

Évolution
L'origine et l'évolution des éléphants[☆]

Emmanuel Gheerbrant*, Pascal Tassy

UMR 5143 du CNRS « paléobiodiversité et paléoenvironnements », CP 38, département histoire de la Terre,
Muséum national d'histoire naturelle, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France

Reçu le 9 avril 2008 ; accepté après révision le 8 juillet 2008

Disponible sur Internet le 18 octobre 2008

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

D'importantes avancées paléontologiques récentes ont été faites sur l'évolution des proboscidiens, particulièrement sur les débuts de leur histoire. De nouvelles découvertes dans l'Eocène inférieur confirment en particulier l'hypothèse d'un morphotype lophodonte ancestral chez les Proboscidea et l'origine africaine de l'ordre, dont sont exclus les anthracobunidés asiatiques. Les proboscidiens primitifs de l'Eocène restent cependant mal connus. D'autres découvertes importantes concernent l'origine des moerithères, des déinothères, des éléphantimorphes et la différenciation des éléphantidés. La paléontologie documente chez les proboscidiens une histoire dont la richesse est sans commune mesure avec leur diversité relictuelle actuelle et l'un des plus extraordinaires cas d'évolution morphologique chez les Mammalia. *Pour citer cet article : E. Gheerbrant, P. Tassy, C. R. Palevol 8 (2009).*

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Origin and evolution of proboscideans. Recent palaeontological research has significantly enhanced our knowledge of the evolution of proboscideans, especially the beginning of their evolutionary history. New discoveries in the Early Eocene support, in particular, a lophodont ancestral morphotype for the Proboscidea and the African origin of the order, from which the Asiatic Anthracobunidae are excluded. The primitive Eocene proboscideans remain, however, poorly known. Other important discoveries have been made on the question of the origin of the moeritheres, of the deinotheres and elephantimorphs, and on the differentiation of elephantids. Palaeontology demonstrates in the Proboscidea a remarkably rich history, unsuspected from the extant relictual diversity, and one of the most spectacular morphological evolutions in the Mammalia. *To cite this article: E. Gheerbrant, P. Tassy, C. R. Palevol 8 (2009).*

© 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Proboscidea ; Éléphants ; Darwin ; Évolution ; Origine ; Afrique

Keywords: Proboscidea; Elephants; Darwin; Evolution; Origin; Africa

“Since Darwin we know that we must explain the elephant not only in mechanistic terms (of mutation, selection and adaptation on the population level) but also

in historical terms, as ‘descent with modification’, evolution in phylogeny.” Georgy Koentges (2008: p.658) [44].

Abridged English version

With only two or three living species, the Proboscidea order displays a history nearly entirely made

[☆] Cet article est dédié à la mémoire de Jeheskel (« Hezy ») Shoshani.

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : gheerbra@mnhn.fr (E. Gheerbrant).

of fossil taxa (circa 180 species). From *Phosphatherium esculliei*, 55 Ma, the earliest proboscidean known so far, up to extant elephants, the fossil record of the order has considerably increased since Darwin's days.

The evolutionary history of the proboscideans is characterized by three successive radiations [89], which follow their origination at Paleocene–Eocene transition: the Eocene radiation of primitive lophodont taxa, the Miocene radiation of gomphotheres and stegodonts, and the Mio-Pliocene radiation of the modern family Elephantidae.

The earliest proboscideans *Phosphatherium* and *Daouitherium* found in the early Eocene of Morocco do not show any of the most conspicuous proboscidean characters (no elephantine trunk, no tusks, no horizontal displacement of the molars, no graviportal gait), but minor, although fundamental, anatomical synapomorphic traits on the cranium and teeth (the postcranial skeleton being still unknown). Most recent cladistic analyses of *Phosphatherium* and other primitive Proboscidea strongly challenged the ancient hypothesis of the bunolophodont ancestral morphotype of the Proboscidea. The primitive proboscideans were lophodont folivorous animals; the bunolophodont and more crushing structure of the molars of the genus *Moeritherium* and elephantiforms are derived (Fig. 1). The primitive species of *Moeritherium*, *M. chehbeurameuri* from the Middle/Late Eocene of Algeria [22], represents an intermediate molar pattern between the primitive lophodonty and the derived bunolophodonty seen in more advanced species of the genus and in the Elephantiformes. In the same way, the species “*Numidotherium*” *savagei* from the Late Eocene and the Early Oligocene of Libya [15] is probably more derived than *Barytherium*, with intermediate features between primitive lophodont and advanced bunolophodont proboscideans [21,23]; for instance, the enamel microstructure is of the derived Elephantiformes pattern [93], and the postcranial skeleton is derived [21]. A reversal of the lophodonty is supported in the Deinotheriidae. Most recent finds in Late Oligocene strata of Ethiopia [81], Eritrea [91], and Pakistan [6] reduced a major and persisting stratigraphical gap between the famous site of the Fayûm in Egypt and the Early Miocene localities of the Old World. The genus *Chilgatherium* from the Late Oligocene of Ethiopia is a possible forerunner of the deinotheriids, while *Eritreum* from the Late Oligocene of Eritrea anticipates Neogene elephantimorphs.

The highest taxonomic diversity of the proboscideans occurred during the Miocene. As soon as Late Miocene, seven genera of elephantids are described in Africa. A

debated topic is the origin and differentiation of elephantids, where paleontological and molecular data concur and sometimes conflict. The earliest members of the extant genera *Loxodonta* and *Elephas* are Late Miocene (~7 Ma, East Africa, Chad), while those of *Mammuthus* date from 5 Ma (South Africa). Molecular analyses of frozen carcasses of *Mammuthus primigenius* compared to living elephants bring contradictory results, although the most recent one supports the sister group relationships of *Mammuthus* and *Elephas*.

The fossil record and history of the proboscideans display probably the most spectacular morphological evolution in the Mammalia, from its earliest members, such as *Phosphatherium* which was a small generalized somewhat daman-like ungulate, to the huge and striking extant elephants. Most remarkable features of extant elephants – such as the trunk, the huge skull, the tusks, the graviportal stance, the shortening of the tooth row, the horizontal tooth displacement – evolved progressively since the Eocene. However, the large size evolved very early, since the beginning of the history of the order, as it is presently known. The proboscideans, which were indeed the first large mammals of Africa, are especially emblematic of the African mammal history.

Yet, the initial radiation and phylogeny of the Eocene lophodont proboscideans remains poorly known. Recent progress has been made, however, on their postcranial skeleton, for taxa such as *Barytherium* [21]. A significant increase of our knowledge of the proboscidean history is expected on the origin of the Deinotheriidae, Elephantiformes, Elephantimorpha, and of the modern family Elephantidae.

1. Introduction

Dans «*On the Origin of Species*», Darwin prend l'exemple des éléphants – considérés par lui comme les moins prolifiques des mammifères – pour expliquer la croissance exponentielle des populations (un faible nombre de parents peut engendrer un très grand nombre de descendants), lesquelles dépasseraient rapidement et largement les ressources naturelles disponibles s'il n'y avait les contraintes environnementales. Selon Darwin [17,64], le calcul mathématique montre qu'un seul couple d'éléphants donnerait 15 millions d'individus en cinq siècles. Une manière aussi de laisser entendre, par analogie, que si le couple est tenu pour représentatif d'une spéciation, il y a peu de chances que des archives fossiles puissent indiquer les cheminements des 15 millions d'individus dans toutes les directions, du Nord au Sud de l'Afrique, pendant un laps de temps si court. Darwin fut gêné par le faible nombre d'arguments

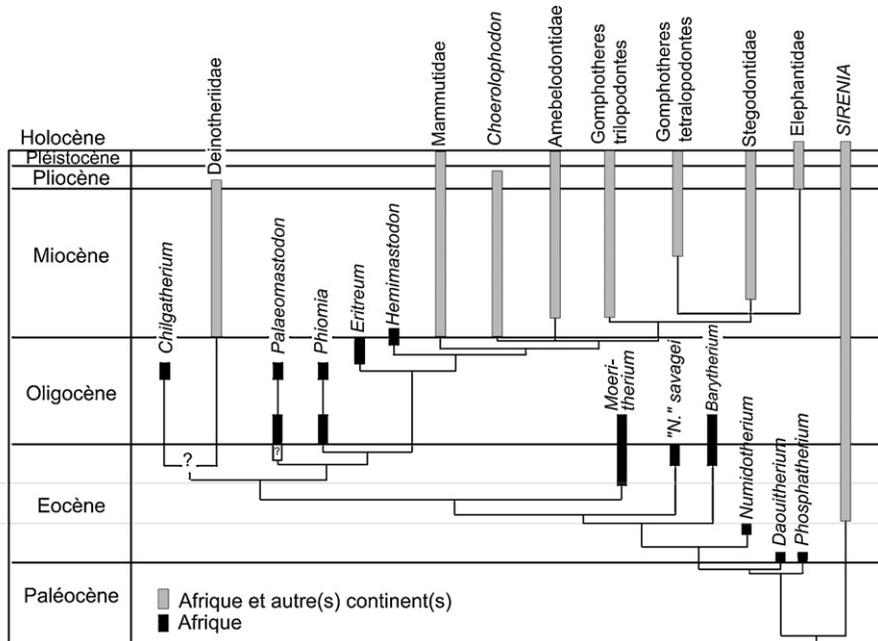


Fig. 1. Phylogénie des Proboscidea.

Fig. 1. Phylogeny of Proboscidea.

paléontologiques alors disponibles pour illustrer sa conception de la « descendance avec modification ». Le projet est ambitieux [87], mais nous nous attacherons à montrer comment, aujourd'hui, grâce aux recherches paléontologiques, la connaissance de l'histoire des éléphants s'est considérablement améliorée, même s'il reste beaucoup de points à éclaircir.

