

GIRAFES FOSSILES D'OUGANDA

Denis GERAADS *

* URA 49 du CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle, Musée de l'Homme, Place du Trocadéro, F-75116 PARIS
et Laboratoire de Paléontologie des Vertébrés et Paléontologie Humaine, Université Paris VI,
4 place Jussieu, F-75252 PARIS Cedex 05

ABRIDGED ENGLISH VERSION

About fifteen specimens referable to the family Giraffidae have been discovered by the Uganda Palaeontology Expedition (U.P.E.) in the Albertine Rift Valley. The main fossiliferous formations are the Mio-Pliocene Nkondo and middle Pliocene Warwire Formations. The giraffid material is scanty, but interesting because it provides evidence of a taxon different from *Giraffa* and *Sivatherium*.

DESCRIPTIONS

An upper premolar from Loc. NY 32 of the lower Oluka Formation has a strongly folded labial face with deep labial valleys. This morphology is probably primitive, and is found in upper Miocene giraffids. In the Plio-Pleistocene African *Sivatherium*, the labial wall is less folded. The difference is sufficient, in my opinion, to refrain from referring this tooth to *Sivatherium*, despite its large size, although it almost certainly belongs to the tribe Sivatheriini.

An incomplete astragalus from the upper Oluka Formation is generically unidentifiable.

A half lower left molar from the Nkondo Formation, slightly worn, has dimensions compatible with the Plio-Pleistocene species *Sivatherium maurusium* (Pomel) or with the earlier *S. hendeyi* Harris from Langebaanweg, mainly distinguished from the former by its less complex posterior horns, and less stout metapodials, but of similar dental size. A right upper molar can be distinguished by its strong brachyodonty from late Miocene European "Palaeotragines", such as *Palaeotragus rouenii*. It differs from the Recent Giraffe only by its reduced accessory spurs. The external wall is less folded than at Lothagam. It is better to leave it as gen. et sp. indet. Also from the Nkondo Formation are two proximal metacarpals, of large size, most probably from the same individual. Their length cannot be estimated, but they were clearly much longer than those of *Sivatherium*. The unciform facet is triangular, and the synovial fossa is widely open posteriorly. The capitato-trapezoid facet is rounded and antero-posteriorly elongated. These bones are very different from most giraffids, and they certainly cannot be referred to *Giraffa*. The proximal metacarpal of some sivatherines, on the contrary, is less broadened, and they may tentatively be attributed to Sivatheriini gen. et sp. indet. A badly preserved scaphoid and a fragment of a large upper molar are perhaps of the same taxon. From the Warwire Formation are known a metapodial trochlea and a right capitato-trapezoid. The latter is very narrow, and the lunar facet steep and narrow. These features distinguish *Sivatherium* from *Giraffa* and except for its larger size, this bone fits rather well the metacarpals from the Nkondo Formation. An incomplete upper molar from the Warwire Formation differs from the tooth of the Nkondo Formation by its smaller size and less globular shape. Its proportions and moderate brachyodonty show that it is not a dP⁴. It must have come from a small species, perhaps *Giraffa stillei*. Also from the Warwire Formation are an upper molar, probably M¹, which is certainly sivatherine, and two phalanges. A right astragalus from the Hohwa Beds is of the appropriate size for a large Bovine, but it also fits a series of astragali from Omo which must belong, on the basis of their morphology, to a medium-size species of *Giraffa*, probably *G. stillei*.

DISCUSSION

A large sivathere, presumably close to *Sivatherium*, is present in both the Nkondo and Warwire Formations; in the latter at least, it may be *S. hendeyi*. In earlier deposits, generic identification is doubtful, since another taxon occurs in the Oluka Formation. On the whole, the giraffid record of the Mio-Pliocene of Africa is still very poor. Identification of the other species in the same Ugandan formations is still more difficult. The occurrence of *Giraffa* is likely, but conclusive evidence is still wanted. Five species of the genus *Giraffa*, distinguished by their size and morphology, have been named from the late Cenozoic of Africa, but their taxonomy is not quite clear. The incomplete upper molar from the Warwire Formation is decidedly too small to belong to *G. jumae*; it could be referred to *G. stillei* but, compared with the molar from the Nkondo Formation, it has a less globular appearance, perhaps more prominent styles, and no internal pillar, all characters reminiscent of *Okapia*. However, such a formal determination would certainly be strongly influenced by its geographic provenance and by the environment of the locality.

