

Systematic Palaeontology (Vertebrate Palaeontology)

A new suiform (Artiodactyla, Mammalia) from the Early Miocene of East Africa

Martin Pickford

Département « Histoire de la Terre », UMR 5143 du CNRS, case postale 38, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France

Received 12 March 2006; accepted 6 November 2006

Available online 20 December 2006

Presented by Yves Coppens

Abstract

Fossils of an unnamed large suiform have been recovered from two Early Miocene localities in East Africa. The material is distinct from other species of the suborder, including the anthracothere *Brachyodus aequatorialis*, which is of similar size. The upper molars of the new form are bunodont, quadricuspidate (with a tiny paraconule), and have no buccal styles (parastyle, mesostyle, metastyle) and the enamel is thin and lightly wrinkled to smooth, which contrasts strongly with upper molars of *Brachyodus* which are pentacuspitate, selenodont, have pervasively wrinkled enamel and well-developed parastyle, mesostyle and metastyle. A new genus and species is erected for this suiform, which is most likely an anthracothere. **To cite this article:** *M. Pickford, C. R. Palevol 6 (2007).*

© 2006 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Résumé

Un nouveau Suiforme (Artiodactyla, Mammalia) du Miocène inférieur d'Afrique orientale. Des fossiles d'une grande forme de suiforme ont été découverts dans deux localités du Miocène inférieur d'Afrique orientale. Les restes se distinguent de ceux des autres espèces du sous-ordre, incluant ceux de l'anthracothère *Brachyodus aequatorialis*, de taille similaire. Les molaires supérieures de cette nouvelle forme sont bunodontes, quadricuspides (avec un minuscule paraconule), sans styles buccaux (parastyle, mésostyle, métastyle), et présentent un émail fin et légèrement ridulé à lisse. Cette morphologie contraste fortement avec les molaires supérieures de *Brachyodus*, qui sont pentacuspides, sélénodontes, et dont l'émail est ridulé et porte des styles bien développés (parastyle, mésostyle et métastyle). Un nouveau genre et une nouvelle espèce sont érigés pour ce suiforme, qui appartient certainement à un anthracothère. **Pour citer cet article :** *M. Pickford, C. R. Palevol 6 (2007).*

© 2006 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

Keywords: Early Miocene; Anthracotheriidae; Kenya

Mots clés : Miocène inférieur ; Anthracotheriidae ; Kenya

Version française abrégée

Introduction

La présence, dans les dépôts du Miocène inférieur d'Afrique orientale, d'un grand suiforme aux molaires

E-mail address: pickford@mnhn.fr.

bunodontes et quadricuspides est connue depuis longtemps [5], notamment par un maxillaire provenant du gisement de Kulu sur l'île de Rusinga, au Kenya, et daté de 17,8 Ma. Les restes qui y sont rapportés sont rares. La découverte récente de nouveau matériel permet d'en préciser l'assignation taxonomique : il ne s'agit pas d'un Hippopotamidae, comme proposé par Coryndon [5], mais, plus probablement, d'un anthracothère, pour lequel un nouveau genre et une nouvelle espèce sont érigés.

Contexte géologique et chronologique

La formation de Kulu, sur l'île de Rusinga (lac Victoria), a été cartographiée comme un dépôt lacustre, situé stratigraphiquement au-dessus de la formation de Hiwégi [15]. Mais les études ultérieures ont montré qu'il s'agissait en fait d'un faciès lacustre présent à la base de la formation de Hiwégi, qui s'est déposé dans des vallées à pentes fortes, creusées dans la formation des Agglomérats de Rusinga [1, 10]. La formation de Hiwégi, vieille de 17,8 Ma [6], est recouverte par la formation des Agglomérats de Kiangata.

Les dépôts fossilifères de Chamtwara (Fig. 1) consistent en des paléols rouges, accumulés au sommet d'une cinérite de carbonatite karstifiée dans la formation de Chamtwara [10]. L'âge de cette unité est estimé à 19–20 Ma [2, 10].

Description systématique

Ordre Artiodactyla Owen, 1848
 Superfamille Suiformes Jaekel, 1911
 Famille Anthracotheriidae Leidy, 1869
 Genre *Kulutherium* nov.

Espèce type : *Kulutherium kenyensis* sp. nov.

Synonymie :

1978. Ancêtre possible des hippopotames, [5 (p. 291, Fig. 18 : 7)].
 1986. Anthracothère nov. gen. [10 (p. 66)].
 1999. Le plus vieil hippopotame connu, une dent de Rusinga, [16 (p. 205)].

Diagnose du genre : Suiforme de grande taille, aux molaires supérieures bunodontes et tétracuspides ; cingulum lingual épais et boursoufflé aux molaires supérieures. P⁴ bicuspidés aux tubercules subégaux ; émail des molaires fin et faiblement ridulé. Cuspide accessoire antérieure (paraconule) des molaires supérieures, réduite et accolée au protocône ; crête antérolinguale au métaconule ; vallée médiane des

molaires supérieures complètement ouverte buccolingualement ; vallée sagittale en partie obturée par le paraconule ou bien ouverte mésiodistalement ; évasements lingual et buccal aux molaires supérieures marqués.

