

Zeitschrift:	Actes de la Société jurassienne d'émulation
Herausgeber:	Société jurassienne d'émulation
Band:	114 (2011)
Artikel:	Morphométrie des dents jugales du mammouth laineux (<i>Mammuthus primigenius</i>) découvertes dans les remplissages pléistocènes de dolines d'Ajoie (Jura, Suisse)
Autor:	Rothen, Julie / Becker, Damien / Berger, Jean-Pierre
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-684614

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 12.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Morphométrie des dents jugales du mammouth laineux (*Mammuthus primigenius*) découvertes dans les remplissages pléistocènes de dolines d'Ajoie (Jura, Suisse)

Julie Rothen, Damien Becker et Jean-Pierre Berger

Des restes de mammouths, notamment des dents jugales, datant du pléistocène supérieur ont été retrouvés dans de nombreuses dolines de la région de l'Ajoie (Jura, Suisse). L'étude de trente-quatre spécimens attribue ces fossiles à un stade évolutif de l'espèce *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799). Un profil de mortalité obtenu d'après une analyse morphométrique effectuée sur les jugales de quinze individus révèle une augmentation des effectifs en lien avec l'augmentation de l'âge, profil typique d'une mort naturelle non catastrophique. Après la mort des animaux, les ossements ont probablement été dispersés et transportés par divers processus physiques et biologiques avant d'être piégés et préservés dans les dolines.

Introduction

Les mammouths étaient de grands mammifères de la famille des éléphantidés qui peuplaient un vaste territoire durant le quaternaire. Le premier représentant du genre, *Mammuthus subplanifrons* (Osborn, 1928), est apparu en Afrique durant le pliocène inférieur (env. 4,5 Ma; Tassy, 2009). *Mammuthus meridionalis* (Nesti, 1825), le premier mammouth européen, atteint l'Italie au début du pléistocène (env. 2,5 Ma)^{1, 2, 3}. *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799), le mammouth laineux, est

l'espèce la plus évoluée et la plus célèbre du genre. De taille semblable à celle de l'éléphant d'Asie actuel, soit trois mètres au garrot, le mammouth laineux était particulièrement adapté au froid. Comme en témoignent les quelques carcasses conservées dans le pergélisol en Sibérie et en Alaska, l'animal était recouvert d'une épaisse fourrure brune ainsi que d'une épaisse couche de graisse⁴. Il possédait de grandes défenses à double courbure hélicoïdale mesurant jusqu'à quatre mètres dont il aurait pu se servir pour déblayer la neige⁵. L'analyse de certains spécimens congelés a révélé un régime alimentaire composé principalement de graminées. Il est apparu en Sibérie il y a environ 500 ka BP et est entré en scène en Europe entre 200 et 150 ka BP. Il va même emprunter le détroit de Béring, asséché par les glaciations, et atteindre l'Amérique du Nord vers 100 ka BP⁶. *Mammuthus primigenius* a disparu d'Europe vers 14 ka BP, mais a survécu encore quelques milliers d'années au nord de la Sibérie. Il s'éteint définitivement sur l'Île de Wrangel au nord de la côte sibérienne, où une population naine de mammouth laineux a survécu jusqu'à 3,7 ka BP⁷. Les causes de la disparition des mammouths sont encore sujettes à controverse. Certains auteurs évoquent les changements climatiques ayant entraîné la disparition de la steppe-toundra de la mégafaune quaternaire, alors que d'autres soupçonnent une chasse intensive par l'Homme^{8, 9, 10}.

En Suisse, de nombreux gisements de fossiles de mammouths laineux sont signalés dans la littérature, faisant la plupart du temps référence à des sites datés de moins de 100 ka BP. Les plus connus sont les gisements de Praz Rodet (VD)¹¹ et de Niederweningen (ZH)¹². Récemment, les travaux de la Paléontologie A16 le long de la future autoroute de la Transjurane (A16) ont mis au jour de nouveaux gisements à faunes du pléistocène supérieur en Ajoie. Des restes de *M. primigenius* et d'autres grands mammifères comme le rhinocéros laineux (*Coelodonta antiquitatis* (Blumenbach, 1799)), le bison des steppes (*Bison priscus* Bojanus, 1825) et le cheval sauvage (*Equus germanicus* Nehrung, 1884) ainsi que des artéfacts lithiques moustériens ont été piégés dans des dolines, formes karstiques communes des vallées sèches du plateau ajoulot¹³. Cet article fait suite à un travail de bachelor de l'Université de Fribourg¹⁴ basé sur l'étude des jugsales de mammouths découvertes dans les remplissages de neuf dolines d'Ajoie (Fig. 1). Il a pour but l'analyse morphométrique de ces spécimens dentaires afin d'analyser le mammouth ajoulot et sa population locale et de contribuer à l'étude des processus de piégeage de restes fossiles dans les dolines.

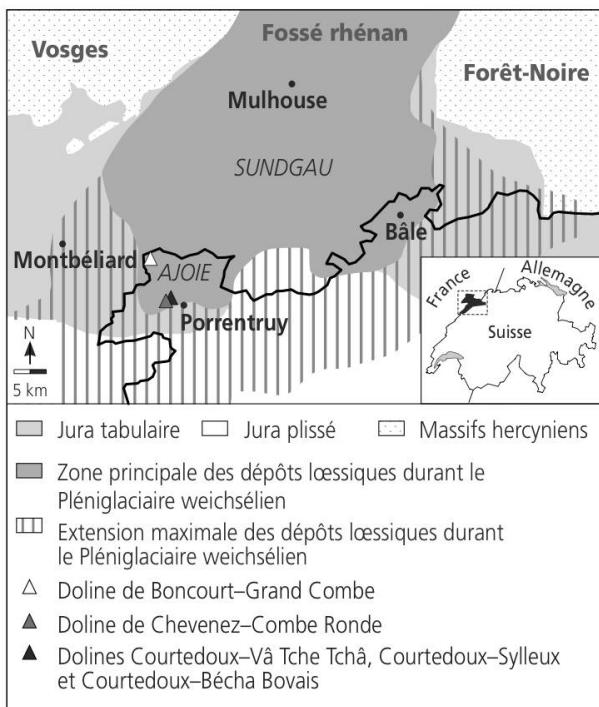


Fig. 1. Localisation des dolines de Boncourt – Grand Combe, Chevenez – Combe Ronde, Courtedoux – Vâ Tche Tchâ (CTD – VTA, dolines V1, V2, V4, V6, V14), Courtedoux – Béchat Bovais (CTD – BBO) et Courtedoux – Sylleux (CTD – SY) et situation géographique et géologique de la région du sud de l'Alsace et de la chaîne jurassienne (modifiée d'après Braillard, 2006). La distribution des dépôts loessiques du pléniglaciaire weichsélien est concentrée dans le Fossé rhénan. Leur extension méridionale est délimitée par les premières antiformes du Jura plissé.

Situation géologique, stratigraphie et datations

La région de l'Ajoie (Jura), située dans le nord-ouest de la Suisse, fait partie de l'unité structurale du Jura tabulaire. L'enregistrement sédimentaire quaternaire se réduit essentiellement au pléistocène supérieur et à l'holocène et ne dépasse généralement pas les dix mètres de puissance. Dans cette région dominée par une morphologie karstique, ces dépôts sont notamment préservés dans les comblements de dolines¹⁵. La séquence sédimentaire enregistrée est subdivisée en plusieurs ensembles chrono-lithostratigraphiques (Fig. 2)^{15, 16, 17, 18}. L'essentiel des restes fossiles a été récolté dans un ensemble de cailloutis géliflué à matrice loessique attestant une mise en place en environnement périglaciaire (coulées boueuses et caillouteuses sporadiques; ruissellement et dépôts décantés)¹³. Les datations radiocarbone effectuées sur des ossements, des coquilles de gastéropodes et des charbons (laboratoire de l'Université d'Uppsala, Suède) et une datation OSL (Optically Stimulated Luminescence) sur du sédiment (Département de Géographie de l'Université de Cologne, Allemagne) se rapportent à l'intervalle chronostratigraphique de 45-40 à 30 ka BP, correspondant à la période du pléniglaciaire moyen terminal¹³. Seuls les fossiles issus des dolines de Boncourt et de Chevenez sont plus vieux, datés par datations OSL respectivement à environ 50 ka BP et à environ 80 ka BP.

