



HAL
open science

L'odontologie de Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817) (Proboscidea, Mammalia) : données issues du gisement d'En Péjouan (Miocène moyen du Gers, France)

Pascal Tassy

► **To cite this version:**

Pascal Tassy. L'odontologie de Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817) (Proboscidea, Mammalia) : données issues du gisement d'En Péjouan (Miocène moyen du Gers, France). *Geodiversitas*, 2014, 36 (1), pp.35-115. 10.5252/g2014n1a2. hal-01324877

HAL Id: hal-01324877

<https://hal.sorbonne-universite.fr/hal-01324877v1>

Submitted on 1 Jun 2016

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

L'odontologie 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, 75231 Paris cedex 05 (France)
ptassy@mnhn.fr

Tassy P. 2014. — L'odontologie de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) (Proboscidea, Mammalia) : données issues du gisement d'En Péjouan (Miocène moyen du Gers, France). *Geodiversitas* 36 (1): 35-115. <http://dx.doi.org/10.5252/g2014n1a2>

RÉSUMÉ

L'anatomie dentaire de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), le proboscidien le plus fréquemment cité dans les listes fauniques du Miocène moyen continental d'Europe est détaillée à partir des fossiles du gisement d'En Péjouan à Simorre (Gers), gisement de l'Astaracien (zone mammalienne MN7 ou MN7/8). L'examen de la variation morphologique et dimensionnelle des défenses et des dents jugales appartenant à une seule espèce d'un seul gisement donne une base relativement objective, plutôt fiable vu le nombre de spécimens, pour non seulement définir *G. angustidens* mais aussi pour interpréter les variations interspécifique parmi les Elephantida. On insiste également sur l'occlusion dont les modalités en liaison avec le mode d'éruption dentaire sont valables pour toute espèce d'Elephantida de grade trilophodonte.

MOTS CLÉS
Mammalia,
Proboscidea,
gomphothères,
anatomie,
dents,
Simorre,
Miocène.

EXTENDED ABSTRACT

Odontology of Gomphotherium angustidens (Cuvier, 1817) (Proboscidea, Mammalia): data from the Middle Miocene locality of En Pélouan (Gers, France).

The dental anatomy of *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), the commonest proboscidean in the faunal lists of the Middle Miocene of Europe, is detailed on the basis of the numerous fossils found at En Pélouan in the vicinity of Simorre (Gers, France), a locality of Astaracian age (mammal zone MN7 or MN7/8). The examination of the morphologic and biometric variation of tusks, premolars and molars, based on an unprecedented number of specimens of one species in one locality, yields several results. The first is a better understanding of the evolutionary level of *G. angustidens* during the Astaracian. A second is a better knowledge of dental characters and their variation. The presence or absence of both upper and lower incisors (tusks), due to sexual dimorphism, is documented. In females, when they exist, upper tusks are much reduced. The relation between shape and growth stages of evergrowing tusks is illustrated in relation to a dental-age scale based on crania and mandibles with different premolars and/or molars and different wear stages. Variation of the orientation of the enamel band of upper tusks and of the piriform transverse sections of lower tusks is directly observed based on numerous specimens. The upper tusks are slightly curved outwards; they are not much curved ventrally although they display a twist even on rather straight tusks: in lateral view they are slightly concave dorsally at the premaxilla, then rather straight, and finally ventrally curved at the tip. The fabrication of enamel is stopped on male upper tusks at the dental ages XVII-XVIII (that is, with worn M2/m2 and first loph [id] of M3/m3 worn). No lower tusk shows circular or flat transverse sections, even if the longitudinal sulcus (on both dorsal and ventral sides) is more or less marked; the dorsal wear facet is strong but short. The bunolophodont pattern of decidual premolars, premolars and molars is extremely variable. The range of this variation is understood in details through several parameters: 1) the subdivision of lophids; 2) the shape of central conules and the resulting trefoiled wear figure; 3) the degree of subdivision of the central conules; 4) the posttrite conules; 5) the labial cristae of upper molars; 6) the development of the cingulum; 7) the degree of development of the fourth loph of M3s and of the fifth lophid of m3; and 8) the amount of cement. It appears that: 1) the binary subdivision of lophids is the rule, posttrite half lophids with three cusps are rare and variable on right and left sides; on upper molars, the mesoconelet is often fused with the anterior central conule; 2) the pretrite trefoiled wear figure of upper molars shows an enlargement of the posterior central conule compared to the anterior, and this asymmetry is seen even on worn teeth – this trait seems to be significant at the Astaracian, especially for M2 and M3; 3) pretrite central conules are subdivided (“serridentine” pattern), or not, and variation can be seen of right and left molars of same individuals; 4) posttrite conules are weak or absent; 5) the labial cristae of upper molars (mainly postparacrista and premetacrista) have the shape of smooth ridges and are never strongly developed; 6) the cingulum is mostly weak on the pretrite side, the development of the postcingulum is extremely variable, as that of the last lophid; 7) all M3s are tetralophodont, even the teeth which bear weak fourth loph and only one postcingulum cusp show an entoflexus between third and fourth lophids; m3s have four or five lophids; and 8) the cement is usually present in the interlophids (ids) and around the cusps. The biometric variation of molars, especially

M3s and m3s, is compatible with the explanation of sexual dimorphism. As a consequence, the variation of the dental traits described at En Pélouan brings a rationale for understanding any interspecific variation among the Elephantida. The study of wear facets of associated upper and lower premolars and molars lead to the description of the mode of occlusion in respect to horizontal tooth displacement and anatomical characters of the skull (cranium and mandible). The occlusion depicted for *G. angustidens* is probably valid for any species that belongs to the trilophodont grade of Elephantida and even, based on comparisons with the mammutid *Zygodolophodon turicensis* (Schinz, 1824), of Elephantimorpha. Occlusal movements are mainly due to an upward component, as for deinotheres, with a secondary component, transversal (inward). The latter component is illustrated by the angle made by the longitudinal axis of occluding molars (= shear angle of elephantine molars). Yet, the extension of the pendulous movement (both vertical and postero-anterior) of the mandible toward the maxilla is limited in *G. angustidens* compared to elephants due to the different orientation of temporalis, digastricus and masseter muscles. The odontology of the “population” of *G. angustidens* at En Pélouan, and comparisons with Miocene European taxa, bring some reliable taxonomic statements. No subtapiroïd or *annectens*-like morphotypes (rather frequent in MN4-MN5 zones) is seen at En Pélouan. Molar and incisor characteristics of the contemporaneous species *G. steinheimense* are also absent in the variation described at En Pélouan. From the viewpoint of dental morphology, *G. angustidens* is closer to *Archaeobelodon filholi* (Frick, 1933). Yet, an association of characters seen only in *G. angustidens* is made of the double twist of upper tusks and enamel band, the piriform transverse section of lower tusks, the enlargement of the posterior central conules with resulting asymmetrical trefoil and reduced post-trite conules of upper molars, the alternate pattern of the loph(ids) of dP3/dp3. As a consequence, derived traits seen on the dentition of *Gomphotherium angustidens* in Astaracian localities lead to the conclusion that most molars of bunolophodont trilophodont grade of Orleanian localities rather belong to *Gomphotherium subtapiroideum* (Schlesinger, 1917). Identification of isolated teeth, especially lower molars, remains sometimes tentative if not hazardous.

KEY WORDS

Mammalia,
Proboscidea,
gomphotheres,
anatomy,
teeth,
Simorre,
Miocene.

INTRODUCTION

Les matériaux les plus abondants dans les collections de mammifères fossiles sont les restes dentaires. La paléontologie des proboscidiens n'a pas échappé à la règle. C'est à partir de molaires et de prémolaires que Cuvier (1806) a décrit le « mastodonte à dents étroites » (c'est-à-dire *Mastodon angustidens* Cuvier, 1817) et, conséquemment, a construit sa systématique sur des caractères dentaires. Le système d'Osborn (1936) de classification des Proboscidea est tout entier fondé sur de tels traits – principalement

la formule dentaire et les caractères des molaires – jugés prééminents par rapport à tout autre caractère. Cet auteur est allé même jusqu'à reconnaître une loi d'évolution dirigée, l'aristogénèse, à partir du nombre et de la position des cuspidés dont est hérissée la couronne des dents jugales (Osborn 1932, 1934) loin de toute préoccupation de variation intraspécifique. Sans aller jusqu'à cette extrémité, les paléomammalogistes, depuis deux siècles, se sont fondés d'abord sur les caractères dentaires pour définir les espèces de proboscidiens fossiles. Le jeu est complexe car parmi les espèces néogènes

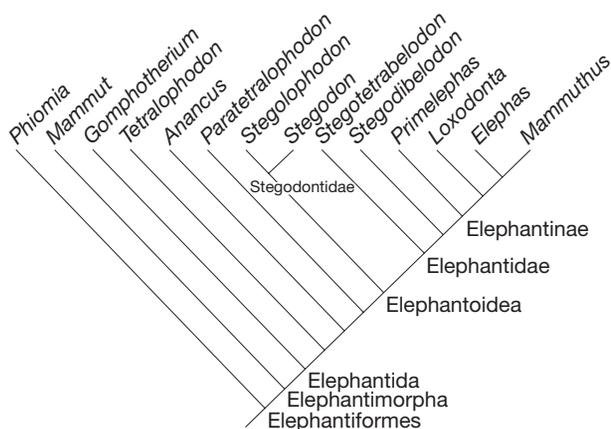


FIG. 1. — Les concepts d'Elephantimorpha et d'Elephantida. Redessiné d'après Shoshani *et al.* (1998: fig. 1A).

les formes bunolophodontes sont majoritaires avant que ne s'individualisent les éléphants aux molaires lamellaires. Or la bunolophodontie, comme la bunodontie, a ceci de particulier qu'elle admet une forte variation de l'organisation des cuspidés autour du schéma de base. Comprendre les limites de la variation est une quête sans fin sinon sans... limite. Cependant, en matière de paléontologie des proboscidiens, rares sont les gisements ayant livré de nombreux fossiles appartenant à une seule espèce. Cette exigence est pourtant celle à partir de quoi on peut espérer comprendre l'étendue d'une variation dimensionnelle et morphologique intraspécifique.

Le lieduit En Péjouan à Simorre dans le Miocène moyen du Gers est l'un de ces gisements. Cet article fait suite à l'analyse ostéologique cranio-mandibulaire (Tassy 2013) qui montre que l'homogénéité de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) dans ce gisement est peu douteuse. Par conséquent l'homogénéité des défenses et des dents jugales en place dans les crânes et les mandibules ainsi que les dents isolées livrées par le niveau C du gisement (Tassy 2013: fig. 4) ne l'est pas moins.

Les fossiles d'En Péjouan décrits dans cet article appartiennent donc à *Gomphotherium angustidens*. L'espèce a ceci de particulier qu'elle est l'espèce type du genre *Gomphotherium* Burmeister, 1837, un genre paraphylétique compris comme la souche des gomphothères tétralophodontes et des éléphants (stégodontes inclus) (Shoshani 1996; Tassy 1996a, b). Le

lectotype (Osborn 1936) est une m2 (MNHN.F.SI1) de Simorre, figurée par Cuvier (1806: pl. 66[I], fig. 4) (voir Tassy & Göhlich 2012). De la sorte, le matériel d'En Péjouan donne une idée plutôt fiable des traits dentaires de l'espèce *G. angustidens* à l'Astaracien, l'équivalent continental du Serravallien, et plus précisément son aire-type qui appartient à la zone mammalienne MN7 (ou MN7/8 si, avec Mein [1999] et Steininger [1999], on admet la contemporanéité des deux zones MN7 et MN8). Est ainsi donné un outil pour mieux percevoir les liens avec les morphotypes, espèces et sous-espèces décrits dans les niveaux plus anciens et plus récents, sachant que l'extension stratigraphique de l'espèce est toujours controversée.

Par ailleurs, d'un point de vue comparatif, on insistera d'une part sur les relations de *Gomphotherium angustidens* avec les autres gomphothères trilophodontes miocènes, notamment *Gomphotherium steinheimense* (Klähn, 1922) et *Gomphotherium subtapiroideum* (Schlesinger, 1917), espèces récemment révisées (Göhlich 1998, 2010) et décrites en Europe occidentale dans les zones MN5-MN9; et, d'autre part, sur les relations avec *Archaeobelodon filholi* (Frick, 1933), autre espèce bunodonte trilophodonte contemporaine de *Gomphotherium angustidens*, longtemps confondue avec cette dernière avant d'être tenue pour un amébélodonte (Tobien 1972, 1973; Tassy 1984). Sachant que la bunolophodontie et le grade trilophodonte for-

ment une association plésiomorphe à l'intérieur des Elephantida *sensu* Shoshani *et al.* (1998) (Fig. 1) (appelés également Elephantoida par exemple par Tassy [1988], Göhlich [1999] et Sanders *et al.* [2010]), on devine que cette question ne reçoit pas nécessairement de réponse simple.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

MATÉRIEL EXAMINÉ

Incisive supérieure (défense)

I2 droite et gauche en place dans le crâne, MNHN.F.SEP18, SEP25, SEP186; I2 droite et gauche associées au palais SEP218A (droite: SEP218D; gauche: SEP218E); I2 droite en place dans le crâne SEP30; I2 droite, SEP37, SEP213, SEP214, SEP231, SEP233, SEP244, SEP245, SEP258, SEP410; pointe droite, SEP17; I2 gauche, SEP209, SEP215, SEP232, SEP241, SEP252; pointes gauches, SEP130, SEP207, SEP409.

Incisive inférieure (défense)

i1 droite et gauche en place dans la mandibule, MNHN.F.SEP187; i2 droite en place dans la symphyse, SEP243; i1 droite, SEP29, SEP205, SEP212, SEP219, SEP223, SEP263, SEP264; i1 gauche, SEP204, SEP206, SEP208, SEP242, SEP246, SEP411.

Molaire de lait supérieure

dp2 droite, MNHN.F.SEP221; dp2 gauche, SEP274; dp3 droite, SEP193; dp3 gauche, SEP194, SEP220, SEP270, SEP272, SEP277; dp4 droite, SEP195, SEP196.

Molaire de lait inférieure

dp3 droite, MNHN.F.SEP8, SEP198; dp3 gauche SEP199; dp3 gauche en place dans le dentaire SEP210, SEP211, SEP253; dp4 droite, SEP7; fragment antérieur de dp4 droite, SEP11; fragment postérieur de dp4 droite, SEP201; dp4 gauche en place dans le dentaire, SEP210, SEP230, SEP253.

Prémolaire supérieure

P3-P4 droite associées à M1 dans le palais MNHN.F.SEP218; P3 gauche, SEP222; P4 droite et gauche associées à M1-M2 dans le crâne SEP18;

P4 gauche associée à M1 dans le palais SEP218; P4 gauche, SEP192.

Prémolaire inférieure

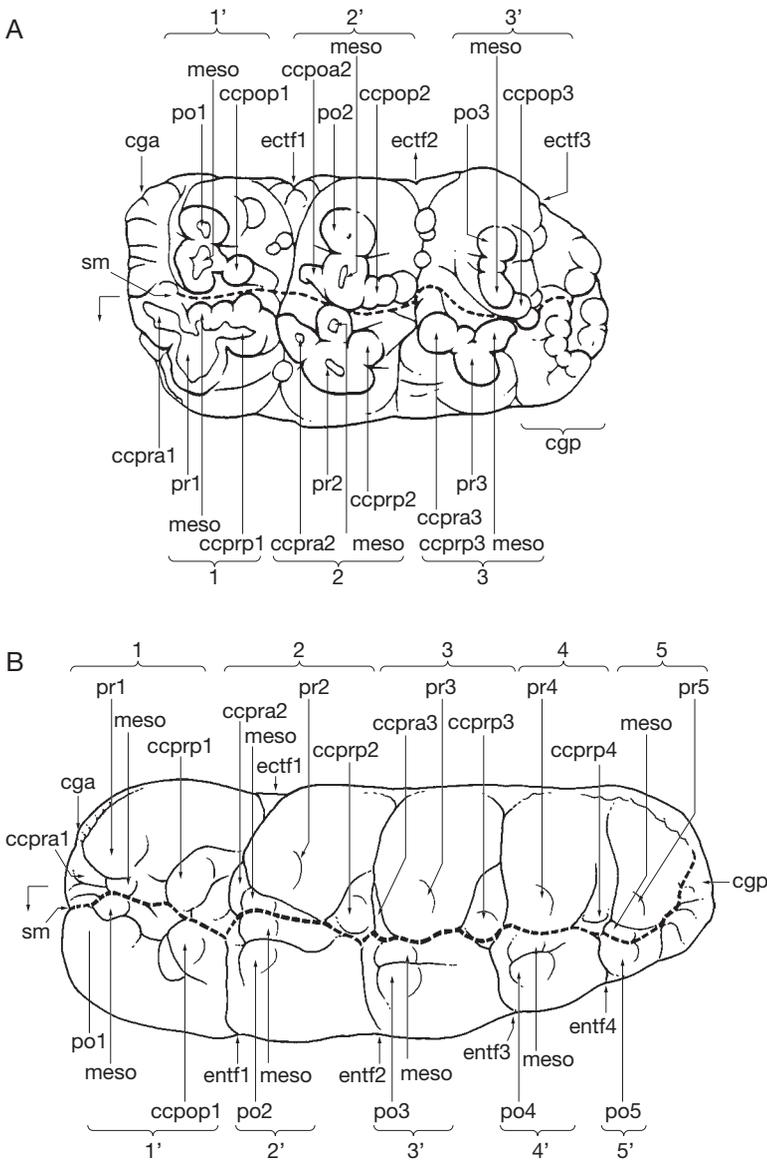
p3-p4 droite et gauche associées à m1 dans la mandibule MNHN.F.SEP218; p3 droite, SEP200; p4 droite dans la mandibule, SEP240; p4 droite, SEP6; p4 gauche, SEP197.

Molaire supérieure

M1 droite et gauche dans le crâne, MNHN.F.SEP18, SEP186, SEP254; M1 droite et gauche dans le palais, SEP218; M1 droite et gauche associées, SEP305; M1 droite SEP269; M1 gauche dans le maxillaire SEP301A; M1 gauche, SEP188, SEP203, SEP227, SEP268, SEP276, SEP278; M2 droite et gauche dans le crâne, SEP18, SEP25, SEP30, SEP38, SEP186, SEP238, SEP251, SEP254; M2 droite et gauche, germes associés au palais, SEP218; M2 droite et gauche en place dans le palais, SEP250; M2 droite et gauche associées SEP305; M2 gauche en place dans le maxillaire, SEP301A; M2 droite, SEP248, SEP225; M2 gauche, SEP51, SEP191, SEP217, SEP224, SEP257 (les deux M2 SEP248 et SEP257 appartiennent probablement au même sujet); M3 droite et gauche en place dans le crâne ou dans le palais, SEP18, SEP25, SEP38, SEP186, SEP238, SEP250, SEP251, SEP254, SEP260; M3 droite et gauche appartenant à des séries droite et gauche associées, SEP305; M3 gauche en place dans le crâne, SEP30, SEP185; M3 gauche en place dans le maxillaire, SEP301A; M3 droite, SEP247, SEP266; M3 gauche, SEP267 (fragment), SEP300, SEP427 (1^{er} lophe d'un germe en formation); les spécimens SEP266 et SEP267, symétriques, appartiennent vraisemblablement à un même individu. Cet échantillon comprend sept germes en place et trois isolés.

Molaire inférieure

m1 droite et gauche dans le dentaire, MNHN.F.SEP218; m1 droite dans le dentaire SEP240, SEP280; m1 droite, SEP228; m1 gauche dans le dentaire, SEP230; m1 gauche SEP190; m2 droite et gauche dans le dentaire, SEP249AB, SEP301B, SEP302; m2 droite dans le dentaire, SEP240, SEP280, SEP303; m2 gauche dans le dentaire, SEP216, SEP239A; m2 gauches, SEP61,



SEP299; m3 droite et gauche dans le dentaire, SEP187, SEP249AB, SEP301B, SEP302; m3 droite dans le dentaire, SEP256, SEP303; m3 gauche dans le dentaire, SEP216, SEP261, SEP262, SEP265; m3 gauche, SEP304. (Le germe de m3 droite de la mandibule SEP249AB a été disséqué, moulé et replacé dans la mandibule; le moulage porte le numéro SEP249C).

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

FIG. 2. — **A**, Nomenclature dentaire adoptée pour la description des molaires supérieures, M2 gauche. La flèche est orientée en direction antérieure et linguale. Abréviations : 1, 2, 3, moitié prétrite des 1^{er}, 2^e et 3^e lophes ; 1', 2', 3', moitié posttrite des 1^{er}, 2^e, 3^e lophes ; **ccpoa2**, conule central posttrite antérieur du 2^e lophe ; **ccpop1, 2, 3**, conule central posttrite postérieur des 1^{er}, 2^e et 3^e lophes ; **ccpra1, 2, 3**, conule central prétrite antérieur des 1^{er}, 2^e et 3^e lophes ; **ccprp1, 2, 3**, conule central prétrite postérieur des 1^{er}, 2^e et 3^e lophes ; **cga**, cingulum antérieur ; **cgp**, cingulum postérieur (ici dédoublé, formant l'ébauche d'un 4^e lophe) ; **ectf1, 2, 3**, ectoflexus au niveau des 1^{er}, 2^e et 3^e interlophes ; **meso**, mesoconule de chaque demi-lophe, de part et d'autre du sillon médian ; **po1**, cuspidé posttrite principale du 1^{er} lophe (paracone) ; **po2**, cuspidé posttrite principale du 2^e lophe (métacone) ;

po3, cuspidé posttrite principale du 3^e lophe ; **pr1**, cuspidé prétrite principale du 1^{er} lophe (protocone) ; **pr2**, cuspidé prétrite principale du 2^e lophe (hypocone) ; **pr3**, cuspidé prétrite principale du 3^e lophe (postentoconule) ; **sm**, sillon médian. Modifié de Tassy (1983: fig. 4). **B**, Nomenclature dentaire adoptée pour la description des molaires inférieures, m3 droite. La flèche est orientée en direction antérieure et linguale. Abréviations : 1, 2, 3, 4, 5, moitié prétrite des 1^{er}, 2^e, 3^e, 4^e et 5^e lophides ; 1', 2', 3', 4', 5', moitié posttrite des 1^{er}, 2^e, 3^e, 4^e et 5^e lophides ; **ccpop1**, conule central posttrite postérieur du 1^{er} lophide ; **ccpra1**, conule central prétrite antérieur du 1^{er} lophide (paraconide ou paracristide) ; **ccpra2**, conule central prétrite antérieur du 2^e lophide (mésoconide) ; **ccpra3**, conule central prétrite antérieur du 3^e lophide ; **ccprp1**, conule central prétrite postérieur du 1^{er} lophide (protoconulide) ; **ccprp2, 3, 4**, conule central prétrite postérieur des 2^e, 3^e et 4^e lophides ; **cga**, cingulum antérieur ; **cgp**, cingulum postérieur ; **ectf1**, ectoflexus au niveau du 1^{er} interlophide ; **entf1, 2, 3, 4**, entoflexus au niveau des 1^{er}, 2^e, 3^e, 4^e interlophides ; **meso**, mesoconule de chaque demi-lophide, de part et d'autre du sillon médian ; **po1**, cuspidé posttrite principale du 1^{er} lophide (métaconide) ; **po2**, cuspidé posttrite principale du 2^e lophide (entocouide) ; **po3**, cuspidé posttrite principale du 3^e lophide (?hypoconulide) ; **po4, 5**, cuspidé posttrite principale des 4^e et 5^e lophides ; **pr1**, cuspidé prétrite principale du 1^{er} lophide (protoconide) ; **pr2**, cuspidé prétrite principale du 2^e lophide (hypoconide) ; **pr3**, cuspidé prétrite principale du 3^e lophide (postentoconulide) ; **pr4, 5**, cuspidé prétrite principale des 4^e et 5^e lophides ; **sm**, sillon médian.

NOMENCLATURE DENTAIRE (FIG. 2A, B)

La nomenclature dentaire adoptée est illustrée par la Fig. 2A, B (voir synonymie entre les termes propres aux dents jugales des proboscidiens et la nomenclature mammalienne dans Tassy 1996c).

Les mensurations des dents jugales sont indiquées par la Fig. 3. Les mensurations sont prises au moyen d'un pied à coulisse à longues branches. En dehors de la première dent (dp2-dp2), en raison de l'usure forte du cingulum antérieur due au contact entre les dents successives et au *displacement* horizontal, la longueur est prise tangentiellement à la face posttrite; cela permet d'atténuer au mieux les différences entre les dents fraîches et les dents usées, le coin antéro-posttrite étant toujours moins usé (voire non entamé) que le coin antéro-prétrite. La largeur des couronnes de contour subcirculaire à ovoïde (P3, P4, p3 [Fig. 3C, D, G]) est prise perpendiculairement à la longueur. Les largeurs des autres dents sont prises selon la dimension maximale de chaque lophe (ide), quelle que soit l'orientation des lophes (ides). La hauteur des lophes (ides) est prise du sommet de la cuspidé principale jusqu'au collet, tangentiellement à la cuspidé mesurée (Fig. 3K) – et non selon le protocole de mesure de la hauteur des lames des molaires d'éléphant de Aguirre (1968: 134) et de Maglio (1973: 12) où la couronne est placée dans un plan horizontal. L'indice de hauteur (IH) correspond au lophe (ide) où sont prises la hauteur et la largeur.

L'épaisseur de l'émail est prise sur la face linguale ou vestibulaire des lophes (ides), à mi-hauteur, et non sur la face occlusale en raison des variations introduites par le biseau d'usure occlusale (Maglio 1973: 13). C'est pourquoi ce paramètre est rarement mesuré, et toujours sur des dents fragmentaires.

ABRÉVIATIONS

Anatomie

di1	première incisive inférieure de lait;
di2	deuxième incisive supérieure de lait;
dp2-4	deuxième à quatrième molaires de lait supérieures;
dp2-4	deuxième à quatrième molaires de lait inférieures;
I2	deuxième incisive définitive supérieure (défense);
i1	première incisive définitive inférieure (défense);
M1-3	première à troisième molaires supérieures;

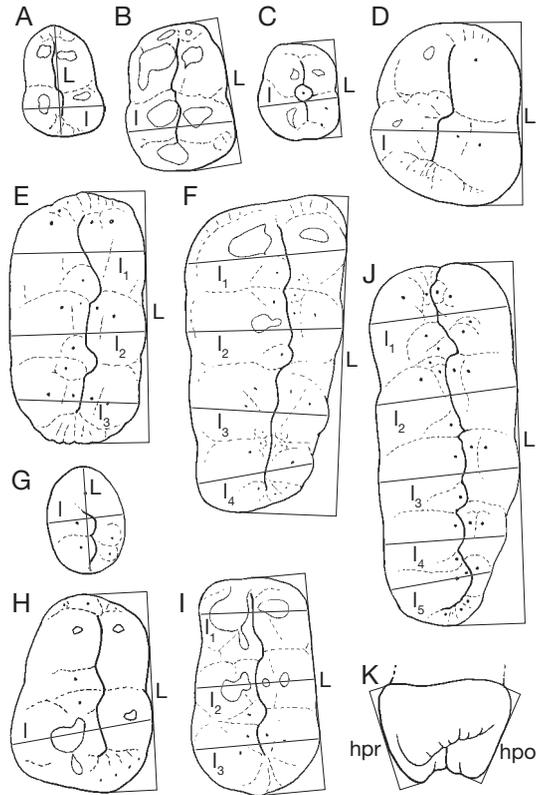


FIG. 3. — Mensurations dentaires (dents gauches; l'avant est en haut) : A, dp2; B, dp3; C, P3; D, P4; E, dp4-M1-M2; F, M3; G, dp2, p3; H, dp3, p4; I, dp4-m1-m2; J, m3; K, toute dent jugale (ici face postérieure de M1). Abréviations : hpo, hauteur prise du côté posttrite; hpr, hauteur prise du côté prétrite; L, longueur; I_{1, 2, 3, 4, 5}, largeur avec indication du lophe(ide). Non à l'échelle.

m1-3	première à troisième molaires inférieures;
P2-4	deuxième à quatrième prémolaires supérieures;
p2-4	deuxième à quatrième prémolaires inférieures.

Fossiles du Gers: inventaire de la collection du MNHN

SA	Sansan;
SEP	En Pélouan (commune de Simorre);
SI	Simorre (différents gisements de la commune de Simorre, inclus Le Seignou sur la commune de Tournan);
SML	Malartic (commune de Simorre);
VAS	Villefranche d'Astarac.

Institutions

AMNH	American Museum of Natural History, New York;
------	---

BSPG	Bayerische Staatssammlung für Paläontologie und Geologie, Munich;
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, Londres;
SMNS	Staatliches Museum für Naturkunde Stuttgart (incluant Meteorokratermuseum, Steinheim);
UPMC	Université Pierre-et-Marie-Curie, Paris.

Mensurations

EE	épaisseur de l'émail;
H	hauteur;
IH	indice de hauteur (100H/L);
IR	indice de largeur ou de robustesse (100I/L);
L	Longueur;
l	largeur ;
M	moyenne;
N	nombre de spécimens;
po	côté posttrite (en principe toujours suivi du numéro d'ordre du lophe (ide));
pr	côté prétrite (en principe toujours suivi du numéro d'ordre du lophe (ide));
SD	écart-type (déviation standard);
V	coefficient de variation;
VO	variation observée.

MORPHOLOGIE DENTAIRE ET VARIABILITÉ

DÉFENSES SUPÉRIEURES

Les vingt-sept défenses découvertes à En Péjouan, dont plusieurs sont en place dans des crânes munis de dents jugales, permettent de faire la part de la variation aléatoire de celle due à l'âge individuel et au sexe, tant morphologique que dimensionnelle.

Grâce aux données ontogénétiques, il est confirmé que les défenses supérieures des éléphants sont les incisives de remplacement, les I2 (Luckett 1996; Raubenheimer 2000) et non les incisives de lait, les dI2 (Tassy 1987). La persistance d'une seule incisive supérieure définitive par demi-mâchoire (locus dI2/I2) est un trait d'Elephantiformes.

Chez *Gomphotherium angustidens* comme chez les éléphants actuels, la croissance des défenses est continue. La cavité pulpaire est toujours ouverte, quelle que soit la massivité (donc l'âge individuel) de la défense. À l'origine de la dent, autour de la cavité pulpaire la dentine est extrêmement mince.

Ce critère permet de savoir si une défense isolée est complète ou presque complète et, par voie de conséquence, d'estimer la longueur maximale des défenses âgées. La taille intrinsèque des défenses ne peut donc être significative d'un point de vue systématique que si l'âge individuel est connu (Tableau 1). La variation de taille (Tableau 2; Figs 4, 5) prend son sens vis-à-vis de la croissance et du sexe si elle est interprétée relativement aux individus dont les défenses sont en place, associées à des dents jugales, ce qui permet ensuite d'interpréter les incisives isolées.

Quatre des crânes découverts à En Péjouan sont munis de défenses et deux défenses droite et gauche sont associées à un palais. L'âge individuel de l'ensemble de ces cinq individus s'étend sur huit classes d'âge dentaire, les âges XII à XIX (MNHN.F.SEP218 : âge XII ; SEP30 : âge XIV ; SEP18 : âge XV ; SEP186 : âge XVI ; SEP25 : âge XIX) (sur la définition des âges dentaires de *Gomphotherium angustidens*, voir Tassy 1996d, 2013). Sur un crâne d'âge dentaire XIV (SEP30 [Fig. 5]) dont les proportions du crâne sont celles d'une femelle (Tassy 2013: fig. 8), la défense droite, préservée, est extrêmement réduite, ce qui est considéré comme un caractère sexuel secondaire (voir plus loin). Un autre crâne de femelle découvert à En Péjouan (SEP185), au rostre préservé (Tassy 2013: fig. 5), est indiscutablement dépourvu de défenses, trait également lié au dimorphisme sexuel.

Outre le constat de l'extrême réduction des défenses chez les femelles, la comparaison des quatre crânes et palais de mâles d'En Péjouan munis de défenses, d'âges dentaires XII (MNHN.F.SEP218), XV (SEP18), XVII (SEP186) et XIX (SEP25) (Tassy 2013: figs 70 ; 71 ; 74 ; 76) permet d'illustrer le tempo de la croissance des défenses au cours de la vie. La section transverse des incisives prise à la sortie des prémaxillaires est de plus en plus grande au cours de la croissance (Fig. 5). La taille des deux diamètres de la section transverse ovoïde augmente régulièrement au cours de la croissance (Figs 4-6) aussi bien pour les petites défenses (femelles et jeune mâle SEP218) que pour les grandes (mâles plus âgés). Les défenses vestigiales des femelles ont une croissance faible (Tableaux 1, 2; Figs 5, 6).

TABLEAU 1. — Mensurations (en mm) des défenses supérieures de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) d'En Pélouan, en place dans le crâne. Abréviations : **D**, plus grand diamètre de la section transverse ; **d**, plus petit diamètre de la section transverse ; **D1**, diamètre pris perpendiculairement à la bande d'émail ; **D2**, diamètre pris tangentiellement à la bande d'émail ; **LC**, longueur totale de la corde ; **LC_{ant}**, longueur de la corde visible hors du prémaxillaire ; **S.T.400**, section transverse prise à 400 mm de la pointe ; **S.T. Pmx**, section transverse prise au nord antérieur du prémaxillaire. Les mensurations entre parenthèses sont peut-être légèrement surestimées lorsque le bord antérieur du prémaxillaire est entamé. La longueur totale de l'incisive du crâne MNHN.F.SEP30 peut être estimée (e) car la face vestibulaire est visible.

N° de coll. MNHN.F	âge dentaire	LC	LC _{ant}	S.T.Pmx		S.T. 400	
				D	d	D1	D2
♀							
SEP30 (dr)	XIV	e310	53	14,1	14,1	–	–
♂							
SEP18 (dr)	XV	–	(560)	75	60	53,7	64
SEP18 (g)	XV	–	–	–	–	51,4	58,7
SEP186 (dr)	XVII	–	(680)	78	69,6	58,4	64,4
SEP186 (g)	XVII	–	(660)	–	–	51,7	59,9
SEP25 (dr)	XIX	–	630	86	78	71,1	79,4
SEP25 (g)	XIX	–	770	86	77	61	72,2

TABLEAU 2. — Mensurations (en mm) des défenses supérieures isolées de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) d'En Pélouan. Abréviations : voir Tableau 1 ; **S.T.MAX**, plus grande section transverse. La dimension D2 de S.T. MAX est suivie entre parenthèses de l'indication de la prise de mesure par rapport à la pointe.

N° de coll. MNHN.F	LC	S.T. 400		S.T. max	
		D1	D2	D1	D2
♂					
SEP37	980	53	57	65	78 (680)
SEP214	1010	58,7	65	73,9	87 (780)
SEP215	1130	70,5	70	86	100 (850)
SEP218 (dr)	423	(38)	47,6	–	–
SEP218 (g)	430	40,4	(39)	–	–
SEP231	1110	54,4	61	86,6	83,3 (905)
SEP232	815	51,7	62,6	66	85 (730)
SEP241	775	(50)	(69)	–	87 (720)
SEP244	790	55,1	61,3	76,2	78,4 (720)
SEP245	680	49,4	57	54	67 (570)
SEP252	1220	74,6	77,7	108	88,4 (1035)
SEP410	842	52,4	60	72,7	75,3 (690)
♀					
SEP213	280	–	–	25	28,2 (200)
SEP258	(235)	–	–	(17,3)	21,4 (100)

La distribution des deux diamètres des sections transverses montre une grande différence entre les adultes mâles et les femelles, un mâle juvénile occupant l'hiatus (Fig. 4), ce que l'on retrouve sur les sections prises à la sortie des prémaxillaires des spécimens dont l'âge dentaire est connu (Fig. 5). Les sections ramenées à la longueur des défenses (c'est-à-dire prises relativement à leur distance à la pointe) illustrent également cette grande variation (Fig. 6).

Les défenses des mâles

Toutes les défenses sont orientées vers le bas, divergentes et affectées d'une courbure vers l'extérieur, toujours plus marquée sur la moitié antérieure de la dent ; elles sont munies d'une bande d'émail ventro-latérale et la face médiale porte une surface d'usure subverticale à légèrement versante médialement. Cependant une importante variation affecte tous ces paramètres.

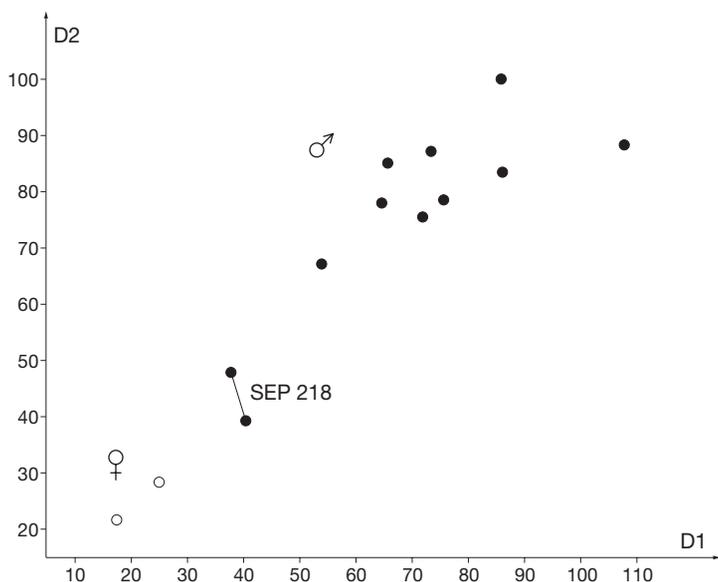


Fig. 4. — Répartition des défenses supérieures de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien, en fonction de la taille de la section transverse. Abréviations : **D1**, diamètre de la section transverse perpendiculaire à la bande d'émail ; **D2**, diamètre tangentiel à la bande d'émail. Mensurations maximales pour chaque défense (en mm).

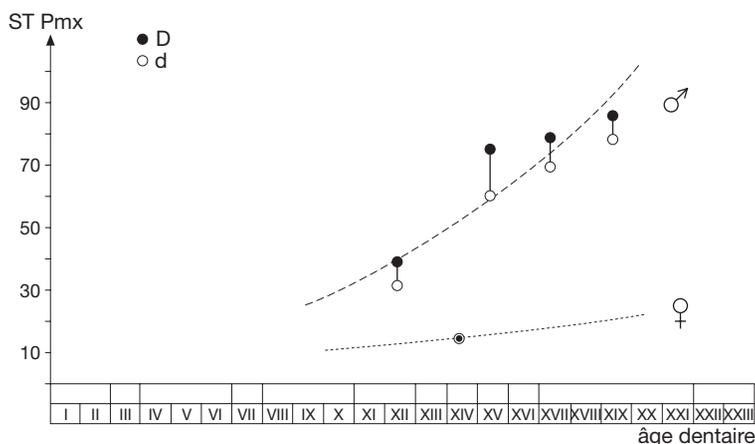


Fig. 5. — Croissance des défenses supérieures de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien. Abréviations : **D**, diamètre maximal ; **d**, diamètre minimal ; **ST Pmx**, section transverse prise au prémaxillaire. Dimensions en mm.

