

# NOTES SUR LA GÉOLOGIE ET LA PALÉONTOLOGIE DU MIOCÈNE DE LISBONNE

XX

LES PLUS ANCIENS MASTODONTES TETRALOPHODONTES  
(LANGHIEN INFÉRIEUR Vb), ÉVOLUTION ET REMARQUES  
SUR LA TETRALOPHODONTIE \*

M. T. ANTUNES \*\*

Ana V. MAZO \*\*\*

\* Linha de acção «Estudo geológico e paleontológico das bacias do Tejo e Sado», Centro de Estratigrafia e Paleobiologia da Universidade Nova de Lisboa (INIC).

\*\* Faculdade de Ciências e Tecnologia, Departamento de Geologia e Geotecnia, Quinta do Cabeço, 1899 Lisboa Codex.

\*\*\* Calle Lisboa n.º 4, Madrid 8, España.



---

## RESUMO

*Palavras-chave: Mastodontes tetralofodontes — Dentes — Langhiano inferior Vb — Evolução — Origem da tetralofodôncia*

Resumo: O estudo de dentes de mastodontes do Langhiano inferior de Lisboa permite concluir que:

1. O aparecimento de molares tetralofodontes, embora com tetralofodôncia incipiente, verifica-se pelo menos desde o Langhiano inferior (base do Miocénico médio), portanto, muito anterior ao que antes se admitia (fim do Miocénico médio).
2. Estruturas tri- e tetralofodontes podem coexistir no mesmo indivíduo: tais casos não representam formas de transição mas, antes, um mosaico de caracteres justapostos (o que não exclui a existência de formas de transição noutros casos).
3. Por conseguinte, aquelas estruturas coexistiam no seio de uma população não separada, do ponto de vista genético, para além dos cruzamentos viáveis, logo, no âmbito da mesma espécie.
4. A génese do carácter tetralofodonte foi devida a mutação (ou mutações) sem ter sido ultrapassado o nível da espécie e, ainda menos, o nível do género.
5. Na época em causa, provavelmente pouco depois da aparição de mutantes tetra-, os animais com aqueles caracteres constituíam minoria significativa da população (17 %, considerando os  $D_4$ ; 2 %, segundo os  $M_2$ ).
6. Não havia então correlação directa nítida entre o número de colinas e as dimensões dos dentes, embora o aumento daquele número acompanhe o acréscimo de comprimento.
7. As dimensões (sobretudo o comprimento) dos dentes tetra- tendem a ultrapassar as dos dentes «normais» tri-, facto sobremaneira evidente nos  $D_4$ , embora sem separação nítida: tendência semelhante, talvez menos acentuada, manifesta-se nos  $M_2$ .
8. Em face das conclusões precedentes, não há motivo para distinguir táxones dentro a população de mastodontes estudada, com base na existência de 3 ou 4 colinas nos  $D_4$ ,  $M_1$  e  $M_2$  (carácter justificativo da separação do género *Tetralophodon*).
9. Pelo contrário, se fosse posta de parte qualquer classificação natural, no sentido biológico, e adoptada uma parataxonomia morfológica (e esta não é a nossa opinião) haveria que distinguir *Tetralophodon* sp. ao lado de *Gomphotherium angustidens*.

---

## RÉSUMÉ

*Mots-clés: Mastodontes tetralophodontes — Dents — Langhien inférieur Vb — Évolution — Origine de la tetralophodontie*

Voir conclusions.

---

---

## ABSTRACT

*Key-words: Tetralophodont mastodonts — Teeth — Lower Langhian Vb — Evolution — Origin of tetralophodont structure*

This study deals with mastodont teeth found near Lisbon in Lower Langhian (lower Middle Miocene) fluvatile, feldspathic sands (Vb division).

Conclusions are as follows:

1. Tetralophodont molars (even if at a still primitive stade of the tetralophodont condition) do exist at least since lower Langhian times, and not only since late Middle Miocene as was previously known.
  2. Tri- and tetralophodont structures may (and indeed do) coexist in the same individual: such examples do not correspond to transitional forms, but instead to a mosaic of juxtaposed characters (however this does not mean there are no transitional forms in other instances).
  3. So these structures coexisted in a population not yet genetically separated beyond fertile cross-breeding, i.e. beyond species' level.
  4. Origin of the tetralophodont molar was due to some mutation (s), but without crossing species' limits and even more genus' ones.
  5. At this times probably soon after the first appearance of tetralophodont mutants, animals with such characters were a small but significant minority among the population (17 % if account is taken on  $D_4$ 's; only 2 % after  $M_2$ 's).
  6. There was not then any direct and clear correlation between number of lophs (transversal crests) and tooth size, even if the increase of such number goes along with length's increase.
  7. Dimensions (length in special) in tetralophodont teeth tend to exceed those in «normal» trilophodont teeth, this being particularly clear in  $D_4$ , even if there is no clear distinction: the situation is quite the same, maybe less marked, with the  $M_2$ .
  8. According to the preceding conclusions there are no reasons to segregate different taxa among such mastodont population on the grounds of the presence in  $D_4$ ,  $M_1$  and  $M_2$  of 3 or 4 crests (this character being regarded as diagnostic of the genus *Tetralophodon*).
  9. On the contrary, if any natural (in biological sense) classification is disregarded and a morphological parataxonomy is adopted there should be considered both *Gomphotherium angustidens* and *Tetralophodon* sp.: however this is absolutely not our opinion.
-



## INTRODUCTION

Parmi les mastodontes, il y a des variations très considérables, signalées depuis longtemps surtout en ce qui concerne la morphologie des dents jugales. Ces variations ne peuvent être vraiment appréciées que si l'on dispose d'un matériel nombreux, et en provenance du même gisement ou à la limite de gisements dont le synchronisme peut être établi sans ambiguïté.

