



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 4 (2005) 715–726



<http://france.elsevier.com/direct/PALEVO/>

Systematic Palaeontology (Vertebrate Palaeontology)

Orycteropus (Tubulidentata, Mammalia) from Langebaanweg and Baard's Quarry, Early Pliocene of South Africa

Martin Pickford *

Chaire de paléanthropologie et de préhistoire, Collège de France & département « Histoire de la Terre »,
UMR 5143 du CNRS, case postale 38, 57, rue Cuvier, 75005, Paris, France

Received 13 March 2005; accepted 7 June 2005

Available online 10 August 2005

Presented by Yves Coppens

Abstract

Fossil teeth and bones of aardvarks are relatively common at Langebaanweg, an Early Pliocene site in western Cape Province, South Africa. The remains are compatible in size and most details of morphology to extant *Orycteropus afer*, and are the earliest fossils attributed to this species. Other Late Miocene to Early Pliocene localities in Africa have yielded smaller species of aardvarks, suggesting that the extant lineage evolved in southern Africa. Morphologically the genus *Orycteropus* has been remarkably conservative since at least the Early Miocene but it witnessed an overall increase in size through the Neogene. The species *O. afer* has been morphometrically stable since the Early Pliocene. These observations indicate that the evolutionary process in aardvarks is extremely bradytelic. **To cite this article:** M. Pickford, C. R. Palevol 4 (2005).

© 2005 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

Résumé

***Orycteropus* (Tubulidentata, Mammalia) de Langebaanweg et Baard's Quarry, Pliocène inférieur d'Afrique du Sud**
Les dents et os fossiles d'oryctéropes sont assez communs à Langebaanweg, site du Pliocène inférieur de l'Ouest de la province du Cap en Afrique du Sud. Les restes, compatibles en taille et en morphologie avec ceux de l'oryctéropes actuel, *Orycteropus afer*, représentent les plus anciens fossiles attribuables à cette espèce. D'autres localités africaines du Miocène supérieur ou du Pliocène inférieur ont livré des animaux de plus petite taille, suggérant que la lignée moderne a évolué en Afrique australe. Morphologiquement, le genre *Orycteropus* est resté très conservateur depuis au moins le Miocène inférieur, mais a subi un accroissement considérable de taille au cours du Néogène. Ces observations montrent que les processus évolutifs chez les oryctéropes sont extrêmement bradytélics. **Pour citer cet article :** M. Pickford, C. R. Palevol 4 (2005).

© 2005 Académie des sciences. Published by Elsevier SAS. All rights reserved.

Keywords: *Orycteropus*; Tubulidentata; Mammalia; Early Pliocene; South Africa

Mots clés : *Orycteropus* ; Tubulidentata ; Mammalia ; Pliocène inférieur ; Afrique du Sud

* Corresponding author.

E-mail address: pickford@mnhn.fr (M. Pickford).

Version française abrégée

Introduction

Au cours des années 1970 et 1980, des collections importantes de mammifères furent faites à Langebaanweg et dans le site voisin de Baard's Quarry dans l'Ouest de la province du Cap, en Afrique du Sud. Elles renferment des Tubulidentata [17–19]. Des oryctéropes fossiles ont été signalés dans d'autres sites sud-africains [20,22] et namibiens [38], qui démontrent qu'ils ont survécu dans le sous-continent, depuis au moins la fin du Miocène inférieur. Les oryctéropes fossiles sont aussi présents en Afrique orientale [11,13,21,26,29,31,32,34,37], en Afrique centrale [23,24], en Afrique du Nord [3,4], en Eurasie dans les latitudes moyennes [2,5–9,12,14–16,27,28,30,33,41,42,44,47], et dans le sous-continent indien [8,9,25,35].

Les fossiles eurasiatiques indiquent que les oryctéropes ont survécu dans les latitudes moyennes en Eurasie, de la fin du Miocène moyen (MN 6) au Pliocène (Perpignan). Ils ont aussi été signalés à la base du Miocène moyen d'Espagne, à Corcoles (MN 4) [1], mais il s'agit en fait de suoidés, qui ont développé des microstructures tubulidentées dans les racines [36,40].

Description systématique

Ordre Tubulidentata Huxley, 1872

Famille Orycteropodidae Gray, 1821

Genre *Orycteropus* Geoffroy, 1791

Espèce *Orycteropus afer* (Pallas, 1766)

Matériel

Langebaanweg a livré 40 fossiles appartenant à des oryctéropes (voir le texte anglais pour plus de détails).

Description et mesures

Restes crâniens et dentaires (Tableau 1)

La mandibule PQL 50461 (Fig. 1.1) est cassée à l'avant de la première prémolaire et à travers l'alvéole de la première molaire. Les trois dents en place dans la mâchoire sont ovales et allongées antéro-postérieurement, présentant une légère tendance à l'indentation du bord lingual. La microstructure des dents, visible sur la face occlusale, est typique des tubulidentés [26]. La partie postérieure d'une mandibule

droite, PQL 50197, présente des alvéoles des m/2 et m/3 ; le contour occlusal de la m/2 ayant la forme d'un huit et des lobes mésial et distal de même taille, alors qu'à la m/3, le distal est plus petit que le mésial ; la gouttière buccale manque, la dent ne conservant qu'une seule gouttière linguale. La racine de la branche montante est placée bien postérieurement au bord distal de la M3. Cinq molaires complètes (PQL 12027, 50199, and 58087–89) (Figs. 1.2–1.4) présentent toutes des lobes mésial et distal de même taille et représentent donc des M1 et des M2 supérieures et inférieures. Sur deux spécimens (PQL 58091–92) (Fig. 1–5), le lobe distal est réduit et la gouttière labiale manquante indique que ce sont des m/3. Une molaire isolée (PQL 58090) (Fig. 1.6) est presque circulaire en section, avec une gouttière peu profonde, faisant une indentation sur une des faces. Il s'agit probablement d'une M3/ supérieure gauche. La microstructure caractéristique tubulidentée est visible sur les racines et même sur les surfaces occlusales de toutes ces dents.

Membre supérieur

Humérus. L'extrémité distale d'un humérus gauche, PQL 33454 (Fig. 2.1), est bien préservée : elle est cassée obliquement juste au-dessus de la terminaison proximale de la crête sus-épicondylienne. Le foramen entépicondylien est grand et l'épitrachlée présente des insertions tendineuses bien développées. Le capitulum est arrondi et séparé de la trochlée par une gouttière, comme c'est le cas chez l'espèce moderne. Il est légèrement plus grand que celui de l'oryctérope actuel (collection du *South African Museum*).

