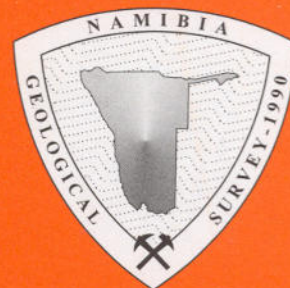


**GEOLOGICAL SURVEY OF NAMIBIA**  
**MINISTRY OF MINES AND ENERGY**

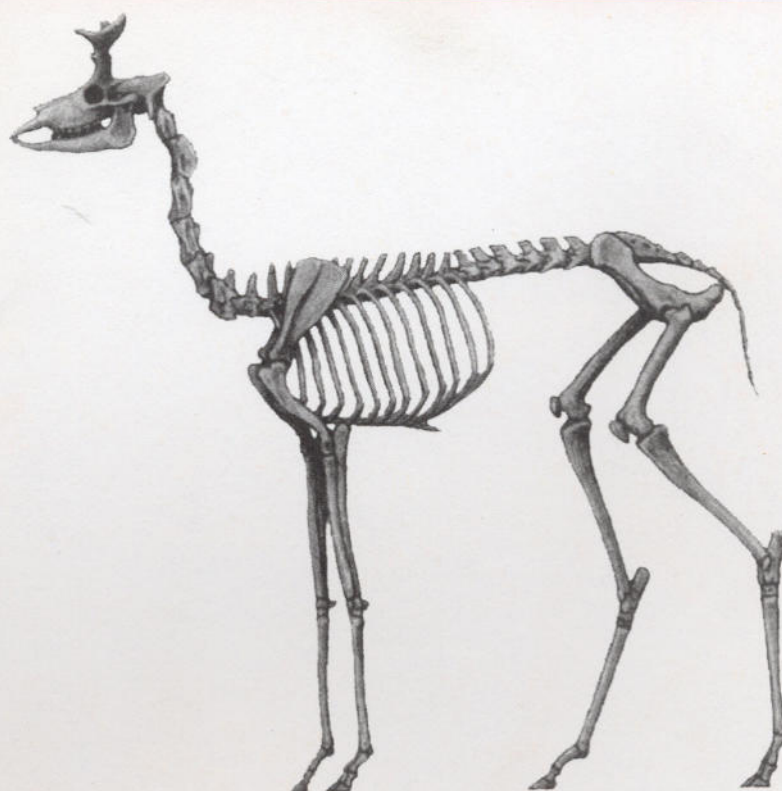


**GEOLOGY AND PALAEOBIOLOGY OF THE CENTRAL AND  
SOUTHERN NAMIB**

**VOLUME 2:  
PALAEOONTOLOGY OF THE ORANGE RIVER VALLEY,  
NAMIBIA**

by

**Martin Pickford and Brigitte Senut**



*Orangemeryx hendeyi*

**MEMOIR 19**  
**2003**

**MINISTRY OF MINES AND ENERGY  
GEOLOGICAL SURVEY OF NAMIBIA**

Director : Dr G I C Schneider

**MEMOIR 19**

**GEOLOGY AND PALAEOBIOLOGY OF THE CENTRAL AND  
SOUTHERN NAMIBIA**

**VOLUME 2:  
PALAEOBIOLOGY OF THE ORANGE RIVER VALLEY,  
NAMIBIA**

by

Dr Martin Pickford<sup>(1)</sup> & Dr Brigitte Senut<sup>(2)</sup>

<sup>(1)</sup>Chaire de Paléanthropologie et de Préhistoire, Collège de France, and Laboratoire de Paléontologie,  
UMR 8569 du CNRS, 8, rue Buffon, F-75005 Paris, France

<sup>(2)</sup>Département Histoire de la Terre du Muséum national d'Histoire naturelle et UMR 8569 CNRS,  
8, rue Buffon 75005, Paris.

Typesetting and layout : Estelle Grobler and David Richards

Obtainable from the Geological Survey of Namibia  
Private Bag 13297, Windhoek, Namibia

ISSN 1018-4325  
ISBN 0-86976-609-0

*Copyright reserved*

**2003**

# Miocene Palaeobiology of the Orange River Valley, Namibia

<sup>1</sup>Martin Pickford and <sup>2</sup>Brigitte Senut

<sup>1</sup>Chaire de Paléoanthropologie et de Préhistoire du Collège de France, GDR 983 et UMR 8569 du CNRS, 8, rue Buffon, 75005 Paris  
e-mail: pickford@mnhnfr

<sup>2</sup>Département Histoire de la Terre du Muséum National d'Histoire Naturelle, GDR 983 et UMR 8569 du CNRS, 8, rue Buffon, 75005 Paris  
e-mail: bsenut@mnhnfr

The terrace deposits of the lower reaches of the Orange River on the Namibian bank are richly fossiliferous at two localities, Auchas - of Early Miocene age - and Arrisdraft - basal Middle Miocene age. This monograph is the result of 10 years of fieldwork, laboratory preparation and study of all the fossil groups encountered, starting with plants and ending with mammals, with lower vertebrates in between. The geological context of the deposits has been provided in a previous memoir of the Geological Survey of Namibia (Pickford & Senut, 2000). This paper provides additional geological and palaeobiogeographical background for understanding the context of the fossils described in this monograph.

## Introduction

This volume assembles the research of numerous scientists who have examined Miocene fossils from the lower reaches of the Orange River Valley. The focus of the monograph is on the Namibian sites at Auchas and Arrisdraft, but it should be noted that similar deposits occur on the South African side of the river (at Baken, for instance), but they have not been subjected to the same intensity of palaeontological research.

## Geological context of the Orange River faunas

The terrace deposits at Auchas and Arrisdraft were described in detail by Pickford & Senut (2000) who not only placed the fossiliferous deposits within their local context, but also located them within their regional and global contexts (Fig. 1-3). For example, the relationship between eustatic changes in sea level and the formation and erosion of terrace deposits in the Orange River valley is clear. Sea levels higher than present led to marine transgression up the Orange River megavalley, as shown by the presence of brackish water serpulid shells at Arrisdraft, some 35 km upstream from the present day mouth of the river, and 41-42 metres above present day sea level. Because of the cause and effect relationship between changing sea level and fluvial history, it has been possible to make correlations between the Orange River terrace deposits and raised beach deposits along the littoral strip of Namaqualand and Namibia (Fig. 4).

Fossils at Auchas pit AM 02, occur on the inner bank of a loop of the proto-Orange River (Fig. 2) where point bar deposits consisting of silts, sands and conglomerates accumulated. Reddened silts in the sequence contain abundant petrified tree trunks as well as proboscidean skulls, chelonian carapaces and a few smaller bones and teeth. At pit AMSE, about a kilometre downstream from AM 02, a few fossils were found in a channel cut alongside the main one on the outer side of the loop, presumably as the river shifted laterally. These fossils are somewhat younger than those at AM 02.

At Arrisdraft (Fig. 3, 5), the fossils occur in a 14 metre wide lateral channel of the proto-Orange River, the main valley of which is 100 metres to the west. This channel probably contained flowing water only during periods of flood - at other times it was a quiet, narrow, elongated pool about 1-2 metres deep. As a result, the sedimentary succession in the channel is dominated by cut-and-fill structures, with rapid lateral and vertical changes in lithology. Fossils occur in all lithologies,

## Version Française Abrégée

### Introduction

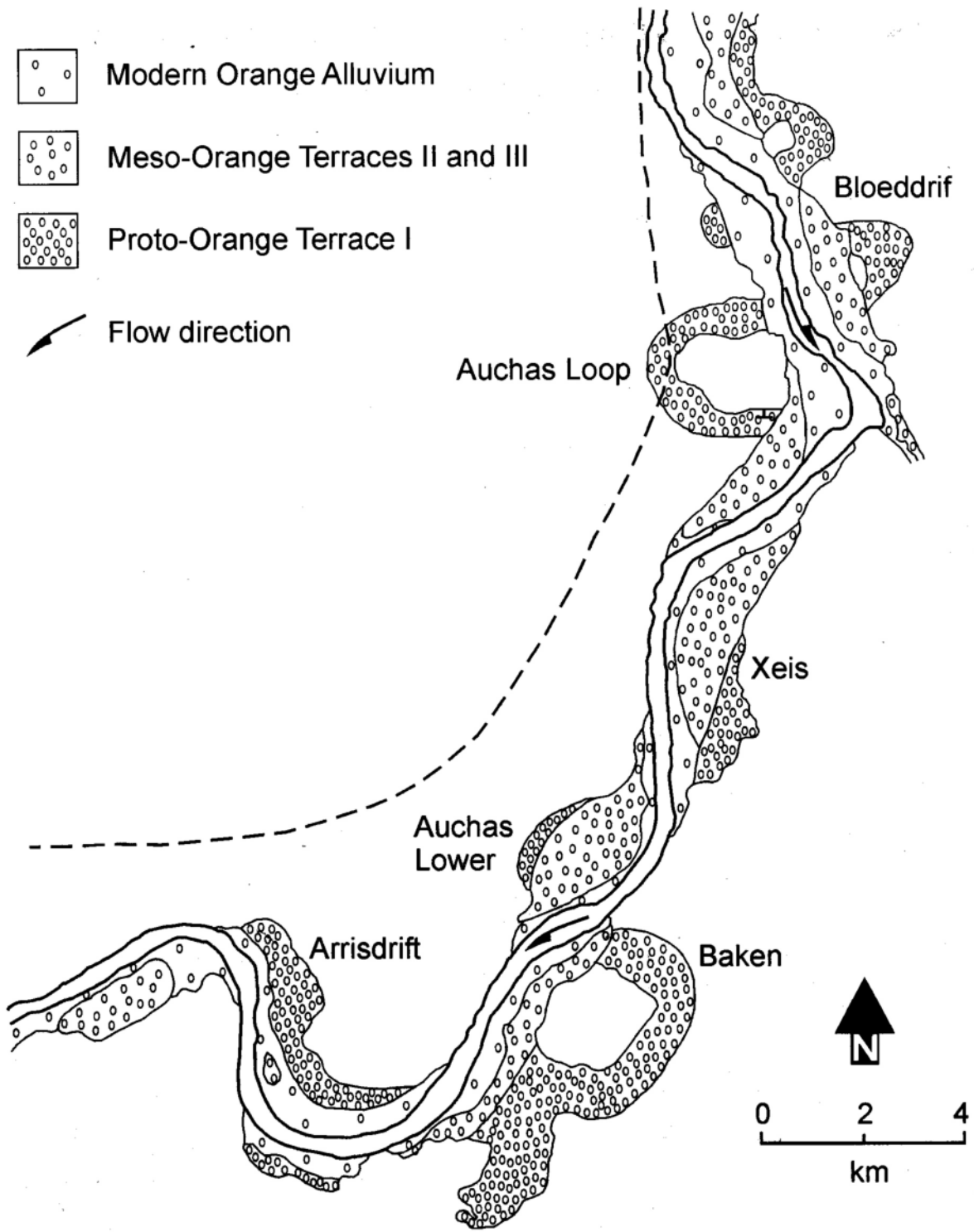
Ce volume rassemble les travaux des nombreux scientifiques qui ont étudié les faunes du Miocène inférieur de la vallée de l'Oranje. Cette monographie est focalisée sur les sites namibiens d'Auchas et d'Arrisdraft, mais il faut signaler que des dépôts similaires sont connus sur la rive sud-africaine de la rivière (it Baken, par exemple). Toutefois, ces derniers n'ont pas donné lieu à des recherches intensives paléontologiques.

### Contexte géologique des faunes de la rivière Oranje

Les dépôts de terrasse d'Auchas et d'Arrisdraft ont été décrits en détail par Pickford & Senut (2000) qui n'ont pas seulement placé les dépôts fossilifères dans leur contexte local, mais qui les ont aussi resitués dans des cadres régional et global (Fig. 1-3). Ainsi, les relations entre les changements eustatiques du niveau marin, la formation et l'érosion des dépôts de terrasse de la rivière Oranje sont plus claires. Des niveaux marins plus élevés qu'aujourd'hui ont conduit à une transgression marine vers l'amont de la méga-vallée de l'Oranje. Ceci est attesté par la présence de serpulidés, vers d'eaux saumâtres, à Arrisdraft, situé à 35 kms en amont de l'embouchure de la rivière et à 41-42 mètres d'altitude au-dessus du niveau de la mer actuel. En raison des relations de cause à effet entre les variations du niveau marin et l'histoire de la rivière, des corrélations ont pu être établies entre les dépôts de terrasse de la rivière Oranje et les dépôts de plages surélevées le long de la bande côtière du Namaqualand et de Namibie (Fig. 4).

On trouve les fossiles du sondage AM 02 à Auchas sur la rive interne d'un méandre de la Proto-Oranje (Fig. 2) où se sont accumulés des silts, des sables et des conglomérats. Les silts rouges de la séquence renferment d'abondants troncs d'arbre pétrifiés, des crânes de proboscidiens, des carapaces de tortues et de plus rares os et dents de petite taille. Au sondage AMSE, à un kilomètre environ en aval de AM 02, quelques fossiles ont été trouvés dans un chenal entaillé parallèlement au chenal principal sur le bord externe du méandre, correspondant probablement à un déplacement latéral de la rivière. Ces fossiles sont un peu plus jeunes que ceux de AM 02.

À Arrisdraft (Fig. 3, 5), on rencontre les fossiles dans un chenal latéral de la Proto-Oranje, large de 14 mètres. La vallée principale était alors située à 100 mètres plus à l'ouest. Ce chenal ne contenait probablement de l'eau courante que pendant les périodes de crues - aux autres moments, ce n'était qu'une



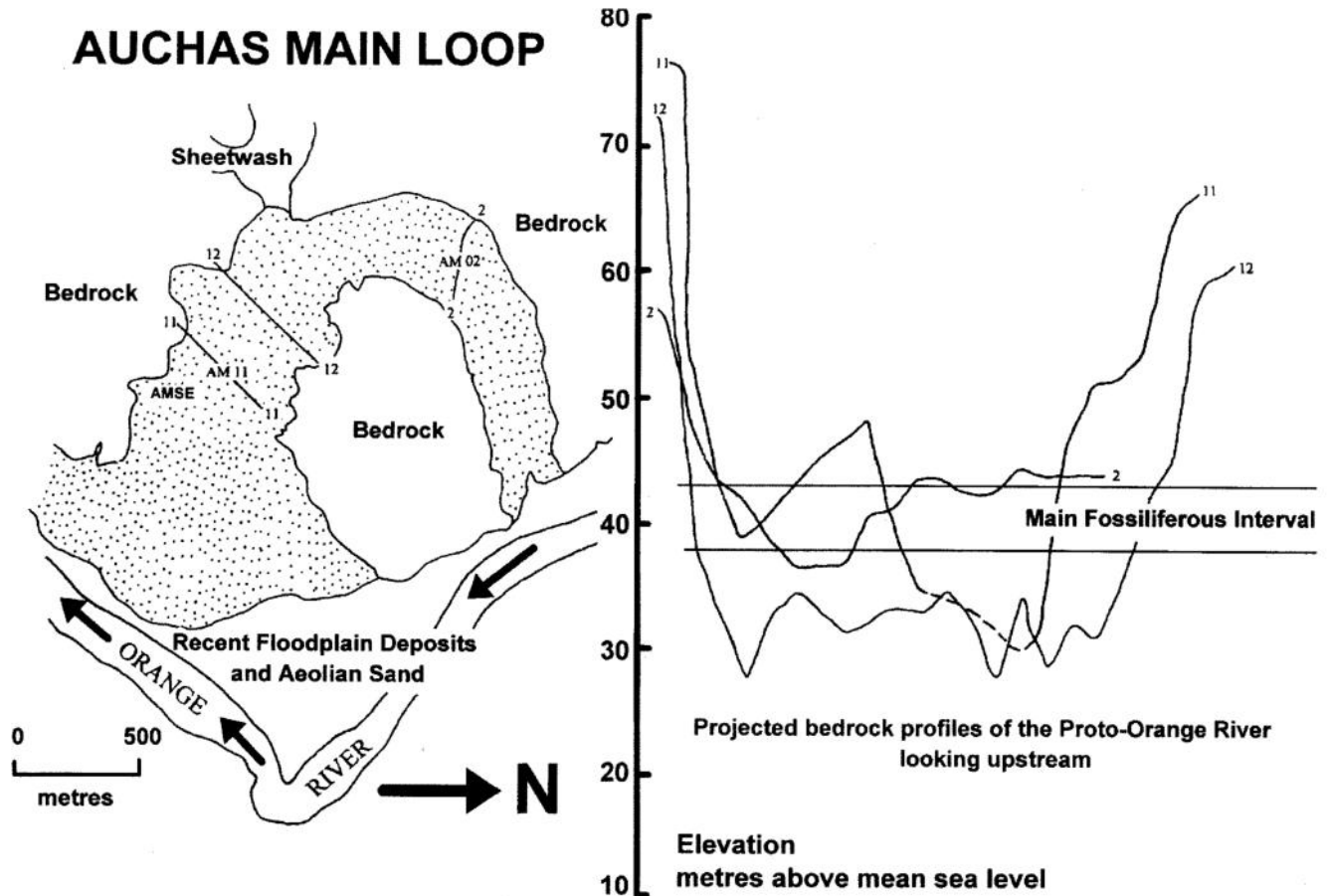
**Figure 1:** Terrace deposits of the Lower Orange River Valley. Dense dots represent proto-Orange terraces, scattered dots = meso-Orange terraces.

from clay to conglomerates, and some even cross from one lithology into another.

