



Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Palevol 4 (2005) 235–242



<http://france.elsevier.com/direct/PALEVO/>

Paléontologie systématique (Paléontologie des Vertébrés)

Réhabilitation de *Mammuthus intermedius* (Jourdan, 1861), un mammouth (Mammalia, Elephantidae) du Pléistocène moyen récent d'Europe

Bruno Labe, Claude Guérin *

UMR 5125 « Paléoenvironnements et paléobiosphère », et UFR des sciences de la Terre, université Claude-Bernard–Lyon-1,
27–43 Boulevard du 11-Novembre-1918, 69622 Villeurbanne cedex, France

Reçu le 5 mai 2003 ; accepté après révision le 8 novembre 2004

Présenté par Yves Coppens

Résumé

La révision des restes de Proboscidiens du Pléistocène de la région lyonnaise conduit à réhabiliter le taxon *Elephas intermedius* Jourdan, 1861, qui se situe morphologiquement et biométriquement entre *Mammuthus trogontherii* du Pléistocène moyen médian et *M. primigenius* du Pléistocène supérieur. *M. chosaricus* Dubrovo, 1966 n'est qu'un synonyme récent de *M. intermedius* comme le sont de nombreux « *M. trogontherii* évolués » et « *M. primigenius* primitifs ». Un néotype de *M. intermedius* est désigné. **Pour citer cet article : B. Labe, C. Guérin, C. R. Palevol 4 (2005).**

© 2005 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Revival of the taxon *Mammuthus intermedius* (Jourdan, 1861), a mammoth (Mammalia, Elephantidae) of the European upper Middle Pleistocene. The study of the Pleistocene Proboscidean remains from the Lyon area in France leads to a revival of the taxon *Elephas intermedius* Jourdan, 1861. The lamellae are more closed up, and the enamel is thinner than for the teeth of *M. trogontherii* from the medium part of the Middle Pleistocene; the lamellae are more spaced and the enamel is thicker than for the teeth of the Upper Pleistocene *M. primigenius*. *M. chosaricus* Dubrovo, 1966 is no more than a junior synonym of *M. intermedius*, and many fossils that were before classified as evolved *M. trogontherii* or primitive *M. primigenius* must be attributed to it. A neotype is established for *M. intermedius*. **To cite this article: B. Labe, C. Guérin, C. R. Palevol 4 (2005).**

© 2005 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Mammifères ; Proboscidiens ; Odontologie ; Pléistocène moyen ; Europe

Keywords: Mammals; Proboscidea; Odontology; Middle Pleistocene; Europe

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : Claude.Guerin@univ-lyon1.fr (C. Guérin).

Abridged English version

In the classical anagenesis of the genus *Mammuthus* during the European Quaternary, which is beginning with the Lower Villafranchian *Mammuthus gromovae* (Garutt & Alexeieva, 1965) and ends with the Upper Pleistocene *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799), many species were described. *Mammuthus meridionalis* (Nesti, 1825), which lived from the Middle Villafranchian up to the beginning of the Middle Pleistocene, is the first species that was described. It is followed by *Mammuthus trogontherii* (Pohlig, 1885) from the Middle Pleistocene. This species is generally considered as the direct ancestor of the last *Mammuthus*, the classical *M. primigenius* or woolly mammoth.

However, between those two last species, there is a hiatus. In 1861, Jourdan named an *Elephas intermedius* whose numerous cheek teeth were found near Lyons (Rhône, France). He noticed [15] some differences among those teeth, which are more or less half-way between *M. meridionalis* and *M. primigenius*. He defined a new species but he did not really publish it. His successors, namely Lortet and Chantre [20] and Chantre [6], described a lot of material under Jourdan's name. Chantre [6] and Depéret et al. [8] generally believed that *E. trogontherii* and *E. intermedius* were synonyms. Depéret thought that *E. intermedius* was an evolved mutation of *E. trogontherii*. Osborn [23], and Aguirre [1] considered *E. intermedius* as a valid taxon.

Among many scholars like Coppens [7], Dubrovo [9], Lister [18] think that there is a transition between *M. trogontherii* and *M. primigenius*, and attribute the corresponding fossils either to an evolved form of the first or to a primitive form of the second one. Beden and Guérin [3] also believed that there are two *M. trogontherii*, the first one being the classical *M. trogontherii* of the Mindelian site Süssenborn (Germany), and the second one found in the Rissian site of La Fage in Corrèze (France). Dubrovo [9] described *M. trogontherii chosaricus* from the lower valley of the Volga, with teeth more evolved than the classical ones of *M. trogontherii*. Garutt [11] gave it a specific status.

