

Paléontologie systématique (Paléontologie des vertébrés)

De nouveaux restes de *Primelephas* dans le Mio-Pliocène du Nord du Tchad et révision du genre *Primelephas*

Hassane Taïssou Mackaye^a, Yves Coppens^b, Patrick Vignaud^{c,*},
Fabrice Lihoreau^d, Michel Brunet^{b,c}

^a Université de N'Djaména, faculté des sciences exactes et appliquées, département de paléontologie, B.P. 1117, N'Djaména, Tchad

^b Collège de France, 11, place Marcelin-Berthelot, 75231 Paris cedex 05, France

^c Institut de paléoprimatologie et paléontologie humaine, « Évolution et paléoenvironnements » (IPHEP), UFR SFA, CNRS UMR 6046, université de Poitiers, 40, avenue du Recteur-Pineau, 86022 Poitiers cedex, France

^d UMR CNRS 5554, Institut des sciences de l'évolution, université Montpellier-2, CC064, place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 5, France

Reçu le 19 décembre 2007 ; accepté après révision le 25 mars 2008

Disponible sur Internet le 21 mai 2008

Présenté par Yves Coppens

Résumé

Le genre *Primelephas*, créé en 1970 par Maglio, regroupe deux espèces primitives d'Elephantinae, connues uniquement par leurs molaires sur le continent africain. L'étude d'un matériel abondant, récolté au cours de plusieurs campagnes de fouilles de la Mission paléanthropologique franco-tchadienne (MPFT) dans les sites mio-pliocènes du Nord du Tchad et rapporté à ce genre, conduit à remettre en cause la validité de l'une des deux espèces. Ainsi, après l'analyse de la variabilité morphologique dans ce genre, les deux espèces décrites sont proposées en synonymie. Le genre *Primelephas* est conservé et devient monospécifique, avec comme espèce type *P. korotorensis*. Le provincialisme décrit par la séparation des espèces de *Primelephas* est rejeté en proposant, au contraire, une vaste aire de répartition africaine pour *P. korotorensis*. **Pour citer cet article :** H.T. Mackaye et al., C. R. Palevol 7 (2008). © 2008 Académie des sciences. Publié par Elsevier Masson SAS. Tous droits réservés.

Abstract

New Mio-Pliocene proboscidean remains from Chad: the genus *Primelephas* revisited. The genus *Primelephas* Maglio 1970 gathers two primitive species of Elephantinae, only known through dental remains. A large sample of new fossils, discovered by the MPFT field missions in northern Chad Mio-Pliocene localities and attributed to this genus, allowed questioning the validity of one of the species. An intrageneric morphological variability analysis led us to consider this species as a synonym. Therefore, *Primelephas* should be conserved as a monospecific genus, *P. korotorensis* being its type and sole species. The provincialism previously described for *Primelephas* is rejected in favour of a large African distribution of *P. korotorensis*. **To cite this article:** H.T. Mackaye et al., C. R. Palevol 7 (2008).

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

Mots clés : Proboscidea ; *Primelephas* ; Mio-Pliocène ; Djourab ; Tchad

Keywords: Proboscidea; *Primelephas*; Mio-Pliocene; Djurab; Chad

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : patrick.vignaud@univ-poitiers.fr (P. Vignaud).

Abridged English version

Proposed as the stem group of modern elephants [18], the genus *Primelephas* can be considered the ‘waste-basket’ of Elephantinae. This genus includes the less derived species of the sub-family, only known through molar remains [1–3,18,19,21]. We propose a revision of this genus in the light of an abundant material recovered since 1994 from the fossiliferous deposits of the Djurab, northern Chad, by the ‘Mission paléanthropologique franco-tchadienne’. These new remains allow us to describe the morphological and biometrical variability of the included species as well as to discuss a new hypothesis on its supposed intrageneric provincialism.

Systematics

Genus *Primelephas* Maglio 1970

Type species. *Primelephas korotorensis* (Coppens 1965)

Emended diagnosis of the genus. low crowned molars (crown height between $\frac{1}{2}$ and $\frac{3}{4}$ of molar width); lack of median groove, but presence of vertical grooves dividing each loph in prominent columns; mesial lophs forming, with wear, complete sulci; lophs with triangular longitudinal section, with enlarged base, and more or less flattened lateral sides; interloph valleys open at their base and ‘V-shaped’; mesiodistally compressed lophs; for M2s and M3s, enamel thickness varying from 3 to 6.5 mm and laminar frequency varying from 3 to 4; smooth enamel; abundant cement filling partially or totally the valleys; no tusks on the mandible; short symphysis; laminar formula is M3 $7x/8-9x$, M2 $5x/6$, M1 $?/5x$ (modified by Tassy [21]): M3 $7x/8-9x$, M2 $5x/6$, M1 $?/5x$.

Species *Primelephas korotorensis* (Coppens 1965)

Type locality: Kolia (Chad).

Stratigraphic and geographic distribution. Upper Miocene: Lower Member of the Nawata Formation, Lothagam (Kenya); Lower Member of the Oluka Formation (Uganda); Manonga Valley (Tanzania); Adu-Asa Formation, Middle Awash Valley, Afar (Ethiopia); Toros-Menalla (Chad). Lower Pliocene: Chemeron Formation, Kanam East (Kenya); Kaiso Formation, Nyawiega (Uganda); Koulà, Kollé, Kossom-Bougoudi and Kolia (Chad).

New material. TM16.97.003: right and left hemi-mandibles (Fig. 3); TM32.97.008: subcomplete mandible with right and left M/3 (Fig. 1); TM177.01.043: maxillaries with right and left M3/ and mandible with right and left M/3 (Fig. 2a and b); KB3.97.028: fragmen-

tary right M/2 (Fig. 6); KL19.99.015: distal fragment of M3/; KL11.98.013: distal fragment of M3/ (Fig. 5); KL12.98.002: fragmentary M/2 or M/1 (Fig. 4a and 2b); KL9.98.026: fragmentary M/2.

Diagnosis. The same as for genus.

