

QUATERNAIRE

International Journal of the French Quaternary Association

Revue soutenue par l'Institut des Sciences Humaines et Sociales du CNRS

Maison de la Géologie
79, rue Claude Bernard
75005 PARIS

SESSION 1

Phylogeny, biogeography, taxonomy and extinction *Phylogénie, biogéographie, taxonomie et extinction*



The evolution of Eastern European meridionaloid elephants

L'évolution des éléphants méridionaux d'Europe de l'Est

Vera BAIGUSHEVA¹ & Vadim TITOV²

Early Pleistocene history of elephants' development in the territory of Eastern Europe is submitted full enough. Middle Villafranchian / Early Galerian stage of Elephantidae evolution on this territory is associated mainly with the southern elephants. In spite of the commonness of these finds and the prevalence of these elephants in the territory of Eurasia, and stratigraphical importance, their taxonomic structure is not clear. There are disagreements in their genus reference and in the subgenus stuff. Because of evident differences in tooth parameters, skull, and postcranial characteristics between "southern elephants" and other representatives of the "mammoth line" (there are 28 differences by Garutt, 1998), we think it is reasonable to separate these groups at the genus level. All taxa of "meridionalis" elephants we related to the genus *Archidiskodon*.

In Europe during the Pleistocene there were two phylogenetic lines of elephants: *Archidiskodon*-*Mammuthus* and *Phanagoroloxodon*, possessed similar characteristics of the dental system (Garutt, 1977). However, in the Early Pleistocene, the most common form in the savanna-like landscapes of East Europe was meridionaloid elephants. There was the following sequence of faunistic complexes: Khapry, Psekups, and Taman. *Archidiskodon* were the index forms of these associations.

Middle Villafranchian Khapry Faunistic complex is characterized by the presence *Pliocrocota perrieri*, *Homotherium crenatidens*, primitive *Archidiskodon meridionalis gromovi*, late *Anancus arvernensis alexeevae*, *Equus (Allohippus) livenzovensis*, *Elasmotherium chaprovicum*, *Paracamelus alutensis*, *Eucladoceros* cf. *dicranios*, *Arvernoceros* sp.

The next Late Villafranchian Psekups Faunistic complex is considered as a late stage of development of Khapry one. The presences of *Archidiskodon meridionalis meridionalis*, *Phanagoroloxodon mamontoides*, *Stephanorhinus* cf. *etruscus*, *Equus (A.)* cf. *major*, *Eucladoceros orientalis*, and *Bison* sp. were typical for it.

Late Villafranchian – Early Galerian Taman Faunistic complex was characterized by *Canis tamanensis*, *Canis (Xenocyon) lycaonoides*, *Pachycrocuta brevirostris*, *Homotherium latidens*, progressive *Archidiskodon meridionalis tamanensis*, *Elasmotherium caucasicum*, *Equus (A.) major*, *Eucladoceros orientalis*, *Bison tamanensis*, and *Pontoceros ambiguus*.

The patterns of changes in the most diagnostic dentitions $M^{2/2}$ - $M^{3/3}$ from early to late forms of *A. meridionalis* are known. For the $M^{3/3}$ of elephants from East Europe - in the lineage *A. m. rumanus* - *A. m. gromovi* - *A. m. meridionalis* - *A. m. tamanensis* revealed an increase in the number of plates (NP) and the lamellar frequency (LF) (Titov, 2001). Teeth of previous dentition are considered to be less informative. However, there was accumulated a representative material on $dP^{4/4}$ and $M^{1/1}$ of early and late representatives of southern elephants from typical sites of Khapry and Taman Faunistic complexes. Finds of *A. m. meridionalis* are single, because deposits with large mammals' fauna of early Late Villafranchian in East Europe are rare.

Analysis of the data also confirms the general trend of changes in dental characteristics, which observed at the latest teeth dentitions. For $dP^{4/4}$ - $M^{1/1}$ the following changes from early to the late form of elephants are observed: the length and height of the crown appreciably increase. Such parameters as width of the crown, LF, length of a single plate, NP an insignificantly increase. The thickness of enamel does not change essentially (tab. 1).

