

## Le plus vieux Camelidae (Mammalia, Artiodactyla) d'Afrique : limite Mio-Pliocène, Tchad

ANDOSSA LIKIUS<sup>1-2</sup>, MICHEL BRUNET<sup>1</sup>, DENIS GERAADS<sup>3</sup> & PATRICK VIGNAUD<sup>1</sup>

*Mots clés.* – Camelidae, *Paracamelus*, limite Mio-Pliocène, Biochronologie, Paléobiogéographie, Tchad.

*Résumé.* – Un fragment de mandibule et deux métapodes complets provenant du secteur fossilifère de Kossom Bougoudi (KB3 et KB26), Nord Tchad sont décrits. Une étude comparative permet d'attribuer les spécimens à *Paracamelus gigas*. Le degré évolutif des spécimens est compatible avec l'âge biochronologique des sites KB, proche de la limite Mio-Pliocène (ca 5 Ma). Les témoins les plus anciens du genre sont connus dans le Miocène supérieur d'Asie et d'Europe. Les restes tchadiens sont donc les plus anciens du continent attribués au genre.

### The oldest Camelidae (Mammalia, Artiodactyla) of Africa : new finds from the Mio-Pliocene boundary, Chad

*Key words.* – Camelidae, *Paracamelus*, Mio-Pliocene boundary, Biochronology, Paleobiogeography, Chad.

*Abstract.* – A fragment of mandible and two metapodials complete unearthed from the fossiliferous area of Kossom Bougoudi (KB3 and KB26), northern Chad are described. A comparative study allows to assign these specimens to *Paracamelus gigas*. The evolutionary degree is compatible with an age around the Mio-Pliocene boundary (ca 5 Ma). Then, the Chadian remains are the oldest adequately dated record of this family in Africa. They are contemporaneous with the oldest known evidence of the genus *Paracamelus* from the late Miocene of Asia and Europe.

**Introduction.** – During several field seasons in northern Chad, the "Mission Paléanthropologique Franco-Tchadienne" (M. P. F. T) discovered new sites in the Kossom Bougoudi (KB) fossiliferous area, west of australopithecine sites [Brunet *et al.*, 1995, 1997; Brunet and M.P.F.T, 2000]. These sites yielded a rich vertebrate fauna (fish, reptiles, birds and mammals), and have been biochronologically dated at around 5 Ma old, close to the Mio-Pliocene boundary [Brunet and M. P. F.T, 2000]. Among the mammal fauna, some remains of Camelidae provide the earliest evidence of this group in Africa, which was previously thought to be younger than 4 Ma, at Laetoli [Harris, 1987] and Koobi Fora [Harris, 1991]. Specimens from sites KB3 and KB26 are described here.

#### Description

*Material* : **KB3.97.316** : right mandible fragment with  $p_3$ ,  $p_4$ - $m_1$  roots and  $m_2$ - $m_3$  teeth; **KB3.99.03** : right metatarsus; **KB26.97.03** : right metatarsus

The mandible is rather robust with a high horizontal ramus. The mental foramen is located below  $m_1$ . The  $p_3$  alveolus and  $p_4$  roots attest elongated premolars. The lingual face of the molars is flat. The third lobe of  $m_3$  is less labially shifted than in the living camels. There is no cement, nor cingulum.

The metatarsals are long and robust (tab. III), and show a deep groove on the proximal anterior and posterior faces. The distal condyles are divergent and separated by a deep interarticular notch. They are symmetrical and of the same size differences, in contrast with the extant species where the external condyle is more slender than the internal one.

**Comparison.** – The mandible (KB3.97.316) differs from the *Camelus* species mandible by having (1) a robust and deeper horizontal ramus, (2) a well developed  $p_3$ , (3) a third lobe of  $m_3$  less labially shifted (4) Chadian metatarsals are morphologically different from those of the living camels and being extremely long (tab. II). All characters of the Chadian specimens are congruent with Zdansky's [1926] and Teilhard and Trassaert's [1937] descriptions of genus *Paracamelus*.

The KB horizontal ramus is deeper than that of *P. alutensis* (tab. I) from the early Pleistocene of Oltet Valley, Romania [Stefanescu, 1910]. The premolar row is longer. Unfortunately, a detailed comparison with *P. aguirrei* from the late Miocene (MN13) of Venta del Moro and Librilla, Spain is impossible because this species was defined on skeletal elements (upper molars, calcaneum, phalanges) not yet recovered from Chad. However, the estimated alveolar length of  $p_3$  (20 mm) is similar to those of *P. aguirrei* (18,8 – 21,6 mm according to Morales [1984]). Lengths of KB tooth row (tab. I) and metatarsals (tab. II) fit into the range of variation recorded by Zdansky [1926] and by Teilhard and Trassaert [1937] for *P. gigas* from the late Miocene of China. The Chadian material cannot be assigned to the species *P. alexejevi* from the Pliocene (MN15) of Ukraine, because this species is smaller than *P. aguirrei* and *P. gigas* [Morales, 1984].

<sup>1</sup> Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie Humaine, UMR/CNRS 6046, Université de Poitiers, 40, avenue du Recteur Pineau, 86022 Poitiers Cedex, France.

<sup>2</sup> Université de N'Djaména, B. P. 1117 N'Djaména, Tchad.

<sup>3</sup> Laboratoire de Dynamique de l'Évolution Humaine, UPR/CNRS 2147, 44, rue de L'Amiral Mouchez, F-75014 Paris, France.

Contact : patrick.vignaud@univ-poitiers.fr

Manuscrit déposé le 16 mai 2002 ; accepté après révision le 16 octobre 2002.

In conclusion, specimens from Chad do not display any important difference with Chinese species *P. gigas* and can tentatively be referred to this species.