All the *Mammuthus* teeth that were found in 78 sites near Lyons (France) and its area were studied by one of us using Beden's methodology [17]. A lot of them were recognized as classical *M. primigenius*, but some oth-

ers present the characteristics of the species *M. intermedius*. The species was identified from other French and European sites, namely from Corrèze [3,14], North-eastern France and Ehringsdorf in Germany [21], Italy [16] and the former USSR [10,11]. Aguirre [1] attributed to it some old finds of Great Britain, Switzerland, Germany, Italy, Hungary and Russia.

Diagnosis: cheek teeth intermediary between those of *M. trogontherii* and *M. primigenius*. Last molars up to 24 lamellae, lamellar frequency between 6 and 7.5, enamel thickness between 1.5 and 2.4 mm. The lamellae are more closed up, and the enamel is thinner than for the teeth of *M. trogontherii* of Süssenborn. The lamellae are more spaced and the enamel is thicker than for *M. primigenius*. The size is roughly the same as for the largest known *M. primigenius*.

Locus typicus and Stratum typicum: karst filling of Aven I des Abîmes de La Fage, at Noailles (Corrèze, France), from the upper Middle Pleistocene (standard-zone MNQ 24), between 301 and 242 Ky [22].

Neotype: right hemimandible n° 42341 (Beden & Guérin, 1975, pl. 8).

Paratypes: four third molars from Abîmes de La Fage (Corrèze, France): lower M 3 42303 and 42329, upper M 3 42302 and 42312.

Description and discussion: the most characteristic molars are upper and lower M 3. Upper M 3 possesses 17 to 24 lamellae; one only is complete and is 300 mm long; breadth is between 96 to 102 mm; lamellar frequency between 6.1 and 6.7; enamel thickness between 1.5 and 2 mm. Lower M 3 possesses 18 to 24 lamellae, for a length up to 305 mm; breadth is between 80 to 95 mm; lamellar frequency between 6.5 and 7.5; enamel thickness between 1.8 and 2.4 mm. Those dimensions are nearer to *M. primigenius* than *M. trogontherii* (Table 1). There is no middle sinus. The thickness of the lamellae is in the middle of the observed ranges of the two other species, as are lamellar frequency (Fig. 1) and enamel thickness (Fig. 2). The valleys are not very wide. All these teeth present the same characteristics as those from La Fage in Corrèze (France) and those of *M. trogontherii chosaricus*.

Lister and Joysey [19] showed that lamellar frequency not only depends on evolution, but also on the size of the tooth and its number of lamellae; general similarity in size between *M. intermedius* and *M. primigenius* supports our comparison. Lister [18] established that in the *Mammuthus* lineage, enamel thick-

ness regularly decreases from *M. gromovi* to ‘typical’ *M. trogontherii*, then increases to the earliest *M. primigenius*, and finally decreases again up to the ‘classical’ *M. primigenius*. It looks as if this brief inversed trend corresponds to *M. intermedius* values.

Mammuthus intermedius is characteristic of the MNQ 24 zone (upper part of the Middle Pleistocene). Now it is possible to predict that when other collections will be revised, many fossils that were before classed as evolved *M. trogontherii* or primitive *M. primigenius* are assigned to *M. intermedius*. In respect of the priority rule, the name of *M. intermedius* must replace *M. chosaricus* in the taxonomy of European *Mammuthus*.

Dans la classique anagenèse qui conduit, pendant le Quaternaire européen, du *Mammuthus gromovi* (Garutt & Alexeieva, 1965) du Villafranchien inférieur au *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799) du Pléistocène supérieur s’intercalent plusieurs formes intermédiaires, qui ont fait l’objet de descriptions nombreuses mais limitées (en général à quelques dents) et souvent redondantes. Il s’ensuit de nombreuses synonymies, compliquées par une information qui circulait mal au XIX^e siècle. L’espèce intermédiaire la plus anciennement définie est *M. meridionalis* (Nesti, 1825), qui a vécu du Villafranchien moyen au début du Pléistocène moyen. Elle est suivie chronologiquement par *Mammuthus trogontherii* (Pohlig, 1885), du Pléistocène moyen, considéré habituellement comme l’ancêtre direct de la dernière de la lignée, *M. primigenius*.

