

Les Proboscidiens (Mammalia) du gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme, France)

Proboscidea (Mammalia) from the Middle Villafranchian site of Saint-Vallier (Drôme, France)

Claude Guérin

UMR 5125 du CNRS « Paléoenvironnements et paléobiosphère » et UFR des Sciences de la Terre, Université Claude Bernard Lyon-1,
43, Boulevard du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne cedex, France

Reçu le 18 février 2004 ; accepté le 9 avril 2004

Résumé

Les nouvelles fouilles de Saint-Vallier ont livré sept restes de Proboscidiens dont cinq sont étudiables. Il s'agit de *Anancus arvernensis falconeri*, caractéristique du Villafranchien moyen et du début du Villafranchien supérieur. Ce matériel ne diffère en rien de celui, représenté par 39 restes étudiables, recueilli lors des anciennes fouilles par Viret, qui n'en signale qu'une dizaine. Ce mastodonte était particulièrement ubiquiste et vivait dans des biotopes très divers, depuis la forêt claire jusqu'à la savane localement boisée. Nous n'avons pas découverts de restes de *Mammuthus meridionalis* alors que Viret en avait recueilli 17 pièces, dont cinq seulement sont signalées dans son travail de 1954 ; une partie de ce matériel pratiquement inédit, notamment les dents jugales, est brièvement décrite et figurée.

© 2004 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

New excavations at Saint-Vallier yielded seven Proboscidean remains, whose 5 are in a sufficient state of preservation. All fossils pertain to the mastodont *Anancus arvernensis falconeri*, typical of the Middle Villafranchian and of the lowermost Upper Villafranchian. This material is perfectly similar to the numerous remains (39 pieces) found by Viret during the old excavations (but Viret gave a brief list of ten only). It was a very ubiquitous species, living in various biotopes such as the open woodland and the locally wooded savanna. We did not recover any remain of *Mammuthus meridionalis* when Viret discovered 17 fossils of that primitive mammoth (5 only are mentioned in Viret's, 1954 work). A part of this practically unpublished material is briefly described and illustrated.

© 2004 Elsevier SAS. All rights reserved.

Mots clés : Mammalia ; Proboscidea ; Gomphotheriidae ; Elephantidae ; *Anancus arvernensis falconeri* ; *Mammuthus meridionalis meridionalis* ; Villafranchien moyen ; Drôme ; France

Keywords : Mammalia; Proboscidea; Gomphotheriidae; Elephantidae; *Anancus arvernensis falconeri*; *Mammuthus meridionalis meridionalis*; Middle Villafranchian; Drôme; France

La présence de deux Proboscidiens dans le gisement de Montrebut à Saint-Vallier a été signalée dès les trois publications préliminaires de Viret (1948a, b, 1949). Il y est alors question de la coexistence d'un mastodonte dénommé *Bunolophodon arvernensis* Croizet et Jobert, et d'un éléphant désigné *Elephas* sp. mais rapporté dans le texte à « très probablement *Archidiskodon*

meridionalis-planifrons » (Viret, 1948a) puis ultérieurement à *Archidiskodon meridionalis* (Viret, 1948b) ; en 1949 la désignation du mastodonte ne change pas dans la liste faunique mais devient *Anancus arvernensis* dans le commentaire paléoécologique, alors que celle de l'éléphant devient « *Elephas* sp. (probablement *planifrons*) ». L'association d'un mastodonte et d'un éléphant est un des principaux arguments ayant permis à Viret (1948a) de dater, dès le début de ses fouilles, le site de Saint-Vallier du « Villafranchien typique ».

Adresse e-mail : claud.guerin@univ-lyon1.fr (C. Guérin).

Le matériel extrait lors des fouilles de Viret est bien plus important que celui mentionné dans son ouvrage de 1954 : il existe 54 restes de Proboscidiens enregistrés au catalogue du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon, que j'ai déterminés. Or seulement 13 restes de mastodontes et sept d'éléphants, soit 20 spécimens conservés à Lyon et à Bâle, ont été très brièvement décrits ou, le plus souvent, seulement signalés par cet auteur en 1954 comme respectivement *Anancus arvernensis* (Croizet et Jobert) et *Elephas (Archidiskodon) meridionalis* Nesti. Présentement *A. arvernensis* reste une appellation valide pour le mastodonte mais *Mammuthus meridionalis* est celle qui convient le mieux pour l'éléphant (Beden, 1976 ; Guérin, 1996).

Les fossiles recueillis par Viret l'ont été sans aucun repérage stratigraphique, alors que nous avons reconnu dès le début de nos recherches deux niveaux fossilifères distincts (Debard et al., 1994 ; Pastre et al., 1996). Les restes de proboscidiens que nous avons découverts proviennent tous du niveau supérieur (banc durci LD 3), qui a fourni l'essentiel de la faune et représente le gisement-type de Saint-Vallier.

1. Le mastodonte arverne, *Anancus arvernensis* (Croizet et Jobert, 1828)

1.1. Matériel

1.1.1. Le nouveau matériel

Les nouvelles fouilles ont livré :

- un cubitus gauche incomplet n° FSL 495917 ;
- un oncifforme gauche complet n° FSL 495351 ;
- un tibia gauche juvénile, non épiphysé distalement, n° FSL 497137 ;
- un péroné gauche incomplet distalement, n° FSL 497902.

Soit cinq pièces étudiables, auxquelles s'ajoutent une omoplate fragmentaire et en très mauvais état et un fragment d'astragale n° FSL 496889, non étudiables.

1.1.2. Disposition dans le gisement

Valli (2001) indique que le cubitus, le tibia, le péroné et le fragment d'astragale proviennent de la Lentille 3 (branche E-W), ces quatre pièces appartiennent donc peut-être au même individu qui serait subadulte (car le tibia, bien que non épiphysé distalement, est long et épais). L'omoplate a été recueillie dans le Locus 5 et l'oncifforme dans le Locus 2 (locus nord, amas A). Tous les restes de mastodontes recueillis lors des nouvelles fouilles proviennent donc du lèss à bancs durcis n° 3 (LD 3).

1.1.3. Le matériel issu des anciennes fouilles

Les anciennes fouilles avaient livré nettement plus de matériel que n'en recense Viret en 1954. Dans la liste qui suit le matériel signalé par cet auteur est indiqué par un astérisque * à la suite de son numéro actuel ; pour lever toute ambiguïté j'ai précisé à chaque fois l'ancien numéro (commençant par QSV) de chaque pièce ; certains fossiles, dégagés tardivement après le départ en retraite de Viret, ne possèdent pas d'ancien numéro :

- un fragment de demi-mandibule gauche juvénile portant D /3 peu usée et le germe de D /4 (Musée de Lyon, n° 20.164 218*, ex QSV 156) ;

