



Paléontologie systématique (Paléontologie des vertébrés)

## Le plus ancien hippopotame fossile (*Hippopotamus laloumena*) de Madagascar (Belobaka, Province de Mahajanga)

*The oldest fossil hippopotamus (Hippopotamus laloumena) of Madagascar (Belobaka, Mahajanga Province)*

Martine Faure<sup>a</sup>, Claude Guérin<sup>b</sup>, Dominique Genty<sup>c</sup>,  
Dominique Gommery<sup>d,\*</sup>, Beby Ramanivosoa<sup>e</sup>

<sup>a</sup> UMR CNRS 5125 paléoenvironnements et paléobiosphère et faculté d'anthropologie, université Lumière-Lyon 2, 7, rue Raulin, 69007 Lyon, France

<sup>b</sup> UMR CNRS 5125 paléoenvironnements et paléobiosphère, département des sciences de la terre, université Claude-Bernard, Lyon 1, 27-43, boulevard du 11 Novembre, 69622 Villeurbanne cedex, France

<sup>c</sup> Laboratoire des sciences du climat et de l'environnement (LSCE), UMR1572 CNRS/CEA/UVSQ, L'Orme des Merisiers, 91191 Gif-sur-Yvette cedex, France

<sup>d</sup> UPR 2147 du CNRS, 44, rue de l'Amiral-Mouchez, 75014 Paris, France

<sup>e</sup> Mozea Akiba, UFR Sciences, université de Mahajanga, BP 339 Mahajanga 401, Madagascar

### INFO ARTICLE

Historique de l'article :

Reçu le 1<sup>er</sup> mars 2010

Accepté après révision 6 avril 2010

Disponible sur internet le 8 juin 2010

Présenté par Philippe Taquet

Mots clés :

Mammalia

Artiodactyla

Hippopotamidae

Pléistocène supérieur

Madagascar

Keywords:

Mammalia

Artiodactyla

Hippopotamidae

Upper Pleistocene

Madagascar

### RÉSUMÉ

Le site de Belobaka XVII, d'âge Pléistocène supérieur (environ 20 000 ans), a livré quelques restes d' Hippopotamidae pris dans une brèche très dure. Parmi ceux-ci, deux prémolaires inférieures, un calcaneum juvénile, deux métatarsiens non épiphysés et une phalange I abaxiale ont pu être dégagés et étudiés. Ils appartiennent à *Hippopotamus laloumena* Faure et Guérin, 1990, permettent de connaître les P/2 et P/3 de cette espèce et confirment sa validité. Belobaka constitue ainsi le troisième gisement où *H. laloumena* est découvert, et le seul site malgache pléistocène ayant livré des restes d'hippopotames.

© 2010 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

### ABSTRACT

The Upper Pleistocene site Belobaka XVII (about 20,000 years) has yielded some Hippopotami remains included in a very hard breccia. Among this material two lower premolars, a juvenile calcaneus, two juvenile metatarsals and a first abaxial phalange have been cleaned and can be studied. They belong to *Hippopotamus laloumena* Faure and Guérin, 1990, allowed us to know for the first time the P/2 and P/3 of that species and confirm its validity. Belobaka is then the third Malagasy site where *H. laloumena* has been found, and the first which yielded Pleistocene hippopotami remains.

© 2010 Académie des sciences. Published by Elsevier Masson SAS. All rights reserved.

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : dominique.gommery@evolhum.cnrs.fr (D. Gommery).

## Abridged English version

From 2003 onwards the *Mission archéologique et paléontologique dans la Province de Mahajanga* (MAPPM), directed by D. Gommery, has surveyed, for fossil mammals, the Belobaka quarries, about ten kilometers away from the town of Mahajanga (Fig. 1). Among several new fossiliferous localities, Belobaka XVII (BEL XVII), located against the western wall of the main quarry, yielded *Hippopotamus* and *Archaeolemur* remains. The fossiliferous level is the upper part of a very hard-brecciated flagstone (Fig. 2).

The  $^{14}\text{C}$  activity of about 15 mg of calcite extracted from the flagstone is  $10.15 \pm 0.08$  percentage Modern Carbon ([pMC]; Table 1), which gives a conventional uncalibrated age of  $18,370 \pm 60$  yr BP. Because we have already shown that in most cases the proportion of the carbon which comes from limestone dissolution (called the dead carbon proportion, or dcp) is about  $15 \pm 5\%$ , at least in temperate recent speleothems (Genty et al., 1999, 2001), we have estimated the age of the calcite deposit, corrected with a dcp of 15% and calibrated using the OxCal program and Intcal-2004 calibration curve (Reimer et al., 2004) (Fig. 3). It appears that the BEL XVII calcite was probably deposited between 21,650 and 19,050 BP (Fig. 3; Table 1).

The most exploitable hippopotamus remains are two unworn lower premolars, two juvenile metatarsals, a juvenile calcaneus and an abaxial first phalange. The calcitic matrix was eliminated by mechanical and acid treatments.

The right P/2 shows a median main cusp convex forward and concave backward, with an anterior crest, sharp and serrated, running from the apex on the whole height of the tooth. Lingually to the main cusp is a large median secondary cusp. The anterior crest and the secondary cusp are much stronger than for *H. lemerlei* (Fig. 4). The Belobaka P/2 is a little bit shorter but of the same width as the smallest of 15 *H. amphibius* P/2, and of the same length but clearly wider than the largest *H. lemerlei* and *H. madagascariensis* P/2 (Table 2). The right P/3 looks like the P/2 but possesses a posterior lobe, its length is shorter than the smallest of a sample of 25 recent *H. amphibius*, and its width is near the minimal value observed in the same sample; the Belobaka P/3 is longer and wider than the largest P/3 of *H. lemerlei* and *H. madagascariensis*. Although juvenile, the limb bones are clearly larger than those of these last two species (Fig. 4). The Belobaka hippopotamus remains pertain therefore to *H. laloumena*.

