

La valeur des caractères crâniens dans la classification des éléphants

Autor(en): **Azzaroli, Augusto**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Eclogae Geologicae Helvetiae**

Band (Jahr): **59 (1966)**

Heft 1

PDF erstellt am: **22.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-163388>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern. Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

La valeur des caractères crâniens dans la classification des éléphants

par Augusto Azzaroli¹⁾

(avec 28 figures en texte)

RÉSUMÉ

Les caractères crâniens des Eléphants ont été sous-évalués dans la littérature paléontologique récente. Leur étude conduit à des résultats qui sont partiellement en contraste avec les vues courantes sur la classification de ce groupe, et montre aussi que les espèces sont plus nombreuses que celles reconnues sur la base des caractères des molaires.

Les résultats de cet étude peuvent être résumés de la manière suivante: le nom *Elephas meridionalis* a été appliqué à trois espèces distinctes, représentées respectivement dans le Valdarno Supérieur (l'*E. meridionalis* vrai), à Sénèze et à L'Aquila, en Italie centrale. L'Eléphant pliocène du Valdarno inférieur est mal connu, mais est étroitement apparenté à celui du Valdarno Supérieur. *Elephas hysudricus* et *E. recki* se rattachent au même groupe d'espèces.

Elephas planifrons n'est pas l'ancêtre d'*E. meridionalis*, mais pourrait être l'ancêtre d'*E. indicus* et d'autres espèces.

E. trogontherii est étroitement lié à *E. primigenius*, mais ne montre aucune parenté avec *E. meridionalis*. Le nom *E. primigenius* d'ailleurs a été appliqué à des formes assez différentes, pour lesquelles une révision s'impose.

E. antiquus est aussi un nom qui a été appliqué à des formes différentes, dont les mieux connues ont été trouvées en Allemagne (Steinheim) et en Italie centro-méridionale. Ces formes sont étroitement apparentés avec *E. namadicus*.

Les Eléphants vivants d'Afrique montrent des affinités plus étroites avec les Stégodontes du Plio-Pléistocène indien qu'avec les autres Eléphants.

INTRODUCTION

Dans la classification des Eléphants, les molaires ont joué un rôle démesuré avec leur signification effective. Il faut reconnaître qu'il n'en fut pas toujours ainsi, et que les auteurs plus anciens portèrent leur attention sur toutes les parties du squelette. Sans vouloir faire de l'histoire de la Paléontologie, il suffira de citer les travaux de CUVIER (1821), de NESTI (1825) et de FALCONER & CAUTLEY (1847) à ce sujet. Les observations des deux premiers auteurs nous apparaissent aujourd'hui assez grossières, mais il est remarquable que, tandis que CUVIER admettait une seule espèce d'Eléphant fossile, *E. primigenius*, NESTI se basa entièrement sur les caractères crâniens pour démontrer que les Eléphants du Valdarno Supérieur appartiennent à une espèce différente, qu'il nomma *E. meridionalis*. En effet, NESTI

¹⁾ Istituto di Geologia dell'Università di Firenze, Via Lamarmora 4, Florence, Italie.

ne remarqua pas les différences entre les molaires de ces deux espèces. Malheureusement, il commit aussi une erreur, car nous savons maintenant qu'un de ses trois crânes, très mal conservé d'ailleurs, est un *E. antiquus*: néanmoins, la distinction entre *E. meridionalis* et *E. primigenius* n'est pas contestable.

L'ouvrage de FALCONER & CAUTLEY marqua un progrès substantiel, la qualité des figures et des descriptions et le détail des coupures spécifiques y atteignant une précision qui correspond encore aux exigences du paléontologiste moderne.

C'est dans les années qui suivirent que la méthode d'observation changea en quelque sorte de direction, les paléontologistes concentrant leurs études de plus en plus sur les molaires. Cela tient naturellement au fait que ces pièces sont beaucoup plus fréquentes que les crânes dans les gisements et les collections; et pour le paléontologiste la tentation est toujours très forte de tirer le maximum d'information possible de ses fossiles, si fragmentaires qu'ils soient. La comparaison entre les molaires est d'ailleurs plus aisée qu'entre les crânes et plus facile à être exprimée en formules numériques, ce qui donne une impression de précision et d'objectivité qui est, en effet, plus illusoire que réelle. Mais cette tendance à concentrer l'attention sur une partie seulement du squelette est dangereuse, pouvant conduire à des grandes déceptions. Les exemples ne font pas défaut: pour en rester aux Eléphants, il suffira de citer la célèbre synthèse de SOERGEL (1913): cet auteur rangea les molaires des espèces connues en une série continue de modifications morphologiques qui, partant d'*E. planifrons* et passant par *E. meridionalis*, conduisait d'un côté vers *E. antiquus*, de l'autre côté vers *E. trogontherii* et *E. primigenius*, et interpréta cette série de passages comme une série évolutive. Cette idée fut acceptée presque à l'unanimité, mais on est forcé d'admettre maintenant qu'elle est insoutenable, au moins en ce qui concerne *E. meridionalis*.

Il est curieux qu'OSBORN, dans sa grande monographie (1942), tout en proclamant l'importance des caractères crâniens, demeura cependant lié aux vieilles conceptions: en fait, ses reconstructions phylétiques sont basées en premier lieu sur les molaires et non sur les crânes. C'est à cause de cela qu'il arriva à des résultats qui ne furent pas acceptés par quelques auteurs récents, notamment français (VAUFREY 1958) et italiens (D'ERASMO & MONCHARMONT ZEI 1955, MACCAGNO 1962); en même temps qu'OSBORN, ARAMBOURG (1942), se basant sur les caractères crâniens, proposait pour quelques espèces une classification bien différente de celle de l'auteur américain, et plus proche de celle que nous adopterons ici.

Voilà pourquoi nous n'avons adopté aucun des noms génériques et subgénériques d'OSBORN. Notre but, cependant, n'est pas de proposer une nouvelle classification des Eléphants: nous laissons cette tâche aux spécialistes, et le schéma que nous faisons suivre est destiné à illustrer la méthode d'étude que nous proposons et qui est définie dans le titre de cet article. Plutôt que résoudre des problèmes, notre

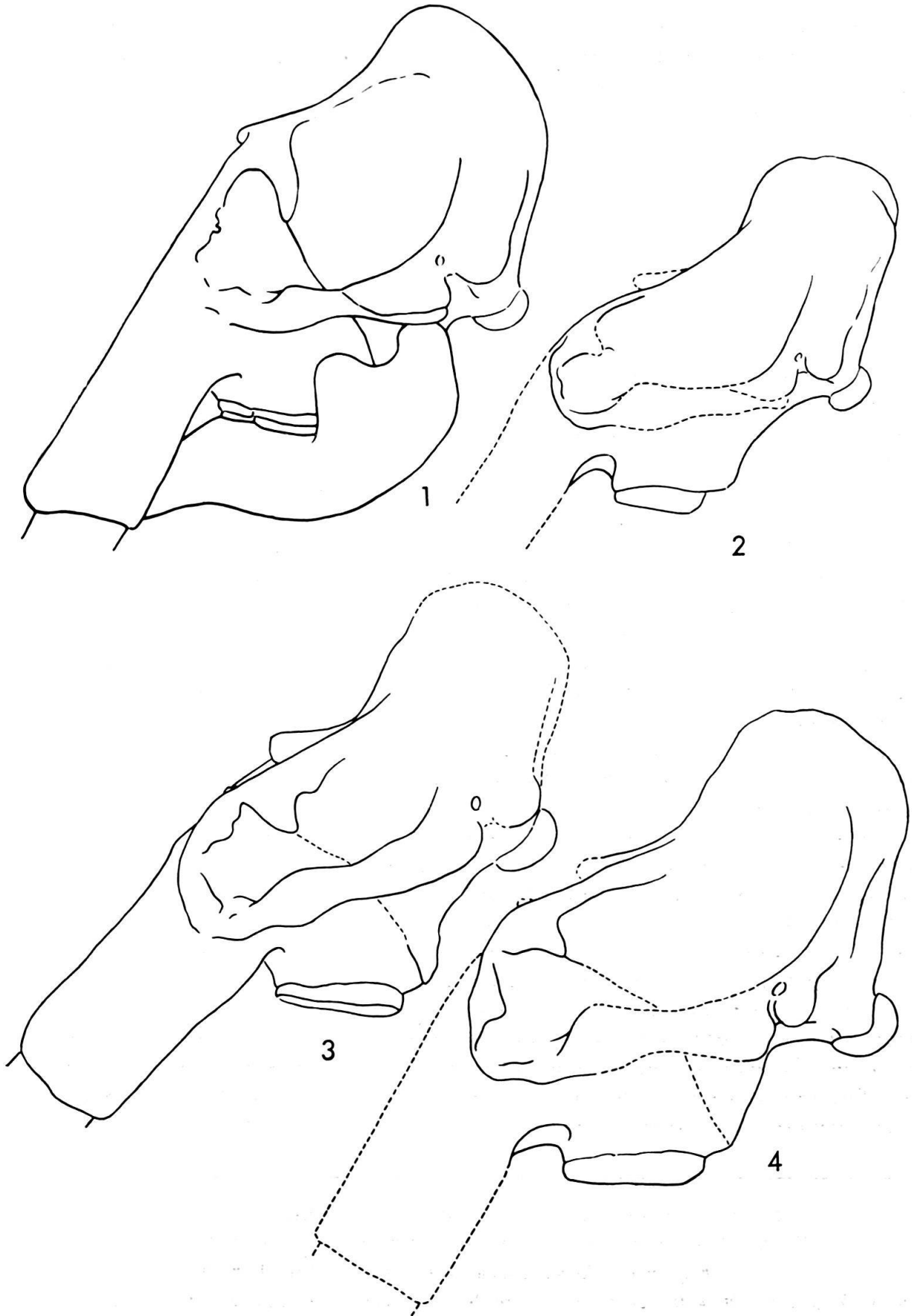
Fig. 1. *Elephas* aff. *meridionalis*, Sénèze. Crâne au Musée de Bâle.

Fig. 2. *Elephas meridionalis*, femelle (?), Valdarno Supérieur. IGF 1051.

Fig. 3. *Elephas meridionalis*, mâle, Valdarno Supérieur. IGF 1049.

Fig. 4. *Elephas meridionalis*, mâle, type (côté droit renversé), Valdarno Supérieur. IGF 1054.

Toutes les figures ca. 1 : 13,6



Figs. 1-4.

intention est de discuter la façon la plus rationnelle de les approcher. Nous ne voulons pas nier l'importance des molaires, mais on verra au cours de cet exposé que ces dents ne sont pas suffisantes à définir les espèces, moins encore à éclairer leurs rapports phylétiques. Bien entendu, il serait préférable de baser l'étude sur toutes les parties du squelette, mais à présent ce procédé ne peut être appliqué qu'à un petit nombre d'espèces fossiles; et, faute de mieux, le crâne reste toujours la pièce plus significative.

Le groupe d'*Elephas meridionalis*

Elephas meridionalis du Valdarno Supérieur – figs. 2, 3, 3a, 4, 7.

E. meridionalis est considéré comme une des espèces des mieux connues, néanmoins l'étude des crânes permet encore des observations inédites. Nous avons figuré le type (lectotype, défini par DÉPÉRET, MAYET & ROMAN) et deux autres crânes du Valdarno Supérieur qui se trouvent dans le Musée Paléontologique de Florence. Il s'agit de trois individus adultes et âgés, portant la troisième molaire seule en fonction.