Ulna. Sur l'ulna droit, PQL 48627, (Fig. 2.2), il manque l'olécrane et l'extrémité distale. L'individu était juvénile au moment de sa mort, comme le montre la surface de fusion à la partie distale de la diaphyse. La partie distale de la grande cavité sigmoïde est proche morphologiquement de celle de l'espèce actuelle. Le spécimen est légèrement plus grand que celui de l'actuel, bien qu'il soit juvénile.

Métacarpiens. PQL 58073 est un métacarpien III droit complet (Fig. 2.4) et identique en morphologie à celui de l'espèce actuelle. Il est plus petit que celui de l'échantillon de comparaison. PQL 908, un métacarpien IV droit provenant de Baard's Quarry (Fig. 2.3)

est similaire morphologiquement à celui des oryctéropes modernes, mais est plus long.

Membre postérieur

Bassin. PQL 47909 (Fig. 3–1) est une moitié de bassin droit, dont les bords de l'ilion, du pubis et de l'ischion sont abîmés. L'os est robuste et présente de fortes insertions musculaires, ainsi qu'un tubercule puissant, rappelant celui des oryctéropes modernes.

Tarse. Deux astragales (PQL 50117, attribué provisoirement auparavant à *Enhydriodon* [19] et PQL 69679) (Fig. 3.2 et 3.3) appartiennent au genre *Orycteropus*. Le foramen astragalien traverse l'os de la surface tibiale à la surface plantaire. De dimensions similaires à celles des *O. afer* actuels (Fig. 3.4), l'astragale de Langebaanweg s'en éloigne par quelques caractères morphologiques. La partie antérieure de la poulie astragaliennne est plus étroite que chez *O. afer*. Ceci suggère que la cheville de l'oryctérope de Langebaanweg est plus stable que celle de l'actuel.

Le tuber calci manque sur le calcaneum droit, PQL 51072, (Fig. 3–7), mais la partie articulaire est conservée, à part des abrasions et des cassures. De taille similaire à celle des calcanéums d'*Orycteropus afer* (Fig. 3.6), il en diffère par les proportions des facettes principales, spécialement celle de l'astragale.

Le cuboïde gauche PQL 52989 (Fig. 3.5) est semblable anatomiquement à l'actuel, mais légèrement plus large que celui de notre matériel de comparaison.

Métatarsiens. Trois métatarsiens I gauches sont connus et sont de taille similaire à ceux de l'oryctérope actuel : PQL 30068, qui est complet, et PQL 31702 et PQL 58075, qui sont abîmés. PQL 58076 est un métatarsien II gauche, dont l'extrémité distale est abîmée. PQL 63467 est un métatarsien IV gauche, qui est à peine plus petit que celui de l'actuel. Le métatarsien V (PQL 58077) est plus long que son équivalent moderne.

Phalanges. Toutes les phalanges de Langebaanweg sont typiques des oryctéropes et similaires morphométriquement à celles de l'oryctérope *O. afer* (Fig. 4.5 à 4.13). PQL 53083 est une première phalange de la main appartenant au doigt V (Fig. 4–5) ; elle est légèrement plus petite, bien que morphologiquement proche de celle de

la phalange correspondante chez l'animal actuel. En raison de la difficulté à déterminer le doigt et le membre auxquels les phalanges appartiennent, il n'est pas possible de détailler leurs caractères métriques et anatomiques, mais toutes peuvent rentrer dans le domaine de variation des oryctéropes actuels (Fig. 4.5, 4.7 à 4.13). Ce sont des os robustes aux insertions tendineuses puissantes, et les phalanges distales présentent des extrémités distales larges et spatulées et de forts processus palmaires, comme c'est le cas chez les animaux actuels.

Interprétation et discussion

Tous les fossiles d'oryctéropes de Langebaanweg sont proches morphologiquement de leurs homologues chez *Orycteropus afer* moderne. Ils présentent des différences assez faibles dans les proportions et les tailles absolues et certains os sont semblables métriquement chez les fossiles et les actuels (humérus, ulna, par exemple) ; certains éléments sont plus courts chez les fossiles (métatarsiens II et IV), alors que d'autres sont plus longs (métatarsien V). L'étendue de ces variations n'est jamais très grande et l'explication la plus probable est que l'échantillon de Langebaanweg consiste en des fragments de plusieurs individus, dont certains étaient légèrement plus grands et d'autres légèrement plus petits que les squelettes actuels utilisés pour comparaison.

Nous concluons de tout cela que les fossiles de Langebaanweg appartiennent à une population ancienne d'*Orycteropus afer*, l'espèce actuelle d'oryctérope, et en sont aujourd'hui, les plus anciens représentants.

Au cours du Miocène supérieur et du Pliocène inférieur, il y avait au moins deux, si ce n'est trois espèces différentes d'Orycteropodidae en Afrique : le grand *O. afer* de Langebaanweg et Beard's Quarry, celui de taille moyenne *O. guilielmi* de Lothagam [29,31] et une toute petite espèce, mal connue, de la formation de Lukeino [34]. Les oryctéropes ont aussi été signalés dans le Pliocène de Kollé, au Tchad [23,24].

Des dépôts pénécontemporains d'Europe et du sous-continent Indien ont livré plusieurs espèces éteintes d'oryctéropes [2,12,35,41,44–46], mais toutes étaient nettement plus petites que *O. afer* et étaient déjà éteintes à la base du Pliocène. La diversité des orycteropodidés en Afrique a diminué de trois lignées à la fin du Mio-

cène à une seule, *O. afer* à la fin du Pliocène, à moins que le matériel plio-pléistocène ne soit classé dans différentes espèces, comme l'a proposé Lehmann [23].

Les fortes similitudes morphologique et métrique entre les oryctéropes de Langebaanweg et les actuels révèlent que ceux-ci étaient fortement bradytéliques ; il n'y a eu que peu de changements morphologiques observables sur une période de près de 5 Ma. Des taux d'évolution si lents contrastent beaucoup avec l'évolution rapide qu'ont connue les herbivores africains et les carnivores au cours du Pliocène et du Pléistocène.

Quel groupe a donné naissance à *O. afer* ? Les espèces d'oryctéropes eurasiatiques ne semblent pas être de bons candidats, même s'ils sont des oryctéropes typiques, à part leur petite taille (environ 80% de la taille de *O. afer*). Deux espèces africaines retiennent notre attention en raison de leur âge, *O. mauritanicus* de Bou Hanifia (Algérie), vieux de 10 Ma environ [3,4], et *O. chemeldoi* de Ngorora et Fort Ternan (Kenya) [34] et Kakara (Uganda) [37], vieux de 11 à 13 Ma environ. *O. mauritanicus* est connu par un squelette fragmentaire et pour beaucoup de caractères, il apparaît un ancêtre possible d'*O. afer*, car c'est une espèce assez grande. L'espèce plus ancienne, *O. chemeldoi*, est encore trop mal connue pour que l'on puisse faire de bonnes comparaisons. Ses dents jugales sont nettement plus étroites que celles d'*O. afer*. Sa taille est à peu près 66% de la taille de *O. afer*. Deux espèces sont connues dans le Miocène inférieur d'Afrique orientale, une espèce de taille moyenne, *O. africanus*, et une petite, *O. minutus* [34].