**Biochronology and paleobiogeography.** – The earliest known Old World camel correspond to *P. aguirrei* from the late Miocene (MN13) of Venta del Moro and Librilla in Spain [Morales *et al.*, 1980; Made and Morales, 1999]. After Made and Morales [1999], this species is probably the ancestor of *P. alexjevi* from of Odessa Catacombs (MN15), Ukraine. In Europe, the chronological range of *P. alutensis* covers the Plio-Pleistocene. This species is present in the lower Pleistocene of Oltet Valley, Romania [Stefanescu, 1910] and in the early and Middle Pliocene (MN16) of Russia [Baigusheva, 1971]. It is also present in the late Pliocene of Sarikol Tepe, Turkey [Kostopoulos and Sen, 1999]. In China, the earliest record of *P. gigas* is about 5.5 Ma [Flynn, 1997; Made and Morales, 1999].

In conclusion the chronological range of *Paracamelus* is from the late Miocene to the Pleistocene. However, the Chadian specimens size is close to *P. gigas* (first occurrence in China around 5.5 Ma) and *P. aguirrei* from late Miocene (MN13) of Europe. The occurrence of *Paracamelus* at KB and its absence from the younger Chadian sites (3-4 Ma) of Koro-Toro and Kollé [Brunet *et al.*, 1995; 1996] as well as in the Plio-Pleistocene localities of Africa, are congruent with an age close to the Mio-Pliocene boundary for the sites of KB. This interpretation is confirmed by the associated fauna, that indicates ca 5 Ma old for the whole of KB fossiliferous area [Brunet and M.P.F.T, 2000].

The age of the Chadian *Paracamelus* is close to the Mio-Pliocene boundary, slightly younger than specimens from late Miocene of China [Zdansky, 1926; Flynn, 1997], Spain [Morales *et al.*, 1980] and Turkey [Made *et al.*, 2002]. This demonstrates that the group had a wider distribution than previously thought. It indicates that the Camelidae reach a widespread distribution soon after their arrival from northern America [Webb, 1965; Pickford *et al.*, 1993].

**Conclusion.** – The Chadian material displays distinctive features which allows to refer it to *Paracamelus gigas*. This taxon, poorly documented in Eurasia, has not been previously recognised in Africa. It will contribute to deciphering the phylogenetic relationships between various species of *Paracamelus* and the extant *Camelus*.

## INTRODUCTION

Dès 1893, Pomel [1893] étudiait les premiers restes fossiles de camélidés découverts dans les gisements du Pléistocène inférieur / moyen de Ternifine (Algérie) en Afrique du nord. L'auteur attribue le matériel (un fragment de maxillaire, un fragment de mandibule, deux métapodes incomplets) à une nouvelle espèce *Camelus thomasii*. Arambourg [1979] rapporte les spécimens (un fragment de maxillaire, un fragment de mandibule, deux M<sup>3</sup> isolées, un fragment proximal de métatarse et un fragment de métacarpe) du Pliocène inférieur [MN 15, d'après Mein, 1990 ou MN14 d'après Geraads, 1989 et Coiffait-Martin, 1991] du lac Ichkeul, Tunisie à la même espèce.

En Afrique de l'Est, Gentry and Gentry [1969] reconnaissent des molaires inférieures isolées dans le Pléistocène de Marsabit Road, Kenya et de Gorge d'Olduvai, Tanzanie. La même année, dans la formation de Shungura, vallée de l'Omo en Ethiopie, Howell *et al.* [1969] identifient des molaires inférieures isolées dans le membre B et un fragment distal de métatarse dans le membre F, respectivement datés de 3,36-2,85 Ma et de 2,36-2,33 Ma [Feibel *et al.*, 1989]. Quelques années plus tard, Grattard *et al.* [1976] étudient de nouveaux restes (une phalange postérieure, un fragment de mandibule) dans les membres D (2,52-2,40 Ma) et G (2,33-1,93 Ma). En 1987, Harris évoque la présence d'une incisive à Laetoli (3,8 Ma). En 1991, le même auteur décrit un matériel plus abondant (un fragment de mandibule, un prémaxillaire, des molaires inférieures et supérieures isolées et plusieurs éléments post-crâniens) dans la formation de Koobi Fora. D'une manière générale, le registre fossile de cette famille est extrêmement pauvre en Afrique. Ce matériel trop restreint et souvent très fragmentaire a rarement permis jusqu'à présent l'identification au-delà du niveau générique, la plupart ayant été rapportée à *Camelus sp.*

Une série d'expéditions conduites au Nord Tchad par la Mission Paléoanthropologique Franco-Tchadienne (M. P. F. T) a découvert, à l'ouest des sites à australopithèques [Bru-

net *et al.*, 1995, 1997], de nouveaux sites fossilifères dans le secteur de Kossom Bougoudi [Brunet et M.P.F.T, 2000]. Ces sites ont permis la récolte d'une riche faune de vertébrés fossiles (poissons, reptiles, oiseaux et mammifères). Parmi la faune de mammifères, figurent les restes de camélidés qui constituent les plus anciens témoins de ce groupe en Afrique. Jusqu'à ce jour l'essentiel des restes de camélidés provenait de sites datés de moins de 4 Ma, notamment Laetoli [Harris, 1987] et Koobi Fora [Harris, 1991].

Le présent travail décrit les spécimens tchadiens provenant des sites KB3 et KB26.

## CONTEXTE GÉOLOGIQUE ET BIOCHRONOLOGIQUE

Les sites de KB sont situés dans l'erg dunaire du Djou-rab au Nord Tchad. Les formations mio-pliocènes sont recouvertes par une épaisse couche sableuse et les gisements fossilifères, pouvant s'étendre sur des dizaines d'hectares, affleurent dans les zones inter-dunaires. Dans le secteur de KB, ces affleurements montrent une alternance rythmique de grès-pélite argileuse avec ou sans intercalations de diatomites. Ces dépôts sont interprétés comme des épisodes fluvio-lacustres [Düringer *et al.*, 2000]. Les fossiles sont récoltés essentiellement dans les niveaux gréseux [Düringer *et al.*, 2000].

