

Retour sur la série type de *Gomphotherium angustidens* (Proboscidea, Mammalia): de Daubenton à Cuvier, et après

Focus on the type series of Gomphotherium angustidens
(Proboscidea, Mammalia): from Daubenton to Cuvier, and further

P. Tassy¹, U.B. Göhlich²

RESUME

Les spécimens qui ont permis à Cuvier de décrire le «mastodonte à dents étroites» en 1806, dénommé par lui *Mastodon angustidens* en 1817, sont révisés. Certains d'entre eux (moules et fragments de moules), provenant de Simorre (Gers), avaient déjà été mentionnés par Réaumur et par Daubenton au 18^e siècle. La série type de *Gomphotherium angustidens* (CUVIER, 1817) est présentée, discutée et réinterprétée.

Mots clés: *Gomphotherium angustidens*, proboscidiens, nomenclature, Miocène, Simorre, Daubenton, Cuvier.

ABSTRACT

We analyze the specimens used by Cuvier to describe in 1806 his «mastodonte à dents étroites», named by him *Mastodon angustidens* later in 1817. Some of them – molars and partial molars from Simorre (Gers) – were already mentioned by Réaumur and Daubenton during the 18th century. What is considered as the original type series of *Gomphotherium angustidens* (CUVIER, 1817) is presented and newly interpreted.

Key words: *Gomphotherium angustidens*, proboscideans, nomenclature, Miocene, Simorre, Daubenton, Cuvier.

Introduction

[L]es méthodes de travail et de raisonnement scientifique ont considérablement évolué au cours des dernières décennies. A tel point que tous les fossiles les mieux connus et les mieux décrits peuvent, et doivent, être repris dans des études nouvelles.

Léonard Ginsburg (1979, p. 208)

L'espèce *Gomphotherium angustidens* (CUVIER, 1817) est l'une des espèces phares du Miocène moyen continental d'Europe. Aujourd'hui l'espèce est considérée comme représentative de l'Age ou Mega-Zone Astaracien et des Zones MN 6 et 7/8, tels qu'ils sont définis par Steininger (1999, p.17) et Mein (1999, p.27). Les limites chronologiques inférieure et

supérieure restent conjecturales, même si l'espèce est reconnue depuis la Zone MN5 (peut-être même MN4) jusqu'à la Zone MN9 (Göhlich, 1999, pp.162, 166). La série type de *Gomphotherium angustidens* provient de la commune de Simorre (Gers), où affleurent en de nombreux points des couches sableuses, appelées couramment molasses, correspondant aux niveaux stratigraphiques locaux 10 à 11 de Crouzel (1957) repris par Ginsburg & Bulot (2000) et correspondant aux Zones MN6 et MN7/8.

L'espèce *Mastodon angustidens* CUVIER, 1817 est l'espèce type de *Gomphotherium* BURMEISTER, 1837, même si Burmeister (1837, p.795) lui-même n'a pas désigné d'espèce type pour ce qu'il considèrerait comme un sous-genre de *Mastodon*, caractérisé par la présence de défenses aux deux mâchoires,

¹ Muséum national d'Histoire naturelle, Département Histoire de la Terre, UMR 7207 CR2P, CP 38, 57 rue Cuvier 75231 Paris Cedex 05, France. Email: ptassy@mnhn.fr

² Naturhistorisches Museum Wien, geologisch-paläontologische Abteilung, Burgring 7, A -1010 Wien, Austria.
Email: ursula.gohlich@nhm-wien.ac.at

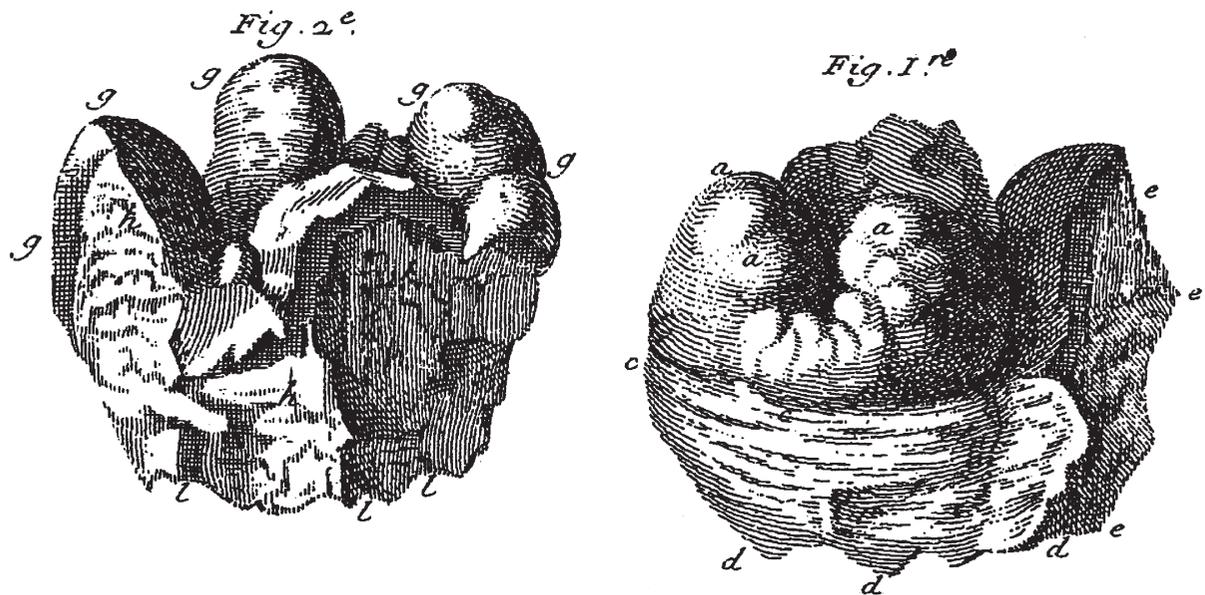


Fig. 1.—Première figuration d'une molaire de mastodonte bunolophodonte, peut-être de *Gomphotherium angustidens*, provenant de Simorre: région postérieure de molaire supérieure (? M3). (Cabinet du Roi, catalogue Daubenton 1112). Reproduit de Réaumur (1715, pl.7, figs.1-2).

conclusion unanimement suivie depuis la mise au point de Simpson (1945, p. 248). L'espèce est munie de molaires bunolophodonte de grade trilo-phodonte, une combinaison plésiomorphe à l'intérieur du clade des Elephantoidea ou Elephantida (selon les auteurs: voir Shoshani & Tassy (2005, p.9) pour ces questions de nomenclature et d'extension des taxons de rang supérieur). Cette combinaison s'applique à de nombreux autres taxons appelés «mastodontes bunodontes» ou «gomphothères». Longtemps vue comme cosmopolite à l'échelle de l'Ancien Monde, l'espèce *Gomphotherium angustidens* a été progressivement réexaminée, son extension réévaluée, de telle sorte qu'il semble bien qu'elle soit circonscrite essentiellement à l'Europe occidentale, avec une expansion orientale jusqu'en Turquie (Tassy, 1990, p.245).

Cependant, comme tous les taxons décrits à l'aube de la paléontologie, l'espèce n'est pas dépourvue d'ambiguïté tant sur le plan de sa définition (sa délimitation) que de sa dénomination. Un retour historique sur la série type de l'espèce s'impose donc.