Faure and Guérin, 1990 defined *H. laloumena* with a mandible preserved in the Malagasy Academy, found by Monnier and Lamberton, 1922 at Fompona near Mananjary, on the East coast of Madagascar, and described some metapodials without origin they found in a huge palaeontological collection preserved in the Queen's Palace (Rova) which was afterward destroyed in the fire of the Palace during 1995. Since the 1990s that third malagasy hippo species appears in many taxonomical papers on Suiforms, such as Groves and Grubb, 1993, Grubb, 2005, Oliver, 1995, Nowak, 1999, but it has some detractors who generally have never seen the holotype, disagree among themselves on its specific identity, and do not justify their opinions. For instance, Stuenkel, 1989 wrote that the mandible is not from

*H. amphibius* but pertains to *H. lemerlei*; inversely Boisserie, who recognized *H. laloumena* in 2007, doubts in 2008 about its difference from *H. amphibius*; for Weston and Lister, 2009 the type mandible is not distinguishable from that of a young female of *H. amphibius*. Nevertheless, the *laloumena* mandible is from an old specimen and its dimensions do not fit with a sample of 19 to 27 *H. amphibius*. Dimensions and proportions of the metapodials are clearly distinct (Faure and Guérin, 1990, Figs. 1 and 2).

Burney et al., 2004 gave a list of six Malagasy sites where *Hippopotamus* remains are dated, the ages being 6270–5920 years BP (calibrated) for the oldest (*H. lemerlei* from Anjohibé) and AD 660–1400 for the youngest (*Hippopotamus* sp. from Itampolo). Among the six sites Burney et al. gave 3 dates for *H. laloumena* of Mananjary: 2364–2212 years BP (calibrated) for what is probably the holotype mandible; the two other (AD 1639–1950) are for a skull of unknown origin; we studied this skull in the Antananarivo University, it fits perfectly with *H. amphibius* and was very probably imported from Africa.

The Belobaka hippopotamus pertains to *H. laloumena*. Its age, being about 20,000 years BP, it is by far the oldest hippo ever found in Madagascar. A third malagasy subfossil species, "almost as large as the African one", was pointed out by Filhol, 1895 at Belo on the south western coast; we never found the Filhol's material but, owing to its size, it concerns very probably *H. laloumena*. Hence the discovery of the Belobaka hippo increases strongly the temporal and geographical extensions of that species.

## 1. Introduction

À partir de 2007, de nouveaux restes d'hippopotames ont été découverts à Belobaka, à une dizaine de kilomètres de la ville de Mahajanga, sur la route d'Antananarivo (Fig. 1). Dans le Nord-Ouest de Madagascar, les sites à Hippopotamidae sont beaucoup plus rares que dans le centre et la moitié Sud de l'île. Près de Belobaka, des ossements d'Hippopotamidae avaient été découverts en 1961 dans le site d'Amparihingidro (Griveaud, 1961, Mahé, 1965a, Mahé, 1965b, Mahé et Sourdat, 1972); nous regrettons de n'avoir pu retrouver ce matériel, ni dans les Collections d'Antananarivo, ni dans celles du Muséum national d'histoire naturelle à Paris. Mais, dans la Province, le gisement le plus important demeure celui de la grotte d'Anjohibé, au Nord-Est de Mahajanga, qui a livré une grande quantité de restes d'*Hippopotamus lemerlei* (Faure et Guérin, étude en cours).

## 2. Historique des découvertes

La Mission archéologique et paléontologique dans la Province de Mahajanga (MAPPM), dirigée par D. Gommery, a commencé en 2003 la prospection des carrières de Belobaka. Plusieurs localités fossilifères y ont été découvertes, notamment le locus BEL XIX qui a livré la nouvelle espèce de lémurien subfossile *Palaeopropithecus kelyus* définie par Gommery et al., 2009. BEL XVII a été découvert en 2005 mais n'a livré des restes d'hippopotamidés associés à un *Archaeolemur* qu'en 2007 et 2008.