Le type, enregistré sous le nombre IGF 1054, est un mâle de taille très forte; il a été décrit et figuré par NESTI (son crâne «C», pl. I fig. 1, 2; la fig. 2 reproduit le côté droit renversé) quand il se trouvait dans les collections des Grands Ducs de Toscane au palais de la Specola, et fut endommagé ensuite, vraisemblablement lors de son transport à l'Université, perdant une partie des prémaxillaires et de la fosse nasale: dans cette condition il fut figuré par WEITHOFER (1890, pl. II, fig. 1), et les figures de ces deux savants ont été reproduites, par la suite, dans plusieurs publications.

Le crâne IGF 1949 fut aussi décrit par NESTI (son crâne «A», pl. I fig. 3) et par WEITHOFER (pl. I). La région nasale et les arcades jugales sont mieux conservées que dans le type, mais la calotte crânienne est incomplète. On possède aussi les alvéoles avec les bases des défenses, et les extrémités des défenses, dont les parties intermédiaires manquent. Ces pièces ont vraisemblablement été brisées au moment de la récolte, et malheureusement les surfaces d'attaque des alvéoles au crâne ont été endommagées. NESTI figura le crâne par sa base, sans les alvéoles; plus tard ces pièces furent montées, mais dans une position peu naturelle, les défenses étant orientées horizontalement vers l'avant (FALCONER, dans une note écrite avant 1857 et publiée en 1868, p. 122). Cette reconstruction fut ensuite démolie, mais les pièces gardent encore les traces du plâtre et des armures métalliques. Dans les figures de WEITHOFER, obtenues, à ce qu'on peut juger, en montant ensemble deux photographies prises séparément, les alvéoles apparaissent encore hors de leur place. J'ai fait monter ces alvéoles dans la position reproduite dans nos figures 3, 3a; l'angle formé par les alvéoles avec la base du crâne apparaît légèrement plus ouvert que dans les autres exemplaires, et je ne saurais pas exclure que, malgré tout le soin, une petite erreur ne se soit glissée dans la reconstruction actuelle.

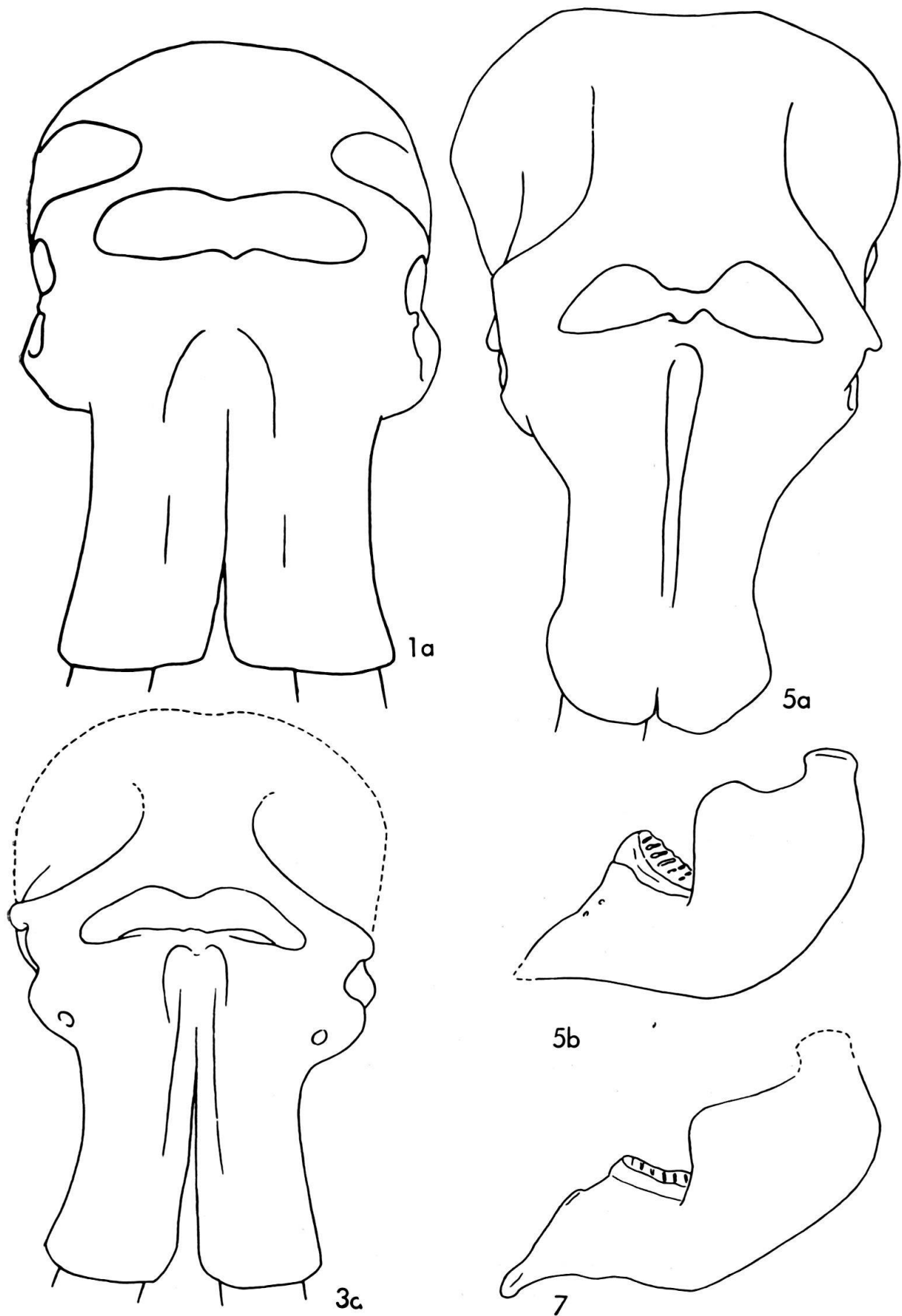
Fig. 1a. *Elephas meridionalis*, Sénèze. Crâne au Musée de Bâle.

Fig. 3a. *Elephas meridionalis*, mâle, Valdarno Supérieur. IGF 1049.

Figs. 5a, 5b. *Elephas* aff. *meridionalis*, mâle, l'Aquila.

Fig. 7. *Elephas meridionalis*, mâle, mandibule, Valdarno Supérieur. IGF 10791.

Toutes les figures ca. 1 : 13,6



Figs. 1a, 3a, 5a, 5b, 7

Le crâne IGF 1051 n'est pas mentionné par NESTI, et probablement fut trouvé après la publication de son ouvrage. Il est mentionné par FALCONER (son crâne N^o. 7) et par WEITHOFER (son crâne «D»), mais n'a jamais été figuré. Le palais, l'occipital, l'orbite droite et la calotte crânienne sont entiers, mais les arcades jugales, la fosse nasale et la plus grande partie des prémaxillaires ont été détruits. La taille est plus petite et les défenses sont plus grêles que dans les autres deux exemplaires, et pourtant cet individu paraît être une femelle.

A part un crâne infantile, on connaît encore quatre crânes d'*E. meridionalis* du Valdarno Supérieur: ils sont tous fortement endommagés dans les parties supérieures, mais leurs parties basales et les défenses sont complètes.

Le crâne IGF 1060 appartient à une vieille femelle; c'est le crâne N^o 6 de FALCONER, décrit et figuré par WEITHOFER (pl. IV, fig. 2; pl. V, fig. 1) comme *E. lyrodon*, un nom qui tombe en synonymie avec *E. meridionalis*.

Le crâne IGF 1050 (N^o 8 de FALCONER) a aussi été attribué à *E. lyrodon* par WEITHOFER (pl. VI, fig. 1, 2), et appartient à une jeune femelle, portant encore M¹₁-M²₂ en fonction et M³₃ dans les alvéoles. Il a été trouvé avec la mandibule complète et une partie du squelette, soit: la colonne vertébrale complète, à l'exception d'une partie du sacrum et des vertèbres caudales; les deux séries presque complètes des côtes, l'omoplate gauche et le bassin. Ce beau fossile est monté dans le Musée de Paléontologie de Florence; le crâne est peut-être celui mentionné par NESTI (p. 197), qui le vit dans une ferme du marquis Rinuccini, qui venait de l'excaver.

Un troisième crâne, d'un vieux mâle, se trouve dans le Musée de Montevarchi. Il est de taille très forte et porte des défenses énormes.

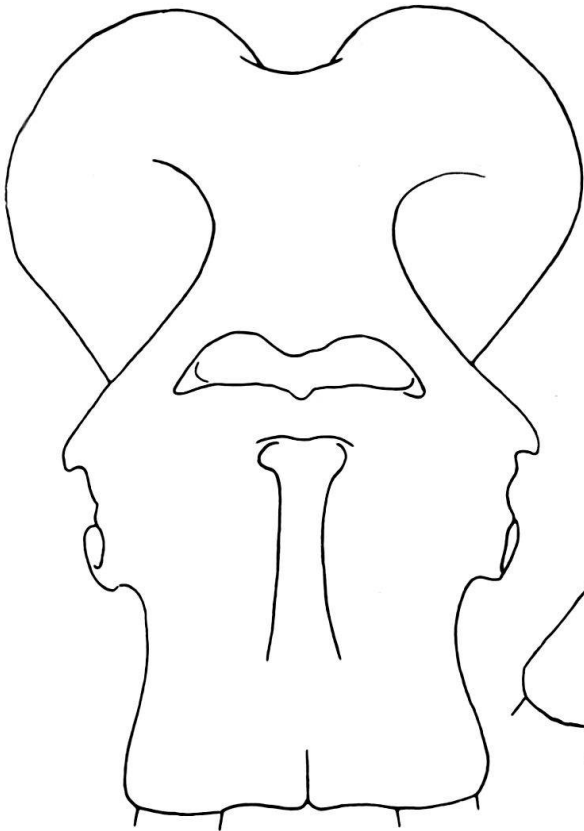
Le quatrième crâne appartient à un squelette incomplet (IGF 10791) que j'excavai en 1953 dans un ravin nommé «Borro al Quercio» entre S. Giovanni et Montevarchi. La partie supérieure du crâne avait été détruite par les racines d'un arbre. Il en reste la base, avec les condyles, les molaires, les prémaxillaires et les défenses. La mandibule est complète à l'exception de ses condyles. Le squelette se compose de l'atlas, une dizaine de vertèbres thoracales et lombaires, le sacrum, quelques vertèbres caudales, une vingtaine de côtes, une omoplate, une patte antérieure, le bassin, les deux pattes postérieures. Ce squelette se trouve dans le Musée de Florence: il a été restauré, mais n'a pas encore été monté. Il appartient à un mâle d'âge extrêmement avancé, les molaires supérieures étant usées au point de conserver seulement six lamelles du côté gauche et quatre du côté droit. Nous avons figuré ici la mandibule, fig. 7.

Bien que la taille soit assez variable, les caractères morphologiques d'*E. meridionalis* du Valdarno Supérieur sont remarquablement constants. Le diamètre antéro-postérieur du crâne est fortement allongé, ce qui est incontestablement un caractère primitif; le front est haut, étroit, fortement concave; la voûte crânienne est renflée dans la région pariéto-occipitale et fortement projetée en arrière; les alvéoles des défenses sont rapprochés et faiblement divergeants vers le bas. La

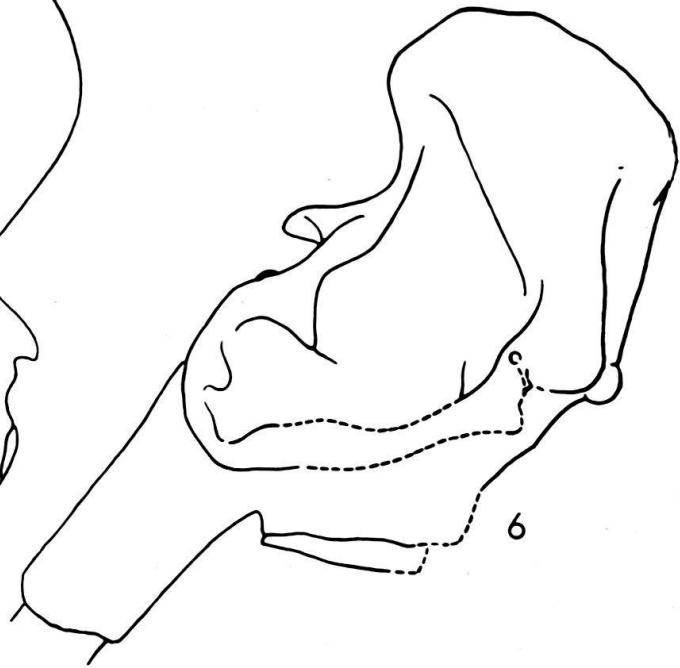
Fig. 6, 6a. *Elephas hysudricus*, Upper Siwaliks. D'après FALCONER & CAUTLEY.

