicuspidé et une M^2 à trigonide

lui aussi unicuspidé (Fig. 1). Les molaires supérieures ont pratiquement perdu l'hypocône et un seul bassin apparaît dans le trigône.

Conclusion

Dans cette lignée, l'évolution de ces morphologies successives est graduelle. En conséquence, toutes les formes devraient être incluses dans le genre *Lycaon*, et trois chrono-espèces doivent être définies de la façon suivante: *Lycaon falconeri*, pour le Pliocène supérieur de l'Eurasie; *Lycaon lycaonoides*, pour le Pléistocène inférieur et le début du Pléistocène moyen d'Eurasie et d'Afrique; et *Lycaon pictus*, pour le Pléistocène moyen à récent et l'actuelle forme d'Afrique.

1. Introduction

Canids are characterized by a primitive dental formula preserving all the elements with the exception of the M^3 . Among the extant species only the Asian hyper-carnivorous dholes *Cuon alpinus* has lost the M_3 . Thanks to this primitive dental formula, canids have a wide range of adaptive opportunities, following different food behaviour strategies more than other more specialized carnivores such as felids or hyaenids [27].

The origin and evolution of the Old World canids during the Late Pliocene is a much-debated topic and is still obscure in several aspects. The oldest record of the large modern canids in Asia is known from 'Middle Villafranchian', just after the Gauss-Matuyama transition (2.5 Ma). In Europe the record is slightly younger at about 2.3 Ma, but the radiative explosion of canids in Europe occurred just below the Plio-Pleistocene boundary at the Olivola Faunal Unit (around 2.0 Ma) [17] with a major extinction of carnivores such as the raccoon-dog *Nyctereutes megamastoides* or the cursorial hyaenid *Chasmaporthetes lunensis*. This faunal turnover is known in Europe as the 'Canis event', one of major faunal renovation marking the Plio-Pleistocene transition in the continental record [2,3]. This event is detected by the appearance of three large canid species - *Canis arnensis* (coyote-like dog), *Canis etruscus* (wolf-like dog), and *Canis (Xenocyon) falconeri* (lycaon-like dog) and the large scavenging hyaena *Pachyrocuta brevirostris*. This carnivore

guild survives over most of Eurasia for more than 1 Ma until the cooling which marked the transition between the Early and the Middle Pleistocene.

2. Characteristics of the *Lycaon* lineage

2.1. Anatomy

The systematics of the Late Pliocene and Early Pleistocene lycaon-like dogs has been summarized including all the Old World forms under the same specific group *Canis (Xenocyon) ex gr. falconeri* [16,25]. These fossil canids are hyper carnivorous, larger in size than extant hunting dogs, and comparable with the living northern races of *Canis lupus*. The Early Pleistocene form of this lineage already developed a tetradactyl forelimb, characteristic feature of the extant species *Lycaon pictus*, and unique among canids. Evidence for that has been identified in the sample from Pirro Nord (Italy), where a complete left metacarpal series (II–V) shows the absence of a functional articular surface for the Mc-I in the preserved Mc-II [16]. These fossil forms are characterized, like lycaons, by a relatively short cranium, but still differ strongly from the extant hunting dog in the morphology of the primitive, less specialized, dental series.

2.2. Ethology of fossil forms

The ethology of the Early Pleistocene fossil form was studied in the site of Venta Micena, Spain [14], where a complete skull with mandible was found. This specimen corresponds to an old individual, 6–7 years old, and shows several pathologies: it is asymmetric and, after a radiologic analysis it was possible to demonstrate that, during its life, it never had the right upper C and the right M_3 . These pathologies were, probably, the consequence of a high degree of endogamy in the populations of this carnivore species. The canine is a crucial element for a predatory carnivore, but this specimen survived to an old age without it and with a pronounced asymmetry in the skull. The survival of such a pathologic individual suggests that collaborative social behaviour, as seen in the extant species *Lycaon pictus*, was already developed as early as the Early Pleistocene.

