

*Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. :  
un nouveau Proboscidea (Mammalia) dans le Pliocène tchadien

*Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp.:  
a new Proboscidea (Mammalia) in the Chadian Pliocene

Hassane Taïssou Mackaye<sup>a</sup>, Michel Brunet<sup>b,\*</sup>, Pascal Tassy<sup>c</sup>

<sup>a</sup> Département de Paléontologie, université de N'Djaména, BP 1027 N'Djaména, Tchad

<sup>b</sup> Laboratoire de Géobiologie, Biochronologie et Paléontologie Humaine, UMR 6046 du CNRS, université de Poitiers, 40, avenue du Recteur-Pineau, 86022 Poitiers cedex, France

<sup>c</sup> Laboratoire de Paléontologie, UMR 8569 du CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France

Reçu le 26 janvier 2001 ; accepté le 26 septembre 2003

Disponible sur internet le 03 octobre 2005

## Résumé

L'étude des restes de proboscidiens récoltés dans les sites à vertébrés du secteur fossilifère de Kollé (Nord Tchad) permet de définir un nouveau taxon d'Elephantidae. L'analyse des caractères et leur traitement cladistique permettent de placer ce taxon au voisinage des Stegotetabelodontinae. Cette découverte montre, une fois de plus, la remarquable biodiversité des proboscidiens. L'association de proboscidiens récoltés à Kollé et leur degré évolutif dentaire permettent d'attribuer à ce secteur un âge biochronologique de la base du Pliocène.

© 2005 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

## Abstract

The survey of proboscides remains recovered from Kollé quarries (Northern Chad) gives evidence of a new taxa of Elephantidae. The anatomical and cladistic analysis permit to consider this new taxa as the sister group of Stegotetabelodontinae. This new discovery reinforces, once again, the remarkable biodiversity of this group. The proboscidean's association observed in these layers and the evolutionary state of teeth permit us to date the Kollé fossiliferous sector close to the early Pliocene.

© 2005 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

**Mots clés :** Nord Tchad ; Pliocène inférieur ; Proboscidea ; Phylogénie ; Biochronologie ; Elephantidae

**Keywords:** Chad; Early Pliocene; Proboscidea; Phylogeny; Biochronology; Elephantidae

## 1. Introduction

Au Tchad, les premiers restes de proboscidiens des niveaux du Mio-Plio-Pléistocène furent mis au jour par des géologues et hydrogéologues (Abadie et al., 1959). Entre 1960 et 1995, des missions conduites par Yves Coppens, permirent la découverte de nombreux restes rapportés à *Anancus osiris*

Arambourg, 1945, *Stegodon kaisensis* Hopwood, 1939, *Elephas recki* Dietrich, 1915, *Loxodonta africanava* (Arambourg, 1952). Parallèlement, de nouveaux taxons ont été créés : *Loxodonta atlantica angammensis* Coppens, 1965, *Primelephas korotorensis* (Coppens, 1965a, 1965b) et *Stegodibelodon schneideri* Coppens, 1972. Des associations types de proboscidiens, signalées dans les gisements de Kolinga 1 et de Menalla (Coppens, 1965a, 1965b, 1966) permirent de tracer l'esquisse d'une échelle biostratigraphique (Coppens, 1966, 1965b).

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [michel.brunet@univ-poitiers.fr](mailto:michel.brunet@univ-poitiers.fr) (M. Brunet).

Les fouilles menées depuis 1995 par la Mission Paléoanthropologique Franco-Tchadienne (MPFT) ont conduit à la découverte de plusieurs faunes de vertébrés fossiles du Mio-Pliocène parmi lesquels des restes d'Hominidae (Brunet et al., 1996b, 1997, 2000 ; Vignaud et al., 2002). L'étude de certains de ces restes, provenant du secteur Koro-Toro, a permis de reconnaître une nouvelle espèce d'Australopithecine, *Australopithecus bahrelghazali* (Brunet et al., 1995, 1996a, 1996b, 1997, 2000). Les sites miocènes du Djourab ont livré dans le secteur fossilifère de Toros-Menalla, un nouvel hominidé. Il s'agit d'un crâne fossile remarquablement conservé auquel le nom de *Sahelanthropus tchadensis* ou « Toumaï » est donné (Brunet et al., 2002 ; Vignaud et al., 2002). *S. tchadensis* est le plus ancien hominidé connu à ce jour. Son âge biochronologique est estimé entre 6 et 7 Ma.

Les restes de proboscidiens qui font l'objet de cet article proviennent du secteur fossilifère de Kollé (sites KL2 ; KL3 ; KL4 ; KL20 ; KL26 ; KL00) situé à environ 50 km au nord du secteur de Koro-Toro et d'environ 100 km à l'est de celui de Toros-Menalla. Couvrant une surface d'une quarantaine de kilomètres carrés, l'ensemble des sites de Kollé a livré une faune de vertébrés dont l'étude préliminaire permet d'établir l'homogénéité chronologique (Brunet et al., 1997 ; Mackaye, 2001).

## 2. Étude systématique

Super-famille ELEPHANTOIDEA Gray, 1821

Famille ELEPHANTIDAE Gray, 1821

Genre *Selenetherium* nov. gen.

**Derivatio nominis** : du grec Selênê, « Lune ». En raison de la forme en croissant des lophes et lophides des molaires de ce taxon.

**Diagnose** : identique à celle de l'espèce type, seule espèce connue du genre.

**Espèce type** : *Selenetherium kolleensis* nov. sp.

*Selenetherium kolleensis* nov. sp.

**Holotype** : KL4.96.002, mandibule sub-complète (les branches montantes manquent) portant deux M/3. Ce spécimen ainsi que tous ceux décrits ici sont conservés dans le local du Service de Conservation et de Valorisation des Collections Paléontologiques du CNAR (N'Djaména, Tchad).

**Derivatio nominis** : rappelle le lieu de sa découverte (Kollé).

**Diagnose** : mandibule dépourvue de défenses, courte, très haute et massive avec des branches horizontales renflées et étalées latéralement ; bec symphysaire bien individualisé et court, très peu incliné vers le bas. M/3 à six lames et deux cingulum (mésial et distal) ; les lames de toutes les molaires sont larges, à émail épais et non plissé, aux bords latéraux (en vue occlusale) pincés. Les deux faces (mésiale et distale) ne sont pas parallèles : bords mésiaux dilatés au niveau de leurs régions médianes et très convexes, bords distaux faiblement convexes, presque rectilignes (d'où une allure caractéristique en croissant de lune). Vallées interlames en forme de « V ».

**Diagnose différentielle** : bec symphysaire plus court que chez *Stegotetrabelodon* et *Stegodibelodon schneideri*, mais plus long que chez *Primelephas*. L'espèce se distingue également de ces taxons par les figures d'usure des lames en forme de croissant de lune ; par la présence d'un sinus médian distal inclus dans les lames des molaires supérieures.

**Niveau stratigraphique** : Pliocène inférieur, entre 4 et 4,5 Ma (Brunet et al., 1997).

**Autre matériel** : KL2.96.045 : fragment distal de M/3 gauche ; KL3.96.001 : fragment distal de M3/ droite ; KL00.96.004 : M3/ gauche incomplète ; KL2.98.137 : M3/ droite incomplète ; KL20.98.005 : fragment médian de M2/droite ; KL26.99.005 : fragment médian de M3/.

**Description du matériel** : les mensurations de la mandibule holotype sont données (Tableau 1), ainsi que les mensurations des molaires attribuées à *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. (Tableau 2).

KL4.96.002 (Fig. 1A, B) : mandibule incomplète portant deux M/3. La mandibule est courte, très haute et massive, les branches horizontales sont renflées et très étalées latéralement ; le bec symphysaire bien individualisé est court et très peu incliné vers le bas, l'angle qu'il forme avec la droite passant par le bord alvéolaire de la molaire mesure 70° (Tableau 1, vue latérale, paramètre K). La symphyse ne porte pas de défenses et il n'y a pas de traces d'alvéoles ; le point d'inflexion de la symphyse se situe bien au-delà de sa racine.

La M/3 gauche sub-complète montre six lames et un cingulum distal ; la partie vestibulaire des quatre premières lames est détruite. Bien que très usé, le bord mésial de la dent correspond vraisemblablement au premier lophide plus le cingulum. Le cingulum distal est constitué de cinq petits tubercules dont le deuxième, à partir du bord lingual, est très développé et a la même taille que ceux de la dernière lame. Cette dernière lame est subdivisée en trois piliers par des sillons verticaux. À l'exception de la dernière lame, à peine entamée, toutes les autres sont très usées. Dans ces conditions, il est difficile d'estimer la hauteur de la couronne ; la valeur approximative obtenue sur la dernière lame est relativement faible (46 mm).