Les Proboscidea représentent l'un des ordres de mammifères placentaires les moins bien diversifiés aujourd'hui, avec seulement deux ou trois espèces vivantes d'éléphants. Ce groupe a pourtant une riche histoire évolutive et paléontologique de 55 millions d'années, l'une des plus longues connues parmi les ongulés actuels. Le groupe a émergé et évolué de façon endémique en Afrique pendant plus de la moitié de son histoire, puis à la transition Oligo–Miocène (24–23 Ma), il s'est très largement dispersé et diversifié dans l'Ancien Monde, quand la Téthys s'est définitivement fermée entre l'Afrique et l'Eurasie, colonisant même ultérieurement l'Amérique du Sud. On dénombre 180 espèces fossiles ([90], actualisé), mais l'histoire évolutive des proboscidiens au Paléogène reste à peine connue, documentée à ce jour par une dizaine de genres, en majorité monospécifiques.

L'ordre des Proboscidea, tel qu'il est représenté par les éléphants, est l'un des groupes de mammifères

terrestres les plus emblématiques, avec des caractéristiques uniques et spectaculaires comme la taille gigantesque (poids jusqu'à six tonnes), les énormes défenses représentant les plus grandes dents connues, le mode de succession horizontal des dents jugales, la posture graviportale avec les membres en colonnes, ou encore la trompe (proboscis) qui a donné le nom à l'ordre. D'autres traits notables sont le crâne énorme et dont les os sont pneumatisés, le raccourcissement du cou, l'allongement des membres avec des pieds et des mains courts et larges, la perte des prémolaires et l'agrandissement et la complication des dents jugales à nombreuses lames. Fait majeur de l'évolution des proboscidiens, ces caractères ne sont apparus que successivement et relativement tardivement, chez les formes les plus modernes. La paléontologie documente là l'une des plus extraordinaires évolutions chez les mammifères, surtout depuis la découverte de *Phosphatherium* dans l'Eocène basal du Maroc, qui ne ressemble pratiquement en rien à un éléphant. La divergence morphologique illustrée dans l'ordre est, de fait, l'une des plus remarquables chez les Mammalia.

L'évolution des proboscidiens est marquée par trois grandes radiations [89], présentées successivement : première radiation des formes lophodontes primitives,

radiation des gomphothères et stégodontes, puis radiation des éléphantidés.

2. Évolution des Proboscidea

2.1. Origine des proboscidiens

2.1.1. Relations interordinales : Tethytheria

La parenté étroite entre les proboscidiens et les siréniens (lamantins et dugongs) est reconnue depuis le concept des Gravigrades dû à Blainville en 1836. Celle-ci a été confortée par les découvertes de fossiles qui ont suivi, notamment celle de *Moeritherium* (e.g., [5,24,94]) et elle a été formalisée avec le clade des Tethytheria [62]. Les Tethytheria incluent aussi plusieurs groupes éteints : Anthracobunidae de l'Eocène asiatique, Desmostylia de l'Oligocène et du Miocène du Pacifique, et Embrithopoda de l'Eocène et de l'Oligocène d'Europe du Sud et d'Afrique. Les parentés de ces taxons restent mal résolues. Par exemple, les Anthracobunidae de l'Eocène indien [115,116] ont été reconnus comme une branche latérale asiatique précoce de téthythères [35]. L'ordre des Proboscidea est par contraste d'origine africaine.

Les Tethytheria – littéralement « bêtes de la mer Téthys » – sont présumés d'origine semi-aquatique, sur les rivages de la Téthys. Ce groupe est soutenu par des caractères morphologiques, comme la position antérieure de l'orbite, mais certaines synapomorphies morphologiques réputées de téthythères [30] ont été réfutées [14,16]. Les études moléculaires donnent des résultats contradictoires [54,66].

2.1.2. *Phosphatherium* : l'émergence des proboscidiens

La découverte de *Phosphatherium* a changé notre vision de l'origine des proboscidiens, longtemps discutée en référence à *Moeritherium*. *Phosphatherium escuilliei* découvert dans l'Eocène inférieur du bassin des Ouled Abdoun au Maroc [32,33,35], documente une branche basale de proboscidiens, les Phosphatheriidae, à un stade extraordinairement primitif : une petite taille voisine d'un renard (de 10 à 15 kg), et un crâne archaïque proche de celui des « condylarthres » (museau allongé, fortes crêtes nucales et sagittales, formule dentaire presque complète, molaires à méso-style) [35] (Fig. 2 et 3). *Phosphatherium* montre cependant des synapomorphies proboscidiennes dont l'important développement du maxillaire qui forme une partie de l'arcade zygomatique et du bord inférieur de l'orbite, la *pars mastoidea* bien développée du périotique, l'hypoconulide labial, la suture fronto-squamosal, la microstructure de l'émail (structure des

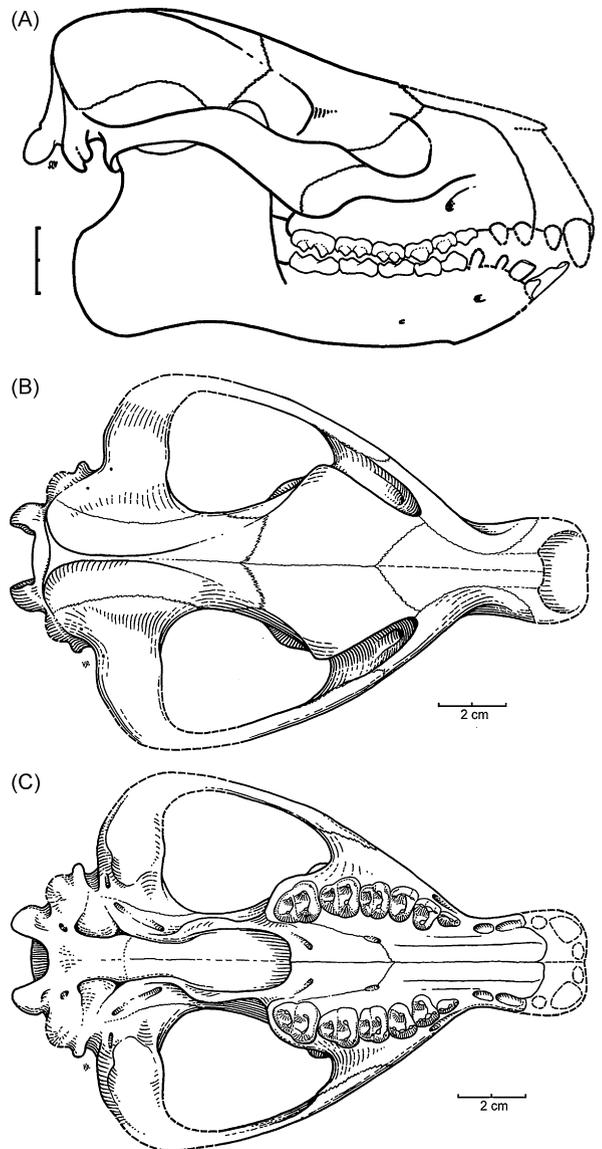


Fig. 2. *Phosphatherium escuilliei*: reconstitution du crâne en vues latérale (A), dorsale (B) et ventrale (C) (fig. 6AB et 32A in [35]; dessin D. Visset).

Fig. 2. *Phosphatherium escuilliei*: reconstitution of the skull in lateral (A), dorsal (B) and ventral (C) views (Fig. 6AB and 32A in [35]; dessin D. Visset).

prismes [93]) et l'incisive centrale (I_1) agrandie. De la sorte, même en incluant une forme aussi primitive que *Phosphatherium*, la monophylie de Proboscidea est confirmée [35]. Enfin, et surtout, la morphologie lophodonte vraie (molaires à crêtes transversales coupantes continues) de *Phosphatherium* démontre que le morphotype dentaire ancestral n'est pas bunolophodonte, à l'inverse de l'hypothèse classique fondée sur la connaissance du seul genre *Moeritherium*. Les

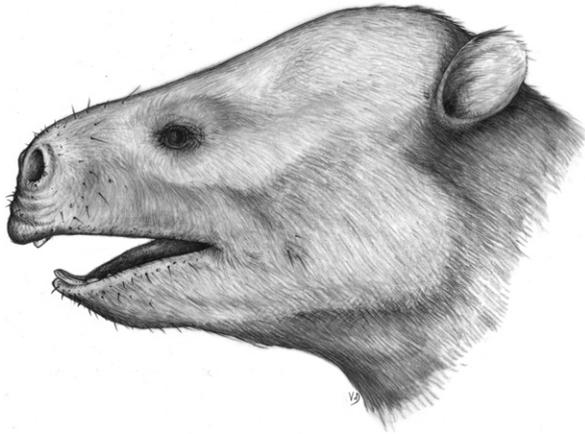


Fig. 3. *Phosphatherium escuilliei* : reconstitution de la tête en vue latérale (fig. 32B in [35] ; dessin D. Visset).

Fig. 3. *Phosphatherium escuilliei*: reconstitution of the head in lateral view (Fig. 32B in [35]; drawing D. Visset).

proboscidiens primitifs avaient ainsi un régime alimentaire folivore, par contraste aux formes modernes plus broyeures.

Le squelette postcrânien de *Phosphatherium* est encore inconnu.

2.2. Première radiation : proboscidiens primitifs lophodontes

La première radiation des proboscidiens, outre *Phosphatherium*, est celle des taxons lophodontes éocènes : *Barytherium* dont la découverte remonte au tout début du xx^e siècle, *Numidothierium* et *Daouitherium* découverts à la fin de ce même siècle. Ceux-ci ne forment pourtant pas un clade, à l'encontre de l'hypothèse des Plesiéléphantiformes [88]. La séquence des dichotomies du cladogramme (Fig. 1) soutient l'hypothèse d'un morphotype ancestral lophodonte des proboscidiens, à partir duquel a évolué par la suite la morphologie bunolophodonte de *Moeritherium* et des éléphantiformes [22,33,35].

La diversité précoce illustrée par *Daouitherium* de l'Eocène basal [33] démontre que l'origine des proboscidiens remonte au Paléocène. Il est notable que les proboscidiens primitifs sont généralement grands, et cela pratiquement dès leur apparition (*Daouitherium*, *Numidothierium*) ; certains tels *Barytherium* atteignant une taille éléphantine. Ces premiers proboscidiens se singularisent toutefois par des traits remarquablement primitifs, par exemple l'absence de trompe et de défense véritable, la posture non graviportale et des extrémités plantigrades [21].

