



Available online at [www.sciencedirect.com](http://www.sciencedirect.com)

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 3 (2004) 209–217



Paléontologie systématique (Paléontologie des Vertébrés)

## Découverte de squelettes subcomplets de mammifères (Hyracoidea) dans le Paléogène d'Afrique (Libye)

Herbert Thomas \*, Emmanuel Gheerbrant, Jean-Michel Pocaud

UMR–CNRS 5143, « Paléobiodiversité », département Histoire de la Terre, Muséum national d'histoire naturelle & Collège de France,  
8, rue Buffon, 75005 Paris, France

Reçu le 26 juin 2003 ; révisé et accepté le 1 décembre 2003

Disponible sur Internet le 9 avril 2004

Présenté par Yves Coppens

---

### Résumé

Si l'Afrique a été le centre d'origine de plusieurs grands groupes de mammifères placentaires, leurs restes fossiles au Paléogène sont rares et presque toujours fragmentaires. La découverte de squelettes articulés d'hyracoïdes quasi complets en Libye, mentionnée ici, revêt une importance capitale pour la connaissance de leur anatomie postcrânienne. L'exceptionnelle conservation de ces squelettes permet, pour la première fois, la reconstitution d'un hyracoïde ancien. Ils appartiennent au genre *Sagatherium* et à une espèce proche par sa taille de *S. antiquum*. Ils témoignent d'adaptations locomotrices de coureurs et d'une forme probablement digitigrade. **Pour citer cet article : H. Thomas et al., C. R. Palevol 3 (2004).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

### Abstract

**Discovery of subcomplete skeletons of mammals (Hyracoidea) in the Palaeogene of Africa (Libya).** Africa is the cradle of a number of major groups of placental mammals but their early record, in the Palaeogene, is extremely scarce and limited to fragmentary fossils. Here we report on exceptionally well preserved, articulated skeletons of a mammal from the lower Oligocene of Libya, which provide a first reconstruction of a Palaeogene hyrax and key information about the primitive skeletal morphology of this endemic African mammal order. Preliminary study indicates that they belong to a single species of *Sagatherium*, similar in size to *S. antiquum*. It shows a cursorial and probably digitigrad locomotion. **To cite this article: H. Thomas et al., C. R. Palevol 3 (2004).**

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

**Mots clés :** Mammalia ; Hyracoidea ; *Sagatherium* ; Oligocène ; Afrique ; Libye ; Anatomie postcrânienne

**Keywords:** Mammalia; Hyracoidea; *Sagatherium*; Oligocene; Africa; Libya; Postcranial anatomy

---

\* Auteur correspondant.

Adresses e-mail : [hthomas@mnhn.fr](mailto:hthomas@mnhn.fr) (H. Thomas), [gheerbra@mnhn.fr](mailto:gheerbra@mnhn.fr) (E. Gheerbrant).

### Abridged English version

The discovery of articulated skeletons of mammals in the Oligocene of Libya, in the locality known as Jebel al Hasawnah, was reported in 1978 by Spinar and Rocek in a cryptic abstract [17]. This outstanding discovery for the palaeontology of African mammals has fallen into oblivion. The material, briefly reported, was never described. It was identified by Spinar and Rocek as belonging to the early hyrax '*Titanohyrax palaeotherioides*', a species from the Fayum which has been subsequently synonymized by Rasmussen and Simons [9] with *T. angustidens*, known from the Fayum upper sequence (FFZ3, 4). '*Titanohyrax palaeotherioides*' from Jebel al Hasawnah was found along with fishes and frogs in a lacustrine limestone level belonging to the Tarab Formation and dated as Early Oligocene mainly on the basis of its correlation with the Fayum fauna.

Jebel al Hasawnah is the only known mammal locality from the Palaeogene of Africa yielding articulated skeletons of terrestrial mammals. Other sites yielded mostly dental remains and isolated bones of mammals, and in the best cases skulls or few composite skeletons (Fayum, El Kohol). Thus far, the only known articulated skeletons of African Palaeogene mammals belong to marine species and to a partial chiropteran from the Middle Eocene of Tanzania [2].

Here we report on a new exquisitely well preserved material of hyraxes from Jebel al Hasawnah found by an amateur. Four specimens were prepared by acid process; one is a subcomplete skeleton that, remarkably, even shows traces of the costal cartilages of the thoracic cage (Fig. 1A and B). This material allows the first reconstruction of the skeleton of a Palaeogene hyrax (Fig. 1C). Palaeogene hyraxes all belong to the paraphyletic family 'Pliohyracidae' and are known mostly from dental anatomy, which is at the basis of their current systematics [8]. Until now, their postcranial anatomy was very poorly known, illustrated mostly by a few isolated described tarsal bones such as astragalus.