À partir des données fossiles disponibles, il semblerait qu'il y ait eu un accroissement graduel de la taille corporelle des oryctéropes au cours du temps, commençant avec *O. minutus* (50% de la taille de la forme actuelle il y a 20 Ma), puis *O. africanus* (60% de la taille de *O. afer* il y a environ 18 Ma), puis *O. chemeldoi* (66% de la taille de l'espèce actuelle, il y a 11 à 13 Ma) et *O. mauritanicus* (de taille proche de celle d'*O. afer* et vieille de 10 Ma). Toutefois, sur la base des découvertes réalisées en Namibie [38] et au Kenya (formation de Lukeino [34] et Lothagam [31]), il apparaît que de petites espèces d'oryctéropes ont survécu en Afrique pendant le Miocène moyen et terminal. Après une révision, l'espèce *O. crassidens* MacInnes, 1956, du Pléistocène de Rusinga, Kanjera et Est Turkana au Kenya, a été classée dans une sous-espèce de

O. afer [34]. En raison de la variabilité de taille et de proportions des dents et des matériels squelettiques chez les oryctéropes modernes, il semble probable que *O. afer crassidens* ne soit même pas différente de toutes les sous-espèces connues aujourd'hui (18 sous-espèces environ ont été proposées, mais leur nombre varie d'un auteur à l'autre ; par ailleurs, la plupart des différences sont basées sur les variations du pelage et la répartition géographique [43]). Il est, cependant, illusoire de pouvoir reconnaître les sous-espèces au niveau fossile, et nous rapportons donc les oryctéropes de Kanjera et de Rusinga, ainsi que le matériel de l'Est Turkana, qui lui était précédemment attribué [34], à *O. afer*, sans nommer de sous-espèce.

Conclusions

Des dents et des postcrâniens provenant des localités du Pliocène inférieur, Baard's Quarry et Langebaanweg dans la province du Cap en Afrique du Sud, représentent le plus ancien échantillon d'oryctéropes actuels, *Orycteropus afer*. Les fossiles diffèrent très peu de la sous-espèce moderne *O. afer afer*. Compte tenu du fait que près de 18 sous-espèces actuelles d'oryctéropes ont été décrites en Afrique, il est probable que les différences mineures observées de taille et de morphologie ne soient pas d'une grande importance systématique.

Les oryctéropes du Miocène supérieur et du Pliocène de l'Afrique centrale et orientale ont été attribués à des espèces, voire des genres différents d'*O. afer*. Même les fossiles du Pléistocène inférieur du Kenya ont été placés dans une espèce différente *O. crassidens*, bien qu'ils appartiennent plus vraisemblablement à *O. afer*. Il est donc probable que les oryctéropes actuels ont évolué en Afrique du Sud et se sont ensuite répartis vers le nord au cours du Pliocène et du Pléistocène. Si c'est le cas, alors les oryctéropes rejoignent une liste croissante de lignées animales dont l'origine est sud-africaine et qui ont migré ultérieurement vers le nord.

Comme le désert de Namib et ses proches environnements semi-arides et sub-humides ont connu des conditions plus arides que l'Afrique tropicale depuis au moins la base du Miocène moyen, les animaux et les plantes ont donc eu une période de temps beaucoup plus longue pour s'y adapter. Comme certaines régions de l'Afrique orientale sont devenues plus arides au cours du Miocène supérieur, du Pliocène et du Pléistocène,

les animaux d'Afrique australe qui étaient déjà adaptés à de tels environnements ont pu se répartir vers le nord avant que les lignées autochtones puissent s'adapter.

1. Introduction

During the 1970s and early 1980s extensive collections of mammals were made at Langebaanweg and the nearby site known as Baard's Quarry, western Cape Province, South Africa. Tubulidentata are represented in the collections [17–19] but they have not been the subject of a detailed study. The purpose of this paper is to describe the South African fossils and to determine their systematic position and phylogenetic affinities.

Fossil aardvarks have been reported from other sites in South Africa [20,22] and Namibia [38], which indicate that antbears have survived in the sub-continent since at least the end of the Early Miocene. Fossil aardvarks are also present in East Africa [11,13,21,26,29,31,32,34,37], Central Africa [23,24], North Africa [3,4], mid-latitude Eurasia [2,5–7,10,12,14–16,27,28,30,33,41,42,44,47], and the Indian Sub-continent [8,9,25,35].

The Eurasian fossils indicate that aardvarks survived in mid-latitude Eurasia from the end of the Middle Miocene (MN 6) until the end of the Miocene (MN 13) and even into the Pliocene (Perpignan). Their easternmost record is from Pakistan, whilst their westernmost Eurasian locality is Perpignan in France. Reports of the presence of early orycteropodids in the basal Middle Miocene (Corcoles, MN4) of Spain [1], are based on suoids which developed tubulident root microstructure [36,40], and to date this order has not been reliably identified in the extensive fossil samples from the Iberian Peninsula.

2. Systematic description

Order Tubulidentata Huxley, 1872
 Family Orycteropodidae Gray, 1821
 Genus *Orycteropus* Geoffroy, 1791
 Species *Orycteropus afer* (Pallas, 1766)

2.1. Material

All the Langebaanweg and Baard's Quarry fossils described here are housed in the South African Museum.

2.2. Dentition

PQL 50199 - molar; PQL 58093 - half molar; PQL 58091-92 - left and right lower third molars respectively; PQL 12027 - molar; PQL 58087-89 - three molars, PQL 58090 - upper left third molar; PQL 50197 - right mandible fragment with alveoli of M_2 - M_3 ; PQL 50461 - right mandible with alveolus of P_1 , complete P_2 - P_4 and half the alveolus of M_1 .

2.3. Forelimb

PQL 33454 - left humerus distal end; PQL 48627 - right ulna lacking the olecranon and the distal end; PQL 58073 - right metacarpal III; PQL 41459 - distal end right metacarpal III; PQL 53083 - 1st phalanx of digit V right manus; PQL 908 (Baard's Quarry) - right metacarpal IV.

2.4. Hindlimb

PQL 47909 - pelvis; PQL 51072 - right calcaneum; PQL 50117 - left talus; PQL 69679 (LBWE Dump 10) - left talus; PQL 52989 - left cuboid; PQL 30068 - left metatarsal I; PQL 31702 - left metatarsal I with damaged distal end; PQL 58075 - left metatarsal I with damaged distal end; PQL 58076 - left metatarsal II with damaged distal end; PQL 63467 - left metatarsal IV; PQL 58077 - left metatarsal V.