L’évolution de certains caractères anatomiques montre qu’il subsiste toutefois un hiatus entre les formes du Pléistocène moyen médian – qui correspondent au type de *M. trogontherii* défini à Süssenborn en Allemagne [13] – et la forme classique du *M. primigenius*, apparue lors de la dernière glaciation. Or, dès 1861, Jourdan avait défini un *Elephas intermedius* sur du matériel de la région lyonnaise, dont on comprit plus tard qu’il datait de l’avant-dernière glaciation, c’est-à-dire de la fin du Pléistocène moyen. Jourdan avait constaté, par rapport au mammoth habituel, des différences notables sur certaines des molaires recueillies dans les loess « anciens » ; elles semblaient s’intercaler entre celles de *Mammuthus meridionalis* et celles de *Mammuthus primigenius*. Il en avait donc fait une nouvelle espèce, mais il semble ne l’avoir définie que dans un manuscrit, alors qu’en 1861 il en parle incidemment

comme d’une espèce déjà connue [15]. Ne pas retrouver la définition originelle suffirait sans doute à invalider le taxon *intermedius* si ses élèves et successeurs, tels Lortet et Chantre, n’en avaient redonné la définition dès 1872 [6,16], assortie de la figuration de plusieurs spécimens, dont au moins un correspond effectivement au concept ([6 (fig. 12, p. 45 et fig. 21, p. 68)]. On remarquera au passage que la dent de Villevert, près de Saint-Germain-au-Mont-d’Or (Rhône), représentée aussi par Chantre [6 (fig. 3, p. 31)] en tant que *E. intermedius*, appartient en fait à un *M. meridionalis* classique [23]. Les successeurs de Jourdan ont, cependant, le plus souvent considéré que *E. trogontherii* et *E. intermedius* étaient identiques, le premier n’étant qu’un synonyme récent du second. Certains, estimant le nom d’espèce *intermedius* non valide, ont préféré utiliser *trogontherii*.

En 1923, Depéret, Mayet et Roman reprennent à leur compte cette opinion, mais reconnaissent toutefois [8 (p. 183)] que les dents des *E. trogontherii* de la région lyonnaise « représentent une variété ou peut-être une mutation plus évoluée, à lames un peu plus serrées (fréquence laminaire entre 6,5 et 7) que dans les molaires d’Allemagne et d’Angleterre (fréquence laminaire 6 à 6,5). » Nous assistons donc déjà à une réhabilitation plus ou moins discrète de l’espèce *intermedius*, qui sera pleinement réalisée lorsque ce taxon sera retenu notamment par Osborn (en 1942), puis Aguirre (en 1968), deux auteurs qui le distinguent parfaitement de *trogontherii* [1,17].

De nombreux chercheurs, dont Coppens [7], Dubrovo [9] et Lister [18], considèrent qu’il existe une transition plus ou moins complexe entre *M. trogontherii* et *M. primigenius*, et attribuent en général les spécimens correspondants, soit à une forme évoluée du premier, soit à une forme primitive du second. De même, en 1975, Beden et Guérin [3] rapportent le matériel recueilli dans le gisement de La Fage en Corrèze à *Mammuthus* aff. *trogontherii*, considérant que le *M. trogontherii* « normal » correspond aux spécimens types de Süssenborn et aux gisements « mindéliens » et que la forme évoluée serait contemporaine des gisements « rissiens ».

Une évolution très nette apparaît en effet dans l’histoire de la lignée : les molaires des *M. intermedius* de la région lyonnaise se différencient de celles des *M. trogontherii* classiques de Süssenborn [13] par leur fréquence laminaire et par l’épaisseur de leur émail [23].

Or, Dubrovo [9] a décrit de la basse vallée de la Volga un *M. trogontherii chosaricus* plus évolué que le *M. trogontherii* de Süssenborn [13] et dont les paramètres des M 3 sont identiques à ceux de *M. intermedius*. En 1972, Garutt donnera à *chosaricus* un statut spécifique [11]. Il faut toutefois rester méfiant, car les intervalles de variation des paramètres permettant de définir les différentes espèces varient quelque peu selon les auteurs : ceci est flagrant pour l'épaisseur de l'émail et la fréquence laminaire.

Dans le cadre de sa thèse [17], l'un de nous (BL) a révisé tous les restes d'Éléphantidés provenant de la région lyonnaise et conservés dans les collections de l'université Claude-Bernard-Lyon-1 et du muséum d'histoire naturelle de Lyon. Soixante-dix-huit gisements ont ainsi pu être dénombrés. À côté de l'ensemble des molaires qui se rapportent essentiellement à *M. primigenius*, un certain nombre présentent les caractéristiques de l'espèce *intermedius*. La plupart de ces pièces n'avait pas été revue depuis fort longtemps et nombre d'entre elles n'avaient jamais été décrites. Au sein de ce matériel, figure le célèbre squelette prétendument « complet », issu de la rue des Trois-Artichauts (ou du quartier de la Quarantaine), conservé au muséum d'histoire naturelle de Lyon et reconnu par Jourdan comme un *Elephas intermedius* typique [23]. Ce squelette, qui était considéré comme l'un des plus complets d'Europe [23], est en fait très largement reconstitué [2].

1. Synonymie simplifiée

1861: *Elephas intermedius* JOURDAN, Jourdan [15].