Characters observed on all Chadian specimens, such as the unequal wear of pretrites and posttrites, the mesio-distal compression of the lophs, the transversally elongated tubercles, but never rounded, and the flattened lateral sides of the lophs, exclude a generic attribution of these specimens to *Stegodon*. Moreover, the pillar-like tubercles constituting the lophs are an elephantine character [22]. Together with ‘V-shaped’ valleys and thick enamel, these features more likely indicate primitive Elephantidae such as *Primelephas* or *Stegotetrabelodon*. Lophs subdivided in at least four cones, rectilinear alignment of the tubercles, lack of median groove running toward the loph base, and the high laminar frequency (> 3) indicate the genus *Primelephas* [19,21,22]. Nevertheless, we notice that molars of *Primelephas* and molars of *Stegotetrabelodon orbus* show great similarity [21]. Measurements of the Chadian specimens (Tableau 1) fit within variation ranges for *Primelephas* at Lukeino [21] and Lothagam [19]. We therefore consider the new Chadian material as belonging to genus *Primelephas*.

Primelephas korotorensis (Coppens, 1965) was defined on a molar distal fragment from Koulà (northern Chad). Although he noticed elephantine features, Coppens first preferred to attribute this molar to *Stegodon* [13]. Maglio, describing material from Lothagam and Kaiso [18,19], disagreed with this attribution and included the Chadian species within his genus *Primelephas*, as stegodont features identified on fragmentary remains by Coppens [13] appeared to be shared with elephantines. We agree with this conclusion. On the contrary, we reject the species *Primelephas gomphotheroides* that Maglio erected together with the new attribution of *P. korotorensis* [18]. Indeed, this species is based on biometric evidence contradicted by the new material from Chad and the re-evaluation of the holotype measurements (Tableaux 1 and 2). The latter cannot confirm size differences in crown height, as first expressed by Maglio. Furthermore, differences between *P. korotorensis* and *P. gomphotheroides* are inferior to intraspecific variation described in other elephantine species. We therefore propose *P. gomphotheroides* as a junior synonym of *P. korotorensis* following the ICZN, *Primelephas* only comprising the latter. On this ground, proposed intrageneric provincialism of *Primelephas* by mutual exclusion of eastern and central African forms (*P. gomphotheroides* and a *P. korotorensis*, respectively [19,p.22]) must be

rejected as well. On the contrary, the earliest elephants displayed a large distribution bordering the Saharan belt during the Late Miocene and the Early Pliocene.

1. Introduction

Considéré par Maglio [18] comme le stock ancestral des éléphants modernes, le genre *Primelephas* pourrait être qualifié de *wastebasket* des Elephantinae. Il regroupe, en effet, des espèces primitives de cette sous-famille, connues uniquement par leurs molaires [1–3,18,19,21]. L'étude de l'abondant matériel récolté dans la région fossilifère du Djourab (Tchad) depuis 1994 apporte de précieux détails à la connaissance du genre *Primelephas*. Elle permet, en outre, de préciser la variabilité à l'intérieur du genre et ainsi la validité des espèces incluses. La révision du matériel attribué à ce genre permet en outre de proposer une nouvelle hypothèse sur la répartition géographique de ce taxon.

2. Systématique

Genre *Primelephas* Maglio, 1970

Espèce-type. *Primelephas korotorensis* (Coppens, 1965)

Diagnose éméndée du genre. Molaires à couronne très basse (hauteur comprise entre la moitié et les trois-quarts de la largeur); sillon médian absent, mais présence de sillons verticaux subdivisant la lame en colonnes proéminentes; lames mésiales formant, avec l'usure, des sinus complets; lames triangulaires en section longitudinale, élargies à la base et aux bords latéraux, plus ou moins aplatis; vallées interlames ouvertes à la base mais en forme de « V » en section; lames plus ou moins comprimées mésio-distalement; M2 et M3 à épaisseur d'émail variant de 3 à 6,5 mm et à fréquence laminaire entre 3 et 4; émail non plissé; cément abondant, pouvant remplir partiellement ou totalement les vallées; mandibule dépourvue de défenses; symphyse courte; formule laminaire (émendée par Tassy [21]): M3 7x/8–9x, M2 5x/6, M1 ?/5x.

Primelephas korotorensis (Coppens, 1965)

v 1965: *Stegodon korotorensis* nov. sp.; Coppens (p. 343, Pl. IV, figs. 1–5) [13].

v 1970: *Primelephas gomphotheroides* nov. sp.; Maglio (p. 10, pl. 3, figs. A–D; pl. 4, figs. A–B; pl. 5, Fig. A) [18].

v 1973: *Primelephas korotorensis* (Coppens); Maglio (pl. IV, figs. 1–2) [19].

v 1973: *Primelephas gomphotheroides* Maglio; Maglio (pl. III, figs. 1–4) [19].

1973: *Primelephas* cf. *gomphotheroides*; Maglio (pl. IV, figs. 3–4) [19].

v 1986: *Primelephas gomphotheroides* Maglio; Tassy (pl. XIV, figs. 1–3) [21].

1993: *Primelephas gomphotheroides* Maglio; Kalb et Mebrate (p. 51, figs. 26–27) [15].

1994: cf. *Primelephas gomphotheroides*; Tassy (p. 234, p. 254, pl. III, Fig. 1–3) [22].

1997: *Primelephas gomphotheroides* Maglio; Sanders (p. 283, figs. 11–13, 15) [20].

v 2000: *Primelephas* aff. *gomphotheroides* Brunet & MPFT [8].

2003: *Primelephas gomphotheroides* Maglio; Tassy (p. 339, figs. 1–5) [23].

Holotype. Fragment de M/3 droite, MNHN K-2-60, conservé au Muséum national d'histoire naturelle de Paris.

Localité type. Kolinga (Tchad).

Répartition stratigraphique et géographique. Miocène supérieur du membre inférieur de la formation de Nawata, Lothagam (Kenya); du membre inférieur de la formation d'Oluka (Ouganda); de Manonga Valley (Tanzanie); de la formation d'Adu-Asa, Middle Awash Valley, Afar (Éthiopie) de Toros-Menalla (Tchad). Pliocène inférieur de la formation de Chemeron, Kanam Est (Kenya); de la formation de Kaiso, Nyawiega (Ouganda); de Koulà, de Kollé, de Kossom-Bougoudi et de Kolinga (Tchad).

Nouveau matériel du Mio-Pliocène du Nord du Tchad (Figs. 1–6 et Tableau 1).