2.5. Phalanges

PQL 58079 - right 1st phalanx digit I pes; PQL 53083 - 1st phalanx digit II or III; PQL 50196 - 1st phalanx digit II or III; PQL 30477 - 1st phalanx digit II or III; PQL 58074 - 2nd phalanx; PQL 58078 - 1st phalanx digit II or III damaged distally; PQL 58080 - 1st phalanx digit II or III distal end only; PQL 52098 - right 1st phalanx digit V; PQL 58081 - 2nd phalanx digit II or III; PQL 48510 - two 2nd phalanges digit II or III; PQL 58082 - 2nd phalanx digit IV; PQL 58083 - 3rd phalanx digit II or III; PQL 50273 - 3rd phalanx; PQL 63814 - 3rd phalanx; PQL 56198 - left 3rd phalanx digit V.

3. Description and measurements

3.1. Cranial and dental remains (Table 1)

Mandible PQL 50461 (Fig. 1.1) is broken anterior to the first premolar and across the alveolus of the first

Table 1
Measurements (in mm) of the cheek teeth of Langebaanweg *Orycteropus afer*, Pliocene, South Africa
Mensurations (en mm) des dents d'*Orycteropus afer* de Langebaanweg, Pliocène d'Afrique du Sud

Specimen		Length	Breadth
PQL 58087	molar	13.3	8.3
PQL 58088	molar	14.3	8.5
PQL 58089	molar	14.0	8.4
PQL 50199	molar	18.2	8.6
PQL 12027	molar	12.3	7.8
PQL 50461	M ₁	—	6.8 (alveolus)
	P ₄	8.8	4.5
	P ₃	8.1	3.1
	P ₂	5.1	2.4
	P ₁	3.4	1.7 (alveolus)
PQL 58090	M ³	8.5	8.1
PQL 58091	M ₃	9.7	7.4
PQL 58092	M ₃	9.7	7.5
PQL 50197	M ₂	12.3	8.0 (alveolus)
	M ₃	8.9	6.4 (alveolus)

molar. The three teeth in situ in the jaw are anteroposteriorly elongated ovals, with a slight tendency for the lingual side to be indented. The microstructure of the teeth, visible in the occlusal surface, is typical of tubulidentates [26]. There are three mental foramina, one below each of the three anterior premolars. The buccinal groove is well developed.

The rear part of a right mandible, PQL 50197, has the alveoli for the second and third lower molars, that for the m/2 being 8-shaped in occlusal outline with similar sized anterior and posterior lobes, while that for the third molar has the distal lobe smaller than the anterior one and the buccal groove is suppressed, leaving the tooth with a single lingual groove. The root of the ascending ramus lies well behind the distal margin of the m/3. In both mandible fragments, the roots of the teeth reach close to the ventral border of the jaw, which is straight and parallel to the alveolar process.

There are several isolated molars in the sample. Five complete specimens – PQL 12027, 50199, and 58087–89 – (Fig. 1.2, 1.3, 1.4) all have sub-equal anterior and posterior lobes and are thus likely to represent first and second upper and lower molars. Two specimens (PQL 58091–92) (Fig. 1.5) have the distal lobe reduced and the labial groove absent, indicating that they are third lower molars. An isolated molar (PQL 58090) (Fig. 1.6) is almost circular in section, with a shallow groove indenting one side. It is most

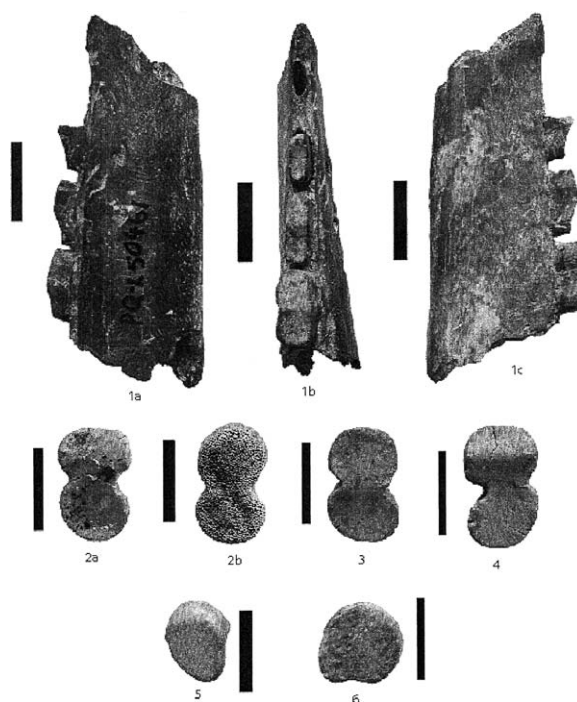


Fig. 1. Dental elements of *Orycteropus afer* from Langebaanweg, Early Pliocene, South Africa (scale: 10 mm). 1: PQL 50461, right mandible with p/2–p/4, (a) buccal, (b) occlusal and (c) lingual views. 2: PQL 58087, molar (a) occlusal and (b) radicular views. 3: PQL 58088, molar, occlusal view. 4: PQL 58089, molar occlusal view. 5: PQL 58091, left m/3, occlusal view. 6: PQL 58090, M3/, occlusal view.

Fig. 1: Dents d'*Orycteropus afer* de Langebaanweg, Pliocène inférieur d'Afrique du Sud. (échelle : 10 mm). 1 : PQL 50461, mandibule droite avec p/2–p/4, vues (a) buccale, (b) occlusale et (c) linguale. 2 : PQL 58087, molaire, vues (a) occlusale et (b) radiculaire. 3 : PQL 58088, molaire, vue occlusale. 4 : PQL 58089, molaire, vue occlusale. 5 : PQL 58091, m/3 gauche, vue occlusale. 6 : PQL 58090, M3/, vue occlusale.

probably an upper left third molar. The characteristic tubulidentate microstructure is visible on the roots and even on the occlusal surfaces of all these teeth.

3.2. Forelimb

3.2.1. Humerus

The humerus, PQL 33454 (Fig. 2.1) is from the left side. The distal end is well preserved, but is broken obliquely just above the proximal termination of the lateral crest. The entepicondylar foramen is large and the medial epicondyle has well developed tendinal insertions. The capitulum is rounded and is separated from the trochlea by a groove, as in the extant species.



Fig. 2. Forelimb elements of *Orycteropus afer* from Langebaanweg, Early Pliocene, South Africa (scale: 10 mm). 1: PQL 33454, left humerus, (a) anterior and (b) posterior views. 2: PQL 48627, right ulna lacking proximal and distal epiphyses, (a) medial, (b) anterior and (c) lateral views. 3: PQL 908, right metacarpal IV from Beard's Quarry, dorsal view. 4: PQL 58073, right metacarpal III, (a) dorsal, (b) medial and (c) volar views.