2.2.1. *Daouitherium* : le premier grand mammifère africain

Daouitherium [34] côtoie *Phosphatherium* dans les mêmes niveaux du début de l'Eocène du bassin des Ouled Abdoun. De la taille d'un tapir, c'est le premier grand mammifère africain. Il est connu seulement par la denture inférieure. Comme *Phosphatherium*, il présente des traits primitifs, dont la formule dentaire inférieure quasi-complète et l'absence de diastème. Il possède aussi des caractères sensiblement plus dérivés que chez *Phosphatherium*, comme la taille, mais aussi les prémolaires molarisées, la P/4 subbilophodonte et le condyle articulaire très élevé à la mandibule.

2.2.2. *Numidothierium koholense* : un squelette postcrânien bien documenté et primitif

N. koholense [56] a été décrit dans l'Eocène inférieur/moyen d'Algérie, sur la base d'un matériel riche et bien conservé qui illustre presque tout le squelette.

N. koholense a la taille d'un tapir (1–1,5 m au garrot). Il est primitif, avec un périotique généralisé (avec fenêtre ronde), des canines supérieures, des fosses nasales peu reculées, une main munie d'un os central et un humérus plésiomorphe [13]. Court [13] a montré l'allure non éléphantine du squelette postcrânien de *Numidothierium*, avec des membres en abduction, bien différente de l'allure graviportale du squelette des Elefantiformes. La main est plantigrade comme chez *Barytherium* [21], la locomotion est de type ambulatoire ou coureur et peut-être adaptée à un mode de vie semi-aquatique [13].

Numidothierium est plus représentatif du morphotype ancestral proboscidien que *Moeritherium* [15]. Il est, cependant, plus dérivé que *Phosphatherium* par le crâne élevé et pneumatisé, le long diastème antérieur, l'émail dentaire à microstructure de type 3D, les P₃₋₄ plus molarisées et les fosses nasales plus hautes (légèrement reculées). *Numidothierium* diffère de *Daouitherium* par la denture antérieure inférieure nettement plus dérivée (incisives agrandies, formule dentaire plus réduite et long diastème).

2.2.3. *Barytherium grave* : un grand proboscidien primitif longtemps énigmatique

Barytherium grave a été découvert avec *Moeritherium* au début du xx^e siècle dans l'Eocène supérieur du Fayoum en Égypte [4,5]. L'espèce est restée longtemps mal connue et énigmatique ; elle n'a été rattachée aux proboscidiens que récemment [21,92,95], notamment, à la suite de nouvelles découvertes en Libye [7,84]. La reconstitution du squelette [21] montre un animal massif, au crâne particulièrement imposant. La



Fig. 4. *Moeritherium* : reconstitution (sculpture) de l'animal (photographie P. Tassy).

Fig. 4. *Moeritherium*: reconstruction (sculpture) of the animal (Photo P. Tassy).

posture est fort différente de celle des proboscidiens « graviportaux », plus proche des formes primitives telles que *Numidothierium*, avec notamment des pieds et mains plantigrades.

Même si *Barytherium* se rapproche plus de *Moeritherium* que de *Numidothierium*, une relation étroite, de groupes-frères, entre *Barytherium* et *Numidothierium*, n'est pas totalement exclue [21,35,93]. Les deux genres partagent notamment une microstructure similaire de l'émail dentaire.

2.2.4. « *Numidothierium* » *savagei* : premier jalon intermédiaire des proboscidiens lophodontes et bunolophodontes

Cette espèce de l'Eocène supérieur et l'Oligocène inférieur de Dor El Talha (Libye), plus petite que *Barytherium grave*, avait été signalée initialement comme « une petite espèce encore mal connue de *Barytherium* » [84]. Elle fut par la suite étudiée et identifiée comme une nouvelle espèce de *Numidothierium* : *N. savagei* [15].

Les études actuelles suggèrent que ce taxon est plus dérivé que *Barytherium*, avec des caractères intermédiaires entre les formes lophodontes primitives et les formes avancées bunolophodontes. Tabuce et al. [93] ont mis en évidence la microstructure dérivée de l'émail dentaire (Schelzmuster à 3 couches avec émail 3-D), caractéristique des éléphantiformes. La morphologie des dents supérieures évoque la bunolophodontie des proboscidiens avancés, la I_1 est de type éléphantiforme et le squelette postcrânien présente des traits dérivés notables [21,23]. Cela remet en cause la position générique de « *N.* » *savagei*, et suggère qu'il représente un jalon dans l'ascendance des proboscidiens bunolophodontes, tels *Moeritherium* et les Elephantiiformes [21].

2.3. Premiers proboscidiens bunolophodontes

2.3.1. *Moeritherium* spp. du Fayoum : un précurseur spécialisé des éléphantiformes

Moeritherium, connu au Fayoum par trois ou quatre espèces encore mal discriminées de l'Eocène supérieur (Qasr El Sagha Fm) et l'Oligocène inférieur (Jebel Qatrani Fm) du Fayoum, en Égypte [4,5,58], a été identifié par la suite dans d'autres sites de l'Eocène africain (Mali, Algérie). *Moeritherium* (Fig. 4) était un animal de la taille d'un sanglier, sans trompe et d'allure singulière avec un corps allongé et bas sur pattes.

La parenté de *Moeritherium* avec les proboscidiens modernes a été reconnue très tôt [5], malgré un débat longtemps persistant [111] en raison de sa ressemblance intrigante avec les siréniens. Elle a été établie à la suite de l'analyse détaillée d'un crâne de l'Eocène supérieur de Dor El Talha (Libye) [93]. *Moeritherium* fut, de fait, longtemps considéré comme possédant une denture proche du morphotype ancestral des proboscidiens [24,107], y compris dans des analyses récentes [8]. Court [15] a montré que *Moeritherium* est plus proche des proboscidiens avancés (deinothères et éléphantiformes) que de *Numidothierium*. L'étude de *Phosphatherium* a confirmé la position dérivée de *Moeritherium* : de la sorte était étayée l'hypothèse d'un morphotype ancestral lophodonte des proboscidiens [32,33,35]. La découverte récente d'une espèce primitive lophodonte de *Moeritherium* va dans ce sens ([22], ci-dessous).

Les synapomorphies de *Moeritherium*, des éléphantiformes et des déinothères, incluent le périotique muni d'un foramen périlymphatique, la molaire bunolophodonte (impliquant une réversion chez les déinothères), et la présence d'un postentoconulide (M_1) que l'on peut voir comme l'ébauche de la trilophodontie. S'il est possible, mais non avéré, que l'agrandissement de la I^2 (comme chez *Barytherium*) illustre un premier stade de la défense des éléphantiformes, la I_2 agrandie est autapomorphe chez *Moeritherium* [21,23].

Moeritherium reste un proboscidien particulier. Le crâne est à la fois primitif et pourvu de spécialisations liées à un mode de vie amphibie à aquatique [5,58,94].

2.3.2. *Moeritherium chehbeurameuri* de Bir El Ater : témoin d'un morphotype ancestral lophodonte chez *Moeritherium*

L'apport récent le plus important concernant le genre *Moeritherium* est la découverte de *M. chehbeurameuri* à Bir El Ater (Algérie), dans des niveaux sensiblement plus anciens qu'au Fayoum (Éocène moyen/supérieur) [22]. Cette espèce fournit un témoignage fossile direct

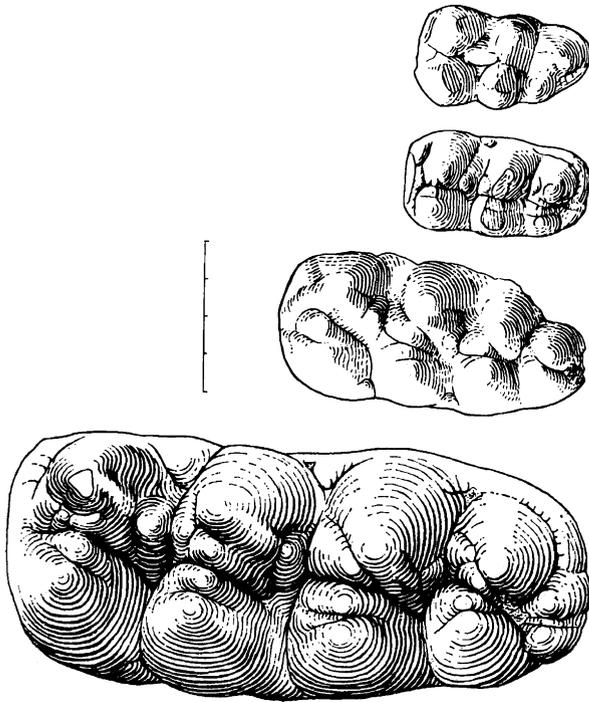


Fig. 5. La M₃ des Elephantiformes. De haut en bas : *Palaeomastodon beadnelli*, *Phiomia serridens*, *Eritreum melakeghebrekrystosi*, *Gomphotherium sylvaticum*. Échelle = 4 cm.

Fig. 5. M₃ of Elephantiforms: From bottom to top: *Palaeomastodon beadnelli*, *Phiomia serridens*, *Eritreum melakeghebrekrystosi*, *Gomphotherium sylvaticum*. Bar = 4 cm.

d'un stade structural intermédiaire entre la bunolophodontie des éléphantiformes et la lophodontie vraie des proboscidiens primitifs, tels que *Numidotherium* [22]. Les molaires de *M. chehbeurameuri* sont, en effet, distinctement lophodontes, avec une tendance bunolophodonte. *M. chehbeurameuri* démontre que le genre *Moeritherium* peut être dérivé de formes ancestrales lophodontes de l'Eocène africain. Cela est appuyé par son âge ancien et par la persistance d'autres traits jusque-là inédits chez *Moeritherium*: molaires inférieures sans cingulum labial, hypo- et entoflexide développés, P₃ peu molarisée, M² » M¹.