La variation observée sur les défenses en place dans les trois crânes mâles MNHN.F.SEP18 (âge dentaire XV), SEP186 (âge dentaire XVII) et SEP25 (âge dentaire XIX) décrits par Tassy (2013: figs 9-11) – tant dans la courbure que dans

la position de la bande d'émail – est remarquable et résume presque celle constatée sur l'ensemble de l'échantillon du gisement.

Cette variation est d'une part aléatoire (la dissymétrie entre défenses droite et gauche apparte-

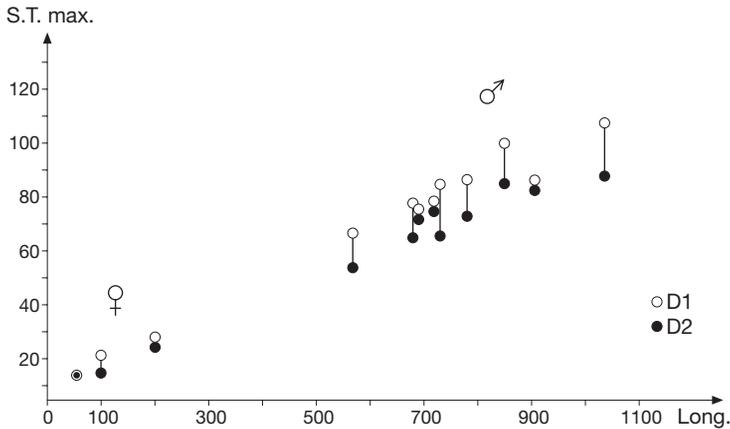


FIG. 6. — Répartition des défenses supérieures de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien. Abréviations : **D1**, diamètre pris perpendiculairement à la bande d'émail ; **D2**, diamètre pris tangentielllement à la bande d'émail ; **Long.**, distance entre la pointe et le niveau où est prise la section transverse ; **S.T. max.**, section transverse maximale. Dimensions en mm.

nant à un même individu n'est pas rare) et, d'autre part, liée à la croissance.

Malgré cette variabilité, grâce au référent qu'offrent les défenses en place, il est possible d'orienter les défenses isolées. Sur un crâne adulte MNHN.F.SEP25 (Tassy 2013: fig. 11), aucune déformation *post mortem* n'est à noter. C'est aussi le cas de la défense droite du crâne SEP18, la gauche étant fracturée avec une angulation subséquente anormale (Tassy 2013: fig. 10). Il est vraisemblable que l'animal était encore vivant lorsque cette cassure s'est produite, peut-être à l'occasion de combats entre jeunes mâles si l'on prête aux gomphothères le mode de vie des éléphants actuels (l'âge dentaire XV de SEP18 est compatible avec cette hypothèse). En effet, chez l'éléphant d'Afrique *Loxodonta africana* (Blumenbach, 1797) ces combats sont d'émulation mais, exceptionnellement, peuvent entraîner de graves lésions voire la mort (Hanks 1979). Par ailleurs des combats d'intimidation lors de l'accès aux points d'eau (notamment en période de sécheresse) sont plus fréquents mais habituellement sans conséquence sur la vie des animaux (Haynes 1991).

Un phénomène taphonomique relativement fréquent, observé notamment par Saunders (1977) à Boney Spring, un site pléistocène à *Mammuth americanum* (Kerr, 1792), est celui d'une rotation

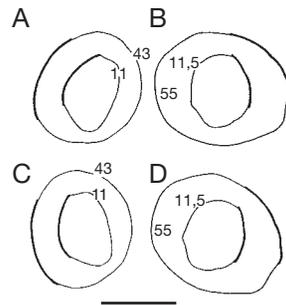


FIG. 7. — Section transverse des défenses gauche (**A, C**) et droite (**B, D**) vues de l'arrière, appartenant au crâne mâle MNHN.F.SEP18 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien. **A, B**, en position dans le crâne ; **C, D**, en position anatomique reconstituée. La distance entre la pointe et la section est indiquée sur la section. En trait épais : bande d'émail. Dessins : D. Visset (UPMC). Échelle : 4 cm.

vers l'extérieur des défenses dans l'alvéole suite au pourrissement des tissus après la mort de l'animal. Ce mouvement *post mortem* ne fait qu'altérer la position anatomique (notamment la localisation de la bande d'émail) sans entraîner de déformation. À En Pégouan, c'est certainement le cas des défenses des crânes SEP18 (Fig. 7) et, dans une moindre mesure, SEP186 (Tassy 2013: fig. 9) qui a une implantation atypique des défenses dans les prémaxillaires. En revanche, les défenses du crâne SEP25 sont en position anatomique.



FIG. 8. — Vue latérale des défenses supérieures droites de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, Astaracien : **A**, MNHN.F.SEP214 ; **B**, SEP245 ; **C**, SEP410. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 8 cm.

Torsion. Les défenses sont dirigées vers le bas, ce qui est avant tout dû à l'orientation des prémaxillaires. L'incurvation ventrale de la défense elle-même, visible en vue latérale, est faible dans la plupart des cas (MNHN.F.SEP214 [Fig. 8A] ; SEP245 [Fig. 8B] ; SEP252 [Fig. 9B] ; SEP241, SEP232, SEP244) ; elle est plus marquée sur SEP410 (Fig. 8C). Même si les défenses sont plutôt rectilignes (SEP25, âge dentaire XIX, côté droit ; SEP186, âge dentaire XVII (Tassy 2013: figs 9, 11, 12) nombreuses sont celles affectées d'une double courbure. Dans le cas

d'une double courbure, la défense est à la sortie des prémaxillaires légèrement concave dorsalement, puis devient rectiligne pour finir par s'incurver vers le bas à l'avant (SEP410 [Fig. 8C] ; SEP252 [Fig. 9B] ; défenses gauches de SEP25 [Tassy 2013: figs 11, 12] et de SEP218 [voir plus loin], ainsi que SEP37 qui est fortement incurvée ventralement).

Les défenses sont faiblement incurvées vers l'extérieur. En vues ventrale et dorsale la courbure est nette (SEP410 [Figs 10C, 11C] ; SEP215 [Fig. 9C] ; SEP252 [Fig. 9D] ; SEP218 [Fig. 13], âge dentaire XII ; SEP37) ou à peine marquée (SEP214 [Figs 10A, 11A] ; SEP241 ; SEP245 [Figs 10B, 11B]). Cette variation est notable sur le crâne SEP186 (âge dentaire XVII) : la défense gauche est légèrement mais régulièrement incurvée vers l'extérieur, la droite est rectiligne sauf à la pointe qui est tournée vers l'extérieur (Tassy 2013: figs 9, 12B). À l'inverse, les défenses dont la courbure vers l'extérieur est forte ont une pointe rectiligne (SEP215 ; Fig. 9C) ou dirigée vers l'intérieur (SEP410 ; Figs 10C, 11C).

Ainsi, la combinaison de l'incurvation vers l'extérieur et, lorsqu'il existe, du changement de courbure dorso-ventrale, entraîne une torsion de la défense d'importance variable, particulièrement nette sur SEP410 (Figs 8C ; 10C ; 11C). Cette torsion n'est pas liée à l'âge individuel car elle existe aux stades juvénile (SEP218, âge dentaire XII – voir plus loin ; SEP18, âge dentaire XV) et adulte (SEP25, âge dentaire XIX) tandis qu'elle est et absente chez le jeune adulte SEP186 (âge dentaire XVII). Cette variation est aléatoire : sur un même crâne comme SEP25, on peut remarquer que la défense gauche est affectée d'une double courbure dorso-ventrale alors que la défense droite est plus régulière (Tassy 2013: fig. 11).

Section transverse. À la combinaison des deux courbures s'ajoute un changement de forme de la section transverse depuis la pointe jusqu'à l'origine de la défense. La section transverse a la forme d'une ellipse irrégulière élargie au niveau de la bande d'émail (Fig. 12). Elle est proportionnellement plus haute que large à l'origine (à l'exception de la défense gauche du crâne MNHN.F.SEP25), puis aussi large ou plus large à mi-longueur et redevient plus haute à la pointe.



FIG. 9. — Vues latérale et ventrale des défenses supérieures gauches *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien. **A**, MNHN.F.SEP215 (lat.) ; **B**, SEP252 (lat.) ; **C**, SEP215 (ventr.) ; **D**, SEP252 (ventr.). Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 8 cm.

La section transverse de certains spécimens tend vers un ovale plus régulier toujours plus haut que large (SEP241, SEP410) ; d'autres, au contraire, ont une section subcirculaire ou même fortement élargie (SEP186, SEP18).



FIG. 10. — Vue ventrale des défenses supérieures droites de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien : **A**, MNHN.F.SEP214 ; **B**, SEP245 ; **C**, SEP410. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 8 cm.

Au-delà des variations individuelles citées, les variations de taille sont liées à la croissance (Fig. 5) : les défenses les plus longues sont aussi les plus massives. Le diamètre pris tangentielle-ment à la bande d'émail est toujours le plus fort à de rares exceptions près (Fig. 6). La Fig. 5 montre l'accroissement de la section transverse des défenses en place, prise à la sortie du prémaxillaire. La Fig. 6 montre la distribution de la plus grande section transverse en fonction de sa localisation



FIG. 11. — Vue dorsale des défenses supérieures droites de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien : **A**, MNHN.F.SEP214 ; **B**, SEP245 ; **C**, SEP410. Clichés : D. Serrette MNHN. Échelle : 8 cm.

relativement à la pointe. Les dimensions les plus grandes sont celles qui sont le plus éloigné de la pointe (et dans ce cas le diamètre perpendiculaire à la bande d'émail peut surpasser le diamètre pris tangentiellement à la bande d'émail (ou à la face qui porte la bande d'émail)).

Bande d'émail. La variation de la position de la bande d'émail (Figs 8-12) souligne la torsion de la défense mais n'est pas directement liée à elle.

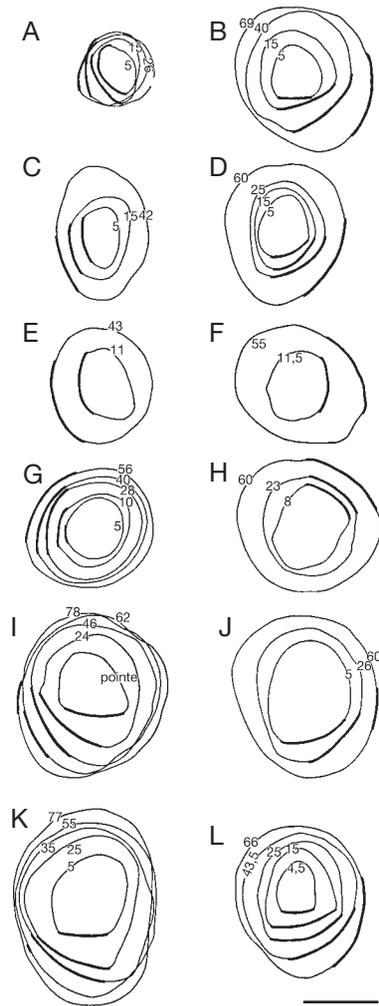


FIG. 12. — Variation de la section transverse des défenses supérieures mâles de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien : **A**, MNHN.F.SEP218E ; **B**, SEP410 ; **C**, SEP241 ; **D**, SEP37 ; **E**, SEP18 ; **F**, SEP18 ; **G**, SEP186 ; **H**, SEP186 ; **I**, SEP25 ; **J**, SEP25 ; **K**, SEP215 ; **L**, SEP214. Les sections sont vues de l'arrière (à gauche : défenses gauches ; à droite : défenses droites). Les chiffres indiquent la distance entre la section et la pointe. En trait épais : bande d'émail. Échelle : 4 cm.

Sur ce point, les défenses du jeune individu SEP218 méritent une description particulière (Fig. 13). Les deux défenses sont presque entièrement conservées : à l'origine de la dent la cavité pulpaire est vaste et la dentine est très mince. La longueur conservée de la défense gauche est de 420 mm et la dent ne devait pas dépasser 500 mm. Les deux défenses

sont fortement incurvées vers l'extérieur aux $\frac{2}{3}$ antérieurs. La bande d'émail, apparente en vue latérale sur toute la longueur de la défense remonte dorsalement à l'avant sur 60 mm. À la pointe, un îlot d'émail médial de 30 mm de long est ce qui reste du capuchon d'émail, une mince ligne de dentine sépare l'îlot de la bande d'émail. Sur les deux défenses, l'usure de la face médiale est forte ; à droite elle s'étend sur 170 mm et affine considérablement la défense à l'avant. On sait que chez les jeunes sujets de *Gomphotherium angustidens*, (âge dentaire III) la défense définitive en formation est munie d'un capuchon d'émail qui enveloppe toute la pointe (Tassy *et al.* 1977: pl.1, figs 5, 6). Ici (âge dentaire XII), il est encore en partie préservé mais l'usure l'a entamé et la dentine est visible sur toutes les faces sauf latéralement où se trouve la bande d'émail. À l'âge dentaire XV (SEP18), avec M2 en place, le capuchon d'émail a disparu et seule persiste la bande latérale. Une autre pointe isolée (SEP207) découverte à En Pégouan, de même taille et proportions que SEP218 (et donc présumée du même âge dentaire) possède également un îlot d'émail dorso-médial.

Sur la plupart des défenses découvertes à En Pégouan, la bande d'émail tourne autour de la défense. Elle est largement visible en vue latérale mais sa position au long de la défense est variable. Elle est rectiligne et située en position latérale (défenses isolées MNHN.F.SEP232, SEP241) et dorso-latérale (crâne SEP186 dont l'implantation des défenses dans les prémaxillaires est singulière (Fig. 12 G, H) comme est singulière la faible torsion ; dans tous les autres cas elle est hélicoïdale. Le plus souvent la bande d'émail est ventrale à la pointe et remonte latéralement vers l'origine (SEP214, SEP245, SEP410 [Figs 8, 10, 11]). C'est le cas des grandes défenses, appartenant à des individus âgés (Fig. 12) mais cette hélice existe aussi sur des défenses un peu moins grandes et massives (SEP214 [Figs 8A, 10A, 11A] ; elle est atténuée sur SEP37 (Fig. 12) et SEP254 où la bande d'émail est ventro-latérale à l'avant. La bande d'émail de la défense droite (non déformée) du crâne SEP18 (Fig. 12) est latérale à la pointe et remonte dorsalement à l'origine.

Sur les défenses du crâne MNHN.F.SEP25 (âge dentaire XIX) la bande d'émail est interrompue à



FIG. 13. — Défense supérieure gauche de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien (individu mâle MNHN.F.SEP218, âge dentaire XII). A, vue latérale ; B, vue dorsale ; C, vue médiale ; D, vue ventrale. Clichés : D. Serrette. Échelle : 4 cm.

la sortie des prémaxillaires. Sa surface est réduite (Fig. 12I, J). Sa limite est irrégulière et l'émail s'insère sous forme d'indentations dans la pellicule de ciment qui recouvre la dentine. D'autres défenses isolées, les plus puissantes découvertes à En Pégouan (défenses gauches SEP215 et SEP252), ont une bande d'émail qui ne se prolonge pas non plus jusqu'à l'origine de la dent (Figs 9A, B ; 12K). Ces deux défenses, une fois orientées comme celles du crâne SEP25 (facette médiale à la verticale), présentent la même courbure, la même position de la bande d'émail ventrale à la pointe (Fig. 9). L'usure médiale de la défense SEP215 (Fig. 14) est forte et la facette est longue : le spécimen appartenait donc probablement à un plus vieux sujet que SEP25

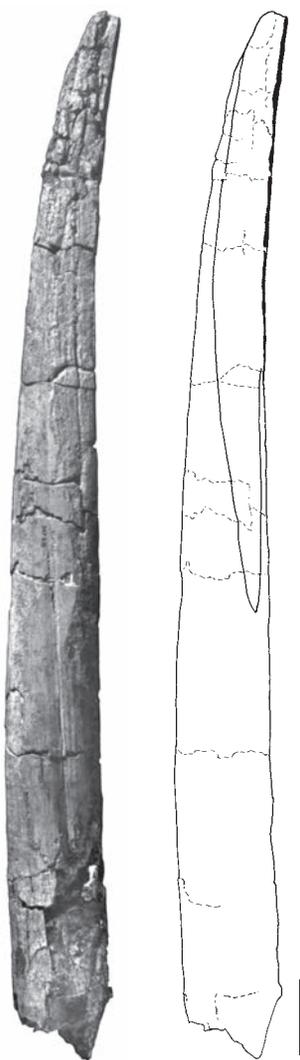


FIG. 14. — Défense supérieure gauche de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien, MNHN.F.SEP215. Vue médiale avec indication de l'extension de la facette d'usure. En noir, bande d'émail. Cliché : D. Serrette (MNHN). Dessin : D. Visset (UPMC). Échelle : 8 cm.

(soit un âge dentaire XX ou au-delà). Sur d'autres spécimens, la bande d'émail est interrompue dans la partie de la défense enchâssée dans le prémaxillaire. C'est le cas de SEP231, presque entièrement, où la bande d'émail ne s'interrompt qu'à 250 mm de l'origine de la dent ; de SEP37, entièrement préservée, où la bande d'émail s'interrompt à 130 mm de l'origine ;

et du crâne SEP186, où l'on constate que la bande d'émail se prolonge sur la partie des défenses incluse dans le prémaxillaire sans que l'on puisse distinguer jusqu'où. Or les deux défenses de SEP186, quoique non torsadées, ont les proportions de la défense isolée SEP37 (dont la section transverse est illustrée par la Fig. 12D). La fabrication de l'émail s'interrompt donc au cours de la classe d'âge XVIII (avec certainement une variation individuelle sur une classe d'âge).

Facettes d'usure. Les individus juvéniles, y compris les jeunes mâles jusqu'à un âge dentaire XVII, ont une pointe effilée. Chez les mâles plus âgés (comme MNHN.F.SEP25 d'âge dentaire XIX) les pointes sont sensiblement émoussées, tronquées (Tassy 2013). La comparaison des défenses isolées graciles (donc juvéniles) et massives (donc âgées) le confirme, par exemple celle des pointes des défenses SEP245 et SEP215 (respectivement Figs 8B ; 9A). L'explication est certainement la même que pour les éléphants actuels, la pointe s'altère en raison de l'usage, de la succession des chocs contre l'écorce ou le sol (Haynes 1991: 46).

Comme il a été signalé à propos de l'orientation des défenses, les défenses supérieures sont usées sur la face médiale. La facette, nette à l'avant, s'atténue régulièrement vers l'arrière, devenant un simple polissage (MNHN.F.SEP215 [Fig. 14]). Sur deux crânes l'une des deux défenses est plus usée (la gauche sur SEP18, la droite sur SEP25 ; Tassy 2013: figs 10, 11). En outre, sur SEP25, la défense droite est plus courte que la gauche. On retrouve là une dissymétrie dans l'utilisation des deux défenses (latéralisation), observée chez les éléphants actuels, aussi bien chez *Loxodonta africana* que chez *Elephas maximus* Linnaeus, 1758 (Sikes 1971: 77, 209 ; Shoshani & Eisenberg 1982: 5). Sur les défenses des crânes SEP25 et SEP18 la facette d'usure médiale est nette et s'étend sur les $\frac{2}{3}$ antérieurs ou la moitié antérieure de la partie visible des défenses, proportions que l'on retrouve sur les défenses isolées du sujet âgé SEP215 (Fig. 14) et du jeune sujet SEP218 dont la partie incluse sur le vivant dans les prémaxillaires doit correspondre à la partie rectiligne proche de l'origine (Fig. 13). Cette usure médiale (comme la latérale – voir ci-après) est liée aux frottements des branches comprimées entre

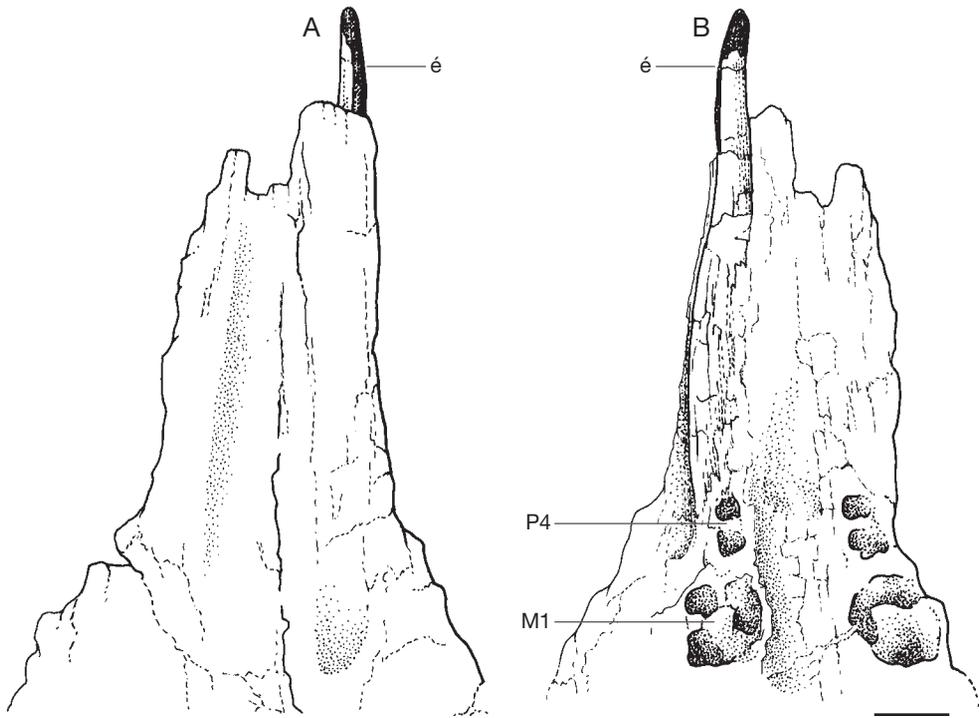


FIG. 15. — Crâne femelle MNHN.F.SEP30 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien. Détail du rostre prémaxillaire avec I2 droite : **A**, vue dorsale ; **B**, vue ventrale. Abréviations : **é**, émail ; **M1**, alvéole de M1 ; **P4**, alvéole de P4. Dessins : D. Visset (UPMC). Échelle : 4 cm.

la trompe et la défense, comme chez les éléphants actuels (Haynes 1991), même si les défenses n'ont pas la même orientation.

Les défenses sont également usées dorso-latéralement à l'avant. Il s'agit d'un polissage le plus souvent atténué, qui entame beaucoup moins la surface que l'usure médiale et qui est probablement aussi provoqué par le frottement de la trompe et le contact des branchages. Lorsque le polissage est important, il affine latéralement la pointe (MNHN.F.SEP37, SEP232). Lorsque la bande d'émail est placée en position latéro-dorsale (défense gauche du crâne SEP186 (Tassy 2013: fig. 12) celle-ci est entamée par un tel polissage.

Au sein des Elephantida de grade trilophodonte, la torsion, l'atténuation de la courbure ventrale, la bande d'émail hélicoïdale, la section transversale renflée au bord médial font une combinaison de caractères propres aux défenses supérieures des mâles de l'espèce *Gomphotherium angustidens*.

Les défenses des femelles

La défense droite du petit crâne MNHN.F.SEP30 d'âge dentaire XIV (Tassy 2013: fig. 8) est conservée en place (Fig. 15). Elle est presque rectiligne, sans incurvation vers l'extérieur. La partie apparente hors du prémaxillaire est courte (50 mm). La défense ne faisait donc presque pas saillie sur le vivant et n'était guère fonctionnelle. Ventralement le prémaxillaire est érodé et la défense est visible sur presque toute sa longueur. Le bord ventral de la défense est concave à l'avant puis convexe à la pointe. À l'avant, la défense est munie d'une bande d'émail latérale de 70 mm de long. L'émail enveloppe toute la pointe formant un capuchon apical de 20 mm de long. Chez cet individu d'âge dentaire XIV, l'organe adamantin a donc cessé de fonctionner précocement alors que la défense n'était pas usée : le capuchon d'émail est intact. Chez les mâles, le capuchon est déjà entamé à l'âge



FIG. 16. — Défense supérieure droite femelle de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien, MNHN.F.SEP213. **A**, vue latérale ; **B**, vue ventrale. En noir, émail. Ligne de tirets, extension de la facette d'usure. Clichés : D. Serrette (MNHN) ; dessins : D. Visset (UPMC). Échelle : 4 cm.

dentaire XII (SEP218 [Fig. 13]) et il est effacé à l'âge dentaire XV (SEP18).

Cette petite défense n'est pas tératologique dans la mesure où deux autres défenses isolées comparables ont été découvertes à En Péjouan (MNHN.F.SEP213 et SEP258), ainsi qu'une pointe (SEP130).

La défense droite (MNHN.F.SEP213 [Fig. 16]) est également rectiligne. Elle était fonctionnelle : la pointe est tronquée et polie ventro-latéralement ; la bande d'émail (50 mm de long) est usée à l'avant. Postérieurement, la bande d'émail s'insère dans la couche de ciment. La cavité pulpaire est ouverte à l'arrière mais la couche de dentine est épaisse (4 mm) : la longueur totale de cette dent devait nettement dépasser la longueur préservée (280 mm).

L'autre défense MNHN.F.SEP258 (? droite) est moins bien conservée. Elle est rectiligne. C'était une dent fonctionnelle : la facette d'usure médiale mesure 70 mm. La bande d'émail est en partie préservée à l'avant (40 mm de long) et s'interrompt dans la couche de ciment. La dent est entièrement préservée : à l'extrémité proximale la dentine se rétrécit légèrement autour de la cavité pulpaire. Les deux défenses SEP213 et SEP258 appartenaient à

des individus plus âgés que le spécimen SEP30. La pointe SEP130, un fragment de 108 mm, est très abîmée, déformée, la bande d'émail en position latérale est cependant préservée à l'extrémité affranchie par l'effet de l'usure ventro-médiale accentuée.

Vraisemblablement chez les femelles, les défenses supérieures, lorsqu'elles existaient, n'émergeaient nettement hors du prémaxillaire que tardivement, chez les vieux individus, ce qui explique la persistance de la bande d'émail à la pointe, alors que l'organe adamantin a cessé de fonctionner depuis longtemps.

Les autres crânes des femelles découvertes à En Péjouan, comme MNHN.F.SEP185 (Tassy 2013 : fig. 5) sont dépourvus de défense.

Quoique non décrite chez les autres espèces connues de gomphothères de grade trilophodonte, une telle variation liée au sexe n'est pas unique au sein des Elephantida. Elle évoque ce que l'on connaît depuis longtemps chez l'éléphant d'Asie. On sait que chez *Elephas maximus*, les femelles sont souvent dépourvues de défenses, ou possèdent de très petites défenses, de même que certains mâles. Ces défenses sont appelées « tushes » par les auteurs anglophones (Shoshani & Eisenberg 1982), un terme aussi souvent utilisé pour qualifier les incisives de lait. À une époque où les populations naturelles d'éléphants d'Asie étaient encore suffisamment préservées pour permettre des statistiques significatives, Deraniyagala (1955) a signalé que dans certaines populations les mâles ne possédaient pas toujours non plus de défenses. Selon cet auteur, chez la forme de Ceylan, *Elephas maximus maximus*, 6% de la population ont des défenses et 11% des mâles seulement. Chez *Elephas maximus indicus* Cuvier, 1798 en Inde orientale et au Népal, 23% de la population ont des défenses et seulement 51% des mâles. L'absence de défense est rare chez *L. africana* et toujours liée au sexe (Jachmann *et al.* 1995), cependant les femelles de la population d'Addo en Afrique du Sud sont une exception remarquable, toutes dépourvues de défenses à la suite d'une dérive génétique rapide sur les 70 dernières années (Whitehouse 2002).

DÉFENSES INFÉRIEURES

Des dix-sept défenses inférieures mises au jour à En Péjouan trois seulement sont en place, les deux incisives de la mandibule MNHN.F.SEP187 (femelle

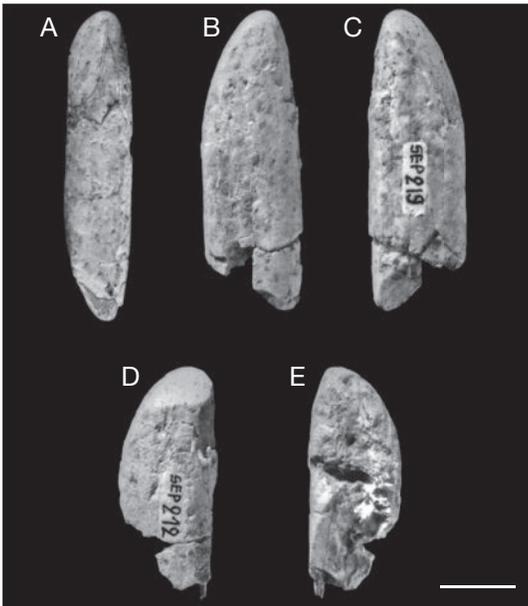


FIG. 17. — Défenses inférieures droites de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien, stade juvénile : **A**, MNHN.F.SEP219 (vue latérale) ; **B**, idem (vue ventrale) ; **C**, idem (vue dorsale) ; **D**, SEP212 (vue ventrale) ; **E**, idem (vue dorsale). Échelle : 1 cm.

d'âge dentaire XXI) et une défense droite en place dans une symphyse isolée (SEP243). On reviendra plus loin sur la persistance de défenses inférieures non vestigiales chez les femelles, à l'inverse des défenses supérieures.

Parmi cet échantillon deux incisives de très petite taille (MNHN.F.SEP212 et SEP219) incomplètes mais à la pointe bien préservée appartiennent à des défenses définitives (i1) juvéniles droites (Fig. 17). Le spécimen SEP212 mesure 31 mm de long ; la longueur de SEP219 est de 41,6 mm de long et la section transverse mesure 13,9 x 8,3 mm. La section transverse est ovale aplatie sans sillon longitudinal. Ces deux incisives ont été décrites et interprétées comme des incisives de lait permanentes appartenant au premier locus (di1) par Tassy (1987). Cependant, à partir de la comparaison avec tous les proboscidiens paléogènes, il semble bien que l'incisive inférieure permanente et à croissance continue des Elephantida, quoiqu'effectivement du premier locus soit une dent de remplacement, c'est-

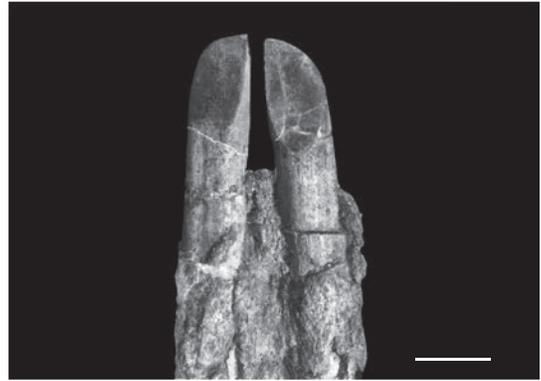


FIG. 18. — Rostre symphysaire de la mandibule femelle MNHN.F.SEP187 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien. Vue dorsale des défenses inférieures. Cliché D. Serrette (MNHN). Échelle : 4 cm.

à-dire i1 (Delmer 2009), même si une homologie avec la i2 agrandie de *Moeritherium* Andrews, 1901 ne peut être définitivement exclue. C'est plus par symétrie avec le locus des défenses supérieures que par hypothèse d'homologie contrôlée, que, la plupart du temps, les défenses inférieures des gomphothères (et des Elephantimorpha en général) sont interprétées comme i2 (Göhlich 2010 ; Sanders *et al.* 2010). Il reste que le contrôle ontogénétique de ces différentes hypothèses (locus i1 ou i2) est impossible puisque les éléphants actuels sont dépourvus d'incisive inférieure.

Le critère qui permet de distinguer les petites incisives permanentes juvéniles des incisives transitoires (Tassy 1987) est l'absence de collet sur les dents définitives ; sur les incisives transitoires (de première dentition, di1), l'apex est légèrement dilaté, entièrement recouvert par un capuchon d'émail séparé du reste de la dent par un collet. Sur une défense définitive (i1) le capuchon d'émail apical, présent lors de l'éruption de la dent, est entièrement dans le prolongement de l'incisive, sans collet. Lorsque le capuchon d'émail est usé jusqu'à disparition, les bords de la défense sont réguliers, sans aucun pincement pouvant évoquer une trace de collet.

Aucune incisive de lait, tant supérieure qu'inférieure, n'a été découverte à En Pégouan.

À part les deux pointes évoquées plus haut, les défenses isolées, de par leur taille et leurs proportions

TABLEAU 3. — Mensurations (en mm) des défenses inférieures de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) d'En Péjouan. Abréviations : **dp**, distance entre la pointe et le niveau où est prise la section transverse ; **h**, hauteur prise médialement ; **L**, longueur en l'état (les mensurations entre parenthèses sont celles d'incisives incomplète, le signe + indique que la longueur mesurée est proche de la longueur totale estimée) ; **l**, largeur ; **S.T.**, section transverse prise à 10 mm en arrière de la facette d'usure dorsale (sauf *) ; **S.T.max**, section transverse prise à la largeur maximale.

N° de coll. MNHN.F.	S.T.				S.T. max			
	L	l	h	dp	l	h	dp	
SEP29	455	41	33,7	85	43,7	35	280	
SEP187 (dr)	290	32,9	25,8	70	–	–	–	
SEP187 (g)	300	35,6	26	70	–	–	–	
SEP204	235+	30	21	80	–	–	–	
SEP205	(182)	22,5*	17,9*	65	23,6	18	150	
SEP206	350	33,6	25,3	60	36	26,4	210	
SEP208	410+	46	36,7	103	49	35,9	280	
SEP223	(192)	28,6	22,5	50	29,2	23,6	115	
SEP242	515	52,2	35,4	112	52,6	34	290	
SEP243	193	21,4	15,6	33	–	–	–	
SEP246	280	33,2	27,1	76	36	29,8	250	
SEP259	(257)	31,7	20,8	100	33,4	20,5	125	
SEP263	400	37,4	28,3	72	40	29,2	190	
SEP264	350+	36,8	29	90	38,4	30,6	230	
SEP411	(258)	35,2	24,6	61	37,1	25,6	180	

(Tableau 3) appartiennent certainement à des individus jeunes et matures, de la classe d'âge dentaire XII et au-delà. La taille et les proportions de défenses de femelle âgée, avec m3 en fonction, sont directement visibles sur la mandibule MNHN.F.SEP187 (Fig. 18) ; voir également Tassy (2013: figs 23H, 24H). Sur la plupart des défenses isolées, la cavité pulpaire de la dent est vaste et la couche de dentine mince, de telle sorte qu'on est assuré que la longueur de ces défenses est significative. Sachant que ces incisives sont à croissance continue, les comparaisons de taille sont pertinentes si les défenses sont complètes ou quasi-complètes (notamment SEP206, SEP242, SEP263, SEP264 – voir Tableau 3). Par exemple, si la petite défense SEP204 est vraisemblablement d'un jeune adulte (Figs 19A ; 20A), les deux grandes défenses SEP242 et SEP263, assez différentes, expriment une variation entre des adultes qui ne sont pas loin d'avoir achevé leur croissance (Fig. 20C, D). La tête osseuse de l'individu femelle SEP38/SEP187 d'âge dentaire XXI (Tassy 2013) montre l'association d'un crâne dépourvu de défense et d'une mandibule munie de défenses non réduites (Fig. 18). Cependant, comme dans le cas des défenses supérieures, les défenses inférieures peuvent manquer sur les mandibules femelles, c'est le cas de la

mandibule SEP302 (Tassy 2013). Des femelles de *G. angustidens* totalement dépourvues de défense n'étaient donc pas rares. Chez les éléphants actuels l'absence de défense supérieure est génétiquement déterminée (Sikes 1971 ; Steenkamp *et al.* 2007). Un déterminisme comparable existe donc chez *G. angustidens* mais s'applique indépendamment aux deux paires de défenses. Chez *Mammuth americanum* à la mandibule brévirostre et généralement dépourvue de défense, l'existence d'individus (relativement rares) munis de petites défenses inférieures a été imputée au dimorphisme sexuel : défenses parfois présentes chez les mâles (Osborn 1936: 174).

Les défenses de MNHN.F.SEP187 en place dans la mandibule ont un total entre 290 et 300 mm de long et ne font saillie hors du rostre symphysaire que de 70 mm seulement (Fig. 18). La mandibule appartient à un individu âgé et ces défenses donnent une bonne idée des dimensions atteintes par les défenses femelles adultes, bien que l'on n'ait pas une idée exacte de la variation individuelle faute d'un nombre suffisant de spécimens. Cependant la variation ne doit pas être importante en raison de la largeur assez stable du rostre symphysaire, qu'il soit pourvu ou non de défenses (Tassy 2013: figs 21D ; 22K, M).



FIG. 19. — Vue latérale des défenses inférieures de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien : A, i1 g. MNHN.F.SEP204 ; B, i1 g. SEP242 ; C, i1 dr. SEP29. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 4 cm.



FIG. 20. — Vue latérale des défenses inférieures de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien : A, i1 g. MNHN.F.SEP204 ; B, i1 g. SEP246 ; C, i1 g. SEP242 ; D, i1 dr. SEP263. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 4 cm.

À partir des proportions des défenses de la mandibule MNHN.F.SEP187 on peut déduire que les défenses inférieures de grande taille appartiennent à des mâles : SEP29 (Fig. 19C) ; SEP242 (Figs 19B ; 20C) ; SEP208 (Fig. 21). En raison de la croissance continue de ces incisives, les autres spécimens (Tableau 3) ne sont pas déterminables avec certitude, il peut s'agir de femelles ou de mâles de différents âges individuels (SEP204 [Figs 19A ; 20A] ; SEP246 [Fig. 20B] ; SEP263 [Fig. 20D] ; SEP411 [Fig. 22]).

Les défenses sont faites d'un ivoire lamellaire concentrique, dont la surface est cannelée longitudinalement et recouverte d'une pellicule de ciment. Il est facile d'orienter en position anatomique les défenses inférieures. À la pointe, elles présentent le plus souvent sur la face médiale une facette de contact bien marquée, verticale.

Les défenses sont toutes affectées d'une forte concavité dorsale d'avant en arrière d'une part (Figs 19, 21A, 22A), et, d'autre part, d'une concavité médiale



FIG. 21. — Défenses inférieure gauche de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien, MNHN.F.SEP208 : **A**, vue latérale ; **B**, vue dorsale ; **C**, vue ventrale. Clichés D. Serrette (MNHN). Échelle : 4 cm.

moins marquée (Fig. 20A, B, D) parfois faible ou nulle (Figs 20C ; 21B, C ; 22B, C).