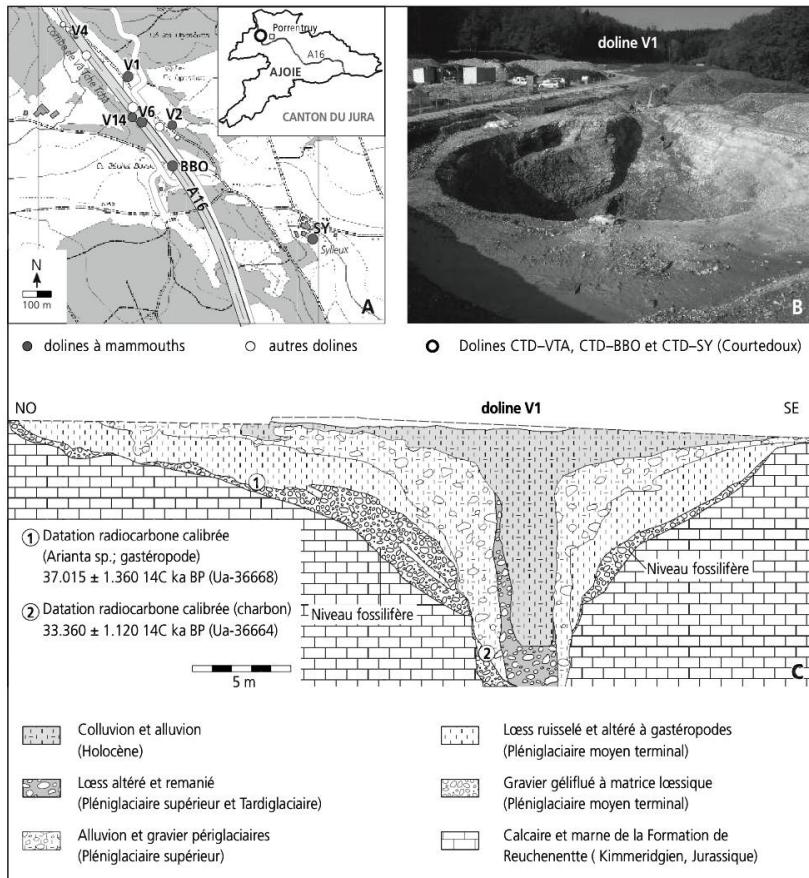


Fig. 2. A: localisation des dolines situées sur la commune de Courtedoux, le long de la future autoroute A16 (Transjurane); Courtedoux – Vâ Tche Tchâ (CTD – VTA, dolines V1, V2, V4, V6, V14), Courtedoux – Béchat Bovais (CTD – BBO) et Courtedoux – Sylleux (CTD – SY). B: photo de la doline V1 en situation de fouille. C: remplissage sédimentaire de la doline V1.

Matériel et méthode

Matériel

Le matériel étudié provient des fouilles de la Paléontologie A16. Il est composé uniquement de jugales (trente-quatre spécimens) stockés au Musée jurassien des Sciences naturelles, à Porrentruy. Une grande partie du matériel étudié dans ce travail (dix-sept spécimens) est issue des dolines (V1, V2, V4, V6 et V14) du site de Courtedoux – Vâ Tche Tchâ. Le reste du matériel provient des dolines de Courtedoux – Béchat-Bovais (onze spécimens), de Courtedoux – Sylleux (quatre spécimens), de Chevenez – Combe Ronde (un spécimen) et Boncourt – Grand Combe (un spécimen).

Abréviations

D/d	molaire de lait supérieure/inférieure
M/m	molaire d'adulte supérieure/inférieure
sin.	gauche

dext.	droite
MJSN	Musée jurassien des Sciences naturelles
CTD – VTA	Courtedoux – Vâ Tche Tchâ
CTD – BBO	Courtedoux – Béchat-Bovais
CTD – SY	Courtedoux – Sylleux
CHE – CR	Cheveney – Combe Ronde
BON – GC	Boncourt – Grand Combe

Méthode

La nomenclature utilisée, les méthodes d'orientation et de mesures ainsi que l'analyse de l'usure dentaire sont essentiellement basées sur le travail de Louguet-Lefebvre¹⁹. Dans un premier temps, chaque spécimen a été analysé selon son état de fracturation (voir Nd formule laminaire), son degré d'altération (1, cément non préservé ; 2, cément recouvrant partiellement les lames ; 3, cément recouvrant complètement les lames) ainsi que, si le spécimen le permettait, son orientation. Cette dernière est basée sur la forme générale de la dent, le nombre et l'agencement des racines, la forme et l'usure des lames et la forme de la table d'abrasion (Fig. 3).

L'étape suivante était l'analyse morphométrique (morphologie et dimensions) de chaque spécimen afin de déterminer sa position anatomique dans la série dentaire. En effet, les éléphantidés ont une dentition bien caractéristique et un mode de remplacement dentaire unique. Ils possèdent au total six jugales par demi-mâchoire (ils ne possèdent pas de D/d1) se succédant l'une après l'autre au cours de leur vie. Chaque jugale est composée de lames transversales d'où le terme de dent multilophée ou multilophodonte. Dans la première partie de sa vie, un éléphantidé possède une série de trois dents de lait (de la première à la troisième : D/d2, D/d3 et D/d4). Les adultes voient ensuite se renouveler trois molaires définitives appelées M/m1, M/m2 et M/m3. Contrairement à la plupart des mammifères, le renouvellement dentaire ne se fait pas verticalement mais horizontalement. Lorsqu'une jugale atteint un certain stade d'usure, elle est poussée par la suivante qui vient ensuite la remplacer. Un bon nombre des paramètres utilisés dans l'analyse morphométrique ne sont mesurables que sur des spécimens complets ou quasi complets. Dans le cas de spécimens incomplets, le nombre de lames préservées, la fréquence laminaire et la largeur ont parfois tout de même permis d'identifier une position anatomique. Les résultats morphométriques ont été contrôlés par comparaison avec les données des jugales du *Mammuthus primigenius* de Hanoffen¹⁹.

	Jugales supérieures	Jugales inférieures
Lames	rectilignes	courbes (forme de "S")
Tables d'abrasion	convexes	concaves
Forme de la dent	profil triangulaire	sorte de "sabot"
Usure	plutôt forte du côté interne	plus forte du côté externe
Racines	séparées du reste	1 grosse racine antérieure en forme de "crochet"

B.

	Jugales supérieures	Jugales inférieures
avant		
arrière		

C.

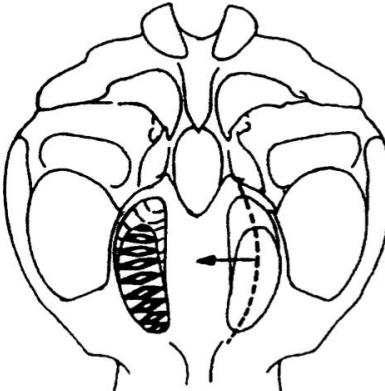
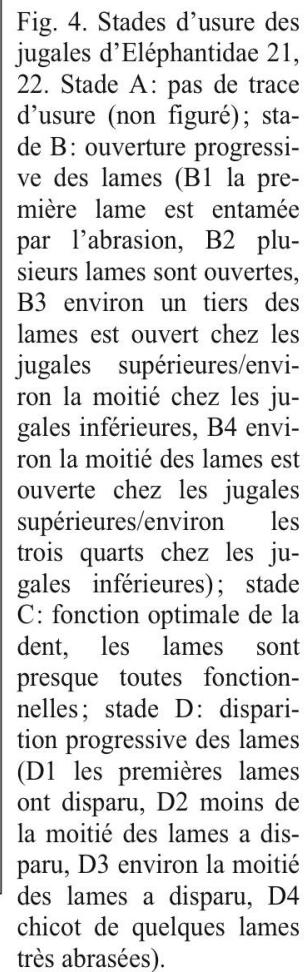
	Jugales supérieures	Jugales inférieures
	Jugales supérieures	Jugales inférieures

Fig. 3. Critères de distinction (A), morphologie (B) et orientation (C) des jugales supérieures 22 et inférieures 21.