La richesse du matériel de la division Vb du Miocène lisbonnais (Langhien inférieur) s'accorde avec les conditions énoncées plus haut, elle permet donc une étude représentative d'une population bien repérée dans le temps et dans l'espace.

Cette étude en cours permettra de mieux caractériser les rapports objectifs entre les individus, et préciser, notamment grâce à des méthodes de taxonomie numérique, s'il y a ou non des groupements naturels auxquels on pourra attribuer une valeur systématique; elle fournira en outre une base sûre pour des comparaisons avec d'autres populations d'âge différent, permettant de ce fait de mieux entrevoir le processus évolutif.

À côté d'une telle problématique globale il y a cependant des aspects ponctuels à considérer, et qui peuvent jeter quelque lumière sur l'évolution des Proboscidiens miocènes.

Or l'on sait que le fil conducteur de l'évolution chez les Proboscidiens relie des formes de plus modeste taille, à formule dentaire moins incomplète, et à dents jugales plutôt petites et simples, à couronne basse, à d'autres, à taille bien plus grande et où les molaires possèdent des crêtes transversales (ou lophes) plus nombreuses et hautes. L'une des étapes les plus significatives fût franchie au Miocène (plutôt supérieur, croyait-on) lorsque les dents jugales intermédiaires ( $D_4$ ,  $M_1$ ,  $M_2$ ) devinrent tetralophodontes. C'est à dire, ces dents ont alors acquis une 4<sup>e</sup> colline transversale s'ajoutant aux trois qui avaient régné depuis l'Oligocène.

Cette constatation n'est pas une nouveauté, elle a été

mentionnée par Cuvier lorsqu'il a décrit le «Mastodonte à dents étroites» tandis que la structure tetralophodonte a été bien mise en évidence par Kaup en décrivant son «*Mastodon longirostris*». De toute évidence, la structure trilophodonte est la seule qui existerait en Eurasie et probablement aussi en Afrique au Miocène inférieur et, au moins, à la première partie du Miocène moyen; par contre, vers la fin de cette période un événement remarquable est la présence de mastodontes tetralophodontes, coexistant d'ailleurs (selon les auteurs) avec des formes moins évoluées à trois lophes.

En fait, l'apparition de la molaire intermédiaire à 4 lophes (4<sup>ème</sup> lophe rudimentaire mais suffisamment caractérisé) est encore plus précoce. Elle existait déjà au début du Miocène moyen, comme nous (T. A.) l'avons reconnu, premièrement sur la base d'une deuxième molaire inférieure (associée à la  $M_1$  dans un fragment de hemimandibule) des sables V-b, à Olival da Suzana, Charneca do Lumiar. Non seulement cette pièce attestait l'existence de tetralophodontie comme, s'agissant d'une forme vraisemblablement primitive et nettement plus ancienne que les autres connues précédemment, elle permettait d'entrevoir même le processus de transformation.

Ce thème de travail ayant été repris, l'autre de nous (A. M.) a reconnu, en cherchant parmi les collections des Serviços Geológicos de Portugal, d'autres dents présentant soit une structure tetralophodonte nette, soit une structure pouvant correspondre à des stades de passage vers la tetralophodontie.

Peut-être les rares individus portant un tel caractère étaient des mutants isolés génétiquement dans une population moins avancée à cet égard, mais ce n'est pas sûr; en tous cas on ne peut pas le démontrer.

N'importe, on peut reconnaître là comment ce changement fondamental a dû se produire.

Un autre fait intéressant à souligner est la coexistence sur un même individu (celui de Olival da Suzana) des deux structures en cause, car la  $M_1$  demeure trilophodonte. Il est même tentant d'y voir un parallélisme avec des

populations miocènes où des individus à caractères tetralophodontes auraient pu coexister avec d'autres trilophodontes.

## I — MATÉRIEL ET DESCRIPTION

La structure tetralophodonte a été reconnue chez neuf pièces dentaires recueillies dans le même horizon stratigraphique. Toutes proviennent des environs immédiats de Lisbonne.

1) HEMIMANDIBULE DROITE: Fragment avec alvéole de la P<sub>4</sub>, M<sub>1</sub> peu usée, et germe de M<sub>2</sub>.

*GISEMENT*: Olival da Suzana, Charneca do Lumiar, Lisboa.

*STRATIGRAPHIE*: Division V-b selon J. C. BERKELEY COTTER (1904); sables arkosiques fluviatiles, de la base de la div. V-b.

*ÂGE*: «Helvétien inférieur» ou «Helvétien moyen» d'après les auteurs; Langhien inférieur par corrélation directe avec les assises marines où les sables en cause sont intercalés, soit N9 de Blow (foraminifères planctoniques), ou NN5 de Martini (nannoplancton calcaire); MN5 de Mein (mammifères).

*COLLECTION*: M. T. Antunes, Centro de Estratigrafia e Paleobiologia da Universidade Nova de Lisboa (Instituto Nacional de Investigação Científica).

*RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES*: Aucune.

### *DESCRIPTION*:

M<sub>1</sub>: Trois collines; talonide à 2 tubercules avec quelques crênelures entr'eux; restes de crête récurrente et cingulum mésio-labial; disposition oblique des 2 premiers lophides, angulaire sur le 3<sup>ème</sup>; tubercules accessoires entre les éléments pretrites; petites saillies entre les éléments postrites; en arrière du talonide, aucune crênelure ni cingulum distal. Planche I, fig. 1a.

### *DIMENSIONS* (mm):

Longueur totale (L) — 70,5.  
Largeur au niveau de la 1<sup>ère</sup> colline (l<sub>1</sub>) — 39.  
Largeur au niveau de la 2<sup>ème</sup> colline (l<sub>2</sub>) — 41,5.  
Largeur au niveau de la 3<sup>ème</sup> colline (l<sub>3</sub>) — 44,2.