- un fragment de demi-mandibule droite juvénile portant D /2 et le germe de D /4 (Musée de Lyon, n° 20.164 271, ex QSV 1218) ;
- une M /2 gauche très usée (Musée de Lyon, n° 20.164 215*, ex QSV 153) ;
- une D /2 isolée (Musée de Lyon, n° 20.164 268, ex QSV 1215) ;
- deux oncifformes (Musée de Lyon, gauche n° 20.164 216 * ex QSV 154 et droit n° 20.164 280) ;
- un semi-lunaire droit (Musée de Lyon, n° 20.164 267 ex QSV 1214) ;
- trois magnums (Musée de Lyon, un droit n° 20.164 283, un gauche n° 20.164 289, un juvénile incomplet n° 20.164 232 ex QSV 164) ;
- deux pyramidaux droits (Musée de Lyon, n° 20.164 229 ex QSV 161 et n° 20.164 253 ex QSV 1208) ;
- deux trapézoïdes gauches (Musée de Lyon, n° 20.164 266* ex QSV 1213 et 20.164 284) ;
- un pisiforme (Musée de Lyon, n° 20.164 270 ex QSV 1217) ;
- un Mc III gauche complet (Musée de Lyon, n° 20.164 292) ;
- un tibia (Musée de Lyon, n° 20.164 263 ex QSV 1211 a) ;
- une partie de patte arrière gauche en connexion (Musée de Lyon), comprenant un tibia complet n° 20.164 254* ex QSV 1210 a, un calcaneum n° 20.164 257* ex QSV 1210 d, un astragale n° 20.164 256 ex QSV 1210 c – non signalé par Viret –, un naviculaire n° 20.164 258* ex QSV 1210 e, un cuboïde n° 20.162 259* ex QSV 1210 f, un cunéiforme externe n° 20.164 260* ex QSV 1210 g, un cunéiforme interne n° 20.164 261* ex QSV 1210 h ;
- trois astragales (Musée de Lyon, n° 20.164 226 ex QSV 160 b, 20.164 230 ex QSV 162, 20.164 231 ex QSV 163) ;
- un calcaneum incomplet juvénile (Musée de Lyon, n° 20.164 225 ex QSV 160 a) ;
- deux cuboïdes droits (Musée de Lyon, n° 20.164 228 ex QSV 160 d et n° 20.164 286) ;
- un naviculaire (Musée de Lyon, n° 20.164 227 ex QSV 160 c) ;
- cinq éléments d'un pied droit en connexion (Musée de Lyon, n° 20.164 265 ex QSV 1212) comprenant la partie proximale du Mt II, le Mt III complet, une partie du Mt IV et deux premières phalanges ;
- trois éléments d'un pied gauche en connexion (Musée de Lyon, n° 20.164 262 ex QSV 1210 k) comprenant les épiphyses proximales du Mt III et du Mt IV, et le Mt V complet.

Une partie seulement de ce matériel a été décrite, et très brièvement ; rien n'a été figuré, la seule illustration étant un cubitus de Proboscidien non déterminé et rongé par les porcs-épics (Viret, 1954 : Pl. 30, Fig. 4). La seule conclusion qu'en tire Viret, outre sa détermination spécifique, est qu'aucun fossile de Saint-Vallier ne peut être rapporté au mastodonte zygodonte *Zygodon borsoni* attesté dans divers gisements du Ruscinien et du Villafranchien inférieur, notamment à Vialette, qu'il qualifie de « colosse » par rapport à *A. arvernensis*. Mais l'éléphant méridional est

lui aussi beaucoup plus gros que le mastodonte arverne. Toutefois Heintz (1969) établira que *Z. borsoni* n'est jamais, au moins en France, contemporain de l'éléphant méridional.

1.2. Systématique et définitions

Les travaux de Tassy (1985, 1986) ont complètement bouleversé la systématique des Proboscidiens. En ce qui concerne *Anancus arvernensis* ils ont été repris et complétés par Metz-Muller (2000).

Super-ordre TETHYHERIA McKenna, 1975

Ordre PROBOSCIDEA Illiger, 1811

Superfamille ELEPHANTOIDEA Gray, 1821

Famille GOMPHOTHERIIDAE (paraphylétique)
(« gomphothères » rang incertae sedis, Tassy, 1985 ;
« tetralophodont Gomphotheres » pour Shoshani et al., 2001)

Sous-famille non dénommée (Tassy, 1985)

Genre *Anancus* Aymard (in Dorlhac, 1855)

Diagnose du genre (d'après Tassy, 1986 et Metz-Muller, 2000) : Gomphothère tétralophodonte au crâne court et haut, en dôme ; bulles tympaniques agrandies. Mandibule brévirostre dépourvue de défenses. Défenses supérieures presque rectilignes (d'où le nom de genre, qui signifie « sans courbure »), sans émail chez l'adulte. Plus de prémolaires. Molaires bunodontes ; les intermédiaires sont de grade tétralophodonte. Molaires supérieures avec réduction du conule central prétrite postérieur des lophes, et décalage vers l'avant de la moitié prétrite par rapport au sillon médian. Molaires inférieures avec réduction du conulide central prétrite antérieur des lophides, et fusion de ce conulide avec le mésoconule ; décalage vers l'arrière de la moitié prétrite par rapport au sillon médian. Le décalage des moitiés prétrites et posttrites entraîne un contact alterné des lophes et lophides successifs.

L'espèce-type du genre est *Mastodon arvernensis* Croizet et Jobert, 1828.

Espèce : *A. arvernensis* (Croizet et Jobert, 1828).

Diagnose de l'espèce (adaptée de Metz-Muller, 2000) : *Anancus* évolué au crâne élevé, avec fosse incisive et palais larges ; orbites situées à l'avant de la rangée dentaire ; basi-crâne moyennement redressé avec processus latéral de l'alisphénoïde plat et convexe latéralement. Mandibule brévirostre. Il existe un important décalage des contacts interlophes/interlophides pour les dents jugales prétrites et posttrites sans conservation du contact primitif prétrite/prétrite. Jugales brachyodontes. Molaires intermédiaires à quatre lophes ou lophides, la M/2 étant exceptionnellement pentalophodonte. M/3 avec cinq ou six lophes ou lophides.

Les défenses pouvaient dépasser 3 m de long. La taille au garrot atteignait 2,5 à 3 m.

Types : Après qu'ils aient été sélectionnés en 1936 par Osborn comme « cotypes », Boeuf (1983) a désigné comme lectotype un fragment de maxillaire droit juvénile des Etouaires portant D/2/ et D/3/, figuré par Croizet et Jobert (1828 : Pl. II, Fig. 7), et comme paralectotypes le reste du matériel figuré par Croizet et Jobert ; celui-ci a été révisé par Metz-Muller ; il s'agit de : D/2/ et D/3/ gauches isolées du même individu, D/3 gauche isolée, hémimandibule droite portant D/2, D/3 et le germe de D/4, M/1 gauche isolée, M/1 droite isolée.

Le gisement-type est Perrier-Les Etouaires (zone MNQ 16 b), il date de 2,5 Ma (Poidevin et al., 1984).

Sous-espèce *A. arvernensis falconeri* Osborn, 1926

Diagnose de la sous-espèce (adaptée de Metz-Muller, 2000) : éléments du basicrâne non imbriqués. Jugales relativement petites, particulièrement la dernière. D/2/ avec paracône et protocône décalés. M/3 pentalophodonte subhypsodonte à tubercules fortement inclinés vers l'avant pour les plus antérieurs, verticaux pour les suivants, et bien alternés, à vallées étroites envahies de ciment.

L'hotype est une M/3 gauche.

Le gisement-type est le Red Crag du Suffolk (Grande-Bretagne), qui appartient à l'unité standard MNQ 17 (voir la synthèse finale de ce volume).

Synonymie : Metz-Muller (2000) a établi que *Anancus arvernensis chilhiacensis* Boeuf, 1992, défini à Chilhac (début de la zone MNQ 18) n'était qu'un synonyme récent de *A. arvernensis falconeri*.

1.3. Étude anatomique

Le crâne et la denture d'*Anancus arvernensis* ont fait l'objet de nombreux travaux depuis une trentaine d'années : Beden et Campy (1975), Boeuf (1992), Tobien (1976, 1978), Metz-Muller (2000)... En revanche le squelette post-cranien n'a guère été étudié, et il en est d'ailleurs de même pour tous les Proboscidiens antérieurs au Pléistocène récent. Le travail publié en 1977 par Tassy sur *Gomphotherium angustidens* du Burdigalien de l'Orléanais constitue une des rares exceptions et m'a servi en partie de terme de comparaison.

1.3.1. Le cubitus

Le fragment dont je dispose dépasse 520 mm de long, l'épiphyse distale et l'olécrâne ont disparu.