Fig. 5. *Elephas* aff. *meridionalis*, mâle, L'Aquila.

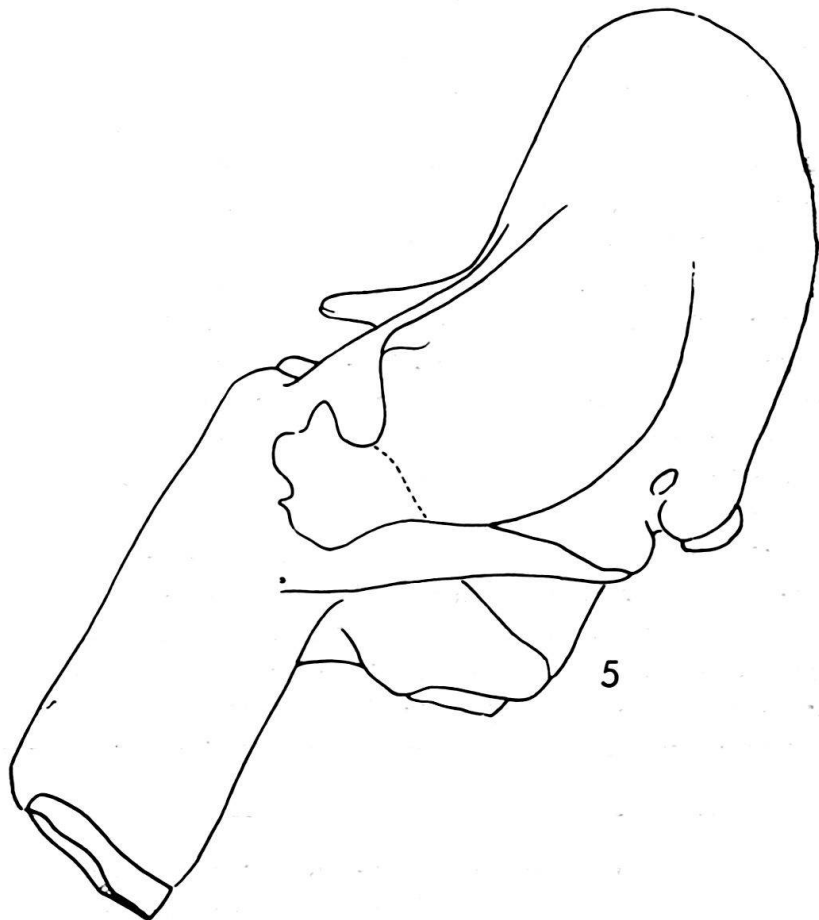
Toutes les figures ca. 1:13,6



6a



6



5

Figs. 6, 6a, 5.

mandibule est de forme assez allongée et porte une courte apophyse sur la symphyse. Les défenses, dont on connaît plusieurs exemplaires, montrent un dimorphisme sexuel marqué, étant beaucoup plus fortes et plus trapues dans les mâles; elles sont fortement recourbées et assez courtes, ne dépassant probablement jamais les 2 m 30 de longueur du bord inférieur des alvéoles.

L'Eléphant de Sénèze – figs. 1, 1a.

On connaît plusieurs pièces de ce célèbre gisement, dont la meilleure est un crâne complet, avec les défenses, d'un individu adulte, portant les deuxièmes molaires en fonction avec les troisièmes. Son état de conservation est meilleur que dans les crânes du Valdarno Supérieur, l'exemplaire étant complet dans tous ses détails. Il diffère des exemplaires de la Toscane en ce que la partie supérieure du crâne est placée plus en avant, ce qui résulte en une forme totalement différente de la fosse temporale et en une position plus avancée de la fosse nasale; le front est moins concave et plus large, l'angle formé par les prémaxillaires avec la base du crâne assez serré. La mandibule porte une apophyse symphysaire bien plus longue que celle des exemplaires du Valdarno Supérieur.

Il est hors de doute que les Eléphants de Sénèze et ceux du Valdarno Supérieur sont étroitement apparentés: néanmoins, leurs différences nous paraissent d'une portée bien au delà des variations individuelles, et telle à justifier une coupure au rang de l'espèce.

Le squelette de L'Aquila – figs. 5, 5a, 5b.

Le squelette de L'Aquila, en Italie centrale, fut découvert dans un dépôt lacustre en 1954 et restauré sous la direction de M.lle MACCAGNO, qui l'attribua à *E. meridionalis* (1962). C'est un squelette pratiquement complet d'un mâle, d'âge aussi avancé que l'exemplaire du Borro al Quercio dont il a été question plus haut. La défense gauche manque et paraît avoir été brisée bien avant la mort de l'animal, car l'alvéole correspondant est partiellement atrophié. Ce magnifique exemplaire a été monté dans une salle du château de L'Aquila.

Nous ne pouvons pas accepter sans réserve la détermination de M.lle MACCAGNO: le crâne est bien différent de ceux du Valdarno Supérieur, mais pour des caractères qui le différencient encore davantage du crâne de Sénèze. Le diamètre antéro-postérieur est très raccourci, tandis que le crâne est fortement développé en hauteur; ces modifications comportent une forme différente de la fosse temporale, une position plus avancée des condyles occipitaux, et une position nettement différente de l'orbite par rapport aux prémaxillaires et à la fosse nasale. Les alvéoles des défenses sont rapprochés et parallèles. La défense est très longue et beaucoup plus élancée

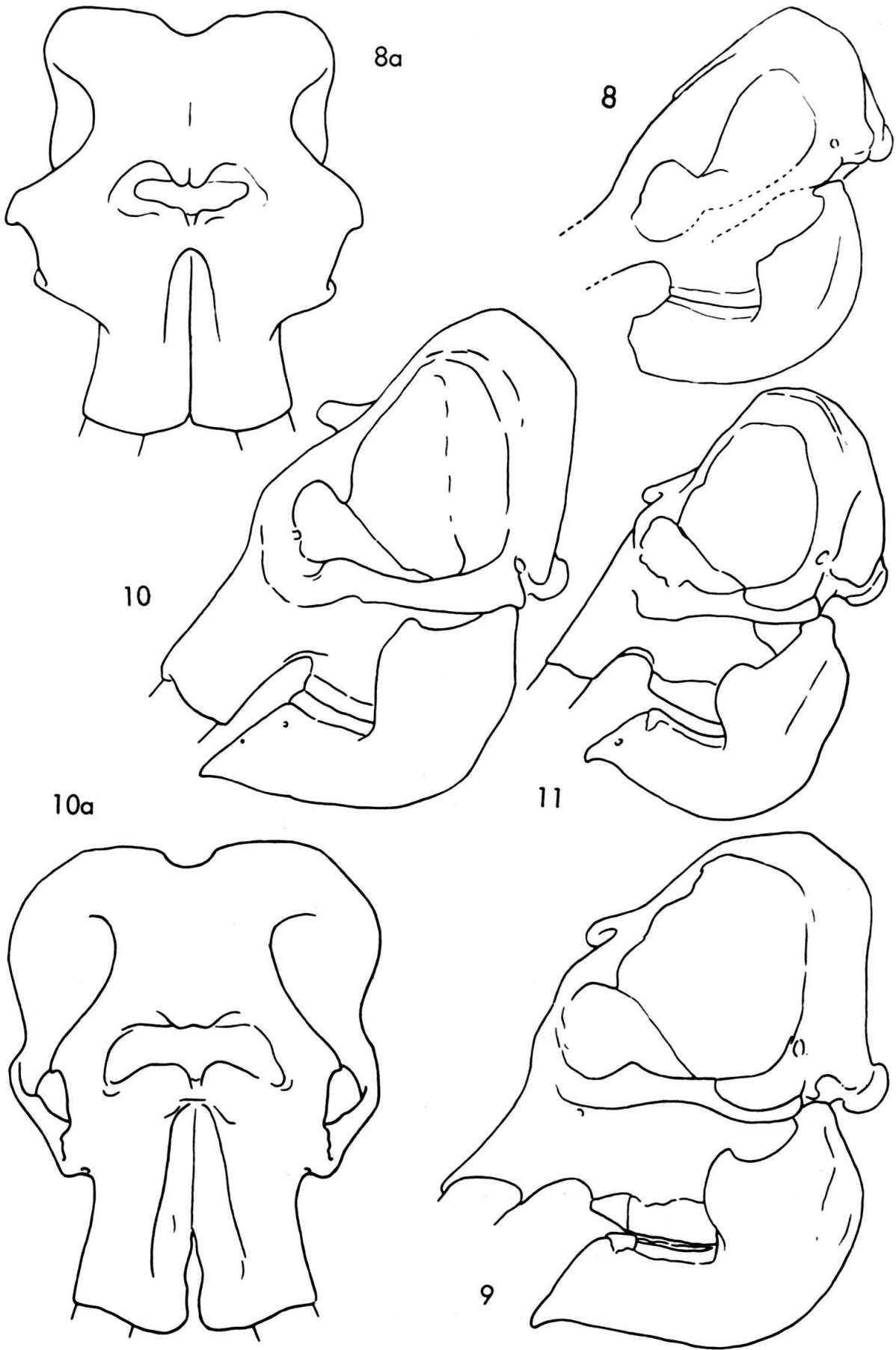
Fig. 8, 8a. *Elephas planifrons*, Siwalik Hills. D'après FALCONER & CAUTLEY.

Fig. 9. *Elephas indicus bengalensis*, India., D'après DE BLAINVILLE.

Figs. 10, 10a. *Elephas indicus* var. *mukna*, India. D'après FALCONER & CAUTLEY.

Fig. 11. *Elephas indicus ceylanicus*, Ceylon. D'après DE BLAINVILLE.

Toutes les figures ca. 1 : 13,6



Figs. 8, 8a, 9, 10, 10a, 11.

que celles de la Toscane; la mandibule, en rapport avec la forme du crâne, est très courte et haute. Nous ajouterons que le squelette de L'Aquila est de taille nettement plus forte que celui du Borro al Quercio et que le bassin est de forme différente.

L'Eléphant de L'Aquila est plus évolué que ceux du Valdarno Supérieur. Il pourrait bien être leur descendant directe, mais il est hors de doute qu'il faut l'en séparer, au moins comme une sous-espèce, peut-être même comme espèce distincte.

Elephas hysudricus et les espèces voisines – figs. 6, 6a.