M<sub>2</sub>: Longue et étroite; tendance serridentinoïde, 4 collines, la dernière moins élevée que les autres; dernière colline à disposition angulaire accentuée; talonide incipient à 3 crênelures distales entre l'ecto- et l'endoconelet de la dernière colline mais complètement indépendants de celle-ci; crête récurrente forte; nombreux conules centraux entre les ectoconides, reliefs plus bas entre les endoconides. Planche I, figs. 1b et 1c.

### *DIMENSIONS*:

L — 109,2.  
l<sub>1</sub> — 52,6.  
l<sub>2</sub> — 54,0.  
l<sub>3</sub> — 56,6.  
l<sub>4</sub> — 47,7.  
l'<sub>4</sub> — 37,0 (largeur des tubercules principaux).

Nous n'avons observé parmi le matériel du V-b aucune autre M<sub>2</sub> à structure tetralophodonte aussi nette que chez la pièce de Olival da Suzana. Il y a toutefois un nombre très restreint de M<sub>2</sub> à talonide très développé en hauteur, à disposition angulaire des tubercules principaux accusée, et avec des crênelures distales postérieures totalement indépendantes de ces tubercules qui semblent correspondre à des stades de passage vers la tetralophodontie, par ex. la M<sub>2</sub> gauche (n.º 5) de Quinta da Raposa, Charneca do Lumiar [Coll. Serv. Geol. de Portugal, BERGOUNIOUX, ZBYSZEWSKI et CROUZEL, 1953, p. 49, pl. XXV, fig. 213] (voir pl. I, figs. 2a et 2b). La morphologie de la région distale de telles molaires est bien plus proche de celle d'une colline véritable que d'un talon. Comme l'usure ne permet plus de déterminer le nombre et la disposition originale des tubercules, nous rapportons ces pièces à la population trilophodonte, bien que nous les considérons comme représentant des stades de passage vers la structure tetralophodonte.

2) HEMIMANDIBULE DROITE: Fragment avec alvéole de D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub> très usée, D<sub>4</sub> usée à peine sur la 1<sup>ère</sup> colline, et partie antérieure de M<sub>1</sub> (germe) dans son alvéole (sans numéro).

*GISEMENT*: Quinta da Farinheira, Chelas, Lisboa.

*STRATIGRAPHIE, ÂGE*: Div. V-b, Langhien inférieur.

*COLLECTION*: Serviços Geológicos de Portugal.

*RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES*: Aucune.

*DESCRIPTION*: D<sub>4</sub> à 4 collines; usure très faible jusqu'à la 2<sup>ème</sup> colline seulement; division principale binaire; tendance serridentinoïde; crête récurrente très développée; un fort cingulum mésio-labial; conules centraux entre les éléments pretrites, et quelques-uns de plus petite taille entre les éléments postrites; talonide développé, complètement indépendant du 4<sup>ème</sup> lophide, à 5 crênelures de taille décroissante dans le sens lingual. Planche II, figs. 3a et 3b.

### *DIMENSIONS*:

L — 70,0.  
l<sub>1</sub> — 29,8.  
l<sub>2</sub> — 34,5.

l<sub>3</sub> — 39,0.

l<sub>4</sub> — 27,0.

l'<sub>4</sub> — 24,2.

3) D<sub>4</sub> GAUCHE (n.º 5).

*GISEMENT*: Casal das Chitas, Charneca do Lumiar, Lisboa.

*STRATIGRAPHIE, ÂGE*: Div. V-b, Langhien inf.

*COLLECTION*: Serviços Geológicos de Portugal.

*RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES*: BERGOUNIOUX, ZBYSZEWSKI et CROUZEL, 1953, p. 47, pl. I, fig. 17.

*DESCRIPTION*: Dent à 4 collines (la 4<sup>ème</sup> bien plus basse que les autres), les premières ayant été entamées par l'usure; disposition oblique chez les 2 collines antérieures, disposition angulaire modérée chez la 3<sup>ème</sup> et la 4<sup>ème</sup>; conules centraux entre les ectoconides et nombreuses saillies entre les endoconides; talonide bituberculé; crênelures du cingulum disto-labial. Planche II, figs. 4a et 4b.

*DIMENSIONS*:

L — 64,4.

l<sub>1</sub> — 29,5.

l<sub>2</sub> — 33,7.

l<sub>3</sub> — 36,3.

l<sub>4</sub> — 29,3.

l'<sub>4</sub> — 18,3.

4) D<sub>4</sub> DROITE (n.º 13).

*GISEMENT*: Quinta da Farinheira, Chelas, Lisboa.

*STRATIGRAPHIE, ÂGE*: Div. V-b, Langhien inf.

*COLLECTION*: Serviços Geológicos de Portugal.

*RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES*: BERGOUNIOUX, ZBYSZEWSKI et CROUZEL, 1953, p. 46, pl. I, fig. 7.

*DESCRIPTION*: 4 collines, les 2 premières moyennement usées, usure légère sur la 3<sup>ème</sup>; crête recurrenente très usée; cingulum labial crênelé et assez fort; conules centraux entre les ectoconides et saillies moins accentuées entre les endoconides; talonide bituberculé bien développé et entouré par des crênelures du cingulum distal. Planche II, figs. 5a et 5b. La structure tetralophodonte, tout en étant primitive, est indiscutable, comme sur la D<sub>4</sub> de l'hémimandibule déjà décrite 2).

*DIMENSIONS*:

L — 61,5.

l<sub>1</sub> — 28,4.

l<sub>2</sub> — 31,5.

l<sub>3</sub> — 34,0.

l<sub>4</sub> — 27,5.

l'<sub>4</sub> — 18,0.

