



Systematic palaeontology (vertebrate palaeontology)

African Carnivora from the Middle Miocene to the Pleistocene: New data, systematics, evolution, biogeography

Les Carnivora d'Afrique du Miocène moyen au Pléistocène : nouvelles données, systématique, évolution, biogéographie

Avant propos

Ce volume correspond aux actes d'un séminaire qui s'est tenu à l'université de Poitiers (France) sous l'égide de la *National Science Foundation* (États-Unis), dans le cadre du projet *Revealing Hominids Origins Initiative*, NSF Award #BCS-0321893. L'idée est née, il y a quelques années, en collaboration avec le regretté Professeur Francis Clark Howell de l'université de Berkeley (États-Unis). Celui-ci nous a malheureusement quittés bien avant la réalisation du séminaire et j'ai dû continuer seul la tâche que nous avions commencée en commun. Cela me donne l'occasion, cela donne l'occasion à tous les participants, de saluer l'œuvre de ce grand paléontologue qui a laissé une trace indélébile dans notre discipline. Clark, travailleur infatigable, s'était créé, au cours de sa carrière, un réseau de collègues qui, de façon générale, étaient vite devenus ses amis dans le domaine de la paléontologie humaine, aussi bien que dans celui de l'étude des carnivores fossiles. Ce dernier domaine, qui lui était extrêmement cher, est celui grâce auquel nous nous sommes retrouvés à Poitiers. Les carnivores d'Afrique furent l'un de ses sujets de prédilection et je crois qu'il aurait été heureux d'être parmi nous ; quelques jours avant sa mort, j'ai eu le privilège d'une longue conversation téléphonique avec lui, qui montrait que son esprit n'avait rien perdu de sa vivacité.

Clark, nous te remercions pour tout ce que tu as fait et nous espérons que les résultats de ce séminaire pourront contribuer à un hommage à ta mémoire. Tu n'es plus là, mais ton souvenir restera présent parmi nous.

Foreword

This volume is the result of a workshop held at the University of Poitiers (France) and funded by the US National Science Foundation for the Revealing Hominids Origins Initiative (NSF Award #BCS-0321893). The idea of this workshop was born some years ago in collaboration with the late Professor Francis Clark Howell (University of Berkeley, USA). Unfortunately, Clark left us before the workshop took place, and I had to continue alone the work we had begun together. This became an opportunity for me and for all the participants to the workshop, to honour the works of this great palaeontologist who left an indelible trace in vertebrate palaeontology. Clark was a hard worker and, throughout his career, he met many colleagues who, generally, became his friends. He worked in the realm of human palaeontology, and of the evolution of the carnivores as well. He liked carnivores very much. I believe, he would have been very happy to have shared our discussions during the workshop. I was glad to have a telephone conversation with Clark few days before he died, and I saw that his mind was very sharp as always.

Clark, we thank you for what you did during your life and I hope that the contributions of this volume will honour your memory.

1. Introduction

African fossiliferous localities from the Tertiary terrestrial sediments have been well known for a long

1. Introduction

Les gisements de vertébrés du Tertiaire d'Afrique sont connus depuis longtemps, par suite de la présence de reste d'hominoides fossiles et surtout d'homininiens primitifs dans nombre d'entre eux. Une meilleure compréhension des conditions dans lesquelles évoluèrent ces derniers exige une bonne connaissance des conditions locales, du climat et de la faune qui les accompagnent. Dans cette faune, la guildes des carnivores joue un rôle essentiel par la pression de sélection qu'elle exerce sur ses proies et, peut-être, par ses relations avec d'autres mammifères carnassiers, par exemple les hominiens eux-mêmes. Les carnivores apportent également des renseignements sur les biotopes par l'étude de leur mode de déplacement ou celle de leur régime alimentaire, par comparaison avec les carnivores modernes. Ils permettent aussi, de par leur large distribution géographique, de préciser les dates des échanges fauniques entre l'Afrique et les autres continents. Plusieurs de ces problèmes ont été discutés pendant le séminaire de Poitiers.

2. Miocène moyen et supérieur

Il existe environ une trentaine de sites du Miocène moyen en Afrique, la moitié se situant en Afrique de l'Est, une douzaine en Afrique du Nord, beaucoup ayant livré surtout des micromammifères, et très peu en Afrique du Sud-Ouest. De ce fait, les ensembles de carnivores du Miocène moyen d'Afrique ne sont pas très bien connus et les données nouvelles en provenance du district de Baringo (Kenya) apportées par Morales et Pickford constituent un apport sérieux à la connaissance de ces faunes et comblent un hiatus important dans les récoltes africaines de fossiles [8]. À côté d'un très grand créodontes du genre *Megistotherium*, connu dans d'autres gisements de cette époque, on trouve trois espèces de la famille des Amphicyonidae : *Agnotherium*, un genre européen et deux espèces d'*Hecubides* dont une nouvelle. Ce dernier genre est, pour l'heure, strictement africain, mais il est très proche de *Cynelos* et *Ictiocyon*, qui eux sont européens. Ces grands carnassiers sont caractéristiques des niveaux du Miocène moyen en Eurasie ou en Afrique et ils indiquent l'existence de relations relativement étroites entre les continents de l'Ancien Monde. Une espèce nouvelle du viverridé *Vishnuictis*, genre décrit dans le sous-continent indien, comme l'indique son nom, est un autre repère indiquant des relations entre l'Asie et l'Afrique. D'autres restes fossiles, attribués à *Herpestes* sp., seraient les plus anciens témoins attestant ce genre et, des ressemblances rele-

time, particularly because of the remains of associated hominoids (and above all hominids) that they contain. However, a good understanding of the conditions in which the latter evolved needs good knowledge of the local environment, climate and fauna. In the faunas, the guild of carnivorans plays a significant role by the selective pressure they exert on their prey and, perhaps, via their relationships with other meat-eating mammals i.e. hominids. The carnivores can give also data on the biota through the study of their locomotion pattern and their diet. They also help to reveal the time of interchange during the past between Africa and the other continents. Several problems were discussed during the workshop, all of them relative to these different topics.

2. Middle and Late Miocene

There are about 30 Middle Miocene localities in Africa, half of them being in East Africa, a dozen in northern Africa (many of which have yielded mostly micromammals), and few in southwestern Africa. Thus, the Middle Miocene African carnivoran assemblages are not well known and the new data from the Baringo district (Kenya) provide us a better understanding of these faunas and fill an important gap in the African fossil record (Morales and Pickford [8]). A large creodont of the genus *Megistotherium* is present, as in other Middle Miocene African localities. There are three species of Amphicyonidae: one of *Agnotherium*, European genus, and two species of *Hecubides*, one of them being new. The latter is an African genus but quite similar to *Cynelos* or *Ictiocyon*, European genera. These large carnivorans are representative of all the Miocene faunas in Eurasia or Africa and indicate close relationships between the continents of the Old World. A new species of *Vishnuictis*, viverrid from Asia, is also a witness to relationships with the Indian sub-continent. Other remains, allocated to *Herpestes* sp., are the oldest record of this modern genus. They seem to be similar to *Leptoplesictis* of the Lower Miocene of Africa and thus the stem group of *Herpestes* would be African. Isolated teeth of mid-sized felids are different from those of other known species in Africa and testify to the diversity of this family in the Middle Miocene. The presence of a creodont and three species of amphicyonids give an archaic visage to the middle Miocene carnivoran fauna.