La M/3 droite brisée distalement n'a conservé que cinq lames ; le cingulum mésial et le bord vestibulaire des deux premières lames ne sont pas conservés. Les autres lames sont usées et portent des traces de sillons verticaux marquant la subdivision en piliers ; ces lames sont dilatées au niveau de leur région médiane, tandis que leurs bords latéraux sont pincés vers l'apex et dilatés à la base. En vue occlusale, les bandes d'émail des lames ne sont pas parallèles : les bords mésiaux sont très convexes alors que les bords distaux sont presque rectilignes, ce qui donne aux lophides une allure en croissant de lune. Les lames sont larges (Tableau 2, l = 102 mm, mesure prise sur la 4<sup>e</sup> lame complète de la molaire droite ; l = 70 mm, mesure prise sur le 6<sup>e</sup> lophide complet de la molaire gauche) et à émail très épais (Tableau 2, E = 6 à 7 mm) et non plissé. Les vallées sont en forme de « V » (Fig. 1B) et partiellement remplies de ciment. Les surfaces d'usure des lames ne présentent pas les structures arron-

Tableau 1

*Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. : mensurations de la mandibule (en mm), en vues occlusale et latérale (d’après [Beden, 1979, 1987](#)). En **vue de dessus**, A, largeur maximale de la mandibule (entre les bords externes des condyles) ; B, largeur intercondylienne de la mandibule ; C, diamètre transversal du condyle ; D, diamètre anteropostérieur du condyle ; E, largeur entre les apophyses coronaires ; F, largeur de la mandibule au niveau des racines antérieures des branches montantes ; G, espace séparant les bords internes des branches horizontales (au même niveau que F) ; H, diamètre transversal de la branche horizontale (au même niveau que F) ; J, espace séparant les bords internes des branches horizontales, au niveau du bord antérieur de l’alvéole dentaire ; K, diamètre transversal de la branche horizontale (au niveau de J) ; L, longueur de la symphyse ; M, diamètre transversal du bec symphysaire ; N, largeur entre les bords supérieurs des crêtes interalvéolaires. En **vue latérale**, A, longueur de la crête interalvéolaire ; B, longueur entre la pointe du bec et l’aplomb du bord antérieur de l’alvéole dentaire ; C, longueur entre le bord antérieur de l’alvéole dentaire et l’aplomb de la racine antérieure de la branche montante, en arrière de sa racine antérieure ; E, hauteur de la branche horizontale, mesurée au niveau du bord antérieur de l’alvéole dentaire ; F, hauteur de la branche horizontale, mesurée au niveau de la racine antérieure de la branche montante ; G, hauteur totale de la mandibule, condyle compris, normalement à son plan de base ; H, longueur de la partie de la branche montante située en arrière du condyle mandibulaire ; J, longueur maximale de branche montante ; K, angle d’inclinaison symphysaire de la mandibule

*Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. : dimensions of the mandible (mm), in occlusal and in lateral views (from [Beden, 1979, 1987](#)). In **occlusal view**, A, maximal width of the mandible; B, distance between the condyle of the mandible; C, transverse diameter of the condyle; D, antero-posterior diameter of the condyle; E, width between the coronoid apophyses; F, width of the mandible at the level of the anterior roots of the ascending limb; G, distance between the internal borders of the limb of the mandible (same level than F); H, transverse diameter of the horizontal limb (same level than F); J, distance between the internal borders of the limb of the mandible, at the level of the anterior border of the dentary alveole; K, transverse diameter of the horizontal limb (limb (same level than J); L, length of the symphysis; M, transverse diameter of the symphiscal beak; N, distance between the upper borders of the interalveolar crests. In **lateral view**, A, length of the interalveolar crest; B, distance between the tip of the beak and the level of the anterior border of the dentary alveole; C, distance between the anterior border of the dentary alveole and the level of anterior root of the ascending branch; D, length of the ascending branch, posterior to its anterior root; E, height of the horizontal branch at the level of the dentary alveole; F, height of the horizontal branch, at the level of the anterior root of the ascending branch; G, total height of the mandible, including the condyle; H, length of the part of the ascending branch behind the mandibular condyle; J, maximal length of the ascending branch; K, angle of the symphysis of the mandible.

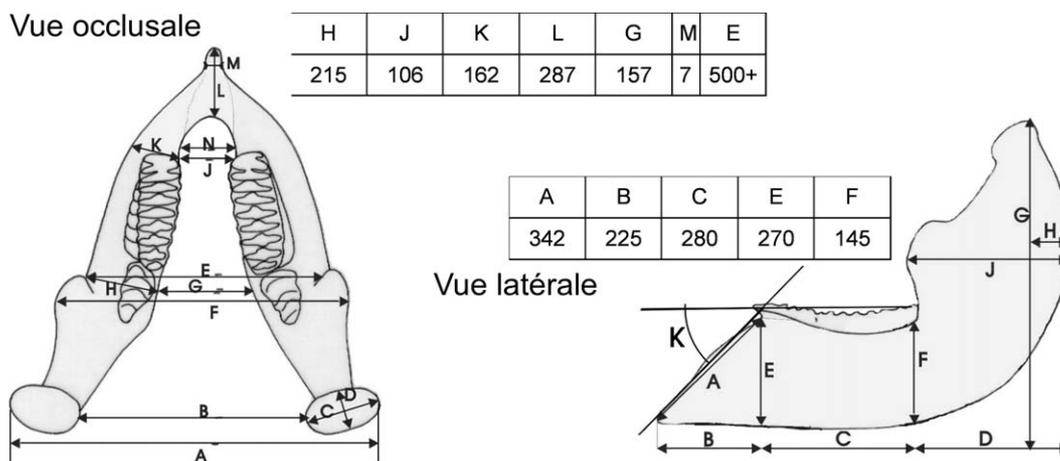


Tableau 2

*Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. : mensurations (en mm) des molaires. N : nombre de lames, xN : présence d’une lamelle antérieure, Nx : présence d’une lamelle postérieure, -N : partie antérieure manquante, N- : partie postérieure manquante, -N- : parties antérieure et postérieure manquantes, ∞N : molaire abrasée dont la partie antérieure manque, + : valeur estimée, E : épaisseur de l’émail, F : fréquence laminaire, H : hauteur de la couronne, l : largeur de la molaire, L : longueur de la molaire, IH : indice de hauteur ou d’hypsodontie (IH = H × 100/L)

*Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. : dimensions (mm) of the molars. N: number of lamina, xN : anterior lamina present, Nx : posterior lamina present, -N : anterior part lacking, N- : posterior part lacking, -N- : anterior and posterior parts lacking, ∞N : weathered molar with anterior part lacking, + : estimation, E : enamel depth, F : lamina frequency, H : crown height, l : molar width, L : molar length, IH : height index or hypsodontie (IH = H × 100/L).

Nature et n° des spécimens	N	L	I	H	F	E	IH
M/3 KL4.96.002	∞6x	250+	102	–	2,7	6–6,50	–
M/3 KL2.96.045	∞3x	230+	99,5	–	2,6	7–8	–
M3/ KL3.96.001	∞3x	155+	107	52+	2,1	6,40–7,5	48,6
M3/ KL2.98.137	∞6x	153+	107	–	2,6	6–7	–
M3/ KL00.96.004	∞6x	210+	105	–	3	5,5–6,7	–
M3/ KL26.99.005	–3–	156+	97	–	2,8	6	–
M2/ KL20.98.005	–1–	120+	97	–	–	4	–

dies (« usure en forme de toit ») caractéristiques des lames stégodontes ; la fréquence laminaire est faible (Tableau 2, F = 2,6).

KL2.96.045 (Fig. 2A, B) : M/3 gauche incomplète, ne présentant que trois lames et le cingulum distal. La couronne de

cette molaire est érodée sur toute sa partie mésiale. L’usure avancée de ces lames ne permet pas de mesurer leur hauteur sur la partie préservée. On observe sur ce spécimen les mêmes caractères que ceux décrits précédemment qui sont : des figures d’usures en forme de croissant de lune, des vallées étroites

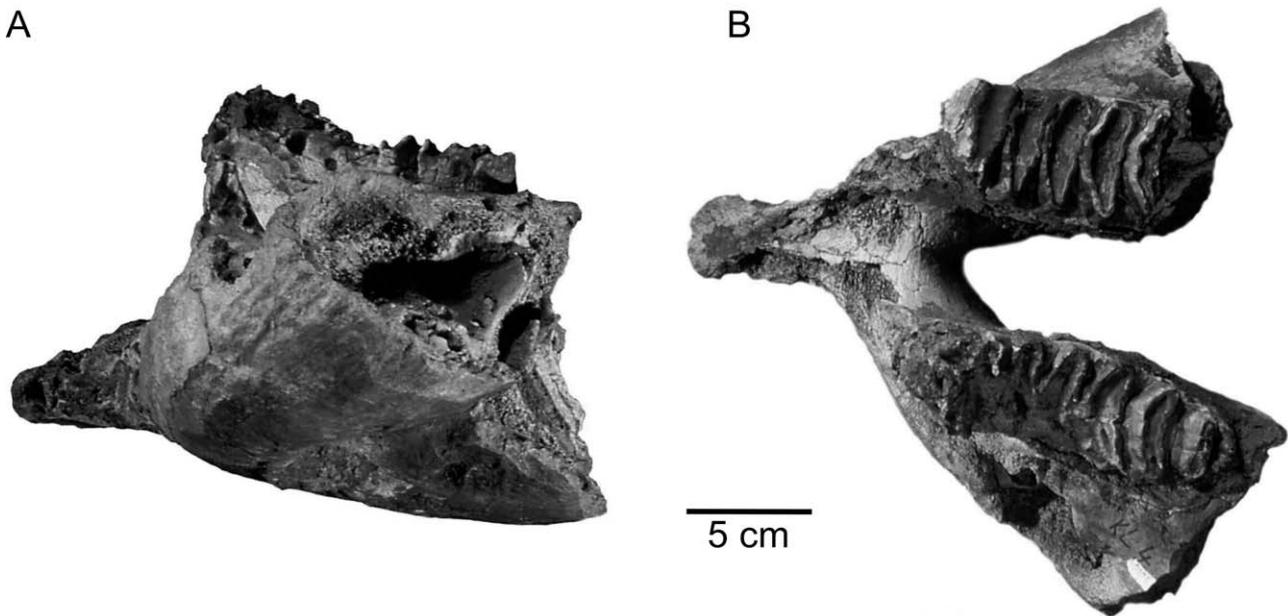


Fig. 1. KL04.96.002, holotype de *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp., mandibule sub-complète. **A**, latérale, **B**, vue occlusale.  
 Fig. 1. KL04.96.002, near complete mandible of *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp., holotype. **A**, lateral view, **B**, occlusal view.