Avant Cuvier

La première représentation d'une molaire assimilable à un gomphothère, voire même *Gomphothe-*

rium angustidens, est due à Grew (1681, pl.19), l'inventeur de l'anatomie comparée, qui l'interpréta comme «petrify tooth of a sea animal». Ce spécimen fait partie du patrimoine mondial; il est conservé au Natural History Museum de Londres et porte le numéro M.2900 (Edwards, 1976, p. 50).

Cependant, pour ce qui est du Sud-Ouest de la France, le pionnier est Réaumur qui, le premier, a illustré des restes dentaires de proboscidiens de Simorre. Il s'agit d'une région postérieure de molaire supérieure de gomphothère bunodonte (Réaumur, 1715, figs.1, 2) – reproduite fig.1 – et une M2 supérieure de *Deinotherium* (Réaumur, 1715, figs. 17, 18). L'importante leçon que tire Réaumur est que ces dents ainsi que d'autres et des portions d'os, «ne sont pas moins visiblement dents que des glosopètes», autrement dit des restes organiques fossiles incontestables (Réaumur, 1715, p. 182; voir également Ginsburg & Tassy, 1977, p.2).

Les deux formes bunodontes reconnues dans la région de Simorre sont *Gomphotherium angustidens* (CUVIER, 1817) et *Archaeobelodon filholi* (FRICK, 1933) (Ginsburg & Bulot, 2000). Les molaires ne sont pas ce qui permet le mieux de distinguer les deux espèces, à l'inverse des défenses (Tobien, 1973; Tassy, 1984), point controversé de surcroît (Mazo, 1996, p. 139). S'il est impossible d'attribuer le fragment dentaire reproduit ici (fig.1)

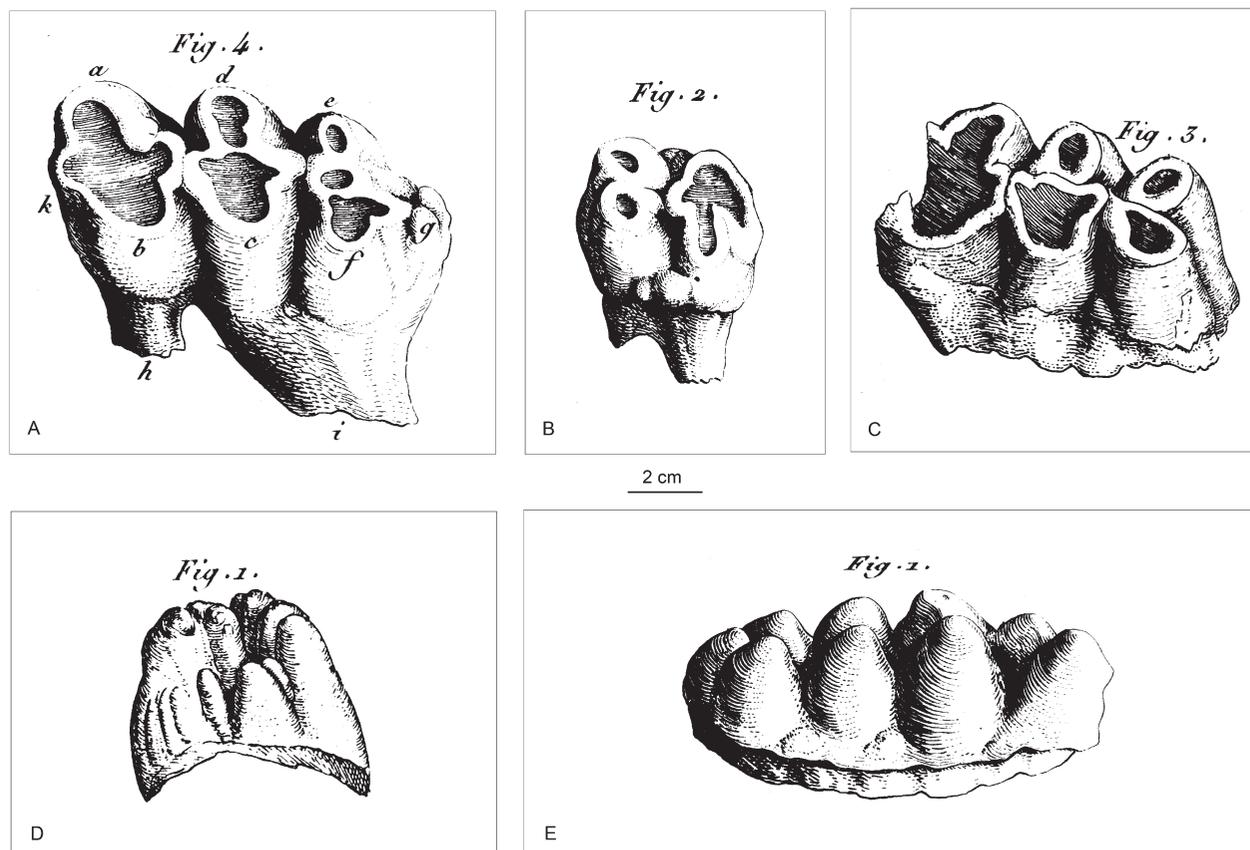


Fig. 2.—Les dents de Simorre tirées de la série type du mastodonte à dents étroites, reproduites à l'identique (figures inversées) de Cuvier (1806b, pl. 66 (I) figs. 1, 2, 4 et pl. 68 (III) figs. 1, 3). A: m2 dr. (Si 1 MNHN, cat. Daubenton 1109); B: P4 g. (Si 2 MNHN); C: M3 dr. (Si 3 MNHN, cat. Daubenton 1110); D: lophide antérieur de m3 g. (Si 33 MNHN); E: m3 dr. (cat. Daubenton 1111). Echelle = 2cm.

à l'une ou à l'autre de ces deux espèces, on n'a pas de raison de penser qu'il puisse appartenir à une troisième espèce. Ce spécimen est vraisemblablement une portion de M3: postcingulum avec fragment de dernier lophe.

Les collections naturalistes du cabinet de curiosité de Réaumur, savant éclectique autant intéressé par la métallurgie que par l'entomologie, furent intégrées dans celles du cabinet du Roi (futur Muséum national d'Histoire naturelle) et gérées par Daubenton. Ce dernier, s'intéressant aux restes de «géants» étudia ce que l'on sait aujourd'hui être des fossiles appartenant à ce que Cuvier appellera en 1806 des «mastodontes». Ainsi, Daubenton (1764a, c) rapporta à un hippopotame géant des molaires provenant d'Amérique du Nord – il s'agit de molaires de *Mammuth americanum* (KERR, 1792) (Tassy, 2002) – mais aussi des molaires découvertes à Simorre et ayant fait partie de la collection Réaumur. Le fragment figuré par Réaumur est catalogué

par Daubenton (1764c, p.77-78) avec le numéro MCXII (=1112). Malheureusement ce fragment dentaire (fig.1) doit être considéré comme perdu. Le catalogue de la collection de paléontologie du Muséum (datant de 1861) mentionne sous le numéro AC 1922 un «germe de molaire supérieure postérieure (côté droit). De Simorre. Ancien Cabinet du Jardin des Plantes. Daubenton N° MCXII, Cuvier (...) pl.III, fig.1». Or ce «germe» n'est constitué que d'un lophide antérieur et il ne ressemble en rien au dessin de Réaumur. On y reviendra à propos du travail de Cuvier.