**Eustacy**

The present day Orange River occupies an underfit valley within a much larger valley, the Orange Megavalley. The lower reaches of the Orange River have been confined to this megavalley since the Oligocene period. The Auchas and Arrisdrift terrace deposits accumulated as a result of rises in sea level,

mare étroite, allongée, calme, de 1 à 2 mètres de profondeur seulement. C'est pourquoi, dans le chenal, la succession sédimentaire est dominée par des intercalations de structures avec des changements de lithologie rapides verticalement et latéralement. Les fossiles sont présents dans tous les milieux lithologiques, de l'argile au conglomérat, et certains os traversent même plusieurs types de lithologie.



**Figure 2:** Map and bedrock profiles of the Auchas main loop, showing the fossiliferous interval. Fossils have been collected at AM 02, AM 11 and AMSE.

which led to the backfilling of the lower reaches of the proto-Orange River Valley. The transient bedload of the river, which would normally have been flushed out into the ocean, stopped moving due to slackened power of the river waters. The valley became clogged with its own alluvium which had sufficient time to become partly to completely indurated. Subsequently, sea level dropped and the river once more started flowing with increased energy, thereby cutting itself a new valley into its own alluvium and flushing the debris out to sea once again. But in cutting its new valley the river followed a different course from its previous one, even though it was still confined to the same megavalley, thereby leaving many patches of sediment out of reach of fluvial erosion.

Along the coasts of Namaqualand and Namibia there are several raised beach deposits at 90 metres, 50 metres, 30 metres and 10-2 metres above present day sea level. There is a one-to-one relationship between these beach deposits and the terrace deposits in the Orange River Valley (Fig. 4) (Pickford & Senut, 2000).

The cycle of sea level rise and fall was re-enacted several times during the Cainozoic (Woodburn & Swisher, 1995). Comparison of these cycles with sea level curves elsewhere in the world indicate that the overall control was global in scale (i.e. eustasy) (Fig. 6-7) rather than being due to regional epeirogenic movements or to more localised tectonic events (Pickford, 1998) although these latter processes may have played a role in changing the altitude of some of the deposits. As such, the record of raised littoral and fluvial deposits in Southwestern Africa permits intercontinental correlations to be

### Eustasie

La rivière Oranje actuelle occupe une toute petite partie d'une vallée beaucoup plus grande, la mégavallée de l'Oranje. Sa partie située en aval est restée confinée à cette dernière depuis l'Oligocène. Les dépôts de terrasse d'Auchas et Arrisdriest se sont accumulés en relation avec les élévations du niveau de la mer, qui ont engendré le remplissage des parties inférieures de la vallée de la Proto-Oranje. Les sédiments qui auraient normalement dû se déverser dans l'océan, se sont déposés en raison de l'affaiblissement du débit des eaux de la rivière. La vallée s'est bloquée par ses propres alluvions qui ont eu le temps suffisant pour s'indurer partiellement où totalement. Puis, le niveau de la mer a baissé et la rivière a recommencé à couler avec une énergie plus forte, s'entaillant une nouvelle vallée dans ses propres alluvions et rejetant de nouveau ses débris dans la mer. Mais, au cours de ce creusement, la nouvelle vallée a suivi un nouveau tracé, même s'il était encore confiné à la même mégavallée, laissant ainsi de nombreux témoins de sédiments qui n'étaient plus atteints par l'érosion fluviale.

Le long des côtes du Namaqualand et de Namibie, on trouve plusieurs plages surélevées, situées à 90 mètres, 50 mètres, 30 mètres et 10-2 mètres au-dessus du niveau de mer actuel. Il y a une relation directe entre ces plages et les dépôts de terrasse de la vallée de L'Oranje (Fig. 4) (Pickford & Senut, 2000).

Le cycle des fluctuations des niveaux marins s'est répété à plusieurs reprises au cours du Cénozoïque (Woodburn &

made. Among the more interesting successions for correlations are the fluvio-marine deposits of the Tagus River, Portugal (Telles Antunes, 1984, 1993), the “faluns” of western France (Aquitaine and other basins) of an epicontinental nature (Fig. 6) (Ginsburg, 1990, 2000; Margerel & Cousin, 1989), Mediterranean and Paratethys Basins (Fig. 7) (Rögl & Steininger, 1983) and the shallow marine deposits of Western Australia (Quilty, 1977).

The erosion-deposition history of the lower Orange River Valley has thus been dominated by its relation to sea level since at least the Oligocene, with epeirogenesis and local tectonics playing a relatively minor role.

### Previous faunal studies

The Arrisdrift and Auchas faunas have been the subject of several previous papers, but much of interest remains to be garnered from the collections. The pioneering studies of Corvinus (1978), Corvinus & Hendey (1978; Anon, 1976), Hendey (1978, 1984) and Harris (1977) are remarkable considering that, in general, the Middle Miocene faunas of

Africa were poorly understood at the time of their work. From 1978 to 1992 there was a gap in field work due mainly to security considerations in the Namib coastal strip. By the beginning of the 1990s, CDM (Consolidated Diamond Mines) geologists decided that further palaeontological study was needed to throw additional light on the ages of the Orange River terrace deposits and the Namib Aeolianites. Since 1993, field work has been carried out on an annual basis, with papers describing faunal elements appearing regularly (Dau-

Swisher, 1995). La comparaison de ces cycles avec les courbes de niveaux marins obtenues pour d'autres régions du monde montrent que les fluctuations ont eut lieu à l'échelle mondiale (i.e. eustasie) (Fig. 6-7) et ne résultent pas de mouvements épigéniques locaux où d'événements tectoniques plus localisés (Pickford, 1988), bien que ces derniers aient pu jouer un rôle dans les variations d'altitude de certains de ces dépôts. Ainsi, les données sur les plages fossiles et les dépôts fluviaux de l'Afrique du Sud-Ouest permettent d'établir des corrélations intercontinentales dont les plus intéressantes ont été obtenues avec les dépôts fluvio-lacustres du Tage au Portugal (Telles Antunes 1984, 1993), les faluns de l'Ouest de la France (Aquitaine) et d'autres bassins de nature épicontinentale (Fig. 6) (Ginsburg 1990, 2000; Margerel & Cousin 1989), les bassins de la Méditerranée et de la Paratéthys (Fig. 7) (Rögl & Steininger 1983) et les dépôts marins peu profonds de l'Ouest de l'Australie (Quilty, 1977).

L'histoire de l'érosion et de la sédimentation de la basse vallée de l'Oranje a donc été dominée par les variations du niveau marin depuis l'Oligocène; l'épigénèse et la tectonique locale jouant un rôle relativement mineur.

### Études fauniques antérieures

Les faunes d'Auchas et d'Arrisdrift ont fait l'objet de plusieurs papiers, mais beaucoup reste à tirer des collections. Les études pionnières de Corvinus (1978), Corvinus & Hendey (1978; Anon. 1976), Hendey (1978, 1984) et Harris (1977) sont remarquables car, à l'époque où elles ont été réalisées, peu de choses étaient connues en général sur les faunes du Mi-

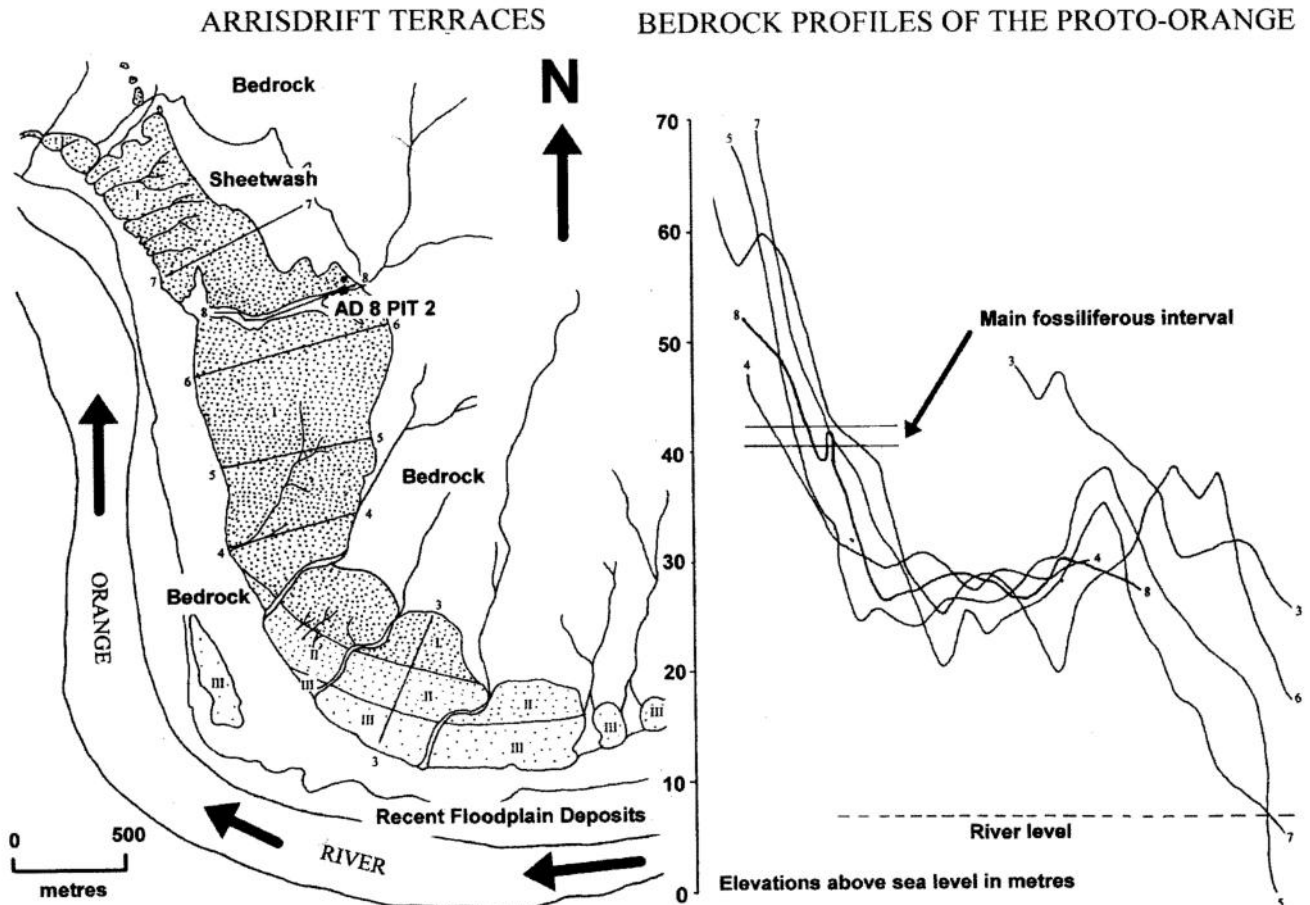
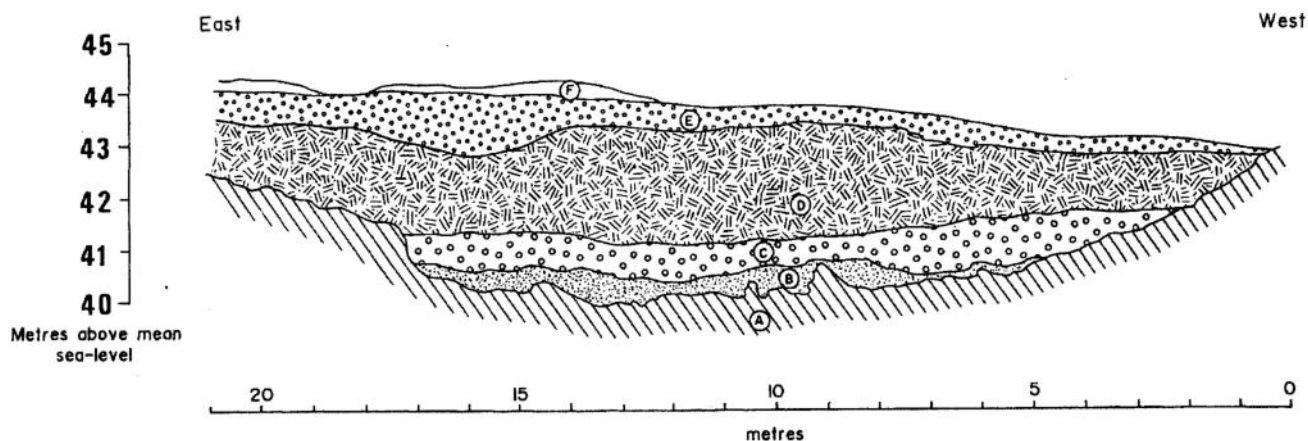


Figure 3: Map and bedrock profiles of the Arrisdrift area, showing the fossiliferous lateral channel.

| AGE<br>Ma | ORANGE RIVER TERRACES   | RAISED BEACHES OF SOUTHWESTERN AFRICA | AGE<br>Ma |
|-----------|-------------------------|---------------------------------------|-----------|
| 0         |                         | Sub-10 metre package                  | 0         |
| 1         |                         |                                       | 1         |
| 2         |                         |                                       | 2         |
| 3         | Meso-Orange Terrace III | 30 metre package                      | 3         |
| 4         |                         |                                       | 4         |
| 5         |                         |                                       | 5         |
| 6         | Meso-Orange Terrace II  | 50 metre package                      | 6         |
| 7         |                         |                                       | 7         |
| 8         |                         |                                       | 8         |
| 9         |                         |                                       | 9         |
| 10        |                         |                                       | 10        |
| 11        |                         | Sub-50 metre gravels                  | 11        |
| 12        |                         |                                       | 12        |
| 13        |                         |                                       | 13        |
| 14        |                         |                                       | 14        |
| 15        |                         |                                       | 15        |
| 16        |                         |                                       | 16        |
| 17        |                         |                                       | 17        |
| 18        | Proto-Orange Terrace I  | 90 metre package                      | 18        |
| 19        |                         |                                       | 19        |
| 20        | Northern Sperrgebiet    |                                       | 20        |
| 21        | Fluvial Deposits        |                                       | 21        |
| 22        |                         |                                       | 22        |

Figure 4: Correspondence between Orange River terrace deposits and raised beaches of Southwestern Africa. Index fossils are indicated for the raised beach deposits.