Paramètres morphométriques utilisées

(d'après Louguet-Lefebvre¹⁹)

N	nombre total de lames dénombrables, talons éventuels inclus
Nd	formule laminaire développée avec (x) indiquant la présence éventuelle d'une lame supplémentaire antérieure ou postérieure; (-) partie antérieure ou postérieure de la dent manquante par fracturation; (°°) lames antérieures ou postérieures disparues par usure
Lf	longueur de la table d'abrasion
Nf	nombre de lames en fonction (nombre de lames ouvertes par l'usure)
Li	longueur de la dent (prise à la base de la couronne dentaire)
l	largeur de la dent, c'est-à-dire largeur maximale de la lame la plus large
H	hauteur maximale de la couronne mesurée selon l'axe de la première lame non usée ou peu usée
e	épaisseur de l'émail
I-Hy	indice d'hypsodontie ($H/l \times 100$; d'après Moisan ²⁰). Cet indice, traduisant la relation entre la hauteur et la largeur de la dent, permet une distinction entre mammouths et éléphants ainsi que le degré d'évolution de l'espèce
f	fréquence laminaire correspondant au nombre de lames pour 10 cm (ou 5 cm pour les fragments de dents)

L'étape suivante du travail a consisté à distinguer les stades d'usure des jugales en se référant au modèle de Beden²¹ pour les jugales inférieures et son adaptation aux jugales supérieure d'après Louguet²² (Fig. 4). Suivant des analogies faites avec l'éléphant d'Afrique^{23, 24}, une estimation des âges, arrangés par classe d'âges, a été établie en corrélant la position anatomique des dents dans la série dentaire et leur stade d'usure (Tab. 1)¹⁹. Les dents analysées ne présentent jamais un stade d'usure ultime (stade D4 = chicot) et elles ont toutes été jugées comme fonctionnelles. De plus, aucun indice n'a mis en évidence une perte accidentelle. Les âges estimés ont par conséquent été considérés comme les âges de mort des individus et ont permis la construction d'un histogramme ou profil de mortalité de la population locale de mammouths.

Jugales	Stades d'usure dentaire	Classes d'âges	Tab. 1. Estimation de l'âge des Elephantidae basée sur l'usure dentaire de l'éléphant d'Afrique, <i>Loxodonta africana</i> (Blumenbach, 1797) 23, 24, modifiée d'après Louguet Lefebvre 19. Les stades d'usure dentaire sont illustrés à la Fig. 4.
D/d2	Tous		
D/d3	Tous	0 à 12 ans	
D/d4	A à D3	(juvénile)	
M/m1	A à B4		
D/d4	D4	12 à 22 ans	
M/m1	C à D2	(sub-adulte)	
M/m2	A à B2		
M/m1	D3 et D4	22 à 35 ans	
M/m2	D3 à D2	(adulte mature)	
M/m3	A à B2		
M/m2	D3 et D4	> 35 ans	
M/m3	B3 à C	(adulte âgé à très âgé,	
M/m3	D	jusqu'à 60 ans)	

Systématique

Ordre PROBOSCIDEA Illiger, 1811

Famille ELEPHANTIDAE Gray, 1821

Genre *MAMMUTHUS* Brookes, 1828

Espèce type

Elephas primigenius Blumenbach, 1799.

Espèces attribuées au genre

D'après Tassy²⁵, *Mammuthus subplanifrons* (Osborn, 1928), *M. africanus* (Arambourg, 1952), *M. meridionalis* (Nesti, 1825), *M. trogontherii* (Pohlig, 1885), *M. colombi* (Falconer, 1857), *M. exilis* (Stock & Furlong, 1928), *M. primigenius* (Blumenbach, 1799). L'espèce *Mammuthus intermedius* (Jourdan, 1861), qui correspond par anagenèse à la forme morphologiquement, biométriquement et chronologiquement intermédiaire entre *M. trogontherii* et *M. primigenius*, a été réhabilitée récemment par Labe & Guérin²⁶.

Distribution et âge

D'après McKenna & Bell²⁷, Afrique (pliocène inférieur au pléistocène moyen); Asie (pléistocène inférieur à holocène, cf. Île de Wrangel); Europe (pléistocène inférieur à supérieur); Amérique du Nord (pléistocène inférieur à supérieur); Amérique Centrale (pléistocène supérieur).

Diagnose

Elle est inconnue (Brookes²⁸ n'en donne pas). Cependant Belyaeva et al.²⁹ proposent une description générale de caractères diagnostiques du genre *Mammuthus*: «défense relativement longue et basse; crâne modérément haut; face occipitale étroite (plus étroite que les arcades zygomatiques); partie antérieure du crâne modérément longue, étroite, plate ou concave; ensellure du toit crânien pas développée; prémaxillaire étroit, légèrement plus large à leur extrémité antérieure, avec une largeur maximale inférieure à la largeur des arcades zygomatiques; dépression sur la face dorsale du prémaxillaire étroite et profonde; alvéoles pour les défenses subparallèles; proéminence mentonnière de la mandibule courte; défenses courbées en spirales, proches l'une de l'autre à l'émergence des alvéoles; 16 – 30 lamelles sur les M3 et m3 avec une fréquence de 6 – 12; épaisseur de l'émail de 1 – 3 mm; type d'abrasion variable, sinus loxodonte absent; grande hauteur de couronne, largeur variable» (traduction D. Becker).

MAMMUTHUS PRIMIGENIUS (Blumenbach, 1799)

(Fig. 5; Tab. 2)

Synonymie simplifiée

- Elephas primigenius* Blumenbach, 1799: 697 30
- Mammuthus borealis* Brookes, 1828: 73 28
- Elephas primigenius* Hopwood, 1935: 11 31
- Mammuthus primigenius* Scott, 1937: 67, 274-276, 178 32
- Mammuthus primigenius* Maglio, 1973: 50 1
- Mammuthus primigenius* Garutt et al., 1990: 38 33

Matériel type

A l'époque de la description originale d'*Elephas primigenius* par Blumenbach³⁰, le Code international de Nomenclature zoologique³⁴ (première publication officielle en 1905 d'un code intitulé «Règles internationales de la Nomenclature zoologique»³⁵) et le système de «typification»^{36, 37, 38} n'étaient pas encore définis. De plus, le squelette découvert en 1695 dans