Fig. 2. Squelette du membre supérieur d'*Orycteropus afer* de Langebaanweg, Pliocène inférieur d'Afrique du Sud (échelle : 10 mm). 1 : PQL 33454, humérus gauche, vues (a) antérieure et (b) postérieure. 2 : PQL 48627, cubitus droit auquel il manque les épiphyses proximale et distale, vues (a) médiale, (b) antérieure et (c) latérale. 3 : PQL 908, métacarpien IV droit du Beard's Quarry, vue dorsale. 4 : PQL 58073, métacarpien III droit, vues (a) dorsale, (b) médiale et (c) palmaire.

In all significant respects this specimen resembles the extant armadillo. It is slightly larger than its corresponding bone in a modern specimen housed in the South African Museum. Its distal breadth is 59.1 mm compared to 56.5 in the modern specimen, and the antero-posterior measurement of the trochlea is 38.2 mm compared to 36.0 in the modern specimen. These differences

are slight, and a larger sample of extant armadillos would probably yield specimens as big or bigger than the Langebaanweg specimen.

3.2.2. Ulna

Right ulna, PQL 48627, (Fig. 2–2) lacks the olecranon and the distal extremity. The individual was juvenile when it died, as shown by the unfused nature of the distal end of the diaphysis. The distal portion of the sigmoid notch is preserved and is close in shape to that of the extant species. The specimen is slightly larger than the modern sample despite its juvenile condition (width of the sigmoid notch is 25 mm in the fossil and 23.9 in the extant specimen).

3.2.3. Metacarpals

PQL 58073 (Fig. 2.4) is a complete right metacarpal III in all morphological respects similar to its counterpart in the extant species. It is smaller than the comparative sample, its length being 55.5 mm compared with 62.2 in the extant specimen (ZM 38526).

PQL 908, a right metacarpal IV from Beard's Quarry (Fig. 2.3) is similar to that of the modern armadillo but is longer. Its length is 53.1 mm versus 45.5 for the modern example.

3.3. Hindlimb

3.3.1. Pelvis

PQL 47909 (Fig. 3.1) is the right half of a pelvis with damage to the ends of the various processes (ilium, pubis, ischium). The bone is robust with strong muscle markings and the tubercle for the femoral muscles is well developed. It is similar to that of the extant armadillo.

3.3.2. Tarsus

Two tali (PQL 50117, previously tentatively attributed to *Enhydriodon* [19] and PQL 69679) (Fig. 3.2 and 3.3) belong to *Orycteropus*. The breadth of the tibial articulation is 22.3 mm in the former and 22.4 mm in the latter, and the head is 18 mm broad and 13.5 mm deep in the first and 18 mm × 13.9 mm in the second. For comparison, an extant specimen (SAM ZM 38526) (Fig. 3–4) measures 23 mm broad at the tibial articular surface, and the head is 18 × 14.9 mm. The astragalar foramen pierces the bone from the tibial to the plantar surfaces. The fossil bones are similar in dimensions to

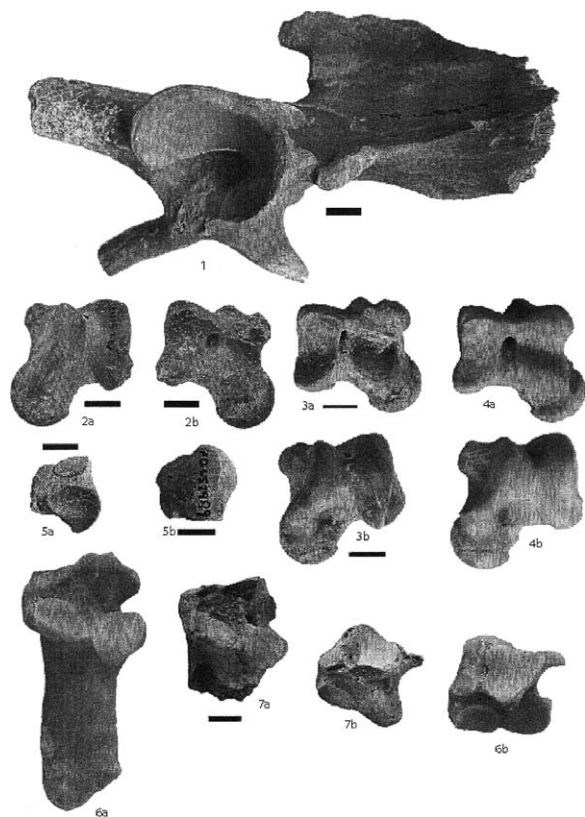


Fig. 3. Hindlimb elements of *Orycteropus afer* from Langebaanweg, Early Pliocene, South Africa (scale: 10 mm). **1**: PQL 47909, right pelvis, acetabular view. **2**: PQL 50117, left talus, (a) tibial and (b) calcaneal views. **3**: PQL 69679, left talus, (a) tibial and (b) calcaneal views. **4**: SAM ZM 38526, extant left talus, (a) tibial and (b) calcaneal views. **5**: PQL 52989, left cuboid, (a) distal and (b) proximal views. **6**: SAM ZM 38526, extant right calcaneum, (a) dorsal and (b) talar views. **7**: PQL 51072, right calcaneum, (a) dorsal and (b) talar views.

Fig. 3: Membre inférieur d'*Orycteropus afer* de Langebaanweg, Pliocène inférieur d'Afrique du Sud (échelle : 10 mm). N.B. : L'échelle des os actuels est le même que pour les fossiles correspondants. **1** : PQL 47909, bassin droit, vue acétabulaire. **2** : PQL 50117, astragale gauche, vues (a) tibiale et (b) plantaire. **3** : PQL 69679, astragale gauche, vues (a) tibiale et (b) plantaire. **4** : SAM ZM 38526, astragale gauche actuel, vues (a) tibiale et (b) plantaire. **5** : PQL 52989, cuboïde gauche, vues (a) distale et (b) proximale. **6** : SAM ZM 38526, calcanéum droit actuel, vues (a) dorsale et (b) astragaliennne. **7** : PQL 51072, calcanéum droit, vues (a) dorsale et (b) astragaliennne.

specimens of extant *O. afer*, but they differ in some details of morphology. The anterior divergence of the pulley is less than in *O. afer*, and the anterior part of the medial trochlea does not extend as far medially as in *O. afer*. This suggests that the Langebaanweg aard-

vark had a somewhat more stabilised ankle joint than the present-day form.

A right calcaneum, PQL 51072, (Fig. 3.7) is missing most of the tuber calcis, but the articular part is well preserved save for minor abrasion and breakage in patches. It is close in size to calcanea of *O. afer*, (Fig. 3.6), but there are slight differences in proportions of the main facets, especially those for the talus. The breadth across the talar facets is 28.4 mm in the fossil and 32 mm in the extant specimen available.