Diagnose différentielle : diffère de *Brachyodus*, de taille similaire, par son émail plus fin et faiblement ridulé aux molaires supérieures, par son paraconule réduit, l'absence de parastyle, de mésostyle et de métastyle, et par le gonflement buccal marqué aux molaires supérieures. Il diffère des Hippopotamidae par la présence d'une crête antérolinguale au métaconule, l'émail plus fin et la morphologie non trifoliée des quatre cuspides principales.

Espèce *Kulutherium kenyensis* nov.

Diagnose de l'espèce : comme pour le genre.

Holotype : R 773'49, maxillaire gauche avec dP⁴, P⁴, M¹⁻².

Localité-type : R2–4, formation de Kulu, île de Rusinga, Kenya.

Matériel référencé : KNM CA 369, dP³ droite isolée, formation de Chamtwara, Koru, Kenya.

Âge : Associations fauniques est-africaines PI et PII (20–18 Ma) [8].

Description : La localité R2–4 de la formation de Kulu, sur l'île de Rusinga, a livré un maxillaire gauche d'un artiodactyle bunodonte avec la dP⁴, la P⁴ non éruptée et les M¹ et M² définitives peu usées (Fig. 2A–D). Le spécimen, considéré jusqu'alors comme apparenté aux hippopotamidés [5], diffère fortement de *Kenyapotamus* et des hippopotamidés ultérieurs.

La dP⁴ est une dent tétracuspide, au contour occlusal trapézoïdal. Chez les suidés, le bord distal est généralement très anguleux, mais chez *Kulutherium*, c'est le bord antérieur. Les quatre cuspides principales sont de taille subégale et arrangées en paires séparées par une large vallée sagittale et une vallée médiane. Aucune cuspide n'obture les vallées. La couronne présente un évasement lingual assez marqué. Les gonflements cingulaires buccal et lingual sont plus forts que sur les faces antérieure et postérieure. La dent est usée et les cuspides linguales, au contour occlusal, croissantiformes sont situées presque au niveau de la vallée médiane. Les cuspides buccales sont moins usées, et les facettes d'usure présentent un contour plus ovale. Le système de sillons ne peut pas être observé sur cette dent.

La P⁴ est bicuspidée, avec une large cuspide buccale, entaillée par deux sillons verticaux peu profonds.

Les bords antérieur et postérieur de la cuspidé buccale se présentent comme des crêtes acérées, la distale conduisant à une petite cuspidé accessoire. La cuspidé linguale apparaît dédoublée et entaillée par une gouttière buccolinguale, juste à l'arrière de son apex. Elle présente également une crête postérieure acérée, menant à une petite cuspidé accessoire. La vallée sagittale est croissantiforme, les bras du croissant pointant buccalement. Cette dent est encore partiellement recouverte de matrice ; ses dimensions sont estimées à 22 × 23 mm (longueur et largeur, respectivement).

La M¹ est faiblement usée ; seule une petite facette d'usure est visible sur les sommets des cuspidés antérieures. Le tubercule antérobuccal (le paracône) est endommagé et une faible portion d'émail persiste près de la vallée médiane. La surface fracturée permet d'observer l'émail dont l'épaisseur est faible (1,5 mm au sommet du protocône). Le protocône est conique, et présente deux petits sillons conduisant à la vallée sagittale. Sa crête antérieure est émoussée, et sa base porte une petite cuspidé accessoire (le paraconule), allongée antéropostérieurement ; cette dernière, située légèrement sur le côté lingual, n'obture pas la vallée sagittale. Le métaconule est grand et son bord disto-buccal arrondi. Il présente deux sillons larges et peu profonds sur chacune de ses trois faces, sagittale, antérieure et buccodistale. Celles-ci délimitent trois crêtes, dont deux descendent vers la vallée médiane, la troisième s'orientant distalement pour rejoindre le cingulum. Le métacône présente des faces sagittale et médiane presque planes, mais la disto-buccale est courbe. Il possède trois crêtes qui courent respectivement vers la terminaison linguale de la vallée médiane, vers la jonction des vallées médiane et sagittale et vers la terminaison distale de la vallée sagittale. La seconde se termine dans un petit gonflement. La crête distale conduit à une minuscule cuspidé située près du cingulum distal. Les cingulum buccal et lingual sont gonflés, mais peu marqués et boursoufflés ou perlés. À la terminaison buccale de la vallée médiane, un des boutons d'émail, assez grand, imite une petite cuspidé basale. On observe des évasements buccal et lingual marqués, les sommets des cuspidés étant nettement plus proches de la vallée sagittale qu'ils ne le sont des bords buccal et lingual de la couronne. La vallée transverse médiane se présente comme un V très ouvert, sans obturation en vue latérale. L'absence de cuspidé médiane accessoire (généralement présente chez les suidés) rapproche la dent de *Kulutherium* des hippopotamidés en général, y compris de *Kenyapotamus*. Le cingulum est haut, représentant environ un tiers de la hauteur totale de la couronne.