It is difficult to relate the fossils collected by the U.P.E. to those mentioned by Cooke and Coryndon. A horn from Kaiso Village was assigned to *Okapia* but Harris referred it to *Giraffa*. A P₃ from Nyaweiga, Kaiso, is said to be similar to a P₃ of *O. stillei* figured by Dietrich which is in fact a specimen of *Sivatherium*. If this tooth is indeed as primitive as that of *Sivatherium*, it might be a true *Okapia*. The rarity of giraffids in the Ugandan localities contrasts with their relative abundance in other African sites of comparable age. Presumably, the two main groups documented in Africa at that time were ill-adapted to the Ugandan environments: *Giraffa* is well-known to be a high-level browser, especially feeding on acacia, and *Sivatherium* is most likely to have been a grazer.

I. INTRODUCTION

Une quinzaine de spécimens attribuables à la famille des Giraffidae ont été récoltés par l'Uganda Palaeontology Expedition (U.P.E.) dans le Miocène terminal et le Pliocène d'Ouganda (Pickford *et al.*, 1990, 1991, 1993). Les principales formations fossilifères sont, pour le Miocène terminal, les Formations de Nkondo et d'Oluka et, pour le Pliocène moyen, la Formation de Warwire.

Le matériel de Giraffidae est pauvre, mais intéressant car il contient un taxon différent de *Giraffa* et *Sivatherium*.

II. DESCRIPTIONS

1. MATÉRIEL DE LA PARTIE INFÉRIEURE DE LA FORMATION D'OLUKA

NY 128'87 est une prémolaire supérieure, probablement une P³, provenant de la localité NY 32. Le schéma de la vallée interne n'est pas clair, mais la muraille externe est bien conservée. La face labiale est fortement plissée, avec des vallées profondes entre le pilier et les styles. On trouve cette morphologie probablement primitive chez les genres *Palaeotragus/Samotherium*, *Giraffa*, mais aussi chez le Sivathère du Miocène supérieur, *Helladotherium* et, en Afrique, à Bou Hanifia (Arambourg, 1959, pl. 18, fig. 1). Au contraire, chez le *Sivatherium* africain du Plio-Pléistocène, la muraille labiale est moins plissée, les styles et le pilier médian moins proéminents et moins aigus. La différence n'est pas considérable, mais suffisante, à mon avis, pour ne pas attribuer ce spécimen au genre *Sivatherium*, malgré sa grande taille, qui rend son appartenance aux Sivatheriini quasi-certaine.

NY 37'92 est une première phalange incomplète.

2. MATÉRIEL DE LA PARTIE SUPÉRIEURE DE LA FORMATION D'OLUKA

NY 30'87 provenant de la localité NY 22 est un astragale complet (hauteur médiane = 83 mm), non identifiable au niveau du genre.

3. MATÉRIEL DE LA FORMATION DE NKONDO

NK 1160'89 de la localité NK 4 est une demi-molaire inférieure gauche (Pl. I : fig. 6), légèrement usée, dont les dimensions sont : largeur = 33,5 mm ; hauteur au niveau de l'entoconide = 41+mm. Ces dimensions sont compatibles avec celles de l'espèce plio-pléistocène, *Sivatherium maurusium* (Pomel) ou celles de *S. hendeyi* Harris de Langebaanweg, qui se distingue principalement de la précédente par ses cornes postérieures moins complexes et ses métapodes moins robustes, mais qui est de taille similaire (Harris, 1976a).

NK 82'89 de la localité NK 78 de la Formation de Nkondo est une molaire supérieure droite, M¹ ou M², moyennement usée (Pl. I : fig. 2). Ses dimensions sont : longueur = 29 mm ; largeur = 30,3 mm. Sa forte brachyodontie est le principal caractère permettant de la distinguer des "Palaeotragines" européens du Miocène supérieur, tel *Palaeotragus rouenii*. Cette molaire diffère de celle des girafes récentes par ses crochets accessoires réduits. La muraille externe est

moins plissée que sur la dent de Lothagam que Churcher (1979) a rapportée à *Palaeotragus germaini* Arambourg, 1959, espèce définie dans le Vallésien d'Algérie. Il est préférable de laisser cette dent indéterminée.

NK 2506'89 de la localité NK 60 de la Formation de Nkondo sont deux extrémités proximales de métacarpiens (droit et gauche) (Pl. I : fig. 1), appartenant très probablement au même individu. Leurs dimensions sont les suivantes :

- diamètre proximal transverse (articulaire) = 100 mm
- diamètre proximal transverse (maximal) = 105 mm
- diamètre proximal antéro-postérieur (maximal) = 71 mm

Leur longueur totale ne peut pas être estimée, mais ils sont très nettement beaucoup plus longs que ceux de *Sivatherium*. La facette unciforme est plus triangulaire que chez *G. camelopardalis* et la fosse synoviale s'ouvre largement postérieurement. La facette capitato-trapézoïdienne est assez arrondie, étroite, et allongée antéro-postérieurement. Ces métapodes sont donc très différents non seulement de ceux de *G. camelopardalis*, mais aussi de ceux de son proche parent *Bohlinia attica* du Miocène supérieur (et en fait, de la plupart des giraffidés), et ne peuvent certainement pas être attribués au genre *Giraffa*. Par contre, l'extrémité proximale des métacarpiens de certains Sivathérinés est moins comprimée antéro-postérieurement. C'est le cas, notamment, de *Decennatherium pachecoi* du Vallésien d'Espagne (Morales & Soria, 1981) et aussi de *Sivatherium* (Harris, 1981). On peut donc provisoirement les attribuer à *Sivatheriini* gen. et sp. indét.