The study of the small Feliformia (Felidae, Viverridae et Herpestidae) of the Late Miocene localities of Toros Menalla, Chad, central Africa, shows that there are 15 or 16 taxa of Carnivora [9]. For Peigné et al., Toros Menalla confirms the diversity of the Felidae with *Felis* sp. the

vées avec *Leptoplesictis* du Miocène inférieur d’Afrique pourraient même attester une souche africaine. Un certain nombre de dents isolées appartiennent à des félidés de taille moyenne différant des espèces connues ; elles attestent la diversité de la famille au Miocène moyen et donnent un aspect plus moderne à cette faune, alors que le créodonte et les trois amphicyonidés lui confèrent un cachet plus archaïque.

L’étude des Feliformia de petite taille (Felidae, Viverridae et Herpestidae) des sites du Miocène supérieur de Toros Menalla, Tchad, Afrique centrale, montre que l’on peut dénombrer 15 ou 16 taxons de Carnivora [9]. Pour Peigné et al., Toros Menalla confirme la diversité des félidés déjà soulignée ci-dessus, puisqu’on y décompte *Felis* sp. taille d’une femelle de *Felis silvestris*, Felidae gen. et sp. indet. A taille de *Profelis aurata* et Felidae gen. et sp. indet. B taille de *P. aurata* qui s’ajoutent à *Amphimachairodus kabir*, décrit par ailleurs, soit au total quatre espèces. Notons également la première apparition du genre *Felis* en Afrique. Les Viverridae sont représentés par des restes dentaires et postcrâniens appartenant à deux espèces. Un grand viverridé n. gen. et n. sp. possède une denture plus tranchante que celle des espèces de *Viverra* et une espèce indéterminée de la taille de *Viverra howelli*. Les Herpestidae sont représentés par une mandibule presque complète avec une partie de la dentition et attribuée à *Herpestes* sp. ; elle est de même taille que les plus petits individus des espèces actuelles *Herpestes naso* et *H. ichneumon* ou *Galerella sanguinea*. Deux genres de Hyenidae, déjà décrits, *Hyaenictitherium* et *Chasmaporthetes* complètent la liste des Feliformia. Il faut ajouter à ceux-ci les Caniformia qui ont aussi été décrits, à savoir un canidé et, chez les Mustelidae, quatre espèces de lutrinés et une espèce de mellivoriné. Cette faune de carnivores, très différente de celles du Miocène moyen, marque une étape importante en direction de la faune moderne.

L’origine des carnivores africains peut être éclairée par l’étude détaillée de quelques formes européennes par Semenov [11]. Un groupe de hyenidés, connu sous le nom d’« ictithères » (d’après le genre *Ictitherium*) est très répandu dans les gisements du Miocène supérieur d’Europe et d’Asie. Deux genres, *Ictitherium* lui-même et *Hyaenictitherium* ont été signalés en Afrique. Ces spécimens africains sont discutés et comparés à des spécimens européens parfaitement conservés, provenant d’Ukraine et de Moldavie. La description des formes européennes, surtout en ce qui concerne la région auditive, conduit à des conclusions sur la systématique de la famille des Hyenidae qui est partagée en deux ensembles, Hyeninae et Ictitheriinae. Une revue du

size of a *Felis silvestris* female, and Felidae gen. et sp. indet. A the size of *Profelis aurata*, and Felidae gen. et sp. indet. B size the of *P. aurata*, together with *Amphimachairodus kabir* (described elsewhere), which make up the four species. This is notably the first appearance of the genus *Felis* in Africa. The Viverridae are represented by dental and postcranial remains of two species: a large-sized viverrid, n. gen. n. sp., characterized by a more trenchant dentition than in *Viverra* spp., and an indeterminate species similar in size to *Viverra howelli*. The Herpestidae are represented by a subcomplete mandible with partial dentition assigned to *Herpestes* sp. It is similar in size to the smallest individuals of the extant *Herpestes naso* and *H. ichneumon* together with the extant species *Galerella sanguinea*. Two already described genera of hyenids *Hyaenictitherium minimum* and *Chasmaporthetes* cf. *C. australis*, complete the list of the Feliformia. The already described Caniformia are represented by a canid, four species of lutrines and a mellivorine n. gen. and n. sp. This carnivoran fauna, very different from the Middle Miocene fauna, represents a significant step towards the extant African fauna.

The origin of the African Carnivora may be enlightened by the study of some European carnivores by Semenov [11]. A group of hyenids known under the name “ictithères” (from the genus *Ictitherium*) is very common in the European and Asian late Miocene localities and especially represented by nice specimens in Ukraine and Moldavia. Two genera, *Ictitherium* itself and *Hyaenictitherium* were referred from Africa. These African specimens are discussed and compared to European species. The detailed description of original specimens, especially the auditory region, leads to conclusion on the systematics of the family Hyenidae in which two sets, Hyeninae and Ictitheriinae, are distinguished. A review of the limb bones allows some conclusions on their locomotion.

Comparisons of the European and African carnivoran faunas by pie-diagrams, indices of similarity and factorial analysis by Koufos and de Bonis show that the Middle Miocene carnivoran assemblages from both continents are quite different; the similarity between them being less than 5% either the generic or specific levels even though the palaeoenvironments were quite similar in both continents with evergreen tropical or subtropical forests [6]. It means a low rate of migration through the “*Gomphotherium* landbridge” at this time. The comparison between the Middle Miocene and Late Miocene faunas leads to the conclusion that the African Late Miocene carnivoran fauna is more similar to the European Middle Miocene fauna (six common

squelette appendiculaire, et donc du mode de locomotion, vient à l'appui cette hypothèse.