Tandis qu'OSBORN plaçait *E. hysudricus* dans son sous-genre *Hypselephas*, en le reliant en quelque sorte à *E. indicus*, ARAMBOURG montra ses affinités incontestables avec *E. meridionalis* dans les caractères crâniens. Il est très évolué, et spécialisé dans une direction différente de l'Eléphant de L'Aquila; ses affinités sont révélées par la forme renflée de la région pariéto-occipitale, le front fortement concave, la forme semblable de la région faciale et des prémaxillaires. A *E. hysudricus*, espèce du Pléistocène indien, se rattachent *E. hysudrindicus* de Java et *E. recki* du Pléistocène de l'Afrique Equatoriale (VOIR ARAMBOURG, VAUFREY).

Le Mammouth de Steinheim a. d. Murr.

Elephas primigenius fraasi a été fondé par DIETRICH sur un squelette entier du Pléistocène supérieur de Steinheim a. d. Murr. J'en connais seulement les figures reproduites par OSBORN (1942, fig. 997, 1017, 1018), qui ne sont pas très claires. Le crâne me paraît cependant bien différent de celui des autres *E. primigenius*, et plus proche des espèces plus évoluées du groupe d'*E. meridionalis*. Il vaudrait la peine de réétudier ce fossile, qui s'écarte des autres *E. primigenius* aussi par sa taille très forte, la forme trapue de ses défenses et la primitivité de ses molaires.

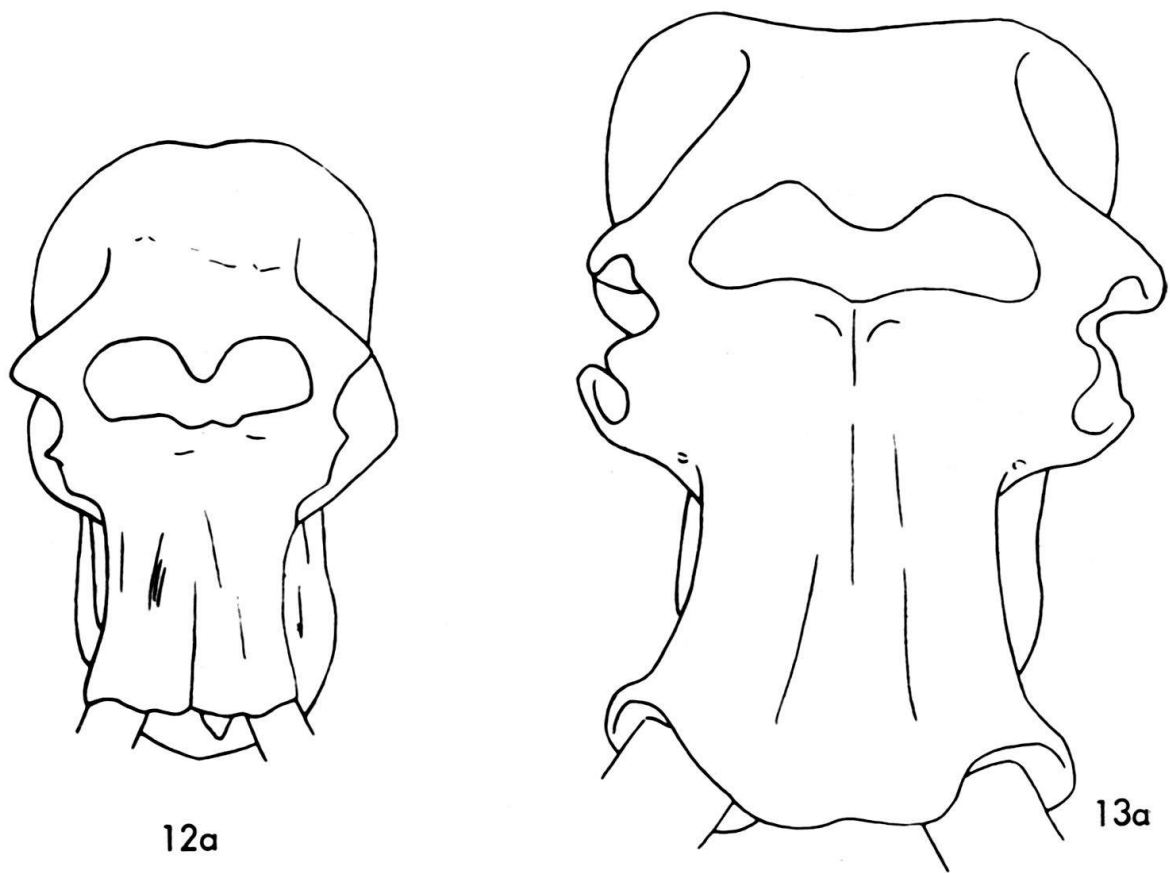
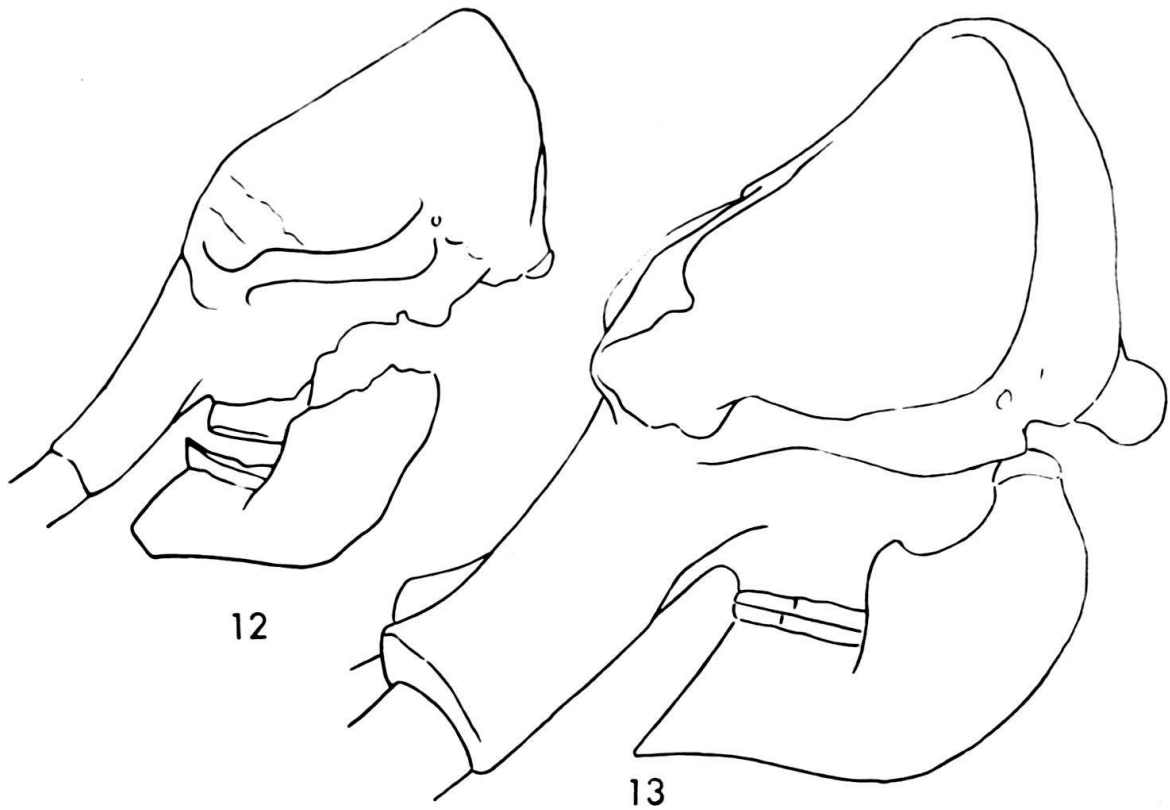
La question des «*Elephas planifrons*» d'Europe.

DÉPÉRET, MAYET & ROMAN ont attribué à *E. planifrons* plusieurs exemplaires de la France Méridionale et du Valdarno Inférieur. Des exemplaires de Sèneze sont parmi ces fossiles, mais nous savons maintenant que l'Eléphant de Sèneze n'est pas un *planifrons* (il n'est pas probable que deux espèces différentes vivaient dans cette localité au Villafranchien). Une des pièces plus significatives entre les fossiles italiens est une portion de crâne de Montopoli, Valdarno Inférieur, dont les molaires ont été figurées par WEITHOFER, pl. IX, fig. 3, qui les attribua à *E. meridionalis*. Il est hors de doute que ces dents, ainsi que d'autres molaires du même bassin, ne correspondent pas au type d'*E. meridionalis*: cependant le fossile de Montopoli porte une partie du prémaxillaire droit avec la base de la défense, identique par sa position et par sa taille aux exemplaires plus forts de cette espèce. On peut contester que les Eléphants du Valdarno Inférieur soient des *meridionalis* typiques, mais rien ne nous autorise à en faire des *planifrons*. Nous ajouterons encore qu'*E. planifrons* est caractérisé par la présence, au moins temporaire, des prémolaires, dont aucun exemplaire n'a été signalé en Europe.

Figs. 12, 12a. *Elephas trogontherii*, jeune femelle, Musée de Bruxelles. D'après POHLIG.

Figs. 13, 13a. *Elephas trogontherii*, Gelsenkirchen. D'après SIEGFRIED.

Toutes les figures ca. 1 : 13,6



Figs. 12, 12a, 13, 13a.

Elephas planifrons et *E. indicus*

Presque tous les auteurs ont considéré *Elephas meridionalis* comme un descendant d'*E. planifrons* des Upper Siwaliks (Pinjor), mais tout récemment, cette dérivation a été mise en doute par VAUFREY. En effet, ces deux espèces sont approximativement contemporaines, tandis qu'*E. planifrons* est beaucoup plus primitif. Il ne montre d'ailleurs aucun caractère qui indique une évolution dans la direction d'*E. meridionalis*: son crâne est allongé en sens antéro-postérieur, mais la forme du frontal et des prémaxillaires est fondamentalement différente; les différences sont encore plus frappantes dans la vue frontale des crânes que dans la vue latérale.

Avec *E. planifrons* nous avons figuré trois crânes d'Éléphants indiens. Les zoologistes distinguent plusieurs variétés dans cette espèce, mais leurs affinités avec *E. planifrons* sont évidentes, et il est bien possible que les Éléphants asiatiques actuels soient ses descendants plus ou moins directes. Il est d'ailleurs possible que l'espèce du Pinjor soit, en même temps, l'ancêtre d'autres espèces pléistocènes. Nous reviendrons bientôt sur ce point.

Le groupe d'*Elephas primigenius*

Elephas trogontherii – figs. 12, 12a, 13, 13a.

Cette espèce a été fondée par POHLIG sur deux molaires; heureusement, le même auteur figura aussi (1891, fig. 121) un crâne juvénile d'une femelle, du Musée de Bruxelles; c'est la pièce la plus significative entre celles décrites par POHLIG; son diamètre antéro-postérieur est allongé, comme dans *E. meridionalis*, mais la forme du crâne, avec l'orbite avancée, la voûte pointue et le front presque plat, est bien différente.

Si ce crâne est suffisant à définir l'espèce, un autre fossile plus intéressant a été décrit par SIEGFRIED (1956): il s'agit du crâne complet d'un mâle adulte, portant M2-M3 en fonction, trouvé à Gelsenkirchen, Westfalen, avec sa mandibule et quelques os des membres. A cause de l'âge plus avancé, les caractères de l'espèce y sont mieux développés que dans l'exemplaire de Bruxelles.

La taille de ce crâne est presque aussi forte que celle du type d'*E. meridionalis*, mais la calotte crânienne est plus pointue et placée plus en avant, le sommet se trouvant bien en avant de la verticale du conduit auditif externe. Le front est très faiblement concave, les orbites sont très avancées, les alvéoles des défenses sont plus divergents et moins forts que dans l'espèce du Valdarno Supérieur. En vue frontale, ce crâne frappe par sa forme carrée, ce qui pourrait être dû, en partie, à la reconstruction.