1872: *Elephas intermedius* JOURDAN, Lortet & Chantre [20].

1901: *E. intermedius* JOURDAN, Chantre [6].

1923: *E. trogontherii* POHLIG, Depéret et al. [8].

1966: *Mammuthus trogontherii chosaricus* nov. subsp., Dubrovo [9].

1968: *Elephas intermedius* JOURDAN, Aguirre [1].

1972: *M. chosaricus* DUBROVO, Garutt [11].

1975: *Mammuthus* aff. *trogontherii* POHLIG, Beden & Guérin [3].

1975: *Mammuthus primigenius-trogontherii*, Guenther [13]

1977: *M. trogontherii chosaricus* DUBROVO, Dubrovo [10].

1978: *Mammuthus chosaricus* DUBROVO, Kotsakis, Palombo & Petronio [16].

Diagnose : *Mammuthus* à morphologie dentaire intermédiaire entre celles de *M. trogontherii* et *M. primigenius*. Dernières jugales avec jusqu'à 24 lames, à fréquence laminaire comprise entre 6 et 7,5, avec un émail épais de 1,5 à 2,4 mm ; les lames sont plus serrées et ont un émail plus fin que celles des *M. trogontherii* du gisement type de Süssenborn ; elles sont, en revanche, plus écartées et avec un émail plus épais que chez *M. primigenius*. La taille est du même ordre que les valeurs maximales relevées pour cette dernière espèce, et il paraît en être de même pour le squelette post-crânien.

Locus typicus et stratum typicum : couche 2–3 du remplissage des Abîmes de La Fage à Noailles (Corrèze). L'âge du remplissage est Pléistocène moyen (Standardzone MNQ 24) ; la datation récente d'un plancher stalagmitique scellant la couche 2–3 lui attribue un âge minimum de 172 ka correspondant au stade isotopique MIS 7, l'association faunique correspondant au MIS 8, qui date de 301 à 242 ka [22].

Autres gisements étudiés : Chasselay (Rhône) ; Lyon : quartier de la Quarantaine (= rue des Trois-Artichauts, = montée de Choulans), Saint-Rambert-l'Île Barbe, Rochecardon, au nord de Lyon ; La Ferlatière à Saint-Cyr-au-Mont-d'Or (Rhône) ; Saint-Germain-au-Mont-d'Or (Rhône) ; Saint-Romain-au-Mont-d'Or (Rhône) ; Sainte-Foy-lès-Lyon (Rhône) ; Villefranche-sur-Saône (Rhône) ; Villereversure (Ain).

Néotype : hémimandibule droite n° 42341 (Beden & Guérin [3], pl. 8).

Paratypes : 4 arrière-molaires des Abîmes de La Fage : M 3 inférieures n° 42303 et 42329, M 3 supérieures n° 42302 et 42312 (ce matériel provient de la couche 3, sauf le n° 42303 originaire de la couche 4 ; il est conservé au muséum d'histoire naturelle de Lyon).

Matériel rapporté : M /3 n° QLM 53 et QLM 54 de la Ferlatière ; M /3 n° QLM 60 de Chasselay (matériel conservé au muséum d'histoire naturelle de Lyon).

Autre matériel étudié : M 3/ n° Fe I, M /3 n° Fe II et Fe III de La Ferlatière (Collections de l'Université Claude Bernard-Lyon I) ; M /3 n° QLM 42, M /2 n° QLM 47, M 2/ n° QLM 48, M 2/ n° QLM 49, M /3 n° QLM 50, M /3 n° QLM 54 de la Ferlatière (muséum d'histoire naturelle de Lyon) ; M /3 n° ML 20–161 078 de Villereversure, M /3 n° QL 164 de Rochecardon, M /2 et M /3 n° QL 198 de Sainte-Foy ; M /3 n° QLM 61 de

Chasselay; M /3 n° QLM 263 de Villefranche-sur-Saône ; M 3/ n° SR 2 de Saint-Romain-au-Mont-d'Or ; squelette monté du « mammoth de Choulans » (muséum d'histoire naturelle de Lyon); M /3 n° ST 1 de Saint-Germain-au-Mont d'Or (université Claude-Bernard).

Description : l'étude a été faite selon la méthode exposée par Beden [4]. Les molaires les plus caractéristiques sont des M 3 supérieures et inférieures.

Les M 3/ ont 17 à 24 lames, la seule complète est longue de 300 mm ; la largeur varie de 96 à 102 mm ; l'épaisseur de l'émail est 1,5 à 2 mm, la fréquence laminaire est 6,1 à 6,7.

Les M /3 ont 18 à 24 lames pour une longueur atteignant 305 mm; la largeur varie de 80 à 95 mm; l'épaisseur de l'émail est 1,8 à 2,4 mm et la fréquence laminaire de 6,5 à 7,5.