South wall of Arrisdrift Pit AD8/2  
1994 Excavations



**Figure 5:** Section of the south wall of Pit AD 8-2 in 1994, Arrisdrift lateral channel. Fossils occur in units B and C.  
a) Bedrock; b) clay and silt, c) conglomerate, d) gypsum-rich sandstone; e) conglomerate; f) sheet wash (Pleistocene)

phin *et al.*, 1996, 1998; Guérin, 2000; Morales *et al.*, 1995, 1998, in press; Mourer-Chauviré *et al.*, 1996; Pickford, 1994, 1995a, 1996a, 1996b; Pickford & Dauphin, 1993, Pickford *et al.*, 1995a, b, 1996; Senut, 1997; Senut & Pickford, 1995; Senut *et al.*, 1994; Ward *et al.*, 1993). The main zoological groups already treated in this programme of research are the crocodiles, hyracoids, rhinocerotids, suids, ruminants, carnivores, pedetids and tubulidentates, but continued excavations have led to increased samples which warrant further scrutiny. Other groups such as squamates, fish, birds, insectivores, macroscelideans, chiropterans, tenrecoids, rodents other than pedetids, lagomorphs, tragulids and proboscideans have not previously been examined closely, but are described in detail in this volume. It is no surprise that many of the latter groups contain new species and genera.

### Taphonomy

Many of the Arrisdrift fossils are affected by longitudinal cracks, probably as a result of having been exposed to the sun for a time before being buried. Others are fresh, but extremely few are articulated to other specimens (only one example of articulated elements was found, a calcaneum and talus of *Orangemeryx*). A significant number of specimens has been damaged by trampling or by compaction under cobbles. A few specimens, teeth in particular, have been replaced by gypsum, some to the extent of being destroyed by gypsum attack.

A few of the ruminant specimens (femur, humerus, talus) bear tooth marks reminiscent of those made by crocodiles, which are common at the site. Thus at least part of the faunal assemblage at the site may be directly due to the predatory activities of crocodiles. Other specimens probably represent natural deaths or predation by carnivores, the material subsequently having lain on the land surface for a period before being swept into the lateral channel during the periodic floods, where they accumulated.

Serpulid shells are common at Arrisdrift. They are usually irregularly coiled and occur as isolated individuals or small

océne moyen de l'Afrique. De 1978 à 1992, il y a une lacune dans les travaux de terrain liée principalement aux problèmes de la sécurité dans la bande côtière namibienne. Au début des années 90, les géologues de la CDM (Consolidated Diamond Mines) décidèrent que de nouveaux travaux paléontologiques devaient être faits pour éclaircir les datations des dépôts de terrasses de l'Oranje et des éolianites du désert de Namib. Depuis 1993, les expéditions se sont succédé d'année en année et des articles décrivant les faunes ont été publiés régulièrement (Dauphin *et al.*, 1996, 1998; Guérin, 2000; Morales *et al.*, 1995, 1998, in press; Mourer-Chauviré *et al.*, 1996; Pickford, 1994, 1995a, 1996a, 1996b; Pickford & Dauphin, 1993, Pickford *et al.*, 1995a, b, 1996; Senut, 1997; Senut & Pickford, 1995; Senut *et al.*, 1994; Ward *et al.*, 1993). Les principaux groupes zoologiques déjà traités dans ce programme sont les crocodiles, les hyracoides, les rhinocerotidés, les suidés, les ruminants, les carnivores, les pédetidés et les tubulidentés, mais les fouilles continues ont permis d'accroître les échantillons de certains groupes qui nécessitent un regard nouveau. Ainsi, des groupes comme les squamates, les poissons, les oiseaux, les insectivores, les macroscèles, les chiroptères, les tenrecoides, les rongeurs autres que les pédetidés, les lagomorphes, les tragulidés et les proboscidiens qui n'ont pas ou peu été étudiés auparavant sont décrits ici dans le détail. Il n'est donc pas surprenant que beaucoup de ces derniers groupes renferment de nouvelles espèces et de nouveaux genres.

### Taphonomie

De nombreux fossiles d'Arrisdrift sont affectés par des craquelures longitudinales, résultant probablement d'une exposition au soleil avant d'avoir été enfouis. D'autres sont plus frais, mais très peu ont été trouvés en connexion, à l'exception d'un calcaneum et d'un astragale d'*Orangemeryx*. Un nombre important de spécimens a été endommagé par piétinement ou par compaction sous des gros galets. Quelques spécimens (en particulier des dents) ont été remplacés par du gypse, certaines jusqu'à destruction totale par l'attaque du gypse.

Quelques os de ruminants (fémur, humérus, astragale) portent



CORRELATIONS OF HIGH SEA LEVELS IN WESTERN EUROPE AND SOUTHWESTERN AFRICA

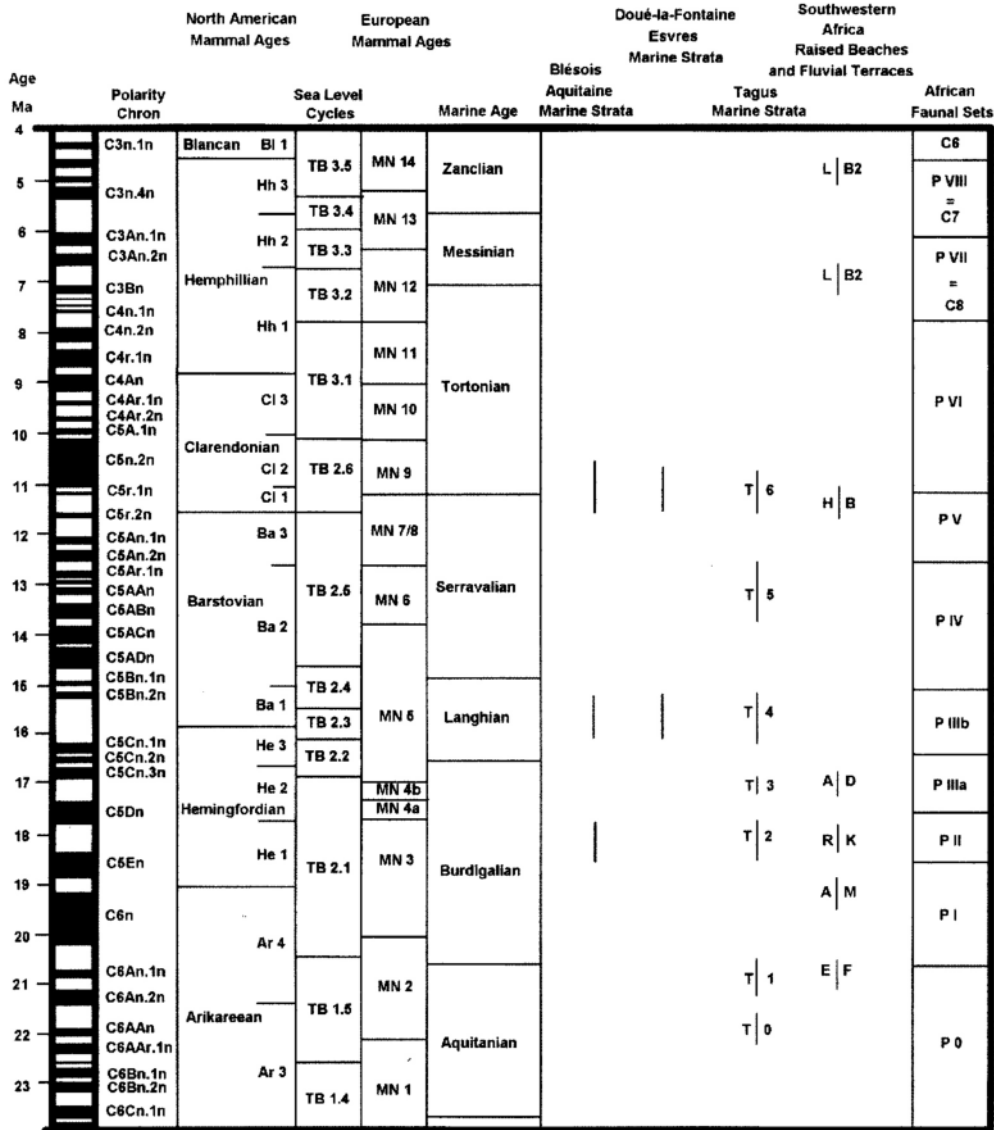


Figure 6: Intercontinental correlations of sea level data for the Cainozoic, showing correspondence between the succession of raised beach deposits of Southwestern Africa with successions in Western Europe. (LB = Langebaanweg; HB = Hondeklip Bay; AD = Arrisdrift; RK = Ryskop; AM = Auchas; EF = Elisabethfeld; T0-T6 = Tagus succession of transgressions).

groups stuck to the underside of cobbles or large fossils (proboscidean vertebrae, limb bones, hyracoid mandibles and so on) or even floating within silts with no obvious hard substrate to stick to. In a few instances, colonies of serpulids formed small masses of coalescent shells, to the extent even of forming small reefs in which the shells are arranged parallel to each other in close packed formation.

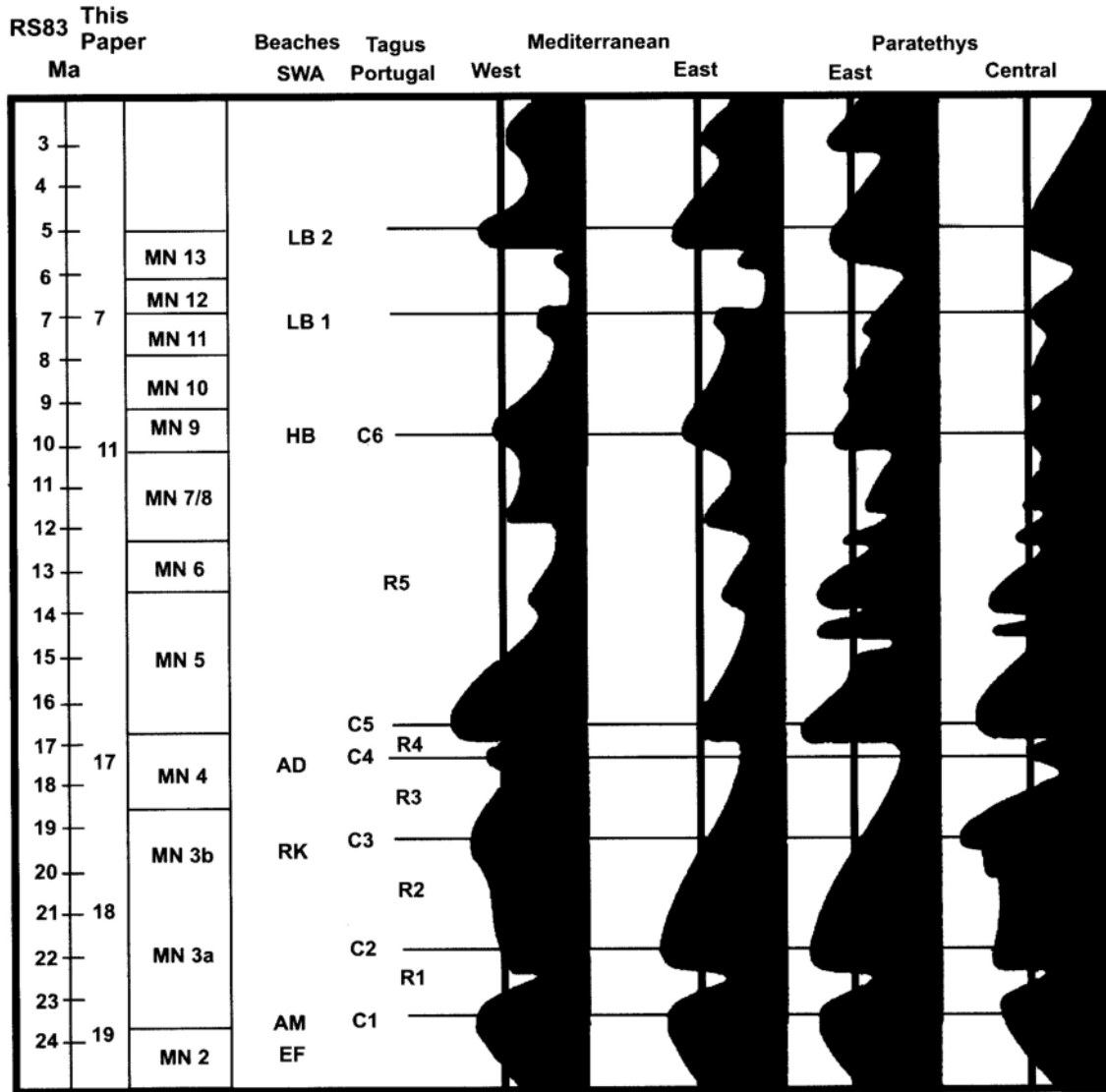
Geochemistry of the Arrisdrift site

The excellent preservation of fossils at Arrisdrift is undoubtedly due to the basic chemical composition of the enclosing sediments. The metabasalts of the Grootderm volcanics, which crop out upstream from Arrisdrift, played a major role in determining the geochemical environment of the site by dumping numerous cobbles which have released calcium carbonate into the fluvial bedload as they decayed. Upstream from the Grootderm outcrops, fossils are rare to absent, even

des traces de dents rappelant celles faites par les crocodiles, qui sont communs sur le site. Une partie au moins de l'assemblage faunique peut donc être directement due aux activités de prédation des crocodiles. D'autres spécimens représentent probablement des morts naturelles où des restes de prédation due à des carnivores; le matériel ayant été abandonné sur le sol pendant un certain laps de temps avant d'être balayé dans les chenaux latéraux pendant les périodes de crue. C'est là qu'ils se sont accumulés.

Les tubes de serpulidés sont fréquents à Arrisdrift. Ils sont généralement irréguliers et se présentent comme des individus isolés ou sous forme de petits groupes coincés à la partie inférieure des galets où de fossiles de grande taille (vertébrés de proboscidiens, os des membres, mandibules d'Hyracoides, etc...) ou bien flottant dans les silts sans substrat dur auquel se rattacher. On trouve parfois des colonies de serpulidés formées de petits amas de tubes coalescents jusqu'au point de former des petits récifs dans lesquels les tubes sont arrangés parallèlement les uns aux autres dans des formations

**NEOGENE MARINE TRANSGRESSIONS AND REGRESSIONS**



**Figure 7:** Intercontinental correlations of sea level data for the Cainozoic, showing correspondence between the succession of raised beach deposits of Southwestern Africa with successions in the Paratethys Basin of Eastern Europe. (LB = Langebaanweg; HB = Hondekliip Bay; AD = Arrisdrift; RK = Ryskop; AM = Auchas; EF = Elisabethfeld; C1-C6 = Tagus succession of transgressions; R1-R5 = Tagus succession of regressions). (RS83 = Rögl & Steininger, 1983).

in sediments that closely resemble those at Arrisdrift.

Postdepositional gypsum in the Arrisdrift sediments tended to alter or destroy fossils, but on a very localised basis. There are examples of bones that cross from one lithology to another. One extremity may be perfectly preserved, the other end deeply etched to completely destroyed, with a sharp contact between the two areas corresponding precisely to the change in lithology. In some cases mandibular bone is replaced by gypsum, but the teeth are not. In others, it is the teeth, especially the enamel, which has been replaced while the bone has been left untouched. It is likely that circulation of ground waters rich in calcium sulphate was confined to certain beds or specific microaquifers within the sediments. Fossils encountered within these aquifers would be affected by gypsum attack, while specimens even a few centimetres away but outside the effect of circulating subterranean waters, would not be.

compactes.