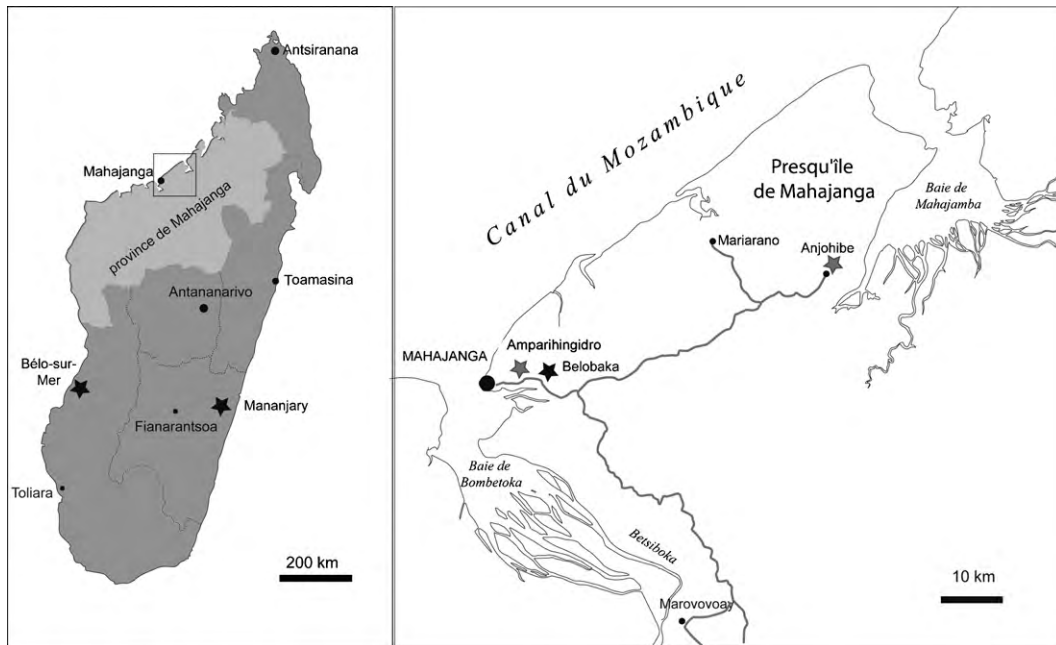


Fig. 1. Situation géographique des gisements de Belobaka.

Fig. 1. Geographical position of the Belobaka sites.

### 3. Contexte géologique et description du site

Le locus BEL XVII est situé contre la paroi ouest de la carrière principale de Belobaka et a été en grande partie détruit lors de l'extraction de pierres (Fig. 2). Le niveau qui a livré les restes d'hippopotames associés à ceux de lémuriers (*Archaeolemur*) est constitué de la partie supérieure de deux grandes dalles de brèche beige clair très indurée de calcite. La partie conservée de ces dernières mesurait pour chacune plus de 2 m de longueur pour environ 1,5 m de largeur et est épaisse d'environ 50 cm. Cette dalle est située

maintenant à 8 m du bas de la carrière et repose sur un talus de sédiments en cours d'affaissement. La paroi voisine présente quelques lambeaux de cette dalle en place et montre qu'elle s'est déjà affaissée d'environ 1 m. Certaines parties de cette dalle présentent une induration plus importante, avec une calcite plus « pure » qui recouvre en partie les ossements et est donc postérieure à ces derniers (l'échantillon utilisé pour la datation provient de cette partie). Un grand bloc de pierre s'est effondré pour reposer en bas du talus et il présente sur sa surface des lambeaux du remplissage fossilifère induré, avec notamment une héli-mandibule d'hippopotame et de la microfaune.

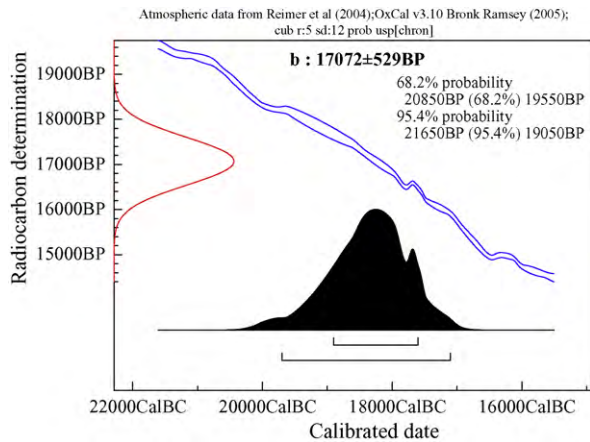


Fig. 2. Belobaka XVII: 1 : lambeaux *in situ* de brèche contre la paroi; 2 : la couche de brèche indurée contenue dans les deux fragments de la dalle fossilifère.

Fig. 2. Belobaka XVII: 1 : fragments of the brecciated flagstone against the western wall of the main quarry; 2 : the brecciated layer enclosed in the two parts of the fossiliferous flagstone.

### 4. Datations

L'échantillon de calcite datée a été prélevé dans le niveau le plus induré de la dalle qui encroûte en grande partie des restes osseux. Environ 15 mg de calcite ont été extraits de l'échantillon de BEL XVII en utilisant une perforuse à mèche au tungstène. Les poudres de calcite obtenues ont été mises à réagir avec du  $H_3PO_4$  à 60 °C pour obtenir du  $CO_2$ . Le gaz a alors été transformé en graphite sur du fer avec de l'hydrogène à 650 °C pendant 100 minutes. Les atomes de carbone ont été comptés avec un spectromètre accélérateur de masse (ARTEMIS, UMS 2572, Saclay, France). L'erreur d'analyse est de 0,08 pMC pour l'activité du  $^{14}C$ ; elle comprend l'erreur statistique, de laboratoire et du blanc, qui est soustraite. Le  $\delta^{13}C$  est ici mesuré grâce à l'accélérateur ARTEMIS; il inclut le fractionnement pendant la préparation de l'échantillon et également pendant la mesure d'AMS. Donc ce n'est pas le  $\delta^{13}C$  de l'échantillon lui-même qui est mesuré, comme cela peut être mesuré directement avec un spectromètre de masse.



**Fig. 3.** Résultats des âges calibrés en utilisant la courbe de calibration des programmes d'OxCal et d'Intcal-2004 (Reimer et al., 2004).