L'os est particulièrement trapu : la largeur maximale au niveau de l'articulation humérale atteint 200 mm, la diaphyse en son milieu présente un diamètre transversal de 93 mm et un diamètre antéropostérieur de 98 mm.

Tassy note que le lobe interne de l'articulation humérale est plus développé que l'externe mais notre spécimen montre une différence entre les deux lobes moins forte que pour *G. angustidens*.

La diaphyse, convexe verticalement, est à section triangulaire avec une face antérieure concave transversalement. Une forte crête tranchante traverse obliquement la face latérale de la diaphyse sur les deux premiers tiers de sa longueur.

1.3.2. L'onciforme

La pièce (Fig. 1 et 2) est complète et en bon état. Sa longueur (variable P de Tassy) atteint 114 mm, sa largeur (variable L de Tassy) 110 mm et sa hauteur 69 mm. Longueur et largeur sont bien supérieures à celles de *G. angustidens*, mais la hauteur est nettement plus faible (Tassy, 1977 : Tabl. 19). Viret (1954) donne les dimensions comparées d'un spécimen de Saint-Vallier sensiblement plus petit quoiqu'un peu plus haut (respectivement 96 × 90 × 78 mm) ; elles sont un peu plus faibles mais du même ordre que pour un individu du Valdarno alors que deux spécimens de *Zygodolophodon borsoni* de Vialette sont incomparablement plus grands.



Fig. 1. *Anancus arvernensis falconeri* de Saint-Vallier (Drôme). Onciforme gauche n° FSL 495351, vue proximale.
Fig. 1. *Anancus arvernensis falconeri* of Saint-Vallier (Drôme). Left Unciform No. FSL 495351, proximal view.

Fig. 2. *Anancus arvernensis falconeri* de Saint-Vallier (Drôme). Onciforme gauche n° FSL 495351, vue médiale.
Fig. 2. *Anancus arvernensis falconeri* of Saint-Vallier (Drôme). Left Unciform No. FSL 495351, medial view.

Fig. 3. *Anancus arvernensis falconeri* de Saint-Vallier (Drôme). Tibia gauche n° FSL 495917, vue de face.
Fig. 3. *Anancus arvernensis falconeri* of Saint-Vallier (Drôme). Left tibia No. FSL 495917, front view.

La morphologie est assez différente de celle de *G. angustidens* (Tassy, 1977 : Fig. 19). La face antérieure possède un contour en demi-ellipse déprimée distalement ; l'angle qui constitue le bord latéral est beaucoup plus régulièrement convexe que chez *G. angustidens*.

La face médiale (Fig. 2) répond au magnum par une grande facette occupant toute sa partie supérieure ; la limite inférieure de cette facette est légèrement concave. Le bord antérieur de cette face médiale est différent de *G. angustidens* : il est vertical dans sa partie supérieure et convexe plus bas, de telle façon que le point le plus antérieur de ce bord soit proche du bord distal ; l'angle antérodistal est plus saillant. Le bord proximal est franchement concave. L'apophyse postérodistale est très développée vers l'arrière et le bas.

La face distale est trapézoïdale. Son bord latéral est plus court et son bord postérieur plus oblique et plus long que pour *G. angustidens*. La facette articulaire latérale qui répond au Mc III est une bande de largeur constante (environ 40 mm) étendue le long du bord latéral et parallèlement à celui-ci. Comme chez *G. angustidens* elle est inclinée à 60° environ par rapport à la facette médiale.

1.3.3. Le tibia

L'os (Figs. 3–6), encore juvénile, n'est pas épiphysé distalement ; il dépasse 530 mm de long. Le diamètre transversal de l'épiphyse proximale est supérieur à 185 mm. La diaphyse en son milieu présente un diamètre transversal de 79 mm et un diamètre antéropostérieur de 80 mm. Viret (1954) donne quelques dimensions comparées pour trois tibias adultes de Saint-Vallier, mais je n'en ai retrouvé que deux au Muséum d'Histoire naturelle de Lyon ; il précise que le plus grand de ces trois spécimens dépasse les tibias du Rusciniens de Montpellier et Saint-Laurent-des-Arbres, et du Villafranchien inférieur de Perrier-Les Etouaires.

L'articulation proximale, globalement oblique vers l'arrière et le bas en vue de profil (Figs. 5 et 6), est constituée de deux facettes fémorales très concaves séparées par une crête en dièdre aigu ; la facette médiale est beaucoup plus haute et plus étroite que la facette latérale. Le bord médial de l'articulation est arrondi. Le bord postérieur présente un fort rentrant entre les facettes, au niveau du dièdre.

La diaphyse possède une section triangulaire dans ses deux tiers proximaux grâce à une crête tibiale puissante sur sa face antérieure (Fig. 3), puis s'arrondit distalement ; sa face postérieure est concave, particulièrement aux extrémités (Fig. 4).



Fig. 4. *Anancus arvernensis falconeri* de Saint-Vallier (Drôme). Tibia gauche n° FSL 495917, vue postérieure.

Fig. 4. *Anancus arvernensis falconeri* of Saint-Vallier (Drôme). Left tibia No. FSL 495917, posterior view.

Fig. 5. *Anancus arvernensis falconeri* de Saint-Vallier (Drôme). Tibia gauche n° FSL 495917, vue latérale.

Fig. 5. *Anancus arvernensis falconeri* of Saint-Vallier (Drôme). Left tibia No. FSL 495917, lateral view.

1.3.4. Le péroné

Le péroné dont je dispose est incomplet distalement ; il dépasse 550 mm en longueur (Fig. 7). À mi-longueur environ de la diaphyse, le diamètre transversal et le diamètre antéropostérieur atteignent environ 37 et 45 mm respectivement.

L'épiphyse proximale est en triangle disposé pointe en avant, avec une surface supérieure à peu près plane.

La diaphyse est en S ; sa section est triangulaire dans sa moitié supérieure, elliptique dans sa moitié inférieure.

1.3.5. Quelques observations sur le matériel inédit issu des fouilles Viret

Viret ne donne que quelques rares dimensions, n'indique nulle part sa technique de mesure et ne figure aucune pièce significative. J'ai donc remesuré une partie de son matériel en utilisant, pour les restes post-crâniens, la méthode que j'avais mise au point pour les *Rhinocerotidae* (Guérin, 1980).

La D/2 porte une haute cuspide principale constituée de deux tubercules étroitement accolés ; en avant se trouve un cingulum muni d'une pointe axiale, en arrière une cuspide basse, constituée aussi de deux tubercules accolés. Le spécimen 20.164 268 n'est pas usé, il est long de 22 mm pour une largeur antérieure de 10,7 mm et une largeur postérieure de 12 mm ; la hauteur maximale de la couronne est 14 mm. La D/2 de l'hémi-mandibule 20.164 271, également vierge, est de construction identique pour

une longueur de 21,3 mm et des largeurs antérieure et postérieure de 11 et 12,3 mm, pour une hauteur de 13 mm.

La D/3 de l'hémi-mandibule n° 20.164 218 est usée sauf dans sa partie postérieure. Elle est constituée de trois paires de tubercules principaux, d'un cingulum antérieur et de deux tubercules accessoires en arrière, formant talon (Figs. 8 et 9). La longueur est 52 mm, la largeur 22 mm au niveau de la première paire de tubercules, 25,7 mm au niveau de la deuxième et 28,6 mm au niveau de la troisième.

La D/4 de cette même hémi-mandibule compte 4 paires de tubercules principaux, sa longueur peut être estimée à 80 mm environ (Figs. 8 et 9).

Les dimensions du métacarpien III n° 20.164 292 sont données Tableau 1.