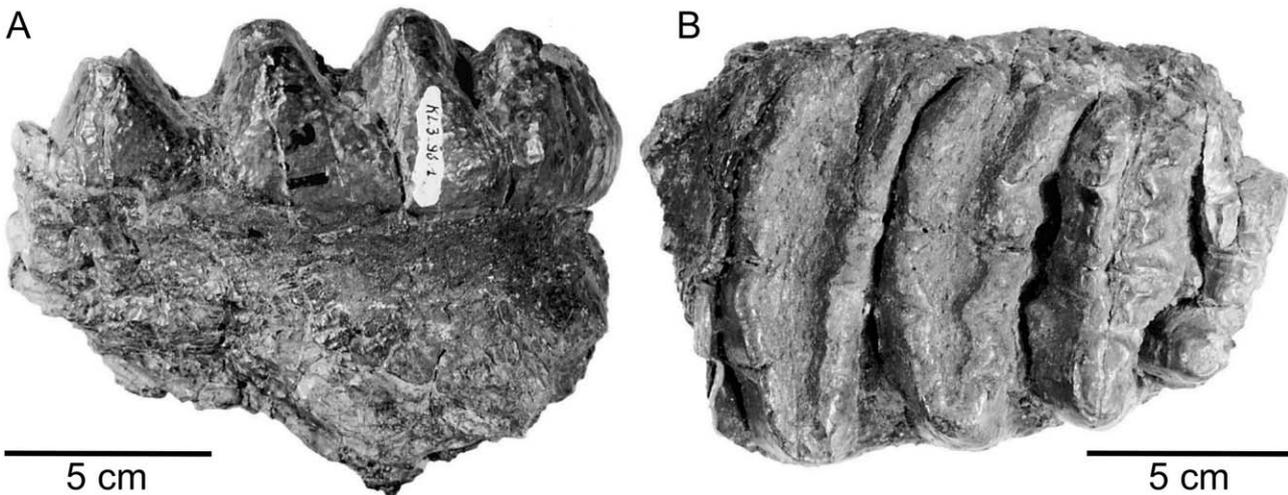


Fig. 2. KL03.96.001, fragment distal de M3/ droite de *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. **A**, vue interne, **B**, vue occlusale.  
 Fig. 2. KL03.96.001, distal fragment of a right M3/ of *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. **A**, internal view, **B**, occlusal view.

tes en forme de V, des lames larges (Tableau 2,  $l = 99,5$  mm, mesure prise sur l'avant-dernière lame) ; la présence de digitations apicales ; un émail très épais (Tableau 2,  $E = 7$  à  $8$  mm) et non plissé ; une fréquence laminaire faible (Tableau 2,  $F = 2,6$ ).

KL3.96.001 (Fig. 3A, B) : fragment distal de M3/droite avec trois lames plus un cingulum distal bien développé. Les traits qui caractérisent ce spécimen sont : la présence de lames larges (Tableau 2,  $l = 107$  mm) et comprimées mésiodistalement présentant, en vue occlusale, des figures en forme de croissant de lune (convexes en avant, plus ou moins rectilignes en arrière) ; des bords latéraux de ces lames pincés au sommet et dilatés à la base ; la présence de ciment au fond des vallées en forme de « V » ; émail épais (Tableau 2,  $E = 6,40$  à  $7,5$  mm) et non plissé ; une fréquence laminaire

faible (Tableau 2,  $F = 2,1$ ). Les structures arrondies observables sur la dernière lame, moins utilisée, sont bien différentes de celles que l'on peut observer sur les lames stégodontes : elles ne se continuent pas jusqu'à la base de la couronne et correspondent, de ce fait, à des digitations apicales. Le dernier loppe porte sur sa face distale un tubercule très réduit.

KL00.96.004 (Fig. 4A, B) : M3/gauche incomplète qui porte six lames et le cingulum distal dont il ne reste que le tubercule vestibulaire ; toute la partie mésiale de la dent est complètement utilisée. Les trois premières lames conservées ont la forme d'un croissant de lune ; les bords distaux des quatre premières lames présentent un léger renflement dû à la présence d'un tubercule distal ; l'avant dernière lame est, en revanche, sinueuse (en vue occlusale) alors que la dernière est concave sensu Kalb et Mebrate (1993). Les autres caractéristiques

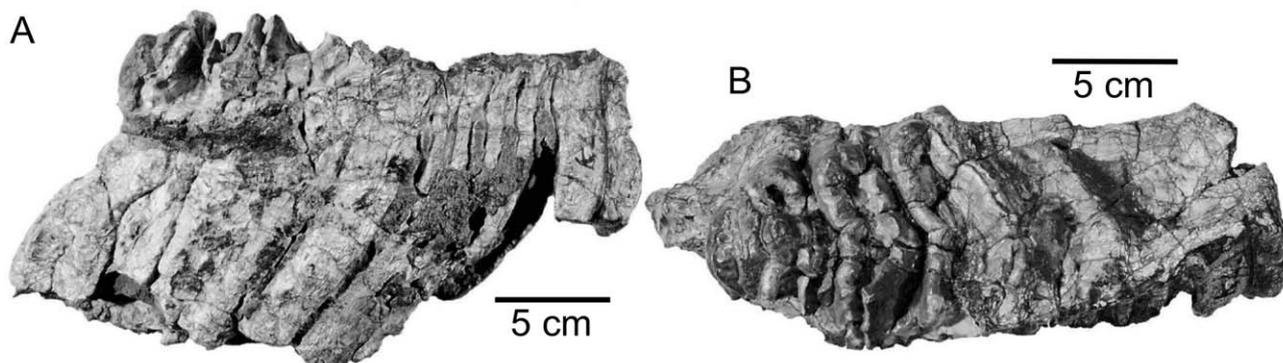


Fig. 3. KL02.96.045, M3 gauche sub-complète de *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. **A**, vue latérale, **B**, vue occlusale.  
Fig. 3. KL02.96.045, near complete left M3 of *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. **A**, lateral view, **B**, occlusal view.

tères sont identiques à ceux déjà décrits sur les précédents spécimens : émail épais, fréquence laminaire faible, lames larges et vallées interlames en forme de « V ».

KL2.98.137 (Fig. 5A, B) : M3/droite sub-complète portant six lames très usées et un cingulum distal assez développé. Elle est brisée mécialement. Cette molaire présente une morphologie tout à fait identique à celle du spécimen KL00.96.004. Les figures d'usures sont en forme de croissant de lune (convexes – rectilignes) pour les lames méciales mais plus ou moins sinueuses pour les lames distales.

KL26.99.005 (Fig. 6A, B) et KL20.98.005 (Fig. 7A, B) : fragments médians respectivement d'une M3/ et d'une M2/ (à cause de la faible épaisseur de son émail, comparée à celles des M3/). Les figures d'usure de ces molaires sont convexes – convexes, avec, au niveau médian, un faible renflement de la face distale des lames caractérisant un faible sinus postérieur. La M2/ n'a conservé qu'une lame complète et deux demi-lames.

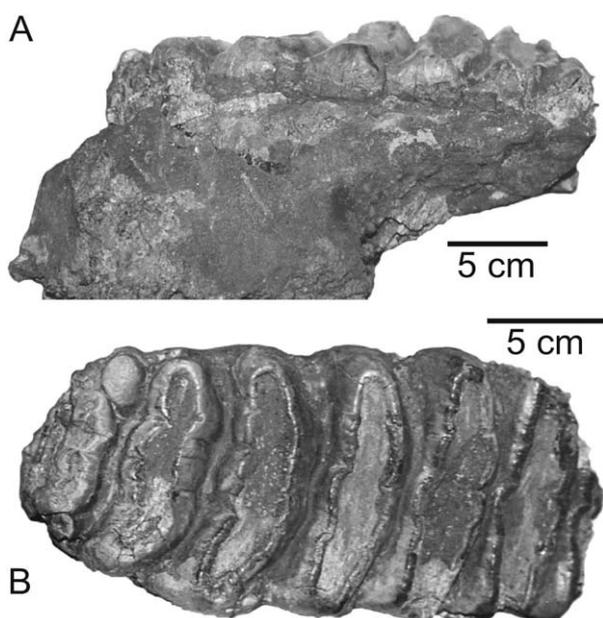


Fig. 4. KL02.98.137, M3/ droite sub-complète de *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. **A**, vue latérale, **B**, vue occlusale.  
Fig. 4. KL02.98.137, near complete right M3/ of *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. **A**, lateral view, **B**, occlusal view.

### 3. Comparaison

Au sein des Elephantidae, Kalb et Mebrate (1993) désignent par le terme « Stegomorphs » (ou Stégomorphes), le groupe comprenant *Stegotrabelodon* (*S. syrticus* et *S. orbus*), *Stegodibelodon schneideri*, *Stegodon* et *Stegolophodon*, ceci, à partir d'une hypothèse controversée de proche parenté des éléphantidés primitifs (*Stegotrabelodon*, *Stegodibelodon*) et des *Stegodon* (Kalb et Mebrate, 1993). Le taxon de Kollé présente une association des caractères qui le rapproche des taxons appartenant au groupe des Stégomorphes.

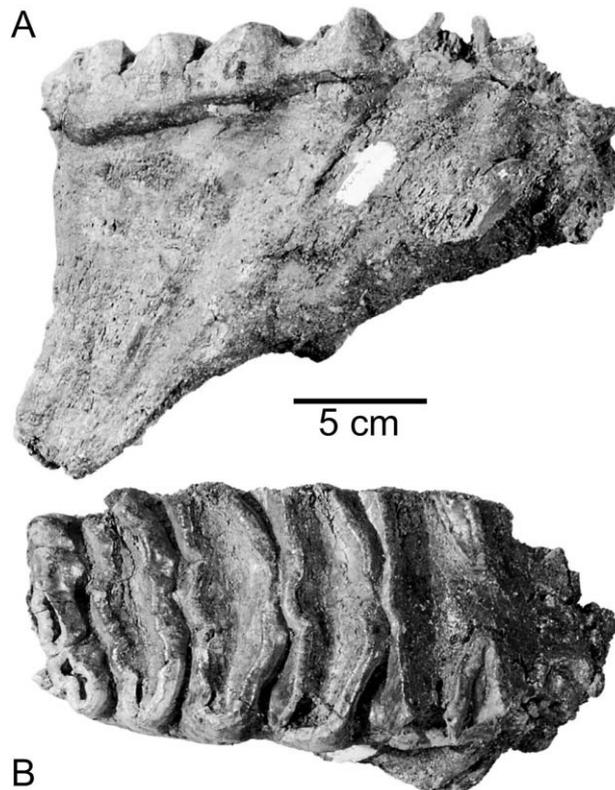


Fig. 5. KL00.96.004, M3 gauche incomplète de *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. **A**, vue latérale, **B**, vue occlusale.  
Fig. 5. KL00.96.004, part of a left M3 of *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. **A**, lateral view, **B**, occlusal view.