Les défenses ont toutes une section transversale piriforme de grand axe sub-horizontale à l'avant qui se redresse à l'arrière de la dent pour devenir sub-vertical à l'origine (Figs 20D ; 21B, C ; 23) (la partie postérieure de la grande défense MNHN.F.SEP242 est écrasée [Fig. 20C]). Cette torsion est affectée par la variation de l'implantation de la défense dans la mâchoire. Par exemple, si le grand axe transversal est peu redressé à l'origine de la dent, voire horizontal, il est versant ventralement à la pointe (SEP411 [Fig. 22]).

La section transversale piriforme (Figs 23, 24) se caractérise par une face dorsale fortement bombée munie d'un sillon longitudinal latéral atténué à la pointe puis bien marqué mais toujours étroit. La



FIG. 22. — Défenses inférieure gauche de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien, MNHN.F.SEP411 : **A**, vue latérale ; **B**, vue dorsale ; **C**, vue ventrale. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 4 cm.

face ventrale est moins renflée que la dorsale ; elle est munie latéralement d'un sillon longitudinal qui fait une dépression plus large mais moins profonde que le sillon dorsal. Au total, sur seize spécimens, ce sillon ventral est à peine creusé sur quatre spécimens (MNHN.F.SEP204, SEP205, SEP246 et SEP263). Il est absent sur un cinquième (SEP243) mais ce dernier n'est qu'une pointe et n'est donc pas significatif ; en effet, le sillon ventral peut n'être présent que dans la partie postérieure de la dent (SEP205 [Fig. 23]).

Le bord médial est arrondi. Le bord latéral est plus pincé.

La section transversale est plus ou moins aplatie. Elle est aplatie (mais toujours piriforme) sur MNHN.F.SEP242, ou s'inscrit dans un ovale (SEP243) voire dans un cercle (SEP264). La série d'En Péjouan montre tous les états intermédiaires entre ces deux pôles morphologiques (Fig. 24). D'autre part, la section transversale varie le long de l'incisive, elle est généralement plus aplatie à l'origine de la dent quand le grand axe de la section est redressé (Fig. 23).

Comme mentionné plus haut, l'implantation des défenses dans le rostre symphysaire est sujette à une certaine variabilité, quelle que soit la taille donc l'âge individuel et/ou le sexe (Fig. 23). Le grand axe de la section transversale de défenses de la mandibule

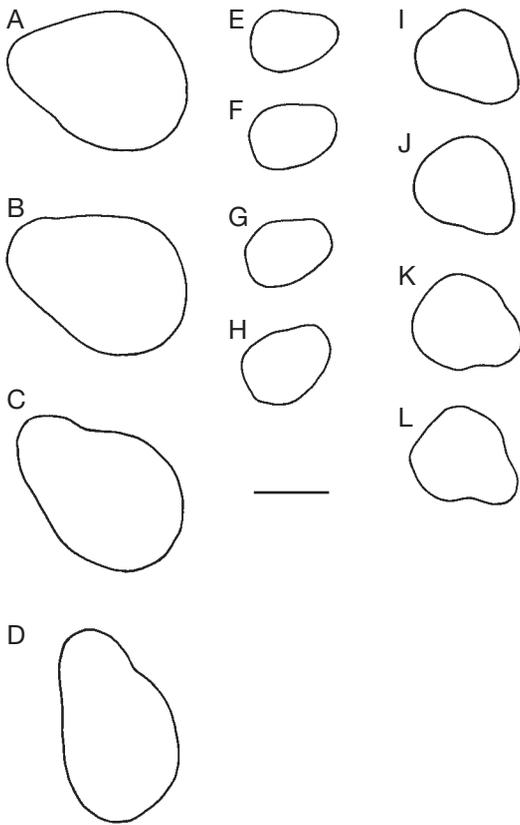


FIG. 23. — Variation de la forme et de l'orientation de la section transverse le long de la défense inférieure chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, Astaracien. **A-D**, Défense inférieure gauche MNHN.F.SEP208 ; **E-H**, défense inférieure droite SEP205 ; **I-L**, défense inférieure droite SEP223. Distance des sections par rapport à la pointe : **A**, 110 mm ; **B**, 190 mm ; **C**, 270 mm ; **D**, 360 mm ; **E**, 35 mm ; **F**, 70 mm ; **G**, 95 mm ; **H**, 155 mm ; **I**, 48 mm ; **J**, 85 mm ; **K**, 120 mm ; **L**, 170 mm (sections vues de l'arrière). Échelle : 2 cm.

MNHN.F.SEP187 est moins redressé à droite qu'à gauche (Figs 18 ; 24). La défense SEP242 (Figs 19B ; 20C ; 24), de section plus aplatie, a la même orientation que la défense gauche de SEP187. La défense SEP411 (Figs 22-24), à la pointe assez usée, donc mature, montre la variation extrême : à l'avant le grand axe de la section transverse est fortement incliné vers le bas et l'extérieur. Une portion de défense de petite taille a une section intermédiaire avec un grand diamètre légèrement versant vers le bas à l'avant et redressé à l'horizontale à l'arrière (SEP223, Fig. 23 I, L). Cette dent correspond à un individu sans doute non mature

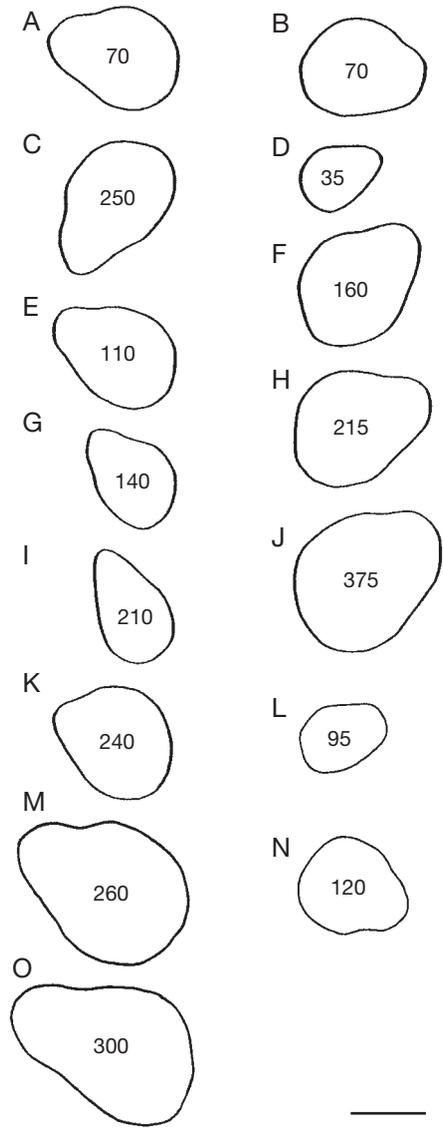


FIG. 24. — Variation morphologique de la section transverse des défenses inférieures de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, Astaracien. Sections en position anatomique vues de l'arrière ; défenses gauches à gauche, défenses droites à droite. Le chiffre indique la position de la section par rapport à la pointe de la défense. **A, B**, MNHN.F.SEP187 ; **C**, SEP411 ; **D**, SEP243 ; **E**, SEP206 ; **F**, SEP263 ; **G**, SEP204 ; **H**, SEP264 ; **I**, SEP259 ; **J**, SEP29 ; **K**, SEP246 ; **L**, SEP205 ; **M**, SEP208 ; **N**, SEP223 ; **O**, SEP242. Échelle : 2 cm.

et sa longueur représente, en fonction de l'ouverture de la cavité pulpaire à la cassure postérieure, les $\frac{2}{3}$ de la longueur totale.

L'implantation des incisives et le degré de torsion ont nécessairement une influence sur la forme de la facette d'usure de la pointe. Les défenses inférieures sont en effet fonctionnelles et la pointe est toujours usée. L'usure est la plus forte sur la face dorsale. La facette y a la forme d'une cuvette assez courte, qui biseaute la face dorsale, plus profonde sur les défenses adultes, aussi bien mâles (MNHN.F.SEP29, SEP242) (Fig. 19B, C) que femelle (SEP187 d'âge dentaire XXI) (Fig. 18).

Cette facette dorsale s'interrompt un peu en avant de la limite osseuse du rostre, ce qui correspond à la partie qui émergeait sur le vivant, qui était donc relativement courte. Le redressement du grand axe transversal toujours net à l'origine de la dent s'atténue plus ou moins près de la pointe. Ainsi, lorsque la défense est implantée selon le grand diamètre transversal à l'horizontale (défense droite de MNHN.F.SEP187 ; SEP242), l'usure dorsale est vaste et amincit fortement la défense. Lorsque le grand axe de la section transverse est redressé, presque à la verticale (SEP204 ; Figs 19A, 20A), le bord médial constitue la partie la plus saillante dorsalement de la dent et la facette d'usure, plus étroite, s'étend le long du bord médial et s'étire vers l'arrière. Inversement, sur la défense SEP411 dont le grand axe transversal est orienté vers le bas et l'extérieur, la facette d'usure est inclinée vers le bas et l'intérieur et affecte la partie médiale de la face dorsale. Une petite symphyse isolée (SEP243), qui appartenait probablement à un jeune individu est munie, à droite, d'une défense dont la pointe est tronquée et la facette d'usure est antéro-ventrale. La pointe a été cassée du vivant de l'animal et la cassure a été ultérieurement polie. (L'alvéole gauche est dépourvu d'incisive et comme l'os est moins gonflé dans cette zone qu'à droite, il est vraisemblable que la dent a été perdue précocement.)

Les défenses inférieures sont également munies d'une facette d'usure ventrale, plus courte que la facette dorsale et jamais creusée; c'est plutôt une surface polie. Celle-ci peut s'étendre latéralement. C'est sur la défense MNHN.F.SEP411 dont le bord latéral est incliné ventralement du fait de l'implantation de la dent, que cette facette est le plus marqué.

L'espèce *Gomphotherium angustidens* vivait vraisemblablement dans un milieu de forêt ouverte plutôt qu'en milieu forestier dense (Ginsburg & Tassy 1977a, b). L'espèce bunolophodonte se nourrissait largement à partir de la végétation arbustive; elle devait faire alors un large usage de son rostre symphysaire – et donc de ses défenses inférieures – lorsqu'elle prenait sa nourriture dans les arbres et arbustes. Les branchages étaient supportés par les défenses inférieures, branchages certainement brisés à l'aide de la trompe et des défenses supérieures qui les maintenaient en les comprimant contre les défenses inférieures. Pour cette raison, ces dernières sont fortement usées sur la face dorsale. Les défenses inférieures ne devaient pas servir à fouir le sol car l'usure ventrale est faible et ne provoque qu'un simple polissage.

En conclusion, les défenses inférieures découvertes à En Pélouan partagent les traits suivants qui sont une combinaison propre à *Gomphotherium angustidens*:

- il existe une double concavité: concavité dorsale marquée d'avant en arrière et faible concavité médiale; les défenses ne sont jamais rectilignes;
- l'usure dorsale est accentuée (trait dérivé);
- la section transverse est piriforme, jamais ovale ou circulaire ni fortement aplatie (c'est-à-dire dont la face dorsale n'est jamais concave de droite à gauche); le sillon longitudinal ventral est net dans onze cas sur seize (trait dérivé).

MOLAIRES DÉCIDUALES SUPÉRIEURES

Les dP2 et dP3 (Figs 25-27) sont des dents simples de telle sorte qu'on peut leur appliquer (dans un sens purement topographique), au moins partiellement, la nomenclature mammalienne standard. La dP2 a une couronne qui ressemble à P3, la dP3 à P4; autrement dit, la prémolaire ressemble à la molaire de lait du locus placé en avant dans la série et non à celle qu'elle remplace (denture de type hétérocline et hyposphyrique selon Butler (1952)). De la sorte, les dP4 ont la même structure que les M1 et M2 (de même que dp4, m1 et m2) et c'est à partir de ces dents (qualifiées d'« intermédiaires ») que Falconer (1857) a défini le grade trilophodonte.

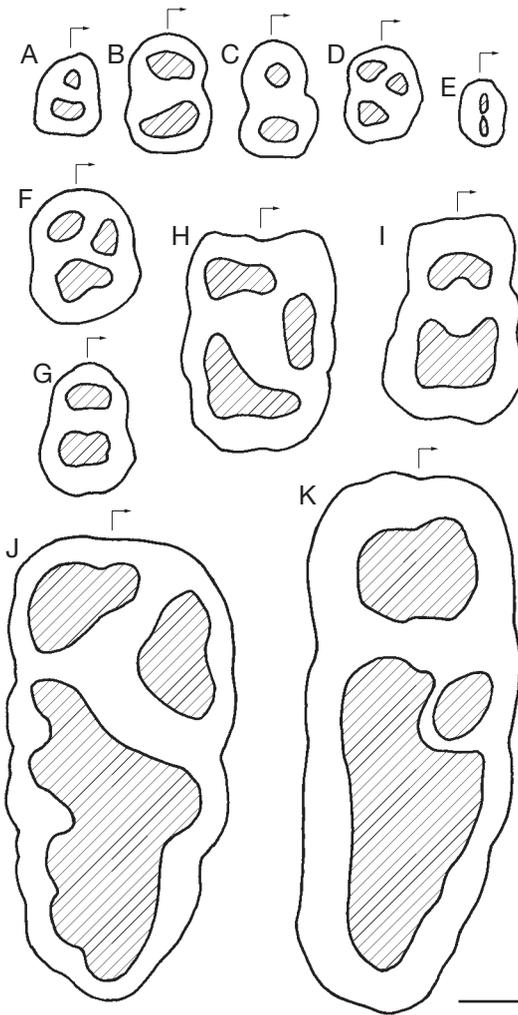


FIG. 25. — Schéma d'organisation des racines des dents jugales de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, Astaracien, vue radiculaire : **A**, dP2 g. (MNHN.F.SEP274) ; **B**, dP3 g. (SEP194) ; **C**, dp3 dr. (SEP8) ; **D**, P3 g. (SEP218, inversée) ; **E**, p3 dr. (SEP200) ; **F**, P4 g. (SEP192) ; **G**, p4 dr. (SEP6) ; **H**, dP4-M1-M2 (ici M1g. SEP278) ; **I**, dp4-m1-m2 (ici m1 dr. SEP228) ; **J**, M3 g. (SEP247, inversée) ; **K**, m3 dr. (à partir de SEP256 et SEP262). Dessins : D. Visset (UPMC). Échelle : 2 cm.

dP2

Les deux dP2 (MNHN.F.SEP221 et SEP274) (Fig. 26) ont une surface occlusale sub-triangulaire. Elles sont munies d'une cuspide antérieure haute (paracône) et d'une petite cuspide linguale individualisée (protocône) reliée au cingulum anté-

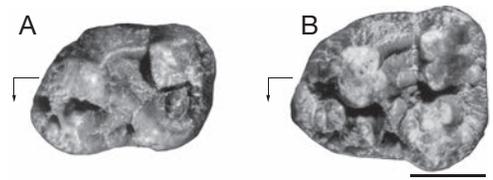


FIG. 26. — dP2 gauche de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, Astaracien. **A**, MNHN.F.SEP221 ; **B**, SEP274. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 1 cm.

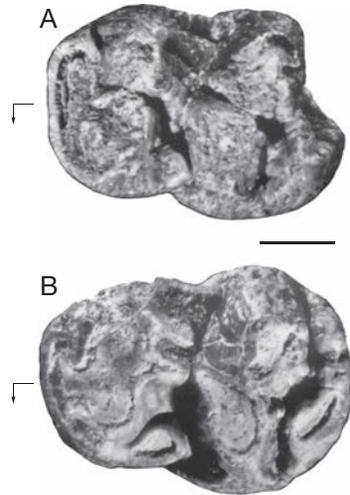


FIG. 27. — dP3 gauche de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, Astaracien : **A**, MNHN.F.SEP272 ; **B**, SEP270. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 1 cm.

rieur. Les deux cuspidés postérieures (métacône et hypocône) sont indépendantes. À l'avant la pointe de la dent est formée par le cingulum antérieur subdivisé lingualemment en nombreux petits tubercules secondaires (MNHN.F.SEP274). Le métacône est incliné vers l'avant ; il est arrondi (SEP221) ou étiré transversalement (SEP274). Une distocrista descend de l'hypocône et rejoint les cuspidés cingulaires postérieures qui forment une crête simple.

Le lophe postérieur (métacône + hypocône) est plus large sur SEP274 et la variation de l'indice de largeur est importante entre les deux spécimens (Tableau 4).

La dP2 est une dent biradiculée, munie d'une racine antérieure de section subcirculaire et d'une racine postérieure plus élargie (Fig. 25A).

TABLEAU 4. — Mesurations (en mm) des molaires de lait de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan. Les mensurations entre parenthèses sont approximatives, un signe + indique que la dimension est sous-estimée (usure, dent incomplète). Les estimations fiables sont précédées de la lettre e. Abréviations : voir Matériel et méthodes.

N° de coll. MNHN.F.	L	I	IR
dP2			
SEP221	25,62	17,26	67,37
SEP274	26,68+ (e27,2)	21,86	e80,37
dP3			
SEP193	34,72+ (e35,8)	24,62	e68,77
SEP194	38,2	28,10	73,56
SEP220	40,2	28,36	70,54
SEP270	42,22	31,58	74,80
SEP272	40,34	28,62	70,95
SEP277	35,30+	27+	(76,48)
N	6	5	5
VO	35,3+ -42,22	24,62 -31,58	e68,77 -74,8
M	38,43	28,26	71,72
SD	2,95	2,47	2,43
V	7,68	8,74	3,39
dP4			
SEP195	60,7+ (e63,2)	38, 72	e61,23
SEP196	58,12	-	-
dp3			
SEP8	37,06	24,802	66,91
SEP198	41,3	24,38+2	59,03+
SEP199	39+ (e40,4)	25,862	e64
SEP210	39,72	26,242	67,97
SEP211	(37)	(23,18)	(62,64)
SEP253	37,5	25,402	67,73
dp4			
SEP7	53,38+	(24,56)1	-
SEP210	66,84	35,163	52,6
SEP230	63,3+	34,982	(52,69+)
SEP253	62,84	28,311	-

dp3

Les six dP3 (dont deux usées fortement MNHN.F.SEP193 et SEP277) montrent une variation de taille assez importante (Tableau 4).

Les dP3 (Fig. 27) sont munies de quatre cuspides principales tendant à former deux lobes transversaux, d'un postentoconule individualisé et d'une petite cuspidé postéro-vestibulaire. À l'avant, le cingulum antérieur est développé et muni d'un parastyle et d'un entostyle.

À l'arrière les cuspides cingulaires relient transversalement la cuspidé postéro-vestibulaire au postentoconule. Dans tous les cas, l'hypocône est décalé en avant du métacône et dans l'interlophe un conule central prétrite antérieur 2 est en contact avec un conule posttrite postérieur 1 (qui correspond vraisem-

blement au conule central prétrite postérieur 1 ayant migré vestibulairement [Tassy 1984]). Il y a donc un contact alterne entre les deux lobes. Sur le flanc antérieur du demi-lophe posttrite 2 un petit conule est individualisé. Un style lingual est développé au débouché de l'interlophe. Les cuspides vestibulaires sont munies d'une postparacrista et d'une prémétacrista.

La dP3 est une dent biradiculée, munie d'une racine antérieure de section subcirculaire et d'une racine postérieure élargie et légèrement étirée en direction antérolinguale (Fig. 25B).

dp4

La dP4 droite MNHN.F.SEP196 est un germe (Fig. 28) ; une autre dP4 droite (SEP195) apparte-

nait à un individu plus âgé et la surface occlusale est très usée.

Le germe MNHN.F.SEP196 (bien conservé en dehors du coin postéro-vestibulaire) illustre les traits propres aux $dp4$ par rapport aux M1 (comme les $dp4$ par rapport aux m1) : plus petite taille, hauteur plus faible de la couronne (Fig. 28A), gracilité générale avec émail fin, délicatement ridulé, conules secondaires petits et nombreux, interlophes ouverts.

En dehors du protocône, les cuspidés formant les lophes transversaux sont subdivisées au sommet par deux ou trois sillons. En plus des trèfles prétrites, des conules posttrites sont individualisés sur les flancs postérieurs des deux lophes antérieurs (Fig. 28B) (et sur les flancs antérieurs des deuxième et troisième lophes sur SEP195). Les trèfles prétrites sont bien développés, les conules centraux prétrites antérieurs sont aussi grands, ou un peu plus grands, que les conules postérieurs. À l'avant une preprotocrista composée de nombreuses cuspidés secondaires relie le protocône au cingulum antérieur. Le cingulum antérieur est dilaté vestibulairement où s'individualise un parastyle. Les cuspidés cingulaires postérieures forment une crête simple reliée au postentoconule (tubercule prétrite 3). Sur les demi-lophes vestibulaires on distingue une post-paracrista, des pré- et postmétacrista et une crista antérieure du posttrite 3. Le cingulum est épaissi au débouché des interlophes du côté vestibulaire et, plus faiblement, du côté lingual.

La $dp4$ est une dent triradiculée et partage avec M1 et M2 le même schéma (Fig. 25H) : une racine dans le coin antéro-vestibulaire, une racine linguale et une racine postérieure, élargie. La $dp4$ ne se distingue de M1-M2 que la position un peu plus postérieure de la racine linguale placée plus en arrière que sur M1 et M2, jouxtant la racine postérieure.

MOLAIRES DÉCIDUALES INFÉRIEURES

dp2

Il n'a pas été découvert de $dp2$ à En Pégouan. La mandibule MNHN.F.SEP211 ($dp3$ en éruption) ne montre pas d'alvéole antérieure à $dp3$ ni de germe dans l'os (Fig. 29A). Sur les mandibules SEP210 (Fig. 29B) et SEP253, au contraire, un double alvéole antérieur correspond aux deux racines de $dp2$, une antérieure et une postérieure. L'absence de $dp2$ dans un cas (sur

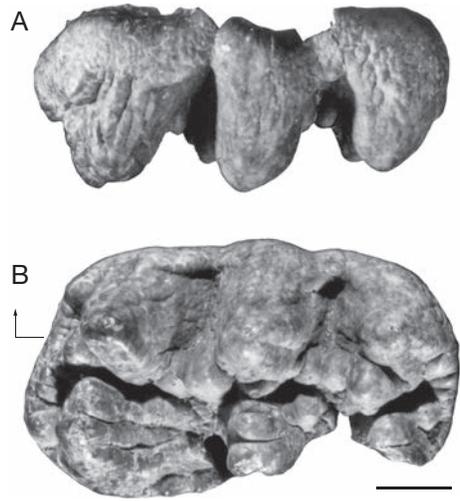


Fig. 28. — $dp4$ droite de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien, MNHN.F.SEP196 : A, vue linguale ; B, vue occlusale. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 1 cm.

trois) est certainement une variation individuelle à l'intérieur de l'espèce. On ne connaît par ailleurs pas de gomphothère dépourvu de $dp2$. Parmi les formes miocènes, la perte de $dp2$ n'est systématiquement significative que chez le genre *Choerolophodon* Schlessinger, 1917 (Gaziry 1976: 67).

dp3

On observe une grande homogénéité dans la dimension des $dp3$ (Tableau 4), à l'inverse de ce que l'on a noté pour $dp3$, ce qui prévient de toute conclusion hâtive à partir d'un échantillon de moins de dix spécimens.

Des six $dp3$ mises au jour à En Pégouan, trois sont en place dans le dentaire et associées à $dp4$ (hémimandibules gauches de la Fig. 29 et MNHN.F.SEP253).

Les $dp3$ ont une structure bilophodonte avec un lophide postérieur élargi et un cingulum postérieur agrandi. À l'avant le paraconide (ou paracristide) est saillant et rejoint le cingulum antérieur, subdivisé du côté lingual en direction du protoconide.

Les cuspidés formant le lophide antérieur (protoconide simple et métaconide simple (MNHN.F.SEP198, Fig. 30C) ou dédoublé (SEP211 [Fig. 29A]) sont alignées transversalement. Les cuspidés formant le lophide postérieur sont décalées : l'hypoconide est en arrière de l'entoconide ; chacune est dédoublée.



FIG. 29. — dp3-dp4 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien : **A**, détail de l'hémimandible gauche MNHN.F.SEP211, dp3 et alvéole ouvert de dp4 ; **B**, détail de l'hémimandible gauche MNHN.F.SEP210, alvéole de dp2 et dp3-dp4. Clichés D. Serrette (MNHN). Échelle : 1 cm.

L'interlophide est interrompu par deux conules centraux (conule central prétrite postérieur 1 ou protoconulide, conule central antérieur 2 ou mésoconide). Le conule central antérieur 2 est décalé en direction linguale et, en raison du recul de l'hypoconide, se trouve contigu au demi-lophide posttrite 2 (entoconide). Par l'intermédiaire des conules centraux il y a donc sur la dp3 un contact alterne entre le prétrite 1 et le posttrite 2, reproduisant, inversée, la structure de la dP3. On distingue d'autre part une cristide postmétaconide et une cristide pré-entoconide, nettes sur SEP198 (Fig. 30C) : ces structures secondaires ne sont donc pas nécessairement associées à une complication des cuspidés principales (métaconide non dédoublé)

Le cingulum est épaisi au niveau de l'interlophide, autour de l'hypoconide et rejoint le cingulum postérieur. Ce dernier, épaisi lingualement, est relié

à l'hypoconide (Fig. 30A) ou bien est subdivisé en deux cuspidés, hypoconulide vestibulaire et post-entoconulide lingual (Fig. 30C).

La dp3 est une dent biradiculée munie d'une racine antérieure de section subcirculaire et d'une racine postérieure un peu plus large (Fig. 25C).

dp4

Six dp4 entières ou fragmentaires ont été découvertes à En Péjouan, dont deux en place dans le dentaire et associées à dp3 (Fig. 29) et une en place dans le dentaire et associée à m1 (Fig. 31)

La couronne de dp4 est construite sur le même schéma trilophodonte que celle de m1 et m2 mais elle est plus petite et plus basse. Sur le plan morphologique la couronne est à la fois plus gracile et plus complexe : émail mince, tubercules plus délicats, interlophides plus vastes ; subdivision

des cuspides des lophides poussée, trèfles prétrites complets, conules posttrites nombreux, cristas vestibulaires nettes.

Chaque lophide est subdivisé en deux tubercules prétrites et deux posttrites. Les trèfles prétrites sont bien développés et constitués par des conules centraux antérieurs et postérieurs de taille sensiblement égale. Dans le premier interlophide le conule central postérieur 1 est subdivisé en trois petits tubercules alignés, le conule central postérieur 2 est subdivisé en trois (MNHN.F.SEP253) ou quatre cuspides secondaires alignées (SEP210 [Fig. 29B]). Seul le conule central prétrite antérieur 3 peut être réduit (SEP253). Tous les conules sont indépendants des mésoconules correspondants. Des conules posttrites sont présents sous la forme de crêtes constituées par des petits tubercules alignés (ceux adossés sur les flancs postérieurs des lophides) ou d'un seul conule (sur les flancs antérieur des deuxième et troisième lophides (SEP210 [Fig. 29B])). Une postmétacristide et une postentocristide sont présentes et descendent jusqu'au fond des interlophides; la préentocristide, moins nette, est assimilable à un épaissement de l'émail. Le cingulum est développé sur les faces antérieure et postérieure et sur le bord vestibulaire où il est seulement réduit au niveau du deuxième lophe. Le premier lophide est reliée au cingulum antérieur par une cristide qui descend du prétrite 1. Le troisième lophide, le plus large des trois, est muni d'un postcingulum composé de deux à quatre cuspides.

La dp4 est une dent biradiculée partageant avec m1 et m2 le même schéma (Fig. 25I). La racine antérieure est plus petite que la postérieure qui s'étend presque sur la moitié postérieure de la dent.

PRÉMO LAIRES SUPÉRIEURES

P3

Deux P3 ont été mises au jour à En Pégouan dont la P3 droite associée à P4-M1-M2 de l'individu MNHN.F.SEP218 (Fig. 32). L'autre P3 (SEP222) a une couronne très usée.

La P3 a une structure tétracuspide avec un conule central à la base des deux cuspides antérieures (protocône et paracône) qui jouxte la cuspide postéro-linguale (assimilable à un hypocône). Une distocrista descend de l'hypocône et rejoint le cin-

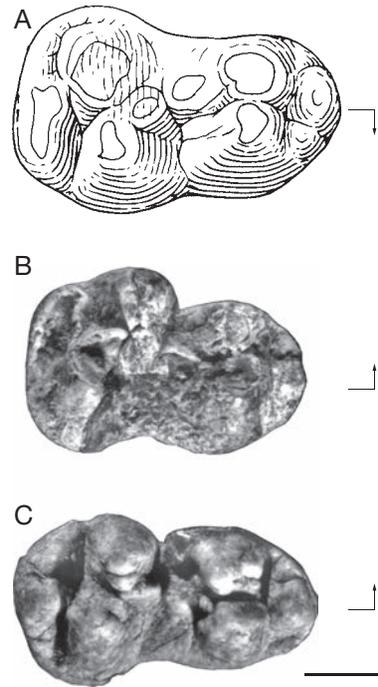


Fig. 30. — dp3 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien : **A**, dp3 g. SEP210 (voir également Fig. 29) ; **B**, dp3 dr. SEP8 ; **C**, dp3 dr. SEP198. Dessin : D. Visset (UPMC), clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 1 cm.

gulum postérieur. À l'avant, une protocrista relie le protocône au cingulum antérieur. Le cingulum est épaissi lingualemment entre le protocône et l'hypocône (on y distingue quatre points d'usure sur MNHN.F.SEP218).

La P3 est une dent triradiculée. Les racines sont en position antérieure, linguale et postérieure, toutes de section subcirculaire, la postérieure étant la plus forte (Fig. 25D).

P4

Les cinq P4 découvertes à En Pégouan appartiennent à trois individus : MNHN.F.SEP218 (Fig. 32), SEP18 (Fig. 33) où P4 est associée respectivement à P3-M1-M2 et M1-M2-M3, et SEP192, une P4 gauche isolée (Fig. 34).

La variation de taille est importante; en revanche, les proportions sont stables et la variation de la robustesse (IR) est faible (Tableau 5).

TABLEAU 5. — Mensurations (en mm) des prémolaires de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan. Abréviations : voir Matériel et méthodes.

N° de coll. MNHN.F.	L	I	IR
P3			
SEP218	34,82+	26,98	77,48–
SEP222	32,52+	26,60	81,79–
P4			
SEP18 (dr)	40,5+	37,16	91,75–
SEP18 (g)	41,50+	37,90	91,32–
SEP192	41,14	35,48	86,24
SEP218 (dr)	49,0	41,0	83,67
SEP218 (g)	47,0	40,60	86,38
p3			
SEP200	21,50+ (e22)	14,56	e66,18
SEP218 (dr)	26,50+ (e28,8)	19,84	e65,76
p4			
SEP6	42+	31,16	74,19–
SEP197	48,0	33,98	70,79
SEP218 (dr)	47,12	34,74	73,73
SEP218 (g)	47,94	34,92	72,84
SEP240	44,6+	33+	(74)

Sur ces seuls trois individus la variation morphologique est tout aussi importante. Le contour de la couronne en vue occlusale est subquadrangulaire plus ou moins arrondi. Les P4 du palais MNHN.F.SEP218 (Fig. 32) ont une couronne complexe et les tubercules sont nombreux. On remarque notamment que le conule prétrite antérieur 2 est subdivisé et forme avec l'hypocône un alignement de quatre tubercules descendant dans l'interlophe ; de la sorte, le lophe postérieur n'est pas continu. Sur la P4 droite le mésoconule de l'hypocône est subdivisé en trois tubercules. En revanche, le métacône (posttrite 2) est simple. Au contraire, sur SEP192 (Fig. 34) les cuspides postérieures, plus étroitement accolées, forment un vrai lophe avec une division binaire simple ; le conule central prétrite antérieur 2 est simple. Les cuspides cingulaires postérieures forment, aussi bien sur SEP218 que SEP192, une crête simple qui rejoint l'hypocône (le cingulum postérieur est usé par le contact avec la M1 sur les P4 du crâne SEP18 (Fig. 33). Le cingulum est épaissi sur les faces linguale et vestibulaire, au niveau de l'interlophe, plus particulièrement sur les P4 du palais SEP218 (Fig. 32).

La P4 est une dent triradiculée. La racine antérieure se situe dans le coin vestibulaire, la racine linguale

est légèrement étirée antéro-postérieurement, la racine postérieure est élargie (Fig. 25F).

PRÉMOLAIRES INFÉRIEURES

p3

Les trois p3 appartenant à deux individus (MNHN.F.SEP218 avec p3 dr. et g. associées à p4 et m1, et SEP200, une p3 droite isolée) montrent une importante variation de taille. Les proportions (IR) sont en revanche comparables quoiqu'estimées étant donné l'usure (Tableau 5).

Ces p3 sont usées (Figs 35A, 36) et, autant qu'on puisse en juger, sont assez distincte quoique construites sur le même schéma. On observe une forte cuspide antérieure dilatée transversalement mais pas nécessairement dédoublée (un seul point de dentine en position centrale est visible sur MNHN.F.SEP218 (Fig. 35A), ce qui laisse penser qu'il n'y a qu'une cuspide ; l'usure de SEP200 oblitère la morphologie de la couronne mais évoque plutôt un dédoublement de la cuspide antérieure avec un point d'usure vestibulaire [Fig. 36]). Un bourgeon cingulaire est situé au pied de la cuspide antérieure (usé chez SEP200). Une cuspide postéro-vestibulaire (hypoconide) plus basse que l'antérieure est reliée à la cuspide antérieure par un conule intermédiaire (un point



FIG. 31. — Portion d'hémimandibule gauche MNHN.F.SEP230 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, Astaracien, avec dp4-m1. Cliché : D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

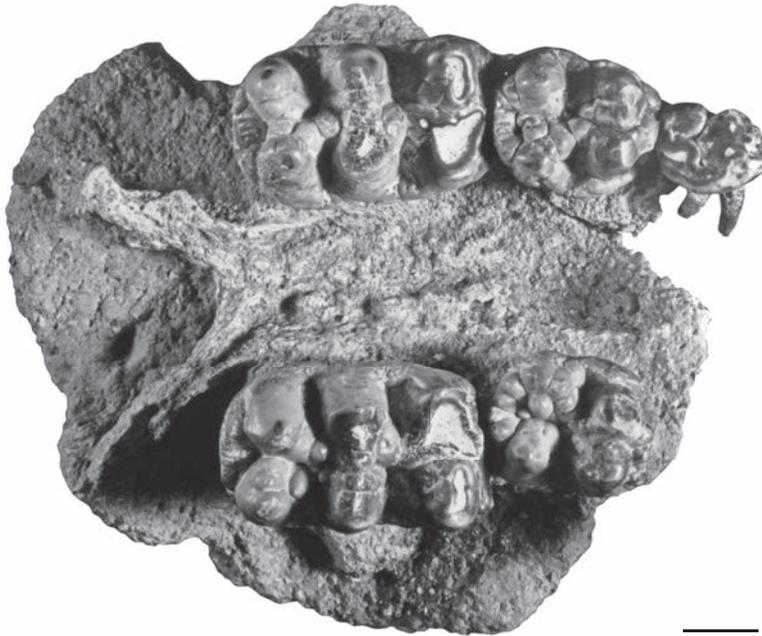


FIG. 32. — Palais MNHN.F.SEP218 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, Astaracien, avec P3-P4-M1 dr. et p3-p4-m1 g. (même individu que Fig. 13), vue occlusale. Cliché : D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

de dentine visible sur SEP218). L'hypoconide est jouxté lingualement d'une petite cuspide (entocoude) mais les deux ne forment pas de lophide. Une cuspide cingulaire postérieure est visible sur SEP200, elle est usée sur SEP218 et forme la face postérieure de la dent.

La p3 est une dent biradiculée, les deux racines antérieure et postérieure étant très près l'une de l'autre; la section est étirée longitudinalement (Fig. 25E).

p4

À l'inverse des P4, les cinq *p4* découvertes à En Pélouan (quatre individus dont le spécimen MNHN.F.SEP218) ont une structure assez stable (Figs 35; 37)

Elles sont bilophodontes avec un lophide postérieur élargi, munies d'un précingulum épaissi intégré au paraconide avec une cuspide pre-métaconide plus ou moins individualisée. Un fort postcingulum (hypocristide) forme le bord postérieur de la dent.



FIG. 33. — Crâne MNHN.FSEP18 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégujan, Astaracien. Détail du palais avec P4-M1-M2 dr. et g. Cliché : D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

Les cuspides du premier lophide (métaconide et protoconide) ne sont pas subdivisées – sauf peut-être, superficiellement, le protoconide qui est élargi transversalement. Les deux cuspides du lophide postérieur (hypoconide et entoconide) sont subdivisées avec un mésoconlet de chaque côté du sillon

médian comme sur les molaires. L'interlophide est interrompu par deux conules centraux prérites : un conule central postérieur 1 lié au protoconide (il y a, en plus, une cuspidie intermédiaire individualisée sur SEP218) et un conule central antérieur 2 devant l'hypoconide, qui est plus petit. La crête qui

descend de l'hypocône (hypocristide, assez massive mais simple) rejoint le postcingulum et l'ensemble forme un seul alignement de tubercules arrondis (le premier tubercule accolé à l'hypoconide est le plus gros).

La p4 est une dent biradiculée. Les deux racines ont une section élargie transversalement, la racine postérieure est la plus grosse (Fig. 25G).

MOLAIRES SUPÉRIEURES

M1 et M2

Les dix-huit M1 et les trente M2 découvertes à En Pégouan sont en majorité associées à d'autres dents jugales dans les crânes, palais et maxillaires, ce qui facilite l'identification de ces deux dents morphologiquement très proches sinon identiques.

Dimensions. Les M1 sont plus petites que les M2 (Tableaux 6 ; 7 ; 8 ; Fig. 38) mais il n'y a pas d'important hiatus en raison de la forte variation de taille affectant ces molaires, notamment les M2. Les grandes M1 sont à peine plus petites que les petites M2. Il convient de souligner que presque toutes les M1 récoltées sont très usées et que, dans ce cas, la longueur mesurée est plus courte que celle des germes en raison de l'usure du cingulum antérieur et postérieur. En effet, un seul germe de M1 a été découvert à En Pégouan (MNHN.F.SEP188). Sur les quatre meilleurs spécimens (SEP188, SEP218 dr.-g., SEP268), la variation de la longueur est de 68,7+ à 76+ mm (la partie usée ou manquante ne devant guère excéder le mm). Les deux M1, très usées, du crâne SEP254 sont les plus grandes et leur longueur totale devait être de l'ordre de 80 mm environ (L en l'état : 73 et 74,7 mm). Par comparaison, les plus petites M2 récoltées (crâne SEP30) sont un peu plus grandes (L = 88,3 et 86,7 mm) (Tableau 8). La longueur des M1 se situe donc entre 70 et 80 mm environ et celle des M2 au-delà de 80 mm. Les M1 les plus larges (52,2 mm environ pour la M1 dr. du crâne SEP186) recoupent les M2 les plus étroites (SEP51, 51,92 mm ; SEP30, 51,96 mm) (Tableaux 6 ; 8). Les M1 sont un peu plus trapues que les M2 (les trois indices de robustesse (IR) faibles des M1 (62,28 à 63,56) se situent à la limite supérieure et au-delà de la variation de cet indice sur les M2 (56,18 à 62,82, moyenne de 59,13) (Tableaux 6 ; 7).