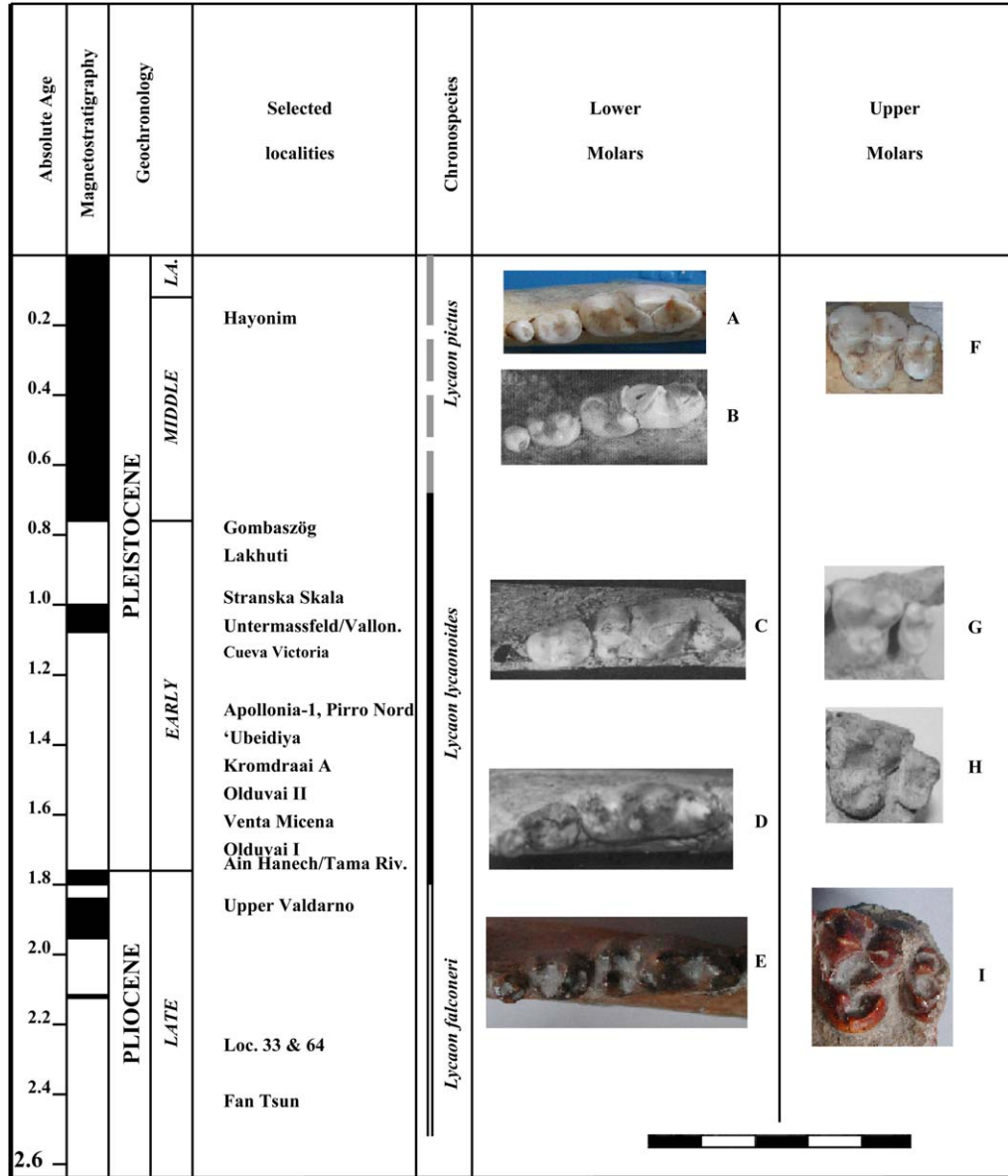


Fig. 1. Chronological distribution and gradual morphological transformation of upper and lower molars (occlusal views) of the clade *Lycaon falconeri* - *Lycaon lycaonoides* - *Lycaon pictus*. A) MCZ 22362; B) H-K21-547 (Hayonim, Israel; specimen figured as left); C) IQW 1985/20555 (Untermassfeld, Germany; from Sotnikova, 2001); D) 74-Long KI-Bone Bed I-87 Olduvai (Tanzania); E) IGF 865 (Upper Valdarno, Italy); F) MCZ 37597; G) MNHN 1949-2-723 (Ain Hanech, Algeria); H) AP 525 (Apollonia-1, Greece); and I) IGF 883. MCZ: Museum of Comparative Zoology, University of Harvard; IGF: 'Museo di Geologia e Paleontologia', University of Firenze; MNHN: 'Muséum national d'histoire naturelle', Paris.