La M² est morphologiquement identique à la M¹, mais plus grande, non usée et non abîmée. Le paracône présente quatre faces, chacune d'elles étant entaillée par des sillons larges et peu profonds, bordés par des crêtes émoussées qui se dirigent vers l'avant et vers l'arrière, buccalement et lingualement. Les trois autres tubercules sont identiques à leurs équivalents décrits sur la M¹. L'évasement de la M² est plus fort que celui de la M¹ et le cingulum plus haut. On observe de petits renflements de cingulum aux deux extrémités de la vallée médiane. Les quatre cuspidés principales sont subégales, en hauteur et en volume. Les mesures en sont données dans le Tableau 1.

La localité 34 de la formation de Chamtwara à Koru, au Kenya, a livré une dP³ isolée droite (KNM CA 369) appartenant à un artiodactyle de grande taille (Fig. 2E), qui pourrait appartenir à cette espèce, comme le suggèrent ses dimensions (27,6 mm en longueur et 21,4 mm en largeur) et sa morphologie. Celle-ci comporte trois cuspidés principales, arrangées en triangle avec une petite cuspidé antérieure, qui représente la morphologie typique des hippopotamidés. La cuspidé antérieure triangulaire porte une crête antérieure qui rejoint la petite cuspidé antérieure accessoire gonflée. Sa surface distale présente trois crêtes, une distale, une centrale et une linguale, dirigées distalement. La dernière se termine dans la cuspidé disto-linguale. La cuspidé disto-buccale porte quatre crêtes : une latérale, rejoignant directement vers l'avant la crête disto-buccale de la cuspidé antérieure, une antéro-médiale oblique, qui rejoint la vallée transverse médiane et qui se termine à la base de la crête distale de la cuspidé antérieure, une dirigée lingualement, joignant la vallée sagittale, et une distale faible, qui se fond au cingulum distal. La cuspidé disto-linguale présente quatre crêtes : une antéro-linguale, qui rejoint la disto-linguale de la cuspidé antérieure, une oblique antéro-buccale, qui atteint la vallée transverse médiane, pour se terminer à la base des crêtes issues des deux autres cuspidés, une troisième, qui atteint la vallée sagittale, pour finir légèrement en l'avant de celle qui émane de la cuspidé disto-buccale, et enfin une quatrième, qui s'oriente obliquement et bucco-distalement, en s'intégrant au cingulum distal. La cuspidé disto-linguale a un gonflement de cingulum perlé autour des parties linguale, distale et buccale de la paire postérieure de cuspidés. L'émail est fin ; on observe un évasement notable buccal et lingual. L'extrémité buccale de la vallée médiane est fermée par la crête qui se dirige vers les sommets des principales cuspidés disto-buccale et antérieure. La cuspidé disto-linguale présente un profond sillon antérieur, qui mène à la partie sagittale de la vallée médiane. Au niveau des cuspidés distales, la vallée sagit-

tale est brièvement interrompue par une crête transverse basse. La dent est biradiculée, la racine distale présentant une forme de huit en section.

Discussion

Kulutherium diffère des autres suiformes de grande taille par ses molaires supérieures tétracuspides, dont la taille est équivalente à celles de l'anthracothère *Brachyodus aequatorialis*. Il se différencie des autres anthracothères bunodontes par sa tétracuspédie et par la présence d'un paraconule extrêmement réduit. Le mésostyle est réduit à une toute petite cuspidie située à l'extrémité de la vallée médiane. Le genre est donc très différent des autres anthracothères tétracuspides, comme *Afromeryx*, *Libycosaurus* et *Merycopotamus* [13], qui sont séléodontes et possèdent des mésostyles bien développés, qui ferment généralement le bord buccal de la vallée transverse médiane. Il diffère du *Kenyapotamus* par l'émail des molaires, qui est moins épais, et par la forme et la position des crêtes des quatre cuspidies principales.

Coryndon [5 (Fig. 18 : 7a)] considérait le spécimen-type de *Kulutherium kenyensis* comme un possible «*ancestral hippopotamus*», en raison de ses molaires bunodontes, de l'absence de cuspidie médiane accessoire et de la présence de cingulum lingual, mais les ressemblances s'arrêtaient là. La vallée médiane est large et ouverte, l'émail est fin et lisse, l'évasement buccal et lingual est marqué et les quatre cuspidies principales sont basses. Le métacône présente une forte crête antérolinguale et un paraconule est présent : ce sont deux éléments qui n'existent pas chez les hippopotamidés. De plus, le schéma d'usure des cuspidies principales n'est pas en trèfle, comme c'est le cas chez *Kenyapotamus* et les hippopotamidés ultérieurs.

En outre, la découverte de *Kenyapotamus* dans le Miocène moyen et terminal du Kenya et de Tunisie offre un scénario plus probable pour l'origine des hippopotames que *Kulutherium* [9,11,12,14] : pour une opinion complémentaire, voir Boisserie et al. [4,5].