Thus, the presence of large samples allows to speak about the variation of average dental characteristics' of different changes of meridionaloid elephants' teeth during the Early Pleistocene. They are supported by modification

Measurements	<i>Archidiskodon m. gromovi</i> , Liventsovka, Khapry				<i>Archidiskodon m. tamanensis</i> , Sinaya Balka			
	$dP^{1/4}$		$M^{1/1}$		$dP^{1/4}$		$M^{1/1}$	
	n	min-(med)-max	n	min-(med)-max	n	min-(med)-max	n	min-(med)-max
Length, mm	5	89.8-(99.1)-120.6	8	138.0-(149.7)-164.0	6	113.0-(129.5)-145.0	6	140.0-(149.2)-174.0
	8	105.6-(121.5)-141.2	8	132.0-(142.6)-150.0	1	117.0	4	148.0-(157.0)-169.0
Width, mm	5	46.8-(56.9)-64.2	11	60.0-(69.4)-77.0	14	50.4-(59.8)-74.2	9	66.0-(74.5)-82.2
	10	41.0-(58.1)-60.6	14	57.2-(60.5)-66.8	6	55.0-(61.4)-66.0	12	60.0-(69.1)-79.0
Height, mm	2	61.2; 66.2	5	82.3-(88.1)-94.8	11	63.2-(73.7)-98.0	5	95.0-(103.8)-112.0
	5	42.0-(52.2)-60.0	8	70.0-(76.6)-87.5	4	57.0-(82.8)-105.8	8	77.0-(91.8)-110.0
Number of plates (excluding talon)? NP	3	7-(7.3)-8	2	7; 8	5	8-(8.8)-10	5	8-(9.2)-10
	8	8-(8.5)-9	7	8-(8.43)-9	2	9; 9	4	8-(8.75)-10
Lamellar frequency, LF	5	7.0-(7.5)-8.0	10	4.5-(5.7)-6.5	14	5.8-(7.2)-9.0	9	5.5-(6.6)-7.8
	8	6.0-(7.2)-8.0	14	5.5-(6.05)-7.0	7	5.75-(7.3)-9.5	12	5.0-(5.7)-6.8
Length of single plate, mm	5	11.8-(13.8)-15.0	10	17.1-(18.8)-20.0	14	11.2-(13.9)-14.5	9	12.8-(14.4)-16.8
	12	11.0-(12.4)-15.6	11	15.5-(16.7)-18.2	6	12.4-(15.5)-17.2	12	15.8-(17.7)-19.7
Enamel thickness, ET, mm	5	1.6-(1.7)-2.1	9	1.7-(2.3)-3.0	14	1.3-(1.9)-2.5	9	1.4-(2.3)-2.7
	8	1.2-(1.7)-2.2	14	1.8-(1.9)-2.3	5	1.8-(1.9)-2.2	12	1.7-(2.3)-2.9
Hypsodonty index (HI=H/W)	2	1.08; 1.20	6	1.16-(1.23)-1.31	11	1.08-(1.26)-1.57	5	1.3-(1.46)-1.62
	1	1.08	5	1.19-(1.37)-1.49	4	0.95-(1.31)-1.65	10	0.96-(1.32)-1.69

Tab. 1: Parameters of $dP^{1/4}$, $M^{1/1}$ of Early Pleistocene elephants from Eastern Europe (data in brackets are mean).

Tabl. 1: Caractéristiques des $dP^{1/4}$, $M^{1/1}$ des éléphants du Pléistocène inférieur d'Europe orientale (les moyennes sont entre parenthèses)

of skeletal size, and shape of the skull. This conclusion may be complicated by the heterogeneity of samples of elephants' remains, which can be represented by rests of various species. For example, there are different views to the specific structure of elephants from the rich site Sinaya Balka (SB; Taman peninsula, Russia). Belyaeva (1925) allocated there 2 forms: "*Elephas meridionalis*" and "*E. trogontherii*". Vereshchagin (1957) also pointed out "*E. meridionalis*", "*E. trogontherii*", and "*E. antiquus*". Dubrovo (1963) described on the basis of numerous materials from the locality the subspecies *A. meridionalis tamanensis*. All morphological differences she brought to the individual variability of a single form. Garutt carried out one tooth from the collection to *P. mammothoides*. Lister et al., (2005) have assumed the presence of rests of progressive "*M. meridionalis*" and early *M. trogontherii* at the collection, reflected in the bimodal characteristics of the teeth.