PQL 52989 is a cuboid (Fig. 3.5) that is similar to, but marginally larger than, that of the modern aardvark available for comparison. The width and height of the calcaneal facet of the fossil are 20.2 and 16.3 mm respectively and 19.9 and 16.4 mm in the modern piece.

3.3.3. Metatarsals

The metatarsal I, PQL 30068 is complete, while two other specimens are damaged (PQL 31702 and 58075). All three specimens are from the left side. They are close metrically to the modern counterpart (30068 is 41.5 mm long compared with 40 mm in the extant specimen).

PQL 58076 is a left metatarsal II (Fig. 4.2) with a damaged distal end. Its estimated total length is 71.6 mm, while the modern counterpart is 77.5 mm long.

PQL 63467 is a left metatarsal IV (Fig. 4.3) that is marginally smaller than its counterpart in the extant sample (length 60.8 mm versus 65.5 mm in the modern specimen).

The metatarsal V (PQL 58077)(Fig. 4-4) is longer than its modern equivalent (37.3 mm versus 31.5 mm in the extant specimen).

3.3.4. Phalanges

All the phalanges from Langebaanweg are typical of aardvarks being close in shape and size to those of modern *O. afer*. PQL 53083 (Fig. 4.6) is a well preserved first phalanx of digit V of the manus that is slightly shorter though morphologically close to its counterpart in the modern specimen (19.5 mm long compared to 21.8 mm). Given the difficulty of determining the digit and the limb from which most phalanges were derived, it is not possible to enter into details about size and shape, except to note that none of the specimens would be out of place in a modern sample of aardvark phalanges (Fig. 4.5, 4.7 to 4.13). The third



Fig. 4. Metatarsals and phalanges of *Orycteropus afer* from Langebaanweg, Early Pliocene, South Africa (scale: 10 mm). NB the scale for the extant bones is the same as for the corresponding fossil). 1: PQL 31702, left metatarsal I, (a) dorsal and (b) lateral views. 2: PQL 58076, left metatarsal II, (a) volar and (b) dorsal views. 3: PQL 63467, left metatarsal IV, (a) volar, (b) lateral and (c) dorsal views. 4: PQL 58077, left metatarsal V, (a) lateral and (b) dorsal views. 5: PQL 53083, 1st phalanx 5th manual digit, (a) dorsal and (b) proximal views. 6: PQL 53083, 1st phalanx, (a) dorsal and (b) proximal views. 7: PQL 50196, 1st phalanx 2nd or 3rd digit, (a) dorsal and (b) proximal views. 8: PQL 58074, 2nd phalanx, dorsal view. 9: PQL 48510, 2nd phalanx, dorsal view. 10: PQL 48510, 2nd phalanx, 2nd or 3rd digit, (a) dorsal and (b) proximal views. 11: PQL 63814, 3rd phalanx, dorsal view. 12: PQL 58083, 3rd phalanx 2nd or 3rd digit, (a) dorsal and (b) palmar views. 13: PQL 50273, damaged 3rd phalanx, dorsal view.

Fig. 4. Métatarsiens et phalanges d'*Orycteropus afer* de Langebaanweg, Pliocène inférieur d'Afrique du Sud (échelle : 10 mm). 1 : PQL 31702, métatarsien I gauche, vues (a) dorsale et (b) latérale. 2 : PQL 58076, métatarsien II gauche, vues (a) palmaire et (b) dorsale. 3 : PQL 63467, métatarsien IV gauche, vues (a) palmaire, (b) latérale et (c) dorsale. 4 : PQL 58077, métatarsien V gauche, vues (a) latérale et (b) dorsale. 5 : PQL 53083, 1^{re} phalange, 5^e doigt de la main, vues (a) dorsale et (b) proximale. 6 : PQL 53083, 1^{re} phalange, vues (a) dorsale et (b) proximale. 7 : PQL 50196, 1^{re} phalange, 2^e ou 3^e doigt, vues (a) dorsale et (b) proximale. 8 : PQL 58074, 2^e phalange, vue dorsale. 9 : PQL 48510, 2^e phalange, vue dorsale. 10 : PQL 48510, 2^e phalange, 2^e ou 3^e doigt, vues (a) dorsale et (b) proximale. 11 : PQL 63814, 3^e phalange, vue dorsale. 12 : PQL 58083, 3^e phalange, 2^e ou 3^e doigt, vues (a) dorsale et (b) palmaire. 13 : PQL 50273, 3^e phalange abîmée, vue dorsale.

phalanges are robust bones with well developed tendinal insertions, and the terminal phalanges have wide

spatulate distal ends and strong volar processes for attachment of the hooves, as in the modern species.

4. Interpretation and discussion

All the aardvark fossils from Langebaanweg are morphologically close to their homologues in extant *Orycteropus afer*. There are relatively minor differences in the proportions and absolute sizes of the specimens, with some parts of the skeleton being metrically similar in the fossil and extant samples (e.g., humerus, ulna), some parts are shorter in the fossils (e.g. metatarsal II and IV), while other parts are longer (e.g., metatarsal V). The extent of these differences is never very great and the most likely explanation is that the Langebaanweg sample consists of fragments from several different individuals, some of which were slightly larger than the modern comparative sample, while others were slightly smaller.

From this we conclude that the fossil specimens from Langebaanweg belong to an early population of *O. afer*, the extant species of aardvark. As such they are the earliest known representatives of this species.

During the Late Miocene and Early Pliocene there were at least two, if not three, different species of orycteropodid in Africa – the large *O. afer* from Langebaanweg and Baard's Quarry, the medium sized *O. guilielmi* from Lothagam [29,31,35], a large species and a poorly known tiny species from Lukeino [34]. Aardvarks have recently been reported from the Early Pliocene deposits at Kollé and other localities in Chad [23,24].

Penecontemporaneous deposits in Europe and the Indian subcontinent have yielded several extinct species of aardvark [2,12,35,41,44–46], but all these, with the possible exception of *O. depereti*, were appreciably smaller than *O. afer* and the extra-African lineages appear to have gone extinct by the end of the Miocene or basal Pliocene.

In Africa, orycteropodid diversity decreased from three lineages at the end of the Miocene to a single lineage *O. afer*, by the end of the Pliocene, unless the Plio-Pleistocene material is classified into different species, as has been proposed by Lehmann [23].

The close morphologic and metric similarities between the Langebaanweg and modern aardvarks reveal that, within a mammalian context, they are

extremely bradytelic, there being few discernible changes in morphology over a period of about 5 million years. Such slow rates of evolution contrast strongly with the rapid evolution that many African herbivores and carnivores experienced during the Pliocene and Pleistocene.