Suiformes du Miocène inférieur d'Afrique orientale

Les suiformes sont très bien représentés dans le Miocène inférieur d'Afrique orientale, mais ces derniers sont peu diversifiés. Les taxons identifiés jusqu'à présent appartiennent à quatre familles : les Suidae, les Sanitheriidae, les Palaeochoeridae et les Anthracotheriidae. Les Hippopotamidae n'apparaissent dans la région qu'à la base du Miocène moyen (Tableau 2).

Conclusions

Un maxillaire, avec une dentition jugale définitive et déciduale et une dent déciduale supérieure isolée provenant de deux localités du Miocène inférieur du Kenya occidental, appartiennent à un nouveau genre et une nouvelle espèce d'artiodactyle, *Kulutherium kenyensis*. L'espèce était de la taille du genre *Hippopotamus*, mais la morphologie de ses molaires suggère qu'il n'appartient pas aux Hippopotamidae. Elle présente plusieurs affinités avec les Anthracotheriidae, mais diffère de nombreux genres de cette famille par l'absence de styles du côté buccal des dents jugales supérieures et la morphologie quadricuspide bunodonte des molaires. Elle ne peut pas être rapportée aux Suidae ou aux Palaeochoeridae, car ses molaires ne présentent pas les cuspidies accessoires typiques de ces deux familles. L'hypothèse, suggérée auparavant [5], selon laquelle le maxillaire pourrait représenter un hippopotame ancestral ne semble pas probable, en raison des différences significatives entre *Kulutherium* et les hippopotamidés.

1. Introduction

The presence, in East African Early Miocene deposits, of a large suiform artiodactyl with bunodont, quadricuspidate upper molars has been known for a long time [5], the main evidence being a maxilla from Kulu, Rusinga Island, Kenya, aged ca 17.8 Ma. However, fossils attributed to this form are extremely rare, and only recently has new material become available from another site, Chamtwara in Kenya, aged about 20 Ma. It is now clear that the material does not belong to the Hippopotamidae, as previously suggested, but is most likely to be an anthracothere. A new genus and species is erected for this enigmatic mammal.

2. Geological context and age

The Kulu Formation, Rusinga Island, Lake Victoria (Fig. 1) was originally mapped as a lacustrine unit stratigraphically above the Hiwegi Formation [14], but subsequent studies have shown that it is a lacustrine facies in the basal part of the Hiwegi Formation that accumulated in steep-sided valleys eroded into the Rusinga Agglomerate Formation [1,10]. Elsewhere the Hiwegi Formation overlies the Rusinga Agglomerate Formation in a paraconformable succession. This unit is overlain by the Kiangata Agglomerate Formation. The age of the Hiwegi Formation is 17.8 Ma [6].

The fossiliferous deposits at Chamtwara (Fig. 1) are red palaeosols that accumulated on top of a karstified

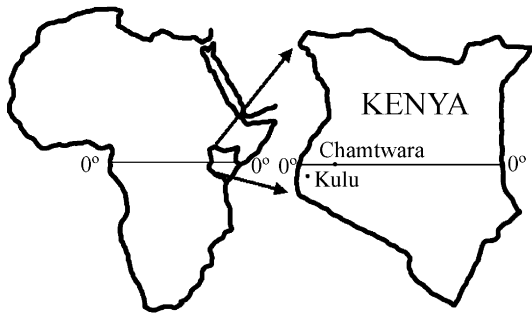


Fig. 1. Map showing location of Kulu and Chamtwara, Kenya.
Fig. 1. Carte de situation des gisements de Kulu et Chamtwara au Kenya.

carbonatite tuff in the Chamtwara Formation [10]. The age of this unit is estimated to be about 19–20 Ma [2,10].

Systematic description

Order Artiodactyla Owen, 1848
Superfamily Suiformes Jaekel, 1911
Family Anthracotheriidae Leidy, 1869
Genus *Kulutherium* nov.

Type species: *Kulutherium kenyensis* sp. nov.

Synonymy:

1978. Possible ancestral hippopotamus, [5 (p. 291, Fig. 18: 7)].
1986. Anthracothere nov. gen. [10 (p. 66)]
1999. Oldest hippo known, is a tooth from Rusinga. [16 (p. 205)].

Generic diagnosis: large suiform with tetracuspidate, bunodont upper molars; deep, beaded lingual cingulum in upper molars, P⁴ bicuspid, cusps subequal; molar enamel thin, lightly wrinkled to smooth. Anterior accessory cusp (paraconule) in upper molars reduced in size, closely applied to the protocone; anterolingual ridge on metaconule; median valley of upper molars completely open from buccal to lingual; sagittal valley partly blocked by paraconule, otherwise open from mesial to distal, marked lingual and buccal flare in upper molars.

Differential diagnosis: differs from *Brachyodus*, which is of similar size, by its thinner, smooth to lightly wrinkled upper molar enamel, reduced paraconule, lack of parastyle, mesostyle and metastyle, and marked buccal flare in upper molars. Differs from Hippopotamidae by the presence of an anterolingual ridge on the metaconule, thinner enamel and non-trefoliate morphology of the four main cusps.