NK 116'89 de la localité NK 27, un scaphoïde mal conservé, pourrait être rapproché du même taxon.

NK 2713'89 de la localité NK 72 est la région centrale d'une molaire supérieure gauche de grande taille, moyennement usée (Pl. I : fig. 4).

4. MATÉRIEL DE LA FORMATION WARWIRE

NK 996'89 de la localité NK 32 est une trochlée de métapode.

NK 995'89 de la localité NK 32 est un capitato-trapézoïde de grande taille (diamètre antéro-postérieur maximal = 85 mm ; largeur transversale maximale = 70 mm). Toutefois, l'os est très étroit et la facette lunaire abrupte et étroite. Ces deux caractères distinguent *Sivatherium* de *Giraffa* (Harris, 1987, 1991) ; l'os est légèrement plus grand, mais par ailleurs identique à son homologue d'Anabo Koma, site où seul *Sivatherium* est connu (de Bonis *et al.*, 1988). A part sa taille plus grande, cet os s'accorde assez bien avec les métacarpiens de la Formation de Nkondo.

NK 1397'89 de la localité 118 est une molaire supérieure droite incomplète, qui diffère de la dent de la Formation de Nkondo principalement par sa taille plus petite et sa forme moins globuleuse (Pl. I : fig. 3). Ses proportions (longueur = \pm 25,5 mm ; largeur = 25 mm) et sa brachyodontie modérée montrent qu'il ne s'agit pas d'une dP⁴. Même si c'était une M¹ plutôt qu'une M², elle devait appartenir à une espèce de petite taille, peut-être *Giraffa stillei*.

NK 656'86 provenant de la localité NK 69 est une molaire supérieure gauche très usée (Pl. I : fig. 5). Sa largeur de 44,5 mm suggère qu'il s'agit d'une M¹. Elle appartient certainement à un sivatheriiné.

NK 693'88 de la localité NK 109 est une première phalange (longueur = 112 mm ; largeur articulaire proximale = 45 mm).

NK 1192'89 de la localité NK 129 est une troisième phalange incomplète (postérieure ?). La principale différence par rapport aux girafes récentes est la plus petite taille du foramen nourricier externe.

5. MATÉRIEL DES COUCHES DE HOHWA

HO 1'90 provenant de la localité HO 11 est un astragale droit dont les dimensions sont celles d'un grand boviné, mais qui est aussi semblable en taille à une série d'astragales de l'Omo (collections Arambourg) qui appartiendraient, en raison de l'obliquité de la trochlée proximale, à lèvres fortement inégales, à une *Giraffa* de taille moyenne, probablement *G. stillei* Dietrich (= *G. gracilis* Arambourg, selon Harris). Ses dimensions sont : épaisseur maximale antéro-postérieure (interne) = 57,5 mm ; hauteur interne = 82 mm.

III. DISCUSSION

Un Sivathère de grande taille, probablement proche de *Sivatherium*, est donc sans aucun doute présent dans les Formations de Nkondo et de Warwire. L'identification au niveau de l'espèce est impossible, en raison de l'état fragmentaire du matériel ; mais, au moins dans la Formation de Warwire, il pourrait s'agir de *S. hendeyi*. Dans les dépôts plus anciens, l'identification au niveau du genre est douteuse, un autre taxon existant dans la Formation d'Oluka. Un siva-thériiné a aussi été signalé dans le Miocène terminal? de Douaria en Tunisie (Roman & Solignac, 1934; Geraads, 1985). Dans le Middle Awash, le genre est connu dès le Pliocène inférieur de la Formation de Sagantole. Les mentions dans le Membre de Asa de la Formation plus ancienne de Adu-Asa (Kalb *et al.*, 1982), à partir de mes identifications de fragments de métapodes réalisées en 1976, sont plus discutables. Les données concernant les Giraffidae du Mio-Pliocène d'Afrique sont donc encore très pauvres.