TM16.97.003: deux héli-mandibules gauche et droite (Fig. 3); TM32.97.008: mandibule sub-complète



Fig. 1. *Primelephas korotorensis*. TM32-97-008, mandibule du Miocène supérieur du secteur de Toros Menalla, Nord du Tchad. Échelle: 10 cm.

Fig. 1. *Primelephas korotorensis*. TM32-97-008, mandible from the Early Miocene of the Toros Menalla area, northern Chad. Scale bar: 10 cm.

Tableau 1

Dimensions des molaires de *Primelephas korotorensis* des gisements fossilifères du Djourab au Nord du Tchad et de celles de l'holotype (MNHN-K-2-60) de cette espèce (en gras). Protocole de mensurations d'après Beden [1]. *N*: Nombre de lames par molaire; *L*: longueur maximale; *l*: largeur maximale; *H*: hauteur de la couronne; *E*: épaisseur de l'émail; *F*: fréquence laminaire (nombre moyen de lames sur une longueur de 10 cm de la table d'usure de la molaire); *IH*: Indice d'hypsodontie ($= H/l \times 100$); *NC/l*: nombre de piliers par lame (parfois subdivisés apicalement en petites digitations); g.: gauche; dr.: droite

Table 1

Measurements of molars in millimetres of *Primelephas korotorensis* from the fossiliferous deposits of the Djourab, northern Chad and the molars of holotype (MNHN-K-2-60) of the same species in thick characters. According to Beden [1]. *N*: Blade number per tooth, *L*: maximal length, *l*: maximal width; *H*: crown height; *E*: enamel thickness; *F*: laminar frequency; *IH*: hypsodonty index ($= H/l \times 100$); *NC/l*: number of pillar with sometime apical digitations; g.: left; dr.: right

N°	dent	<i>N</i>	<i>L</i>	<i>l</i>	<i>H</i>	<i>E</i>	<i>F</i>	<i>IH</i>	<i>NC</i> × <i>l</i>
TM16.97.003	M/3 g.	x7x	–	–	–	–	3,2	–	4–5
TM32.97.008	M/3 g.	–6x	–242	86	–48	6	3,6	–55,8	4–5
TM32.97.008	M/3 dr.	7x	260	88	+55	6	3,6	–62,5	4–5
TM177.01.043	M/3 g.	x8x	262	107	52	6–6,5	3,7	48,6	4–5
TM177.01.043	M/3 dr.	–8x	–245	97	52	6,5	3,7	53,6	4–5
TM177.01.043	M3/ g.	x7x	268	104	58	5–5,5	3,1	55,8	4–5
TM177.01.043	M3/ dr.	x7x	–227	104	53	5–5,5	3,1	51	4–5
KB3.97.028	M/2	∞5x	–132,5	82	40+	4,1–5	3,8	49+	4–5
KL9.98.026	M/2	–3x	–	98	–	5	–	–	4–5
KL11.98.013	M3/	–3x	–	125	72	–	3,1	57,6	6
KL12.98.002	M/2	–5x	–	85	–	5–6	3,5	–	4–5
KL19.99.015	M3/	–3	90+	98,5	45+	5	–	–	4–5
MNHN K–2–60	M/3 dr.	–3x	82,0+	86,3	~59,7	4,0–4,5	3,8	~75,0	4–5
MNHN sans n°	M3/ dr.	–3x	99,0	~85,0	~60,0	5,0–6,0	3,4	~76,0	4–5

portant deux M/3 (Fig. 1); TM177.01.043: ensemble comprenant un maxillaire avec deux M3/ (Fig. 2a) et une mandibule portant deux M/3 (Fig. 2b); KB3.97.028: M/2 droite incomplète (Fig. 6); KL9.98.026: M/2 fragmentaire; KL11.98.013: fragment distal de M3/ (Fig. 5); KL12.98.002: M/2 ou M/1 incomplète (Fig. 4a et b); KL19.99.015: fragment distal de M3/.

Le matériel provient de trois secteurs fossilifères de la région du Djourab (Tchad): Toros-Menalla, TM [24], Kossom-Bougoudi, KB [8] et Kollé, KL [7], d'âges biochronologiques compris entre 7 et 4 Ma.

Diagnose. Identique à celle du genre.

3. Description

TM32.97.008 est une mandibule sub-complète (la branche montante est préservée sur l'hémi-mandibule gauche, mais elle est absente sur l'hémi-mandibule droite, où seule la branche horizontale est conservée), portant deux M/3 (Fig. 1). La mandibule est munie de branches horizontales courtes et relativement hautes, et présente un bec symphysaire très court, dont l'extrémité est brisée. Elle ne porte ni défenses inférieures, ni traces d'alvéoles. La M/3 gauche a conservé 6x lames et la M/3 droite en a conservé 7x. Cependant le contour mésial de chacune de ses molaires, au niveau de la couronne, permet d'évaluer à x7x le nombre de lames pour une molaire

complète. Ces lames sont composées d'un petit nombre de tubercules (environ quatre par lame) et ont des bords latéraux aplatis. Elles sont séparées par des vallées en « V » que remplit du ciment. Ce dernier recouvre presque entièrement les deux dernières lames et le cingulum distal. L'émail est très épais (5 à 6 mm).

TM177.01.043 comprend un maxillaire fragmentaire portant deux M3/ (Fig. 2a) et une mandibule portant deux M/3 (Fig. 2b). Une partie du prémaxillaire est conservée, avec l'alvéole de la défense droite. Cet alvéole de forme elliptique présente un diamètre maximal de 95 mm et un diamètre minimal de 81 mm. Les molaires supérieures portent chacune 7x lames (ou x7x lames, la partie mésiale de la dent étant abîmée), à bords latéraux aplatis. Ces lames sont comprimées mésio-distalement, subdivisées en cônes peu nombreux (quatre à cinq par lame) par des sillons verticaux, et séparées entre elles par des vallées en forme de « V » en vue latérale. Un sillon marqué, présent sur la première lame, entraîne un décalage des deux moitiés de la dent. Le ciment, abondant, comble les vallées et recouvre complètement la couronne des molaires dans sa partie distale (deux dernières lames), tout en conservant sa morphologie. Sur la molaire droite, la face distale de la première lame et les faces mésiale et distale de la seconde lame présentent des bombements, qui correspondent aux sinus médians. Sur la molaire gauche, du fait de la destruction de la partie médiane