**Géochimie du site d'Arrisdrift**

L'excellente préservation des fossiles d'Arrisdrift est sans aucun doute liée à la composition chimique basique des sédiments encaissants. Les metabasaltes de Grootderm qui affleurent en amont d'Arrisdrift ont joué un rôle primordial dans la constitution de l'environnement géochimique du site. De nombreux galets volcaniques ont libéré du carbonate de calcium dans les sédiments fluviaux au fur et à mesure de leur désagrégation. En amont des affleurements de Grootderm, les fossiles sont rares ou absents, même dans les sédiments qui ressemblent fortement à ceux d'Arrisdrift.

Le gypse post-déposition des sédiments d'Arrisdrift a eu tendance à altérer ou détruire les fossiles, mais très localement. On a observé également des os conservés dans deux environnements lithologiques différents; une extrémité pouvant alors

## Overview of palaeoflora of the Orange River deposits

Bamford (this vol.) studied 17 specimens of petrified wood from Auchas, complementing her previous work (Pickford *et al.*, 1995).

According to Bamford (this vol.) these taxa indicate that somewhere within the Palaeo-Orange drainage there was mesic to dry megathermal forest, with mean annual temperature of over 20°C, mean annual precipitation of

1650 mm, and a non-seasonal climate. This reconstruction accords with that deduced from the mammals (this paper) indicating that during the Early and basal Middle Miocene, Namibia had a climate (sub-tropical with summer rainfall) that was markedly different from its present day one (temperate with winter rainfall).

## Overview of the fauna of the Orange River deposits

The fauna from Auchas comprises 3 reptiles, an unidentified bird and 8 mammals. Arrisdrift is a much richer locality with a considerably greater diversity of fauna. There is a serpulid

**Table 1:** Floral list: Auchas

(\* means that the type specimen or type species is from the locality where it is listed.

|              |   |
|--------------|---|
| Combretaceae | <i>Combretoxylon namaensis*</i><br><i>Terminalioxylon crystallinum*</i><br><i>Terminalioxylon orangensis*</i> |
| Burseraceae  | <i>Burseroxylon africanum*</i>  |

**Table 2:** Faunal lists of Auchas and Arrisdrift

(\* means that the type specimen or type species is from the locality where it is listed)

|                   |  |          |  |
|-------------------|--|----------|--|
| <b>Auchas</b>     |  |          |  |
| REPTILIA          | Aff. <i>Erymnochelys</i> sp.<br><i>Namibchersus namaquensis</i>  |          |  |
| AVES              | Indet.   |          |  |
| MAMMALIA          | <i>Diamantomys luederitzi</i><br><i>Megapedetes</i> sp.<br><i>Deinotherium hobleiy</i><br><i>Progomphotherium* maraisi*</i><br><i>Gomphotherium</i> sp.<br><i>Prohyrax hendeyi</i><br>Rhinocerotidae indet. sp.<br><i>Brachyodus depereti</i>  | MAMMALIA | <i>Namibiavis* senutae*</i><br>Otididae<br>Charadriiformes<br>Strigiformes<br><i>Rhinolophus contrarius*</i><br><i>Myohyrax oswaldi</i><br><i>Miorhynchocyon gariensis*</i><br><i>Prochrysochloris miocaenicus</i><br><i>Amphechinus rusingensis</i><br><i>Protenrec butleri*</i><br>Xerini indet. sp.<br><i>Protarsomys lavocati*</i><br><i>Megapedetes gariensis*</i><br><i>Megapedetes pickfordi*</i><br><i>Paraphiomys orangeus*</i><br><i>Geofossor* corvinusae*</i><br><i>Australomys hendeyi*</i><br><i>Hyainailourus sulzeri</i><br><i>Ysengrinia ginsburgi*</i><br><i>Namibictis* senuti*</i><br><i>Orangictis* gariensis*</i><br><i>Africanictis* meini*</i><br><i>Africanictis* hyaenoides*</i><br><i>Diamantofelis* ferox*</i><br><i>Namafelis* minor*</i><br><i>Deinotherium hobleiy</i><br><i>Fromastodon* coppensi*</i><br><i>Orycteropus africanus</i><br><i>Prohyrax hendeyi*</i><br><i>Diceros australis*</i><br><i>Chilotheridium pattersoni</i><br>Anthracotheriidae inc. sed.<br><i>Nguruwe kijivium</i><br><i>Namachoerus moruoroti</i><br><i>Dorcatherium aff. pigotti</i><br><i>Orangemeryx* hendeyi*</i><br>Pecoran 2 indet. spp.<br><i>Namacerus* gariensis*</i> |
| <b>Arrisdrift</b> |  |          |  |
| SERPULIDAE        | Indet. Sp.   |          |  |
| PISCES            | Percidae sp.<br>Selachii spp.<br><i>Varamus</i> sp.<br><i>Amphisbaenia</i> sp.<br><i>Python</i> cf. <i>sebae</i><br>Colubridae indet. sp.<br>cf. <i>Naja</i> sp.<br><i>Daboia</i> sp.<br><i>Bitis</i> sp.<br><i>Namibchersus namaquensis</i><br><i>Mesochersus* orangeus*</i><br><i>Psammobates/Homopus</i> sp.<br><i>Pelomedusa</i> sp.<br>Aff. <i>Erymnochelys</i> sp.<br><i>Crocodylus gariensis*</i> |          |  |
| REPTILIA          |  |          |  |
| AVES              | Accipitridae sp. 1 very large<br>Accipitridae sp. 2 large<br>Accipitridae sp. 3 medium<br>Accipitridae sp. 4 small<br><i>Amanuensis* pickfordi*</i><br>Phasianidae form 1 large<br>Phasianidae form 2<br>Phasianidae form 3<br>Phasianidae form 4  |          |  |

être parfaitement conservée, alors que l'autre était profondément altérée voire complètement détruite. On observe alors un fort et brusque contraste entre les deux zones qui correspondent précisément au changement de lithologie. Dans quelques cas, l'os mandibulaire a été remplacé par du gypse, mais les dents ne le sont pas. Dans d'autres cas, ce sont les dents, en particulier l'émail, qui ont été remplacées alors que l'os n'a pas été touché. Il est très probable que la circulation des eaux souterraines riches en sulfate de calcium ont été confinées à certaines couches où des microaquifères spécifiques à l'intérieur des sédiments. Les fossiles en contact avec ces aquifères auraient été affectés par l'attaque au gypse, tandis que ceux (peut-être même proches de quelques centimètres) qui se seraient trouvés en dehors de la zone d'influence de la circulation des eaux souterraines ne l'auraient pas été.

## Flore et Faune

Pour les listes fauniques et floristiques d'Auchas et d'Arrisdrift, voir les tableaux 1 et 2.

## Variation dans les mammifères d'Arrisdrift

Trois espèces de mammifères sont représentées par des centaines de spécimens à Arrisdrift; il s'agit de *Myohyrax oswaldi*, *Prohyrax hendeyi* et de *Climacoceras hendeyi*. La richesse de leur représentation dans une seule localité permet de mieux

worm (undescribed), one fish, two sharks (undescribed), 13 reptiles, 13 birds and at least 35 mammal species.

### Variation in Arrisdrift Mammals

Three species of mammals are represented at Arrisdrift by hundreds of specimens (*Myohyrax oswaldi*, *Prohyrax hendeyi* and *Climacoceras hendeyi*). The richness of their fossil record at a single locality permits us to document their variability and to examine the role of sexual dimorphism, growth and individual variability in them without the complicating factor that samples from multiple localities imply. This is because of the possibility that chronological (i.e. evolutionary) factors can enhance the apparent variability of samples pooled from two or more sites. At single sites such as Arrisdrift which probably represent a minute span of geological time, the contribution of such evolutionary activity to the observed variability can be assumed to be low.

If sexual dimorphism can be established in a species, then one can examine aspects of population structure in the species (if males are less well represented than females, for example, this could imply herd structures with more females than males).

Variation in Hyracoidea Pickford (this vol.) showed that the kind of metric variation expressed in 103 upper central incisors of *Prohyrax hendeyi* may be reflecting both sexual dimorphism and growth parameters. When anteroposterior and buccolingual measurements are plotted onto univariate or bivariate diagrams, there are three peaks of frequency but no major gaps in the distribution of measurements. The three peaks may well represent males, females and juveniles (deciduous teeth or permanent teeth that have not reached adult size, the central incisors of hyracoïdes being permanently growing teeth). Overlap of the slopes of the peaks indicates that dimorphism is not so great that males and females plot out as entirely separate fields of variation. Under such circumstances, many of the individual teeth cannot be sexed. However, it is likely that most of the very large teeth will have been from male individuals, and most of the medium-sized ones from females, whilst the smallest group would represent a mixture of juvenile males and females.

A similar metric study of the length and breadth of 118 lower 3<sup>rd</sup> molars reveals that there is a single cloud of points with two outliers at the large end of the scatter and 6 outliers at the lower end of the range of variation. Examination of these individuals reveals that the hypoconulids are either extremely elongated or extremely reduced relative to the two anterior crescents of the teeth, and that the main part of the teeth fall within the range of variation of the rest of the sample. There is thus good evidence that there is a single species of hyracoïde at Arrisdrift which possessed moderately dimorphic upper central incisors, but which was monomorphic in its cheek tooth dimensions.

There is a bimodal distribution of mandibular depth measurements in *Prohyrax hendeyi* (Pickford, 1994) and this has been interpreted to indicate sexual dimorphism in the species. If this is so, then adult males would have possessed relatively deep mandibular bodies, whilst females and young males would have had shallower ones.

documenter la variabilité et d'examiner le rôle du dimorphisme sexuel, de la croissance et de la variabilité individuelle, phénomènes complexes à traiter lorsque les échantillons proviennent de localités multiples. Ceci est lié au fait que des facteurs chronologiques (i.e. évolutifs) peuvent augmenter la variabilité apparente des échantillons provenant de plusieurs sites qui pourraient être regroupés. Dans des sites tels qu'Arrisdrift, qui représente probablement un laps de temps géologique très court, l'impact du facteur évolutif peut être considéré comme faible.

Variation chez les Hyracoïdes. La variation métrique mise en évidence sur 103 incisives centrales supérieures chez *Prohyrax hendeyi* (Pickford, ce volume) pourrait refléter à la fois le dimorphisme sexuel et les paramètres de croissance. Lorsque les mesures antéropostérieures et buccolinguales sont reportées sur des diagrammes uni- et bivariés, on observe trois pics de fréquence, mais pas de lacune importante dans la distribution des mesures. Les trois pics peuvent très bien représenter de mâles, des femelles et des juvéniles (les dents déciduales où les dents permanentes qui n'ont pas atteint la taille adulte; les incisives centrales des Hyracoïdes étant des dents à croissance continue). Des recouvrements, des pentes, des pics indiquent que le dimorphisme sexuel n'est pas assez grand pour que les mâles et les femelles s'isolent entièrement avec des champs de variation séparés. Dans ce cas, il est difficile de sexer les dents individuelles. Cependant, il est probable que la plupart des dents de très grande taille appartiennent à des individus mâles, que la plupart des dents de taille moyenne soient femelles et que les plus petites représentent un mélange de mâles et de femelles juvéniles.

Une étude métrique similaire de longueur et de largeur de 118 M<sub>3</sub> montre que ces dernières se répartissent dans un seul nuage de points avec deux pièces extrêmement grandes et six pièces extrêmement petites. L'examen de ces individus révèle que leurs hypoconulides sont, où bien très allongés où très réduits par rapport aux deux croissants antérieurs des dents. Par ailleurs, cette étude indique que la partie principale des dents tombe à l'intérieur de la variation du reste de l'échantillon. On a ainsi une bonne évidence qu'il n'y a qu'une seule espèce d'hyracoïde à Arrisdrift aux incisives centrales supérieures modérément dimorphes, mais dont les dents jugales sont monomorphes dans leurs dimensions.

Les mesures de hauteur du corps mandibulaire chez *Prohyrax hendeyi* (Pickford, 1994) se répartissent selon distribution bimodale qui a été interprétée comme l'expression du dimorphisme sexuel dans l'espèce. S'il en est ainsi, les mâles adultes auraient possédé des corps mandibulaires relativement hauts, alors que les femelles et les jeunes mâles auraient eu des mandibules plus basses.

Le squelette postcrânien de *P. hendeyi* est bien représenté à Arrisdrift, mais aucun échantillon d'os individuel n'est assez important pour permettre une étude telle que celle qui a été menée sur les dents. Par ailleurs, de nombreux os sont érodés et les mesures sont souvent plus faibles qu'elles n'auraient été sur des spécimens frais. Étant donné que le squelette croît jusqu'à l'âge adulte, il est virtuellement impossible d'expliquer la variation observée en terme de dimorphisme plutôt qu'en terme de croissance où de variation individuelle. L'échantillon considéré montre que les os longs sont en taille

The postcranial skeleton of *P. hendeyi* is well represented at Arrisdrift, but none of the individual bones is abundant enough to permit a study such as the ones carried out on the teeth, apart from which many of the bones are abraded and thus yield measures that are lower than they would have been on fresh specimens. Given that the bones of the skeleton grow until adulthood is reached, it is virtually impossible to explain the variation that one observes in terms of dimorphism rather than in terms of growth or individual variation. As it is, the long bones range in size from 1.6 to 2.1 times greater than those of the extant rock hyrax, *Procavia capensis*, suggesting that there was not a great deal of body size dimorphism in the species.

#### Variation in Climacoceratidae

*Orangemeryx hendeyi*, a climacoceratid with branched frontal appendices, is extremely common at Arrisdrift, and its postcranial skeleton is well represented. The dental variation is marked (up to 30% in some teeth), but it is not possible to demonstrate the presence of sexual dimorphism in it, either morphologically or metrically. There is little likelihood that there are two species in the sample, the relatively great variation in length of cheek teeth being due in large part, to interstitial wear between neighbouring teeth. Thus unworn molars are almost invariably longer mesiodistally than worn specimens. This is due to the presence of apical flare in the mesiodistal profiles of the teeth, with the crowns being appreciably shorter near the cervix than they are near the apices of the cusps. Buccolingually, the flare on ruminant molars is from the cusp apices towards the cervix, and for this reason measurements on worn teeth may be greater than on unworn teeth, unless care is taken to measure the teeth at cervix level. The combination of apical flare mesiodistally and cervical flare buccolingually can yield metric data which exaggerates the real variability, especially for the ratio of length to breadth.

In contrast, the postcranial skeleton of *O. hendeyi* appears to be both morphologically and metrically variable to such an extent that two or sometimes even three morphotypes of each bone can be distinguished (Morales *et al.*, this vol.). Interpreting this variability is difficult. Part of it could result from the pooling of diverse growth stages (small specimens could represent juvenile individuals) or individual variation, but some of it could well be due to the presence of marked body size dimorphism in the species. In extant ruminants, male and female long bones are usually morphologically similar, even if there is marked size dimorphism. The problem with the Arrisdrift sample of *O. hendeyi* is that there appear to be two morphological entities among many of the postcranial bones (Table 3).

Many of the postcranial bones assigned to *Orangemeryx hendeyi* appear to be bimodal and dimorphic. Size variation in ruminant postcranial bones can be due to three things, assuming that the specimens are not abraded, crushed or otherwise deformed. These are growth stage, individual variation and body size differences related to gender (females generally being smaller than males). Most ruminant bones are not usually dimorphic (i.e. having two distinct morphotypes within a single species) (except for the pelvis which has a strong inflated pubis in males and a slender pubis in females). Given that the dental remains indicate the presence of a single species

1,6 à 2,1 fois plus grands que ceux du daman des rochers actuel, *Procavia capensis*, suggérant que le dimorphisme de taille n'était pas très important dans l'espèce.