Une série de comparaisons, au niveau générique et spécifique, des faunes de carnivores africaines et européennes au moyen de diagrammes de répartition, d'indices de ressemblances et d'analyses factorielles par Koufos et de Bonis, nous montrent que les ensembles de carnivores des deux continents sont très différents, l'index de similitude entre les deux ne dépassant pas 5 %, bien que les paléoenvironnements soient assez voisins avec, de part, et d'autre part, des forêts pérennes ou sub-tropicales [6]. Cela signifie un taux de migration assez faible à cette époque, à travers ce qu'il est convenu d'appeler le « pont terrestre à *Gomphotherium* ». Si l'on étend au Miocène supérieur la comparaison selon laquelle la ressemblance de la faune africaine est plus proche de celle du Miocène moyen européen (six genres communs), que de celle du Miocène moyen de son propre continent (seulement trois genres communs), au Miocène supérieur, les guildes des carnivores des deux continents présentaient bien des points de similitude, avec pas moins de 16 genres communs. Ce qui implique une liaison constante entre les deux, après la l'assèchement du couloir marin Indo-Pacifique reliant la Méditerranée aux mers du Sud. En Europe, on distingue aisément deux types de faunes qui se succèdent pendant le Miocène supérieur. À la base on trouve le Vallésien et au sommet, le Turolien. Malheureusement, les sites équivalents au Vallésien sont très rares en Afrique et pauvres en restes de carnivores ; plusieurs d'entre eux sont situés dans le Maghreb et ils ont surtout livré des micromammifères. L'analyse des faunes turoliennes de carnivores en Europe montre qu'elles peuvent être subdivisées en quatre ensembles correspondant à quatre régions : ouest, centre, est et sud-est. Ce sont les faunes européennes occidentales et centrales qui se rapproche le plus de la faune du Miocène supérieur d'Afrique.

3. Limite Miocène-Pliocène

Toute une série de sites fossilifères situés dans la vallée de l'Aouache en Éthiopie a permis d'exhumer une grande quantité de restes d'hominidés. De ce fait, beaucoup de recherches se sont concentrées sur cette région depuis plusieurs années, en particulier dans les formations Adu-Asa et Sagantole de la moyenne vallée dont l'âge s'étend depuis 6,3 jusqu'à 4,8 Ma, ce qui correspond à des sédiments un peu plus anciens et un peu plus récents que la limite Mio-Pliocène. Ces recherches ont permis de récolter une grande quantité de mammifères fossiles comprenant grands et petits carnivores. Les

genera) than to the African one (only three common genera). During the Late Miocene, the guilds of carnivores were quite similar in the two continents with 16 common taxa, probably because the communication between the two continents was continuous during the Late Miocene, after the desiccation of the Indo-Pacific Seaway. The Late Miocene European faunas comprise two different ages of mammals. The older one is Vallesian and the younger Turolian. Unfortunately, the localities of the former level are rare in Africa and very poor in carnivores. Several are situated in northern Africa and are principally micromammal localities. The analysis of the European carnivoran faunas shows that this continent may be divided in four different regions with four different carnivoran assemblages: western, central, eastern and southeastern Europe. The Late Miocene African fauna is more similar to the western and central European faunas than to the others.

3. Miocene-Pliocene boundary

The fossil bearing localities of the Awash valley, Ethiopia, have yielded many remains of hominids. Thus, research has been focused in this area for many years particularly in the Adu-Asa and the Sagantole Formations of the Middle Awash whose age spans cross the Miocene-Pliocene boundary. This research produced a great amount of fossil mammals including large and small carnivores. The Lutrinae (Mustelidae) are described here by Haile Selassie [4]. *Torolutra ougandensis* was named for lutrine specimens from Uganda. More specimens were referred to this species from Plio-Pleistocene sites. This species appears to have been widespread in central and eastern Africa during the Late Miocene and Early Pliocene and it persisted to the Early Pleistocene as a piscivorous form. *Sivaonyx* sp. cf. *S. ekecaman*, although represented by fragmentary remains, matches quite well the specimens from Lukeino, type site of the species. *Sivaonyx* sp. cf. *S. soriae* is another species represented by a fragmentary tooth. *Vishnuonyx* sp. is based on a mandible which shares similarities with *Vishnuonyx chinjiensis*, type species of the genus, described in the Siwaliks. It could indicate a terrestrial link between Africa and the Indian sub-continent. A Lutrinae gen et sp. indet aff. *Torolutra* sp. is a complete right M1 crown and belongs to a lutrine the size and proportions of a modern *Lutra lutra*. Finally, an edentulous mandible is referred to a Lutrinae gen. et sp. indet. but it could belong to the genus *Sivaonyx*. Thus, the Middle Awash has yielded four or five species of lutrines. This is a large number of spe-

Lutrinea (Mustelidae) sont décrits dans cet article [4] par Sélassié. L'espèce *Torolutra ougandensis* fut créée pour des spécimens provenant d'Ouganda et fut retrouvée dans d'autres sites plio-pléistocènes. Elle semble avoir été assez répandue en Afrique au Miocène supérieur et au Pliocène, avant de s'éteindre au Pléistocène. C'était une forme piscivore. *Sivaonys* sp. cf. *S. ekekaman*, quoique représentée par des restes fragmentaires, correspond assez bien au spécimen de Lukeino, station type de l'espèce. *Vishnuonyx* sp. est basée sur une mandibule qui ressemble beaucoup à *Vishnuonyx chinjiensis*, espèce type du genre provenant des collines de Siwalik dans le sous-continent indien. Cette pièce pourrait indiquer la présence d'un corridor terrestre entre l'Afrique et l'Asie. Un autre spécimen, identifié comme Lutrinae gen. et sp. indéterminé, aff. *Torolutra*, est une M1 complète qui appartient à un lutriné ayant la taille et les proportions de l'actuelle *Lutra lutra*. Enfin, une mandibule édentée est attribuée à un Lutrinae gen. et sp. indéterminé, mais pourrait appartenir au genre *Sivaonys*. Ainsi, la vallée moyenne de l'Aouache a livré quatre ou six espèces de Lutrinae ? C'est un nombre élevé qui rappelle celui des espèces de loutres recueillies dans le site tchadien de Toros Menalla [1] et, de façon plus générale, le grand nombre d'espèces de Lutrinae présentes en Afrique pendant le Mio-Pliocène. Cette abondance est sans doute reliée à la présence plus fréquente d'étendues d'eau et à celle de fleuves plus nombreux ou plus importants qu'aujourd'hui.

Le gisement de vertébrés de Kossom Bougoudi, étudié par de Bonis et al., se situe dans le désert du Djou-rab (Tchad, Afrique), à environ 600 km au nord-est de N'djamena. C'est la seule localité de la limite mio-pliocène en Afrique centrale. et tous les taxons qu'il contient étaient inconnus jusque là dans cette région [1]. Un grand lutriné est déterminé, *Sivaonys* cf. *S. ekekaman*, mais il diffère en fait de toutes les espèces connues de ce genre et pourrait appartenir, comme d'ailleurs le type de *S. ekekaman*, à un genre particulier. Une mandibule aux dents très usées ou cassées d'un autre grand lutriné est rapprochée, sur la base de la longueur de sa m1, d'une espèce géante décrite en Ouganda. Une mandibule édentée d'un petit félin machaïrodonte ressemble à une petite espèce de *Dinofelis*, alors qu'une portion d'humérus distal appartient à une grande espèce du même genre. Une hyène féline qui rappelle une forme européenne est représentée par des restes dentaires bien conservés. Une mâchoire édentée d'un canidé atteint la taille d'un petit chacal, tandis qu'un calcaneum isolé appartient à une grande espèce de viverridé. Dans cette faunule, trois spécimens appartiennent

à des espèces qui rappelle le nombre de espèces enregistrées dans la localité du Mio-Pliocène de Toros Menalla (Chad), et, d'un point de vue global, le grand nombre de lutrine présentes en Afrique pendant le Mio-Pliocène. Cette abondance peut être liée à des conditions aquatiques plus répandues qu'aujourd'hui en Afrique.