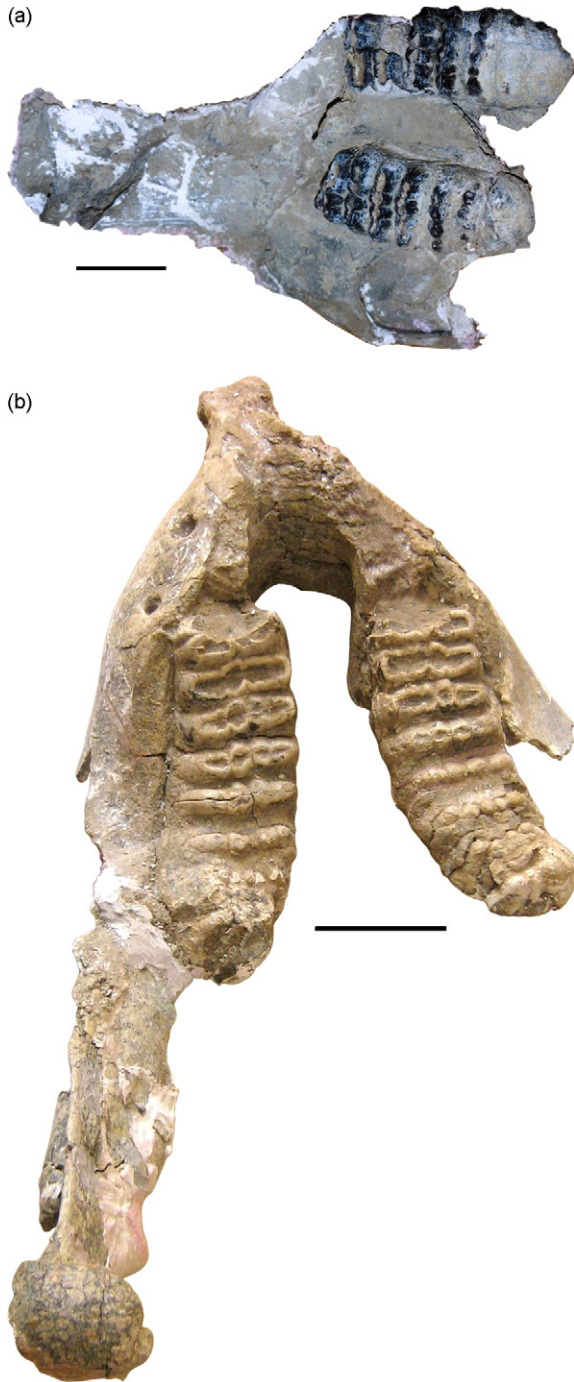


Fig. 2. *Primelephas korotorensis*. TM177-01-043, Miocène supérieur du secteur de Toros Menalla, Nord Tchad ; (a) fragment de maxillaire, (b) mandibule. Échelle : 10 cm.

Fig. 2. *Primelephas korotorensis*. TM177-01-043, Early Miocene from the Toros Menalla area, northern Chad, (a) fragment of jaw-bone, (b) mandible. Scale bar: 10 cm.



Fig. 3. *Primelephas korotorensis*. TM16-97-003, hémi-mandibule gauche du Miocène supérieur du secteur de Toros Menalla, Nord du Tchad. Échelle : 10 cm.

Fig. 3. *Primelephas korotorensis*. TM16-97-003, left hemi-mandible from the Early Miocene of the Toros Menalla area, northern Chad. Scale bar: 10 cm.

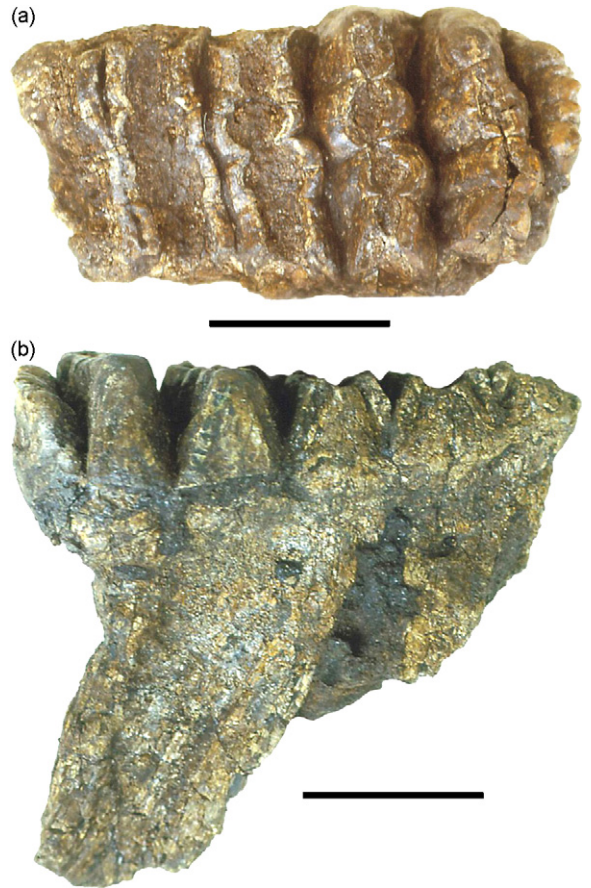


Fig. 4. *Primelephas korotorensis*. KL12-98-002, fragment de M/2 ou M/1 du Pliocène inférieur du secteur de Kollé, Nord Tchad ; (a) vue occlusale, (b) vue linguale. Échelle : 5 cm.

Fig. 4. *Primelephas korotorensis*. KL12-98-002, fragmentary M/2 or M/1 from the Lower Pliocene of the Kollé area, northern Chad. (a) occlusal view, (b) lingual view. Scale bar: 5 cm.



Fig. 5. *Primelephas korotorensis*. KL11-98-013, fragment distal de M3/ du Pliocène inférieur du secteur de Kollé, Nord du Tchad. Échelle : 5 cm.

Fig. 5. *Primelephas korotorensis*. KL11-98-013, distal fragment of M3/ from the Lower Pliocene of the Kollé area, northern Chad. Scale bar: 5 cm.

de sa deuxième lame, il n'est pas possible d'observer ce caractère. Les molaires sont larges ($l = 104$ mm), avec un émail épais ($E = 5\text{--}5,5$ mm) et une fréquence laminaire faible ($F = 3,1$). La mandibule TM177.01.043 (Fig. 2b) présente des caractères similaires à ceux observés sur TM32.97.008; la symphyse est courte par rapport à celle de *Loxodonta adaurora*, mais plus longue cepen-



Fig. 6. *Primelephas korotorensis*. KB3-97-028, fragment de M/2 droite du Pliocène inférieur du secteur de Kollé, Nord du Tchad. Échelle : 5 cm.