D'après les caractères crâniens, il nous paraît impossible qu'*E. trogontherii* soit dérivé d'*E. meridionalis*, comme l'admettaient SOERGEL et OSBORN; mais ses caractères ne s'opposent pas à une dérivation d'*E. planifrons*. D'autre part, il est très

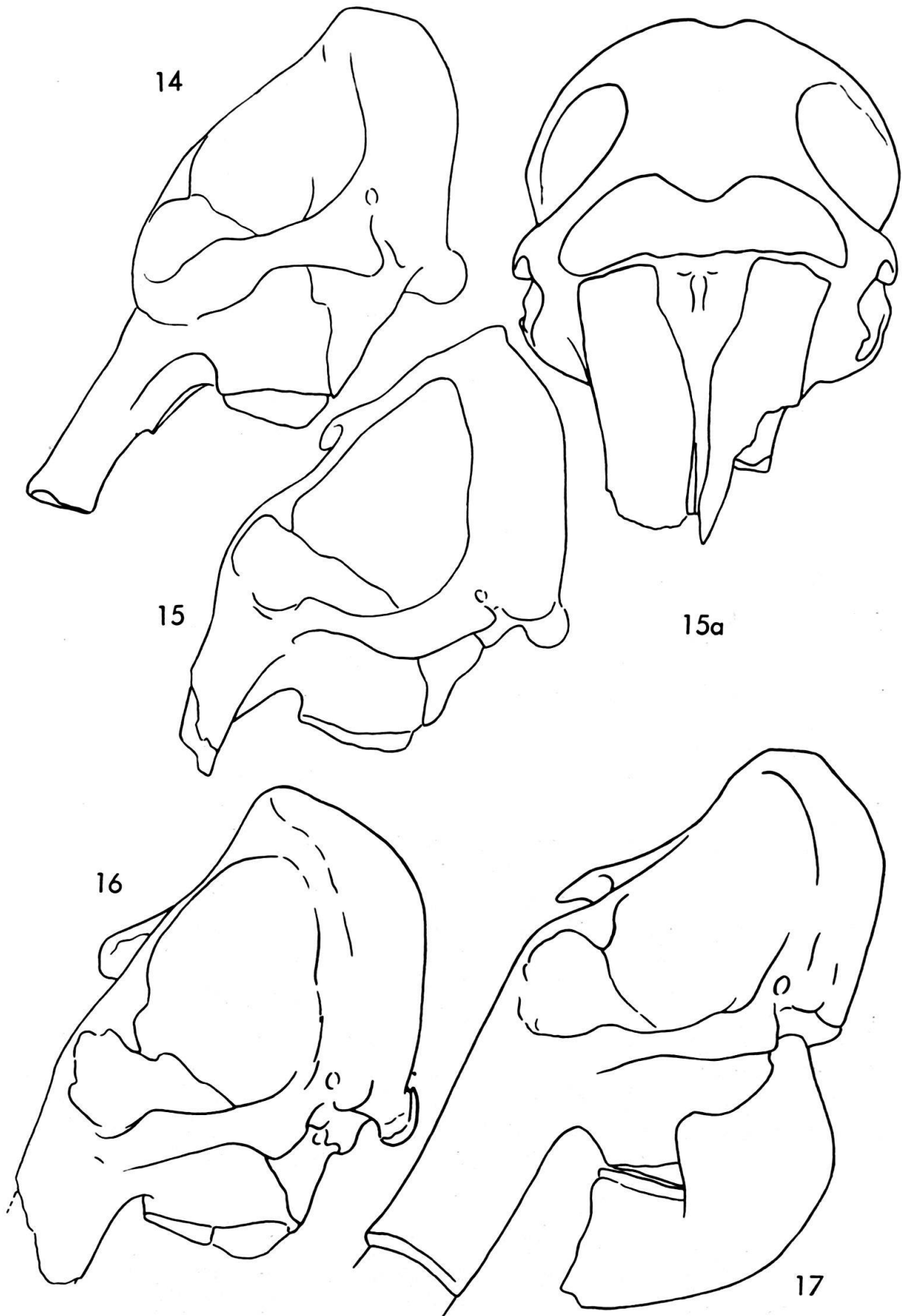
Fig. 14. *Elephas primigenius*, Sibérie. D'après ABEL.

Figs. 15, 15a. *Elephas primigenius*, Lippramsdorf. D'après SIEGFRIED.

Fig. 16. *Elephas washingtoni*, Etat de Washington. D'après OSBORN.

Fig. 17. *Elephas jeffersoni*, crâne du type; Jonesboro, Indiana. D'après OSBORN.

Toutes les figures ca. 1 : 13,6



Figs. 14, 15, 15a, 16, 17

probable qu'*E. trogontherii* soit l'ancêtre directe d'*E. primigenius*: cette idée a été exprimée par plusieurs auteurs, et SIEGFRIED a porté des données nouvelles en sa faveur, en montrant les analogies entre le crâne adulte d'*E. trogontherii* et les crânes juvéniles d'*E. primigenius*.

Elephas primigenius et ses alliés – figs. 14, 15, 15a, 16, 17.

Elephas primigenius est probablement l'espèce la plus connue d'Éléphant fossile; ses restes ont été signalé en Europe, en Asie et en Amérique septentrionale. Outre que par ses caractères dentaires bien définis, cette espèce se distingue par la morphologie du crâne, très raccourci et élevé.

VAUFREY considère les espèces américaines *E. washingtoni* et *E. jeffersoni* des synonymes d'*E. primigenius*. On peut accepter cette manière de voir pour *E. washingtoni*, mais le type d'*E. jeffersoni* a un crâne de forme bien différente, rappelant plutôt le groupe d'*E. meridionalis*, et pourtant sa position dans la classification des Éléphants nous reste énigmatique. D'ailleurs, quelques points de l'ouvrage d'OSBORN ne nous paraissent pas très clairs: par exemple, le crâne de l'exemplaire nommé «Franklin County Mammoth», attribué à *E. jeffersoni* par cet auteur, (1942, fig. 963), paraît correspondre mieux à *E. washingtoni*, tandis que le crâne du mammoth sibérien (fig. 962C) se rapproche du type d'*E. jeffersoni*.

Etant donnée sa grande repartition géographique, il n'est pas étonnant qu'*E. primigenius* soit une espèce assez polymorphe; nous croyons qu'une étude soignée des crânes permettrait d'y introduire des coupures, au moins au rang des sous-espèces.

Le groupe d'*Elephas antiquus*

La question d'*Elephas antiquus* et de ses sous-espèces – figs. 20, 20a, 21, 21a, 22, 22a, 23.

Elephas antiquus a été fondé par FALCONER sur des molaires de l'Angleterre. Malheureusement, on ne connaît aucun crâne de cette région, et les molaires de FALCONER ne sont pas suffisants pour définir l'espèce.

Le plus ancien squelette connu est celui de Burgtonna en Allemagne, confondu d'abord avec *E. primigenius* (voir OSBORN, p. 1118), mais je n'ai pu voir ni la description originale, ni des figures de ce fossile. Il paraît d'ailleurs que le crâne fut recueilli dans un état fragmentaire, car quelques fragments furent présentés à la Société Royale de Londres.

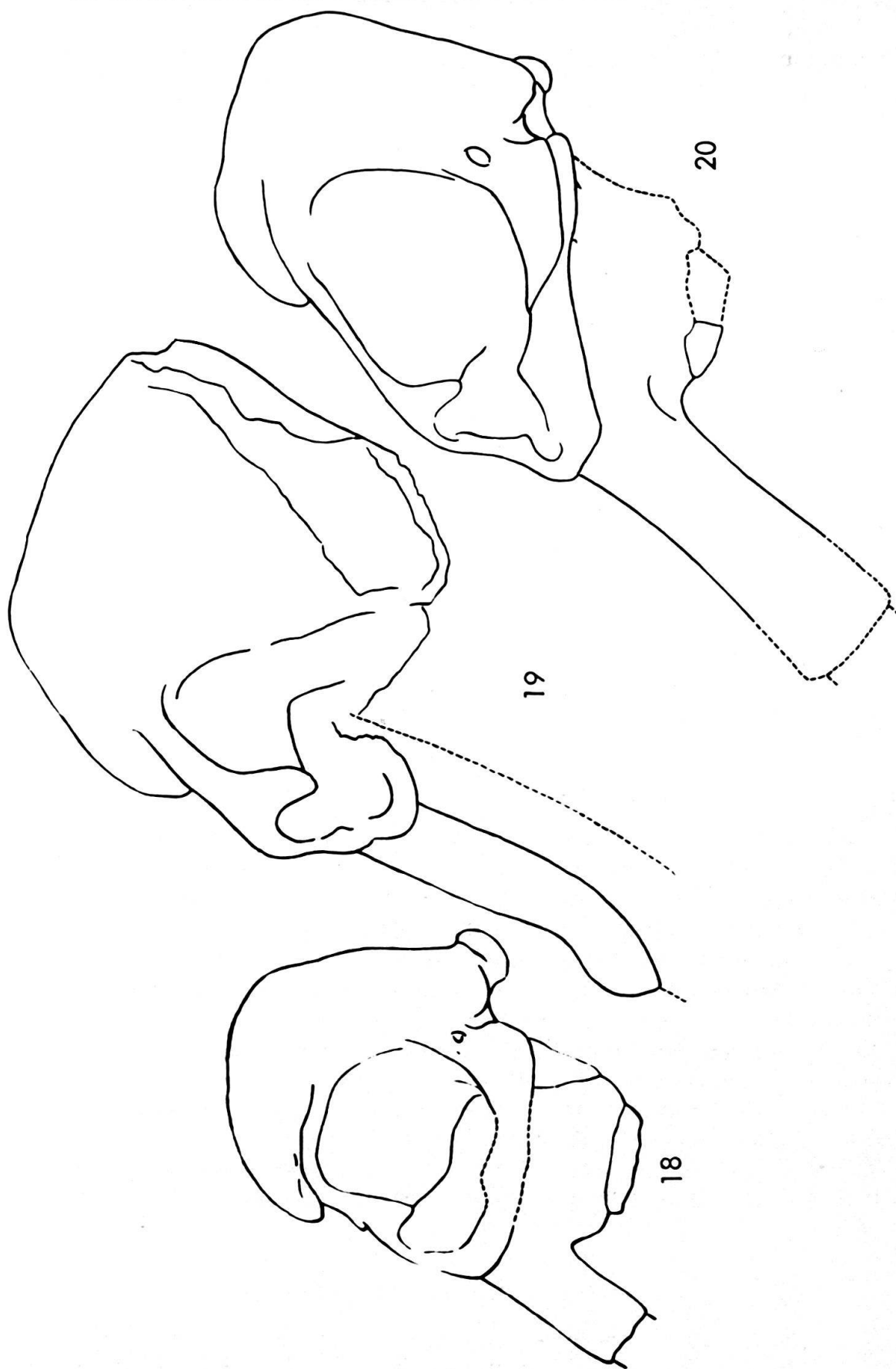
A part ce fossile, le premier crâne connu est celui du Musée de Florence, confondu avec *E. meridionalis* par NESTI et par FALCONER et figuré pour la première fois par WEITHOFER (pl. II, fig. 2; pl. III, fig. 1), qui l'attribua correctement à *E. antiquus*. Il s'agit d'un mâle adulte, portant les deuxièmes molaires en fonction avec les troisièmes, et est de taille énorme, dépassant tous les autres crânes de cette espèce.

Fig. 18. *Elephas namadicus*, Narbada, India. D'après FALCONER & CAUTLEY

Fig. 19. *Elephas namadicus*, alluvions du Godavari, India. D'après PILGRIM.