La localité vertébré Kossom Bougoudi est située dans le désert du Djou-rab (Chad, Afrique), à 600 km nord-est de N'djamena et étudiée par de Bonis et al. C'est la seule localité proche de la limite Mio-Pliocène en Afrique centrale, donc tous les taxons étaient inconnus dans cette zone [1]. Une grande lutrine est proche de *Sivaonys* mais diffère des espèces connues du genre. Une autre grande lutrine est similaire par sa taille à une espèce décrite du Mio-Pliocène d'Ouganda. Une mandibule édentée d'un petit machaïrodonte ressemble à une petite espèce de *Dinofelis*, tandis qu'un humérus distal indique la présence d'un grand membre du même genre. Une hyène féline est aussi très similaire à une espèce européenne. Un canidé non identifié atteint la taille de l'actuel *Canis aureus* et un calcaneum isolé correspond à celui d'une grande espèce de viverridé. Trois spécimens sont référés à un Lutrinae. L'abondance relative de cette sous-famille conduit à la même conclusion que pour le Mio-Pliocène d'Ouganda, les conditions aquatiques, renforcées par la présence de nombreux restes de poissons, crocodiles, reptiles aquatiques, oiseaux aquatiques, Anthracotheriidae et Hippopotamidae. Cette petite faune est très significative car elle constitue une étape entre toutes les faunes du Mio-Pliocène d'Afrique et une étape vers la faune actuelle d'Afrique.

4. Pliocene and Pleistocene

L'ensemble d'Aramis (Sagantole formation) a produit une faune vertébrée taxonomiquement diverse incluant le primate primitif *Ardipithecus ramidus*. Les nouveaux *Eucyon* découverts dans cet intervalle proviennent de localités dans l'Aramis, Sagantole, et Kuseralee catchments. L'intervalle est daté à 4.4 Ma. Ces localités ont produit le meilleur échantillon du genre *Eucyon* du Mio-Pliocène d'Afrique orientale. Ces restes sont comparés par Garcia avec *Eucyon* des sites de Kapso-min et Lemudong'o du Mio-Pliocène du Kenya, montrant une morphologie comparable bien que de plus petites dimensions, et sont considérés comme une nouvelle espèce *E. wokari*. *E. intrepidus-E. wokari* nov. sp., pourrait constituer une seule lignée, avec une augmentation de la taille et de la robustesse, et la dérivation de certains traits morphologiques

aux Lutrinae. L'abondance, certes relative, de représentants de cette sous-famille conduit aux mêmes conclusions que pour les mustélidés de la vallée moyenne de l'Aouache, à savoir l'omniprésence de l'eau, impression renforcée ici par les nombreuses trouvailles de restes de poissons, de crocodiles, dont certains piscivores, d'autres reptiles aquatiques, d'oiseaux également aquatiques, d'Anthracotheriidae et d'Hippopotamidae. Cette petite faune est très importante, dans la mesure où elle constitue un repère unique entre les faunes de la même époque au nord, à l'est et au sud de l'Afrique et qu'elle nous montre une étape en direction de la faune actuelle de carnivores.

4. Pliocène et Pléistocène

Dans le complexe central de l'Afar, l'intervalle d'Aramis, un des membres de la formation Sagantole, a fourni un ensemble taxonomique étendu de vertébrés, y compris l'hominidé primitif *A. ramidus* daté de 4,4 Ma. On y trouve, en particulier, les restes d'une nouvelle espèce de Canidae, *Eucyon wokari*, décrite ici par Garcia [3]. Les fossiles d'Aramis représentent à ce jour l'échantillon le plus abondant d'*Eucyon* en Afrique de l'Est et leur analyse morphologique augmente considérablement notre connaissance de ce groupe. Comparés aux *Eucyon* de Lemudong'o et Kapsomin, sites kenyan du Miocène supérieur, ils présentent des dimensions un peu plus grandes, une plus grande robustesse, mais une morphologie semblable, sinon quelques traits de la carnassière inférieure. Ils se trouvent vraisemblablement sur la même lignée. De ce fait, les découvertes d'Aramis jouent un rôle important pour définir l'évolution et l'expansion des canidés en Afrique.

Le Maghreb, en Afrique du Nord, contient un certain nombre de sites fossilifères qui s'étagent depuis le Pliocène moyen jusqu'au Pléistocène [2]. Cependant, les carnivores sont rares dans la plupart d'entre eux. Néanmoins, Ahl al Oughlam près de Casablanca (Maroc) daté d'environ 2,5 Ma a fourni à Geraads plus de 20 espèces et d'autres sites, comme la carrière Thomas (ex-carrière Thomas 1), et la «Grotte des Rhinocéros» dans la carrière Oulad Hamida 1 (ex-carrière Thomas 3), dans la même région, ont aussi livré d'appréciables collections de carnivores. Il en est de même des sites du Pléistocène inférieur d'Algérie, Aïn Hanech et Tighenif.

Les Canidae arrivent au Maghreb dans un gisement (Lissafa près de Casablanca, Maroc) placé aux alentours de la limite Mio-Pliocène, par une forme qui serait proche de *Nycteuroides*. Ce dernier est sûrement présent à Ahl al Oughlam en compagnie de *Canis* et

on the lower carnassial [3]. *E. wokari* represents a new eastern species of the African Pliocene *Eucyon* lineage.

The Maghreb, in northern Africa, has yielded some localities, reviewed by Geraads, which span in time from about the Middle Pliocene to the Pleistocene [2]. However, the carnivores are scarce in most of them. Nevertheless, Ahl al Oughlam (Morocco), dated to about 2.5 Ma, has yielded more than 20 species and other sites such as Thomas Quarry (formerly Thomas Quarry 1) and "Grotte des Rhinocéros" in Oulad Hamida 1 Quarry (formerly Thomas Quarry 3), also near Casablanca (Morocco), which probably date from the beginning of the Middle Pleistocene have also yielded large carnivore collections. In Algeria, significant carnivores have been recorded remains in the Early Pleistocene sites, Aïn Hanech and Tighenif.

The Canidae occur in the Maghreb in a site (Lissafa, near Casablanca, Morocco) close to the Miocene-Pliocene boundary, represented by a form which would be close to *Nycteuroides*. The latter is present in Ahl al Oughlam together with *Canis* and *Vulpes* which become common in younger localities together with the first *Lycaon*. Among the mustelids of the Pliocene, except *Prepoecilogale* which is also present in Laetoli (Tanzania), all are extant genera such as *Poecilictis*, *Mellivora*, the ratel, and a sole lutrine, *Lutra*. The later subfamily is not as abundant as it is in localities from central eastern and southern Africa. It would mean that the palaeoenvironment was different with less aquatic conditions.