Fig. 6. *Primelephas korotorensis*. KB3-97-028, right fragment of M/2 from the Lower Pliocene of the Kollé area, northern Chad. Scale bar: 5 cm.

dant que celle de *Stegodon*. Les branches montantes sont très mal conservées, de même que la base des branches horizontales. Les deux molaires, complètes, sont plus étroites que leurs homologues supérieurs. Elles portent, chacune, $8 \times$ lames subdivisées en un petit nombre de cônes (quatre à cinq par lame). Elles sont comprimées mésio-distalement et leurs bords latéraux sont légèrement aplatis. Le ciment abondant comble les vallées et recouvre complètement les dernières lames. Le sillon médian est présent de manière évidente sur les quatre premières lames, mais ne se continue pas jusqu'à leur base. Les molaires aussi bien supérieures qu'inférieures ont une forme sub-rectangulaire en vue occlusale.

Sur les deux héli-mandibules appartenant au même individu TM16.97.003, celle de gauche (Fig. 3) a conservé sa branche horizontale, ainsi qu'une M/3 complète. En revanche, celle de droite est très abîmée et n'a conservé qu'un fragment de branche horizontale portant le fragment de M/3 à 5 lames. La M/3 complète porte 7x lames, et sur sa partie mésiale, il ne manque que le cingulum mésial. Cette molaire présente une morphologie parfaitement identique à celle du type de l'espèce *Primelephas gomphotheroides* Maglio, 1970. Les cônes sont peu nombreux (quatre à cinq par lame); la dernière lame en porte juste trois. Des vallées en forme de « V », comblées par une importante couche de ciment, séparent les différentes lames. Ce ciment noie presque complètement les lames. La molaire a une forme générale sub-rectangulaire en vue occlusale. La M/3 droite, très abîmée, présente en vue latérale des vallées en forme de « V ».

KL12.98.002 (Fig. 4a et b) et KL9.98.026 sont deux M/2 incomplètes, ayant conservé, respectivement 5x et 3x lames. Ces lames sont subdivisées en cônes peu nombreux (de quatre à cinq par lame). Leurs bords latéraux sont aplatis et séparés par des vallées en forme de « V » en vue latérale.

Un fragment distal de M3/ à 3x lames, KL11.98.013 (Fig. 5), montre des lames formées par de gros tubercules, coniques en vue latérale, et peu nombreux (environ cinq par lame). Les cônes sont arrondis, aussi bien apicalement que latéralement. Un ciment très abondant comble les vallées; la dernière lame en est complètement noyée. Un rétrécissement de l'extrémité distale de la couronne peut être observé.

Un autre fragment distal de M3/, portant trois lophes, KL19.99.015, montre, sur la face postérieure de sa dernière lame, quelques petits tubercules, qui ne forment pas un vrai talon. Ce fragment de molaire présente des lophes subdivisés en gros tubercules par des sillons principaux en quatre ou cinq cônes. Les bords latéraux des lames sont aplatis et les vallées interlames sont en forme

de « V ». Les faces mésiales et distales des lophes présentent un faible bombement, qui correspondrait au sinus médian. La première lame est grossièrement sinueuse, la seconde est rectiligne, tandis que la dernière est concave mésialement.

Une M/2 droite incomplète, KB3.97.028 (Fig. 6), a conservé cinq lames (toutes fonctionnelles) et un cingulum distal. L'usure des deux moitiés prétrites et posttrites de la dent est inégale. En vue latérale, les lames sont pyramidales. Elles sont dépourvues de sinus médians. Chaque lophide est divisé superficiellement en quatre ou cinq colonnes par des sillons verticaux. Sur les surfaces d'usure, chaque colonne porte une à deux structures arrondies, dues à des petites digitations apicales. Six tubercules peuvent être dénombrés sur le cingulum. Les lophides sont séparés par des vallées en V, au fond desquelles on note la présence de ciment. Les lames sont larges ($l = 82$ mm, mesurée sur l'avant-dernière lame), basses ($H = 40 +$ mm, estimé sur l'avant-dernière lame), comprimées mésio-distalement; leurs bords latéraux sont aplatis. Il faut noter l'absence de tubercules médians (mésiaux ou distaux) sur toutes les lames conservées. La fréquence laminaire est relativement faible ($F = 3,8$) et l'émail relativement épais ($E = 4,1$ à 5 mm).

4. Discussion

Les caractères observés sur tous les spécimens du Tchad (usure inégale des moitiés prétrites et posttrites, compression antéropostérieure des lames, tubercules étirés transversalement, mais non arrondis, bords latéraux aplatis) excluent leur attribution au genre *Stegodon*. Les tubercules en pilier formant une lame représentent un caractère de type éléphantin [22]. De plus, la forme des vallées en « V » et l'émail relativement épais sont les caractères d'un Elephantidae primitif de type *Primelephas* ou *Stegotetrabelodon*. Les lames subdivisées en plus de quatre cônes, la disposition des tubercules en lames rectilignes, l'absence de tubercules et de sillons médians se continuant jusqu'à la base des lames et la fréquence laminaire élevée (> 3) sont des caractères éléphantins, rencontrés plutôt chez le genre *Primelephas* que chez *Stegotetrabelodon* [19,21,22]. Il convient, cependant, de signaler que les molaires appartenant à *Primelephas* et celles appartenant à *Stegotetrabelodon orbus* présentent, comme le reconnaît Tassy [21], de grandes similitudes; les risques de les confondre sont importants. Néanmoins, les spécimens étudiés ici présentent des caractères morphologiques suffisamment tranchés pour être attribués au genre *Primelephas*. Leurs mensurations sont compatibles et entrent dans le cadre des variations décrites chez ce genre à Lukeino [21]

et à Lothagam [19]. Nous rapportons donc le nouveau matériel du Tchad au genre *Primelephas*.