Les dimensions des deux tibias, celui de la patte postérieure en connexion partielle n° 20.164 254 et le tibia isolé n° 20.164.263, qui s'articule avec un péroné complet, sont données Tableau 1.

Les dimensions du métatarsien III complet mais pas dégagé en arrière (pied droit incomplet en connexion n° 20.164 265) sont données Tableau 1, en regard de celles d'un Mt III de *A. arvernensis* de Montpellier, sensiblement plus fort ; on y trouvera aussi celles du Mt III d'un *M. meridionalis* de Senèze, incomparablement plus grand.

Le métatarsien IV incomplet du même élément de pied atteint environ 111 mm de long.



Fig. 6. *Anancus arvernensis falconeri* de Saint-Vallier (Drôme). Tibia gauche n° FSL 495917, vue médiale.

Fig. 6. *Anancus arvernensis falconeri* of Saint-Vallier (Drôme). Left tibia No. FSL 495917, medial view.

Fig. 7. *Anancus arvernensis falconeri* de Saint-Vallier (Drôme). Péroné gauche n° FSL 497902, vue latérale.

Fig. 7. *Anancus arvernensis falconeri* of Saint-Vallier (Drôme). Left ulna No. FSL 497902, lateral view.

Tableau 1

Dimensions comparées des tibias, métacarpiens médians et métatarsiens médians de *Anancus arvernensis* de Saint-Vallier.

Compared dimensions of the tibia, medians metacarpals and medians metatarsals of *Anancus arvernensis* (Saint-Vallier).

Tibias			
<i>Anancus arvernensis</i> Saint-Vallier			
	FSL	ML	ML
Longueur	497 137	20.164254	20.164263
DT prox.	> 530	582	637
DAP prox.	185+		190
DT dia.	79	86,5	173
DAP dia.	80	93,5	101
DT dist.		170	165
DAP dist.		117,5	133
Métacarpiens			
<i>A. arvernensis</i> Saint-Vallier			
	Mc III	ML	
Longueur	137,5	20.164292	
DT prox.	72		
DAP prox.	71+		
DT dia.	69		
DAP dia.	51		
DT max. dist.	83		
DT artic. dist.	80		
DAP dist.	72,5		

Tableau 1 (suite)

	<i>A. arvernensis</i> Saint-Vallier FSL	<i>A. arvernensis</i> Montpellier FSL	<i>M. meridionalis</i> Senèze FSL
Longueur	20.164 265	40 265	
DT prox.	109	120	142,5
DT dia.	61,5	65	74
DT max. dist.	49	55	61
DT artic. dist.	67	65	81
	60,5	67	77,5

1.4. Implications biostratigraphiques et paléoécologiques

1.4.1. Intérêt biostratigraphique de *A. arvernensis*

Le genre *Anancus* Aymard est connu en Europe depuis le Miocène supérieur. Il existe en Afrique depuis le Miocène jusqu'à la fin du Pliocène, et se trouve aussi aux Indes et jusqu'en Chine. Metz-Muller (2000), qui a révisé le genre, y retient quatre espèces primitives et cinq espèces évoluées.

A. arvernensis, attesté dès le Miocène terminal (zones 12 et 13) en Espagne et en Bulgarie, est présent dans de nombreux gisements du Plio-Pléistocène d'Europe, et notamment en France (Guérin, 1980 ; Metz-Muller, 2000) ; on l'y connaît depuis le début du Ruscinien jusqu'au Villafranchien moyen et même jusqu'au début du Villafranchien supérieur. Parmi les sites où il est particulièrement

rement bien représenté, notons pour le Rusciniens inférieur (zone 14) la formation de Montpellier et les gisements de Celleneuve, Lens-Lestang, Saint-Laurent-des-Arbres, Trévoux, pour le Rusciniens supérieur (zone 15) la formation de Perpignan et les gisements de Autrey, Gray, Montgardon, pour le Villafranchien inférieur la formation de Desnes-Vincent (Beden et Campy, 1975) et les gisements de Viale et de Perrier-Les Etouaires.

L'espèce est également bien représentée en Italie (Kotsakis, 1986 ; Gliozzi et al., 1997 ; Sardella et al., 1998), notamment en Toscane (Val di Pugna, Meleto, Barga, Pieve Fosciana, Montopoli), dans le Piémont (Triversa), en Ombrie (Spoleto), et dans le Lazio (Castel San Pietro, San Giacomo). On la trouve encore en Espagne, notamment dans le Villafranchien inférieur de Las Higueruelas (Ciudad Real) et de Villaroya, et elle est attestée dans ce pays dès le Turolien, notamment à Alcoy, Conclud, Los Mansuetos et Venta del Moro. On la connaît aussi dans le Villafranchien d'Angleterre et des Pays-Bas, dans le Rusciniens de Wölfersheim en Allemagne et de Dorkovo en Bulgarie, dans le Plio-Villafranchien en Roumanie, en Slovaquie, en ex-Yougoslavie, en Ukraine, au Caucase, en Grèce et en Turquie.

A. arvernensis falconeri correspond à la fin du phylum, il caractérise la zone MNQ 17 et se trouve encore à l'extrême début du Villafranchien supérieur (zone MNQ 18 inférieure) si les datations proposées autour de 1,9–1,8 Ma pour Le Coupet et Chilhac se révèlent exactes (pour les discussions à propos de ces âges, voir notamment Bœuf, 1997). Remplaçant *A. arvernensis arvernensis* connu pendant tout le Rusciniens et le Villafranchien inférieur, il apparaît au début du Villafranchien moyen et est attesté en France dans au moins sept gisements outre Saint-Vallier

(Chagny, Chilhac, La Roche-Lambert, Le Coupet, Perrier-Pardines, Perrier-Roccaneyra, Saint-Vidal; Heintz et al., 1974 ; Guérin, 1980 ; Boeuf, 1983, 1992), ainsi qu'aux Pays-Bas (estuaire oriental de l'Escaut ; Metz-Muller, 2000), en Italie (Lefte, Olivola, Costa San Giacomo), en Grèce (Sesklon, zone MNQ 17) et en Grande-Bretagne, dans le Norwich Crag et la partie récente des Red Craggs (Metz-Muller, 2000).

1.4.2. Intérêt paléocologique de *A. arvernensis*

Les dents jugales d'*Anancus* sont brachyodontes mais l'épaisseur de leur émail autorisait la consommation d'une certaine quantité de plantes dures ou abrasives. King et Saunders (1984) puis Haynes (1991) estiment qu'il existe une grande similitude des paramètres du mode de vie entre les éléphants, les mammouths et les mastodontes plio-pléistocènes. Utilisant des données indirectes ils attribuent au *Mammot* (= *Mastodon*) du Pléistocène nord-américain un régime dans lequel les rameaux de pins, sapins et épicéas tenaient une place importante, et un environnement préférentiel de forêt de conifères avec marécages et tourbières ; d'autres cadres de vie étaient probables, comme la forêt ouverte mixte, la forêt caducifoliée, les bois. Metz-Muller (2000) considère que *A. arvernensis falconeri* était inféodé aux environnements comprenant des conifères, avec *Pinus* dominant et *Picea*, ainsi que des Ericales et *Alnus*, les conifères constituant la seule source de nourriture disponible l'hiver. Ferretti et Croitor (2001), se fondant sur l'élargissement distal du radius, l'expansion transversale du semi-lunaire, la tubérosité deltoïdienne de l'humérus bien développée et la puissance de l'olécrâne, estiment que *A. arvernensis* avait l'habitude de fléchir ses membres antérieurs. Ils en déduisent qu'il prenait l'essentiel