Le **Tableau 1** donne les dimensions comparées du néotype, du matériel rapporté et des paratypes, et montre la variabilité de ces paramètres, d'une part, chez *M. intermedius* et ses synonymes et, d'autre part, chez *M. trogontherii* [12,13] et *M. primigenius* [12,14]. Les **Figs. 1 et 2** présentent la variabilité de la fréquence laminaire et de l'épaisseur de l'émail chez ces trois espèces. En ce qui concerne la fréquence laminaire, Lister et Joysey [19] ont mis en évidence qu'elle variait non seulement avec l'évolution, mais aussi selon la taille de la dent et le nombre total des lames, mais la proximité de ces valeurs pour *M. intermedius* et *M. primigenius* valide notre comparaison. Enfin Lister [18 (fig. 4)] a montré que, pour la M 3/, la réduction de l'épaisseur de l'émail au sein de la lignée des *Mammuthus* était régulière de *M. gromovi* à *M. trogontherii* « typique », s'inversait de ce dernier aux premiers

Tableau 1

Dimensions et paramètres comparés des arrière-molaires de *M. primigenius*, *M. intermedius*, *M. trogontherii chosaricus* et *M. trogontherii*. *N* = nombre de lames; *NF* = nombre de lames entamées par l'usure; *L* = longueur maximale; *l* = largeur maximale; *H* = hauteur maximale; *e* = épaisseur de l'émail; *F* = fréquence laminaire

Compared dimensions and parameters of *M. primigenius*, *M. intermedius*, *M. trogontherii chosaricus* and *M. trogontherii*. *N* = number of plates; *NF* = number of abraded plates; *L* = maximum length; *l* = maximum width; *H* = maximum height; *e* = enamel thickness; *F* = lamellar frequency.

<i>M. intermedius</i>											
Molaire	n° inventaire	<i>N</i>	<i>NF</i>	<i>L</i>	<i>l</i>	<i>H</i>	<i>e</i>	<i>F</i>	<i>L/N</i>	<i>L/l</i>	<i>H/l</i>
M /2	QL 198	-8	8	138	90		2	7	17.3	1.5	
M /3	Fe III	-18	18	277	95	154	2.1	6.5	15.3		1.6
M /3	QLM 42	-7	7	171	80		2.3	7	24.4	2.1	
M /3	QLM 53	-13	10	234	94	146	2.4	7	18	2.5	1.6
M /3	QLM 54	-12	10	230	88		2.3	7			
M /3	QLM 60	-17	15	285	96		2	6.5	17.8	3	
M /3	QLM 61	-15	15	255	94	125	2	6,5-7	17	2.7	1.3
M /3	QR 264	-9	9	145	95		2.3	6.5			
M /3	ST 1	-15	8	236	90		2.2	7	15.7		
M /3	42303	-20	15	305	92	122	1,8-2,1	6-7,5			1.33
M /3	42329	19-	0		92	145					1.56
M 3/	42302	-21	12	305	96	158	1,5-1,9	6,1-6,7			1.64
M 3/	42312	24	14	300	102		1,9-2	6.4			1.49
<i>M. trogontherii chosaricus</i>											
M /3		18-24		225-370	74-98	120-144	2-2,5	5,5-7			
M 3/		20-21		310	86-108	160-180	2-2,5	5,5-7			
<i>M. trogontherii</i>											
M /3		16-21		223-283	74-114	127-167	2-2,9	4-7,5			
M 3/		18-23		246-400	73-120	129-212	2-2,9	4-6,9			
<i>M. primigenius</i>											
M /2	<i>n</i> _{dents} = 13-20	15-21		140-220	66-95	91-169	1,2-2	6,5-9,6	10,4-15,1	2,1-3	
M /3	<i>n</i> _{dents} = 17-30	20-28		195-360	60-107	101-157	0,9-2,5	5,3-16,7			
M 3/	<i>n</i> _{dents} = 17-27	20-29		203-308	75-112	120-240	1,5-2,1	6,2-20	9,6-10,6	2,3-3,2	