Sur la base de la morphologie de leurs molaires, les différences entre *Primelephas* et *Stegodon* sont si ténues qu'il n'est pas rare de les confondre. Cette frappante ressemblance morphologique entre les molaires de *Primelephas* et celles de *Stegodon* a déjà été signalée par des auteurs tels que Cooke et Coryndon [12], Maglio [19], Kalb et Mebrate [14], Mackaye [16]. Kalb et Mebrate [14] et Kalb et al. [15] se basent, entre autres, sur cette donnée pour contester la monophylie des Stegodontidae. Ils proposent de placer le genre *Stegodon* plus proche de *Primelephas* et des autres éléphants (*Loxodonta*, *Elephas* et *Mammuthus*) que ne le sont *Stegotetrabelodon* et *Stegodibelodon*. Tassy [22] relève la différence entre les deux taxons, notamment en ce qui concerne la structure des lames de leurs molaires, qui sont formées de tubercules comprimés mésio-distalement chez les Elephantidae, alors que les tubercules sont massifs et arrondis chez *Stegodon*. Pour cet auteur, les lames de ces deux taxons ne sont pas homologues. Le caractère de la forme des vallées signalé par Maglio [19], en « V » pour *Primelephas* et en « Y » pour *Stegodon*, est très variable au sein de chacun de ces groupes et, sur une même molaire, selon que l'on a affaire à sa partie mésiale ou distale [16]. Les autres caractères utilisés par les auteurs pour distinguer ces deux taxons sont la présence de sinus médians sur les premières lames des molaires de *Primelephas*, caractère normalement absent chez *Stegodon* – certaines molaires rapportées à *Primelephas* ne présentent cependant pas ce caractère – et la présence ou l'absence de ciment. Ce dernier caractère mérite d'être sérieusement examiné, car, pour l'ensemble du matériel de comparaison observé, les molaires rapportées à *Primelephas* renferment un ciment plus abondant dans les vallées (remplies sur environ les trois quarts de leur hauteur), et certaines lames sont même complètement noyées. Les molaires de *Stegodon* ont, quant à elles, généralement beaucoup moins de ciment. Dans tous les cas, la ressemblance entre les molaires de ces deux genres demeure assez troublante. Cette ressemblance fut à l'origine de l'attribution du matériel de Kolia, d'abord au genre *Stegodon* par Coppens [13], puis ultérieurement au genre *Primelephas* par Maglio [18].

L'espèce *Primelephas korotorensis* (Coppens, 1965) a été créée sur la base d'un fragment distal de molaire provenant du gisement-type de Koulà (Nord du Tchad). Coppens [13] présentait la diagnose de l'espèce comme suit : « Stégodonte paucituberculé et brachyodonte auquel l'abondance de ciment donne, à s'y méprendre, une allure d'Archidiskodonte [*Mammuthus meridionalis*] ».

L'auteur signale les caractères éléphantins évidents du spécimen. Mais, poursuivant son analyse, il précise : « cette pièce est si particulière par ses caractères, à la fois stégodonte et éléphant, que nous avons cru bon de la distinguer au moins spécifiquement ; l'abondance extraordinaire du ciment, l'aspect rugueux de l'émail, le petit nombre de tubercules sont des caractères tout à fait typiques des Éléphants ». Il propose, néanmoins, de rapporter son spécimen à *Stegodon*, parce que « la parfaite transversalité des lames, l'absence totale du moindre pointement tuberculeux dans les vallées et la très grande brachyodontie de cette molaire » lui semblent compatibles avec une détermination *Stegodon*.

Il paraît maintenant plus pertinent d'adopter la proposition de Maglio [18,19] et de rapporter ce spécimen à un genre éléphantin primitif : *Primelephas*. En effet, les caractères sur lesquels Coppens [13] s'appuie pour justifier l'attribution du matériel au genre *Stegodon* sont partagés par les molaires de *Primelephas*. En outre, le spécimen ayant servi à la création de *P. korotorensis* est un fragment distal de molaire, ce qui explique l'absence de « pointement tuberculeux dans les vallées », qui est un caractère du genre *Primelephas*, présent uniquement sur les lames mésiales. En revanche, la création de l'espèce *P. gomphotheroides* Maglio, 1970 est basée sur des arguments biométriques qui ne peuvent plus être retenus à la suite de l'étude du nouveau matériel tchadien. En effet, lors de la définition de l'espèce, Maglio [18,p.12] écrit : « This form is very close to the Lothagam and Kaiso specimens and should be included in the genus *Primelephas*. These two specimens of *P. korotorensis* are distinguishable from *P. gomphotheroides* in being proportionately higher crowned », mais reconnaît tout de même la nature fragmentaire du matériel. Selon Maglio [19,p.22], la hauteur de la couronne des molaires de *P. korotorensis* est entre 11 et 13 % plus haute que celle de *gomphotheroides*. Or, de nouvelles mesures de la M/3, KNM-LT 351, holotype de l'espèce *gomphotheroides*, réalisées aux National Museums of Kenya à Nairobi sont consignées dans le Tableau 2. Ainsi, la valeur de l'indice d'hypsodontie ou indice de hauteur (IH) (mesure du rapport entre la hauteur maximale et la largeur maximale : $(H/I) \times 100$) obtenue à la suite de cette mesure est de 73,6 (Tableau 2). Or, Maglio [19] obtient, pour le même spécimen, un indice d'hypsodontie de 63,4 à partir d'une valeur de hauteur maximale de la molaire de 59,5 mm, mesurée sur la cinquième lame. Tassy [23] obtient, pour le même spécimen (KNM-LT 351), une valeur de 67,2 mm pour la hauteur de la cinquième lame et un IH de 73,8 (des valeurs qui sont proches de celles obtenues dans le cadre de la présente étude). Ainsi, les valeurs données par Maglio [19] pour ce spécimen sont

Tableau 2

Mesures en millimètres des différentes lames (3 à 8) de la M/3 KNM-LT 351, holotype de l'espèce *P. gomphotheroides* (Maglio, 1970). *I*3 : largeur de la lame 3 ; *H* : hauteur de la couronne mesurée sur la lame 5 ; *I*H : indice d'hypsodontie $(H/I) \times 100$ de la lame 5

Table 2

Measures in millimetres of each blade (3 to 8) of the M/3 KNM-LT 351, holotype of species *P. gomphotheroides* (Maglio, 1970). *I*3: width of blade 3; *H*: crown height measured on blade 5; *I*H: hypsodonty index $H/I \times 100$ on blade 5