Variation chez les Climacoceratidae. *Orangemeryx hendeyi*, un climacocératidé avec des appendices frontaux bifurqués, est très commun à Arrisdrift, et son squelette post-crânien est bien représenté. La variation dentaire est marquée (jusqu'à 30% sur certains dents), mais il est impossible de démontrer la présence de dimorphisme sexuel, que ce soit morphologiquement ou métriquement. Il est peu probable qu'il y ait deux espèces dans l'échantillon, la variation relativement grande dans les dents jugales étant due en grande partie à l'usure interstitielle entre deux dents voisines. Les molaires non usées sont donc invariablement plus longues mésiodistalement que les dents usées. Ceci est dû à un renflement apical dans les profils mésiodistaux des dents dont les couronnes sont nettement plus courtes près du cervix que vers l'apex. Buccolingualement, l'élargissement sur les dents de ruminants va de l'apex des dents vers le cervix, et pour cette raison les mesures prises sur les dents usées peuvent être plus grandes que sur les dents fraîches, à moins que l'on ait pris soin de mesurer les dents au niveau du cervix. La combinaison des renflements apical mésiodistal et cervical buccolingual peut conduire à un gonflement des mesures par rapport à la réalité, spécialement dans les calculs des rapports longueur sur largeur.

Au contraire, le squelette postcrânien d'*O. hendeyi* apparaît être variable à la fois morphologiquement et métriquement jusqu'à un point tel que deux ou quelquefois trois morphotypes de chaque os peuvent être identifiés (Morales *et al.*, ce volume). L'interprétation de cette variabilité est donc difficile. Elle pourrait résulter d'un mélange de plusieurs stades de croissance (les petits spécimens pourraient représenter des individus juvéniles) ou d'une variation individuelle, mais cette variation pourrait être aussi en partie due à un dimorphisme sexuel de taille marqué dans l'espèce. Chez les ruminants actuels, les os longs des mâles et des femelles sont généralement similaires morphologiquement, même quand le dimorphisme de taille est important. Le problème de l'échantillon d'Arrisdrift d'*O. hendeyi* est qu'il présente pour de nombreux os postcrâniens deux entités morphologiques (Tableau 3).

De nombreux os postcrâniens rapportés à *Orangemeryx hendeyi* semblent être dimorphes et présenter des variations bimodales. La variation de taille dans les os postcrâniens de ruminants peut être due à trois choses, étant entendu que les spécimens ne sont pas érodés, écrasés ou déformés. Il existe des stades de croissance, des variations individuelles et des différences de taille corporelle liés au genre (les femelles étant généralement plus petites que les mâles). En général, la plupart de os de ruminants ne sont pas dimorphes (i.e. présentant deux morphotypes distincts au sein de la même espèce) (sauf en ce qui concerne le bassin qui présente un pubis fortement gonflé chez les mâles et plus grêle chez les femelles). Comme les restes dentaires suggèrent la présence d'une seule espèce de climacocératidé à Arrisdrift, il est difficile d'interpréter cette variation comme le résultat de l'existence de deux taxons, mais il est tout aussi difficile de l'interpréter en termes de dimorphisme sexuel. Seuls des travaux complé-

**Table 3:** Variation in the postcranial bones attributed to *Orangemeryx hendeyi* from Arrisdrift, Namibia.

| Bone             | Number of specimens | Metric variation        | Morphological variation |
|------------------|---------------------|-------------------------|-------------------------|
| Scapula          | 19                  | 2 size groups           | 2 morphotypes           |
| Humerus          | 30                  | 2 size groups           | 1 morphotype            |
| Radius           | 44                  | Up to 45%               | 1 morphotype            |
| Ulna             | 20                  | 2 size groups           | 1 morphotype            |
| Scaphoid         | 10                  | Up to 24%               | ?2 morphotypes          |
| Semilunar        | 7                   | Up to 23%               | ?2 morphotypes          |
| Pyramidal        | 2                   | Small sample            | Small sample            |
| Magnotrapezoid   | 6                   | Up to 22%               | 1 morphotype            |
| Unciform         | 7                   | Up to 27%               | 2 morphotypes           |
| Metacarpal       | 41                  | 18%                     | 2 morphotypes           |
| Pelvis           | 18                  | 2 size groups           | 2 morphotypes           |
| Femur            | 15                  | Small sample            | Small sample            |
| Tibia            | 34                  | Up to 25%               | ?2 morphotypes          |
| Fibula           | 2                   | Small sample            | Small sample            |
| Astragalus       | 30                  | 22-25% L and DW bimodal | 1 morphotype            |
| Calcaneum        | 18+                 | 17-21% L bimodal        | 3 morphotypes           |
| Navicular-cuboid | 16                  | 19-27% bimodal          | 2 morphotypes           |
| Metatarsal       | 46                  | 22% bimodal             | 2 morphotypes           |

of climacoceratid at Arrisdrift, it is difficult to interpret this variation in terms of the presence of two taxa, but it is equally difficult to interpret it in terms of sexual dimorphism. Only further study and researches in other groups of ruminants will throw light on the matter.

#### Biochronology of the proto-Orange terrace deposits

The Auchas and Arrisdrift deposits assigned to the proto-Orange terrace (Arrisdrift Formation of SACS, 1980) range in age from about 19 Ma (Auchas) to 17 Ma (Arrisdrift) on the basis of mammalian biochronology (Fig. 8) (Pickford, 1995; Pickford & Senut, 2000).

Although the faunas from Auchas and Arrisdrift contain many endemic mammals, there is a significant quantity of species which belonged to African pandemic lineages (Suidae, Proboscidea, Macroscelididae, Hyracoidea, Tenrecoidea, Rodentia, Carnivora and Creodonta) or even groups that ranged into Europe (Deinotheriidae, Creodonta and Carnivora). The geographically widespread lineages permit biostratigraphic correlations to be made.

The fauna from Auchas, even though limited in diversity, correlates best with early Miocene sites in East Africa such as Meswa, Mfwangano, Napak and Karungu. The proboscideans in particular provide sound evidence for the presence of Early Miocene deposits (ca 20-19 Ma) at Auchas.

The Arrisdrift fauna is highly diverse. It correlates best to sites such as Moruorot in Kenya aged 17.2 Ma, and Gebel Zelten and Wadi Moghara in North Africa. It is somewhat older than Maboko, Muruyur and Nachola in Kenya, all of which

mentaires sur d'autres groupes de ruminants pourront permettre d'éclaircir ce problème.

#### Biochronologie des dépôts de terrasse de la proto-Oranje

L'âge des dépôts d'Auchas et d'Arrisdrift correspondant à la terrasse de la proto-Oranje (Formation d'Arrisdrift, SACS, 1980), établi sur la biochronologie mammalienne, varie de 19 Ma environ à Auchas à 17 Ma à Arrisdrift (Fig. 8) (Pickford, 1995; Pickford & Senut, 2000).

Bien que les faunes de ces gisements contiennent des mammifères endémiques, on trouvé une quantité importante d'espèces qui appartiennent à des lignées pandémiques africaines (Suidae, Proboscidea, Macroscelididae, Hyracoidea, Tenrecoidea, Rodentia, Carnivora et Creodonta) dont certaines se sont répandues en Europe (Deinotheriidae, Creodonta et Carnivora). Les lignées largement répandues géographiquement permettent d'établir des corrélations biostratigraphiques.

Bien qu'elle soit limitée en diversité, la faune d'Auchas se corrèle très bien avec celle des sites du Miocène inférieur d'Afrique orientale comme Meswa, Mfwangano, Napak et Karungu. En particulier, les proboscidiens apportent la preuve de la présence de dépôts du Miocène inférieur (20 à 19 Ma environ) à Auchas.

La faune d'Arrisdrift est fortement diversifiée. Elle se corrèle le mieux avec des sites tels que Moruorot au Kenya, vieux de 17,2 Ma, et de Gebel Zelten et Wadi Moghara en Afrique du Nord. Elle est un peu plus vieille que celles de Maboko, Muruyur et Nachola au Kenya dont l'âge est estimé à 15-16 Ma

| AGE<br>Ma | Northern Africa                                     | Chad                    | Tropical Africa   | Subtropical<br>Africa | Southern Africa                                    | AGE<br>Ma |
|-----------|---|-------------------------|---|-----------------------|--|-----------|
| 0         | Djebel Ressas 4<br>Djebel Ressas 7                  |                         |   | Kabwe                 | Etaneno<br>Berg Aukas 7                            | 0         |
| 1         | Djebel Ressas 2, 3<br>Oued Kremia                   |                         | Ngaloba   |                       | Asis Ost Namib IV<br>Berg Aukas 6                  | 1         |
| 2         | Djebel Ressas 5, 6, 8<br>Djebel Ressas 1            |                         | Olpira  | O<br>M                | Aigamas, Rietfontein<br>Nosib, Friesenberg         | 2         |
| 3         | Ain Boucherit<br>Jebel Orouse, Ain Brimba           | Koro Toro<br>O. Dardemi | Naidabad<br>Ndolanya  | O<br>-                | Jägersquelle<br>Berg Aukas 5, Gcwihaba             | 3         |
| 4         | Lac Ichkeul, Jebel Mellah<br>Saiz, Amama 3          | Toungour                | Kaizo Village   | G                     | Kaukausib, Hondeklip 30 mP<br>Makapansgat, Koanaka | 4         |
| 5         | Ain Guettara, Argoub Kemelal<br>Hamada Damous       | Koula                   | U. Laetoli  | R                     | Sterkfontein (lower)<br>Daberas Duine              | 5         |
|           | Oued Athmenia                                       | Atoumanga               | L. Laetoli  | O<br>U                | Bolt's Farm 160                                    |           |
|           |   | Bochianga               | Aramis  | P                     |  |           |
|           |   | Moualla                 | Kanapoi   |                       |  |           |
|           |   | Kolinga                 | Warwire   |                       |  |           |
|           |   |                         | Athi, Lower Nyaburogo   |                       | Areb<br>Berg Aukas 4                               |           |
| 6         | Khendek el Ouaich<br>Wadi Natrun                    | Agranga                 | Kazinga, Ishasha, Manonga-Wembere<br>Nkondo, Lukeino, Upper Oluka |                       | Langebaanweg<br>Klein Zee, Hondeklip 60 mP         | 6         |
| 7         | Sahabi, Menacer                                     |                         | Sinda, Kanam<br>Mpesida   | Luanda                |  | 7         |
| 8         | Amama 2   |                         | Lothagam  |                       |  | 8         |
| 9         | Mascara<br>Rabat, St Donat, Sidi Salem              |                         | Nyamavi, Karugamania<br>Lower Oluka                               |                       | Karingarab   | 9         |
| 10        | Gafsa, Segui<br>Djebel Krechem, Kechabta            |                         | Luanda  |                       | Harasib 3a<br>Berg Aukas 3                         | 10        |
| 11        | Amama 1, Oued Zra<br>Mdilla, Douaria                |                         | Nakali, Samburu Hills<br>Ngeringerowa                             |                       | Rooilepel (Iaini)                                  | 11        |
|           | Beni Amir, Khenchella<br>Jebel Semmene, Bou Hanifia |                         | Kakara  |                       | Berg Aukas 2, Prospect Hill                        |           |
|           | Assif Assermo, Conde Smendou<br>Cherichera, Sbeitla |                         | Chorora, Ngorora "E" top  |                       |  |           |
|           | Bled Douarah Upper, Hakima                          |                         | Ngorora "E" base  |                       |  |           |
| 12        | Bled Douarah lower, Tozeur<br>Nementcha, Farafra    |                         | Ngorora C-D<br>Kisegi   |                       | Hondeklip sub-50 mP                                | 12        |
| 13        | Oum Douil, Sehib<br>Beni Mellal                     |                         | Ngorora A-B   |                       | Rooilepel (wardi)<br>Berg Aukas 1                  | 13        |
| 14        | Pataniak 6, Testour                                 |                         | Tambach<br>Kapsibor, Fort Ternan, Serek                           |                       | Rooilepel (corbetti)                               | 14        |
| 15        | Foum el Guelta                                      |                         | Kirimun, Nachola<br>Burji-Soyoma                                  |                       | Rooilepel (Namornis)                               | 15        |
| 16        | Gebel Zelten Upper                                  |                         | Majiwa, Maboko<br>Kaloma, Nyakach, Muruyur                        |                       | Bosluis Pan  | 16        |
| 17        | Gebel Zelten Main<br>Kabyilie, Kouif                |                         | Moruorot, Moroto  |                       | Arrisdrift, Baken                                  | 17        |
| 18        | Gebel Zelten Lower<br>Wadi Faregh<br>Wadi Moghara   |                         | Rusinga, Karungu, Chianda   |                       | Auchas (AMSE)<br>Ryskop                            | 18        |
| 19        | Siwa  |                         | Bukwa, Adi Ugri   |                       | Auchas (AM02)                                      | 19        |
| 20        |   |                         | Loncherangan<br>Napak, Koru, Songhor, Chamtwara                   |                       | Langental<br>Zebra Hill                            | 20        |
| 21        |   |                         |   |                       | Grillental, Fiskus, Elisabethfeld                  | 21        |
| 22        |   |                         | Meswa Bridge  |                       |  | 22        |

Figure 8: Geochronological positions of Orange River fossil sites relative to those from other parts of Africa.

are aged between 15 and 16 Ma and it is evidently younger than Rusinga (17.8 Ma). The carnivores and creodonts suggest that Arrisdrift is equivalent in age to Zone MN 4 in Europe (Mein, 1990), more specifically the early part of this zone (MN 4a). Thus Arrisdrift is essentially of basal Middle Miocene age, some would say terminal Early Miocene (Berggren *et al.*, 1995). Pickford (1995) estimated an age of 17.5 Ma on the basis of the presence of the suids *Nguruwe kijivium* (20-17.8 Ma in Kenya and Uganda) and *Namachoerus moruoroti* (17.2 Ma in Kenya) at the site. This would mean that Arrisdrift correlates best to Faunal Set P IIIa (Pickford, 1981; Pickford & Morales, 1994; Pickford & Senut, 2000).

### Biogeography - Auchas and Arrisdrift, part of subtropical Africa

The fossil plants from Auchas (Pickford *et al.*, 1995; Bamford, this vol.) are of subtropical affinities, being close to vegetation growing today in Zimbabwe (Fig. 9). The high diversity of proboscideans (3 genera), the presence of crocodiles and the large size of the chelonians support this inference. During the Early and Middle Miocene southern Africa was not in the mainstream of the tropics, as revealed by a certain degree of endemism in the Early and Middle Miocene faunas. The ruminant, *Orangemeryx*, has only been found in Namibia, as have several of the carnivores, some of the rodents (especially the bathyergids) and the hyracoid *Prohyrax*. The Chelonians also show a degree of endemism, one of the species being close to what are referred to as "small African endemics" (Lapparent de Broin, this vol.) which occur widely in southern Africa today (*Homopus/Psammodontes*, *Kinixys*), but are less well represented in the tropics (*Kinixys*). Furthermore, the overall diversity of mammals is lower in the south than it is in similar aged deposits in tropical East Africa. Several mammalian lineages which are well represented in East Africa are rare (the anthracothere *Brachyodus*) or absent (hominoids, cercopithecoids, chalicotheres) in Namibia. Other families are present but with lower diversity (two species of rhino at Arrisdrift versus 4 in many East African sites).

The site of Arrisdrift has yielded a high diversity of mammals, as well as numerous specimens of crocodiles and large tortoises (Meylan & Auffenberg, 1986; Lapparent de Broin, this vol.). Although few plants are known from the site, it is clear that the countryside was subtropical in nature, in stark contrast to its present day "Mediterranean" climate (temperate with winter rainfall). It is likely that the regional vegetation was comparable to the "Miombo" woodland of Zambia and Zimbabwe, but that along the banks of the river denser, more luxuriant stands of trees proliferated. The climate was thus probably on the humid side of semi-arid, but not as humid as the Soudanian or Guineo-Congolian types of vegetation. In the scheme of White (1986) southern Namibia would probably have been part of the Zambezian phytocore (Fig. 9-10).