Fig. 20. *Elephas antiquus italicus*, mâle; Pian dell'Olmo près Riano, Rome. D'après MACCAGNO.

Toutes les figures ca. 1 : 13,6



Figs. 18 - 20.

Il est malheureusement très incomplet, se composant de la partie inférieure de l'occipital avec les condyles et la boîte encéphalique, de la base crânienne avec le palais et les molaires, et des prémaxillaires. Ceux-ci sont fortement divergents, et aussi très dissymétriques; ainsi que WEITHOFER l'avait remarqué, la défense gauche fut perdue bien avant la mort de l'animal; l'alvéole correspondant est rétréci et a été envahi par un tissu spongieux et partiellement oblitéré.

Ce fossile provient des anciennes collections granducales; il porte l'indication «Valdarno Superiore», et on connaît aussi plusieurs autres exemplaires de cette espèce portant la même indication de localité. Les indications ne sont pas suffisantes à définir le niveau stratigraphique de ces fossiles, mais il est généralement admis maintenant qu'ils sont postvillafranchiens, et ne sont pas contemporains d'*E. meridionalis*. Ainsi qu'on le verra plus bas, le crâne est trop incomplet pour établir sa position systématique exacte.

D'autres crânes d'*E. antiquus* furent trouvés ensuite, mais il fallut attendre longtemps avant d'en avoir d'assez complets.

Le premier crâne de Pignataro Interamna en Italie méridionale (OSBORN 1942, p. 1238 suiv.) était complet à l'époque de sa découverte, mais sa partie supérieure fut démolie avant d'arriver en Amérique. La reconstruction faite par OSBORN n'a pas été considérée satisfaisante par d'autres auteurs: une reconstruction qui nous paraît meilleure a été proposée par VAUFREY (1958, p. 280, fig. 281 F). D'après OSBORN, ce fossile serait un mâle; nous le considérons plutôt, avec D'ERASMO & MONCHARMONT ZEI, une femelle.

Deux autres crânes, de mâles adultes, furent découverts à Steinheim a.d. Murr en Allemagne, en 1926 et 1928, mais dans ceux-ci aussi la partie supérieure est très incomplète.

Un squelette entier fut trouvé dans des diatomites près de Viterbo, en Italie centrale, en 1941 (TREVISAN 1954), mais son crâne est très écrasé.

Un deuxième crâne, d'une jeune femelle, fut découvert en 1949 à Pignataro Interamna, à quelques mètres seulement de l'endroit du premier crâne (D'ERASMO & MONCHARMONT ZEI 1955): c'est le premier crâne complet qui ait été conservé. Il a été monté au Musée Paléontologique de Naples.

Dans les dernières années, une belle série de crânes et d'autres pièces ont été trouvés à Riano près de Rome (MACCAGNO 1962). Nous avons figuré ici le meilleur de ces fossiles, le crâne du mâle adulte de Pian dell'Olmo.

Les fossiles trouvés en Italie depuis 1941 nous permettent de définir deux questions qui sont longtemps restées controversées: la présence du bourrelet supra-nasal, et les rapports entre *E. antiquus* de l'Italie Péninsulaire et les Elephants nains des îles.

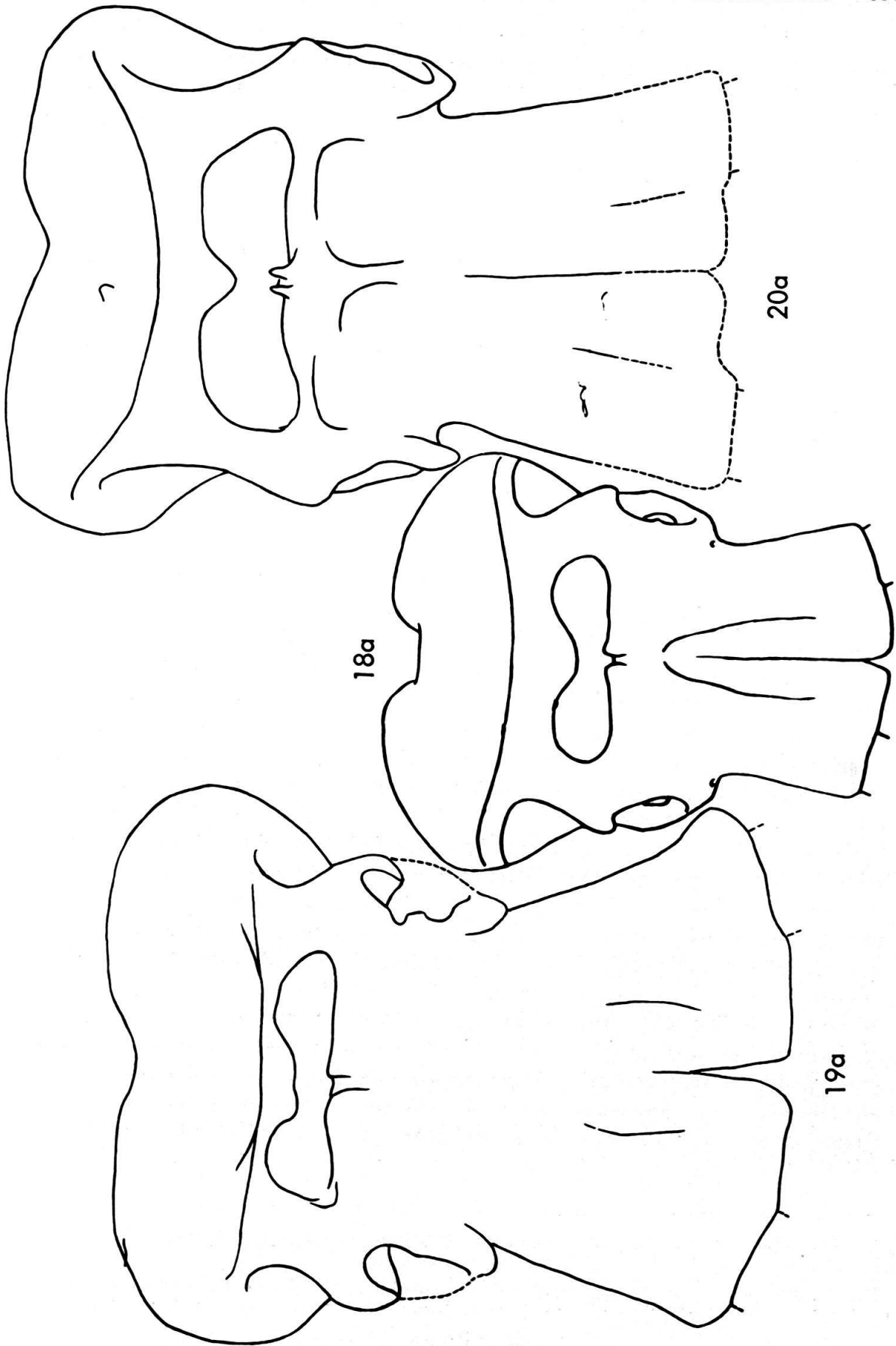
Le bourrelet supra-nasal n'apparaît pas dans la reconstruction du premier crâne de Pignataro Interamna faite par OSBORN, ni dans les reconstructions que BERCK-

Fig. 18a. *Elephas namadicus*, Narbada, India. D'après FALCONER & CAUTLEY.

Fig. 19a. *Elephas namadicus*, alluvions du Godavari, India. D'après PILGRIM.

Fig. 20a. *Elephas antiquus italicus*, mâle; Pian dell'Olmo près Riano, Rome. D'après MACCAGNO.

Toutes les figures ca. 1 : 13,6



Figs. 18a, 19a, 20a.

HEMER a proposé pour les crânes de Steinheim (OSBORN 1942, fig. 1114); d'autre part, VAUFREY admettait sa présence, sur la base de comparaisons avec les crânes des Eléphants nains de la Sicile, qu'il considérait étroitement liés à *E. antiquus*. Or, ce bourrelet est bien visible dans les crânes italiens: dans le crâne de Viterbo (TREVISAN, pl. II, fig. 1; cette partie du crâne, très friable, fut endommagée ensuite, voir fig. 3 de la même planche), dans le deuxième crâne de Pignataro Interamna et dans les crânes des alentours de Rome. On l'entrevoit d'ailleurs aussi dans les photographies du premier crâne de Pignataro publiées par OSBORN, fig. 1096. Ce caractère confirme l'existence de liens étroits entre *E. antiquus* et les Eléphants nains insulaires d'une part, et d'autre part entre *E. antiquus* et *E. namadicus* du Pléistocène indien.

Cependant, la question de l'identité d'*E. antiquus* n'est pas encore résolue. On sait qu'OSBORN distinguait trois sous-espèces: *E. antiquus typicus*, basé sur des molaires de l'Angleterre, le plus primitif; *E. antiquus germanicus*, basé sur les crânes de Steinheim, plus évolué dans les caractères dentaires; *E. antiquus italicus*, basé sur le premier crâne de Pignataro, le plus évolué. La distinction entre ces trois sous-espèces était basée pratiquement sur les caractères des molaires. Si l'on admet, avec les auteurs modernes, que le Villafranchien supérieur correspond au Pléistocène ancien, *E. antiquus typicus* serait du Pléistocène moyen, les autres deux sous-espèces du Pléistocène supérieur (interglaciaire Riss-Würm).

En fait, les dernières trouvailles ont montré que les choses sont beaucoup moins simples. *Elephas antiquus typicus* est malheureusement mal défini, mais les crânes de Steinheim diffèrent des crânes italiens d'une manière si frappante qu'il faut conclure qu'ils ne se rangent pas dans la même série évolutive. Une comparaison entre nos figures 20, 22, 23 montre ces différences mieux que toute description.