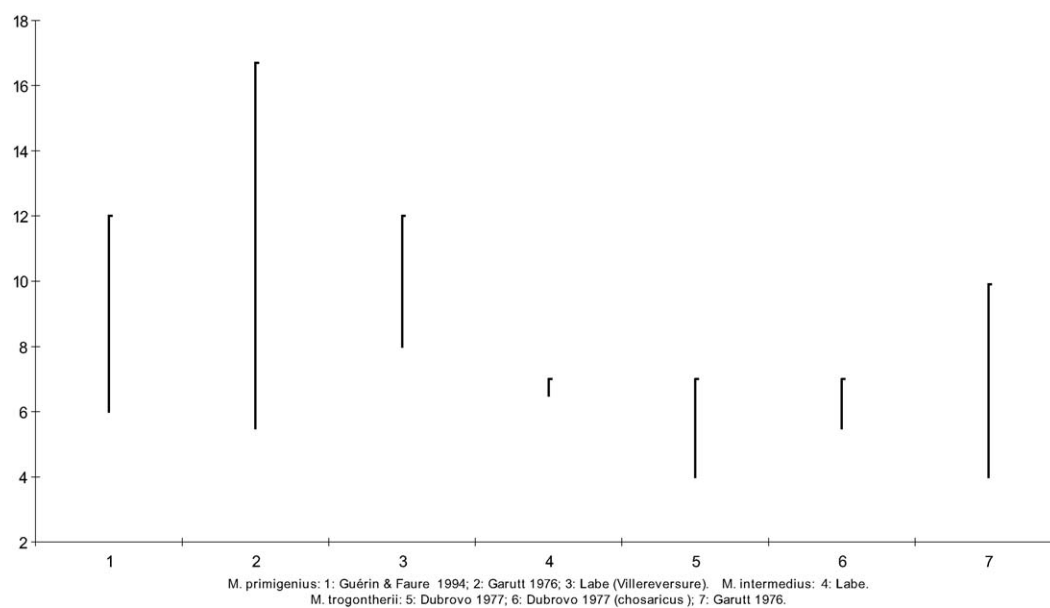


Fig. 1. Intervalles de variations de la fréquence laminaire chez *M. primigenius*, *M. intermedius* et *M. trogontherii*.

Fig. 1. Variability of the lamellar frequency in *M. primigenius*, *M. intermedius* and *M. trogontherii*.

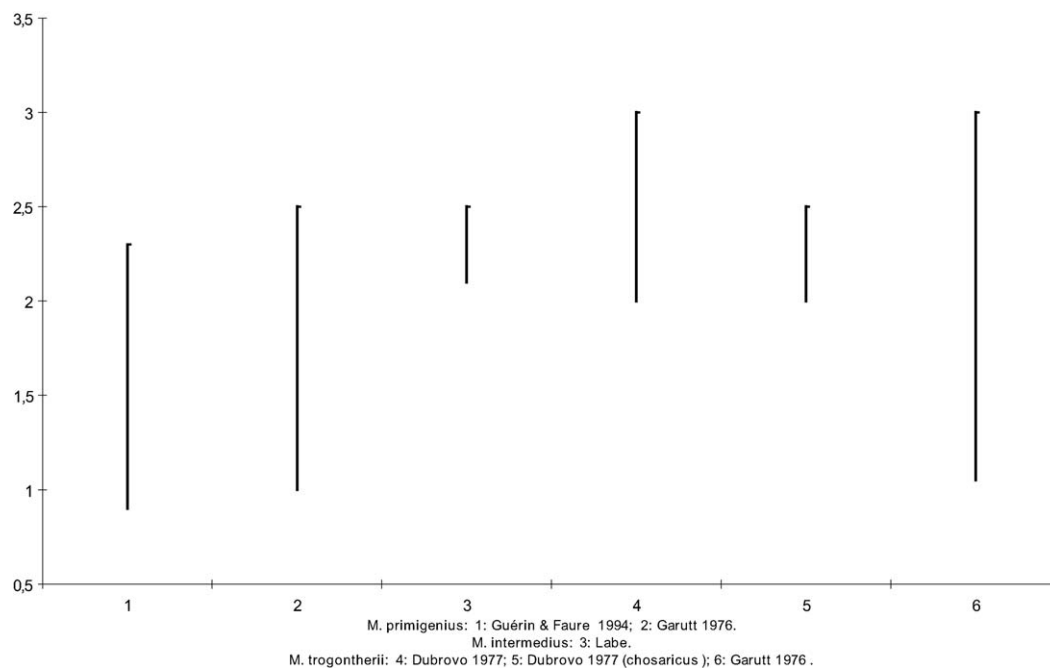


Fig. 2. Intervalles de variations de l'épaisseur de l'émail chez *M. primigenius*, *M. intermedius* et *M. trogontherii*.

Fig. 2. Variability of the enamel thickness in *M. primigenius*, *M. intermedius* and *M. trogontherii*.

M. primigenius et reprenait de ceux-ci aux *M. primigenius* « typiques ». Il semble que les valeurs de ce paramètre pour *M. intermedius* correspondent à cette

brève inversion de tendance. Il en est globalement de même pour l'accroissement de l'hypsodontie ; la variation de la fréquence laminaire connaît elle aussi, au

même moment, une inversion de tendance, mais plus complexe. Quoiqu'il en soit, Lister [18] reconnaît, pendant la même période (comprise entre 400/300 et 130 ka), l'existence en Europe de *M. primigenius* « typiques » et de *M. primigenius* « primitifs » ; ce sont ces derniers qui nous paraissent correspondre à *M. intermedius*.