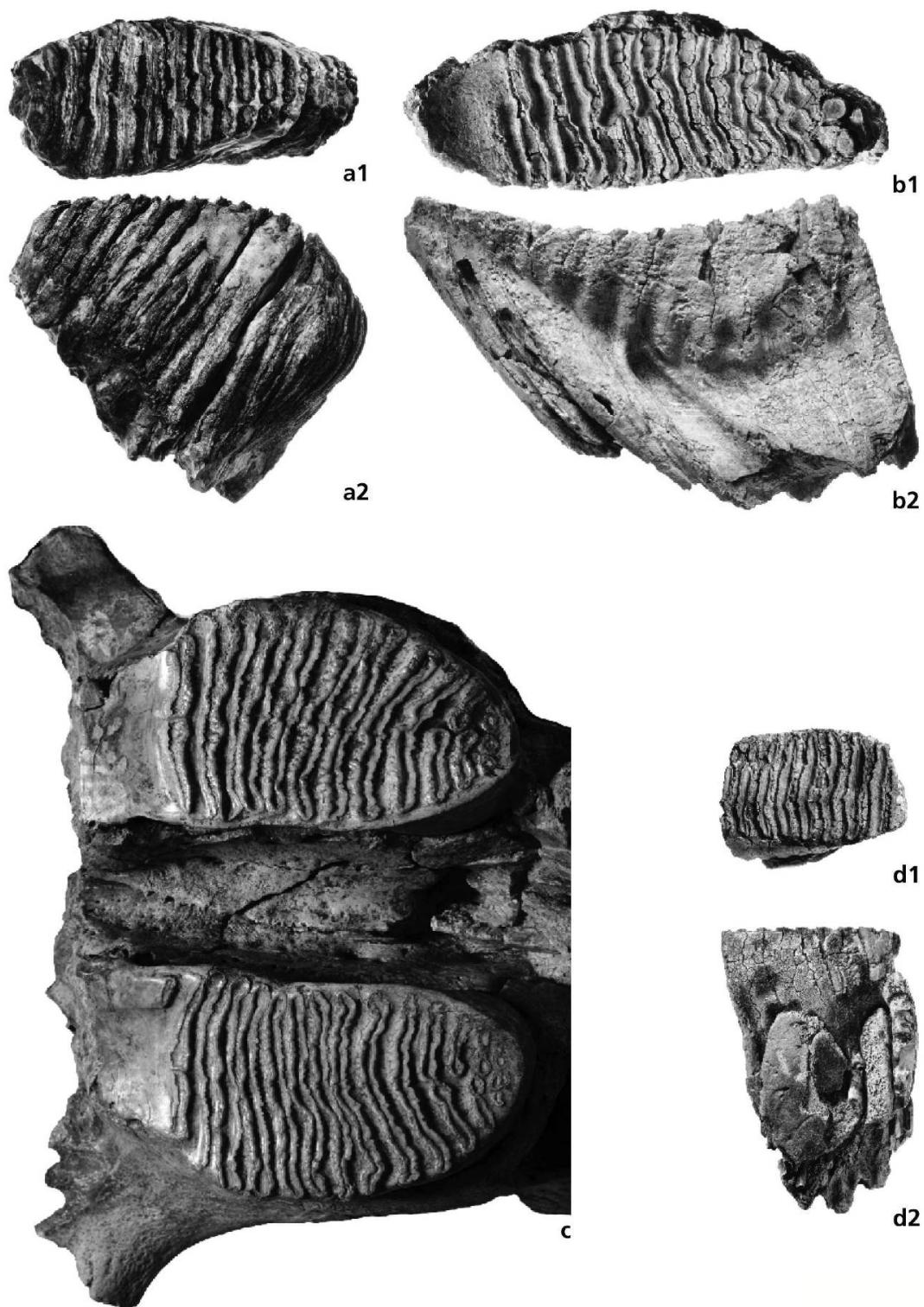


Fig. 5. Jugales de *Mammuthus primigenius* du pléniglaciaire moyen terminal des dolines d'Ajoie (Suisse). L'échelle graphique correspond à 2 cm (© OCC – SAP). a) M2 sin. (CTD-BBO009-185 + 186), vue occlusale (1), vue linguale (2); b) m3 sin. (CTD-VTA007-401), vue occlusale (1), vue labiale; c) palais avec M3 sin. et dext. (CTD-SY999-584), vu occlusale; d) D4 dext. (CTD-VTA006-125), vue occlusale (1), vue linguale (2).

Echantillons	Position	N	Nd	Lf	Nf	Li	H	e (moyenne)	I-Hy	f	Cément	Stade	Age de usure	Classe d'âge l'animal
CTD-VTA006-85/V2	m3 dext.	17	17-	150	13 +/-4	212,5	87,7	123,75	1,75; 1,85; 1,95; 1,85; 1,65 (1,81)	141,1	8 (10cm)	1	B4	>35 ans
CTD-VTA006-69/V2	m2 sin.	17	oo17X ^{oo}	110	13 +/-4	214	83,2	100,1	1,3; 1,6; 1,85 (1,58)	120,3	9 (10cm)	2	B4	22-35 ans
CTD-VTA006-190/V2	Fgnt M1 sin.	9	-9X-	100	9	91,25	69,4	1,6; 1,4; 1,6; 1,75 (1,58)		6 (5cm)	3	C-D1	12-22 ans	
CTD-VTA006-187/V2	Fgnt jugale	3	oo3-	30	3	60,7	67	1,6 (1,6)		110,3	2		Subadulte (2)	
CTD-VTA006-236/V2	Fgnt M1 sin.	6	-6-	70	6	>60	15,165; 1,7; 1,5 (1,58)			5 (5cm)	3	D2-D3	12-22 ans	
CTD-VTA006-153/V2	Fgnt jugale	7	7-			58,2	1,0; 1,25; 1,2 (1,15)			5 (5cm)	1			
CTD-VTA006-101+125/V2	D4 sin.	9	oo9X-	80	9	86	76	1,5; 1,65; 1,4 (1,51)		152	5 (5cm)	3	C	Juvénile (1)
CTD-VTA006-102/V2	D4 dext.	9	ooX9-	80	9	85	53	1,4; 1,3; 1,4; 1,45; 1,5 (1,41)		143,2	5 (5cm)	1	C	
CTD-VTA006-191/V2	Fgnt M2 dext.	14	oo14-			130,5	71	>80	1,7; 1,55; 1,75; 1,6; 1,8 (1,68)	10 (10cm)	3	C	22-35 ans	
CTD-VTA006-70+83/V2	Fgnt M3 sin.	15	-X15-	110	15	110	85,5	1,6; 1,5; 1,55; 1,65 (1,57)		14 (10cm)	2	D1	>35 ans	
CTD-VTA006-208+196/V2	Fgnt jugale	7	7-	60	6	60	62,15	>65	1,45 (1,45)		5 (5cm)	2		
CTD-VTA006-398/V1	m3 dext.	14	14-	180	14	180	73	>70	2,0; 2,0; 1,7; 1,85; 1,75 (1,86)	9 (10cm)	3	D1	>35 ans	
CTD-VTA007-401/V6	m3 sin	11	oo11X	230	11	230,2	84,8	66	2,45; 2,0; 1,75; 2,0; 2,15 (2,07)	77,83	7 (10cm)	3	D2	>35 ans
CTD-SY000-15068	m3 dext.	13	13-	150	13	150,8	70	20,9	2,35; 2,0; 2,0 (2,11)	29,85	9 (10cm)	3	D1	>35 ans
CTD-SY999-574+575	m3 sin.	7	oo7X	200	7	200	65,5	>50	2,24; 2,5; 2,2 (2,31)	7 (10cm)	3	D3	>35 ans	
CHE-CR003-37	m3 dext.	8	oo8X	210	8	210	76,2	80	2,3; 2,2; 2,45; 2,4; 2,0 (2,27)	104,98	6 (10cm)	3	D2-D3	
CTD-BBO009-180	Fgnt M/m	10	-10-	140	10	140	84	60	2,1; 1,85; 2,0; 2,0 (1,98)	71,42	9 (10cm)	3	D1	>35 ans
CTD-BBO009-174	Fgnt jugale	3	-3-				74,2	86,6	1,35 (1,35)	116,71	1			
CTD-BBO009-123	Fgnt jugale	2	-2-								1			
CTD-BBO009-153	Fgnt jugale	5	-5-								2			
CTD-VTA999-278/V4	Fgnt jugale	6	-6-											
BON-GC002-2593	Fgnt M/m	6	-X6-											
CTD-VTA007-160/V14	M2 dext.	14	ooX14 ^{oo}	50	5	149	77	130,7	2,25; 1,8; 1,7; 1,95; 2,0 (1,94)	169,74	10 (10cm)	2	B3	22-35 ans
CTD-VTA007-203/V14	M2 dext.	14	ooX14 ^{oo}	52	5	157	80	143	1,65; 1,55; 1,7; 1,9; 1,85 (1,73)	178,75	8 (10cm)	2	B3	22-35 ans
CTD-BBO009-184	Fgnts jugale	5	-X5X-						1,6; 1,5; 1,7 (1,6)	6 (5 cm)	2			
CTD-BBO009-68	Fgnt M/m	3	-X3X-											
CTD-BBO009-188	Fgnts jugale													
CTD-BBO009-187	Fgnts jugale	2	X2X-											
CTD-BBO009-195	Fgnts jugale	16	ooX12=4 ^{oo}	130	12	150	74	126	1,65; 1,5; 1,9; 1,75 (1,7)	170,27	9 (10cm)	2	C	22-35 ans
CTD-BBO009-185/186+202	M2 sin.	11	ooX5=4=2-	110	8 <3>>	126	74	>100	1,7; 1,45; 1,6; 1,8; 1,75; 1,6 (1,65)	4 (5cm)	2	C-D1		
CTD-SY999-584	M3 sin.	12	ooX12 ^{oo}	190	12	192	93		2,0; 2,1; 2,45; 2,35; 2,5 (2,28)	8 (10cm)	3	D1-D2	>35 ans	
	M3 dext.	14	ooX14 ^{oo}	190	14	195	93		2,35; 2,1; 2,2; 2,0; 2,55 (2,24)	9 (10cm)	3	D1-D2		