5) HEMIMANDIBULE DROITE: Fragment avec D<sub>3</sub> très usée et érodée, et D<sub>4</sub> bien conservée (sans numéro).

*GISEMENT*: Quinta da Farinheira, Chelas, Lisboa.

*STRATIGRAPHIE, ÂGE*: Div. V-b, Langhien inf.

*COLLECTION*: Serviços Geológicos de Portugal.

*RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES*: Aucune.

*DESCRIPTION*: 4 lophides (le dernier étant peu développé), dont les 3 premiers usés; crête recurrenente; cingulum labial; conules centraux entre les éléments pretrites; arêtes crênelées entre les éléments postrites; disposition oblique sur les premiers lophides, et angulaire sur les 2 autres (plus accentuée sur la dernière); talonide rudimentaire constitué par 4 crênelures décroissantes en sens lingual. Planche III, figs. 6a et 6b.

*DIMENSIONS*:

L — 64,5.

l<sub>1</sub> — 28,2.

l<sub>2</sub> — 31,6.

l<sub>3</sub> — 34,2.

l<sub>4</sub> — 29,0.

l'<sub>4</sub> — 17,8.

6) HEMIMANDIBULE DROITE: Fragment avec les racines de D<sub>3</sub> et D<sub>4</sub> complète (n.º 12).

*GISEMENT*: Quinta da Farinheira, Chelas, Lisboa.

*STRATIGRAPHIE, ÂGE*: Div. V-b, Langhien inf.

*COLLECTION*: Serviços Geológicos de Portugal.

*RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES*: BERGOUNIOUX, ZBYSZEWSKI et CROUZEL, 1953, p. 61.

*DESCRIPTION*: 4 collines à division principale binaire; les 3 premières avec usure modérée; 4<sup>ème</sup> colline peu développée par rapport aux autres; traces de crête recurrenente, et cingulum labial développé; conules centraux entre les éléments pretrites, et quelques saillies entre les postrites; disposition angulaire modérée sur les 2 derniers lophides; rudiment de talonide avec 3 crênelures. Planche III, figs. 7a et 7b.

*DIMENSIONS:*

L — 74,0.  
l<sub>1</sub> — 35,7.  
l<sub>2</sub> — 41,0.  
l<sub>3</sub> — 42,4.  
l<sub>4</sub> — 31,0.  
l'<sub>4</sub> — 20,4.

7) FRAGMENT DE HEMIMANDIBULE DROITE avec D<sub>4</sub> bien conservée (n.º 23).

*GISEMENT:* Quinta da Farinheira, Chelas, Lisboa.

*STRATIGRAPHIE, ÂGE:* Div. V-b, Langhien inf.

*COLLECTION:* Serviços Geológicos de Portugal.

*RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES:* BERGOUNIOUX, ZBYSZEWSKI et CROUZEL, 1953, p. 89, pl. XI, fig. 118 et pl. XLIV, fig. 392.

*DESCRIPTION:* 3 collines bien développées et une 4<sup>ème</sup> rudimentaire, usure modérée sur les 2 premières, à division principale binaire; crête recurrenente et cingulum labial; disposition angulaire sur la 3<sup>ème</sup> colline mais non sur la 4<sup>ème</sup>; celle-ci a 4 tubercules de taille semblable mais moins hauts que ceux des autres collines; rudiment de talonide constitué par 3 crênelures beaucoup plus hautes que celles du cingulum. Planche IV, figs. 8a et 8b.

*DIMENSIONS:*

L — 65,2.  
l<sub>1</sub> — 30,3.  
l<sub>2</sub> — 34,6.  
l<sub>3</sub> — 37,3.  
l<sub>4</sub> — 28,6.  
l'<sub>4</sub> — 18,6.

8) HEMIMANDIBULE DROITE avec D<sub>3</sub> usée et D<sub>4</sub> presque sans usure (sans numéro).

*GISEMENT:* Quinta da Farinheira, Chelas, Lisboa.

*STRATIGRAPHIE, ÂGE:* Div. V-b, Langhien inf.

*COLLECTION:* M. T. Antunes.

*RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES:* Aucune.

*DESCRIPTION:* D<sub>4</sub> à 4 collines avec disposition principale binaire (la dernière étant peu développée); tendance serridentinoïde; crête recurrenente forte; cingulum mesio-labial; disposition angulaire accusée sur le 3<sup>ème</sup> lophide, toutefois le 4<sup>ème</sup> est presque transversal par rapport à l'axe principal; talonide incipient avec 3 petites crênelures. Planche IV, figs. 9a et 9b.

*DIMENSIONS:*

L — 70,0.  
l<sub>1</sub> — 32,2.  
l<sub>2</sub> — 37,3.  
l<sub>3</sub> — 39,3.  
l<sub>4</sub> — 29,7.  
l'<sub>4</sub> — 19,3.

9) D<sub>4</sub> DROITE.

*GISEMENT:* Quinta da Flamengo, Chelas, Lisboa.

*STRATIGRAPHIE, ÂGE:* Div. V-b, Langhien inf.

*COLLECTION:* M. T. Antunes.

*RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES:* Aucune.

*DESCRIPTION:* 4 collines, les 3 premières à division binaire, et la 4<sup>ème</sup> à ectoconide binaire et endoconide ternaire, usure sur la 1<sup>ère</sup> colline seulement; crête recurrenente et cingulum labial forts; conules centraux entre les éléments pretrites, et reliefs moins nombreux entre les postrites; 4<sup>ème</sup> lophide à disposition angulaire; rudiment de talonide formé par de petites crênelures mal dégagées les unes des autres. Planche IV, figs. 10a et 10b.

*DIMENSIONS:*

L — 71,1.  
l<sub>1</sub> — 31,0.  
l<sub>2</sub> — 35,2.  
l<sub>3</sub> — 39,3.  
l<sub>4</sub> — 32,2.  
l'<sub>4</sub> — 20,6.