Les dimensions de *M. intermedius* se rapprochent plus de *M. primigenius* que de *M. trogontherii*. Les lames, moyennement épaisses, sont séparées par des vallées peu larges. Il n'existe pas de sinus médian prononcé. L'émail, nettement plissé, est moins épais que celui des *M. trogontherii* de Süssenborn, mais un peu plus épais que pour *M. primigenius*. Les molaires de la région lyonnaise ont les mêmes caractères que celles du gisement de la Fage en Corrèze [3] et que celles du *M. trogontherii chosaricus*. Elles diffèrent, en revanche, de celles des *M. primigenius* des gisements de Jaurès [5] et de Padirac [14].

Le squelette post-crânien de *M. intermedius*, qui n'a été étudié qu'à La Fage, montre des dimensions plutôt faibles et des proportions voisines de celles relevées chez *M. primigenius*, alors que les dents, notamment les dernières molaires, sont nettement plus fortes ; il est possible que seuls des os longs de femelles aient été conservés dans ce site, alors que ceux utilisés en comparaison appartiennent sans conteste à des mâles [3].

Affinités : *M. intermedius* se situe morphologiquement et biométriquement entre *M. trogontherii* et *M. primigenius* ; c'est, de toute évidence, le descendant du premier et l'ancêtre du second ; la révision des nombreux fossiles attribués à des *M. trogontherii* évolués ou à des *M. primigenius* primitifs permettra d'en attribuer un bon nombre à cette espèce, et donc de mieux la connaître, notamment pour son squelette post-crânien. Ce n'est pas le cas du grand *M. primigenius fraasi* Dietrich de Steinheim an der Murr (Allemagne) : avec des M3 dont la fréquence laminaire dépasse 8 pour une épaisseur d'émail comprise entre 1,4 et 1,5 mm ; il ne peut être assimilé à *M. intermedius* : ses paramètres sont caractéristiques de *M. primigenius*, et Aguirre [1] considère *fraasi*, dont l'âge Pléistocène moyen ne fait pas de doute, comme l'élément le plus évolué du « groupe de formes *intermedius* ». Lister [18] montre que le problème est complexe et note qu'à la transition *trogontherii-primigenius* se trouvent aussi bien des dents évoluées de type *primigenius* (Tourville en France, Homefield et Balderton en Angleterre) que

des dents plus primitives intermédiaires entre les deux espèces (Steinheim en Allemagne, Ilford en Angleterre, Tarquinia et via Flaminia en Italie).

Répartition spatio-temporelle : *M. intermedius*, dont nous avons vérifié la présence en région lyonnaise et à La Fage en Corrèze, existe dans d'autres sites de France et d'Europe : il a été reconnu par Louguet [21] en Alsace, à Hanhoffen (avec 59 dents jugales) et dans les loess anciens moyens d'Achenheim ; il est attesté aussi dans le niveau loessique situé entre les deux travertins d'Ehringsdorf près de Weimar en Allemagne, ainsi que, sous le nom de *M. chosaricus*, dans la région de Rome en Italie [16] et dans divers sites de l'ex-URSS [10]. Aguirre [1] lui attribue (p. 100 et pp. 351–352) divers restes anciennement décrits de Grande-Bretagne, de Suisse, d'Allemagne, d'Italie, de Hongrie et de Russie.

Tous les spécimens appartiennent à la Standardzone MNQ 24 ; cette zone correspond grosso modo à l'avant-dernière glaciation et aux stades isotopiques 6, 7 et 8, période dont l'âge est évalué entre 305 000 et 130 000 ans.

2. Conclusion

Il semble en fin de compte que la plupart des Éléphantidés européens décrits, soit comme *M. trogontherii* évolué, soit comme *M. primigenius* primitif, correspondent à une même espèce, *M. intermedius*. Cette espèce est caractéristique de la zone 24 (fin du Pléistocène moyen). Le nom de *M. intermedius* doit donc remplacer celui de *M. chosaricus* du fait de son antériorité.

Références

- [1] E. de Aguirre, Revision sistemática de los Elephantidae por su morfología y morfometría dentaria, *Estud. Geol.* 24 (1968) 123–177 & 25 (1968) 317–367.
- [2] J. Batteta, J. Viret, Note rectificative à propos du squelette d'*Elephas* dit « complet » monté au muséum de Lyon, *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon* 32 (4) (1963) 100–103.
- [3] M. Beden, C. Guérin, Les Proboscidiens du gisement pléistocène moyen des Abîmes de La Fage à Noailles (Corrèze), *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon* 13 (1975) 69–87.
- [4] M. Beden, Les éléphants (*Loxodonta* et *Elephas*) d'Afrique orientale : systématique, phylogénie, intérêt biochronologique, thèse d'État, université de Poitiers, 1979, 567 p. (inédit).