2.4. Les Déinothères : groupe-frère lophodonte des éléphantiformes

2.4.1. *Deinotherium* et *Prodeinotherium*

Les Deinotheriidae (*Prodeinotherium*, *Deinotherium* et peut-être *Chilgatheringium*) sont des proboscidiens néogènes singuliers qui, dès leur découverte au XIX^e siècle, ont sollicité la sagacité des paléontologues. Le squelette d'allure éléphantine, la posture graviportale (membres « en colonne ») les rapprochent des éléphantiformes,

Tableau 1

Classification simplifiée des Proboscidea incluant les taxons cités dans le texte (modifié d'après [35,90,91,101]).

Table 1

Proboscidea: simplified classification including the taxa quoted in the text (modified from [35,90,91,101]).

Proboscidea

Phosphatheriidae

Phosphatherium

?*Khamsaconus*

Famille incertae sedis^a, *Daouitherium*

Numidotheriidae, *Numidotherium*

Barytheriidae, *Barytherium*

Famille incertae sedis, « N. » *savagei*

Moeritheriidae, *Moeritherium*

Deinotheriidae

?*Chilgatheringium*

Prodeinotherium, *Deinotherium*

Elephantiformes

Palaeomastodontidae, *Palaeomastodon*

Phiomiidae, *Phiomia*

Elephantimorpha

Eritreum

Hemimastodon

Mammutida

Mammutidae, *Eozygodon*, *Zygodon*, *Mammut*

Elephantida

Choerolophodontidae, *Choerolophodon*

Amebelodontidae, *Archaeobelodon*, *Protanancus*,

Amebelodon, *Konobelodon*, *Serbelodon*,

Platybelodon, *Torynobelodon*

Gomphotheriidae *Gomphotherium*, *Sinomastodon*,

Stegomastodon, *Haplomastodon*, *Cuvieronius*,

Tetralophodon, *Anancus*

Stegodontidae, *Stegolophodon*, *Stegodon*

Elephantidae, *Stegotrabelodon*, *Stegodibelodon*,

Selenetherium, *Primelephas*, *Loxodonta*, *Mammuthus*,

Elephas

^a non Phosphatheriidae.

même si des convergences sont avérées [99]. À l'inverse, le crâne plutôt bas et allongé est primitif, muni de fosses nasales qui, bien que très larges, ne sont probablement pas associées à une longue trompe éléphantine [40]. Les molaires sont lophodontes ; la perte d'incisives supérieures et le fort développement des défenses inférieures recourbées vers le bas forment une combinaison unique. Les Deinotheriidae sont décrits dans l'Ancien Monde depuis le Miocène inférieur ; les derniers (*Deinotherium bozasi*) persistent en Afrique à 1,5 Ma [41].

2.4.2. *Chilgatheringium*

Concernant l'origine des déinothères, la description de *Chilgatheringium harrisi* [81] dans l'Oligocène supérieur de Chilga (Éthiopie), est une découverte considérable. Cette espèce allie des prémolaires bunodontes, des molaires supérieures typiquement lophodontes et des

M₂-M₃ bunolophodontes à troisième lophide individualisé, conduisant à proposer l'origine bunolophodonte des deinothères [81]. L'association des prémolaires bunodontes et des molaires lophodontes reste néanmoins conjecturale et Delmer [21] envisage alternativement une parenté avec « *Numidotherium* » *savagei*.

2.5. Les Eléphantiformes

Les Eléphantiformes sont les proboscidiens d'allure éléphantine avec, notamment, des membres en colonne et une posture graviportale.

2.5.1. Premiers Eléphantiformes

Les plus anciens Eléphantiformes ont été découverts au Fayoum, en Tunisie et Libye (Oligocène inférieur), avec les genres *Palaeomastodon* (lophodonte) et *Phiomia* (bunodonte) décrits depuis longtemps [5]. Par l'association des prémolaires et de la dernière molaire chez l'adulte, et un museau allongé trahissant l'existence d'une trompe encore réduite, ces deux genres se distinguent des Elephantimorpha. L'espèce *Palaeomastodon beadnelli*, de grande taille, encore assez mal connue, est la plus primitive de tous les Eléphantiformes. Quant au genre *Phiomia*, aux espèces du Fayoum (*P. serridens* et *P. minor*) s'ajoute une grande espèce, *Phiomia major*, décrite dans l'Oligocène supérieur d'Éthiopie [81]. Les affinités des deux genres posent la question de la monophylie ou de la non-monophylie des Elephantimorpha (Tableau 1). Selon la première hypothèse [60,86,99,101], la plus parcimonieuse, l'agrandissement du crâne et des défenses, la succession dentaire horizontale (expulsion des prémolaires avant la sortie de la dernière molaire), la simplification du cingulum des molaires inférieures, seraient des synapomorphies du clade Elephantimorpha ; tandis que selon la deuxième hypothèse [59,110], le genre *Palaeomastodon* serait apparenté aux Mammutidae en raison de la structure lophodonte des molaires, les caractères dérivés partagés par les Mammutidae et les autres Elephantimorpha devenant des convergences. La description récente d'*Eritreum melakeghebrekrystosi* dans l'Oligocène supérieur d'Erythrée [91] – une portion de mandibule avec deux molaires M₂-M₃ bunodontes (Fig. 5) – est un jalon morphologique entre *Phiomia* et les éléphantimorphes néogènes bunodontes. La taille, la morphologie de la couronne et des lophides font de la M₃ d'*Eritreum* un intermédiaire entre la M₃ de *Phiomia* et celle d'un éléphantimorphe basal. Ce taxon est peut-être le premier représentant des Elephantimorpha à succession dentaire horizontale, une synapomorphie importante de ce groupe.

Un taxon énigmatique, *Hemimastodon crepusculi*, illustré par deux M³ [70,97] de Dera Bugti (Pakistan), un site jusque-là considéré comme Miocène basal, date peut-être de l'Oligocène supérieur. De fait, la présence d'une portion de défense de proboscidiens éléphantimorphe dans l'Oligocène terminal du Baloutchistan témoigne de la dispersion hors d'Afrique des proboscidiens il y a 25 millions d'années, ou plus [6]. Les premiers échanges transthésiens affectant les proboscidiens sont peut-être même plus anciens, si une incisive mise au jour dans l'Eocène moyen de Turquie appartient bien à ce groupe [51].

2.5.2. La radiation initiale des Elephantimorpha : Mammutidae & Gomphothères

La radiation des Elephantimorpha au Néogène est spectaculaire.

La plus ancienne espèce appartenant aux Mammutidae (« mastodontes vrais », lophodontes), *Eozygodon morotoensis*, date de 22 Ma : elle a été décrite en Ouganda et au Kenya [106] et dans des terrains probablement aussi anciens en Namibie [69]. Deux (ou trois) autres genres de mammutidés sont reconnus : *Zygodon* et *Mammut*, le premier faisant souche vers 17 Ma en Amérique du Nord [83]. *Mammut americanum* s'éteint il y a 10 000 ans en Amérique du Nord. La découverte récente la plus inattendue concernant *Mammut americanum*, la première espèce fossile jamais nommée, est le séquençage de l'ADN mitochondrial entier à partir de l'ivoire d'une molaire mise au jour en Alaska [75].

Les autres grands groupes d'éléphantimorphes – Elephantida – sont représentés par des espèces aux molaires bunodontes qui se transforment, en parallèle, en molaires lamellaires chez les Stegodontidae et les Elephantidae. Les éléphantimorphes bunodontes sont généralement appelés « gomphothères », groupe para-, voire polyphylétique [86,100]. On peut en séparer deux clades singuliers, la famille monogénérique des Choerolophodontidae décrite dans l'Ancien Monde entre 20 et 7 Ma [82,96] et celle des Amebelodontidae (sept genres) qui s'éteint il y a 4,5 Ma en Amérique du Nord [31,46,47].

Les gomphothères sont des éléphantimorphes bunodontes dont la souche de grade trilophodonte est cosmopolite au Miocène inférieur (de Namibie jusqu'au Japon en passant par le Portugal et le Pakistan [69,100,114]). En tant que groupe souche, c'est un groupe paraphylétique où s'enracinent les éléphants. Tous ces animaux possèdent des molaires dont les prismes d'émail sont de section élargie (*fan shaped* et *ginkgo-leaf* [26]). Mais certains gomphothères, restés au grade trilophodonte, n'ont joué aucun rôle dans la différenciation des Elephantidae. Il s'agit notamment de formes du Quaternaire de Chine

(*Sinomastodon intermedius* [113]) et sud-américaines avec les genres *Stegomastodon*, *Haplomastodon* et *Cuvieronius* contemporains de l'homme [11]. La taxinomie et la monophylie des taxons sud-américains, leurs relations de parenté avec des espèces nord-américaines et/ou *Sinomastodon intermedius* sont des questions toujours débattues [2,3,11,27,28,29,72,86,113]. Il est acquis que les gomphothères ont atteint l'Amérique du Sud à la base du Pleistocène et non au Miocène supérieur [3].

C'est dès le Miocène inférieur (vers 16–18 Ma), qu'est acquis en Asie le grade tétralophodonte : un quatrième lophe(ide) apparaît sur la dernière molaire de lait (D^4 , D_4) et les deux molaires antérieures (M^1 - M^2 , M_1 - M_2). Parmi les gomphothères trilophodontes, *Gomphotherium steinheimense* [36], du Miocène moyen, pourrait être en Europe occidentale un proche parent de *Tetralophodon longirostris*. Les Stegodontidae et les Elephantidae s'enracinent dans le grade tétralophodonte ; les premiers (*Stegolophodon* et *Stegodon*) n'étant connus qu'à l'état fossile. Si *Stegolophodon* et *Stegodon* ont pu être intégrés dans les Elephantidae [42], l'hypothèse de monophylie des Stegodontidae semble devoir être maintenue [76]. Les plus primitifs représentants sont asiatiques (*Stegolophodon pseudolatidens* au Japon, *Stegolophodon progressus* au Pakistan, *Stegolophodon nasaiensis* en Thaïlande [60,76,105]). Le nanisme insulaire a été invoqué pour expliquer la petite taille des molaires de stégolophodontes dans le Miocène inférieur du Japon [77]. L'espèce *Stegodon kaisensis* apparaît en Afrique à la suite d'une dispersion au sommet du Miocène (Éthiopie, Kenya, Ouganda, Tchad) [43,52,78,99] ; sans descendance, elle est supplantée par les éléphantidés dès la limite Miocène–Pliocène. Pour les mêmes raisons de raréfaction des milieux forestiers et de compétition avec les éléphantidés, le gomphothère de grade tétralophodonte *Anancus*, cosmopolite dans l'Ancien Monde dès le Miocène supérieur, s'éteint en Afrique de l'Est et du Sud, il y a 4 Ma, et en Eurasie, il y a 1,9 Ma [43,63,64,80].