Species *Kulutherium kenyensis* nov.

Species diagnosis: as for genus

Holotype: R773'49, left maxilla with dP⁴, P⁴, M¹⁻².

Type Locality: R2–4, Kulu Formation, Rusinga Island, Kenya.

Referred material: KNM CA 369 isolated right dP³, Chamtwara Formation, Koru, Kenya.

Age: East African Faunal Sets PI and PII (ca 20–18 Ma) [8].

Description: from locality R2-4 in the Kulu Formation, Rusinga Island, comes a left maxilla of a large bunodont artiodactyl with the fourth deciduous premolar, the P⁴ in its crypt, and the first and second permanent molars in light wear (Fig. 2A–D). First impressions were that this specimen was related to hippopotamids [5], but it differs in several fundamental respects from both *Kenyapotamus* and later hippopotamids.

The dP⁴ is a four-cusped tooth of trapezoidal occlusal outline. In suids, it is usually the distal border that is steeply angled, but in *Kulutherium*, it is the anterior border. The four main cusps are of subequal size and are arranged in two pairs with a wide sagittal valley and median valley separating them. No cusplets block either valley. The crown has substantial lingual flare. There are cingular swellings both buccally and lingually, but the anterior and posterior ones are narrow. The tooth is worn, the lingual cusps, which are crescentoid in occlusal outline, being almost down to the level of the median valley. The buccal cusps are less worn, the wear facets being more oval in outline. The groove system cannot be determined in this tooth.

The P⁴ is bicuspid with a large buccal cusp scored buccally by two shallow, vertical grooves. The anterior and distal margins of the buccal cusp are sharp ridges, the distal one leading towards a small accessory cusplet. The lingual cusp is incipiently double, being scored by a bucco-lingual groove just to the rear of its apex. It too has a sharp posterior crest leading to a small accessory cusplet. The sagittal valley is crescentic, the arms of the crescent pointing buccally. This tooth is still partly buried in matrix, but its estimated length and breadth dimensions are 22 × 23 mm.

M¹ is slightly worn, with only a small wear facet on the tips of the anterior cusps. The antero-buccal cusp (paracone) is damaged and only a small portion of enamel remains near the median valley. It can be seen from this fractured surface that the enamel was thin in this species (1.5 mm at the tip of the protocone). The

Table 1

Dimensions (in mm) of the cheek teeth of the holotype of *Kulutherium kenyensis* nov. gen. nov. sp. from the Early Miocene of Kulu, Rusinga Island, Lake Victoria, Kenya

Tableau 1 Mensurations (en mm) des dents jugales de l'holotype de *Kulutherium kenyensis* nov. gen. nov. sp. du Miocène inférieur de Kulu, île de Rusinga, lac Victoria, Kenya

Rs 773'49	Length	Breadth
dP ⁴	27.0	25.6
P ⁴	c22	c23
M ¹	33.8	29.5
M ²	38.0	37.6

protocone is conical in shape, but possesses two shallow grooves leading into the sagittal valley. Its anterior crest is blunt and leads towards a small anterior accessory cusplet (the paraconule) that does not quite block the sagittal valley, lying slightly lingual to it. This cusplet is elongated anteroposteriorly. The metaconule is large and has a rounded distobuccal border. It possesses two shallow but wide grooves on each of three faces, sagittal, anterior and buccodistal. These outline three crests, two of which run towards the median valley, the third of which leads distally to join the distal cingulum. The metacone has almost flat median and sagittal faces, but the distobuccal surface is curved. It possesses three ridges that run respectively towards the lingual end of the median valley, to the junction between the median and sagittal valleys and to the distal end of the sagittal valley. The one leading to the junction of the median and sagittal valleys ends in a small swelling. The distal ridge leads to a tiny cusplet near the distal cingulum. There are swollen, but not very marked, buccal and lingual cingula, both of which are somewhat pustulate or beaded. In the buccal end of the median valley, one of the pustules is large enough to mimic a basal cusplet. There is marked buccal and lingual flare, the cusp tips being appreciably closer to the sagittal valley than they

Fig. 2. *Kulutherium kenyensis* nov. gen. nov. sp., du Miocène inférieur de Chamtwara et de Kulu (Rusinga) au Kenya (échelle: 10 mm). (A)–(D) R 773'49, maxillaire gauche avec dP⁴, M^{1–2}, et P⁴ (dans sa crypte sous la dent déciduale) provenant des dépôts du Miocène inférieur du site R 2–4 à Kulu sur l'île de Rusinga au Kenya, vue occlusale stéréoscopique. (A)–(B) Vues occlusales stéréoscopiques de dP⁴ et P⁴–M² respectivement; (B) et (C), vues buccale et linguale respectivement. Noter que la dP⁴ est la dent originale, conservée au Natural History Museum de Londres, tandis que le reste du maxillaire est un moulage; le lieu de conservation du fossile original est inconnu. (E) KNM CA 369, dP³ droite provenant de Chamtwara du Miocène inférieur du Kenya. Vue occlusale.