Despite the presence of endemism in the Namibian Middle Miocene faunas, there are numerous mammalian lineages which are common to both Namibian and East African sites which indicate that there was some gene flow between the regions. Among these lineages are proboscideans (*Progomphotherium*, *Eozygodon*, *Afromastodon*, *Deinotherium*), tubulidentata (*Orycteropus*), suids (*Namachoerus*, *Nguruwe*),

environ, et il l'évidence bien plus jeune que celle de Rusinga vieille de 17,8 Ma. Les carnivores et les créodontes suggèrent qu'Arrisdrift se place dans la zone mammalienne européenne MN 4 (Mein, 1990) et plus spécifiquement dans la partie inférieure de cette zone, MN 4a. Le gisement d'Arrisdrift date donc clairement de la base du Miocène moyen; certains auteurs l'attribueront à la fin du Miocène inférieur (Berggren *et al.*, 1995). Pickford (1995) a proposé un âge de 17,5 Ma sur la base de la présence dans le gisement des suidés *Nguruwe kijivium* (20-17,8 Ma au Kenya et en Ouganda) et de *Namachoerus moruoroti* (17,2 Ma au Kenya). Ceci suggérerait qu'Arrisdrift se corrèle le mieux avec l'assemblage faunique P IIIa (Pickford, 1981; Pickford & Morales, 1994, Pickford & Senut, 2000).

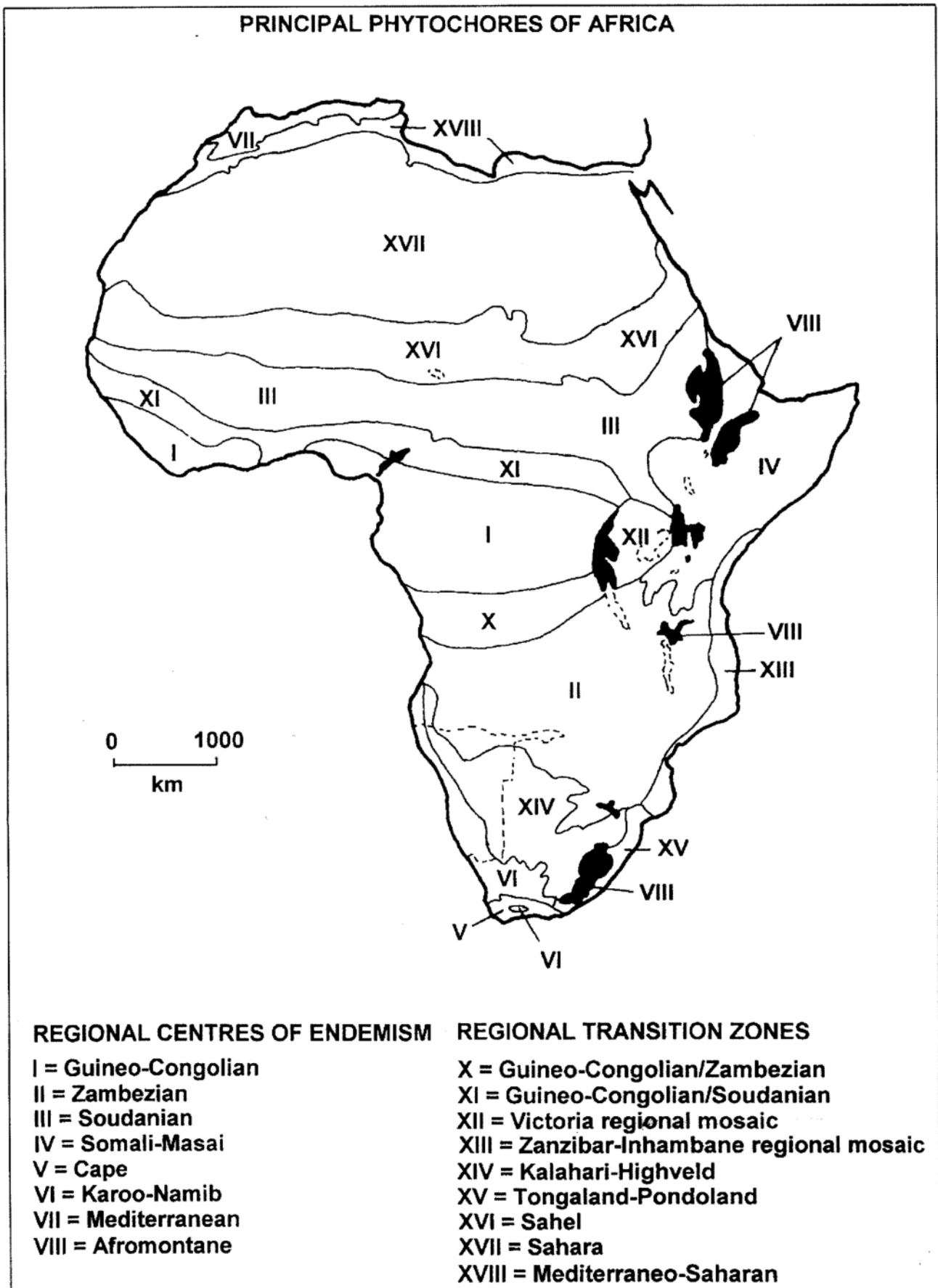
### Biogéographie - Auchas et Arrisdrift, gisements sub-tropicaux en Afrique du Sud

Les plantes fossiles d'Auchas (Pickford *et al.*, 1995; Bamford, ce volume) ont des affinités subtropicales et ressemblent beaucoup à la végétation qui pousse aujourd'hui au Zimbabwe (Fig. 9). Ceci est confirmé par la grande diversité des proboscidiens (3 genres), la présence de crocodiles et les chéloniens de grande taille. Pendant le Miocène inférieur et moyen, l'Afrique australe n'était pas située au coeur des tropiques, comme on montre un certain degré d'endémisme dans les faunes de ces époques. Le ruminant *Orangemeryx* n'a été trouvé qu'en Namibie, comme le sont également plusieurs carnivores, quelques rongeurs (spécialement les Bathyergidae) et l'hyracoïde *Prohyrax*. Les chéloniens montrent aussi un certain degré d'endémisme : une des espèces est proche de tortues qui sont rapportées à "des petites formes endémiques africaines" (Lapparent de Broin, ce volume) largement répandues en Afrique australe aujourd'hui (*Homopus/Psammodontes*, *Kinixys*), mais qui sont bien moins représentées sous les tropiques (*Kinixys*). De plus, la diversité générale des lignées mammaliennes est plus faible dans le sud que dans les gisements est-africains de même âge. En Namibie, plusieurs groupes de mammifères très communs en Afrique orientale sont rares (l'anthracothère *Brachyodus*) où absents (hominoïdes, cercopithécoïdes, chalicothères). D'autres familles sont présentes mais leur diversité est plus faible : deux espèces de rhinocéros à Arrisdrift, contre quatre en Afrique orientale.

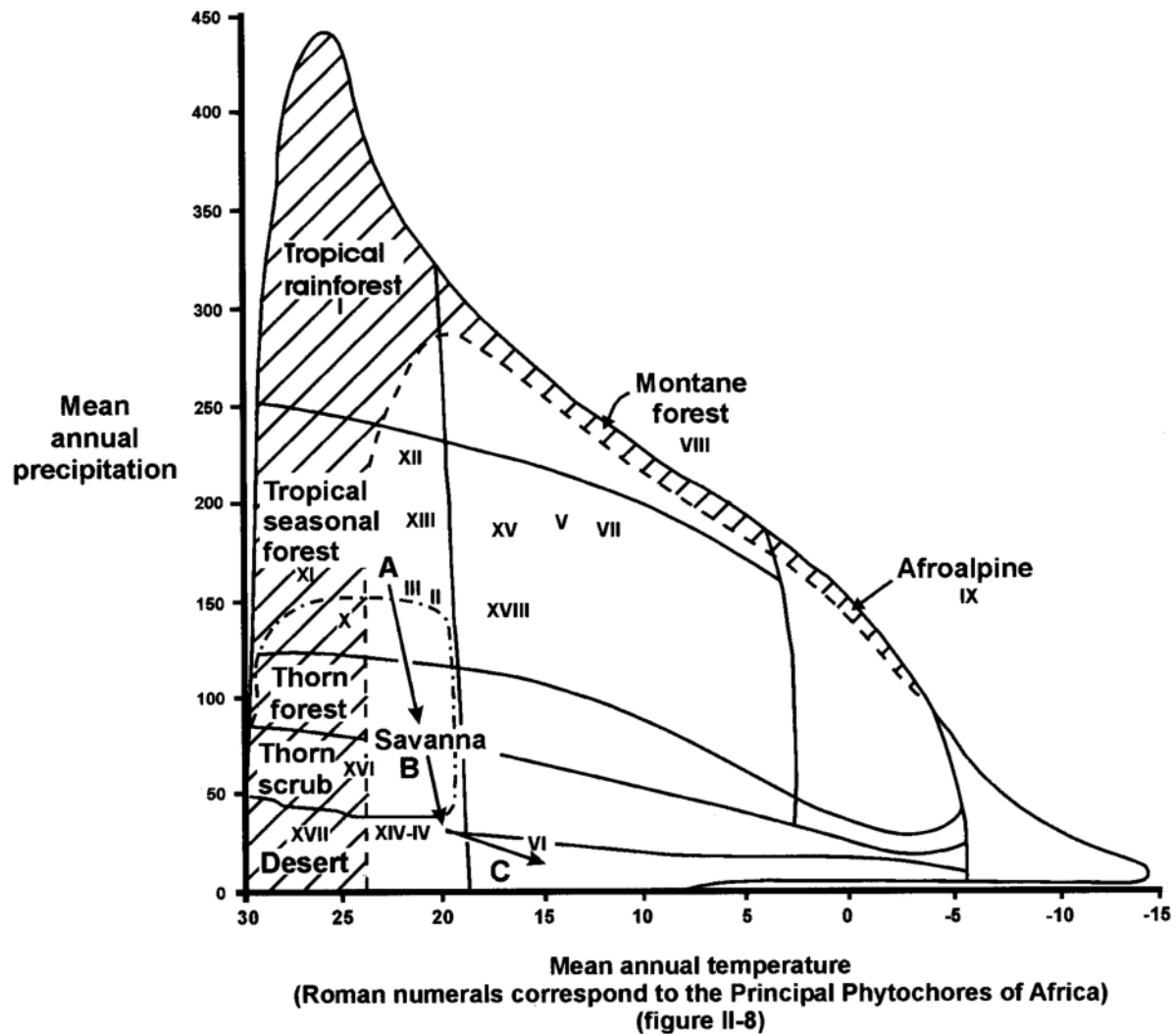
Le site d'Arrisdrift a livré une faune de mammifères très diversifiée, ainsi que de nombreux restes de crocodiles et de tortues géantes (Meylan & Auffenberg, 1986; Lapparent de Broin, ce volume). Bien que quelques plantes seulement soient connues dans le gisement, il est clair que l'environnement était de nature subtropicale, contrastant ainsi fortement avec son climat actuel de type "méditerranéen" (tempéré à pluies d'hiver). Il est probable que la végétation régionale était comparable à celle du pays boisé à "Miombo" de Zambie et du Zimbabwe, mais que le long des berges des rivières, poussaient une végétation plus dense, luxuriante où les arbres proliféraient. Le climat se situait donc probablement du côté humide d'un climat semi-aride, mais pas aussi humide que les types de végétation soudanien et guineo-congolais. Sur les cartes de White (1986), la Namibie du sud aurait probablement fait partie du phytocore zambézien (Fig. 9-10).

En dépit de l'endémisme mis en évidence dans les faunes na-





**Figure 9:** Principal phytochores of Africa. During the time of deposition of the Aucas and Arrisdrift strata, the local vegetation was similar to that of the Zambezan regional centre of endemism, meaning that it was tropical or subtropical with summer rainfall. Between 17 and 16 Ma, the climate changed and the Karoo-Namib type of vegetation was installed, suggesting that the climate had become temperate with winter rainfall.



**Figure 10:** Precipitation-temperature chart showing the succession of vegetation types that clothed southwestern Namibia (A-C). Roman numerals correspond to the principal phytochores of Africa (see fig. 9). (Chart based on Putnam, 1984). A = Late Oligocene, B = Early Miocene, C = Middle Miocene to Recent.

sanithères (*Diamantohyus*), rodents (*Diamantomys*, *Paraphiomys*, *Megapedetes* and *Protarsomys*), insectivores (*Parageogale*, *Protenrec*, *Amphelchinus*), macroscelidids (*Myohyrax*, *Miorhynchocyon*), creodonts (*Hyainailourus*), and carnivores (*Ysengrinia*, *Amphicyon*). It is for this reason that biostratigraphic correlations between East Africa and Namibia are possible.

#### Southern Africa as a source of African vertebrate lineages

Several of the vertebrates from Namibian Early and Middle Miocene levels occur substantially earlier in the south than they do in equatorial or northern regions of the continent. Given the relatively complete and well studied faunal successions in East Africa, this is not likely to be an artefact of the fossil record, but is probably due to precocious evolution of these lineages in the southern extremities of the continent, well removed from evolutionary activity in the vast zone of northern

mibiennes du Miocène moyen, on trouvé de nombreuses lignées mammaliennes qui sont partagées avec les sites est-africains, ce qui suggère qu'il y avait des échanges génétiques entre ces régions. Parmi ces lignées, on peut citer les proboscidiens (*Progomphotherium*, *Eozygodon*, *Afromastodon*, *Deinotherium*), les tubulidentés (*Orycteropus*), les suidés (*Namachoerus*, *Nguruwe*), les sanithères (*Diamantohyus*), les rongeurs (*Diamantomys*, *Paraphiomys*, *Megapedetes* et *Protarsomys*), les insectivores (*Parageogale*, *Protenrec*, *Amphelchinus*), les macroscélidés (*Myohyrax*, *Miorhynchocyon*), les créodontes (*Hyainailourus*) et les carnivores (*Ysengrinia*, *Amphicyon*).

#### L'Afrique australe à l'origine de lignées de vertébrés africains

Plusieurs vertébrés des niveaux namibiens du Miocène inférieur et moyen apparaissent relativement plus tôt au sud qu'à l'équateur où dans les régions septentrionales du continent. Si on considère que les successions fauniques sont relativement

Africa and Eurasia.

Until the description of the Arrisdrift crocodile (*Crocodylus gariensis*) the extant Nile Crocodile was thought to have evolved relatively recently (during the Pliocene) from a short-snouted form, *Crocodylus lloydi* (Tchernov, 1976). It now appears to be much more likely that it arose in southern Africa during the Middle Miocene from *C. gariensis* and then spread northwards during the Pliocene. The earliest known true ostrich (*Struthio coppensi*) is present at Elisabethfeld (ca 21 Ma). Its earliest records in East Africa are at Nyakach and Fort Ternan (Kenya (ca 13 Ma)).

The viverrid *Africanictis hyaenoides* has lower carnassial morphology that resembles that of the hyaena-like *Percrocuta* of late Middle Miocene age (Kenya, Europe, Asia). Thus the family Percrocutidae may have had its origins in southern Africa.

By far the earliest record of the rhinocerotid genus *Diceros* is from Arrisdrift. The next oldest records are from the late Miocene of Tunisia (Douaria (ca 10 Ma)) and Uganda (Nkondo (ca 6 Ma)). It would appear that the genus arose in the south where it persisted for several million years before spreading northwards. East and North Africa were well populated by a high diversity of rhinos during the Early and Middle Miocene (*Aceratherium*, *Brachypotherium*, *Chilotheridium*, *Dicerorhinus*) and it is possible that southern *Diceros* was excluded from expanding its range northwards until some of these taxa died out in other parts of Africa.