## II — ORIGINE DE LA TETRALOPHODONTIE

Le passage de la structure trilophodonte à tetralophodonte a été abordé par plusieurs auteurs [cf. notamment SCHLESINGER (1917, 1922), KLÄHN (1922), LEHMANN (1950), MOTTL (1969) et TOBIEN (1973, 1976)] car on a décrit assez souvent des molaires de *Gomphotherium* possédant des caractères morphologiques «progressifs» vers *Tetralophodon*. Même si dans la bibliographie sont mentionnées quelques D<sub>4</sub>, M<sub>1</sub><sup>1</sup> et M<sub>2</sub><sup>2</sup> en de telles conditions, pour la plupart il s'agit de M<sub>3</sub>, en général de forte taille, pour lesquelles ont été créés des noms tels que *Mastodon angustidens* var. *austro-germanica* (WEGNER, 1908, 1913), *M. steinheimensis* (KLÄHN, 1922), *Trilophodon angustidens* var. *gaillardi* (OSBORN, 1929), et *T. angustidens* var. *major* (BERGOUNIOUX et CROUZEL, 1955).

Jusqu'à maintenant on admettait que ce passage se serait vérifié dès la dernière partie du Miocène moyen. Dans

l'Europe centrale (Autriche, par exemple) *Tetralophodon longirostris* apparaît à la limite Sarmatien supérieur/Pannonien inférieur (cf. MOTTI, 1970); tandis qu'en Espagne et en France cette espèce est connue déjà dans le «Vindobonien» supérieur [voir BERGOUNIOUX et CROUZEL (1958), MAZO (1977), CROUZEL (1956), GINSBURG (1974), et TASSY (1977)]. Toutefois les pièces étudiées ici témoignent de la présence de molaires tetralophodonte (même si le 4<sup>ème</sup> lophide reste rudimentaire), avec une fréquence plus grande que tout ce qu'on aurait pu prévoir, bien avant, durant le Langhien inférieur («Vindobonien» inférieur).

Nous ignorons si un tel type de structure a-t-il existé au Burdigalien moyen et supérieur, car le nombre de pièces comparables des divisions IV-b et V-a de Lisbonne est beaucoup plus réduit que celui de la division V-b: 1 D<sub>4</sub>, 4 M<sub>1</sub> et 6 M<sub>2</sub>. La D<sub>4</sub> et les M<sub>1</sub> sont nettement trilophodonte. D'autre part, 4 des M<sub>2</sub> sont très usées, ce qui empêche de savoir le nombre et la disposition originale des tubercules du talonide, tandis que les 2 autres ont des talonides assez hauts mais à tubercules disposés de façon irrégulière, ainsi ne peut-on les considérer comme un 4<sup>ème</sup> lophide.

Voyons maintenant quels sont les caractères morphologiques et les dimensions des dents tetralophodonte de la division V-b.

Ainsi, toutes les D<sub>4</sub> présentent une nette tendance serridentinoïde, aussi bien que division principale binaire [à l'exception de la dernière colline des exemplaires 7) et 11), où il y a division ternaire]. À l'exception de la dent 6), dont les deux dernières collines sont presque transversales par rapport à l'axe principal, toutes les autres présentent disposition angulaire plus ou moins accentuée.

Il n'y a pas non plus de morphologie d'un seul type pour le talonide, lequel est bituberculé en 5) et 6), comme une sorte de crête décroissante en 4) et 7), et formé de crênelures de hauteur semblable chez les autres. Ces phénomènes s'observent également dans les exemplaires avec la structure trilophodonte habituelle, chez lesquels ces trois types de talonide existent avec une fréquence presque pareille; il y a néanmoins des exemplaires où la disposition est très irrégulière, ce qui met en relief la forte variabilité individuelle.

Ce qui est évident chez de telles D<sub>4</sub> du V-b (toutes en provenance de gisements voisins et synchrones, de la même formation bien datée, et sans aucun doute de la même population) est le fait que ces talonides rudimentaires sont absolument indépendants de la dernière colline. Ils ne doivent pas être interprétés comme des crênelures du cingulum, car celles-ci (si elles existent) apparaissent à la même hauteur du cingulum labial ou lingual, ce qui n'est pas le cas chez aucun des spécimens en cause.

Il paraît évident que l'évolution dès la structure trilophodonte jusqu'à la structure à quatre collines s'est accomplie par développement du talon de façon à devenir une 4<sup>ème</sup> colline différenciée d'un nouveau talon, d'abord rudimentaire.

Cependant, pour certains chercheurs, ce que nous consi-

dérons comme 4<sup>ème</sup> colline pourrait être pris comme un talon plus ou moins développé. Certes, la frontière entre talon et colline en ces circonstances (et à ce niveau) est subjective et particulièrement délicate chez certains des exemplaires en étude; la discussion pourrait tourner en rond autour de définitions et nomenclature. Ceci n'est cependant pas fondamental, ce qui compte en notre opinion est le rapprochement net de la structure tetralophodonte, laquelle est incontestable chez d'autres pièces où à la 4<sup>ème</sup> colline s'ajoute un véritable talonide bien distinct, qui ne peut nullement être confondu avec des crênelures cingulaires; à la limite, de petites crênelures ou tubercules indépendants de la 4<sup>ème</sup> colline peuvent exister et, même si la situation est alors moins nette, on peut bien les considérer comme un talon rudimentaire *mais toujours indépendant* de la 4<sup>ème</sup> colline.

La M<sub>2</sub> de Olival da Suzana est, de façon un peu inattendue, associée sur le même individu à une M<sub>1</sub> trilophodonte sans aucun caractère spécial quant à la forme et dimensions; d'ailleurs la M<sub>2</sub> a les caractères habituels des dents homologues typiques de *Gomphotherium* du même niveau sauf pour les 4 collines.