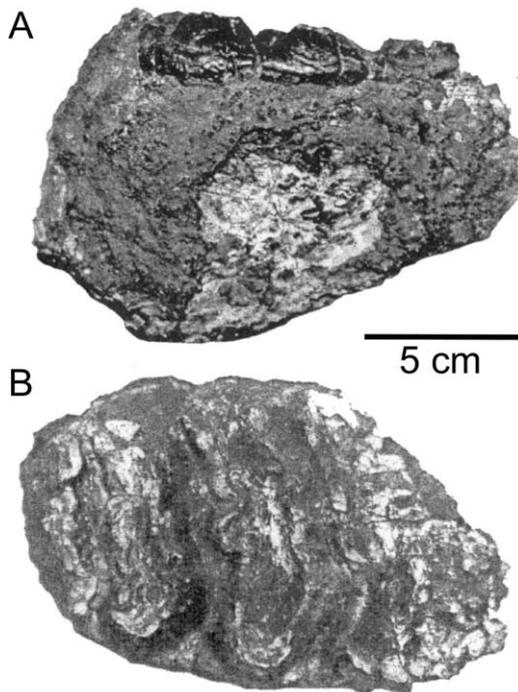


Fig. 6. KL26.99.005, fragment médian d'une M3/ de *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. **A**, vue latérale, **B**, vue occlusale.

Fig. 6. KL26.99.005, median fragment of a M3/ of *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. **A**, lateral view, **B**, occlusal view.

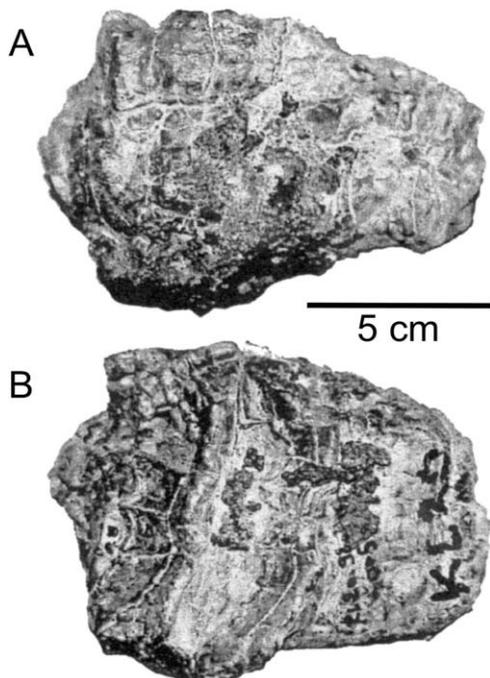


Fig. 7. KL20.98.005, fragment médian d'une M2/ de *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. **A**, vue latérale, **B**, vue occlusale.

Fig. 7. KL20.98.005, median fragment of a M2/ of *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. **A**, lateral view, **B**, occlusal view.

Il semble donc intéressant de mener une étude comparative avec ce groupe.

Toutes les molaires rapportées à ce nouveau taxon présentent une grande homogénéité de traits aussi bien morphologiques que biométriques (Tableau 2).

Certains des caractères partagés par ces spécimens, lames basses, massives, comprimées mésiodistalement, émail épais et non-plissé, vallées en « V », sont des caractères d'éléphantidés primitifs connus chez *Stegotetabelodon* Petrocchi, 1941 et *Primelephas* Maglio, 1970. Des lames à fréquence faible et à émail épais se rencontrent plutôt chez le genre *Stegotetabelodon* (Tableau 3, F = 2,5 à 3,0 ; E = 6 à 7 mm) que chez *Primelephas* qui présente une fréquence laminaire généralement plus élevée et une bande d'émail moins épaisse (Tassy, 1986). Le genre *Stegotetabelodon* est représenté en Afrique par deux espèces : *S. syrticus* Petrocchi, 1943, de Sahabi (Libye) et d'Abu Dhabi (Émirats Arabes Unis) (Tassy, 1999), et *S. orbus*, présent dans les gisements de Lothagam (Lower Nawata), Lukeino et Mpesida (Kenya) et dans la formation de Adu-Asa (Éthiopie) (Petrocchi, 1941, 1943 ; Maglio, 1970, 1973 ; Kalb et al., 1982 ; Tassy, 1986, 1994). L'espèce *Stegodibelodon schneideri* Coppens, 1972 est représentée au Tchad et dans la moyenne vallée de l'Awash dans l'Afars en Éthiopie (Kalb et Froehlich, 1995). Cette espèce est considérée par son auteur (Coppens, 1972) comme une forme terminant le phylum des *Stegotetabelodontinae*. Il convient de rappeler que la validité du genre *Stegodibelodon* et, de ce fait, son introduction dans la sous-famille des *Stegotetabelodontinae*, entérinée par Coppens et al. (1978), est fort discutée. Ainsi, selon Maglio (1973), le genre *Stegodibelodon* est synonyme de *Stegotetabelodon* ; Beden (1979, 1983, 1987) remet en cause le statut de l'espèce *Stegodibelodon schneideri* et envisage un diphyllétisme des éléphantinés : le genre *Loxodonta* s'enracinerait dans *Stegotetabelodon* et les genres *Elephas* et *Mammuthus* dans *Primelephas*. Par ailleurs, il met en synonymie *Stegodibelodon* et *Loxodonta* et voit en *Loxodonta schneideri* un ancêtre plausible de *Loxodonta adaurora*. Cependant, il est important de souligner que les caractères utilisés par Beden (1979, 1983) pour étayer son hypothèse (épaisseur de l'émail, robustesse de la symphyse et nombre de lames réduit) sont des plésiomorphies de la famille des Elephantidae. Tassy (1986 : p. 114), place l'espèce *Stegodibelodon schneideri* au voisinage de *Primelephas gomphotheroides* avec une incertitude quant aux liens exacts de parenté. Sur la base de la morphologie et de la biométrie des molaires, ces trois taxons (*Stegotetabelodon syrticus*, *S. orbus* et *Stegodibelodon schneideri*) ne présentent pas de grandes différences : ils possèdent des M3 à sept ou huit lames et deux cingulum (mésial et distal) et une fréquence laminaire faible (Tableaux 3 et 4, F < 3). Le nouveau taxon de Kollé présente, lui aussi, des caractères dentaires voisins de ceux décrits chez les trois précédents taxons : M3 à sept lames et deux cingulum (mésial et distal), fréquence laminaire faible (Tableau 2, F = 2,6), émail épais et non plissé. Les lames sont larges (largeur comprise entre 99,5 à 107 mm). L'éléphantidé de Kollé se distingue cependant de *Stegotetabelo-*

Tableau 3

Mensurations comparées (en mm) des molaires de *S. syrticus* de Sahabi, de *S. syrticus* des Shuwaihat (Abu Dhabi), de *S. syrticus* de Toros-Ménalla (Mackaye, 2001) et de *Stegotetabelodon orbus* d'Afrique de l'Est. \* provenance Abu Dhabi (Tassy, 1999), \*\* *Stegotetabelodon* sp. d'Ouganda (Tassy, 1994). Voir Tableau 2 pour la légende des abréviations

Comparison of the dimensions (mm) of the molars, in *S. syrticus* from Sahabi, in *S. syrticus* from Shuwaihat (Abu Dhabi), in *S. syrticus* from Toros-Ménalla (Mackaye, 2001), and in *Stegotetabelodon orbus* from East Africa. \* from Abu Dhabi (Tassy, 1999), \*\* *Stegotetabelodon* sp. From Uganda (Tassy, 1994). See Table 2 for abbreviations

M3/	N	L	I	H	E	F	IH
Toros-Menalla	-7x/-8x	181+/252+	95/123	75/77	5,5/7	3,1/3,4	62,6/78,9
<i>S. syrticus</i> (Sahabi)	6	232,0/242,0	109,8/126,1	73,0/80,1	6,0/7,1	2,8/3,2	65,6/67,2
<i>S. syrticus</i> (Shuwaihat)*	5+	–	~103	59,7	–	2,9	60,3
<i>S. orbus</i>	6	212,0/255,9	93,4/110,5	69,8/75,1	5,0/6,6	2,4/3,3	68,4/74,8
M3	N	L	I	H	E	F	IH
Toros-Menalla	x7x/8x	236/276	95/112	47+/55+	5/6	2,9/3,4	-
<i>S. syrticus</i> (Sahabi)	7	280,0/317,4	115,0/123,4	57,0/74,1	5,8/6,0	2,6/3,1	60,1
Spécimen AAM 456*	8	277,0	109,1	62,0	6,6	3,0	56,4
<i>S. orbus</i>	7	234,3/285,0	81,6/109,3	75,1/81,6	5,6/6,4	2,8/3,3	63,1/83,4
<i>Stegotetabelodon</i> sp.**	6/8	241,6+	94,0/102,0	81,0	5,4/6,8	3,0	79,0

Tableau 4

Mensurations comparées (en mm) des molaires de *Stegodibelodon schneideri*. \* molaires de Toros-Menalla rapportées à *S. schneideri*; \*\* M3 (supérieures et inférieure) holotype de *S. schneideri* (d'après Coppens, 1972 : p. 3). Voir Tableau 2 pour la légende des abréviations

Comparative dimensions (mm) of the molars in *Stegodibelodon schneideri*. \* molars from Toros-Menalla attributed to *S. schneideri*; \*\* M3 (upper and lower) holotype of *S. schneideri* (from Coppens, 1972: p. 3). See Table 2 for abbreviations.