From what ancestral group was *O. afer* derived? The Eurasian aardvark species are unlikely candidates, even though they are typical aardvarks apart from their smaller size (some 80% of the size of *O. afer*) Lehmann (23) classifies the Eurasian aardvarks in a different genus from *Orycteropus*. Within Africa there are three species that attract our attention due to their age, *O. mauritanicus* from Bou Hanifa (Algeria) aged about 10 Ma [3,4], and *O. chemeldoi* from Ngorora and Fort Ternan (Kenya) [34] and possibly Kakara (Uganda) [37] aged about 11 to 13 Ma, and *O. djourabensis* from Chad [24]. *O. mauritanicus* is known from a partial skeleton and it is in many respects a suitable precursor for *O. afer*, being a relatively large species. The earlier species *O. chemeldoi* is still poorly known and it is therefore difficult to make suitable comparisons. Its lower cheek dentition is appreciably narrower than that of *O. afer*, but the significance of this is not known. It is about 66% of the size of *O. afer*. From the Early Miocene of East Africa two species are known, the medium sized *O. africanus* and the small *O. minutus* [34].

From the available fossil record it would appear that there has been a gradual increase in aardvark body size over time, beginning with species (*O. minutus*) 50% of the size of the extant form some 20 Ma, passing via a species (*O. africanus*) aged ca 18 Ma 60% of the size of *O. afer*, thence via *O. chemeldoi* (66% the size of the extant species) and *O. mauritanicus* which is approaching the size of *O. afer* [34]. Nevertheless, it is now clear that small species of aardvark survived in Africa through the Middle and Late Miocene based on fossil discoveries in Namibia [38] and Kenya (Lukeino [34] and Lothagam [31]).

Reassessment of the species *O. crassidens* MacInnes, 1956, from the Pleistocene of Rusinga and Kanjera, Kenya, led to its being classed as a subspecies of *O. afer* [34]. In view of the variability in size and proportions of the teeth and skeletal elements of extant aardvarks, it is likely that *O. crassidens* is not even subspecifically distinct from all of the various extant subspecies recognised (ca 18 extant subspecies have been

proposed, but the number varies from author to author, and most of them are based on differences in pelage and geographic range) [43]. For fossil samples, it is therefore somewhat illusory to expect to be able to recognise subspecies, and we consequently refer the Kanjera and Rusinga aardvarks, as well as other material assigned to it from East Turkana [34] to *O. afer* without a subspecific epithet.

5. Conclusions

A collection of dental and postcranial fossils from the Early Pliocene localities at Baard's Quarry and Langebaanweg, Cape Province, South Africa, represents the earliest known sample of the extant aardvark, *Orycteropus afer*. The fossils differ in minor ways from the extant subspecies from South Africa *O. afer afer*. Given that about 18 extant subspecies of aardvark have been described from various parts of Africa, it is probable that the minor differences in size and morphology observed are not of great systematic importance.

Late Miocene and Pliocene aardvarks from East and Central Africa have been attributed to different species, and even genera, from *O. afer*. Even Early Pleistocene fossils from Kenya have been identified as a different species *O. crassidens*, although they are more likely to belong to *O. afer*. It is thus probable that the extant aardvark evolved in South Africa, and then spread northwards during the Pliocene or Pleistocene. If this is so, then the aardvark joins a growing list of animal lineages that originated in southern Africa and subsequently spread northwards [39].

Because the Namib Desert and its neighbouring semi-arid and sub-humid countryside have been more arid than tropical Africa since at least the base of the Middle Miocene, then the animals and plants in the region have had considerably longer to adapt to such conditions. As parts of East Africa became more arid during the Late Miocene, Pliocene and Pleistocene, southern African animals that were already adapted to such environments spread northwards before the autochthonous lineages could adapt.

Acknowledgements

Thanks are due to Dr Q.B. Hendey for initially authorising (many years ago) the study of the fossil aard-

varks in his care. Latterly, Dr P. Haarhoff was of help in accessing the fossils. Thanks also to Dr R. Smith and his palaeontology staff at the South African Museum, especially Mr K. van Willingham.

