

# L'anatomie cranio-mandibulaire de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) (Proboscidea, Mammalia) : données issues du gisement d'En Péjouan (Miocène moyen du Gers, France)

**Pascal TASSY**

Muséum national d'Histoire naturelle, Département Histoire de la Terre,  
UMR 7207 CNRS-MNHN-UPMC, Centre de Recherches sur  
la Paléobiodiversité et les Paléoenvironnements (CR2P),  
case postale 38, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05 (France)  
[ptassy@mnhn.fr](mailto:ptassy@mnhn.fr)

Tassy P. 2013. — L'anatomie cranio-mandibulaire de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) (Proboscidea, Mammalia): données issues du gisement d'En Péjouan (Miocène moyen du Gers, France). *Geodiversitas* 35 (2): 377-445. <http://dx.doi.org/10.5252/g2013n2a6>

## MOTS CLÉS

Mammalia,  
Proboscidea,  
gomphothères,  
*Gomphotherium*  
*angustidens*,  
anatomie,  
crâne,  
mandibule,  
Simorre,  
Miocène.

## RÉSUMÉ

L'anatomie crânienne et mandibulaire de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), le proboscideen dominant du Miocène moyen continental d'Europe, est détaillée à partir des fossiles du gisement d'En Péjouan à Simorre (Gers). Les caractéristiques respectives du crâne de l'espèce *G. angustidens* et des autres Elephantida (ou Elephantioidea selon les auteurs) contemporains sont discutées. On insiste également sur la variation morphologique et dimensionnelle due à l'âge individuel et au sexe.

## EXTENDED ABSTRACT

*Cranio-mandibular anatomy of Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817) (Proboscidea, Mammalia): data from the middle Miocene locality of En Péjouan (Gers, France).*

The cranial and mandibular anatomy of *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), the commonest proboscidean found in the Middle Miocene of Europe is detailed. The basis of this study is made of the numerous fossils found at En Péjouan in the vicinity of Simorre (Gers, France), a locality of Astaracian age (zone MN7/8). These fossils fairly represent cranial and mandibular characteristics of the species in its type area and chronological extension (*Gomphotherium angustidens sensu stricto*). Compared to the skull of the ancestral morphotype of Elephantiformes (mostly conceived after the Oligocene genus *Phiomia* Andrews & Beadnell, 1902), the skull of *G. angustidens s. s.* displays numerous derived characters, many of them being hypothesized as Elephantimorpha or Elephantida characters, associated to plesiomorphous characters among Elephantiformes and observed in *Phiomia*. The

facial area of *Gomphotherium angustidens* is enlarged, with thickened maxilla. The prenasal area is wide and the perinasal area is shorter. The posterior displacement of the nasal fossa occurs. The nasal fossa is widened with inflated *processus nasalis* of the premaxilla. At the basis of the nasal fossa the premaxillae form a sagittal pillar with a reduced surface for the mesethmoid cartilage. In front of the orbit, the *foramen infraorbitalis* is divided into a small dorsal foramen and a large ventral one. The zygomatic arch shows a gracilized jugal. In the orbitotemporal fossa the *crista orbitotemporalis* and the maxillo-frontal crest form a gutter. There is no lachrymal foramen (at least in adults), the alisphenoid lateral wing is inflated and covers the maxillar capsule (where the germ of the growing tooth is positioned – a trait tied to the horizontal tooth displacement). There is no sagittal crest. The palate does not bear a *spina palatina*. The *foramen ovale* and *foramen lacerum medial* are confluent. The posttympanic part of the squamosal is enlarged. The tympanic bone is enlarged and the *foramen stylomastoideus* is laterally displaced. There is no *canalis temporalis*. The petrosal retains a perilymphatic foramen (*ductus perilymphaticus*). The ascending branch of the mandible is high. The condyle is higher than the coronoid apophysis. The mandibular angle is high, nearly at the level of the alveolar border of the horizontal ramus and not protruding. The morphological variation due to the growth pattern and sexual dimorphism is also demonstrated. Although *Gomphotherium angustidens* retains a long facial area, a relatively low cranium, replacement of decidual premolars by premolars, the pattern of tooth replacement and alveolar growth is the same as that of extant elephants, with the same sexual dimorphism. The variation of the shape and proportions of the cranium and mandible is checked in *G. angustidens* relatively to the dental ages scale defined for species that belong to the trilophodont grade (twenty three dental ages from the newborn up to the senile adult labelled I-XXIII). Size variation is firstly due to postnatal development. Secondly, at the dental age XIII-XIV (with P4-M1-M2) size variation is due to sexual dimorphism with an acceleration of growth in males. The best criteria for sexual assignment are: the width of the facial area (taken at the tip of the premaxillae or at the level of the nasal area) due to the lack of tusks in females (or much reduced), the height of the maxilla, the height and depth of the horizontal ramus of the mandible. On the other hand, the cerebral part of the cranium is rather of comparable size and development in both males and females. A reconstruction of the skulls of adult male and female *G. angustidens* is given. Relatively to the number of individuals, En Pélouan yielded 13 males (among them three are uncertain) and 11 females (among them two are uncertain), old individuals being either males or females, although the oldest specimen (with deeply worn M3s) is female. Such an association (due to taphonomical factors) is clearly different from the organization of a herd of the African elephant, mainly made of females and newborn and young males. The skull morphology of *Gomphotherium angustidens* s.s. is compared to that of Miocene gomphotheres such as *Gomphotherium "annectens" group*, *Gomphotherium subptapiroideum* (Schlesinger, 1917), and *Gomphotherium steinheimense* (Klähm, 1922). It is concluded that the skull of *Gomphotherium angustidens* is clearly distinct from crania and mandibles of the various taxa included in *G. "annectens" group*. Although more comparable, the three species *G. angustidens*, *G. subptapiroideum* and *G. steinheimense* appear to be distinct. The skull of *G. angustidens* is also compared to that of the contemporaneous amebelodont *Archaeobelodon filholi* (Frick, 1933). The facial area of the latter is shorter and higher, the *processus zygomaticus* of the frontal and orbit are more anteriorly placed, and the symphyseal rostrum of the dentary is wider.

#### KEY WORDS

Mammalia,  
Proboscidea,  
gomphotheres,  
*Gomphotherium*  
*angustidens*,  
anatomy,  
skull,  
Simorre,  
Miocene.

« Il est fâcheux que les prétendues *turquoises* que fournissaient les dents déterrées à *Simorre* n'aient pas acquis dans le commerce un prix suffisant pour faire continuer les fouilles : nous aurions probablement aujourd'hui un plus grand nombre de parties de l'animal à qui elles appartenait. »

Cuvier

(*Sur différentes dents du genre des Mastodontes*, 1806)

## INTRODUCTION

Lorsque Cuvier (1806) décrit le « mastodonte à dents étroites », il n'avait à sa disposition que quelques portions de mâchoires et des dents isolées. La série-type originale du mastodonte à dents étroites, espèce que Cuvier dénommera *Mastodon angustidens* en 1817, incluait des spécimens du sud-ouest de la France, du Lyonnais, d'Italie, d'Amérique du Sud, appartenant à quatre espèces. Depuis cette époque pionnière le binom du mastodonte à dents étroites est *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). L'hypodigme original de l'espèce tiré de la série-type est composé du lectotype (décision nomenclaturale d'Osborn [1936]), une m2 (MNHN.F.SI1) et de deux paratypes, une P4 (MNHN.F.SI2) et une M3 dont il manque le dernier lophe (MNHN.F.SI3), les trois dents provenant de Simorre dans le Gers (voir un nouvel examen de la série-type par Tassy & Göhlich [2012]). L'âge de Simorre est Miocène moyen, comme l'est celui des sites voisins de Sansan, Tournan, Villefranche d'Astarac, Castelnau-Barbarens, tous situés dans l'avant-pays septentrional des Pyrénées.

Le site de Simorre, est connu dans la littérature depuis le travail de Réaumur (1715) sur l'industrie des turquoises de Simorre, ces turquoises étant des fragments osseux et dentaires qui, une fois chauffés dans des fours, prenaient une teinte bleu turquoise. Cuvier regrettait, avec des arguments étonnamment contemporains (ironie de l'histoire !), que ces fausses turquoises n'aient pas suscité plus d'enthousiasme – déjà, à l'époque de Réaumur, cette activité appartenait au passé. Cependant des fouilles paléontologiques dans la

région furent menées à partir de 1834 par Lartet (1837) et depuis cette époque le Gers est connu des professionnels et des amateurs pour ses fossiles.

En Péjouan fait partie des gisements situés sur la commune de Simorre et exploités au cours d'un programme de fouilles paléontologiques mené dans le Gers de 1974 à 1984 par une équipe du Muséum national d'Histoire naturelle et de l'Université Paris VI (UPMC) dans le cadre du laboratoire associé 12 du CNRS. Découvert en 1970 par C. de Muizon, J.-M. Lorphelin et F. Satger, il a été fouillé à partir de 1974 grâce à l'obligeance de MM. Sarniguet et Alves (Ginsburg *et al.* 1975, où le gisement est orthographié « Ampujan » par erreur ; Crouzel & Ginsburg 1976 ; Ginsburg & Tassy 1977a, b ; Tassy 1982, 1996a ; Péan *et al.* 1998 ; Ginsburg & Bulot 2000).

La commune de Simorre et la commune voisine de Tournan regroupent divers gisements dont la découverte s'échelonne sur plus de trois siècles depuis que Réaumur (1715: 178) mentionna le lieudit Baillasbats (orthographié « Baillabatz ») et qui sont répertoriés notamment par Richard (1946), Ginsburg & Tassy (1977), Antoine *et al.* (1997) et Ginsburg & Bulot (2000). Selon ces derniers, En Péjouan est situé au niveau 11 de l'échelle stratigraphique de Crouzel (1957), sus-jacent au calcaire de Bassoues ; sur le plan biostratigraphique, la faune est celle de la zone mammalienne MN7 de l'Astaracien (Antoine *et al.* 1997: 586 ; Ginsburg & Bulot 2000: 56, 64). Pour certains (Mein 1999 ; Steininger 1999) cette zone et la zone suivante (MN8) sont confondues.

Toujours selon Antoine *et al.* (1997: 586) et Ginsburg & Bulot (2000: 56), deux espèces de proboscidiens bunolophodontes de grade trilophodonte sont reconnues à Simorre, *Gomphotherium angustidens* – l'espèce dominante dans le Miocène moyen d'Europe occidentale – et *Archaeobelodon filholi* (Frick, 1933) dont l'identité est parfois controversée (voir les points de vue opposés de Tobien [1973] et Tassy [1984, 1996b] d'une part et, d'autre part, de Maldonado *et al.* [1983] et Mazo [1996]), une espèce rare mais largement représentée dans le gisement de Sansan (MN6). À ces deux espèces il convient d'ajouter le mammutidé *Zygolophodon turicensis* (Schinz, 1824)

notamment mis au jour dans deux gisements de la commune de Simorre : Malartic, à proximité de Baillabats, et Rajégats (Tassy 1977b ; Antoine *et al.* 1997 ; Ginsburg & Bulot 2000).

En règle générale les dents isolées, principalement les molaires, forment le gros des découvertes dans les gisements fluviatiles du Miocène continental d'Europe occidentale et les gisements des molasses fluviatiles sous-pyrénéennes ne font pas exception. De fait, peu de têtes osseuses attribuables à *Gomphotherium angustidens* ont été mises au jour avant les fouilles menées à En Pélouan. Des deux provenant du Gers, aucune ne fit l'objet de descriptions détaillées. La première, découverte entre 1883 et 1887 par Marty (1904) au lieu-dit Le Seignou à Tournan (MNHN.F.SI37) (zone mammalienne MN7/8), a été succinctement décrite par Gaudry (1889) et figurée par Boule & Piveteau (1935: 597, fig. 957) ; la mandibule est restaurée de façon erronée. La seconde est signalée par Andrews (1904: 105 ; 1908: 23, fig. 12) comme venant du Miocène de France. Le catalogue du Natural History Museum de Londres mentionne que ce spécimen (37243 NHM) a été découvert à Sansan mais cette provenance est infirmée par la gangue sableuse. Cette gangue, encore visible par endroits, est typique des sédiments molassiques d'origine fluviatile du Gers, comme ceux de Simorre et de Tournan, et n'évoque en rien les dépôts marneux et marno-calcaires de Sansan. Le crâne est déformé. Enfin, une troisième tête osseuse, dont la face occipitale est reconstituée, est un spécimen découvert en Espagne au lieu-dit Ceramica Mirasierra également d'âge Miocène moyen (possiblement zone MN6) et décrit de façon circonstanciée par Mazo (1976).

À En Pélouan, les crânes et mandibules de *Gomphotherium angustidens*, sont nombreux et bien diversifiés de telle sorte que le rêve de Cuvier est réalisé. Ils permettent en particulier d'identifier chez cette espèce les modalités de croissance et les variations liées au dimorphisme sexuel (Tassy 1996b). Il reste que seules trois têtes osseuses ont été mises au jour à En Pélouan (voir plus loin) et aucune n'est parfaitement conservée.

Les caractéristiques anatomiques cranio-mandibulaires de l'espèce *Gomphotherium angustidens*

*sensu stricto*, c'est-à-dire telle qu'elle est reconnue dans les zones MN6 à MN8, forment le sujet du présent article, l'accent étant mis sur le remodelage crânien et mandibulaire pendant la croissance. En effet, comme chez les éléphants, toutes les variations morphologiques et de taille chez les espèces à croissance continue doivent être considérées en fonction de l'âge individuel, accessible au moyen de l'échelle d'âge dentaire.

Un autre article suivra, concernant cette fois les traits dentaires (défenses et dents jugales) autant sous l'angle de l'impact taxinomique de la variation morphologique de la couronne des molaires que sous celui de la paléobiologie de l'occlusion dentaire et de la mastication.

Afin de conclure cette introduction un bref point de nomenclature est nécessaire pour qui n'est pas familier des termes utilisés en classification des proboscidiens. Cet article n'aborde pas la question de la systématique phylogénétique des gomphothères, groupe paraphylétique à compréhension variable selon les auteurs. La nomenclature des taxons de rang supérieur utilisée ici est celle de Shoshani & Tassy (2005: 9, tableau 2) modifiée de Shoshani *et al.* (1998: 93, tableau 1), même si elle n'est pas dépourvue d'ambiguïté. L'espèce *Gomphotherium angustidens* est incluse dans deux clades majeurs subordonnées, les Elephantimorpha Tassy & Shoshani (in Shoshani *et al.* 1998) et les Elephantida Tassy & Shoshani (in Shoshani *et al.* 1998). Les Elephantimorpha correspondent au clade (Mammutida, Elephantida), les Elephantida incluent les taxons regroupés dans les gomphothères trilophodontes – dont *Gomphotherium angustidens* – auxquels s'ajoutent les Elephantoida Gray, 1821 qui comprennent selon Shoshani & Tassy (2005) les gomphothères tétralophodontes, les Stegodontidae Osborn, 1918 et les Elephantidae Gray, 1821. Les Elephantimorpha sont donc l'équivalent des Elephantoida Gray *sensu* Tassy (1988) et non des Elephantoida *sensu* Shoshani *et al.* (1998) et Shoshani & Tassy (2005). Le terme Elephantida est assurément malheureux puisqu'il n'est pas l'équivalent des Elephantida Haeckel, 1866 conçus par Haeckel, malgré le suffixe, comme de rang familial (et donc synonymisés dès cette époque avec les Elephantidae Gray, 1821).



## ABRÉVIATIONS

*Anatomie*

dp1-4	première à quatrième molaires de lait supérieures;
dp1-4	première à quatrième molaires de lait inférieures;
M1-3	première à troisième molaires supérieures;
m1-3	première à troisième molaires inférieures;
P1-4	première à quatrième prémolaires supérieures;
p1-4	première à quatrième prémolaires inférieures.

*Fossiles du Gers: inventaire de la collection du MNHN*

Sa	Sansan;
SEP	En Pégujan;
Si	Simorre (inclus Tournan);
SML	Malartic.

*Institutions*

BSP	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie, München;
MHNT	Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse;
ML	Musée des Confluences de Lyon;
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris;
NHM	The Natural History Museum, London;
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart;
UPMC	Université Pierre-et-Marie-Curie, Paris.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les restes crâniens mis au jour à En Pégujan se composent de: huit crânes (MNHN.F.SEP18, SEP25, SEP30, SEP38, SEP185, SEP186, SEP251, SEP254); une portion de calotte crânienne (MNHN.F.SEP23); deux basicraniums incomplets (MNHN.F.SEP255, SEP307); quatre palais (MNHN.F.SEP218A, SEP238, SEP250A, SEP250B, SEP260A, SEP260B); deux maxillaires gauches (MNHN.F.SEP217, SEP301A); six périotiques ou portions de périotique dont cinq droits (MNHN.F.SEP235, SEP236, SEP279, SEP330, SEP431) et un gauche (MNHN.F.SEP237).

Les restes mandibulaires mis au jour à En Pégujan se composent de: cinq mandibules (MNHN.F.SEP187, SEP218F, SEP249A, SEP249B, SEP301B, SEP302); 14 hémimandibules ou portions d'hémimandibules dont cinq du côté droit (MNHN.F.SEP234 avec portion de symphyse, SEP240, SEP256, SEP280, SEP303) et neuf du côté gauche (MNHN.F.SEP210, SEP211, SEP216, SEP230, SEP239A, SEP239B avec portion de symphyse associée, SEP253, SEP261, SEP262, SEP265); un fragment de symphyse (MNHN.F.SEP243).

Le crâne MNHN.F.SEP38 et la mandibule SEP187 appartiennent certainement au même individu.

Tous les spécimens appartiennent à la Collection de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris (MNHN.F.).

Le protocole des mensurations du crâne et de la mandibule est résumé par les Figures 1 et 2.

## CONTEXTE DES DÉCOUVERTES

Avant d'entamer la description anatomique, il convient de situer brièvement les découvertes des restes squelettiques dans leur contexte.

Le gisement d'En Pégujan a été fouillé quatre années consécutives (1974-1977) sur une surface de 330 m<sup>2</sup>. Un relevé du matériel de *Gomphotherium angustidens* a été fait (Fig. 3) dans l'espoir, déçu, de reconstruire tout ou partie des différents individus.

La plupart des restes ont été découverts à la base du niveau central de sables fins (niveau C) reposant horizontalement sur des lentilles de sables graveleux à ciment argileux (Fig. 4). Les ossements de *G. angustidens* y sont accompagnés par quelques spécimens relativement fragiles appartenant à d'autres espèces: le bovidé *Eotragus sansaniensis* (Lartet, 1851) (frontal avec chevilles osseuses), le rhinocerotidé *Alicornops simorreensis* (Lartet, 1848) (crâne et mandibule d'un individu juvénile), l'ursidé *Hemicyon sansaniensis* Lartet, 1851 (mandibule), le castoridé *Steneofiber subpyrenaicus* (Lartet, 1851) (mandibule). Les sables inférieurs à cailloutis et galets d'argile ont livré des dents isolées et des éléments postcrâniens plus ou moins émoussés et roulés. Ce matériel inclut les espèces appartenant au niveau C mais aussi des éléments propres non retrouvés au-dessus: l'équidé *Anchitherium aurelianense* (Cuvier, 1812), le chalicothère *Anisodon grande* (Blainville, 1849) ainsi que *Archaeobelodon filholi* (Frick, 1933) Cette dernière espèce n'est représentée que par une dp3 gauche. Autrement dit, en dépit de la simple lecture de la liste faunique, l'association de deux proboscidiens, *Gomphotherium angustidens* et *Archaeobelodon filholi*, est compatible avec l'hypothèse d'une homogénéité de la « population » de *Gomphotherium angustidens* à En Pégujan.

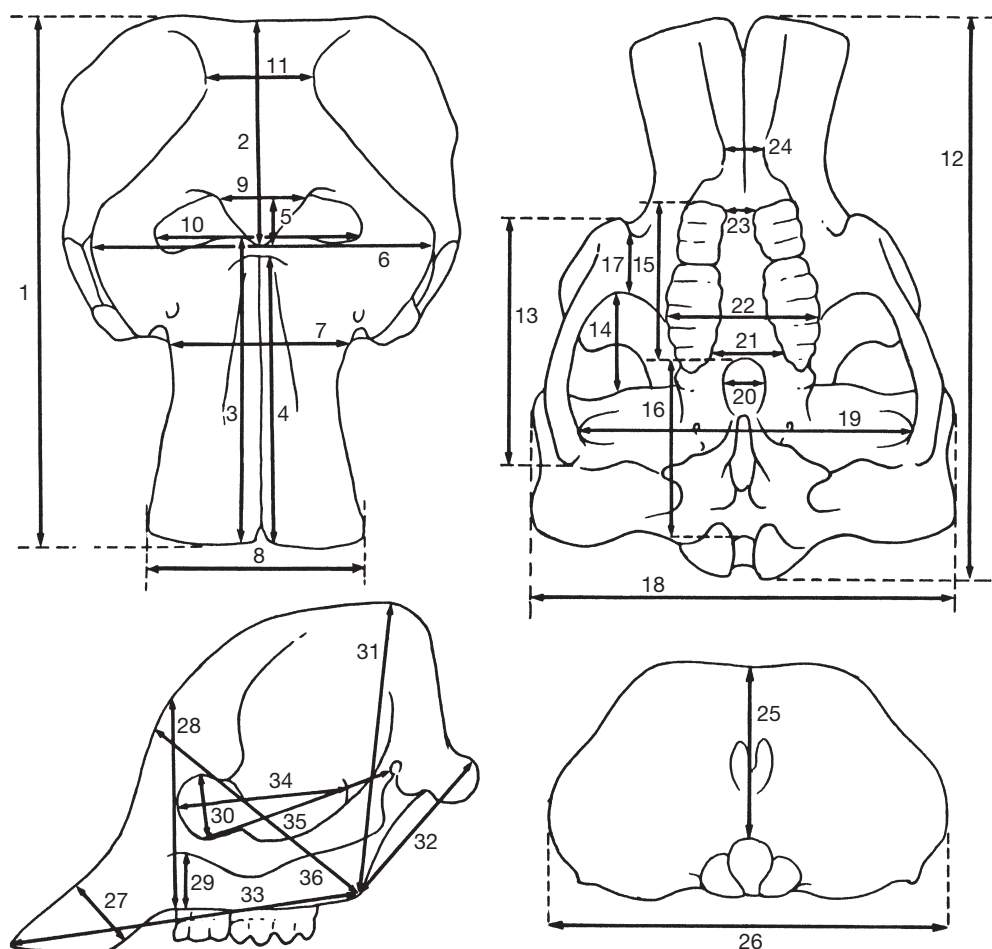


Fig. 1. — Explication des mensurations du crâne (C) des Elephantida ; 1, longueur maximale du crâne, du bord occipital à l'avant des prémaxillaires ; 2, longueur du crâne cérébral, du bord occipital à la pointe des nasaux ; 3, longueur des prémaxillaires, des fosses nasales au bord antérieur ; 4, longueur de la fosse incisive, du rebord prémaxillaire postérieur à l'avant du rostre ; 5, protrusion des nasaux au-dessus des fosses nasale ; 6, largeur sus-orbitaire maximale de la face ; 7, largeur de la face au niveau des foramens infra-orbitaires ; 8, largeur maximale antérieure du rostre ; 9, largeur des nasaux (au-dessus des fosses nasales) ; 10, largeur des fosses nasales ; 11, largeur minimale du crâne cérébrale prise entre les lignes temporales ; 12, longueur du crâne, des condyles à l'avant des prémaxillaires ; 13, longueur maximale de l'arcade zygomatique, de l'avant du *processus zygomaticus* du maxillaire à la pointe du jugal, 14, longueur de la fosse orbito-temporale au niveau de l'arcade zygomatique ; 15, longueur du palais, de l'avant des alvéoles dentaires aux choanes ; 16, longueur du basicranium, des choanes au foramen magnum ; 17, épaisseur antéro-postérieure ventrale du *processus zygomaticus* du maxillaire ; 18, largeur maximale du crâne au niveau des arcades zygomatiques ; 19, largeur du basicranium aux bords latéraux des fosses glénoïdes ; 20, largeur maximale des choanes ; 21, largeur interne maximale du palais ; 22, largeur externe maximale du palais ; 23, largeur interne maximale du palais ; 24, largeur minimale entre les crêtes interalvéolaires ; 25, hauteur sagittale de l'occipital ; 26, largeur de l'occipital ; 27, hauteur des prémaxillaires ; 28, hauteur de la face, à l'aplomb de l'avant de la série dentaire ; 29, hauteur du maxillaire sous le *processus zygomaticus* ; 30, hauteur de l'orbite ; 31, hauteur du crâne, de l'*hamulus pterygoideus* au sommet du crâne cérébral ; 32, longueur du basicranium, des condyles à de l'*hamulus pterygoideus* ; 33, longueur de la face, de l'apophyse ptérygoïdienne à l'avant des prémaxillaires ; 34, longueur de la fosse orbito-temporale, du squamosal au point le plus antérieur de l'orbite ; 35, distance entre le trou auditif externe et le point le plus ventral de l'orbite ; 36, distance entre l'apophyse ptérygoïdienne et la face passant par le point le plus dorsal de l'orbite. Reproduit de Tassy (1983: 13, fig. 5).

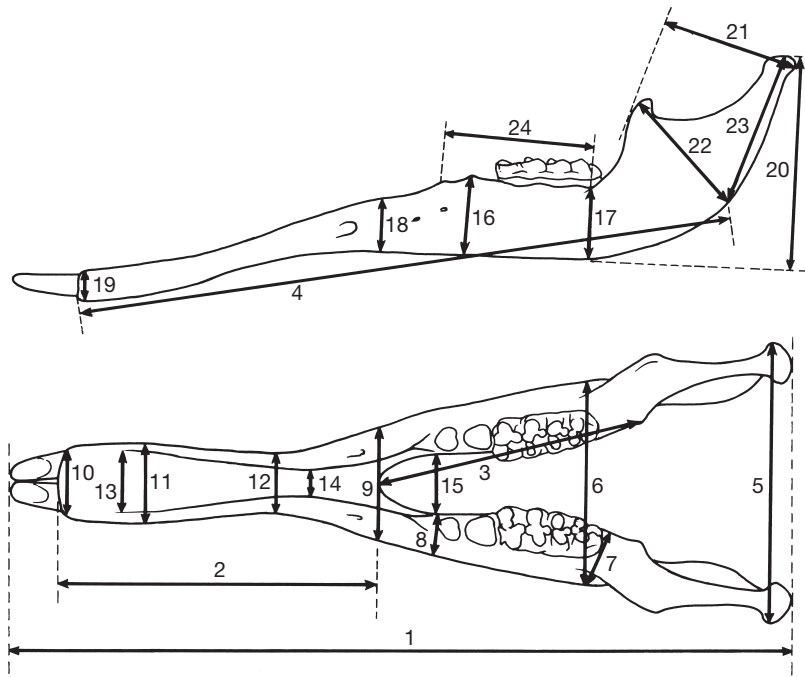


Fig. 2. — Explication des mensurations de la mandibule (M) des Elephantida ; 1, longueur totale (incisives incluses) ; 2, longueur symphysaire ; 3, longueur alvéolaire, prise du point le plus saillant médio-lingualement du trigonum retromolare jusqu'au bord symphysaire postérieur ; 4, longueur ventrale, prise de l'angle mandibulaire (gonion) jusqu'au bord antérieur de la symphyse ; 5, largeur maximale (prise aux condyles) ; 6, largeur maximale prise à la racine des branches montantes ; 7, épaisseur de la branche horizontale prise à la racine de la branche montante ; 8, épaisseur de la branche horizontale prise à l'avant de la série dentaire ; 9, largeur symphysaire postérieure ; 10, largeur symphysaire antérieure ; 11, largeur symphysaire maximale ; 12, largeur symphysaire minimale ; 13, largeur maximale de la gouttière rostrale ; 14, largeur minimale de la gouttière rostrale ; 15, écartement interne entre les rameaux horizontaux, pris à l'avant des séries dentaires ; 16, hauteur maximale de la branche horizontale (prise perpendiculairement au bord ventral du rameau) ; 17, hauteur de la branche horizontale, à la racine de la branche montante (prise perpendiculairement au bord ventral du rameau) ; 18, hauteur du rostre symphysaire, prise au bord antérieur de la symphyse (perpendiculairement au bord ventral de la symphyse) ; 19, hauteur du rostre symphysaire, prise au bord postérieur de la symphyse (perpendiculairement au bord ventral de la symphyse) ; 20, hauteur maximale de la mandibule, prise au condyle, perpendiculairement au bord ventral de la branche horizontale ; 21, profondeur maximale de la branche montante ; 22, distance entre l'angle mandibulaire et le condyle ; 23, hauteur prise entre le gonion (angle mandibulaire) et le sommet du condyle ; 24, longueur du bord alvéolaire, prise du bord antérieur de la série dentaire jusqu'au départ de la branche montante. Reproduit de Tassy (1996b: 95, fig.11.2).

Le gisement correspond à un paléoenvironnement ouvert, arboré, de plaine alluviale, sous climat moyennement aride (autrement dit, une savane arborée) dont la taphonomie a livré l'hypothèse d'une mort en masse des gomphothères provoquée par des conditions de sécheresse (Péan *et al.* 1998) ; et non à cause d'une inondation de grande ampleur, *contra* Ginsburg *et al.* (1975). Après exposition à l'air libre des carcasses, sans doute pendant plusieurs années, la reprise du drainage a achevé d'éparpiller les ossements. Un seul crâne est parfaitement conservé (MNHN.F.SEP185),

protégé par un bassin (MNHN.F.SEP399) appuyé sur la face et la région sus-orbitaire gauche, faisant office de toit. La partie émergée ou partiellement émergée de tous les autres crânes est détruite (les crânes fossilisés en position anatomique ont la voûte crânienne brisée, ceux posés sur le sommet sont éclatés au niveau du basicranium). Avant l'enfouissement définitif, une activité animale est décelable sur les ossements comme un calcanéum incomplet (MNHN.F.SEP313) rongé par un castor, vraisemblablement *Steneofiber subpyrenaicus* (détermination A. Vincent).

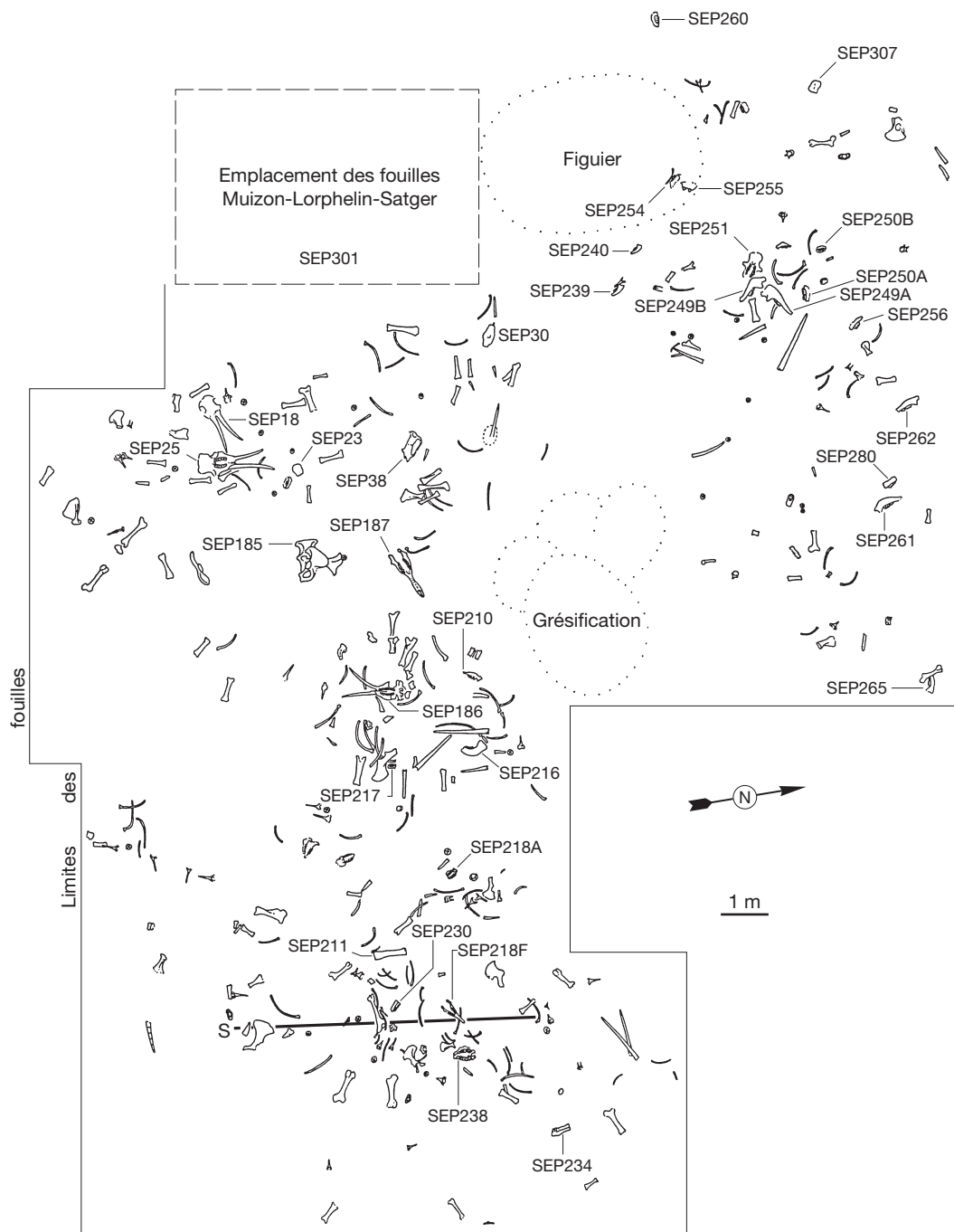


FIG. 3. — Plan du gisement d'En Péjouan, Gers, avec relevé du matériel et indication des restes cranio-mandibulaires. Fouilles de 1974 à 1977. **Ligne de tirets**, emplacement approximatif des fouilles Muizon-Lorphelin-Satger en 1970 ; **trait noir continu (S)**, localisation de la section (voir Figure 4).