are to the buccal and lingual margins of the crown. The median transverse valley is a wide V-shape, with no obstructions in lateral view. There is no median accessory cusp (usually present in suids) and in this

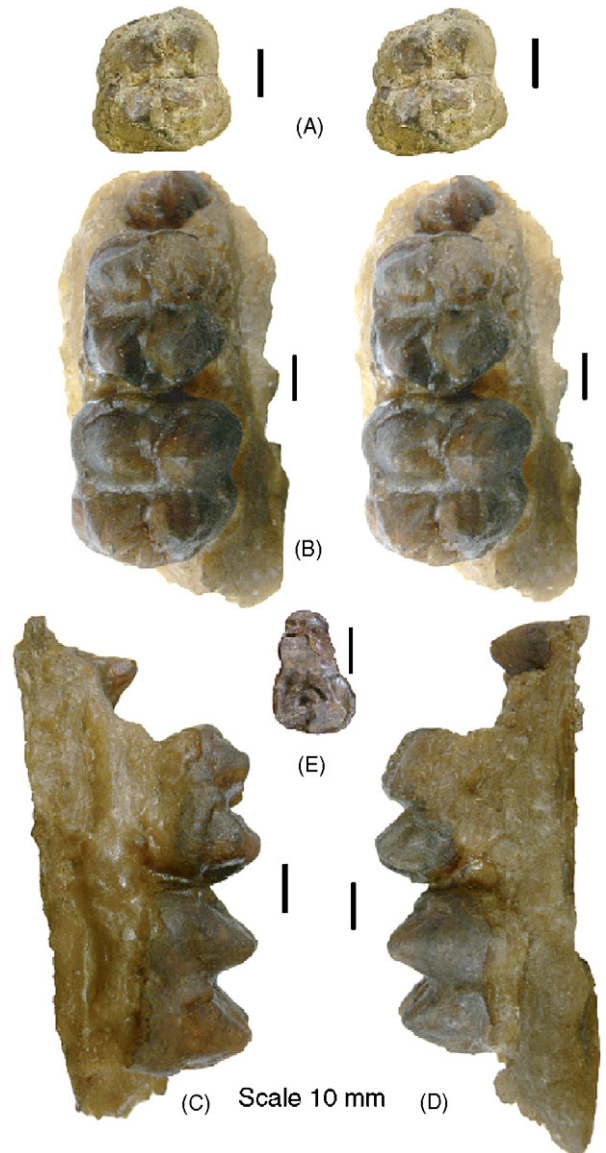


Fig. 2. *Kulutherium kenyensis* nov. gen. nov. sp., from the Early Miocene of Chamtwara and Kulu (Rusinga), Kenya (scale 10 mm). (A)–(D) Rs 773'49, left maxilla with dP⁴, M^{1–2}, and P⁴ in its crypt beneath the deciduous tooth) from R 2–4, Kulu, Rusinga, Early Miocene, Kenya, stereo occlusal view. (A) and (B) Stereo occlusal views of the dP⁴ and P⁴–M² respectively; (B) and (C), lingual and buccal views respectively. Note that the dP⁴ is the original tooth, currently in the Natural History Museum, London, whereas the rest of the maxilla is a cast, the whereabouts of the original fossil being unknown. (E) KNM CA 369, right dP³ from Chamtwara, Early Miocene, Kenya, occlusal view.

respect the *Kulutherium* tooth resembles hippopotamids in general, including *Kenyapotamus*. The cingulum is deep, comprising about one third of the total height of the crown.

M² is morphologically similar to M¹, but is larger, unworn and undamaged. The paracone has four faces, each of which is scored by wide but shallow grooves, giving rise to four blunt ridges that lead anteriorly, distally, buccally and lingually. The other three cusps are similar to their counterparts in M¹ described above. The flare in M² is greater than in M¹ and the cingulum is deeper. There are cingular cusplets in both ends of the median valley. The four main cusps are subequal in height and volume.

Measurements of the teeth are provided in Table 1.

From locality 34, Chamtwara Formation, near Koru, Kenya comes specimen KNM CA 369 an isolated right dP³ of a large bunodont artiodactyl (Fig. 2E), which possibly belongs to this species on the basis of its size and morphological characteristics. It is 27.6 × 21.4 mm (length × breadth) and consists of three main cusps arranged in a triangular pattern, with a small accessory cusplet anteriorly as in hippopotamids. The anterior cusp

is triangular with an anterior crest that reaches towards the inflated anterior accessory cusplet. Its distal surface has three crests directed distally, one lateral, one central and the third lingual. The last one reaches the distolingual cusp. The distobuccal cusp has four crests, a lateral one leading directly anteriorly to join the distobuccal crest of the anterior cusp, an oblique anteromedial one that reaches into the median transverse valley, ending at the base of the distal crest of the anterior cusp, a lingually directed one that reaches into the sagittal valley and a slight distal crest that fades into the distal cingulum. The distolingual cusp has four crests. The anterolingual one joins the distolingual crest of the anterior cusp, the oblique anterobuccal crest reaches into the median transverse valley, ending at the base of the crests, which extend into the same valley from the other two cusps, a third crest reaches into the sagittal valley, ending slightly anteriorly of the crest that emanates from the distobuccal cusp, while the fourth crest leads obliquely buccodistally and fades into the distal cingulum. There is a pustulate cingular swelling round the lingual, distal and buccal portions of the rear pair of cusps. The enamel is thin and there is appreciable buccal and lingual flare. The buccal