En l'absence de datations radiochronologiques, le degré évolutif de l'association faunique permet d'estimer biochronologiquement l'âge de ces sites. Les suidés suggèrent un âge plus ancien que le Membre Apak de Lothagam (5,0-4,72 Ma d'après Leakey *et al.*, [1996]) mais plus récent que Sahabi (Miocène supérieur d'après Geraads [1989]) – il est en de même des bovidés et des proboscidiens dont les caractères primitifs sont compatibles avec un âge proche de la limite Mio-Pliocène [Brunet and M.P.F.T, 2000]. Toutes ces informations ont permis de proposer un âge proche de la limite Mio-Pliocène autour de 5 Ma pour KB [Brunet et M.P.F.T, 2000].

## SYSTÉMATIQUE

**Famille :** Camelidae Gray, 1821

**Sous-famille :** Camelinae Gray, 1821

**Tribu :** Camelini Gray, 1821

**Genre :** *Paracamelus* SCHLOSSER, 1903

**Diagnose émondée du genre :** Caméliné de grande taille, avec les troisièmes prémolaires supérieures et inférieures longues et donc moins réduites que chez le genre actuel *Camelus* chez qui ces dents (en particulier  $p_3$ ) sont vestigiales ou absentes. Métapodes massifs et d'un quart plus grands que ceux de *Camelus*.

**Espèce type :** *Paracamelus gigas* SCHLOSSER, 1903

**Espèces reconnues :**

*Paracamelus alexejevi* KHAVESSON, 1954

*Paracamelus aguirrei* MORALES, 1984.

*Paracamelus alutensis* (STEFANESCU, 1895)

(*Paracamelus kuljenensis* KHOMENKO, 1915 et *Paracamelus praebactrianus* ORLOV, 1927 sont considérés comme synonymes de *Paracamelus alutensis* par Kostopoulos et Sen [1999]).

**Diagnose émondée de l'espèce type :** Espèce de plus grande taille que les espèces actuelles (*Camelus bactrianus* et *Camelus dromedarius*) qui se distingue de celles-ci par la présence de  $p_3$ , des longs métapodes qui se différencient morphologiquement par la forme de la facette articulaire proximale [subquadrangulaire de Mc.VI et subtriangulaire de Mc.III d'après Teilhard et Trassaert, 1937] du métacarpe et la profonde gouttière plantaire sous l'épiphyse proximale du métatarse.

**Gisement type.** – Honan et Tienstsin (Chine).

**Age :** Miocène supérieur [d'après Made *et al.*, 1999]

**Remarque.** – Le genre *Paracamelus* a pendant très longtemps fait l'objet d'un débat ouvert. D'une part, en raison de sa faible représentation dans le registre fossile et d'autre part en raison de la position stratigraphique souvent mal

connue des spécimens. Le genre *Paracamelus* a été initialement défini par Schlosser [1903] puis bien illustré par Zdansky [1926]. McKenna et Bell [1998] proposent la synonymie de *Paracamelus* avec *Camelus*. Cependant, comme l'ont mentionné de nombreux auteurs, les caractères de *Paracamelus* sont suffisamment nombreux pour diagnostiquer le genre [Zdansky, 1926 ; Teilhard et Trassaert, 1937 ; Khavesson, 1954, 1968 ; Morales *et al.*, 1980 ; Grigson, 1983 ; Morales, 1984 ; Harris, 1987, 1991 ; Pickford *et al.*, 1993, 1995 ; Made et Morales, 1999 ; Kostopoulos et Sen, 1999 ; Made *et al.*, 2002].

*Paracamelus gigas* SCHLOSSER, 1903

**Localité :** Kossom Bougoudi, sites KB3 et KB26

**Age :** Limite Mio-Pliocène [d'après Brunet et MPFT, 2000]

## Description du matériel

**Matériel.** – **KB3.97.316 :** fragment d'hémi-mandibule droite portant l'alvéole de  $p_3$ , les racines de  $p_4$ - $m_1$ , la série  $m_2$ - $m_3$  ; **KB3.99.03 :** métatarse droit complètement préservé ; **KB26.97.03 :** métatarse droit entier, face postérieure de la diaphyse endommagée.

Après étude, tous les spécimens seront conservés au Département de Conservation et de Valorisation des Collections Paléontologiques du C. N. A. R., N'Djaména, Tchad.

**KB3.97.316 (fig.1a et b)**

Fragment d'hémi-mandibule droite d'un individu âgé fracturé en arrière de  $m_3$  et dépourvu de la région symphysaire. Cette mandibule de grande taille et robuste est caractérisée par une branche horizontale haute dont la face externe est marquée par la présence d'un foramen mentonnier situé à l'aplomb de  $m_1$ . L'alvéole de  $p_3$  et les racines de  $p_4$  et  $m_1$  sont encore discernables. Les alvéoles de  $p_3$  et les racines de  $p_4$  indiquent de longues prémolaires (tab. I). La couronne de  $m_1$  n'est plus représentée que par un fragment d'émail

TABLE I. – Mesurations (mm) comparées de la mandibule de KB, *P. gigas* de Chine [Zdansky, 1926 ; Teilhard et Trassaert, 1937], *P. alutensis* [Khavesson, 1954], *C. dromedarius* et *C. bactrianus*.  
TABLE I. – Measurements (mm) compared of the KB lower jaw, *P. gigas* of China [Zdansky, 1926; Teilhard and Trassaert, 1937], *P. alutensis* [Khavesson, 1954], *C. dromedarius* and *C. bactrianus*.