Tab. 2. Dimensions et morphométrie des jugales de *M. primigenius* découvertes dans les dolines de Boncourt – Grand Combe, Chevenez – Combe Ronde, Courtedoux – Vâ Tche Tchâ (CTD – VTA, dolines V1, V2, V4, V6, V14), Courtedoux – Béchat Bovais (CTD – BBO) et Courtedoux – Sylleux (CTD – SY). Pour les légendes, voir les paramètres morphométriques dans le chapitre «Matériel et méthode».

la région de Burg-Tonna près de Gotha en Allemagne et utilisé par Blumenbach pour identifier *Elephas primigenius* a été attribué par la suite à l'éléphant des forêts (*Elephas antiquus* Falconer & Cautley, 1847).^{1,39}

Dans le travail posthume d'Osborn³⁹, deux molaires de la collection Blumenbach de l'ancien Musée d'histoire naturelle de l'Université de Göttingen sont considérées comme des lectotypes de *Mammuthus primigenius*. Ces spécimens, une m3 incomplète provenant de Sibérie et une M1 de Basse-Saxe en Allemagne (faussement identifiée comme une D4 par Osborn), ont été proposés respectivement comme lectotype et paralectotype par Gromava⁴⁰. Suite à la Seconde Guerre mondiale, ces spécimens ont été déclarés détruits ou perdus^{33, 41, 42}, ce qui a incité Garutt et al.³³ à désigner un néotype provenant de la péninsule de Taïmyr (Sibérie). Finalement, en 2005, l'Université de Göttingen a retrouvé dans ses collections paléontologiques le paralectotype perdu de Basse-Saxe⁴³.

Néotype

Le squelette d'un mâle adulte a été découvert en 1948 dans le permafrost de la péninsule de Taïmyr en Sibérie septentrionale. Le spécimen a été préservé avec ses tissus mous, peau et poils, et a été daté par radiocarbone à $11\ 450 \pm 250\ ^{14}\text{C}\ \text{BP}$ ⁴⁴. Il est conservé au Musée zoologique de l'institut zoologique de l'académie russe des sciences, à Saint-Pétersbourg (ZIN N 2710)³³.

Paralectotype

M1 sin. a été découverte en 1808 dans un gisement karstique à ossements entre Osterode et Dorste (Basse-Saxe, Allemagne). Le spécimen est illustré par Osborn (fig. 903)³⁹. Il est conservé dans les collections paléontologiques de l'Université de Göttingen (GZG.V.010.018). Il a été daté par radiocarbone à $34\ 340 \pm 230/\pm 210\ ^{14}\text{C}\ \text{BP}$ (Université de Groningen, Allemagne ; lab. N° GA32611).

Localité type (du néotype)

Deuxième terrasse alluviale du Mamontovaya (fleuve), Péninsule de Taïmyr, Sibérie septentrionale³³.

Distribution et âge

Asie du Nord et Japon inclus (de 800 – 600 à 10 ka BP, pléistocène moyen et supérieur; derniers représentants jusqu'à 3,7 ka BP sur l'île de Wrangel, au nord de la côte sibérienne, holocène); Europe, Grande Bretagne incluse (190 – 130 à 12 ka BP; pléistocène moyen terminal

et pléistocène supérieur); Amérique du Nord jusqu'au Mexique central (100 à 12 ka BP; pléistocène supérieur)^{25, 45}.

Diagnose

Inconnue (Blumenbach³⁰ ne donne pas de diagnose).

Matériel

Boncourt – Grand Combe: fragment M/m (MJSN BON-GC002-2593). Chevenez – Combe Ronde: M3 (MJSN CHE-CR003-37). Courtedoux – Vâ-Tche-Tchâ, doline V1: m3 dext. (MJSN CTD-VTA006-398); doline V2: m3 dext. (MJSN CTD-VTA006-85), m2 sin. (MJSN CTD-VTA006-69), fragment M1 sin. (MJSN CTD-VTA006-190), fragment de jugale (MJSN CTD-VTA006-187), fragment M1 sin. (MJSN CTD-VTA006-236), fragment de jugale (MJSN CTD-VTA006-153), D4 sin. (MJSN CTD-VTA006-101), D4 dext. (MJSN CTD-VTA006-125) (Fig. 5d), fragment M2 dext. (MJSN CTD-VTA006-102), fragment M3 sin. (MJSN CTD-VTA006-191), fragment M/m (MJSN CTD-VTA006-70 + 83), fragment de jugale (MJSN CTD-VTA006-208 + 196); doline V4: fragment de jugale (MJSN CTD-VTA999-278); doline V6: m3 sin. (MJSN CTD-VTA007-401) (Fig. 5b); doline V14: M2 dext. (MJSN CTD-VTA007-160), M2 dext. (MJSN CTD-VTA007-203). Courtedoux – Béchat Bovais: fragment M/m (MJSN CTD-BBO009-180), fragment de jugale (MJSN CTD-BBO009-174), fragment de jugale (MJSN CTD-BBO009-123), fragment de jugale (MJSN CTD-BBO009-153), fragments de jugale (MJSN CTD-BBO009-184), fragment M/m (MJSN CTD-BBO009-68), fragments de jugale (MJSN CTD-BBO009-188), fragments de jugale (MJSN CTD-BBO009-187), fragments de jugale (MJSN CTD-BBO009-195), M2 sin. (MJSN CTD-BBO009-185 + 186) (Fig. 5a), M2 dext. (MJSN CTD-BBO009-202). Courtedoux – Sylleux: m3 dext. (MJSN CTD-SY000-15068), m3 sin. (MJSN CTD-SY999-574), m3 dext. (MJSN CTD-SY999-575), palais avec M3 sin. et dext. (MJSN CTD-SY999-584) (Fig. 5c).

Description

Parmi les trente-quatre spécimens étudiés, près d'un tiers (onze) sont trop incomplets pour être anatomiquement identifiés. Les vingt-trois spécimens restants représentent vingt-quatre jugales anatomiquement identifiables, dont deux molaires de lait supérieures (2 D4), onze molaires inférieures d'adulte (2 M1, 5 M2, 4 M3), sept molaires supérieures d'adulte (1 m2 et 6 m3) et quatre molaires d'adultes indifférenciées. Quatre paires de jugales sin./dext. (dont la paire de dents de lait MJSN CTD-VTA006-101 + 125 et la paire préservée sur le palais MJSN CTD-SY999-584) ont

pu être associées, alors que les autres spécimens anatomiciquement identifiés sont isolés. Il est à noter qu'aucune particularité morphologique n'a été mise en évidence sur les spécimens MJSN CHE-CR003-37 et MJSN BON-GC002-2593 qui proviennent d'intervalles chronostratigraphiques plus anciens que l'ensemble des autres spécimens.