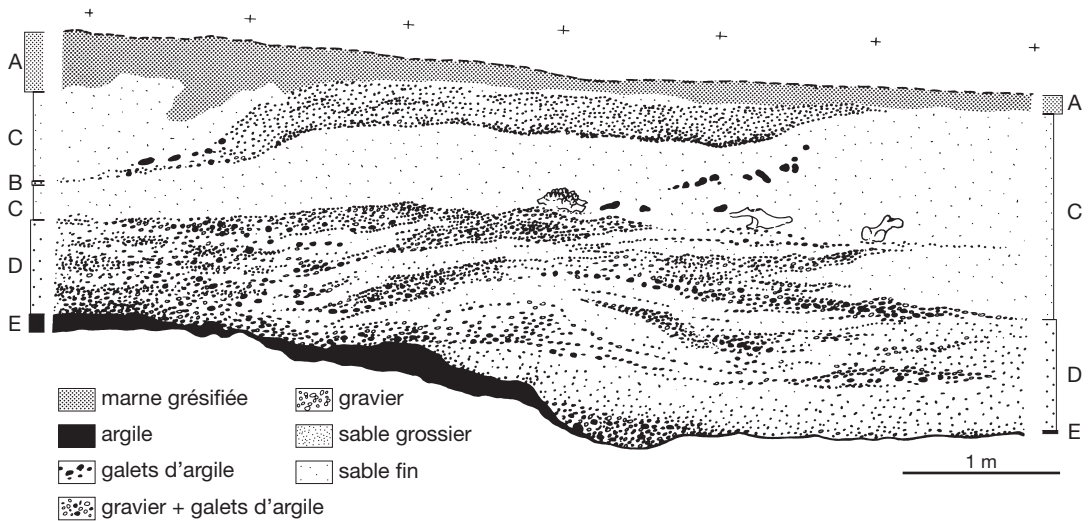


FIG. 4. — Section Nord-Sud du gisement d'En Pélouan (voir Fig. 3), avec coupe : **A**, marne grésifiée ; **B**, lentille de sable grossier supérieur (incluse dans C) ; **C**, sable fin ; **D**, sable grossier inférieur ; **E**, argile.

Après l'enfouissement, l'importante circulation d'eau dans le sédiment grossier a entraîné une altération chimique des os, notamment des épiphyses des os longs sous forme de grésification.

Il n'y a donc aucun squelette articulé, même de façon fragmentaire. Seules trois têtes osseuses sont assumées (Fig. 3) en raison d'une occlusion dentaire parfaite : MNHN.F.SEP38, SEP187 dont les éléments étaient séparés de près de deux mètres ; SEP218 avec les défenses situées à 0,40 m et 0,65 m du palais, la mandibule se situant à 2,50 m ; SEP301, un ensemble découvert en 1970 dont les crâne et mandibule incomplets étaient à proximité (Muizon, comm. pers.). À l'inverse, un crâne âgé (MNHN.F.SEP251) jouxtait deux hémimandibules désolidarisées (MNHN.F.SEP249) appartenant à un autre sujet, plus jeune : une topographie due au hasard.

Même si le dépôt est au moins secondaire, avec vraisemblablement plusieurs phases de dépôt/transport avant l'enfouissement définitif, l'homogénéité des restes de *Gomphotherium angustidens* du niveau C donne un sens aux variations morphologiques et dimensionnelles des différents individus : avant d'y voir de la variation individuelle au sein de différentes populations d'une même espèce, il faut

retenir que les variations sont liées à l'âge individuel et au sexe, depuis le juvénile muni de prémolaires jusqu'au vieil adulte aux dernières molaires excavées (Tassy 1996b).

## DESCRIPTION DU CRÂNE

Dans la description qui suit, le crâne femelle MNHN.F.SEP185 conservé sur toutes ses faces est choisi comme crâne de référence (Figs 5 ; 13 ; 16 ; 17). Ce crâne est relativement peu déformé. Il n'a subi qu'un léger écrasement dorsal avec une compression latérale sur le côté droit, qui affectent peu les proportions du crâne. Les traits visibles sur les autres spécimens (Figs 6-12), en particulier les crânes mâles, sont mentionnés au fur et à mesure des indications anatomiques. Les critères de reconnaissance du dimorphisme sexuel sont précisés dans la deuxième partie. La description comparative prend comme référence actuelle l'éléphant d'Afrique, *Loxodonta africana* (Blumenbach, 1797).

Dans toutes les descriptions qui suivent et sur toutes les illustrations (sauf celles des zones anatomiques détaillées) le crâne est orienté dans le plan occlusal. Ce plan, à peu près parallèle au plan palatin, est le



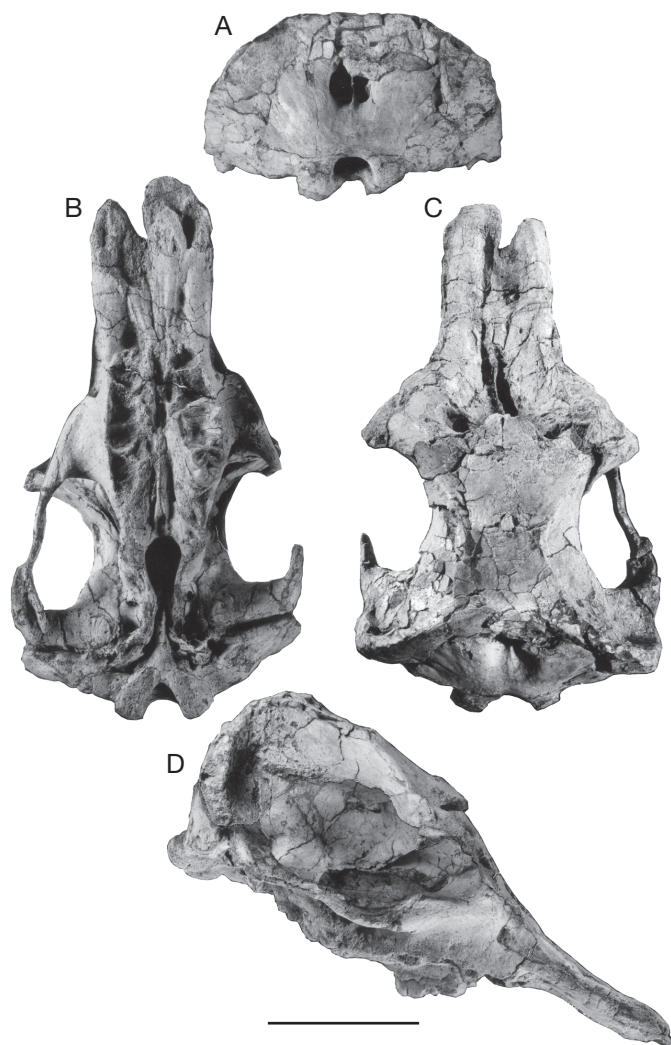


FIG. 5. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, crâne de femelle (MNHN.F.SEP185), muni de M3 g. (âge dentaire XXI) : **A**, vue occipitale ; **B**, vue ventrale ; **C**, vue dorsale ; **D**, vue latérale. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 20 cm.

plan de référence le plus facilement utilisable pour des crânes de grande taille. Il n'est pas affecté par les déformations fossiles habituelles (compression dorso-ventrale notamment). Il permet d'orienter des crânes incomplets dont souvent la base ou le toit crânien ont éclaté en raison de l'importante pneumatisation, le palais étant toujours l'élément le mieux conservé.

Afin de faciliter les comparaisons, j'inclus dans la description un crâne juvénile muni des molaires de lait et du germe de M1 en éruption (Fig. 14),

provenant d'un gisement indéterminé du Gers (228 MHNT, coll. E & L. Lartet).

#### VUE SUPÉRIEURE (FIG. 13A)

En vue supérieure, la face occipitale est peu visible, à l'inverse des éléphants actuels dont le crâne cérébral est avancé en raison du redressement du basicranium. Seule la base de la fosse d'insertion du ligament nuchal (*ligamentum nuchae*) est apparente et non toute sa hauteur.

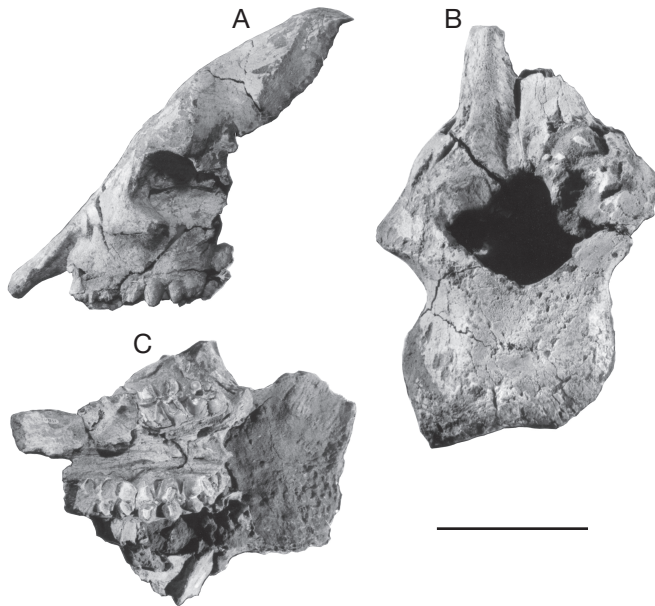


FIG. 6. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégujan, crâne de femelle (MNHN.F.SEP251), muni de M2-3 (âge dentaire XX) : **A**, vue latérale ; **B**, vue dorsale ; **C**, vue ventrale. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 20 cm.

La face est vaste, la partie pré nasale est allongée, la partie périnasale est large. La région pré nasale forme un rostre constitué par les prémaxillaires et, latéralement, par les maxillaires. Ces derniers n'apparaissent qu'à la moitié postérieure du rostre, élargissant la face. À l'avant les prémaxillaires sont rectilignes y compris sur les grands crânes mâles (MNHN.F.SEP18, SEP25, SEP186) (Fig. 9A). À l'avant, au bord interalvéolaire (*margo interalveolaris*) les prémaxillaires ne sont pas jointifs sur la ligne sagittale. La dépression de la fosse incisive (*fossa incisiva premaxillae* = *fossa incisiva sensu* Beden 1983) s'étend jusqu'à la base des fosses nasales. La fosse incisive est plus creusée à l'avant du rostre et à la base du rebord nasal ; un méplat sépare les deux zones creusées. La fosse n'est pas très profonde. Latéralement, le long de la suture avec les maxillaires les prémaxillaires sont bombés à l'emplacement de l'alvéole des incisives, aussi bien pour les crânes munis d'incisives (mâles MNHN.F.SEP25, SEP186, femelle SEP30) (Figs 8A ; 9A), que sur ceux dépourvus d'incisives (crânes femelles MNHN.F.SEP185, SEP38,

SEP251) (Figs 5C ; 6B ; 7A). Les prémaxillaires sont pneumatisés et creusés dans la partie postérieure du rostre d'un vaste sinus médialement à l'alvéole de l'incisive (MNHN.F.SEP38).

La région périnasale est constituée par les prémaxillaires, maxillaires, frontaux et nasaux. Les différentes lignes de sutures sont partiellement visibles sur MNHN.F.SEP30 et SEP185. Dans la région sagittale, les prémaxillaires s'élèvent pour former un mur qui constitue le plancher antérieur des fosses nasales, en partie caché par les nasaux en vue dorsale (Figs 5 ; 13). Ce processus est relativement mince dans la région sagittale où il est creusé par le sillon d'insertion du cartilage mésethmoïdien qui supporte le cartilage nasal : MNHN.F.SEP186 (Fig. 9A), SEP185 (Fig. 13A), et SEP25. Ce sillon est plus large chez les formes juvéniles (Fig. 14). La branche dorsale des prémaxillaires (*processus nasalis*) entoure dorso-latéralement les fosses nasales, atteint les frontaux et rejoint les nasaux sur le toit crânien. L'ouverture nasale externe constituée par les fosses nasales confluentes est large et a la forme d'un croissant aux pointes

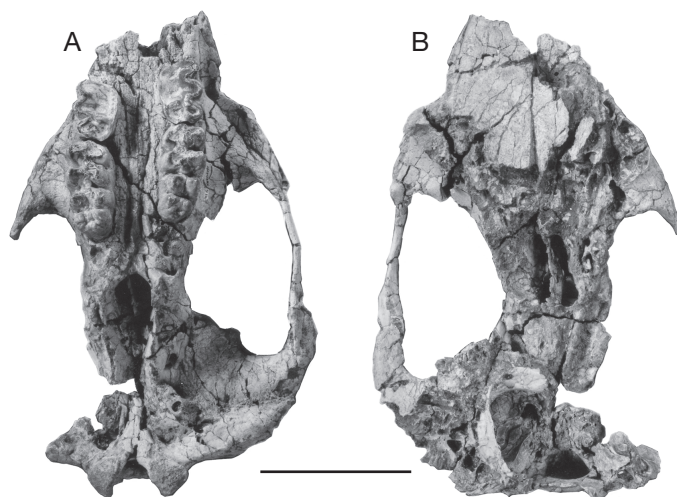


FIG. 7. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégujan, crâne de femelle (MNHN.F.SEP38), muni de M2-3 (âge dentaire XX) : **A**, vue ventrale ; **B**, vue dorsale. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 20 cm.

dirigées vers l'avant et l'extérieur. Elle s'ouvre en arrière des orbites. Les os nasaux sont petits et surplombent sagittalement les fosses nasales. La face est élargie au niveau du processus postorbitaire (*processus zygomaticus*) du frontal. Ce processus, qui forme le bord supérieur de l'orbite, est très dilaté vers l'extérieur et cache en vue supérieure le départ de l'arcade zygomatique formé par le maxillaire (*processus zygomaticus maxillae*). Le processus dorsal du maxillaire (*processus frontalis*) qui entoure l'orbite est percé par un foramen ante-orbitaire dorsal allongé le long de la suture avec le prémaxillaire ; cette région est compressée sur de nombreux crânes de telle sorte que le foramen comprimé latéralement est parfois peu visible (par exemple sur MNHN.F.SEP25, côté gauche [Fig. 12A]) mais il est toujours présent.

Le toit crânien est formé par les nasaux, frontaux et pariétaux. La partie cérébrale est relativement courte par rapport à la face, notamment sur les crânes appartenant à des mâles. La face est moins développée chez les femelles en raison de la réduction (ou l'absence) des défenses. On peut noter que les pariétaux (*planum parietale*) sont allongés par rapport aux frontaux même si la suture fronto-pariétale n'est visible sur aucun des crânes d'En Pégujan ; elle n'est visible qu'au stade juvénile

avec molaires de lait en place (Tassy *et al.* 1977: 213) (Fig. 14) ; voir plus loin la section consacrée à la région périnasale. Quoique court par rapport à la face, le crâne cérébral est proportionnellement plus allongé que chez les éléphants actuels. Le pariétal envoie une lame antéro-latérale qui longe le bord postérieur du processus post-orbitaire du frontal (*processus zygomaticus frontalis*). Les lignes temporales (*linea temporalis*) issues des processus post-orbitaires des frontaux se rapprochent l'une de l'autre vers le sommet du crâne mais restent relativement éloignées. De part et d'autre des lignes temporales la face latéro-dorsale des pariétaux (*planum temporale*) qui constitue la partie supérieure de la fosse orbito-temporale est concave d'avant en arrière en-dessous des lignes temporales puis régulièrement bombée jusqu'à la suture avec le squamosal. L'écaille du squamosal est concave. À l'arrière, les lignes temporales divergent et rejoignent latéralement la crête nuchale du supraoccipital (*linea nuchae sup.*) qui constitue le bord postérieur du toit crânien. Il n'y a pas de protubérance occipitale externe. Latéralement la crête nuchale se poursuit sur le squamosal et forme l'angle postéro-latéral du crâne. Elle est relativement aiguë et surplombe, en le cachant, le trou auditif externe (*meatus acusticus externus*).

## VUE LATÉRALE (FIG. 13B)

En vue latérale le crâne se caractérise par une face allongée, un toit crânien bas, une double inflexion ventrale faiblement marquée (rostre incliné vers le bas et *basicranium* redressé par rapport au palais) et une inclinaison faible de l'occipital.

La partie dorsale du rostre (prémaxillaires) est faiblement concave. Ventralement, une légère incurvation du maxillaire sépare la partie rostrale de la partie alvéolaire qui porte les dents jugales, beaucoup moins marquée que chez les éléphants. L'incurvation s'accroît au cours de la croissance : elle est plus forte sur les crânes les plus âgés : MNHN.F.SEP25, SEP185, SEP251 (Figs 6A ; 12A) que chez les plus jeunes : SEP18, SEP186 (Fig. 12B) ; chez le mâle SEP25 (Fig. 12A) que chez la femelle SEP185 (Figs 5D ; 13B) – cependant l'incurvation est nette sur le crâne femelle SEP251 (Fig. 6A).

La partie périnasale de la face est relativement haute. La partie ante-orbitaire des maxillaires est dilatée dorsalement ainsi que les frontaux au-dessus des orbites de telle sorte que le profil de la face est plan à légèrement convexe en continuité avec la voûte du toit crânien. Si sur MNHN.F.SEP185 le pariétal a subi un léger écrasement *post mortem*, les profils de SEP251 et de SEP186 ne sont pas déformés (Figs 6A ; 12 B ; 15). Les os nasaux, visibles latéralement, forment le point le plus antérieur du toit crânien ; ils sont reculés et sont situés au niveau du processus post-orbitaire des frontaux. Le profil de la région occipitale, faiblement bombé, est formé par la ligne nuchale (*linea nuchae superior*).

L'orbite s'ouvre toute entière dans le maxillaire. En arrière du trou ante-orbitaire inférieur (*foramen infraorbitalis*) le processus infra-orbitaire du maxillaire, qui constitue le plancher de l'orbite, est allongé. L'orbite s'ouvre au-dessus de la moitié postérieure de la série dentaire jugale fonctionnelle : M2 (MNHN.F.SEP18), M2-3 (MNHN.F.SEP186), M3 (MNHN.F.SEP251 et SEP185), selon l'âge des individus. Le trou ante-orbitaire inférieur est situé en arrière du bord antérieur de la série dentaire, c'est-à-dire au-dessus des différentes molaires qui se succèdent au cours de la croissance du fait du remplacement fonctionnel des dents jugales antérieures ; il s'ouvre au niveau du 2<sup>e</sup> interlophes de M1 sur MNHN.F.SEP18, au niveau du 2<sup>e</sup> lophe

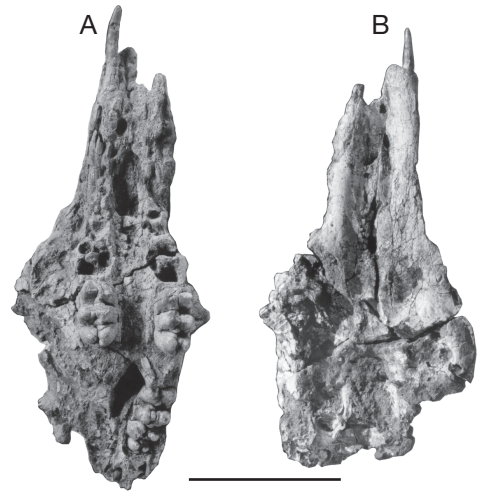


Fig. 8. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégujan, crâne de femelle (MNHN.F.SEP30), avec alvéoles de P4-M1, M2 en place et germe de M3 (âge dentaire XIV) : **A**, vue ventrale ; **B**, vue dorsale. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 20 cm.

de M2 sur SEP25, SEP186 et SEP251, au-dessus de l'alvéole de M2 sur SEP185 (Figs 6A ; 12A, B ; 13B). Cette variation est la résultante du remodelage facial dû à la croissance vers l'arrière du processus infra-orbitaire du maxillaire (*processus zygomaticus maxillae*) et de la migration dentaire horizontale vers l'avant (voir plus loin). L'orbite a la même position sur le crâne MNHN.F.SEP185 dont la M2 a été expulsée et sur le crâne SEP251 où M2 est encore associée à M3 (Figs 5D ; 6A ; 13B) ce qui est dû à l'arrêt du remodelage facial chez les très vieux sujets. L'échancrure du trou ante-orbitaire supérieur est visible en vue latérale mais cette région est écrasée et abîmée sur SEP25 (Fig. 11). Sous l'orbite le maxillaire est relativement bas, un peu plus haut chez les mâles (MNHN.F.SEP18, SEP186) que chez les femelles (MNHN.F.SEP185, SEP38).

Dans l'orbite, sur MNHN.F.SEP186 (à droite) un bombement antéro-dorsal témoigne de l'emplacement de l'apophyse lacrymale qui n'est entièrement conservée sur aucun spécimen. Si les sutures du lacrymal ne sont visibles sur aucun des crânes, l'absence de canal lacrymal est indéniable. La fosse orbitotemporale est relativement basse et allongée. De la puissante apophyse post-orbitaire du frontal (*processus zygomaticus frontalis*)





FIG. 9. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, crâne de mâle (MNHN.F.SEP186), muni de M1-3 (âge dentaire XVII) : **A**, dorsale ; **B**, vue ventrale. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 20 cm.

descend dans la fosse une crête rectiligne qui rejoint à l'arrière l'alisphénoïde et se résout dans le rebord de l'ouverture antérieure du canal de l'alisphénoïde où conflue le trou rond (*foramen rotundum*). Cette crête orbitotemporale sépare la fosse en deux régions : une région dorsale (pariétal, squamosal et, à l'avant, frontal) et une région ventrale (maxillaire et frontal) bordée à l'arrière par le squamosal et l'alisphénoïde. La crête dessine un repli important qui cache en

vue latérale les trous de la paroi latérale. À la suture maxillo-frontale s'élève à l'avant une autre crête moins acérée qui prend son origine dans l'orbite sous le *canalis infraorbitalis* et longe ventralement la crête orbitotemporale sur la moitié postérieure de son trajet. À cet endroit il se forme une véritable gouttière. Aucun foramen n'est visible en avant de cette gouttière sur MNHN.F.SEP185 dont la fosse orbitotemporale est entièrement conservée





FIG. 10. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, crâne de mâle (MNHN.F.SEP18), muni de P4-M2, germe de M3 (âge dentaire XV). Vue ventrale. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 20 cm.

(ou sur MNHN.F.SEP251 et SEP186 où la région antérieure de la fosse est également préservée) : les trous sont logés au fond de la gouttière comme chez les éléphants actuels (dans l'ordre de l'avant vers l'arrière : trou ethmoïdien, (*foramen ethmoideum*), trou optique (*canalis opticus*) et fente sphéno-orbitaire (*foramen sphenorbitale*). L'orbitosphénoïde tout entier inclus dans la gouttière n'apparaît pas

en vue latérale, comme chez les éléphants actuels. À l'arrière, l'alisphénoïde enveloppe le maxillaire sur toute sa hauteur et est gonflé ventralement.

L'arcade zygomatique est entièrement préservée sur les spécimens MNHN.F.SEP185 (côté droit) et SEP38 (côté gauche). Le processus infra-orbitaire du maxillaire (*processus zygomaticus*) est allongé et légèrement dirigé vers le bas. Le jugal émet à son



FIG. 11. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, crâne de mâle (MNHN.F.SEP25), muni de M2-3 (âge dentaire XIX), vue ventrale. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 20 cm.

insertion avec le maxillaire une apophyse dorsale mousse (*processus maxillaris*) à l'aplomb du processus post-orbitaire du frontal. Le jugal est grêle et mince. La partie libre est aussi longue que le *processus*

*temporalis* (qui s'insère sur le *processus zygomaticus* du squamosal). À l'arrière le *processus temporalis* atteint la fosse glénoïde du squamosal. Le *processus zygomaticus* du squamosal est plus massif que le jugal. Au-dessus du *processus zygomaticus*, la partie temporale du squamosal est creusée. Le conduit auditif externe est fermé ventralement par le *processus posttympanicus* du squamosal. Il est haut placé et est situé au niveau du processus post-orbitaire du frontal. Selon la disposition proboscidiennne, il n'y a pas de mastoïde sur la face latérale du crâne.

Quoique la crête ptérygoïdienne du sphénoïde qui s'étend depuis le *processus pyramidalis* du palatin jusqu'à la pointe antérieure de la bulle tympanique soit toute entière au-dessus du plan palatin, le *basicranium* est relativement peu redressé.

L'inclinaison vers l'avant de l'occipital est modérée. Le sommet du toit crânien est situé très en arrière du palais, à l'aplomb du *processus zygomaticus* du squamosal (chez les éléphants actuels il est situé au-dessus de l'arcade dentaire). Les condyles sont situés au niveau du bord supérieur de l'orbite. Le bord postérieur du crâne est formé dorsalement par la crête nuchale qui descend sur le squamosal jusqu'au trou auditif externe. Dans cette région le squamosal est un peu bombé vers l'arrière. Les exoccipitaux et les condyles font une légère protrusion vers l'arrière par rapport au supraoccipital.

#### VUE INFÉRIEURE (FIGS 5B ; 16)

En vue occlusale, une grande partie du *basicranium* est visible en raison de son faible redressement par rapport au palais.

À l'avant le rostre est presque entièrement formé ventralement par les maxillaires. Ces derniers sont séparés chacun en deux parties par une crête interalvéolaire qui part du bord antérieur de la série des dents jugales : partie latérale, la plus vaste, et partie médiale. La crête est faiblement dirigée vers l'extérieur et s'efface à mi-longueur du rostre. La plus grande largeur du rostre se situe au niveau du *foramen infraorbitalis* et en avant de ce foramen, le bord latéral du rostre est formé par le prémaxillaire. Celui-ci épouse la courbure de l'incisive vers l'extérieur sur les crânes mâles : MNHN.F.SEP186, SEP25 (Figs 9B ; 11) mais il n'y a pas de dilatation à l'avant. Chez les femelles (MNHN.F.SEP30, SEP185)



FIG. 12. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, crânes de mâles en vue latérale : **A**, MNHN.F.SEP25 (âge dentaire XIX) ; **B**, MNHN.F.SEP186 (âge dentaire XVII). Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 20 cm.

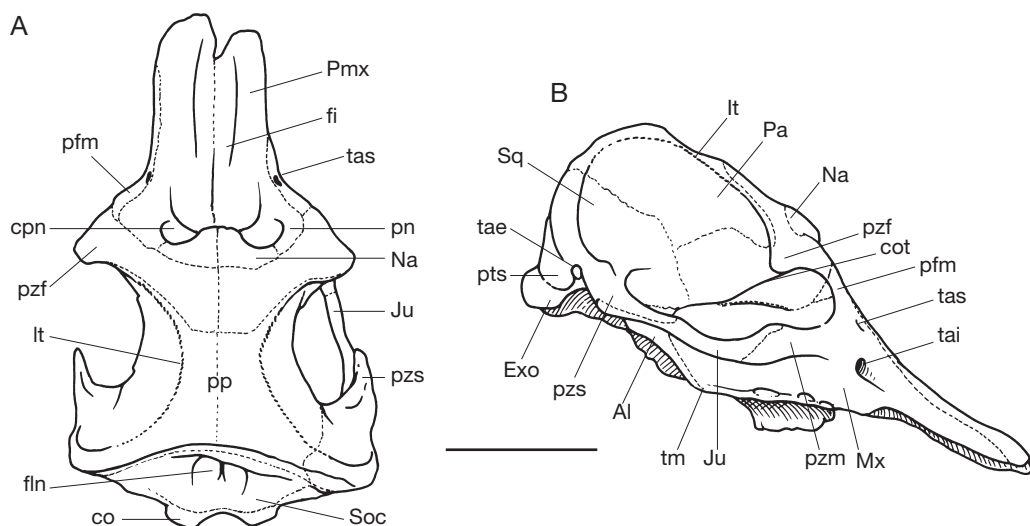


FIG. 13. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, interprétation du crâne MNHN.F.SEP185 (voir fig. 5) : **A**, vue dorsale ; **B**, vue latérale. Abréviations : **Al**, alisphénoïde (*lamina lateralis*) ; **co**, condyle ; **cot**, crête orbito-temporale (*crista orbitotemporalis*) ; **cpn**, cuvette du processus nasal du prémaxillaire ; **Exo**, exoccipital ; **fi**, fosse incisive des prémaxillaires (*fossa incisiva*) ; **fln**, fosse d'insertion du ligament nuchal (*ligamentum nuchae*) ; **Ju**, jugal ; **lt**, ligne temporale (*linea temporalis*) ; **Mx**, maxillaire ; **Na**, nasal ; **Pa**, pariétal ; **pfm**, processus frontalis du maxillaire ; **Pmx**, prémaxillaire ; **pn**, processus nasalis du prémaxillaire ; **pp**, planum parietale ; **pts**, processus posttympanique du squamosal ; **pzf**, processus postorbitaire du frontal (*processus zygomaticus frontalis*) ; **pzm**, processus postorbitaire du maxillaire (*processus zygomaticus maxillae*) ; **pzs**, processus zygomaticus du squamosal ; **Soc**, supraoccipital ; **Sq**, squamosal ; **tae**, trou auditif externe ; **tai**, trou ante-orbitaire inférieur (*foramen infraorbitalis*) ; **tas**, trou ante-orbitaire supérieur ; **tm**, tubérosité postérieure du maxillaire (*processus alveolaris maxillae*). Dessins : D. Visset (UPMC). Échelle : 20 cm.

les prémaxillaires sont rectilignes (Figs 6C ; 8B). Le foramen incisif sagittal (*canalis incisivus*) est ouvert à l'avant et les prémaxillaires ne sont pas en contact (MNHN.F.SEP25, SEP18, SEP30 et SEP185). La moitié gauche du rostre de SEP185 est bien conservée et l'on distingue l'alvéole de l'incisive, vide. Sur le crâne SEP38 l'alvéole, également vide, est plus étroite que le sinus médian du prémaxillaire creusé dans la région postérieure, devant les fosses nasales. Sur le crâne SEP30 pourvu d'une défense vestigiale conservée à droite (Fig. 8B), le bombement de l'alvéole est réduit. Il est évident que l'absence de dilatation vers l'extérieur des prémaxillaires à l'avant chez les femelles est liée à l'absence (MNHN.F.SEP185) ou à l'extrême réduction (MNHN.F.SEP30) des incisives ; en outre, à l'inverse des défenses des mâles qui sont incurvées légèrement vers l'extérieur, la défense vestigiale de SEP30 est rectiligne (on observe la même étroitesse antérieure du rostre chez les *Elephas maximus* actuels dépourvus de défenses, aussi bien mâles que femelles).

Le palais est long et étroit. Les arcades dentaires sont convergentes à l'avant et, chez les vieux sujets (M3 en fonction), faiblement divergentes à l'arrière. Le palais n'est pas profond et le maxillaire ne remonte pas au bord interne des molaires en place ; il reste au niveau de la partie sagittale du maxillaire et à l'arrière de la lame horizontale des palatins (*lamina horizontalis facies palatina*). Les palatins sont étroits et bombés sagittalement au niveau de la suture palatine formant une *crista palatina* massive, elle-même creusée à l'arrière au bord de la fosse palatine (choanes). Il n'y a pas d'épine palatine. Au niveau de la suture maxillo-palatine postérieure s'ouvre un *foramen palatinum majus* allongé. Un sillon irrégulièrement creusé est issu de ce foramen et renferme d'autres trous palatins en nombre variable (*f. palatina minor*). Il s'étend en s'atténuant jusqu'à l'avant des dents jugales. À l'arrière du palais les maxillaires forment une capsule qui enveloppe la dernière dent en formation (qui est M3 sur les plus jeunes crânes découverts à En Pélouan : MNHN.F.SEP30, SEP18

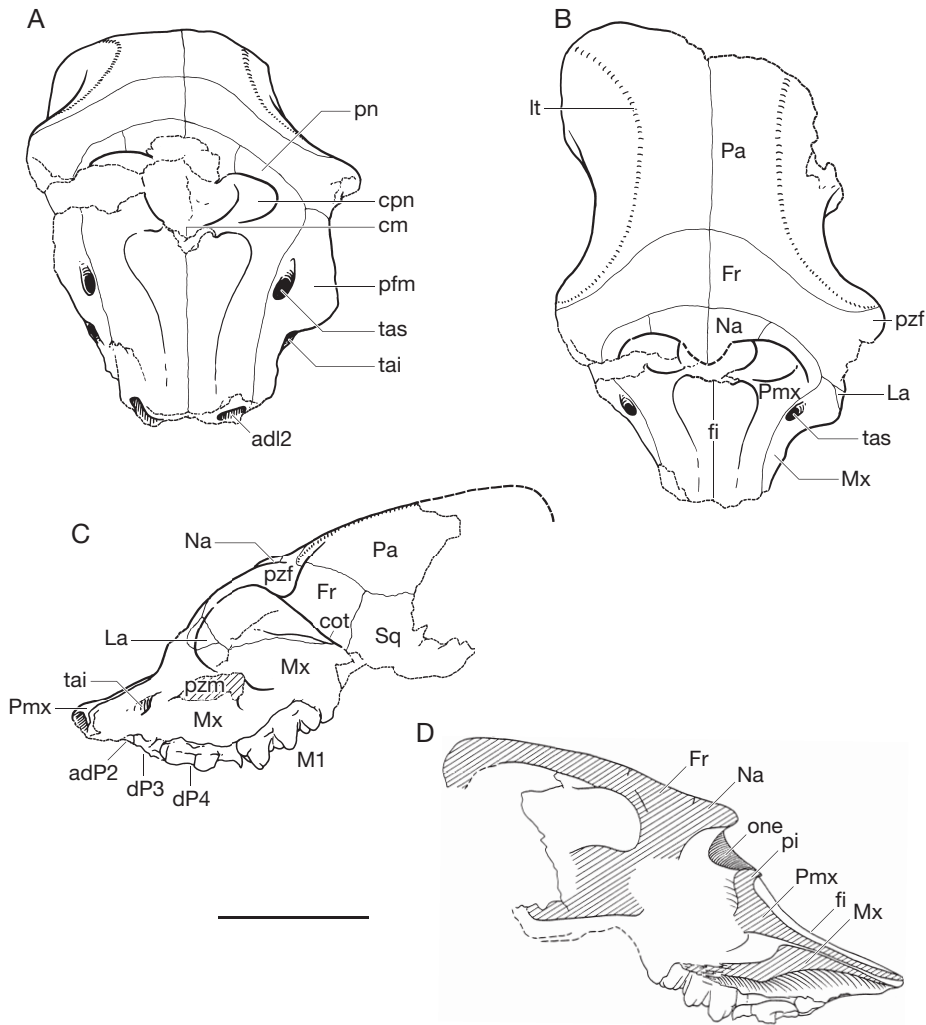


FIG. 14. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), Gers (gisement indéterminé), crâne juvénile (228 MHNT) avec alvéole de dP2, dP3-4, germe de M1 (âge dentaire VII) : **A**, vue antérieure ; **B**, vue dorsale ; **C**, vue latérale ; **D**, section longitudinale. Abréviations : voir Fig. 13, sauf : **adl2**, alvéole de la défense définitive (**l2**) ; **adP2**, alvéole de la deuxième molaire de lait ; **cm**, insertion du cartilage méséthmoïdien ; **dP3**, troisième molaire de lait ; **dP4**, quatrième molaire de lait ; **Fr**, frontal ; **La**, lacrymal ; **M1**, première molaire définitive ; **one**, ouverture nasale externe ; **pi**, processus postérieur de la fosse incisive. **D**, reproduit de Tassy & Shoshani (1988: 294, fig. 11.6.B). Dessins : D. Visset (UPMC). Echelle : 10 cm.

et SEP254 [Figs 8B; 10]). La capsule dentaire du maxillaire est, à l'arrière, le long de l'ouverture des choanes, elle-même enveloppée par l'alisphénoïde, (la suture est visible sur SEP254, à droite). Du fait de l'existence d'une capsule maxillaire, comme chez les éléphants actuels, la tubérosité maxillaire (*processus alveolaris*) n'est visible que chez les individus dont

les M3 sont en place. Elle est allongée sur SEP38 et SEP185 (Figs 7B; 16), un peu plus réduite sur SEP251 (Fig. 6C). Son développement est lié à la variation dans la croissance de cette région après éruption de M3, variation liée à l'intensité du remodelage (voir plus loin) qui n'est pas liée au sexe puisque les trois spécimens sont des sujets femelles.