		KB3.97.316	<i>P. gigas</i> Zdansky, 1926	<i>P. gigas</i> Teilhard & Trassaert, 1937	<i>P. alutensis</i>	<i>C. dromedarius</i> <sup>a</sup> (n=6)	<i>C. bactrianus</i> <sup>d</sup> (n=2)
$p_3$	Longueur	20,0*(alvéole)	19,2	25*	18,0	24,0	–
	largeur	–	10,0	–	11*	12,0	–
$p_4$	Longueur	26,0*(alvéole)	26,0	–	21,0	25,0	–
	largeur	–	16,5	–	13	15,0	–
$m_1$	Longueur	33,0*(racine)	35,7	–	34,0	33,0	–
	largeur	–	28,5*	–	21,0	25,0	–
$m_2$	Longueur	39,7	44,0	40	37	39	–
	largeur	23,7	29,5	26	23	25	–
$m_3$	Longueur	54,4	62,8	58	54	54	–
	largeur	21,5	28,5	25	23	22	–
Longueur $p_3$ - $p_4$		43*	43	51*	40	45	33-35
Longueur $m_1$ - $m_3$		127*	142*	135	128	124	–
Longueur $p_3$ - $m_3$		172*	188	184	168	171	–
Hauteur derrière $m_3$		80	107	82	–	–	74,5-78,5
Hauteur $m_3$ distal		59	–	55	–	–	–
Hauteur entre $p_2$ - $m_1$		55	77	–	40	–	40
Hauteur sous $p_3$		44	–	49	–	–	–

\* estimation ; # : Spécimens Laboratoire d'Anatomie Comparée Muséum National d'Histoire naturelle de Paris.

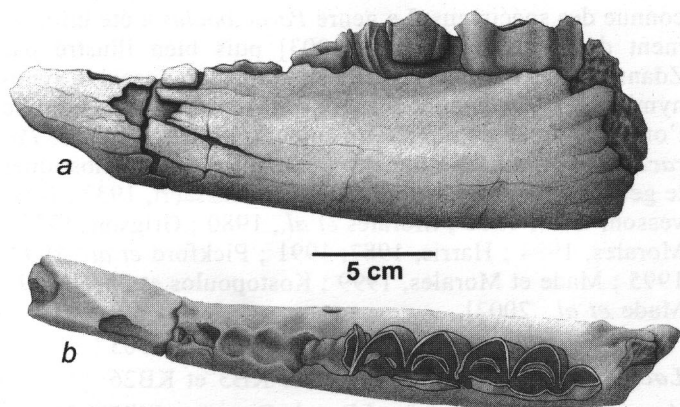


FIG. 1. – *Paracamelus gigas* de Kossom Bougoudi. KB3.97.316 : mandibule droite – a) vue linguale – b) vue occlusale.

FIG.1. – *Paracamelus gigas* from Kossom Bougoudi. KB3.97.316 : right mandible – a) lingual view – b) occlusal view.

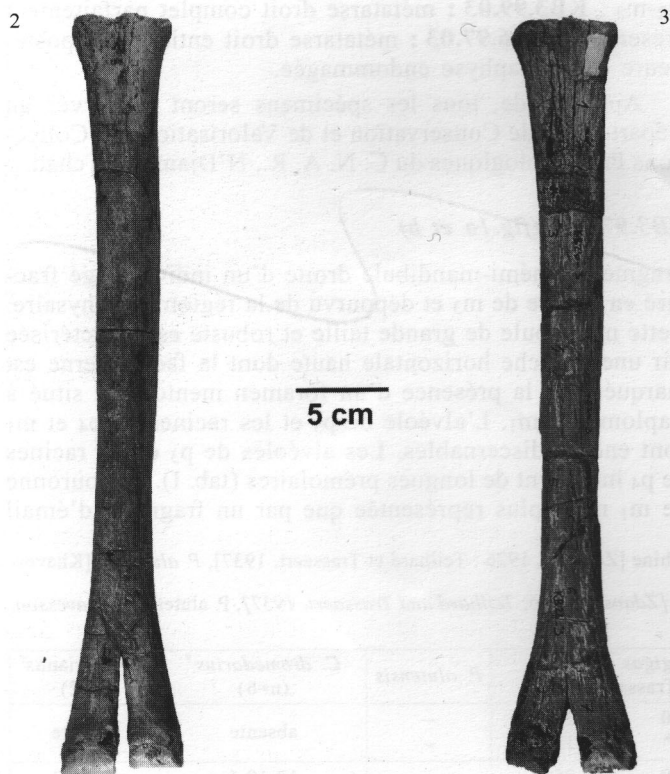


FIG. 2. – *Paracamelus gigas* de Kossom Bougoudi. KB3.99.03 : métatarsaire droit, face dorsale.

FIG. 2. – *Paracamelus gigas* from Kossom Bougoudi. KB3.99.03 : right metatarsus, dorsal view.

FIG. 3. – *Paracamelus gigas* de Kossom Bougoudi. KB26.97.03 : métatarsaire droit, face dorsale.

FIG. 3. – *Paracamelus gigas* from Kossom Bougoudi. KB26.97.03 : right metatarsus, dorsal view.

accolé à  $m_2$ . Les deux dernières molaires  $m_2$  et  $m_3$  sont fortement usées. Bien que la face linguale du métaconide de  $m_2$  soit légèrement endommagée, celle de l'entoconide est parfaitement plate. Cette face présente aussi un très faible entostylide. La  $m_3$  est caractérisée par un troisième lobe moins obliquement orienté postéro-labiale. La face linguale du métaconide ainsi que celle de l'entoconide sont plates. Les deux molaires ne montrent ni cément, ni cingulum.

### Métapodes

L'un des deux métapodes, le métatarsaire droit (KB3.99.03, fig. 2) est complet et dans un parfait état de conservation. Il est long et robuste. Sa face plantaire, excavée en gouttière, est limitée latéralement par deux reliefs qui s'effacent au point de rétrécissement maximum, peu après la soudure des deux diaphyses en un os canon. La gouttière est plus accentuée du côté proximal et présente en son milieu un sillon profond, surmonté par une apophyse qui dépasse le niveau des surfaces articulaires. Cette même face présente deux petits trous nourriciers espacés dont l'un est proche de l'extrémité proximale et l'autre situé un peu au-dessus du milieu de l'os. La face antérieure présente sur son quart proximal une gouttière qui s'efface rapidement. Sur cette même face, un sillon à peine marqué correspond à la limite de fusion des deux métatarsaires. L'extrémité proximale comporte quatre facettes articulaires. A l'extrémité distale, les métatarsaires sont divergents et séparés par une profonde échancrure interarticulaire. Les condyles sont symétriques et ne montrent aucune différence de taille, au contraire des espèces actuelles où le condyle externe est plus gracile que le condyle interne. Chaque condyle présente une surface simple dorsale et une quille-guide médiane répondant à l'articulation de la première phalange sur la face plantaire.