2.6. Origine et radiation des Elephantidae

L'émergence des éléphantidés est actuellement abordée sur les plans paléontologique et moléculaire. Il y a encore 30 ans [55] s'imposait l'image de la diversification des éléphants au début du Pliocène à partir de l'espèce ancestrale *Primelephas gomphotheroides*, plus proche des éléphants que ne l'est le genre *Stegotetrabelodon*, d'abord décrit dans le Miocène supérieur–Pliocène inférieur de Libye. Le genre *Stegotetrabelodon* aux M^2 - M_2 pentalophodontes est considéré comme exclusivement africain (avec une incursion dans l'Italie du Sud

au Tortonien, alors en continuité avec l'Afrique du Nord [27]). Ce genre est souvent reconnu en Eurasie [112] à partir de restes de gomphothères tétralophodontes de grande taille, aux affinités controversées [102]. Depuis, on s'est rendu compte qu'en Afrique, outre *Primelephas*, plusieurs éléphantidés primitifs contemporains coexistaient au Miocène supérieur avec les premiers représentants des trois genres d'éléphants modernes : *Loxodonta*, *Elephas* (inclus *Palaeoloxodon*), *Mammuthus*. Ces éléphantidés primitifs sont *Stegotetrabelodon orbis* et *S. syrticus*, à symphyse non réduite et à défenses inférieures allongées, connus en Afrique de l'Est et du Nord et dans la Péninsule Arabique, ainsi que – en Afrique de l'Est et au Tchad – les espèces *Stegodibeldodon schneideri* et *Selenetherium kolleensis*, très proches, munies d'une symphyse courte, un trait dérivé éléphantin [43,53]. Quant aux deux genres actuels *Loxodonta* et *Elephas*, ils sont attestés dès le Miocène supérieur à partir de restes assez pauvres, avec *Loxodonta* sp. « stade Lukeino » en Afrique de l'Est (Kenya, Ouganda) [96,98], au Tchad [52], récemment nommé *Loxodonta cookei*, à partir de fossiles de la Formation Varswater (limite Miocène–Pliocène) à Langebaanweg en Afrique du Sud [80]. Au Tchad, à Toros-Menalla, le loxodonte est associé à l'homidé *Sahelanthropus tchadensis* daté radiométriquement de 6,8–7,2 Ma [48]. À l'inverse, *Loxodonta adaurora*, du Pliocène inférieur est-africain [55] est connu par un squelette entier. Les premiers *Elephas* sont représentés par des restes peu nombreux, avec l'espèce pliocène *Elephas ekorensis* de Kubi Algi (Lac Turkana, Kenya) précédée, au Miocène supérieur, par *Elephas nawataensis* [103] à Lothagam, Kenya, dans le Membre supérieur de la Formation Nawata entre 6,7 et 5,2 Ma [61]. Un débat ancien et toujours actuel concerne les premiers représentants africains de *Mammuthus*, attestés seulement depuis le Pliocène inférieur. L'espèce *Mammuthus subplanifrons*, un vrai *Mammuthus* selon Mol [65], serait au contraire, selon Sanders [79,80] en partie *Loxodonta cookei* et en partie un taxon qui reste à identifier. Si les défenses à double torsion (« en hélice ») caractérisent le genre *Mammuthus*, la variation morphologique affectant les molaires attribuées à *M. subplanifrons* en Afrique du Sud et de l'Est est telle que l'homogénéité du taxon est très douteuse. L'espèce pliocène *Mammuthus africanavus* décrite depuis la Tunisie jusqu'au Kenya et au Tchad, et également fort discutée, est récemment réattribuée au genre *Loxodonta* [52].

Ce que tous les auteurs admettent, en revanche, est la dispersion de *Mammuthus* et d'*Elephas* (*Palaeoloxodon*) hors d'Afrique au Pliocène. Les plus anciens mammouths eurasiatiques, remontent à 3 Ma (en Roumanie et Bulgarie) et appartiennent à l'espèce

Mammuthus rumanus [57], suivie chronologiquement par *Mammuthus meridionalis* de répartition vaste, depuis l'Europe occidentale jusqu'en Sibérie et qui s'installe en Amérique du Nord il y a 1,7 Ma [1]. Les mammouths évoluent ensuite indépendamment dans l'Ancien et le Nouveau Monde, donnant des formes terminales très grandes en Amérique (*Mammuthus columbi*) et plus petites en Eurasie (*Mammuthus primigenius*, le mammouth laineux, dont les derniers représentants persistent jusqu'à il y a 3000–4000 ans dans l'île de Wrangel [109]). Le mode de spéciation de la lignée *Mammuthus* en Eurasie est de type «équilibres ponctués», avec des populations qui évoluent précocement en Sibérie, avant de se répandre plus à l'ouest ; par exemple, *Mammuthus primigenius* est reconnu il y a 500 000 ans et seulement aux alentours de 150 000 ans en Europe occidentale [49,50,104]. Il semble que l'impact de l'homme sur l'extinction des mammouths (et des grands mammifères du Paléolithique en général) doive être relativisé [9,38,39].

Les relations de parenté de *Mammuthus*, *Elephas* et *Loxodonta* et la systématique des éléphants d'Afrique actuels forment le cœur des débats actuels entre biologistes des molécules et paléontologues. La découverte d'ADN ancien dans les carcasses de *Mammuthus primigenius* trouvées à l'état congelé a permis d'intégrer l'espèce éteinte dans les analyses des éléphants vivants. Les premiers travaux ont abouti à des résultats contradictoires soutenant des relations (*Loxodonta* [*Mammuthus*, *Elephas*]) [68] – en accord avec les idées traditionnelles fondées sur la morphoanatomie – ou bien (*Elephas* [*Mammuthus*, *Loxodonta*]) [10,19,67,108].

Les recherches actuelles en biologie moléculaire se concentrent sur le génome entier du mammouth laineux – mitochondrial et nucléaire – [45,71,74], sur l'analyse populationnelle des mammouths laineux et sur la systématique de l'éléphant d'Afrique. Concernant la phylogénie du mammouth laineux, les molécules en reviennent à l'alliance *Elephas*–*Mammuthus* tout en démontrant sa fragilité [45]. En Amérique du Nord, les mammouths laineux ayant emprunté l'isthme de Béring il y a 125 000 ans, ont côtoyé l'espèce endémique *Mammuthus columbi*, jusqu'à ce que les deux s'éteignent entre 10 000 ans et 7 000 ans [38]. Les travaux moléculaires sur le plan populationnel montrent l'évolution de deux lignées mitochondriales de *M. primigenius*, avec une extension des populations de mammouths d'est en ouest vers 125 000 ans et l'extinction de l'une des deux lignées il y a 43 000 ans [9].

Ce bref panorama de l'évolution des Elephantidae se conclut sur un paradoxe : nous ne savons pas s'il

existe en Afrique une ou deux espèces (ou plus) du genre *Loxodonta*. Le statut systématique de l'éléphant d'Afrique de savane et de celui de forêt – espèce ou sous espèce – est discuté depuis un siècle, débat vivifié par les approches moléculaires dont les résultats sont contradictoires [12,14,18,20,25,37,73]. Même si nous optons pour la reconnaissance de deux sous-espèces (*Loxodonta africana africana* et *Loxodonta africana cyclotis*), la question de la taxinomie du plus grand mammifère terrestre vivant n'est pas définitivement tranchée.

3. Conclusions

La paléontologie nourrit concrètement la théorie darwinienne, avec la mise au jour de nombreux exemples d'évolution où les fossiles comblent l'hiatus morphologique qui peut exister entre deux groupes-frères actuels très divergents et permettent de restituer la chronologie des transformations des caractères. Dans le cas des Proboscidea, les récentes découvertes paléontologiques illustrent l'une des plus spectaculaires évolutions morphologiques chez les Mammalia.

Les fossiles montrent que les caractères emblématiques des éléphants ont évolué progressivement tout au long de leur histoire. Les formes les plus primitives comme *Phosphatherium* n'ont pas l'allure des éléphants et ressemblent plutôt à de petits ongulés généralisés, comme les damans actuels. La mise en place des caractères éléphantins s'est faite depuis la base de l'Eocène et selon le principe de l'évolution «en mosaïque» :

- la morphologie dentaire dérivée bunolophodonte est attestée à l'Eocène supérieur (chez *Moeritherium* et hérité par les éléphantiformes) ;
- l'allure éléphantine et la posture graviportale (membre parasagittal avec un autopode sérié et digitigrade) remonte à l'Oligocène (déinothères, éléphantiformes) ;
- la défense à croissance continue date de l'Oligocène inférieur chez *Phiomia* et *Palaeomastodon*, pour atteindre son plein développement chez les Elephantimorpha et les déinothères néogènes ;
- l'agrandissement et la pneumatisation du crâne sont attestés à l'Eocène supérieur (*Barytherium*) ;
- le raccourcissement du cou se fait parallèlement à la croissance du crâne au début de l'Oligocène chez les Eléphantiformes ;
- les narines reculées et la trompe de type éléphantin apparaissent au début de l'Oligocène chez les Eléphantiformes (*Phiomia*, peut-être aussi *Palaeomastodon*) ; le raccourcissement du museau

(brévirostrie) et la flexibilité de la trompe typiquement éléphantine se mettent en place indépendamment au moins cinq fois au Néogène, dans un impressionnant parallélisme ;

- la réduction de la formule dentaire se fait pendant l'Eocène (perte de I_3 et P_1 chez *Phosphatherium*, de P^1_1 chez *Numidotherium*, I^3 et C^1 chez *Barytherium* et les éléphantiformes, I_2 et P_2 chez les Eléphantiformes) ;
- le remplacement dentaire horizontal partagé par les Eléphantimorphes est peut-être présent chez *Eritreum*, dès l'Oligocène supérieur ;
- la multiplication des lophes et lophides des molaires aboutit à des dents dites lamellaires, au Miocène supérieur, indépendamment chez les stégodontes et les Eléphantinés.

