

# Apports de la phylogénie moléculaire et de la morphométrie à la systématique des éléphants d'Afrique

par Régis Debruyne

Muséum National d'Histoire Naturelle, Département Histoire de la Terre, UMR 5143, CNRS, Paléobiodiversité, 57, rue Cuvier, 75231 Paris Cedex 5. E-mail : [debruyne@mnhn.fr](mailto:debruyne@mnhn.fr)

Reçu le 26 février 2004

## RÉSUMÉ

Les éléphants d'Afrique sont classiquement rangés dans une seule espèce : *Loxodonta africana* (Blumenbach 1797). Toutefois, la découverte en 1900 d'une forme plus petite de l'éléphant d'Afrique, répandue dans toute la frange équatoriale du continent, a suscité un débat quant à l'éventualité d'une deuxième espèce d'éléphant en Afrique. Ce débat n'a pas trouvé de réponse définitive au cours du vingtième siècle. De fait, de récentes analyses moléculaires des populations d'éléphants d'Afrique sont venues jeter le trouble en prônant soit une séparation des éléphants de forêt dans une espèce à part entière, soit leur inclusion en tant que sous-espèce de *L. africana*. Notre travail initié au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris permet d'apporter de nouveaux arguments moléculaires (mitochondriaux) et morphologiques (et morphométriques) afin de produire une hypothèse

phylogénétique cohérente au vu de toutes les données disponibles. Il apparaît qu'il n'existe à ce jour aucun argument satisfaisant pour séparer les éléphants de forêt (forme *cyclotis*) et les éléphants de savane (forme *africana*) dans deux espèces distinctes. En revanche, un niveau élevé d'introgression mitochondriale entre les deux formes, associé à l'existence d'un continuum de forme entre les crânes des deux morphotypes, suggère que ces deux taxons, malgré une divergence ancienne, se croisent librement là où leurs aires de distribution se rencontrent. Nous adoptons donc une position systématique conservatrice de ces deux formes comme des sous-espèces, respectivement : *L. africana africana*, l'éléphant de savane, et *L. africana cyclotis*, l'éléphant de forêt. Nous discutons le point de la conservation des éléphants dans ce cadre systématique.

## SUMMARY Contribution of molecular phylogeny and morphometrics to the systematics of African elephants

African elephants are conventionally classified as a single species: *Loxodonta africana* (Blumenbach 1797). However, the discovery in 1900 of a smaller form of the African elephant, spread throughout the equatorial belt of this land, has given rise to a debate over the relevance of a second species of elephant in Africa. The twentieth century has not provided any definite answer to this question. Actually, recent molecular analyses have sustained this issue by advocating either a division of forest elephants into a valid species, or their inclusion as a subspecies of *L. africana*. Our work initiated at the National Museum of Natural History of Paris provides new molecular (mitochondrial) and morphological (and morphometrical) evidence making it possible to propose a com-

prehensive phylogenetic hypothesis. It appears that there is no conclusive argument to keep forest elephants (*cyclotis* form) and savannah elephants (*africana* form) apart in two distinct species. A high level of mitochondrial introgression between the two forms, as well as a continuum in the morphology of the skulls of the two morphotypes rather suggests that, despite an ancient division, these two taxa freely interbreed wherever their ranges intersect. We thus adopt a conservative systematic position in considering these two forms as two subspecies, respectively : *L. africana africana*, the savannah elephant, and *L. africana cyclotis*, the forest elephant. We finally discuss the conservation topic in the light of this systematic framework.

## INTRODUCTION

Dans l'inconscient collectif, il existe UN archétype d'éléphant, doté des caractéristiques uniques qui le différencient de toute autre forme vivante, à commencer par

sa grande taille, ses défenses et, bien entendu, sa trompe. Cette vision unitaire a conduit à une mésestimation prolongée de la diversité DES éléphants actuels. Ainsi, dans son *Systema Naturae*, Linné a rangé tous les éléphants à l'intérieur d'un seul taxon spécifique : *Elephas maximus*