Fig. 1. Distribution chronologique et transformation morphologique graduelle des molaires supérieures et inférieures (vues occlusales) du clade *Lycaon falconeri* - *Lycaon lycaonoides* - *Lycaon pictus*. A) MCZ 22362 ; B) H-K21-547 (Hayonim, Israël ; spécimen représenté inversé à gauche) ; C) IQW 1985/20555 (Untermassfeld, Allemagne ; d'après Sotnikova, 2001) ; D) 74-Long KI-Bone Bed I-87 Olduvai (Tanzanie) ; E) IGF 865 (Valdarno supérieur, Italie) ; F) MCZ 37597 ; G) MNHN 1949-2-723 (Ain Hanech, Algérie) ; H) AP 525 (Apollonia-1, Grèce) ; I) IGF 883. MCZ : Museum of Comparative Zoology, université de Harvard ; IGF: Museo di Geologia e Paleontologia, université de Florence ; MNHN: Muséum national d'histoire naturelle, Paris.

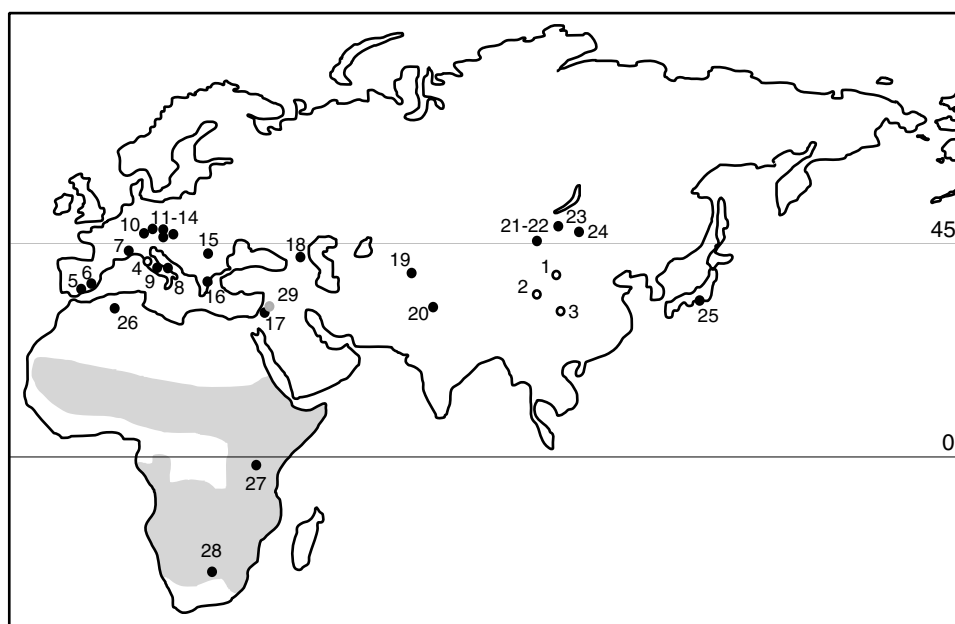


Fig. 2. Geographic distribution of :

Lycaon falconeri (white dots): 1) Fan Tsun; 2) Loc. 36; 3) Loc. 63; 4) Upper Valdarno.