**Fig. 3.** Calibrated age results using OxCal and Intcal2004 calibration curve (Reimer et al., 2004).

L'activité du  $^{14}\text{C}$  de l'échantillon provenant de BEL XVII est de  $10,15 \pm 0,08$  pMC ; Tableau 1), ce qui donne un âge non calibré conventionnel de plus ou moins  $18\,370 \pm 60$  ans BP. Cependant, parce que le  $\text{CaCO}_3$  (carbonate) du spéléothème a deux sources principales de carbone (le  $\text{CO}_2$  du sol et celui provenant de la dissolution des formations calcaires), mais aussi parce que nous avons déjà prouvé que, dans la plupart des cas, la proportion du carbone provenant de la dissolution des calcaires (appelée la proportion de carbone mort, ou le dcp) est d'environ  $15 \pm 5\%$  pour les spéléothèmes récents des zones tempérées (Genty et al., 1999, 2001), nous avons estimé l'âge du dépôt de calcite, corrigé avec un dcp de 15% et calibré selon la courbe de calibration des programmes d'OxCal et d'Intcal-2004 (Reimer et al., 2004) (Fig. 3). En utilisant ces hypothèses, il s'avère que la calcite de BEL XVII s'est formée entre 21 650 et 19 050 ans BP (Fig. 3 ; Tableau 1).

Cet âge doit être considéré avec prudence, car le dcp pourrait être différent et une analyse de la série de l'uranium de ce dépôt pourrait fournir probablement une date plus précise.

## 5. Les restes d'hippopotames

À Belobaka, les restes encroûtés dans une gangue épaisse sont pris dans une brèche très dure. Plusieurs blocs de brèche contenant des ossements ont été prélevés et nécessitent une longue préparation mécanique et/ou à

l'acide acétique. Parmi tous ces restes, les plus identifiables et plus intéressants pour établir l'attribution taxonomique du spécimen sont une P/2 droite, une P/3 droite, une épiphyse distale de fémur droit, deux calcaneums (droit et gauche), deux naviculaires (droit et gauche), deux Mt II (droit et gauche), deux Mt III (droit et gauche), un Mt IV gauche, un fragment d'onciforme droit, 4 phalanges I axiales, deux phalanges II axiales, deux phalanges I abaxiales, une phalange II abaxiale, deux sésamoïdes. Ces ossements sont tous très juvéniles et semblent appartenir au même individu. Il existe, à côté de ce matériel, de nombreuses vertèbres cervicales et caudales et aussi une héli-mandibule gauche trop encroûtée. L'ensemble de la collection est déposé au Mozea Akiba de la faculté des sciences à l'université de Mahajanga.

Parmi ce matériel, nous avons pu dégager complètement et étudier un Mt III droit, un Mt IV droit, un calcaneum gauche, une phalange I abaxiale et les deux prémolaires.

La P/2 (Fig. 4) est un bourgeon dont la racine n'est pas encore calcifiée. La dent comporte une seule pointe principale médiane convexe vers l'avant et concave vers l'arrière, flanquée lingualemment d'un très fort tubercule médian dont la pointe tend à s'individualiser de celle de la cuspid principale; cette dernière est dotée en avant d'une crête tranchante et crénelée, étendue sur toute la hauteur du fût. Il existe un fort cingulum antérieur crénelé débordant sur l'avant de la face labiale; il existe également un cingulum postérieur, constitué d'une accumulation de très nombreux petits tubercules d'où sort vers le haut une crête étendue au-delà de la mi-hauteur du fût. Chez *H. lemerlei*, la crête antérieure et le tubercule lingual médian sont beaucoup moins développés. Les dimensions comparées sont données Tableau 2 ; ce tableau montre que les dents de Belobaka complètent le matériel-type de *H. laloumena*, dont les prémolaires étaient jusqu'ici inconnues, et que cette espèce ne saurait être confondue avec les deux espèces malgaches, ni avec *H. amphibius*; la P/2 de Belobaka est un peu plus courte mais aussi large que celle des plus petits spécimens de 15 *H. amphibius*, elle est aussi longue mais sensiblement plus large que celle des plus grands *H. lemerlei* et *H. madagascariensis*. La hauteur de la dent est de 28,5 mm, lui donnant un indice d'hypsodontie de 110. Cet indice est de 106,4 et 113,3 pour deux P/2 vierges de *H. lemerlei* d'Anjohibé.

La P/3, partiellement encroûtée, est plus avancée dans son développement ontogénique car elle a ses deux racines. Elle ressemble à la P/2 mais possède un lobe postérieur. Sa longueur (Tableau 2) est inférieure à celle du plus petit spécimen d'un échantillon de 25 *H. amphibius* et sa largeur est proche du minimum observé dans cet échantillon. Elle est,

**Tableau 1**  
Résultats des analyses de  $^{14}\text{C}$  pratiquées sur l'échantillon de Belobaka XVII.

**Table 1**  
Results of the  $^{14}\text{C}$  analyses on the Belobaka XVII sample.

Lab number	Sample name	Material	mgC	$\delta^{13}\text{C}$	$^{14}\text{C}$ act. pMC	Uncorrected radiocarbon age yr BP	dcp	Dcp corrected age, yr/present	Dcp corrected and calibrated age, yr BP ( $2\sigma$ window)
SacA 12 198	Belobaka XVII-14C-A	Calcite	1.15	-7.6	$10,15 \pm 0,08$	$18,370 \pm 60$	$15\% \pm 5$	$17\,072 \pm 529$	21,650–19,050

**Tableau 2**  
Dimensions des P/2 et P/3 de l'hippopotame de Belobaka XVII et des molaires inférieures de *Hippopotamus laloumena*, comparées à celles de *H. amphibius*, *H. lemerlei* et *H. madagascariensis*.

**Table 2**  
Comparisons of the measurements of the P/2 and P/3 of the Belobaka hippo and of the lower molars of *Hippopotamus laloumena* with those of *H. amphibius*, *H. lemerlei* and *H. madagascariensis*.