L'identification des autres espèces de Giraffidae des mêmes Formations ougandaises est plus difficile. Il semblerait que le genre *Giraffa* soit présent, mais il est encore trop tôt pour pouvoir conclure. Cinq espèces appartenant au genre *Giraffa* ont été nommées dans le Cénozoïque terminal africain, mais leur taxonomie est loin d'être claire. *G. camelopardalis*, – l'espèce actuelle – n'a pas été reconnue avec certitude dans le Plio-Pléistocène. Les autres espèces peuvent être identifiées sur la base de la morphologie des ossicônes (Harris, 1976b) et de la taille. *G. jumae* Leakey, presque aussi grande que la girafe actuelle, a été d'abord décrite dans le Pléistocène moyen? de Rawe au Kenya, et existe peut-être aussi à Langebaanweg (Harris, 1976a). Les autres espèces, *G. pygmaea* Harris, 1976, *G. gracilis* Arambourg, 1947 et *G. stillei* (Dietrich, 1942) ont toutes été réunies dans *G. stillei* par Harris (1987), mais le même auteur a ensuite (1991) reconnu la co-existence de deux espèces à Koobi Fora, Olduvai et peut-être à l'Omo. La molaire incomplète NK 1397'89 est beaucoup trop petite pour appartenir à *G. jumae*. A partir des comparaisons faites avec les spécimens de sites à peu près contemporains comme Hadar, Laetoli ou Omo, elle pourrait être attribuée à *G. stillei* mais, comparée à la molaire de la localité NK 78, elle présente toute une série de caractères différents : apparence moins globuleuse, styles peut-être plus proéminents, absence de colonnette, traits qui rappellent le genre *Okapia*. Toutefois, une détermination formelle serait certainement fortement influencée par la provenance géographique et le milieu local.

IV. CONCLUSIONS

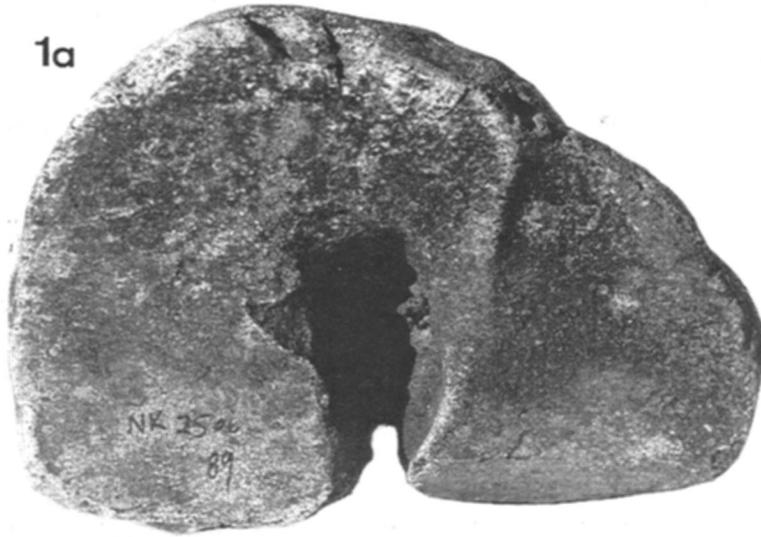
La distribution des diverses espèces dans les Formations ougandaises est la suivante :

Formations	Oluka inf.	Oluka sup.	Nkondo	Warwire	Hohwa
Sivatheriini	+		+	+	
Gen. sp. indet.		+	+	+	
<i>Giraffa</i> cf. <i>stillei</i>					+

Il est difficile de relier les fossiles récoltés par l'U.P.E. à ceux signalés par Cooke et Coryndon (1970). Ils ont décrit sous le nom de *Okapia* cf. *stillei* une corne provenant de "Kaiso Village", supposée être un ossicône de cette espèce, mais que Harris (1976b) a attribué à *Giraffa*. Une P₃ provenant de Nyaweiga, Kaiso, de la taille de *G. stillei*, serait semblable à la P₃ de cette espèce figurée par Dietrich (1942 : pl. 21, fig. 174), mais cette dernière est en fait un *Sivatherium*. Si cette dent est vraiment aussi primitive que celle de *Sivatherium*, il pourrait effectivement s'agir d'un *Okapia*. Deux os provenant de "Nyabrogo" (*sic*) et attribués à *Giraffa* sans aucune description ne peuvent être discutés.

La rareté des Giraffidae dans les localités ougandaises contraste avec leur relative abondance dans d'autres sites africains d'âge comparable, tels que Langebaanweg ou Laetoli. Les deux principaux groupes documentés en Afrique à cette époque étaient peut-être mal adaptés aux milieux ougandais. *Giraffa* est un brouteur de feuilles hautes, spécialement d'acacia, et *Sivatherium* serait plus probablement un brouteur d'herbe (Geraads, 1985).

1a



1b