13	14	15	16	17	18	H	IH
93	92,5	91	82,5	71	60,5	67	73,6

largement en dessous de la réalité. En se référant aux valeurs obtenues à la fois dans les travaux de Tassy [23,24] et dans ce travail, il est possible de conclure qu'il n'existe pas de différence biométrique justifiant l'existence de deux espèces de *Primelephas* (IH = 73,6 ou 73,8 pour *P. gomphotheroides* et IH = 75 pour *P. korotorensis* ; cf. Tableaux 1–2). Par ailleurs, en ce qui concerne la morphologie, les deux spécimens (holotypes des deux espèces) sont quasiment identiques. En définitive, la différence biométrique – principal trait sur lequel s'est basé Maglio [19] pour la séparation en deux espèces du matériel attribué au genre – entre les molaires types des deux espèces de *Primelephas* est inférieure à celle généralement observée à l'intérieur d'une espèce. En effet, chez *Loxodonta adaurora*, Beden [1] a montré que cet indice variait de 62 à 95 pour les M3 supérieures et de 63 à 91 pour les M3 inférieures.

À la suite de ce constat, et se fondant sur les études menées sur les fossiles, notamment par Beden [1], il apparaît clairement que l'« indice d'hypsodontie » est un caractère trop variable pour être utilisé individuellement à des fins phylogénétiques.

Ce constat conduit à proposer la mise en synonymie de *P. korotorensis* et de *P. gomphotheroides*. En application du principe d'antériorité, c'est l'espèce *P. korotorensis* créée en 1965 qui prime sur *P. gomphotheroides*. Le matériel du Tchad est attribué, par conséquent, à la seule espèce valide *P. korotorensis*.

Ainsi, l'isolement géographique auquel fait allusion Maglio [19 (p. 22)] pour justifier la séparation des deux taxons ne peut être retenu. L'espèce *Primelephas korotorensis* présente donc une large distribution, de l'Afrique centrale à l'Afrique de l'Est, au cours du Miocène récent et du Pliocène ancien. Dans la mesure où nous avons aujourd'hui, en dehors des Proboscidiens, de nombreuses autres espèces (Suidés, Bovidés...) communes aux gisements d'Afrique de l'Est et à ceux du Tchad [4–11,16,17,25], l'intégration, dans le cadre d'une étude plus globale, à l'échelle du continent, des données

nouvelles sur la faune du Tchad permettrait de mieux appréhender les problèmes des dispersions des faunes à l'intérieur de ce continent.

5. Conclusion

La bonne qualité de préservation des nouveaux spécimens provenant des sites mio-pliocènes du Nord du Tchad, leur abondance et leur diversité, permettent de préciser la morphologie du genre *Primelephas*. L'absence de différences significatives, tant morphologiques que biométriques, entre les holotypes des deux espèces du genre *Primelephas* conduit à proposer leur mise en synonymie ; l'espèce *Primelephas korotorensis* est donc retenue comme seule espèce valide. La présente étude montre aussi que le genre *Primelephas*, considéré comme ancêtre présumé des élephantinés, offre une large répartition géographique (allant de l'Afrique centrale à l'Afrique de l'Est), dès le Miocène récent.

Il demeure, cependant, que des restes crâniens plus complets permettront de mieux définir ce genre, et ainsi, de préciser ses affinités avec les autres Proboscidiens. L'étude des nombreuses similitudes mises en évidence entre les faunes mammaliennes d'Afrique centrale, d'Afrique de l'Est, australe et du Nord, devrait permettre de préciser les différentes phases dispersives au cours du Mio-Pliocène en Afrique.

Remerciements

Nous remercions les autorités tchadiennes (ministère de l'Enseignement supérieur, de la Recherche scientifique et de la Formation professionnelle, université de N'Djaména, CNAR) et les autorités françaises (ministère de l'Enseignement supérieur et de la Recherche (faculté des sciences, université de Poitiers, CNRS, programme Eclipse, projet ANR-05-BLAN-0235, ANR), ministère des Affaires étrangères (DCSUR, Projet FSP 2005-54 de la Coopération franco-tchadienne – Fonds de solidarité prioritaire du MAE – et l'ambassade de France à N'Djaména), la région Poitou-Charentes, ainsi que l'Armée française (Mission d'assistance militaire et mission Epervier). Notre gratitude va au RHOI (co-PI's F.C. Howell and T.D. White), programme scientifique financé par la NSF.

Nos remerciements vont également aux différents musées : The National Museums of Kenya (Nairobi), The National Museum of Ethiopia (Addis Abeba), le MNHN (Paris) qui nous ont permis l'accès à leurs collections. Nous remercions Jean-Renaud Boissérie pour ses remarques constructives, tous les membres de la MPFT qui ont participé aux missions de terrain, ainsi

que l'ensemble des techniciens et administratifs du laboratoire UMR 6046 de l'université de Poitiers.