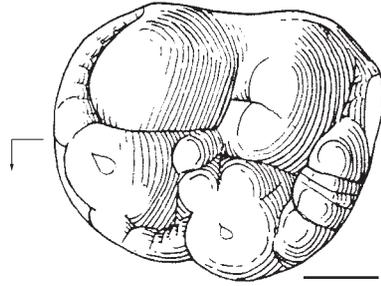


FIG. 34. — P4 g. MNHN.F.SEP192 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien. Dessin : D. Visset (UPMC). Échelle : 1 cm.

Dans le cas des M2 l'amplitude de la variation de la longueur observée sur les douze meilleurs spécimens (dents peu ou pas usées) est forte (de 86,7 mm à 114 mm ; moyenne de 100,5 ; coefficient de variation de 8,7 [Tableau 7]). Ces chiffres sont pertinents ; à titre d'exemple, les résultats restent quasiment inchangés si l'on ajoute à ces spécimens sept autres dents plus usées mais dont on peut raisonnablement estimer la longueur totale (la longueur moyenne devient alors 102,2 avec un coefficient de variation de 7,1, légèrement inférieur à celui calculé sur 12 dents).

On peut expliquer les variations de taille par le dimorphisme sexuel, les petites M2 appartenant à des sujets femelles. Les crânes que l'on a attribués à des sujets femelles à partir des proportions sont d'ailleurs munis de petites M2 (SEP30, SEP38, SEP251). Inversement, les grandes M1 et M2 appartiennent à des sujets mâles (crânes SEP186, SEP218). En revanche, le dimorphisme sexuel ne se reflète pas dans la robustesse des dents, le coefficient de variation de l'indice de largeur est de 3,7 pour les M2 (Tableaux 6 ; 7).

À partir de ces données (taille et indice de largeur) on peut déduire, par exemple, qu'une petite molaire isolée (petite et relativement étroite) comme MNHN.F.SEP51 (L = 90,16 mm ; I = 57,19) est une M2 ayant appartenu à un sujet femelle et non pas une grande M1 d'un sujet mâle. Une seule contradiction est apportée par le crâne fragmentaire SEP254 rapporté à un femelle, à partir de peu de mensurations, il est vrai (Tassy 2013) ; ses M1, très usées, sont de grande taille tandis que ses M2 sont de taille moyenne (L = 98,9 mm).



FIG. 35. — *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien : **A**, portion d'hémimandibule droite SEP240, avec p4-m1-m2, vue occlusale ; **B**, détail de la mandibule MNHN.F.SEP218, côté droit (même individu que Fig. 32) avec p3-p4-m1, vue occlusale. Clichés D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

Morphologie. Les M1 et M2 (Figs 39-42) sont munies trois lophes avec une crête antérieure issue du demi-lophe prétrite 1 rejoignant et se fondant dans le cingulum antérieur et d'une crête postérieure issue du demi-lophe prétrite 3 rejoignant le cingulum postérieur. Les lophes sont plutôt massifs, non effilés au sommet. En vue vestibulaire, les deux lophes antérieurs sont faiblement inclinés vers l'avant, le lophe postérieur est plutôt vertical.

En ce qui concerne la variation morphologique des M1 et M2, j'insiste sur les six points suivants : 1) subdivision des lophes ; 2) morphologie des conules centraux (prétrites) ; 3) développement de conules posttrites ; 4) cristas vestibulaires ; 5) développement du cingulum ; et 6) dépôt de ciment.

Subdivision des lophes : Le prétrite 1 de M1 et M2 n'est généralement pas subdivisé, autrement dit n'a pas de mésoconelet (quatre spécimens sur cinq) (Fig. 39). Au contraire, dans la plupart des cas, les deuxième et troisième lophes sont subdivisés en deux tubercules prétrites et deux posttrites. Sur deux M1 sur quatre ils sont divisés en deux prétrites et

trois posttrites (trois posttrites sur le demi-lophe 2 de MNHN.F.SEP188 et de SEP268 ; Fig. 39B, C). En revanche la subdivision des demi-lophes posttrites en trois tubercules est rare sur les M2 (on l'observe sur le deuxième lophe sur trois M2 sur dix neuf (SEP218 à droite [Fig. 39I] ; SEP254 à gauche mais pas à droite) et sur le troisième dans le cas de deux M2 sur dix neuf (SEP305 côté gauche [Fig. 39D])), une subdivision superficielle qui s'efface dès le début de la détritition.

Le sillon médian est toujours net.

Les mésoconelets sont un peu plus bas que les ectoconelets ; différence négligeable sur le troisième lophe.

Morphologie des conules centraux (prétrites) : Les trèfles sont dissymétriques en ce sens que les conules prétrites adossés au flanc postérieur des deux premiers lophes tendent à être plus grands que les conules adossés au flanc antérieur des deux derniers lophes. Ils sont étirés en direction vestibulaire et ont une position véritablement centrale, dépassant vestibulairement les conules centraux antérieurs 2

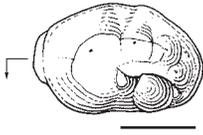


FIG. 36. — p3 dr. MNHN.F.SEP200 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien. Vue occlusale. Dessin : D. Visset (UPMC). Échelle : 1 cm.

et 3. Cette tendance est plus marquée sur les M2 que sur les M1 ; on l'observe sur quatre spécimens sur neuf dans le premier interlophe (dans un seul cas le conule antérieur 2 est plus développé, M2 g. MNHN.F.SEP51 [Fig. 39F]). Dans le second interlophe il n'y a aucune exception (sur quatorze spécimens observés) (Fig. 39D, K). Pour ce qui est des M1, un spécimen sur quatre (premier interlophe de SEP188 [Fig. 39B]) possède un conule antérieur 2 est plus développé ; et sur deux autres spécimens les conules sont de même taille.

Il arrive que le conule central antérieur soit fusionné au mésoconelet correspondant. Par exemple sur le demi-lophe prétrite 3 de MNHN.F.SEP238 (Fig. 40) : l'ensemble reste plus réduit que le conule central prétrite postérieur 2 qui le dépasse en direction vestibulaire. Sur les deux M2 du crâne SEP30 (Tassy 2013: fig. 8) le mésoconelet est réduit et le conule central antérieur est bien développé et distinct du lophe mais il reste plus petit que le conule central prétrite postérieur du deuxième lophe. Une autre M2 (SEP51) montre un état en quelque sorte inversé (Fig. 39F) où le conule central antérieur 3 est réduit à un épaissement d'émail dans le prolongement du mésoconelet.

La subdivision des conules centraux des M2 est irrégulière. Elle affecte les conules postérieurs qui sont les plus développés (deux ou trois tubercules). En revanche, le deuxième lophe de M1 possède un conule central antérieur subdivisé (trois cas sur cinq – MNHN.F.SEP218, SEP188 [Figs 32 ; 39B]) ainsi que le troisième lophe (un cas sur cinq : SEP268 [Fig. 39C]).

La subdivision des conules n'est pas apparente sur des dents usées : sur la M2 g. MNHN.F.SEP257 (Fig. 39K) les deux conules centraux postérieurs du trèfle du 2^e lophe sont encore visibles tandis qu'il n'existe qu'une seule figure d'usure postérieure sur

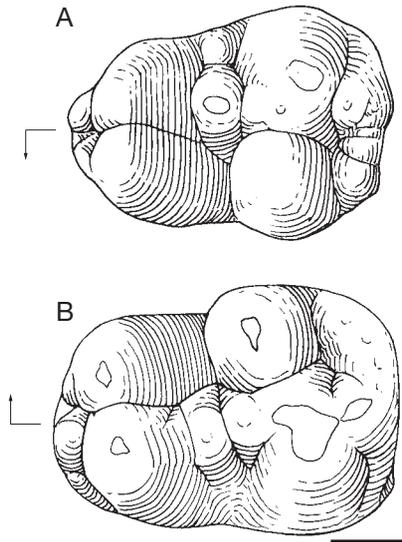


FIG. 37. — p4 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien. **A**, p4 dr. MNHN.F.SEP6, vue occlusale ; **B**, p4 g. SEP197, vue occlusale. Dessins : D. Visset (UPMC). Échelle : 1 cm.

le 1^e lophe. Aussi, lors de la détritition, des conules centraux inégalement développés dessinent-ils des trèfles dissymétriques, quelle que soit leur subdivision superficielle. Dans l'interlophe, le bras postérieur du trèfle, agrandi et étiré en direction vestibulaire, tronque le bras antérieur du trèfle appartenant au lophe suivant (ce qui est visible même lorsqu'il y a confluence des figures d'usure des demi-lobes et des conules comme sur les M2 du crâne SEP25 [Fig. 42]).

Comme on vient de le dire, cette structure du trèfle prétrite, caractéristique de *Gomphotherium angustidens*, est moins souvent présente sur les M1 que sur les M2. Il est intéressant de noter que chez un même individu (palais MNHN.F.SEP218 (Fig. 32) les conules centraux sont de même taille sur M1 (état primitif) alors que le trèfle dissymétrique est bien formé sur les M2 à l'état de germe (état dérivé) (Fig. 39H, I).

Conules posttrites : les M1 et M2 peuvent être munies de conules posttrites, irrégulièrement développées, qui, lorsqu'ils existent, sont toujours plus réduits que les conules centraux prétrites. Point important : leur usure ne dessine pas de figure tréflée.

TABLEAU 6. — Mensurations (en mm) des M1 et m1 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan. La largeur maximale (Imax) est celle du lophe (ide) le plus large dont le numéro d'ordre est indiqué en exposant. La hauteur est prise sur le 3^e lophide (côté posttrite) sauf indication contraire.

N° de coll. MNHN.F.	L	Imax	IR	H	IH
M1					
SEP18 (dr)	71,40+	51+ ¹	(71,43)	–	–
SEP18 (g)	71,50+	50+ ²	(69,93)	–	–
SEP186 (dr)	73,92+	(52,20) ²	(70,62)	–	–
SEP186 (g)	70,77+	50,40+ ²	(71,22)	–	–
SEP188	68,7	43,86 ²	63,56	–	–
SEP203	–	42,46 ¹	–	28 po ¹	65,71
SEP218 (dr)	75,54	47,76 ³	63,33	32,20	67,42
SEP218 (g)	76,04	47,36	62,28	32,80	69,26
SEP227	64+	45,5+ ³	–	–	–
SEP254 (dr)	73,04+	53+ ¹	–	–	–
SEP254 (g)	74,72+	51+ ²	–	–	–
SEP268	69,60+	42,80 ²	(61,15)	30,68	(74,68)
SEP269	–	47,26 ³	–	–	–
SEP276	61+	48+ ³	–	–	–
SEP278	71+	49,40 ²	69,58–	–	–
SEP301	57+	46+ ³	–	–	–
SEP305 (dr)	66,70+	49,20+ ²	–	–	–
SEP305 (g)	70,48+	51,36+ ²	–	–	–
m1					
SEP190	72,90+	46,1+ ³	(64,33)	–	–
SEP218 (dr)	75,72 (e79)	45,+ ³	e56,96	–	–
SEP218 (g)	75,58 (e79)	44,94 ³	e56,89	–	–
SEP228	65,68+ (e68)	45,90 ³	e67,50	–	–
SEP230	73,52	45,00 ³	61,21	–	–
SEP240	70,40+	42,86 ³	60,88–	–	–
SEP280	65+ (75)	38+	–	–	–

Seul le conule posttrite postérieur 1 est régulièrement présent; lorsqu'il est peu développé il a la forme d'un fort bourrelet (MNHN.F.SEP217; SEP218 à gauche [Fig. 39H]). On note, d'autre part, dans le deuxième interlophe un conule posttrite postérieur 2 sur quatre M1 sur cinq, parfois très réduit (SEP218 à droite [Fig. 32]). Sur M2 la présence de conules posttrite est plus rare et on ne relève que six M2 sur dix-neuf munies d'un conule posttrite postérieur 2 (les molaires des individus SEP305 [Fig. 39D], SEP218 [Fig. 39H, I] et SEP186), tandis que huit munies d'un repli d'émail ou d'un bombement mal individualisé en position homologue; trois M2 sur les vingt-quatre où la structure détaillée du troisième lophe est visible, sont munies d'un conule posttrite antérieur 3 (SEP257 (Fig. 39K) ainsi que SEP186 à gauche, et SEP248) et cinq sont pourvues d'un repli d'émail ou d'un bombement mal individualisé. Le développement des conules posttrites est inégal entre

les molaires droite et gauche d'un même individu (par exemple les M1 du palais SEP218 [Fig. 32]).

Chez *Gomphotherium angustidens*, les conules posttrites sont donc peu nombreux et réduits (quelquefois sous la simple forme de bombement d'émail).

Cristas vestibulaires: Ces crêtes mousses, peu saillantes, sont irrégulièrement développées et ont parfois l'aspect d'un faible repli d'émail. Sur l'ensemble des M1 et M2 la postparacrista (six spécimens sur dix – voir M1 MNHN.F.SEP188 [Fig. 39B] et M2 SEP218, SEP257 [Fig. 39H, K] et la postmétacrista (quinze spécimens sur vingt quatre: M1 dr SEP218 [Fig. 32]; M2 SEP189, SEP218, SEP257 [Fig. 39E, K], SEP238 [Fig. 40]) sont les plus régulièrement présentes. Sur les huit où la structure est décelable, les quatre cristas vestibulaires sont toutes présentes sur trois M2 (SEP217, SEP218 à gauche [Fig. 39H] et SEP257 [Fig. 39K]).

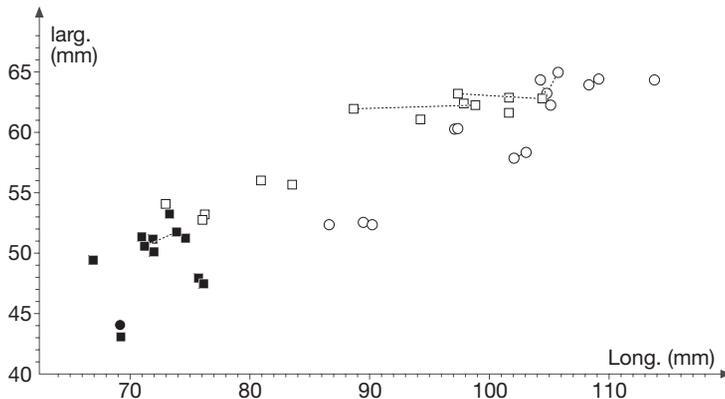


FIG. 38. — Répartition des M1 et M2 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, Astaracien : ●, M1 non usées ; ■, M1 usées ; ○, M2 non usées ; □, M2 usées.

TABEAU 7. — Mensurations résumées des M2/m2 et M3/m3 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan.

	L	I	IR	Hpo3	IHpo3
M2					
N	12	17	12	11	10
VO	86,7-114	51,92-64,93	56,18-62,82	42-51,50	69,99-85,02
SD	8,79	4,59	2,19	3,17	5,21
M	100,52	60,24	59,13	46,05	79,86
V	8,74	7,62	3,70	6,88	6,52
M3					
N	18	18	16	9	7
VO	e115-163,34	56,84-76,52	46,31-53,32	41,0-58,1	70,47-83,86
SD	16,42	6,33	1,92	7,13	4,19
M	141,56	69,15	48,19	50,83	77,59
V	11,60	9,15	3,98	14,03	5,40
m2					
N	11	7	7	3	—
VO	e86-119	55-63,98	e51,23-57,01	42,2+ - 45,1	—
SD	10,46	2,84	1,81	—	—
M	104,72	59,65	54,21	—	—
V	9,99	4,76	3,34	—	—
m3					
N	13	13	13	4	4
VO	129,8+ - 180,7+	53,94-70,88	38,9-43,18-	50,8-55,4	76,12-79,83
SD	15,74	5,82	1,37	2,04	1,90
M	154,95	63,42	41	52,57	77,95
V	10,16	9,18	3,34	3,88	2,44

Développement du cingulum : le cingulum est toujours développé sur la face antérieure où il reçoit la crête issue du conule prétrite antérieur 1 (paraconule). L'ensemble, fusionné, forme le coin antéro-vestibulaire des M1 et M2. Le cingulum borde toujours dans le coin antéro-lingual la moitié prétrite du premier loppe.

La face postérieure est formée par une crête composée d'un nombre variable de cuspides cingulaires alignées réunissant le prétrite 3 au coin postéro-vestibulaire de la couronne. Dans la plupart des cas, cette crête est simple, même si elle est massive (M2 gauche MNHN.F.SEP305 [Fig. 39D]). Sur quatre

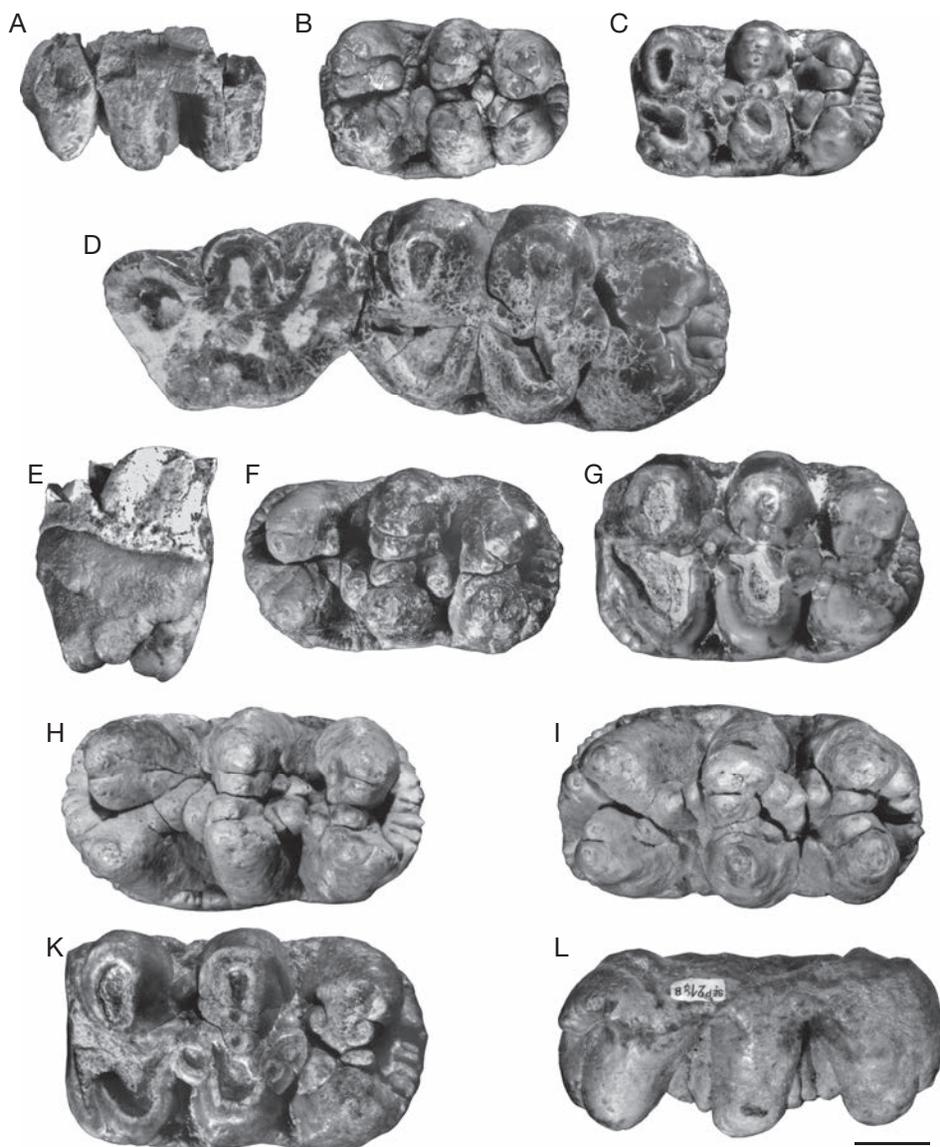


FIG. 39. — M1 et M2 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien (sur les vues occlusales, l'avant est à gauche) : **A, B**, M1 g. MNHN.FSEP188 ; **A**, vue linguale ; **B**, vue occlusale ; **C**, M1 g. SEP268, vue occlusale ; **D**, M1-M2 g. SEP305, vue occlusale ; **E, F**, M2 g. SEP51 ; **E**, vue antérieure ; **F**, vue occlusale ; **G**, M2 g. SEP189, vue occlusale ; **H**, M2 g. SEP218 (même individu que Figs 32, 35), vue occlusale ; **I, J**, M2 dr. SEP218 (même individu que Fig. 39H) ; **I**,vue occlusale ; **J**, vue linguale ; **K**, M2 g. SEP257, vue occlusale. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

M2 sur vingt on note une cuspidé supplémentaire du côté posttrite (dont SEP257 [Fig. 39K]). Dans un seul cas (sur vingt) une ébauche de dédoublement de la crête postérieure est perceptible, il s'agit

de la M2 droite de SEP305 (mais, comme on vient de le préciser, pas à gauche). Cette variation entre les dents droite et gauche d'un seul et même individu pour des dents partageant par ailleurs tous les



FIG. 40. — Palais MNHN.F.SEP238 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien, avec M2-M3 dr. et g., vue occlusale sur M3 en éruption. Cliché : D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

traits de *G. angustidens* illustre la grande plasticité des dents bunolophodontes.

Le cingulum est peu développé lingualement au niveau des interlophes. Il peut aussi border vestibulairement la couronne mais n'est jamais très important (MNHN.F.SEP257, SEP189).

Cément : le cément enveloppe naturellement l'ivoire des racines. Sur la couronne, un dépôt cimenteux est présent dans le fond des interlophes et entre le troisième lophe et le cingulum postérieur. Lorsque l'état des spécimens le permet, on constate

qu'il y a continuité entre le cément coronaire et le cément radulaire, surtout du côté vestibulaire au niveau des interlophes.

Racines : les M1 et M2 sont triradiculées, comme dP4 (Fig. 25H).

M3

Des vingt-huit M3 mises au jour à En Pégouan, cinq seulement sont des dents isolées, toutes les autres sont en place dans les crânes, palais, maxillaires, ce qui permet de contrôler la taille de ces dents vis-à-

TABLEAU 8. — Mensurations des M2 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan. La largeur maximale (**lmax**) est celle du lophe le plus large dont le numéro d'ordre est indiqué en exposant.

N° de coll. MNHN.F	L	lmax	IR	Hpo3	IHpo3
SEP18 (g)	104,12+	64,70 ²	62,14-	-	-
SEP25 (dr)	104,70+	62,71 ²	59,89-	-	-
SEP25 (g)	97,40+	63,32 ²	65,01-	-	-
SEP30 (dr)	86,70	51,96 ²	59,93	42,30	83,76
SEP30 (g)	88,34	52,52 ²	59,45	-	-
SEP38 (dr)	75,95+	53,62 ²	70,6-	-	-
SEP38 (g)	83,81+	55,39 ²	66,09-	-	-
SEP51	90,16	51,92 ²	57,59	42,70	85,16
SEP186 (dr)	105,46	64,93 ²	61,57	-	-
SEP186 (g)	104,85	62,89 ²	59,98	51,50	81,04
SEP191	98,22+	62,12 ²	57,68	-	-
SEP217	114,00	64,40 ²	56,49	46,60	74,42
SEP218B	103,30	58,04 ²	56,18	-	-
SEP218C	102,00	57,44 ¹	56,31	-	-
SEP224	80,50+	56,78 ²	66,41-	-	-
SEP225	82,50+	57,70 ²⁺	-	-	-
SEP238 (dr)	101,30+	61,40 ²	60,61-	46,14	79,91
SEP238 (g)	101,50+	62,68 ²	61,75-	46,10	76,68
SEP248	96,88	59,94 ²	61,87	48,00	82,76
SEP250 (dr)	80,70+	53,60 ²⁺	-	-	-
SEP250 (g)	80+	53,78 ³	-	-	-
SEP251 (dr)	75,70+	52,36 ¹⁺	-	-	-
SEP251 (g)	72,66+	54,00 ²⁺	-	-	-
SEP254 (dr)	98,94+	e62,00 ²	e58,17	42,00	(75,40)
SEP254 (g)	98,86+	62,46 ²⁺	61,84+	-	-
SEP257	97,10	61,00 ²	62,82	49,82	85,02
SEP301A	94,22+	60,80 ²	61,90	-	-
SEP305 (dr)	108,34	63,80 ³	58,53	45,00	70,53
SEP305 (g)	109,48	64,72 ³	58,84	45,30	69,99

vis de l'attribution sexuelle des restes crâniens. En outre, l'échantillon inclut onze germes dépourvus de toute trace d'usure (sept en place, quatre isolés dont un fragment à un stade de développement précoce).

Dimensions. La variation de taille des M3 est considérable (Tableaux 7 ; 9 et Fig. 43). La plus petite (M3 g. du crâne femelle MNHN.F.SEP185 décrit par Tassy [2013: fig. 5], une dent très usée, au cingulum antérieur entièrement effacé) a une longueur de 108,56+ mm en l'état (longueur totale estimée : 115 mm). La plus grande (M3 g. du crâne mâle SEP25 [Fig. 42]) a une longueur de 163,34 mm. L'amplitude de variation de la longueur observée et la moyenne (141,56 mm) calculée sur les 18 meilleurs spécimens (Tableau 7) restent inchangée si l'on ajoute cinq longueurs estimées à partir de

spécimens plus usés. La moyenne est dans ce cas de 139,87 mm avec un coefficient de variation de $V = 11,52$ (contre 11,60 sur dix-huit spécimens peu ou pas usés). Ce coefficient élevé peut être expliqué par l'hypothèse du dimorphisme sexuel. En effet, la répartition des longueurs montre deux groupements : un premier autour de 115-125 mm environ et un second autour de 150-155 mm. Le dimorphisme sexuel se reflète donc dans la taille des molaires. Ceci vaut pour la longueur (Fig. 44), la largeur et la hauteur. Cette dernière calculée sur le tubercule posttrite du 3e lophe a une valeur moyenne de 50,83 mm avec un coefficient de variation élevé de $V=14,03$ (Tableau 7).

Les M3 appartenant à des crânes femelles sont toutes de petite taille (crânes MNHN.F.SEP30, SEP185, SEP251). La plus grande de ces M3 mesure 121,5+ mm (M3 dr. du crâne SEP38). En revanche,



Fig. 41. — Maxillaire gauche MNHN.F.SEP301 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien, avec M1-M2-M3, vue occlusale sur M1-M2. Cliché : D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

la plus petite des M3 mâles attestées (germe de M3 g. du crâne SEP18) a une longueur de 143,7 mm – un crâne de grande taille, pourtant, compte-tenu de l'âge individuel (Tassy 2013). Il y a donc une incertitude dans la détermination du sexe des molaires dont la longueur se situe entre 130 et 140 mm. Il y en a peu et, à titre d'hypothèse, on peut considérer que deux M3 isolées qui sont dans ce cas (SEP300 et SEP266, de longueurs L = 130,6 mm et L = 136,9 mm) appartiennent respectivement à des sujets femelle et mâle. Il n'y a, en revanche, pas de différence dans la robustesse des petites et des grandes M3 (Fig. 45). Le coefficient de variation de la moyenne de l'indice de robustesse (IR) calculé sur seize M3 (Tableau 7) est faible ($V = 3,98$) et la même observation peut être faite sur l'indice de hauteur (hauteur rapportée à la largeur du 3e lophe) avec un coefficient de variation ($V = 5,40$) également relativement faible (Tableau 7).

Morphologie. Les M3 sont munies de quatre lophes, d'un cingulum antérieur épaissi et, dans la plupart des cas, d'un postcingulum subdivisé en plusieurs cuspides. Les lophes sont massifs, ventrus, renflés à la base et non effilés au sommet; les interlophes sont étroits. Les conules centraux prétrites sont hauts. En vue occlusale la couronne est dilatée à l'avant, notamment au niveau du deuxième lophe, et amincie à l'arrière surtout du côté vestibulaire.

Sur vingt-deux spécimens dont les mensurations des lophes antérieurs sont fiables, la plus grande largeur se situe sur le deuxième lophe (douze spécimens) ou le premier (neuf spécimens), une seule fois le troisième; lorsque le premier lophe est le plus large, la différence avec les dimensions du second est très faible. En vue occlusale toujours, l'axe de la couronne est légèrement concave lingualemment.

La variation morphologique est importante. Elle porte sur le degré de complication de la couronne, sur l'importance du 4^e lophe mais il n'y a aucune tendance subtapiroïde sur les M3 découvertes à En Pégouan (Figs 40-42; 46-50). Par exemple, les grandes M3 appartenant au crâne mâle MNHN.F.SEP25 (Fig. 42) quoique massives ont des conules centraux pas particulièrement développés. Ils sont plutôt petits dans le premier interlophe, dans le deuxième interlophe, les conules centraux postérieurs 2 ont la forme d'une crête relativement modeste sur la M3 droite (ils sont gros sur la M3 gauche) et ils sont réduits dans l'interlophe 3. Les interlophes n'en sont pas moins étroits et oblitérés par les conules.

Subdivision des lophes : Les lophes sont généralement subdivisés de façon binaire, sauf le demi-lophe prétrite 1 (protocône) généralement simple (il est pourvu d'un petit mésoconelet deux fois sur dix spécimens observés (crâne MNHN.F.SEP18, à droite où le premier lophe de m3 en éruption est

TABLEAU 9. — Mesurations des M3 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan. La largeur maximale (lmax) est celle du lophe le plus large dont le numéro d'ordre est indiqué en exposant.

N° de coll. MNHN.F.	L	lmax	IR	Hpo3	IHpo3	EE
SEP18 (dr)	146,00	–	–	–	–	–
SEP18 (g)	143,70	–	–	–	–	–
SEP25 (dr)	161,20	74,92 ¹	46,47	54,70	77,54	–
SEP25 (g)	163,34	76,52 ¹	46,85	53,00	76,32	–
SEP30 (g)	e116,00	52,00 ¹⁺	e44,83	–	–	–
SEP38 (dr)	121,52	58,90 ²	48,47	41,00	72,54	–
SEP38 (g)	120,22	59,32 ²	49,34	–	–	–
SEP185 (g)	e115,00	63,14 ¹	e54,90	–	–	–
SEP186 (dr)	150,30	74,20 ¹	49,05	57,60	81,17	–
SEP186 (g)	155,48	72,00 ¹	46,31	–	–	–
SEP238 (dr)	152,00	70,70 ²	46,51	54,20	–	7,70 ^{po3}
SEP238 (g)	151,42	73,16 ²	48,32	53,36	–	–
SEP247 (dr)	155,16	73,14 ¹	47,14	–	–	–
SEP250A (dr)	e122,00	61,20 ¹	e50,16	42,40	76,92	–
SEP250B (g)	e121,00	56,84 ¹	e46,97	–	–	–
SEP251 (dr)	e115	66,14 ²	58,12–	–	–	–
SEP251 (g)	117,00+	60,50 ²	51,71–	–	–	–
SEP260A (dr)	136,54+	74,22 ²	e52,81	–	–	–
SEP260B (g)	135,20+	73,12 ³	e52,83	–	–	–
SEP266 (dr)	136,90	73,00 ²	53,32	58,10	83,86	–
SEP267 (g)	–	e73,90 ²	–	–	–	7,16 ^{po2}
SEP300 (g)	130,60	65,52 ¹	51,17	43,34	70,47	–
SEP301 (g)	155,50	72,54 ²	46,65	–	–	–
SEP305 (dr)	152,90	72,30 ²	47,28	–	–	–
SEP305 (g)	151,10	71,20 ²	47,12	49,3+	–	–

partiellement visible [Tassy 2013: fig.10] ; SEP305 à droite mais pas à gauche [Fig. 46C]).

Les principales variations portent sur la subdivision des demi-lophes posttrites. Ainsi dans le cas du 2^e lophe il y a trois tubercules dans le cas de neuf M3 sur seize (avec parfois dissymétrie entre M3 droite et gauche d'un même sujet, comme MNHN.F.SEP305 et SEP186) ; dans celui du 3^e lophe il a trois tubercules dans le cas de trois M3 sur quinze et un seul sur deux spécimens (crâne SEP38, à gauche mais à droite il y en a deux). Sur le 4^e lophe, le demi-lophe prétrite n'est composé que d'un seul tubercule dans le cas de trois M3 sur quatorze (dont SEP186 à droite mais pas à gauche), de même que le demi-lophe posttrite (trois M3 sur seize, dont SEP25 à gauche mais pas à droite [Fig. 42]). La dissymétrie observée entre les arcades droite et gauche d'un même individu souligne l'absence de signification taxinomique de ces traits.

Sur chacun des lophes, les mésoconelets sont légèrement moins hauts ou aussi hauts que les cuspidés principales. Si les demi-lophe prétrites 2, 3 et 4 sont

le plus souvent pourvus d'un mésoconelet individualisé il y a souvent fusion du mésoconelet avec le conule central prétrite antérieur correspondant.

Morphologie des conules centraux prétrites : Comme dans le cas des M2 les conules centraux prétrites de chaque lophe sont inégalement développés, les postérieurs étant les plus massifs (à part ceux du premier interlophe où les conules centraux postérieur 1 et antérieur 2 sont sensiblement de même taille). Dans les autres interlophes, les conules centraux postérieurs sont agrandis, étirés en direction vestibulaires et dépassent dans l'interlophe le conule central antérieur correspondant. Une seule M3 (MNHN.F.SEP38, côté droit) sur quinze est dépourvue de conule prétrite postérieur 3 dans le troisième interlophe. Les conules centraux postérieurs peuvent être simples (SEP250 [Fig. 50B], SEP301 [Fig. 41] ; SEP30, SEP38) ou, le plus souvent, subdivisés en deux ou trois tubercules alignés. C'est vrai dans la majorité des cas sur les deux premiers lophes – que les conule soient gros (SEP266, SEP305 ; Fig. 46B, D) ou petits (SEP25 ;



Fig. 42. — Crâne MNHN.F.SEP25 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien, avec M2-M3 dr. et g., vue occlusale. Cliché : D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

Fig. 42) – et dans cinq cas sur quinze sur le troisième lophe (les conules sont alors petits et irréguliers).

Comme sur M2, les trèfles prétrites ont, en conséquence, des bras dissymétriques, un trait visible sur le paralectotype de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier 1806: pl. 68, fig.3; Tassy & Göhlich 2012: figs 3A, 5C). Cette dissymétrie n'est pas changée par la fusion des mésoconelets et des conules centraux antérieurs correspondants. Cette fusion (MNHN.F.SEP305, SEP300, SEP250 [respec-

tivement Figs 46D; 47; 50B]) est la plus répandue sur le troisième lophe (douze M3 sur vingt) et le quatrième (six M3 sur sept). Lorsqu'un seul tubercule correspond à la fusion du mésoconelet et conule central antérieur, celui-ci peut être aligné selon l'axe du lophe (position originale du mésoconelet) ou décalé en avant (position originale du conule central). Dans ce dernier cas, l'axe du demi-lophe prétrite est oblique par rapport à l'axe transversal du demi-lophe posttrite et le lophe est ainsi dissocié

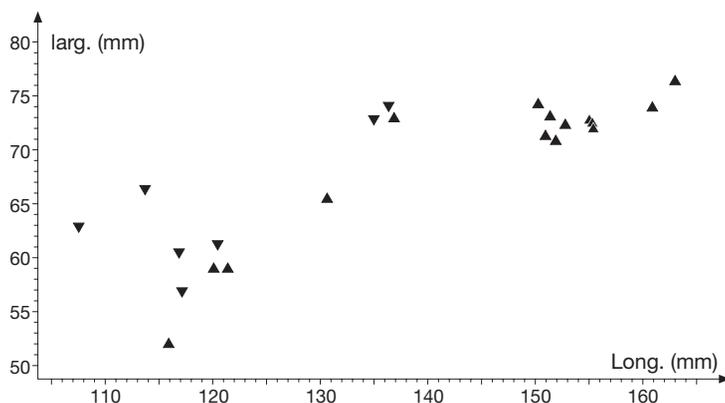


Fig. 43. — Répartition des M3 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien. ▲, molaires non usées ; ▼, molaires usées.

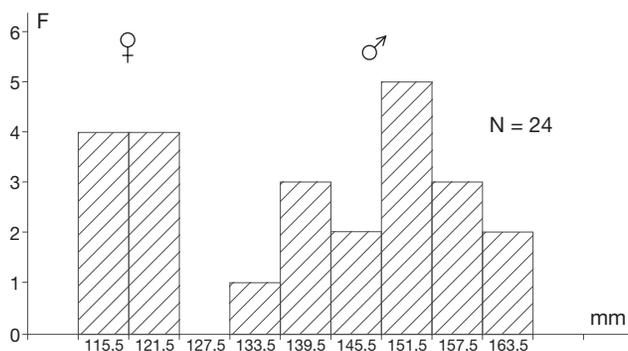


Fig. 44. — Histogramme des longueurs des M3 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien, regroupées dans un intervalle de 6 mm (longueurs estimées des molaires usées incluses).

(SEP300, SEP305 [Figs 46D ; 47]). L'une des plus grandes M3 découvertes à En Péjouan appartenant certainement à un mâle (SEP247 [Fig. 50A]) montre une bizarrerie dans le troisième interlophes : il n'y a pas de conule central prétrite antérieur 4 mais sur le demi lophe posttrite le mésoconelet, très réduit, est accompagné d'un fort conule posttrite antérieur 4 qui jouxte le conule central prétrite postérieur 3. Ce conule posttrite peut être interprété comme un mésoconelet dédoublé et décalé vers l'avant ; aucun conule central posttrite n'existe dans les autres interlophes de cette molaire.

Conules posttrites : Un conule posttrite est généralement adossé au flanc postérieur du tubercule posttrite 1 (il manque sur six M3 sur seize ; comme

MNHN.F.SEP260 [Fig. 48] ; SEP186), parfois réduit à un simple renflement (comme SEP250 à gauche) parfois subdivisé (SEP305 à gauche [Fig. 46D], mais absent à droite). Le développement des autres conules posttrites est variable ; même lorsqu'ils sont présents, ils sont petits (Figs 40 ; 47) et l'usure de tels demi-lophes posttrites ne dessine pas de figure triflée. Lorsqu'ils existent, les conules posttrites sont le plus souvent situés sur les flancs postérieurs des lophes 2 et 3 (respectivement sur cinq spécimens et sept spécimens sur seize) et seulement trois fois sur seize spécimens sur les flancs antérieurs des lophes 2, 3 ou 4.