Le *processus zygomaticus* du maxillaire longe l'arcade dentaire. Il en diverge régulièrement latéralement à partir du *foramen infraorbitalis* chez les sujets femelles (MNHN.F.SEP185, SEP251 et chez le jeune mâle SEP18) alors qu'il dessine un coude chez les sujets mâles: SEP25 et SEP186 (Figs 9B; 11). Le bord postérieur du processus est situé en avant de l'ouverture des choanes. Le jugal est grêle. Il s'articule avec le squamosal sur le tiers postérieur de son trajet et s'interrompt au niveau de la fosse glénoïde du squamosal (*fossa mandibularis*). Le squamosal est dilaté latéralement et l'arcade est plus écartée du crâne à l'arrière (au niveau du *processus zygomaticus* du squamosal) qu'à l'avant (*p. zygomaticus* du maxillaire, pas suffisamment dilaté pour masquer ventralement le processus post-orbitaire du frontal).

La fosse palatine (choanes) est bordée latéralement par le palatin et l'alisphénoïde. Elle est allongée et étroite. En arrière des maxillaires, palatins et al. isphénoïdes forment un bourrelet massif. Il est difficile de distinguer la suture entre les deux os, sauf à droite sur le crâne incomplet MNHN.F.SEP254 et moins nettement sur SEP38. Sur le spécimen SEP254 il apparaît que la plus grande partie du bourrelet est formée par l'alisphénoïde (*hamulus pterygoideus*) et seul l'avant du bourrelet est formé par le *processus pyramidalis* du palatin, séparé de l'alisphénoïde par une petite dépression. En arrière du bourrelet, les choanes sont bordées par l'alisphénoïde dont le *processus pterygoideus* forme une crête allongée assez acérée. La surface latérale de l'alisphénoïde (*lamina lateralis*) est gonflée, y compris chez les spécimens dont la dernière molaire est en place. À l'intérieur de la fosse, la *lamina medialis* du sphénoïde (+ ptérygoïde) est verticale. La *lamina medialis*, également nommée aile ptérygoïdienne, est composée chez l'éléphant actuel d'une partie sphénoïdienne proprement dite et du ptérygoïde qui n'est visible à l'état libre que chez le fœtus, les deux fusionnant très tôt (Eales 1926). La fosse palatine est rétrécie vers l'arrière et s'interrompt à la pointe antérieure de la bulle auditive. Sur le plafond de la fosse formé par le présphénoïde s'insère le vomer impair qui forme une crête sagittale saillante (*crista vomeris*) élargie et épaissie à l'arrière (*alae vomeris*), conservée sur SEP185 et SEP38.

Le *basicranium* (Fig. 16) est limité latéralement par le squamosal et postérieurement par le squamosal, l'exoccipital et le basioccipital. À l'avant les squamosaux portent la fosse glénoïdienne (*fossa mandibularis*). La surface articulaire est large et relativement peu profonde antéro-postérieurement. Elle est peu bombée, très légèrement concave de droite à gauche, au centre surtout, et uniformément convexe d'avant en arrière. Le contour de la région articulaire n'est bien marqué que médialement où il est bombé. Le bord médial ne surplombe toutefois pas la partie médiale non articulaire du squamosal, partie qui s'articule avec l'alisphénoïde. La suture entre les deux os est bien visible sur MNHN.F.SEP185. Un gros foramen s'ouvre dans l'alisphénoïde en regard de la fosse glénoïde (ouverture postérieure du canal de l'alisphénoïde). Le bord postérieur de la fosse glénoïde est régulièrement incliné vers le sillon correspondant à la ligne de contact entre les parties postglénoïdienne et posttympanique du squamosal. La région postglénoïdienne est courte et il n'y a pas de fosse postglénoïdienne. Une crête mousse qui s'étend depuis le trou auditif externe jusqu'au processus paroccipital de l'exoccipital sépare la partie ventrale et la partie occipitale de la région posttympanique du squamosal. Quoique la suture ne soit pas visible, il est possible de délimiter les deux os à partir d'une dépression qui sépare en deux régions le relief issu du processus paroccipital. Ce dernier a la forme d'une bosse. La part de l'exoccipital est réduite par rapport au squamosal. Les condyles sont relativement bas et larges. Le foramen magnum est lui aussi bas et large et son échancrure n'est pas profonde. À la base des condyles, la *fossa condylaris* des exoccipitaux est vaste et peu creusée. Les reliefs d'insertion du *m. rectus capiti lateralis*, peu marqués sur SEP185, sont plus profonds sur SEP38.

Le basioccipital est étroit. Il est prolongé à l'avant par le basisphénoïde. La suture entre les deux os n'est décelable que par une légère bosse qui se situe à son emplacement. L'os a la forme d'un toit dont l'arête est bombée et faiblement saillante (MNHN.F.SEP18; Fig. 10). Une fosse à peine marquée est visible latéralement à l'arête, fosse qui, chez l'éléphant est le lieu d'insertion des *m. rectus capiti ventralis* et *longus capitis*. Mais cette région

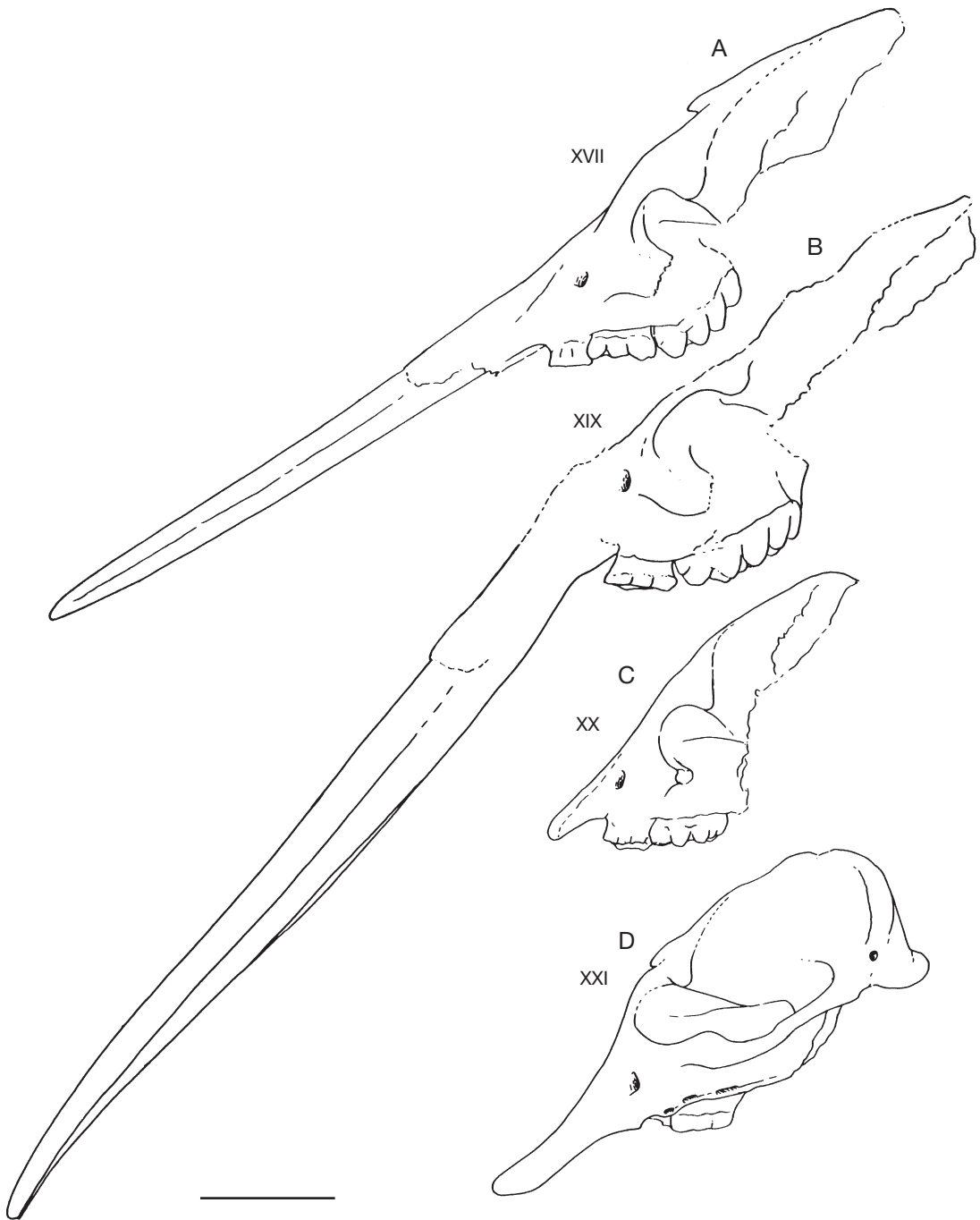


FIG. 15. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, crânes mâles et femelles en vue latérale. **A**, MNHN.F.SEP186, mâle d'âge dentaire XVII ; **B**, MNHN.F.SEP25, mâle d'âge dentaire XIX ; **C**, MNHN.F.SEP251, femelle d'âge dentaire XX ; **D**, MNHN.F.SEP185, femelle d'âge dentaire XXI (profil droit inversé). Dessins : D. Visset (UPMC). Échelle : 20 cm.

est plus étroite et moins parcourue de reliefs que chez l'éléphant. À l'avant, le basisphénoïde s'articule avec le vomer qui recouvre le sphénoïde, à peu près à l'aplomb de l'ouverture postérieure du canal de l'alisphénoïde. Devant les condyles, un peu latéralement, un foramen allongé limite la pointe postérieure de la bulle auditive. Chez les éléphants actuels, ce foramen s'ouvre à la suture exo-basioccipitale mais ici la suture n'est pas visible. Il s'agit du *foramen metoticum* qui correspond à la fusion du trou déchiré postérieur et du trou condylien. Ce foramen est allongé et dilaté à ses extrémités ce qui correspond vraisemblablement aux échancrures du basioccipital à l'avant et de l'exoccipital à l'arrière, l'échancrure postérieure correspondant au passage du nerf *XII* (ces échancrures sont encore distinctes chez les très jeunes éléphants actuels).

La bulle auditive, formée essentiellement par l'entotympanique, est entourée par le squamosal (partie postglenoïdienne) et l'alisphénoïde à l'avant, par le squamosal (partie posttympanique) et l'exoccipital à l'arrière et latéralement; et par le basioccipital et le basisphénoïde médialement. Elle est étroite et orientée obliquement selon un axe antéromédial-postérolatéral. Elle est à peu près bien conservée sur MNHN.F.SEP185 et SEP38. La pointe antérieure de la bulle (*processus muscularis*) s'insère sur la crête ptérygoïdienne de l'alisphénoïde. Latéralement à cette pointe et médialement à la fosse glénoïde du squamosal, s'ouvre dans l'alisphénoïde un gros foramen qui correspond à la confluence du *foramen ovale* et du *f. lacerum medium* où passent la branche mandibulaire du trijumeau (*n. V<sub>3</sub>*), l'artère méningée accessoire et la carotide interne. La bulle est peu dilatée à l'arrière où elle s'articule essentiellement avec l'exoccipital. Son extension latérale ne dépasse pas le niveau de la fosse glénoïde. Elle est limitée latéralement par deux foramens qui sont souvent confluent sur les fossiles mais qui étaient séparés par une fine et fragile crête osseuse sur le vivant: il s'agit du foramen stylomastoïdien (*f. stylomastoideum*) qui s'ouvre à la limite du squamosal et de l'exoccipital et de la fosse d'insertion pour le ligament du tympanohyal, un peu plus médial. L'emplacement des deux foramens est bien visible sur SEP185, à gauche, et, dans une moindre mesure, sur SEP38.

La bulle auditive ne présente pas d'extension latérale c'est-à-dire de processus latéro-ventral du canal auditif, extension formée chez les éléphants actuels par l'ectotympanique (Beden 1979b: 158). En conséquence le foramen stylomastoïdien s'ouvre presque dans le prolongement du sillon séparant les parties postglenoïdienne et posttympanique du squamosal, qui correspond au trajet du conduit auditif externe. Du côté médial, la bulle est traversée par le canal carotidien très près du basioccipital dont il n'est séparé que par une mince crête pétreuse, conservée sur MNHN.F.SEP185.

#### VUE POSTÉRIEURE (FIG. 17)

La face occipitale, plus large que haute, dessine grossièrement un ovale de contour dorsal plus arrondi. Le bord ventral est relevé latéralement aux condyles et est bombé dans la région des exoccipitaux. La plus grande largeur de la face occipitale est située au niveau du trou auditif externe. La pointe ventrolatérale est formée par les squamosaux mais la suture entre squamosaux, exoccipitaux et supraoccipital n'est pas visible sur MNHN.F.SEP185 (spécimen âgé), le seul crâne dont la face occipitale est préservée. Le supraoccipital est creusé d'une fosse médiane profonde subdivisée en deux par une crête verticale très fine, comme chez les éléphants actuels. C'est la fosse d'insertion du ligament nuchal (*ligamentum nuchae*) dont le plancher est versant vers le bas et dessine une vaste gouttière descendant en direction du *foramen magnum*. Entre la ligne nuchale supérieure et la fosse d'insertion du ligament nuchal le *planum occipitale* du supraoccipital est plat sans tubérosité. De part et d'autre de la fosse d'insertion du ligament nuchal, le supraoccipital est bombé puis creusé dans la zone de suture avec le squamosal et l'exoccipital. Le *foramen magnum* est relativement bas et large et les condyles ont ces mêmes proportions. Au-dessus du *foramen magnum* la suture entre exoccipitaux et supraoccipital n'est pas visible sur SEP185 ni sur aucun des crânes ou fragments crâniens où cette région est conservée (MNHN.F.SEP18, SEP38, SEP255). On sait que chez les éléphants actuels, le supraoccipital ne participe pas à la formation du bord dorsal du *foramen magnum*.

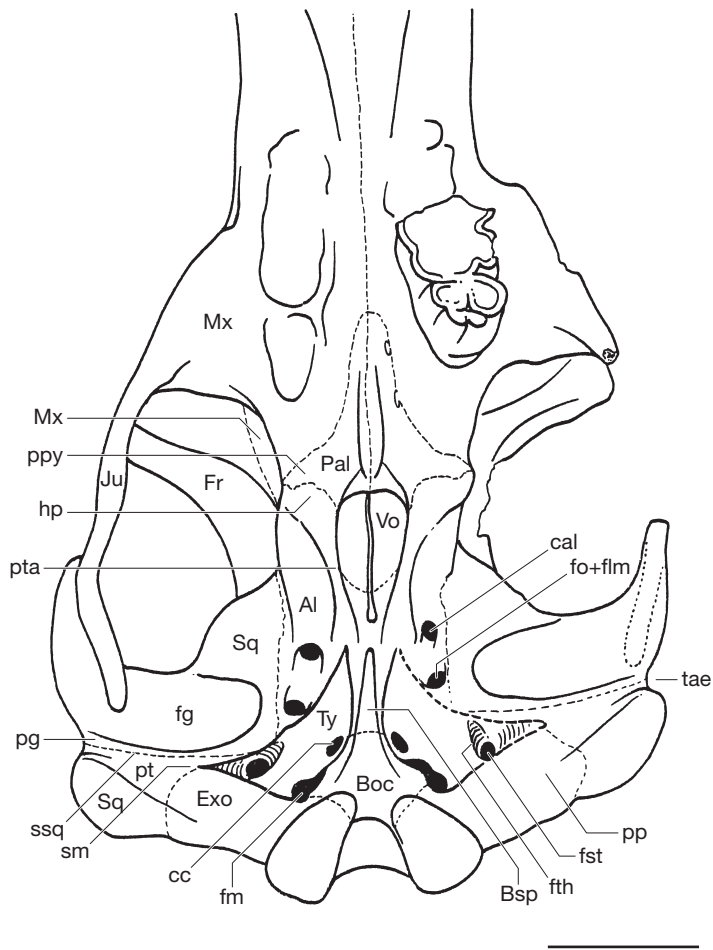


FIG. 16. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, interprétation de la base du crâne MNHN.F.SEP185 (voir Fig. 5). Abréviations : voir Figures 13 et 14, sauf : **Boc**, basioccipital ; **Bsp**, basisphénoïde ; **cal**, canal de l'alisphénoïde (ouverture postérieure) ; **cc**, canal carotidien ; **fg**, fosse glénoïde ; **fm**, foramen metoticum (*n. XII*) ; **fo+flm**, foramen ovale + *f. lacerum medium* ; **fst**, foramen stylomastoidien ; **fth**, fosse d'insertion du ligament du tympano-hyal ; **hp**, hamulus pterygoïdeus de l'alisphénoïde ; **Pal**, palatin ; **pg**, partie postglénoïdienne du squamosal ; **pp**, processus paroccipital ; **ppy**, processus pyramidalis du palatin ; **pta**, processus pterygoïdeus de l'alisphénoïde ; **sm**, sillon mastoïdien ; **ssq**, suture entre les parties posttympanique et postglénoïdienne du squamosal ; **Ty**, tympanique ; **Vo**, vomer. Reproduit de Tassy (1995: 80, fig. 5, p. 80). Échelle : 10 cm.

#### VUE ENDOCRÂNIENNE DE LA BASE DU CRÂNE (FIGS 18 ; 19)

Les crânes qui se sont fossilisés à En Péjouan posés sur la face ventrale sont presque totalement détruits dorsalement (MNHN.F.SEP18, SEP30, SEP38) de telle sorte que la région endocrânienne est apparente, notamment à l'avant (chambres olfactives) sur MNHN.F.SEP30 d'âge dentaire XIV (voir plus loin) et presque toute la moitié gauche sur SEP38

(âge dentaire XX). Une portion postérieure de basiocranium isolée (MNHN.F.SEP255) avec périotique et tympanique droits en place, apporte également des informations et permet de contrôler les zones mal conservées visibles sur SEP38.

Tous les os sectionnés visibles montrent une pneumatisation extrême comme chez les éléphants actuels, depuis les prémaxillaires et maxillaires à l'avant jusqu'aux squamosaux et au basioccipi-

tal à l'arrière (ce dernier visible sur le spécimen MNHN.F.SEP255). Seule la région immédiatement au-dessus du foramen magnum (exoccipitaux et supraoccipital) n'est pas pneumatisée et forme une paroi très mince (5 mm à peine d'épaisseur).

Dans ses grandes lignes, la structure du basicranium de *Gomphotherium angustidens* est relativement proche de celle des éléphants actuels. Il est seulement plus étroit, en liaison avec le volume plus faible de la cavité cérébrale.

La paroi postérieure de la chambre olfactive (lame criblée) avec la *crista galli* de l'ethmoïde est conservée (MNHN.F.SEP30) (Fig. 18). La suture non effacée entre la partie axiale de l'os (= mésethmoïde) et les ailes du sphénoïde (orbitosphénoïde = *os presphenoidale* de Van der Merwe *et al.* (1995)) indique clairement l'indépendance des deux os. (En vue endocrânienne cette suture entre mésethmoïde (vraisemblablement mésethmoïde + présphénoïde) et orbitosphénoïde existe chez *Loxodonta africana* âgé d'un an ou moins (1961-69 MNHN Anatomie Comparée) avant de s'effacer ultérieurement). La corne postérieure des ailes de l'orbitosphénoïde, assez étroite, est moins vaste que chez les éléphants.

Le *foramen ethmoideum* s'ouvre comme chez les éléphants à la jonction de la lame criblée, du frontal et au-dessus des ailes du sphénoïde (orbitosphénoïde). Le sphénoïde s'étend moins en arrière du trou optique (*canaliculus opticus*) que chez les éléphants. Les nerfs  $V_1$  et  $V_2$  passent respectivement dans la fente sphénoorbitaire et le trou rond qui, bien qu'étroitement associés, sont distincts, à l'inverse des éléphants. Juste en arrière, l'alisphénoïde s'étend, médialement au squamosal, jusqu'au périotique; sa surface est plus réduite que chez les éléphants.

Encastré obliquement entre squamosal, alisphénoïde et basioccipital, en arrière de l'énorme foramen pour le  $V_3$  (*foramen ovale* + *foramen lacerum medium* fusionnés), le périotique est un peu moins étiré latéralement que chez les éléphants. Sa face dorsale a la forme d'un toit dont les deux versants (face cérébrale dont l'orientation est antéro-latérale et face cérébelleuse dont l'orientation est postéro-médiale) sont séparés par une arête, un peu moins acérée que chez les éléphants actuels. La face cérébrale est munie d'un vaste *tegmen tympani* parcouru le long de la suture avec le squamosal d'un sillon

sinueux qui se résout dans le squamosal à l'arrière et débouche à l'avant devant le foramen commun au *foramen ovale* et au *foramen lacerum medium*. Ce sillon est moins nettement délimité et moins profond sur les périotiques des éléphants actuels que j'ai pu observer. Il correspond sans doute à un sillon vasculaire: le passage de l'artère méningée moyenne ou de la carotide interne (les deux artères confluant chez les éléphants dans le même foramen [*fo* + *flm*]). Toujours sur la face cérébrale du périotique mais plus haut en direction de l'arête court une gouttière plus étroite et moins profonde qui doit être vraisemblablement le sillon du sinus pétreux supérieur avec le grand nerf pétreux superficiel.

En contrebas de l'arête dorsale qui sépare les parties cérébrale et cérébelleuse, sur la face médiale (cérébelleuse) la *fossa subarcuata* est très peu profonde (Fig. 20) à tel point qu'elle passe pour absente chez les proboscidiens (Court 1994; Ekdale 2011). Plus en avant s'ouvre le trou auditif interne (*porus acusticus internus*) avec deux foramens contigus pour le passage des *n. VII* et *VIII* (facial et acoustique): ce foramen est enfoncé sur MNHN.F.SEP38 et seul son rebord est préservé; la pointe antéro-dorsale du périotique qui surplombe le *promontorium* est également cassée. À l'arrière, en position postéro-ventrale s'ouvre le foramen endolymphatique (*acquaeductus vestibuli*) en forme de mince fente allongée. Il surplombe directement le tympanique. Il n'y a pas de zone mastoïdienne; cette réduction est un trait de Proboscidea (Tassy 1981) mais non contrôlé chez *Eritherium azzouzororum* Gheerbrant, 2009, le plus primitif des proboscidiens connus à ce jour (Gheerbrant 2009).

Le tympanique est contigu à la face cérébelleuse du périotique postéro-médialement. En vue endocrânienne médiale, il forme entre périotique et exoccipital une mince languette osseuse presque perpendiculaire au plancher crânien (sur MNHN.F.SEP38), ou un peu plus oblique (MNHN.F.SEP255, un basicranium incomplet isolé). Mais il n'a pas l'extension qu'on lui connaît chez les éléphants actuels. Chez les éléphants (observations sur *Loxodonta africana*), le développement du tympanique sur le plancher de l'endocrâne varie avec l'âge: chez un sujet de moins d'un an (spécimen 1961-69 MNHN Anatomie Comparée) il est



très réduit, à la manière de *G. angustidens* (ce qui correspond à un état initial du morphocline) mais déjà étendu dans un plan horizontal à l'inverse de *G. angustidens*. Chez un sujet d'un an et demi, il est beaucoup plus vaste (Starck 1967: 483, fig. 246) (état le plus dérivé du morphocline). La participation du tympanique à la formation du plancher de l'endocrâne est un trait d'Elephantoidea difficile à contrôler chez les fossiles (pas d'information par exemple chez les déinothères). Beden (1979b: 157, 158, fig. 31C) a montré que cette partie du tympanique correspondait à l'entotympanique, l'ectotympanique formant chez les éléphants, et conséquemment chez *G. angustidens*, la partie latérale (processus latéral) qui est d'ailleurs moins étirée chez cette dernière espèce. Chez l'espèce *G. angustidens* comme les éléphants actuels, le *n. XII* devait passer dans le *foramen metoticum*, foramen allongé entre le tympanique et l'exoccipital (chez les proboscidiens seul *Phosphatherium* Gheerbrant, Sudre & Capetta, 1996 est pourvu d'un foramen condylien individualisé – trait plésiomorphe [Gheerbrant *et al.* 2005]). La suture basioccipital-exoccipital est oblitérée sur les spécimens récoltés.

#### LE PÉRIOTIQUE (FIGS 19; 20)

Sur les crâne et portion de crâne MNHN.F.SEP38 et SEP255 décrits dans la section précédente, le périotique n'est visible qu'en vue endocrânienne dorsale (Fig. 19). Afin de compléter la description, je décris ici en vue ventro-médiale le périotique droit SEP235, le mieux conservé des six spécimens découverts à En Pélouan (Fig. 20). Seule la partie postérieure est conservée, l'os est cassé à l'avant au niveau du trou auditif interne et du passage du nerf facial mais la cochlée (*pars cochlearis*) est préservée. C'est précisément cette région qui montre les traits distinctifs du périotique élephantin. En ce sens, le périotique de *G. angustidens* correspond à celui des éléphants. Le promontoire (*promontorium*) est muni d'une cochlée gonflée. À la base, sur la face latérale s'ouvre la fenêtre ovale (*fenestra vestibuli*), au-dessus d'un sillon correspondant au trajet du nerf facial. Sur ce spécimen la crête osseuse séparant la fenêtre ovale du sillon pour le *n. facial* est brisée de telle sorte qu'il y a une apparence de confluence mais la crête est parfaitement bien conservée sur la

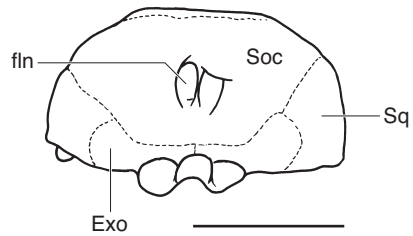


FIG. 17. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, interprétation du crâne SEP185 (voir Fig. 5). Vue occipitale. Abréviations : voir Fig. 13. Dessin : D. Visset (UPMC). Échelle : 20 cm.

portion de périotique droit SEP236. À la base de la cochlée, médialement au promontoire s'ouvre un seul foramen, le foramen périlymphatique (*ductus perilymphaticus*). Latéralement au *f. périlymphatique*, le promontoire est creusé d'une fosse d'insertion pour le *m. stapedius*. Il n'y a pas de fenêtre ronde (*fenestra cochleae*).

La conformation de toute cette zone correspond à la morphologie du périotique des éléphants modernes, notamment *Loxodonta africana* (Fischer & Tassy 1993: fig. 16.5A) ainsi qu'à celle de *Mammuth* et *Mammuthus* (Ekdale 2011). L'étude du développement ontogénétique (Fischer 1990) a montré que chez les adultes d'éléphants modernes et de siréniens modernes la présence d'un seul foramen médial correspondait à la persistance du stade embryonnaire du *ductus perilymphaticus* en raison de sa non-subdivision en une fenêtre ronde (*fenestra cochleae*) d'une part et, d'autre part, en un canaliculus cochléaire (*acqueductus cochleae*). Ce développement avec persistance d'un foramen périlymphatique n'est pas une synapomorphie comme Fischer (1990) l'avait initialement envisagé mais correspond à une paédogénèse, convergente dans l'histoire des proboscidiens. En effet, la subdivision et la présence des deux foramen chez l'adulte (*fenestra cochleae* et *acqueductus cochleae*) est une plésiomorphie à l'intérieur des placentaire notamment représentée par le périotique de *Protungulatum* sp. décrit par O'Leary (2010: 28, 32, figs 3, 7). Cet état est connu chez des proboscidiens paléogènes comme *Numidotherium* Mahboubi, Ameur, Crochet & Jaeger, 1986 (Court & Jaeger 1991: 565) et *Phosphatherium* (Gheerbrant *et al.* 2005: 259) alors que le trait dérivé élephantin est en place chez

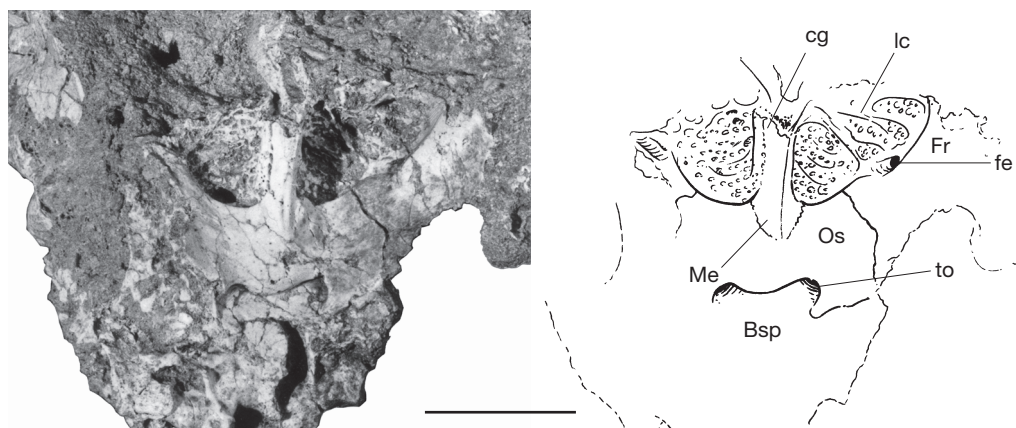


FIG. 18. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, vue endocrânienne de la base du crâne, partie antérieure (MNHN.F.SEP30, même individu que Fig. 8). Abréviations : voir Figures 13 et 16 sauf : **cg**, crista galli ; **fe**, foramen ethmoïdien ; **lc**, lame criblée ; **Os**, orbitosphénoïde ; **Me**, méséthmoïde ; **to**, trou optique (*canalicus opticus*). Cliché : D. Serrette (MNHN) ; dessin : D. Visset (UPMC). Échelle : 5 cm.

*Moeritherium* Andrews, 1901 également paléogène (Court 1994). Le caractère apomorphe est en outre connu chez *Arsinoitherium* Beadnell, 1902 (Court 1990: 176, « fenestra rotundum » = foramen péri-lymphatique) ce qui souligne l'homoplasie de la distribution de ce trait chez les téthythères, pour des raisons fonctionnelles encore inconnues.

#### LA RÉGION ORBITAIRE ET LA SIGNIFICATION DU DOUBLE FORAMEN ANTE-ORBITAIRE

Le processus dorsal du maxillaire (*processus frontalis*) est percé par un trou ante-orbitaire allongé antéro-postérieurement, situé le long de la suture maxillo-prémaxillaire (Fig. 13A). Plus bas, devant l'orbite, un trou ante-orbitaire inférieur correspond au *foramen infraorbitalis* proprement dit (Fig. 13B). La présence d'un foramen dorsal est, au sein des Tethytheria, un trait apomorphe d'Elephantiformes (Tassy 1995). Observé non seulement chez *Gomphotherium angustidens* mais aussi chez les mammutidés, amélobodontidés et *Choerolophodon* Schlesinger, 1917 ainsi que chez *Phiomia* Andrews & Beadnell, 1902, il est absent chez les siréniens, *Phosphatherium*, *Moeritherium* et les Deinotheriidae Bonaparte, 1856. La présence, chez les éléphants modernes d'un seul foramen ante-orbitaire (*foramen infraorbitalis*) doit donc être interprétée comme une réversion, c'est-à-dire comme une synapomorphie d'Elephantinae.

Ces deux foramen ante-orbitaires correspondent à la bifurcation des artère et veine infraorbitaires et de la branche maxillaire du trijumeau (*n. V<sub>2</sub>*) (voir reconstitution de l'irrigation et de l'innervation de la région orbitaire dans Tassy [1995: 90, fig. 15]). Chez les éléphants actuels (Eales 1926: 522, 536, pls 5, 7) le nerf *V<sub>2</sub>*, très développé, et l'artère et la veine infraorbitaires passent par le *foramen infraorbitalis* à travers le maxillaire. À la sortie du foramen, deux branches dorsales dérivent respectivement de l'artère et de la veine infraorbitaires, et, d'autre part, une branche dorsale dérive du *n. V<sub>2</sub>*, branche qui se subdivise en deux : branche inférieure palpébrale et branche externe nasale. Cette individualisation d'éléments dorsaux juste en avant de l'orbite est en partie liée à l'innervation et à l'irrigation de la base de la trompe. Il est vraisemblable d'admettre que chez *Gomphotherium angustidens* (trait hérité du morphotype ancestral des Elephantiformes) les branches dorsales (en tout ou partie) passaient dans le maxillaire en le perçant par un foramen ante-orbitaire dorsal (Tassy 1995: 90, fig. 15B). Il est donc tentant d'expliquer l'apparition d'un foramen dorsal comme liée à l'édification d'une trompe de type éléphantin qui devait être innervée et irriguée de façon comparable. On verra en effet dans la section suivante qu'un autre caractère ostéologique (donc décelable sur le fossile) semble lié

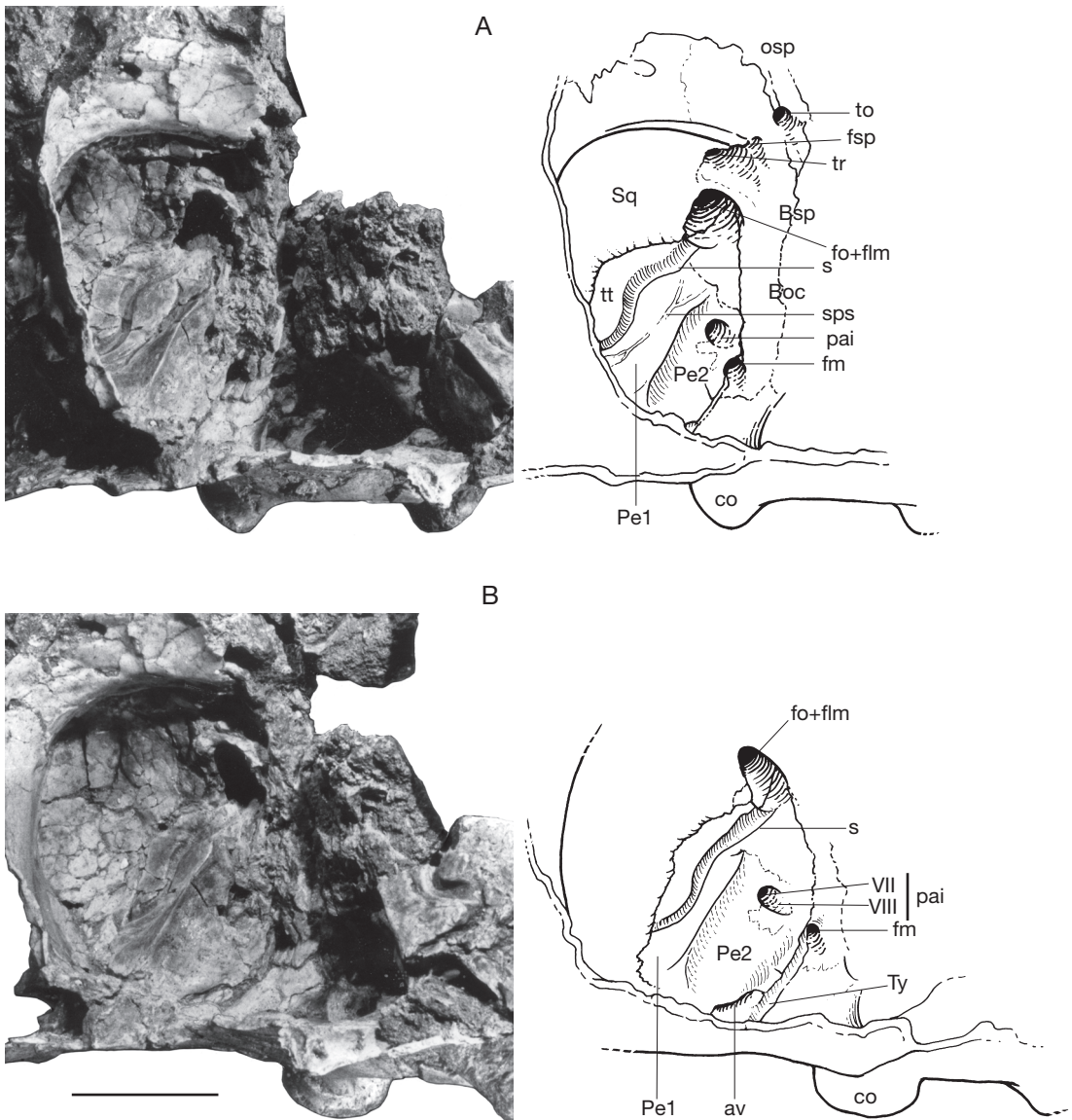


FIG. 19. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, vue endocrânienne de la base du crâne, partie postérieure gauche (MNHN.F.SEP38, même individu que Fig. 7) : **A**, vue dorsale ; **B**, vue légèrement oblique afin de montrer l'os tympanique. Abréviations : voir Figures 13, 16, 18, sauf : **av**, *acqueductus vestibuli* ; **co**, condyle ; **fsp**, *foramen sphenorbitale* (*n.V<sub>1</sub>*) ; **osp**, orbitosphénoïde ; **pai**, trou auditif interne (*porus actusticus internus*, *n.VII*, *n.VIII*) ; **Pe1**, face cérébrale (dorsolatérale) du périoïque ; **Pe2**, face cérébelleuse (dorsomédiale) du périoïque ; **s**, sinus pour artère méningée moyenne et carotide interne ; **sps**, *sulcus sinus petrosi superior* ; **to**, trou optique (*canaliculus opticus*) ; **tr**, trou rond (*foramen rotundum*) (*n.V<sub>2</sub>*) ; **tt**, *tegmen tympani*. Clichés : D. Serrette (MNHN) ; dessins : D. Visset (UPMC). Échelle : 5 cm.

dans la région périnasale au développement d'une trompe de type éléphantin et que sa répartition est semblable parmi les Elephantiformes.