Références

- [1] M. Beden, Les éléphants (*Loxodonta* et *Elephas*) d'Afrique orientale : Systématique, phylogénie, intérêt biochronologique, thèse d'État, université de Poitiers, 1979.
- [2] M. Beden, Family Elephantidae, in : J.M. Harris (Ed.), Koobi Fora research Project, Vol. 2, The fossil Ungulates: Proboscidea, Perissodactyla and Suidae, Clarendon Press, Oxford, 1983, pp. 40–129.
- [3] M. Beden, Les Elephantidés (Mammalia, Proboscidea) : les faunes plio-pléistocènes de la basse vallée de l'Omo (Ethiopie), Cah. Paleontol. (Trav. Paléonto. Est-Afr.), CNRS, 2, 1987.
- [4] M. Brunet, A. Beauvilain, Y. Coppens, E. Heintz, A.H.E. Moutaye, D. Pilbeam, The first australopithecine 2500 km west of the Rift Valley (Chad), Nature 378 (1995) 273–275.
- [5] M. Brunet, A. Beauvilain, Y. Coppens, E. Heintz, A.H.E. Moutaye, D. Pilbeam, *Australopithecus bahrelghazali*, une nouvelle espèce d'Hominidé ancien de la région de Koro-Toro (Tchad) C. R. Acad. Sci. Paris, ser. IIA 322 (1996) 907–913.
- [6] M. Brunet, A. Beauvilain, D. Geraads, F. Guy, M. Kasser, H.T. Mackaye, M.L. Maclatchy, G. Mouchelin, J. Sudre, P. Vignaud, Tchad : Un nouveau site à Hominidés Pliocène C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA 324 (1996) 341–345.
- [7] M. Brunet, A. Beauvilain, D. Geraads, F. Guy, M. Kasser, H.T. Mackaye, M.L. Maclatchy, G. Mouchelin, J. Sudre, P. Vignaud, Tchad : Découverte d'une faune de mammifères du Pliocène inférieur C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA 326 (1997) 153–158.
- [8] M. Brunet & MPFT, Chad: Discovery of a vertebrate fauna close to the Mio-Pliocene boundary, J. Vertebr. Paleontol. 20 (1) (2000) 205–209.
- [9] M. Brunet, F. Guy, D. Pilbeam, H.T. Mackaye, A. Likius, D. Ahounta, A. Beauvilain, C. Blondel, H. Bocherens, J.R. Boisserie, L. de Bonis, Y. Coppens, J. Dejax, C. Denys, P. Düringer, V. Eisenmann, G. Fanone, P. Fronty, D. Geraads, T. Lehmann, F. Lihoreau, A. Louchart, A. Mahamat, G. Merceron, G. Mouchelin, O. Otero, P. Campomanes, M. Ponce de Leon, J.C. Rage, M. Sapanet, M. Schuster, J. Sudre, P. Tassy, X. Valentin, P. Vignaud, L. Viriot, A. Zazzo, C. Zollikofer, A new hominid from the Upper Miocene of Chad, Central Africa, Nature 418 (2004) 145–151.
- [10] M. Brunet, F. Guy, D. Pilbeam, D.E. Lieberman, A. Likius, H.T. Mackaye, M. Ponce de Leon, C. Zollikofer, C., P. Vignaud, New material of the earliest hominid from the Upper Miocene of Chad, Nature 434 (2004) 752–755.
- [11] M. Brunet, F. Guy, J.-R. Boisserie, A. Djimdoumbaye, T. Lehmann, F. Lihoreau, A. Louchart, M. Schuster, P. Tafforeau, A. Likius, H.T. Mackaye, C. Blondel, H. Bocherens, L. de Bonis, Y. Coppens, C. Denys, P. Düringer, V. Eisenmann, A. Flisch, D. Geraads, N. Lopez-Martinez, O. Otero, P. Peláez Campomanes, D. Pilbeam, M. Ponce de León, P. Vignaud, L. Viriot, A. Zazzo, C. Zollikofer, « Toumaï », Miocène supérieur du Tchad, le nouveau doyen du rameau humain, C. R. Palevol 3 (2004) 275–283.
- [12] H.B.S. Cooke, S.C. Coryndon, Pleistocene mammals from the Kaiso-Formation and other related deposits in Uganda, in: L.S.B. Leakey, R.J.G. Savage (Eds.), Fossil vertebrates of Africa, Academic Press, Edinburgh, UK, 1970, pp. 107–224.
- [13] Y. Coppens, Les Proboscidiens du Tchad. Leur contribution à la chronologie du Quaternaire africain, Act. Vè Congr.

- Panaf. préhist. Études Quaternaire, Santa Cruz 1963, 1 (1965) 331–87.
- [14] J.E. Kalb, A. Mebrate, Fossil elephantoids from the hominid-bearing Awash Group, Middle Awash Valley, Afar Depression, Ethiopia, *Trans. Am. Philos. Soc.* 83 (1993) 1–114.
- [15] J.E. Kalb, D.J. Froehlich, L.B. Gordon, Phylogeny of African and Eurasian Elephantoida of the Late Neogene, in: J. Shoshani, P. Tassy (Eds.), *The Proboscidea: Evolution and Palaeoecology of Elephant and their Relatives*, Oxford University Press, New York, 1996, pp. 101–116.
- [16] H.T. Mackaye, Les Proboscidiens du Mio-Pliocène du Tchad : Biodiversité, Biochronologie, Paléoécologie et Paléobiogéographie, thèse d'État, université de Poitiers, 2001.
- [17] H.T. Mackaye, M. Brunet, P. Tassy, *Selenetherium kolleensis* nov. gen. nov. sp. : un nouveau Proboscidea (Mammalia) pliocène du Tchad, *Geobios* 38 (2005) 765–777.
- [18] V.J. Maglio, Four new species of Elephantidae from the Pliocene of northwestern Kenya, *Breviora* 341 (1970) 1–43.
- [19] V.J. Maglio, Origin and evolution of the Elephantidae, *Trans. Am. Philos. Soc.* 63 (1973) 1–149.
- [20] W.J. Sanders, Fossils Proboscidea from the Wembere-Manonga Formation, Manonga Valley, Tanzania, in: T. Harrison (Ed.), *Neogene Paleontology of the Manonga Valley Tanzania*, Plenum Press, New York, 1997, pp. 265–310.
- [21] P. Tassy, Nouveaux Elephantoida (Mammalia) dans le Miocène du Kenya, *Cah. Paleontol. (Trav. Paléontol. Est-Afr.)*, CNRS, 1986.
- [22] P. Tassy, Les Proboscidiens (Mammalia) fossiles du Rift occidental, Ouganda, in: *Geology of the Albertine Rift Valley, Uganda–Zaire, Vol. II: Palaeobiology*, CIFE Occas. Publ., Orléans, 1994, pp. 217–257.
- [23] P. Tassy, Elephantoida 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. 331–352.
- [24] J. Shoshani, P. Tassy, Advances in proboscidean taxonomy & classification, anatomy & physiology, and ecology & behaviour, *Quat. Int.* 126–128 (2005) 5–20.
- [25] P. Vignaud, P. Douring, H.T. Mackaye, A. Likius, C. Blondel, J.-R. Boissérie, L. de Bonis L, V. Eisenmann, M.E. Etienne, D. Geraads, F. Guy, T. Lehmann, F. Lihoreau, N. Lopez-Martinez, C. Mourer-Chauviré, O. Otero, J.C. Rage, M. Schuster, L. Viriot, A. Zazzo, M. Brunet, *Geology and Palaeontology of the Upper Miocene Toros Menalla hominid locality, Chad*, *Nature* 418 (2002) 152–155.