The new hyrax material from Jebel al Hasawnah belongs to a single small species of the genus *Saghattherium* known from the Fayum [9,10] and Oman [7]. Beside the small size, it shares with *Saghattherium* the morphology of the molars, which are bunolophodont and bear a long and complex ectoloph (e.g., occurrence

of spurs and strong labial foldings), and also the morphology of the premolars (e.g., absence of mesostyle) and of the upper canine. Of the three described species of *Saghattherium*, the species from Jebel al Hasawnah is closer to *S. antiquum* (FFZ 2) by its size and a few other features. It is indeed significantly larger than *S. bowni* (FFZ1) and it differs from *S. humarum* (FFZ3) by the absence of mandibular chamber. *S. "sobrina"* is considered as synonymous of *S. antiquum* by Rasmussen and Simons [10]. However, the material from Jebel al Hasawnah shows some original features and its possible affinities with *S. antiquum* need further investigation, including detailed comparisons. This will be the subject of a separated study, which will account for the exact systematic status of the species (Gheerbrant and Thomas, in prep.). The species from Jebel al Hasawnah is provisionally identified here as *Saghattherium* sp. Because of the absence of any published description of the species from Jebel al Hasawnah allocated to '*Titanohyrax palaeotherioides*' by Spinar & Rocek [17], it cannot be compared with *Saghattherium* sp. However, the published estimation of its size [3] suggests a species larger than *Saghattherium* sp. It should be noticed that the identification of *Saghattherium* from Jebel al Hasawnah supports the Early Oligocene age of the locality.

The overall aspect of the skeleton of *Saghattherium* sp. is remarkably similar to that of living hyraxes such as *Procavia*. It differs mainly from them by a slightly larger size, the longer foot (tarsus and metatarsals) and hand, the longer nasal (as that of *S. bowni* [10]), the absence of external auditory tube, the absence of bone ankylosis in limbs, and retention of a well-developed first digit at the manus. The preliminary examination reveals a number of remarkable features previously unknown in early hyraxes or only inferred from fragmentary remains. For the first time, articulated wrists and ankles provide direct evidence for the taxopode (or serial) arrangement of the carpal and tarsal bones in early representatives of this order, a pattern described as a synapomorphy of Paenungulata. The ankle also shows the peculiar, strong articulation between the astragalus and the tibia, which is synapomorphic of hyracoideans [12]: the strong medial maleolus articulates in a deep cotylar fossa. The astragalus is of the peculiar 'offset' type known in hyracoideans [6]. However, the morphology of the astragalus of *Saghattherium* sp. is very peculiar: the lips of the tibial tro-

chlea are very strong and salient and markedly dissymmetric, and the overall shape of the bone is significantly elongated as is the whole pes. One specimen, which preserves nearly all the deciduous dentition, shows for the first time in Palaeogene hyraxes the  $dI^1$  – of small size – in the course of replacement by the upper tusk.

As a whole, the limb morphology of *Saghatherium* sp. suggests that it was digitigrade and cursorial. The cursorial locomotion in early hyraxes was previously hypothesized by Fischer [1]. *Saghatherium* sp. shows indeed that among the cursorial features, the reduction of the digits 1 and 5 at the feet was an old specialization. However, the size and morphology of the terminal phalanx of *Saghatherium* sp. suggest that it was digitigrade, and that this is a primitive condition in the order, by contrast with the previous hypothesis of an unguligrade cursorial ancestor for extant hyraxes [1]. A possible adaptation to leaping is suggested by its noticeably elongated foot and hand, robust limb bones, and peculiar features of the distal extremity of the metatarsals. A striking evidence of *Saghatherium* sp. is that the morphology of all its terminal phalanxes reminds obviously more that of the second claw-like toe of extant procaviids than that of their other hoof-like toes. It should be stressed with this regard that in extant hyraxes the hoof-like toes are interpreted as primitive in the order, and that their second claw-like toe is interpreted as secondary [1].

Finally, it appears that *Saghatherium* sp. shares the cursorial and possibly leaping locomotion with *Antilohyrax*, the only other Palaeogene hyrax with described and identified postcranial material [11]. However, *Antilohyrax* is much more specialized in this way, especially in the morphology of the navicular facet of the astragalus and in the fusion of the tibia and fibula, showing striking convergences with bovids [11]. On the other hand, *Saghatherium* sp. is derived in its elongated feet, which seems to depart from the condition of *Antilohyrax*, judging from the short astragalus of the latter. *Saghatherium* sp. shows no significant difference with procaviids in the mid-tarsal and mid-carpal anatomy, which shows a similar articulation and construction of the first and second rows. In extant hyraxes, this morphology allows possible mid-tarsal and mid-carpal supination and pronation, which was considered by Fischer [1] as a remarkable and secondary feature, linked to their climbing locomotion. *Saghatherium* sp.