Linnaeus 1758. C'est Camper le premier qui produira en 1768 des arguments anatomiques pour considérer que les éléphants d'Asie et les éléphants d'Afrique, reconnus dès l'Antiquité pour leurs capacités différentes dans leur emploi à la guerre, constituent deux taxons séparés (Cuvier, 1812). La forme des lames d'émail des molaires constituera le principal caractère retenu par Blumenbach pour classer les éléphants d'Afrique dans une espèce à part, *Elephas africanus* Blumenbach 1797, bientôt rangée dans un genre nouveau en tant que *Loxodonta africana*, le nom valide aujourd'hui. Si la dichotomie systématique entre les éléphants d'Afrique et les éléphants d'Asie s'est rapidement imposée dans la communauté des mammalogistes du monde entier, la prise en compte de la diversité morpho-écologique des éléphants à l'intérieur de chaque continent fut accompagnée d'une certaine fièvre taxinomique qui eut cours entre la fin du dix-neuvième et le début du vingtième siècle : en moins de trente années, on a décrit un vingtaine de formes différentes d'éléphants en Afrique, considérées alternativement comme des sous-espèces ou des espèces, voire sans cadre nomenclatural très rigoureux (Frade, 1933a; Frade, 1933b; Lyddeker, 1907; Lyddeker, 1908; Matschie, 1900).

La deuxième moitié du vingtième siècle fut associée à une épuration de cette classification devenue particulièrement fantasque. Un nouveau consensus s'établit pour reconnaître deux formes d'éléphants en Afrique : la forme bien connue de l'éléphant de savane, et une forme beaucoup plus cryptique, habitant les forêts d'Afrique équatoriale, l'éléphant de forêt (Fig. 1). Néanmoins, le statut systématique de ces deux formes est resté controversé : l'éléphant de forêt, plus petit et aux défenses plus

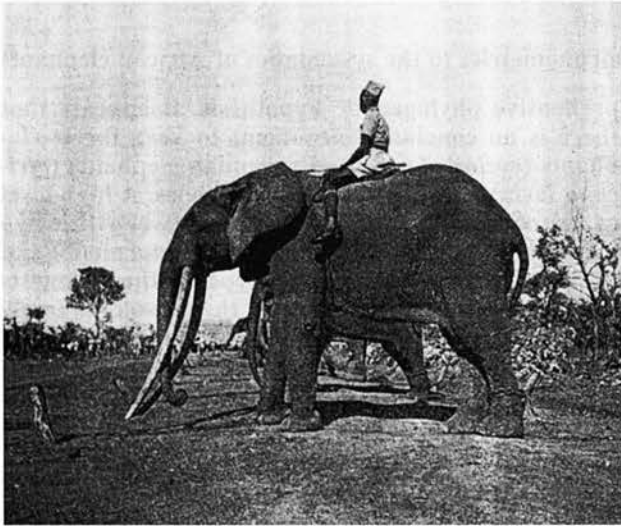


FIG. 1. – Un éléphant de forêt adulte mâle monté, à la station de domestication des éléphants de Gangala-Na-Bodio au nord-est de la République Démocratique du Congo (ex-Congo belge). Au cours de la période coloniale belge, plusieurs tentatives de domestication d'éléphants sauvages eurent lieu et permirent de démontrer que, outre ses particularités morphologiques, l'éléphant de forêt se révèle généralement plus docile que son cousin de savane. Reproduit d'après Sladden (1949).

finies et rectilignes que son homologue de savane, étant considéré soit comme une espèce, *Loxodonta cyclotis* (Matschie, 1900), soit comme une sous-espèce de l'éléphant d'Afrique, *Loxodonta africana cyclotis*. Ce débat fut entretenu par la difficulté d'observer sur le terrain, au cœur de la forêt dense d'Afrique centrale, les relations réciproques des éléphants de savane et de forêt et leurs éventuels croisements. La potentialité d'un mélange des pools génétiques de ces deux formes est donc restée largement spéculative tout comme la reconnaissance d'hybrides morphologiques des deux formes.