Lycaon lycaonoides (black dots): 5) Venta Micena; 6) Cueva Victoria; 7) Vallonnet; 8) Pirro Nord; 9) Colle Curti; 10) Untermassfeld; 11) Gombaszög; 12) Morbach-2; 13) Würzburg-Schalkberg; 14) Stranska Skala; 15) Betfia XIII; 16) Apollonia 1; 17) 'Ubeidiya; 18) Ahkalkalaki; 19) Lakhuti; 20) Campbellpore; 21) Loc. 18, Shansi; 22) MaFang, Shansi; 23) Zasukino; 24) Nalaikha; 25) Tama River; 26) Ain Hanech; 27) Olduvai Bed I and II; 28) Kromdraai A.

Lycaon pictus (grey dot): 29) Hayonim.

Grey area represents the distribution of the extant hunting dog *Lycaon pictus*.

Fig. 2. Distribution géographique de :

Lycaon falconeri (points blancs): 1) Fan Tsun; 2) Loc. 36; 3) Loc. 63; 4) Upper Valdarno.

Lycaon lycaonoides (points noirs): 5) Venta Micena; 6) Cueva Victoria; 7) Vallonnet; 8) Pirro Nord; 9) Colle Curti; 10) Untermassfeld; 11) Gombaszög; 12) Morbach-2; 13) Würzburg-Schalkberg; 14) Stranska Skala; 15) Betfia XIII; 16) Apollonia 1; 17) 'Ubeidiya; 18) Ahkalkalaki; 19) Lakhuti; 20) Campbellpore; 21) Loc. 18, Shansi; 22) MaFang, Shansi; 23) Zasukino; 24) Nalaikha; 25) Tama River; 26) Ain Hanech; 27) Olduvai Bed I and II; 28) Kromdraai A.

Lycaon pictus (point gris): 29) Hayonim.

L'aire en gris représente la distribution du lycaon actuel *Lycaon pictus*.

3. Evolution of the dentition

The evolution of this lineage is characterized by the gradual transformation of the primitive large molars of the Late Pliocene form into the smaller hypercarnivorous and trenchant teeth of the extant hunting dog (Fig. 1). The scarce paleontological record of complete cranial or postcranial elements corresponding to this lineage does not permit other anatomical transformations to be examined from the fossil forms to the extant species.

The Late Pliocene specimens from Asia as well as those from the Plio-Pleistocene transition from Europe

(Fig. 2) are characterized by a wider talonid in the M_1 with two independent cuspids (hypoconid and entoconid) and a wider M_2 with two cuspids in the trigonid, the protoconid and metaconid, and another in the talonid, the hypoconid. The two upper molars (M^1 and M^2) are wider and have two basins, the larger in the centre of the trigon and the smaller between the protocone and the cingular hypocone, for occlusion with the talonid of the M_1 and the trigonid of the M_2 , respectively. This primitive Late Pliocene form is recorded especially in China at sites of Loc. 33 (Yang Shao Tsun), Loc. 64 (Chihli Prov.) and Fan Tsun (Shanxi Prov.) [23] where it was named *Canis antonii* [28], but