Des autres «dents molaires fossile d'hippopotame» cataloguées par Daubenton (1764c, p.76-77) celles provenant de Simorre, sont cataloguées avec les numéros MCIX (=1109), MCX (=1110) et MCXI (=1111)

La plus notable de ces molaires est le spécimen 1109, une m2 à la couronne complète dont Daubenton (1764c, p. 76) indique que «les racines ne sont

Tableau 1.—La série type de *Gomphotherium angustidens* de Simorre (Gers, Miocène moyen, MN6) et les mensurations dentaires (mm). L= longueur, l = largeur maximale avec en exposant indication du lophe(ide) où est prise la mensuration, h = hauteur du lophide avec en exposant indication du lophe et du côté où est prise la mensuration (pre = prérite)

<i>G.angustidens</i>	Numéro d'inventaire	désigné par Osborn (1936) comme...	L	l	h
m2 droite	MNHN Si 1	lectotype	116	64,2 ⁽³⁾	-
P4 gauche	MNHN Si 2	paralectotype	40,8	34 ⁽²⁾	-
M3 droite	MNHN Si 3	paralectotype	-	65,6 ⁽¹⁾	-
<i>G. angustidens</i> ou <i>A. filholi</i> m3 gauche (germe)	MNHN Si 33		-	63,2 ⁽¹⁾	57,4 ^(pre1)

pas entières», que la couronne montre «trois paires de figures de trèfles, & par conséquent deux sillons» et conclut: «elle a été trouvée près de la ville de Simorre dans le bas Languedoc» C'est une m2 complète toujours préservée dans la collection du Muséum (elle porte le numéro Si 1, après avoir porté les numéros 292 et 1842). On peut lire sur la racine postérieure côté vestibulaire «de Simorre». Il sera beaucoup question de cette dent. Décrite et figurée par Cuvier (fig.2 A), elle est finalement choisie comme lectotype par Osborn (voir plus loin).

Daubenton a figuré très peu des spécimens qu'il a eus entre les mains, aussi bien d'Amérique du Nord que du Gers. Dans le cas de l'Amérique du Nord il a figuré le fémur de *Mammuth americanum* (Daubenton 1764a, pl. 1; fig.1) et a décrit et donné les mensurations d'une défense, le tout étant par lui rapporté à un éléphant (Daubenton 1764b). (Les mensurations des molaires nord-américaines et rapportées par lui à un «hippopotame» sont également indiquées par Daubenton et ces mensurations n'ont pas été pour rien dans leur identification actuelle (Tassy, 2002)). Dans le même ordre d'idées, les mensurations de la molaire Si 1 (=1109) sont également fournies par Daubenton (1764c, p.76): «4 pouces et 2 lignes» pour la longueur et «2 pouces et 4 lignes» pour la largeur, soit 112, 78 mm x 63,14 mm, ce qui est très proche des mensurations données ultérieurement par Cuvier (116 x 60mm). La différence s'explique sans doute que la longueur indiquée par Daubenton correspond à celle prise au bord lingual, et celle indiquée par Cuvier est la longueur maximale; la largeur indiquée par Daubenton est celle de la face postérieure, celle indiquée par Cuvier correspond au milieu de la dent (deuxième lophide). Le tableau 1 indique les mensurations des spécimens conservés au Muséum national d'Histoire naturelle (série type de *G. angustidens* et Si33).

Des deux autres spécimens, Daubenton (1764c, p.76, 77) écrit que 1110 est «cassée à l'une de ses extrémités», tandis que pour 1111 «la base est divisée en quatre parties par trois sillons transversaux (...) le corps de la dent est fendu par le milieu».

Le spécimen 1110 est inclus par Cuvier dans sa description du mastodonte à dents étroites (fig.2 C). Il est conservé dans la collection du Muséum (elle porte le numéro Si3, après avoir porté le numéro AC 1921). La portion de molaire 1111 serait également présente dans la collection du Muséum mais le spécimen pose un gros problème. La dent est inscrite au catalogue de 1861 sous le numéro AC 1923, où il est précisé qu'il s'agit de la dent numérotée 1111 par Daubenton. De surcroît une étiquette ancienne collée sur la face antérieure de la dent porte le numéro 1111 du catalogue Daubenton. Or ce spécimen – actuellement conservé au Muséum avec le numéro Si 34 – est selon toute vraisemblance une m2 droite dont il manque la moitié antérieure du premier lophide et la plus grande partie du troisième lophide. L'état de la dent ne correspond en rien à la description de Daubenton. A l'inverse, Cuvier (1806b, p.410, pl. 66, fig.1) figure une dent comme étant la 1111 du catalogue Daubenton, «cassée en avant»: c'est une m3 non usée dont il manque effectivement le premier lophide et qui est divisée en «trois sillons transversaux» (les interlophides), ce qui est conforme à la description de Daubenton (fig.2 E). C'est une dent fraîche qui n'a rien à voir avec Si 34. Aucune dent de la collection du Muséum ne correspond étroitement à la figure donnée par Cuvier.

Cuvier

On le sait, c'est Cuvier qui a résolu de façon définitive le problème des molaires des «géants»

d'Amérique du Nord, du Gers et d'ailleurs, en créant le nom de genre «mastodonte». Ce nom s'applique à l'espèce nord-américaine, le «grand mastodonte» (Cuvier 1806a) à quoi Cuvier (1806b) ajoute quelques autres espèces dont le «mastodontes à dents étroites».

La démarche suivie par Cuvier est la suivante: les molaires plus petites et étroites que celle du grand mastodonte (c'est-à-dire *Mammuth americanum*) sont aussi plus franchement bunodontes, la bunodontie devenant le fil directeur de la détermination. Il intègre donc dans une même espèce toutes les molaires nettement bunodontes qu'il a en sa possession, de France (Simorre, Sort, Trévoux), d'Italie, d'Équateur et du Pérou. De cet ensemble qui inclut des molaires d'*Anancus arvernensis* (CROIZET & JOBERT, 1828), en Italie et à Trévoux, de *Cuvieronius hyodon* (FISCHER, 1814) et de *Haplomastodon waringi* (HOLLAND, 1920) en Amérique du Sud, (ainsi que deux molaires de lait, d'Allemagne et de Montabuzard près d'Orléans, que Cuvier interprète comme appartenant à une petite espèce, le *petit mastodonte*), les molaires du Sud de la France, bunodontes de grade trilophodonte, sont bien celles du mastodonte à dents étroites, *Gomphotherium angustidens* (à deux exceptions près).

La série de Simorre décrite et figurée par Cuvier contient cinq spécimens (fig.2) dont deux molaires dont on sait qu'elles correspondent au matériel décrit et numéroté par Daubenton (1764c) (1109 et 1110). La découverte des autres dents est certainement ultérieure à la publication de Daubenton.

Il convient de rappeler que sur les planches de Cuvier, non seulement dans ses articles initiaux mais aussi dans les éditions successives de ses *Recherches sur les Ossements fossiles*, où il reproduit ses articles en les complétant au besoin, la technique de gravure de l'époque fait que les images sont inversées: les dents droites apparaissent comme gauches et inversement.

Les cinq spécimens de Simorre

La première molaire décrite par Cuvier (1806b, p. 405) est la m2 droite Si 1 (n°1109 dans le catalogue Daubenton). L'illustration de la couronne en vue 3/4 supérieure (Cuvier, 1806b, pl.66 fig. 4) quoique sommaire est suffisante pour qu'il n'y ait pas le moindre doute sur l'identification de la molaire (fig.2 A). Les descriptions de Daubenton et de

Cuvier, les mensurations qu'ils donnent l'un et l'autre, confortent cette conclusion.