Pourtant, un des caractères majeurs des proboscidiens – la grande taille – a évolué de façon précoce dans l'histoire de l'ordre, telle qu'elle est connue. Ce trait apparaît en effet dès les plus anciens représentants du groupe, chez *Daouitherium*. Les proboscidiens, premiers grands mammifères d'Afrique, sont ainsi particulièrement emblématiques de l'histoire des mammifères africains.

On attend la découverte de données plus complètes sur la radiation de l'Eocène, voire du Paléocène. Même si l'hiatus chronologique s'est réduit entre les gisements à proboscidiens du début de l'Oligocène et du début Miocène, avec les nouvelles datations de la série fossilifère du Fayoum [85] et la découverte de *Chilgatherium* et *Eritreum*, il reste encore à découvrir des fossiles clés pour comprendre la différenciation des Deinotheriidae, celle des Elephantiformes et tester la monophylie des Elephantimorpha. Enfin, pour ce qui est de l'origine paléontologique des Elephantidae, la transition – dont la réalité ne fait aucun doute – entre les formes tétralophodontes et pentalophodontes reste à documenter par des fossiles conséquents. Au Miocène supérieur, vers 10 Ma, la souche tétralophodonte des Elephantidae est cosmopolite, en Europe, en Asie, et en Afrique (où les spécimens de ce grade y sont mal connus), et le détail de l'origine et de la différenciation du groupe, sur les plans à la fois taxinomique, chronologique et géographique, reste à préciser.

« Note ajoutée aux épreuves » : Les derniers développements sur la phylogénie moléculaire des mammoth nord-américains et eurasiatiques sont à trouver dans : Debruyne et al. Out of America: Ancient DNA evidence for a New World origin of Late Quaternary woolly mammoths, *Current Biology* 18 (2008) 1320–1326.

Références

- [1] L. Agenbroad, Les mammoths d'Amérique du Nord, *Dossier, Pour la Science* 43 (2004) 14–16.
- [2] M.T. Alberdi, C. Cartelle, J.L. Prado, El registro de *Stegomastodon* (Mammalia, Gomphotheriidae) en el Pleistoceno superior de Brasil, *Rev. Espan. Paleont.* 17 (2002) 217–235.
- [3] M.T. Alberdi, J.L. Prado, R. Salas, The Pleistocene Gomphotheriidae (Proboscidea) from Peru, *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 231 (2004) 423–452.
- [4] C.W. Andrews, Über das Vorkommen von Proboscidiern in untertertiären Ablagerungen Aegypten, *Tageblatt des V Internationalen Zoologischen-Kongresses, Berlin* 6 (1901) 4–5.
- [5] C.W. Andrews, A descriptive catalogue of the Tertiary vertebrates of the Fayûm, Egypt, *British Museum (Natural History)*, London (1906) 324.
- [6] P.-O. Antoine, J.-L. Welcomme, L. Marivaux, I. Baloch, M. Benammi, P. Tassy, First record of Paleogene Elephantoida (Mammalia, Proboscidea) from the Bugti Hills of Pakistan, *J. Vert. Pal.* 23 (2003) 978–981.
- [7] C. Arambourg, P. Magnier, Gisements de vertébrés dans le Bassin Tertiaire de Syrte (Libye), *C. R. Acad. Sci., Paris, Ser. D* 252 (1961) 1181–1183.
- [8] R.J. Asher, M.J. Novacek, J.H. Geisler, Relationships of endemic African mammals and their fossil relatives based on morphological and molecular evidence, *J. Mam. Ev.* 10 (2003) 131–194.
- [9] I. Barnes, B. Shapiro, A. Lister, T. Kuznetsova, A. Sher, D. Guthrie, M.G. Thomas, Genetic structure and extinction of the woolly mammoth, *Mammuthus primigenius*, *Curr. Biol.* 17 (2007) 1072–1075.
- [10] V. Barriel, E. Thuet, P. Tassy, Molecular phylogeny of Elephantidae. Extreme divergence of the extant forest African elephant, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III* 322 (1999) 447–454.
- [11] R.M. Casamiquela, J. Shoshani, T.D. Dillehay, South American proboscideans: general introduction and reflections on Pleistocene extinctions, in: J. Shoshani, P. Tassy (Eds.), *The Proboscidea, Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*, Oxford University Press, Oxford, 1996, pp. 316–320.
- [12] K.E. Comstock, N. Georgiadis, J. Pecon-Slatery, A.L. Roca, E.A. Ostrander, S.J. O'Brien, S.K. Wasser, Patterns of molecular genetic variation among African elephant populations, *Mol. Ecol.* 11 (2002) 2489–2498.
- [13] N. Court, Limb posture and gait in *Numidotherium koholense*, a primitive proboscidean from the Eocene of Algeria, *Zool. J. Lin. Soc.* 111 (1994) 297–338.
- [14] N. Court, The periotic of *Moeritherium* (Mammalia, Proboscidea): homology or homoplasy in the ear region of Tethytheria McKenna, 1975 ? *Zool. J. Linn. Soc.* 112 (1994) 13–28.
- [15] N. Court, A new species of *Numidotherium* (Mammalia: Proboscidea) from the Eocene of Libya and the early phylogeny of the Proboscidea, *J. Vert. Pal.* 15 (1995) 650–671.
- [16] N. Court, J.-J. Jaeger, Anatomy of the periotic bone in the Eocene proboscidean *Numidotherium koholense*: An example of parallel evolution in the inner ear of tethytheres, *C. R. Acad. Sci. Paris Ser. II* 312 (1991) 559–565.
- [17] C. Darwin, *On the Origin of Species*, Murray, London, 1859, facsimile Harvard University Press, Cambridge, 1964, 513 p.
- [18] R. Debruyne, A case study of apparent conflict between molecular phylogenies: the interrelationships of African elephants, *Cladistics* 21 (2005) 31–50.