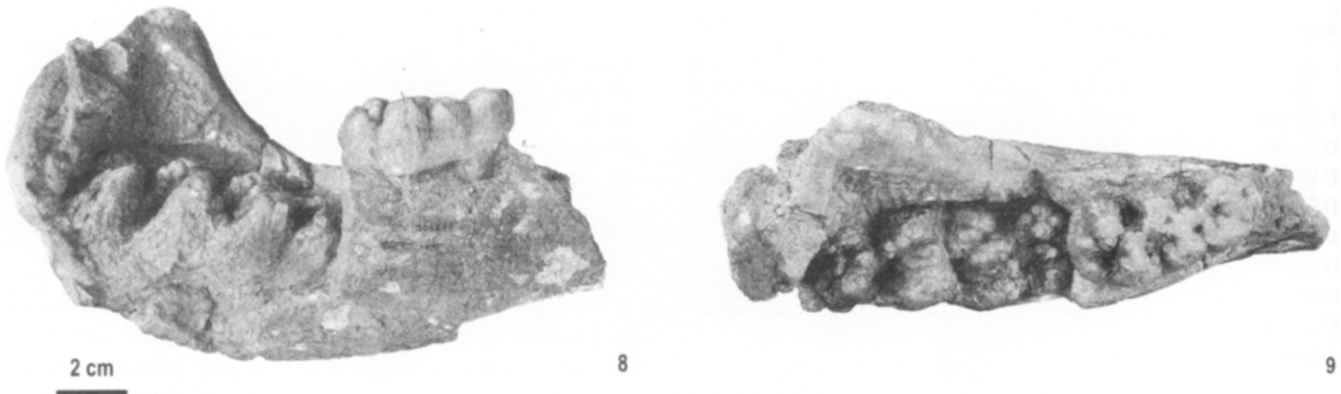


Fig. 8. *Anancus arvernensis falconeri* de Saint-Vallier (Drôme). Hémimandibule gauche juvénile n° 20.164 218 portant D /3 et D /4 dans son alvéole, vue médiale. Musée de Lyon (fouilles Viret).

Fig. 8. *Anancus arvernensis falconeri* of Saint-Vallier (Drôme). Juvenile left hemimandible No. 20.164 218 with D /3 and D /4, the last one in its socket, medial view. Musée de Lyon (Viret's excavations).

Fig. 9. *Anancus arvernensis falconeri* de Saint-Vallier (Drôme). Hémimandibule gauche juvénile n° 20.164 218 portant D /3 et D /4 dans son alvéole, vue occlusale. Musée de Lyon (fouilles Viret).

Fig. 9. *Anancus arvernensis falconeri* of Saint-Vallier (Drôme). Juvenile left hemimandible No. 20.164 218 with D /3 and D /4, the last one in its socket, occlusal view. Musée de Lyon (Viret's excavations).

de sa nourriture au ras du sol, ce qui paraît peu compatible avec les observations précédentes.

2. Le mammoth méridional, *Mammuthus meridionalis* (Nesti, 1825)

2.1. Matériel

Les nouvelles fouilles n'ont permis de recueillir aucun reste de mammoth méridional. Tout comme pour le mastodonte il a été mis au jour lors des anciennes fouilles bien plus de matériel que n'en recense Viret en 1954. Ici encore, dans la liste qui suit, le matériel signalé par cet auteur est indiqué par * à la suite de son numéro actuel. Les anciennes fouilles avaient livré, outre quelques fragments sans grand intérêt paléontologique :

- trois fragments de crânes juvéniles, un au Musée de Bâle portant ses deux D 2/, deux au Musée de Lyon portant pour l'un D 2/ et D 3/ droites (n° 20.164 217* ex QSV 155), et pour l'autre D 3/ droite (n° 20.164 249 ex QSV 1204 ; pas retrouvé en collection) ;
- une D 3/ gauche isolée très usée (Musée de Lyon, n° 20.164 219, ex QSV 157) ;
- une D 2/ isolée très usée (Musée de Lyon, n° 20.164 220 ex QSV 158) ;
- un fragment de jugale très usée (Musée de Lyon, n° 20.164 221) ;
- un fragment de jugale vierge (Musée de Lyon, n° 20.164 222) ;
- un semi-lunaire droit (Musée de Lyon, n° 20.164 252 ex QSV 1207) ;
- un trapézoïde droit (Musée de Lyon, n° 20.164 245* ex QSV 1200) ;
- deux magnums droits (Musée de Lyon, n° 20.164 246* ex QSV 1201 et 20.164 242 ex QSV 174) ;
- un pyramidal gauche (Musée de Lyon, n° 20.164 241* ex QSV 173) ;
- un oncifforme gauche (Musée de Lyon, n° 20.164 291) ;
- deux tibias, l'un, accompagné de fragments de péroné, au Musée de Lyon (n° 20.164 247* ex QSV 1202), l'autre au Musée de Bâle ;
- un calcanéum incomplet (Musée de Lyon, n° 20.164 240 ex QSV 172).

La principale conclusion de Viret (1954) est que le mammoth de Saint-Vallier ne présente que des « différences insignifiantes » avec le matériel homologue de Senèze.

2.2. Systématique et définitions

Super-ordre TETHYThERIA McKenna, 1975

Ordre PROBOSCIDEA Illiger, 1811

Famille ELEPHANTIDAE Gray, 1821

Sous-famille ELEPHANTINAE Gray, 1821

Genre *Mammuthus* Brookes, 1828

Espèce *M. meridionalis* (Nesti, 1825)

Sous-espèce *M. meridionalis meridionalis* (Nesti, 1825)

Elephas meridionalis Nesti, défini dans le Valdarno supérieur (probablement dans le « groupe de Montevarchi », qui

réunirait les « unités fauniques » d'Olivola et du Tasso ?) en Italie, a souvent été attribué au genre (ou sous-genre) *Archidiskodon* Pohlig, 1885, mais un consensus s'est établi pour le rapporter au genre *Mammuthus* Brookes, 1828, auteur antérieur à Burnett (1830) auquel on attribue habituellement le genre, voir à ce sujet Garutt et al. (1990), dont la proposition a été entérinée en 1991 par l'opinion 1661 du Bulletin of Zoological Nomenclature; voir aussi McKenna et Bell (1997). Il descend directement de *Mammuthus gromovi* (Garutt et Alexeieva, 1965), défini à Khapry en Russie sud-occidentale, connu en Europe orientale et aussi dans le Villafranchien inférieur d'Italie, notamment à Incisa Belbo dans le Piémont (Azzaroli, 1977 ; Kotsakis, 1986) ; Lister et van Essen (2003) redéterminent les mammoths de Montopoli (2,6 à 2,5 Ma) et Laiatico (Valdarno inférieur) en Italie comme *Mammuthus rumanus* (Stefanescu, 1924), qui serait la plus ancienne espèce européenne du genre. Notons au passage que la validité de *M. gromovi* est discutée, et Lister (1996), qui ne prend pas position sur la question, rappelle que certains auteurs la considèrent simplement comme une forme primitive de *M. meridionalis*.

M. meridionalis est attesté en France depuis le Villafranchien moyen (zone 17, environ deux millions d'années : Saint-Vallier semble son plus ancien gisement) jusqu'au début du Pléistocène moyen (zone 21). On le connaît notamment, pour le Villafranchien, à Chagny, Chilhac, Senèze, Le Coupet, Blassac-La Girondie (Heintz et al., 1974 ; Boeuf, 1983), et pour le Pléistocène moyen ancien à Saint-Prest, Sainzelles et Durfort (Guérin et al., 2003). L'aire de répartition comprend l'Europe et la Sibérie, et il semble que *M. meridionalis* soit passé en Amérique du Nord vers 1,5 Ma (Lister, 1996). Dans le Villafranchien moyen d'Europe *Anancus arvernensis* est fréquemment associé à *M. meridionalis* et ce pourrait être encore le cas au début du Villafranchien supérieur si Le Coupet et Chilhac appartiennent bien à ce niveau.