La suivante est une prémolaire supérieure gauche (fig. 2 B) dont Cuvier (1806b, p.407, pl.66 fig. 2) écrit qu'elle est «à demi-usée, et présentant une figure à quatre lobes en avant, et deux disques ronds en arrière». Cuvier a mal orienté la dent. Ce qu'il appelle les «quatre lobes» sont les contours de l'usure du lophe postérieur, correspondant au bord de la cuspside principale linguale, à celui du conule prétrite à l'avant, à celui de la cuspside principale vestibulaire, et à la petite cuspside postéro-linguale reliée au cingulum postérieur. Cuvier s'est fondé sur l'usure précoce de la partie antérieure des molaires liée au mode d'éruption dentaire qu'il avait parfaitement compris (Cuvier, 1806b, p.406), qui ne s'applique malheureusement pas sur les prémolaires. Autrement dit, en l'état des connaissances de l'époque Cuvier ne pouvait pas ne pas se tromper. Cette dent est cataloguée sous le numéro Si 2 (ancien numéro AC 1817).

La troisième (Cuvier, 1806b, p. 408, pl. 68 fig.3), «à six pointes» (c'est-à-dire munie de trois lophes) est comparée par Cuvier à la première qu'il a décrite et qui n'en diffère que «parce qu'elle n'a pas de talon», insistant sur l'analogie avec les dents d'hippopotame: «les dernières dents inférieures de l'*hippopotame* diffèrent aussi, par l'absence d'un talon, des supérieures qui leur correspondent» (op. cit., p.408). La figure qu'en donne Cuvier (fig.2 C) est suffisamment fidèle pour que l'on soit certain qu'il s'agit de la molaire Si 3, ancien numéro AC 1921 dont le catalogue du Muséum indique qu'il s'agit bien du spécimen numéroté 1110 par Daubenton. Osborn (1936, p. 341) a interprété cette molaire comme une m3 droite incomplète. En réalité c'est une molaire supérieure, une M3 droite (Göhlich, 1998, p. 27). C'est également par erreur que Tassy (1975) la tient pour une M2 au cingulum postérieur brisé. Ce qui manque sur ce spécimen c'est l'ensemble formé par le quatrième lophe et le cingulum postérieur. Le fait que le troisième lophe soit plus étroit que les deux premiers correspond au contour d'une M3 et non d'une M2. Le contour de la racine postérieure est visible et correspond à celui d'une M3 et non d'une M2. La petite taille de cette molaire correspond à celle des M3 ♀ de la population de *Gomphotherium angustidens* d'En Pélouan (Tassy, 1996, p. 98, fig. 11.13). La figure 3 montre la reconstitution de la région postérieure de la Si 3 à partir des M3 ♀ d'En Pélouan (comme SEP 185 (Tassy, 1995, fig.5, p.80) et SEP 250).

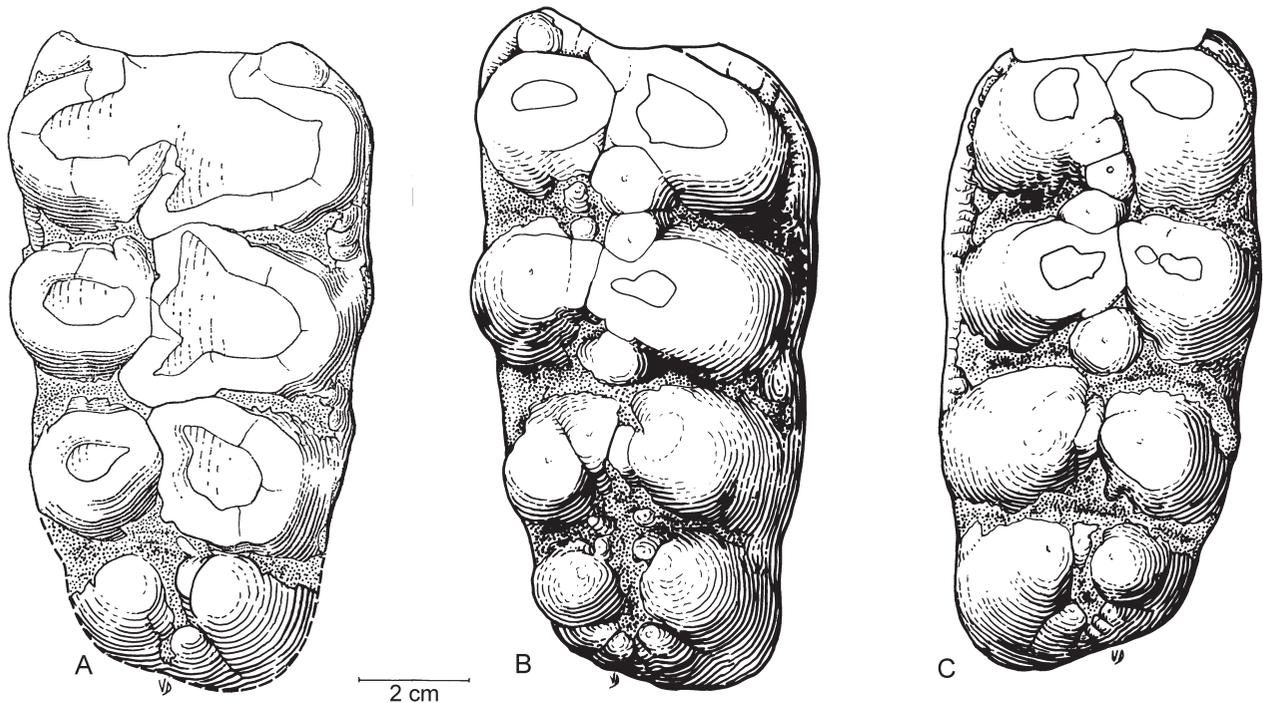


Fig. 3.—La M3 dr. paralectotype Si 3 (MNHN) (fig. 3A) avec quatrième lophe et cingulum postérieur reconstitués à partir des M3 ♀ de *Gomphotherium angustidens* SEP 250A (MNHN) (fig.3B) et SEP250B (MNHN) (fig.3C), d'En Pélouan-Simorre. Si 3 modifié d'après Tassy (1975). Echelle = 2 cm.

Cuvier (1806b, p. 410, pl. 66, fig. 1) a figurée une m3 droite fraîche, brisée à l'avant. Elle est réputée être la molaire 1111. Comme il a été dit plus haut, aucune molaire de la collection du Muséum ne peut, en toute certitude, être assimilée à ce spécimen. Au vu du dessin (fig.2 E), elle peut correspondre à toute espèce bunodonte, aussi bien à *Gomphotherium angustidens* qu'à *Archaeobelodon filholi*.

Le dernier spécimen de Simorre décrit et figuré par Cuvier (1806b, p. 410, pl. 68, fig. 1) est un lophide antérieur de germe de m3 gauche (fig.2 D). Il est interprété par Cuvier comme appartenant à une «supérieure» mais le profil du cingulum antérieur qui s'intègre dans le flan antéro-lingual de la cuspidé antérieure sans la contourner est un indice indiscutable de molaire inférieure, un trait dérivé valable pour toutes les espèces néogènes (Tassy, 1995, caractère 82 du tableau 2, p. 85; p.86; fig.13). Le dessin original est précis. Il s'agit de Si 33 (ancien numéro AC 1922; assimilé par erreur dans le catalogue du Muséum comme étant le spécimen 1112 de Daubenton, c'est-à-dire le spécimen figuré par Réaumur).