Le cément est généralement bien à moyenement préservé. Il est relativement moins bien préservé sur les spécimens de Béchat-Bovais. L'épaisseur d'émail ainsi que la fréquence laminaire sont les deux paramètres morphométriques qui ont presque toujours pu être mesurés, sauf dans le cas des spécimens très incomplets. L'épaisseur de l'émail est comprise entre 1,15 et 2,5 mm, les valeurs les plus élevées se retrouvant chez les M3/m3 (1,65 à 2,5 mm). La fréquence laminaire varie de 6 à 14 pour 10 cm (en moyenne 9 pour les M/m2-3). Les lames des dents étudiées possèdent généralement un sinus complexe (dilatation médiane des rubans d'émail) et des rubans d'émail sinuex (fortement plissés). Le Tableau 2 synthétise l'ensemble des paramètres morphométriques mesurés sur les spécimens référencés dans cette étude.

Comparaison

En accord avec Paupe et al.⁴⁶, les restes dentaires référencés diffèrent nettement de *M. trogontherii* par une plus grande fréquence laminaire alors que l'épaisseur d'émail et les dimensions en général sont moins importantes. De même, les résultats morphométriques s'écartent encore sensiblement des domaines de variations du mammouth laineux du pléistocène moyen final, comme observé chez les spécimens de Romain-la-Roche (pléistocène moyen final, Doubs, France). Ces derniers ont été attribués à *M. intermedius* par Paupe et al.⁴⁶. Sans entrer dans la discussion de la validité systématique de cette espèce, ce mammouth laineux ancien (fin du pléistocène moyen) présente effectivement des différences de morphométrie dentaire avec les restes découverts en Ajoie par une fréquence laminaire légèrement moins importante et un émail plus épais, alors que ses dimensions sont du même ordre que les valeurs maximales relevées pour ces derniers.

Les données morphométriques obtenues sont en fait très proches des mammouths laineux récents, c'est-à-dire du *M. primigenius* du pléniglaciaire (mammouth laineux au sens strict selon Paupe et al.⁴⁶), en particulier de la forme d'Hanhoffen en Alsace (Tab. 3)¹⁹. De plus, la présence d'un sinus complexe associé à une faible épaisseur d'émail est typique de l'espèce *M. primigenius* dite évoluée¹⁹. La haute fréquence laminaire (notamment 14 pour CTD-VTA006-191), même comparativement aux spécimens de Hanhoffen, semble confirmer l'appartenance des spécimens ajoulots à un stade évolutif du *M. primigenius*.

	n	N	Li	I	H	e	f
d3	1	6	44	30		0,9	>15
d4	7	11,7 (10-16)	140,5 (123-158)	50,8 (45-60)	76,33 (65-98)	1,15 (0,7-1,6)	10,85 (9-12)
D4	18	9,4 (4-15)	88	54,27 (49-60)	71,4 (59-85)	1 (0,5-1,2)	11,7 (9,5-13)
m1	14	11,14 (5-16)	130,33 (110-171)	66,66 (60-85)	87,5 (78-96)	1,37 (0,9-2)	10,15 (8-12)
m2	24	13,5 (7-19)	223,66 (203-237)	74,2 (62-84)	107,72 (66-133)	1,62 (1,3-2,2)	9,37 (8-12)
m3	70	17,38 (6-25)	279,95 (252-330)	82,26 (66-100)	136,5 (96-160)	1,66 (1,3-2,2)	9,56 (8-11)
M1	36	10,63 (5-18)	122,75 (109-135)	65,2 (52-78)	103 (80-133)	1,36 (0,9-2)	10,3 (8-12)
M2	44	12,75 (8-21)	171 (135-201)	81,44 (62-98)	132,78 (94-170)	1,55 (1-2,2)	9,96 (8-13)
M3	104	16,42 (8-27)	253 (215-305)	88,78 (72-111)	158,58 (91-205)	1,7 (1,1-2,4)	9,21 (3-13)

Tab. 3. Dimensions et morphométrie des jugales de *M. primigenius* d'Hanhoffen (Bas-Rhin, France; pléniglaciaire) (d'après Louquet-Lefebvre 19); n = nombre de spécimens, () = valeurs extrêmes. Pour les légendes, voir les paramètres morphométriques dans le chapitre Matériel et méthode.

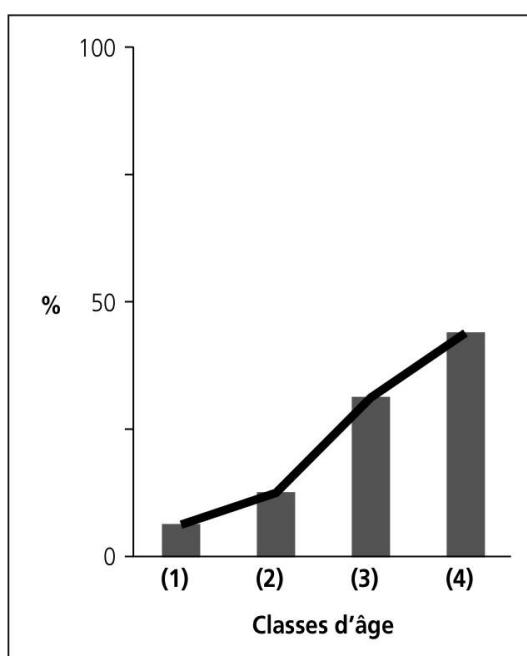


Fig. 6. Histogramme de mortalité pour les spécimens de *Mammuthus primigenius* d'Ajoie (Suisse). (1) 0 à 12 ans: juvénile, (2) 12 à 22 ans: sub-adulte, (3) 22 à 35 ans: adulte mature, (4) plus de 35 ans: adulte âgé à très âgé (jusqu'à 60 ans).

Estimation des âges et profil de mortalité

En ne considérant que les spécimens suffisamment complets pour déterminer une position anatomique et en tenant compte des paires de dents associées à de mêmes individus, un âge a pu être estimé pour seize individus sur les trente-quatre spécimens référencés dans cette étude. Cependant le spécimen MJSN CHE-CR003-37 (M3 dext. d'un adulte très âgé) a été exclu de l'échantillon utilisé pour la construction du profil de mortalité car il provient d'une unité stratigraphique plus ancienne (ca. 80 ka BP contre l'intervalle 45-40 à 30 ka BP pour l'ensemble des spécimens considérés). Malgré la difficulté d'attribuer sans ambiguïté une génération dentaire à

certains spécimens, notamment en ce qui concerne la confusion toujours possible entre les molaires d'adulte partiellement incomplètes, les résultats obtenus sont cohérents. En raison de la taille relativement faible de l'échantillon (quinze individus), le profil de mortalité ne peut pas être considéré comme représentatif, cependant la tendance affichée reste crédible (Fig. 6). Cette dernière est caractérisée par une croissance du nombre d'individus en fonction de l'augmentation de l'âge. Le nombre de jeunes individus est très faible (20%) alors que les adultes matures et plus (à partir de 22 ans) représentent 80% de l'échantillon dont 47% d'adultes âgés à très âgés (à partir de 35 ans).

Discussion

Les restes dentaires de mammouths découverts en Ajoie, dont les caractères principaux sont une haute fréquence laminaire et une faible épaisseur d'émail, sont attribués à un stade évolutif de *M. primigenius*. Ce résultat est en parfaite cohérence avec les données stratigraphiques locales. En effet la fin du pléniglaciaire moyen (ca. 30-45 ka BP) correspond aux dernières populations stables de mammouths en Europe avant le LGM (Last Glacial Maximum ; 24 – 15 ka BP⁴⁷) weichsélien. Les rares restes de mammouths enregistrés plus tardivement sont datés du tardiglaciaire (e.g., *M. primigenius* de Praz Rodet (VD), ca. 15 ka BP¹¹) et correspondent à des populations sur le déclin, affectées par la détérioration environnementale et le changement climatique qui ont conduit à la disparition de la mégafaune glaciaire il y a environ dix mille ans^{47, 48}.