Nature	N	L	I	H	F	E	IH
M3*	-6x/-7x	293+	92/100+	47+	3,2/3,9	5	51+
M3/*	-7x/x9x	240+273	101/103+	52/60+	2,9/3,5	5/7	50,5/51,5-
M3/**	x7x	300	100/110	79+	2,5/3	5/6	71/79
M3/**	x7x	277	118	–	3+	5/6	–
M2/*	x6x/x7x	197/210	94/104	55/58	3,5	4	55/58,5

*don* et *Stegodibelodon* par la structure particulière de ses lames. Celles-ci sont, en vue occlusale, en forme de croissant de lune (convexes – convexes ou convexes – rectilignes ; sensu Kalb et Mebrate, 1993) et leurs bords latéraux sont pincés.

La différence fondamentale entre les trois taxons (*Stegotetabelodon syrticus*, *S. orbus* et *Stegodibelodon schneideri*) concerne la symphyse. Dans l'état actuel de nos connaissances, *Stegotetabelodon syrticus* est, parmi les Elephantidae sensu Maglio (1970), celui qui possède la plus longue symphyse (869,6 mm) ; celle de *S. orbus* mesure 513,2 mm. *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. présente une symphyse réduite (280 mm), nettement plus courte que celle de *Stegodibelodon schneideri* (460 mm).

Par ailleurs, les mandibules de *Stegotetabelodon syrticus* et *S. orbus* portent des défenses inférieures longues respectivement de 1,671 et 0,602 m (Maglio, 1970) tandis que les mandibules de *Stegodibelodon schneideri* et de *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. n'en portent pas. Chez cette dernière, le bec symphysaire de la mandibule est peu incliné vers le bas comme chez *Stegodibelodon schneideri*. Sur la mandibule de Kollé, le point d'inflexion de la symphyse est situé bien au-delà de son point de départ. Ce caractère semble caractériser les Elephantidae primitifs et s'observe chez *Stegotetabelodon syrticus*. Enfin, malgré la présence d'une symphyse courte, la mandibule du nouveau taxon de Kollé n'appartient pas à *Primelephas*. Les molaires munies de lames à bords pincés et à surfaces d'usure en forme de croissant de lune sont en effet des caractères que l'on ne retrouve pas chez *Primelephas*.

Si, comme le pense Coppens (1972), les trois taxons *Stegotetabelodon syrticus*, *S. orbus* et *Stegodibelodon schneideri* « donnent une image spectaculaire d'évolution » allant dans le sens de la brévirostrie, il est à noter que l'association de plusieurs caractères n'obéit pas à cette logique. À ce sujet, l'analyse cladistique montre bien la complexité de la question et un éventuel dimorphisme sexuel ne suffit sûrement pas, à lui seul, à expliquer toutes ces différences. Le taxon de Kollé, avec son association originale de caractères correspond à une forme nouvelle qu'il est proposé de nommer *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp.

#### 4. Relations phylogénétiques

##### 4.1. Matériel et méthode

Le but de l'analyse n'est pas de discuter de la monophylie ou non des Elephantidae, mais de déterminer les relations de parenté du taxon tchadien avec les « Stegomorphs » (sensu Kalb et Mebrate, 1993 ; Kalb et al., 1997) et les Elephantinae primitifs tel que *Primelephas*. Dans cet article, nous avons retenu essentiellement les caractères dentaires car mieux représentés sur le matériel tchadien ; les travaux de Tassy et Darlu (1986, 1987) ; Darlu et Tassy (1993) ; Tassy (1997) ; Kalb et al. (1997) ; Shoshani (1997) complètent les données sur les autres taxons. Contrairement à ces auteurs, nous avons restreint l'étude au sous-ensemble regroupant les « Stegomorphs » et *Primelephas*, auquel nous avons ajouté le nouveau taxon du Tchad.

Dix-huit caractères et huit taxons sont retenus dans cette analyse (Tableau 5). L'enracinement des arbres est obtenu au moyen d'un ancêtre hypothétique à qui nous avons attribué uniquement des caractères plésiomorphes (codés 0). La polarité des caractères empruntés aux différentes études n'est pas discutée ici ; ce qui suppose une confirmation de celle proposée par ces auteurs. Dix parmi les dix-huit caractères sont binaires (caractères 0, 3, 4, 5, 8, 9, 12, 13, 14, 16) tandis que les autres sont des caractères à états multiples (caractères présentant plusieurs états de transformations). Ce sont les caractères 1, 2, 6, 7, 10, 11, 15 et 17. Les caractères à états multiples sont codés 0, 1, 2 (pour les caractères 2, 6, 7, 10, 11, 15 et 17) et 0, 1, 2, 3 (pour le seul caractère 1) ; l'absence d'information est notée « ? ». Tous les caractères à états multiples sont additifs. Le caractère 1 de la matrice (longueur de la symphyse) présente, par rapport à la matrice des auteurs cités ci-dessus, un état de transformation supplémentaire. Cet état de transformation supplémentaire tient compte de la forme de la symphyse de *Selenetherium* nov. gen., plus courte que chez *Stegotetrabelodon* mais plus longue que chez *Stegodon*. Nous avons aussi regroupé les caractères 18, 19, 20, 21, et 22 de Kalb et al. (1997) codant la forme des surfaces occlusales des molaires, en deux caractères, numéros que nous codons ici en états multiples, et nous avons codé en concave la face postérieure des lames stégodontes — comme c'est souvent le cas dans ce genre — contrairement à Kalb et al. (1997). Enfin, nous avons codé présentes les défenses inférieures chez *Primelephas*, contrairement à ces auteurs et conformément aux travaux de Maglio et Ricca (1978). En effet, Maglio et Ricca ont décrit à Lothagam des restes mandibulaires munis de défenses inférieures qu'ils attribuent à *Primelephas* parce que trouvés non loin des restes dentaires appartenant à ce genre. Compte tenu du fait que la présente étude exclut les Eléphantinés les plus évolués, contrairement à l'analyse effectuée dans un précédent travail (Mackaye, 2001), l'état de certains caractères a été ici codé différemment. Ainsi, le caractère 5 de la présente matrice, relatif à la longueur des branches horizontales des mandibules est codé ici « 0 » (c'est à dire « branche horizontale courtes ») pour *Stegolophodon* et *Primelephas* alors que précédemment il est codé « ? » pour ces taxons ; le caractère 6 relatif à la hauteur de la couronne, précédemment codé « 1 » pour *Stegodon*, est ici codé « 0 » ; le caractère « 8 » relatif à la forme de la face mésiale des lophes des molaires,

précédemment codé « 0 » pour *Stegotetrabelodon*, *Stegodibelodon* et *Primelephas* est ici codé « 1 » ; le caractère 10 relatif au dépôt de ciment coronaire est ici codé « 2 » pour *Stegodon* (c'est à dire « remplit partiellement les vallées ») alors qu'il est codé « 1 » précédemment.

#### 4.2. Caractères utilisés pour construire la matrice (Tableau 5)

##### 4.2.1. Symphyse et mandibule

- 0 – largeur bigonale de la mandibule : étroite (0), large (1) ;
- 1 – symphyse mandibulaire : allongée (0), moins allongée (1), raccourcie (2), réduite (3) ;
- 2 – bec symphysaire : horizontal (0), faiblement incliné vers le bas (1), fortement incliné (2) ;
- 3 – défenses inférieures : présentes ou vestigiales (0) absentes (1) ;
- 4 – défenses supérieures en vue latérale : droites (0), concaves vers le haut (1) ;
- 5 – branches horizontales des mandibules : courtes (0), allongées (1).

##### 4.2.2. Caractères dentaires

- 6 – molaires très brachiodontes ( $H < 1/2 I$ ) (0), brachiodontes ( $1/2 I < H < 2/3 I$ ) (1), moyennement brachiodontes à hypsodontes ( $2/3 I < H < I$ ) (2) ;
- 7 – face distale des lophides : convexe (0), peu convexe ou rectiligne (1), concave (2) ;
- 8 – face mésiale des lophides : convexes (0), plus ou moins rectilignes (1) ;
- 9 – lophes (ides) à tubercules arrondis (0), loph(id)es à tubercules comprimés mésiodistalement (1) ;
- 10 – dépôt de ciment coronaire : absent (0), présent en fond de vallée (1), remplissant partiellement les vallées (2) ;
- 11 – nombre de lames (N) des M3 : au maximum six (0),  $6 < N \leq 8$  (1) ;  $N > 8$  (2) ;
- 12 – M2 pentalophodontes (0) ; plus de cinq loph(id)es (1) ;
- 13 – bords latéraux des lames usées : plus ou moins arrondis (0), pincés (1) ;
- 14 – nombre de cônes ou conelets par loph(id)e : moins de cinq (0), cinq ou plus (1) ;

Tableau 5  
Matrice des caractères  
Data matrix of the characters.

	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	0	1	1	1	1	1	1	1	
Ancêtre hypothétique	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Stegolophodon</i>	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	?	
<i>Stegotetrabelodon orbus</i>	?	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0	0	0	1	0	
<i>Stegotetrabelodon syrticus</i>	1	0	2	0	0	0	1	1	1	1	1	2	1	0	0	0	1	?	
<i>Stegodibelodon schneideri</i>	1	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	2	1	0	1	0	1		
<i>Stegodon</i>	1	3	0	1	1	0	0	2	0	0	2	2	1	0	1	0	1	0	2
<i>Selenetherium kolleensis</i> n.g. n. sp	1	2	1	1	?	0	1	1	0	1	1	2	1	1	0	1	1		
<i>Primelephas</i>	1	3	0	1	?	0	1	2	1	1	2	2	1	0	0	0	1	1	

15 – piliers médians postérieurs : présents sur toutes les lames des M3 (0), présents sur les lames antérieures seulement (1), absents (2) ;

16 – lames à parois latérales arrondies et convergentes vers les extrémités apicales (0), parois latérales aplaties et bords mésiaux et distaux convergents vers le sommet (1) ;

17 – piliers médians postérieurs présents sur toutes les lames des M2 (0), présents de façon variable (sur toutes les lames distales ou mésiales uniquement) (1), absents (2).