Avant de conclure, il convient de mentionner un spécimen «de Sort près de Dax, dans le cabinet de

feu M. de Borda» vu par Cuvier (Cuvier, 1806b, pp. 403, 405-406). Le dessin Cuvier 1806b, pl. 68, fig. 2) évoque une portion de mandibule avec p4 et m1 du côté droit. Outre l'allure du dentaire, l'orientation oblique en direction postéro-vestibulaire des lophides de la molaire indique une inférieure. Inexplicablement Cuvier parle cependant d'un «palais» (et c'est pourquoi, sans doute, il interprète la molaire Si 1 comme supérieure). Plus intéressant vis-à-vis du raisonnement scientifique, cette prémolaire non utilisée en place devant une molaire «à six pointes» utilisée permet à Cuvier (1806b, p.406-407) d'argumenter avec perspicacité sur le décalage dans l'éruption de la prémolaire et de la molaire et d'en tirer la conclusion que le remplacement dentaire d'une dent de lait par une dent définitive existe pour la dent antérieure chez les mastodonte à dents étroites: «Ma raison est que cette petite dent de Dax n'est pas encore usée, et qu'il faut qu'elle soit venue après la grande, qui l'est». On ignore ce qu'est devenu ce spécimen. D'après l'illustration, la m1 munie de conules centraux réduits qui ne ferment pas les interlophides et dont les figures d'usure sont lancéolées évoque très nettement *Gomphotherium subtaipiroides* (SCHLESINGER, 1917) (Göhlich, 2010, p. 179,

fig. 7a, b; p.180, fig. 8a, b) et non *G. angustidens*. La p4, en revanche, a des tubercules assez massifs.

Il reste que le site de Sort est connu pour ses affleurements d'âge Serravallien: les dépôts y sont marins (ce que signale d'ailleurs Cuvier) et correspondent au paléogolfe de Chalosse (Cahuzac & Poingnant, 1996, p. 41; Cahuzac, 2005, p.477). Comme *G. subtapiroideum* est plutôt d'âge Burdigalien-Langhien, la seule chance que le spécimen de la collection Borda (aujourd'hui disparu) soit ante-Serravallien est qu'il provienne d'un niveau continental sous-jacent remanié par la mer serravallienne (Cahuzac, comm. pers., 2011).

En conclusion, des cinq spécimens de Simorre décrits par Cuvier, un seul manque dans la collection du Muséum. Cette disparition s'ajoute à celle du fragment publié par Réaumur et numéroté 1112 par Daubenton. Ce dernier spécimen n'ayant pas été revu par Cuvier il devait donc être déjà porté manquant.

Après Cuvier

Rappelons que Cuvier ne latinise l'expression «mastodonte à dents étroites» en *Mastodon angustidens* qu'en 1817, soit trois ans après la publication de *Mastodon senodon* RAFINESQUE, 1814 et *Mastotherium leptodon* FISCHER, 1814, binoms jamais utilisés et donc *nomina oblita*. Dès 1857 Falconer désigne *Mastodon angustidens* CUVIER comme la première espèce de son sous-genre *Trilophodon* (Falconer, 1857, face p.319), un synonyme de *Gomphotherium* BURMEISTER, 1837. De la sorte *Gomphotherium angustidens* occupe une position centrale pour tout débat sur la nature du genre *Gomphotherium* et *a fortiori* sur la notion de «gomphothère», les Gomphotheriidae HAY, 1922 étant paraphylétiques pour tous les auteurs (e.g., Shoshani, 1996).

Le fait que Cuvier ait entamé sa description du «mastodonte à dents étroites» par la m2 de Simorre est crucial. Osborn (1936, pp.121, 252, 341) désigne pour la première fois de façon non ambiguë (pour raison de «page priority») comme «type» de l'espèce *Gomphotherium angustidens* la première dent décrite par Cuvier (1806b), par conséquent la m2. Pour cela il se fonde non seulement sur la description et l'illustration de Cuvier mais aussi sur un moulage de cette dent appartenant à la collection de l'American Museum of Natural History. Ce moulage est l'un des deux envoyés par Cuvier à Mantell et conservés au British Museum (Natural History), finalement offert

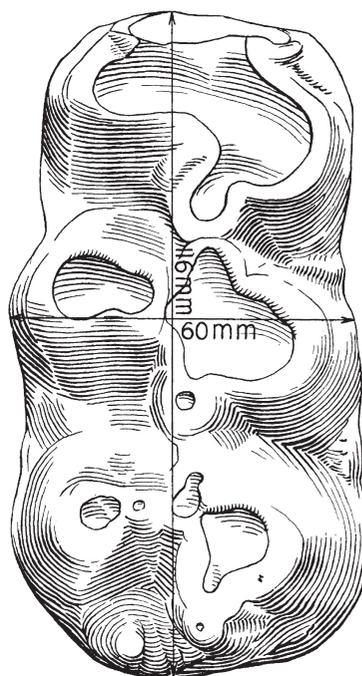


Fig. 4.—Le lectotype de *Gomphotherium angustidens* (Si 1) reproduit de Osborn (1936, fig. 299, p.340) avec l'aimable autorisation de l'American Museum of Natural History, New York.

à Hopwood en avril 1927 (Osborn, 1936, p. 340). A la suite d'une lettre d'Hopwood – alors à Paris – datée de juin 1927, Osborn (1936, p. 341) précise par ailleurs que ce type est un «lectotype», que l'original porte le numéro AC1842 et que Boule (alors directeur du laboratoire de paléontologie du Muséum) ne reconnaît comme types que les deux autres dents de la collection: P4 et m3 (en fait M3). La raison en est simple: Osborn (1936, p. 252) précise que lors de sa visite au Muséum en 1921 il n'avait pu trouver cette dent. Il y a fort à parier que c'est après la réception du moulage envoyé à l'AMNH et lors du séjour d'Hopwood à Paris quelques mois plus tard que la m2 a été identifiée. Confusion supplémentaire: dans le catalogue du Muséum cette molaire (AC 1842) est classée comme «3^e arrière-molaire de *Mastodon tapiroides* Cuvier» (c'est-à-dire *Zygodon turicensis* (SCHINZ, 1824)), alors que la m2 (et non m3) ne présente aucun trait zygodonte. Cette histoire d'erreurs, de disparition et de résurrection n'est pas sans rappeler celle du lectotype de *Mammuth americanum* (Tassy, 2002).

Il n'en reste pas moins vrai que la m2 Si 1 est le lectotype de *Gomphotherium angustidens*. Les autres dents de Simorre de la série type sont les paralectotypes. Nous reproduisons (fig.4) le dessin



Fig. 5.—L'hypodigme d'origine de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) après révision. A: lectotype m2 droite Si 1 MNHN; B: paralectotype P4 gauche Si 2 MNHN; C: paralectotype M3 droite Si 3 MNHN. Echelle = 1 cm.

du moulage de Si 1 tel qu'il est donné par Osborn (1936, fig. 299, p. 340).