Cristas vestibulaires : Des replis d'émail en crêtes mousses, existent surtout sur les flancs postérieurs des deux premiers lophes (postparacrista et post-

métacrasta) (Figs 46D ; 47) et, plus faiblement marquées, sur le flanc postérieur du troisième lophe ; il existe parfois, sous forme de simples replis, une prémétacrasta et une crista antérieure du posttrite 3 (MNHN.F.SEP266 [Fig. 46B]).

Développement du cingulum : La face antérieure des M3 montre toujours un cingulum développé, recevant la crête issue du conule prétrite antérieur 1 (paraconule), comme sur les M1 et M2. À l'arrière, des cuspidés alignées forment une crête qui descend du prétrite 4 unie au postcingulum généralement bien distinct du quatrième lophe. Seules six M3 sur vingt-deux sont dépourvues d'une telle crête ; mais dans ces cas le quatrième lophe est néanmoins un véritable lophe : aucune M3 n'est trilophodonte. La plus petite M3 (crâne femelle MNHN.F.SEP185 [Tassy 2013 : figs 5, 16]) est celle qui possède le postcingulum le plus réduit (une seule cuspidé en position médiane) mais le quatrième lophe est bien séparé du troisième. Une morphologie comparable est observée sur les M3 du palais fragmentaire SEP250 (Fig. 49B). Le quatrième lophe des M3 du sujet SEP260 (Figs 48 ; 49A) est le plus réduit de l'échantillon d'En Pélouan : le troisième interlophes n'est pas ouvert du côté prétrite mais il y a bien un entoflexus (les cuspidés cingulaires postérieures manquent sur la M3 gauche – mais elles sont individualisées à droite [Fig. 48]).

Lorsqu'elles sont présentes, les cuspidés cingulaires postérieures montrent tous les degrés de développement. Elles sont le plus souvent agrandies et bien distinctes du quatrième lophe. L'agrandissement des cuspidés cingulaires postérieures est indépendant de la taille absolue des M3. Les cuspidés cingulaires postérieures en arrière du quatrième lophe sont réduites aussi bien sur des petites M3 (crânes MNHN.F.SEP185, SEP251, SEP250 [Fig. 50B]) ainsi que sur des grandes (SEP260, côté gauche [Fig. 48]). La variation de taille des cuspidés est sensible sur les M3 droite et gauche d'un même individu (crâne SEP186 [Tassy 2013 : fig. 9B]). Même lorsque les cuspidés cingulaires postérieures sont massives, elles ne sont jamais dédoublées. Au mieux on peut constater des replis d'émail supplémentaires sur la face postérieure : on ne peut y voir de constitution d'un cinquième lophe (SEP247 [Fig. 50A]).

Le cingulum n'est jamais continu sur le bord lingual et n'y est marqué qu'au niveau des deux

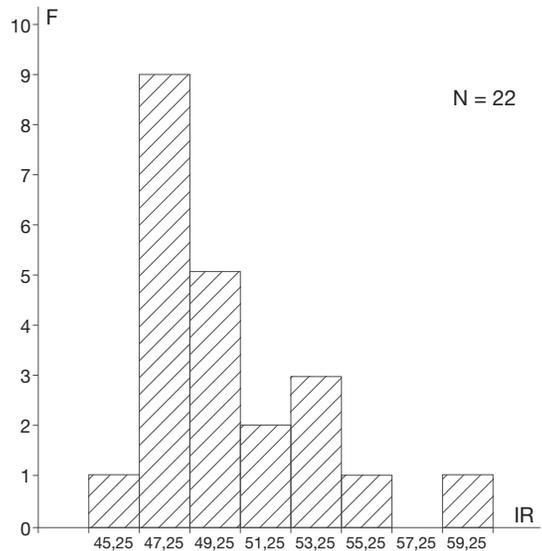


FIG. 45. — Histogramme des indices de robustesse (IR) des M3 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, Astacien, regroupées dans un intervalle de deux unités.

premiers interlophes. Le cingulum vestibulaire est toujours faiblement marqué et n'est continu que sur un seul spécimen (M3 g. du crâne MNHN.F.SEP25 [Fig. 42]). Il n'est développé qu'au débouché des interlophes, plus rarement à la base du premier et du deuxième lophe (quatre spécimens).

Cément : le dépôt cémenteux remplit les interlophes, recouvre parfois les conules centraux prétrites et enveloppe le dernier lophe et les cuspidés cingulaires postérieures ; la pellicule est fine et n'efface pas les reliefs (Figs 42, 50B). Le cément coronaire est continu avec le cingulum radiculaire au débouché des interlophes et à la base des lophes postérieurs (Fig. 49). Les différents degrés de formation, éruption et usure des M3 des crânes mis au jour à En Pélouan montrent que le cément coronaire se dépose lors de la sortie de la molaire, avant sa mise en fonction ; les germes, dont les racines ne sont pas encore formées, en sont naturellement dépourvus.

Racines : la M3 est une dent triradiculée, munie d'une racine antéro-vestibulaire, d'une racine antéro-linguale un peu étirée longitudinalement et d'une énorme racine postérieure qui s'étend en direction antéro-vestibulaire (Fig. 25J).

TABLEAU 10. — Mensurations des m2 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan. La largeur maximale (lmax) est celle du lophide le plus large dont le numéro d'ordre est indiqué en exposant.

N° de coll. MNHN.F	L	lmax	IR	Hpo3	IHpo3
SEP216 (g)	86,30+	50,00 ³⁺	–	–	–
SEP229 (g)	88,00+	47,00 ³⁺	–	–	–
SEP239A (g)	100+	–	–	45,10	–
SEP240 (dr)	102,68	58,54 ³	57,01	45,08	77,01
SEP249A (g)	104,64+	56,58 ²	e51,92 ²	–	–
SEP249B (dr)	115,30	61,60 ³	53,42	–	–
SEP261 (g)	119,00	60,96 ³	51,23	–	–
SEP280 (dr)	99+	55,00 ³	55,55–	42,20+	(76,73)
SEP301 (dr)	97,48+	58,74 ³	60,26–	–	–
SEP301 (g)	97,04+	58,76 ³	60,55–	–	–
SEP302 (dr)	73,68+	44,36 ³⁺	–	–	–
SEP302 (g)	73,00+	41,70 ³⁺	–	–	–
SEP303 (dr)	112,36	63,98 ³	56,94–	–	–

MOLAIRES INFÉRIEURES

m1 et m2

Cinq des sept m1 découvertes à En Pégouan sont en place dans la mandibule, associées à d'autres dents ; c'est le cas également de dix m2 sur les treize de la collection. Comme dans le cas de M1 et M2, cette association facilite l'identification des deux molaires.

Dimensions. De nombreuses dents sont très usées, voire excavées, le dessin de la couronne est illisible et dans tous ces cas les mensurations de la longueur sont sous-estimées en raison de la forte usure de contact des faces antérieure et postérieure. Cependant, à partir d'une estimation des longueurs des dents usées fondée sur l'épaisseur du cingulum antérieur et postérieur, il apparaît que la longueur des m1 varie entre 68 et 80 mm environ et celle des m2 entre 86 et 119 mm environ. Il y a donc presque continuité entre m1 et m2 (Tableaux 6, 7, 10 ; Fig. 51). L'indice de robustesse (calculé en incluant les dimensions estimées) est plus fort sur les m1 : l'indice s'étend entre 56,89 et 67,5 pour les m1 et entre 51,23 et 57,01 pour les m2 (Tableaux 6-7).

Ces variations de taille sont liées en partie au dimorphisme sexuel. Celui-ci se reflète dans la longueur des molaires, avec certainement une zone de recouvrement. Les mandibules des femelles ont des petites m2 (MNHN.F.SEP302, L estimée = 86 mm) ; les mandibules des mâles ont de grandes m2 (SEP249B, L estimée = 115,3 mm). La

zone de recouvrement se situe autour de 100 mm : deux mandibules fragmentaires rapportées, avec doute, à des sujets femelle (SEP280) et mâle (SEP240) portent des m2 de taille semblable (autour de 102 mm).

Morphologie. Les m1 et m2, construites sur le même schéma trilophodonte, ont une morphologie assez stable. Le lophide postérieur est le plus large. Les lophides sont massifs, le sommet n'est pas effilé, les interlophides sont étroits.

À l'avant, la crête issue du prétrite 1 est subdivisée en conules arrondis et dilatée médialement ; elle se résout vestibulairement dans le cingulum. À l'arrière, les cuspidés cingulaires postérieures sont reliées au prétrite 3.

Chacun des trois lophides est formé de deux tubercules prétrites et deux posttrites. Cette subdivision binaire ne souffre pas d'exception mais le mésoconelet prétrite du 3e lophide est souvent fusionné au conule central. Les mésoconelets sont un peu moins hauts que les ectoconelets.

Les trèfles prétrites sont constitués par des conules centraux dissymétriques ; les conules postérieurs 1 et 2 étant plus grands que les antérieurs. Les conules postérieurs sont simples (m1 de l'individu MNHN.F.SEP218 [Fig. 35]) ou subdivisés en deux ou trois tubercules alignés (m1 SEP230 [Fig. 31], m2 SEP280 [Fig. 52A], m2 de la mandibule SEP249, côté gauche [Tassy 2013: fig. 21G]). Les conules centraux antérieurs, plus

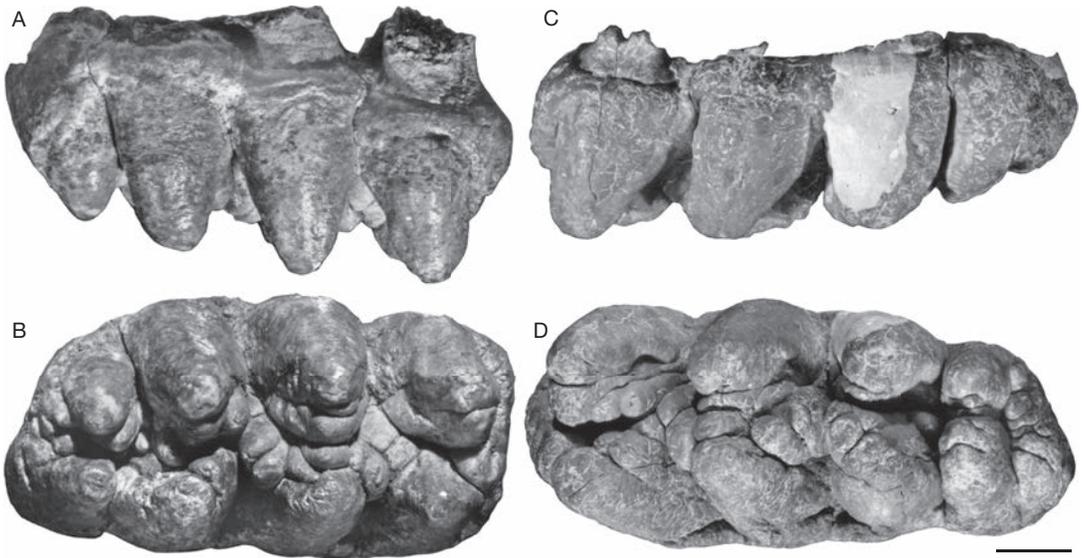


FIG. 46. — M3 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, Astaracien : **A, B**, M3 dr. MNHN.F.SEP266 ; **A**, vue vestibulaire ; **B**, vue occlusale ; **C, D**, M3 g. SEP305 (même individu que Fig. 39D) ; **C**, vue vestibulaire ; **D**, vue occlusale. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

petits, sont fusionnés au mésoconelet, notamment sur le troisième lophide (cinq cas sur huit, avec un cas (SEP218) (Fig. 35B) où la m1 est munie d'un très petit conule central antérieur 3 indépendant du mésoconelet), moins souvent sur le deuxième lophide (deux cas sur huit).

Le seul conule posttrite régulièrement présent est le conule posttrite postérieur 1, parfois subdivisé en deux tubercules (m1 MNHN.F.SEP230 [Fig. 31]). Une seule m2 sur neuf spécimens (m1 et m2 réunies) est munie de bombement posttrites dans le deuxième interlophide (conules posttrites postérieur 2 et antérieur 3) : il s'agit de la m2 gauche de la mandibule SEP249, la m2 droite en étant dépourvue. La présence de conules posttrites est donc exceptionnelle.

Le postcingulum est bien développé, réuni au demi-lophide prétrite 3 en un alignement de cuspides (Figs 52A, 54) ou formé de deux gros tubercules (Fig. 53). Un cas extrême est celui de la m2 de l'hémimandibule gauche mâle MNHN.F.SEP261 (Fig. 52B) où le conule postérieur du demi-lophide prétrite est bien séparé du postcingulum mais même dans ce cas, il n'y a pas d'ectoflexus à l'arrière du



FIG. 47. — M3 g. MNHN.F.SEP300 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, Astaracien, vue occlusale. Cliché : D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

lophide 3 ni dédoublement de la crête qui forme toujours un alignement simple de tubercules.

Les lophides sont dépourvus de cristas vestibulaires.

Le ciment est présent dans le fond des interlophides, entre le troisième lophide et les cuspides cingulaires postérieures, ainsi qu'à la base des lophides sur les bords vestibulaire et lingual où, il peut être en continuité avec le ciment radiculaire.

Les m1 et m2 sont des dents biradiculées, munies d'une racine antérieure et d'une forte racine postérieure, comme la dp4 (Fig. 25I).

TABLEAU 11. — Mensurations des m3 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan. La largeur maximale (**lmax**) est celle du lophide le plus large dont le numéro d'ordre est indiqué en exposant.

N° de coll. MNHN.F.	L	lmax	IR	Hpo3	IHpo3	EE
SEP187 (dr)	140,00+	56,80 ²	40,57–	–	–	–
SEP187 (g)	141,50+	56,30 ³	39,79–	–	–	–
SEP216 (g)	160,96+	69,50 ²	43,18–	–	–	–
SEP249A (g)	–	–	–	–	–	6,50 ^{pre1}
SEP249B (dr)	170,74	66,42 ³	38,90	52,70	79,34	7,30 ^{pre3}
SEP256 (dr)	138,94+	60,00 ³	43,18–	–	–	6,60 ^{po1}
SEP262 (g)	155,90	65,22 ²	41,83	–	–	–
SEP265 (g)	161,00+	64,90 ²⁺	(40,31)	–	–	e6,00 ^{po1}
SEP301 (dr)	167,30	66,74 ³	39,90	50,80	76,12	–
SEP301 (g)	163,06+	67,16 ³	40,70	51,40	76,53	–
SEP302 (dr)	129,80+	53,94 ³	41,56–	–	–	–
SEP302 (g)	133,42	57,02 ³	41,56–	–	–	–
SEP303 (dr)	171,02	69,60 ²	40,70	–	–	–
SEP304 (g)	180,70+	70,88 ²	39,22–	55,40	79,83	–

m3

Les quinze m3 mises au jour à En Péjouan appartiennent à onze individus, découvertes en place dans les mandibules et hémimandibules ; une seule a été trouvée à l'état isolé.

Dimensions. Les m3 sont sujettes à une variation de taille importante (Tableaux 7, 11 ; Figs 55, 56) due, en partie, au dimorphisme sexuel.

La variation sur la longueur est forte et les m3 se répartissent en deux groupes, l'un de petite taille (L entre 129,8+ et 141,5+ mm), l'autre de grande taille (L entre 155,9 et 180,7+ mm). Les mandibules attribuées à des femelles sont munies de petites molaires (comme MNHN.F.SEP187, SEP302), celles attribuées à des mâles portent de grandes m3 (comme SEP249, SEP301B). En revanche les proportions sont stables et, comme dans le cas des autres molaires, le dimorphisme sexuel n'affecte pas la robustesse des m3 (Fig. 57 ; Tableau 7) ; le coefficient de variation est faible ($V = 3,34$).

Même s'il est vraisemblable de conclure que toutes les dimensions des m3 se comportent comme celles des M3, il est impossible d'estimer sur m3 la variation affectant la hauteur car toutes les m3 attribuées à des femelles sont usées. Les quatre molaires non usées (Tableaux 7, 11) sont de grande taille et tenues toutes pour avoir appartenu à des sujets mâles.

Il y a donc une bonne corrélation entre la taille des m3 et le sexe. Le recouvrement entre les deux

groupes de m3 existe, comme pour les autres molaires définitives, même s'il n'apparaît pas sur la Fig. 55. Par exemple, la plus petite des m3 du groupe de grande taille (MNHN.F.SEP262, L=155,9 mm [Tableau 11]) appartient à une hémimandibule considérée comme femelle en fonction de ses proportions (faible hauteur et moindre épaisseur du rameau horizontal ; voir Tassy 2013: figs 22O, 23I).

Morphologie. Les m3 d'En Péjouan ont quatre ou cinq lophides. Les molaires à quatre lophides sont munies d'un postcingulum subdivisé en cuspidés alignées (Figs 58, 59B) ; celles à cinq lophides, moins nombreuses, possèdent une cuspidé cingulaire postérieure (cinq spécimens dont MNHN.F.SEP249, SEP301, SEP303 [Figs 53, 54A, 60]). Deux m3 sont « intermédiaires » avec un cinquième lophide formé d'une seule cuspidé (SEP262) ou deux détachées du cingulum postérieur (SEP265). Les petites m3 n'ont pas de cinquième lophide. À l'intérieur du groupe de grande taille, le développement du cinquième lophide n'est pas plus fort chez les plus grandes dents (SEP304) que sur les dents de taille moyenne (SEP262).

À l'avant, la crête issue du prétrite 1 dirigée lingualemment (paraconide) forme un bourrelet massif mais peu saillant, qui se résoud précocement dans la face antérieure du tubercule posttrite 1.

En vue occlusale l'axe longitudinal de la couronne (le sillon médian) est concave vers l'extérieur et le

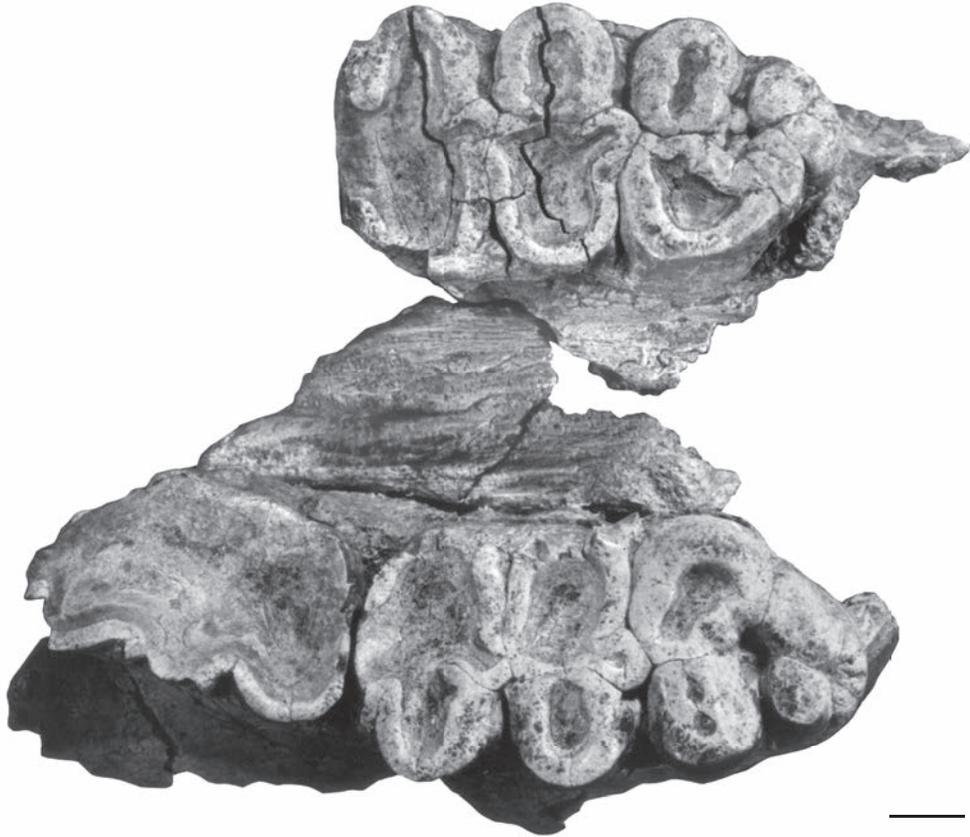


FIG. 48. — Palais fragmentaire MNHN.F.SEP260 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, Astaracien, avec M2-M3 dr. et M3 g., vue occlusale. Cliché : D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

bord vestibulaire peut suivre cette concavité (Figs 58, 60), parfois de façon atténuée (Figs 53, 59A). La couronne est renflée au milieu et effilée à l'arrière : la plus grande largeur se situe au deuxième lophe (cinq spécimens) ou au troisième (cinq spécimens).

Les lophides sont massifs, non effilés au sommet. Les interlophides sont étroits antéro-postérieurement. La variation morphologique, outre l'individualisation d'un cinquième lophide à partir du postcingulum, porte principalement sur la subdivision des lophides et la composition des trèfles prétrites.

Subdivision des lophides et morphologie des conules centraux prétrites : les deux premiers lophides sont subdivisés en deux tubercules prétrites et deux posttrites, avec réduction de taille du mésoconelet prétrite sur le deuxième lophide voire absence sur

un spécimen (MNHN.F.SEP301 [Fig. 53]). Sur les troisième et quatrième lophides les mésoconelets prétrites et posttrites sont réduits, ce qui peut aller jusqu'à leur disparition (quatrième lophides de SEP301 [Fig. 53]).

Les trèfles prétrites ont une structure dissymétrique. Les conules centraux postérieurs sont toujours bien développés, subdivisés en deux tubercules alignés (dans le cas du conule central postérieur 1). Seul le conule central postérieur 4 est réduit ou absent (six spécimens sur douze). En revanche, les conules centraux antérieurs de chaque lophide sont réduits par rapport aux conules postérieurs du lophide précédent. Ils sont régulièrement présents dans le premier interlophide (conule central antérieur 2) ; dans le deuxième interlophide le conule central antérieur

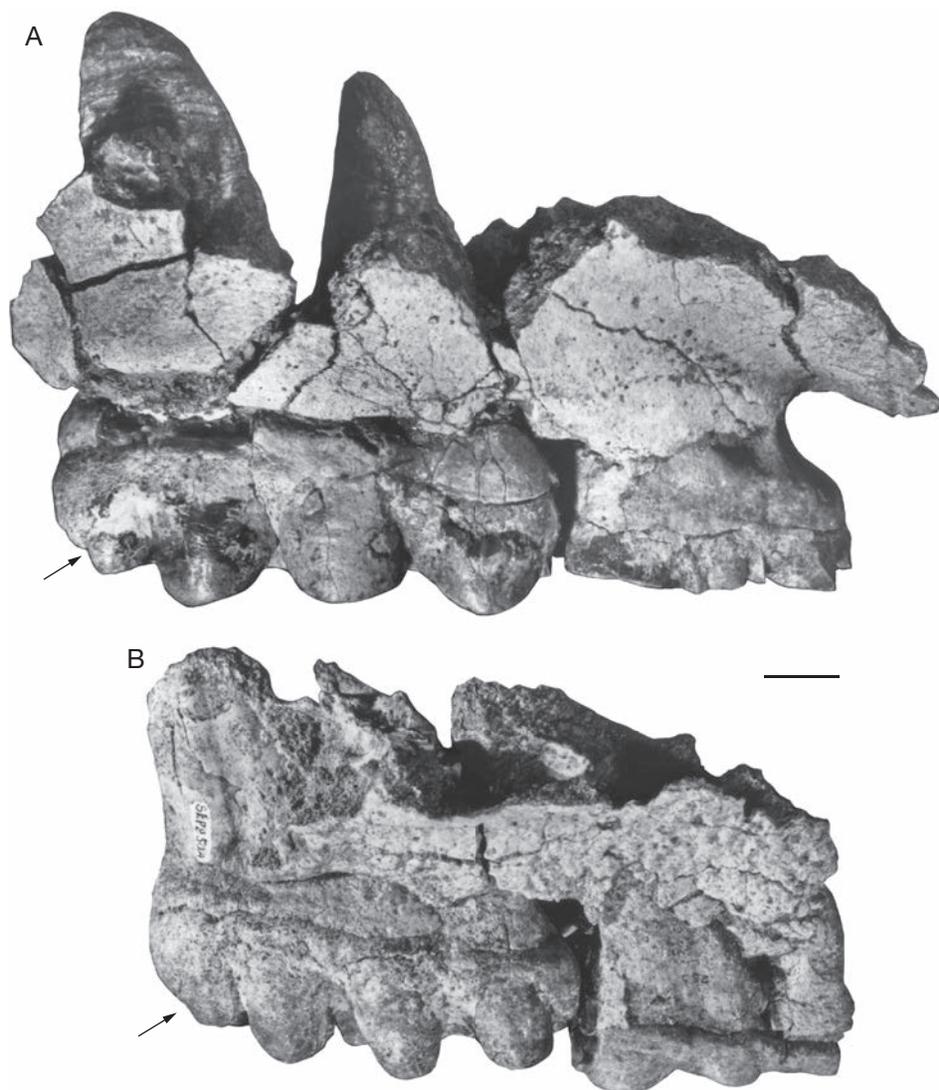


FIG. 49. — Palais fragmentaires de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien, vue vestibulaire de M2-M3 dr : **A**, MNHN.F.SEP260 (même individu que Fig. 48) ; **B**, SEP250A MNHN. La flèche indique la séparation du 4^{ème} lophe et des cuspidés cingulaires postérieures. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

3 est réduit (Fig. 54A) ou fusionné au mésoconelet correspondant (quatre m3 sur cinq (Figs 58, 59B) ; la m3 droite pentalophodonte de la mandibule MNHN.F.SEP249 (Fig. 60) possède un conule central prétrite antérieur 3 très réduit mais pas de mésoconelet 3, pas de conule ni de mésoconelet sur le lophide 4 et, à l'inverse, un mésoconelet qui appartient au demi-lophide prétrite, quoique décalé

lingualement. Ces détails ne peuvent être vus que sur un germe ou une dent fraîche même si l'usure épouse la forme des tubercules. Dans le troisième interlophide, sur les douze m3 observées, le conule central antérieur 4 est toujours fusionné au mésoconelet. Le tubercule correspondant à l'ensemble mésoconelet + conule central antérieur 4 est en position de conule central dans huit cas sur douze, et

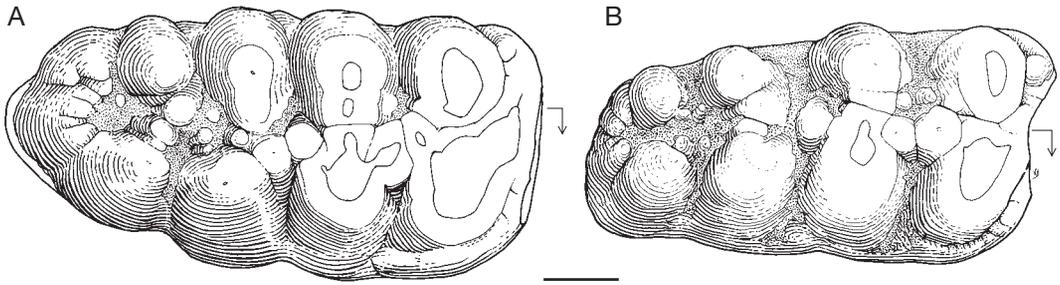


FIG. 50. — Comparaison des M3 mâles et femelles de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien : **A**, M3 dr. mâle MNHN.F.SEP247, vue occlusale ; **B**, M3 dr. femelle SEP250A MNHN (même individu que Fig. 49B), vue occlusale. Dessins : D. Visset (UPMC). Figure 50B reproduite de Tassy & Göhlich 2012. Échelle : 2 cm.

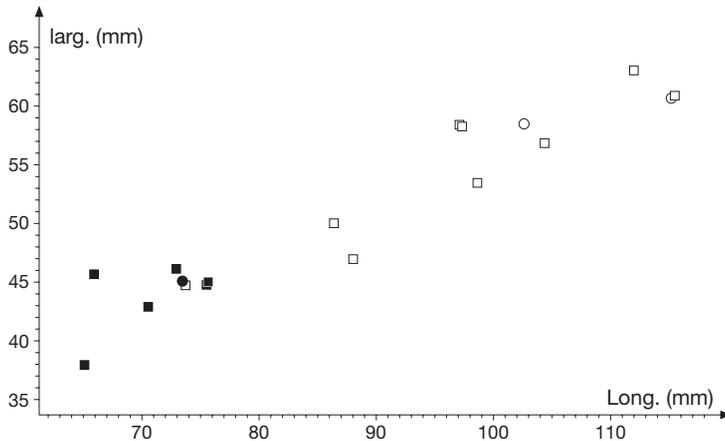


FIG. 51. — Répartition des m1 et m2 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien : ●, m1 non usées ; ■, m1 usées ; ○, m2 non usées ; □, m2 usées).

en position de mésoconelet dans les autres cas. Sur deux spécimens (SEP265 et SEP304), le prétrite 4 est orienté antéro-postérieurement et subdivisé en un tubercule antérieur (contigu au mésoconelet + conule central antérieur 4) et en un tubercule postérieur.

L'inégal développement des conules centraux antérieur et postérieur, particulièrement accentué sur les troisième et quatrième lophides, a pour conséquence que les figures d'usure ne dessinent un véritable trèfle que sur les deux lophides antérieurs.

Les mésoconelets et ectoconelets de chaque lophide sont presque d'égale hauteur. Les conules centraux sont assez hauts, affectant, comme les tubercules des lophides, la forme de piliers.

Conules posttrites : Seul le premier interlophide est muni d'un conule posttrite, parfois subdivisé en deux tubercules.

Cristae linguales : aucune m3 n'est pourvue de crista linguale sur quelque lophide que ce soit.

Développement du cingulum : Le cingulum antérieur n'est apparent que dans le coin antéro-lingual. À l'arrière, le postcingulum forme un cinquième lophide dans le cas de sept m3 sur treize. Mais dans le cas de ces m3 pentalophodontes, ce cinquième lophe n'est suivi d'un nouveau postcingulum individualisé que sur un seul spécimen (MNHN.F.SEP256 [Fig. 59A]).

Sur la face vestibulaire, le cingulum borde, sans être épaissi, les trois lophides postérieurs et est apparent au débouché du premier interlophide.

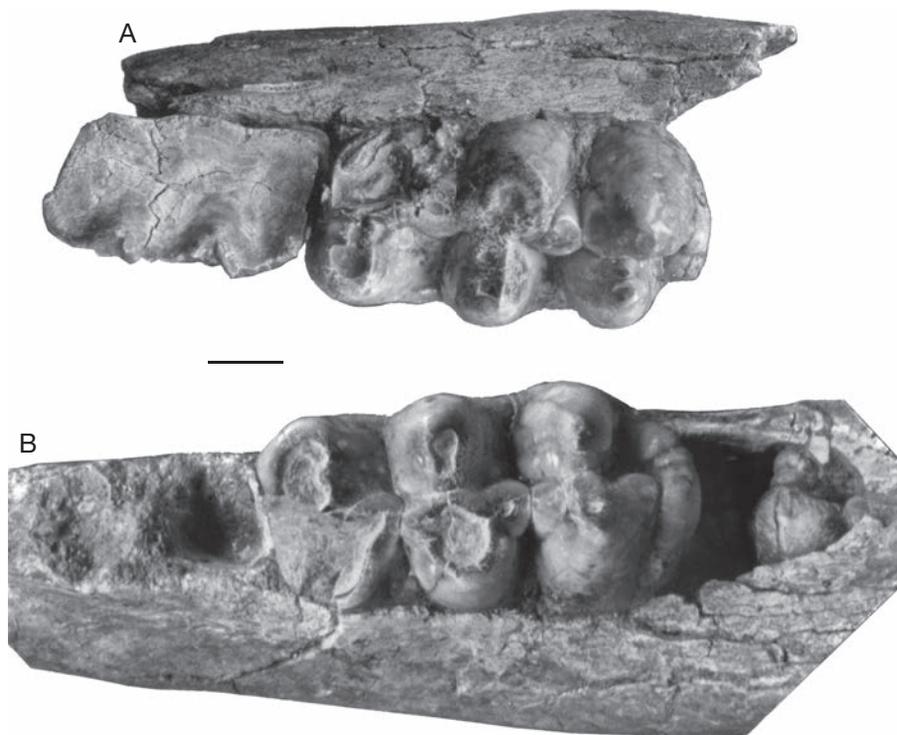


FIG. 52. — m1 et m2 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien : **A**, portion d'hémimandibule droite avec m1-m2 MNHN.F.SEP280, vue occlusale ; **B**, détail de l'hémimandibule gauche SEP261 avec alvéole de m1, m2 et ouverture de l'alvéole de m3, vue occlusale. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.



FIG. 53. — m2 et m3 de l'hémimandibule droite MNHN.F.SEP301 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien. Vue occlusale. Cliché : D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

Cément : le cément est régulièrement présent dans le fond des interlophides, autour des conules centraux, autour des cuspidés cin-

gulaires postérieures. Il est continu avec le cément radiculaire au niveau des interlophides (MNHN.F.SEP265).

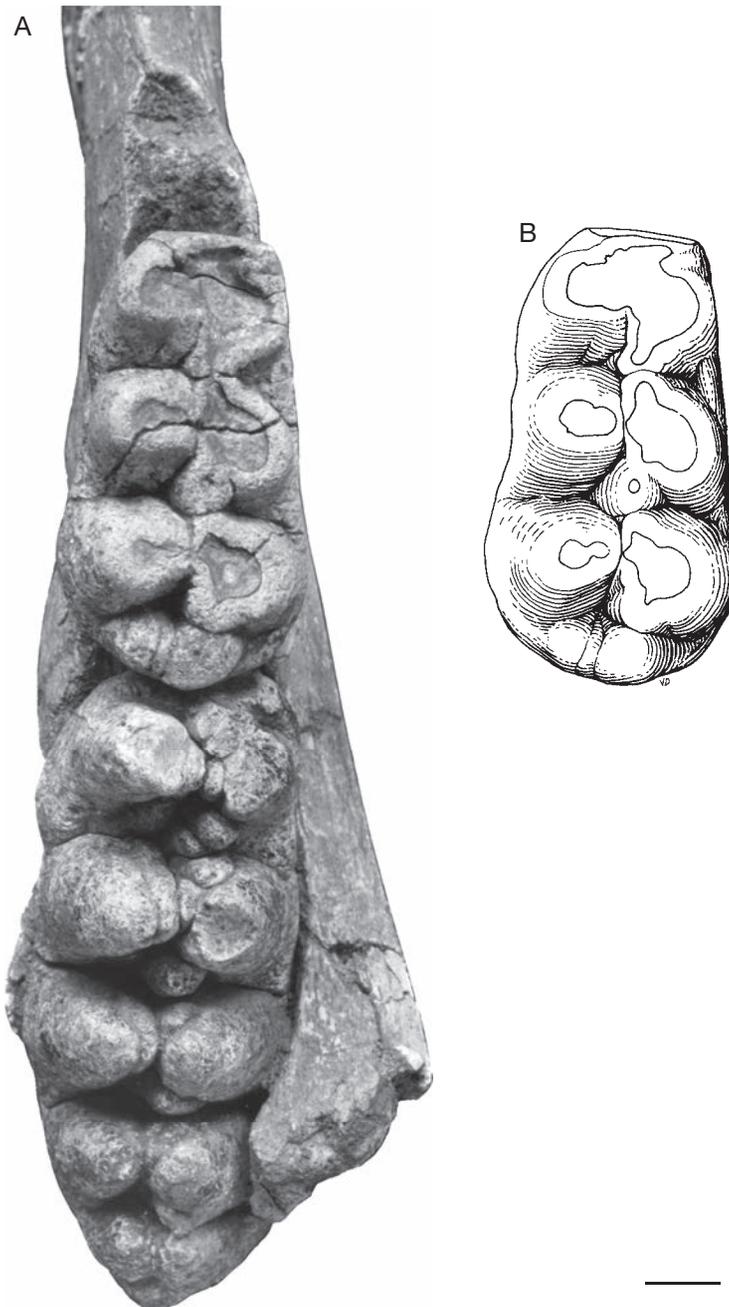


FIG. 54. — Hémimandibule droite MNHN.F.SEP303 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, Astaracien : **A**, alvéole de m1, m2-m3, vue occlusale ; **B**, interprétation de m2, vue occlusale. Cliché : D. Serrette (MNHN) ; dessin : D. Visset (UPMC). Figure 54B reproduite de Tassy & Göhlich 2012. Échelle : 2 cm.

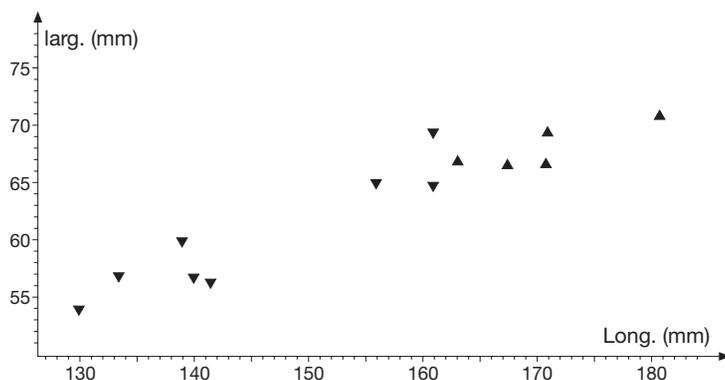


Fig. 55. — Répartition des m3 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien : ▲, molaires non usées ; ▼, molaires usées.

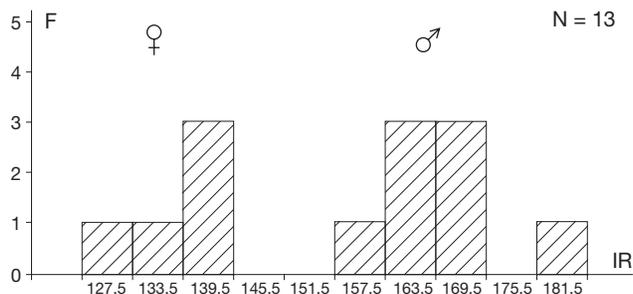


Fig. 56. — Histogramme des longueurs des m3 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien, regroupées dans un intervalle de 6 mm (longueurs estimées des molaires usées incluses).

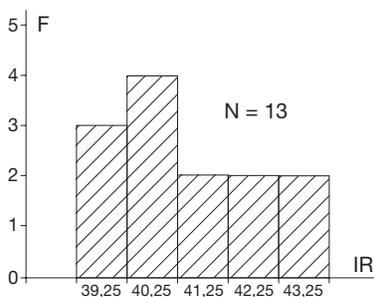


Fig. 57. — Histogramme des indices de robustesse (IR) des m3 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien, regroupées dans un intervalle de deux unités.