#### 4.3. Résultats et discussion

À partir de 18 caractères et huit taxons, le programme Hennig 86 (Farris, 1988), nous a permis d'obtenir quatre arbres (Fig. 8) également parcimonieux ayant chacun 37 pas, un indice de cohérence (I.C.) de 0,70 et un indice de rétention (I.R.) de 0,59. L'arbre consensus obtenu par la commande nelsen présente une trifurcation indiquant une incertitude quant aux liens de parenté entre *Stegotetrabelodon*, *Stegodibelodon* et le nouveau taxon *Selenetherium* nov. gen. Les indices de cohérence (I.C.) et de rétention (I.R.) mesurent le degré d'homoplasie. Pour la valeur de l'indice à retenir par caractère, nous avons choisi l'option maximale. Ainsi, un caractère non homoplastique serait cohérent avec tous les arbres et aura un poids de 1. De ce qui précède, les caractères 0, 4, 5, 7, 10, 11, 12, 13 et 17 sont non homoplastiques (I.C. = 1) sur l'ensemble des cladogrammes alors que les autres caractères le sont plus ou moins avec des I.C. qui varient selon les cas de 0,33 à 0,75. Un indice de cohérence de 1 peut être aussi indicateur d'une autapomorphie. C'est le cas du caractère 13 (« pincement latéral des figures d'usures des lames des molaires ») qui est une autapomorphie de *S. kolleensis* nov. gen. nov. sp.

Ce nouveau genre se place entre les deux blocs constitués d'une part de *Stegotetrabelodon* — *Stegodibelodon* et d'autre part de *Stegodon* — *Primelephas*. Sur un seul des quatre cladogrammes (cladogramme 3), le nouveau genre (*Selenetherium*) forme avec *Stegotetrabelodon* et *Stegodibelodon* un groupe monophylétique. Les genres *Primelephas* et *Stegodon* forment sur tous les arbres un groupe monophylétique, groupe frère des autres Stegomorphes.

Nous remarquons — sans que cela fasse l'objet de cet article — que les quatre arbres obtenus réfutent tous l'hypothèse de monophylie des Stegodontidae (*Stegodon* et *Stegolophodon*). Il convient cependant de rappeler que cette analyse ne met en jeu qu'un petit nombre de caractères et notamment pas les caractères qui font des lames stégodontes des lames non homologues de celles des éléphantinés, option qu'on ne retrouve d'ailleurs pas chez Kalb et al. (1997). À cela s'ajoutent les lacunes d'information relatives à l'état du matériel fossile. Il est alors possible de suspecter une distorsion dans les résultats.

Les taxons utilisés dans cette étude se regroupent sur la base de quatre apomorphies (par rapport à l'ancêtre hypothétique). Tous les cladogrammes comptent chacun six nœuds (A–F) ; l'arbre de consensus n'en porte que trois. Nous retien-

drons pour notre discussion les cladogrammes deux et trois qui présentent — comparés aux deux autres cladogrammes de l'étude — à la fois peu de convergences et/ou de réversions.

- Tous les cladogrammes présentent au nœud A une trifurcation indiquant une situation conflictuelle entre l'ancêtre hypothétique et *Stegolophodon*. Le nœud F de l'arbre 2 et le nœud C de l'arbre 3 définissent le groupe monophylétique composé de *Stegodon* et *Primelephas*. La formation de ce groupe s'explique par la forte ressemblance, maintes fois évoquée, entre *Stegodon* et *Primelephas*. Sur le cladogramme 3, ce groupe se constitue en groupe-frère des autres Stegomorphes (*Stegodon* et *Stegolophodon* n'étant pas compris). Ces deux nœuds sont solidement soutenus par les caractères 1 (état 3 : « symphyse mandibulaire réduite »), 7 (état 2 : « face distale des lophides concave ») et 10 (état 2 : « ciment coronaire remplissant partiellement les vallées »). Le caractère 2 du nœud F exprime une réversion tandis que le caractère 4 du nœud C présente un état ambigu.
- Le nœud E du cladogramme 2 définit un groupe monophylétique comprenant le nouveau genre et le groupe formé par *Stegodon* et *Primelephas*. Ce nœud est solidement soutenu (IC du caractère 1 = 0,75) par le caractère 1 (état 2 : « symphyse mandibulaire raccourcie »). L'autre caractère (caractère 8 : « forme de la face mésiale des lophides ») soutenant ce nœud présente un état ambigu (0 : « face convexe » ou 1 : « face rectiligne »).
- Le nœud D du cladogramme 3 définit un groupe monophylétique comprenant les *Stegotetrabelodon*, *Stegodibelodon* et le nouveau genre *Selenetherium*. Ce nœud est soutenu par cinq caractères : dont : deux caractères, caractère 7 (état 1 : « face distale des lophides peu convexe ou rectiligne ») et 10 (état 1 : « dépôt de ciment coronaire en fond de vallée ») expriment une convergence (l'état présent de ces caractères étant déjà réalisé respectivement aux nœuds A et B) ; un caractère (le caractère 1) exprime un état ambiguë 1 ou 2 ; un autre (le caractère 4) présente un état plésiomorphe et le caractère 2 (état 1 : « bec symphyssaire faiblement incliné vers le bas ») est une autapomorphie de ce nœud.
- Le nœud E du cladogramme 3 définit la sous-famille des Stegotetrabelodontinae — au sens classique du terme — c'est-à-dire comprenant les deux espèces connues du genre *Stegotetrabelodon* et l'espèce *Stegodibelodon schneideri*. Ce nœud est soutenu par les caractères 1 (état 1 : « symphyse mandibulaire moins allongée ») et 8 (état 1 : « face mésiale des lophides plus ou moins rectilignes »). L'état présent du caractère 1 exprime une convergence par rapport à celui observé au nœud A. L'état 1 du caractère 8 est une autapomorphie de ce nœud. Cet état est partagé par tous les taxons utilisés dans la présente étude, à l'exception de *Stegolophodon*, *Stegodon* et le nouveau genre *Selenetherium* qui l'expriment à l'état plésiomorphe, c'est-à-dire « 0 ». Le caractère 8 présente un IC de 0,33 et 0,5, respectivement, sur les cladogrammes 2 et 3.

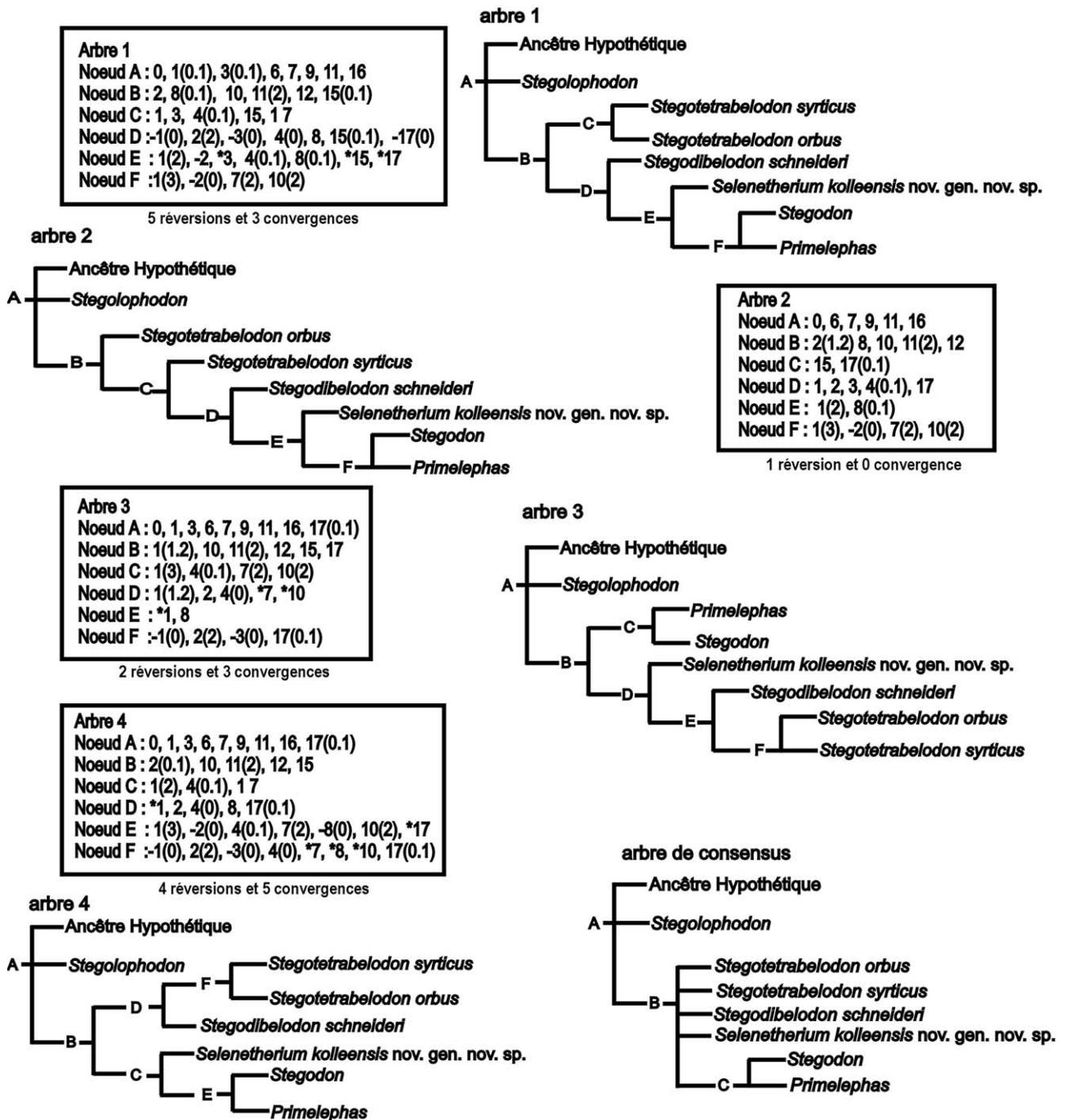


Fig. 8. Cladogrammes, listes des caractères et celle des nœuds au niveau desquels ceux-ci se transforment. Les chiffres hors parenthèses correspondent aux numéros des caractères ; les chiffres entre parenthèses correspondent aux états de transformation des caractères. Les numéros de caractères qui ne sont pas suivis par d'autres chiffres entre parenthèses indiquent que l'état du caractère considéré est 1 ; le symbole « \* » devant un caractère signifie que l'état entre parenthèses est réalisé à un nœud précédent et qu'il peut s'agir d'une convergence. Les caractères ambigus sont indiqués par la présence de deux chiffres entre parenthèses séparés par un point ; la réversion est indiquée par le signe « - » devant le caractère.