Statut actuel de la série type

La série type ainsi réduite aux spécimens de Simorre ne suffit évidemment pas à intégrer tous les caractères qui permettent de distinguer *Gomphotherium angustidens* de toute autre espèce bunodonte de grade trilophodonte. Néanmoins on ne proposera pas ici une révision des gomphothères européens. La présente discussion sur le statut actuel de cette série ne porte que sur les caractères dentaires et la question suivante: les molaires de Simorre forment-elles un hypodigme original véritablement homogène? Peut-on exclure d'une part dans ce matériel toute présence des autres espèces bunodontes décrites en Europe occidentale dans la Zone MN7/8, *Archaeobelodon filholi* et *Gomphotherium*

steinheimense (Klähn, 1922)? Et, d'autre part, ces dents portent-elles des signes qui permettent de distinguer *G. angustidens* de *Gomphotherium subtapiroideum* (Schlesinger, 1917), une espèce plus ancienne et/ou contemporaine, aujourd'hui confirmée comme distincte (Göhlich, 2010)?

Les trois dents extraites de la série type révisée (fig.2 A-C; fig.5 A-C) partagent une bunolophodontie accentuée qui exclut toute attribution à *Gomphotherium subtapiroideum* et *Gomphotherium steinheimense*. Chez ces deux espèces, les conules centraux sont relativement réduits, ils n'obtiennent pas massivement la moitié préritre des interlophes(-ides) et leur usure dessine une forme lancéolée voire losangique. Il n'est que de comparer la m2 Si 1 avec les m2 de *G. subtapiroideum* de Sandelzhausen figurées par Göhlich (2010, fig.7c, f, fig. 8a, e) pour s'en convaincre.

La différence est plus faible par rapport à l'espèce fortement bunodonte *Archaeobelodon filholi*,

dont les molaires inférieures sont difficilement distinguables de celles de *G. angustidens*. Cette difficulté qui s'applique au lectotype est embarrassante puisque le nom de l'espèce est attaché à Si 1. On peut cependant relever que chez *Archaeobelodon filholi* des petites cuspidés secondaires (conules posttrites, cingulum postérieur agrandi) peuvent compliquer la couronne (Tassy, 1985, p.592; fig. 248), ce qui n'est pas le cas ici. La simplicité de la couronne, sur ce plan, peut être invoquée pour écarter la possibilité que cette m2 appartienne en fait à *A. filholi*. Surtout, la m2 rentre parfaitement dans la variation morphologique de *G. angustidens*: elle est, par exemple, identique à la m2 SEP 303 (fig. 6) provenant d'En Péjouan, associée à une m3 et appartenant à une hémimandibule droite, incontestablement de *G. angustidens* (Tassy, 1985, figs. 90-I, 91-F).

Le même raisonnement peut être appliqué à propos de la bunolophodontie accentuée des molaires supérieures, aussi bien des M2 que des M3: les interlophes de la M3 Si 3 (fig. 3; fig. 5C) sont étroits et sont obturés par les conules centraux côté prétrite, à l'inverse de *G. subtapiroideum* (Göhlich, 1998, figs.16, 17, p.37; 2010, fig.10c-f.).

La grande espèce *G. steinheimense* se caractérise également par des molaires supérieures avec un moindre développement des conules centraux relativement aux lophes(-ides) même si les lophes et lophides sont très massifs (Klähn, 1931, pl.1, figs. 1-2; Göhlich, 1998, p.57, figs. 24, 27, 29).

L'agrandissement des conules centraux prétrites postérieurs sur les deux lophes antérieurs de la M3 dr. Si 3 est caractéristique des molaires supérieures de *G. angustidens*. Le stade d'usure de la molaire souligne le développement caractéristique des conules centraux des molaires supérieures de *G. angustidens* des Zones MN6 et MN7/8: les conules centraux prétrites postérieurs sont dilatés en direction vestibulaire et dépassent les conules centraux prétrites antérieurs, avec lesquels ils sont en contact; ces derniers peuvent être réduits voire absents (fig. 3). Chez les gomphothères plus anciens, c'est-à-dire «*Gomphotherium* groupe *annectens*» (Tassy, 1996, p. 90, fig. 10.1) et *Gomphotherium subtapiroideum* (Göhlich, 2010, fig10) d'une part, et chez *Archaeobelodon filholi* (l'espèce contemporaine de *G. angustidens*) d'autre part, les conules sont de taille égale, ou bien c'est l'antérieur le plus fort (même observation chez *G. steinheimense* (Göhlich, 1998, fig. 24, 27, 29, p.57)). La disposition observée chez *Gomphothe-*

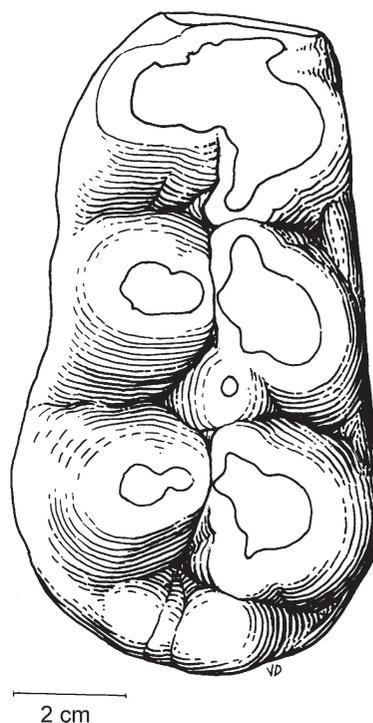


Fig. 6.—La m2 appartenant à l'hémimandibule droite SEP 303 (MNHN) de *Gomphotherium angustidens* (Simorre, En Péjouan). Echelle = 2 cm.

rium angustidens est une morphologie dérivée (autapomorphie).

La petite P4g. Si 2 (fig. 5 B) présente un contour qui évoque une P3. Cependant l'égal développement des deux cuspidés antérieures est un trait de P4. Cette prémolaire montre une bunolophodontie accentuée en ce sens que le conule central prétrite antérieur du deuxième lophe est individualisé et est en contact avec le premier lophe. Chez *G. subtapiroideum* les P4 sont plus quadrangulaires et le conule central moins individualisé (Göhlich, 2010, fig.5-j-1-m) mais la différence est subtile. Chez *Archaeobelodon filholi*, les conules sont plus nombreux, le cingulum postérieur est agrandi, subdivisé en cuspidés nombreuses. Les morphotypes des prémolaires sont cependant nombreux et les critères ne sont pas absolus.