Our research of last and penultimate changes of teeth of 2-4 degrees of wear confirmed the bimodal distribution of $M^{3/3}$ and $m2$ features (NP, LF, and HI). In the sample there are morphologically similar teeth, which can be divided into 2 groups. The first is characterized by a smaller NP and LF, thicker enamel on $M^{3/3}$. The second one has, on average, the bigger NP and LF, smaller thickness of enamel (tab. 2).

The hypsodonty degree (HI) in the sample varies within the limits of 1,2-1,8; groups' differences by HI have not been identified. First selection group, we clearly correlate with *A. m. tamanensis*. The taxonomic status of the second form requires further study. By teeth features, it falls into the lower limits of variability of Middle Pleistocene *M. trogontherii* (Lister et al., 2005). But the same parameters can be attributed to the upper limits of *A. m. tamanensis* sample.

The presence of the bimodal distribution of some parameters in SB sample is possible by some reasons:

1. As shown by studies of last years remains of elephants in the site occur from 2 layers formed with some difference in time, and dedicated to the different facies. The composition of animals' remains from these layers allows to combine them into a single faunal complex. In this case, the mixture of two populations with slightly different characteristics can occur.

2. Collections, conducted in the first half of the XXth century, were often carried out by the collection of material from the surface. This could cause a hit in the collection rests of *M. trogontherii*, whose findings are known from the vicinity of SB.

3. It is possible that the absence of an express unimodal distribution of some characteristics associated with poorly-studied sexual differences of dental characteristics.

Measurements	<i>Archidiskodon m. gromovi</i> , n=18/19	<i>Archidiskodon m. tamanensis</i> , n=4/4	Elephantidae form 2, n =2/3
	Liventsovka, Middle Villafranchian	Sinaya Balka, Late Villafranchian-Early Galerian	
	min-(med)-max	min-(med)-max	min-(med)-max
NP (excluding talon)	9-(11.6)-13	12-(14.7)-16	14; 15
	11-(12.1)-13	13-(15.0)-16	15-(15.7)-17
LF	3.25-(4.5)-5.25	4.4-(5.25)-5.5	5.5-(5.9)-6.5
	3.5-(4.33)-5.25	5.0-(5.25)-5.5	6.0-(6.1)-6.25
ET, mm	2.5-(3.0)-4.0	2.5-(3.0)-3.4	2.1-(2.4)-2.6
	2.5-(3.0)-5.0	2.6-(2.9)-3.3	2.1-(2.4)-2.6

Tab. 2: Some $M^{3/3}$ parameters of Early Pleistocene *Archidiskodon meridionalis* from Eastern Europe (data in brackets are mean).

Tab. 2: Quelques caractéristiques des $M^{3/3}$ d'*Archidiskodon meridionalis* du Pléistocène inférieur d'Europe orientale (les moyennes sont entre parenthèses).

In addition, the presence of bimodal for such trait as the LF can be explained by some subjective calculation of hundredths of this parameter by different researchers.

The presence of southern elephant and a more progressive form provides for some Early Pleistocene localities of Europe: Dorn-Durkheim (Germany), Ubeidiya (Israel), Psekups, Sarkel (Russia) and others. However, the majority of these indications are based on small series, and dental features are overlapping over a wide range. It is known, that the archaic forms of elephants, well differentiated by craniological characteristics, have a similar teeth structure. This is due to convergence or homeomorphic of teeth development (Gabunia & Vekua, 1963). In late Early Pleistocene of Europe together with other southern elephants lived *P. mammothoides* and *Elephas (Palaeoloxodon) ausonius* with similar teeth morphology (Garutt, 1986). It is possible that in the teeth' samples from the SB the remains of one of these elephants may contain.

But, even taking into account the possible presence in the collection from SB of teeth with more advanced features, we observe distinctions in the NP and LF between early and late forms of southern elephants from East Europe (which are separated in time by more than 1 million years). The difference is not very significant, but it is distinct and clearly consistent with the difference of samples by the age and with the trend of changing of environmental conditions in Eurasia. This approach makes this group of index fossils more stratigraphically significant.