Le second métatarsaire droit (KB26.97.03, fig. 3), contrairement au précédent, est abîmé sur sa face plantaire mais la longueur totale est mesurable. Il est morphologiquement identique mais cependant légèrement plus long et plus robuste que le précédent (tab. II). De plus, l'échancrure entre les deux condyles de l'extrémité distale est plus large et moins profonde que sur le premier spécimen.

### Comparaison

La littérature concernant la famille des camélidés distingue deux genres dans l'Ancien Monde : *Camelus* et *Paracamelus*. Le premier est connu par deux espèces (*C. dromedarius* et *C. bactrianus*) et le second par au moins quatre espèces (*P. gigas*, *P. alexejevi*, *P. aguirrei* et *P. alutensis*).

La mandibule de KB se distingue de celle des deux espèces de *Camelus* par sa branche horizontale plus haute et plus robuste, par la présence de  $p_3$  dont l'alvéole atteste une dent bien développée (tab. I), par le troisième lobe de  $m_3$  faiblement oblique postéro-labiale. Les métatarsaires sont morphologiquement différents et leur longueur excède très largement ceux des formes actuelles (tab. II). Chez les deux espèces actuelles de *Camelus* en effet, les métatarsaires sont caractérisés par des condyles distaux asymétriques (le condyle externe étant plus gracile que l'interne) ; l'échancrure interarticulaire séparant les condyles est en général très peu profonde quoique chez les espèces actuelles, ce caractère soit très variable ; les gouttières proximales postérieure et antérieure tendent à disparaître ; les forams nourriciers sont situés côte à côte ou l'un juste au-dessus de l'autre.

Plusieurs sites est-africains datés de moins de 4 Ma ont livré des restes épars dont les traits morphologiques (mandibule à branche horizontale basse, absence de  $p_3$ , métapodes distaux à condyles asymétriques...) et biométriques sont d'après ces auteurs compatibles avec le genre *Camelus* [Howell *et al.*, 1969 ; Gentry et Gentry, 1969 ; Grattard *et al.*,



TABLE II. – Mensurations comparées des métatarses de KB, *P. gigas*, *C. dromedarius* et *C. bactrianus* [Lesbre, 1900].  
TABLE II. – Measurements compared of KB metatarsi, *P. gigas*, *C. dromedarius* and *C. bactrianus* [Lesbre, 1900].

	KB03.099.03	KB26.097.03	<i>P. gigas</i> [Zdansky, 1926]	<i>P. gigas</i> [Teilhard & Trassaert 1937]	<i>C. dromedarius</i> [Lesbre, 1900]	<i>C. bactrianus</i> [Lesbre, 1900]
Longueur	510	520.5	475	543	347-354	325-342
DT proximal	66.5	73.8	78	82	–	–
DAP proximal	55.0	54.5	61	66	–	–
DT distal	82.0	90.7	–	104	88	74
DAP distal	42.0	40.1	–	52	–	–

DT : Diamètre transversal (*transversal diameter*) ; DAP : Diamètre antéro-postérieur (*antero-posterior diameter*).

1976 ; Harris, 1987, 1991]. Le matériel est cependant trop fragmentaire pour proposer une détermination spécifique.

Par ailleurs en Afrique du nord, la présence de camélidé a été signalée par Stromer [1902] sur un seul cuboïde trouvé dans le gisement de Wadi Natrun, Egypte ; bien évidemment seuls d'autres restes permettront de préciser l'attribution systématique. Récemment, se basant sur une partie du matériel provenant du Pliocène inférieur de lac Ichkeul [Arambourg, 1979], Pickford *et al.* [1995] puis Made et Morales [1999] proposent de rapporter un fragment de métacarpe distal et un calcanéum à l'espèce *P. aguirrei*. Bien que les auteurs estiment le calcanéum morphologiquement et biométriquement proche de cette espèce, ces caractères paraissent pour le moment extrêmement variables. En l'absence de pièces plus complètes et plus caractéristiques pour permettre une détermination précise, cette attribution spécifique nous semble prématurée.

Tous les caractères des spécimens tchadiens rappellent ceux énumérés par Zdansky [1926] et Teilhard et Trassaert [1937] et incitent à les rapprocher du genre *Paracamelus*.

Comparée avec l'espèce *P. alutensis* du Pléistocène inférieur d'Oltet Valley, Roumanie [Stefanescu, 1910], la branche horizontale de KB est plus haute (tab. I), la longueur p<sub>3</sub>-p<sub>4</sub> plus importante. L'espèce n'étant connue que par deux fragments de mandibules, une comparaison plus détaillée est impossible.

L'espèce *P. aguirrei* du Miocène terminal (MN13) d'Espagne a été initialement créée sur des éléments squelettiques (molaires supérieures, calcanéum, phalanges) qui sont malheureusement absents parmi le matériel récolté au Tchad. Néanmoins la longueur de p<sub>3</sub> estimée d'après l'alvéole (20 mm) est du même ordre que celle de l'espèce *P. aguirrei* [18,8 – 21,6 mm d'après Morales, 1984]. En outre, Made *et al.* [2002] ont décrit très récemment une mandibule d'un jeune individu dans le Miocène supérieur de Turquie ; pour l'instant une comparaison plus poussée n'est donc pas possible.