Fig. 8. Cladograms, list of the characters and list of the nodes where they transform. The numbers outside the brackets correspond to the character number; the numbers into brackets correspond to the transformation states. When the character number is not followed by a number into brackets, the state is 1; "\*" preceding a character number means that the state has been realised before and that it could be a reversion. Ambiguous characters are followed by two numbers separated by a point into brackets. Reversion is shown by "-" before the character number.

• Le nœud F du cladogramme 3 définit le genre *Stegotetabelodon*. Ce nœud est soutenu par les caractères 1 (état 0 : « symphyse mandibulaire allongée »), 2 (état 2 : « bec symphysaire fortement incliné »), 3 (état 0 : « défenses inférieures présentes ou vestigiales ») et 17 (état ambiguë

0 ou 1). Deux de ces caractères (caractère 1 et 3) expriment une réversion. L'état 2 du caractère 2 (« forte inclinaison du bec symphysaire ») est une autapomorphie des *Stegotetabelodon* dans la mesure où les Gomphothères tétralophodontes sont absents de l'analyse (la mandibule

de ces derniers a une symphyse encore plus fortement inclinée). L'état 0 du caractère 1 (« symphyse mandibulaire allongée »), exprimé au nœud F du cladogramme 3, est une réversion par rapport au nœud E qui le précède. L'évolution de ce caractère paraît plus logique sur le cladogramme 2 où il peut être utilisé pour l'établissement des lignées évolutives chez les Stegotetabelodontinae. L'autre réversion du nœud F du cladogramme 3 est exprimée par le caractère 3 qui se retrouve à l'état plésiomorphe (état 0 : « défenses inférieures présentes ou vestigiales »). La polarité de ce caractère telle qu'elle est établie dans cette matrice — et conformément aux études réalisées à ce jour — mérite une attention particulière. En effet, si l'on suit l'évolution de ce caractère à travers ces deux cladogrammes, on peut conclure que la réapparition des défenses s'est réalisée, plus d'une fois au cours de l'histoire des proboscidiens.

En effet, ce caractère évolue de « défenses inférieures présentes ou vestigiales » chez l'ancêtre hypothétique à « absentes » chez *Stegolophodon*, *Stegodon*, *Stegodibelodon schneideri* et *S. kollensis* nov. gen. nov. sp. puis de nouveau « présentes ou vestigiales » chez *Stegotetabelodon* et *Primelephas*.

Il apparaît clairement après cette analyse que le taxon de Kollé présente des caractères originaux (longueur de la symphyse, figures d'usures des lames en forme de croissant de lune) qui ne permettent pas de l'attribuer aux genres connus jusqu'ici. Ainsi, la création d'un nouveau genre se justifie-t-elle. Parmi les caractères originaux de ce nouveau taxon, celui de la longueur de la symphyse mérite d'être discuté. En effet, ce caractère qui constitue l'une des principales différences entre *Stegotetabelodon*, *Stegodibelodon* et le nouveau taxon tchadien peut, dans certains cas (par exemple chez les « Stegomorphes »), être utilisé pour l'établissement des lignées évolutives. Les différences observées entre ces taxons ne peuvent être traduites comme simplement étant dues à un dimorphisme sexuel ; les études réalisées sur les espèces actuelles d'Elephantidae par *Beden* (1979) et qui portaient sur l'ensemble du crâne indiquent, dans le cadre d'un dimorphisme, des valeurs beaucoup moins importantes que les différences observées entre ces trois taxons. Dans le cas des fossiles, chez *Gomphotherium* notamment, le dimorphisme sexuel s'exprime dans la massivité (hauteur et épaisseur) de la branche montante, comme chez l'éléphant, et de la symphyse mais non dans la longueur de cette dernière (*Tassy*, 1997). Dans l'état actuel de nos connaissances, le dimorphisme sexuel ne s'exprime pas dans le degré de brévirostrie ; le taxon de Kollé, avec ses propres tendances évolutives, peut donc bien être considéré comme nouveau genre.

## 5. Biochronologie du secteur fossilifère Kollé

S'étendant sur environ 40 km<sup>2</sup>, le secteur fossilifère de Kollé est caractérisé par l'association de huit espèces de proboscidiens : *Anancus kenyensis*, *A. osiris*, *Stegodon kaisensis*, *Stegodibelodon schneideri*, *Primelephas korotorensis*,

*Loxodonta africanavus*, *Loxodonta* nov. sp. B et *Selenetherium kolleensis* nov. sp., soit six genres (*Brunet et al.*, 1997 ; *Mackaye*, 2001). Il s'agit d'une association originale.

En Afrique de l'Est, *Stegodon kaisensis* est abondant dans la Formation de N'Kondo (Ouganda), mais il est absent dans les gisements contemporains du Kenya et très rare en Éthiopie (*Tassy*, 1994 ; *Kalb et Mebrate*, 1993). Les niveaux ayant livré cette espèce sont datés entre 6 et 4 Ma. Cette Formation de N'Kondo a, de plus, livré *Loxodonta* sp. « stade Lukeino » (*Tassy*, 1986) et *Anancus kenyensis*. Ce dernier est attesté, au Kenya, dans les niveaux d'âge estimé Miocène supérieur. L'association des trois proboscidiens *Stegodon kaisensis*, *Anancus kenyensis* et *Loxodonta* primitif est typique à la fois des sites ougandais (*Tassy*, 1994) mais aussi de Kollé (*Mackaye*, 2001). L'association à Kollé d'un *Stegodon*, d'un *Anancus* et d'une forme primitive de *Loxodonta* permet de rapprocher l'âge de ces sites à ceux de la Formation de N'Kondo en Ouganda. L'association type de Kollé peut aussi être corrélée à celle de Kuseralee dans la moyenne vallée de l'Awash (*Kalb et Mebrate*, 1993 : p. 8) datée du Pliocène basal. À Kuseralee, *Anancus kenyensis* est associée à *Primelephas gomphotheroides*, *Stegotetabelodon orbus* et cf. *Mammothus subplanifrons*. Tous ces taxons décrits à Kollé concourent à l'établissement de l'âge du secteur fossilifère à la base du Pliocène.

## 6. Conclusion

Au vu du matériel actuellement disponible, les faunes des différents sites du secteur fossilifère de Kollé (KL00 et KL2 à KL28) présentent le même degré évolutif. C'est ce qui permet de considérer tous ces sites comme biochronologiquement contemporains. En ce qui concerne les proboscidiens, ce secteur vient de livrer *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. Cette espèce est représentée par six molaires et une mandibule sub-complète. Ses caractères dentaires et mandibulaires sont suffisamment particuliers pour conclure qu'il s'agit bien d'un taxon nouveau.

Les différences morphologiques symphysaires entre *Stegotetabelodon syrticus* et *S. orbus*, d'une part, *Stegodibelodon schneideri* et *Selenetherium kolleensis* nov. gen., d'autre part, dépassent le cadre d'un simple dimorphisme sexuel.

Les résultats obtenus par l'analyse cladistique montrent les rapports de parenté entre le taxon de Kollé et ceux inclus dans cette étude. Ils conduisent à la création d'un nouveau genre. *Selenetherium* nov. gen. se place entre le groupe des Stegotetabelodontinae (au sens classique du terme) et celui formé par *Stegodon* et *Primelephas*, l'ancêtre présumé des Elephantinae.

La faune proboscidiennne du secteur Kollé est originale. En effet, la présence de formes nouvelles (*Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp., *Loxodonta* primitif) révèle la singularité de cette faune. Cependant, compte tenu du degré évolutif de l'ensemble de l'association faunique de mammifères des sites de Kollé (*Brunet et al.*, 1997) comparé à celui des

faunes d'Afrique orientale, on peut attribuer au secteur fossilifère de Kollé, un âge pliocène basal, âge confirmé par la présence de *Anancus kenyensis* « morphe complexe », celle de *Stegodon kaisensis* « stade N'Kondo » (espèces décrites dans la formation de N'kondo). La quasi-permanence de *Stegodon*, la présence de *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. — forme endémique à l'Afrique Centrale — traduit probablement un provincialisme déjà souligné pour d'autres groupes taxonomiques (Brunet et al., 1996b, 1997).

L'apport du matériel des gisements du Tchad dans la connaissance des proboscidiens est considérable. La position géographique de ces gisements leur confère un rôle de véritable « passerelle » entre, d'une part, les gisements d'Afrique de l'Est et d'Afrique du Sud et d'autre part, ceux du Sahara maghrébin tels les gisements de Sahabi — plus anciens que Kollé — ayant livré d'importants restes fossiles de proboscidiens.

Les faunes du Tchad représentent une succession biochronologique à partir des sites à Hominidés (secteur de Koro Toro, sites KT12 et KT13) datés de 3 à 3,5 Ma (Brunet et al., 1995, 1996a), jusqu'à ceux de Kollé autour de 4 à 5 Ma (Brunet et al., 1996b), puis à ceux de Kossom-Bougoudi (un autre ensemble de sites situés au nord de ceux de Koro Toro et de Kollé), encore plus anciens, puisqu'ils sont proches de la limite Mio-Pliocène.

L'étude exhaustive de tous les restes de proboscidiens récoltés au Tchad permettra de mieux comprendre l'évolution, l'histoire et la paléobiogéographie du groupe.