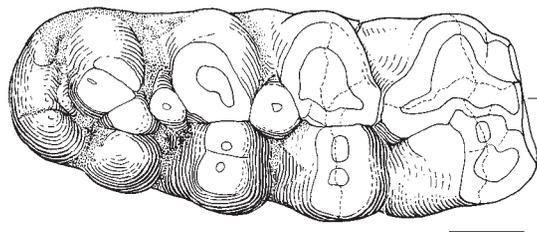


Fig. 58. — m3 g. de la mandibule femelle MNHN.F.SEP187 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien (même individu que Fig. 18), vue occlusale. Dessin : D. Visset (UPMC). Échelle : 2 cm.

Racines: la m3 est une dent presque triradiculée. Elle est munie d’une racine antérieure en forme de crochet et d’une grande racine postérieure qui occupe

toute la dent à partir du deuxième lophide; cette racine se subdivise dans sa partie antéro-linguale, avec une digitation qui se sépare du reste de la racine (Fig. 25K).



Fig. 59. — Hémimandibules de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pégouan, Astaracien : **A**, alvéole de m2, m3 dr. MNHN.F.SEP256, vue occlusale ; **B**, m2-m3 g. SEP216, vue occlusale. Cliché : D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

ÉPAISSEUR DE L'ÉMAIL

L'émail des dents jugales de *Gomphotherium angustidens* est épais, comme chez toutes les espèces bunolophodontes. Il varie en valeur absolue selon la taille des dents, depuis 3 mm sur p3 (MNHN.F.SEP222) jusqu'à 7,70 mm sur M3 (sachant qu'il est plus mince sur les molaires de lait : 2,48 mm sur le demi-lophe posttrite de la dp4 dr. SEP196) Ce paramètre est assez variable (7,06 mm-7,70 mm sur deux M3 et 5,94 mm-7,30 mm sur quatre m3 (Tableaux 9 et 11), variation qui s'applique à la fois sur une même molaire en fonction des lophes-ides et du côté prétrite ou posttrite où est prise la mesure. Ainsi l'épaisseur de l'émail du troisième lophide de la m3 dr. SEP249B est de 5,94 mm du côté posttrite et de 7,30 mm du côté prétrite, tandis qu'elle est de

6,50 mm sur le premier lophide (côté prétrite) de la m3 g SEP249 (même individu). De même, l'émail a une épaisseur de 7,06 mm au deuxième lophe, côté prétrite, de la M3 g. SEP267 et de 7,16 mm du côté posttrite.

OCCLUSION ET MASTICATION

On sait que les molaires des Elephantimorpha sont toujours plus usées à l'avant qu'à l'arrière du fait de leur succession au cours de la vie de l'animal selon leur numéro d'ordre (« déplacement » horizontal). Ce n'est cependant pas le cas des prémolaires. La raison est multiple. Les prémolaires sont d'abord les seules dents jugales qui obéissent à un remplacement

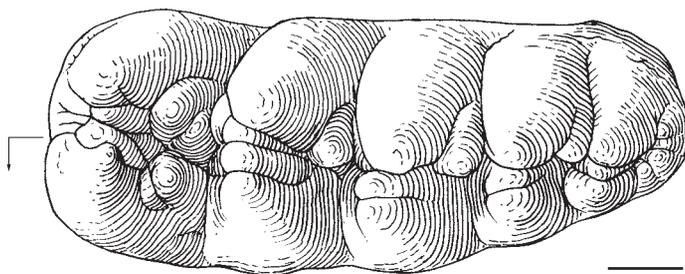


FIG. 60. — m3 dr. *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Péjouan, Astaracien, appartenant à la mandibule MNHN.F.SEP249, vue occlusale. Dessin : D. Visset (UPMC). Échelle : 2 cm.

« vertical » des molaires de lait. Ensuite, l'absence de P2/p2 et les différences de taille entre P3/p3 et P4/p4 jouent un rôle important dans la localisation et l'extension des facettes d'usure. Enfin, les relations d'occlusion (arcade dentaire inférieure avancée par rapport à l'arcade dentaire supérieure), font que l'usure des P3/p3 et P4/p4 est plus forte à l'arrière qu'à l'avant lorsque les prémolaires sont fortement entamées.

D'autre part, on sait depuis longtemps que l'usure accentuée des moitiés linguale (en haut) et vestibulaire (en bas) est caractéristique des molaires de « mastodontes » (c'est-à-dire d'Elephantomorpha), d'où les termes, introduits par Vacek (1877), de « prétrite » et « posttrite » pour décrire les zones respectivement les plus et les moins usées, zones que Cuvier (1806), à la suite de Daubenton (1764), appelait « trèfles » d'usure (correspondant aux figures d'usure des cuspidales principales et conules centraux associés).

Dans le matériel découvert à En Péjouan, l'occlusion est observée directement, sans extrapolation, chez trois individus d'âges dentaires différents : l'occlusion des prémolaires (P3-P4/p3-p4) et des molaires (M1/m1) est observée directement à partir des facettes d'usure des dents jugales de l'individu MNHN.F.SEP218 (Figs 32, 35), l'occlusion des M2/m2 et du premier lophe (ide) de M3/m3 en éruption à partir de l'individu SEP301 (Fig. 61) ; et l'occlusion des M3/m3 à partir de l'individu SEP38/187 décrit par Tassy (2013 : figs 7, 22K). Une comparaison directe (occlusion de M2-M3/m2-m3) est faite avec le mammutidé contemporain *Zygodon turicensis* (Schinz, 1824) (SML 501) décrit par Tassy (1977a).

Dans la section suivante, la description des facettes d'usure s'appuie sur l'individu MNHN.F.SEP218 (âge dentaire XII), avec occlusion des prémolaires et des M1/m1, sachant que les relations entre M2/m2 et M3/m3 sont celles décrites pour M1/m1 (indépendamment du lophe (ide) supplémentaire des M3/m3). En outre, l'âge individuel de SEP218 permet de suivre sur une même dent (ici M1/m1) l'accentuation des facettes d'usure selon le degré de dégradation de chacun des lophes (ides) des molaires.

DESCRIPTION DES FACETTES D'USURE

Selon la disposition mammalienne, l'arcade dentaire inférieure est décalée en avant de l'arcade dentaire supérieure. Par voie de conséquence, dans le cas de M1/m1 le premier lophide de m1 se loge dans l'espace situé entre le lophe postérieur de P4 et le lophe antérieur de M1 ; le premier interlophide de m1 reçoit le premier lophe de M1. C'est pourquoi les facettes d'usure qui se correspondent (1-1', 2-2', etc.) sont numérotées de l'avant vers l'arrière à partir de la série dentaire inférieure (Fig. 62).

P3/p3

Les P3 et p3 sont les dents les plus usées de l'individu MNHN.F.SEP218, la totalité de la couronne est entamée sans être excavée.

Sur la p3 la dentine est surtout visible sur l'hypoconide (côté vestibulaire de la facette 2 et facette 3 du cingulum postérieur, ici fort développé). Un point de dentine affecte le tubercule antérieur (facette 1), tubercule qui correspond vraisemblablement aux protoconide et métaconide fusionnés. La facette 2 de l'hypoconide s'étend sur la totalité de l'entoconide.

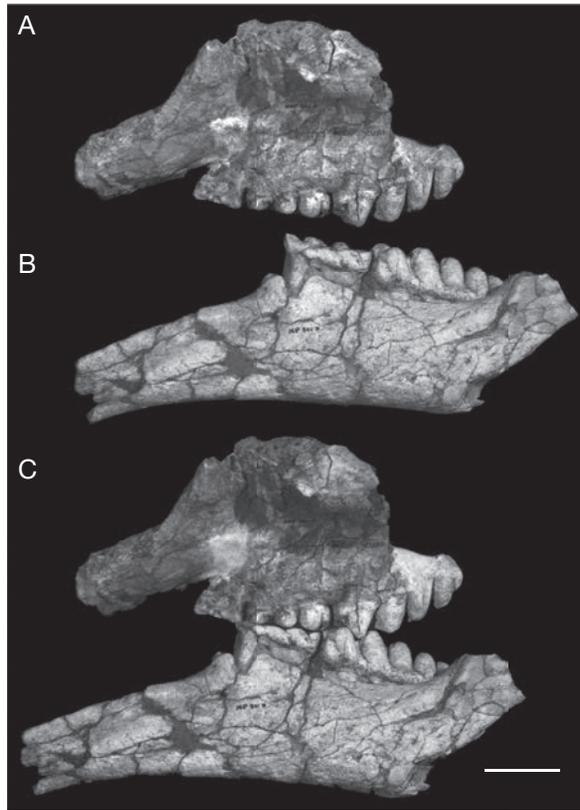


FIG. 61. — Maxillaire et hémimandibule gauches de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), En Pélouan, Astaracien. Individu MNHN.F.SEP301 muni de M1-M2-M3/m2-m3 (âge dentaire XVIII). Reconstitution du mouvement d'occlusion. Clichés : D. Serrette (MNHN). Échelle : 8 cm env.

Sur la P3 la table d'usure, formée par les facettes 2', 3' et 4', s'étend dans un plan postéro-lingual. La dentine est surtout visible sur l'hypocône (facette 4', la plus importante de la couronne), ainsi que sur le paracône et le protocône (facette 2'). Une facette d'usure (1') affecte la face antérieure du paracône et, très légèrement, du protocône. La facette d'usure 3' est triple, elle touche la face antérieure du métacône, le conule central et, faiblement, le coin antéro-vestibulaire de l'hypocône.

P4/p4

Sur p4 on distingue à peine la dentine au sommet du protoconide (facette 4 sur le flanc antérieur), au sommet de l'hypoconide (facette 8 sur le flanc antérieur et facette 11 sur le flanc postérieur), et au

sommet de la cuspidé postérieure ou hypoconulide (facette 11 qui s'étend à partir de l'hypoconide). La région la plus usée de la couronne est ainsi celle de l'hypoconide et de l'hypoconulide (côté prétrite du 2^e lophide et du postcingulum). Des facettes d'usure sont visibles sur le flanc postérieur du protoconide (5), du métacône (7), de l'entoconide (10), au sommet des conules centraux (6) et sur le flanc antérieur de l'entoconide (9) ici dédoublé en mésoconelet et ectoconelet.

Sur P4 la dentine n'est pas apparente. On distingue une facette d'usure (7') sur le flanc antérieur du protocône et des cuspidés cingulaires antérieures (« paraconule ») et une facette d'usure sur le flanc antérieur du paracône (5') qui touche en partie les cuspidés cingulaires antérieures linguales ; une

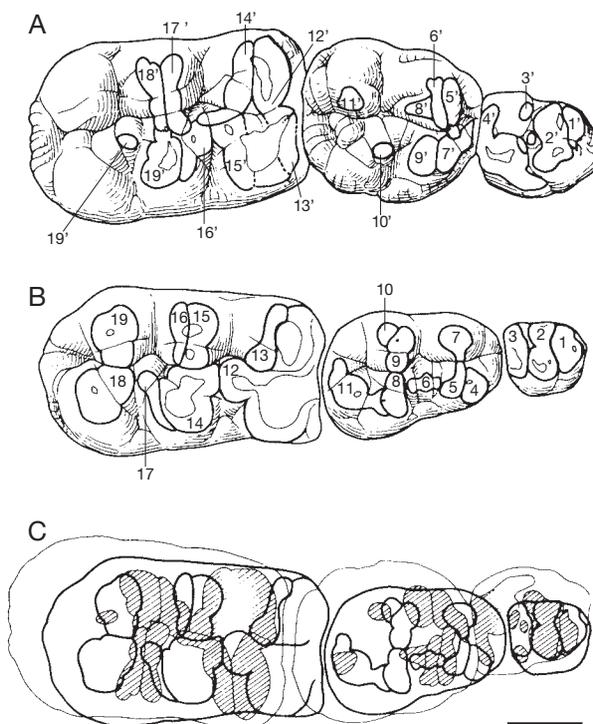


Fig. 62. — Facettes d'usure de P3-P4-M1/p3-p4-m1 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), définies à partir de MNHN.F.SEP218 (voir Figs 32, 35) : **A**, P3-P4-M1 dr. ; **B**, p3-p4-m1 dr. ; **A, B**, vues occlusales ; **C**, relations d'occlusion (les dents jugales inférieures sont en trait épais ; en hachuré : facettes d'usure des dents supérieures). Dessin : D. Visset (UPMC). Échelle : 2 cm.

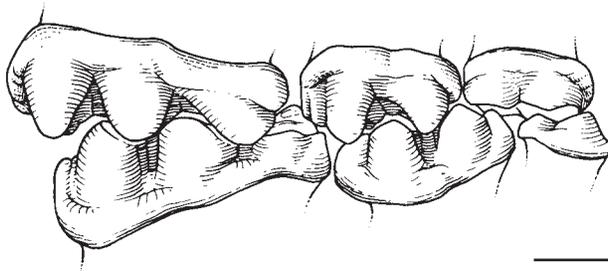


Fig. 63. — Occlusion des P3-P4-M1/p3-p4-m1 dr. de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), MNHN.F.SEP218 (même individu que Fig. 62), vue vestibulaire. Dessin : D. Visset (UPMC). Échelle : 2 cm.

facette d'usure sur le flanc postérieur du protocône (9') et une facette plane au sommet du paracône (6'). En dernier lieu, trois facettes sont à peine marquées sur le flanc postérieur du paracône (8'), sur le flanc antérieur de l'hypocône et du conule central associé (10') et sur le flanc antéro-lingual du métacône (11').

M1/m1

Les deux premiers lophides de m1 sont usés et la dentine est apparente du côté prétrite (vestibulaire) : facettes 12, 14 ; et du côté posttrite (lingual) : facettes 13, 15 et 16. Les trèfles prétrites correspondent aux facettes 12 (protoconide, cuspidés cingulaires antérieures et conule central postérieur) et 14, 17

(14: hypoconide et conule central antérieur; 17: conule central postérieur). Sur le troisième lophide, à peine entamé, la dentine est visible au sommet des tubercules du troisième lophide (hypoconulide et postentoconulide, ou, plus exactement, sur les ectoconules de chacune des deux cuspidés: facettes 18 [côté prétrite] et 19 [côté posttrite]).

Sur M1 seul le premier lophe est bien entamé. Du côté prétrite (lingual) la dentine est visible: facettes 13' (face antérieure du lophe) et 15' (face postérieure du lophe, avec un îlot de dentine séparé correspondant au conule central prétrite postérieur 1) dont la jonction forme le trèfle d'usure prétrite 1. Du côté posttrite, la dentine est apparente sur la moitié antérieure du lophe (facette 12'); sur la face postérieure (14') seul l'émail est entamé. Sur le deuxième lophe la dentine n'est visible que du côté prétrite: facettes 16' (conule central antérieur) et 19' (hypoconé). Sur la moitié posttrite les facettes d'usure, en toit, n'entament que l'émail (facette 17' à l'avant et 18' à l'arrière). Dans le deuxième interlophe, l'émail du conule central postérieur 3 est entamé (facette 20', dans le même plan que la facette 19'): le trèfle d'usure prétrite 2 est formé par la jonction des facettes 16', 19' et 20'.

OCCLUSION

Pendant la fermeture des mâchoires (Figs 63; 64), l'arcade dentaire inférieure monte vers le haut et l'avant. Le sommet des lophides des dents inférieures butte contre le sommet des lophes des dents supérieures et glisse devant pour se loger dans l'interlophe antérieur au lophe.

Les molaires homologues (même numéro d'ordre) sont désaxées l'une par rapport à l'autre et les directions respectives des axes transversaux des lophides et des lophes ne sont pas exactement parallèles (Fig. 65A): cet emboîtement permet une usure transversale réduite. Le mouvement vertical et postéro-antérieur de la mandibule est la composante principale et la rotation en direction antéro-linguale des dents inférieures contre les dents supérieures est plus faible. Durant le mouvement d'occlusion, les tubercules prétrites inférieurs (vestibulaires) passent devant les tubercules supérieurs posttrites et se logent dans l'interlophe, non seulement dans la partie vestibulaire de celui-ci mais aussi dans la

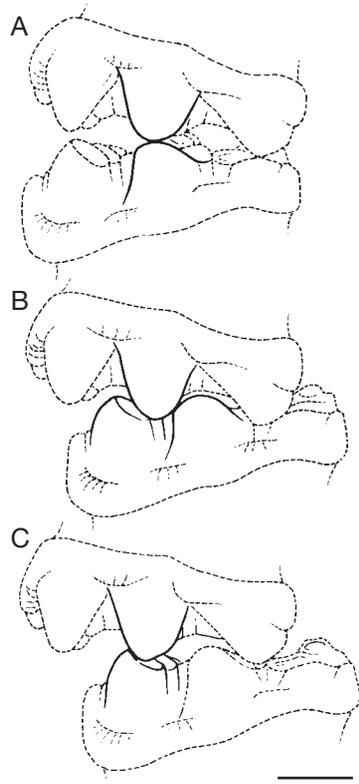


FIG. 64. — Mouvement d'occlusion de m1 par rapport à M1 chez *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), MNHN.F.SEP218, côté droit (même individu que Fig. 63), vue vestibulaire. L'amplitude de la composante postéro-antérieure est détaillée sur les relations des deuxième et troisième lophides de m1 avec le deuxième lophe de M2. **A, B**, fermeture de la mâchoire; **C**, fin du mouvement postéro-antérieur avec début d'ouverture de la mâchoire. Dessin: D. Visset (UPMC). Échelle: 2 cm.

partie linguale, c'est-à-dire celle où se trouvent les conules prétrites des trèfles linguaux supérieurs.

Lorsque p3 entre en occlusion avec P3 (Figs 63C; 64), la face postérieure de la cuspidé antérieure (facette 1) use la face antérieure du paracône (1'). L'hypoconide et l'entoconide (2) usent la face postérieure du protoconé et du paracône (2'). La région postéro-vestibulaire de p3 (facette 3) butte contre la face antérieure du métacône en direction linguale contre l'hypoconé et le conule central (3'). C'est le protoconide de p4 (facette 4) qui use la partie postérieure de P3 (facette 4') et se loge entre P3 et P4.

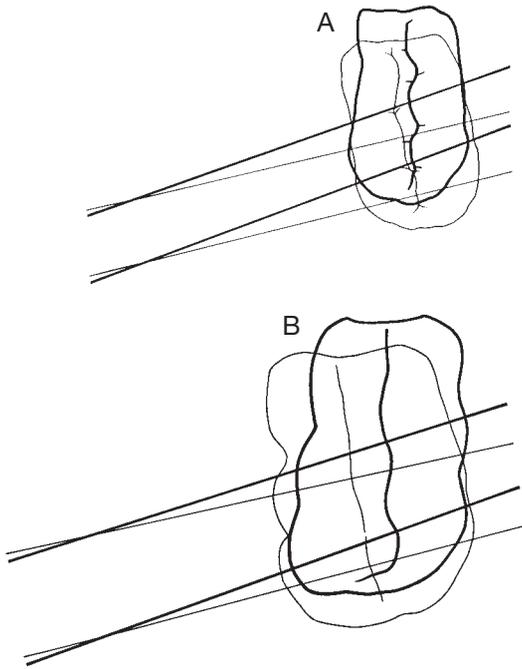


FIG. 65. — M1/m1 et M2/m2 gauches en occlusion avec indication de l'angle que font entre eux les axes transversaux des lophes et lophides (en trait épais, molaires inférieures). **A**, M1/m1 de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) (d'après MNHN.F.SEP218); **B**, M2/m2 de *Zygolophodon turicensis* (Schinz, 1824) (d'après MNHN.F.SML501, Malartic, Astaracien). Dessin : D. Visset (UPMC).

L'usure accentuée de la région postéro-linguale de P3 est facile à expliquer. Sur le spécimen MNHN.F.SEP218 la plus grande partie de l'hypocône de P3 a été usée par le premier lophide de dp4, avant la mise en place de p4. En effet, le mouvement relatif de P3/p3 est essentiellement un cisaillement horizontal lorsque les dents sont très usées, ce qui est le cas sur SEP218. La p4 sort tardivement par rapport à P3 : les premiers stades d'usure de P3, portant sur sa moitié postérieure, sont dus au contact avec dp4, une dp4 qui est déjà usée elle-même par l'occlusion avec dp4 et la face postérieure de dp3. Ce n'est qu'assez tard, après éruption de p4 et juste avant l'expulsion de P3, qu'il peut y avoir contact entre l'hypocône de P3 et le métaconide de p4. Lorsque P3 est expulsée, c'est-à-dire pendant la plus grande partie du temps de détritition de p4, la face antérieure de p4 n'est

en contact avec aucune prémolaire. De la sorte, la moitié postérieure d'une p4 fonctionnelle est plus usée que la moitié antérieure, contrairement aux molaires.

Lorsque p4 vient en occlusion avec P4 (Figs 63C; 64), le lophide postérieur de p4 se loge dans l'interlophe de P4, de telle sorte que la face antérieure de l'hypoconide (facette 8) use la face postérieure du métacône (8') tandis que la face antérieure de l'entoconide (9) use la face postérieure du protocône (9'). Les conules centraux situés dans l'interlophide de p4 (facette 6) usent le sommet du métacône (6'). C'est le flanc postérieur du premier lophide de p4 qui use la face antérieure de P4 : le protoconide (5) use le paracône et, en direction linguale, une partie des cuspidés cingulaires du protocône (5'); le métaconide (7) usant le protocône et les cuspidés cingulaires antérieures (7').

Les modalités de l'occlusion des M1/m1 valent pour M2/m2 et M3/m3 (Figs 62C-66).

Le premier lophide de m1 use par sa face postérieure le premier lophe de M1 : il s'agit de la face postérieure du métaconide (facette 13) et du conule central postérieur 1 (= protoconulide) (facette 12) qui correspondent respectivement à la face antérieure du protocône (13') et à la face antérieure du métacône plus, en direction linguale, une partie des cuspidés cingulaires du protocône (12'). La face antérieure de m1, très entamée, a été usée auparavant par le contact avec le lophe postérieur de dP4 : sur MNHN.F.SEP218, l'éruption de P4 n'est pas achevée de telle sorte que la face postérieure de P4 n'est pas encore en contact avec m1 (le postcingulum est frais).

Le deuxième lophide de m1 se loge dans le premier interlophe de M1 : l'hypoconide et le conule central antérieur associé (facette 14) s'appuient sur la face postérieure du paracône (14') et, en direction linguale, sur une petite partie des conules centraux prétritres postérieurs du protocône et antérieurs de l'hypocône. L'entoconide (15) butte contre le plus grande partie du conule central postérieur du protocône (15'). La face postérieure de l'entoconide (16) use la plus grande partie du conule central antérieur de l'hypocône (16'). La face postérieure de l'hypoconide (17) use la face antérieure du métacône et, en direction linguale, une partie

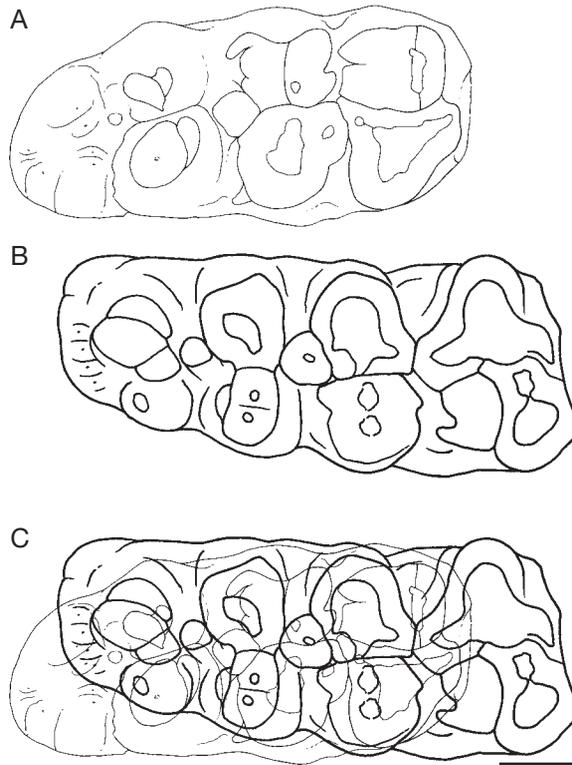


FIG. 66. — Occlusion de M3/m3 gauches de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), définie à partir du crâne MNHN.F.SEP38 et de la mandibule SEP187 (même individu) (voir Fig. 58) : **A**, M3 g. vue radiculaire (en transparence) ; **B**, m3 g. vue occlusale ; **C**, M3 et m3 en occlusion (phase correspondant au stade B de la Fig. 64). En trait épais : molaire inférieure. Dessin : D. Visset (UPMC). Échelle : 2 cm.

du mésoconelet et du conule central antérieur de l'hypocône (17').

Le troisième lophide de m1 se loge dans le deuxième interlophe de M1. Sa face antérieure (facettes 18 et 19) use la face postérieure du deuxième lophe de M1 (facettes 18', 19') : la face antérieure de l'hypoconulide (18) butte contre la face postérieure du métacône et, en direction linguale, en partie, sur le mésoconelet de l'hypocône (18'). La face antérieure du tubercule principal du demi-lophe posttrite 3 (postentoconulide) (facette 19) use l'hypocône et le conule central postérieur associé, qui est à peine entamé (double facette 19').

Sur l'individu MNHN.F.SEP301 (Fig. 61), l'occlusion des M2/m2 (et du premier lophe (ide) de M3/m3) est du même type que celles des M1/m1 de SEP218, de telle sorte que, la mâchoire refermée, le lophide antérieur de m3 en érup-

tion est logé entre M2 et M3 : il butte contre les cuspidés cingulaires postérieures de M2 et sa face postérieure use la face antérieure du premier lophe de M3 ainsi que les cuspidés cingulaires antérieures qui en dépendent.

De la même façon, l'occlusion des M3/m3 de l'individu MNHN.F.SEP38/187 répète l'engrenage des lophes et des lophides décrit sur M1/m1 (Fig. 66).

Lorsque les dents jugales sont en occlusion, par exemple les M1/m1 (Fig. 64B), la poursuite du mouvement vers l'avant des inférieures par rapport aux supérieures est faible, étant donné l'engrenage des différents tubercules, mais réel (Fig. 64C). Il est bien perceptible non seulement sur les lophes (ides) peu usés (M1/m1) de MNHN.F.SEP218 mais aussi de M3/m3 de SEP301 et de SEP38/187. Ce mouvement déplace vers l'avant la limite posté-

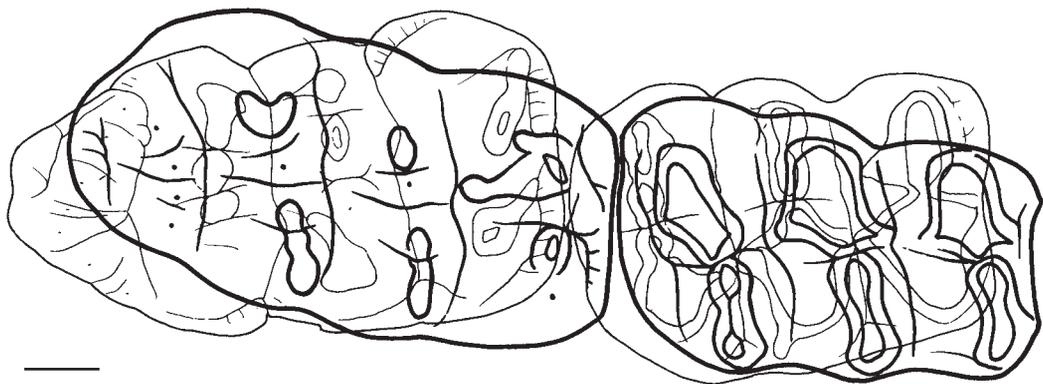


Fig. 67. — Occlusion de M2-M3/m2-m3 g. de *Zygolophodon turicensis* (Schinz, 1824), définie à partir de l'individu MNHN.F.SML501, Malartic, Astaracien. Dessin : D. Visset (UPMC). Échelle : 2 cm.

rière des facettes d'usures inférieures et prolonge le cisaillement des facettes inférieures contre les facettes supérieures (Fig. 64C). Ce mouvement cesse avec l'ouverture des mâchoires. Il accentue la pente vers l'avant des facettes d'usures inférieures et vers l'arrière des facettes supérieures, c'est-à-dire l'usure « en toit » des tubercules bien visibles lorsque le stade de détritition est peu avancé (tel le 2^e lophe de M1 usé à l'avant par la face postérieure du 2^e lophide de m1 et à l'arrière par la face antérieure du 3^e lophide de m1 [Fig. 64C]).

En conclusion, les trèfles d'usure prétrites linguaux sur les molaires supérieures sont le résultat du passage des tubercules linguaux (posttrites) des molaires inférieures, et ensuite de celui des tubercules vestibulaires (prétrites). En effet, les sillons médians (longitudinaux) des molaires supérieure et inférieure étant désaxés, et l'axe transversal des lophides étant plus incliné que celui des lophes, le mouvement vers le haut et vers l'avant des molaires inférieures entraîne en partie les tubercules vestibulaires inférieurs en contact avec les tubercules linguaux supérieurs (prétrites) selon un mouvement transversal en direction linguale. L'extension des facettes d'usure, pendant tout le temps que dure la détritition, montre que la composante transversale du mouvement (rotation de la molaire inférieure contre la molaire supérieure) n'est pas la composante principale, comparativement à la composante postéro-antérieure; elle correspond à l'angle que font entre les deux sillons médians (Fig. 65A).

Signification taxonomique

Les facettes d'usure des M2-M3/m2-m3 du mammutidé *Zygolophodon turicensis*, appartenant à un même individu décrit dans le gisement de Malartic par Tassy (1977a) induisent les mêmes conclusions que chez *Gomphotherium angustidens* (Figs 65B, 67, 68).

Chez le mammutidé la forme différente des figures d'usure (des trèfles prétrites notamment), plus géométrique, n'est due qu'à la morphologie des tubercules principaux et des conules centraux: d'une part les lophes (ides) sont comprimés antéropostérieurement, particulièrement dans la région située de part et d'autre du sillon médian (mésocoanets) et, d'autre part, les conules centraux ont la forme de simples crêtes plus ou moins saillantes qui ne bouchent pas les interlophes (ides). Il s'ensuit que les figures d'usure prétrites dessinent d'abord des trèfles aux bras grêles (usure des conules) non arrondis et peu dilatés au niveau des lophes (ides), puis des figures losangiques. Du côté posttrite, les îlots de dentine sont également plus étroits antéro-postérieurement que sur une dent bunodonte aux lophes (ides) plus épaissis. Cependant, les contacts sont les mêmes et l'extension transversale des facettes d'usure est du même type (Fig. 67). Chez *Zygolophodon turicensis*, comme chez *Gomphotherium angustidens*, les molaires homologues (même numéro d'ordre) sont décentrées (Fig. 65B). L'angle que font entre eux les axes transversaux des lophes et des lophides est marqué et, en outre, l'axe transversal des lophes est

subperpendiculaire au sillon médian tandis que l'axe transversal des lophides est plus orienté en direction postéro-vestibulaire. Chez *Zygodon turicensis*, le broyage dû à l'occlusion (Figs 65, 68) est donc également la conséquence d'un mouvement vertical et vers l'avant de la série dentaire inférieure et d'un mouvement transversal plus réduit. Chez les mammutidés miocènes les mêmes relations d'occlusion sont observées, en Asie par Saegusa (1996: 182) chez *Zygodon gobiensis* (Osborn & Granger, 1932), ainsi qu'en Afrique chez *Eozygodon morotensis* (Pickford & Tassy, 1981) dont on connaît les séries dentaires inférieures et supérieures associées (Tassy & Pickford 1983).

Il en résulte que le mouvement d'occlusion décrit à la fois chez *Gomphotherium angustidens* (donc chez les Elephantida) et chez les Mammutidae peut aussi être tenu pour un trait d'Elephantimorpha, trait affectant des arcades dentaires dont les molaires se succèdent de l'arrière vers l'avant au cours de la vie de l'animal. Des relations d'occlusion de ce type sont d'ailleurs figurées chez les gomphothères trilophodontes nord-américain par Osborn (1936: 389, fig. 348A: « *Serridentinus* »)

Le mouvement relativement simple sans rotation ample, est comparable, par exemple, à celui proposé par Harris (1975) pour expliquer le mécanisme d'occlusion chez les proboscidiens non éléphantiformes comme les dinothères, beaucoup plus, en tout cas, qu'au mouvement d'occlusion éléphantin décrit par Maglio (1973).

Chez *Gomphotherium angustidens* le mouvement d'occlusion s'apparente au type de celui des dinothères (c'est-à-dire primitif) à deux différences notables près. En premier lieu, il existe chez les gomphothères, une composante latérale pendant la montée de la mandibule proportionnelle à l'angle que font entre eux les sillons médians superposés des molaires inférieures et supérieures. Cette composante est cependant faible, d'environ la moitié d'un demi-lophe (ide). Elle est négligeable pour ce qui est du mouvement de la mandibule elle-même et fort éloignée des éléphants. En second lieu, le mouvement vers l'avant des molaires inférieures par rapport aux supérieures, après occlusion (Fig. 64C) est déjà net chez *Gomphotherium angustidens*, à l'inverse des dinothères. Autrement dit, pour ces

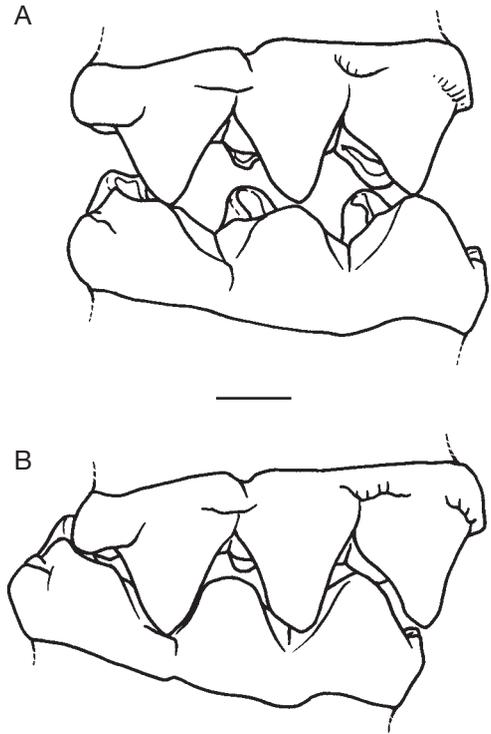


Fig. 68. — Mouvement d'occlusion de m2 par rapport à M2 chez *Zygodon turicensis* (Schinz, 1824) (MNHN.F.SML501, Malaritic, Astaracien), molaires gauches en vue vestibulaire : **A**, premier contact à la fermeture de la mâchoire ; **B**, mâchoire fermée. Dessin : D. Visset (UPMC). Échelle : 2 cm.

deux traits *Gomphotherium angustidens* s'éloigne des dinothères mais, globalement, les mouvements de mastication cranio-mandibulaires sont encore peu dérivés.

Ces conclusions sont en accord avec les résultats anciens d'Anthony & Friant (1941: 67) qui expliquent le renversement morphologique complet des molaires inférieures des Proboscidea par rapport aux supérieures comme étant la conséquence de la prédominance des mouvement postéro-antérieurs de la mâchoire inférieure sur les mouvements transversaux en rapport avec la « toechodontie », c'est-à-dire la réalisation de crêtes transversales reliant entre eux les tubercules vestibulaires et linguaux par opposition aux crêtes reliant entre eux les différents tubercules vestibulaires d'une part et linguaux d'autre part.

À l'inverse, ces résultats sont légèrement différents de ceux de Maglio (1973) qui considère que

chez les gomphothères la composante latérale du mouvement de la mâchoire inférieure quand elle vient en occlusion est importante : « Then moving upward, forward and medially (probably inward on the occluding side), the lower cones described a circular motion on the upper » (Maglio (1973: 89). Or l'extension transversale (due au « mouvement circulaire ») des facettes articulaires, tant sur les molaires bunodontes de *G. angustidens* que sur les molaires lophodontes de *Z. turicensis*, est assez réduite et montre que cette composante, quoique présente, n'est pas prépondérante pour ce qui est du morphotype ancestral des Elephantimorpha (Fig. 65).

Maglio (1973) et Harris (1975) admettent des modalités d'occlusion propres aux gomphothères d'une part (mouvement latéral) et aux dinothères d'autre part (mouvement vertical). Je vois plutôt les transformations affectant la dynamique de l'occlusion comme des étapes d'un même morphocline, depuis le morphotype ancestral du clade formé par les Deinotheriidae et les Elephantimorpha, jusqu'aux éléphants en passant par le morphotype ancestral des Elephantimorpha, et celui des Elephantida.

Autrement dit : 1) mouvement vertical simple de type tapiroïde d'abord (dinothères) ; 2) mouvement compliqué ensuite par une composante transversale (éléphantimorphes) ; et 3) altération ultérieure de cette composante transversale en raison de l'allongement des molaires (éléphants). Comme on l'a vu plus haut, le fait que les molaires homologues supérieures et inférieures soient désaxées et que les axes transversaux des lophes et des lophides fassent entre eux un angle lors de l'occlusion, aboutit à la forme particulière des figures d'usure des dents d'éléphantimorphes, au moins en partie. Or on retrouve ce même caractère chez les éléphants. Maglio (1973: 89-91) a décrit chez les éléphants modernes le cisaillement horizontal que fait le mouvement de rabot des molaires inférieures contre les supérieures en mettant en évidence l'angle que font entre elles les lames des molaires homologues (Fig. 65) : « cutting angle » ou « shear angle » de cet auteur. Pour expliquer cette disposition particulière, Maglio invoque la courbure des molaires éléphantines : concaves lingualemment en haut et convexes lingualemment en bas entraînant une obliquité des lames par

rapport à l'axe longitudinal des molaires. Il s'agit bien des relations mises en évidence entre les lophes et lophides des molaires homologues de *Gomphotherium angustidens*, aux sillons médians désaxés, avec comme transformation supplémentaire chez les éléphants une accentuation du degré de courbure des molaires et l'amincissement des lophes (ides) en lames. Le « shear angle movement » des molaires éléphantines semble donc être un trait hérité de la morphologie ancestrale des Elephantimorpha et non une innovation d'Elephantinae. À mon sens, ce trait partagé rapproche beaucoup plus les éléphants des gomphothères que ne l'envisageait Maglio.

Il reste que chez les éléphants le mouvement postéro-antérieur que fait la mandibule lorsqu'elle monte vers le maxillaire puis pendant l'occlusion est considérable (voir Maglio 1973: 101-105). C'est une évolution remarquable à partir du mode d'occlusion observé chez *Gomphotherium angustidens*, plus qu'une transformation radicale. Ce mouvement vers l'avant de la mandibule éléphantine, dont les modalités ont été bien décrites par Chang (1929) et surtout par Maglio (1973) et Beden (1979: 113-115), est notamment une conséquence de la suspension particulière du condyle de la mandibule par rapport à la surface glénoïde (*fossa mandibularis*), qui n'a d'ailleurs pas la forme d'une fosse, et de la position de l'apophyse coronéide par rapport au crâne, c'est-à-dire des caractéristiques musculaires du système masticateur (voir section suivante).