References

- [1] F. Alferez, G. Molero, E. Maldonado, C. Inigo, Los restos fosiles mas antiguos de Orycteropodidae (Tubulidentata, Mammalia) hallados in Eurasia. Col. Homenage R. Adrover, Sabadell, 14–16 December 1988, Bioeventos y sucesiones faunisticas en el terciario continental iberico (Abstract).
- [2] C.W. Andrews, On a skull of *Orycteropus gaudryi*, Forsyth Major, from Samos, Proc. Zool. Soc. Lond. (1896) 296–299.
- [3] C. Arambourg, La faune à *Hipparion* de l'Oued el Hammam (Algérie), C. R. 19 Congr. Géol. Int. 21 (1954) 294–302.
- [4] C. Arambourg, Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord, Publ. Serv. Carte géol. Algérie, Paléontol. Mém. 4 (1959) 1–159.
- [5] G. de Beaumont, Observations sur *Orycteropus gaudryi* Major, (Mammalia, Tubulidentata), Bull. Labs géol. min. géophys. & Mus. géol, Univ. Lausanne 183 (1970) 1–10.
- [6] N.O. Burchak-Abramovich, An extinct tubulidentate (*Orycteropus gaudryi* F.-Major) from the USSR and adjacent countries, Izvest, AN Armyanskoi SSR 3 (1950) 950–954.
- [7] N.O. Burchak-Abramovich, Iskopaemyi trubkozob *Orycteropus gaudryi* F.M. is Verchnetretichnich Otlozenyi okr. g. Maragha, Vestnik Gossoordarst, mus. Gruzii im. akad. C.H.D-sanashia. 15A (1952) 225–231.
- [8] E.H. Colbert, The presence of tubulidentates in the middle Siwalik beds of northern India, Am. Mus. Novit. 604 (1933) 1–10.
- [9] E.H. Colbert, Siwalik mammals in the American Museum of Natural History, Trans. Am. Phil. Soc. NS 26 (1935) 1–401.
- [10] E.H. Colbert, A study of *Orycteropus gaudryi* from the Island of Samos, Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 78 (1941) 305–351.
- [11] H.B.S. Cooke, The fossil mammal fauna of Africa, in: A. Keast (Ed.), Evolution, Mammals and Southern Continents, Albany, State Univ., New York, 1972, pp. 89–139.
- [12] L. De Bonis, G. Bouvrain, D. Geraads, G.D. Koufos, S. Sen, The first aardvarks (Mammalia) from the Late Miocene of Macedonia, Greece, N. Jahrb. Geol. Paläontol. Abh. (2/3) (1994) 343–360.
- [13] W.O. Dietrich, Ältestquartäre Säugetiere aus der Südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrika. Palaeontographica, Stuttgart, Abt. A 94 (1942) 43–133 (3–6).
- [14] M. Fortelius, Less common ungulate species from Pasalar, Middle Miocene of Anatolia (Turkey), J. Hum. Evol. 19 (1990) 479–488.
- [15] L.K. Gabunia, An extinct tubulidentate (*Orycteropus* sp.) from the Middle Miocene deposits at Belometchetskaya (North Caucasus), Dokl. Akad. Nauk Azerb. SSR. 12 (1956) 203–206.
- [16] H. Helbing, Ein *Orycteropus*-Fund aus dem Unteren Pliocaen des Roussillon, Eclog. geol. Helv. 26 (1933) 256–267.
- [17] Q.B. Hendey, Fossil occurrences at Langebaanweg, Cape Province, Nature 244 (1973) 13–14.
- [18] Q.B. Hendey, Late Tertiary Mustelidae (Mammalia, Carnivora) from Langebaanweg, South Africa, Ann. S. Afr. Mus. 76 (1978) 329–357.
- [19] Q.B. Hendey, Southern African Late Tertiary vertebrates, in: R.G. Klein (Ed.), Southern African Prehistory and Paleoenvironments, A.A. Balkema, Rotterdam, 1984, pp. 81–106.
- [20] J.W. Kitching, A fossil *Orycteropus* from the Limeworks Quarry, Makapansgat, Potgietersrus, Palaeontol. Afr. 8 (1963) 119–121.
- [21] L.S.B. Leakey, Notes on the mammalian faunas from the Miocene and Pleistocene of East Africa, in: W.W. Bishop, J.D. Clark (Eds.), Background to Evolution in Africa, Chicago University Press, Chicago and London, 1967, pp. 7–28.
- [22] T. Lehmann, Fossil Aardvark (*Orycteropus*) from Swartkrans Cave, South Africa, S. Afr. J. Sci. 100 (2004) 311–314.
- [23] T. Lehmann, in: Les Orycteropodidae (Mammalia; Tubulidentata) du Mio-Plio-Quaternaire d'Afrique, thèse, université de Poitiers, 2004, pp. 1–474.
- [24] T. Lehmann, P. Vignaud, A. Likius, M. Brunet, A new species of Orycteropodidae (Mammalia, Tubulidentata) in the Mio-Pliocene of northern Chad, Zool. J. Linn. Soc. 143 (2005) 109–131.
- [25] G.E. Lewis, A skull of *Orycteropus pilgrimi*, Am. J. Sci. 36 (1938) 401–405.
- [26] D.G. MacInnes, Fossil Tubulidentata from East Africa, Foss. Mamm. Afr. 10 (1956) 1–38.
- [27] C.J.F. Major, Sur un gisement d'ossements fossiles dans l'île de Samos, contemporains de l'âge de Pikermi, C. R. Acad. Sci. Paris 107 (1888) 1178–1181.
- [28] C.J.F. Major, On the tooth of an ant-bear (*Orycteropus*) from the Upper Miocene of Maragheh (Persia), Proc. Zool. Soc. Lond. (1893) 239–240.
- [29] S. Milledge, Fossil Aardvarks from the Lothagam Beds, in: M. Leakey, J. Harris (Eds.), Lothagam: The Dawn of Humanity in Eastern Africa, Columbia University Press, New York, 2003, pp. 363–368.
- [30] F. Ozansoy, Étude des gisements continentaux et des mammifères du Cénozoïque de Turquie, Mém. Soc. géol. France, NS 102 (1965) 1–92.
- [31] B. Patterson, The fossil Aardvarks (Mammalia, Tubulidentata), Bull. Mus. Comp. Zool. 147 (1975) 185–237.
- [32] B. Patterson, Pholidota and Tubulidentata, in: V.J. Maglio, H.B.S. Cooke (Eds.), Evolution of African Mammals, Harvard University Press, Cambridge, USA, 1978, pp. 269–278.
- [33] M. Pavlow, in: Mammifères tertiaires de la Nouvelle Russie, Nouveaux Mémoires de la Société des Naturalistes, Moscou, 17 (4), 2^e partie, Kouchnéreff et Cie, Moscow, 1914, pp. 45–46.
- [34] M. Pickford, New fossil Orycteropodidae (Mammalia, Tubulidentata) from East Africa, Neth. J. Zool. 25 (1) (1975) 57–88.
- [35] M. Pickford, New evidence concerning the fossil aardvarks (Mammalia, Tubulidentata) of Pakistan, Tertiary Res. 2 (1) (1978) 39–44.

- [36] M. Pickford, Old World Suoid systematics, phylogeny, biogeography and biostratigraphy, *Paleontol. Evol.* 26–27 (1993) 237–269.
- [37] M. Pickford, Tubulidentata of the Albertine Rift Valley, Uganda, in: B. Senut, M. Pickford (Eds.), *Geology and Palaeobiology of the Albertine Rift Valley, Uganda–Zaire*, Vol. II, *Palaeobiology*, Occas. Publ. CIFEG 29, 1994, pp. 261–262.
- [38] M. Pickford, Tubulidentata (Mammalia) from the Middle and Upper Miocene of southern Namibia, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 322 (1996) 805–810.
- [39] M. Pickford, Southern Africa: a cradle of evolution, *S. Afr. J. Sci.* 100 (2004) 205–214.
- [40] M. Pickford, J. Morales, A tubulidentate suiform lineage (Tayassuidae, Mammalia) from the Early Miocene of Spain, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 327 (1998) 285–290.
- [41] L. Rook, F. Masini, *Orycteropus* cf. *gaudryi* (Mammalia, Tubulidentata) from the Late Messinian of the Monticino Quarry (Faenza, Italy), *Boll. Soc. Paleontol. Ital.* 33 (1994) 369–374.
- [42] S. Sen, Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie: 5. Rongeurs, Tubulidentés et Chalicothères, *Bull. Mus. natl Hist. nat.*, 4^e sér. 16 (1994) 97–111.
- [43] J. Shoshani, C. Goldman, J. Thewissen, *Orycteropus afer*, *Mamm. Species* 300 (1988) 1–8.
- [44] I. Tekkaya, in: Türkiye fosil Orycteropodidae’leri. T.C. Kültüü Bakanlığı Anıylar ve Müzeler Genel Müdürlüğü. VIII Arko-metri Sonuçlari Toplantisi 1992, Ankara, 1993, pp. 275–289.
- [45] G. Theodorou, A. Athanassiou, S. Roussiakis, G. Iliopoulos, Preliminary remarks on the Late Miocene herbivores of Kerassia (Northern Euboea, Greece), *Deinsea* 10 (2003) 519–530.
- [46] J. Van der Made, The aardvark from the Miocene hominoid locality Candir, Turkey, *Cour. Forschunginst. Senckenb.* 240 (2003) 133–147.
- [47] N.K. Vereschagin, The mammals of the Caucasus. A history of the evolution of the fauna, *Akad. Nauk. SSSR Zool. Inst. Akad. Nauk Azerb. SSR* (1959).