The comparison of the data with the teeth' sample of a typical southern elephant from the Upper Valdarno may not be entirely correct, too, taking into account the possible mixture of finds from various strata in the old collections. It is also necessary to pay attention to the environmental differences between Eastern and Western Europe, showed in the differences of flora and fauna composition of these regions. These distinctions suggest different rates of evolution, adaptations to environmental conditions and the type of food.

L'histoire du développement des éléphants durant le Pléistocène inférieur en Europe de l'Est est bien documentée. L'évolution des Elephantidae au Villafranchien moyen – Galérien inférieur, sur ce territoire est associée principalement aux éléphants méridionaux. En dépit de la fréquence de ces trouvailles, de la prévalence de ces éléphants sur le territoire eurasiatique, et de l'importance stratigraphique, leur structure taxonomique n'est pas claire. Il existe des désaccords sur les références du genre sur les catégories des sous-genres. En raison de différences évidentes dans les paramètres dentaires, et les caractéristiques crâniennes et post-crâniennes entre les «éléphants méridionaux» et les autres représentants de la «lignée du mammoth» (il y a 28 différences selon Garutt, 1998) nous pensons qu'il est raisonnable de séparer ces groupes au niveau du genre. Tous les taxons d'éléphants «méridionaux» que nous avons rapportés au genre *Archidiskodon*.

Ainsi, en Europe, au Pléistocène, il y avait deux lignées phylogénétiques d'éléphants: *Archidiskodon-Mammuthus* et *Phanagoroloxodon*, qui possédaient des caractéristiques dentaires similaires (Garutt, 1977). Cependant, au Pléistocène inférieur, la forme la plus courante dans les paysages de savane d'Europe de l'Est était celle des éléphants méridionaux. Les complexes fauniques suivants se sont succédé: Khapry, Psekups, et Taman. *Archidiskodon* est l'indice de ces associations.

Le complexe faunique Khapry du Villafranchien moyen est caractérisé par la présence de *Pliocrocota perrieri*, *Homotherium*

crenatidens, *Archidiskodon meridionalis gromovi* primitif, *Anancus arvernensis alexeevae* évolué, *Equus (Allohippus) livenzovensis*, *Elasmotherium chaprovicum*, *Paracamelus alutensis*, *Eucladoceros cf. dicranios*, *Arvernoceros* sp.

Le complexe faunique du Villafranchien supérieur de Psekups est considéré comme une étape tardive de développement de la faune de Khapry. La présence de *Archidiskodon meridionalis meridionalis*, *Phanagoroloxodon mamontoides*, *Stephanorhinus cf. etruscus*, *Equus (A.) cf. major*, *Eucladoceros orientalis*, and *Bison* sp. est typique de celle-ci.

Le complexe faunique de Taman du Villafranchien supérieur – Galérien inférieur était caractérisé par *Canis tamanensis*, *Canis (Xenocyon) lycaonoides*, *Pachycrocuta brevirostris*, *Homotherium latidens*, progressive *Archidiskodon meridionalis tamanensis*, *Elasmotherium caucasicum*, *Equus (A.) major*, *Eucladoceros orientalis*, *Bison tamanensis*, et *Pontoceros ambiguus*.

On connaît les modèles de changement de la dentition la plus diagnostique $M^{2/3}$ - $M^{3/3}$ des premières formes aux formes tardives d'*A. meridionalis*. Pour la $M^{3/3}$ des éléphants d'Europe de l'Est du lignage *A. m. rumanus* - *A. m. gromovi* - *A. m. meridionalis* - *A. m. tamanensis*, on relève une augmentation du nombre de lames (NP) et de la fréquence lamellaire (LF) (Titov, 2001). Les dents de la dentition précédente sont considérées comme moins informatives. Il a cependant été récolté un matériel représentatif de $dP^{1/4}$ et $M^{1/1}$ de formes précoces et tardives d'éléphants méridionaux sur des sites typiques des complexes fauniques de Khapry et de Taman. Les trouvailles d'*A. m. meridionalis* sont exceptionnelles car les dépôts comportant des faunes de grands mammifères du début du Villafranchien inférieur sont rares en Europe de l'Est.