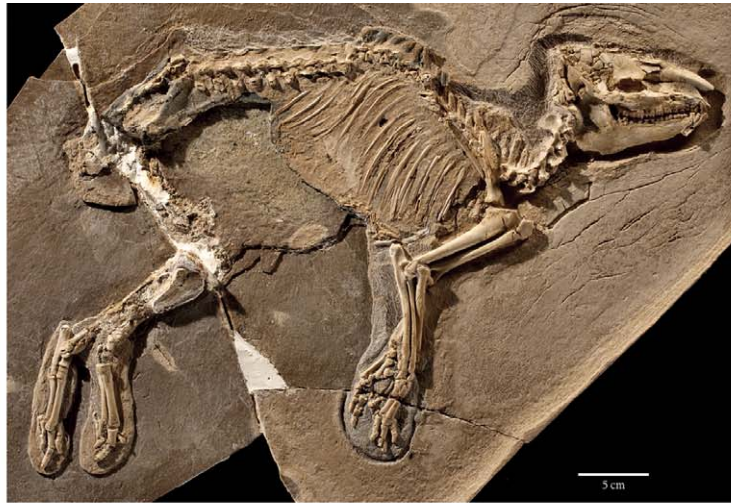
shows that this mid-tarsal and mid-carpal morphology is at least as old as Early Oligocene, and it does not exclude its primitive nature.

During the Palaeogene, hyracoideans represent the major African endemic mammal radiation, but their diversity was previously illustrated mostly by dental remains. However, the few previously described postcranial bones – mostly the astragalus – exemplify a striking diversity of the locomotor apparatus of early hyraxes, which is even striking with respect to Laurasiatic ungulates such as artiodactyls and perissodactyls [6]. This highlights the significance of the fossil articulated skeletons of hyraxes from Jebel al Hasawnah. This material will help to study the numerous isolated bones of ‘small hyraxes’ known in some Fayum localities such as L-41 [10] and to check the systematic allocation of previously described bones [12]. It also opens new perspectives to test some of the suprageneric diagnoses given for the order [6]. As a whole, this material will contribute to renew considerably our knowledge of the early evolution of the order Hyracoidea, which is a major component of early endemic communities of African placental mammals.

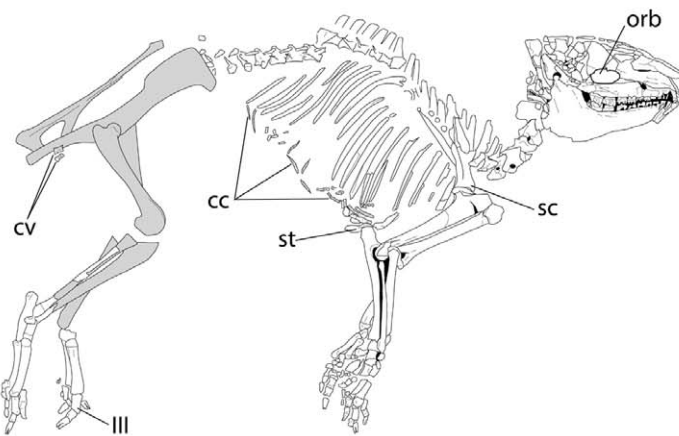
The conditions of preservation of the fossil mammals in the still unexcavated locality of Jebel al Hasawnah are exceptional in Africa, and unique for the Palaeogene there. Jebel al Hasawnah will certainly become a key site for the understanding of the early evolution of the Hyracoidea and their relationships to other ungulates, which are currently among the most heatedly debated questions in placental mammal phylogeny (e.g., relationships with respect to Proboscidea (Paenungulata) or Perissodactyla). The excavation of this site might also enlighten the still obscure early history of other, small and medium-sized endemic African mammals, such as the ‘insectivores’, macroscelideans, creodonts (hyaenodontids) and primates.

## 1. Introduction

L’existence de squelettes articulés de petits hyracoïdes oligocènes en Libye centrale fut brièvement signalée – sans description – en 1978, lors du second symposium sur la géologie de la Libye [17]. Ces ongulés africains, récoltés l’année précédente par Z.V. Spinar et Z. Rocek, au cours d’une mission de cartographie géologique, provenaient d’un gisement inédit dans le