Eales (1926: 536, pl. 8, fig. 27) a reconnu chez un fœtus de *L. africana* la présence de deux trous ante-orbitaires sans qu'aucun nerf ou vaisseau ne

passé dans le canal dorsal (la présence est d'ailleurs irrégulière : sur un même individu on l'observe à droite mais pas à gauche). En outre, la bifurcation du *n. V<sub>2</sub>* (c'est-à-dire la dichotomie en nerf proboscidien d'une part et nerf palpébral inférieur + nerf nasal externe d'autre part) s'effectue chez *Loxodonta africana* à l'intérieur du maxillaire, dans le canal infraorbitaire, quoique les nerfs ne se séparent que devant l'orbite. Sur de rares crânes de *L. africana*, le trou ante-orbitaire dorsal persiste. Cette variation peut être expliquée par le développement : l'ontogénie de *L. africana* récapitule la phylogénie. Ainsi, au cours du développement ontogénétique d'un éléphantidé du Miocène supérieur, un décalage chronologique a pu apparaître dans la mise en place respective du *processus zygomaticus* du maxillaire et des nerfs et vaisseaux sanguins de la région orbitaire, selon un processus hétérochronique simple. De la sorte chez les éléphants le double système nerveux et circulatoire n'utilise plus le canal dorsal du maxillaire, qu'il soit refermé (dans la plupart des cas) ou non (exceptionnellement).

#### LES FOSSES NASALES ET LA RÉGION PÉRINASALE

On a vu que chez *Gomphotherium angustidens* les fosses nasales sont confluentes en une ouverture nasale externe entourée, comme chez les éléphants modernes, par les prémaxillaires et les os nasaux. En outre, un contact fronto-prémaxillaire de chaque côté de la fosse est dû à une extension dorsale des prémaxillaires (*processus nasalis*) (Fig. 13A). Ce trait est apomorphe au sein des Proboscidea pour le groupe Deinotheriidae + Elephantiformes. Ce caractère, en corrélation avec le recul des fosses nasales, est peut-être lié à l'existence d'une trompe dans le cas des proboscidiens (on ne l'observe pas chez *Phosphatherium* et *Moeritherium* : voir Gheerbrant *et al.* (2005) et Tassy (1981)) mais cela ne l'est pas en soi. En effet on connaît un tel contact fronto-prémaxillaire chez les Sirenia qui sont dépourvus de trompe mais possèdent une importante lèvre supérieure mobile : le parallélisme est ici évident. Une explication est donnée par Wall (1980) lorsqu'il envisage que la persistance chez les éléphants d'un processus ascendant du prémaxillaire (*processus nasalis*) en contact avec le nasal et le frontal, est lié d'abord à la taille des in-

cisives, à l'inverse des tapirs. Précisément, d'autres mammifères comme les tapirs sont pourvus d'une trompe - mais celle-ci n'est pas flexible ni préhensile à la manière des éléphants - et se signalent par une rétraction des fosses nasales et une réduction des os nasaux. Cependant le plancher des fosses nasales ainsi que les contacts des os qui forment la région périnasale sont différents. On ne détaillera pas ici le parallélisme dans l'édification d'une trompe dans ces deux groupes (voir Tassy 1998). On se bornera à décrire les traits ostéologiques éléphantins relevés chez *Gomphotherium angustidens*, justifiant la présence d'une trompe présentant déjà quelques traits éléphantins, plutôt qu'une lèvre supérieure musculeuse et préhensile.

Quoique la face de *Gomphotherium angustidens* soit allongée par rapport aux éléphants (et c'est encore plus remarquable du rostre symphysaire - voir plus loin), la région périnasale est indiscutablement éléphantine. Le caractère-clé est donné par la morphologie du plancher de l'ouverture nasale. Le bord postérieur de la fosse incisive y est redressé en un processus (c'est le *corpus* de l'« os incisif » de Van der Merwe *et al.* 1995). Ce processus ainsi constitué, très redressé chez les éléphants, est réalisé chez *G. angustidens* dès le stade juvénile avec dents de lait en fonction (Fig. 14: pi). Sagittalement, le processus est creusé d'un court sillon d'insertion pour le cartilage méséthmoïdien (Fig. 14A). Ce dernier reçoit le cartilage nasal (qui ne laisse aucune trace ostéologique), qui chez les éléphants est extrêmement réduit et ne s'étend pas dans la trompe à l'inverse des autres mammifères à trompe. Chez *G. angustidens* la trace d'insertion du cartilage méséthmoïdien est comparable à celle des éléphants. Elle est même plus courte que chez l'éléphantiforme paléogène *Phiomia serridens* Andrews & Beanell, 1902 (Andrews 1906 : 193), en même temps que chez cette dernière espèce le relief des prémaxillaires à la base de la fosse nasale est moins relevé : chez *P. serridens* le cartilage méséthmoïdien, allongé et nettement saillant devant la fosse nasale au stade adulte peut être tenu pour un stade initial de transformation. On a manifestement chez *P. serridens* et *G. angustidens* deux stades de transformation de cette région supportant cartilage méséthmoïdien et cartilage nasal, en direction éléphantine, reproduisant d'une certaine



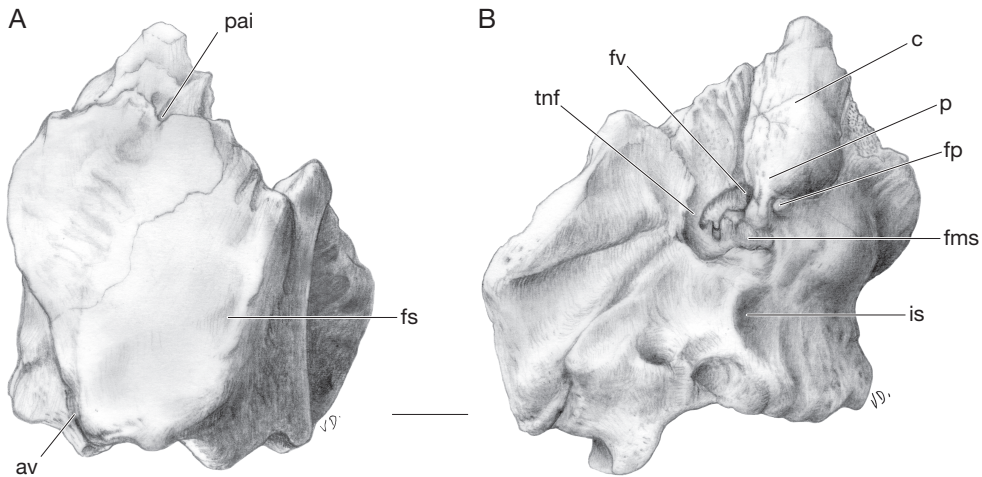


FIG. 20. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, périotique fragmentaire droit SEP235 : **A**, vue dorsale (face cérébelleuse) ; **B**, vue ventro-médiale. Abréviations : voir Fig. 19, sauf : **c**, *pars cochlearis* ; **fms**, fosse d'insertion du *m. stapedius* ; **fp**, foramen périlymphatique (*ductus perilymphaticus*) ; **fs**, *fossa subarcuata* ; **fv**, fenêtre ovale (*fenestra vestibuli*) ; **is**, insertion du stylohyal ; **p**, *promontorium* ; **tnf**, trajet du nerf facial (*n. VII*). Dessins : D. Visset (UPMC). Échelle : 1 cm.

manière la récapitulation ontogénétique relevée par Eales (1926) chez l'éléphant d'Afrique. En effet chez le fœtus de *Loxodonta africana* le cartilage mésethmoïdien (et devant lui le cartilage nasal) se projette en avant de l'ouverture nasale alors qu'il reste tout entier contenu dans la fosse nasale chez l'adulte, invisible en vue latérale.

Le bord latéral de la fosse nasale est formé par le *processus nasalis* du premaxillaire : celui-ci n'est pas rectiligne mais forme une marche, une sorte de plateau ou de cuvette (Fig. 13A), relief visible chez les éléphants. Ce trait n'existe pas chez les éléphantiformes paléogènes, ni chez certains membre de *Gomphotherium* « groupe *annectens* » tel *Hemimastodon annectens* Matsumoto, 1925 (Tassy 1994). De la sorte, le détail de la fosse nasale permet de conclure que l'architecture éléphantine de la région périnasale, largement due au développement du premaxillaire est réalisée chez *G. angustidens*, qu'il s'agisse de la région sagittale ou de la région latérale. On peut donc envisager une insertion comparable des muscles de la trompe (Tassy 1998). La reconstitution de la trompe et, plus généralement, du massif facial de *G. angustidens* est donnée après les sections consacrées à la croissance et au dimorphisme sexuel.

## DESCRIPTION DE LA MANDIBULE (FIGS 21-25)

Les mandibules mises au jour à En Pégouan sont nombreuses mais fragmentaires et le rostre symphysaire n'est conservé que sur trois d'entre elles (Figs 21-24). La description de la mandibule (Fig. 25A, B) se fonde sur le spécimen parfaitement préservé MNHN.F.SEP187 attribué à une femelle et appartenant au même individu que le crâne fragmentaire SEP38. À quoi s'ajoutent les observations faites sur d'autres spécimens pertinents mâles et femelles.

Globalement, la mandibule de *Gomphotherium angustidens* se caractérise par une branche horizontale (*corpus mandibulae*) longue, prolongée par un rostre symphysaire développé et une branche montante (*ramus mandibulae*) relativement réduite. La mandibule est de type longirostre, c'est-à-dire que la longueur du rostre symphysaire est supérieure à la longueur alvéolaire de la branche horizontale (elle est toutefois inférieure à la distance prise entre le condyle et l'origine de la symphyse).

### VUE SUPÉRIEURE (FIG. 25B)

Les branches horizontales sont peu écartées et faiblement divergentes. Elles sont relativement étroites





FIG. 21. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégujan, mandibules et hémimandibules en vue dorsale : **A**, MNHN.FSEP211 avec dp3, ouverture de l'alvéole de dp4 (âge dentaire I) ; **B**, SEP210 avec dp3-dp4 (âge dentaire IV) ; **C**, SEP230 avec dp4-m1 (âge dentaire IX) ; **D**, SEP218 avec p3-p4-m1, ouverture de l'alvéole de m2 (âge dentaire XII) ; **E**, SEP240 avec p4-m1-m2 (âge dentaire XIII) ; **F**, SEP280 avec m1-m2 (âge dentaire XV) ; **G**, SEP249 avec alvéole de m1, m2, ouverture de l'alvéole de m3 (âge dentaire XVI) ; **H**, SEP261 avec alvéole de m1, m2, ouverture de l'alvéole de m3 (âge dentaire XVI) ; **I**, SEP303 avec m2-m3 (âge dentaire XVII). Cli- chés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 20 cm.

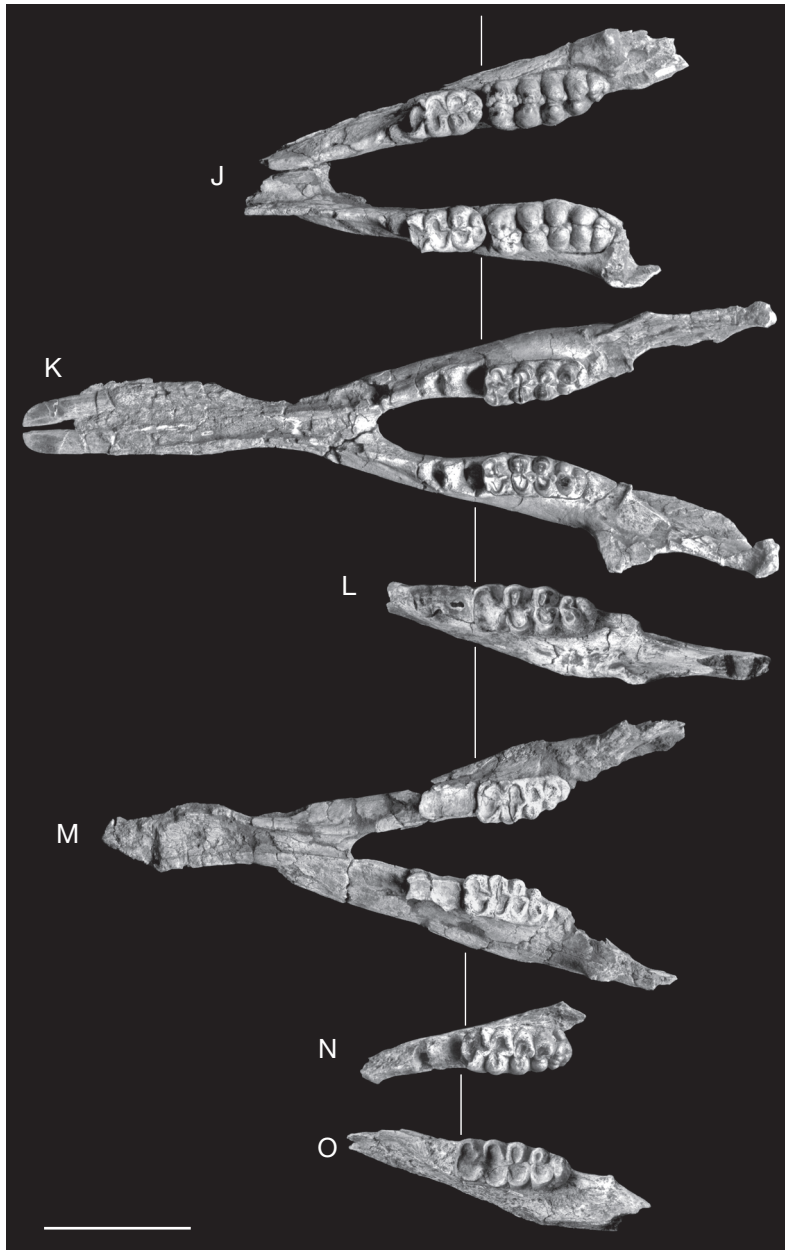


FIG. 22. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégujan, mandibules et hémimandibules en vue dorsale : **J**, MNHN.F.SEP301 avec m2-m3 (âge dentaire XVIII) ; **K**, SEP187 avec alvéole de m2, m3 (âge dentaire XX) ; **L**, SEP216 avec m2-m3 (âge dentaire XX) ; **M**, SEP302 avec m2-m3 (âge dentaire XXI) ; **N**, SEP256 avec alvéole de m2, m3 (âge dentaire XXI) ; **O**, SEP262 avec alvéole de m2 résorbé, m3 (âge dentaire XXII). Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 20 cm.

et ne sont épaissies qu'au niveau du départ de la branche montante (*linea obliqua*). La branche horizontale porte l'arcade dentaire jugale qui s'interrompt avant d'atteindre le bord symphysaire. L'arcade est prolongée à l'avant par une crête qui se poursuit sur le rostre symphysaire (crête interalvéolaire). Le diastème entre le bord antérieur de l'arcade dentaire et le départ du rostre symphysaire est relativement allongé de telle sorte que l'avant de l'arcade dentaire n'atteint jamais la symphyse quelle que soit la dent en fonction et l'âge individuel (il mesure par exemple 45 mm chez le nouveau-né MNHN.F.SEP211 [Fig. 21A] et 118 mm chez l'adulte SEP301 avec m2 en fonction et m3 en éruption [Fig. 22J]). À l'arrière, le bord médial de la branche horizontale est renflé au niveau de la capsule qui inclut les différentes molaires en formation au cours de la vie de l'animal (par exemple m2 sur SEP218, m3 sur SEP249; Fig. 21D-G). L'espace rétro-molaire (*trigonum retromolare*) n'est fermé que tardivement lorsque m3 est en place (Fig. 22J-O) ce qui est le cas de SEP187. En revanche, l'épine rétro-molaire, plus ou moins saillante, qui ferme l'espace rétro-molaire à l'arrière est toujours présente. La mandibule SEP187 est dépourvue de foramen coronoïde. En revanche une autre mandibule adulte comparable, avec m3 fonctionnelle (MNHN.F.SEP216), est munie d'un foramen coronoïde, minuscule (?vestigial). Le canal mandibulaire traverse la branche horizontale et s'ouvre à l'avant par deux importants trous mentonniers; l'antérieur en avant du bord symphysaire postérieur et le foramen mentonnier postérieur (*f. mentale* proprement dit) à l'aplomb du bord antérieur de l'arcade dentaire. Ce dernier foramen est parfois dédoublé, cas de MNHN.F.SEP187) et, dans ce cas, le trou supplémentaire est situé juste en avant, généralement ouvert à mi-longueur du diastème.

La branche montante est courte (mensurations 21 et 22 de la Figure 2) comparée à la branche horizontale. Le bord dorsal est régulier depuis l'apophyse coronoïde (*processus coronoideus*) jusqu'au condyle (*processus condylaris*) et la face médiale de la branche montante est légèrement concave en direction médiale au niveau de la crête qui joint l'épine rétro-molaire au condyle. La partie articulaire du condyle (*caput mandibulae*), elliptique, n'est pas très étirée transversalement; toutefois l'altération de la zone

articulaire (c'est le cas de partiellement toutes les pièces squelettiques récoltées à En Pélouan) est à noter sur toutes les mandibules où cette région est conservée (MNHN.F.SEP187, SEP218).

Le rostre symphysaire est allongé, étroit au départ et modérément évasé à l'avant. Il est creusé dorsalement par une gouttière limitée par les deux crêtes alvéolaires issues du bord antérieur des séries dentaires jugales. Les crêtes sont saillantes au départ de la symphyse et vont en s'atténuant jusqu'au bord antérieur du rostre. La gouttière symphysaire, étroite et profonde à l'origine du rostre s'élargit légèrement à l'avant où elle est peu profonde. Les défenses sont peu saillantes en avant du rostre.

#### VUE LATÉRALE (FIG. 25A)

En vue latérale, la mandibule se caractérise par la faible inclinaison vers le bas du rostre symphysaire par rapport à la branche horizontale (*corpus mandibulae*); l'inclinaison n'est marquée qu'en avant du trou mentonnier antérieur. L'angle que fait le bord ventral de la symphyse avec celui de la branche horizontale est faible, il n'y a pas d'incurvation marquée. Le bord dorsal du rostre symphysaire est légèrement concave au départ des défenses. Le faible nombre de spécimens complets ne permet pas d'estimer la variation intraspécifique de l'inclinaison du rostre symphysaire. Cependant on peut noter que les deux mandibules qui présentent l'angulation la plus marquée: MNHN.F.SEP249, âge dentaire XVI (Fig. 24E), SEP301, âge dentaire XVIII (Figs 23F; 24F), sont attribuées à des mâles. Il est possible que chez *G. angustidens* cette angulation soit liée à la plus forte hauteur de la symphyse et à la taille des défenses, deux traits associés au dimorphisme sexuel.

La branche horizontale est relativement basse. Sa plus grande hauteur de situe vers l'avant de l'arcade dentaire, au niveau de la dent la plus antérieure ou de son alvéole. La hauteur postérieure au niveau de la branche montante est à peine plus basse. Chez les sujets mâles âgés (M<sub>3</sub> en éruption ou en place comme MNHN.F.SEP301 [Fig. 24F]), la hauteur de la branche horizontale est sensiblement plus grande à l'avant mais la différence est modérée. Dans les autres cas (jeunes et femelles) la différence est faible et les bords dorsal et ventral de la branche horizontale sont presque parallèles. En avant de

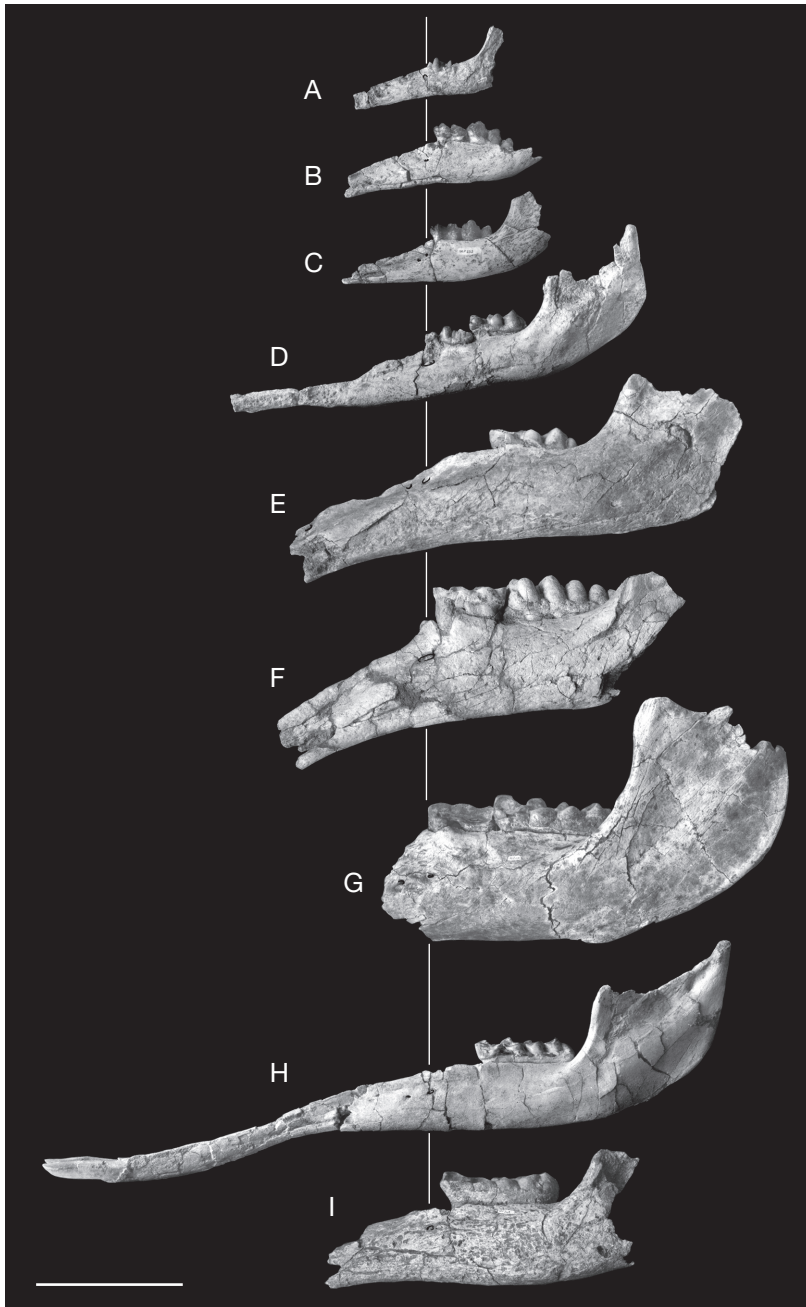


FIG. 23. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégujan, mandibules et hémimandibules (côté gauche) en vue latérale alignées au niveau du trou mentonnier postérieur : **A**, MNHN.F.SEP211 (âge dentaire I) ; **B**, SEP210 (âge dentaire IV) ; **C**, SEP253 (âge dentaire IV) ; **D**, SEP218 (âge dentaire XII) ; **E**, SEP261 (âge dentaire XVI) ; **F**, SEP301 (âge dentaire XVII) ; **G**, SEP216 (âge dentaire XX) ; **H**, SEP187 (âge dentaire XX) ; **I**, SEP262 (âge dentaire XXII). Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 20 cm.

l'arcade dentaire, le bord dorsal est formé par la crête interalvéolaire et descend vers la symphyse. L'angle qu'il fait avec la région alvéolaire de la branche horizontale est plus marqué chez les mâles âgés (MNHN.F.SEP249, SEP301 [Figs 23F; 24F; 26A, C, E; 27C]) que chez les femelles (comme MNHN.F.SEP187 [Fig. 24H]); chez les jeunes le rostre est dans le prolongement de la branche horizontale (Fig. 24A-D).

Par rapport aux éléphants, la branche montante est relativement basse et profonde. L'angle postéro-ventral (*angulus mandibulae*) est placé au niveau du bord alvéolaire de la branche horizontale. Il n'est pas saillant. Le bord antérieur de la branche montante est incliné vers l'arrière et se redresse à l'apophyse coronôide. Celle-ci est saillante mais plus basse que le condyle. L'échancrure sigmoïde (*incisura mandibulae*), bien marquée, est régulière. Le condyle domine l'apophyse coronôide. Il est reculé et se situe à l'aplomb de l'angle de la mandibule ou en arrière. Il est porté par un col étroit (*collum mandibulae*). Une crête mousse, plutôt un bombement, descend du col mandibulaire jusqu'au départ de la branche montante et sépare la fosse massétérine en deux parties, la *fossa masseterica* proprement dite et la surface d'insertion ventrale, en forme de cuvette, du *m. masseter*. La fosse est basse et allongée, son grand axe est fortement incliné vers l'arrière. Une crête légèrement saillante borde l'angle de la mandibule.

La morphologie de la branche montante est une région anatomique assez variable. Chez *G. angustidens* d'En Pélouan, une mandibule possède un angle mandibulaire relativement dilaté (MNHN.F.SEP261 [Fig. 23E]). Le bord antérieur de la branche est sub-vertical dans deux cas (MNHN.F.SEP218 et SEP249 [Figs 23E; 24E]). Cependant toutes les branches montantes sont profondes, aucune ne montre une échancrure sigmoïde accentuée et dans tous les cas où la région est conservée, le condyle est plus haut que l'apophyse coronôide.

#### VUE MÉDIALE (FIGS 24, 27)

La face médiale de la branche horizontale est renflée sous l'espace rétro-molaire. Ce renflement correspond à la ligne mylohyoïdienne (*linea*

*mylohyoidea*) assez massive, sauf à son extrémité postérieure qui forme une épine saillante. Le *foramen mandibulae* s'ouvre à peu près à mi-hauteur de la branche montante ce qui correspond aussi au niveau de la couronne des molaires, en raison de la faible hauteur de la branche montante. Le *f. mandibulae* a la forme d'une échancrure rectiligne, étirée vers l'arrière et le haut. Les reliefs de la région angulaire (*tuberositas pterygoidea*, reliefs d'insertion du ligament stylomandibulaire) sont peu marqués. Sous le condyle, il n'y a pas de saillie correspondant à la crête postéro-médiale de la branche montante (crête ptérygoïdienne).

En conclusion, la mandibule de *Gomphotherium angustidens* se distingue aisément de celle des éléphants actuels par sa longirostrie, la plus grande longueur de la branche horizontale par rapport à la profondeur de la branche montante (les deux dimensions sont subégales chez les éléphants actuels); la branche horizontale plutôt étroite, peu épaissie, même au niveau de la *linea obliqua*; la branche montante relativement basse. La réduction du foramen coronôide, absent ou vestigial, est peut-être une autapomorphie de l'espèce. Sa présence, quoique homoplastique, est un trait du morphotype ancestral des Proboscidea, état le plus régulièrement représenté à l'intérieur du groupe (Ferretti & Debruyne 2011). Le rostre symphysaire est muni de défenses (sauf dans le cas de MNHN.F.SEP302 qui en est dépourvue (l'avant est abîmé mais la radiographie n'a pas montré de trace de défense) et qui appartient de par ses proportions à une femelle [voir plus loin les caractères liés au dimorphisme sexuel]). Même dans le cas de SEP302 (et comme sur un crâne dépourvu de défenses), l'alvéole persiste et la surface osseuse est bombée. Cependant, la plus grande mandibule de *Gomphotherium angustidens* jamais découverte, provenant de Villefranche d'Astarac dans le Gers (MN7/8) (Sim218 ML) – et décrite sous le trinom *Trilophodon angustidens gaillardi* par Osborn (1929: 1, fig. 1) – présente une particularité. Ses proportions (outre la taille absolue) sont celles d'un vieux mâle (d'âge dentaire XXI) mais le rostre est dépourvu de défenses et aucune trace n'est perceptible; cette absence peut être assimilable à un trait individuel.



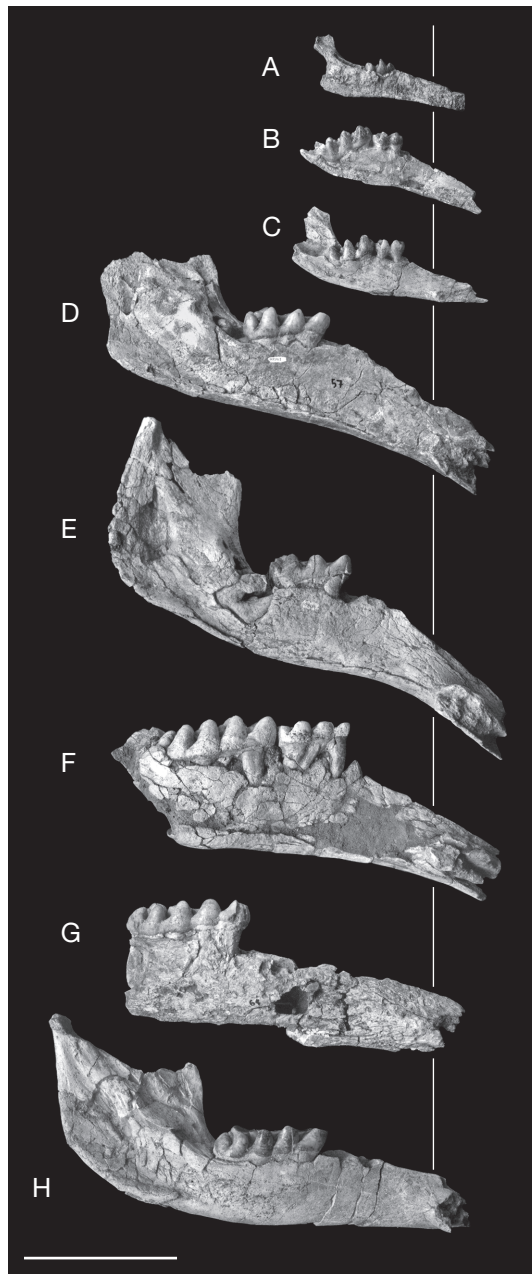


FIG. 24. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, mandibules et hémimandibules (côté gauche) en vue médiale alignées au bord postérieur de la symphyse : **A**, MNHN.F.SEP211 (âge dentaire I) ; **B**, SEP210 (âge dentaire IV) ; **C**, SEP253 (âge dentaire IV) ; **D**, SEP261 (âge dentaire XVI) ; **E**, SEP249 (âge dentaire XVI) ; **F**, SEP301 (âge dentaire XVII) ; **G**, SEP265 (âge dentaire XX) ; **H**, SEP187 (âge dentaire XX). Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 20 cm.

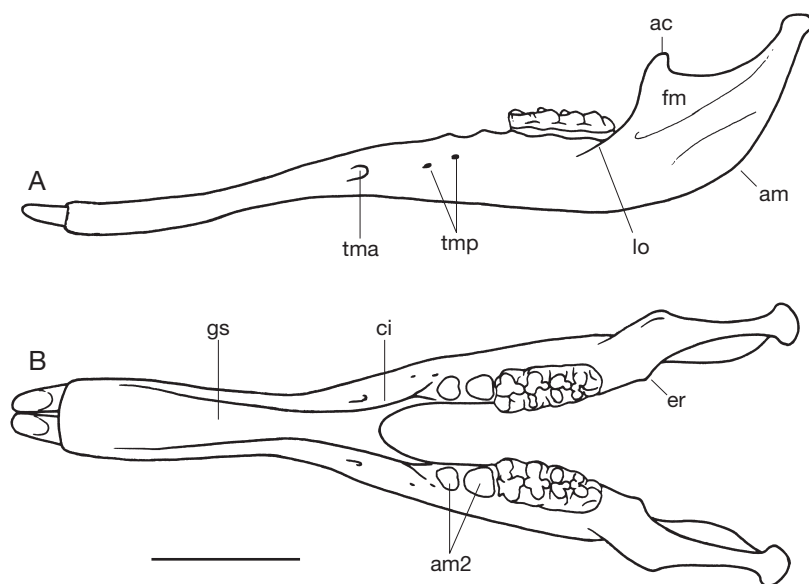


FIG. 25. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, interprétation de la mandibule MNHN.F.SEP187 (voir Figs 20-22) : **A**, vue latérale gauche ; **B**, vue dorsale. Abréviations : **ac**, apophyse coronoïde (*processus coronoideus*) ; **am**, angle de la mandibule (*angulus mandibulae*) ; **am2**, alvéole de m2 ; **ci**, crête intervalvéolaire ; **er**, épine de l'espace rétromolaire (*trigonum retromolare*) ; **fm**, fosse masséterine (*fossa masseterica*) ; **gs**, gouttière symphysaire ; **lo**, racine de la branche montante (*linea obliqua*) ; **tma**, trou mentonnier (*foramen mentale*) antérieur ; **tmp**, trou mentonnier (*f.mentale*) postérieur, ici dédoublé. Dessins : D. Visset (UPMC). Échelle : 20 cm.