Jugales inf.	<i>H. laloumena</i>			<i>H. amphibius</i>			<i>H. lemerlei</i>			<i>H. madagascariensis</i>						
	Belobaka	N	Moyenne	Min-max	É-type	Coef. var.	N	Moyenne	Min-max	É-type	Coef. var.	N	Moyenne	Min-max	É-type	Coef. var.
L RD	251	26	264.65	232–298	15.69	5.93	10	186.20	163–199	10.07	5.41	4	184.13	173.5–189	7.33	3.98
L des M	145	26	156.79	140–175	9.99	6.37	16	111.50	92.5–122	7.95	7.13	5	112.80	107–126	7.73	6.85
M/3 L	68	27	66.63	52–78	6.85	10.28	27	52.20	45–59.5	4.67	8.94	6	50.42	46–58	5.43	10.76
M/3 l ant	36	26	38.35	34–45	2.96	7.71	27	26.13	23–29.5	1.69	6.47	6	26.58	23.5–31	3.06	11.50
M/3 l med	33.5	25	37.32	32–43	2.72	7.28	27	26.04	21.5–30	2.18	8.39	6	26.33	22.5–30.5	2.84	10.79
M/3 l post	29	20	30.53	21–34	3.31	10.83	26	21.25	16–26	2.54	11.95	5	22.30	18.5–25	2.66	11.93
M/2 L	45.5	28	54.14	47–64	4.05	7.48	20	35.33	29.5–45.5	3.86	10.93	7	37.57	35.5–40	1.74	4.64
M/2 l ant	31	28	37.57	33–49	3.36	8.94	20	23.93	21.5–28.5	1.68	7.02	7	24.29	21–27	1.98	8.14
M/2 l post	34	28	39.27	34–47	2.94	7.48	21	25.69	22.5–28	1.62	6.32	7	27.00	25.5–31	1.96	7.25
P/3 L	30.5	25	36.02	32–43	2.54	7.05	22	25.23	22–29.5	2.034	8.06	6	24.92	23–26	1.02	4.10
P/3 I	18.3	15	22.64	18–31	3.38	14.92	21	14.89	13–16	0.815	5.66	6	14.92	14–17	1.43	9.58
P/2 L	26	15	32.03	27–36	2.39	7.47	12	23.33	19–27	2.146	9.2	5	23.50	22–26	1.66	7.06
P/2 I	17	15	18.50	16–22	1.84	9.96	12	13.58	10–15	1.52	11.19	5	13.60	13–14.5	0.65	4.79

par ailleurs, plus longue et plus large que les plus grandes P/3 de *H. lemerlei* et *H. madagascariensis*.

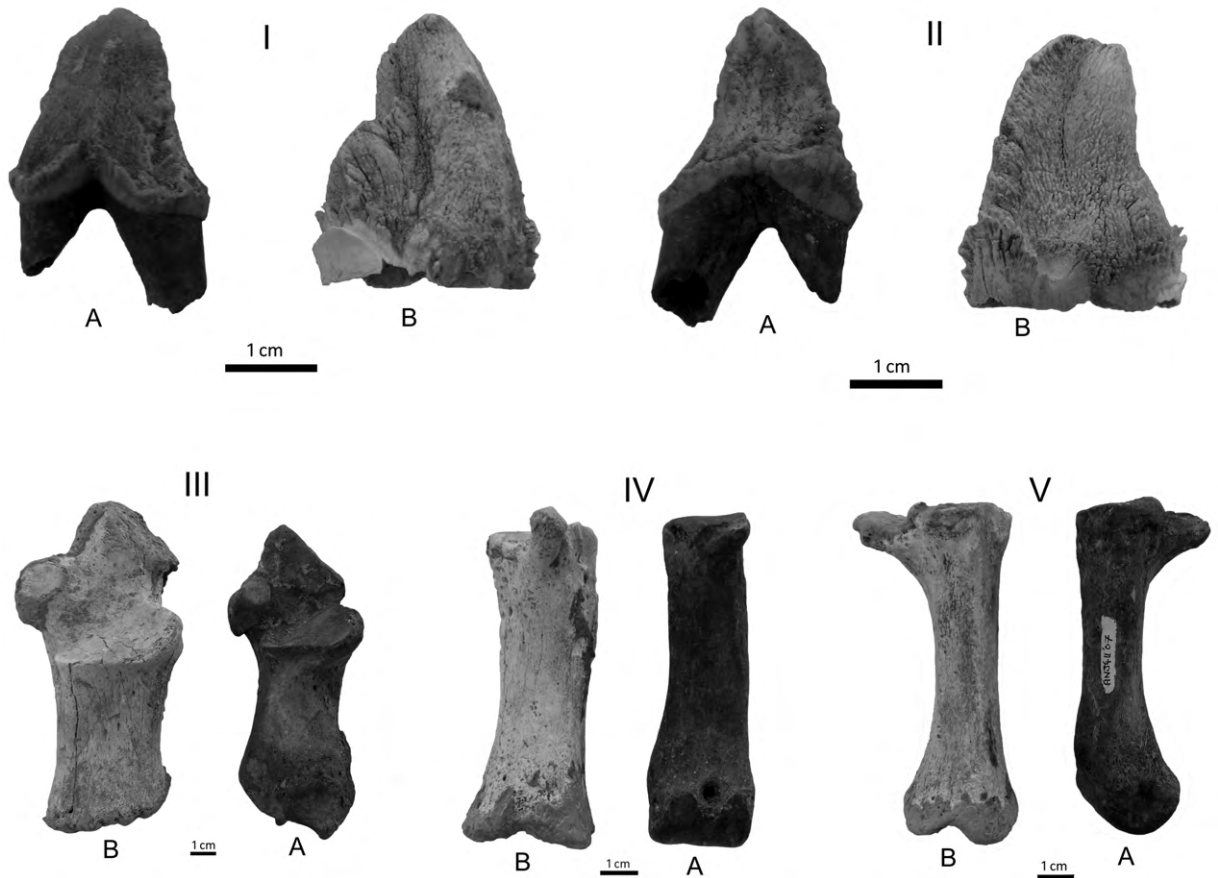
Les ossements sont nettement plus gros que leurs homologues chez *H. lemerlei* et *H. madagascariensis*. À titre d'exemple (Fig. 4), le calcanéum gauche, non épiphysé proximale, a un diamètre antéro-postérieur au niveau du bec (processus coracoïde) de 55,5 mm, alors que pour une centaine de *H. lemerlei* adultes, cette dimension est en moyenne de 41,4 mm avec un maximum de 53 mm et chez *H. madagascariensis* la moyenne est de 44,5 mm pour un maximum de 46 mm. De même, le Mt IV gauche, non épiphysé distalement (Fig. 4), a un DT maximal distal de 34,5 mm alors que cette valeur pour plus d'une centaine de *H. lemerlei* adultes est en moyenne de 28,3 mm pour un maximum de 34 mm; chez *H. madagascariensis*, la moyenne est de 31,4 mm pour un maximum de 36 mm. L'étude comparative du Mt III de Belobaka (Fig. 4) donne les mêmes résultats. Ainsi, bien que ces ossements soient non épiphysés, leur taille nous permet de conclure qu'il ne s'agit ni de *H. lemerlei* connu par ailleurs dans la Province de Mahajanga (notamment dans la grotte d'Anjohibé), ni de *H. madagascariensis* défini à Sirabé (Antsirabé).