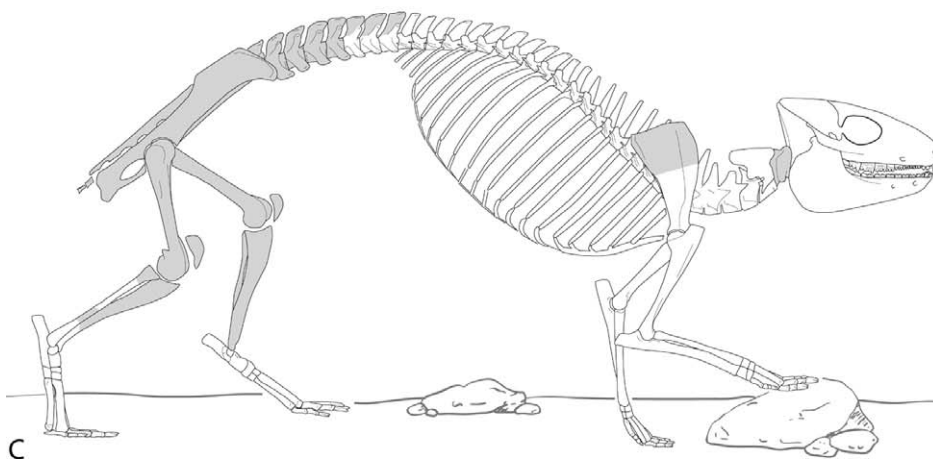


A



B

10 cm



C



Jebel al Hasawnah, où furent également trouvés de très nombreux squelettes ou empreintes de poissons et grenouilles Pipidae [3,15,17]. Tous ces restes ont été recueillis dans un même niveau, une calcilutite finement litée, dans des dépôts de calcaires lacustres, définis comme la formation Tarab et datés de l'Oligocène inférieur. Les hyracoïdes fossiles découverts par Spinar et Rocek provenaient, pour la plupart, d'un même site, choisi comme localité type de la formation Tarab. Le matériel comprenait deux crânes incomplets, un squelette postcrânien presque complet – seul spécimen figuré [3,16] –, et trois autres fragments composés de diverses portions de squelettes postcrâniens. Alors que seules les faces labiales des dents étaient visibles et que le squelette postcrânien, d'une longueur de 46 cm (sans autre précision), indiquait que l'animal – encore jeune – ne dépassait pas la taille d'un gros lapin ou d'un chat, Spinar et Rocek [17] attribuèrent ces petits hyracoïdes à *Titanohyrax* « *palaeotherioides* » (Schlosser, 1910), espèce d'assez grande taille, provenant de la formation Jebel Qatrani du Fayoum. Cette espèce du Fayoum avait été tout d'abord attribuée au genre *Megalohyrax* Andrews, 1903, puis transférée au genre *Titanohyrax* [4]. *Titanohyrax* « *palaeotherioides* » fut par la suite considéré comme *nomen nudum*, faute d'une description formelle et le matériel décrit initialement sous ce nom, fut rapporté à *T. andrewsi* (Matsumoto 1922) [5]. Cette espèce a été récemment reconnue comme distincte de *T. andrewsi* et renommée *Titanohyrax angustidens* par Rasmussen et Simons [9], sur la base d'un nouveau matériel de la séquence supérieure de Jebel Qatrani (Quarry R, V). Quoiqu'il en soit de ces révisions systématiques, l'espèce de Jebel al Hasawnah signalée par Spinar et Rocek reste mal connue et d'attribution incertaine (*T. angustidens?*).

En dépit de l'importance de cette découverte, sans précédent pour l'Afrique, et de son grand intérêt pour la connaissance des hyracoïdes paléogènes, celle-ci passa pour ainsi dire inaperçue, tout comme le gisement lui-même qui tomba dans l'oubli jusqu'à maintenant. Tout récemment, ce gisement a fait l'objet de nouvelles et brèves recherches de surface en 1996 et 1997 par un amateur. Celui-ci recueillit dans un rayon de quelques mètres, et dans un même niveau, plusieurs squelettes de mammifères hyracoïdes, remarquablement bien conservés, que nous présentons brièvement dans cette note préliminaire. Les fossiles de Jebel al Hasawnah, bien conservés et très complets, sont uniques pour le Paléogène d'Afrique, où les mammifères sont connus avant tout par des restes dentaires, exceptionnellement par des crânes, comme dans le cas du Fayoum, voire par quelques squelettes composites (proboscidiens, *Arsinoitherium*). Le gisement de Jebel al Hasawnah est en fait le seul, dans tout le Paléogène d'Afrique, qui ait livré des restes articulés de mammifères terrestres. Les autres squelettes articulés connus, correspondent à des mammifères marins (cétacés et siréniens), et à un chiroptère incomplet découvert récemment dans l'Éocène moyen de Tanzanie [2]. L'exceptionnelle conservation des squelettes de Jebel al Hasawnah va permettre de décrire en détail presque tous les éléments postcrâniens d'un hyracoïde ancien, jusque là documentés par quelques os isolés du Fayoum, notamment du tarse et du carpe [11,12,14] et d'en proposer, pour la première fois, une reconstitution subcomplète (Fig. 1C).