The family Ursidae is present but the bears are uncommon except during the Middle Pleistocene. The herpestids (*Galerella*, *Herpestes*, and *Ichneumia*) and the viverrids (*Civettictis* and *Genetta*) are known in the Pliocene, and some of them have also been recorded in the Miocene. The fossil hyaenid genera *Pliocrocota*, *Hyaenictitherium* and *Chasmaporthetes* occur in the Pliocene with the extant one *Crocota*, a true *Hyaena* occurring later in the Pleistocene. The Felidae include both Felinae and Machairodontinae. The latter are represented by *Homotherium* with a species close to *H. nestianum* from Europe and by *Dinofelis*. Five species of Felinae are present in Ahl al Oughlam, a small cat species, cheetah, panther, lion and may be a lynx.

Some conclusions can be drawn about biogeography. Although carnivores often have wide geographic ranges, the Ahl al Oughlam carnivore fauna shares with eastern and southern Africa a number of taxa which are unknown in Eurasia at that time. The difference between African and European guilds of Carnivora is smaller in the mid-Pleistocene localities.

Vulpes qui deviennent communs dans les localités plus récentes, avec le premier *Lycaon*. Parmi les mustélidés du Pliocène, si l'on excepte *Prepoecilogale* qui est aussi présent à Laetolil (Tanzanie), tous sont des genres actuels, comme *Poecilictis*, *Mellivora*, le ratel et l'unique lutriné *Lutra*. Cette dernière sous-famille n'est jamais abondante, comme elle l'est dans les sites d'Afrique de l'Est, centrale ou du Sud. Il semblerait que les paléoenvironnements aient été différents, moins liés au milieu aquatique. La famille des Ursidae est présente, mais les ours ne sont pas fréquents, sauf au Pléistocène moyen. Les herpestidés (*Galerella*, *Herpestes* et *Ichneumia*) et les viverridés (*Civettictis* et *Genetta*) sont connus dans le Pliocène, certains se rencontrant dès le Miocène. Les hyaenidés des genres fossiles *Pliocrocota*, *Hyaenictitherium* et *Chasmaporthetes* arrivent dans le Pliocène, avec aussi l'actuel *Crocota*, le genre *Hyaena* apparaissant plus tard dans le Pléistocène. Les Felidae renferment à la fois des Felinae et des Machairodontinae. Ces derniers sont représentés par *Homotherium* avec une espèce proche de *H. nestianum* d'Europe et *Dinofelis*. Cinq espèces de félins se trouvent à Ahl al Oughlam : un chat de petite taille, un guépard, une panthère, un lion et, peut-être, un lynx.

En ce qui concerne la biogéographie, on peut dire que les carnivores de Ahl al Oughlam partagent avec l'Afrique de l'Est et du Sud un certain nombre de taxons qui sont inconnus en Eurasie à cette époque. La différence entre les guildes de carnivores de l'Afrique du Nord et d'Europe sera moindre au Pléistocène moyen.

De la taille d'une petite panthère, le genre *Megantereon* rassemble des espèces munies d'une canine supérieure en poignard. L'espèce type *M. cultridens* a été créée par Cuvier pour justement une canine supérieure provenant du Pliocène supérieur du Massif central (France). Le genre a été retrouvé dans d'autres régions d'Eurasie, en Amérique et aussi en Afrique. Plusieurs espèces ont été décrites, mais seule existe *M. cultridens* dans le Pliocène d'Europe. Le problème est un peu plus complexe à partir du Pléistocène, car les opinions divergent à propos de la taxonomie des espèces de ce genre. Des restes suffisamment complets provenant du Monte Argentario, Italie, viennent nous aider à trouver une solution. Une comparaison détaillée avec les représentants attestés de l'espèce *M. cultridens* par Sardella et al., montre que le fossile italien est clairement différent par sa taille mais surtout par ses proportions de *M. cultridens* [10]. En revanche, ses caractères correspondent parfaitement à ceux d'une espèce décrite en Afrique du Sud, *M. whitei*. Il n'y a pas de relations directes entre les deux espèces, *M. whitei* est un immigrant arrivé en Europe avec une vague d'autres

The genus *Megantereon*, a dirk-toothed cat whose type species *M. cultridens* comes from the Massif Central (France), has been recorded in other region of Eurasia and Africa as well. Several species exist but the European Pliocene contains only *M. cultridens*. The problem is more complex in the Pleistocene with several possible interpretations. Remains of *Megantereon* coming from Monte Argentario, Italy, help Sardella et al. to identify a solution [10]. A detailed comparison with *M. cultridens* leads to the conclusion that the Italian specimen is clearly different in size and especially the proportions. On the other hand, it fits fairly well with the African species *M. whitei* described in southern Africa. This species arrived in Europe with a wave of other migrants through the "Levantine corridor" at the Pliocene-Pleistocene boundary.

5. Functional anatomy

We have seen above that the otters were generally abundant and diversified in the Late Cenozoic African deposits. Extant or fossil lutrines can be split in two groups, a bunodont group and a non-bunodont group, the former having a diet with a quite hard food. Otters can also have a semi-aquatic or aquatic lifestyle. The study of the limb bones of the bunodont otter, here focalised by Lewis on the femora, attempts to determine similarities and differences in behaviour among extinct and extant forms with the hope of better understanding the behaviour and ecology of these forms [7]. The first descriptions of four fossil femora are also provided. They are then compared to the femora of extant otters, but the large size of some specimens (as large as lions or bears) leads to the inclusion of ursids for comparison because they are more similar in locomotion and posture to mustelids than are large-bodied felids. A statistical morphometric analysis shows that the four fossils clearly differ in overall morphology from extant lutrines, other mustelids, and ursids. On the other hand, the four fossils differ greatly from each other in morphology and size suggesting that they each belong to a different species. The two largest specimens, one from Hadar and the other one from Omo have a morphology that is most consistent with an aquatic lifestyle. A West Turkana specimen looks more like a river fish-eating otter but is larger than the non-bunodont fossil African *Torolutra*. Finally, the oldest fossil femur comes from the Early Pliocene deposits of Langebaanweg. It appears the most generalized, being more like extant river otters. If the latter specimen represents an ancestral femur morphotype, the time of the split of otter lineages was very short.

immigrants à travers le « Corridor Levantin » au niveau de la limite Pliocène-Pléistocène.