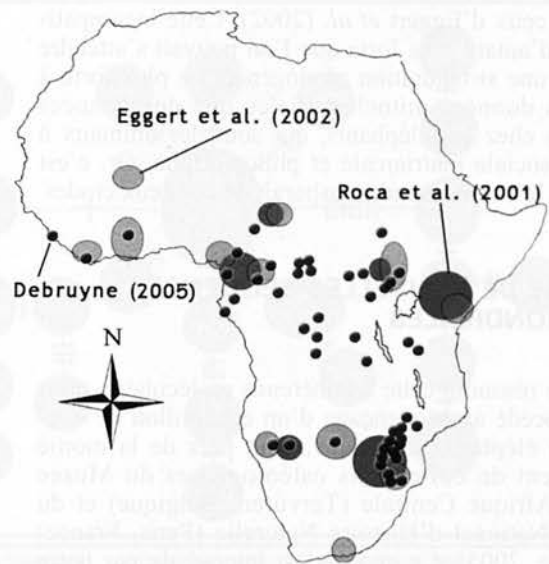
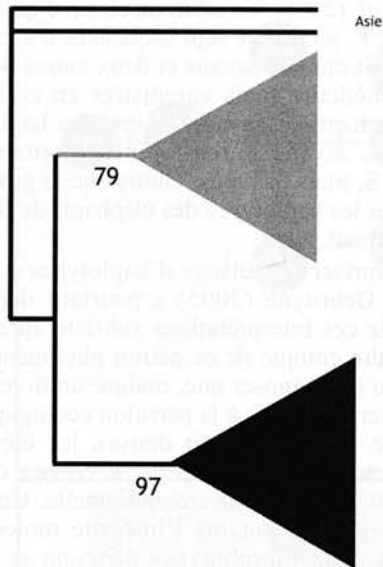
## LA PHYLOGÉNIE MOLÉCULAIRE REPOSE LE PROBLÈME SANS FORCÉMENT LE RÉSOUDRE

Ce débat fut relancé par les premiers travaux relatifs à la phylogénie moléculaire des éléphants d'Afrique incluant une séquence d'éléphant de forêt (Barriel *et al.*, 1999). Les auteurs de cet article concluaient alors à l'extrême divergence de la séquence mitochondriale (gène du cytochrome *b*) de cet éléphant de forêt, en provenance de Sierra-Leone, à l'égard des séquences d'éléphants de savane disponibles, en provenance d'Afrique australe. Dès lors, deux réactions étaient envisageables qui trouvèrent chacune écho dans des travaux ultérieurs.

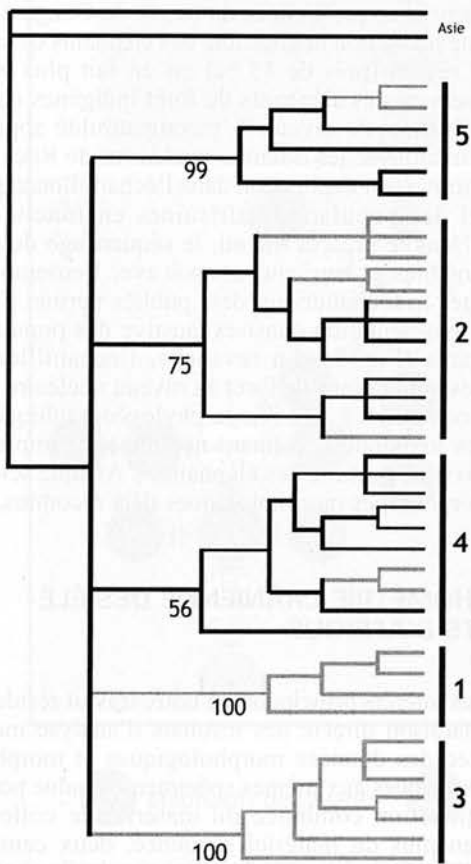
En effet, cette divergence pouvait être interprétée comme le signe d'une partition phylogénétique irréversible (une spéciation) entre les éléphants de forêt et les éléphants de savane ayant mené à une forte divergence moléculaire actuelle. Cette position fut soutenue par Roca *et al.* (2001), sur la base du séquençage d'introns nucléaires (1 700 paires de bases environ) chez plus d'une centaine d'éléphants dont une trentaine de savane. En dépit d'un échantillonnage partiel de l'aire de distribution des éléphants d'Afrique, ces auteurs suggéraient que les éléphants de forêt et de savane forment deux groupes monophylétiques exclusifs et qu'à ce titre, il devrait être considérés comme deux espèces séparées (Fig. 2A).