Ce mammoth est une espèce de grande taille, la hauteur au garrot de cinq squelettes complets de France (Durfort), Italie, Géorgie et Russie variant de 3,35 à 4,10 m. Les défenses sont très grosses, relativement courtes, et présentent une faible courbure vers le haut. Les molaires sont larges et encore modérément hypsodontes, avec un petit nombre de lames à émail épais (3 à 4 mm) et peu plissé ; il y a de 11 à 14 lames — talons exclus — pour les M 3/. Le crâne est long et bas, avec un dièdre occipital plutôt tranchant, des pariétaux enflés en dôme, une face concave. La mandibule est longue, relativement basse, avec une partie symphysaire allongée en bec (Lister, 1996).

L'évolution est surtout connue au niveau des dents : l'hypsodontie s'accroît ainsi que la fréquence laminaire, tandis que l'épaisseur de l'émail diminue, et Lister (1996) l'a résumée statistiquement pour les M 3/ dans sa Figure 19.4 : d'un bout à l'autre de la lignée des *Mammuthus*, depuis le Villafranchien inférieur jusqu'à l'Holocène ancien, l'hypsodontie et le nombre de lames doublent, et l'épaisseur de l'émail diminue de moitié. Le même auteur note que les os

du carpe tendent à passer d'une disposition parfaitement sériée (carpiens de la rangée supérieure alignés verticalement au-dessus de ceux de la rangée inférieure) à une disposition qui l'est moins (le semi-lunaire déborde du magnum pour s'articuler aussi sur le trapézoïde) ; cette dernière s'observe déjà chez certains *M. meridionalis* et devient la règle pour l'espèce suivante, *M. trogontherii*.

2.3. Quelques observations sur le matériel inédit issu des fouilles Viret

Étudier l'ensemble de ce matériel nous entraînerait trop loin et sortirait du cadre du présent ouvrage. Je donne toutefois ci-dessous une brève description des molaires de lait, qui pour les *M. meridionalis* du Villafranchien semblent encore plus rares dans la littérature qu'en collection.

La D 2/ du fragment de palais n° 20.164 217 est très usée ; elle ne compte que trois lames toutes entamées plus un talon antérieur et un postérieur, elle est longue de 25 mm pour une largeur maximale de 24,5 mm. Cette largeur est au niveau de L 3, donnant à la dent une allure triangulaire en vue occlusale (Figs. 10 et 11). La fréquence laminaire est de l'ordre de 20. L'épaisseur de l'émail atteint 1 mm environ.

La D 2/ isolée n° 20.164 220, elle aussi très usée, est longue de 25 mm pour une largeur maximale (au niveau de L 3) de 22,5 mm. Elle est constituée de 4 lames, toutes entamées, et d'un talon antérieur. Ici encore la fréquence laminaire est de l'ordre de 20, et l'émail a environ 1 mm d'épaisseur.

La D 3/ du même fragment de palais n° 20.164 217 possède six lames plus un talon postérieur ; les 4 premières

lames sont entamées par l'usure (Figs. 10 et 11). La longueur est 65 mm et la largeur, maximale au niveau de L 5, 43 mm, la longueur de la table d'usure 42 mm. La lame L 5, vierge, se termine par une douzaine de digitations apicales ; elle est haute de 39,5 mm pour une largeur de 43 mm, son indice d'hypsodontie est d'environ 92. L'épaisseur de l'émail est 1,1 mm ; la fréquence laminaire calculée sur 5 cm est d'environ 10.

La D 3/ isolée n° 20.164 219, très usée et en mauvais état, a 69 mm de long pour 42 mm de large (largeur maximale au niveau de la cinquième lame). Elle compte 6 lames plus un talon postérieur, toutes les lames sont entamées par l'usure. La fréquence laminaire mesurée sur 5 cm s'établit à 12 ; l'épaisseur de l'émail est d'environ 1,2 mm.

Le fragment de jugale n° 20.164 222, long de 37 mm, correspond à la partie antérieure d'une dent inférieure gauche (D /3?) ; il ne comporte que trois lames, vierges, et un talon antérieur. La moins abîmée des lames (la troisième) est haute de 33,5 mm pour une largeur de 31,5 mm, son indice d'hypsodontie est d'environ 106. L'épaisseur de l'émail, mesurée sur une cassure, est de 1,1 mm. La fréquence laminaire est d'environ 12,5.

2.4. Implications biostratigraphiques et paléoécologiques

2.4.1. Intérêt biostratigraphique de *M. meridionalis*

Les Proboscidiens de la lignée des *Mammuthus* revêtent une importance particulière pour la biozonation du Plio-Pléistocène d'Eurasie (Guérin, 1982, 1988).

Le plus ancien en Europe est *M. rumanus* (Stefanescu, 1924), défini en Roumanie à Tulucesti (3,5 à 3 Ma), attesté



Fig. 10. *Mammuthus meridionalis meridionalis* de Saint-Vallier (Drôme). Fragment de palais droit juvénile n° 20.164 217 portant D 2/ et D 3/, vue médiale. Musée de Lyon (fouilles Viret).

Fig. 10. *Mammuthus meridionalis meridionalis* of Saint-Vallier (Drôme). Fragment of the right juvenile palate No. 20.164 217 with D 2/ and D 3/, lingual view. Musée de Lyon (Viret's excavations).

Fig. 11. *Mammuthus meridionalis meridionalis* de Saint-Vallier (Drôme). Fragment de palais droit juvénile n° 20.164 217 portant D 2/ et D 3/, vue occlusale. Musée de Lyon (fouilles Viret).

Fig. 11. *Mammuthus meridionalis meridionalis* of Saint-Vallier (Drôme). Fragment of the right juvenile palate No. 20.164 217 with D 2/ and D 3/, occlusal view. Musée de Lyon (Viret's excavations).

à Cernatesti en Roumanie, à Bossilkovtsi en Bulgarie, dans la formation du Red Crag en Angleterre (2,6 à 2,5 Ma), à Montopoli (2,6 à 2,5 Ma) et Laiatico (Valdarno inférieur) en Italie. En Roumanie et peut-être en Bulgarie il serait sympatrique avec *Anancus arvernensis* et *Zygodolophodon borsoni* (Lister et van Essen, 2003 ; Markov et Spassov, 2003).

Si l'on considère *M. gromovi* comme une espèce valide, elle caractérise la fin du Villafranchien inférieur et la base du Villafranchien moyen : le complexe faunique de Khapry daterait de 1,8 à 2,5 Ma (en 1996 Lister retient environ 2,2 Ma pour la carrière Liventsovka, gisement le plus représentatif de ce complexe).

M. meridionalis n'est attesté quant à lui qu'à partir du Villafranchien moyen et cette espèce a eu néanmoins une durée de vie considérable : d'environ 2 Ma à 0,6 Ma.