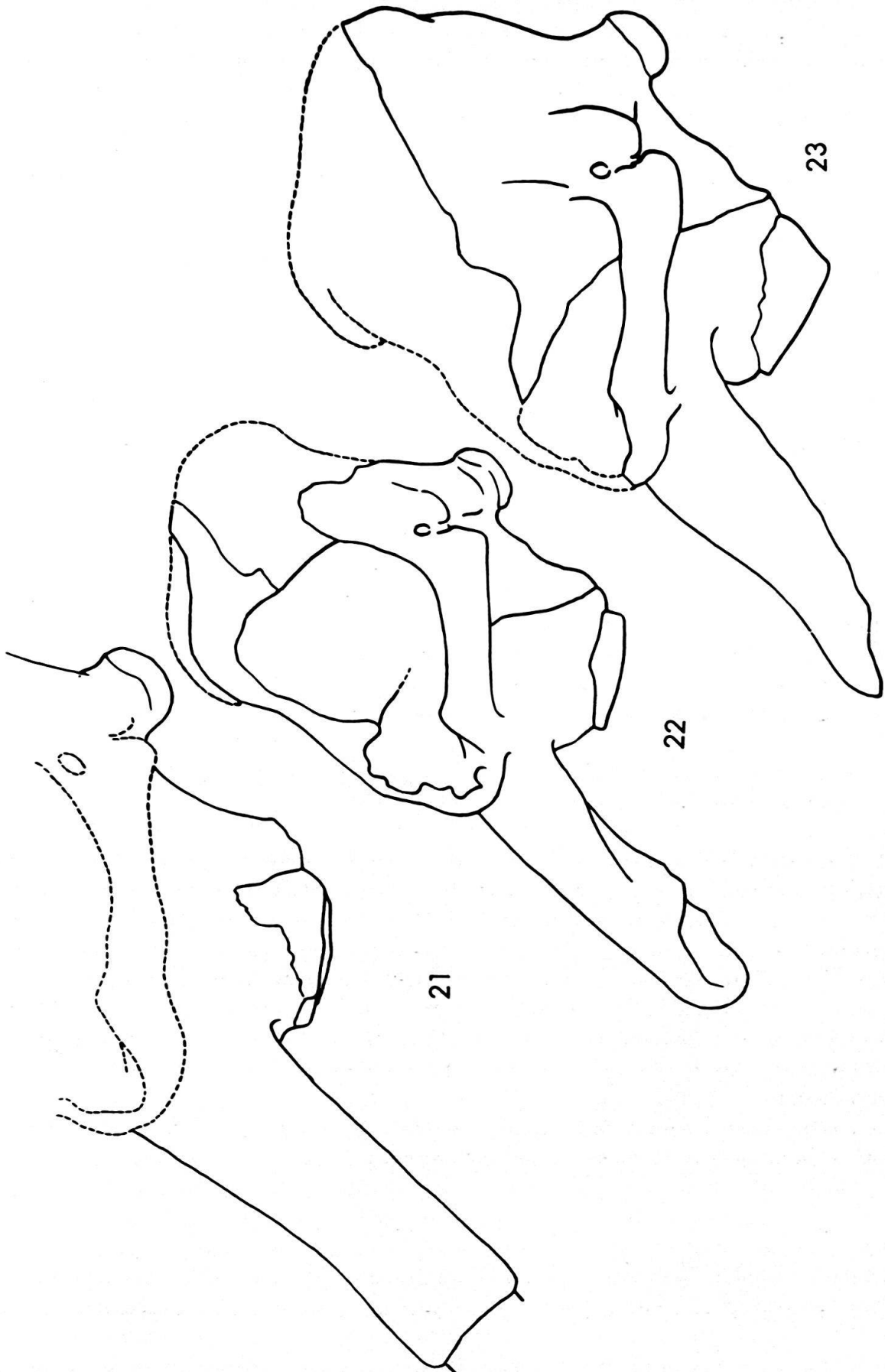
Le premier crâne de Pignataro Interamna ayant été gravement endommagé, on peut définir les caractères d'*E. antiquus italicus* sur la base du deuxième crâne de la même localité, qui appartient aussi, sans doute, à la même entité systématique. Ces deux crânes sont du Pléistocène supérieur (interglaciaire Riss-Würm, d'après D'ERASMO & MONCHARMONT ZEI); le squelette de Viterbo est du Pléistocène moyen selon TREVISAN, qui cependant l'attribue aussi à *E. antiquus italicus*. Les fossiles de Riano sont aussi du Pléistocène moyen. M.lle MACCAGNO remarque qu'ils sont assez primitifs soit dans les caractères des molaires que dans quelques détails des crânes, qui sont allongés et prognathes, et les attribue, à cause de cette primitivité, à *E. antiquus typicus*. On peut bien convenir que les crânes de Riano sont plus primitifs des crânes de Pignataro Interamna, mais cela n'autorise point à en faire des *E. antiquus typicus*, une catégorie systématique mal définie et dont on ne sait pas si elle se range dans la série évolutive de *germanicus* ou d'*italicus*, ou peut-être même dans une troisième série indépendante; en tout cas, malgré leur primitivité, les crânes de Riano sont très proches de ceux de Pignataro.

Fig. 21. *Elephas antiquus*, mâle; Valdarno Supérieur. IGF 1067. (Côté droit renversé).

Fig. 22. *Elephas antiquus germanicus*, mâle; Steinheim 1928. D'après BERCKHEMER in OSBORN, modifié.

Fig. 23. *Elephas antiquus germanicus*, mâle; Steinheim 1926. D'après BERCKHEMER in OSBORN, modifié.

Toutes les figures ca. 1 : 13,6



Figs. 21 - 23.

Il paraît pratiquement impossible, à présent, d'introduire une nomenclature plus rationnelle que celle que nous avons, d'autant plus que seulement les exemplaires plus complets sont susceptibles d'une détermination spécifique satisfaisante. Nous proposons pourtant de retenir le nom *E. antiquus germanicus* pour les fossiles de Steinheim, *E. antiquus italicus* pour les crânes et les squelettes de l'Italie centro-méridionale; pour les fossiles anglais et pour le grand crâne du Musée de Florence on devra se limiter à l'indication, moins précise, d'*E. antiquus*: une dénomination sous laquelle, cependant, nous groupons artificiellement deux (ou peut-être même trois) entités systématiques différentes.

Quelques auteurs ont considéré *E. antiquus* (y compris *germanicus* et *italicus*) proche des Eléphants vivants d'Afrique, d'autres des Eléphants indiens. D'après les crânes, une parenté directe avec *E. indicus* doit être exclue, mais ces espèces pourraient être issues d'une souche commune (*planifrons* ?); les affinités du groupe d'*E. antiquus* avec les Eléphants africains nous paraissent, au contraire, beaucoup plus lointaines.

Elephas namadicus – figs. 18, 18a, 19, 19a.

Nous avons figuré une reconstruction du type, et le grand crâne des alluvions du Godavari attribué par PILGRIM à la même espèce. Les rapports entre *E. namadicus* et le groupe d'*E. antiquus* ont été interprétés d'une manière fort différente: quelques auteurs ont nié l'existence d'une relation quelconque entre eux, d'autres au contraire les ont considérés très proches, quelques uns arrivant même à les réunir dans une seule espèce. Les caractères des crânes ne laissent pas de doute qu'il s'agit d'espèces distinctes, mais liées par des affinités étroites.

Les Eléphants africains actuels et les Stégodontes

figs. 24, 25, 25a, 26, 26a, 27, 28, 28a

Nous admettons, avec FRADE (1955), l'existence de deux espèces d'Eléphants vivantes en Afrique: l'Eléphant des savanes, *Loxodonta africana*, et l'Eléphant des forêts, *L. cyclotis*. D'après les données de FRADE ces deux espèces se distinguent, outre que par des caractères des parties molles, par la forme différente des crânes (1. cit., fig. 780–783); si l'on accepte ce critère, le crâne figuré par FALCONER & CAUTLEY, pl. 43, fig. XVIII et pl. 44, fig. XVII, devrait appartenir à *L. cyclotis*. Ces deux espèces se distinguent aussi par la taille (*L. cyclotis* est plus petit) et par la forme des défenses, qui sont dirigées vers le bas dans l'Eléphant des forêts, vers l'avant dans celui des savanes.

Ces deux espèces sont en tout cas très voisines, mais nous ne saurions découvrir aucune analogie étroite entre leurs crânes et ceux des autres Eléphants: par contre, ils montrent des analogies frappantes avec les Stégodontes du Plio-Pléistocène indien, en particulier avec les espèces les moins évoluées. Ceci nous conduit à supposer que les Loxodontes et les Stégodontes soient issus d'une souche commune. Cependant, aucune des espèces connues de Stégodonte nous paraît assez primitive pour être considérée comme l'ancêtre commun de ce groupe. *Stegodon bombifrons* est peut-être encore très proche de cet ancêtre, mais ses molaires sont déjà trop évoluées dans une direction différente de celle des Loxodontes; cependant, la forme de la

calotte crânienne et de la face rappellent *L. africana* d'une manière frappante. *Stegodon pinjorensis* est plus évolué par la hauteur du crâne, la grandeur des molaires, la largeur de la région pariéto-occipitale, mais le profil facial et les arcades jugales montrent qu'il a évolué dans une direction à peu près parallèle à celle des espèces africaines.

Fig. 21a. *Elephas antiquus*, mâle; Valdarno Supérieur. IGF 1067.

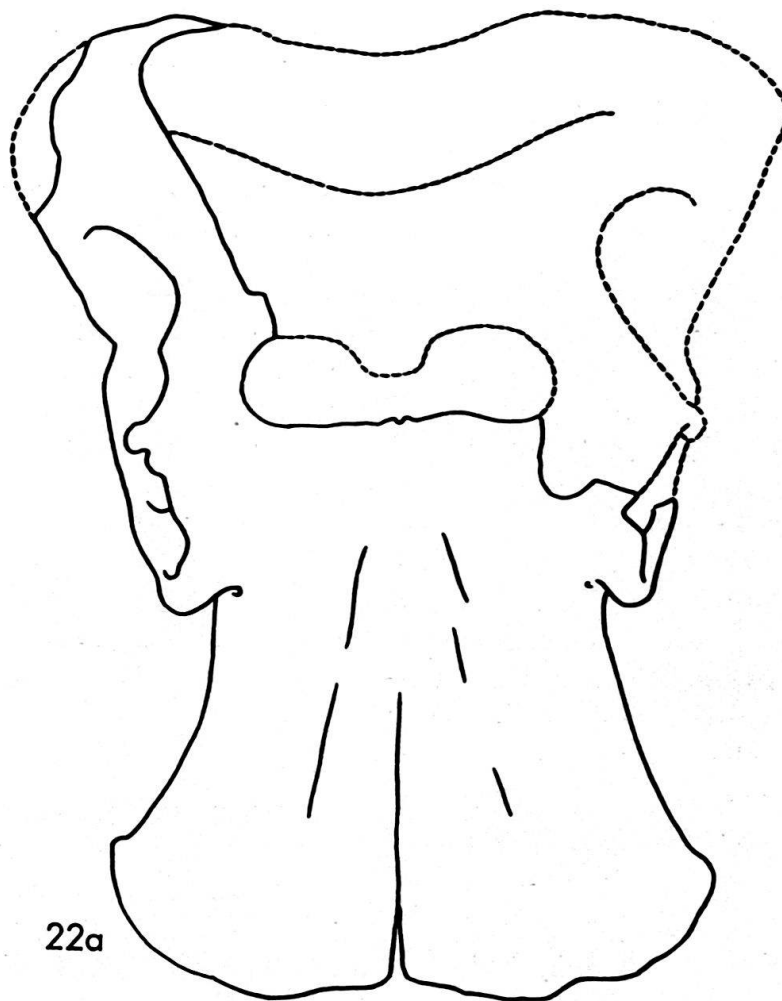
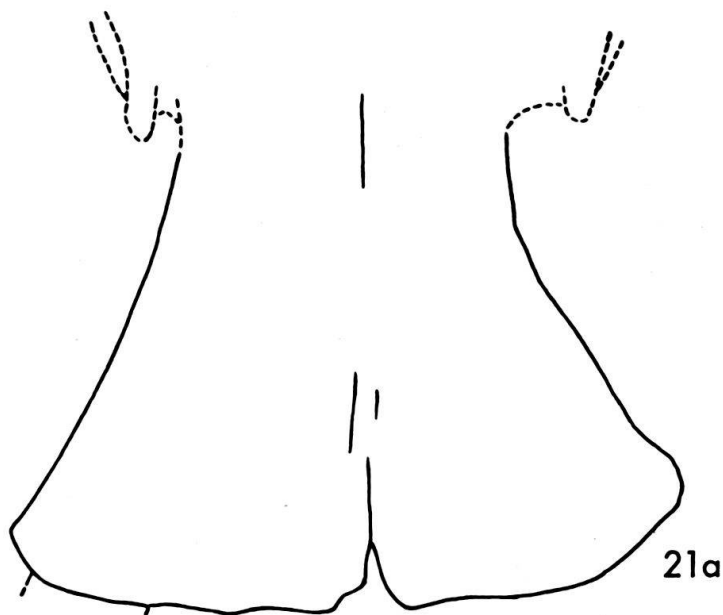


Fig. 22a. *Elephas antiquus germanicus*, mâle; Steinheim 1928. D'après BERCKHEMER in OSBORN, modifié. Toutes les figures ca. 1 : 13,6