- [5] M. Beden, Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens à Nespouls, Corrèze, France: le mammoth, *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon* 18 (1980) 103–109.
- [6] E. Chantre, L'Homme quaternaire dans le bassin du Rhône. Étude géologique et anthropologique, thèse, fac. sci. Lyon, n° 24, 1901, 193 p.
- [7] Y. Coppens, Les éléphants du Quaternaire français : dentition, systématique, signification en préhistoire, in : Congrès préhistorique de Monaco XVI, 1959, 1965, pp. 403–431.
- [8] C. Depéret, L. Mayet, F. Roman, Les éléphants pliocènes, *Ann. Univ. Lyon N.S.* 42 (1923) 1–221.
- [9] I.A. Dubrovo, Systematic position of an elephant from the Khozar faunal assemblage, *Biulleten Komissli po izucheniyu chetvertichnogo perioda* 32 (1966) 63–74 (en russe).
- [10] I.A. Dubrovo, A history of the elephants of the *Archidiskodon-Mammuthus* phylogenetic line on the territory of the USSR, *J. Palaeontol. Soc. India* 20 (1977) 33–40.
- [11] V.E. Garutt, Skeleton of Khozarian mammoth *Mammuthus* cf. *chosaricus* Dubrovo from the Middle Pleistocene deposit of Oria (Kama Basin), *Vopr. Stratigr. Corel. Plioc. Pleistoc. Otloch. Severn.* 2 (1972) 35–55 (en russe).
- [12] V.E. Garutt, Research on the teeth of extant elephants: methodological recommendations, *Novosibirsk Institute for Geology and Geophysics*, 1976, 36 p. (en russe).
- [13] E.W. Guenther, Die Elefanten Molaren aus den Kiesen von Süssenborn bei Weimar, *Paläontol. Abh. Berlin A III* (3–4) (1969) 711–734.
- [14] C. Guérin, M. Faure, Le mammoth 146–149, in : L'autre Padirac. Spéléologie, karstologie, paléontologie et préhistoire dans l'affluent R. de Joly, *Spelunca* 20, F.F.S. et *Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Lyon*, 1994.
- [15] C. Jourdan, Des terrains sidérolitiques, *C. R. Acad. Sci. Paris* 53 (1861) 1009–1014.
- [16] T. Kotsakis, M.R. Palombo, C. Petronio, *Mammuthus chosaricus* e *Cervus elaphus* del Pleistocene superiore di Via Flaminia (Roma), *Geol. Rom.* 17 (1978) 411–445.
- [17] B. Labe, Les Mammouths (Mammalia, Proboscidea) de la région lyonnaise. Étude, révision du matériel des collections de l'université Lyon-1 et du muséum d'histoire naturelle de Lyon, thèse, université Claude-Bernard-Lyon-1, 1999, 267 p. (inédit).
- [18] A. Lister, Evolution and taxonomy of Eurasian mammoths 203–213, in: J. Shoshani, P. Tassy (Eds.), *The Proboscidea*, Oxford University Press, 1996.
- [19] A. Lister, K.A. Joysey, Scaling effects in Elephant dental evolution – the example of Eurasian *Mammuthus* 185–213, in: P. Smith, E. Tchernov (Eds.), *Structure, function and evolution of teeth*, Freund Publishing House, 1992.
- [20] L. Lortet, E. Chantre, Études paléontologiques dans le bassin du Rhône. Période quaternaire, *Arch. Mus. Hist. nat. Lyon* 1 (1872) 59–130.
- [21] S. Louguet, Étude des molaires d'Éléphantidés de Hanhoffen (vallée du Rhin) datant des Pléistocènes moyen et supérieur. Caractéristiques biométriques, paléontologiques, taphonomiques et biochronologiques. DEA de géographie, université des sciences et techniques de Lille, 2000, 99 p. (inédit).
- [22] C. Mourer-Chauviré, M. Philippe, Y. Quinif, J. Chaline, E. Debard, C. Guérin, M. Hugueney, Position of the palaeontological site Aven I des Abîmes de La Fage, at Noailles (Corrèze, France), in the European Pleistocene chronology, *Boreas* 32 (3) (2003) 521–531.
- [23] H.F. Osborn, in: *Proboscidea*, *Am. Mus. Press*, New York, 1942, Vol. 2, pp. 805–1676.