Les défenses ne sont pas très saillantes en avant du rostre. Ce constat n'est établi que sur un adulte femelle (MNHN.F.SEP187) mais la facette d'usure dorsale des incisives s'étend presque jusqu'au bord rostral antérieur et ce critère est un bon indicateur de leur extension. La protrusion des défenses est plus forte chez les vieux mâles mais pas considérable (220 mm chez le très grand spécimen de la Ceramica Mirasierra décrit par Mazo (1976), d'âge dentaire XIX). Ceci est en contradiction avec les plus célèbres reconstitutions de *Gomphotherium angustidens* ; notamment celle de Charles Knight réalisée en 1901 (*in* Osborn 1936: 224, fig. 169) qui les a toutes inspirées (voir, entre autres, Spinar & Burian (1974: 155), Savage & Long (1986: 150) et Gröning & Saller [1998: 20]). Cette reconstitution est fondée sur l'illustration par Gaudry (1878: 171, fig. 226) du squelette composite d'*Archaeobelodon filholi* de Sansan (BVI-5 MNHN) monté au 19<sup>e</sup> siècle à partir

des découvertes faites par Laurillard en 1851 et 1852 et longtemps attribué à *Gomphotherium angustidens*. De surcroît, la moitié antérieure de la mandibule de ce squelette est en plâtre, les défenses sont mal remontées en bout de symphyse et sont inversées ainsi que l'ont signalé Osborn (1936: 259 [lettre de Matthew datée de septembre 1920]) et Tobien (1973: 258). Parmi les restes crâniens de *G. angustidens* appartenant au Muséum et exposés dans la galerie de paléontologie, Gaudry (1889) décrit ultérieurement une tête osseuse (MNHN.F.SI37) tout autant trompeuse. Le spécimen mis au jour au Seignou à Tournan (Gers) par Marty (1904) qui évoque complaisamment cinq années de fouilles dans le site découvert par Lartet, est entré au Muséum en 1888. Il possède une mandibule dont la symphyse est fortement reconstituée. Il s'agit d'un mâle dont les défenses sont fortement saillantes hors du rostre mandibulaire. Pour expliquer cette disposition qui, paradoxalement, évoque la man-

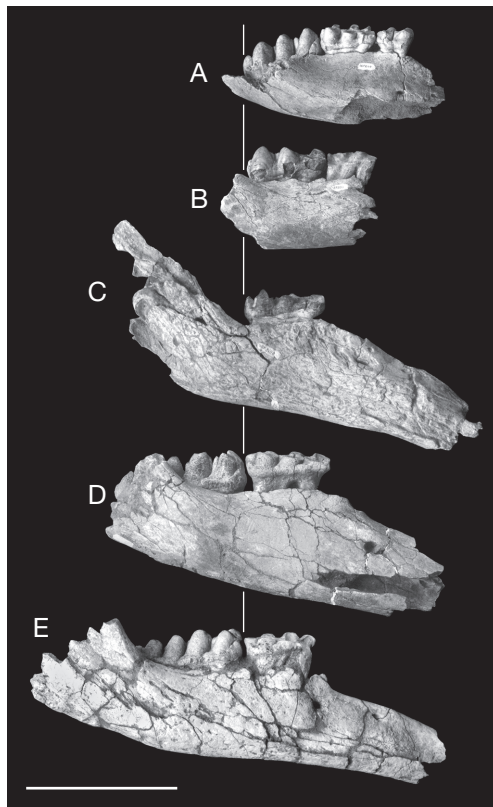


FIG. 26. — Croissance et mise en place des m2 et m3 chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). Vue latérale. Les mandibules sont alignées au bord postérieur de m2 : A, MNHN.F.SEP240 (âge dentaire XIII), m2 en éruption ; B, SEP280 (âge dentaire XV), m2 en fonction ; C, SEP249 (âge dentaire XVI), m2 en fonction ; D, SEP303 (âge dentaire XVII), m3 en éruption ; E, SEP301 (âge dentaire XVIII), m3 en éruption. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 20 cm.

dibule mal reconstituée du squelette de Sansan, il est possible d'évoquer (outre la question de la restauration de la symphyse) une cause liée à la taphonomie. Lors de la fossilisation, avant l'enfouissement définitif du spécimen, les tissus mous qui inséraient les défenses dans la mâchoire, une fois pourris ont pu laisser aux défenses une certaine mobilité *post mortem*. L'erreur concernant la protrusion des défenses inférieures de *G. angustidens* fut corrigée par Andrews (1904: 107 ; 1908: 23, fig. 12) suivi par Schlesinger (1917: 42, pl. 36) ; corrections souvent ignorées des reconstitutions ultérieures (comme celle due à Vauflay [1955: 798, fig. 807]).

Malheureusement aucune mandibule complète de vieux mâle n'a été mise au jour à En Pèjouan.

## CROISSANCE ET DIMORPHISME SEXUEL

### CROISSANCE ET ÉRUPTION DENTAIRE

Les variations de taille et de forme du squelette cranio-mandibulaire, au cours de la croissance, quasiment continue, chez les éléphants, ont fasciné depuis longtemps les naturalistes, d'autant que le mode de succession dentaire, assez singulier, permettait de caractériser aisément cette croissance.

Grâce à Daubenton (1764: 129) on a appris que chez les éléphants toutes les dents jugales ne sont pas en fonction simultanément. Les dents se succèdent, les plus antérieures sont expulsées, « poussées » par les postérieures au cours de la vie de l'individu en donnant l'impression de se mouvoir horizontalement. Cette sorte de remplacement horizontal fut

confirmée ultérieurement mais sa description a pu laisser croire à un déplacement postéro-antérieur des dents dans la mâchoire : selon Cuvier (1812: 71) les molaires antérieures sont « poussées au dehors » par les postérieures au moyen d'un mécanisme également invoqué pour expliquer la succession dentaire des lamantins et encore qualifié d'« hypothétique » près d'un siècle et demi plus tard (Petit 1955: 961). À l'inverse, ce mouvement était considéré par d'autres auteurs comme une illusion d'optique : qui peut croire qu'un germe dentaire « pousse » la molaire qui se trouve juste devant ? Ainsi selon l'interprétation concurrente (qui remonte à Aichel (1918)), les dents se mettraient en place normalement, éruption uniquement facilitée par la croissance du maxillaire et du dentaire en arrière. Cela, toutefois, n'explique pas la résorption antérieure de l'arcade dentaire et la position des différentes molaires par rapport à un point de référence, comme par exemple le foramen mentonnier antérieur choisi par Sikes (1971) ou bien le bord symphysaire de la mandibule (Figs 22, 23).

Dans les années 1960-1970, les travaux pionniers d'Enlow et de son équipe sur la croissance osseuse en général et maxillo-faciale en particulier, ont expliqué le détail du mécanisme de mise en place des molaires chez les mammifères (Elgoyhen *et al.* 1972 ; Enlow 1963, 1966 ; Enlow & Bang 1965 ; Bang & Enlow 1967 ; Enlow & McNamara 1973 ; McNamara *et al.* 1976). Chez les éléphants ce mécanisme est le même que chez n'importe quel mammifère ; ce qui est particulier est l'amplification de l'intensité des mouvements de l'arcade dentaire à cause de la croissance continue des mâchoires et de la taille des dents, en liaison avec l'existence d'un diastème en arrière d'incisives, elles aussi à croissance continue.

En résumé, l'ensemble de l'arcade dentaire (complexe maxillaire et mandibule) est le siège de reformation continue et de remodelage osseux qui maintiennent conjointement les dents en occlusion à mesure que maxillaire et mandibule croissent et changent. Le « drift » (migration) est un mouvement de croissance dû à la combinaison d'addition de nouvel os (apposition) et de retrait sur la face opposée (résorption). Comme le nouvel os se dépose sur une surface donnée, la position relative des autres régions de l'os est nécessairement changée : c'est le

phénomène de « relocation ». D'autre part chaque os entier est transportés passivement en tant que conséquence de l'agrandissement d'un groupe d'os donnés en relation les uns avec les autres : c'est le « déplacement ». L'ensemble de tous les changements qui ont lieu représente le processus de « remodelage » qui produit l'expansion de l'os dans son entier.

Même si aucune expérimentation n'a été faite directement chez les éléphants, le lapin fournit un modèle adéquat pour expliquer certaines des spécificités de la croissance des proboscidiens. Bang & Enlow (1967) ont montré qu'il existe chez le lapin une zone de résorption périostéale, située dorso-latéralement à l'emplacement de l'incisive inférieure. Cette zone est directement liée à la croissance vers l'avant et le bas de la mandibule. Or, comme chez les éléphants, l'incisive est séparée des dents jugales par un diastème et sa croissance est continue.

Ce modèle s'applique donc aux éléphants. Il s'applique aussi, plus particulièrement, à *Gomphotherium angustidens* qui représente, de ce point de vue, une sorte d'intermédiaire entre un mammifère à arcade complète comme l'homme et le singe rhésus qui furent étudiés par l'école d'Enlow et un mammifère à arcade incomplète (de surcroît sans remplacement de molaires de lait par des prémolaires) comme l'éléphant. En effet, on sait depuis Lartet (1859) que chez *G. angustidens* et nombre d'espèces d'*Elephantimorpha* de grade trilophodonte, il existe un remplacement « vertical » des molaires de lait dP3-dP4/dp3-dp4 par des prémolaires (P3-P4/p3-p4).

La série de crânes et de mandibules découverte à En Pélouan et appartenant à une seule et même espèce *Gomphotherium angustidens*, permet donc de préciser le tempo de l'éruption dentaire en liaison avec la croissance. Elle a permis de construire une échelle d'âges dentaires (Tassy 1996b: 93, fig. 11.2), à la manière des échelles conçues pour les éléphants à la suite de Laws (1966). Cette échelle de vingt-trois âges dentaire (Tableau 1) est utilisable pour toute espèce de grade trilophodonte avec un remplacement de molaires de lait par des prémolaires, autrement dit pour toute espèce proche du morphotype ancestral hypothétiques des *Elephantimorpha*. Elle est assez détaillée, sans doute trop vu le nombre de spécimens par classe d'âge, mais cette précision était

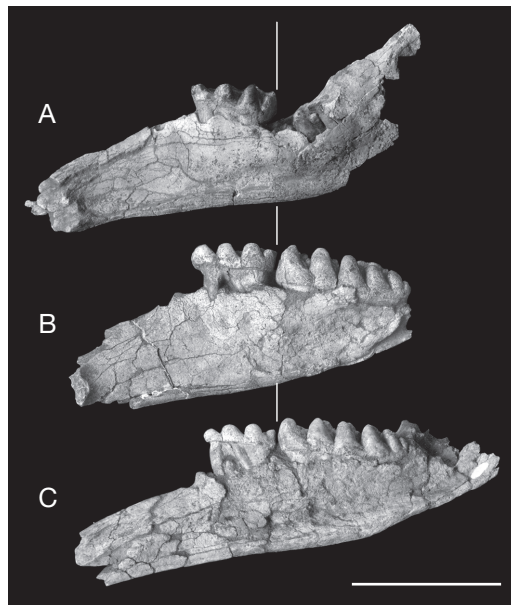


FIG. 27. — Croissance et mise en place des m2 et m3 chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). Vue médiale. Les mandibules sont alignées au bord postérieur de m2 : **A**, MNHN.F.SEP249 (âge dentaire XVI), m2 en fonction ; **B**, SEP303 (âge dentaire XVII), m3 en éruption ; **C**, SEP301 (âge dentaire XVIII), m3 en éruption. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 20 cm.

nécessaire afin de tirer parti des moindres variations de taille et de proportion en liaison avec la croissance et le sexe, de telle sorte qu'on puisse faire des comparaisons pertinentes entre espèces.

Chez *Gomphotherium angustidens* la succession des dents jugales se fait en combinant le remplacement de molaires de lait par des prémolaires et la mise en place des molaires comme suit :

- 1) dP2-dP3/dp2-dp3 ;
- 2) dP4/dp4 ;
- 3) P3-M1/p3-m1 ;
- 4) P4/p4 ;
- 5) M2/m2 ;
- et 6) M3/m3.

Dans tout ce paragraphe, l'arcade dentaire inférieure est prise comme référence, les données prises sur les maxillaires sont ajoutées si besoin.

D'après le matériel dont on dispose – non seulement à En Pèjouan mais dans tous les sites du Miocène moyen – on peut admettre que dp2 et dp3 font pratiquement éruption simultanément. À En Pèjouan, les mandibules (MNHN.F.SEP210, SEP253) munies des dents de lait présentent, lors-

que dp2 n'est pas conservée, un alvéole dédoublé antéro-postérieurement correspondant aux racines de dp2 (Fig. 21B). Cependant la dp2 peut manquer : il n'y a ni germe ni alvéole devant la dp3 en éruption de la mandibule SEP211 (Fig. 21A). Ceci peut être une variation intraspécifique de *Gomphotherium angustidens*.

Le matériel de Simorre montre que la sortie de p3 et m1 peut également être considérée comme pratiquement simultanée. La m1 peut percer avant p3 (MNHN.F.SI41) mais comme l'éruption de p3 est plus rapide, les deux dents sont entièrement sorties en même temps : MNHN.F.SEP218 (Fig. 21D). La p3 est expulsée assez rapidement après la mise en place de p4 alors que m1 est toujours en fonction ou au stade de détritition (avec m2 en éruption) (MNHN.F.SEP240 [Fig. 21E]).

La p4 est expulsée lorsque les deux premiers lophides de m2 sont en fonction. On n'a donc jamais p3-p4-m1-m2 en fonction simultanément, ni p4-m1-m2-m3. Il n'y a jamais plus de trois dents jugales en fonction, et le seul cas où trois dents jugales sont en fonction simultanément est celui des



classes d'âge jeunes où les prémolaires sont en place : p3-p4-m1 (MNHN.F.SEP218) ou, au maxillaire, P4-M1-M2 (MNHN.F.SEP18 [Fig. 10]). Cette expulsion de prémolaires fonctionnelles est donc la première expulsion originale au cours de l'éruption des dents jugales de *Gomphotherium angustidens*. Ce tempo de l'éruption dentaire, de la mise en fonction et de l'expulsion peut être expliqué comme la continuité des processus habituellement liés au remplacement des dents de lait par les prémolaires chez les autres mammifères, sauf qu'ici la résorption de l'arcade antérieure, avec nécrose des racines, aboutit à l'expulsion des prémolaires.

On peut remarquer tout d'abord que la mise en place des dents jugales (Figs 21-24 ; 26-28) s'accompagne d'un accroissement de taille de la mandibule (et du maxillaire). À ce stade de développement, la comparaison de mandibules de différents âges individuels permet d'observer un remplacement dentaire orthodoxe de dp3/dp3-dp4/dp4 par p3/p3-p4/p4, seule la dp2/dp2 n'est pas remplacée. L'expulsion précoce de dp2/dp2, par « drift » antérieur selon toute vraisemblance, préfigure l'expulsion des dents postérieures. Lorsque Dp3 se trouve être la dent la plus antérieure en fonction (MNHN.F.SEP210, SEP253 ; Fig. 23B, C) le *foramen mentale* se trouve un peu en avant de la dent. Pendant l'éruption de dp4 et de p3 il n'y a pas de mouvement relatif par rapport au *foramen mentale* ; on peut penser que seul le « déplacement » osseux du dentaire est responsable du mouvement relatif des dents jugales. Ce n'est qu'après expulsion de dp4 et mise en place de p4 (MNHN.F.SEP218 ; Fig. 23D) que p4 migre vers l'avant d'abord avec p3 et se place à l'aplomb du *f. mentale* après expulsion de p3 (MNHN.F.SEP240). Au cours de la vie individuelle les différentes dents successives se situeront à l'aplomb du *f. mentale*, que ce soit m1 (alvéole sur MNHN.F.SEP249, SEP261 [Fig. 23E]), m2 (MNHN.F.SEP301, SEP216 [Fig. 23F, G]) ou m3 (MNHN.F.SEP262 [Fig. 23I]). Ceci est en accord avec l'observation de Sikes (1971) concernant *Loxodonta africana* et vaut donc également pour la phase de mise en place des prémolaires chez *G. angustidens*.

Dans le cas des dents de deuxième dentition (p3-p4) qui remplacent les dents de lait (dp3-dp4), le déplacement des germes situés à l'avant de la branche

horizontale, n'est évidemment pas influencé par le recul de la branche montante lors de la croissance. Il y a là une éruption « verticale » banale, puis une migration vers l'avant après occlusion, avant l'expulsion de dp3 dont la place à l'avant de la série jugale est prise par p4. Ensuite p4 est expulsée et « remplacée » fonctionnellement par m1.

Le même phénomène se poursuit dans le cas des molaires postérieures (m2 et m3). Au cours de la constitution de m2, la dent semble s'avancer vers la symphyse depuis sa position de germe situé à la base de la branche horizontale (MNHN.F.SEP218 [Fig. 23D]) jusqu'à sa position antérieure au dessus du *foramen mentale* (MNHN.F.SEP301 [Fig. 23F]). Pendant cette période de temps le recul de la branche montante par rapport au *foramen mentale* est net ; il est stabilisé lorsque m3 est en place. Il n'y a pas de raison de penser que la croissance vers l'arrière de la branche montante chez *G. angustidens* et les éléphants actuels a une autre explication que le mode de croissance des mammifères en général. On peut donc envisager un remodelage important de la mandibule pendant la mise en place des dents, c'est-à-dire ici pendant la vie entière de l'individu. Il s'y ajoute un « drift » antérieur des dents jugales et l'expulsion des dents fonctionnelles antérieures. Le mouvement observé est donc une combinaison du remodelage et du « drift » dentaire vers l'avant avec expulsion continue des dents antérieures, la région dorsale du diastème devant être une zone de résorption.

En ce qui concerne le maxillaire on a moins de spécimens juvéniles : le palais MNHN.F.SEP218 (associé à la mandibule) avec P3-P4-M1 en fonction et germe de M2 est le plus jeune. (Cependant un crâne de *G. angustidens* muni des trois molaires de lait provenant de Castelnaud-Barbarens, décrit par Tassy *et al.* (1977), est comparable au crâne figuré dans cet article (Fig. 14) : il n'y a donc pas de raison pour envisager des modalités particulières pour la mise en place de dp2-dp3-dp4 chez cette espèce). À En Pélouan, plusieurs crânes dont le crâne MNHN.F.SEP18 montrent P4-M1-M2 en fonction (Fig. 10). On peut également suivre à partir de SEP18 jusqu'aux crânes appartenant à de vieux individus (M3 en fonction) la position de la dent la plus antérieure par rapport à des points de référence comme le trou ante-orbitaire

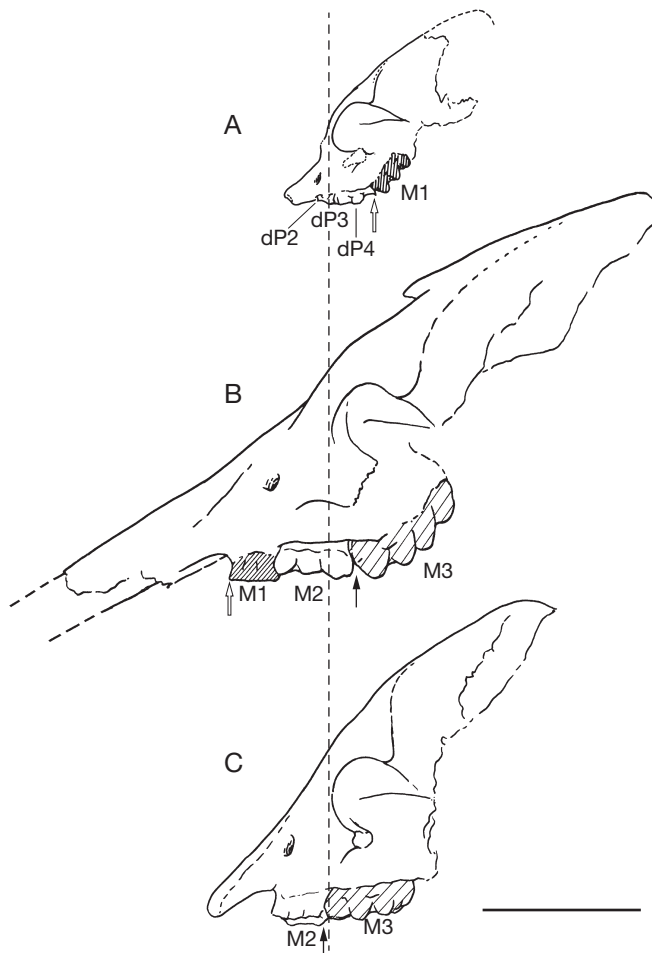


FIG. 28. — Croissance et mise en place des M1 et M2 chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). Les crânes sont alignés au bord antérieur de l'orbite. La flèche blanche indique le bord antérieur de M1, la flèche noire indique le bord postérieur de M2. **A**, 228 MHNT (âge dentaire VII), dP4 en fonction, M1 en éruption ; **B**, MNHN.F.SEP186 (âge dentaire XVII), M1-M2 en fonction, M3 en éruption ; **C**, SEP251 (âge dentaire XX), M1 expulsée, M2-M3 en fonction. Dessins : D. Visset (UPMC). Échelle : 20 cm.

inférieur (*f. infraorbitalis*) ou le bord postérieur du *processus zygomaticus* du maxillaire ou encore la position des choanes. L'avant de la série dentaire est toujours placée à l'aplomb ou un peu en avant du trou ante-orbitaire inférieur, qu'il s'agisse d'une molaire de lait (dP3) ou d'une molaire définitive (Fig. 26). Sur SEP18 (Fig. 10), P4 est la dent utilisée la plus antérieure et M2, entièrement sortie, est toute entière située en regard du *processus zygomaticus* du maxillaire. L'ouverture de l'alvéole de M3 (la dent est à l'état de germe) est à l'aplomb du

bord postérieur du *processus zygomaticus*. Le trou ante-orbitaire est également situé en arrière de M1 (MNHN.F.SEP186 [Fig. 28B]) ou au-dessus de M2 (MNHN.F.SEP38, SEP251 [Fig. 28C]) lorsque ces deux dents occupent l'avant de l'arcade dentaire. Il y a donc un mouvement apparent de migration vers l'avant par rapport au *foramen infraorbitalis* ou au *processus zygomaticus*, c'est-à-dire par rapport à la partie non alvéolaire du maxillaire (c'est le « déplacement » de la région orbitaire par rapport à la région alvéolaire).

Ce mouvement relatif des parties alvéolaire et orbito-nasale de la face est une constante de croissance chez les mammifères (McNamara *et al.* 1976), quelle que soit la formule dentaire. J'ai pu par exemple contrôler sur une série de crânes actuels d'*Ovis aries* (face longue avec orbites reculées, diastème et absence de dents antérieures) le déplacement vers l'avant de la M1 relativement au *foramen infra-orbitalis* et à l'orbite. Chez le mouton les dP2-4 sont remplacées par P2-4 et la longueur de la série P2-4 est inférieure en valeur absolue à celle de dP2-4. Le raccourcissement de cette zone du maxillaire accompagne le « drift » de M1. L'avancée de toutes les dents jugales définitives chez *G. angustidens* peut être étroitement comparée à celle de M1 chez le mouton avec, en complément, la résorption et l'expulsion des dents fonctionnelles antérieures. Chez *G. angustidens*, tout se passe comme si la courte période d'importante migration horizontale observée chez le mouton du stade dP2-4-M1 au stade P2-4-M1 durait toute la vie ou presque. C'est seulement chez le vieil adulte de *G. angustidens* avec M3 très usée (MNHN.F.SEP185 [Fig. 5D ; 13B]) que la dernière dent fonctionnelle reste en retrait du *foramen infraorbitalis*, ou à l'aplomb. À ce stade, le remodelage lié à la part alvéolaire du « drift » horizontal a cessé. Au contraire, la croissance postérieure de la tubérosité maxillaire se poursuit au cours de la mise en place de la M3 et de son usure progressive (MNHN.F.SEP251, SEP185), le *foramen infraorbitalis* étant situé à l'aplomb des M2 en place (MNHN.F.SEP251 [Fig. 28C]) ou bien des alvéoles des racines des M2 (MNHN.F.SEP185 [Fig. 13B]).

Il est intéressant de constater que la partie moyenne de la cavité buccale, où se situe la partie fonctionnelle de l'arcade dentaire, grandit peu au cours de la croissance. La longueur de l'arcade dentaire est stabilisée dès que les dents définitives – prémolaires et M1 – sont fonctionnelles. En outre, à la mandibule (Figs 21 ; 22 ; 24), la longueur du diastème (de l'avant de l'arcade dentaire au bord symphysaire postérieur) varie peu, que la dent la plus antérieure soit p3 (MNHN.F.SEP218), m2 (MNHN.F.SEP249, SEP301) ou m3 (MNHN.F.SEP187).

La persistance du mouvement de migration dentaire (Fig. 28) est rendue possible par l'expulsion

des différentes dents fonctionnelles. C'est en cela que le mode de succession dentaire est particulier, par la conjonction d'une migration horizontale quasi-continue vraisemblablement de plus grande ampleur que chez les mammifères où le phénomène a été quantifié (primates) et de l'expulsion continue des dents antérieures liée probablement à une zone de résorption osseuse.

Chez *G. angustidens* et les éléphants, la région moyenne du palais entre le rostre et l'arcade dentaire (emplacement des crêtes alvéolaires), d'une part et, d'autre part, le diastème du bord de la symphyse à l'arcade dentaire est une zone de résorption. Cette zone de résorption se situe en arrière d'incisives à croissance continue selon le modèle décrit sur mandibule du lapin par Bang & Enlow (1967), à la différence près que chez *G. angustidens* cette zone n'est pas circonscrite au bord dorso-postérieur de l'incisive (défense) et remonte jusqu'aux dents jugales antérieures (résorption alvéolaire).

Chez les éléphants actuels, l'absence de défense inférieure, liée à la réduction de la symphyse, ne change évidemment pas le processus de mise en place des molaires.

Les contraintes exercées sur les différents éléments de la série dentaire par la migration horizontale ont pour conséquence une usure des faces antérieure et postérieure des dents successives. Ceci n'est pas propre aux éléphantimorphes mais revêt ici un aspect spectaculaire puisque dans le cas des M1 et M2 très usées voire excavées l'usure de contact va jusqu'à entamer presque entièrement les cuspidés cingulaires antérieures et postérieures, de telle sorte qu'une dent excavée est sensiblement plus courte qu'un germe. Cette usure attaque obliquement les faces antérieure et postérieure des molaires ; elle est plus accentuée du côté prétrite et peut représenter jusqu'à 10 % de la longueur prétrite pour une molaire intermédiaire (dP4-M1-M2/dp4-m1-m2).

La position du germe par rapport à la dent qui le précède est une autre indication du phénomène de migration dentaire horizontale. Sur les mandibules d'En Pélouan, on peut observer que les germes en formation (aussi bien les molaires intermédiaires que les dernières molaires) situés dans la branche montante, sont implantés obliquement, inclinés vers l'avant et le bas (à l'inverse de leur position

TABLEAU 1. — Les vingt-trois classes d'âge dentaire (I-XXIII) définies chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) à partir des mandibules. Abréviations : **A**, ouverture de l'alvéole, **B**, dent en éruption; **C**, dent en fonction (**C1**, facettes d'usure; **C2**, figures d'usure = dentine apparente; **C3**, figures d'usure confluentes ou dent excavée); **D**, alvéole en résorption; **I**<sub>1</sub>, **I**<sub>2</sub>, **I**<sub>3</sub>, **I**<sub>4</sub>, premier, deuxième, troisième et quatrième lophides; **cgp**, cuspidés cingulaires postérieures.

âge dentaire	dp2	dp3	dp4				p3	p4	m1			
			I <sub>1</sub>	I <sub>2</sub>	I <sub>3</sub>	cgp			I <sub>1</sub>	I <sub>2</sub>	I <sub>3</sub>	cgp
I	B	B	A									
II	C1	C1	A									
III	C2	C2	B									
IV	D	C2	B(C)	C1								
V		C2(C3)	C	C2	(C1)							
VI		C3	C	C2	C2							
VII		C3(D)	C	C2	C2	C1	(B)		A			
VIII			C	C2	C2	C2	B		B			
IX			C	C2	C2	C2	C1(C2)		C	C1		
X			C	C3	C3	C3	C1(C2)		C	C2		
XI							C2	B	C	C2	C2	
XII							C2(C3)	C1(C2)	C	C2	C2	C1(C2)
XIII							C3(D)	C2	C	C2	C2	C2
XIV								C2	C	C2	C2	C2
XV								C3(D)	C	C3	C3	C3
XVI									C3(D)			
XVII									C3(D)			
XVIII									D			
XIX												
XX												
XXI												
XXII												
XXIII												

âge dentaire	m2				m3				
	I <sub>1</sub>	I <sub>2</sub>	I <sub>3</sub>	cgp	I <sub>1</sub>	I <sub>2</sub>	I <sub>3</sub>	I <sub>4</sub>	cgp
I									
II									
III									
IV									
V									
VI									
VII									
VIII									
IX									
X									
XI									
XII	A								
XIII	B								
XIV	C	C1(C2)							
XV	C	C2	C2	C1					
XVI	C	C2	C2	C2	A				
XVII	C	C2	C2	C2	B	(C1)			
XVIII	C	C2	C2	C2	C	C1	(C1)		
XIX	C	C2	C2	C2	C	C2	C1(C2)		
XX	C3(D)	C3	C3	C3	C	C2	C2	C2	C1
XXI	D(C3)	(C3)	(C3)	(C3)	C	C2	C2	C2	C2
XXII	D				C	C2	C2	C2	C1 (C2)
XXIII					C	C3	C3	C3	C3

lors de la mise en place). La face antérieure du germe est placée contre la racine postérieure de la molaire déjà en place. L'avant du germe ne se trouve pas à l'aplomb du cingulum postérieure mais un peu en avant, contre la racine. Par exemple, sur la mandibule MNHN.F.SEP249, en vue occlusale, le premier lophide du germe de la m3 se trouve caché par le bord postérieur de la m2 (Fig. 21G). Lors de la mise en place de la m3, la dent effectue une rotation telle que l'avant de la dent apparaisse en premier. La sortie est facilitée par l'avancée relative de la m2. Il ne suffit pas que la mandibule croisse par recul de la branche montante d'une longueur égale à celle de la m3. Ce n'est pas lors de la rotation de la m3 que se forme la facette de contact sur la face postérieure de m2 et la face antérieure de m3 comme en témoignent les spécimens qui possèdent une dent fraîchement sortie (MNHN.F.SEP240, SEP303 [Fig. 21E, I]) mais dès le début de la détritition et lors de la migration conjointe des deux dents successives. Ces observations sont valables aussi pour l'arcade dentaire supérieure (par exemple le crâne MNHN.F.SEP254 avec M2 et germe de M3).

**ÉCHELLE D'ÂGES DENTAIRES CHEZ *G. ANGUSTIDENS***  
L'intérêt d'une échelle d'âges dentaires est double. Elle permet d'abord de mieux saisir les modalités de la croissance d'une même espèce et ensuite de comparer les proportions des crânes et mandibules d'espèces différentes, pourvu que leur formule dentaire et le grade soient les mêmes. Comme on le développe dans la section suivante, les proportions varient au cours de la croissance en fonction de l'âge et du sexe, ces deux critères doivent donc être pris en compte avant toute comparaison de crânes et de mandibules d'espèces différentes.

L'échelle d'âges dentaires établie pour les Elephantida de grade trilophodonte avec remplacement de molaires de lait par des prémolaires (Tableau 1) est fondée sur l'étude des crânes et des mandibules d'En Péjouan et elle est contrôlée chez l'amébelodontidé *Archaeobelodon filholi* (Tassy 1996b). L'échelle suit la mise en place et l'usure des molaires inférieures. La raison est pratique : les restes mandibulaires, plus

solides, sont toujours plus nombreux dans les gisements que les restes crâniens, c'est un constat qu'on fait tous les paléontologues de terrain. Mais les âges dentaires peuvent néanmoins être transférés aux restes crâniens. Il suffit de tenir compte de deux paramètres : le décalage vers l'avant des molaires inférieures par rapport aux supérieures, qui fait que le lophide antérieur d'une molaire inférieure est toujours plus usée que le lophide antérieur de la molaire supérieure correspondante ; les molaires inférieures sont souvent expulsées avant les molaires supérieures correspondantes.

La prise en compte non seulement des associations de dents mais aussi du détail de l'usure de chaque lophide (facettes d'usure sur émail puis dentine apparente et enfin figures d'usure coalescentes) permet une précision suffisante pour comparer avec pertinence la taille des crânes et des mandibules en fonction de l'âge individuel, pour estimer le dimorphisme sexuel et pour comparer des espèces aux tailles et proportions différentes. Autrement dit, la position respective des spécimens en fonction de leur âge individuel contrebalance le fait que, d'une part, relativement peu de spécimens appartenant à une même classe d'âge sont connus et que, d'autre part, plusieurs classes d'âges ne sont pas représentées dans le gisement.

Cette échelle n'a pas la précision de celle mise au point par Beden (1979) pour *Loxodonta africana africana* (Blumenbach, 1797) – la plus détaillée jamais publiée pour ce taxon – et validée pour *Loxodonta africana cyclotis* (Matschie, 1900) par Debruyne (2003). Cependant les 23 classes d'âges dentaires (I-XXIII) établis à partir de la série de *G. angustidens* d'En Péjouan sont peut-être trop détaillées pour du matériel paléontologique dans la mesure où le nombre de spécimens n'est malgré tout pas très élevé. Par exemple les neuf âges dentaires établis par Saunders (1977) chez le mastodonte américain (*Mammuth americanum* [Kerr, 1792]) sont moins nombreux afin de permettre des comparaisons simples avec les âges fondés sur l'éléphant d'Afrique. En position intermédiaire, l'échelle dentaire établie pour un gomphothère de grade



TABLEAU 2. — Inventaire des restes crâniens et mandibulaires découverts à En Pélouan dont l'âge dentaire a été établi (MNHN.F).

âge dentaire	crâne	palais	maxillaire droite	maxillaire gauche	mandibule	hémimandibule droite	hémimandibule gauche
I	—	—	—	—	—	—	SEP211
II	—	—	—	—	—	—	—
III	—	—	—	—	—	—	—
IV	—	—	—	—	—	—	SEP210, SEP253
V	—	—	—	—	—	—	—
VI	—	—	—	—	—	—	—
VII	—	—	—	—	—	—	—
VIII	—	—	—	—	—	—	—
IX	—	—	—	—	—	—	SEP230
X	—	—	—	—	—	—	—
XI	—	—	—	—	—	—	—
XII	—	SEP218	—	—	SEP218	—	—
XIII	—	—	—	—	—	SEP240	SEP239
XIV	SEP30	—	—	—	—	—	—
XV	SEP18, SEP254	—	—	—	—	SEP280	—
XVI	—	—	—	—	SEP249	—	SEP261
XVII	SEP186	SEP238	—	—	—	SEP303	—
XVIII	—	—	—	SEP301	SEP301	—	—
XIX	SEP25	—	—	—	—	—	—
XX	SEP38, SEP251	SEP250	—	—	SEP187	—	SEP216, SEP265
XXI	SEP185	SEP260	—	—	SEP302	SEP256	—
XXII	—	—	—	—	—	—	SEP262
XXIII	—	—	—	—	—	—	—

tétralophodonte comme *Anancus arvernensis* (Croizet & Jobert, 1828), également fondée sur le degré d'usure des lophides des molaires, compte quatorze classes (Metz-Muller 2000).