Comparée à *P. gigas* du Miocène supérieur de Chine, la hauteur de la branche horizontale de KB (tab. I) est nettement plus faible que la valeur particulièrement forte donnée par Zdansky [1926]. En revanche, elle est plus proche des valeurs indiquées par Teilhard et Trassaert [1937]. D'autre part, les dimensions estimées de la rangée dentaire jugale sur la pièce tchadienne entrent parfaitement dans les limites de variations de *P. gigas* de Chine (tab. I). Par ailleurs, les métatarses de KB (tab. II) ont cependant une longueur qui dépasse celle donnée par Zdansky [1926] mais inférieure à celle indiquée par Teilhard et Trassaert [1937]. Cette différence de taille observable entre les spécimens tchadiens et

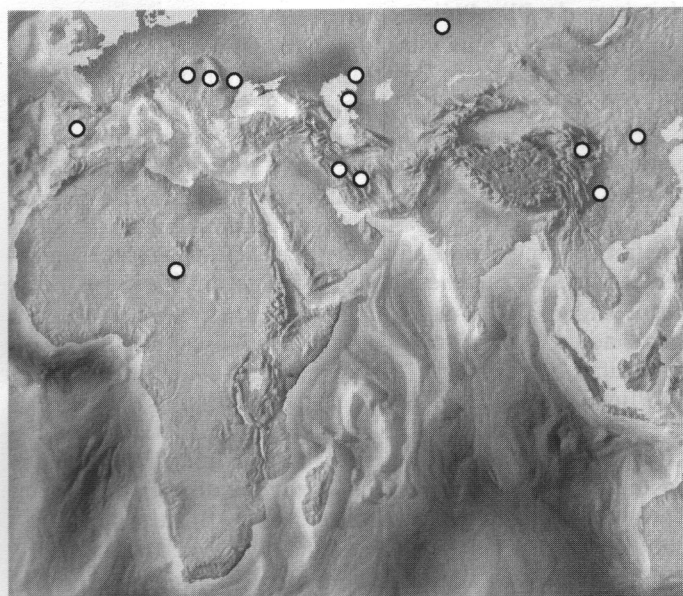


FIG. 4. – Distribution géographique du genre *Paracamelus* dans l'Ancien Monde.  
FIG. 4. – Geographical distribution of the *Paracamelus* in the Old World.

le matériel de Chine est mineure, elle est probablement liée à la variabilité intraspécifique.

Le matériel tchadien ne peut être attribué à l'espèce *P. alexejevi* du Pliocène (MN15) d'Ukraine, puisque les données récentes [Morales, 1984] montrent qu'il s'agit d'une espèce particulièrement plus petite que *P. aguirrei* et *P. gigas*.

En conclusion, bien que définis sur du matériel peu abondant, les spécimens du Tchad ne montrent aucune différence essentielle avec le matériel de Chine. Nous rapportons donc le nouveau matériel du Tchad à *Paracamelus gigas*.

## BIOCHRONOLOGIE ET PALÉOBIOGÉOGRAPHIE

*Paracamelus* est le premier représentant de la famille des camélidés de l'Ancien Monde. Il présente une large distribution chronologique. En Afrique, hormis Stromer [1902] qui cite *Paracamelus* indéterminé dans le site de Wadi Natrun (moins de 5 Ma) et les tentatives de Pickford *et al.* [1995] de rapporter le camélidé du lac Ichkeul [Pliocène inférieur, MN14 d'après Coiffait-Martin, 1991] à *P. aguirrei*, la présence de ce taxon n'a jamais été clairement établie. En revanche, hors d'Afrique, le plus ancien reste actuellement connu est *P. aguirrei* du Miocène supérieur (MN13) de Ven-

ta del Moro et Librilla en Espagne [Morales *et al.*, 1980 ; Made et Morales, 1999] et de Çobanpinar en Turquie [Made *et al.*, 2002]. D'après Made et Morales [1999], cette espèce est considérée comme l'ancêtre probable de *P. alexejevi* du niveau MN15 d'Odessa en Ukraine. Toujours en Europe, *P. alutensis* est présent dans de nombreux sites notamment dans le Pléistocène inférieur d'Oltet Valley, Roumanie [Stefanescu, 1910] et dans le Pliocène inférieur et moyen (MN16) de Russie [Baigusheva, 1971]. Il a été très récemment décrit dans les dépôts du Pliocène supérieur (MN17) de Sarikol Tepe, Turquie [Kostopoulos et Sen, 1999]. Selon ces auteurs, cette espèce de petite taille est une forme caractéristique du Plio-Pléistocène.

En Chine le plus vieux *P. gigas* est connu dans des niveaux qui sont datés biostratigraphiquement vers 5,5 Ma [Flynn, 1997 ; Made et Morales, 1999].

En conclusion le genre *Paracamelus* est connu du Miocène supérieur au Pléistocène mais le matériel du Tchad doit, en raison de sa taille relativement grande être rapproché des formes les plus anciennes notamment de *P. gigas* qui fait son apparition en Chine vers 5,5 Ma et de *P. aguirrei* du Miocène supérieur (MN13) d'Europe. La présence de *Paracamelus* à Kossom Bougoudi et son absence sur les sites tchadiens plus récents (3-4 Ma) de Koro-Toro et de Kol-lé [Brunet *et al.*, 1995 ; 1996] ainsi que dans les gisements du Plio-Pléistocènes d'Afrique, s'accorde bien avec un âge proche de la limite Mio-Pliocène pour KB. Cette interprétation est confirmée par la faune associée qui permet de proposer une estimation biochronologique autour de 5 Ma pour l'ensemble du secteur fossilifère de KB [Brunet et M.P.F.T, 2000].