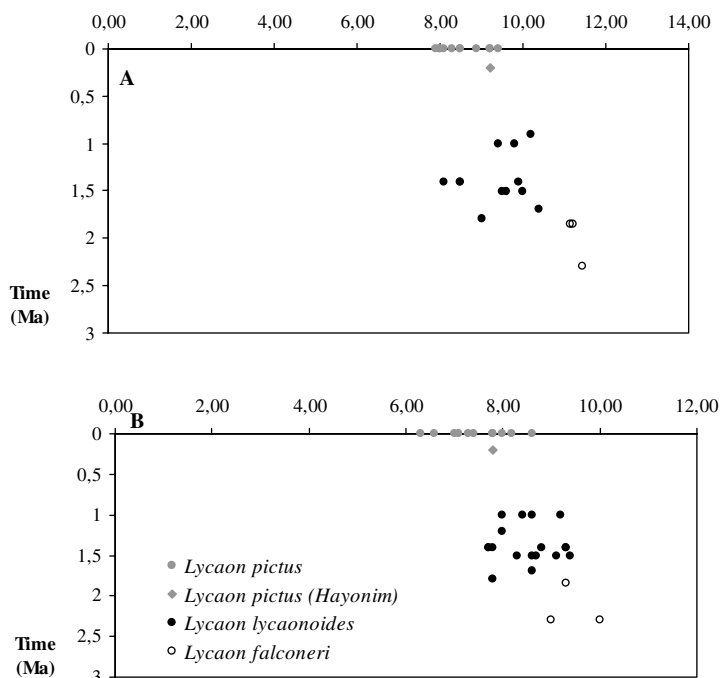


Fig. 3. Gradual reduction in breath of the lower carnassial talonid (A) and of the lower second molar (B) within the clade *Lycaon falconeri* - *Lycaon lycaonoides* - *Lycaon pictus*.

Fig. 3. Réduction graduelle de la largeur du talonide de la carnassière inférieure (A) et de la deuxième molaire inférieure (B) au sein du clade *Lycaon falconeri* - *Lycaon lycaonoides* - *Lycaon pictus*.

it is also recorded in Europe (Upper Valdarno), as *Canis (Xenocyon) falconeri* [6].

The African Early Pleistocene and Eurasian Early Pleistocene and beginning of the Middle Pleistocene species is very well known (Fig. 2) from its first records at Tama River, Japan and Ain Hanech, Algeria (1.8 Ma) [7,18], Bed I of Olduvai, Tanzania (1.7 Ma) [5] and at the site of Venta Micena, Spain (1.5-1.6 Ma) [11] until the Early-Middle Pleistocene transition, specially in Central and Western Europe [8,9,12,13,15,19,20] but also in the Middle East [4], Tajikistan [21], China and Mongolia [20], Indian Subcontinent [24], and northern, eastern and southern Africa [1,5,26]. It is characterized by a reduction of the talonid width of the M_1 , size increase of the hypoconid which tends to occupy the central area of the talonid, and reduction of the entoconid, which in some forms of the late Early Pleistocene may be or may be not absent [20]. Also the width of the M_2 and the size of its protoconid are reduced (Fig. 3). The upper molars are also characterized by the reduction of the width, the

increase of the trigon basin and the reduction to a very small or total absence of the basin between the protocone and the hypocone (Fig. 1). This form is recorded, under several different names (*Canis falconeri*, *Canis (Xenocyon) falconeri*, *Xenocyon gigas*, *Xenocyon rosi*, *Xenocyon lycaonoides*, *Cuon stehlini*, *Canis atrox* or *Canis africanus*) [16].

The Middle Pleistocene represents a sort of bottle neck in the evolution of lycaons, with practically no record, until it appears a new outside Africa in the gateway to Eurasia at the early Middle Palaeolithic site of Hayonim, Israel (in oxygen isotope stage 6 or perhaps late stage 7), where a well preserved mandible has been found [22]. Although it is larger and has some primitive characteristics in the structure of the M_1 talonid, where a remnant of a small fold of the primitive entoconid is still present, in general its dental morphology is similar to the successful extant form of Africa, *Lycaon pictus*, which has unicuspid M_1 talonid and a unicuspid M_2 trigonid (Fig. 1). The upper molars have practically lost the hypocone and only one basin is present in the trigon.

4. Discussion and conclusion

As we have seen in the description of the successive morphologies identified from Late Pliocene to Middle Pleistocene, this evolution is gradual. It is possible to identify, starting with the oldest specimens, the gradual development of extant *Lycaon pictus* morphologies. Gradual evolution has been described in the woolly mammoth [10], where the gradual increase in the number of enamel plates has been detected from the Late Pliocene forms until the Late Pleistocene ones, as a result to the adaptation to a grazing diet in cold Quaternary climates.

The hyper carnivorous adaptation is commonly observed in several carnivore lineages, especially in felids. Among canids this kind of adaptation characterizes different evolutionary lineages and has been used as an example of iterative evolution [27]. The evolutionary history of hunting dogs summarized in the present study shows the clear gradual evolution in morphology over time developing.