- [19] R. Debruyne, V. Barriel, P. Tassy, Mitochondrial cytochrome b of the Lyakhov mammoth (Proboscidea, Mammalia): new data and phylogenetic analyses of Elephantidae, *Mol. Phyl. Evol.* 26 (2003) 421–434.
- [20] R. Debruyne, A. Van Holt, V. Barriel, P. Tassy, Status of the so-called African pygmy elephant (*Loxodonta pumilio* (Noack 1906)): phylogeny of cytochrome b and mitochondrial control region sequences, *C. R. Biologies* 326 (2003) 687–697.
- [21] C. Delmer, Les premières phases de différenciation des proboscidiens (Tethytheria, Mammalia): Le rôle de *Barytherium grave* de Libye. Thèse du Muséum national d'histoire naturelle, Paris, 2005, 413 p. + Annexes.
- [22] C. Delmer, M. Mahboubi, R. Tabuce, P. Tassy, A new species of *Moeritherium* (Proboscidea, Mammalia) from the Eocene of Algeria: New perspectives on the ancestral morphotype of the genus, *Palaeontology* 49 (2006) 421–434.
- [23] C. Delmer, New data on the Paleogene proboscidean *Numidotherium savagei*: Reassessment of its generic attribution and interpretations of the homologies of the lower incisors in the proboscideans. *Acta Pal. Pol.*, sous presse.
- [24] D.P. Domning, C.E. Ray, M.C. McKenna, Two new Oligocene Desmostylians and a discussion of Tethytherian systematics, *Smiths. Contr. Pal.* 59 (1986) 1–56.
- [25] L.S. Eggert, C.A. Rasner, D.S. Woodruff, The evolution and phylogeography of the African elephant inferred from mitochondrial DNA sequence and nuclear microsatellite markers, *Proc. R. Soc. London B* 269 (2002) 1993–2006.
- [26] M.P. Ferretti, Enamel structure of *Cuvieronius hyodon* (Proboscidea, Gomphotheriidae) with a discussion on enamel evolution in elephantoids, *J. Mammal. Evol.* 15 (2008) 37–58.
- [27] M.P. Ferretti, L. Rook, D. Torre, *Stegotrabelodon* (Proboscidea, Elephantidae) from the Late Miocene of southern Italy, *J. Vert. Pal.* 23 (2003) 659–666.
- [28] G. Ficcarelli, V. Borselli, M. Moreno Espinosa, D. Torre, New *Haplomastodon* finds from the Late Pleistocene of northern Ecuador, *Geobios* 26 (1993) 231–240.
- [29] G. Ficcarelli, V. Borselli, M. Moreno Espinosa, D. Torre, Taxonomic remarks on the South American Mastodons referred to *Haplomastodon* and *Cuvieronius*, *Geobios* 28 (1995) 745–756.
- [30] M.S. Fischer, Un trait unique de l'oreille des éléphants et des siréniens (Mammalia): un paradoxe phylogénétique, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III* 311 (1990) 157–162.
- [31] D.C. Fisher, Extinction of proboscideans in North America, in: J. Shoshani, P. Tassy (Eds.), *The Proboscidea, Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*, Oxford University Press, Oxford, 1996, pp. 296–315.
- [32] E. Gheerbrant, J. Sudre, H. Cappetta, A Palaeocene proboscidean from Morocco, *Nature* 383 (1996) 68–71.
- [33] E. Gheerbrant, J. Sudre, H. Cappetta, G. Bignot, *Phosphatherium escuilliei* du Thanésien du bassin des Ouled Abdoun (Maroc), plus ancien proboscidean (Mammalia) d'Afrique, *Geobios* 30 (1998) 247–269.
- [34] E. Gheerbrant, J. Sudre, H. Cappetta, M. Iarochene, M. Amaghaz, B. Bouya, A new large mammal from the Ypresian of Morocco: Evidence of a surprising diversity of early proboscideans, *Act. Pal. Pol.* 47 (2002) 493–506.
- [35] E. Gheerbrant, J. Sudre, P. Tassy, H. Cappetta, M. Iarochene, M. Amaghaz, B. Bouya, M. Iarochène, Nouvelles données sur *Phosphatherium escuilliei* (Mammalia, Proboscidea) de l'Eocène inférieur du Maroc, apports à la phylogénie des Proboscidea et des ongulés lophodontes : *Geodiversitas* 27 (2005) 239–333.
- [36] U.B. Göhlich, Elephantoida, (Proboscidea, Mammalia) aus dem Mittel- und Obermiozän der Oberen Süßwassermolasse Süddeutschlands: Odontologie und osteologie, *Müncher Geowiss. Abh.* 36 (1998) 1–245.
- [37] P. Grubb, C.P. Groves, J.P. Dudley, J. Shoshani, Living African elephants belong to two species: *Loxodonta africana* (Blumenbach 1797) and *Loxodonta cyclotis* (Matschie 1900), *Elephant* 2 (2000) 1–4.
- [38] R.D. Guthrie, Radiocarbon evidence of mid-Holocene mammoths stranded on an Alaskan Bering Sea island, *Nature* 429 (2004) 746–749.
- [39] R.D. Guthrie, New carbon dates link climatic change with human colonization and Pleistocene extinctions, *Nature* 441 (2006) 207–209.
- [40] J.M. Harris, Evolution of feeding mechanisms in the family Deinotheriidae (Mammalia, Proboscidea), *Zool. J. Linnean Soc.* 56 (1975) 331–362.
- [41] J.M. Harris, Family Deinotheriidae, in: J.M. Harris (Ed.), *Koobi Fora Research Project, Volume 2*, Clarendon Press, Oxford, 1983, pp. 22–39.
- [42] J.E. Kalb, D.J. Froehlich, G.L. Bell, Phylogeny of African and Eurasian Elephantoida of the Late Neogene, in: J. Shoshani, P. Tassy (Eds.), *The Proboscidea, Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*, Oxford University Press, Oxford, 1996, pp. 101–116.
- [43] J.E. Kalb, A. Mebrate, Fossil elephantoids from the hominid-bearing Awash Group, Middle Awash Valley, Afar Depression, Ethiopia, *Trans. Amer. Phil. Soc.* 83 (1993) 1–114.
- [44] G. Koentges, Evolution of anatomy and gene control, *Nature* 451 (2008) 658–663.
- [45] J. Krause, P.H. Dear, J.L. Pollack, M. Slatkin, H. Spriggs, I. Barnes, A.M. Lister, I. Ebersberger, S. Pääbo, M. Hofreiter, Multiplex amplification of the mammoth mitochondrial genome and the evolution of Elephantidae, *Nature* 439 (2006) 724–727.
- [46] W.D. Lambert, Rediagnosis of the genus *Amebelodon* (Mammalia, Proboscidea, Gomphotheriidae) with a new subgenus and species, *Amebelodon (Konobelodon) britti*, *J. Paleont.* 64 (1990) 1032–1040.
- [47] W.D. Lambert, The biogeography of the gomphotheriid proboscideans of North America, in: J. Shoshani, P. Tassy (Eds.), *The Proboscidea, Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*, Oxford University Press, Oxford, 1996, pp. 143–148.
- [48] A.-E. Lebatard, D.L. Bourlès, P. Düringer, M. Jolivet, R. Braucher, J. Carcaille, M. Schuster, N. Arnaud, P. Monié, F. Lihoreau, A. Likus, H.T. Mackaye, P. Vignaud, M. Brunet, Cosmogenic nuclide dating of *Sahelanthropus tchadensis* and *Australopithecus bahrelghazali*: Mio-Pliocene hominids from Chad, *PNAS* 105 (2008) 3226–3231.
- [49] M. Lister, A.V. Sher, The origin and evolution of the woolly mammoth, *Science* 294 (2001) 1094–1097.
- [50] M. Lister, A.V. Sher, H. Van Essen, G. Wei, The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia, *Quat. Int.* 126–128 (2005) 49–64.
- [51] M.C. Maas, J.G.M. Thewissen, J. Kappelman, *Hypsamisia seni* (Mammalia, Embrithopoda) and other mammals from the Eocene Kartal Formation of Turkey, *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.* 34 (1998) 286–297.
- [52] H. T. Mackaye, Les proboscidiens du Mio-Pliocène du Tchad: biodiversité, biochronologie, paléocécologie et paléo-

- biogéographie, Thèse de l'Université de Poitiers, 2001, 214 p.
- [53] H.T. Mackaye, M. Brunet, P. Tassy, *Selenetherium kolleensis* nov. g. nov. sp.: un nouveau Proboscidea (Mammalia) dans le Pliocène tchadien, *Geobios* 38 (2005) 765–777.
- [54] O. Madsen, M.S. Scally, C.J. Douady, D.J. Kao, R.W. Debry, R. Adkins, H.M. Amrine, M.J. Stanhope, W.W. de Jong, M.S. Springer, Parallel adaptive radiations in two major clades of placental mammals, *Nature* 409 (2001) 610–614.
- [55] V.J. Maglio, Origin and evolution of the Elephantidae, *Trans. Amer. Phil. Soc.* 63 (1973) 1–149.
- [56] M. Mahboubi, R. Ameur, J.-Y. Crochet, J.-J. Jaeger, El Kohol (Saharan Atlas, Algeria): A new Eocene mammals locality in north western Africa, *Palaeontogr. A* 192 (1986) 15–49.
- [57] G.N. Markov, N. Spassov, Primitive mammoths from Northeast Bulgaria in the context of the earliest mammoth migrations in Europe, in: A. Petrulescu, E. Stiuca, (Eds.), *Advances in Vertebrate Paleontology "Hen to Panta"*, Bucharest, 2003, pp. 53–58.
- [58] H. Matsumoto, A contribution to the knowledge of *Moeritherium*, *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 48 (1923) 97–140.
- [59] H. Matsumoto, A revision of *Palaeomastodon* dividing it into two genera, and with description of two new species, *Bull. Amer. Mus. Natur. Hist.* 50 (1924) 1–58.
- [60] H. Matsumoto, On two new mastodonts and an archetypal *Stegodon* of Japan, *Sci. Rep. Tôhoku Imp. Univ. Sendai, Geol.* 2 (1927) 1–11.
- [61] McDougall, C.S. Feibel, Numerical age control for the Miocene-Pliocene succession at Lothagam, a hominoid-bearing sequence in northern Kenya Rift, *J. Geol. Soc. (London)* 156 (1999) 731–745.
- [62] M.C. McKenna, Toward a phylogenetic classification of the Mammalia, in: W.P. Luckett, F.S. Szalay (Eds.), *Phylogeny of the Primates*, Plenum Publishing Corporation, 1975, pp. 21–46.
- [63] F. Metz-Muller, Mise en évidence d'une variation intraspécifique des caractères dentaires chez *Anancus arvernensis* (Proboscidea, Mammalia) du gisement de Dorkovo (Pliocène ancien de Bulgarie, Biozone MN14), *Geobios* 28 (1995) 737–743.
- [64] F. Metz-Muller, A mandible of *Anancus arvernensis* (Proboscidea, Mammalia, Pliocene) with pentalophodont M2s – significance of the pentalophodont grade in *Anancus*, *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.* 12 (1996) 709–726.
- [65] D. Mol, The Langebaanweg locality: an important site for a better view of the evolutionary history of the mammoths, *African Nat. Hist.* 2 (2006) 190–191.
- [66] W.J. Murphy, E. Eizirik, S.J. O'Brien, O. Madsen, M. Scally, C.J. Douady, E. Teeling, O. Ryder, M.J. Stanhope, W. De Jong, M.S. Springer, Resolution of the early placental mammal radiation using Bayesian Phylogenetics, *Science* 294 (2001) 2348–2351.
- [67] M. Noro, R. Masuda, I. Dubrovo, M.C. Yoshida, M. Kato, Molecular phylogenetic inference of the woolly mammoth *Mammuthus primigenius*, based on complete sequences of mitochondrial cytochrome b and 12S ribosomal RNA genes, *J. Mol. Evol.* 46 (1998) 314–326.
- [68] T. Ozawa, S. Hayashi, V.M. Mikhelson, Phylogenetic position of mammoth and steller's sea cow within Tethytheria demonstrated by mitochondrial DNA sequences, *J. Mol. Evol.* 44 (1997) 406–413.
- [69] M. Pickford, New Proboscidea from the Miocene strata in the lower Orange River Valley, Namibia, in: M. Pickford, B. Senut (Eds.), *Paleontology of the Orange River Valley, Namibia*, Geological Survey of Namibia Memoir 19, Windhoek, (2003) 207–256.
- [70] G. Pilgrim, The Tertiary and post-Tertiary freshwater deposits of Baluchistan and Sind with notices of new vertebrates, *Rec. Geol. Surv. India* 37 (1908) 139–166.
- [71] H.N. Poinar, C. Schwarz, J. Qi, B. Shapiro, R.D. Macphee, B. Buigues, A. Tikhonov, D.H. Huson, L.P. Tomsho, A. Auch, M. Rampp, W. Miller, S.C. Shuster, Metagenomics to paleogenomics: large-scale sequencing of mammoth DNA, *Science* 311 (2006) 392–394.
- [72] J.L. Prado, M.T. Alberdi, G.N. Gomez, Late Pleistocene gomphotheres (Proboscidea) remains from the Arroyo Tapalqué locality (Buenos Aires, Argentina) and their taxonomic and biogeographic implications, *N. Jb. Geol. Paläont. Abh.* 225 (2002) 275–296.
- [73] L. Roca, N. Georgiadis, J. Pecon-Slattery, S.J. O'Brien, Genetic evidence for two species of elephant in Africa, *Science* 293 (2001) 1473–1477.
- [74] E.I. Rogaevev, Y.K. Moliaka, B.A. Malyarchuk, F.A. Kondrashov, M.V. Derencko, I. Chumakov, A.P. Grogorenko, Complete mitochondrial genome and phylogeny of Pleistocene Mammoth *Mammuthus primigenius*, *PlosBiol.* 4 (2006) 73.
- [75] N. Rohland, A.-S. Malaspinas, J.L. Pollack, M. Slatkin, P. Matheus, M. Hofreiter, Proboscidean mitogenomics: chronology and mode of elephant evolution using mastodon as outgroup, *PlosBiol.* 5 (2007) 207.
- [76] H. Saegusa, Stegodontidae: evolutionary relationships, in: J. Shoshani, P. Tassy (Eds.), *The Proboscidea, Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*, Oxford University Press, Oxford, 1996, pp. 178–190.
- [77] H. Saegusa, Dwarf *Stegolophodon* from the Miocene of Japan, in: IMC 9 - IX International Mammalogical Congress, Abstracts, Science Council of Japan – Mammalogical Society of Japan, Sapporo, (2005) 290–291.
- [78] W.J. Sanders, Oldest record of *Stegodon* (Mammalia: Proboscidea), *J. Vert. Pal.* 19 (1999) 793–797.
- [79] W.J. Sanders, Comparative description and taxonomy of proboscidean fossils from Langebaanweg, South Africa, *African Nat. Hist.* 2 (2006) 196–197.
- [80] W.J. Sanders, Taxonomic review of fossil Proboscidea (Mammalia) from Langebaanweg, South Africa, *Trans. Roy. Soc. S. Afr.* 62 (2007) 1–16.
- [81] W.J. Sanders, J. Kappelman, D.T. Rasmussen, New large-bodied mammals from the Late Oligocene site of Chilga, Ethiopia, *Acta Palaeontol. Pol.* 49 (2004) 365–392.
- [82] W.J. Sanders, E.R. Miller, New proboscideans from the Early Miocene of Wadi Moghara, Egypt, *J. Vert. Pal.* 22 (2002) 388–404.
- [83] J.J. Saunders, North American Mammutidae, in: J. Shoshani, P. Tassy (Eds.), *The Proboscidea, Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*, Oxford University Press, Oxford, 1996, pp. 271–279.
- [84] R.J.G. Savage, Early Tertiary mammal locality in southern Libya, *Proc. Geol. Soc., London* 1657 (1969) 167–171.
- [85] E.R. Seiffert, Revised age estimates for the Later Paleogene mammal faunas of Egypt and Oman, *PNAS* 103 (2006) 5000–5005.
- [86] J. Shoshani, Para- or monophyly of the gomphotheres and their position within Proboscidea, in: J. Shoshani, P. Tassy (Eds.), *The Proboscidea, Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*, Oxford University Press, Oxford, 1996, pp. 149–177.