L'analyse des données confirme également la tendance générale de changement des caractéristiques dentaires qui est observée dans la dernière dentition. Pour $dP^{1/4}$ - $M^{1/1}$ les changements suivants sont observés des premières formes d'éléphants aux formes tardives: la longueur et la hauteur de la couronne augmentent considérablement. Des paramètres tels que largeur de la couronne, LF, longueur d'une plaque unique, NP, augmentent de façon insignifiante. L'épaisseur de l'émail ne change pas de manière essentielle.

Ainsi, la présence de nombreux échantillons permet d'étudier la variation des caractéristiques dentaires moyennes des différentes formes d'éléphants durant le Pléistocène inférieur. Ces changements s'appuient sur des modifications de la taille du squelette et de la forme du crâne. Cette conclusion est compliquée par l'hétérogénéité des échantillons de restes d'éléphants, qui peuvent représenter des restes de plusieurs espèces. Par exemple, il existe différents points de vue sur la structure des éléphants du riche site Sinaya Balka (SB; péninsule de Taman, Russie). Belyaeva (1925) y a attribué deux formes: «*Elephas*» *meridionalis* and «*E.*» *trogontherii*. Vereshchagin (1957) a également signalé «*E.*» *meridionalis*, «*E.*» *trogontherii*, et «*E.*» *antiquus*. Dubrovo (1963) a décrit sur les bases de nombreux matériels de la localité la sous-espèce *A. meridionalis tamanensis*. Elle a fait porter toutes les différences morphologiques sur la variabilité individuelle d'une seule forme. Garutt a attribué une dent de la collection à *P. mammothides*. Lister *et al.*, (2005) ont supposé la présence de restes de «*M.*» *meridionalis* avancé et de *M. trogontherii* précoce dans la collection, indiqués par les caractéristiques bimodales des dents.

Notre recherche sur l'usure de 2-4 degrés des dents des dernières et avant-dernières dentitions, a confirmé la distribution bimodale des caractéristiques des $M^{2/3}$ et $m2$ (NP, LF, and HI). Dans l'échantillon il y a des dents similaires morphologiquement, qui peuvent être séparées en deux groupes. Le premier est caractérisé par des NP et LF plus petits, un émail plus épais sur $M^{2/3}$. Le second groupe a, en moyenne, les plus grands NP et LF, et une épaisseur d'émail plus réduite (tab.2)

Le degré d'hypsodontie (HI) dans l'échantillon varie dans les limites de 1,2-1,8; les différences des groupes en fonction de

HI n'ont pas été identifiées. Nous avons clairement identifié le premier groupe avec *A. m. tamanensis*. Le statut taxonomique de la seconde forme requiert des études plus avancées. Selon les caractéristiques des dents, elle appartient aux limites basses de variabilité de *M. trogontherii* du Pléistocène moyen (Lister *et al.*, 2005). Mais les mêmes paramètres peuvent être attribués aux limites hautes de l'échantillon de *A. m. tamanensis*.

La présence d'une distribution bimodale de certains paramètres dans l'échantillon SB peut s'expliquer pour différentes raisons :

1. Comme l'ont montré les études de ces dernières années, les restes d'éléphants sur le site proviennent de deux couches formées à des époques différentes, et liées aux différents faciès. La composition des restes d'animaux issus de ces couches autorise à les combiner en un seul complexe faunique. Dans ce cas, le mélange des deux populations avec de légères différences peut survenir.

2. Les collections, établies dans la première moitié du ^{xx}e siècle, ont souvent été constituées par la collecte de matériel de surface. Cela pourrait être la cause d'une augmentation de restes de *M. trogontherii* dans la collection, dont les trouvailles sont connues à proximité de SB.

3. Il est possible que l'absence d'une distribution unimodale manifeste de certaines caractéristiques soit associée aux différences sexuelles (peu étudiées) des caractéristiques dentaires. De plus, la distribution bimodale de caractères tels que LF, peut être expliquée par le calcul subjectif de centaines de ces paramètres par différents chercheurs.