MASTICATION ET STRUCTURES CRANIO-MANDIBULAIRES ASSOCIÉES

Chez les éléphants, le raccourcissement du crâne, l'élévation de la voûte crânienne, de l'*angulus mandibulae* et du condyle par rapport à l'apophyse coronéide, la morphologie de la région glénoïdienne et postglénoïdienne ont une influence profonde sur les mouvements de la mastication. Ces traits sont inexistantes ou simplement ébauchés chez *Gomphotherium angustidens* (voir Tassy 2013).

Chez *Gomphotherium angustidens* et, vraisemblablement, le morphotype ancestral des Elephantida, le sommet du crâne est situé en arrière de la partie antérieure de la branche montante (*ramus mandibulae*) alors que chez les éléphants, l'apophyse coronéide et le sommet de la fosse temporale sont situés sur

une même verticale. Le trajet du muscle temporal (*m. temporalis*) qui joint le crâne à l'apophyse coronéide est vertical ou même légèrement incliné vers l'avant chez les éléphants, alors qu'il est dirigé vers l'arrière chez *Gomphotherium angustidens*. La contraction du *m. temporalis* entraîne la fermeture de la mâchoire ; pour ce faire, chez *Gomphotherium angustidens*, le *m. temporalis*, du fait de son orientation, ne peut ramener une mandibule en position aussi reculée qu'elle l'est chez les éléphants (Fig. 69).

Par ailleurs, le *m. digastricus* tire vers le haut l'angle mandibulaire ce qui a pour effet d'abaisser la mandibule. Son orientation est également subverticale chez les éléphants lorsque la bouche est ouverte. Son extension est importante du fait du redressement du basicranium. Chez *Gomphotherium angustidens*, l'angle mandibulaire est réduit, le basicranium est peu redressé. En conséquence l'insertion du *m. digastricus* (située en arrière du *foramen stylomastoïdeus*) n'est pas avancée par rapport à l'angle mandibulaire. Le trajet du *m. digastricus* est donc plus incliné vers l'arrière que chez les éléphants. Etant plus court dorso-ventralement par rapport au plan occlusal, le muscle en contraction remonte moins l'angle mandibulaire vers le haut et l'arrière de telle sorte que l'amplitude du mouvement postéro-antérieur est plus faible que chez les éléphants.

La partie profonde du *m. masseter* (= *m. zygomatico mandibularis* selon Eales [1926: 498]) est à peu près orientée comme le muscle digastrique. Sa contraction chez l'éléphant, avec celle du *m. digastricus*, relève le condyle en direction de la fosse postglenoïdienne. Chez *Gomphotherium angustidens*, la contraction du *m. masseter* (partie profonde) a un effet en direction dorsale moins important, pour les mêmes raisons invoquées à propos du *m. digastricus*.

Chez les éléphants, la contraction du *m. pterygoïdeus lateralis* joue un rôle déterminant dans la définition d'un pivot « fixe » au niveau de l'insertion mandibulaire du muscle (Maglio 1973: 103). La mandibule tourne autour de ce pivot lorsqu'elle se dirige vers l'avant. Le degré de liberté du condyle qui en résulte n'était certainement pas aussi grand chez *Gomphotherium angustidens* chez qui le rôle du *m. pterygoïdeus lateralis* devait être moins important.

Chez les éléphants, lors de la phase de plus grande amplitude du mouvement vers l'avant de

la mandibule, lorsque les molaires jouent le rôle de « rabots », le *m. temporalis* (vertical) est contracté (force d'occlusion) ; le *m. masseter* (partie superficielle) et les *m. pterygoïdeus lateralis* et *m. pterygoïdeus medialis* se contractent tangentielle-ment au plan occlusal pour diriger la mandibule vers l'avant. Chez *Gomphotherium angustidens*, les composantes de cette phase de détritition, qui correspond au broyage antéropostérieur, est comparable mais d'amplitude plus faible. Les directions principales de traction vers l'avant des *m. pterygoïdeus* sont plus basses chez *Gomphotherium angustidens*, pratiquement au niveau occlusal, et l'extension du *m. masseter* (partie superficielle) est moins vaste : l'orbite et le processus infra-orbitaire du maxillaire ne sont pas avancés par rapport à l'arcade dentaire ; en conséquence l'insertion du *m. masseter* (partie superficielle) se situe en arrière du point le plus antérieur de la série dentaire (Fig. 69B). On voit donc comment le mouvement de détritition spectaculaire chez les éléphants était nécessairement plus modeste chez *Gomphotherium angustidens*.

Chang (1929: 44-46) avait déjà souligné les différences qu'offrait le crâne juvénile d'une autre espèce de grade trilophodonte (*Choerolophodon pentelici* (Gaudry & Lartet, 1856)), relativement au crâne éléphantin, notamment vis-à-vis des mouvements de mastication : *m. temporalis* incliné vers l'arrière, *m. masseter* plus puissant en raison de sa longue insertion sur l'arcade zygomaticque. Cet auteur concluait à la primauté lors de l'occlusion des mouvements verticaux de la mandibule vers le crâne, « comme chez le cochon » (comparaison orientée par la morphologie dite choerodonte (= choerolophodonte) des dents jugales de *Choerolophodon pentelici*). La singularité de *C. pentelici*, par rapport à *G. angustidens*, avec son extension vers l'arrière des orbites et de la région postorbitaire par rapport au palais ne fait qu'amplifier ce dispositif masticatoire plésiomorphe à l'intérieur des Elephantimorpha et, comme il est précisé plus loin, des Proboscidea. On peut donc considérer que la faible composante vers l'avant du mouvement d'occlusion (« rabot ») est bien un trait dérivé observé chez *Gomphotherium angustidens*, à un premier stade de transformation qui reste modeste.

En conclusion, le fait que chez *Gomphotherium angustidens* la voûte crânienne soit basse, que le point le plus dorsal des *linea temporalis* soit reculé pratiquement à l'aplomb de l'angle mandibulaire, que la base du crâne soit faiblement redressé (et donc allongée en projection sur le plan occlusal), que la branche montante soit basse, que l'orbite ne soit pas projetée en avant de la dent jugale antérieure et que le maxillaire soit bas, entraîne une moindre extension verticale des muscles *temporalis*, *digastricus* et *masseter* (partie profonde) par rapport aux éléphants.

Le mouvement pendulaire de la mandibule des éléphants relatif au pivot ptérygoïdien défini par Maglio (1973) et situé sous le condyle, ne peut être envisagé ici : le *m. temporalis* ne peut supporter directement la mandibule en contrebalançant son poids puisque la direction de contraction moyenne du muscle est dirigée vers l'arrière. Il est d'ailleurs significatif de noter que chez *Gomphotherium angustidens* on n'observe pas de fosse postglénoïdienne creusée le long de la fosse glénoïdienne. L'existence de cette fosse est vraisemblablement liée au fort degré de liberté du condyle autour de la fosse glénoïdienne caractéristique des éléphants. Maglio (1973) a noté que l'abaissement du point d'insertion du *m. pterygoideus lateralis* sous le condyle mandibulaire est un trait lié à l'accroissement en hauteur de la branche montante. Le pivot ptérygoïdien est trop proche du condyle chez *Gomphotherium angustidens* pour que son rôle (particulier dans le mouvement éléphantin) soit déterminant par rapport à l'articulation propre du condyle sur la fosse glénoïde.

Les mouvements de mastication décrits chez *Gomphotherium angustidens* ne sont pas très éloignés de ceux décrits chez le dinothère *Prodeinotherium hobleiyi* (Andrews, 1911) par Harris (1975: 339-344, figs 6A, 10, 11). En fait, il faut voir là le mode de mastication plésiomorphe des Proboscidea. En l'occurrence, les principales différences que l'on peut noter sur les zones d'insertion musculaire entre dinothères et *Gomphotherium angustidens* portent sur la position de l'orbite et la forme de l'angle mandibulaire (Fig. 69B, C). L'orbite est avancée chez les dinothères (trait plésiomorphe à l'intérieur des Tethytheria), l'angle mandibulaire est plus bas que chez les gomphothères et dilaté vers l'arrière, un peu à la manière des tapirs c'est-à-dire selon une disposition plésiomorphe pour

les Tethytheria. Chez les dinothères, la position avancée de l'orbite et du *processus zygomaticus* du maxillaire indique que le trajet du *m. masseter* (partie superficielle) était plus longue, ce qui a pour effet de donner au muscle une partie du rôle de tracteur vers l'avant de la mandibule, le *m. temporalis* étant corrélativement moins développé que chez les éléphants (Harris 1975: 340). L'insertion du *m. masseter* sur la mandibule est plus basse que chez *Gomphotherium angustidens*. Le relèvement de l'angle mandibulaire n'est pas ébauché chez les dinothères à l'inverse des gomphothères. Une remarque s'impose à propos des dinothères : étant donné que le point le plus élevé des *linea temporalis* chez *Prodeinotherium hobleiyi* est assez reculé, presque à l'aplomb du condyle mandibulaire (comme chez *Gomphotherium angustidens*) la direction moyenne de traction du *m. temporalis* devait y être inclinée vers l'arrière (Fig. 69C) et non verticale comme l'indique Harris (1975: 339-344) ; en revanche la voûte crânienne de *Deinotherium bozasi* Arambourg, 1934 est plus haute et le sommet du crâne plus avancé, parallélisant l'évolution des éléphantimorphes (Harris 1975: 338).

Le mouvement d'occlusion simple des dinothères doit être le même chez les Elephantiformes du Fayoum dont les dents jugales sont également toutes fonctionnelles simultanément, sachant que sur les dents jugales l'usure différentielle des parties vestibulaire et linguale des lophes (ides) est déjà plus sensible, aussi bien chez *Palaecomastodon* Andrew, 1901 que chez *Phiomia* Andrews & Beadnell, 1902 (Andrews 1906; Matsumoto 1924; Sanders *et al.* 2010). Par rapport aux dinothères, c'est l'accentuation du degré d'usure affectant les moitiés vestibulaire et linguale des lophes (ides) qui caractérise les Elephantiformes (outre la morphologie dentaire). Cette dissymétrie est la conséquence : 1) de la position relative désaxée des molaires supérieures et inférieures homologue ; 2) de la hauteur de la couronne plus forte du côté prétrite ; et 3) l'inclinaison plus marquée en direction du sillon médian des tubercules prétrites, cette dissymétrie étant à peine ébauchée chez les dinothères. En fonction de ces trois traits, la composante transversale du mouvement d'occlusion qui en résulte (équivalent à la moitié d'une demi-lophe) est responsable de cette forte dissymétrie.

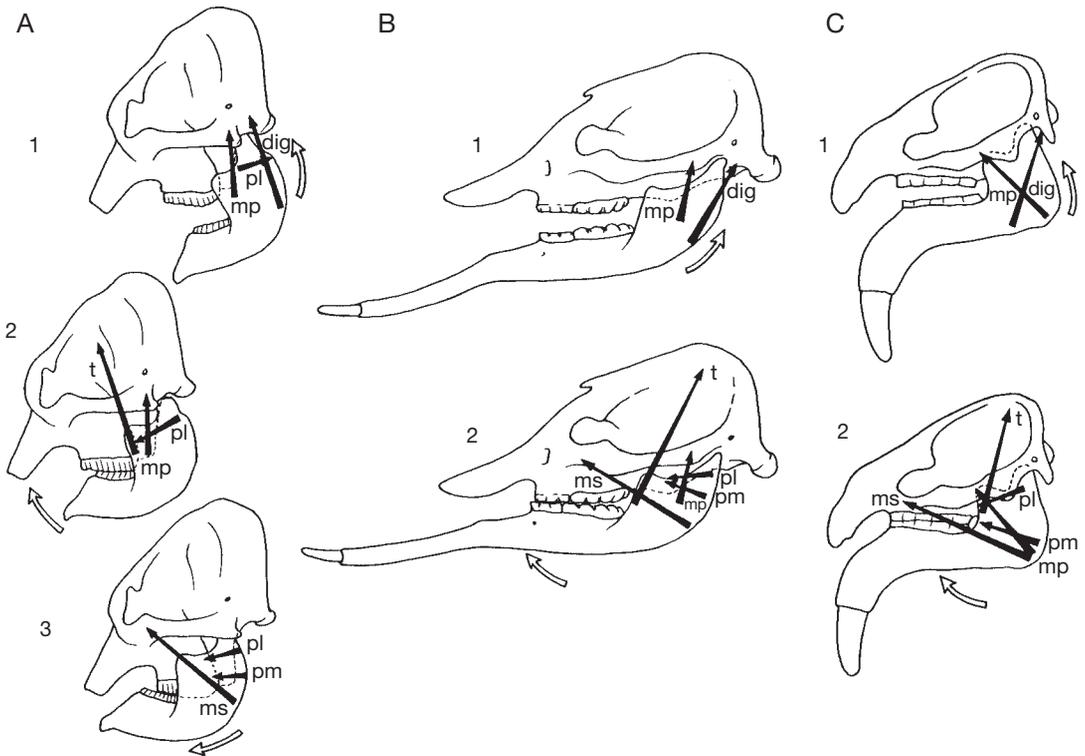


FIG. 69. — Orientations principales des muscles de la mastication chez les Proboscidea au cours de l'occlusion dentaire : **A**, *Elephas maximus* Linnaeus, 1758 (redessiné d'après Maglio 1973: fig. 25) ; **B**, *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) (individu MNHN.F.SEP38/187 reconstitué, voir Figure 66) ; **C**, *Prodeinotherium hobleyi* (Andrews, 1911) (modifié d'après Harris 1975: figs 6B,10-12). 1, ouverture de la mâchoire ; 2, 3, fermeture de la mâchoire (3 est propre à l'éléphant). Abréviations : **dig**, *m. digastricus* ; **mp**, *m. masseter* (partie profonde) ; **ms**, *m. masseter* (partie superficielle) ; **pl**, *m. pterygoideus lateralis* ; **pm**, *m. pterygoideus medialis* ; **t**, *m. temporalis*. Dessins : D. Visset (UPMC). Non à l'échelle.

On peut donc reconnaître un morphocline dans l'élaboration du système masticateur éléphantin à partir des gomphothères (et sans doute du morphotype ancestral des Elephantimorpha) où la mastication décrite chez *G. angustidens* est tenue pour un état primitif de celle des éléphants plutôt qu'une spécialisation, morphocline que je résume succinctement.

Elephantiformes

En vue occlusale, décalage postéro-lingual des dents jugales supérieures par rapport aux inférieures et caractères dentaires associés (dissymétrie de la hauteur de la couronne, plus haute, du côté prétrite, tubercules prétrites plus inclinés vers le sillon médian que les posttrites, axes transversaux des lophides plus obliques postéro-vestibulairement que ceux

des lophes). Recul des orbites et du *processus zygomaticus* du maxillaire par rapport à la série dentaire.

Elephantimorpha

Remplacement fonctionnel horizontal (*displacement*) des dents jugales au cours de la vie de l'animal. Relèvement amorcé de l'angle mandibulaire et, durant l'occlusion, poursuite de mouvement vers l'avant des dents inférieures par rapport aux supérieures (attesté chez *Gomphotherium angustidens*: phase C de la Fig. 64, ce trait est peut-être un trait d'Elephantida).

Eléphants

Branche montante haute et basicranium redressé, voûte crânienne et face hautes, orbites avancées

par rapport à l'arcade dentaire (la position avancée des orbites des éléphants est une réversion par rapport au morphotype ancestral des Tethytheria ; elle est due à l'accroissement en hauteur du crâne et à sa compression vers l'avant), brévirostrie ; masses musculaires verticales (*m. temporalis*, *m. digastricus* et *m. masseter* [partie profonde]) orientées perpendiculairement ou inclinées vers l'avant par rapport au plan occlusal ; grande amplitude de mouvement de rabot postéro-antérieur des dents jugales due au degré de liberté articulaire du condyle mandibulaire, transformation des lophes (ides) en lames.

IMPLICATIONS SYSTÉMATIQUES

L'interprétation à des fins systématiques de la morphologie dentaire de l'échantillon d'En Pélouan et de sa variabilité pose un problème comparable à celui abordé à propos des variations de taille et de forme du squelette cranio-mandibulaire (Tassy 2013). Le matériel d'En Pélouan illustre parfaitement le « cachet » d'une population à un moment donné dans un lieu donné mais non nécessairement l'amplitude de la variation intraspécifique, ne serait-ce qu'à l'Astaracien. Heureusement, la relative abondance du matériel dentaire fait que la signification évolutive de certains traits de la denture a quelque chance d'être perçue correctement ; c'est donc une clé pour mieux saisir la place de l'espèce *Gomphotherium angustidens* dans l'évolution du genre.

À titre anecdotique, il est intéressant de noter que les variations morphologiques des lophes(ides), des conules et des conèlets dentaires reconnues par Bergounioux & Crouzel (1960) dans les gisements de la région de Simorre (Tournan inclus) – de simples morphotypes mais interprétées par ces auteurs comme autant de taxons (six) – sont toutes présentes dans l'échantillon de *Gomphotherium angustidens* d'En Pélouan ; les noms de la plupart de ces taxons – espèces et variétés – sont des *nomina nuda* car, introduits sans description par Bergounioux *et al.* (1951: 256), ils contreviennent à l'article 13 du Code de nomenclature zoologique (International Commission on Zoological Nomen-

clature 1999). Par exemple, la petite taille, liée au dimorphisme sexuel (pour *Trilophodon olisiponensis* Zbysewski, 1949, pour « *Trilophodon angustidens minor* » et pour « *Serridentinus lusitanicus minor* »), la subdivision des conules centraux (pour « *Serridentinus lusitanicus* » et « *S. l. minor* »), l'absence de mésoconelet sur certains demi-lophes (pour « *Trilophodon angustidens imperfecta* »), la pentalophodontie des m3 (pour *Trilophodon angustidens gaillardi* Osborn, 1929).

En fonction du réexamen de la série type de *Gomphotherium angustidens* décrite par Cuvier (Tassy & Göhlich 2012), je résume dans une première partie les traits dérivés propres à la population d'En Pélouan au sein des formes de grade trilophodonte : on a là les caractères de l'espèce *G. angustidens* à l'Astaracien, autrement dit *G. angustidens sensu stricto*. Ces traits dérivés sont parfois inégalement exprimés selon les spécimens mais ils représentent une approche non ambiguë dans l'identification des restes dentaires de l'espèce, pour deux raisons principales.

En premier lieu, les molaires supérieures d'En Pélouan montrent les traits dérivés (éventuelles autapomorphies) reconnus sur le paralectotype de *Gomphotherium angustidens* (M3 dr., MNHN.F.SI3) figuré par Cuvier (1806: pl. 3, fig. 3) ; en second lieu, l'association anatomique des morphotypes des molaires supérieures et inférieures correspondantes est attestée à En Pélouan (c'est également le cas pour les prémolaires et les défenses). Ces traits, même réduits à des tendances, sont cruciaux pour identifier en Europe occidentale, au Miocène moyen, les différents gomphothères, *G. angustidens*, *G. steinheimense* et *G. subtapiroideum*, et les distinguer de l'espèce d'amébelodontidé trilophodonte contemporaine, *Archaeobelodon filholi*. Dans tous les cas où, au Miocène moyen, ces caractères dentaires sont associés à des restes cranio-mandibulaires (Tassy 2013) apparaît une cohérence morphologique permettant de reconnaître l'espèce *Gomphotherium angustidens* d'une part, et d'autre part, les trois autres espèces contemporaines.

Dans une deuxième partie est développée, dans un but pratique d'identification, la comparaison taxinomique avec ces espèces et d'autres espèces d'Europe aussi bien plus anciennes que plus récentes.

CARACTÈRES DÉRIVÉS RELEVÉS
SUR LA POPULATION D'EN PÉJOUAN

Défenses

La torsion des défenses supérieures et la bande d'émail hélicoïdale sont des traits dérivés dont la variation est importante. Même lorsque la torsion n'est pas accentuée, la section transverse des défenses supérieures est dissymétrique : elle dessine un ovale irrégulier, plus dilaté médio-latéralement de part et d'autre de la bande d'émail que chez les autres formes de grade trilophodonte de l'Ancien Monde.

Les défenses inférieures se caractérisent par une section transverse piriforme. Cette section est due à la présence constante d'un sillon longitudinal dorsal net, et celle d'un sillon longitudinal ventral, presque toujours marqué. En outre, l'usure antérieure est assez forte et une facette concave dorsale entame l'ivoire assez tôt dans la vie de l'animal. Il ne s'agit pas d'un simple polissage tel qu'on l'observe chez les autres taxons de grade trilophodonte. Cette usure est probablement liée à l'ingestion de végétaux relativement abrasifs.

Molaires définitives

Les tubercules sont massifs et les interlophes (ides) sont étroits antéro-postérieurement. Les conules centraux prétrites sont développés et relativement hauts. Les mésoconulets des demi-lophes (ides) prétrite et posttrite sont presque aussi hauts que les ectoconulets. Les conules centraux sont nettement orientés en direction du sillon médian. Les trèfles prétrites des M1-M2 et M3 (surtout M2-M3) sont dissymétriques : sur chacun des deuxième et troisième lophes (et suivants), le bras postérieur du trèfle (conule central postérieur) est plus développé que l'antérieur ; pour cette raison le bras postérieur dépasse en direction vestibulaire le conule central antérieur du trèfle du lophe suivant (Figs 33, 41, 42, 46-48, 70A-C). Cette dissymétrie reste visible sur les molaires usées (Fig. 70 B, C). On observe une nette tendance à la fusion du conule central prétrite antérieur et du mésoconulelet correspondant (sur M1 et M2 et sur les 3^e et 4^e lophes de M3 d'une part, et, d'autre part sur m1-m2 et les 2^e, 3^e et 4^e lophides de m3, éventuellement le 5^e quand il existe) ; les mésoconulets de m3 sont réduits par rapport aux tubercules principaux (ectoconulets).

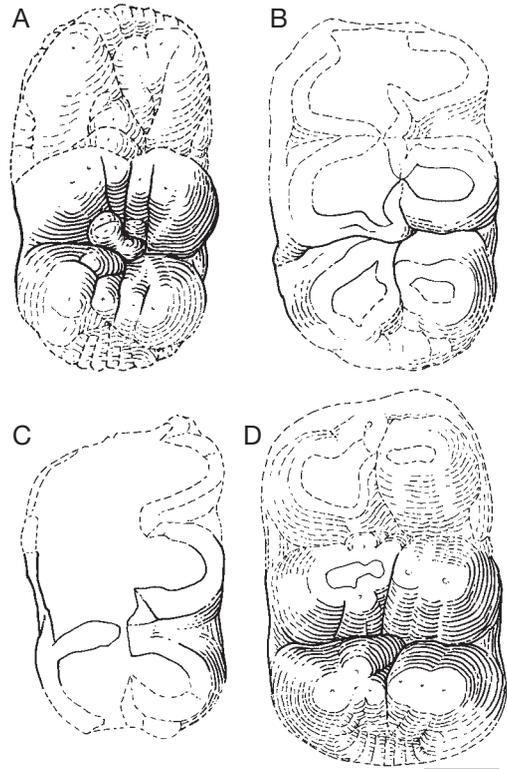


Fig. 70. — La morphologie des trèfles prétrites des molaires supérieures (M2 g.) surlignée dans le deuxième interlophe (l'avant est en haut) : **A, B, C**, morphotype dérivé (*Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), respectivement MNHN.F.SEP218, SEP301 et SEP38), En Pélouan, Astaracien ; **D**, morphotype plésiomorphe (*Gomphotherium sylvaticum* Tassy, 1985, M2 dr. inversée, MNHN.F.AR1487), Artenay, Orléanien. Dessins : D. Visset (UPMC). Échelle : 2 cm.

Il est à noter que sur les molaires supérieures la réduction du conule central prétrite antérieur (et la dissymétrie concomitante du trèfle prétrite) n'est pas lié à la fusion du conule central antérieur et du mésoconulelet : quand les deux tubercules sont indépendants, le conule central postérieur reste plus grand que l'antérieur (Fig. 70A).

Le 3^e lophe de M3 est presque toujours muni d'un conule central prétrite postérieur (quatorze M3 sur quinze où le caractère est visible). Le cingulum vestibulaire des molaires supérieures est réduit. La M3 est élargie au niveau des 2^e et 3^e lophes.

La M3 est munie de quatre lophes : le 4^e lophe, même s'il est peu dégagé des cuspidés cingulaires postérieures (un seul individu dans ce cas à En

Péjouan) est aussi haut que le 3^e lophe. Les cuspidés cingulaires postérieures de m3 sont agrandies et donnent parfois un cinquième lophide. L'axe longitudinal de la couronne de M3 est concave lingualement ; l'axe longitudinal de la couronne de m3 est concave vestibulairement et la concavité du bord vestibulaire est au moins ébauchée.

Prémolaires

La P3 est munie d'un protocône et d'un métacône individualisés. On observe un conule central dans l'interlophe. Elle est triradiculée. La P4 est également triradiculée selon le schéma des molaires intermédiaires. La p3 est munie d'une seule cuspidé antérieure élargie transversalement.

Molaires de lait

Les deux cuspidés postérieures de dP2 sont développées. On observe sur dP3 et dp3 un contact alterne des conules centraux dans l'interlophe (ide) : contact entre conule central prétrite antérieur 2 et conule posttrite postérieur 1 sur dP3, et contact entre conule central prétrite postérieur 1 et conule posttrite antérieur 2 sur dp3. Les dP4-dp4 sont munies de conules posttrites mais il n'y a pas de trèfle posttrite véritable ; on observe des cristas vestibulaires (dP4) et linguales (dp4).

IMPLICATION TAXONOMIQUE DES CARACTÈRES DENTAIRE

La mise en perspective taxinomique des caractères dentaires de *Gomphotherium angustidens* à En Péjouan, et plus généralement à l'Astaracien, a d'abord pour but de donner des éléments pour résoudre les conflits actuels concernant les formes trilophodontes au Miocène. Par exemple, Maldonado *et al.* (1983), Mazo (1996) ne reconnaissent dans la péninsule ibérique que l'espèce bunolophodonte polymorphe *Gomphotherium angustidens*, à l'Orléanien et à l'Astaracien (incluant même dans cette espèce l'amébelodontidé *Archaeobelodon filholi* et, pour les gisements orléaniens, le marmutididé *Zygalophodon turicensis*), reprenant un point de vue rassembleur argumenté auparavant par Ginsburg & Antunes (1966). À l'inverse, Göhlich (1999: 166-167) reconnaît en Europe *Archaeobelodon filholi* à l'Orléanien et à l'Astaracien et, pour ce qui est des gomphothères,

G. sylvaticum, *G. angustidens* et *G. subtapiroideum* à l'Orléanien (MN3b/4-MN5) et les deux espèces *G. angustidens* et *G. steinheimense*, à l'Astaracien (MN6-MN8/9).

Gomphotherium « groupe *annectens* » (Matsumoto, 1925)

Le morphotype plésiomorphe des dents du groupe souche de *Gomphotherium*, et par voie de conséquence des Elephantida, dénommé *Gomphotherium* « groupe *annectens* » à partir de l'espèce du Japon *Hemimastodon annectens* Matsumoto, 1925, est reconnu dans les gisements du Miocène inférieur de l'Ancien Monde, depuis le Portugal jusqu'au Japon en passant par l'Afrique de l'Est (Tassy 1996b). En Europe, trois espèces (peut-être synonymes) des zones MN3b/MN4 – *Gomphotherium sylvaticum* Tassy, 1985, *Gomphotherium hannibali* Welcomme, 1994 et/ou *Gomphotherium praetypicum* (Tasnádi Kubacka, 1939) – représentent *G.* « groupe *annectens* » (Gasparik & Markov 2009; Tassy 1985; Welcomme 1994). L'espèce *G. sylvaticum* a d'abord été décrite à Artenay (Loiret) sous les binoms *Trilophodon angustidens* et *Gomphotherium angustidens* respectivement par Ginsburg & Antunes (1966) et par Tassy (1977b).

Le statut taxinomique ouvert de *G.* « groupe *annectens* » – un ensemble paraphylétique – exprime un doute phylogénétique. Cependant les traits primitifs partagés par les taxons inclus dans ce groupe permettent des comparaisons pertinentes avec les morphotypes dentaires de l'Astaracien. Or l'un des premiers enseignements tirés de l'étude de la population d'En Péjouan est qu'aucun spécimen n'appartient au morphotype de *G.* « groupe *annectens* ». Cette affirmation concerne la simplicité globale des dents jugales, aussi bien pour l'espèce nominale du groupe (Matsumoto 1927: pl. 1 fig. 2, pl. 2 figs 2-3; Makiyama 1938: figs 1, 2; Kamei *et al.* 1977: pl. 1, fig. 2) que pour les formes européennes (Ginsburg & Antunes 1966: 143, pls 2-4; Tassy 1996b: 90, fig. 10.1; Gasparik & Markov 2009: 74, figs 2, 3). Elle concerne également la courbure simple des défenses supérieures (Tassy 1977b: pl. 1, fig. 3; Gasparik & Markov 2009: 79, fig. 9).

L'augmentation de taille des défenses supérieures est un trait évolutif initié chez les éléphantiformes paléogènes. La persistance d'une bande d'émail chez l'adulte est une plésiomorphie relativement aux éléphantinés; la torsion en hélice est au contraire dérivée par comparaison au groupe souche des gomphothères (elle l'est plus encore chez une espèce sud-américaine comme *Cuvieronius hyodon* (Fischer, 1814)). Du point de vue de la variation intraspécifique, la grande taille des défenses des mâles de *G. angustidens* est l'un des traits liés au dimorphisme sexuel. Il est cependant difficile d'affirmer que la torsion de la bande d'émail est nécessairement liée au dimorphisme sexuel ou bien à la croissance. On connaît par exemple chez *G. sylvaticum*, espèce du groupe souche *G.* « groupe *annectens* », ou bien chez *G. subtapiroideum* et chez *G. steinheimense*, ou encore chez les mammutidés *Zygodon turicensis* des défenses d'aussi grande taille munie d'une bande d'émail strictement latérale (Göhlich 1998, 2010; Tassy 1977a, b). Sans doute qu'une bande d'émail colorée bien visible sur une grande défense peut être tenue comme un caractère sexuel secondaire mais la forme hélicoïdale ne la rend ni plus ni moins apparente. Aucune explication adaptative n'est proposée pour expliquer la variation de ce trait.

Dans le cas des molaires supérieures, la simplicité des molaires aux interlophes non obturés par les conules centraux, le trèfle prétrite est symétrique ou bien c'est le bras antérieur qui est le plus développé: quel que soit le degré d'usure, l'extension du conule central prétrite postérieur 2 (ccprp2) ne dépasse pas en direction posttrite le conule central prétrite antérieur 3 (Fig. 70D). Ce morphotype plésiomorphe est retrouvé chez *G. subtapiroideum*, *G. steinheimense* et *A. filholi*, que les conules soient réduits ou agrandis. Du point de vue de la taille et des proportions il n'y a guère de différences entre les espèces miocènes, y compris pour la hauteur de la couronne. Autrement dit aucune tendance vers l'augmentation de taille des molaires n'est à relever de MN3b/4 à MN9. Des m3 remarquablement basses sont connues chez *G. steinheimense* (voir plus loin) dans les zones MN8-MN9.

Les défenses inférieures de *G.* « groupe *annectens* » sont rectilignes (Ginsburg & Antunes 1966: pl. 1, fig. 1; Gasparik & Markov 2009: pl. 1, figs 1, 4, 5) alors que la concavité dorsale est marquée chez

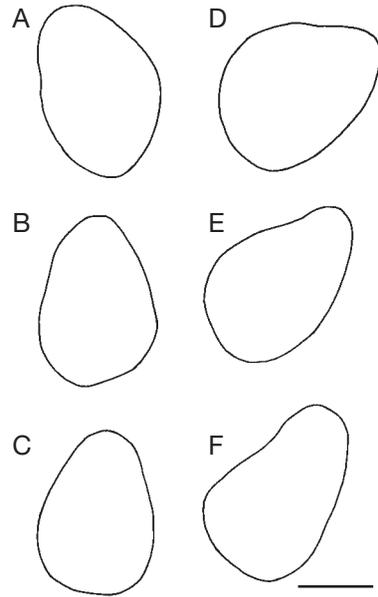


Fig. 71. — Variation de la forme et de l'orientation de la section transverse le long de la défense inférieure chez *Gomphotherium sylvaticum* Tassy, 1985 (Artenay, Orléanien), une espèce appartenant à *Gomphotherium* « groupe *annectens* » : **A-C**, défense inférieure gauche MNHN.FAR1545, sections prises respectivement à 130 mm, 250 mm et 330 mm de la pointe ; **D-F**, défense inférieure droite AR1546 (même individu que **A-C**), sections prises respectivement à 120, 270 et 400 mm de la pointe. Sections vues de l'arrière. Échelle : 2 cm.

G. angustidens à En Pégouan. L'usure dorsale de la pointe est un polissage qui ne biseaute pas la défense, quelle que soit la taille, donc l'âge individuel. La Fig. 71 montre que chez un même individu l'implantation des défenses droite et gauche et la forme de leur section transverse varient sensiblement, ce qui semble être la règle chez les gomphothères (Figs 18, 23-24, 72).

La section transverse des défenses inférieures est variable. Pour ce qui est de ce caractère, la variation morphologique relevée à En Pégouan atténue son impact puisque certaines incisives ne montrent pas de sillon ventral ou ont un sillon très atténué (Fig. 24D, I, K). À l'inverse, chez *G.* « groupe *annectens* » la défense inférieure de l'espèce nominale a une section piriforme (Tassy 1994: 109) alors que chez *G. sylvaticum* et *G. praetypicum* le sillon ventral est faible ou absent (Ginsburg & Antunes 1966: 142, fig. 1; Gasparik & Markov 2009: 79, fig. 6) (Fig. 72A, C).

Gomphotherium subtapiroideum
(Schlesinger, 1917)

La conclusion précédente s'applique également aux caractères de *Gomphotherium subtapiroideum*, telle que l'espèce est redéfinie par Göhlich (2010) dans la zone MN5. La difficulté est que si l'on conçoit, pour les caractères des molaires, un morphocline allant, par exemple, de *G. sylvaticum* à *G. subtapiroideum* puis *G. angustidens*, il est difficile d'établir des coupures morphologiques nettes permettant des interprétations taxinomiques simples. Il reste qu'aucune dent jugale mise au jour à En Pèjouan ne présente de cachet « subtapiroïde » : toutes, au contraire, ont des cuspidés massives, des interlophes (ides) étroits, bouchés par des conules centraux agrandis ; l'asymétrie du trèfle prétrite des molaires supérieures est marquée ; le cingulum lingual des molaires supérieures n'est jamais continu ni dilaté. L'échantillon décrit dans l'Orléanien de Sandelzhausen par Schmidt-Kittler (1972) et Göhlich (2010) comme appartenant à *G. subtapiroideum* est sans ambiguïté sur ce plan. De même, chez cette espèce on retrouve des défenses supérieures primitives, comparables à celles des espèces composant *G.* « groupe *annectens* » (Göhlich 2010: 188, fig. 13). Les défenses inférieures, en revanche, évoquent par certains côtés celles de *G. angustidens* (parfois présence d'un sillon longitudinal ventral (Fig. 72E, G), concavité parfois marquée de la face dorsale (Göhlich 2010: 187, fig. 12)), mais, comme chez *G.* « groupe *annectens* », aucune, quelle que soit la taille, donc l'âge individuel, ne montre de figure d'usure creusant la face dorsale.

Lhiatus morphologique entre la denture de *G. subtapiroideum* et celle de *G. angustidens* peut sembler moindre qu'il ne l'est entre chacune de ces deux espèces et *G.* « groupe *annectens* » (à une exception mentionnée plus loin). C'est pourquoi les deux espèces sont confondues par de nombreux auteurs, le morphe subtapiroïde des molaires étant alors interprété comme un simple variant de *G. angustidens* (Maldonado *et al.* 1983: 440 ; Tobien 1972: 171). Ce dernier point de vue est d'une certaine manière en phase avec la conception originale du morphe subtapiroïde et du nom conçus par Schlesinger (1917: 31) : *Mastodon (Bunolophodon) angustidens*

forma *subtapiroidea*. Cependant, les plus simples des molaires subtapiroïdes découvertes à Sandelzhausen (M2-M3 associées à i1 et m2-m3 d'un même individu) (Göhlich 2010: 180, fig. 8e, f ; 183, fig. 10f) sont de morphotype « groupe *annectens* » du point de vue du développement des conules centraux et se démarquent d'autant plus clairement de *G. angustidens*.

Un point est à soulever concernant la variation morphologique intraspécifique de *G. subtapiroideum* et de *G. angustidens*. Chez les deux espèces, la variation du développement des conules centraux formant les trèfles prétrites est comparable. Les conules peuvent être forts (*G. angustidens*) ou faibles (*G. subtapiroideum*), ils sont dans les deux cas simples ou subdivisés (voir par exemple deux m3 de *G. subtapiroideum* décrites par Göhlich (2010: 179, fig. 7h, i)). Lorsqu'ils sont subdivisés ils forment un alignement régulier (une crête bunodont) : c'est la morphologie dite « serridentine » dont Tobien (1972) avait déjà signalé qu'il s'agit d'une variation morphologique et non d'un trait distinctif. On rappelle qu'Osborn avait conçu une sous-famille puis une famille de mastodontes (les Serridentidae Osborn, 1921, comprenant quarante espèces) à partir de ce trait jugé considérable (Osborn 1936: 381-387). En revanche il semble que la dissymétrie du trèfle prétrite et la fusion du conule central prétrite antérieur et du mésoconule correspondant soient des traits de *G. angustidens*.