Plusieurs sous-espèces ont été décrites selon le degré de l'évolution dentaire, elles se succèdent donc dans le temps :

- la sous-espèce nominale est la plus ancienne ; *M. meridionalis taribanensis* Gabounia et Vekua, 1963, de Géorgie, en est synonyme. Lister (1996) estime à 1,6 Ma l'âge du gisement-type ;
- elle est suivie de *M. meridionalis tamanensis* Doubrovo, 1964, du Villafranchien terminal de Crimée (Siniaya Balka, complexe faunique de Taman ; l'âge est d'un peu plus d'un million d'années) et d'Oubéidiyeh en Israël (Beden, 1986), dont l'âge est d'environ 1,5 Ma (Tchernov et Guérin, 1986) ;
- son descendant *M. meridionalis depereti* Coppens et Beden, 1982 date du début du Pléistocène moyen ; c'est cette sous-espèce qui est présente à Durfort (avec le célèbre squelette complet, présenté monté au Muséum national d'Histoire naturelle à Paris) et à Saint-Prest (le gisement-type, qui a livré 174 restes constituant une population homogène), deux sites dont l'âge est de l'ordre de 0,9 à 1 Ma (Guérin et al., 2003) ;
- *M. meridionalis cromerensis* Depéret, Mayet et Roman, 1923, est défini du Cromer Forest Bed, niveau daté de 0,7 à 0,6 Ma (Lister, 1996) ; c'est le descendant direct de *M. m. depereti* ; *M. meridionalis voigstedtensis* (Dietrich, 1958) et *M. meridionalis aretinus* (Azzaroli, 1977) en sont des synonymes récents. Cette dernière forme européenne du Mammouth méridional sera remplacée au cours du Pléistocène moyen par son descendant le Mammouth des steppes *Mammuthus trogontherii*, dont la taille (plus de 4,5 m au garrot) est encore plus forte, et chez qui les tendances évolutives déjà observées chez *M. meridionalis* se manifestent encore plus.

2.4.2. Intérêt paléocologique de *M. meridionalis*

Lister (1996) assigne au mammouth méridional (ainsi qu'à *M. gromovi*) un biotope de savane boisée sous un climat tempéré, voire interglaciaire chaud, pendant toute la vie de l'espèce ; il considère que c'est à partir de *M. trogontherii* que l'habitat de la lignée change et passe à la steppe froide et sèche avec une strate arbustive réduite.

3. Conclusion

Du point de vue des Proboscidiens les nouvelles fouilles ont été beaucoup moins productives que celles de Viret : il n'y a que très peu de nouveaux fossiles, et uniquement de mastodonte arverne. Toutefois le réexamen de la collection Viret, en grande partie inédite pour les Proboscidiens, se révèle intéressant, car dans la bibliographie le manque de données et en particulier de mesures est flagrant. Il semble en fin de compte que *A. arvernensis falconeri*, forme finale du taxon, soit plus petit que *A. arvernensis arvernensis*. Par ailleurs les deux premières jugales supérieures de *Mammuthus meridionalis meridionalis* sont des pièces fort rares, jamais étudiées en détail jusqu'à présent, et le matériel de Saint-Vallier permet de les décrire.

Références

- Azzaroli, A., 1977. Evolutionary patterns of Villafranchian elephants in Central Italy. *Atti della Accademia nazionale dei Lincei* (8) 14, 149–168.
- Beden, M., Campy, M., 1975. Nouvelles découvertes de mastodontes dans les cailloutis siliceux de Desnes (Jura). *Annales scientifiques de l'Université de Besançon-III, Géologie* 23, 77–85.
- Beden, M., 1976. Les Proboscidiens. In : Lumley, H. de (Ed.), *La Préhistoire française*. Éditions du CNRS, Paris, pp. 416–418.
- Beden, M., 1986. Le Mammouth d'Oubéidiyeh. In : Tchernov, E., Guérin, C., et al. (Eds.), *Les Mammifères du Pléistocène inférieur de la vallée du Jourdain à Oubéidiyeh*. Mémoires et travaux du Centre de recherches français de Jérusalem, pp. 213–234.
- Boeuf, O., 1983. Le site villafranchien de Chilhac (Haute-Loire) France. Étude paléontologique et biochronologique. Thèse Doctorat d'État de l'Université de Paris-7.
- Boeuf, O., 1992. *Anancus arvernensis chilhiacensis* nov. subsp. (Proboscidea, Mammalia), un mastodonte du Plio-Pléistocène de Haute-Loire, France. In : Gayet, M. (Ed.), *Premier Congrès national de Paléontologie*. *Geobios* MS 14, pp. 179–188.
- Bœuf, O., 1997. À propos de Chilhac, Senèze, Blassac-la-Girondie (Haute-Loire, France), gisements du Pliocène terminal, leur intérêt biochronologique. In : Aguilar, J.-P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds.), *Actes du Congrès BiochroM'97, Mémoires et Travaux, EPHE Institut de Montpellier*, pp. 661–668.
- Brookes, J., 1828. A catalogue of the anatomical and zoological museum of Josuah Brookes, Esq., FRS, FLS, Part 1. R. Taylor, London.
- Burnett, G.T., 1830. Illustrations of the Quadrupeda, or Quadrupeds, being the arrangement of the true four-footed beasts indicated in outline. *Quarterly journal of Science, Literature and Arts* 2, 336–353.
- Coppens, Y., Beden, M., 1982. *Mammuthus meridionalis depereti* n. subsp. (Mammalia, Elephantidae), nouveau Mammouth du Pléistocène inférieur d'Europe occidentale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* (2) 294, 291–294.
- Croizet, J.B., Jobert, A., Bravard, A., 1828. Recherches sur les ossements fossiles du département du Puy-de-Dôme. Delahaye, Paris.
- Debard, E., Faure, M., Guérin, C., 1994. Stratigraphie du gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme). *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris* (2) 318, 1283–1286.
- Depéret, C., Mayet, L., Roman, F., 1923. Les éléphants pliocènes. *Annales de l'Université de Lyon* NS 42, 1–221.
- Dietrich, W.O., 1958. Übergangsformen des Südelefanten (*Elephas meridionalis* Nesti) im Altpleistozän Thüringens. *Geologie* 7.
- Dorlhac, M.J., 1855. Notice géologique sur le cratère du Coupet et sur son gisement de gemmes et d'ossements fossiles. *Annales de la Société d'Agriculture, Sciences, Arts et Commerce du Puy* 19, 497–517.
- Doubrovo, I.A., 1964. Elephants of the genus *Archidiskodon* on the territory of the USSR. *Paleontologicheskii Jurnal* 3, 82–94 (en Russe).