## Remerciements

Nous tenons à adresser nos remerciements à toutes les personnes physiques et morales qui nous ont apporté leur aide sous toutes les formes. Aux Autorités tchadiennes : Ministère de l'Enseignement Supérieur (Université de N'djaména, CNAR) ; aux Autorités françaises : Ministère des Affaires Étrangères (SCAC, N'Djaména, et DCSUR, Paris), Ministère de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche et de la Technologie (CNRS, Université de Poitiers), la région Poitou-Charentes, au département de la Vienne, qui ont apporté leur concours à la bonne marche du projet, et à l'Armée Française (dispositif Epervier basé à N'djaména), pour son appui logistique. Nous adressons nos vifs remerciements à tous les membres de la MFPT et à Ghislaine Florent, pour la gestion administrative de ces campagnes de fouilles, ainsi qu'à Sabine Riffaut et Véronique Bellefet pour les illustrations. Nous remercions également Olga Otero, Patrick Vignaud et Stéphane Peigné pour nos discussions autour de ce travail, ainsi que les deux rapporteurs D. Geraads et E. Aguirre pour leurs critiques constructives.

## Références

- Abadie, J., Barbeau, J., Coppens, Y., 1959. Une faune de Vertébrés villafranchiens au Tchad. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 248, 3328–3330.
- Beden, M., 1979. Les éléphants (*Loxodonta* et *Elephas*) d'Afrique orientale : Systématique, phylogénie, intérêt biochronologique. Thèse de Doctorat, Sciences, Université de Poitiers.
- Beden, M., 1983. Family Elephantidae. In: Harris, J.M. (Ed.), *Koobi Fora research Project. Vol. 2, The fossil Ungulates: Proboscidea, Perissodactyla and Suidae*. Clarendon press, Oxford, pp. 40–129.
- Beden, M., 1987. Les Elephantidés (Mammalia, Proboscidea). In: Les faunes plio-pléistocènes de la basse vallée de l'Omo (Éthiopie). *Cahiers de Paléontologie (Travaux de Paléontologie Est-Africaine)*. Éditions du CNRS, Paris (2), pp. 1–173.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaye, A.H.E., Pilbeam, D., 1995. The first australopithecine 2500 km west of the Rift Valley (Chad). *Nature* 378, 273–275.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Coppens, Y., Heintz, E., Moutaye, A.H.E., Pilbeam, D., 1996a. *Australopithecus bahrelghazali*, une nouvelle espèce d'Hominidé ancien de la région de Koro-Toro (Tchad). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 322, 907–913.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Geraads, D., Guy, F., Kasser, M., Mackaye, H.T., MacLachy, M.L., Mouchelin, G., Sudre, J., Vignaud, P., 1996b. Tchad : Un nouveau site à Hominidés pliocène. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 324, 341–345.
- Brunet, M., Beauvilain, A., Geraads, D., Guy, F., Kasser, M., Mackaye, H.T., MacLachy, M.L., Mouchelin, G., Sudre, J., Vignaud, P., 1997. Tchad : Découverte d'une faune de mammifères du Pliocène inférieur. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 326, 153–158.
- Brunet, M., Guy, F., Pilbeam, D., Hassan Taisso, M., Andossa, L., Djimdoumalbaye, A., Beauvilain, A., Blondel, C., Bocherens, H., Boisserie, J.-R., de Bonis, L., Coppens, Y., Dejax, J., Denys, C., Düringer, P., Eisenmann, V., Gongdibé, F., Fronty, P., Geraads, D., Lehmann, T., Lihoreau, F., Louchart, A., Adoum, M., Merceron, G., Mouchelin, G., Otero, O., Pelaez Campomanes, P., Ponce de Leon, M., Rage, J.-C., Sapanet, M., Schuster, M., Sudre, J., Tassy, P., Valentin, X., Vignaud, P., Virrot, L., Zazzo, A., 2002. The earliest Hominid: Upper Miocene, Chad, Central Africa. *Nature* 418, 145–151.
- Brunet, M., 2000. Mission Paléoanthropologique Franco-Tchadienne, Chad: Discovery of a Vertebrate fauna close to the Mio-Pliocene boundary. *Journal of Vertebrate Paleontology* 20, 205–209.
- Coppens, Y., 1965a. Les Proboscidiens du Tchad. Leur contribution à la chronologie du Quaternaire africain. *Actas del Vº Congreso panafricano de Prehistoria y de Estudio del Cuaternario*, Santa Cruz de Tenerife, *Publicaciones del Museo arqueológico* 1, 1965, 331–387.
- Coppens, Y., 1965b. Les faunes quaternaires du Bassin du Tchad. Paper prepared in advance for participants in symposium, 26.
- Coppens, Y., 1966. Essai de biostratigraphie du Quaternaire de la région de Koro-Toro (Nord-Tchad). *Colloque International du CNRS* 143, 589–595.
- Coppens, Y., 1972. Un nouveau Proboscideen du Pliocène du Tchad, *Stegodibelodon schneideri* nov. gen. nov. sp. et le Phylum des Stegotetradibelodontinae. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 274, 2962–2965.
- Coppens, Y., Maglio, V.J., Madden, C.T., Beden, M., 1978. Proboscidea. In: Maglio, V.J., Cooke, H.B.S. (Eds.), *Evolution of African Mammals*. Harvard University Press, Cambridge, pp. 336–367.
- Darlu, P., Tassy, P., 1993. Reconstitution phylogénétique : Concepts et méthodes. Masson, Paris.
- Farris, J.S., 1988. Hennig 86 version 1.5. Port Jefferson Station, New York [user's manual printed by the author].
- Kalb, J.E., Froehlich, D.J., 1995. Interrelationships of Late Neogene Elephantoids: new evidence from the Middle Awash Valley, Afar, Ethiopia. *Geobios* 28, 727–736.

- Kalb, J.E., Froehlich, D.J., Gorden, L.B., 1997. Phylogeny of African and Eurasian Elephantoida of the late Neogene. In: Shoshani, J., Tassy, P. (Eds.), *The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephant and their Relatives*. Oxford University Press, New-York, pp. 101–116.
- Kalb, J.E., Jolly, C.J., Tebedge, S., Mebrate, A., Smart, C., Oswald, E.B., Whitehead, P.F., Wood, C.B., Adefris, T., Rawn-Schatzinger, V., 1982. Vertebrate faunas from the Awash Group, Middle Awash Valley, Afar, Ethiopia. *Journal of Vertebrate Paleontology* 2, 237–258.
- Kalb, J.E., Mebrate, A., 1993. Fossil elephantoids from the hominid-bearing Awash Group, Middle Awash Valley, Afar Depression, Ethiopia. *Transactions of the American Philosophical Society* 83, 1–114.
- Mackaye, H.T., 2001. Les Proboscidiens du Mio-Pliocène du Tchad : Biodiversité, Biochronologie, Paléoécologie et Paléobiogéographie. Thèse de Doctorat, Université de Poitiers.
- Maglio, V.J., 1970. Four new species of Elephantidae from the Plio-Pleistocene of Northwestern Kenya. *Breviora* 341, 1–43.
- Maglio, V.J., 1973. Origin and evolution of the Elephantidae. *Transactions of the American Philosophical Society* 63, 1–149.
- Maglio, V.J., Ricca, A.B., 1978. Dental and skeletal morphology of the earliest elephant. *Nederlandse Akademie van Wetenschappen* 29, 1–51.
- Petrocchi, C., 1941. Il giacimento fossilifero di Sahabi. *Bollettino della Società Geologica Italiana* 60, 107–114.
- Petrocchi, C., 1943. Il giacimento fossilifero di Sahabi. *Coll. Scient. Docum. Min. Africa It. Verbania* 12, 1–162.
- Shoshani, J., 1997. Para- or monophyly of the gomphotheres and their position within Proboscidea. In: Shoshani, J., Tassy, P. (Eds.), *The Proboscidea Evolution and Palaeoecology of Elephant and their Relatives*. Oxford University Press, pp. 149–177.
- Tassy, P., 1986. Nouveau Elephantoida (Mammalia) dans le Miocène du Kenya. *Cahiers de Paléontologie (Travaux de Paléontologie Est-Africaine)*. Éditions du CNRS, Paris, 1–135.
- Tassy, P., 1994. Les Proboscidiens (Mammalia) fossiles du rift occidental, Ouganda. In: Senut, B., Pickford, M. (Eds.), *Geology and Palaeobiology of the Albertine Rift Valley, Uganda-Zaire, Vol. II: Palaeobiology*. CIFEG Occasional Publication 1994/29, Orléans, pp. 217–257.
- Tassy, P., 1997. Who is who among the Proboscidea. In: Shoshani, J., Tassy, P. (Eds.), *The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*. Oxford University Press, pp. 39–48.
- Tassy, P., 1999. Miocene Elephantids (Mammalia) from the Emirate of Abu Dhabi, United Arab Emirates: Palaeobiogeographic Implications. In: Whybrow, P.J., Hill, A. (Eds.), *Fossil Vertebrates of Arabia*. Yale University Press, pp. 209–233.
- Tassy, P., Darlu, P., 1986. Analyse cladistique numérique et analyse de Parcimonie ; l'exemple des Elephantidae. *Geobios* 19, 587–600.
- Tassy, P., Darlu, P., 1987. Les Elephantidae : nouveau regard sur les analyses de parcimonie. *Geobios* 20, 487–494.
- Vignaud, P., Düringer, P., Mackaye, H.T., Likius, A., Blondel, C., Boisserie, J.R., De Bonis, L., Eisenmann, V., Etienne, M.E., Geraads, D., Guy, F., Lehmann, T., Lihoreau, F., Lopez-Martinez, N., Mourer-Chauviré, C., Otero, O., Rage, J.C., Schuster, M., Viriot, L., Zazzo, A., Brunet, M., 2002. Geology and Palaeontology of the Upper Miocene Toros-Menalla hominid locality, Djurab Desert, Northern Chad. *Nature* 418, 152–155.