Le Tableau 2 correspond à l'inventaire des restes crâniens et mandibulaires découverts à En Pélouan. En fonction de ces restes, la courbe de mortalité de *G. angustidens* à En Pélouan établie par Péan *et al.* (1998) montre que les individus moyennement âgés et très âgés (classes XII à XXI) sont nettement plus représentés que les jeunes ; les individus très âgés sont des femelles mais parmi les individus âgés les mâles sont nombreux. Cela ne correspond en rien à la structure d'une population naturelle d'éléphants d'Afrique où les jeunes et les femelles forment le troupeau (Sikes 1971 ; Moss 1988). À la suite de Péan *et al.* (1998), on peut voir à En Pélouan une association de gomphothères accumulés autour d'un point humide lors d'épisodes de sécheresse (contexte le plus fréquent de mort en masse d'éléphants d'Afrique selon Haynes [1991]).

#### DIMORPHISME SEXUEL

La croissance en valeur absolue des crânes et des mandibules se poursuit jusqu'à la mise en place et début de détritition de M3/m3 (âges dentaires XVIII-XX). C'est à partir de la classe d'âge XIV que le différentiel de croissance est perceptible entre les crânes (et mandibules) qui ont une croissance forte (attribués à des mâles) et ceux qui ont une croissance faible (attribués à des femelles). Autrement dit, à l'intérieur de l'espèce *G. angustidens* on ne reconnaît qu'un seul groupe jusqu'à la classe d'âge XII (c'est-à-dire avant la sortie de M2/m2) : des crânes juvéniles munis de dents de lait ou de prémolaires.

Ces résultats correspondent à ceux obtenus par Beden (1979) pour l'éléphant d'Afrique : la même corrélation existe entre les paramètres discriminants (face large, rostre long et maxillaire haut) et la même relation linéaire entre paramètres est observée au cours de la croissance (comme l'élargissement du palais relativement à la largeur faciale (Tassy 1996b : 97 ; fig. 11.10). Les paramètres les plus variables et soumis à dimorphisme sexuel chez *G. angustidens* chez les adultes (M2 et M3 en fonction) correspond-

ent à ceux contrôlés chez l'éléphant d'Afrique. Il n'est pas douteux que ce type de croissance (et de dimorphisme sexuel) témoigne de l'ancienneté du mode de croissance des Elephantida, qui précède de loin la transformation morphologique des molaires éléphantines.

Aux schémas de croissance obtenus à partir des spécimens d'En Pélouan (Tassy 1996b : 95-97 ; figs 11.3, 11.5-11.9), j'ajoute ici d'autres paramètres moins discriminants sur le plan du dimorphisme mais intéressants par d'autres aspects, ainsi que des crânes et mandibules de *G. angustidens* d'autres localités et d'âges individuels non représentés à En Pélouan. Parmi eux un crâne inédit (SMNS) d'âge dentaire XIII (prémolaires et première molaire associées, M2 en éruption avec facette d'usure sur le premier lophe), provenant du gisement du Tachon à Castelnau-Barbarens, Gers (biozone MN7) ; gisement qui avait déjà livré un crâne juvénile avec dP2-dP3 en fonction, c'est-à-dire d'âge dentaire III (Tassy *et al.* 1977). Il s'inscrit parfaitement dans les résultats précédemment obtenus, ce qui est une façon de contrôler le bien-fondé de la méthode. Sont également intégrés dans ces schémas les crânes et mandibules de *G. angustidens* mis au jour à Simorre-Tournan : spécimens MNHN.F.SI36, SI37 (figuré par Boule & Piveteau 1935 : 597, fig. 957), SI38 (figuré par Tassy 1977a : pl. III) et SI39, tous conservés au MNHN et respectivement d'âges dentaires XVII, XX, XV et XVII ; et la mandibule de Villefranche d'Astarac (Sim 218, ML) figurée par Osborn (1929 : fig. 1) (âge dentaire XXI). Sont également ajoutés les deux spécimens découverts dans des localités indéterminées du Gers (228 MHNT d'âge dentaire VII (Fig. 14) et 37243 NHM d'âge dentaire XIX (figuré par Andrews 1908 : fig. 12) ; ainsi que le spécimen de la Ceramica Mirasierra, Miocène moyen (âge dentaire XIX, mensurations tirées de Mazo [1976 : 334, 336]).

### Le crâne

Les différences les plus fortes sont celles obtenues pour les mensurations de la face (Figs 29 ; 30) : largeurs prises aux apophyses post-orbitaires du frontal (*processus zygomaticus*), à l'avant des prémaxillaires, au niveau du trou ante-orbitaire infé-

rieur (*foramen infraorbitalis*) ; longueur du rostre. Les variations affectant ces mensurations sont liées entre elles : les spécimens à rostre long ont une face large (MNHN.F.SEP186, SEP25 [Figs 9 ; 11]) comparés à MNHN.F.SEP185 (Fig. 5). En revanche, le crâne cérébral montre une variation de taille moins importante : c'est le cas de la longueur (Fig. 31) ou de la largeur prise aux lignes temporales (Fig. 32). La Figure 33 montre que la face croît plus que la partie cérébrale et cette croissance faciale est accentuée chez les grands spécimens mâles (MNHN.F.SEP186, âge dentaire XVII [Fig. 9] ; SEP25, âge dentaire XIX (Fig. 11)). En ce qui concerne la face, un lien existe à l'évidence entre la croissance des prémaxillaires et la présence ou l'absence de défenses. Les crânes dépourvus de défense (MNHN.F.SEP185, SEP38, SEP251) ou munis de défenses excessivement réduites (MNHN.F.SEP30) ont une face plus courte et étroite (Figs 5-8). Cette variation imputée ici au dimorphisme sexuel se reconnaît chez l'éléphant d'Asie actuel *Elephas maximus* Linnaeus, 1758 non seulement entre mâles et femelles mais aussi entre populations : les spécimens dépourvus de défenses sont munis de prémaxillaires étroits.

Les crânes se répartissent en deux groupes également selon la hauteur du maxillaire, prise sous le processus infra-orbitaire (Fig. 34), même si cette mensuration n'est pas très précise car le processus est parfois écrasé. Les plus fortes mensurations appartiennent aux spécimens dont la face est plus large et le rostre plus long. À En Pélouan, compte-tenu de son âge individuel le plus grand individu est un spécimen jeune, MNHN.F.SEP18, classe d'âge dentaire XV (Fig. 10) : à âge individuel égal il devrait être un peu plus grand que le crâne SEP25 (classe d'âge dentaire XIX), et, a fortiori, que le petit crâne femelle SEP185 (classe d'âge dentaire XXI). Seule la face ventrale du crâne SEP18 est conservée de telle sorte qu'un grand nombre de mensurations ne peut être pris ; le Tableau 3 montre cependant que la longueur du basicranium (mensuration 16), la largeur aux fosses glénoïdes (mensuration 19), la largeur bizygomatique (mensuration 18) sont égales ou supérieures à celles des petits crânes femelles SEP38 et SEP185 nettement plus âgés (respectivement

TABLEAU 3. — Mensurations (en mm) du crâne de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) (En Péjouan). Voir l'explication des mensurations 1-36 sur la Figure 1 et la définition des âges dentaires dans le Tableau 1. Abréviations : **dr**, droite ; **g**, gauche ; **e**, estimation ; **+**, mensurations sous-estimées en raison de l'état du spécimen ; **parenthèses**, mensurations fiables.

n°	âge	mensurations																	
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
SEP218	XII																		
SEP30	XIV				330			e180	88						198				
SEP18	XV	(760)						(272)	e260				770	410		300	224		(530)
(dr)															190			117	
(g)															200			119	
SEP254	XV							e144								200			
(dr)																		102	
(g)																		105	
SEP186	XVII	910+	335	495+	475+	50	508	295	(260)	140	330	200				285			
(dr)																		110	
(g)																		120	
SEP238	XVII																		
SEP25	XIX	970	320	540	510	50	620-	355	(280)	125+	360	(165)				230			
(dr)																		117	
(g)																		115	
SEP38	XX							190						320		250	237		e480
(dr)																		115	
(g)															215			119	
SEP251	XX						e415	180				143							
(dr)																		105	
(g)																			
SEP185	XXI	680	275	405	370	32	353	174	154	95	e180	105+	722			244	210		390
(dr)															345	185		114	
(g)															342	(175)		119	

n°	âge	mensurations																	
		19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36
SEP218	XII			50	140														
SEP30	XIV			48	150	(44)													
SEP18	XV	435	70	95	213	60	(50)												
(dr)																245			
(g)																245			
SEP254	XV			e57	e176	e53						e 37							
(dr)																			
(g)																			
SEP186	XVII			81	218	61	50												
(dr)																			
(g)												70	70						
SEP238	XVII			86	212	(52)						62							
SEP25	XIX			84	237	84	60			99									
(dr)												65	75						
(g)												70	90						
SEP38	XX	e410	55	55	172	49						41							
(dr)																265			
(g)																(248)			
SEP251	XX			76	182	(43)				42									
(dr)																			
(g)													50	65					
SEP185	XXI	300	49	75+	(160)	(30)	25+	195	385	38	75+			315					225
(dr)												52	74		246		305	280	
(g)												42			245			265	

classes d'âge dentaire XX et XXI). Le crâne de la Ceramica Mirasierra (Mazo 1976) provenant du Miocène moyen d'Espagne, est un grand mâle qui ne surpasse les mâles d'En Pélouan que pour la longueur du rostre prémaxillaire (mensuration 3 du Tableau 3) : 665 mm selon Mazo contre 540 mm pour SEP25, différence qui se répercute sur les mensurations de la mandibule (voir plus loin). En revanche, sa largeur prise aux apophyses postorbitaires du frontal (Fig. 30) n'est pas remarquable mais elle est peut-être légèrement sous-évaluée en fonction de l'altération de cette région sur le côté droit du crâne (Mazo 1976: 345, fig. 8).

La largeur du palais prise à l'extérieur des arcades dentaires (une dimension qui prend en compte de la largeur des molaires) permet également de distinguer deux groupes (Fig. 35). La ségrégation n'existe pas, en revanche, pour la largeur interne du palais (Fig. 36) prise aussi bien à l'avant qu'à l'arrière : des palais étroits existent chez des mâles (crâne MNHN.F.SI39 de Tournan, crâne de la Ceramica Mirasierra [Mazo 1976: 332, 333]). D'autres dimensions ne sont guère affectées par l'âge et le sexe au-delà de la classe d'âge XIV (ou XV) : ce sont des zones relativement stables où s'exercent moins les variations de taille. La profondeur du processus infra-orbitaire du maxillaire (Fig. 37) n'augmente pas sur les crânes de grande taille (des classes d'âge dentaire XV à XIX). Dans le cas des petits crânes (juvéniles et femelles) la variation individuelle entre deux spécimens de même âge dentaire (classe XX) recouvre celle observée entre les crânes d'âge dentaires XV et XXI. Des petits crânes ont des processus aussi massifs que le grand spécimen le plus âgé (MNHN.F.SEP25, classe d'âge dentaire XIX), aussi les lignes de tirets attribuées aux mâles et aux femelles de la Fig. 37 sont-elles virtuelles. À l'avant, dans la région du rostre, cette observation vaut également pour l'écartement des crêtes interalvéolaires (mensuration 24, voir Tableau 3) qui est stable, à l'inverse de la largeur des prémaxillaires (mensurations 7-8 du Tableau 3 ; Fig. 29).

Le palais a une croissance complexe. Sa largeur externe (Fig. 35) sépare les mâles et les femelles mais pas la largeur interne (Fig. 36), à l'inverse

de l'éléphant d'Afrique. Sa longueur prise depuis les choanes jusqu'à l'avant de l'arcade dentaire (mensuration 15 du Tableau 3) est le lieu d'un remodelage constant lié à la mise en place de dents jugales de longueur très différentes : s'il y a bien variation de taille, il n'y a pas de recoupement clair entre l'âge individuel et le sexe. Tout se passe comme si la longueur jugale du palais atteignait une taille optimum assez tôt (classe d'âge dentaire XIV, voire avant) et que la variation de taille était indépendante de l'accroissement de taille générale du crâne. Comme chez l'éléphant d'Afrique (Beden 1979: 127, tableau 8 ; 130, fig. 25) les longs palais appartiennent à des sujets adultes relativement jeunes (alvéole de M1 visible, M2 entièrement en fonction, sortie de M3). Chez *G. angustidens* il n'y a pas de mâle âgé (classes d'âge dentaire XVII et XIX avec M2-M3) ayant un palais plus long que celui de MNHN.F.SEP18 (classe d'âge dentaire XV avec P4-M1-M2) (Tableau 3) : ceci est sans doute dû aux variations individuelles à l'intérieur du groupe formé par les mâles, y compris sans doute dans l'intensité du remodelage.

D'autre part, comme on l'a vu plus haut, la longueur de l'arcade dentaire est stabilisée dès que les M1/m1 sont fonctionnelles. Un lien évident existe entre stabilité (alliée à la variation individuelle) de la longueur du palais et celle de la partie fonctionnelle de l'arcade dentaire (quelles que soient les dents impliquées). Une explication simple est à chercher du côté des besoins énergétiques des animaux. Ceux-ci sont les mêmes pendant la plus grande partie de la vie (âges X à XX) et la quantité de nourriture ingurgitée est comparable (jusqu'à 150 kg de végétation par jour chez l'éléphant d'Asie selon Vancuylenberg [1977]). On sait que chez les éléphants lorsque les M3/m3 sont excavées, avec une partie fonctionnelle réduite, l'animal a les plus grandes difficultés pour se nourrir et meurt. Il s'agit là de la cause naturelle de mort des éléphants la plus fréquente, bien plus fréquente que la mort au cours de combats de mâles qui reste exceptionnelle (Hanks 1979). Il en allait vraisemblablement de même chez *G. angustidens*. Les capacités masticatrices de la vieille femelle MNHN.F.SEP185 (âge dentaire XXI) sont très réduites (Figs 5 ; 13).

### La mandibule

La variation de taille de la mandibule est en premier lieu liée à l'âge. On peut notamment observer un allongement de la branche horizontale qui témoigne de la continuité de la croissance au cours de la vie de l'animal. Cet allongement est exprimé par la longueur prise entre le point le plus antérieur de la série des dents jugales et le départ de la branche montante (Tassy 1996b : 95, fig. 11.3) et par la longueur alvéolaire (Fig. 38).

En raison de l'échantillon il n'a pas été possible d'illustrer l'allongement de la symphyse mandibulaire au cours de la croissance. À En Pélouan, trois mandibules seulement sont pourvues de la symphyse mais sur deux d'entre elles (MNHN.F.SEP301, SEP218 [Figs 21, 22]) l'avant n'est pas préservé de telle sorte que la longueur du rostre symphysaire ne peut être prise. On sait que chez les gomphothères la croissance de la symphyse est supérieure à celle du reste de la mandibule (Tobien 1972) : les mandibules de petite taille (juvéniles) ont une symphyse proportionnellement plus courte que celle des grandes mandibules appartenant à des individus âgés. Chez les Elephantida longirostres, les distinctions introduites par Osborn (1936) et suivies notamment par Bergounioux & Crouzel (1957) entre médilongirostre, longirostres et hyperlongirostres sont donc d'abord dues à une variation de taille liées à l'âge individuel.

La variation de hauteur et d'épaisseur de la branche horizontale au cours de la croissance est également nette. L'accroissement de taille de ces paramètres est affecté par l'âge mais aussi par le sexe. À âge individuel égal les fortes variations de la robustesse de la branche horizontale peuvent être interprétées comme la conséquence d'un dimorphisme sexuel.

Dans le cas de la hauteur de la branche horizontale prise à l'origine de la symphyse (Fig. 39), prise au départ de la branche montante ou bien à l'avant de la série des dents jugales (Fig. 40) deux groupes apparaissent chez les individus âgés, à partir de classe d'âge dentaire XV, c'est-à-dire la mise en place de m2. Les mandibules les plus hautes sont ainsi attribuées à des mâles. Les différences les moins fortes entre mâles et femelles correspondent à la hauteur prise au départ de la symphyse (Fig. 39).

Un dimorphisme sexuel comparable affecte l'épaisseur de la branche horizontale. La variation est faible pour l'épaisseur prise au bord antérieur de la série dentaire (Fig. 41) ; elle est nette dans le cas de l'épaisseur prise au départ de la branche montante (Fig. 42). La répartition des mandibules établie à partir de l'épaisseur de la branche horizontale est la même que celle établie à partir de la hauteur : les mandibules dont la branche horizontale est massive sont globalement aussi les plus hautes. À âge dentaire égal (classe d'âge dentaire XX), les mandibules mâles (MNHN.F.SEP216 [Fig. 22G]) sont plus hautes et plus épaisses que les mandibules femelles (MNHN.F.SEP187 [Fig. 22K]) y compris celles des femelles plus âgées (MNHN.F.SEP302 et SEP262 [Fig. 22M, O]) qui appartiennent aux classes d'âge dentaire XXI et XXII (Figs 40-42).

Comme dans l'exemple des données crâniennes, la variation de la massivité de la branche horizontale de la mandibule de *Gomphotherium angustidens* est comparable aux critères sélectionnés par Beden (1979) pour l'espèce *Loxodonta africana*. Chez les individus âgés de cette dernière espèce (avec m2-m3 ou seulement m3) les mandibules mâles ont une branche horizontale plus haute que celles des femelles (Beden 1979 : 201, fig. 48).

Cette corrélation permet d'assigner un sexe aux mandibules de *G. angustidens* relativement âgées, dès la classe d'âge XIV et, sans ambiguïté, lors de la mise en place de m3.

Cette détermination du sexe est confirmée par les cas d'association anatomique. Par exemple les données biométriques permettent, indépendamment, d'assigner à un sujet mâle le maxillaire fragmentaire MNHN.F.SEP301A (hauteur du maxillaire sous le processus infra-orbitaire) et la mandibule SEP301B (hauteur de la branche horizontale). Le même résultat est obtenu avec le crâne SEP38 et la mandibule SEP187 (Figs 7 ; 24H), attribuables par ailleurs à un même individu en raison de l'occlusion dentaire (un sujet femelle).

À l'inverse, les données biométriques ne sont pas pertinentes à un âge précoce (classe d'âge dentaire XII) : c'est le cas de la mandibule MNHN.F.SEP218 (Fig. 23D) dont on sait toutefois qu'elle est associée à un palais muni de défenses appartenant à un mâle.



TABLEAU 4. — Mensurations (en mm) de la mandibule de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) (En Péjouan). Voir l'explication des mensurations 1-24 sur la Figure 2 et la définition des âges dentaires dans le Tableau 1. Abréviations : **e**, estimation ; **+**, mensurations sous-estimées en raison de l'état du spécimen ; **parenthèses**, mensurations fiables.

n°	âge	mensurations											
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
SEP211	I			111				28	19				
SEP253	IV			126				44	22				
SEP210	IV			(128)				47	29				
SEP230	IX							60					
SEP218	XII	577+	213+			260+	229			108		108	54
(dr)				268				69					
(g)				272	580+			73	40				
SEP240	XIII							74					
SEP239	? XIII												
SEP280	XV							71					
SEP261	XVI			372				87	60				
SEP249	XVI									(136)			
(dr)				335				87					
(g)				370				89	51				
SEP303	XVII							92	44				
SEP301	XVIII												
(dr)								82+	34				
(g)				e400				84+	37				
SEP216	XX							101	53				
SEP187	XX	900	417			340+	283			145	102	104	65
(dr)				342	860			83	47				
(g)				340	865			82	48				
SEP265	XX												
SEP302	XXI		335+				280			141		95+	63
(dr)								82	50				
(g)				e335				79	53				
SEP256	XXI								(41)				
SEP262	XXII							80	51				

n°	âge	mensurations											
		13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
SEP211	I				35	42	27						60
SEP253	IV				51	47	39						68
SEP210	IV				48		32						78
SEP230	IX					(60)							
SEP218	XII	48	20	58		66	59+	60		136	e140		144
(dr)	XII					71	63	57	(182)	140		104	137
(g)	XII					(89)	79						133
SEP240	XIII					(87)							
SEP239	? XIII												
SEP280	XV					78							
SEP261	XVI				118	108	85+						181
SEP249	XVI			e99									
(dr)					103	108	92						
(g)					106	97	72		(170)	197			166
SEP303	XVII				142	104	108						176
SEP301	XVIII												
(dr)					121	100	93						214
(g)					134	114	88						210
SEP216	XX				154	138							203
SEP187	XX	65	33	77				36					
(dr)					97	86			246	190	185	170	188
(g)					98	91	73		255	204	205	169	194

TABLEAU 4. — Suite.

n°	âge	mensurations											
		13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
SEP265	XX						95						
SEP302	XXI	e54	30	60+									
(dr)					96	82	78						180
(g)					94	80	72						187
SEP256	XXI												185
SEP262	XXII				99	105							202

Quelques grands spécimens de *G. angustidens* découverts dans d'autres gisements surpassent les dimensions des plus grands mâles d'En Pélouan (Figs 39; 40). Il s'agit de l'individu du Gers décrit par Andrews (1904: 112; 1908: 23), de celui de la Ceramica Mirasierra en Espagne (Mazo 1976) et de la mandibule décrite par Osborn (1929: 1) sous le trinom *Trilophodon angustidens gaillardi* provenant de Villefranche d'Astarac. Cependant la seule mensuration exceptionnelle (Fig. 40) (hauteur maximale de la branche horizontale de 223 mm à la Ceramica Mirasierra selon Mazo [1976: 336]) est peut-être artificielle. En ce qui concerne les proportions de ces mandibules (rapport entre la région alvéolaire de la branche horizontale et le rostre symphysaire) ces spécimens ont des longueurs alvéolaires plus élevées que celles de petites mandibules (de l'ordre de 25 %) d'En Pélouan mais les symphyses sont nettement plus allongées. La longueur de la symphyse de la mandibule «hyperlongirostre» de Villefranche d'Astarac (830 mm) est le double de celle de la femelle MNHN.F.SEP187 (mensuration 2 du Tableau 4), confirmant la relation mise en évidence par Tobien (1972) et retrouvée par Mazo (1976: 339).

La répartition des individus mâles et femelles découverts à En Pélouan (ainsi que des spécimens juvéniles dont les caractères sexuels secondaires ne sont pas apparents) est donnée dans le Tableau 5. On dénombre 13 mâles (dont trois incertains) et 11 femelles (dont deux incertains). Une association, si elle était naturelle, fort différente des troupeaux d'éléphants actuels formés de femelles – sauf à la période de l'accouplement.

En conclusion, les proportions différentes des têtes osseuses des mâles et femelles adultes de l'espèce *G. angustidens* (valables pour les âges dentaires XVIII-XXI) sont illustrées par la Figure 43.

TABLEAU 5. — Répartition des spécimens mâles et femelles découverts à En Pélouan, ainsi que des spécimens juvéniles dont les caractères sexuels secondaires ne sont pas apparents. La classe d'âge dentaire est indiquée entre parenthèses. Un ? indique que l'attribution n'est pas certaine. Les spécimens MNHN.F.SEP38 (crâne) et SEP187 (mandibule), quoique catalogués séparément, appartiennent à un même individu.

mâles	femelles	juvéniles
SEP218 (XII)	SEP30 (XIV)	SEP211 (I)
SEP18 (XV)	SEP254 (XV)	SEP210 (IV)
SEP186 (XVI)	SEP38 (XX)	SEP253 (IV)
SEP238 (XVI)	SEP187 (XX)	SEP230 (IX)
SEP249 (XVI)	SEP250 (XX)	SEP239 (XIII)
SEP261 (XVI)	SEP251 (XX)	
SEP303 (XVII)	SEP185 (XXI)	
SEP301 (XVIII)	SEP302 (XXI)	
SEP25 (XIX)	SEP262 (XXII)	
SEP216 (XX)	? SEP280 (XV)	
? SEP240 (XIII)	? SEP256 (XXI)	
? SEP265 (XX)		
? SEP260 (XXI)		

## RECONSTITUTION DE LA TROMPE CHEZ *GOMPHOTHERIUM ANGUSTIDENS*

On peut répondre par l'affirmative à la question de Sikes (1971: 6) qui se demande si les gomphothères possédaient une véritable trompe ou non (Tassy 1998). Une véritable trompe ne signifie cependant pas une trompe en tous points éléphantine.

Comme il a été dit plus haut, la morphologie du plancher de l'ouverture nasale (le bord postérieur de la fosse incisive) est un trait ostéologique-clé que l'on peut contrôler chez tous les Proboscidea. Dès le stade fœtal le redressement de cette partie des prémaxillaires qui supporte le cartilage mésethmoïdien est réalisé (Eales 1926: 530, fig. 37; voir également Tassy & Shoshani 1988: 294 fig. 11.6A). Il existe également chez *Gomphoth-*

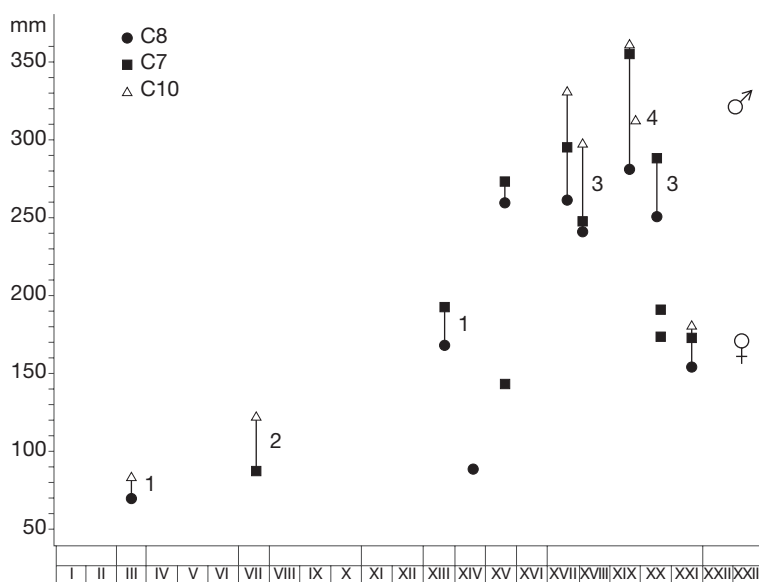


Fig. 29. — Croissance de la face chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). En abscisses, âges dentaires. En ordonnées, mensurations crâniennes : **C7**, largeur prise au trou ante-orbitaire inférieur ; **C8**, largeur prise à l'extrémité antérieure du rostre ; **C10**, largeur des fosses nasale (voir Tableaux 1 et 3). En Péjouan sauf : **1**, Castelnau-Barbarens ; **2**, Gers (loc. indéterminée) ; **3**, Simorre-Tournan ; **4** : Ceramica Mirasierra (d'après Mazo 1976). Modifié d'après Tassy 1996b, fig. 11.7.

*erium angustidens* dès les stades juvéniles (crâne avec dents de lait en fonction [Fig. 14D]). On le retrouve chez les autres Elephantiformes y compris, atténué, chez *Phiomia* (Tassy 1994 : 107, fig. 4) mais pas chez les deinotheres ni chez aucun porteur de trompe non proboscidien.

À l'inverse, l'allongement de la symphyse mandibulaire au-delà du bord antérieur des prémaxillaires (Fig. 43), chez *G. angustidens* et les Elephantiformes non éléphantins en général, implique que cette trompe ne peut être totalement libre et flexible. Aussi Gregory (1934) admet-il l'existence chez l'amélobodontidé *Platybelodon grangeri* (Osborn, 1929) d'un lèvre supérieure musculeuse et préhensile plutôt que d'une trompe, quoique Simpson (1953 : 47) dénomme « trompe » un tel appendice. À l'inverse, selon Lambert (1992 : 146) malgré la massivité et la largeur du rostre symphysaire, la trompe de *P. grangeri* devait être typiquement éléphantine, allongée, flexible dans tous les sens et s'enroulant autour des végétaux, ce qui reste entièrement conjectural.

La conformation des os crâniens chez les éléphantiformes est suffisamment stéréotypée (quel que soit l'allongement du museau) pour que les zones d'insertion de la musculature faciale des éléphants puissent être inférées chez *G. angustidens*. C'est aussi le cas chez les deinotheres (Harris 1975).

En ce qui concerne la trompe, l'insertion des muscles importants (Fig. 44) est la suivante :

Le *m. maxillo labialis* s'insère, pour la partie inférieure, sur le maxillaire latéralement au *foramen infraorbitalis* et, pour la partie supérieure, sur le frontal dorsalement et latéralement devant l'orbite, sur l'apophyse du lacrymal (sur la face médiale du *m. nasolabialis*). La structure des fibres musculaires du *m. maxillo labialis* est hautement dérivée et propre aux éléphants.

Le *m. buccinator* s'insère pour la *pars rimana* sur le maxillaire en arrière et au-dessus de la dent jugale antérieure, sur la partie postérieure de la membrane muqueuse de la joue, sur la mandibule un peu en arrière de la dent jugale antérieure ;

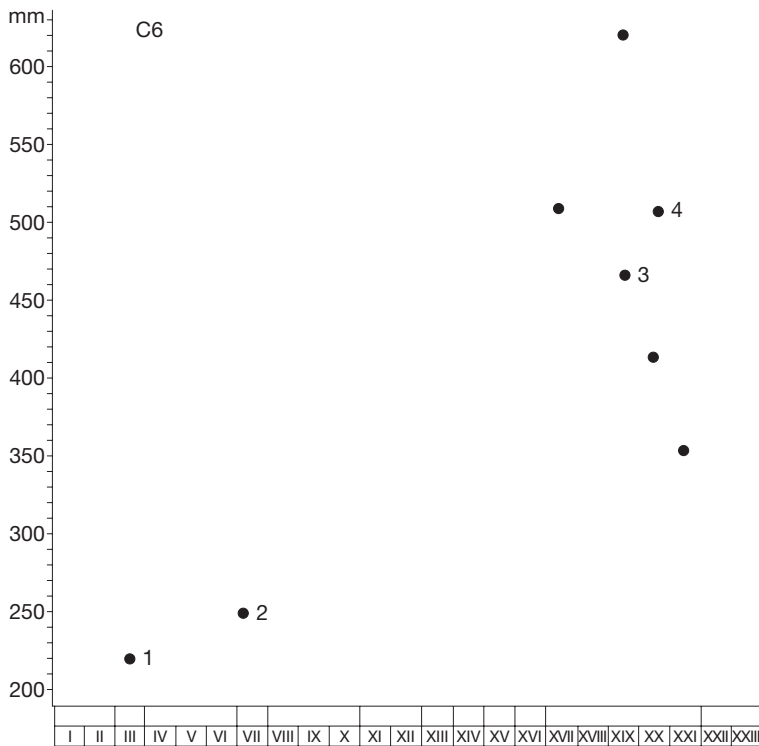


Fig. 30. — Croissance de la région périnasale chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). En abscisses, âges dentaires. En ordonnées, mensuration crânienne : **C6**, largeur prise aux apophyses postorbitaires du frontal (voir Tableaux 1 et 3). En Pégouan, sauf : **1**, Castelnau-Barbarens ; **2**, Gers (loc. indéterminée) ; **3**, Ceramica Mirasierra (d'après Mazo 1976) ; **4**, Simorre-Tournan.

et pour la *pars supralabialis* à l'avant des prémaxillaires.

Le *m. nasalis* s'insère sur le prémaxillaire en arrière, au-dessus et médialement à l'alvéole de l'incisive.

Le *m. lateralis nasi* s'insère en un arc le long du bord osseux de l'ouverture nasale externe, dorsalement et latéralement sur le processus ascendant du prémaxillaire et sur le nasal.

Des faisceaux du *m. rectus nasi* s'insèrent sur la face dorsale du rostre (prémaxillaires) et forment la partie ventrale du conduit nasal. L'insertion de faisceaux du *m. rectus nasi* sur l'os est propre aux éléphants.

À la suite de Gregory (1934) il semble bien qu'il faille admettre que chez les Elephantida la gouttière symphysaire qui creuse le rostre entre les deux crêtes interalvéolaires était le réceptacle

d'une langue remarquablement agrandie. Ce trait est important car il implique l'existence d'une muqueuse susjacente. Celle-ci n'était donc pas réduite à l'inverse des éléphants. C'est l'allongement de la symphyse mandibulaire sans extension parallèle des prémaxillaires – une combinaison singulière – qui a entraîné le développement musculaire nécessaire à la construction d'une lèvre supérieure musculeuse, rigide et préhensile à la fois : une trompe qui tend vers le type élephantin plutôt que le type tapiroïde. À l'origine des Elephantiformes (chez *Phiomia serridens* par exemple), la plus grande partie de la trompe était donc plus une lèvre préhensile qu'une trompe flexible ; seul l'avant devait représenter l'ébauche de la trompe élephantine. La question de savoir de combien la trompe s'étendait au-delà du bord antérieur de la mandibule (Fig. 45) reste source de conjectures.

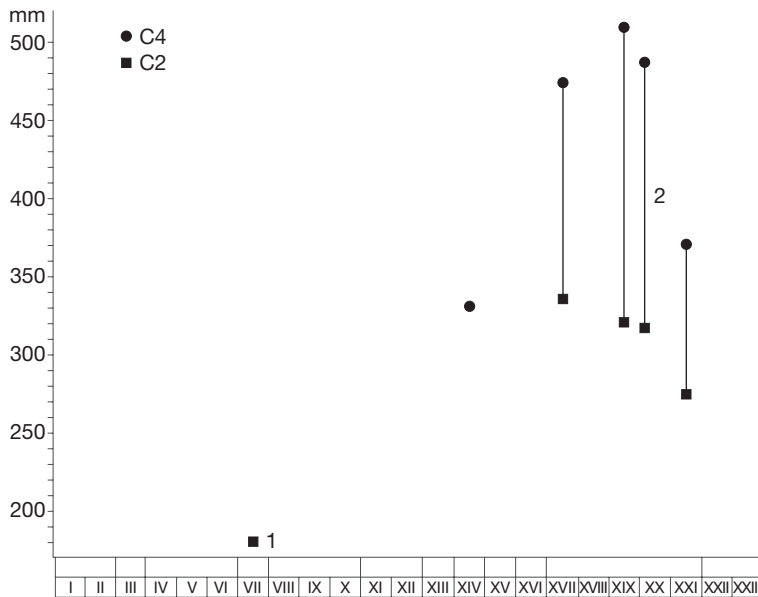


FIG. 31. — Croissance du crâne chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). En abscisses, âges dentaires. En ordonnées, mensurations crâniennes : **C4**, longueur du rostre ; **C2**, longueur du crâne cérébral (voir Tableaux 1 et 3). En Péjouan sauf 1, Gers (loc. indéterminée) ; 2, Simorre-Tournan. (Modifié d'après Tassy 1996b: fig. 11.8.)