Table 2

Distribution of Suiformes in Early and basal Middle Miocene deposits of East Africa (type locality in **bold**)

Tableau 2 Répartition des Suiformes dans les dépôts du Miocène inférieur et moyen d'Afrique de l'Est (localité type en **gras**)

Family	Taxon	Distribution (type locality in bold)
Palaeochoeridae	<i>Morotochoerus ugandensis</i>	Moroto I , Moroto II, Kipsaraman
Sanitheriidae	<i>Diamantohyus africanus</i>	Karungu, Rusinga, Napak, Chianda, Moruorot
	<i>Diamantohyus nadirus</i>	Ombo , Kipsaraman, Maboko, Nachola
Suidae	<i>Nguruwe kijivium</i>	Napak I , IV, V, IX, Songhor, Koru, Chamtwara, Legetet, Mteitei, Rusinga, Mfwanganu
	<i>Kenyasus</i> sp.	Kirimun
	<i>Kenyasus rusingensis</i>	Rusinga , Karungu, Chianda
	<i>Kenyasus namaquensis</i>	Bukwa, Kipsaraman
	<i>Libychoerus anchidens</i>	Rusinga , Karungu
	<i>Libychoerus jeanneli</i>	Moruorot , Kalodirr
	<i>Megalochoerus marymuunguae</i>	Buluk , Nachola
	<i>Megalochoerus khinzikebirus</i>	Kipsaraman, Maboko, Majiwa
	<i>Megalochoerus homungous</i>	Nyakach
	<i>Namachoerus moruoroti</i>	Moruorot , Kipsaraman
	<i>Namachoerus pickfordi</i>	Buluk , Majiwa, Maboko
	<i>Listriodon akatikubas</i>	Maboko, Mbagathi , Majiwa
Hippopotamidae	<i>Kenyapotamus ternani</i>	Kipsaraman, Maboko, Fort Ternan
Anthracotheriidae	<i>Brachyodus aequatorialis</i>	Meswa, Rusinga , Mfwanganu, Moruorot, Napak, Moroto I, Moroto II, Bukwa Chianda, Loperot, Karugamania, Nachola
	<i>Kulutherium kenyensis</i>	Rusinga (Kulu) , Chamtwara
	<i>Sivameryx africanus</i>	Karungu , Rusinga, ?Chianda
	<i>Afromeryx zelteni</i>	Ombo, Nachola, Loperot, Buluk, Rusinga

end of the median valley is closed off by the crest, which runs towards the summits of the distobuccal and anterior main cusps. The distolingual cusp has a deep groove anteriorly, which runs into the sagittal part of the median valley. A sagittal valley separates the two distal cusps from each other, but there is a low crest running across the valley between the two cusps. The tooth has two roots, the distal one of which is 8-shaped in section.

3. Discussion

Kulutherium differs from other large suiforms by its bunodont tetracuspitate upper molars. Its molars are approximately the same size as those of the anthracothere *Brachyodus aequatorialis*. It differs from other bunodont anthracotheres by being tetracuspitate, the paraconule being extremely reduced. The mesostyle is completely reduced, there being only a tiny bud, or basal cusplet in the end of the median valley. It thus differs markedly from tetracuspitate anthracotheres such as *Afromeryx*, *Libycosaurus* and *Merycopotamus* [13], which are selenodont and which possess well-developed mesostyles that usually close off the buccal end of the median transverse valley. It differs from *Kenyapotamus* by its thinner molar enamel and the form and position of the crests of the four main cusps.

Coryndon [5 (Fig. 18 : 7)] regarded the type specimen of *Kulutherium kenyensis* as being a possible “ancestral hippopotamus” in view of its bunodont molars and its lack of a median accessory cusp, an identification accepted by Van der Made [16], but without discussion. It also has a lingual cingulum, a feature present in *Hippopotamus*, but there the similarities end. The median valley is wide and open, the enamel is thin and smooth, the lingual and buccal flare is marked and the four principal cusps are low. The metacone has a strong anterolingual ridge and there is a paraconule, two structures that do not occur in hippopotamid teeth. In addition, with wear the main cusps do not produce the trefoil pattern which is a characteristic of *Kenyapotamus* and later hippos.

Apart from this, the discovery of *Kenyapotamus* in Middle and Late Miocene deposits of Kenya and Tunisia provides a more likely scenario of hippo origins than does *Kulutherium* [9,11,12,14], although for a complementary opinion, see Boissérie et al. [3,4].