## 2. L'hyracoïde de Jebel al Hasawnah

Famille « Pliohyracidae » Osborn, 1869

Sous-famille Saghatheriinae Andrews, 1906

Fig. 1. *Saghatherium* sp. de Jebel al Hasawnah, Oligocène inférieur de Libye centrale. **A.** JAH 1, photographie du squelette (face droite) subcomplet et articulé, dégagé de sa gangue calcaire par attaque acide. **B.** JAH 1, dessin du squelette ; la qualité exceptionnelle de la préservation fossile des mammifères dans le gisement est illustrée ici, par exemple, par la conservation remarquable des cartilages inter-costaux (cc). Légendes : sc, scapula ; st, sternum ; orb, orbite ; cv, vertèbres caudales ; III, doigt III, le plus développé, par lequel passe l'axe principal du membre. En gris, os non ou mal (empreinte) conservés. **C.** Reconstitution composite du squelette de *Saghatherium* sp. à partir de l'ensemble du matériel découvert (quatre spécimens). *Saghatherium* sp. était un mammifère hyracoïde coureur et probablement digitigrade.

Fig. 1. *Saghatherium* sp. from Jebel al Hasawnah, Early Oligocene of central Libya. **A.** JAH 1, photograph of the subcomplet and articulated skeleton (right side) as prepared by acid treatment. **B.** JAH 1, drawing of the skeleton as preserved with identification of the major skeletal structures. The exceptional quality of fossilization of the mammals in Jebel al Hasawnah is exemplified here, e.g. by the remarkable preservation of the inter-costal cartilages (cc) of the thoracic cage. Legends: cc, costal cartilages; cv, caudal vertebrae; orb, orbit; sc, scapula, st, sternum. Grey: unpreserved or damaged bones. **C.** Reconstruction of the skeleton from the four known specimens. *Saghatherium* sp. was a cursorial and probably digitigrad mammal.

*Sagatherium* sp.

Le nouveau matériel de Jebel al Hasawnah comprend quatre spécimens :

- JAH1, squelette subcomplet d'un individu adulte, auquel il manque essentiellement le bassin, le fémur, le tibia et la fibula ;
- JAH2, portion antérieure de squelette d'un individu juvénile, sans le crâne, mais avec les vertèbres cervicales, la partie antérieure du thorax et les membres antérieurs ;
- JAH3, portion antérieure de squelette d'un individu juvénile préservant le crâne et sa denture de lait presque complète ;
- JAH4, pieds (autopode) droit et gauche sub-complets d'un individu juvénile.

Les nouveaux spécimens de Jebel al Hasawnah appartiennent à une seule et même espèce d'hyracoïde de petite taille, d'une même population, de la famille des « Pliohyracidae ». Plusieurs caractères dentaires permettent d'attribuer cette espèce au genre *Sagatherium*, à savoir :

- la petite taille (longueur totale du squelette = 45–50 cm d'après JAH1) ;
- l'importance de la série des molaires, comparée à celle plus réduite des prémolaires ;
- la morphologie bunolophodonte des molaires et leur ectolophe long et complexe muni de carènes et d'éperons d'émail ;
- l'absence de mésostyle sur les prémolaires et la canine supérieure prémolariforme.

La région angulaire de la mandibule, particulièrement développée, est également un trait commun à *Sagatherium*. La branche horizontale, manifestement dépourvue de chambre mandibulaire, rappelle celle des *Sagatherium* des séquences inférieures de Qatrani. Par l'ensemble de ces caractères, l'hyracoïde d'al Hasawnah se distingue des autres petits sagathériinés regroupés dans le genre *Thyrohyrax* connu dans la formation Qatrani.

Le genre *Sagatherium* connu uniquement dans la formation Jebel Qatrani du Fayoum et à Thaytiniti au Sultanat d'Oman [7,9,10], est représenté par trois espèces : *S. bowni* de L-41 (séquence FFZ 1), *S. antiquum* (séquence FFZ 2) et *S. humarum* de la Quarry V (séquence FFZ 3) ; *S. « sobrina »* (quarries A,B, E dans la séquence FFZ 2) étant un synonyme de *S. antiquum*, d'après Rasmussen et Simons [10]. *S. humarum* se distingue par la présence d'une chambre mandibulaire.

Les dimensions de l'espèce de Jebel al Hasawnah sont plus grandes que celles de *S. bowni* et voisines de *S. antiquum*. Une possible affinité avec *S. antiquum* requiert toutefois des comparaisons morphologiques plus poussées. Celles-ci font l'objet d'une monographie séparée, qui précisera la systématique et décrira en détail l'espèce de Jebel al Hasawnah, désignée ici provisoirement *Sagatherium* sp. (Gheerbrant et Thomas, en prép.). Sa comparaison avec le matériel de Jebel al Hasawnah rapporté précédemment à « *Titanohyrax palaeotherioides* » [17] ne peut être effectuée en l'absence d'illustration adéquate et de description de la denture. Les rares données publiées, en particulier l'estimation de la taille du spécimen le plus complet, laissent néanmoins supposer qu'il s'agit d'une espèce plus grande que celle rapportée ici.