FIG. 32. — Croissance du crâne cérébral chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). En abscisses, âges dentaires. En ordonnées, mensuration crânienne : **C11**, écartement des lignes temporales (voir Tableaux 1 et 3). En Péjouan sauf 1, Gers (loc. indéterminée) ; 2, Ceramica Mirasierra (d'après Mazo 1976) ; 3, Simorre-Tournan (MNHN.F.SI37).

Chez les éléphants la trompe longue et flexible sur toute sa longueur, et dans toutes les directions, doit beaucoup à la brévirostrie : on voit là que le raccourcissement du rostre symphysaire n'est pas seulement un caractère ostéologique simple dont l'apparition multiple par convergence au sein des Elephantimorpha serait de peu de conséquences : c'est un remaniement considérablement de tout le massif facial.

Il reste que j'admets volontiers qu'une trompe amorçant le type élephantin existait chez *G. angustidens* (et, à un stade moins dérivé encore, chez *Phiomina serridens*, c'est-à-dire chez le morphotype ancestral des Elephantiformes). Chez *G. angustidens*, les muscles longitudinaux (partie supérieure du *m. maxillo labialis*) fonctionnaient vraisemblablement à la manière des éléphants ainsi que l'activité simultanée des muscles obliques



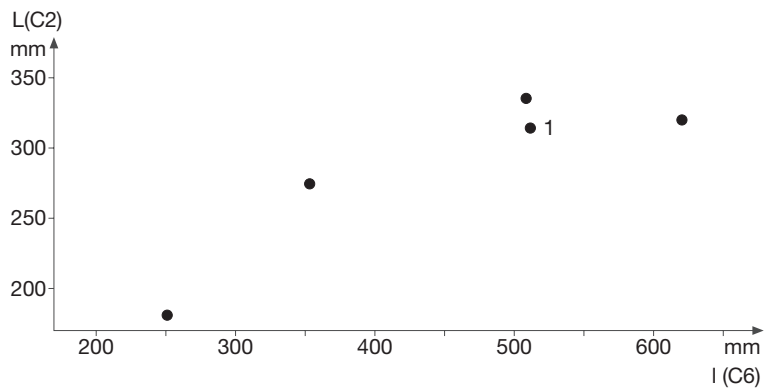


FIG. 33. — Croissance relative de la face par rapport au crâne cérébral chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). En abscisses, mensuration : **C6**, largeur prise aux apophyses postorbitaires du frontal. En ordonnées, mensuration : **C2**, longueur du crâne cérébral (voir Tableaux 1 et 3). En Péjouan sauf **1**, Simorre-Tournan.

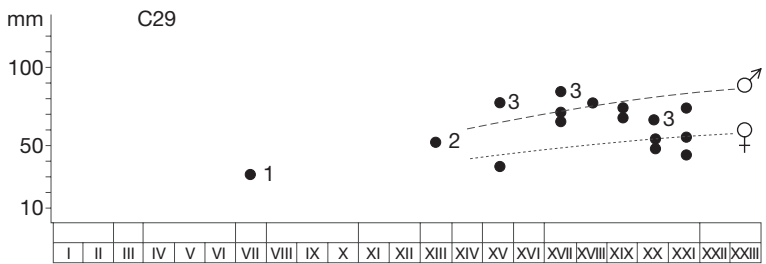


FIG. 34. — Croissance de la face chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). En abscisses, âges dentaires. En ordonnées, mensuration crânienne : **C29**, hauteur du maxillaire sous le processus infra-orbitaire (voir Tableaux 1 et 3). Modifié d'après Tassy 1996b, fig. 11.9. En Péjouan sauf **1**, Gers (loc. indéterminée) ; **2**, Castelnau-Barbarens ; **3**, Simorre-Tournan.

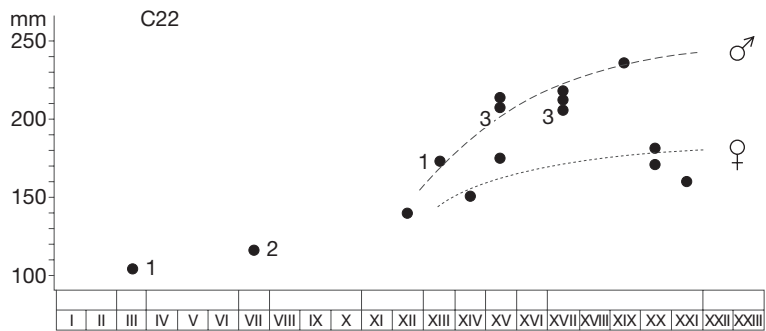


FIG. 35. — Croissance de la face chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). En abscisses, âges dentaires. En ordonnées, mensuration crânienne : **C22**, largeur externe maximale du palais (voir Tableaux 1 et 3). En Péjouan sauf **1**, Castelnau-Barbarens ; **2**, Gers (loc. indéterminée) ; **3**, Simorre-Tournan.

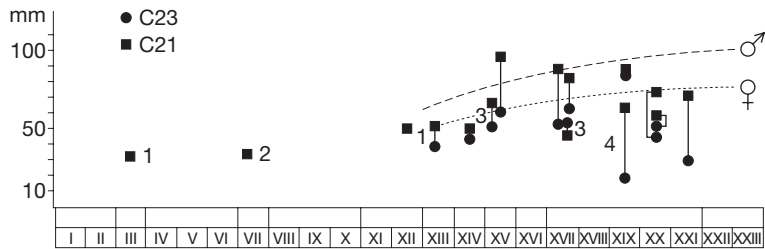


FIG. 36. — Croissance du crâne chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). En abscisses, âges dentaires. En ordonnées, mensurations crâniennes : **C21**, largeur interne du palais ; **C23**, largeur du palais à l'avant de la série dentaire (voir Tableaux 1 et 3). En Péjouan sauf 1, Castelnau-Barbarens ; 2, Gers (loc. indéterminée) ; 3, Simorre-Tournan ; 4, Ceramica Mirasierra (d'après Mazo 1976).

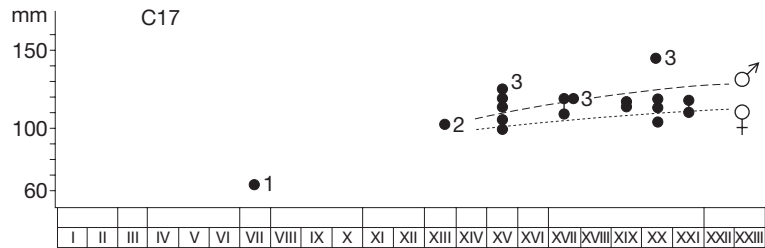


FIG. 37. — Croissance du crâne chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). En abscisses, âges dentaires. En ordonnées, mensuration crânienne : **C17**, profondeur du processus infra-orbitaire du maxillaire (voir Tableaux 1 et 3). En Péjouan sauf 1, Gers (loc. indéterminée) ; 2, Castelnau-Barbarens ; 3, Simorre-Tournan.

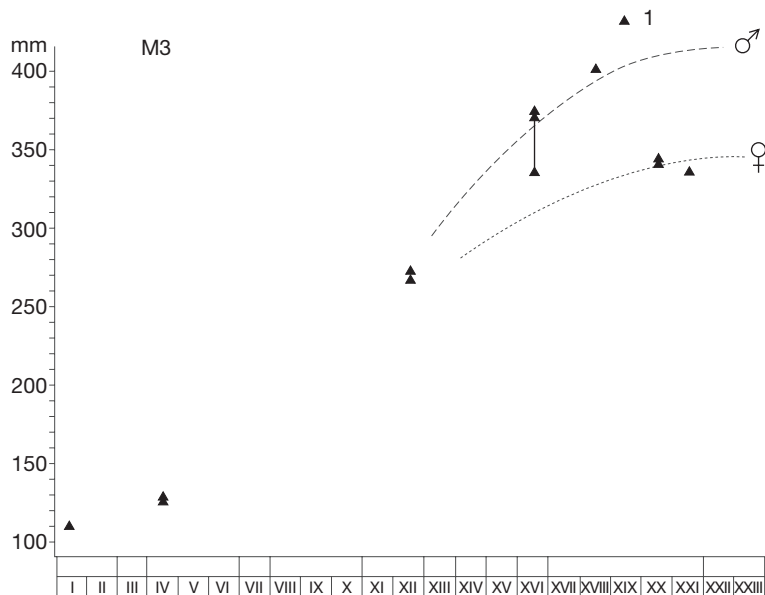


FIG. 38. — Croissance de la mandibule chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). En abscisses, âges dentaires. En ordonnées, mensuration mandibulaire : **M3**, longueur alvéolaire (voir tableaux 1 et 4). En Péjouan sauf 1, Ceramica Mirasierra (d'après Mazo 1976).

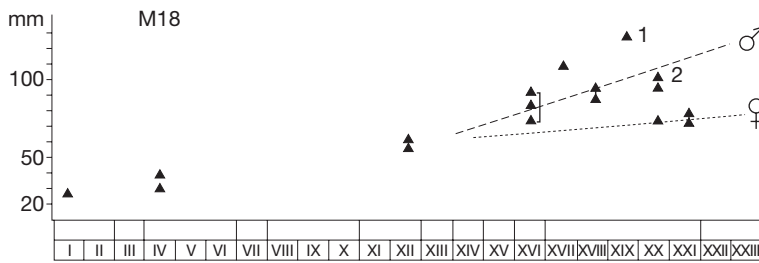


FIG. 39. — Croissance de la mandibule chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). En abscisses, âges dentaires. En ordonnées, mensuration mandibulaire : **M18**, hauteur de la branche horizontale prise au bord symphysaire postérieur (voir Tableaux 1 et 4). En Péjouan sauf **1**, Ceramica Mirasierra (d'après Mazo 1976) ; **2**, Simorre-Tournan.

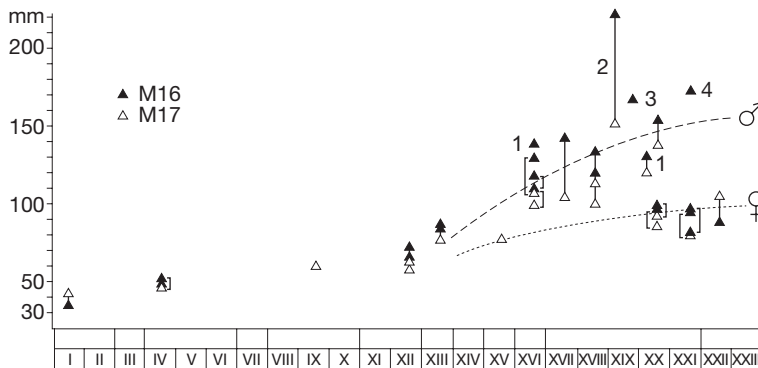


FIG. 40. — Croissance de la mandibule chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). En abscisses, âges dentaires. En ordonnées, mensurations mandibulaires : **M16**, hauteur maximale de la branche horizontale ; **M17**, hauteur de la branche horizontale prise au départ de la branche montante (voir Tableaux 1 et 4). En Péjouan sauf **1**, Simorre-Tournan ; **2**, Ceramica Mirasierra (d'après Mazo 1976) ; **3**, Gers, localité indéterminée ; **4**, Villefranche d'Astarac. Modifié d'après Tassy 1996b: fig. 11.5.

dépresseurs de la trompe. En revanche, les mouvements latéraux (partie inférieure du *m. maxillo labialis*) et ventraux (enroulement ventral) permis par l'activité combinée de la partie inférieure du *m. maxillo labialis* et les muscles obliques, étaient respectivement réduits et nuls.

Au contraire, les proboscidiens non éléphantiformes dont on connaît le crâne en tout ou partie (*Phosphatherium*, *Moeritherium*, *Numidotherium*, *Barytherium*, les *Deinotheriidae*) sont fort différents de ce point de vue. Chez ces taxons, les fosses nasales, quoique vastes, sont peu ou pas reculées et ces animaux étaient dépourvus de trompe éléphantine. La morphologie de la trompe des *Deinotheriidae* a été fort discutée. La célèbre reconstitution réalisée par Burian en 1940 d'un

*Deinotherium* Kaup, 1829 extrêmement éléphantin (Augusta & Burian 1959 ; voir également Tassy 1998: 57, fig. 6) doit être abandonnée, reconstitution elle-même d'ailleurs inspirée d'Abel (1922). Celle d'un *Deinotherium* extrêmement sirénien due à Gregor *et al.* (2000) doit l'être également, ne serait-ce qu'à cause de l'existence du polissage des défenses inférieures qui ne peut être dû qu'à une lèvre musculuse extrêmement proéminente, autrement dit, plus vraisemblablement une courte trompe. Harris (1975: 357, 358) admet, en raison de la flexion du rostre prénasal parallèlement à celle du rostre symphysaire, un « short tapir-like proboscis » chez *Prodeinotherium hobleji* (Andrews, 1911) quoique la région périnasale soit par ailleurs plus proche du type éléphantiforme



FIG. 41. — Croissance de la mandibule chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). En abscisses, âges dentaires. En ordonnées, mensurations mandibulaires : **M8**, épaisseur de la branche horizontale prise à l'avant de la série dentaire (voir Tableaux 1 et 4). En Péjouan sauf 1, Simorre-Tournan.

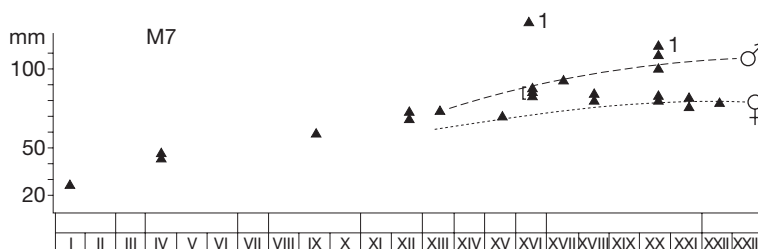


FIG. 42. — Croissance de la mandibule chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817). En abscisses, âges dentaires. En ordonnées : mensurations mandibulaires : **M7**, épaisseur de la branche horizontale prise au départ de la branche montante (voir Tableaux 1 et 4). En Péjouan sauf 1, Simorre-Tournan. Modifié d'après Tassy 1996b: fig. 11.6.

que du type tapiroïde ; une reconstitution semblable à celle réalisée par Harris est également proposée pour *Deinotherium* par Markov *et al.* (2001, 2002). Mais le précurseur en matière de reconstitution de deinothère à courte trompe est Osborn (1910: 247) qui, cependant, abandonna ultérieurement ce point de vue (Osborn 1936: 102).

Le fait que chez les deinothères la surface de la fosse incisive soit plane à l'arrière, peut être tenu pour un trait plésiomorphe. Malgré la configuration dérivée de la région périnasale on peut penser que la trompe des deinothères se rapprochait plus de celle des tapirs que de celle des éléphants. On peut envisager que le redressement des prémaxillaires à la base de l'ouverture nasale externe (Fig. 14D) sert, au moins partiellement, de support mécanique à la traction de l'énorme masse de tissus mous et flexibles, notamment pour ce qui a trait aux mouvements des faisceaux obliques (*pars rimana* et *pars supralabialis m. buccinatorii*) ainsi que *m. rectus nasi* (qui s'insère sur les prémaxil-

lares). C'est pourquoi la fonction de la trompe des deinothères devait être plus proche de celle des tapirs, c'est-à-dire non dérivée dans un sens éléphantin. Une spécialisation de deinothère peut, en outre, être envisagée. Au gonflement anté-orbitaire spectaculaire du maxillaire des deinothères peut répondre une insertion dorso-latérale différente du *m. maxillolabialis* et, peut-être, selon Harris, du *m. nasolabialis* (= *levator labii superioris proprius* de Harris [1975: 358]) qui s'insère chez les éléphants sur l'apophyse du lacrymal, latéralement au *m. maxillo-labialis*, de telle sorte que l'aponévrose du *m. maxillo-labialis* pouvait être considérable. Ce développement compensait-il l'absence du redressement des prémaxillaires à la base des fosses nasales et le développement plus faible que l'on peut en déduire des fibres du *m. rectus nasi*? En ce cas les mouvements du *m. maxillo labialis* n'ont pas la même fonction que ceux du *m. rectus nasi*. De telle sorte que l'hypothèse d'une trompe assez

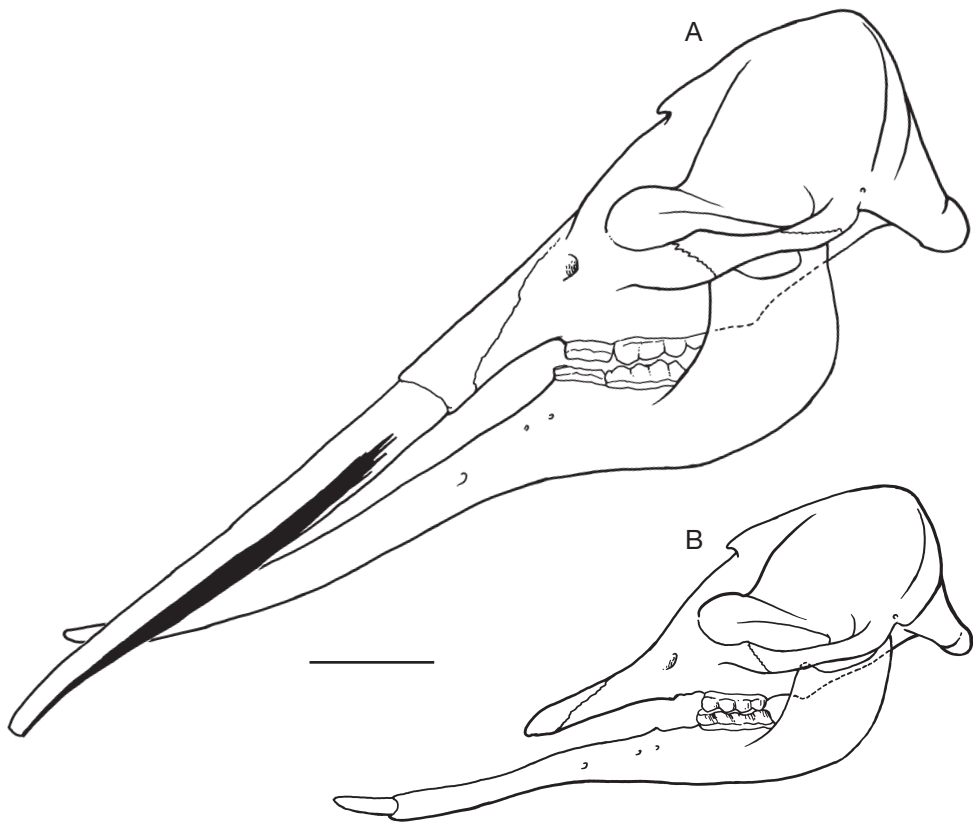


FIG. 43. — La tête osseuse de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), adulte (âge dentaire XVIII-XXI). **A**, mâle d'après MNHN.F.SEP25, SEP186, SEP216, SEP301 ; **B**, femelle d'après SEP38/187, SEP185, SEP251. Dessins : D. Visset (UPMC). Échelle : 20 cm.

primitive chez les deinothères en regard de celle de *Gomphotherium angustidens* et des éléphants est donc la plus vraisemblable.

Il reste que le raccourcissement du rostre symphysaire chez les deinothères et chez les éléphants est clairement un parallélisme qui n'a rien à voir avec le développement d'un même type de trompe. Chez les éléphantiformes le dispositif initial de la mise en place de la trompe est manifestement le résultat d'un allongement de la face en liaison avec la croissance continue des défenses supérieures et inférieures (Tassy 1998). Une fois qu'un tel type de croissance est mis en place, la réduction secondaire des défenses supérieures à la manière des femelles de *Gomphotherium angustidens* ne change pas les proportions de la trompe même si la face est plus massive chez le mâle (Figs 43, 45).

#### LE CRÂNE ET LA MANDIBULE DE *GOMPHOTHERIUM ANGUSTIDENS*: UNE RÉCAPITULATION AU SEIN DES ELEPHANTIFORMES EN MANIÈRE DE CONCLUSION

L'espèce *Gomphotherium angustidens* représente un jalon significatif dans l'évolution des Elephantiformes.

Sans aborder ici la position phylogénétique de l'espèce, une conclusion à cette anatomie cranio-mandibulaire peut être tirée en récapitulant les caractères de façon comparative, c'est-à-dire relativement à ceux connus chez les espèces miocènes de grade trilophodonte habituellement incluses dans le groupe paraphylétique des gomphothères. Il s'agit des restes crâniens et mandibulaires de *Gomphotherium* « groupe *annectens* » (*sensu* Tassy 1996c) (y compris



*Gomphotherium hannibali* Welcomme, 1994), de *Progomphotherium maraisi* Pickford, 2003, de *Gomphotherium subtapiroideum* (Schlesinger, 1917) et de *Gomphotherium cf steinheimense* (Klähn, 1922).

#### GOMPHOTHERIUM ANGUSTIDENS ENTRE ÉLÉPHANTIFORMES ET ÉLÉPHANTS

Avant d'expliciter cet aspect, je résume ci-dessous les traits « intermédiaires » exhibés par *Gomphotherium angustidens* relativement aux Éléphants modernes et au morphotype des Elephantiformes (tel qu'il est représenté, au moins partiellement, par l'espèce *Phiomia serridens* Andrews & Beadnell, 1902 du Paléogène du Fayoum – c'est-à-dire *Phiomia minor* (Andrews, 1904) et *Phiomia wintoni* (Andrews, 1905) *sensu* Osborn [1936: 242, 243, fig. 183]; l'espèce contemporaine *Palaeomastodon beadnelli* Andrews, 1901 mal connue, ne peut être prise comme référence). En quelque sorte, ce résumé paraphrase, en l'actualisant, la synthèse muséologique d'Andrews (1908) et liste les caractères d'Elephantimorpha destinés à être contrôlés, c'est-à-dire réfutés ou confirmés, à la lumière de la découverte d'éléphantiformes de l'Oligocène terminal et du Miocène basal, pour l'instant connus par des restes fort incomplets (Antoine *et al.* 2003; Sanders *et al.* 2004; Sanders *et al.* 2010; Shoshani *et al.* 2006) :

Par rapport aux éléphants modernes, le crâne de *Gomphotherium angustidens* présente des traits plésiomorphes, peu ou pas transformés par rapport à *Phiomia serridens* :

En vue supérieure :

- l'occipital, faiblement incliné vers l'avant, est peu visible en vue dorsale ;
- le crâne cérébral est relativement étroit ;
- les lignes temporales remontent sur le toit crânien (mais ne sont pas jointives) ;
- les prémaxillaires forment un rostre relativement étroit ;
- le maxillaire est percé par un foramen anteorbitaire dorsal ;
- l'attache du *processus zygomaticus* du maxillaire est longue et régulièrement dirigée vers l'arrière de telle sorte que l'arcade zygomatique est peu écartée du crâne.

En vue latérale :

- la face est basse, notamment la région alvéolaire du maxillaire sous le *processus zygomaticus* ;
- la fosse orbito-temporale est basse et allongée ;
- la voûte crânienne est peu élevée ; la plus grande hauteur est reculée ;
- le *basicranium* est faiblement redressé et l'alisphénoïde est relativement bas et allongé : la crête ptérygoïdienne de l'alisphénoïde n'est pas redressée à la verticale ;
- l'orbite s'ouvre en-dessus (et plutôt à l'arrière) de la série dentaire et non à l'avant ;
- l'incurvation du bord alvéolaire du maxillaire au départ du rostre est faible.

En vue ventrale :

- le *basicranium*, peu redressé, est visible en grande partie en vue occlusale ;
- la fosse glénoïde est presque sur le même plan que la partie médiale du squamosal qui jouxte l'alisphénoïde et il n'y a pas de fosse postglénoïdienne creusée en arrière de la région articulaire ;
- le tympanique n'est pas dilaté latéralement et ne possède pas de conduit latéral étiré. Le foramen stylomastoïdien s'ouvre dans le prolongement du sillon du squamosal situé à la réunion des parties postglénoïdienne et posttympanique du squamosal ;
- l'exoccipital est peu gonflé et le bord postérieur n'est pas convexe vers l'arrière ;
- le *foramen magnum* et les condyles sont relativement bas et larges.

Par rapport aux éléphants modernes, la mandibule de *Gomphotherium angustidens* présente des traits plésiomorphes, peu ou pas transformés par rapport à *Phiomia serridens* :

- le rostre symphysaire est allongé (longirostrie) et muni d'une gouttière dorsale. Le fait que la longueur symphysaire soit plus importante que la longueur alvéolaire à l'inverse de *Phiomia* est un état dérivé d'Elephantimorpha qui connaît une réversion chez les éléphants ;
- la branche montante n'est pas très élevée, en corrélation avec le faible redressement du *basicranium* ;
- le condyle est à l'aplomb ou légèrement en arrière de l'angle mandibulaire.

Par rapport à *Phiomia serridens*, le crâne de *Gomphotherium angustidens* présente des traits apomor-

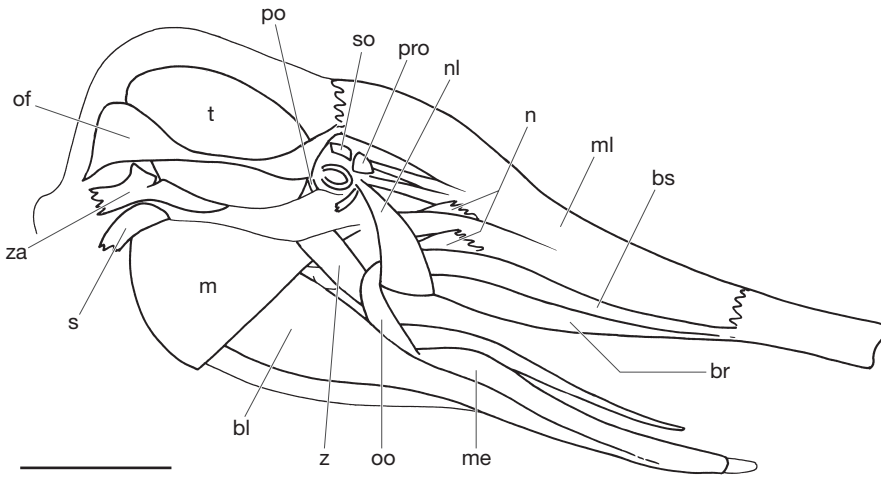


FIG. 44. — Reconstitution de la trompe chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) : la musculature superficielle. Abréviations : **bl**, buccinator (portion longitudinale = *depressor labii inferioris*) ; **br**, buccinator (*pars rimana*) ; **bs**, buccinator (*pars supralabialis*) ; **m**, masseur (la partie la plus superficielle du *platysma* qui recouvre le masseur n'est pas figurée) ; **me**, mentalis ; **ml**, maxillolabialis ; **n**, nasalis ; **nl**, naso labialis ; **of**, occipito frontalis ; **oo**, orbicularis oris ; **po**, post orbicularis ; **pro**, preorbicularis ; **s**, sternomastoïdeus ; **so**, supraorbicularis ; **t**, temporalis ; **z**, zygomatique (fibres transverses du *m. buccinator* + faisceaux mandibulaires du *platysma*) ; **za**, zygomatoco auriculaire. Dessin : D. Visset (UPMC). Échelle : 20 cm.

phes que l'on retrouve (ou plus dérivés encore) chez les éléphants modernes (ces traits sont des caractères d'Elephantimorpha sauf mention contraire) :

En vue supérieure :

- les lignes temporales ne sont pas jointives : pas de crête sagittale ;
- la partie périnasale de la face est courte ;
- la partie prénasale est vaste ; son grand développement est caractéristique des Elephantimorpha (il y a réversion avec raccourcissement ultérieur chez les éléphants) ;
- les fosses nasales (orifice nasal externe) sont vastes et élargies et les prémaxillaires remontent dorsalement autour des os nasaux (processus ascendant étiré) ;
- les fosses nasales sont reculées en arrière des orbites et les os nasaux sont situés au niveau des processus postorbitaires des frontaux ; ces processus sont relativement courts et saillants ;
- à la base de l'ouverture nasale externe le sillon d'insertion du cartilage mésenthoïdien est court (caractère de *G. angustidens* + Elephantioidea) ;
- à l'intérieur des fosses nasales le *processus nasalis* du prémaxillaire dessine une cuvette latérale (caractère de *G. angustidens* + Elephantioidea).

En vue latérale :

- la face est relativement courte et haute et les maxillaires sont gonflés dorsalement : le profil du rostre (région prénasale) n'est pas concave vers l'avant ;
- l'incurvation du bord alvéolaire du maxillaire au départ du rostre est amorcée, le jugal est plus grêle (caractère d'Elephantida) ;
- dans la fosse orbitotemporale la *crista orbitotemporalis* forme une gouttière avec la crête maxillofrontale ; les forams de la fosse sont comprimés à l'arrière, il n'y a pas de foramen lacrymal (au moins chez l'adulte) (caractère d'Elephantida) ;
- la lame latérale de l'alisphénoïde est gonflée et enveloppe la capsule maxillaire où se situe la dent jugale en formation au cours de la vie de l'animal.

En vue ventrale :

- le palais est dépourvu de protubérance surplombant des choanes (pas de *spina palatina*) ;
- le *foramen ovale* et le *foramen lacerum medium* sont confluent (ils sont séparés chez *Phiomia* par une mince lame osseuse qui n'est pas toujours préservée sur les spécimens en collection) ;
- la fosse glénoïde est réduite (caractère d'Elephantida),

- la partie posttympanique du squamosal est vaste et gonflée postérieurement ;
- le tympanique est agrandi et le *foramen stylomastoideus* s'ouvre plus latéralement ;
- le basioccipital et la région basale de l'exoccipital entre condyle et *foramen metoticum* sont raccourcis antéro-postérieurement et le bord postérieur du tympanique s'étend vers l'arrière près des condyles ;
- une fosse d'insertion pour le ligament du tympanohyal est contiguë au foramen stylomastoidien ;
- il n'y a pas de *canalis temporalis* : disparition de l'ouverture ventrale du canal.

Par rapport à *Phiomia serridens*, la mandibule de *Gomphotherium angustidens* présente des traits apomorphes que l'on retrouve (ou plus dérivés encore) chez les éléphants modernes :

- la branche montante est étirée vers le haut et l'arrière ; le condyle est élevé par rapport à l'apophyse coronoïde ;
- l'angle mandibulaire est haut placé, à peu près au niveau du bord alvéolaire de la branche horizontale (caractère d'Elephantida ou *G. angustidens* + Elephantoidae) (il est au-dessus du plan occlusal chez les Elephantidae) ;
- le bord postérieur de la branche montante est rectiligne depuis le condyle jusqu'à l'angle mandibulaire : l'incurvation sous-condylienne est nulle ou à peine esquissée (caractère d'Elephantida ou *G. angustidens* + Elephantoidae).

#### COMPARAISON AVEC LES GOMPHOTHÈRES

##### TRILOPHODONTES MIOCÈNES

Aucune des espèces de gomphothères trilophodontes dont il est question dans cette section n'est connue par des restes cranio-mandibulaires aussi complets que *Gomphotherium angustidens*. C'est pourquoi la question de l'extension taxonomique du genre *Gomphotherium* n'est toujours pas résolue.

#### *Gomphotherium* «groupe annectens»

Le taxon *Gomphotherium* «groupe annectens» rassemble des espèces dont les molaires sont primitives, autrement dit a été conçu comme le groupe-souche du genre *Gomphotherium*, lui-même paraphylétique (Tassy 1996c). L'usage du nom de genre *Gomphotherium* Burmeister, 1837

au-delà de son espèce type, *Mastodon angustidens*, uniquement justifié par les habitudes, est donc trompeur. Il reste que de ces formes primitives regroupées dans *Gomphotherium* «groupe annectens» sensu Tassy 1996c, les espèces *Gomphotherium annectens* (Matsumoto, 1925) et *Gomphotherium hannibali* Welcomme, 1994 ont révélé des caractères cranio-mandibulaires significatifs.

Les caractères cranio-mandibulaires de *Gomphotherium annectens* du Miocène ancien du Japon ont été décrits par Matsumoto (1927), Makiyama (1938) et Tassy (1994) à partir d'un spécimen adulte (âge dentaire XVIII). L'espèce est plus petite que *G. angustidens*, les fosses nasales sont plus primitives (aussi bien en ce qui concerne le *processus nasalis* du prémaxillaire que l'insertion du cartilage méséthmoïdien). La mandibule est pourvue d'un foramen coronoïde. Le rostre symphysaire de la mandibule est plus court que la longueur alvéolaire de la branche horizontale. Il est situé dans le prolongement de la branche horizontale sans angulation ventrale.

Le palais de *G. hannibali* Welcomme, 1994 du Miocène ancien du Languedoc est connu à partir d'un spécimen âgé, incomplet (M2 excavées, M3 usée : âge dentaire XXI) décrit par Welcomme (1994). Sa taille est comparable à celle de *G. angustidens*. Les prémaxillaires sont larges et devaient abriter de fortes défenses. Même si, en raison de la simplicité des M3, cette espèce est incluse dans *G.* «groupe annectens» par Shoshani & Tassy (1996: 370), ce palais se rapproche nettement plus de *G. angustidens* que de *G. annectens*. Une allocation à l'espèce *Gomphotherium subtapiroideum* (voir plus loin) est également possible.