En accord avec les différents types de profil de mortalité observés chez des populations d'éléphants actuels⁴⁹ et fossiles¹⁹, la courbe obtenue sur les quinze individus référencés ne correspond pas au modèle de courbe associée à une chasse sélective (caractérisée par un grand nombre d'individus juvéniles) mais, avec une sur-représentation des individus les plus âgés, se rapproche fortement du modèle de mort naturelle non catastrophique⁵⁰. Les sub-adultes ne semblent pas être touchés par la mortalité. Les individus atteignent quasiment tous l'âge adulte et meurent de vieillesse pour la plupart. Cependant, les spécimens juvéniles, en particulier ceux dont l'âge est inférieur à trois à quatre ans (période d'allaitement observée chez l'éléphant d'Afrique), sont sans doute sous-représentés pour des raisons de préservation. La structure en lames transversales des jugales de mammouths rend les dents particulièrement fragiles et propices au délitement, spécialement sur les premières molaires de lait qui sont de dimensions modestes et chez les spécimens de *Mammuthus primigenius* dont les lames sont nombreuses et l'émail fin. Du reste, les degrés de fracturation

et d'altération des spécimens étudiés, bien qu'hétérogènes, sont généralement assez avancés (cf. formule laminaire et préservation du cément dans le tableau 2). La découverte sur le terrain de nombreuses lames inutilisables, parce qu'isolées, en témoigne.

Les résultats émanant de cette étude n'attestent d'aucune influence humaine sur la mortalité des mammouths dans la région ni sur le piégeage de leurs restes fossiles dans les dolines, confirmant l'hypothèse préliminaire de Becker et al.¹³. Ce dernier travail avait bien mentionné la découverte de quelques artéfacts lithiques moustériens, témoignant de la présence contemporaine de l'homme, probablement l'homme de Néandertal, et du mammouth dans la région, mais aucune trace d'installation permanente n'a jamais été mise en évidence dans le pourtour des dolines fouillées et l'analyse des restes osseux n'a révélé aucune trace de chasse ou de boucherie. En accord avec Becker et al.¹³, l'origine de l'accumulation osseuse dans les dolines d'Ajoie peut s'expliquer par plusieurs facteurs. Une cause physique, commune aux environnements périglaciaires, peut être le processus de solifluxion sous l'action du gel et du dégel ou les phénomènes de ruissellement provenant de la fonte des neiges, de la débâcle et des crues printanières. Des stries de mastication ont également été observées sur quelques restes osseux, attestant une influence biologique (charognards) dans la dispersion, le transport et le piégeage des ossements dans les dolines.

Remerciements

Les auteurs expriment toute leur gratitude à Alexandre Gehler de l'Université de Göttingen pour ses informations sur la problématique de «typification» du matériel de l'espèce *Mammuthus primigenius*. Ils remercient également les collaborateurs de la Paléontologie A16 (Office de la culture, Porrentruy), Bernard Migy qui a réalisé les photos, Tayfun Yilmaz pour l'harmonisation des illustrations, Isabelle Groux pour la mise à disposition du matériel, ainsi que Aude-Laurence Pfister et Martine Rochat pour les travaux de préparation. Cette étude a bénéficié du soutien financier de la Section d'archéologie et paléontologie et du projet cantonal paléojura (Office de la culture, Porrentruy), ainsi que de l'Office fédéral des routes (OFROU) et de l'Université de Fribourg.

Julie Rothen est étudiante en Sciences de la Terre à l'Université de Fribourg. Elle est titulaire d'un bachelor, dont le sujet d'étude, réalisé en collaboration avec la Paléontologie A16 et le projet Paléojura de l'Office de la culture (OCC) du Canton du Jura, était l'analyse des restes dentaires

des mammouths ajoulots. Actuellement, elle débute un travail de master sur les dinosaures du Wyoming en collaboration avec le Sauriermuseum Aathal. Courriel: julie.rothen@unifr.ch

Damien Becker, docteur en paléontologie et géologie, est responsable scientifique des projets cénozoïques à la Section d'archéologie et paléontologie (SAP) et responsable du développement de l'axe scientifique du projet PaléoJura de l'Office de la culture (OCC) du Canton du Jura. Il est également président de la Société paléontologique suisse et membre de la Commission du Musée jurassien des Sciences naturelles (MJSN). Courriel: damien.becker@palaeojura.ch

Jean-Pierre Berger est professeur de paléontologie au département de géosciences de l'Université de Fribourg. En parallèle de ses charges académiques, il est en outre mandataire scientifique de la Paléontologie A16 et membre du Comité PaléoJura de l'Office de la culture (OCC) du Canton du Jura. Courriel: jean-pierre.berger@unifr.ch

BIBLIOGRAPHIE

- ¹ Maglio V.J. (1973). Origin and evolution of the Elephantidae. *Transactions of the American Philosophical Society* 63 (3), p. 1-149.
- ² Lister A.M. (1996). Evolution and taxonomy of Eurasian mammoths. In Shoshani J. & Tassy P. (Eds.), *The Proboscidea*. OUP, Oxford, p. 203-213.
- ³ Lister A.M. & Sher A.V. (2001). The origin and evolution of the woolly mammoth. *Science* 294, p. 1094-1097.
- ⁴ Guérin C. & Patou-Mathis M. (1996). *Les grands mammifères plio-pléistocènes d'Europe*. Masson, Paris, 291 p.
- ⁵ Lister A. & Bahn P. (1994). *Encyclopédie complète des mammouths*. Delachaux et Niestlé S.A., Lausanne, Paris, 168 p.
- ⁶ Lister A.M & Stuart A.J. (2008). The impact of climate change on large mammal distribution and extinction: Evidence from the last glacial/interglacial transition, *Comptes Rendus Geoscience* 340, p. 615-620.
- ⁷ Stuart A.J. (2005). The extinction of wooly mammoth (*Mammuthus primigenius*) and straight-tusk elephant (*Palaeoxodon antiquus*) in Europe. *Quaternary International* 126-128, p. 171-177.
- ⁸ Haynes G. & Eiselt B.S. (1999). The power of Pleistocene huntergatherers. In MacPhee, R. (Ed.). *Extinctions in Near Time*. Kluwer/Plenum, New York, p. 71-93.
- ⁹ Alroy J. (2001). Multispecies overkill simulation of the end-Pleistocene megafaunal mass extinction. *Science* 292, p. 1893-1896.
- ¹⁰ Guthrie R.D. (2001). Origin and causes of the mammoth steppe: a story of cloud cover, woolly mammal tooth pits, and inside-out Beringia. *Quaternary Science Reviews* 20, p. 549-574.
- ¹¹ Weidmann M. (1969). Le mammouth de Praz-Rodet (Le Brassus, Vaud). *Bulletin de la Société vaudoise des Sciences naturelles* 70, p. 229-240.