En ce qui concerne les dimensions (longueur et largeur maxima) des dents en étude, nous avons pensé qu'il serait utile de les présenter encadrées parmi les dimensions moyennes mesurées sur les D<sub>4</sub>, M<sub>1</sub> et M<sub>2</sub> trilophodonte du V-b de Lisbonne. Sur le tableau suivant sont indiqués le nombre total des exemplaires trilophodonte (N) du V-b, la longueur maximum (L), la moyenne ( $\bar{L}$ ), la variance (Var.) et la déviation standard (D.S.), ainsi que les valeurs correspondantes de L et l concernant les dents à 4 lophides, et les pourcentages de tetralophodonte dans le total des D<sub>4</sub> et M<sub>2</sub>.

La moitié des D<sub>4</sub> en étude restent parfaitement incluses parmi l'ensemble des D<sub>4</sub> trilophodonte, bien qu'elles dépassent les dimensions moyennes: des 39 dents trilophodonte observées, 17 ont des valeurs de la longueur comprises entre 61,5 et 65,0 mm. L'autre moitié comprend des pièces [4 et 1] atteignant la longueur maximum mesurée sur les dents trilophodonte (et encore sur un seul exemplaire) tandis qu'une autre [8] les dépasse en longueur (qui paraît plus conforme à celle des M<sub>1</sub>, même si la largeur est bien celle caractéristique des D<sub>4</sub>).

La M<sub>2</sub> de Olival da Suzana s'encadre parfaitement, en ce qui concerne la longueur et la largeur, parmi les dimensions moyennes des M<sub>2</sub> trilophodonte. Il ne semble pourtant pas question de hasard que justement toutes les dents susceptibles d'être interprétées comme correspondant à des stades de passage vers la tetralophodontie aient des dimensions qui excèdent nettement les valeurs moyennes, même si elles ne sortent pas du cadre de la distribution normale pour cette population. Il n'y a donc pas de corrélation directe et claire entre la taille des pièces et le nombre de collines, bien que, en général, l'augmentation du nombre de collines soit accompagnée d'une augmentation de taille.

L'absence de toute M<sub>1</sub> tetralophodonte parmi d'assez nombreuses (53), ainsi que la coexistence de M<sub>1</sub> trilopho-

TABLEAU

	D <sub>4</sub>									M <sub>1</sub> (toutes tril.) autres ex. 1)	M <sub>2</sub> ex. tril 1) tetral.
	ex. tril.	2)	3)	4)	5)	6)	7)	8)	9)		
L (en mm)		70,0	64,4	61,5	64,5	74,0	65,2	70,0	71,1	70,5	109,2
N	39									53	45
$\bar{L}$	62,4									75,4	109,1
Var.	10,9									31,6	127,9
D. S.	3,3									5,6	11,1
% d'ex. tetralophodotes	17 %									—	2 %
l (en mm)		39,0	36,3	34,0	34,2	42,4	37,3	39,3	39,3	44,2	56,6
N	38									53	45
$\bar{l}$	35,8									44,4	61,5
Var.	5,0									10,6	31,2
D. S.	2,2									3,2	5,5

dontes et M<sub>2</sub> tetralophodotes sur le même sujet, peuvent probablement être expliquées. En effet, a) les D<sub>4</sub> sont proportionnellement plus allongées et plus étroites que les M<sub>2</sub> et plus encore que les M<sub>1</sub>, ces dernières étant relativement courtes et larges; b) le passage du stade juvénile à denture déciduale au stade subadulte à adulte où cette denture est remplacée (de façon éphémère par P<sub>3</sub> et P<sub>4</sub>, et successivement par M<sub>1</sub>, M<sub>2</sub> et M<sub>3</sub>), correspond sans aucun doute à une très profonde crise en rapport avec la maturité sexuelle, ce que prouve le nombre très élevé de jeunes morts au stade D<sub>3</sub>-D<sub>4</sub>; c) cette crise correspond en général à un arrêt ou à un ralentissement de la croissance, ce qui va affecter la différenciation du germe de la M<sub>1</sub>, laquelle a relativement peu de place lors de sa formation; d) l'apparition de la 4<sup>ème</sup> colline étant en rapport avec l'allongement, son développement chez la M<sub>1</sub> est arrêté ou freiné par le fait que ces dents n'ont pas pu se développer en longueur si aisément que la D<sub>4</sub> et la M<sub>2</sub>, par conséquent l'apparition de la 4<sup>ème</sup> colline devient presque impossible. Le même raisonnement explique la coexistence de M<sub>1</sub> trilophodonte et de M<sub>2</sub> tetralophodonte sur le même individu, phénomène qui, à cette lumière, devient très naturel du point de vue biologique. Ces points de vue semblent confirmés par le fait que toutes les pièces à caractères tetralophodotes sont des dents inférieures, celles où la longueur relative est maximum, et où la

tendance à l'acquisition de collines supplémentaires se manifeste de façon plus accentuée.

Les exemplaires étudiés présentent un intérêt exceptionnel, car ils nous permettent de reconnaître comment et quand il y a eu des mutations à l'origine du genre *Tetralophodon*, certainement en diverses régions mais plus ou moins vers la même époque.

### III — CONCLUSIONS

1. L'apparition de molaires tetralophodotes (bien qu'à un stade encore peu différencié de la tetralophodontie) chez les mastodontes remonte au moins au Langhien inférieur (base du Miocène moyen). Elle est bien plus ancienne que l'on ne pensait (dernière partie du Miocène moyen). Il n'est pourtant pas à exclure une origine encore un peu plus ancienne.