5. Anatomie fonctionnelle

Nous avons vu ci-dessus que les loutres étaient, de façon générale, relativement abondantes et diversifiées dans le Cénozoïque supérieur d'Afrique. Les représentants des Lutrinae, actuels ou fossiles, peuvent être séparés en deux groupes. L'un est constitué de formes bunodontes, l'autre de formes non-bunodontes ; le premier groupe, avec des dents de type broyeur, se distingue par un régime alimentaire à base de nourriture dure (coquillages, crabes), le second étant surtout piscivore. Leur mode de locomotion peut aussi différer, avec des habitudes de vie plus ou moins aquatiques. L'étude des os des membres des formes bunodontes, fréquentes dans le Tertiaire d'Afrique, est ici focalisée sur le fémur. Il s'agit de déterminer et de quantifier les ressemblances et les différences d'anatomie et de comportement chez les formes actuelles et fossiles, dans l'espoir de mieux comprendre l'allure et l'écologie des formes étudiées [7]. Quatre fémurs fossiles d'Afrique de l'Est et du Sud sont décrits pour la première fois par Lewis. Ils sont ensuite comparés aux fémurs de loutres actuelles, mais la taille exceptionnelle de certains spécimens (aussi grands que des fémurs de lion ou d'ours) a exigé l'inclusion d'Ursidae dans l'échantillon de comparaison, dans la mesure où l'allure des ours et leur posture sont plus proches de celles des Mustelidae que ne le sont celles de félins de grande taille. Après une analyse morphométrique statistique, on peut dire que ces quatre fémurs diffèrent clairement, par leur morphologie générale, de ceux des loutres actuelles, des autres mustélidés et des ursidés. De plus, les quatre fémurs s'écartent suffisamment les uns des autres pour que l'on pense qu'ils appartiennent chacun à une espèce particulière. Les deux spécimens les plus grands, l'un de Hadar et l'autre de l'Omo, présentent une morphologie correspondant bien à un mode de vie aquatique. Un spécimen de l'Ouest Turkana ressemble beaucoup à un fémur de loutre aquatique piscivore, mais il est plus grand que le fémur de la loutre africaine non-bunodonte *Torulutra*. Finalement, le plus ancien des spécimens provient des couches du Pliocène inférieur de Lanbaanweg (Afrique du Sud) et il apparaît comme la forme la plus généralisée, proche des loutres de rivière actuelles. Si le dernier spécimen présente un morphotype de fémur ancestral, le temps nécessité par la divergence des autres lignées semble extrêmement court. Cette étude souligne encore, s'il en était besoin, la diversité des loutres du Cénozoïque terminal d'Afrique.

This study underlines the diversity of otters during the Late Cenozoic in Africa.

The diet of early hominines is always a matter of intense discussions. Other hominoids are vegetarians or predominantly vegetarians, and it is often presumed that it was the same for very ancient hominines. Recent hominines were hunters and gatherers and meat played a significant role in their diet. But what about older hominines, could they move from one type of diet to another? Some researchers have hypothesized that during the evolution of this increased carnivory, hominines transitioned through a scavenging niche made viable by certain carnivoran taxa (especially sabertooths) that may have lacked the morphology necessary to fully utilize all parts of carcasses (e.g., marrow), therefore leaving an open niche in the form of high-quality scavengable remains available for hominins. Study of the diet of extant carnivorans by the radii-of-curvature (ROC) of the post-canine teeth by Hartstone-Rose and Wahl allows a comparison with the fossil ones and a deduction of their lifestyle [5]. The place of the study is the valley of Sterkfontein, South Africa, which contains several well known fossil hominine bearing localities with *Australopithecus*, *Paranthropus* and *Homo* and the nearby locality of Makapansgat, the time interval comprising Latest Pliocene-Early Pleistocene. Many large carnivorans were sympatric with these hominines: hyaenids like the "hunting hyaena" *Chasmaporthetes* and the robust *Pachycrocuta*, felids present today in the area as well as three genera of sabertooth cats (*Dinofelis*, *Homotherium* and *Megantereon*), and an extinct wolf-like dog. One of the problems is to know the abilities in carcass consumption across the extant carnivorans before interpreting fossil ones. An original approach is to incorporate ROC data in the exploration of the relationship between carnivoran dental adaptations and carcass-processing behavior. Carnivorans sort in four categories: meat consumers, meat/bone consumers, meat/nonvertebrate consumers and nonvertebrate/meat consumers depending on the percentage of meat in their diet. For the measurements, the lower postcanine teeth of all specimens were molded and then sectioned through the apex of the tooth roughly in the coronal plane. The surface was then scanned and the ROC ($1/r$) is approximated by fitting a circle to the point of the crown. The variations of the ROC are linked to the hard or soft object feeding. The fossil carnivorans studied which are members of extant taxa were more dentally robust than their living relatives with blunter premolars. This could suggest that these taxa were forced into less desirable dietary niches due to the more speciose carnivore guild to

Le régime alimentaire des premiers hominiens est toujours le sujet d'un débat animé. Les autres hominoïdes sont végétariens ou surtout végétariens et on suppose qu'il en était de même pour les ancêtres de ces hominiens. Les hominiens plus récents étaient des chasseurs-cueilleurs et la viande jouait un rôle important dans leur régime alimentaire. Mais comment ces hominiens sont-ils passé d'un type de régime à un autre? Certains chercheurs ont avancé l'hypothèse que, pendant l'évolution vers un régime de plus en plus carné, les hominiens ont connu une période transitionnelle, pendant laquelle, une niche écologique de charognards rendue accessible par le comportement de certains carnivores (en particulier, les grands félins machaïrodontes à canines en lames de sabre) leur aurait été accessible. Ces carnivores auraient pu être dépourvus des caractères morphologiques et fonctionnels nécessaires pour utiliser pleinement toutes les parties des carcasses de leurs victimes (par exemple, la moelle osseuse), ouvrant ainsi une niche écologique, avec des restes de repas de qualité pour les amateurs de charognes et disponibles pour ces hominiens. L'étude du régime alimentaire des carnivores modernes est abordée par Hartstone-Rose et Wahl à partir des rayons de courbure transversaux des dents postcanines que l'on peut aisément comparer avec ceux des fossiles pour en déduire leur mode de vie [5]. La région de l'étude est la vallée de Sterkfontein, Afrique du Sud, qui contient un certain nombre de gisements célèbres pour avoir fourni plusieurs restes d'hominiens fossiles (*Australopithecus*, *Paranthropus* et *Homo*), ainsi que le site relativement proche de Makapansgat, cela dans un intervalle de temps allant du Pliocène terminal au Pléistocène inférieur. Plusieurs grands carnivores vivaient sur le même territoire que les humains, des Hyænidæ comme la hyène « chasserresse » *Chasmaporthetes* ou la forme plus robuste *Pachycrocuta*, en compagnie de trois genres de machaïrodontes (*Dinofelis*, *Homotherium* et *Megantereon*), d'un grand Canidæ de la taille du loup et des taxons que l'on retrouve aujourd'hui. Un des problèmes est de connaître la capacité à consommer des carcasses chez les formes actuelles, avant d'étendre le résultat aux fossiles. Une approche originale consiste à calculer les rayons de courbure transversaux dans la recherche des relations entre adaptations dentaires de carnivores et utilisation des carcasses. Les carnivores peuvent être partagés en quatre catégories: mangeurs de viande – mangeurs de viande et d'os – mangeurs de viande et de non-vertébrés – mangeurs de non-vertébrés et de viande, en fonction du pourcentage décroissant de viande dans leur régime. Pour les mesures, les dents sont moulées, puis sectionnées transversalement par un plan

which they belong. Some sabertooth taxa (namely *Dinofelis* and *Homotherium*) actually have rather blunt teeth, contrary to the hypothesis that their teeth should exhibit the hypercarnivorous sectorial pattern. Thus, they could feed on hard object like bones, leaving few remains on the carcass for potential hominine scavengers.