- [87] J. Shoshani, Understanding proboscidean evolution: a formidable task, *TREE* 13 (1998) 480–487.
- [88] J. Shoshani, W.J. Sanders, P. Tassy, Elephants and other proboscideans: a summary of recent findings and new taxonomic suggestions, in: G. Cavarretta, P. Gioia, M. Mussi, M.R. Palombo (Eds.), *Proceedings of the First International Congress of La Terra degli Elefanti, The World of Elephants, Consiglio Nazionale delle Ricerche, Roma* (2001) 676–679.
- [89] J. Shoshani, P. Tassy, Summary, conclusion, and a glimpse into the future, in: J. Shoshani, P. Tassy (Eds.), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of elephants and their relatives*, Oxford University Press, Oxford, 1996, pp. 335–348.
- [90] J. Shoshani, P. Tassy, Advances in proboscidean taxonomy & classification, anatomy & physiology, and ecology & behavior, *Quat. Int.* 126–128 (2005) 5–20.
- [91] J. Shoshani, R.C. Walter, M. Abraha, S. Brehe, P. Tassy, W.J. Sanders, G.H. Marchant, Y. Libsekal, T. Ghirmai, D. Zinner, A proboscidean from the Late Oligocene of Eritrea, a « missing link » between early Elephantiformes and Elephantimorpha, and biogeographic implications, *PNAS* 103 (2006) 17296–17301.
- [92] J. Shoshani, R.M. West, N.C. Court, R.J.G. Savage, J.M. Harris, The earliest proboscideans: general plan, taxonomy and palaeoecology, in: J. Shoshani, P. Tassy (Eds.), *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of elephants and their relatives*, Oxford University Press, Oxford, 1996, pp. 57–75.
- [93] R. Tabuce, C. Delmer, E. Gheerbrant, Evolution of the tooth enamel microstructure in the earliest proboscideans (Mammalia), *Zool J. Linn. Soc.* 149 (2007) 611–628.
- [94] P. Tassy, Le crâne de *Moeritherium* (Proboscidea, Mammalia) de l'Éocène de Dor El Talha (Libye) et le problème de la classification phylogénétique du genre dans les Tethytheria McKenna, 1975, *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 4^o série 3 (1981) 87–147.
- [95] P. Tassy, Les principales dichotomies dans l'histoire des proboscidea (Mammalia) : une approche phylogénétique, *Geobios Mémoire spécial* 6 (1982) 225–245.
- [96] P. Tassy, Nouveaux Elephantoides (Mammalia) dans le Miocène du Kenya. *Cahiers de Paléontologie*, Editions du CNRS, Paris, 1986, 135 p.
- [97] P. Tassy, Le statut systématique de l'espèce *Hemimastodon crepusculi* (PILGRIM, 1908) : l'éternel problème de l'homologie et de la convergence, *Ann. Paléont.* 76 (1988) 115–127.
- [98] P. Tassy, Les proboscidiens fossiles (Mammalia) du Rift occidental, Ouganda, in: B. Senut, M. Pickford (Eds.), *Geology and palaeobiology of the Albertine Rift Valley, Uganda-Zaire*, vol. 2: Paléobiologie/Palaeobiology, C.I.F.E.G., Occas. Publ. 29, Orléans, 1994, pp. 215–255.
- [99] P. Tassy, Origin and differentiation of the Elephantiformes (Mammalia), *Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg, (NF)* 34 (1994) 73–94.
- [100] P. Tassy, The earliest gomphotheres, in: J. Shoshani, P. Tassy (Eds.), *The Proboscidea, Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*, Oxford University Press, Oxford, 1996, pp. 89–91.
- [101] P. Tassy, Who is who among the Proboscidea ? in: J. Shoshani, P. Tassy (Eds.), *The Proboscidea, Evolution and Palaeoecology of Elephants and their Relatives*, Oxford University Press, Oxford, 1996, pp. 39–48.
- [102] P. Tassy, Miocene Elephantids (Mammalia) from the Emirate of Abu Dhabi, United Arab Emirates: paleobiogeographic implications, in: P.J. Whybrow, A. Hill (Eds.), *Fossil Vertebrates of Arabia*, Yale University Press, New Haven & London, 1999, pp. 209–233.
- [103] P. Tassy, Elephantoides from Lothagam, in: M.G. Leakey, J.M. Harris (Eds.), *Lothagam: the Dawn of Humanity in eastern Africa*, Columbia University Press, New York, 2003, pp. 331–358.
- [104] P. Tassy, La famille des mammoths, *Dossier Pour la Science* 43 (2004) 6–13.
- [105] P. Tassy, P. Anupandhanat, L. Ginsburg, P. Mein, B. Ratanastien, V. Sutteethorn, A new *Stegolophodon* (Proboscidea, Mammalia) in the Miocene of northern Thailand *Geobios* 25 (1992) 511–523.
- [106] P. Tassy, M. Pickford, Un nouveau mastodonte zygolophodonte (Proboscidea, Mammalia) dans le Miocène inférieur d'Afrique orientale : systématique et paléoenvironnement, *Geobios* 16 (1983) 53–77.
- [107] P. Tassy, J. Shoshani, The Tethytheria: Elephants and their relatives, in: M.J. Benton (Ed.), *The phylogeny and classification of the Tetrapods, Volume 2, Mammals*, Clarendon Press, Oxford, 1988, pp. 283–315.
- [108] M.G. Thomas, E. Hegelberg, H.B. Jones, Z. Yang, A.M. Lister, A molecular and morphological evidence on the phylogeny of the Elephantidae, *Proc. R. Soc. London B267* (2000) 2493–2525.
- [109] A. Tikhonov, L. Agenbroad, S. Vartanyan, Comparative analysis of the mammoth populations on Wrangel Island and the Channel Islands, *DEINSEA* 9 (2003) 415–420.
- [110] H. Tobien, Zur paläontologischen Geschichte der Mastodonten (Proboscidea, Mammalia), *Mainzer Geowiss. Mitt.* 5 (1976) 143–225.
- [111] H. Tobien, The structure of the mastodont molar (Proboscidea, Mammalia) Part 3: The Oligocene mastodont genera *Palaeomastodon*, *Phiomia* and the Eo/Oligocene Paenungulate *Moeritherium*, *Mainzer Geowiss. Mitt.* 6 (1978) 177–208.
- [112] H. Tobien, A note on the mastodont taxa (Proboscidea, Mammalia) of the “Dinothierensande” (Upper Miocene, Rheinhessen, Federal Republic of Germany), *Mainzer Geowiss. Mitt.* 9 (1980) 187–201.
- [113] H. Tobien, G.F. Chen, Y.Q. Li, Mastodonts (Proboscidea, Mammalia) from the Late Neogene and Early Pleistocene of People's Republic of China, Pt.1, *Mainzer Geowiss. Mitt.* 15 (1986) 119–181.
- [114] J.-L. Welcomme, Le plus ancien crâne de proboscideen d'Europe, *Gomphotherium hannibali* nov. sp. (Proboscidea, Mammalia), du Miocène inférieur du Languedoc (France), *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 319 (1994) 135–140.
- [115] N.A. Wells, P.D. Gingerich, Review of Eocene Anthracobunidae (Mammalia, Proboscidea) with a new genus and species, *Jozaria pallustris*, from the Kuldana formation of Kohat (Pakistan), *Contr. Mus. Pal. Michigan* 26 (1983) 117–139.
- [116] R.M. West, South Asian Middle Eocene Moeritheres (Mammalia: Tethytheria), *Ann. Carn. Mus.* 52 (1983) 359–373.