2. A l'époque considérée, c'est un fait (et non une interprétation) que les structures tri- et tetralophodonte peuvent coexister sur le même individu. Dans un tel cas il n'est pas question de forme de transition mais bien d'un mosaïque de caractères juxtaposés, bien que des formes de transition puissent être présentes sur d'autres spécimens.

3. Par conséquent les deux structures en question coexistaient au sein d'une population encore non séparée.

du point de vue génétique, au delà des croisements viables, c'est à dire, à l'intérieur d'une même espèce.

4. La génèse du caractère tetralophodonte s'est réalisée donc par mutation(s) sans dépasser le cadre de la même espèce biologique, et moins encore le rang du genre.

5. À l'époque considérée, vraisemblablement peu après l'apparition de mutants tetra-, les animaux portant de tels caractères constituaient une minorité pourtant significative de la population; environ 17 % des individus si l'on considère les D<sub>4</sub>, ou 2 % d'après les M<sub>2</sub>.

6. Il n'y a pas de corrélation directe et nette entre le nombre de collines et les dimensions des dents; on peut reconnaître toutefois que l'augmentation de ce nombre accompagne l'allongement de la dent.

7. Les dents à quatre collines tendent à dépasser les dents «normales» à 3 collines en dimensions (spécialement en longueur), ce qui est particulièrement évident chez les D<sub>4</sub>, sans avoir toutefois de séparation nette. Une tendance pareille, peut-être moins accentuée, s'observe chez les M<sub>2</sub>.

8. Compte-tenu des conclusions qui précèdent il n'y a aucune raison de distinguer des taxa différents parmi la population de mastodontes en étude sur la base de la présence de 3 ou 4 collines sur D<sub>4</sub>, M<sub>1</sub> et M<sub>2</sub> (caractère qui a justifié la séparation du genre *Tetralophodon*).

9. Par contre, si l'on excluait toute classification naturelle, au sens biologique, et si l'on adoptait une parataxonomie morphologique, il deviendrait nécessaire de distinguer un *Tetralophodon* sp. à côté de *Gomphotherium angustidens*. Tel n'est absolument pas notre point de vue.

#### REMERCIEMENTS

Nous remercions MM. M. Magalhães Ramalho et G. Zbyszewski, aux Serviços Geológicos de Portugal, par toutes les facilités que nous ont été accordées.

A. Mazo remercie à Secretaria de Estado da Cultura du Portugal l'attribution d'une bourse qui lui a permis de collaborer à la réalisation de ce travail.

---

#### BIBLIOGRAPHIE

- BERGOUNIOUX, F. M. et CROUZEL, F. (1955): *Quelques nouvelles formes de Mastodontes du Miocène de la Péninsule Ibérique*. C. R. Acad. Sciences Paris, t. 241, pp. 1488-1490.  
(1958): *Les mastodontes d'Espagne*. Est. Geol. Madrid, t. 14, n.º 40, pp. 223-365, 45 fig., 61 pl.
- COTTER, J. C. BERKELEY (1904): *Esquisse du Miocène marin portugais*. in DOLLFUS, G. F., COTTER, J. C. B. et GOMES, J. P.: *Mollusques tertiaires du Portugal*. Mem. Comissão Serv. Geol. Portugal, 48 p., 4 fig., 48 pl.
- CROUZEL, F. (1956): *Le Miocène continental du Bassin d'Aquitaine*. Bull. Serv. Carte Geol. France, t. 54, n.º 248, pp. 1-264.
- GINSBURG, L. (1974): *Les faunes de Mammifères burdigaliens et vindoboniens des bassins de la Loire et de la Garonne*. Mem. B. R. G. M., n.º 78(1), pp. 152-167.
- KLÄHN, H. (1922): *Die Badischen Mastodonten und ihre süddeutschen Verwandten*. Berlin, 134 p., 31 fig.
- LEHMANN, U. (1950): *Über Mastodontenreste in der Bayerischen Staatssammlung in München*. Palaeontographica, Stuttgart, band 99, Abt. A, pp. 119-228, 13 taf.
- MAZO, A. V. (1977): *Revisión de los Mastodontes de España*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense, Madrid, 419 p., 19 fig., 24 pl. (Sous presse).
- MOTTL, M. (1969): *Bedeutende Proboscidiere-Neufunde aus dem Altplozan (Pannonien) Südost-Österreichs*. Osterr. Akad. Wiss. Math. Nat. Kl. Denkschr., Wien, band 115, pp. 1-50, 31 fig., 22 pl.  
(1970): *Die jungtertiären Säugetierfaunen der Steiermark, Südost-Österreichs*. Mitt. Mus. Bergban, Geol. und Technik Landesm. Joanneum, Graz, band 31, pp. 79-161, 6 pl.
- OSBORN, H. F. (1936): *Proboscidea I*. Am. Mus. Press, New York, pp. 1-802, 680 fig.
- SCHLESINGER, G. (1917): *Die Mastodon des K. K. Naturhistorischen Hofmuseums*. Denksch. K. K. Natur. Hofm. Geol. Paläont., Wien, band 1, 230 p., 9 fig., 36 pl.  
(1922): *Die Mastodonten der Budapester Sammlungen*. Geol. Hungarica, Budapest, fasc. 2(1), 284 p., 3 fig., 22 pl.
- TASSY, P. (1977): *Les Mastodontes miocènes du Bassin aquitain: une mise au point taxonomique*. C. R. Acad. Sciences Paris, t. 284, Sér. D, pp. 1389-1392.
- TOBIEN, H. (1973): *On the Evolution of Mastodonts («Proboscidea, Mammalia»)*, pt 1: *The bunodont trilophodont groups*. Notizbl. Hess. Landes Bodenfors., Wiesbaden, 101, pp. 202-276, 17 fig., 4 pl.  
(1976): *Zur paläontologischen Geschichte der Mastodonten («Proboscidea, Mammalia»)*. Mainzer Geowiss. Mitt., Mainz, band 5, pp. 143-225, 52 fig.
- WEGNER, R. N. (1908): *Zur Kenntnis der Säugetierfauna der Obermiocäns bei Oppeln (Oberschlesien)*. Verh. Geol. Reichsanst., Wien, n.ºs 5-6, pp. 111-117.  
(1943): *Tertiär und ungelagerte Kreide bei Oppeln (Oberschlesien)*. Palaeontographica, Stuttgart, band 60, pp. 175-274, 35 fig., 7 pl.