6. Palaeozoogeography of African carnivorans (Late Miocene to Early Pleistocene)

New data coming from new excavations together with older data provide a new point of view on the geographic distribution and relationships of the African fossil carnivoran faunas. The study of Werdelin is focused on three time slices, 7 to 5 Ma, 4 to 3 Ma and 2.5 to 1.2 Ma [12]. These slices recover the hominine's evolution from the first known bipedal hominids to *Homo erectus/ergaster*. Analyses are carried out by presence/absence matrices at the genus level. A cluster overall analysis separates the oldest localities (time slice 7 to 5 Ma) from the other ones and, into this cluster, Toros Menalla and Sahabi from the other ones. Thus the separation is geographic for the latter localities (Chado-Libyan province) but not exactly for the other sites of the cluster insofar as Langebaanweg (South Africa) clusters with Adu-Asa:Saganto (eastern Africa) which are separated from Lukeino, Lemudong'o and Upper Nawata (eastern Africa) unless we consider a solely eastern-southern African zoological province. We note the Moroccan locality Ahl al Oughlam is isolated from the cluster containing the two 4–3 Ma and 2.5 to 1.2 Ma) time slices. A principal coordinates analysis shows a similar result with the well separated 7–5 Ma slice while the two other sets are partially mixed. Two localities, Laetoli Upper and Ahl al Oughlam are out of the boxes probably because a bias towards too many genera (21 and 22) and thus many unique genera (some other localities have only 5 or 6 genera). In the Principal Coordinates analysis (PCO) of the sole 7–5 Ma time slice, Langebaanweg plots in the middle of the graph because it is the richest locality sharing some taxa with all the other ones. If it is removed from the analysis, the result is the same for the other localities. In the 4–3 Ma slice the analyses fail to find clear separation between faunas from eastern and southern African sets. The results of the 4–3 Ma time slice show that the only South African fauna, Makapansgat plots close to the Tanzanian Laetoli. There is no central or northern African fauna involved in these analyses. For the 2.5 to 1.2 time slice the locality from Morocco, Ahl al Oughlam is close to Kromdrai (South Africa) and thus it belongs to a unique African bioprovince. However it would be necessary to

passant par l'apex, la surface de section étant par suite scannée et le rayon de courbure sous l'apex calculé à partir d'un cercle passant par cet apex. Les variations de ce rayon sont liées à la consommation de nourriture, dure ou tendre. On remarque que les carnivores fossiles dont le taxon existe toujours ont des dents plus robustes que celles des représentants actuels et ont un apex des prémolaires plus arrondi. Cela pourrait indiquer qu'ils étaient poussés vers une niche alimentaire plus difficile, par une pression due au plus grand nombre d'espèces dans la guildes de carnivores, à laquelle ils appartenaient. Quelques machaïrodontes (*Dinofelis* et *Homotherium*) exhibent des dents relativement mousses contrairement à l'idée préconçue qu'ils devaient posséder une denture très sectoriale et un régime hypercarnivore. Ainsi, toutes ces formes pouvaient s'attacher à une nourriture résistante comme les os, laissant peu de restes sur les carcasses et rédisant les éventuels hominiens charognards à la portion congrue.

6. Paléozoogéographie des carnivores africains (Miocène supérieur au Pléistocène inférieur)

Les nouvelles données provenant de fouilles récentes, ajoutées aux résultats plus anciens, permettent d'avoir un nouveau point de vue sur la répartition géographique et les relations des faunes africaines de carnivores fossiles. L'étude de Werdelin s'est focalisée sur trois tranches temporelles, l'une de 7 à 5 Ma, l'autre 4 à 3 Ma et la dernière de 2,5 à 1,2 Ma [12]. Cet intervalle de temps recouvre la période d'évolution des hominiens, depuis les premiers bipèdes connus jusqu'à *Homo erectus/ergaster*. Les analyses sont basées sur la présence ou l'absence des taxons en se limitant au niveau générique. Tout d'abord, une analyse de *cluster* globale sépare les plus anciennes localités (intervalle 7 à 5 Ma) de toutes les autres et, dans ce regroupement, Toros Menalla et Sahabi de celles-ci, qu'elles se trouvent en Afrique de l'Est ou du Sud. Ainsi, il existe une partition géographique (confirmation d'une province tchado-libyenne) pour ces deux sites, mais pas pour les autres, dans la mesure où Langebaanweg (Sud de l'Afrique) s'apparie avec Adu Asa et Sagantole (est de l'Afrique), alors que ces derniers sont séparés de Lukeino, Lemudong'o et Upper Nawata, les trois situés également en Afrique de l'Est, à moins de considérer qu'il n'existe qu'une seule province zoologique orientale et méridionale, opposée à la province tchado-libyenne. On note également que le site de Ahl al Oughlam (Maroc) s'isole de tous les autres des tranches temporelles 4–3 et 2,5–1,2 Ma. Une analyse en

have more northern Africa localities in this time slice. The pattern of distribution of the carnivorans is linked to the pattern of their preys but from an overall point of view, it seems that large carnivorans are less useful than small ones for biogeographic data insofar as they are less affected by climatic conditions. Today, the same species of tiger (*Panthera tigris*) is found from Siberia to the tropical regions of Asia, the jaguar (*Panthera onca*) can live in the Andean Altiplano and near the sea shore as well and recently, the geographic range of the lion (*Panthera leo*) extended from Europe to South Africa. The small carnivorans are better indicators of geographic relationships but less common in many localities. In the future the effort must be directed towards their recovery and detailed analysis.

7. Conclusion

The workshop held in Poitiers allowed all the researchers involved in the RHOI (NSF) project to meet and compare each other material and ideas. Many new data and new methods were discussed. We can be sure that the results presented here will be a catalyst for ongoing and future research.