Le lophide antérieur de m3 g. Si 33 (fig.2D; fig. 7) appartient indubitablement à une espèce à la bunolophodontie accentuée, *Gomphotherium angustidens* ou *Archaeobelodon filholi*: le conule central prétrite postérieur est massif et haut et la facette de contact avec le conule du deuxième lophide est également haute de telle sorte que l'interlophide devait être interrompu par les conules. Il

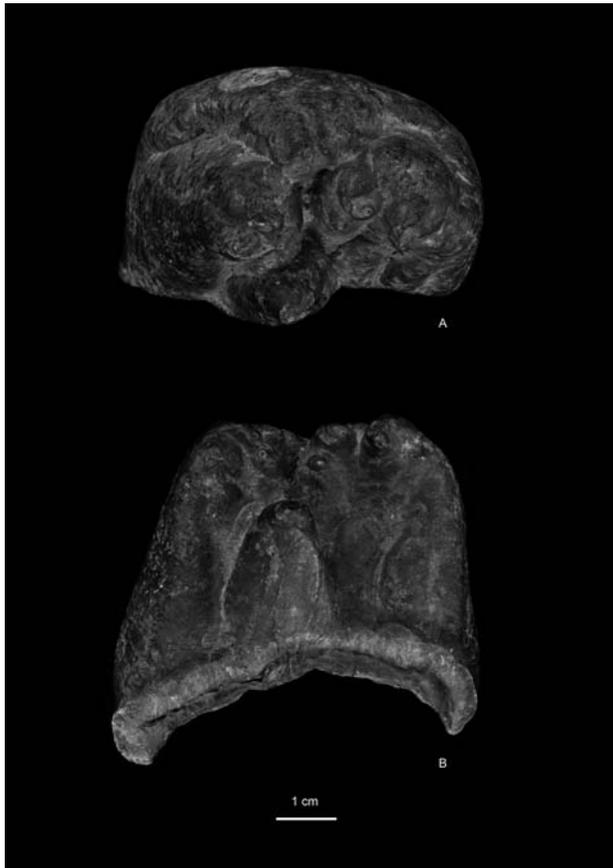


Fig. 7.—*Gomphotherium angustidens* ou *Archaeobelodon filholi*, lophide antérieur de m3 gauche Si 33 MNHN (Simorre). A: vue occlusale, B: vue postérieure. Echelle = 1 cm.

est cependant impossible d'attribuer ce fragment à l'une ou l'autre espèce: le spécimen est donc *incertae sedis* et peut être exclu.

Conclusion

Les caractères diagnostiques de *Gomphotherium angustidens* sont avant tout tirés du squelette crânio-mandibulaire et des défenses (Tassy, 1985, pp.697-699). Grâce à l'association anatomique de dents jugales avec des défenses et des restes crânio-mandibulaires (notamment au lieu-dit En Péjouan à Simorre), des traits visibles sur les molaires ont pu être également tenus pour diagnostiques du mastodonte à dents étroites (Tassy, 1984, 1985), par exemple le développement dissymétrique des conules centraux antérieur et postérieur dans les interlophes des molaires supérieures, ou bien le contact alterne des conules centraux de DP3 et dp3.

Il n'en reste pas moins vrai que les molaires, et particulièrement les inférieures, ne fournissent pas les meilleurs critères d'identification.

C'est pourquoi les spécimens de Simorre de la série-type de *G. angustidens* maintiennent irrévocablement leur part d'ambiguïté. Si la M3 Si 3, paratype, peut être rapportée en toute certitude à *G. angustidens*, le doute plane concernant le lectotype, la m2 Si 1. Cependant face à ce doute il n'y a pas de meilleure interprétation: *Archaeobelodon filholi* n'en est pas une. On l'a signalé plus haut, cette molaire ne montre aucun des traits liés à la plus grande complexité de la couronne que l'on rencontre parfois chez *A. filholi* et se situe parfaitement au sein de la variation morphologique de *G. angustidens* (voir figs 4, 5A et 6). Il y a manifestement plus de chances que Si 1 appartienne à ce que l'on conçoit habituellement comme *G. angustidens* plutôt qu'*A. filholi*.

C'est pourquoi ce doute ne nous amène pas à abandonner le binom *G. angustidens*. En toute rigueur notre choix peut être contesté mais l'attitude inverse serait de réserver au seul lectotype le nom de *G. angustidens*, situation quelque peu absurde qui tiendrait plus de la provocation que de la rigueur. Cette molaire, rappelons-le une dernière fois, se situe parfaitement au sein de la variation morphologique de *G. angustidens*.

Notre conclusion est que de la série-type de *Gomphotherium angustidens* (Cuvier, 1817) on peut sélectionner les spécimens de Simorre à l'exception du fragment de m3 Si 33, de telle sorte que le binom est valide. Les habitudes nomenclaturales des paléomammalogistes, notamment celles des spécialistes des proboscidiens et des faunes miocènes, sont confortées. Nous espérons que cette concession à la stabilité ne nous sera pas reprochée.

REMERCIEMENTS

P.T. et U.B.G. tiennent à remercier Jorge Morales pour les avoir invités à participer à ce volume dédié à la mémoire de Léonard Ginsburg. Les illustrations de cet article ont bénéficié du talent de Dominique Visset (UMR7207, UPMC) pour les dessins, de Philippe Loubry (UMR7207, MNHN) pour les photographies et de Charlene Letenneur (UMR7207, MNHN) pour la mise en page. Les informations données par Bruno Cahuzac (Université Bordeaux 1) à propos du gisement de Sort ont été précieuses. Merci également à Cyrille Delmer (Natural History Museum, Londres) et à Mai Qaraman (Library Services, American Museum of Natural History, New York).

Remarque supplémentaire de P.T.: Léonard Ginsburg fut mon directeur de thèse et m'engagea à travailler sur les proboscidi-

ens. Cela orienta totalement ma vie de paléontologue: ce constat est un euphémisme. A sa retraite, Ginsburg refusa obstinément qu'un volume jubilaire lui soit dédié. Ses raisons profondes resteront son secret. J'espère sincèrement que cette contribution à la gloire du Gers et de Simorre, une région qui lui était chère et où nous avons fouillé ensemble de nombreuses années, honorera plus sa mémoire qu'elle ne violentera ses vœux.