As a consequence, we propose that all the forms of this lineage of hunting dogs should be incorporated into the genus *Lycaon*, with three chrono-species: *Lycaon falconeri*, for the Late Pliocene forms of Eurasia; *Lycaon lycaonoides*, for forms from the Early Pleistocene and the beginning of the Middle Pleistocene of Eurasia and Africa; and *Lycaon pictus*, for the Middle–Late Pleistocene and extant African form.

Acknowledgements

This study was supported by grants of the Leakey Foundation, the CARE Foundation the Italian CNR and the Secretaria de Estado de Educación y Universidades (Spain)-Fondo Social Europeo. We thank A. Prill, O. Bar-Yosef, E. Tchernov, H. de Lumley, M.G. Leakey, G. Koufos, A. Koizumi, N. Goren-Inbar, A. Vekua, D. Lordkipanidze and P.-E. Moullé for their help to develop this research and for the access to collections in their Institutions. We also thank F. Clark Howell for his support and critical reading of an early draft of this paper, M. Pickford for its reading of the English text, J.R. Boisserie for the translation of the French version, and G. Petter and L. de Bonis for the revision and comments of the manuscript.

References

- [1] C. Arambourg, Vertébrés villafranchiens d’Afrique du Nord, Edition Fondation Singer-Polignac, Paris, 1979, pp. 1–141.
- [2] A. Azzaroli, Quaternary mammals and the ‘end-Villafranchian’ dispersal event – a turning point in the history of Eurasia, *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 44 (1983) 117–139.
- [3] A. Azzaroli, C. De Giuli, G. Ficcarelli, D. Torre, Late Pliocene to early Mid-Pleistocene mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events, *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 66 (1988) 77–100.
- [4] R. Ballesio, Les carnivores du gisement pléistocène d’Oubeidiyeh (Israel), in: E. Tchernov (Ed.), *Les Mammifères du Pléistocène inférieur de la vallée du Jourdain à Oubeidiyeh*, Mémoires et travaux du Centre de recherche français de Jérusalem, 5, Association Paléorient, Paris, 1986, pp. 63–91.
- [5] R.F. Ewer, Large Carnivora, in: L.S.B. Leakey (Ed.), *Olduvai Gorge 1951–1961*, 1, Cambridge University Press, 1965, pp. 19–22.
- [6] C.I. Forsyth Major, Considerazioni sulle faune dei mammiferi pliocenici e post-pliocenici della Toscana, Pisa, 1887, pp. 1–82.
- [7] A. Koizumi, The first record of the Plio-Pleistocene hypercarnivorous Canid, *Canis (Xenocyon) falconeri* (Mammalia; Carnivora) from Tama River, Akishima City, Western Tokyo, Japan, *Quat. Res.* 42 (2003) 1–7 (in Japanese).
- [8] G. Koufos, D. Kostopoulos, New Carnivore Material from the Plio-Pleistocene of Macedonia (Greece) with the description of a new Canid, *Muench. Geowiss. Abh. (A)* 34 (1997) 33–63.
- [9] M. Kretzoi, Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamt fauna. (Ein Beitrag zur Stratigraphie des Altquartärs), *Ann. Mus. Nat. Hung.* 31 (1938) 57–88.
- [10] A. Lister, A. Sher, The origin of the Woolly Mammoth, *Science* 294 (2001) 1094–1097.
- [11] B. Martínez-Navarro, Revisión Sistemática y Estudio Cuantitativo de la Fauna de Macromamíferos del Yacimiento de Venta Micena (Orce, Granada), PhD Thesis, Universidad Autónoma de Barcelona, 1991, 264 p.
- [12] P.E. Moullé, Les grands mammifères du Pléistocène inférieur de la grotte du Vallonnet (Roquebrune-Cap-Martin, Alpes-Maritimes). Étude paléontologique des Carnivores, Équidés, Suidés et Bovidés, Ph D Thesis, Muséum national d’histoire naturelle, Paris, 1992.
- [13] R. Musil, Die Caniden der Stranska Skala, *Anthropos* 20 (NS 12) (1972) 77–106.
- [14] P. Palmqvist, A. Arribas, B. Martínez-Navarro, Ecomorphological study of large canids from the Lower Pleistocene of southeastern Spain, *Lethaia* 32 (1999) 75–88.
- [15] J. Pons-Moyà, S. Moyà-Solà, La fauna de carnívoros del Pleistoceno medio de (Mindel) de Cueva-Victoria (Cartagena, España), *Acta Geol. Hisp.* 13 (1979) 54–58.
- [16] L. Rook, The Plio-Pleistocene Old World *Canis (Xenocyon) ex. gr. falconeri*, *Bol. Soc. Paleontol. Ital.* 33 (1994) 71–82.
- [17] L. Rook, D. Torre, The “Wolf event” in western Europe and the beginning of Late Villafranchian, *Neues Jahrb. Geol. Paläontol.- Monatshefte* 8 (1996) 495–501.