Pendant très longtemps nombre d'auteurs [Gautier, 1966 ; Howell *et al.*, 1969 ; Grattard *et al.*, 1976 ; Gentry, 1978, Harris, 1987, 1991] pensaient que les premiers camélidés avaient pénétré en Afrique durant le Pliocène terminal ou à la base du Pléistocène. La nouvelle découverte au Tchad dans des niveaux plus anciens, voisins de la limite Mio-Pliocène, après celle du Miocène terminal de Chine [Zdansky, 1926 ; Flynn, 1997] puis celles rapportées par Morales *et al.* [1980] et Made *et al.* [2002] dans le Miocène supérieur d'Espagne et de Turquie, démontre une très vaste

distribution géographique du groupe à cette époque (fig. 4). Ceci indique que l'expansion des camélidés, ayant pour origine l'Amérique du nord [Webb, 1965 ; Pickford *et al.*, 1993], a été bien plus précoce dans le temps et dans l'espace que ce qui était classiquement admis. La description de ce nouveau matériel au Tchad montre que l'histoire africaine des camélidés a une origine beaucoup plus ancienne. Parallèlement ces nouvelles données précisent l'histoire dans le temps et dans l'espace, du genre *Paracamelus*.

## CONCLUSION

Jusqu'à présent les restes de Camelidae découverts en Afrique étaient très fragmentaires et d'âge imprécis. Bien que peu abondant, le nouveau matériel tchadien est particulièrement intéressant. Ses caractères morphologiques et ses mensurations permettent de le rapporter à *Paracamelus gigas*. Ce taxon, mal documenté en Eurasie, n'avait jusque là pas été clairement reconnu en Afrique et le matériel tchadien représente donc la première occurrence établie de ce taxon sur le continent africain. Pour le moment, seules des nouvelles découvertes permettront de proposer des relations phylogénétiques claires entre les formes de *Paracamelus* et l'actuel genre *Camelus*.

*Remerciements.* – Ce programme de recherche a été possible grâce aux autorisations des autorités tchadiennes, Ministère de l'Enseignement Supérieur (Université de N'djaména, CNAR) et du côté français aux aides accordées par le Ministère des Affaires Étrangères (Commission des fouilles Paris et SCAC N'Djaména), le Ministère de l'Enseignement Supérieur de la Recherche et de la Technologie (CNRS, Université de Poitiers), la région Poitou-Charentes, le département de la Vienne, le groupe Elf, l'Association Philip Morris et l'Armée française (dispositif Epervier et MAM) pour l'appui logistique, aux différents membres et autres participants aux fouilles de la MPFT. Nous adressons vos vifs remerciements : à Ghislaine Florent pour la gestion administrative de la M.P.F.T ; à Jean-Renaud Boisserie et deux relecteurs anonymes pour la relecture et les remarques constructives de ce travail ; à Xavier Valentin, Guy Mouchelin et Jean-Claude Bertrand pour la partie technique ; à Sabine Riffaut et Véronique Belleflet pour les dessins et photos et à Fanoné Gongdibé, Ahounta Djimdoumbaye, Mahamat Adoum et Alain Beauvilain.

## Références

- ARAMBOURG C. (1979). – Vertébrés villafranchiens d'Afrique du Nord. (artiodactyles, carnivores, primates, reptiles, oiseaux). – Fondation Singer-Polignac, Paris, 141 pp.
- BAIGUSHEVA V.S. (1971). – Fossil theriofauna of the Liventzovka sand-pit. In : "Matériel po faunam Antropogena SSSR". Moscou (en Russe). – *Tr. Zool. Inst., Akad. Nauk*, **49**, 5-29
- BRUNET M., BEAUVILAIN A., COPPENS Y., HEINTZ E., MOUTAYE A.H.E. & PILBEAM D. (1995). – The first australopithecine 2.500 kilometers west of the rift Valley (Chad). – *Nature*, **378**, 273-275.
- BRUNET M., BEAUVILAIN A., GERAADS D., GUY F., KASSER M., MACKAYE H.T., McLATCHY L.M., MOUCHELIN G., SUDRE J. & VIGNAUD P. (1996). – Tchad : découverte d'une faune de mammifères du Pliocène inférieur. – *C.R. Acad. Sci.*, Paris, **326**, 153-158.
- BRUNET M., BEAUVILAIN A., GERAADS D., GUY F., KASSER M., MACKAYE H.T., McLATCHY L.M., MOUCHELIN G., SUDRE J. & VIGNAUD P. (1997). – Tchad : un nouveau site à hominidés Pliocène. – *C. R. Acad. Sci.*, Paris, **324**, 2, 341-345.
- BRUNET M. & M.P.F.T (2000). – Chad : discovery of a vertebrate fauna close to the Mio-Pliocene boundary. – *Journ. Vert. Pal.*, **20**, 1, 205-209.
- COIFFAIT-MARTIN B. (1991). – Contribution des rongeurs du Néogène d'Algérie à la biochronologie mammalienne d'Afrique du Nord. – Thèse de Doctorat, Université de Nancy, 1-387 (inédit).
- DURINGER P., BRUNET M., CAMBEFORT Y., LIKIUS A., MACKAYE H.T., SCHUSTER M. & VIGNAUD P. (2000). – First discovery of fossil dung beetle brood balls and nests in the Chadian Pliocene Australopithecine levels. – *Lethaia*, **33**, 277-284.
- FEIBEL C.S., BROWN F & MCDUGALL I. (1989). – Stratigraphical context of fossil hominids from the Omo Group deposits : northern Tur-