On pourrait juger que la dissymétrie du trèfle même si elle est constante à En Pèjouan (MN7/8), n'a pas plus d'importance en soi que la morphologie « serridentine » des conules centraux qui, elle, est considérée comme taxinomiquement non significative. Cependant, comme on l'a dit plus haut, si les molaires « serridentines » et bunolophodontes simples coexistent à En Pèjouan, aucune ne montre de cachet subtapiroïde. En outre, sur les molaires supérieures subtapiroïdes aux conules plus réduits, les conules centraux antérieur et postérieur ont un développement égal ou bien c'est l'antérieur qui est le plus développé (morphotype plésiomorphe largement réparti). Sur quelques dents subtapiroïdes (dont l'holotype de *G. subtapiroideum* figuré par Schlesinger [1917: pl. 7, fig. 3], ou encore une M3 décrite par Göhlich 2010: 183, fig. 10d) à Sandelz-

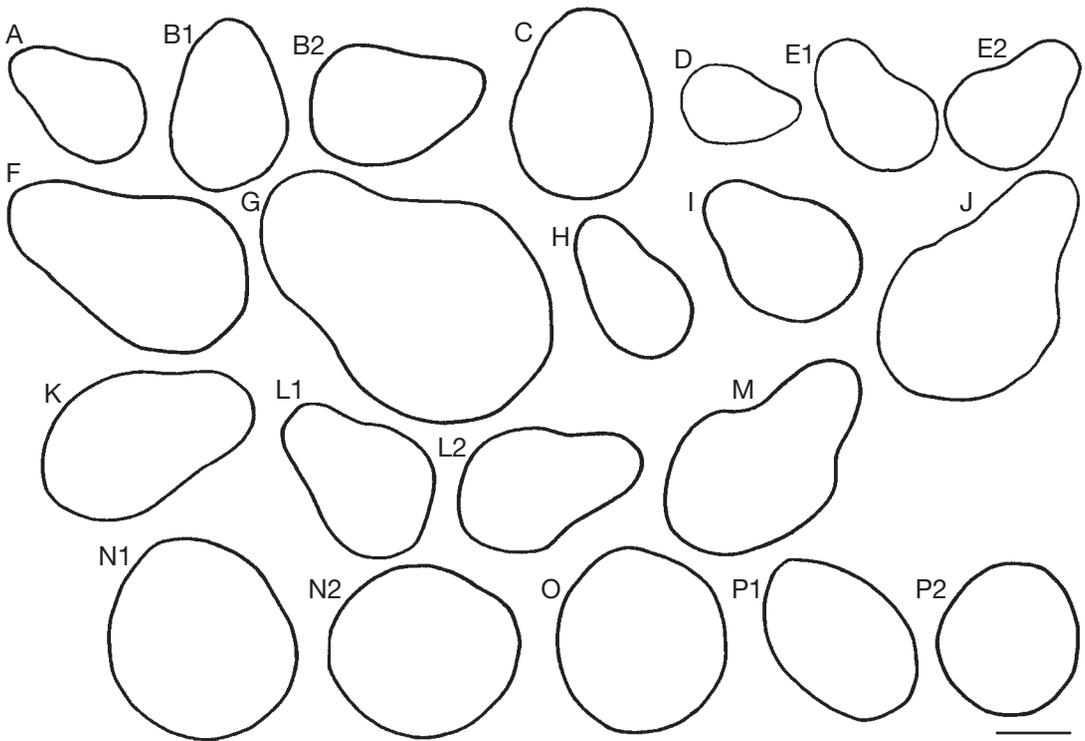


FIG. 72. — Sections transverses des défenses inférieures de différents gomphothères, en position anatomique attestée ou reconstruite, vues de l'arrière : **A**, *Gomphotherium* « groupe *annectens* », *G. annectens* (Matsumoto, 1925) (Banjobora, Miocène inférieur), i1 g. section à 80 mm de la pointe ; **B1**, *Gomphotherium* « groupe *annectens* », *G. sylvaticum* Tassy, 1985 (Artenay, Orléanien), i1 g. (MNHN.FAR1545) section à 250 mm de la pointe ; **B2**, idem, i1 dr. (MNHN.FAR1546) section prise à 270 mm de la pointe ; **C**, *Gomphotherium* « groupe *annectens* », *G. praetypicum* (Tasnádi Kubacska, 1939) (Zagyvapálfava, Orléanien), i1 dr. ; **D**, *Gomphotherium subtapiroideum* (Schlesinger, 1917) (Sandelzhausen, Orléanien) II 397 BSPG, i1 dr., section à 120 mm de la pointe ; **E1**, *G. subtapiroideum* (Sandelzhausen, Orléanien) 1959 II 384 BSPG, i1 g. section à 100 mm de la pointe ; **E2**, idem, i1 dr. section à 100 mm de la pointe ; **F**, *G. cf. subtapiroideum* (Baigneaux, Orléanien) MNHN.FBA49, i1 g. section prise à 90 mm de la pointe ; **G**, *G. cf. subtapiroideum* (Pontlevoy-Thenay, Orléanien) MNHN.FFP136 section à 160 mm de la pointe ; **H**, *G. cf. subtapiroideum* (Pontlevoy-Thenay, Orléanien) MNHN.FFP2678, i1 g. section à 140 mm de la pointe ; **I**, *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) (Villefranche d'Astarac, Astaracien) MNHN.FVAS34, i1 g. section à 240 mm de la pointe ; **J**, *G. angustidens* (Villefranche d'Astarac, Astaracien) MNHN.FVAS1, i1 g. section à 240 mm de la pointe ; **K**, *G. cf. angustidens* (Malartic, Astaracien) MNHN.F.SML802, i1 section à 180 mm de la pointe ; **L1**, *G. angustidens* (Gers, loc. indet.) M 37243 NHM, i1 g. section prise au rostre symphysaire ; **L2**, idem, i1 dr. section au rostre symphysaire ; **M**, *G. angustidens* (Eppelsheim, Vallesien) M 36754 NHM, i1 dr. section au rostre symphysaire ; **N1**, *Gomphotherium steinheimense* (Steinheim, Astaracien), 6865 SMNS, i1 g. section à 310 mm de la pointe ; **N2**, idem i1 dr. section à 340 mm de la pointe ; **O**, *G. steinheimense* (Steinheim, Astaracien) 5152 SMNS, i1 dr. section à 390 mm de la pointe ; **P1**, *Gomphotherium browni* (Osborn, 1926) (Chinji, Miocene moyen ou supérieur), AM 19417 AMNH, i1 g. section au rostre symphysaire ; **P2**, idem i1 dr. section au rostre symphysaire. **C**, d'après Gasparik & Markov (2009: 79, fig. 6) ; **D**, **E**, d'après Schmidt-Kittler (1972: 87, figs 2a, 1a.). Échelle : 2 cm.

hausen, le conule central postérieur 2, quoique non agrandi, est étiré en direction posttrite. Ce peut être tenu pour une tendance en direction de *G. angustidens*. En revanche, les autres traits du morphotype *G. angustidens* sont absents chez *G. subtapiroideum* : pas de fusion du conule central prétrite antérieur et du mésoconelet et cingulum lingual continu, deux traits encore à l'état plésiomorphe (et transformés

chez *G. angustidens*). Par ailleurs, le gisement de Malartic, d'âge MN6 selon Ginsburg & Bulot (2000: 64), a livré (outre *Z. turicensis*) l'espèce bunolophodonte *G. angustidens* avec des caractères permettant de préciser la variation intraspécifique. Les M3, quoique non subtapiroïdes, possèdent des conules centraux prétrites antérieurs développés et c'est dans le premier interlophide et non dans le

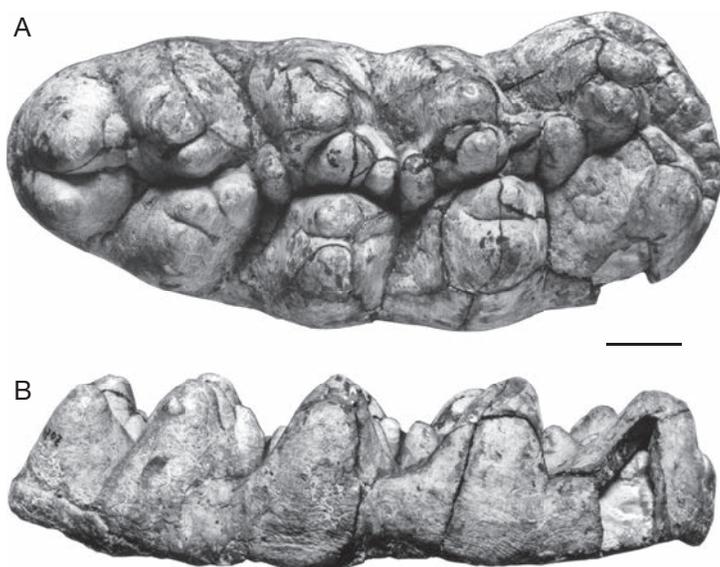


FIG. 73. — *Gomphotherium steinheimense* (Klähn, 1922), Steinheim, Astaracien, m3 gauche 4707 SMNS (holotype) : **A**, vue occlusale ; **B**, vue linguale. Clichés : P. Tassy. Échelle : 2 cm.

second, contrairement à la norme, que le trèfle est clairement dissymétrique. Cependant la fusion du conule central prétrite antérieur et du mésoconelet est réalisé sur tous les lophes, selon le morphotype *G. angustidens*. Il est donc très possible que les états dérivés des traits des molaires de *G. angustidens* ne soient pas forcément tous associés dans les différentes populations de l'espèce dans les zones MN5-6.

Gomphotherium steinheimense (Klähn, 1922)

L'espèce de grande taille *Gomphotherium steinheimense* décrite dans l'Astaracien et Vallésien (MN7-MN9) (Göhlich 1999) est notamment connue par deux individus (squelettes articulés assez bien représentés) découverts dans l'Astaracien de Steinheim (Klähn 1931) et de Gweng (Göhlich 1998) avec association des dents jugales et des défenses (plus précisément, le squelette de Gweng est prudemment rapporté par Göhlich à *G. aff. steinheimense*).

Les défenses supérieures sont primitives avec une courbure simple (Göhlich 1998: 71, pl. 4 fig. 1g, h) et, lorsqu'elle existe, une bande d'émail uniformément

latérale (Göhlich 1998: 65, 66, fig. 30) (l'individu de Gweng en est dépourvu [Göhlich 1998: 71, 77, fig. 37a]). Les inférieures sont dérivées avec une section transverse circulaire à ovale (sillon longitudinal dorsal faible à nul) (Klähn 1931: 7, pl. 2, fig. 1) (Fig. 72N, O) ou piriforme (Göhlich 1998: 77, fig. 37b). On retrouve l'état dérivé de la section transverse chez des espèces contemporaines (ou plus récentes) comme *Gomphotherium browni* (Osborn, 1926) de la Formation Chinji au Pakistan (Fig. 72P) tandis qu'au Miocène supérieur les derniers représentants de *G. angustidens* ont une défense inférieure de section piriforme inchangée (Fig. 72M). Les molaires associent massivité des tubercules et vastes interlophes (ides), les trèfles prétrites sont relativement peu développés, avec des conules centraux antérieurs et postérieurs de taille égale (traits conférant à *G. steinheimense* un cachet «subtaïroïde»). L'agrandissement des mésoconelets des 3^e et 4^e lophes de M3 donne à ces lophes une régularité dans le développement des cuspidés évoquant la morphologie des M3 des gomphothères tétralophodontes, comme celles de *Tetralophodon longirostris* (Kaup, 1832) (Göhlich 1998: 57, figs 24, 27; 81, fig. 49; pl. 4, fig. 1a). Ce trait affecte aussi les m3 (Fig. 73). En dernier lieu,



FIG. 74. — Comparaison des défenses inférieures de *Archaeobelodon filholi* (Frick, 1933) (A) de Sansan (Astaracien) et *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) (B, C) de Villefranche d'Astarac (Astaracien), en vue dorsale : A, i1 g. MNHN.F.SA2947 ; B, i1 g. MNHN.F.VAS34 ; C, i1 dr. MNHN.F.VAS1). Clichés D. Serrette (MNHN). Echelle : 4 cm.

la hauteur de la couronne est relativement faible par rapport à la grande taille (longueur et largeur) des molaires de l'espèce (Fig. 73). Aucune dent mise au jour à En Pégouan ne rentre dans la variation morphologique de *G. steinheimense* + *G. aff. steinheimense* telle qu'elle est décrite dans l'Astaracien par Göhlich (1998). En revanche, quelques dents du Miocène moyen de Saint-Frajou (Haute-Garonne) connues sous le nom de *Mastodon pyrenaicus* Lartet *in* Falconer, 1857 et décrites par Lartet (1859) peuvent

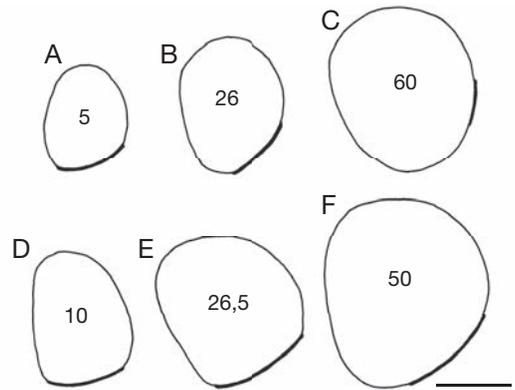


FIG. 75. — Comparaison de la section transverse des défenses droites de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817), MNHN.F.SEP25 (A, B, C) et de *Archaeobelodon filholi* (Frick, 1933), squelette monté de la galerie de paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle MNHN.F.BVI5 (D, E, F). En trait épais : bande d'émail. Sections vues de l'arrière ; le chiffre indique la distance de la section à la pointe. Echelle : 4 cm.

être étroitement rapprochées de *G. steinheimense* (Duranthon *et al.* 1995: 30; Göhlich 1999: 162; Heizmann *et al.* 1996: 26).

Archaeobelodon filholi (Frick, 1933)

Les caractères mentionnés plus haut permettent, à des degrés divers, de distinguer *Gomphotherium angustidens* des espèces de *G.* « groupe *annectens* », ainsi que de *G. subtapiroideum* et *G. steinheimense*. C'est paradoxalement d'un amébélodonte, *Archaeobelodon filholi*, que *Gomphotherium angustidens* se rapproche le plus sur le plan de la morphologie dentaire. Les deux espèces, contemporaines dans les zones MN6 et MN7 de l'Astaracien, sont toutes deux de grade trilophodonte avec une bunolophodontie marquée, c'est-à-dire non « subtapiroïde ». Elles ont longtemps été confondues, avant que Frick (1933: 535) décrive l'espèce *Serridentinus filholi* à partir d'une mandibule provenant de Sansan (mandibule avec m2 en fonction et m3 en éruption, MNHN.F.SA2908), et qu'ensuite Tobien (1972: 175; 1973: 260) range l'espèce dans le genre *Platybelodon* (c'est-à-dire un amébélodonte) jusqu'à ce que le nom de genre *Archaeobelodon* soit conçu à partir de l'espèce *S. filholi* (Tassy 1984: 462).

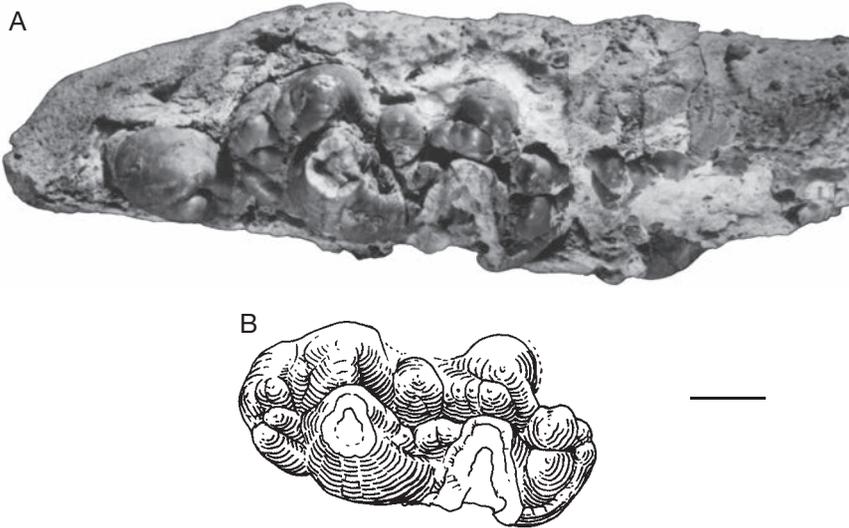


FIG. 76. — *Archaeobelodon filholi* (Frick, 1933), Sansan, Astaracien : **A**, hémimandibule droite MNHN.F.SA2861 avec dp2-dp3 en éruption, vue occlusale ; **B**, idem, interprétation de la dp3. Cliché D. Serrette (MNHN) ; dessin D. Visset (UPMC). Échelle : 1 cm.



FIG. 77. — *Archaeobelodon filholi* (Frick, 1933), Sansan, Astaracien, M2 gauche MNHN.F.SA2851. Cliché D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

Les critères dentaires qui permettent de reconnaître *G. angustidens* par rapport à l'espèce *A. filholi*, reposent en premier lieu sur les défenses. Les défenses inférieures sont élargies et aplaties dorso-ventralement, leur bord médial est vertical selon la morphologie des amébelodontes (Tobien 1973: 255, pl. 25 ; Tassy 1984: 471, fig. 1). Ces proportions sont déjà marquées à un stade juvénile précoce (Tassy 1987: 14, 15, fig. 15). La figure d'usure dorsale des défenses inférieures ne creuse pas l'ivoire chez *A. filholi* (Tobien 1973: pl. 25,

fig. 23). De la sorte, les défenses inférieures de *A. filholi* se distinguent bien de celles parmi les plus aplaties de *G. angustidens* (Figs 20C ; 72J, K ; 74). Les défenses supérieures d'*A. filholi*, quoique puissantes, sont primitives dans la mesure où la courbure est simple avec une bande d'émail régulièrement latérale. La forme de section transverse est comparable (Fig. 75), avec un renflement médial moins marqué chez *A. filholi*. Les dents jugales sont moins discriminantes. La tendance morphologique principale des dents jugales d'*A. filholi* concerne la multiplication des cuspidés secondaire, aussi bien des conules posttrites que le dédoublement des cuspidés du postcingulum. Cette complication de la couronne affecte aussi les molaires de lait sans changer le schéma de base (Tassy 1984: 465, 472, fig. 2) : la dp3, munie de nombreux conules prétrites et posttrites ne montre pas de contact alterne dans l'interlophide (Fig. 76). Sur les molaires (Fig. 77), même si les conules sont agrandis le trèfle prétrite reste symétrique, c'est-à-dire primitif à l'inverse de *G. angustidens*.

Cette proximité morphologique entre deux espèces contemporaines est assez étonnante. Elle va jusqu'à l'impossibilité d'identifier à coup

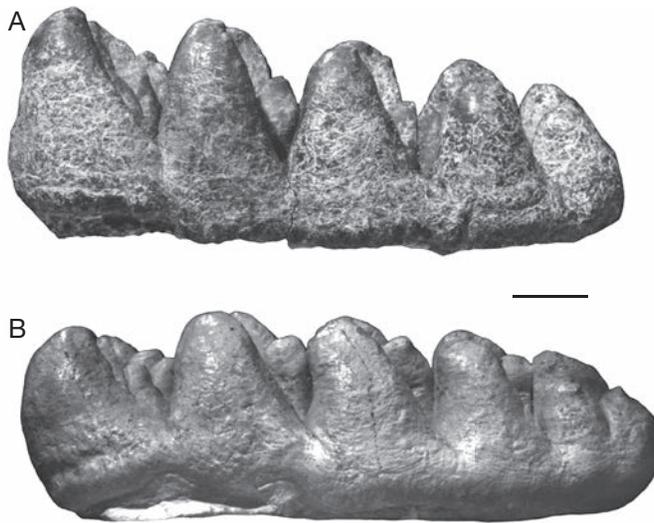


FIG. 78. — m3 droites d'*Archaeobelodon filholi* (Frick, 1933) (Sansan, Astaracien) et de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) (En Pélouan, Astaracien) en vue linguale : **A**, *A. filholi* MNHN.F.SA2843 ; **B**, *G. angustidens*, germe appartenant à la mandibule SEP249. Clichés D. Serrette (MNHN). Échelle : 2 cm.

sûr certaines molaires isolées, notamment les inférieures (Fig. 78). Ceci explique la confusion historique entre les deux espèces et la persistance des controverses. Ainsi, dans la série type de *G. angustidens* décrite par Cuvier (1806), la M3 paralectotype ne pose aucun problème avec son trèfle dissymétrique, tandis que l'interprétation de la m2 lectotype est moins immédiate (Tassy & Göhlich 2012). Il est donc pertinent de rappeler, pour prendre des exemples parmi les gomphothères et les amébéodontes, que les molaires de *Platybelodon danovi* Borissiak, 1928, un autre amébéodontidé du Miocène inférieur à moyen d'Europe centrale et d'Asie, ne sont pas non plus discriminantes (Borissiak 1929; Belyaeva & Gabunia 1960; Gabunia 1973; Guan 1996; Wang *et al.* 2013). Elles sont restées à un grade trilophodonte, comme chez *A. filholi*, et ne sont morphologiquement pas éloignées de celles de *G. angustidens* ainsi que l'a souligné Borissiak (1929: 31) (voir également Belyaeva & Gabunia 1960: 71-73, 81, figs 4, 6, 9), même si les conules postritées peuvent être plus nombreux chez *P. danovi* (Gabunia 1973: pl. 3 fig. 4). À l'inverse, les défenses inférieures de *P. danovi*,

agrandies, extrêmement aplaties et pourvues de dentine tubulaire, sont dérivées et nettement distinctes de celles de *A. filholi* et *a fortiori* de *G. angustidens* (Borissiak 1929: pl. 3, figs 1-2). Elles sont plus proches de celles de l'espèce du Miocène moyen d'Asie, *Platybelodon grangeri* (Osborn, 1929) alors que les dents jugales de cette dernière espèce sont plus dérivées en termes de complexité de la bunolophodontie, de proportions des molaires (plus étroites), de l'épaisseur du dépôt de ciment coronaire, du grade tétralophodonte affirmé sur les M2/m2 (Osborn & Granger 1931, 1932; Guan 1996; Wang *et al.* 2013). Autrement dit, les molaires de *Platybelodon danovi* ressemblent plus à celles de *Gomphotherium angustidens* et *Archaeobelodon filholi* qu'à celles de *Platybelodon grangeri*. Le degré de transformation n'est pas le même pour les différents caractères cranio-mandibulaires et dentaires de toutes ces espèces et aucun organe ne porte en soi le critère absolu. L'évolution en mosaïque (au sens de de Beer [1954]) ou hétérobathmie (au sens de Takhtajan [1959] repris par Hennig [1965]) – un piège pour les typologistes –, existe aussi chez les Elephantida.

Conclusion

En dehors des prémolaires (peu nombreuses) et de la dp2 (non trouvée), le gisement d'En Pélouan a livré une collection de restes dentaires qui donne une bonne idée de la variation morphologique intraspécifique. Le faible nombre d'éléments appartenant à de jeunes individus, molaires de lait et prémolaires est néanmoins regrettable. Les P3/p3 d'éléphantimorphes d'âge Miocène, notamment, montrent une variation morphologique certaine que les quatre spécimens mis au jour à En Pélouan ne permettent pas d'expliquer sous un jour nouveau. Il n'en reste pas moins vrai que les nombreuses défenses et molaires découvertes à En Pélouan illustrent convenablement la variation morphologique de *Gomphotherium angustidens* à l'Astaracien. Au vu des caractères dérivés de *G. angustidens*, la grande majorité des molaires de gomphothères de l'Orléanien supérieur (MN5) d'Europe occidentale semble bien appartenir à *G. subtapiroideum*.

Sur un plan plus général, ce résultat incite d'ailleurs à la prudence et à l'humilité dès lors qu'il s'agit de déterminer une dent isolée de gomphothère. Deux M3 aussi distinctes que celles montrées Fig. 50, tant pour la morphologie que pour les dimensions, appartiennent bel et bien à une même espèce. Découvertes dans des lieux géographiquement et chronologiquement distincts elles auraient pu être attribuées à deux taxons différents à partir de la taille et de la divergence. À l'inverse, deux M3 isolées de *Platybelodon danovi* et de *Gomphotherium angustidens*, par exemple, découvertes dans un même gisement, pourraient être confondues en une seule espèce si l'on ne donnait pas le sens taxinomique proposé dans cet article à l'asymétrie des trèfles prérites et au nombre de conules postrites.

N'oublions pas non plus que c'est parce qu'était attestée leur association dans une mandibule ainsi qu'avec un crâne (ou une portion de crâne) que certaines molaires, notamment inférieures – relativement peu transformées – ont pu être identifiées taxinomiquement en toute certitude. Le partage du grade bunolophodonte trilophodonte par quantité d'espèces d'éléphantimorphes de l'Ancien et du Nouveau Monde aboutit à un résultat particulièrement frustrant pour tout paléontologue-

conservateur de muséums d'histoire naturelle : les dents isolées cataloguées *incertae sedis* devraient être plus nombreuses en collection que les dents dûment identifiées.

Cette étude des restes dentaires de *G. angustidens* d'En Pélouan ne résout pas tous les problèmes de délimitation de l'espèce dans un double cadre phylogénétique et stratigraphique, il s'en faut de beaucoup. Le Miocène est une époque où la différenciation taxinomique des éléphantiformes connaît un essor sans précédent. On peut espérer (sans trop y croire) qu'un jour l'espèce *Gomphotherium angustidens* et toutes les autres espèces miocènes, ne serait-ce que d'Eurasie, seront aussi bien connues que ne l'est le mastodonte américain, *Mammuth americanum*, dont les squelettes entiers ne se comptent plus, espèce pour laquelle Cuvier inventa il y a plus de deux siècles le terme de « mastodonte » avant de l'appliquer au « mastodonte à dents étroites ».

Remerciements

Ce travail est la deuxième partie de l'étude des restes de proboscidiens découverts à En Pélouan. Je réitère les remerciements adressés dans la première partie mais je ne mentionne ici que les artistes à qui le présent article doit beaucoup : Denis Serrette (photographies), Dominique Visset et Alexandre Lethiers (UPMC, dessins et infographie), Lilian Cazes (MNHN), qui a réalisé des lames minces et diverses sections et Philippe Richir (MNHN) dont les moulages de travail se sont révélés indispensables notamment pour l'étude de l'occlusion.

Cet article dans sa version définitive est infiniment redevable à la lecture extrêmement attentive des deux rapporteurs, Marco P. Ferretti et Ursula B. Göhlich.

RÉFÉRENCES

- AGUIRRE E. 1968. — Revisión sistemática de los Elephantidae por su morfología y morfometría dentaria (primera parte). *Estudios Geológicos* 24: 109-167.
- ANDREWS C. W. 1906. — *A descriptive catalogue of the Tertiary Vertebrata of the Fayûm, Egypt*. British Museum (N.H.), London, xxxvii + 324 p.
- ANTHONY R. & FRIANT M. 1941. — Introduction à la connaissance de la dentition des proboscidiens.

- Mémoires de la Société géologique et minéralogique de Bretagne* 6: 1-104.
- 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.
- BELYAEVA E. I. & GABUNIA L. K. 1960. — (Nouvelles découvertes de Platybelodontinae du Caucase). *Trudy Instituta Paleobiologii Akademii Nauk Grunzinski SSR* 5: 63-105 (en russe, résumé géorgien).
- BERGOUNIOUX F. M. & CROUZEL F. 1960. — Mastodontes du Miocène du bassin d'Aquitaine. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* 95: 232-286.
- BERGOUNIOUX F. M., ZBYSZEWSKI G. & CROUZEL F. 1951. — Les Mastodontes des sables miocènes de Lisbonne. *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Paris* 232: 255-257.
- BORISSIAK A. 1929. — On a new direction in the adaptive radiation of mastodonts. *Palaeobiologica* 11: 19-33.
- BUTLER P. M. 1952. — Molarization of the premolars in the Perissodactyla. *Proceedings of the Zoological Society, London* 121: 819-843.
- CHANG H. 1929. — Die Funktion des Kauapparates bei den Proboscidiern. *Palaeobiologica* 2: 34-48.
- 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.
- DAUBENTON L. J. M. 1764. — Description de la partie du Cabinet qui a rapport à l'Histoire naturelle du Zèbre & de l'Hippopotame, in BUFFON G. L. LECLERC DE, *Histoire Naturelle Générale et Particulière, avec la description du Cabinet du Roi*. Volume 12. Imprimerie Royale, Paris: 69-78.
- DE BEER G. 1954. — *Archaeopteryx lithographica. A study based upon the British Museum specimen*. British Museum (Natural History), London, xi + 68 p.
- DELMER C. 2009. — Reassessment of the generic attribution of *Numidotherium savagei* and the homologies of lower incisors in proboscideans. *Acta Palaeontologica Polonica* 54: 561-580.
- DERANYAGALA P. E. P. 1955. — *Some extinct elephants, their relatives and the two living species*. Ceylon National Museums Publication, Colombo, 161 p.
- DURANTHON F., HEIZMANN E. P. J. & TASSY P. 1995. — *Safari Miocène*. Catalogue du Muséum d'Histoire Naturelle, Toulouse, 40 p.
- 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.
- FALCONER H. 1857. — On the species of Mastodon and Elephant occurring in the fossil state in Great Britain. Pt. 1. Mastodon. *Quaternary Journal of the Geological Society of London* 13: 307-360.
- FRICK C. 1933. — New remains of trilophodont-tetralodont mastodonts. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 59: 505-652.
- GABUNIA L. K. 1973. — [La faune de Vertébrés fossiles de Belometcheskaya]. Metsniereba, Tbilissi, 140 p. (en russe).
- GASPARIK M. & MARKOV G. N. 2009. — *Gomphotherium 'annectens group'* (Proboscidea) in Hungary. *Fragmenta Palaeontologica Hungarica* 27: 73-79.
- GAZIRY A. W. 1976. — Jungtertiäre Mastodonten aus Anatolien (Türkei). *Geologisches Jahrbuch B* 22: 3-143.
- GINSBURG L. & ANTUNES M. T. 1966. — Considérations sur les mastodontes du Burdigalien de Lisbonne et des sables de l'Orléanais (France). *Revista da Faculdade de Ciencias de Lisboa* (Ser. 2) 14: 135-150.
- 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 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*, 4^e trimestre 1977: 443-461.
- 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 RÖSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *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.
- GUAN J. 1996. — On the shovel-tusked elephantoids from China, in SHOSHANI J. & TASSY P. (eds), *The Proboscidea. Evolution and palaeoecology of elephants and their relatives*. Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto: 124-135.
- HANKS J. 1979. — *A struggle for survival. The elephant problem*. Country Life Books, London, 176 p.
- HARRIS J. M. 1975. — Evolution of the feeding mechanism in the family Deinotheriidae (Mammalia: Proboscidea). *Zoological Journal of the Linnean Society* 56: 331-362.
- HAYNES G. 1991. — *Mammoths, mastodonts, and elephants. Biology, behavior, and the fossil record*. Cambridge University Press, Cambridge, xi + 413 p.
- HEIZMANN E. P. J., DURANTHON F. & TASSY P. 1996. — Miozäne Großsäugetiere. *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde C* 39: 1-60.

- HENNIG W. 1965. — Phylogenetic systematics. *Annual Review of Entomology* 10: 97-116.
- INTERNATIONAL COMMISSION OF ZOOLOGICAL NOMENCLATURE 1999. — *International Code of Zoological Nomenclature*. ICZN, London, xxix + 306 p.
- JACHMANN H., BERRY P. S. M. & IMAE H. 1995. — Tusklessness in African elephants: a future trend. *African Journal of Ecology* 33: 230-235.
- KAMEI T., OKAZAKI Y., NONOGAKI I. & PALAEONTOLOGY CLUB, AICHI GAKUIN UNIVERSITY 1977. — On some new materials of *Gomphotherium annexens* (Matsumoto) from the Mizunami group, Central Japan. *Bulletin of the Mizunami Fossil Museum* 4: 1-8 (en japonais).
- KLÄHN H. 1931. — Die Mastodonten des Sarmatikum von Steinheim. *Palaeontographica Suppl* 8 (12) : 1-36.
- 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* 16: 469-515.
- LUCKETT W. P. 1996. — Ontogenetic evidence for incisor homologies in proboscideans, in SHOSHANI J. & TASSY P. (eds), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto: 26-31.
- MAGLIO V. J. 1973. — Origin and evolution of the Elephantidae. *Transactions of the American Philosophical Society, Philadelphia* 63: 1-149.
- MAKIYAMA J. 1938. — Japonic Proboscidea. *Memoirs of the College of Science, Kyoto Imperial University* B 14: 1-59.
- MALDONADO E., MAZO A. V. & ALFÉREZ F. 1983. — Los Mastodontes (Proboscidea, Mammalia) del Orleaniense Medio de Corcoles (Guadalajara). *Estudios Geológicos* 39: 431-449.
- MATSUMOTO H. 1924. — A revision of Palaeomastodon dividing it into two genera, and with description of two new species. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 50: 1-58.
- MATSUMOTO H. 1927. — On two new mastodonts and an archetypal stegodont of Japan. *Science Reports of Tôhoku Imperial University, Sendai, Geology* (2) 10: 1-11.
- MAZO A. V. 1996. — Gomphotheres and mammutids from the Iberian Peninsula, in SHOSHANI J. & TASSY P. (eds), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto: 136-142.
- MEIN P. 1999. — European Miocene mammal biochronology, in RÖSSNER G. E. & HEISSIG K. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 25-38.
- OSBORN H. F. 1932. — The nine principles of evolution revealed by paleontology. *The American Naturalist* 66: 52-60.
- OSBORN H. F. 1934. — Aristogenesis, the creative principle in the origin of species. *The American Naturalist* 68: 193-235.
- OSBORN H. F. 1936. — *Proboscidea. Volume 1. Moeritherioidea, Deinotherioidea, Mastodontoidea*. The American Museum Press, New York, xl + 802 p.
- OSBORN H. F. & GRANGER W. 1931. — The shovel-tusked, Amelodontinae of Central Asia. *American Museum Novitates* 470: 1-12.
- OSBORN H. F. & GRANGER W. 1932. — *Platybelodon grangeri*, three growth stages, and a new serridentine from Mongolia. *American Museum Novitates* 537: 1-13.
- RAUBENHEIMER E. J. 2000. — Development of the tush and tusk and tusklessness in African elephant (*Loxodonta africana*). *Koedoe* 43: 57-64.
- SAEGUSA H. 1996. — Stegodontidae: evolutionary relationships, in SHOSHANI J. & TASSY P. (eds), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto: 178-190.
- SANDERS W. J., GHEERBRANT E., HARRIS J. M., SAEGUSA H. & DELMER C. 2010. — Proboscidea, in WERDELIN L. & SANDERS W. J. (eds), *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.
- SCHMIDT-KITTLER N. 1972. — Die Obermiozäne Fossilagerstätte Sandelzhausen. 6. Proboscidea (Mammalia). *Mitteilungen der Bayreischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie* 12: 83-95.
- SHOSHANI J. 1996. — Para- or monophyly of the gomphotheres and their position within Proboscidea, in SHOSHANI J. & TASSY P. (eds), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto: 149-177.
- SHOSHANI J. & EISENBERG J. F. 1982. — *Elephas maximus*. *Mammalian Species* 182: 1-8.
- SHOSHANI J., GOLENBERG E. M. & YANG H. 1998. — Elephantidae phylogeny: morphological versus molecular results. *Acta Theriologica, Supplement* 5: 89-122.
- SIKES S. K. 1971. — *The Natural History of the African Elephant*. Weidenfeld and Nicolson, London : xxv + 397 p.
- STEENKAMP G., FERREIRA S. M. & BESTER M. N. 2007. — Tusklessness and tusk fractures in free-ranging African savanna elephants (*Loxodonta africana*). *Journal of the South African Veterinary Association* 78: 75-80.
- 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. (eds), *The Miocene Land Mammals of Europe*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München: 9-24
- TAKHTAJAN A. L. 1959. — *Die Evolution der Angiospermen*. Gustav Fischer, Jena: viii + 344 p.

- TASSY P. 1977a. — Découverte de *Zygodon turicensis* (Schinz) (Proboscidea, Mammalia) au lieu-dit Malartic à Simorre, Gers (Vindobonien moyen) ; implications paléocéologiques et biostratigraphiques. *Geobios* 10: 655-669.
- TASSY P. 1977b. — 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*, C 37 : 1-51.
- TASSY P. 1983. — Les Elephantoidea miocènes du Plateau du Potwar, Groupe de Siwalik, Pakistan. I^{ère} 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 Amébelodontidae, in BUFFETAUT E., MAZIN J.-M. & SALMON E. (eds), *Actes du Symposium Paléontologique G. Cuvier*. Le Serpentaire, Montbéliard: 459-473.
- TASSY P. 1985. — La place des mastodontes miocènes de l'Ancien Monde dans la phylogénie des Proboscidea (Mammalia): hypothèses et conjectures. Thèse Dr. ès Sc. *Mémoires des Sciences de la Terre Université Curie Paris* 85-34: xii + 862 p.
- TASSY P. 1987. — A hypothesis on the homology of proboscidean tusks based on paleontological data. *American Museum Novitates* 2895: 1-18.
- 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. 1996a. — Who is who among Proboscidea?, in SHOSHANI J. & TASSY P. (eds), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto: 39-48.
- TASSY P. 1996b. — The earliest gomphotheres, in SHOSHANI J. & TASSY P. (eds), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto: 89-91.
- TASSY P. 1996c. — Dental homologies and nomenclature in the Proboscidea, in SHOSHANI J. & TASSY P. (eds), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto: 21-25.
- TASSY P. 1996d. — Growth and sexual dimorphism among Miocene elephantoids: the example of *Gomphotherium angustidens*, in SHOSHANI J. & TASSY P. (eds), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford University Press, Oxford, New York, Toronto: 92-100.
- TASSY P. 2013. — L'anatomie cranio-mandibulaire de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) (Proboscidea, Mammalia): données issues du gisement d'En Pélouan (Miocène moyen du Gers, France). *Geodiversitas* 35 (2): 377-445. <http://dx.doi.org/10.5252/g2013n2a6>
- TASSY P., CROUZEL F. & VIDALENC D. 1977. — Un crâne juvénile de *Gomphotherium angustidens* dans le Miocène moyen de Castelnaud-Barbarens (Gers). *Géologie Méditerranéenne* 4: 211-220.
- 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. & PICKFORD M. 1983. — Un nouveau mastodonte zygodontrilophodonte (Proboscidea, Mammalia) dans le Miocène inférieur d'Afrique orientale: systématique et paléoenvironnement. *Geobios* 16: 53-77.
- TOBIEN H. 1972. — Status of the genus *Serridentinus* Osborn 1923 (Proboscidea, Mammalia) and related forms. *Mainzer geowissenschaftlichen 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.
- VACEK M. 1877. — Über Österreichische Mastodonten und ihre Beziehung zu den Mastodonarten Europas. *Abhandlungen der K. K. Geologischen Reichsanstalt* 7: 1-45.
- WANG S., HE W. & CHEN S. 2013. — The gomphotheriid mammal *Platybelodon* from the Middle Miocene of Linxia Basin, Gansu, China. *Acta Palaeontologica Polonica* 58 (2): 221-240. <http://dx.doi.org/10.4202/app.2011.0009>
- 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.
- WHITEHOUSE A. M. 2002. — Tusklessness in the elephant population of the Addo Elephant National Park, South Africa. *Journal of Zoology* 257: 249-254.

Soumis le 10 décembre 2012;
 accepté le 22 avril 2013;
 publié le 28 mars 2014.