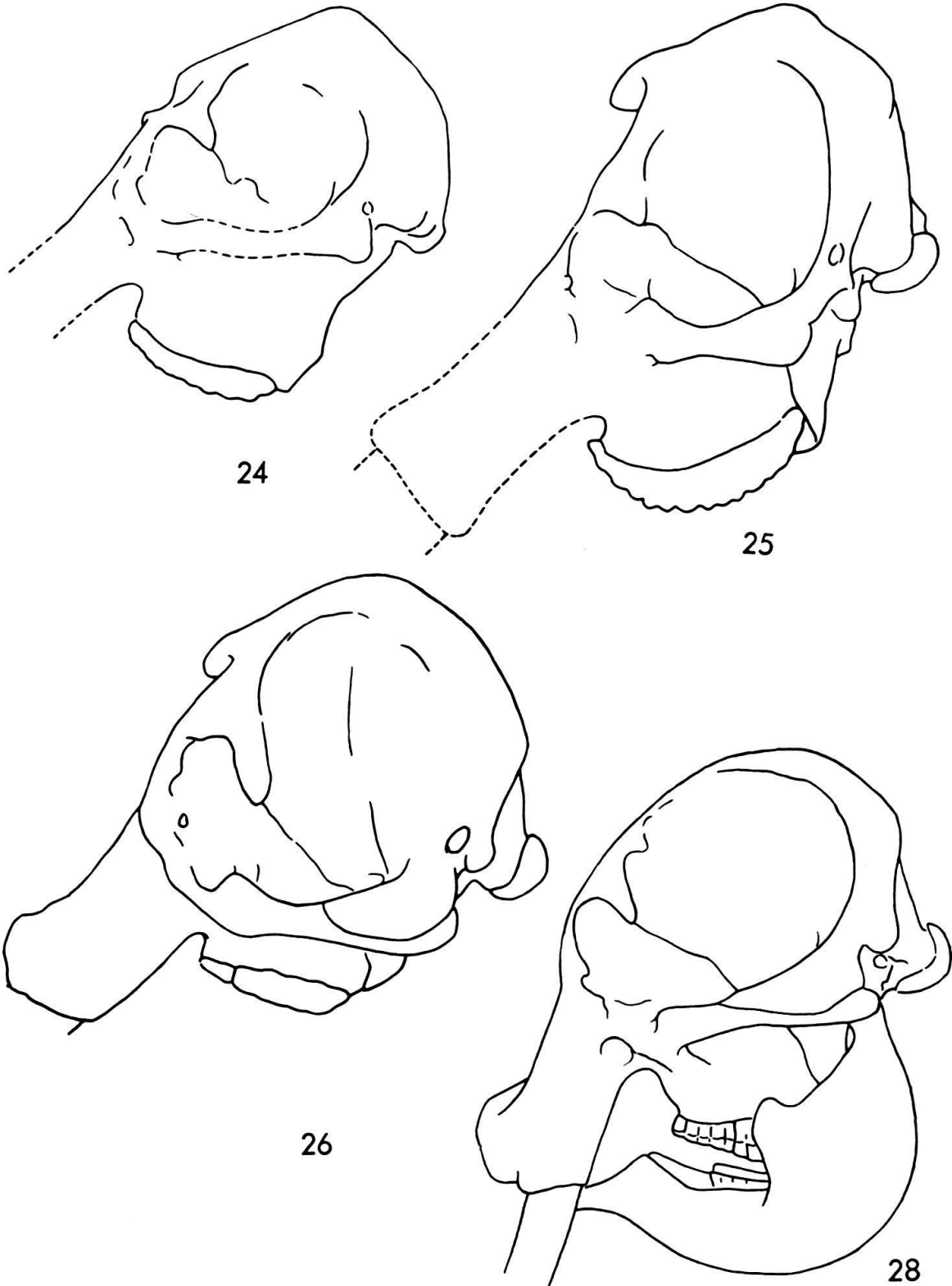


Fig. 24. *Stegodon bombifrons*, Siwalik Hills. D'après FALCONER & CAUTLEY.

Fig. 25. *Stegodon pinjorensis*, type. Siswan Siwalik Hills. D'après OSBORN.

Fig. 26. *Loxodonta africana*, mâle; Somalie méridionale.

Fig. 28. *Loxodonta cyclotis*, Béni, Congo oriental. Musée zoologique de Florence.

Toutes les figures ca. 1 : 13,6

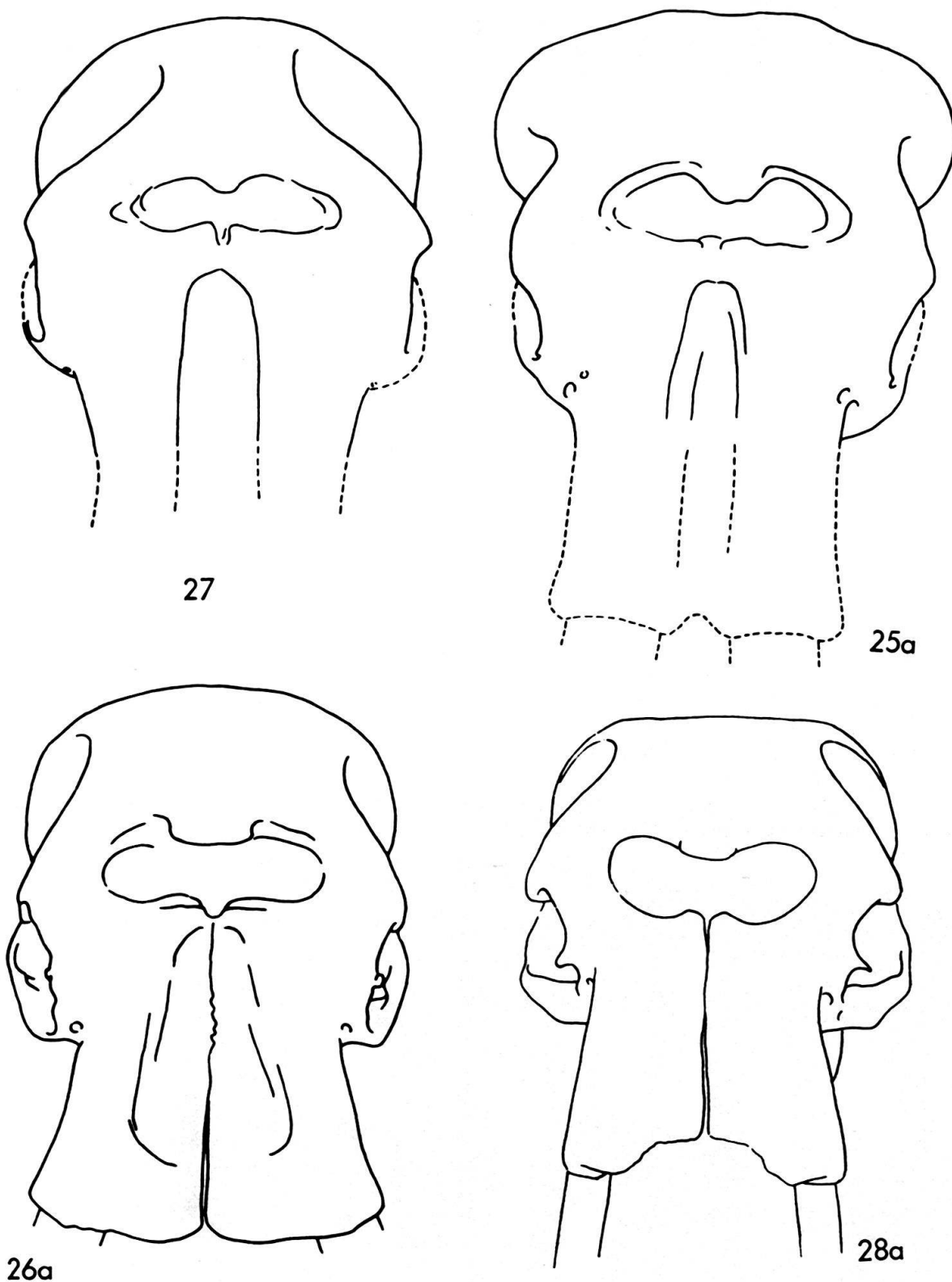


Fig. 25a. *Stegodon pinjorensis*, type. Siswan Siwalik Hills. D'après OSBORN.

Fig. 26a. *Loxodonta africana*, mâle; Somalie méridionale.

Fig. 27. *Stegodon bombifrons*, type, Siwalik Hills. D'après FALCONER & CAUTLEY.

Fig. 28a. *Loxodonta cyclotis*, Béni, Congo oriental. Musée zoologique de Florence.

Toutes les figures ca. 1 : 13,6

OUVRAGES CITÉS

- ARAMBOURG, C. (1942): *L'Elephas recki* Dietrich, *sa position systématique et ses affinités*. Bull. Soc. géol. France (5) 12, 73-89, pl. 4.
- CUVIER, G. (1821): *Recherches sur les Ossements fossiles*, 2^e ed., vol. 1, Paris.
- DÉPÉRET, MAYET & ROMAN (1923): *Les éléphants pliocènes*. Ann. Univ. Lyon, [n. s.] 1, 43, 1-213, pl. 1-11.
- D'ERASMO, G. & MONCHARMONT ZEI, M. (1955): *Il cranio giovanile di Elephas antiquus italicus di Pignataro Interamna nella valle del Liri*. Atti Accad. Sci. fis. mat. Napoli (3) 3, 6, 32 pp., 5 pl.
- FALCONER, H. (1868): *Paleontological Memoirs and Notes*, vol. 2, London.
- FALCONER, H. & GAUTLEY, P. T. (1847): *Fauna Antiqua Sivalensis. Pt. I: Proboscidea*. London.
- FRADE, F. (1955): *Ordre des Proboscidiens*. In: GRASSÉ P.P.: *Traité de Zoologie*, 17/1, 715-783. Paris.
- MACCAGNO, A. M. (1962): *L'Elephas meridionalis* Nesti di contrada «Madonna della Strada», Scopito (L'Aquila). Atti Accad. Sci. fis. mat. Napoli, (3) 4, 1, 132 pp., 11 pl.
- (1962): *Gli elefanti fossili di Riano (Roma)*. Geologica Romana, 1, 33-131, pl. 1-15.
- NESTI, F. (1825): *Sulla nuova specie di elefante fossile del Valdarno*. Nuovo Giorn. d. Letterati, 11/24, 195-216, pl. 1, Firenze.
- OSBORN, H. F. (1942): *Proboscidea*, vol. 2. New York, Amer. Mus. Nat. Hist.
- POHLIG, H. (1891): *Dentition und Kraniologie des Elephas antiquus Falc. mit Beiträgen über Elephas primigenius Blum. und Elephas meridionalis Nesti*. Nova Acta Leopoldina, 53, p. 1-279, 10 Taf.; 57, 267-466, 7 Taf., Halle.
- SIEGFRIED, P. (1956): *Der Schädel eines Parelephas trogontherii von Gelsenkirchen*. Paläont. Ztschr., 30, 171-179, Taf. 9-10.
- SOERTEL, W. (1913): *Elephas trogontherii und Elephas antiquus, ihre Stammesgeschichte und Bedeutung für die Gliederung des deutschen Diluviums*. Palaeontographica, 60, 1-114, Taf. 1-3.
- TREVISAN, L. (1954): *Lo scheletro di Elephas antiquus di Fonte Campanile (Viterbo)*. Palaeontographia Italica, 44, 1-78, tav. 1-5, Pisa.
- VAUFREY, R. (1958): *Proboscidiens. Etude systématique*. In: PIVETEAU, J.: *Traité de Paléontologie*, 6/2, 203-295. Paris.
- WEITHOFER, K. A. (1890): *Die fossilen Proboscidiier des Arnotalen in der Toskana*. Beitr. Pal. Oesterreich-Ungarns 8, 107-240, Taf. 1-15. Wien.