## 6. Discussion

Nous considérons donc que l'hippopotame de Belobaka est un *H. laloumena* (Faure et Guérin, 1990). En 1990, nous avons défini cette espèce sur du matériel découvert par Monnier et Lambertson, 1922 à Fompona près de Mananjary sur la côte Est de l'île. L'holotype est une mandibule conservée au Musée de l'Académie malgache à Tananarive. Nous avons pu étudier des ossements fossiles de la même espèce, d'origine non précisée et conservée alors dans les combles du Palais de la Reine (Rova) : il s'agissait de métapodes, un Mc II droit, deux Mc III droits, un Mt III gauche, un Mt IV droit (Faure et Guérin, 1990). L'incendie du Palais en 1995 a malheureusement détruit cette collection.

En 1923, L. Joleaud comparait la taille de cet hippopotame à celle d'un *H. amphibius pentlandi* des îles méditerranéennes, « n'atteignant que les trois quarts de la taille de *H. amphibius* type et dépassant d'un quart celle de *H. madagascariensis* » (Joleaud, 1923).

Depuis les années 1990, cette troisième espèce d'hippopotames malgaches figure dans bon nombre de recensions taxonomiques des Suiformes comme celles de Groves et Grubb, 1993, Grubb, 2005, Oliver, 1995, Nowak, 1999, il n'en demeure pas moins qu'elle a eu et continue à avoir des détracteurs, qui la plupart du temps n'ont pas vu le matériel, ne sont pas du même avis et ne justifient généralement jamais leur point de vue. En 1949, R. Furon indiquait dans une note infrapaginale que l'authenticité de l'espèce de Mananjary avait « été récemment mise en doute par le Dr R. Jeannel et M. Perrier de la Bathie » (Furon, 1949), mais nous n'avons pas retrouvé trace de cette remarque; en revanche, dans son traité de biogéographie, Jeannel (1942, p. 348) imaginait que *H. amphibius* aurait pu traverser le détroit du Mozambique grâce à des chaînes d'îles ou des lagunes. Plus récemment, Stuenkel, 1989 pensait, sans l'avoir vue, que la mandibule dont nous avons fait le type de *H. laloumena* n'appartenait



**Fig. 4.** Restes de *Hippopotamus laloumena* de Belobaka (Bel XVII), comparés au matériel homologue de *H. lemerlei* de la grotte d'Anjohibé (préfixe ANJ). I, vue labiale et II, vue linguale des P/2 de Belobaka XVII (B) et ANJ 95'06 (A). III, vue de face du calcanéum juvénile de Belobaka XVII (B) et du calcanéum adulte ANJ 410'07 (A). IV, vue postérieure des Mt III juvénile de Belobaka XVII et adulte ANJ 64'05 (A). V, vue médiale des Mt IV juvénile de Belobaka XVII (B) et adulte ANJ 411'07 (A).

**Fig. 4.** Comparison of the *Hippopotamus laloumena* remains of Belobaka (Bel XVII) with their counterpart of *H. lemerlei* from the Anjohibe Cave (prefix ANJ). I, labial view and II, lingual view of the P/2 of Belobaka XVII (B) and ANJ 95'06 (A). III, frontal view of the juvenile calcaneus of Belobaka XVII (B) and the adult one ANJ 410'07 (A). IV, posterior view of the juvenile Mt III of Belobaka XVII (B) and the adult one ANJ 64'05 (A). V, medial view of the juvenile Mt IV of Belobaka XVII (B) and the adult one ANJ 411'07 (A).