- Ferretti, M.P., Croitor, R.V., 2001. Functional morphology and ecology of Villafranchian Proboscideans from Central Italy. *Atti del 1° Congr. intern. « La Terra degli Elefanti »*, Rome 2001, 103–108.
- Gabounia, L.K., Vekua, A.K., 1963. L'éléphant fossile de Taribana. *Tbilissi* (en Géorgien).
- Garutt, V.E., Alexeieva, L.I., 1965. Novye dannye ob evolutsiy slonov roda Archidiskodon. *Bjull. Komiss. po Izucheniju Chetvertichnogo Perioda* 30, 161–166 (en Russe).
- Garutt, W.E., Gentry, A., Lister, A.M., 1990. Case 2726. *Mammuthus Brookes*, 1828 (Mammalia, Proboscidea): proposed conservation, and *Elephas primigenius* Blumenbach, 1799 (currently *Mammuthus primigenius*): proposed designation as the type species of *Mammuthus*, and designation of a neotype. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 47, 38–44.
- Gliozzi, E., Abbazzi, L., Argenti, P., Azzaroli, A., Caloi, L., Carpasso Barbato, L. et al., 1997. Biochronology of selected Mammals, Molluscs and Ostracods from the Middle Pliocene to the Late Pleistocene in Italy. The state of the art. *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* 103, 369–388.
- Guérin, C., 1980. Les rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon* 79, 1–1185.
- Guérin, C., 1982. Première biozonation du Pléistocène européen, principal résultat biostratigraphique de l'étude des Rhinocerotidae (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur d'Europe occidentale. *Geobios* 15, 593–598.
- Guérin, C., 1988. Biozones or mammal Units? Methods and Limits in Biochronology. In: Lindsay, E.H., Fahlbusch, V., Mein, P. (Eds.), *European Neogene Mammal Chronology*, Plenum Press, New York, (NATO Advanced Research Workshop "European Neogene Mammal Chronology", Munich, Mai 1988), pp. 119–130.
- Guérin, C., 1996. Superordre des Proboscidiens. In: Guérin C., Patou-Mathis, M. (Eds.), *Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe*. Masson, Paris.
- Guérin, C., Dewolf, Y., Lautridou, J.-P., 2003. Révision d'un site paléontologique célèbre : Saint-Prest (Chartres, France). *Geobios* 36, 55–82.
- Haynes, G., 1991. *Mammoths, Mastodonts and Elephants. Biology, behavior, and the fossil record*. Cambridge University Press.
- Heintz, E., 1969. Mise au point sur les Proboscidiens des gisements villafranchiens de Perrier-Etouaires (Puy-de-Dôme) et de Viale (Haute-Loire). *Comptes Rendus sommaires de la Société géologique de France* 2, 56–58.
- Heintz, E., Guérin, C., Martin, R., Prat, F., 1974. Principaux gisements villafranchiens de France : listes fauniques et biostratigraphie. *Mémoires du Bureau de Recherches géologiques et minières* 78, 169–182.
- Illiger, C., 1811. *Prodromus systematis mammalium et avium additis terminis zoographicis utriusque classis*. C. Salfeld, Berlin.
- King, J.E., Saunders, J.J., 1984. Environmental insularity and the extinction of the American mastodont. In: Martin, P.S., Klein, R.G. (Eds.), *Quaternary Extinctions - A Prehistoric Revolution*. University of Arizona Press, Tucson, pp. 315–339.
- Kotsakis, T., 1986. *Elementi di paleobiogeografia dei mammiferi terziari dell'Italia*. *Hystrix* 1, 25–68.
- Lister, A., 1996. Evolution and taxonomy of Eurasian mammoths. In: Shoshani, J., Tassy, P. (Eds.), *The Proboscidea, evolution and palaeoecology of Elephants and their relatives*, Oxford University Press, pp. 203–213.
- Lister, A.M., van Hesse, H., 2003. *Mammuthus rumanus* (Stefanescu), the earliest mammoth in Europe. In: Petculescu A., Stiucă, E. (Eds.), *Advances in Vertebrate Paleontology. "Hen to Panta"*, Bucarest, pp. 47–52.
- Markov, G.N., Spassov, N., 2003. Primitive mammoths from Northeast Bulgaria in the context of the earliest mammoth migrations in Europe. In: Petculescu, A., Stiucă, E., (Eds.), *Advances in Vertebrate Paleontology. "Hen to Panta"*, Bucarest, pp. 53–58.
- McKenna, M.C., 1975. Toward a phylogenetic classification of the Mammalia. In: Lockett, W.P., Szalay, F.S. (Eds.), *Phylogeny of the Primates*. Plenum Publication Corp., New York, pp. 21–45.
- McKenna, M.C., Bell, S.K., 1997. *Classification of Mammals above the species level*. Columbia University Press, New York.
- Metz-Muller, F., 2000. La population d'*Anancus arvernensis* (Proboscidea, Mammalia) du Pliocène de Dorkovo (Bulgarie) ; étude des modalités évolutives d'*Anancus arvernensis* et phylogénie du genre *Anancus*. Thèse Muséum national d'Histoire naturelle (2 volumes), Paris.
- Nesti, P., 1825. Lettere sopra alcune ossa fossili del Valdarno non peranco descritte. Sulla nuova specie di elefante fossile del Valdarno all'illustrissimo Sig. Dott. Prof. Ottaviano Targioni Tozzetti. Lettera prima. *Nuovo Giornale dei Letterati* 11, 195–216.
- Osborn, M.F., 1926. Additional new genera and species of the mastodontoid Proboscidea. *American Museum Novitates* 238, 1–16.
- Pastre, J.F., Billard, A., Debar, E., Faure, M., Guérin, C., 1996. Un horizon téphrique du Mont-Dore dans les lèss plio-pléistocènes de Saint-Vallier (Drôme, France). *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris* 323, 607–614.
- Pohlig, H., 1885. Über eine Hipparionen-Fauna von Maragha in Nordpersien, über fossile Elefantenreste Kaukasiens und Persiens und über die Resultate einer Monographie der fossilen Elefanten Deutschlands und Italiens. *Zeitschrift der deutschen geologischen Gesellschaft* 37, 1022–1027.
- Poidevin, J.L., Cantagrel, J.M., GUERPA, 1984. Un site unique du Plio-Pléistocène en Europe : le Plateau de Perrier (Puy-de-Dôme). Confrontation des données volcanologiques, stratigraphiques et paléontologiques. *Revue des Sciences Naturelles d'Auvergne, Clermont-Ferrand* 50, 87–95.
- Sardella, R., Abbazzi, L., Argenti, P., Azzaroli, A., Caloi, L., Carpasso Barbato, L., et al., 1998. Mammal faunal turnover in Italy from the Middle Pliocene to the Holocene. *Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen TNO* 60, 499–512.
- Shoshani, J., Sanders, W.J., Tassy, P., 2001. Elephants and other Proboscideans: a summary of recent findings and new taxonomic suggestions. *Atti del 1° Congr. intern. « La Terra degli Elefanti »*, Rome 2001, 676–679.
- Stefanescu, S., 1924. Sur la présence de l'*Elephas planifrons* et de trois mutations de l'*Elephas anttquus* dans les couches géologiques de Roumanie. *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris* 179, 1418–1419.
- Tassy, P., 1977. Le plus ancien squelette de gomphothère (Proboscidea, Mammalia) dans la formation burdigalienne des Sables de l'Orléanais, France. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle C*, 37, 3–51.
- Tassy, P., 1985. La place des mastodontes miocènes de l'Ancien Monde dans la phylogénie des Proboscidea (Mammalia) : hypothèses et conjectures. Thèse Doctorat d'État de l'Université Pierre et Marie Curie Paris-6.
- Tassy, P., 1986. Nouveaux Elephantoidea (Mammalia) dans le Miocène du Kenya. *Cahiers de Paléontologie, Travaux de paléontologie est-africaine*, CNRS.
- Tchernov, E., Guérin, C. et collaborateurs, 1986. Conclusion sur la faune du gisement pléistocène ancien d'Oubeidiyeh (Israël) : implications paléocologiques, biogéographiques et stratigraphiques. In: Tchernov, E., Guérin, C. (Eds.) et al., *Les mammifères du Pléistocène inférieur de la vallée du Jourdain à Oubeidiyeh*. Mémoires et Travaux du Centre de Recherches français de Jérusalem 5, Association Paléorient éditeur, Paris, pp. 351–398.
- Tobien, H., 1976. Zur paläontologischen Geschichte des Mastodonten (Proboscidea, Mammalia). *Mainzer geowissenschaftliche Mitteilungen* 5, 143–225.
- Tobien, H., 1978. On the evolution of Mastodonts (Proboscidea, Mammalia). Part 2: The bunodont tetralophodont Groups. *Geologisches Jahrbuch Hessen* 108, 159–208.
- Valli, A., 2001. Le gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme) : étude taphonomique, paléontologie des Cervidae et des Bovinae. Thèse Université Claude Bernard Lyon-1 et Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon 153, 1–275.

- Viret, J., 1948a. La faune de mammifères du lœss durci de Saint-Vallier (Drôme) et ses conséquences stratigraphiques. *Comptes Rendus des séances de l'Académie des Sciences de Paris* 227, 684–685.
- Viret, J., 1948b. Une contribution à l'histoire des glaciations alpines, la faune du lœss durci de St-Vallier (Drôme). *Les études rhodaniennes, revue de géographie de Lyon* 23, 227–232.
- Viret, J., 1949. La vie dans la moyenne vallée du Rhône au début des temps quaternaires (Essai d'écologie de la faune des mammifères fossiles de Saint-Vallier). *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon* 18, 20–24.
- Viret, J., 1954. Le lœss à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon* 4, 1–200.