Références

- Burmeister, H. (1837). *Handbuch der Naturgeschichte. Zum Gebrauch bei Vorlesungen. 2. Abt. Zoologie*. T.C.F. Enslin, Berlin, 858 p.
- Cahuzac, B. (2005). Jacques-François de Borda d'Oro, un esprit scientifique éclairé à la fin du XVIIIe siècle. *Bulletin de la Société de Borda*, 480: 421-506.
- Cahuzac, B. & Poignant, A. (1996). Foraminifères benthiques et Microproblematica du Serravallien d'Aquitaine. *Géologie de la France*, 3: 35-55.
- Croizet, J.B. & Jobert A.C.G. (1828). *Recherches sur les ossements fossiles du Département du Puy-de-Dôme*. Chez les Principaux Libraires, Paris, 226 p.
- Crouzel, F. (1957). Le Miocène continental du Bassin d'Aquitaine. *Bulletin du Service de la carte géologie de la France*, 248 (1956), 1-264.
- Cuvier, G. (1806a). Sur le grand mastodonte. *Annales du Muséum d'Histoire naturelle*, 8: 270-312.
- Cuvier, G. (1806b). Sur différentes dents du genre des mastodontes, mais d'espèces moindres que celles de l'Ohio, trouvées en plusieurs lieux des deux continents. *Annales du Muséum d'Histoire naturelle*, 8: 401-424.
- Cuvier, G. (1817). *Le Règne animal. T. 1*. Fortin, Masson et Cie, Paris, xxxv + 540 pp.
- Daubenton, L.J.M. (1764a). *Mémoire sur des os et des dents remarquables par leur grandeur*. Histoire de l'Académie royale des Sciences, Année MDCCLXII, avec les Mémoires de Mathématiques & de Physique, pour la même année, 1762: 206-229.
- Daubenton, L.J.M. (1764b). Description de l'éléphant. In: *Histoire naturelle générale et particulière* (Buffon G.L. Leclerc de), vol. 11, Imprimerie Royale, Paris, 94-142.
- Daubenton, L.J.M. (1764c). Description de la partie du cabinet qui a rapport à l'Histoire naturelle du Zèbre & de l'Hippopotame. In: *Histoire Naturelle générale et particulière* (Buffon, G.L. Leclerc de), vol. 12, Imprimerie Royale, Paris, 69-78.
- Edwards, W.N. (1976). *The early history of palaeontology*. British Museum (Natural History), London, 60 pp.
- Falconer, H. (1857). On the species of mastodon and elephant occurring in the fossil state in Great Britain. Part. 1. Mastodon. *Quarterly Journal of the Geological Society of London*, 13: 307-360. doi:10.1144/GSL.JGS.1857.013.01-02.43
- Fischer, G. de Waldheim (1814). *Zoognosia. Tabulis synoptics illustrata*. Nikolai Vsevolozsky, Mosquae, xiv + 694 pp.
- Frick, C. (1933). New remains of trilophodont-tetrabelodont mastodons. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 59: 505-652.
- Ginsburg, L. (1979). *Les vertébrés, ces méconnus*. Hachette, Paris, 222 p.
- Ginsburg, L. & Bulot, C. (2000). Le cadre stratigraphique du site de Sansan. In: La faune miocène de Sansan et son environnement (Ginsburg, L., ed.). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, 183: 39-67.
- Ginsburg, L. & Tassy, P. (1977). Les fouilles paléontologiques dans la région de Simorre. *Bulletin de la Société Archéologique du Gers*, 1977: 443-461.
- Göhlich, U.B. (1998). Elephantoida (Proboscidea, Mammalia) aus dem Mittel- und Obermiozän der Oberrhen Süßwassermolasse Süddeutschlands: Odontologie und Osteologie. *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen, A*, 36: 1-245.
- Göhlich, U.B. (1999). Order Proboscidea. In: *The Miocene Land Mammals of Europe* (Rössner, G.E. & Heissig, K., eds.). Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 157-168.
- Göhlich, U.B. (2010). The Proboscidea (Mammalia) from the Miocene of Sandelzhausen (southern Germany). *Paläontologische Zeitschrift*, 84: 163-204.
- Grew, N. (1681). *Musaeum Regalis Societatis. Or a catalogue and description of the natural and artificial rarities belonging to the Royal Society and preserved at the Gresham Colledge*. W. Rawlins, London, 528 pp.
- Hay, O.P. (1922). Further observations on some extinct elephants. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 35: 97-102.
- Holland, W.J. (1920). Fossil mammals collected at Pedra Vermelha, Bahia, Brazil, by Gerald A. Waring. *Annals of Carnegie Museum*, 113: 224-232.
- Kerr, R. (1792). *The Animal Kingdom or Zoological System, of the celebrated sir Charles Linnaeus*. J. Murray & R. Faulder, London, 644 pp.
- Klähn, H. (1922). *Die badischen Mastodonten und ihre süddeutschen Verwandten*. Gebrüder Borntraeger, Berlin xii + 134 pp.
- Klähn, H. (1931). Mastodonten des Sarmatikum von Steinheim A. Alb. *Palaeontographica*, Suppl. Bd 8 (12): 1-35.
- Mazo, A.V. (1996). Gomphotheres and mammutids from the Iberian Peninsula. In: *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their relatives* (Shoshani, J. & Tassy, P., eds.), Oxford Science Publication, Oxford, 136-142.
- Mein, P. (1999). European Miocene mammal biochronology. In: *The Miocene Land Mammals of Europe* (Rössner, G.E. & Heissig, K., eds.). Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 25-38.
- Osborn, H.F. (1936). *Proboscidea. Volume 1*. The American Museum Press, New York, xl + 802 pp.
- Rafinesque, C.S. (1814). Compendio della ricerca del Sig. Cuvier sopra i quadrupedi pachidermi fossili. *Specchio delle Scienze*, 2: 102-183.
- Réaumur, R.A. (1715). Observations sur les mines de turquoises du royaume; sur la nature de la matière

- qu'on y trouve, et sur la manière dont on lui donne les couleurs. *Mémoire de l'Académie royale des Sciences*, 1715: 174-202.
- Schinz, H.R. (1824). *Naturgeschichte und Abbildungen der Säugethiere*. Kunstanstalt, Zürich, vi + 417 pp.
- Schlesinger, G. (1917). Die Mastodonten des k. k. Naturhistorischen Hofmuseums. Denkschriften des k. k. Naturhistorischen Hofmuseums. *Geologisch-Paläontologische Reihe*, 1: 1-230.
- Shoshani, J. (1996). Para- or monophyly of the gomphotheres and their position within Proboscidea? In: *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their relatives* (Shoshani, J. & Tassy, P., eds.), Oxford Science Publication, Oxford, 149-177.
- Shoshani, J. & Tassy, P. (2005). Advances in proboscidean taxonomy & classification, anatomy & physiology, and ecology & behavior. *Quaternary International*, 126-128: 5-20. doi:10.1016/j.quaint.2004.04.011
- Simpson, G.G. (1945). The principles of classification and a classification of mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 85: xvi + 1-350.
- Steininger, F.F. (1999). Chronostratigraphy, geochronology and biochronology of the Miocene "European Land Mammal Mega-Zones (ELMMZ) and the Miocene" Mammal-Zones (MN-Zones)". In: *The Miocene Land Mammals of Europe* (Rössner, G.E. & Heissig, K., eds.). Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, 9-24.
- Tassy, P. (1975). Valeur phylogénétique et taxonomique du ciment coronaire chez les mastodontes miocènes (Proboscidea, Mammalia). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, 280-D: 1463-1466.
- Tassy, P. (1984). Le mastodonte à dents étroites. Le grade trilophodonte et la radiation initiale des Amebe-
lodontidae. In: *Actes du Symposium Paléontologique Georges Cuvier*, Montbéliard 1982 (Buffetaut, E.; Mazin, J.-M. & Salmon, E., eds.), Le Serpentaire, Montbéliard, 459-473.
- Tassy, P. (1985). *La place des mastodontes miocènes de l'Ancien Monde dans la phylogénie des Proboscidea (Mammalia): hypothèses et conjectures*. Thèse Dr. ès Sc. Mémoires des Sciences de la terre de l'Université Curie, 85-34: xii + 862 pp.
- Tassy, P. (1990). The "Proboscidean Datum Event": How many proboscideans and how many events? In: *European Neogene Mammal Chronology* (Lindsay E.H.; Fahlbusch V. & Mein P., eds.). Plenum Press, New York, 237-252.
- Tassy, P. (1995). Origin and differentiation of the Elephantiformes (Mammalia, Proboscidea). *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins Hamburg*, 34 (1994): 73-94.
- Tassy, P., (1996). The earliest gomphotheres. In: *The Proboscidea. Evolution and Palaeoecology of Elephants and their relatives* (Shoshani, J. & Tassy, P., eds.), Oxford Science Publication, Oxford, 89-91.
- Tassy, P. (2002). L'émergence du concept d'espèce fossile: le mastodonte américain (Proboscidea, Mammalia) entre clarté et confusion. *Geodiversitas*, 24, 263-294.
- Tobien, H. (1973). On the evolution of the mastodonts (Proboscidea, Mammalia) Pt. 1: The bunodont trilophodont groups. *Notizblatt des Hessischen Landesamtes für Bodenforschung zu Wiesbaden*, 101: 202-276.

Recibido el 27 de diciembre de 2010
Aceptado el 20 de junio de 2011