L'espèce *Progomphotherium maraisi* Pickford, 2003 du Miocène inférieur de Namibie est connue par deux crânes fragmentaires, une symphyse mandibulaire et des dents isolées (Pickford 2003: 210-218). Elle se distingue principalement par sa petite taille et sa massivité. Le crâne est bas et allongé. Les arcades zygomatiques sont puissantes et écartées du crâne. Les prémaxillaires sont relativement hauts par rapport à leur longueur. Le basicranium est peu redressé. Le crâne cérébral n'est pas très large et au sommet du crâne les lignes temporales sont assez proches. La

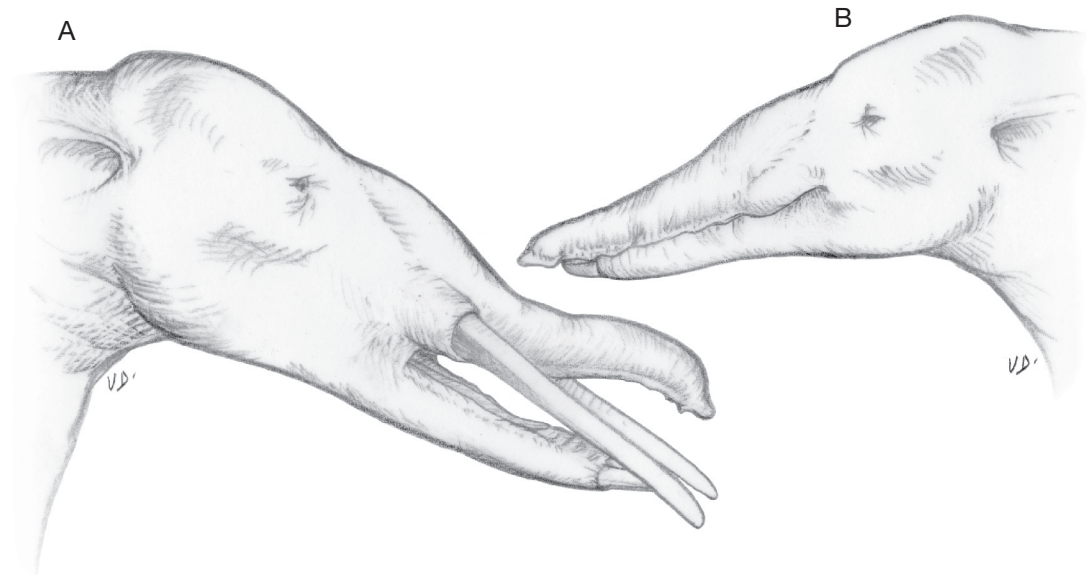


FIG. 45. — Essais de reconstitution de la trompe chez *Gomphotherium angustidens* adulte : **A**, mâle muni de défenses supérieures ; **B**, femelle dépourvue de défense supérieure. Dessins : D. Visset (UPMC).

symphyse mandibulaire est haute. Les molaires sont primitives. Il semble sur le crâne fragmentaire holotype – le meilleur spécimen – que M1-M2-M3 (les dents sont très abîmées) sont en fonction simultanément : un état primitif du « déplacement » horizontal des Elephantimorpha. Globalement, ainsi que le souligne Pickford (2003 : 213) cette espèce associe des caractères primitifs qui l'éloignent fortement de *G. angustidens*. Le fait que la symphyse mandibulaire soit courte (environ 200 mm d'après Pickford 2003 : 214) peut également être une plésiomorphie en ce sens que la longueur de la symphyse est liée de façon allométrique à la taille générale de la mandibule (comme on l'a vu plus haut) : ce n'est donc pas une brévirostrie au sens strict. À ce titre, la mandibule de *P. maraisi* se rapproche nettement de celle de *G. annectens*. Cette dernière espèce, également de petite taille, est cependant plus gracie, à l'instar de *G. angustidens*. On a rappelé plus haut que la base des fosses nasales de *G. annectens* était particulièrement primitive pour une espèce découverte dans des terrains néogènes. Il semble que le redressement des

prémaxillaires chez *P. maraisi* soit plus marqué (Pickford 2003 : 247, pl. 8) mais c'est peut-être un artéfact dû à l'angle de prise de vue. Quant au bord latéral des fosses nasales, il est difficile de conclure définitivement à partir des illustrations (Pickford 2003 : pl. 6, fig. 1). Il semble que, dans la fosse, le rebord interne des prémaxillaires (*processus nasalis*) forme une cuvette. Si tel était bien le cas, la région nasale serait relativement dérivée à l'instar de *G. angustidens*. Selon Sanders *et al.* (2010 : 199) cette région du crâne est plutôt de type amébelodonte et *P. maraisi* serait l'espèce la plus primitive connue des Amebelodontinae.

#### *Gomphotherium subtapiroideum*

L'espèce *G. subtapiroideum* (Schlesinger, 1917) a été récemment réévaluée par Göhlich (2010) et clairement distinguée de *G. angustidens*. Dans la stratigraphie continentale du Miocène européen, l'espèce *G. subtapiroideum* (MN5-MN9) est contemporaine de *Gomphotherium angustidens* (Göhlich 2010 : 165). Les restes crâniens et mandibulaires attestés de *G. subtapiroideum* sont rares. La seule mandibule complète connue à Sandelzhausen (Göhlich 1998 :

180, 189, fig. 8f), munie de m2-m3 (âge dentaire XIX), est fortement reconstituée. La symphyse est dans le prolongement de la branche horizontale. La branche montante est profonde, relativement basse mais avec un condyle plus haut que l'apophyse coronoïde, à la manière de *G. angustidens*. Le foramen coronoïde est présent.

#### *Gomphotherium steinheimense*

L'espèce *G. steinheimense* (Klähn, 1922) (dans laquelle j'inclus *Gomphotherium* aff. *steinheimense* sensu Göhlich 1998), est décrite dans le Miocène moyen et supérieur d'Allemagne (MN7/8-MN9 selon Göhlich 1999). Les caractères diagnostiques principaux de cette espèce concernent les défenses et les molaires (Göhlich 1998). Le crâne est imparfaitement connu. Du squelette articulé de Gweng près de Mühldorf décrit par Göhlich (1998) seule la base du crâne et l'occipital sont conservés. Ce squelette appartient vraisemblablement à un mâle, d'âge dentaire XXI. Les restes attribués à cette espèce (la plupart sont des dents isolées) sont tous de grande taille. La largeur occipitale du crâne du spécimen de Gweng (770 mm selon Göhlich 1998: 110) est presque de moitié plus grand qu'un crâne mâle de *G. angustidens* (514 mm pour MNHN.F.SI37, âge dentaire XX) et quasiment le double de celle du crâne de femelle MNHN.F.SEP185 d'En Pélouan (385 mm; voir mensuration 26 du Tableau 3), d'âge dentaire identique (XXI); ceci dépasse l'extension d'un dimorphisme sexuel.

La mandibule est assez différente de celle de *G. angustidens* (Göhlich 1998: 111-114, fig. 65). La grande taille est un premier trait. Par exemple, la hauteur de la branche horizontale prise au départ de la branche montante est de 190 mm et l'épaisseur est de 162 mm (Göhlich 1998: 111) contre 138 mm et 101 mm pour le plus grand mâle d'En Pélouan (MNHN.F.SEP216, âge dentaire XX; voir mensuration 17, Tableau 4). Les autres différences anatomiques sont : la symphyse haute relativement à la branche horizontale, la branche montante basse, l'angle mandibulaire peu étiré vers le haut, le bord postérieur de la branche montante presque vertical, le condyle situé au niveau de l'apophyse coronoïde et non au-dessus. Cependant, la branche montante a une signification taxinomique conjecturale. Sur

le spécimen mâle de *G. angustidens* de la Ceramica Mirasierra décrit par Mazo (1976) la branche montante, relativement basse est comparable à celle de *G. steinheimense*. Comme il a été signalé lors de la description des spécimens d'En Pélouan, la branche montante semble assez variable et il convient d'être prudent dans l'interprétation des différences citées. À l'inverse, la symphyse et les défenses du spécimen d'Espagne sont indubitablement de type *G. angustidens* et non *G. steinheimense*. Il n'y a pas lieu de remettre en question la singularité de cette dernière espèce.

Il apparaît donc qu'au moins trois gomphothères sont contemporains au sommet du Miocène moyen/base du Miocène supérieur en Europe occidentale, dès lors que les restes les plus récents de *G. subta-piroideum* dans le gisement de Massenhäuser sont bien datés de la zone MN8/9 (Göhlich 1998, 2010).

#### *Archaeobelodon filholi*

En dernier lieu, quelques caractères cranio-mandibulaires distinguent *G. angustidens* de l'amébelodontidé *Archaeobelodon filholi* (Frick, 1933), généralement rare dans les gisements miocènes mais abondant à Sansan. On ne connaît toutefois que deux crânes incomplets de cette espèce à Sansan. Le premier (âge dentaire XXI), fort déformé, sauf à l'avant, découvert par Laurillard en 1851, appartient au squelette monté de *A. filholi* (MNHN.F.BV15) exposé dans la Galerie de Paléontologie du MNHN sous le nom de *G. angustidens* jusqu'en 1998, date à laquelle le patronyme dû à Frick lui a été rendu (Gaudry 1878: 171, fig. 226; Boule & Piveteau 1935: 597, fig. 956; Osborn 1936: 258, fig. 199; Vaufray 1955: 798, fig. 807). Le second est un crâne fragmentaire juvénile (MNHN.F.SA2923/SA2940), réduit à une portion antérolatérale droite (Tassy 1994: 110, fig. 7) et un maxillaire fragmentaire gauche, également découvert par Laurillard en 1851.

Chez *G. angustidens*, de plus petite taille, la face et la région alvéolaire du maxillaire sont moins hautes, la région périnasale est plus longue; ces traits sont primitifs. Chez *A. filholi*, dès le stade juvénile (âge dentaire IX: D4 en fonction et M1 en éruption), la face est plus comprimée antéro-postérieurement avec le processus postorbitaire du frontal (*processus zygomaticus*) au-dessus de la limite D3/P3-D4 et



non en arrière. Ces différences sont significatives puisqu'elles sont présentes à un âge individuel où, on l'a vu, la variation intraspécifique liée au taux de croissance ne joue pas. Ces différences sont encore plus marquées chez l'adulte (MNHN.F.BV15 : M2-M3 en fonction, d'âge dentaire XXI) où l'orbite est avancée, à l'aplomb de M2 (et non de M3). Quant à la mandibule, chez *A. filholi* le rostre symphysaire est plus évasé, élargi à l'avant, quel que soit l'âge individuel. Au contraire, les grands mâles âgés de *G. angustidens* à longue symphyse (Villefranche d'Astarac, Ceramica Mirasierra) ont un rostre relativement étroit (Osborn 1929: 1, fig. 1; 1936: 257, fig. 198; Mazo 1976: 335, 345, fig. 8-3). Chez *A. filholi*, la branche montante est un peu moins redressée et l'angle mandibulaire est un peu plus dilaté, des proportions que l'on retrouve également chez *G. steinheimense*. Le foramen coronaire est présent.

## CONCLUSION

En conclusion, les nombreux restes découverts à En Pélouan donnent une bonne idée de l'extension de la variation individuelle dans une « population » de *G. angustidens*, notamment par rapport au dimorphisme sexuel. Comme l'atteste le spécimen mâle de grande taille décrit dans le Miocène moyen d'Espagne par Mazo (1976), cette variation ne couvre pas l'amplitude de ce que l'on peut admettre pour l'espèce *G. angustidens*. Cependant, sur les seules données cranio-mandibulaires comparables, on peut tirer deux conclusions taxinomiques. Il est avéré que les taxons du Miocène inférieur du « groupe *annectens* » (*Progomphotherium maraisi* inclus mais *G. hannibali* exclu), sont clairement distincts de *G. angustidens* et ne forment pas non plus une entité cohérente. En revanche les espèces contemporaines du Miocène moyen d'Europe – *G. angustidens*, *G. subtapiroideum* et *G. steinheimense* – sont beaucoup plus proches les unes des autres mais la variation intraspécifique de l'anatomie cranio-mandibulaire des deux dernières espèces citées reste à apprécier à partir de découvertes futures, afin de confirmer ou infirmer les traits distinctifs.

## Remerciements

Entre mes premières découvertes de proboscidiens à En Pélouan dans le Gers et l'élaboration de cet article en 2011, trente-sept ans se sont écoulés. Cette étude des traits cranio-mandibulaires du « mastodonte à dents étroites » est donc une façon de remercier ceux et celles qui m'ont permis de travailler sur ce groupe fascinant que sont les Proboscidea : il me faudrait aujourd'hui saluer les collègues qui m'ont accompagné au cours de quatre décennies, ils sont manifestement trop nombreux pour être cités ici. Je me bornerai donc à mentionner les responsables de l'illustration sans laquelle l'article n'existerait pas : Denis Serrette (MNHN) pour les photographies, Dominique Visset (UPMC) pour les dessins et Alexandre Lethiers (UPMC) pour l'infographie.

Les collègues en charge de collections contenant des restes cranio-mandibulaires de *Gomphotherium angustidens*, mais aussi de *G. subtapiroideum* et de *G. steinheimense* m'ont permis de mener cette étude au fil des décennies : A. Currant et J. J. Hooker au Natural History Museum de Londres, K. Heissig au Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie de Munich, E. P. J. Heizmann au Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart et au Muséum de Steinheim aujourd'hui appelé Meteorokratermuseum, O. Schultz au Naturhistorisches Museum Wien, Madame Sirven à l'Université de Claude-Bernard Lyon 1, Madame Lagarde au Musée Philadelphie Thomas à Gaillac, M. Philippe au Musée Guimet d'Histoire naturelle de Lyon et C. Sudre au Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse.

In fine, je salue la mémoire de Claudine Sudre et de Léonard Ginsburg, tous deux disparus en 2009. La première fut présente au moment des premières velléités gersoises et m'accueillit toujours avec bienveillance et dévouement dans son fief, le Muséum d'Histoire naturelle de Toulouse. C'est grâce au second que les fouilles dans le merveilleux pays d'Astarac ont pu voir le jour – dix années de missions de terrain qui sont de celles qui justifient que l'on fasse ce métier.

Cet article dans sa version définitive a grandement bénéficié de la lecture fort attentive des rapporteurs, G. N. Markov, A. Ohler et R. Tabuce.

# RÉFÉRENCES

- ABEL O. 1922. — *Lebensbilder aus der Tierwelt der Vorzeit*. G. Fischer, Jena, vii + 643 p.
- AICHEL O. 1918. — Kausale Studie zum ontogenetischen und phylogenetischen Geschehen am Kiefer mit besonderer Berücksichtigung von *Elephas* und *Manatus*. *Abhandlungen der Königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin* 3: 1-109.
- ANDREWS C.W. 1904. — On the evolution of the Proboscidea. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 196: 99-118.
- ANDREWS C. W. 1906. — *A descriptive catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayûm, Egypt*. British Museum (N.H.), London, xxxvii + 324 p.
- ANDREWS C. W. 1908. — *A Guide to the Elephants (Recent and Fossil) Exhibited in the Department of Geology and Palaeontology in the British Museum (Natural History)*. Trustees of the British Museum, London, 46 p.
- ANTOINE P.-O., DURANTHON F. & TASSY P. 1997. — L'apport des grands mammifères (rhinocerotidés, suoides, proboscidiens) à la connaissance des gisements du Miocène d'Aquitaine (France), in AGUILAR J.-P., LEGENDRE S. & MICHAUX J. (éds), Actes du Congrès BiochroM'97. *Mémoires et Travaux de l'Institut de Montpellier de l'École Pratique des Hautes Études* 21: 581-590.
- ANTOINE P.-O., WELCOMME J.-L., MARIVAUX L., BALLOCH I., BENAMMI M. & TASSY P. 2003. — First record of Paleogene Elephantoida (Mammalia, Proboscidea) from the Bugti Hills of Pakistan. *Journal of Vertebrate Paleontology* 23: 978-981.
- AUGUSTA J. & BURIAN Z. 1959. — *Les Animaux préhistoriques*. Éditions La Farandole, Paris, 164 p.
- BANG S. & ENLOW D. H. 1967. — Postnatal growth of the rabbit mandible. *Archives of Oral Biology* 12: 993-998.
- BEDEN M. 1979. — *Les éléphants (Loxodonta et Elephas) d'Afrique Orientale: systématique, phylogénie, intérêt biochronologique*. Volumes 1 & 2. Thèse Doctorat ès sciences, Université de Poitiers, 567 p.
- BEDEN M. 1983. — Family Elephantidae, in HARRIS J. M. (éd.), *Koobi Fora Research Project Volume 2 The Fossil Ungulates: Proboscidea, Perissodactyla, and Suidae*. Clarendon Press, Oxford: 40-129.
- BERGOUNIOUX F. M. & CROUZEL F. 1957. — Révision de quelques espèces de Mastodontes du Miocène. *Bulletin de la Société géologique de France* 7: 45-59.
- BOULE M. & PIVETEAU J. 1935. — *Les Fossiles. Éléments de Paléontologie*. Masson & Cie, Paris, 899 p.
- COURT N. 1990. — Periotic anatomy of *Arsinoitherium* (Mammalia, Embrithopoda) and its phylogenetic implications. *Journal of Vertebrate Paleontology* 10: 170-182.
- COURT N. 1994. — The periotic of *Moeritherium* (Mammalia, Proboscidea): homology or homoplasy in the ear region of Tethytheria McKenna, 1975? *Zoological Journal of the Linnean Society* 112: 13-28.
- COURT N. & JAEGER J. J. 1991. — Anatomy of the periotic bone in the Eocene proboscidean *Numidotherium koholense*: An example of parallel evolution in the inner ear of tethytheres. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* (s. III) 312: 559-565.
- CROUZEL F. & GINSBURG L. 1976. — Le gisement d'En Pèjouan à Simorre (Hervéien du Gers), piégeage des fossiles sur le cours d'un fleuve, in 4<sup>e</sup> Réunion Annuelle des Sciences de la Terre, Paris 13-16 avril 1976. Paris: 122.
- CUVIER G. 1806. — Sur différentes dents du genre des mastodontes, mais d'espèces moindres que celles de l'Ohio, trouvées en plusieurs lieux des deux continents. *Annales du Muséum d'Histoire naturelle* 8: 401-424.
- CUVIER G. 1812. (éd.) — Sur les éléphants vivants et fossiles, in *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes*. Tome 2. Déterville, Paris: 1-112.
- DAUBENTON L. J. M. 1764. — Description de l'éléphant, in BUFFON G. L. LECLERC DE, *Histoire Naturelle, générale et particulière, avec la Description du Cabinet du Roi*. Volume 11. Imprimerie Royale, Paris: 94-142.
- DEBRUYNE R. 2003. — *Différenciation morphologique et moléculaire des Elephantinae (Mammalia, Proboscidea). Statut systématique de l'éléphant d'Afrique de forêt, Loxodonta africana cyclotis (Matschie, 1900)*. Thèse du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, xv + 430 p. (et annexes).
- EALES N. B. 1926. — The anatomy of the head of a foetal African elephant, *Elephas africanus* (Loxodonta africana). *Transactions of the Royal Society of Edinburgh* 53: 491-551.
- EKDALE E. G. 2011. — Morphological variation in the ear region of Pleistocene Elephantimorpha (Mammalia, Proboscidea) from Central Texas. *Journal of Morphology* 272: 452-464.
- ELGOYHEN J. C., RIOLO M. L., GRABER L. W., MOYERS R. R. & MCNAMARA J. A. JR 1972. — Craniofacial growth in juvenile *Macaca mulatta*: a cephalometric study. *American Journal of Physical Anthropology* 36: 369-376.
- ENLOW D. H. 1963. — *Principles of Bone Remodeling*. Ch. C. Thomas, Springfield, 131 p.
- ENLOW D. H. 1966. — A comparative study of facial growth in *Homo* and *Macaca*. *American Journal of Physical Anthropology* 24: 293-308.
- ENLOW D. H. & BANG S. 1965. — Growth and remodeling of the human maxilla. *American Journal of Orthodontics* 51: 446-464.
- ENLOW F. H. & MCNAMARA J. A. JR 1973. — Varieties of *in vivo* tooth movements. *Angle Orthodontist* 43: 216-217.
- FERRETTI M. & DEBRUYNE R. 2011. — Anatomy and phylogenetic value of the mandibular and coronoid canals and their associated foramina in proboscideans (Mammalia). *Zoological Journal of the Linnean Society* 161: 391-413.

- FISCHER M. 1990. — Un trait unique de l'oreille des éléphants et des siréniens (Mammalia): un paradoxe phylogénétique. *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Paris* 311 (s. III): 157-162.
- FISCHER M. & TASSY P. 1993. — The interrelation between Proboscidea, Sirenia, Hyracoidea, and Mesaxonia: the morphological evidence, in SZALAY F. S., NOVACEK M. & MCKENNA M. C. (éds), *Mammal Phylogeny: Placentals*. Gustav Fischer, New York: 217-233.
- GAUDRY A. 1878. — *Les Enchaînements du monde animal dans les temps géologiques*. Mammifères tertiaires. F. Savy, Paris, 293 p.
- GAUDRY A. 1889 — Sur les Mastodontes trouvés à Tournan, dans le Gers, par M. Marty. *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Paris* 108: 1293, 1294.
- GHEERBRANT E. 2009. — Paleocene emergence of elephant relatives and the rapid radiation of African ungulates. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* 106: 10717-10721.
- GHEERBRANT E., SUDRE J., TASSY P., AMAGHZAZ M., BOUYA B. & IAROCHÈNE M. 2005. — Nouvelles données sur *Phosphatherium escuilliei* (Mammalia, Proboscidea) de l'Eocène inférieur du Maroc, apports à la phylogénie des Proboscidea et des ongulés lophodontes. *Geodiversitas* 27 (2): 239-333.
- GINSBURG L. & BULOT C. 2000. — Le cadre stratigraphique du site de Sansan, in GINSBURG L. (coord.), La faune miocène de Sansan et son environnement. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 183: 39-67.
- GINSBURG L. & TASSY P. 1977a. — Les nouveaux gisements à Mastodontes du Vindobonien de Simorre (Gers). *Comptes rendus sommaires des séances de la Société géologique de France* 1977 (1): 24-26.
- GINSBURG L. & TASSY P. 1977b. — Les fouilles paléontologiques dans la région de Simorre. *Bulletin de la Société Archéologique du Gers* 1977: 443-461.
- GINSBURG L., MUÏZON C. DE & TASSY P. 1975. — Découverte d'un important gisement à Mastodontes dans le Miocène moyen de Simorre (Gers). *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Paris* 280-D: 1547-1549.
- GÖHLICH U. B. 1998. — Elephantoida (Proboscidea, Mammalia) aus dem Mittel- und Obermiozän der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands: Odontologie und Osteologie. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen A* 36: 1-245.
- GÖHLICH U. B. 1999. — Order Proboscidea, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (éds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 157-168.
- GÖHLICH U. B. 2010. — The Proboscidea (Mammalia) from the Miocene of Sandelzhausen (southern Germany). *Paläontologische Zeitschrift* 84: 163-204.
- GREGOR H. J., KUHN R. & STORCH D. H. 2000. — Gedanken zur taxonomisch-systematischen Stellung von *Deinotherium* auf Grund anatomisch-morphologischer Gegebenheiten. *Documentae naturae*, 130: 1-141.
- GREGORY W. K. 1934. — On the significance of the supra-symphysial depression and groove in the shovel-tusked matodonts. *Journal of Mammalogy* 15: 4-12.
- GRÖNING K. & SALLER M. 1998. — *Der Elefant in Natur und Kulturgeschichte*. Könemann, Köln, 484 p.
- HANKS J. 1979. — *A Struggle for Survival. The Elephant Problem*. Country Life Books, London, 176 p.
- HARRIS J. M. 1975. — Evolution of the feeding mechanisms in the family Deinotheriidae (Mammalia: Proboscidea). *Zoological Journal of the Linnean Society* 56: 331-362.
- HAYNES G. 1991. — *Mammoths, Mastodonts & Elephants. Biology, Behavior, and the Fossil Record*. Cambridge University Press, Cambridge, xi+ 413 p.
- LAMBERT W. D. 1992. — The feeding habits of the shovel-tusked gomphotheres: evidence from tusk wear patterns. *Paleobiology* 18: 132-147.
- LARTET E. 1837. — Note sur les ossements fossiles des terrains tertiaires de Simorre, de Sansan, etc. dans le département du Gers et sur la découverte d'une mâchoire de singe fossile. *Comptes Rendus des séances de l'Académie des sciences, Paris* 4: 85-93.
- LARTET E. 1859. — Sur la dentition des Proboscidiens fossiles et sur la distribution géographique et stratigraphique de leurs débris en Europe. *Bulletin de la Société géologique de France* (2) 16: 469-515.
- LAWS R. M. 1966. — Age criteria for the African elephant *Loxodonta a. africana*. *East African Wildlife Journal* 4: 1-37.
- MAKIYAMA J. 1938. — Japonic Proboscidea. *Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial University B* 14: 1-59.
- MALDONADO E., MAZO A. V. & ALFEREZ F. 1983. — Los mastodontes (Proboscidea, Mammalia) del Orleaniense medio de Corcoles (Guadalajara). *Estudios geológicos* 39: 431-449.
- MARKOV G. N., SPASSOV N. & SIMEONOVSKI V. 2001. — A reconstruction of the facial morphology and feeding behaviour of the deinotheres, in CAVARETTA G., GIOIA P., MUSSI M. & PALOMBO M. R. (éds) *La Terra degli Elefanti-The World of Elephants*, Consiglio Nazionale delle Ricerche, Roma: 652-655.
- MARKOV G. N., SPASSOV N. & SIMEONOVSKI V. 2002. — Reconstruction of the facial morphology of *Deinotherium gigantissimum* Stefanescu, 1892 based on the material from Ezerovo, South Bulgaria. *Historia naturalis bulgarica* 14: 141-144.
- MARTY G. 1904. — *Découvertes sur le territoire de la commune de Tournan (Gers) d'une réunion de divers squelettes complets de mastodontes*. Pailhès et Ferran, Toulouse, 38 p.
- MATSUMOTO H. 1927. — On two new mastodonts and an archetypal stegodont of Japan. *The Science Reports of the Tôhoku Imperial University, Sendai, Geology* (2) 10: 1-11.



- MAZO A. V. 1976. — El *Gomphotherium angustidens* de la Cerámica Mirasierra, Tetuán de las Victorias (Madrid). *Estudios geológicos* 32: 331-347.
- MAZO A. V. 1996. — Gomphotheres and mammutids from the Iberian Peninsula, in SHOSHANI J. & TASSY P. (éds), *The Proboscidea. Evolution and palaeoecology of elephants and their relatives*. Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto: 136-142.
- MCMANARA J. A. JR, RIOLO M. L. & ENLOW D. H. 1976. — Growth of the maxillary complex in the rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *American Journal of Physical Anthropology* 44: 15-26.
- MEIN P. 1999. — European Miocene mammal biochronology, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (éds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 25-38.
- METZ-MULLER F. 2000. — *La population d'Anancus arvernensis (Proboscidea, Mammalia) du Pliocène de Dorkovo (Bulgarie); étude des modalités évolutives d'Anancus arvernensis et phylogénie du genre Anancus*. Thèse du Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, iv + 306 p.
- MOSS C. 1988. — *Elephant memories*. Elm Tree Books, London, 336 p.
- O'LEARY M. 2010. — An anatomical and phylogenetic study of the osteology of the petrosal of extant and extinct artiodactylans (Mammalian) and relatives. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 335: 1-206.
- OSBORN H. F. 1910. — *The Age of mammals in Europe, Asia and North America*. Macmillan, New York, xvii + 635 p.
- OSBORN H. F. 1929. — New Eurasiatic and American proboscideans. *American Museum Novitates* 393: 1-23.
- OSBORN H. F. 1936. — *Proboscidea. Volume 1 Moeritherioidea, Deinotherioidea, Mastodontoidea*. The American Museum Press, New York, xl + 802 p.
- PÉAN S., PATHOU-MATHIS M. & TASSY P. 1998. — Agents climatiques et édaphiques intervenant dans la mise en place d'un assemblage osseux: taphonomie d'un gisement à mastodontes du Miocène (En Pêjouan, Bassin d'Aquitaine, France), in *XIIIth Congress UISPP Proceedings*, Forlì, 6: 201-208.
- PETIT G. 1955. — Ordre des Siréniens, in GRASSÉ P. P. (dir.), *Traité de Zoologie*, t.17, fasc.1. Masson et Cie éditeurs, Paris: 918-993.
- PICKFORD M. 2003. — New Proboscidea from the Miocene strata in the lower Orange River Valley, Namibia. *Memoir of the Geological Survey of Namibia* 19: 207-256.
- RICHARD M. 1946. — Contribution à l'étude du Bassin Aquitain. Les gisements de mammifères tertiaires. *Mémoires de la Société géologique de France* N.S. 24 (52): 1-380.
- SANDERS W. J., KAPPELMAN J. & RASMUSSEN D. T. 2004. — New large-bodied mammals from the late Oligocene site of Chilga, Ethiopia. *Acta Palaeontologica Polonica* 49: 365-392.
- SANDERS W. J., GHEERBRANT E., HARRIS J. M., SAEGUSA H. & DELMER C. 2010. — Proboscidea, in WERDELIN L. & SANDERS W. J. (éds), *Cenozoic mammals of Africa*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London: 161-251.
- SAUNDERS J. J. 1977. — Late Pleistocene Vertebrates of the Western Ozark Highland, Missouri. *Illinois State Museum Reports of Investigation* 33: 1-118.
- SAVAGE R. J. G. & LONG M. R. 1986. — *Mammal Evolution: an Illustrated Guide*. British Museum (Natural History), London, vi + 259 p.
- SHOSHANI J. & TASSY P. 1996. — Appendix C.1, in SHOSHANI J. & TASSY P. (éds), *The Proboscidea. Evolution and palaeoecology of elephants and their relatives*. Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto: 354-373.
- SHOSHANI J. & TASSY P. 2005. — Advances in proboscidean taxonomy & classification, anatomy & physiology, and ecology & behavior. *Quaternary International* 126-128: 5-20.
- SHOSHANI J., GOLENBERG E. M. & YANG H. 1998. — Elephantidae phylogeny: morphological versus molecular results. *Acta Theriologica* Suppl. 5: 89-122.
- SHOSHANI J., WALTER R. C., ABRAHA M., BREHE S., TASSY P., SANDERS W. J., MARCHANT G. H., LIBSEKAL Y., GHIRMAI T. & ZINNER D. 2006. — A proboscidean from the late Oligocene of Eritrea, a «missing link» between early Elephantiformes and Elephantimorpha, and biogeographic implications. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* 103: 17296-17301.
- SIKES S. K. 1971. — *The Natural history of the African elephant*. Weidenfeld & Nicolson, London, xxv + 397 p.
- SIMPSON G. G. 1953. — *Life of the Past. An Introduction to Paleontology*. Yale University Press, New Haven, xii + 198 p.
- SPINAR Z. V. & BURIAN Z. 1974. — *Encyclopédie de la préhistoire*. Éditions La Farandole, Paris, 228 p.
- STARCK D. 1967. — Le crâne des mammifères, in GRASSÉ P. P. (dir.), *Traité de Zoologie*, t. 16, fasc.1. Masson, Paris: 405-549.
- STEININGER F. F. 1999. — Chronostratigraphy, geochronology and biochronology of the Miocene "European Land Mammal Mega-Zones (ELMMZ) and the Miocene" Mammal-Zones (MN-Zones)", in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (éds) *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 9-24.
- TASSY P. 1977a. — Le plus ancien squelette de gomphothère (Proboscidea, Mammalia) dans la formation burdigalienne des Sables de l'Orléanais, France. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* 37 (sér. C): 1-51.
- TASSY P. 1977b. — Découverte de *Zygodon turicensis* (Schinz) (Proboscidea, Mammalia) au lieu-dit Malartic à Simorre, Gers (Vindobonien moyen); implications paléogéographiques et biostratigraphiques. *Geobios* 10: 655-669.

- TASSY P. 1981. — Le crâne de *Moeritherium* (Proboscidea, Mammalia) de l'Eocène Dor el Talha (Libye) et le problème de la classification phylogénétique du genre dans les Tethytheria McKenna, 1975. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (sect. C) 3: 87-147.
- TASSY P. 1982. — Un bref aperçu sur les mastodontes d'En Pélouan (Gers), in 9<sup>e</sup> R. A. S. T., Paris 1982, Société Géologique de France, Paris: 592.
- TASSY P. 1983. — Les Elephantoides miocènes du Plateau du Potwar, Groupe de Siwalik, Pakistan. 1<sup>ère</sup> partie: introduction, cadre chronologique et géographique, mammutidés, amébelodontidés. *Annales de Paléontologie* 69 (2): 99-136.
- TASSY P. 1984. — Le mastodonte à dents étroites, le grade trilophodonte et la radiation initiale des Amebelodontidae, in BUFFETAUT E., MAZIN J.-M. & SALMON E. (éds). *Actes du Symposium Paléontologique G. Cuvier*, Montbéliard, 459-473.
- TASSY P. 1988. — The classification of Proboscidea: how many cladistic classifications? *Cladistics* 4: 43-57.
- TASSY P. 1994. — Gaps, parsimony, and early Miocene elephantoids (Mammalia), with a reevaluation of *Gomphotherium annectens* (Matsumoto, 1925). *Zoological Journal of the Linnean Society* 112: 101-117.
- TASSY P. 1995. — Origin and differentiation of the Elephantiformes (Mammalia, Proboscidea). *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg* 34 (1994): 73-94.
- TASSY P. 1996a. — Simorre, Gers 1806-1996, in VÉNEC-PEYRÉ M. T. & TASSY P. (éds), *Paléontologie: histoire récente et prospective à l'aube de l'an 2000. Deuxième Congrès National de Paléontologie*. Association Paléontologique Française, Paris: 58.
- TASSY P. 1996b. — Growth and sexual dimorphism among Miocene elephantoids: the example of *Gomphotherium angustidens*, in SHOSHANI J. & TASSY P. (éds), *The Proboscidea. Evolution and palaeoecology of elephants and their relatives*. Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto: 92-100.
- TASSY P. 1996c. — The earliest gomphotheres, in SHOSHANI J. & TASSY P. (éds), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto: 89-91.
- TASSY P. 1998. — Et la trompe vint aux éléphants. *La Recherche* 305: 54-57.
- TASSY P. & SHOSHANI J. 1988. — The Tethytheria: elephants and their relatives, in BENTON M. J. (éd.) *The Phylogeny and Classification of the Tetrapods*. The Systematics Association, Special Volume N°35B, Clarendon Press, Oxford: 283-315.
- TASSY P. & GÖHLICH U. B. 2012. — Retour sur la série type de *Gomphotherium angustidens* (Proboscidea, Mammalia): de Daubenton à Cuvier, et après. *Estudios Geológicos* 67 (2011): 321-332.
- TASSY P., CROUZEL F. & VIDALENC D. 1977. — Un crâne juvénile de *Gomphotherium angustidens* (Proboscidea, Mammalia) dans le Miocène moyen de Castelnau-Barbarens (Gers). *Géologie Méditerranéenne* 3: 211-220.
- TOBIEN H. 1972. — Status of the genus *Serridentinus* Osborn 1923 (Proboscidea, Mammalia) and related forms. *Mainzer geowissenschaftliche Mitteilungen* 1: 143-191.
- TOBIEN H. 1973. — On the evolution of mastodonts (Proboscidea, Mammalia). Part 1: The bunodont trilophodont groups. *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden* 101: 202-276.
- VAN DER MERWE N. J., BEZUIDENHOUT A. J. & SEEGER C. D. 1995. — The skull and mandible of the African elephant (*Loxodonta africana*). *Onderstepoort Journal of Veterinary Research* 62: 245-260.
- VANCUYLENBERG B. W. B. 1977. — Feeding behaviour of the Asiatic elephant in south-east Sri-Lanka in relation to conservation. *Biological Conservation* 12: 33-54.
- VAUFREY R. 1955. — Proboscidiens fossiles, in GRASSÉ P. P. (dir.), *Traité de Zoologie*, t.17, fasc.1. Masson, Paris: 784-875.
- WALL W. P. 1980. — Cranial evidence for a proboscis in *Cadurcodon* and a review of snout structure in the family Amynodontidae (Perissodactyla, Rhinocerotidae). *Journal of Paleontology* 54: 968-977.
- WELCOMME J.-L. 1994. — Le plus ancien crâne de proboscideen d'Europe, *Gomphotherium hannibali* nov. sp. (Proboscidea, Mammalia) du Miocène inférieur du Languedoc (France). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences. Série 2. Sciences de la terre et des planètes* 319: 135-140.

Soumis le 7 décembre 2011 ;  
 accepté le 28 mars 2012 ;  
 publié le 28 juin 2013.