The earliest known bovids in the world are from Namibia (*Namibiomyx* from Elisabethfeld and Langental (ca 21 Ma) and *Namacerus* from Arrisdrift (ca 17-17.5 Ma)) predating the earliest known bovids from East Africa by a substantial period (undescribed homed bovid from Moruorot, Kenya (ca 17.2 Ma). The earliest known climacoceratids are from Namibia (*Sperrgebietomyx* at Elisabethfeld and Langental), well before their earliest records in East Africa (Maboko (ca 15 Ma)) and north Africa (Gebel Zelten (ca 16 Ma)).

The hyracoid *Prohyrax* is known from Elisabethfeld, Aucas and Arrisdrift, but has not reliably been reported from anywhere else in Africa, where other genera occur (*Megalohyrax*, *Meroehyrax*, *Bunohyrax*?). *Prohyrax* is the most likely ancestor of *Parapliohyrax* which does occur in the upper part of the Middle Miocene of East Africa (Ngorora, Tugen Hills (ca 12-11 Ma)) and north Africa (Beni Mellal, (ca 12.5 Ma)) as well as Namibia (Berg Aukas (ca 12 Ma)).

The bathyergid rodent *Geofossor* appears to be an endemic southern form, differing from East African early and middle Miocene bathyergids *Proheliophobius* and *Richardus*. *Geofossor* and an undescribed small bathyergid from Elisabethfeld may be related to extant southern endemics, *Bathyergus* and *Cryptomys*.

Thus several lineages of reptiles, birds and mammals appear to have evolved in Southern Africa from where they eventually spread northwards towards the tropics and beyond. Southern Africa was therefore an important source, or pool, of vertebrate lineages. In northern and tropical Africa, the effects of intercontinental interchanges of vertebrates are much more visible in the fossil record, and in the literature one often sees the Eurasian aspects of African faunas being highlighted and the southern aspects omitted or downplayed. Whilst there were undoubtedly important interchanges of fau-

complètes et bien étudiées en Afrique orientale, il ne s'agit certainement pas d'un artefact de récolte, mais cela est probablement dû à une évolution précoce de ces lignées aux extrémités australes du continent, bien isolées de l'activité évolutive qui a eut lieu dans les grandes étendues de l'Afrique septentrionale et de l'Eurasie.

Jusqu'à la description du crocodile d'Arrisdrift (*Crocodylus gariensis*), on pensait que le crocodile du Nil actuel avait évolué relativement récemment (au cours du Pliocene), à partir d'une forme à museau court, *Crocodylus lloydi* (Tchernov, 1976). Il apparaît maintenant bien plus probable qu'il est né en Afrique australe au cours du Miocène moyen à partir de *C. gariensis*, puis qu'il s'est répandu vers le nord au cours du Pliocène.

Les premières vraies autruches (*Struthio coppensi*) sont présentes à Elisabethfeld (21 Ma environ). Ses plus anciens représentants en Afrique orientale viennent de Nyakach et de Fort Ternan (13 Ma environ).

La morphologie de la carnassière inférieure du viverridé, *Africanictis hyaenoides* est très proche de celle de *Percrocuta* (un carnivore qui ressemble à une hyène) de la fin du Miocène moyen du Kenya, d'Europe et d'Asie. La famille des Percrocutidae serait donc née en Afrique australe.

Le genre de rhinocérotidé, *Diceros*, de loin le plus ancien vient d'Arrisdrift. Les autres les plus anciens ont été découverts dans le Miocène terminal de Tunisie (Douaria, 10 Ma environ) et d'Ouganda (Nkondo, 6 Ma environ). Il semblerait que le genre soit né dans le sud où il aurait persisté pendant plusieurs millions d'années avant de se répandre vers le nord. Pendant le Miocène inférieur et moyen, les rhinocéros étaient très diversifiés et largement répandus en Afrique du Nord et de l'Est (*Aceratherium*, *Brachypotherium*, *Chilotheridium*, *Dicerorhinus*), et il est possible que le *Diceros* austral fut empêché de s'étendre vers le nord jusqu'à l'extinction de certains de ces taxons dans d'autres régions de l'Afrique.

Les premiers bovidés connus dans le monde ont été découverts en Namibie : *Namibiomyx* à Elisabethfeld et à Langental vieux de 21 Ma environ et *Namacerus* à Arrisdrift âgé de 17 à 17,5 Ma à peu près. Ils prédatent les premiers bovidés connus en Afrique orientale au Kenya où un bovidé à corne non encore décrit a été trouvé à Moruorot (17,2 Ma). Les plus vieux climacocératidés sont namibiens (*Sperrgebietomyx* est connu à Elisabethfeld et Langental) bien avant qu'ils ne soient signalés en Afrique orientale à Maboko (15 Ma environ) et en Afrique du Nord à Gebel Zelten (16 Ma environ).

L'hyracide *Prohyrax* est présent à Elisabethfeld, Aucas et Arrisdrift, mais il n'a pas été signalé avec certitude dans d'autres sites africains, où l'on rencontre d'autres genres comme *Megalohyrax*, *Meroehyrax*, *Bunohyrax*? *Prohyrax* est l'ancêtre le plus probable de *Parapliohyrax* que l'on rencontre au sommet du Miocène moyen en Afrique de l'Est à Ngorora, dans les Tugen Hills (12-11 Ma environ), en Afrique du Nord à Beni Mellal (12,5 Ma environ) et en Namibie à Berg Aukas (aux alentours de 12 Ma).

Le rongeur bathyergidé *Geofossor* apparaît être une forme endémique différant des bathyergidés est-africains du Miocène inférieur et moyen comme *Proheliophobius* et *Richardus*. *Geofossor* et un bathyergidé de petite taille non encore décrit provenant d'Elisabethfeld pourraient être apparentés à

nas between Africa and Eurasia throughout the Miocene, we should not let this mislead us into forgetting, or minimising, the contribution of southern Africa to the makeup of Africa's Miocene and present day faunas.

### Palaeoclimatology

Evidence from the Namib Aeolianites immediately north of the Orange River Valley, indicates that by about 16 Ma, the region had become hyper-arid with a winter rainfall regime, not very different from the situation today. Thus there was a major change in climate between 17.5 and 16 Ma from semi-arid with summer rainfall before (Zambezi phytochore) to hyper-arid with winter rainfall after (Karoo-Namib phytochore, dominated by "fynbos") (Fig. 11). It is likely that this climatic change was caused by expansion of the Antarctic ice cap to continental proportions, an event that displaced the ecoclimatic belts of the world northwards (Fig. 12). It was probably also at this time that the ice sheet started shedding vast quantities of cold water into the southern ocean which flowed northwards as deep ocean water until it was forced to well up along the west coasts of Africa, South America and Australia. Cold upwelling cells associated with the northwards flowing Benguela Current are still active, and are responsible for the maintenance of hyper-arid conditions along the coastal strip of Southwestern Africa (the Namib Desert). There are analogous upwelling cells along the west coast of South America which contribute to the maintenance of the Atacama Desert.

### Conclusions

Auchas and Arrisdrift have yielded many new genera and species of vertebrates. This is because the two sites represent time spans that were hitherto poorly known in Africa south of the Equator. Stromer's (1926) pioneering studies on the Early Miocene faunas from the northern Sperrgebiet were for many years the principal works dealing with Early Miocene material from the subcontinent, and for taphonomic reasons, there is little overlap between his faunas and those from Auchas which are of similar age. Faunas from Elisabethfeld, Fiskus and Langental are dominated by micromammals and medium sized ruminants and suids, whereas these groups are rare or non-existent at Auchas, which in contrast has yielded important proboscidean remains.

Arrisdrift is one of the few localities in the subcontinent to yield basal Middle Miocene faunal elements, and it is by far the richest one, having yielded over 10,000 fossils *in situ*. For this reason, many of the species and genera from the site are new to science, revealing a certain degree of endemism in the fauna, which is not surprising if the geographic position of the area is considered. There is however a sufficient quantity of pandemic faunal elements present to permit intra- and intercontinental faunal correlations. Carnivores and creodonts in particular were widespread and permit correlations not only to East African but also to European faunal successions. Other groups, such as suids, macroscelidids, tenrecoids and rodents are useful for correlating between Namibia and East Africa where the ages of many of the faunas have been determined by radioisotopic analyses of superjacent volcanic deposits.

des formes endémiques australes comme *Bathyergus* et *Cryptomys*.

Plusieurs lignées de reptiles, d'oiseaux et de mammifères semblent bien avoir évolué en Afrique australe, d'où ils se sont répandus vers les tropiques et au-delà. L'Afrique australe a donc été une sorte de berceau des lignées de vertébrés. En Afrique du Nord et tropicale, les effets des échanges intercontinentaux sont plus marqués dans les données fossiles et dans la littérature les aspects eurasiatiques des faunes africaines sont souvent mis en évidence alors que les australes souvent oubliés où minimisés. Bien qu'il soit indéniable qu'il y a eu des échanges fauniques importants entre l'Afrique et l'Eurasie pendant tout le Miocène, nous ne devrions pas oublier où minimiser l'apport de l'Afrique australe à la mise en place des faunes africaines miocènes et actuelles.

### Paléoclimatologie

Les données recueillies dans les éolianites du désert de Namib, immédiatement au nord de la vallée de l'Oranje, suggèrent qu'il y a environ 16 millions d'années, la région était devenue hyper-aride avec un régime de pluies d'hiver, peu différent de ce qu'il est aujourd'hui. Il y a donc eu un changement climatique majeur entre 17,5 et 16 Ma; on est passé d'un climat semi-aride à pluies d'été (phytochore zambézienne) à un hyper-aride à pluies d'hiver (phytochore Karoo-Namib dominée par le "fynbos")(Fig.11). Il est probable que ce changement a été causé par l'expansion de la calotte glaciaire antarctique qui a atteint des proportions continentales. Il en résulta un déplacement vers le nord des ceintures écoclimatiques mondiales (Fig. 12). C'est certainement aussi à cette époque que la calotte glaciaire a commencé à libérer de grandes quantités d'eau froide dans l'océan austral qui s'est déplacée vers le nord dans les fonds océaniques jusqu'à ce qu'elle soit forcée de remonter le long des côtes occidentales de l'Afrique, de l'Amérique du Sud et de l'Australie. Ces remontées d'eaux froides associées au déplacement vers le nord du courant de Benguela sont encore actives, et sont responsables du maintien des conditions hyper-arides le long de la bande côtière de l'Afrique du Sud-Ouest (le désert de Namib). On trouve des remontées d'eaux froides analogues le long de la côte occidentale de l'Amérique du Sud; ces dernières contribuent à la persistance du désert de l'Atacama.

### Conclusions

Les gisements d'Auchas et d'Arrisdrift ont livré beaucoup de nouveaux genres et espèces de vertébrés. Ceci est en grande partie dû au fait que les sites représentent une tranche de temps qui jusque-là était inconnue au sud de l'équateur. Les travaux pionniers de Stromer (1926) sur les faunes du Miocène inférieur du nord de la Sperrgebiet sont restés pendant de nombreuses années les principaux traitant des fossiles du Miocène inférieur du sous-continent, et pour des raisons taphonomiques, il y a peu de recouvrement entre ces faunes du nord et celles d'Auchas qui sont d'âge similaire. Les faunes d'Elisabethfeld, de Fiskus et de Langental sont dominées par les micromammifères, les ruminants et les suidés de taille moyenne, tandis que ces groupes sont rares où absents à Auchas, qui en revanche, a livré des restes importants de proboscidiens.

Arrisdrift est une des quelques localités du sous-continent a

Available faunal analyses indicate that Auchas is ca 19–20 Ma whereas Arrisdraft is somewhat younger, being ca 17.5–17 Ma. There is a close relationship between the genesis of the Orange River terrace deposits and global sea level history, and this also permits intercontinental correlations.

Comparison of the Orange River faunas with those of the Namib aeolianites reveals that there was a major change in climate between 17.5 and 16 Ma. Southern Namibia changed from being subtropical with summer rainfall during the Early Miocene to being temperate with winter rainfall during the Middle Miocene. It is hypothesized that this climatic change

avoir livré des faunes de la base du Miocène moyen, mais c'est de loin la plus riche. Plus de 10 000 fossiles ont été, en effet, récolté *in situ*. C'est pourquoi de nombreux genres et espèces trouvés sur le site sont nouveaux. Ces derniers révèlent un certain degré d'endémisme dans les faunes, ce qui n'est pas surprenant quand on considère la position géographique de la région. Il y a cependant assez d'éléments fauniques pendémiques pour établir des corrélations intra- et intercontinentales. C'est, en particulier, le cas des carnivores et des créodontes qui étaient largement répandus pour permettre des corrélations non seulement avec les successions fauniques de l'Afrique orientale,