L'examen préliminaire du matériel de *Sagatherium* sp. de Jebel al Hasawnah permet d'ores et déjà de faire ressortir plusieurs caractères anatomiques importants. L'allure générale du squelette est remarquablement proche des damans actuels (par exemple, *Procavia capensis*), bien que ces derniers soient légèrement plus petits. Les différences résident, d'une part, dans le crâne, avec un méat auditif externe sans tube ossifié et le fort prolongement rostral des nasaux, déjà signalé chez *S. bowni* [10]. Elles concernent, d'autre part, les os des membres (Gheerbrant et Thomas, en prép.), avec le développement encore notable du premier doigt de la main (main pentadactyle, mais pied tridactyle), l'absence d'ankylose entre le radius et l'ulna et entre le tibia et la fibula chez l'adulte (JAH1) et, enfin, l'allongement notable des os du pied (tarse et métatarses) et de la main par rapport à la taille de l'animal. D'autres caractéristiques morphologiques, auparavant inconnues ou interprétées à partir d'un matériel fragmentaire non identifié, peuvent désormais être relevées. C'est le cas des articulations de la cheville et du poignet, illustrées ici en connexion, qui permettent, pour la première fois, l'observation directe de la structure sériée ou taxéopode des os du carpe et du tarse chez un hyracoïde du Paléogène, caractère classiquement considéré comme une synapomorphie des Paenungulata. L'articulation du tibio-tarse montre la disposition si particulière chez les hyracoïdes : le tibia pourvu d'une forte malléole médiale s'unit à l'astragale dans une profonde cupule (fosse cotyloïde). Ce caractère est généralement considéré comme une autapomorphie du groupe [12], mais la cupule tibiale est

connue dans plusieurs autres ordres (par exemple, proboscidiens). L'astragale est de type « décalé », caractéristique de certains hyracoïdes (Procaviamorpha : [6]), la trochlée tibiale étant très fortement décalée latéralement par rapport au col et à la tête de l'os. La morphologie de l'astragale de *Sagatherium* sp. diffère de tous les astragales déjà décrits. Les lèvres de la trochlée tibiale sont particulièrement saillantes et fortement dissymétriques. L'os muni d'un col bien distinct est en outre nettement allongé, en corrélation avec l'allongement général du pied. Sur le plan dentaire, le matériel de Jebel Hasawnah préserve l'ensemble de la denture lactéale (JAH3) et illustre, pour la première fois chez un hyracoïde paléogène, la  $dI^1$  – petite – en cours de remplacement par la défense de l'adulte.

Dans leur ensemble, les os des membres de *Sagatherium* sp. montrent une adaptation à la course : par exemple, réduction des doigts 1 et 5 au pied, axe du membre passant par le doigt 3, qui est le plus développé, morphologie de la trochlée tibiale de l'astragale avec des lèvres très prononcées, allongement des pieds et des mains, articulation distale de l'humérus étendue transversalement, et absence d'acromion à la scapula. Parmi ces traits, le matériel de Jebel al Hasawnah fournit notamment le premier témoignage d'une réduction remarquablement ancienne des doigts latéraux chez les hyracoïdes. *Sagatherium* sp. confirme ainsi l'hypothèse de Fischer [1], selon laquelle les damans actuels, adaptés au grimper, descendent d'ancêtres coureurs. Fischer [1] a postulé que les damans actuels étaient secondairement plantigrades, issus d'un ancêtre coureur onguligrade. L'allongement des métatarses et métacarpes de *Sagatherium* sp. soutient clairement le fait qu'il ne pouvait être plantigrade, mais d'autres traits évoquent en fait la digitigradie. Une telle digitigradie avait été auparavant supposée chez les hyracoïdes paléogènes, sur la base de métatarses isolés indéterminés du Fayoum [13]. Chez *Sagatherium*, elle est suggérée par la morphologie de la dernière phalange (forme étroite, allongée, à sole sans élargissement transversal, et fendue distalement) et par son allure générale (taille et forme) peu différenciée des phalanges 2 et 1, traduisant une étroite relation fonctionnelle.

Par ailleurs, les phalanges terminales de *Sagatherium* sp. sont toutes de morphologie homogène. Leur allure générale rappelle celle du doigt 2 du pied des procaviidés actuels, muni d'une griffe (griffe de toilette), qui est présumée spécialisée [1]. Les phalanges

terminales de *Sagatherium* sp. et du doigt 2 des procaviidés partagent en effet la forme allongée, s'étrécissant proximatement et fendue par une encoche médiane, allure qui s'écarte singulièrement de celle des autres doigts à « sabot » des damans actuels. Rappelons que ces doigts à « sabot » chez les damans actuels sont interprétés comme un trait *primitif* au sein de l'ordre [1].