- [18] M. Sahnouni, D. Hadjouis, J. Van der Made, A. Derradji, A. Canals, M. Medig, H. Belahrech, Z. Harichane, M. Rabhi, Further research at the Oldowan site of Ain Hanech, North-eastern Algeria, *J. Hum. Evol.* 43 (2002) 925–937.
- [19] G. Schütt, Revision der *Cuon*- und *Xenocyon*-Funde (Canidae, Mammalia) aus den altpleistozänen Mosbacher Sanden (Wiesbaden, Hessen), *Mainzer Naturw. Arch.* 12 (1973) 49–77.
- [20] M. Sotnikova, Remains of Canidae from the Lower Pleistocene site of Untermassfeld, in: R.D. Kahlke (Ed.), *Das Pleistozän von Untermassfeld bei Meiningen (Thüringen)*, 2, Römisch-Germanisches Zentralmuseum, 2001, pp. 607–632.
- [21] M.V. Sotnikova, I.A. Vislovokova, Pleistocene Mammals from Lakhuti, Southern Tajikistan, *USSR Quatärpaläontologie* 8 (1990) 237–244.
- [22] M.C. Stiner, F.C. Howell, B. Martínez-Navarro, E. Tchernov, O. Bar-Yosef, Outside of Africa: Middle Pleistocene *Lycaon* from Hayonim Cave, Israel, in: L. Rook, D. Torre (Eds), *Neogene and Quaternary continental stratigraphy and mammal evolution. Papers in honour of Prof. Augusto Azzaroli's outstanding contribution in Geology and Paleontology*. *Boll. Soc. Paleontol. Ital.*, 40 (2001) 293–302.
- [23] R.H. Tedford, J.L. Flynn, Z. Qui, N. Opodyke, W.R. Dowens, Yushe basin, China: paleomagnetically calibrated mammalian biostratigraphic standard for the Late Neogene of Western Asia, *J. Vert. Paleontol.* 11 (1991) 519–526.
- [24] P. Teilhard de Chardin, Fossils from Campbellpore, Punjab unpublished manuscript, archived in the Dept. of Paleontol. Vert., AMNH (New York), Museum Exp. and Purch., 1932–1938, Siwalik Collection, 4–8, Box 1, Folder 27, 1935, 11 p.
- [25] D. Torre, I cani villafranchiani della Toscana, *Paleontol. Ital.* 64 (1967) 113–138.
- [26] A. Turner, Miscellaneous carnivore remains from Plio-Pleistocene deposits in the Sterkfontein Valley (Mammalia, Carnivora), *Ann. Transvaal Mus.* 34 (1986) 203–226.
- [27] B. Van Valkenburg, Iterative evolution of hypercarnivory in canids (Mammalia: Carnivora): evolutionary interactions among sympatric predators, *Paleobiology* 17 (1991) 340–362.
- [28] O. Zdansky, Jungtertiäre Carnivoren Chinas, *Paleontol. Sin.*, ser. C II (1) (1924) 38–45.