- ¹² Furrer H., Graf H.R. & Mäder A. (2007). The mammoth site of Niederweningen, Switzerland. *Quaternary International* 164-165, p. 85-97.
- ¹³ Becker D., Aubry D. & Detrey J. (2009). Les dolines du pléistocène supérieur de la Combe de «Vâ Tche Tchâ» (Ajoie, Suisse): un piège à restes de mammifères et artefacts lithiques. *Quaternaire* 20, p. 123-137.
- ¹⁴ Rothen J. (2010). Etude de la variabilité de la morphologie dentaire des mammouths (*Mammuthus primigenius*) des remplissages pléistocènes des dolines d'Ajoie (Jura, Suisse). *Travail de bachelor* (inédit), Université de Fribourg, 11 p.
- ¹⁵ Braillard L. (2006). Rôle de la tectonique et de la stratigraphie dans la formation des vallées sèches de l'Ajoie (JU-Suisse). *Thèse de l'Université de Fribourg*, Geofocus 14, 224 p.
- ¹⁶ Aubry D., Guélat M., Detrey J. & Othenin-Girard B. (2000). Dernier cycle glaciaire et occupations paléolithiques à Alle, Noir Bois (Jura, Suisse). *Cahier d'archéologie jurassienne* 10, 175 p.
- ¹⁷ Guélat M. (2006). Le quaternaire dans le canton du Jura. *Actes de la Société jurassienne d'Emulation* 2005, p. 9-31.
- ¹⁸ Braillard L. (2009) Remplissages quaternaires et paléohydrologie des vallées sèches d'Ajoie (Jura tabulaire, Suisse). *Geographica Helvetica* 64, p. 148-156.
- ¹⁹ Louquet-Lefebvre S. (2005). Les mégaherbivores (Eléphantidés et Rhinocérotidés) au paléolithique moyen en Europe du Nord-Ouest Paléoécologie, taphonomie et aspects palethnographiques. *British Archeological Reports International Series* 1451, 267 p.
- ²⁰ Moisan L. (1992). Les molaires d'*Elephas* des abris Bourgeois Delauney et Suard à la Chaise de Vouthon (Charente). *Paléo (Les Eyzies de Tayac-Sireuil)* 4, p. 49-60.
- ²¹ Beden M. (1979). Les éléphants d'Afrique orientale: systématique, phylogénie, intérêt biochronologique. *Thèse de la Faculté des Sciences universitaires de Poitiers*, 567 p.
- ²² Louquet S. (2000). Etude des molaires d'Eléphantidés de Hanhoffen (vallée du Rhin) datant des pléistocènes moyen et supérieur: caractéristiques biométriques, paléontologiques, taphonomiques et biochronologiques. *Mémoire DEA* (inédit), UST Lille I, 94 p.
- ²³ Laws R.M. (1966). Age criteria for the African éléphant, *Loxodonta a. africana*. *East African Wildlife Journal* 4, p. 1-37.
- ²⁴ Haynes G. (1991). *Mammoths, mastodonts and elephants. Biology, behaviour, and the fossil record*. Cambridge, Cambridge University Press, 413 p.
- ²⁵ Tassy, P. (2009). *Mammuthus* (Mammalia, Proboscidea) à la croisée de la Beringia, avec une digression sur les mammifères. *Geodiversitas* 31, p. 993-1005.
- ²⁶ Labe B. & Guérin C. (2005). Réhabilitation de *mammuthus intermedius* (Jourdan, 1861), un mammouth (Mammalia, Elephantidae) du pléistocène moyen récent d'Europe. *Comptes rendus Palevol* 4, p. 235-242.
- ²⁷ McKenna M.C. & Bell S.K. (1997). *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, New York, 631 p.
- ²⁸ Brookes J. (1828). *A catalogue of the anatomical and zoological museum of Joshua Brookes. Part 1*. R. Taylor, London, 76 p.
- ²⁹ Belyaeva E.I., Dubrovo I.A. & Alekseeva L.I. (1968). Order Proboscidea. In Orlov Y.A. & Gromova V.I. (Eds). *Fundamentals of Paleontology*. Vol. XIII Mammals. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, p. 349-379. [traduit du russe]
- ³⁰ Blumenbach J.F. (1799). *Handbuch der Naturgeschichte*. 6th Ed. XVI, Dietrich, Gottingen, 708 p.
- ³¹ Hopwood A.T. (1935). Fossil proboscidea from China. *Palaeontologia Sinica* C9, p. 1-108.
- ³² Scott W.B. (1937). *A history of land mammals in the western hemisphere*. Second edition. Macmillan, New York, 786 p.
- ³³ Garutt V.E., Gentry A. & Lister A.M. (1990). *Mammuthus* Brookes, 1928 (Mammalia, Proboscidea): proposed conservation, and *Elephas primigenius* BlumenBACH, 1799 (currently *Mammuthus primigenius*): proposed designation as the type species of *Mammuthus*, and designation of a neotype. *Bulletin of the Zoological Nomenclature* 47, p. 38-44.

- ³⁴ International Commission on Zoological Nomenclature (1999). International Code of Zoological Nomenclature. Fourth edition. The International Trust for Zoological Nomenclature, London, 126 p.
- ³⁵ International Commission on Zoological Nomenclature (1905). Règles internationales de la Nomenclature zoologique. F.R. de Rudeval, Paris, 57 p.
- ³⁶ Cain A.J. (1958). Logic and memory in Linnaeus' system of taxonomy. Proceedings of the Linnaean Society of London 169, p. 144-163.
- ³⁷ Cain A.J. (1962). The evolution of taxonomic principles. In Ainsworth G.C. & Sneath P.H.A. (Eds). *Microbial Classification*. Cambridge University Press, London, p. 1-13.
- ³⁸ Mayr E. (1963). *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, 797 p.
- ³⁹ Osborn H.F. (1942). *Proboscidea*. Volume 2, *Stegodontidae, Elephantidae*. The American Museum Press, New York, p. 805-1676.
- ⁴⁰ Gromava V.I. (1965). *Kratkij obzor chetvertichnykh mlekopitayushchikh Evropy*. Nauka, Moscou, 142 p.
- ⁴¹ Garutt V.E. (1989). On the necessity to designate a neotype for the woolly mammoth *Mammuthus primigenius* (Blumenbach, 1799). *Doklady Akademii Nauk SSSR* 307, p. 1232-1234. [en russe]
- ⁴² Kahlke, R.-D. (1999). The history of the origin, evolution and dispersal of the Late Pleistocene Mammuthus – Coelodonta faunal complex in Eurasia (large mammals). Fenske Companies, Rapid City (South Dakota), 219 p.
- ⁴³ Reich M., Gehler A., Göhlich U.B., Mol D. & van der Plicht H. (2006). The rediscovery of type material of *Mammuthus primigenius* (Mammalia: Proboscidea). *Berichte-Reports, Institut für Geowissenschaften, Christian-Albrechts-Universität Kiel* 22, p. 105-106.
- ⁴⁴ Heintz A.E. & Garutt W.E. (1965). Determination of the absolute age of the fossil remains of mammoth and woolly rhinoceros from the permafrost in Siberia by the help of radiocarbon. *Norwegian Journal of Geology* 45, p. 73-79.
- ⁴⁵ Stuart A.J., Kosintsev P.A., Higham T.F.G. & Lister A.M. (2004). Pleistocene to Holocene extinction dynamics in giant deer and woolly mammoth. *Nature* 431, p. 684-689.
- ⁴⁶ Paupe P., Guérin C., Labe B. & Rousselières F. (2010). Les mammouths (Proboscidea, Elephantidae) du pléistocène moyen final de l'aven de Romain-la-Roche (Doubs, France). *Revue de paléobiologie* 29, p. 803-825.
- ⁴⁷ Buoncristiani J.-F., Campy M. & Pugin A. (2002). Modalité de la dernière extension glaciaire maximale dans le Jura et proposition de corrélation avec l'enregistrement isotopique du Groenland. In Richard H. & Vignot A. (Eds). *Equilibres et ruptures dans les écosystèmes durant les vingt derniers millénaires en Europe de l'Ouest. Actes du colloque international de Besançon, Septembre 2000*. Presses Universitaires franc-comtoises, Besançon, p. 27-34.
- ⁴⁸ Guthrie R.D. (1995). Mammalian evolution response to the Pleistocene-Holocene transition and the break-up of the mammoth steppe: two case studies. *Acta Zoologica Cracoviensia* 38, p. 139-154.
- ⁴⁹ Haynes G. (1987). Proboscidean die-offs and die-outs: Age profiles in fossil collections. *Journal of Archeological Sciences* 14, p. 659-668.
- ⁵⁰ Guenther E.W. (1969). Die Elefantenmolaren aus den Kiesen von Süßenborn bei Weimar. *Paläontologie Abhandlungen, Abt. A. III. Fasc. 3-4*, p. 711-734.