Quelques caractères suggèrent aussi une possible adaptation au saut : l'allongement notable du pied et de la main, la robustesse des os connus des membres (par exemple, radius et ulna), ainsi que la présence d'une crête médiane bien développée sur la poulie articulaire de l'extrémité distale des métatarses, qui guide les mouvements dans le sens antéro-postérieur. Il ressort que *Sagatherium* sp. partage avec *Antilohyrax* des adaptations de coureur et de sauteur [11]. Toutefois, *Antilohyrax*, plus grand, est beaucoup plus spécialisé dans ce sens par la construction de l'astragale (facette naviculaire concave en selle de cheval), qui suppose des mouvements du tarse contraints latéralement et favorisés dans le sens antéro-postérieur, et par la fusion poussée du tibia et de la fibula. *Sagatherium* sp. reste, sur ce plan, primitif comparativement à *Antilohyrax*, qui montre là des convergences remarquables avec certains bovidés [11]. En outre, l'allongement du pied est un trait dérivé remarquable de *Sagatherium* sp., qui paraît absent chez *Antilohyrax* si l'on en juge par la brièveté de son astragale. *Sagatherium* sp. présente en fait une construction du tarse et du carpe relativement similaire à celle des procaviidés actuels dans les relations des première et deuxième rangées osseuses, avec des possibilités comparables de mouvements latéraux. Chez les procaviidés actuels, cette morphologie autorise des mouvements de pronation et supination intratarsiens et intracarpies, qui sont interprétés par Fischer [1] comme une adaptation secondaire remarquable des hyracoïdes modernes, liée au grimper. *Sagatherium* sp. montre toutefois que cette morphologie intratarsienne et intracarpienne, qui remonte au moins au début de l'Oligocène, pourrait être une disposition primitive.

### 3. Conclusions

Le matériel de *Sagatherium* sp. de Jebel al Hasawnah apporte de nombreuses informations inédites sur

l'ordre des Hyracoidea, qui représente le groupe d'ongulés dominant en Afrique au cours du Paléogène. Cet ordre, qui constitue très tôt une radiation majeure de mammifères endémiques en Afrique, se distingue alors par une diversité de formes sans équivalent dans l'histoire du groupe (par exemple, gamme de taille équivalente aux ongulés modernes avec les formes « géantes » de *Titanohyrax*).

Cette ancienne radiation n'était toutefois connue jusque-là que par un matériel très fragmentaire, essentiellement des restes dentaires, sur lesquels a été fondée la systématique actuelle et notamment celle du groupe paraphylétique des « Pliohyracidae » [8]. Si les hyracoïdes paléogènes attestent une diversité remarquable des régimes alimentaires, la diversité adaptative et fonctionnelle de leur mode de locomotion est encore mal connue, documentée uniquement par la morphologie de quelques astragales (par exemple, modèles décalés et droits des Procaviomorphes et Pseudhippomorphes) [6]. Celle-ci suggère néanmoins une grande hétérogénéité morpho-fonctionnelle bien plus marquée que la diversité illustrée par la denture, et très remarquable pour un même ordre, comparée aux ongulés laurasiatiques tels que les périssodactyles et les artiodactyles [6]. Le squelette articulé de *Sagatherium* sp. prend toute son importance dans ce contexte. Il témoigne, par exemple, d'une adaptation locomotrice moins spécialisée que celle décrite chez *Antilohyrax*, notamment dans la course, et confirme ainsi la diversité remarquable ancienne de l'ordre des hyracoïdes. La description du squelette de *Sagatherium* sp. permettra par ailleurs, d'une part, de vérifier les attributions systématiques de certains éléments postcrâniens isolés déjà décrits et, d'autre part, l'exploitation de ceux des « petits hyracoïdes » encore inédits, fréquents dans certaines localités du Fayoum comme L-41 [10]. Elle permettra aussi l'évaluation directe de certaines diagnoses supragénériques récemment proposées par Pickford et al. [6] et fondées sur l'anatomie postcrânienne.

La présence du genre *Sagatherium* dans le site de Jebel al Hasawnah confirme l'âge Oligocène inférieur de ce gisement. Cette forme, aux affinités encore incertaines, ne permet cependant pas, pour l'instant, de corrélations biostratigraphiques plus précises avec les différents niveaux du Fayoum [13]. En définitive, l'étude du squelette postcrânien des Hyracoïdes de Jebel al Hasawnah renouvellera considérablement nos

connaissances sur l'histoire de l'ordre et de sa diversité, ainsi que sur les communautés africaines endémiques de mammifères modernes dont ils sont des éléments majeurs.

Les conditions de préservation des mammifères dans le gisement de Jebel al Hasawnah, encore largement inexploité, sont uniques en Afrique au Paléogène. Jebel al Hasawnah représente un site clé pour la compréhension de la radiation endémique des hyracoïdes paléogènes et de leurs relations phylogénétiques avec les autres ongulés, qui reste une des problématiques majeures actuelles de la phylogénie des mammifères placentaires (hypothèse du clade Paenungulata versus Hyracoidea–Perissodactyla). L'exploitation de ce gisement ouvrira certainement de nouvelles perspectives quant à l'histoire ancienne, encore mal documentée, d'autres mammifères placentaires africains de petite et moyenne taille, tels que les « insectivores », les créodontes (Hyaenodontidae), les macroscélides et les primates.