To end this foreword, it is a pleasure for me to thank the members of the Analytic Working Group Carnivora of the RHOI project of which I was coordinator, Margaret Lewis, Stéphane Peigné and Lars Werdelin, with a special mention to Stéphane for help during the workshop and for the publication. I am grateful to the colleagues who accepted to revise the manuscripts, A. Hartstone-Rose, M. Lewis, M. Pickford, L. Werdelin and T. White. I should like here to thank all of them.

coordonnées principales arrive à des résultats analogues, rassemblant les sites anciens, alors que les deux autres groupes se recouvrent partiellement. Deux gisements, Ahl al Oughlam et Upper Nawata, se séparent des autres, à cause d'un biais d'échantillonnage. Ils possèdent plus de taxons que les autres (21 et 22 respectivement) et de ce fait, contiennent plusieurs taxons uniques, ce qui rend leurs assemblages particuliers. Certains sites ne renferment que cinq ou six genres. Dans une autre analyse en coordonnées principales réservée à la tranche 7–5 Ma, Langebaanwed se projette au centre du graphique. Cette position découle également d'un biais, le nombre de genres étant particulièrement élevé, la plupart se retrouvant dans d'autres sites. Si l'on refait l'analyse sans ce gisement, la position des autres ne change pas. Dans l'intervalle 4–3 Ma, les analyses ne montrent pas de séparation claire entre les faunes de l'Est et du Sud de l'Afrique, la seule faune sud-africaine, Makapansgat, se place tout près de Laetolil, Tanzanie. Aucune faune du Centre ou du Nord de l'Afrique n'est impliquée dans cette analyse. Pour l'intervalle le plus récent, 2,5 à 1,2 Ma, la localité marocaine de Ahl al Oughlam tombe à côté de Kromdrai (Afrique du Sud) et semble appartenir à une province faunique africaine unique. Cependant, il serait nécessaire d'avoir d'autres sites en Afrique du Nord dans cette période pour confirmer cette conclusion.

Le schéma de distribution des carnivores est plus ou moins lié à celui de leurs proies mais, d'un point de vue général, il semblerait que les grands carnivores soient moins utiles que les petits pour définir des provinces biogéographiques, dans la mesure où plusieurs d'entre eux paraissent moins concernés par les variations climatiques. De nos jours, la même espèce de tigre (*Panthera tigris*) se rencontre depuis la Sibérie jusqu'aux zones tropicales d'Asie, le jaguar (*Panthera onca*) habite aussi bien l'Altiplano andain que le niveau de la mer et, il y a peu, le domaine géographique du lion (*Panthera leo*) s'étendait de l'Europe au Sud de l'Afrique. Les proies de ces grands carnivores sont évidemment différentes selon les régions de leur domaine. Les petits carnivores, dont l'aire d'habitat est normalement plus réduite, paraissent mieux à même de fournir des renseignements précis sur les relations biogéographiques mais ils sont souvent plus rares dans les gisements fossilifères. À l'avenir, les efforts de recherches devraient s'orienter dans cette direction.

7. Conclusion

Le séminaire qui s'est tenu à Poitiers a permis aux chercheurs actuellement impliqués dans l'étude des car-

nivores d’Afrique, en particulier dans le cadre du projet RHOI (NSF), de se rencontrer, de comparer leur matériel à celui étudié par les collègues et de confronter leurs points de vue. Le cadre relativement restreint de cette réunion a facilité les échanges et plusieurs nouvelles données ou nouvelles méthodes ont été discutées. Nous pouvons être certains que les résultats présentés pendant le séminaire et publiés aujourd’hui vont constituer un ferment qui alimentera de nouvelles recherches dans un proche futur.

En terminant, il m’est agréable de remercier les membres de « l’Analytic Working Group » du projet RHOI (NSF) dont j’étais le coordonnateur, Margaret Lewis, Stéphane Peigné et Lars Werdelin, avec une mention spéciale pour Stéphane pour son aide dans la réalisation du séminaire et dans la phase finale. Je suis aussi reconnaissant aux collègues qui ont bien voulu assurer la tâche de la lecture des manuscrits et de la révision linguistique, A. Hartstone-Rose, M. Lewis, M. Pickford, L. Werdelin et T. White. Qu’ils soient tous remerciés ici.

Louis de Bonis

UFR SFA, UMR 6046, IPHEP, université de Poitiers,
40, avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers cedex,
France

Adresse e-mail : louis.debonis@univ-poitiers.fr

3 October 2008

7 October 2008

1631-0683/\$ – see front matter © 2008 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

doi:10.1016/j.crpv.2008.10.003

Références

- [1] L. de Bonis, S. Peigné, H.T. Mackaye, A. Likius, P. Vignaud, M. Brunet, The fossil vertebrate locality Kossom Bougoudi, Djurab desert, Chad: a window in the distribution of the carnivoran faunas at the Mio-Pliocene boundary in Africa, *C. R. Palevol* 7 (2008) 571–581.
- [2] D. Geraads, Plio-Pleistocene Carnivora of North-western Africa: a short review, *C. R. Palevol* 7 (2008) 591–599.
- [3] N. Garcia, New *Eucyon* remains from the Pliocene Aramis Member (Sagantole Formation), Middle Awash Valley (Ethiopia), *C.R. Palevol* 7 (2008) 583–590.
- [4] Y. Haile Selassie, New observations on the Late Miocene-Early Pliocene Lutrinae (Mustelidae: Carnivora, Mammalia) from the Middle Awash, Afar Rift, Ethiopia, *C.R. Palevol* 7 (2008) 557–569.
- [5] A. Hartstone Rose, S. Whal, Using Radii-of-Curvature for the Reconstruction of Extinct South African Carnivoran Masticatory Behavior, *C. R. Palevol* 7 (2008) 629–643.
- [6] G.D. Koufos, L. de Bonis, Comparisons and relationships of The African Euro-Miocene carnivoran assemblages, *C. R. Palevol* 7 (2008) 541–556.
- [7] M. Lewis, The femur of extinct bonodont otters in Africa (Carnivora; Mustelidae; Lutrinae), *C. R. Palevol* 7 (2008) 607–627.
- [8] J. Morales, M. Pickford, Creodonts and carnivores from the Middle Miocene Muruyur Formation at Kipsaraman and Cheparawa, Baringo District, Kenya, *C. R. Palevol* 7 (2008) 487–497.
- [9] S. Peigné, L. de Bonis, H.T. Mackaye, A. Likius, P. Vignaud, M. Brunet, Late Miocene Carnivora from Chad: Herpestidae, Viverridae and small-sized Felidae, *C. R. Palevol* 7 (2008) 499–527.
- [10] R. Sardella, M. Petrucci, L. Rook, The African species *Megantereon whitei* from the Early Pleistocene of Monte Argentario (South Tuscany, Central Italy), *C. R. Palevol* 7 (2008) 601–606.
- [11] Y. Semenov, Taxonomical reappraisal of “ictitheres” (Mammalia, Carnivora) from the Late Miocene of Kenya, *C. R. Palevol* 7 (2008) 529–539.
- [12] L. Werdelin, Biogeographic relationships of African carnivoran faunas 7–1,2 Ma, *C. R. Palevol* 7 (2008) 645–656.