La présence d'éléphant méridional et d'une forme plus évoluée provient de ces sites du Pléistocène inférieur d'Europe : Dorn-Durkheim (Allemagne), Ubeidiya (Israël), Psekups, Sarkel (Russie) et d'autres. Toutefois, la majorité de ces indications sont basées sur des petites séries, et les caractéristiques dentaires se chevauchent dans une gamme étendue. Il est bien connu que les formes archaïques d'éléphants, bien différenciées par leurs caractéristiques crâniennes, ont une structure dentaire similaire. Ceci est dû à la convergence, ou homéomorphie du développement des dents (Gabunia & Vekua, 1963). Au Pléistocène inférieur en Europe, vivaient avec les autres éléphants méridionaux *P. mammothoides* et *Elephas (Palaeoloxodon) aousonius* qui présentaient des caractéristiques dentaires similaires (Garutt, 1986). Il est possible que les échantillons de SB contiennent les restes de l'un de ces éléphants.

Mais, même en tenant compte de la présence possible dans la collection de SB de dents aux caractéristiques plus avancées, on observe une différence des NP et LF entre les formes précoces et tardives des éléphants méridionaux d'Europe de l'Est (qui sont séparées par plus d'un million d'années). La différence n'est pas très significative, mais elle est clairement conforme à

la différence des échantillons selon l'âge, et avec la tendance de l'évolution des conditions environnementales en Eurasie. Cette approche rend ce groupe de fossiles plus importants sur le plan stratigraphique.

La comparaison des données avec l'échantillon de dents d'éléphant méridional typique du Valdarno supérieur pourrait n'être pas complètement correcte, en tenant compte du mélange possible des trouvailles de différentes strates dans les vieilles collections. Il est également nécessaire de prêter attention aux différences environnementales entre l'Europe de l'Est et de l'Ouest, montrées par les différences de composition de la faune et de la flore de ces régions. Ces distinctions suggèrent des allures différentes d'évolution, l'adaptation aux conditions environnementales et au type de nourriture.

References

- BELYAEVA, E.I., 1925.** *Elephas trogontherii* Pohl. from the Taman peninsula. *Proceedings of Geological and Mineralogical Museum of the USSR Acad. Sci.*, **5** (1), 1-15 (in Russian)
- DUBROVO, I.A., 1963.** New data on the Taman vertebrate fauna. *Bulletin of Moscow society of nature investigators, Dep. Geol.*, **38** (6), 94-99 (in Russian).
- GABUNIA, A.K., VEKUA, A.K., 1963.** *Fossil elephant from Taribana.* Publishers of Academy of Sciences of Georgian SSR, Tbilisi, 68 p. (in Georgian).
- GARUTT, V.E., 1977.** Tooth system of elephants during the ontogenesis and phylogenesis. *Proceedings of Zoological Institute, Leningrad*, **73**, 3-36. (in Russian).
- GARUTT, V.E., 1986.** The origin of the elephants (Elephantidae) and the lines of their phylogeny. *Proceedings of Zoological Institute, Leningrad*, **149**, C. 15-32. (in Russian).
- GARUTT, V.E., 1992.** The Phanagorian elephant, *Phanagoroloxodon mammothoides* Garutt 1957, and the problem concerning the evolutionary pathways of the subfamily of the Elephantinae. *Proceedings Zoological Institute, Leningrad*, **246**, 29-40 (in Russian).
- GARUTT, W.E., 1998.** Is there a genus *Archidiskodon* Pohlig, 1885, of the family Elephantidae Gray, 1821? *Cranium*, **15** (1), 15-20.
- LISTER, A.M., SHER, A.V., VAN ESSEN, H., & WEI, G., 2005.** The pattern and process of mammoth evolution in Eurasia. *Quaternary International*, **126-128**, 49-64.
- TITOV, V.V., 2001.** Most ancient elephants from the south of Russia. *La Terra degli Elefanti, Proceedings of the First International Congress, Rome*, 152-156.
- VERESTCHAGIN, N.K., 1957.** Mammal remains of the lower Quaternary deposits of the Taman Peninsula. *Proceedings of Zoological Institute, Leningrad*, **22**, 9-49 (in Russian).

¹ Azov museum-reserve, Moskovskaya str., 38/40, Azov, Russia

² Southern Scientific centre RAS, Chekhov str., 41, Rostov-on-Don, Russia, vvtitov@yandex.ru