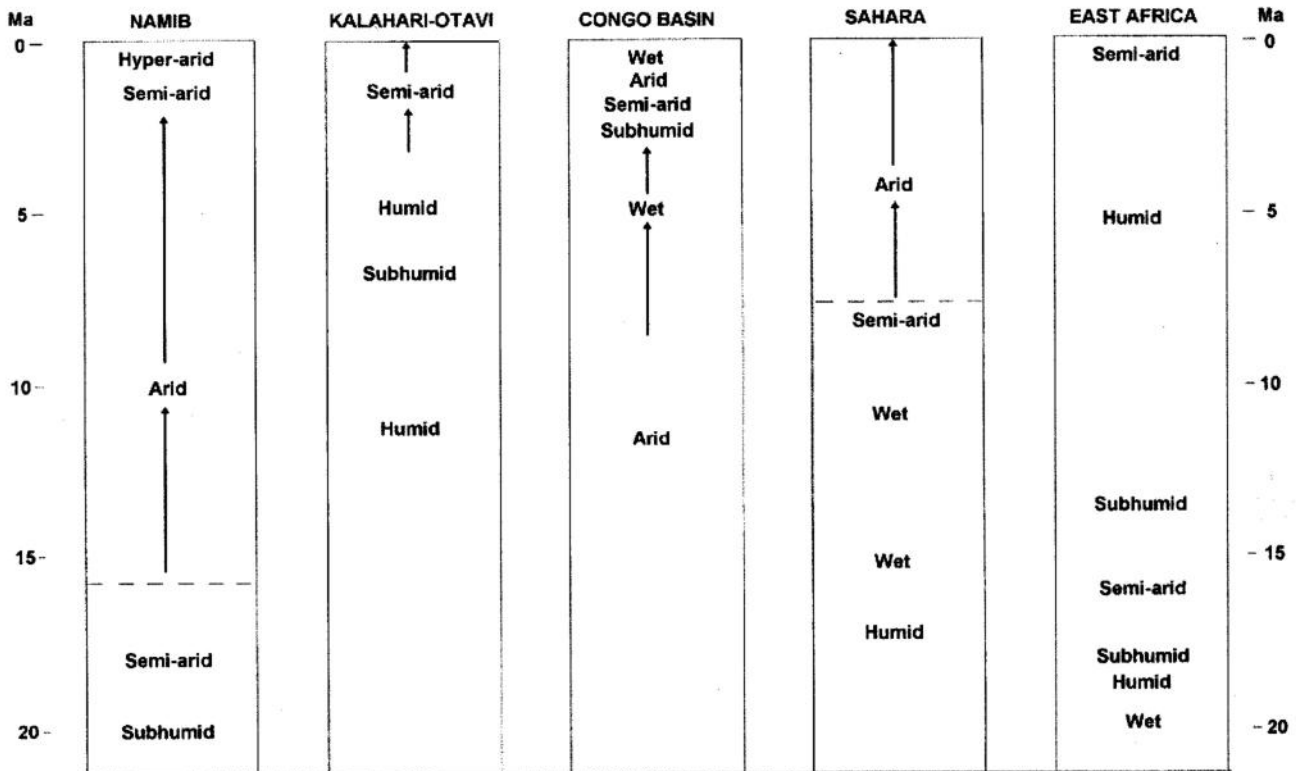
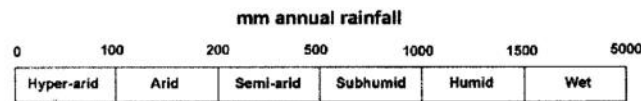
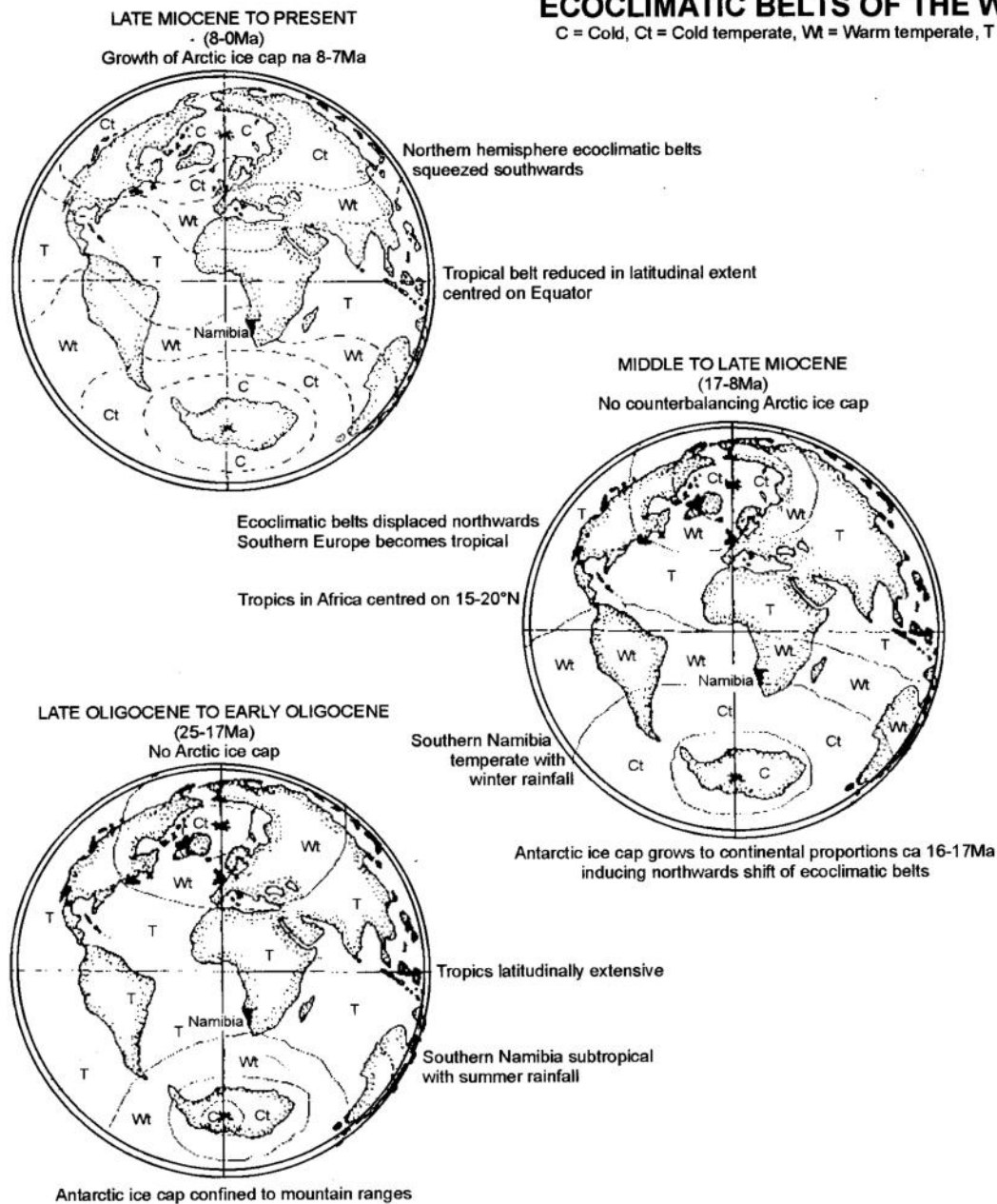


Figure 11: Brief summary of the history of African Deserts during the Cainozoic. The Namib is by far the oldest of the African deserts. For some of the deserts there are large stratigraphic gaps, and thus a poverty of information about them.

**ECOCLIMATIC BELTS OF THE WORLD**

C = Cold, Ct = Cold temperate, Wt = Warm temperate, T = Tropical



**Figure 12:** Changes in ecoclimatic belts of the world during the Cainozoic. During the late Oligocene and Early Miocene, Namibia was of tropical to subtropical affinities. With the increase in size of the Antarctic ice cap to continental proportions between 17-16 Ma, the ecoclimatic belts of the world were forced northwards, producing an asymmetrical situation in which the tropics lay predominantly in the northern hemisphere, being centred at 15-20°N latitude. During this period, Namibia was straddled by warm temperate to cold temperate conditions, whilst mid-latitude Eurasia enjoyed tropical to subtropical conditions. Subsequently, with the growth of the Arctic Ice Cap at the end of the Miocene (8-7 Ma) the Arctic and Boreal belts expanded in latitudinal extent, thereby squeezing the tropical and southern hemisphere belts southwards. The tropics became narrower in latitudinal extent and were once again centred on the equator. Southern Namibia remained warm temperate.

was related to the expansion of the Antarctic ice sheet to continental proportions. This not only affected the latitudinal positions of the world's ecoclimatic belts, displacing them northwards, but it also led to the shedding of vast amounts of cold water into the southern oceans, thereby greatly altering oceanic climate as well, and incidentally producing an impact on the climates of the west coasts of the southern continents due to upwelling of cold water along their coasts. In general, this latter phenomenon led to the hyper-aridification of coastal areas that would merely have been semi-arid without it. The Namib Desert dates from this augmentation in the dimensions of the Antarctic ice sheet.

mais aussi avec les européennes. D'autres groupes, comme les suidés, les macroscélidés, les tenroïdes et les rongeurs sont utiles pour comparer la Namibie et L'Afrique orientale où les âges des faunes ont été déterminés par les analyses radioisotopiques des dépôts volcaniques encadrant les dépôts.

Les analyses fauniques disponibles montrent qu'auhas est âgé de 19 à 20 Ma, tandis qu'Arrisdrift est un peu plus jeune, 17,5 à 17 Ma environ. Une étroite relation existe entre la genèse des dépôts de terrasses de L'Oranje et l'histoire mondiale de la variation des niveaux de la mer; ceci permet aussi d'effectuer des corrélations intercontinentales.

### Acknowledgements

We thank all the scientists who have collaborated in the production of the papers that appear in this monograph, and those that participated in the field work, in the laboratory and library. We also thank the Geological Survey of Namibia and the Namibian National Monuments Council. The field work was funded by the French Ministry of Cooperation, the Collège de France, the National Museum of Natural History, Paris, the CNRS, Namdeb and the Geological Survey of Namibia.

We thank the Foundation Singer-Polignac for supporting several French scientists to travel to Namibia to examine the fossils.

### References

- Anon, 1976. Miocene vertebrates from South West Africa. *S. Afr. J. Sci.*, **72**, 355.
- Berggren, W.A., Kent, D.V., Swisher, C.C., & Aubry, M.-P. 1995. A revised Cenozoic geochronology and chronostratigraphy. In: Geochronology Time Scales and Global Stratigraphic Correlation. *SEPM Special Publ.*, **54**, 129-212.
- Corvinus, G. 1978. Fossils from Arrisdrift - Unlocking secrets of the Miocene. *Optima*, **27** (4), 108-114.
- Corvinus, G. & Hendey, Q.B. 1978. A new Miocene vertebrate locality at Arrisdrift in South West Africa. *N. Jb. Geol. Palliont Mh. Stuttgart*, **1978** (4), 193-205.
- Dauphin, Y., Pickford, M. & Senut, B. 1996. Microstructures des coquilles d'oeufs d'oiseaux fossiles de Namibie. *Revue de Paléobiologie*, **15**, 225-241.
- Dauphin, Y., Pickford, M. & Senut, B. 1998. Diagenetic changes in the mineral and organic phases of fossil avian eggshells from Namibia. *Applied Geochem.*, **13**, 243-256.
- Ginsburg, L. 1990. Les quatre faunes de Mammifères miocènes des faluns du synclinal d'Esves (Val-de-Loire, France). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **310**, 89-93.
- Ginsburg, L. 2000. Chronologie des dépôts miocènes du Bleusois à la Bretagne. *Symbioses*. ns **2**, 3-16.
- Guérin, C. 2000. The Neogene Rhinoceroses of Namibia. *Palaeont. afr.*, **36**, 119-138.
- Harris, J.M. 1977. Deinotheres from Southern Africa. *S. Afr. J. Sci.*, **73**, 281-282.
- Hendey, Q.B. 1978. Preliminary report on the Miocene vertebrates from Arrisdrift, South West Africa. *Ann. S. Afr. Mus.*, **76**, 1-41.
- Hendey, Q.B. 1984. Southern African late Tertiary vertebrates. In: R.G.Klein (ed.) *Southern African Prehistory and Palaeoenvironments*, pp. 81-106, A. A.Balkema Rotterdam/Boston.
- Margerel, J.-P. & Cousin, M. 1989. Les faluns de Douéla-Fontaine (Marne-et-Loire). *Bull. Soc. Ét. Sci. Anjou.*, **13**, 27-33.
- Mein, P. 1990. Updating of MN Zones. In: E.H.Lindsay et al., (eds) *European Neogene Mammal Chronology*, pp. 73-90. New York, Plenum.
- Meylan, P.A. & Auffenberg, W. 1986. New land tortoises (Testudines, Testudinidae) from the Miocene of Africa. *Zool. J. Linn. Soc.*, **86** (3), 279-307.
- Morales, J., Pickford, M., Soria, D. & Fraile, S. 1998. New carnivores from the basal Middle Miocene of Arrisdrift, Namibia. *Eclogae geol. Helv.*, **91**, 27-40.
- Morales, J., Soria, D. & Pickford, M. 1995. Sur les origines de la famille des Bovidae (Artiodactyla, Mammalia). *C. R. Acad. Sci. Paris*, **321**, 1211-1217.
- Mourer-Chauviré, C., Senut, B., Pickford, M., Mein, P. & Dauphin, Y. 1996. Ostrich eggs, legs and phylogenies. *S. Afr. J. Sci.*, **92**, 492-495.
- Pickford, M. 1981. Preliminary Miocene mammalian biostratigraphy for Western Kenya. *J. Hum. Evol.*, **10**, 73-97.
- Pickford, M. 1994. A new species of *Prohyrax* (Mammalia, Hyracoidea) from the Middle Miocene of Arrisdrift, Namibia. *Communs. Geol. Surv. Namibia*, **9**, 43-62.
- Pickford, M. 1995. Suidae (Mammalia, Artiodactyla) from the early Middle Miocene of Arrisdrift, Namibia: *Namachoerus* (gen. nov.) *moruoroti*, and *Nguruwe kijivium*. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **320**, 319-326.
- Pickford, M. 1996a. Tubulidentata (Mammalia) from the Middle and Upper Miocene of southern Namibia. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **322**, 805-810.
- Pickford, M. 1996b. Fossil crocodiles (*Crocodylus lloydi*) from the Lower and Middle Miocene of Southern Africa. *Ann. Paléont.*, **82**, 235-250.
- Pickford, M. 1998. Onland Tertiary marine strata in southwestern Africa: eustasy, local tectonics and epeirogenesis in a passive continental margin setting. *S. Afr. J. Sci.*, **94**, 5-8.
- Pickford, M. & Dauphin, Y. 1993. *Diamantornis wardi* nov. gen., nov. sp., giant extinct bird from Rooilepel, Lower Miocene, Namibia. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **316**, 1643-1650.
- Pickford, M. and Morales, J. 1994. Biostratigraphy and palaeobiogeography of East Africa and the Iberian Peninsula. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, **112**,

- 297-322.
- Pickford, M. & Senut, B. 1997. Cainozoic mammals from coastal Namaqualand, South Africa. *Palaeont. afr.*, **34**, 199-217.
- Pickford, M. & Senut, B. 2000. Geology and Palaeobiology of the Namib Desert, South-western Africa. *Mem. Geol. Surv. Namibia*, **18**, 1-155.
- Pickford M., Senut B. & Dauphin Y. 1995a. Biostratigraphy of the Tsondab Sandstone (Namibia) based on gigantic avian eggshells. *Geobios.*, **28**, **1**, 85-98.
- Pickford, M., Senut, B., Mein, P., Gommery, D., Morales, J., Soria, D., Nieto, M. & Ward, J. 1996. Preliminary results of new excavations at Arrisdrift, middle Miocene of southern Namibia. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **322**, 991-996.
- Pickford, M., Senut, B., Mein, P., Morales, J., Soria, D., Nieto, M., Ward, J. & Bamford, M. 1995b. The discovery of lower and middle Miocene vertebrates at Auchas, southern Namibia. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **322**, 901-906.
- Putnam, A.J. 1984. The geography of animal communities. In: J.A. Taylor (ed.) *Themes in biogeography*. Croom Helm, London, pp. 163-190.
- Quilty, P. G. 1977. Cenozoic sedimentation cycles in Western Australia. *Geology*, **5**, 336-340.
- Rögl, F. & Steininger, F. 1983. Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratéthys. *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, **85A**, 135-163.
- Senut, B. 1997. Postcranial morphology and springing adaptations in Pedetidae from Arrisdrift, Middle Miocene (Namibia). *Palaeont. afr.*, **34**, 101-109.
- Senut, B. & Pickford, M. 1995. Fossil eggs and Cenozoic continental biostratigraphy of Namibia. *Palaeont. afr.*, **32**, 33-37.
- South African Committee for Stratigraphy (SACS), 1980. Stratigraphy of South Africa, Kent L.E. (Comp); *Part 1. Lithostratigraphy of the Republic of South Africa, South West Africa/Namibia, and the Republics of Bophuthatswana, Transkei and Venda*. Handb. geol. Surv. S. Afr., **8**, 690pp.
- Stromer, E. 1926. Reste Land- und Süßwasser Bewohnender Wirbeltierreste aus dem Diamantfeldern Deutsch-Südwest Afrikas. In: E. Kaiser (ed.) *Die Diamantenwüste Südwest-Afrikas*. Reimer, Berlin, **2**, 107-153.
- Telles Antunes, M. 1984. Essai de synthèse sur les mammifères du Miocène du Portugal. In: *Volume d'hommage au géologue G. Zbyszewski*. Ed Recherche sur les Civilisations, Paris, pp. 301-323.
- Telles Antunes, M. & Pais, J. 1993. The Neogene of Portugal. *Ciencias da Terra (UNL)*, **12**, 7-22.
- Ward, J., Corbett, I., Pickford, M. & Senut, B. 1993. Terrestrial gastropods in the southern Namib: evidence for winter rainfall in the Miocene? *SASQUA Abstr.*, **1993**, 24.
- White, F. 1986. La végétation de l'Afrique. *Mém. accompagnant la carte de végétation de l'Afrique*. Unesco/AETFAT/UNSO. Orstom - Unesco.
- Woodburn, M.O. & Swisher, C.C. 1995. Land Mammal high-resolution geochronology, intercontinental overland dispersals, sea level, climate, and vicariance. In: *Geochronology Time Scales and Global Stratigraphic Correlation. SEPM Special Publ.*, **54**, 335-364.