probablement pas à un *H. amphibius* actuel et estimait qu'elle pouvait entrer dans les limites de variabilité de *H. lemerlei*. Inversement, Boisserie, 2007, qui mentionnait l'espèce *H. laloumena*, émet des doutes en 2008 sur sa distinction d'avec *H. amphibius* (Boisserie, 2008). Dernièrement, Weston et Lister, 2009, p. 29 du supplément à leur article dans *Nature* ont pour leur part estimé que la mandibule-type de *H. laloumena* est morphologiquement indistinguable d'une jeune femelle adulte de *H. amphibius*. Or cette mandibule appartient à un individu fort âgé et nous avons comparé ses dimensions à un lot de 19 à 27 individus adultes de *H. amphibius*. Par ailleurs, la comparaison des métapodes ne laisse place à aucun doute (Faure et Guérin, 1990, Figs. 1 et 2). Nous avons utilisé pour cette comparaison une base de données regroupant des spécimens de *H. amphibius* (valeurs in Faure, 1985), de *H. lemerlei* et *H. madagascariensis* provenant pour l'essentiel des collections du Muséum national d'histoire naturelle à Paris, du Muséum d'Histoire naturelle et de l'université

Claude-Bernard à Lyon, du Natural History Museum de Londres, du Roava et de l'Université d'Antananarivo.

Tout en attribuant la mandibule de Mananjary à *H. amphibius*, Weston et Lister (2009) ne disent rien, pas plus que Monnier et Lambertson, 1922 ou Boisserie, 2008, des conditions de l'arrivée éventuelle de cette espèce à Madagascar, ou de son extinction dans cette grande île. Si elle avait été présente, comment expliquer sa disparition alors qu'elle a fait preuve d'une remarquable adaptabilité à des environnements extrêmement variés sur tout le continent africain (Eltringham, 1999)? Dans l'état actuel de nos connaissances, *H. amphibius* est connu sur le continent depuis près de 1,5 Ma (Faure et Guérin, 1997) mais semble n'avoir jamais franchi le Canal de Mozambique.

Burney et al., 2004 ont réalisé une base de données à partir de 278 datations de sites à vertébrés subfossiles malgaches. Ils rappellent que les premiers indices d'occupation humaine remontent à 2366–2315 en années calibrées BP, soit vers 400 ans avant notre ère.

Parmi ces sites, six ont fait l'objet de datations à partir de restes d'hippopotames :

- Mananjary (province de Fianarantsoa) avec *H. laloumena* : trois datations, la première entre 2364 et 2212 ans calibrés BP, correspond probablement à l'holotype de l'espèce ; les deux autres, qui indiquent les années calendaires 1639 à 1950, correspondent à un crâne de provenance inconnue, conservé à l'Université d'Antananarivo ; or, le seul grand crâne de ces collections, qui ne soit donc ni *H. lemerlei* ni *H. madagascariensis*, est en fait un *H. amphibius* très probablement rapporté d'Afrique ;
- Lamboharana (province de Tuléar) avec *H. lemerlei* : deux datations retenues, années calendaires 155 à 415, et de 805 avant notre ère à l'année calendaire 640 ; les pièces datées sont deux fémurs portant des traces anthropiques ;
- Itampolo (province de Tuléar) avec *Hippopotamus* sp. : années calendaires 660 à 1400 ;
- Ambolisatra (province de Tuléar) avec *Hippopotamus* sp. : de 60 avant notre ère à l'année calendaire 130 ; la pièce datée est un fémur portant des traces anthropiques ;
- Ampoza (province de Tuléar) avec *Hippopotamus* sp. : de 2980 à 2330 en années calibrées BP ;
- Anjohibé (province de Mahajanga) avec *H. lemerlei* : deux datations en années calibrées BP, 4280 à 3880 et 6270 à 5920.

Dans l'état actuel de nos connaissances Belobaka est, de loin, le plus ancien site malgache à *Hippopotamus*, c'est même le seul qui soit pléistocène.

## 7. Conclusion

D'une manière générale, *H. laloumena* se distingue en tant qu'espèce, en étant nettement plus grand que les plus forts spécimens de *H. madagascariensis*, et un peu plus petit que les plus petits *H. amphibius* actuels. Filhol, 1895 signalait déjà « une troisième espèce, atteignant presque la taille de celle vivant en Afrique », découverte à Bélo sur la côte Sud-Ouest de l'île. Nous n'avons pas retrouvé le matériel auquel Filhol fait référence, mais il s'agit très probablement de *H. laloumena*, que nous connaissons maintenant dans deux autres sites côtiers, Mananjary à l'est et Belobaka au nord-ouest. Sa découverte à Belobaka accroît donc largement l'aire de répartition de l'espèce et son extension temporelle.

## Remerciements

Nous tenons à remercier Philippe Dumontier, Patrice Kerloc'h, Pierre Mein, Frank Sénégas, Sabine Tombomiadana-Raveloson et Hervé Randrianantenaina, qui ont participé aux travaux de terrain à Belobaka, ainsi que Arno Rakotoson et toute l'équipe technique du Mozea Akiba pour leur aide quotidienne lors de nos missions à l'université de Mahajanga.

Nous remercions la Direction interrégionale du ministère de l'Énergie et des mines de Mahajanga pour son aide et son autorisation d'exportation des échantillons pour effectuer les datations. Nous remercions également le

laboratoire de Saclay (France) pour les analyses du radiocarbone, et tout particulièrement Jean-Pascal Dumoulin et Christophe Moreau (UMS 2572).

Nous sommes reconnaissants envers Armand Rasoa-miaramanana, Responsable du Département de Paléontologie et Gisèle Randria, alors Responsable du Département d'Anthropologie biologique, de nous avoir donné accès aux collections de la Faculté des Sciences de l'Université d'Antananarivo.

Les présentes recherches ont été financées par la sous-direction de l'Archéologie et de la recherche en Sciences sociales du Ministère des Affaires Étrangères et Européennes, l'UPR 2147 du CNRS et le Mozea Akiba de l'Université de Mahajanga.