## Remerciements

Nos remerciements s'adressent à P. Richir et S. Ladevèze pour les moulages et la préparation du matériel, à D. Serrette et P. Loubry pour les photographies, à F. Escuillié pour le prêt du matériel, ainsi qu'à H. Lavina pour la mise au point de la reconstitution.

## Références

- [1] M.S. Fischer, Die Stellung der Schliefer (Hyracoidea) im phylogenetischen System der Eutheria, *Cour. Forsch.-Inst. Senckenberg* 84 (1986) 1–132.
- [2] G.F. Gunnell, B.F. Jacobs, P.S. Herendeeen, J.J. Head, I. Kowalski, C.P. Msuya, F.A. Mizambwa, T. Harrison, J. Habersetzer, G. Storch, Oldest placental mammal from sub-Saharan Africa: Eocene microbat from Tanzania: evidence for early evolution of sophisticated echolocation, *Palaeontologia Electronica* 5 (2003) 1–10.
- [3] L. Jurak, Geological map of Libya 1:250 000 sheet: Jabal al Hasawnah NH 33–14. Explanatory Booklet, Industrial Research Centre, Tripoli, 1978, pp. 1–87.
- [4] H. Matsumoto, Contribution to the knowledge of the fossil Hyracoidea of the Fayûm, Egypt, with description of several new species, *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 56 (4) (1926) 253–350.
- [5] G.E. Meyer, Hyracoidea, in: V.J. Maglio, H.B.S. Cooke (Eds.), *Evolution of African Mammals*, Harvard University Press, Cambridge & London, 1978, pp. 284–314.



- [6] M. Pickford, S. Moyà Solà, P. Mein, A revised phylogeny of Hyracoidea (Mammalia) based on new specimens of Pliohyracidae from Africa and Europe, *N. Jahrb. Geol. Paläont. Abh.* 205 (1997) 265–288.
- [7] M. Pickford, H. Thomas, S. Sen, J. Roger, E. Gheerbrant, Z. Al-Sulaimani, Early Oligocene Hyracoidea (Mammalia) from Thaytiniti and Taqah, Dhofar Province, Sultanate of Oman, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 318 (1994) 1395–1400.
- [8] D.T. Rasmussen, The evolution of the Hyracoidea: a review of the fossil evidence, in: D.R. Prothero, R.M. Schoch (Eds.), *The Evolution of Perissodactyls*, Oxford Univ. Press, 1989, pp. 57–78.
- [9] D.T. Rasmussen, E.L. Simons, New Oligocene hyracoids from Egypt, *J. Vert. Paleontol.* 8 (1988) 67–83.
- [10] D.T. Rasmussen, E.L. Simons, The oldest hyracoids (Mammalia: Pliohyracidae): new species of *Saghattherium* and *Thyrohyrax* from the Fayum, *N. Jahrb. Geol. Paläont. Abh.* 182 (1991) 187–209.
- [11] D.T. Rasmussen, E.L. Simons, Ecomorphological diversity among Paleogene hyracoids (Mammalia): a new cursorial browser from the Fayum, Egypt, *J. Vert. Paleontol.* 20 (2000) 167–176.
- [12] D.T. Rasmussen, M. Gagnon, E.L. Simons, Taxeopody in the carpus and tarsus of Oligocene Pliohyracidae (Mammalia: Hyracoidea) and the phylogenetic position of Hyraxes, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 87 (1990) 4688–4691.
- [13] D.T. Rasmussen, T.M. Bown, E.L. Simons, The Eocene–Oligocene transition in continental Africa, in: D.R. Prothero, W.A. Berggren (Eds.), *Eocene Climatic and Biotic Evolution*, Princeton University Press, Princeton, NJ, 1992, pp. 548–566.
- [14] M. Schlosser, Beiträge zur Kenntnis der Oligozänen Landsäugetiere aus dem Fayum: Ägypten, *Beiträge zur Paläontologie und Geologie Österreich-Ungarns* 24 (1911) 51–167.
- [15] Z.V. Spinar, The Discovery of a New Species of Pipid Frog (Anura, Pipidae) in the Oligocene of Central Libya, in: M.J. Salem, O.S. Hammuda, B.A. Eliagoubi (Eds.), *The Geology of Libya, I*, 1980, pp. 327–348.
- [16] Z.V. Spinar, *Paleontologie obratlovcu*, Academia, Praha, 1984, pp. 1–859.
- [17] Z.V. Spinar, Z. Rocek, New Findings of Tertiary Fauna in Jabal Hasawnah (Central Libya), 2nd Symposium on the Geology of Libya, Tripoli, 1978, pp. 59–60.