4. Early Miocene Suiformes of East Africa

Suiformes are well represented in the Early Miocene deposits of East Africa, but are never very diverse. Taxa so far recognised belong to four families, Suidae,

Sanitheriidae, Palaeochoeridae and Anthracotheriidae [5,7]. Hippopotamidae do not make their appearance in the region until the base of the Middle Miocene [9] (Table 2).

5. Conclusions

A maxilla with mixed cheek dentition and an isolated upper milk tooth from separate Early Miocene localities in western Kenya belong to a new genus and species of artiodactyl, *Kulutherium kenyensis*. The species was about the size of *Hippopotamus*, but the morphology of the molars reveal that it does not belong to this family. Its affinities lie with Anthracotheriidae, but it differs from many genera of this family by the lack of styles on the buccal side of the upper cheek teeth and the quadricuspitate bunodont morphology of the molars. It cannot be attributed to Suidae or Palaeochoeridae, as its molars lack the accessory cusps that typify the latter two families. A previous suggestion that the maxilla might represent an ancestral hippopotamus seems unlikely on account of the significant differences between the molars of *Kulutherium* and hippopotamids.

Acknowledgements

I thank Hiroshi Tsujikawa for the photograph of the Chamtwara specimen. Thanks to Jerry Hooker and Andy Curren (Natural History Museum, London) for access to the cast and original fossil of the holotype described here. Support was provided by the ‘Chaire de paléanthropologie et de Préhistoire du Collège de France, UMR 5143 du CNRS’ and the ‘Département Histoire de la Terre’, ‘Muséum national d’histoire naturelle’, Paris. Thanks finally to the Community Museums of Kenya (Mr E. Gitonga) for support.

References

- [1] E.A. Bestland, A Miocene Gilbert-type fan-delta from a volcanically influenced lacustrine basin, Rusinga Island, Lake Victoria, Kenya, *J. Geol. Soc. Lond.* 148 (1991) 1067–1078.
- [2] W.W. Bishop, J.A. Miller, F.W. Fitch, New potassium–argon age determinations relevant to the Miocene fossil mammal sequence in East Africa, *Am. J. Sci.* 267 (1969) 669–699.
- [3] J.-R. Boissérie, The phylogeny and taxonomy of Hippopotamidae (Mammalia: Artiodactyla): a review based on morphology and cladistic analysis, *Zool. J. Linn. Soc.* 143 (2005) 1–26.
- [4] J.-R. Boissérie, F. Lihoreau, M. Brunet, The position of Hippopotamidae within Cetartiodactyla, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 102 (2005) 1537–1541.
- [5] S.C. Coryndon, Fossil Hippopotamidae from the Baringo Basin and relationships within the Gregory Rift, Kenya, in: W.W. Bishop (Ed.), *Geological Background to Fossil Man*, Scottish Academic Press, Edinburgh, UK, 1978, pp. 279–292.

- [6] R. Drake, J.A. Van Couvering, M. Pickford, G. Curtis, J.A. Harris, New chronology for the Early Miocene mammalian faunas of Kisingiri, western Kenya, *J. Geol. Soc. Lond.* 145 (1988) 479–491.
- [7] D.G. MacInnes, Miocene Anthracotheriidae from East Africa, *Foss. Mamm. Afr.* 4 (1951) 1–24.
- [8] M. Pickford, Preliminary Miocene Mammalian biostratigraphy for western Kenya, *J. Hum. Evol.* 10 (1981) 73–97.
- [9] M. Pickford, On the origins of the Hippopotamidae together with a description of two new species, a new genus and a new subfamily from the Miocene of Kenya, *Geobios* 1–6 (1983) 193–217.
- [10] M. Pickford, Cainozoic Palaeontological Sites of western Kenya, *Muench. Geowiss. Abh. A. Geol. Paläontol.* 8 (1986) 1–151.
- [11] M. Pickford, Update on hippo origins, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 309 (1989) 163–168.
- [12] M. Pickford, The discovery of *Kenyapotamus* in Tunisia, *Ann. Paléontol.* 76 (1990) 277–283.
- [13] M. Pickford, Revision of the Neogene Anthracotheriidae of Africa in: M.J. Salem (Ed.), *The Geology of Libya*, vol. 4, Elsevier, Amsterdam, 1991, pp. 1491–1525.
- [14] M. Pickford, J. Morales, On the tayassuid affinities of *Xenohyus*, Ginsburg, 1980, and the description of new fossils from Spain, *Estud. Geol.* 45 (1989) 233–237.
- [15] J.A. Van Couvering, *The Geology of Rusinga Island and Correlation of the mid-Tertiary Fauna*, PhD thesis, Cambridge University Press, 1972 (208 p.).
- [16] J. Van der Made, Superfamily Hippopotamoidea, in: G.E. Rössner, K. Heissig (Eds.), *The Miocene Land Mammals of Europe*, Verlag Dr Friedrich Pfeil, Munich, Germany, 1999, pp. 203–208.