## Références

- Boisserie, J.R., 2007. 8. Family Hippopotamidae. In: Prothero, D.R., Ross, S.E. (Eds.), *The Evolution of Artiodactyls*. The Johns Hopkins University Press, pp. 106–119.
- Boisserie, J.R., 2008. *Hippopotamus lemerlei* (3 p.) et *Hippopotamus madagascariensis* (3 p.) in: *The IUCN Red List of Threatened Species*, [www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org).
- Burney, D.A., Burney, L.P., Godfrey, L.R., Jungers, W.L., Goodman, S.M., Wright, H.T., Jull, A.J.T., 2004. A chronology for Late Prehistoric Madagascar. *J. Hum. Evol.* 47, 25–63.
- Eltringham, S.K., 1999. *The Hippos*. Poyser Natural History Ed, London, 184 p.
- Faure, M., 1985. Les hippopotames quaternaires non insulaires d'Europe occidentale. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon* 23, 13–79.
- Faure, M., Guérin, C., 1990. *Hippopotamus laloumena* nov. sp., la troisième espèce d'hippopotame holocène de Madagascar. *C.R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 310, 1299–1305.
- Faure, M., Guérin, C., 1997. Gafalo, nouveau site à *Palaeoloxodon recki* et *Hippopotamus amphibius* du Pléistocène ancien du Gobaad (République de Djibouti). *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. Ila* 324, 1017–1021.
- Filhol, H., 1895. Observations concernant les Mammifères contemporains des *Aepyornis* à Madagascar. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris* 1, 12–14.
- Furon, R., 1949. Notes sur la paléogéographie de Madagascar. *Mem. Inst. Sci. Madagascar D. I.*, 69–80.
- Genty, D., Massault, M., Gilmour, M., Baker, A., Verheyden, S., Kepens, E., 1999. Calculation of past dead carbon proportion and variability by the comparison of AMS <sup>14</sup>C and TIMS U/Th ages on two Holocene stalagmites. *Radiocarbon* 41, 251–270.
- Genty, D., Baker, A., Massault, M., Proctor, C., Gilmour, M., Pons-Branchu, E., Hamelin, B., 2001. Dead carbon in stalagmites: carbonate bedrock paleodissolution vs. ageing of soil organic matter. Implication for <sup>13</sup>C variation in speleothems. *Geochim. Cosmochim. Acta* 65, 3443–3457.
- Gommery, D., Ramanivosoa, B., Tombomiadana-Raveloson, S., Randrianantenaina, H., Kerloc'h, P., 2009. Une nouvelle espèce de lémurien géant subfossile du Nord-Ouest de Madagascar (*Palaeopropithecus kelyus*, Primates). *C. R. Palevol* 8, 471–480.
- Griveaud, D.P., 1961. Rapport sur les gisements de subfossiles d'Amparihingidro (province de Majunga). *Inst. Recherche Sci. Madagascar Antananarivo*, 1–9.
- Groves, C.P., Grubb, P., 1993. The suborder Suiformes. In: Oliver, W.L.R. (Ed.), *Pigs, Peccaries and Hippos*. IUCN, Chicago, pp. 1–4.
- Grubb, P., 2005. Order Artiodactyla, Family Hippopotamidae. In: Wilson, D.E., Reeder, D.M. (Eds.), *Mammal Species of the World: a taxonomic and geographic reference*. Smithsonian Institution Press, Washington, pp. 644–645.
- Jannel, R., 1942. La genèse des faunes terrestres. *Éléments de biogéographie*. Presses universitaires de France, Paris, 514 p.
- Joleaud, L., 1923. Sur les Hippopotames subfossiles de Madagascar et sur les connexions géographiques récentes de la Grande Île avec le continent africain. *C. R. Acad. Sci. Paris* 176, 117–120.
- Mahé, J., 1965a. Un gisement nouveau de subfossiles à Madagascar. *C. R. Somm. Soc. Geol. France* 2, 66.
- Mahé, J., 1965b. Les subfossiles malgaches. *Revue de Madagascar*, Tananarive, n° 29:51–7.
- Mahé, J., Sourdat, M., 1972. Sur l'extinction des vertébrés subfossiles et l'aridification du climat dans le Sud-Ouest de Madagascar. *Description*

- des gisements. Datations absolues. Bull. Soc. Geol. France, Paris 7 (14), 295–309.
- Monnier, L., Lamberton, C., 1922. Note sur des ossements subfossiles de la région de Mananjary. Bull. Acad. Malgache, Antananarivo 3, 211–213.
- Nowak, R.M., 1999. Artiodactyla: Family Hippopotamidae. In: Walker's Mammals of the World, vol. II. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, pp. 1067–1072.
- Oliver, W.L.R., 1995. Taxonomy and conservation status of the Suiforms—An overview. *Ibex J. M. E.* 3, 3–5.
- Reimer, P.J., Baillie, M.G.L., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Bertrand, C., Blackwell, P.G., Buck, C.E., Burr, G., Cutler, K.B., Damon, P.E., et al., 2004. Atmospheric data. *Radiocarbon* 46, 1029–1058.
- Stuenes, S., 1989. Taxonomy, habits, and relationships of the subfossil madagascan hippopotami *Hippopotamus lemerlei* and *H. madagascariensis*. *J. Vertebr Paleontol* 9 (3), 241–268.
- Weston, E.M., Lister, A.M., 2009. Insular dwarfism in hippos and a model for brain size reduction in *Homo floresiensis*. *Nature* 459, 34 p, 85–89+supplementary discussion.