- kan Basin, Kenya and Ethiopia. – *Am. J. Phys. Anthrop.*, **78**, 623-632.
- FLYNN L.J. (1997). – Late Neogene mammalian events in north China. – In : J.P. AGUILAR, S. LEGENDRE & J. MICHAUX Eds., *Actes du Biochrom'97. – Mém. Trav. Inst. Montpellier*, **21**, 183-192.
- GAUTIER A. (1966). – *Camelus thomasi* from the northern Sudan and its bearing on the relationship *C. thomasi*-*C. bactrianus*. – *J. Paleontol.*, **40**, 6, 1368-1372.
- GENTRY A.W. & GENTRY A. (1969). – Fossil camels in Kenya and Tanzania. – *Nature*, **222**, 898.
- GENTRY A.W. (1978). – Tragulidae and Camelidae. In : V.J. MAGLIO & H.B.S. COOKE Eds., *Evolution of African Mammals*. – Harvard Univ. Press, Cambridge, 536-539.
- GERAADS D. (1989). – Vertébrés fossiles du Miocène supérieur du Djebel Krechem el Artsouma (Tunisie centrale). Comparaisons biostratigraphiques. – *Geobios*, **22**, 6, 777-801.
- GRATTARD J.L., HOWELL F.C. & COPPENS Y. (1976). – Remains of *Camelus* from the Shungura Formation, Lower Omo Valley. In : Y. COPPENS, F.C. HOWELL, G.L. ISSAC & R.E.F. LEAKEY Eds., *Early man and environment in the Lake Rudolf Basin*. – University of Chicago Press, 268-74.
- GRIGSON C. (1983). – A very large camel from the Upper Pleistocene of the Negev Desert. – *J. Archaeol. Sci.*, 311-316.
- HARRIS J.M. (1987). – Fossil Giraffidae and Camelidae from Laetoli. In : M.D. LEAKEY & J.M. HARRIS Eds., *Laetoli, a Pliocene site in northern Tanzania*. – Clarendon Press, Oxford, 357-77.
- HARRIS J.M. (1991). – Family Camelidae. In : J.M. HARRIS, Ed., *The fossil ungulates : geology, fossil Artiodactyls, and palaeoenvironments, Koobi Fora research project*. – Clarendon Press, Oxford, 3, 4, 86-92.
- HARRISON J.A. (1985). – Giant camels from the Cenozoic of North America. – *Smiths. Contrib. Paleobiology*, 1-29.
- HOWELL F.C., FICHTER L.S. & WOLFF R. (1969). – Fossil camels in the Omo Beds, southern Ethiopia. – *Nature*, **223**, 150-2.
- KHAYESSON J. (1954). – Tertiary Camels from the oriental hemisphere. – *Tr. Palaeontol. Inst. Akademiya Nauk SSSR, Moscou* (en Russe), **47**, 100-162.
- KHAYESSON J. (1968). – Camelidae. In : J. ORLOV & V. GROMOVA Eds., *Fundamentals of palaeontology 13*. Jerusalem Israel Program for Scientific Translations, 494-501.
- KOSTOPOULOS D.S. & SEN S. (1999). – Late Pliocene (Villafranchian) mammals from Sarikol Tepe, Ankara, Turkey. – *Mitt. Bayer. Staatsslg. Paläont. hist. Geol.*, **39**, 165-202.
- LEAKEY M.G., FEIBEL C.S., BERNOR R.L., HARRIS J.M., CERLING T.E., STEWART K.M., STORRS G.W., WALKER A., WERDELIN L. & WINKLER A.J. (1996). – Lothagam : a record of faunal change in the late Miocene of East Africa. – *Journ. Vert. Pal.*, **16**, 3, 556-570.
- LESBRE M.F.X. (1900). – Recherches anatomiques sur les camélidés. – *Arch. Mus. Hist. nat., Lyon*, **8**, 196 p.
- MADE J. van der & MORALES J. (1999). – Family Camelidae. In : G.E. RÖSSNER & K. HEISSIG Eds., *The Miocene land mammals of Europe*. – Verlag Dr. Friedrich Pfeil München, 221-224.
- MADE J. van der, MORALES J., SEN S. & ASLAN F. (2002). – The first camel from the Upper Miocene of Turkey and the dispersal of the camels into the Old World. – *C. R. Palevol*, **1**, 117-122.
- MCKENNA M.C. & BELL S.K. (1998). – Classification of mammals above the species level. – Columbia University Press, New York.
- MEIN P. (1990). – Updating of MN zones. In : E.H. LINDSAY, V. FAHLBUSCH & P. MEIN Eds., *European Neogene mammal chronology*. – NOTA ASI, New York & London (Plenum), series (A), **180**, 73-90.
- MORALES J., SORIA D. & AGUIRRE E. (1980). – Camelido finimioceno en Venta del Moro. Primera cita para Europa occidental. – *Estud. Geol.*, Madrid, **36**, 139-142.
- MORALES J. (1984). – Venta del Moro : su macrofauna de mamíferos, y biostratigrafía continental del Mioceno terminal Mediterraneo. – Editorial de la Universidad Complutense de Madrid, Tesis doctoral, 340 pp.
- PICKFORD M., MORALES J. & SORIA D. (1993). – First fossil camels from Europe. – *Nature*, **365**, 701.
- PICKFORD M., MORALES J. & SORIA D. (1995). – Fossil camels from the upper Miocene of Europe : Implications for biogeography and faunal change. – *Geobios*, **28**, 5, 641-650.
- POMEL A. (1893). – Caméliens et cervidés. – *Cart. Géol. Algér. Paléont. Monogr.*, 1-52.
- SCHLOSSER M. (1903). – Die fossilen Säugethiere Chinas nebst einer odontographie der recenten Antilopen. – *Abhandl. Math. Phys. Kl. K. Bayer. Akad. Wiss., München*, **22**, 1, 1-221.
- STEFANESCU G. (1910). – Le chameau fossile de Roumanie et l'ancêtre des chameaux dromadaires et chameau sauvage d'Afrique. – *Ann. Mus. Geol. Paleont. Bucuresti*, **4**, 46-70.
- STROMER E. (1902). – Wirbeltierreste aus dem mittlerem Pliozän des nortrontales und einige subfossile und rezenten Säugetierreste aus Agypten. – *Z. Dtsch. Geol. Ges.*, **54**, 108-115.
- TEILHARD DE CHARDIN P. & TRASSAFERT M. (1937). – The Pliocene Camelidae, Giraffidae and Cervidae of southeastern Shansi. – *Pal. Sin.*, n. s. **1**, 1-69.
- WEBB S.D. (1965). – The osteology of *Camelops*. – *Bull. Los Angeles Country Museum*, **1**, 1-54.
- ZDANSKY O. (1926). – *Paracamelus gigas* SCHLOSSER. – *Pal. Sin.*, **2**, 1-44.