**DOCUMENTAÇÃO  
FOTOGRAFICA**

### PLANCHE I

*Gomphotherium angustidens* (CUVIER). Toutes les pièces figurées pl. I à IV proviennent des sables arkosiques fluviatiles de la division V-b (Langhien inférieur). Photos J. C. Lopes. Échelle, à peu près  $\times 1$ .

- 1 — Fragment de hemimandibule droite avec alvéole de P<sub>4</sub>, M<sub>1</sub> et germe de M<sub>2</sub>. Olival da Suzana, Charneca do Lumiar. Coll. M. T. A. *a*, vue occlusale après extraction de la M<sub>2</sub>, montrant la M<sub>1</sub> à structure trilophodonte; *b* et *c*, M<sub>2</sub> avec 4<sup>ème</sup> colline et talonide réduit, vues linguale et occlusale. Coexistence de structures tri- et tetralophodonte.
- 2 — M<sub>2</sub> gauche marquée n.º 5. Quinta da Raposa, Charneca do Lumiar. Coll. S. G. P. Stade de passage vers la structure tetralophodonte; *a*, vue occlusale; *b* vue linguale oblique.



PLANCHE II

*Gomphotherium angustidens* (CUVIER)

- 3 — Fragment de hémimandibule droite avec alvéole de D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub>, D<sub>4</sub> et les deux premières collines de la M<sub>1</sub> (germe). Quinta da Farinheira, Chelas. Coll. S. G. P. *a*, vue occlusale (structure tetralophodonte nette sur D<sub>4</sub>); *b*, vue linguale.
- 4 — D<sub>4</sub> gauche (n.º 5). Casal das Chitas, Charneca do Lumiar. Coll. S. G. P. Structure tetralophodonte, talonide distinct de la 4<sup>ème</sup> colline. *a*, vue linguale; *b*, vue occlusale.
- 5 — D<sub>4</sub> droite (n.º 13). Quinta da Farinheira, Chelas. Coll. S. G. P. *a*, vue occlusale; *b*, vue linguale.



3a



3b



4a



4b



5a



5b

Quil da Farinhela  
ao Norte de Chelas  
(Lisboa), 1942

13

PLANCHE III

*Gomphotherium angustidens* (CUVIER)

6 — Fragment de hémimandibule droite avec D<sub>3</sub> et D<sub>4</sub>. Quinta da Farinheira, Chelas. Coll. S. G. P.  
*a*, vue linguale; *b*,vue occlusale.

7 — Fragment de hémimandibule droite avec racines de D<sub>3</sub>, et D<sub>4</sub> complète (n.º 12). Quinta da Farinheira, Chelas. Coll. S. G. P. *a*, vue linguale; *b*, vue occlusale.



6a



6b



7b



7a

12 On. da Faciológica  
Chelone

PLANCHE IV

*Gomphotherium angustidens* (CUVIER)

- 8 — Fragment de hémimandibule droite avec D<sub>4</sub> (n.º 23). Quinta da Farinheira, Chelas. Coll. S. G. P. *a*, vue occlusale; *b*, vue labiale (4<sup>ème</sup> colline et talonide distinct).
- 9 — Fragment de hémimandibule droite avec D<sub>3</sub> et D<sub>4</sub>. Quinta da Farinheira, Chelas. Coll. M. T. A. *a*, vue occlusale; *b*, vue labiale.
- 10 — D<sub>4</sub> droite. Quinta da Flamenga, Chelas. Coll. M. T. A. *a*, vue occlusale; *b*, vue linguale.



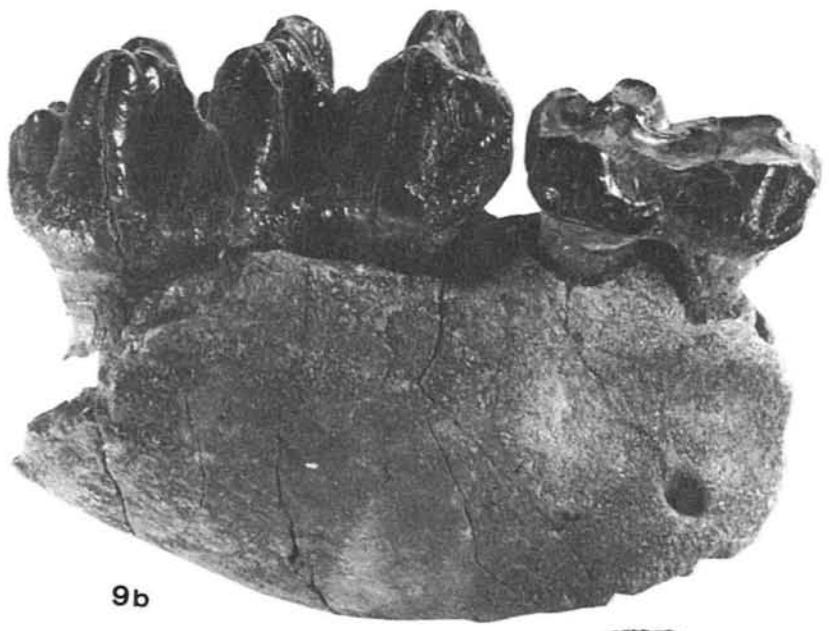
8a



8b



9a



9b



10b



10a