Réciproquement, un an plus tard, Eggert *et al.* (2002) ont présenté des séquences mitochondriales qui dressent un tableau phylogéographique tout à fait différent. À partir d'un échantillon plus large des populations africaines, ces auteurs montrent qu'il est impossible de séparer les éléphants de forêt des éléphants de savane sur des bases moléculaires ; les deux formes d'éléphants partagent un grand nombre d'haplotypes mitochondriaux et la répartition géographique de ces haplotypes apparaît clinale à travers toute l'aire de répartition des éléphants en Afrique, au mépris d'une quelconque partition écologique forêt/savane (Fig. 2B). Ce résultat, tout comme le précédent d'ailleurs, s'accorde avec celui de Barriel *et al.* (1999) qui suggérait déjà alternativement que l'éloignement géographique ou une séparation ancienne avaient joué un rôle dans la divergence moléculaire des éléphants d'Afrique. Toutefois, une incompatibilité flagrante demeure entre les résultats nucléaires de Roca *et al.*

## A Roca et al. (2001)



## B Eggert et al. (2002)



## C Debruyne (soumis)

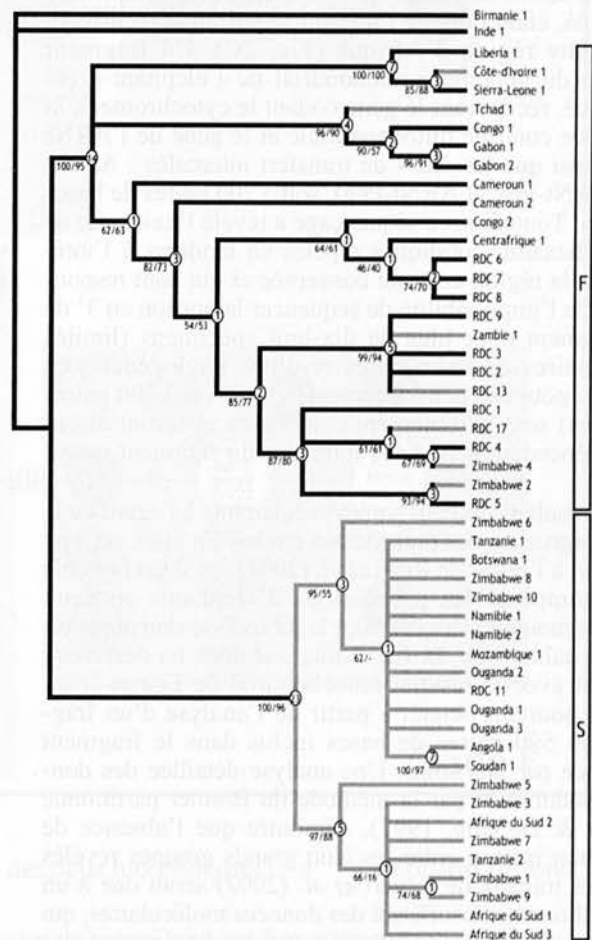


FIG. 2. – Comparaison des résultats phylogénétiques obtenus pour les éléphants d’Afrique, avec, en regard, la distribution géographique des échantillons. A : Données nucléaires de Roca *et al.* (2001); scores de bootstrap indiqués aux noeuds. B : Données de Eggert *et al.* (2002); scores de bootstrap indiqués au noeuds. C : Données de Debruyne (2005); scores de bootstrap (respectivement en parcimonie et maximum de vraisemblance) au-dessous des branches et indices de bremer aux noeuds. Ces différents scores mesurent la robustesse des associations phylogénétiques correspondantes (en pourcentage pour le bootstrap; en valeur absolue pour le bremer).

(2001) et ceux d'Eggert *et al.* (2002). Cette incompatibilité est d'autant plus forte que l'on pouvait s'attendre à obtenir une structuration phylogénétique plus forte à partir des données mitochondriales que des données nucléaires chez les éléphants, qui sont des animaux à structure sociale matriarcale et philopatric. Or, c'est tout à fait le contraire qui transparaît de ces deux études.

## ANALYSE DE NOUVELLES SÉQUENCES MITOCHONDRIALES

Afin de résoudre cette incohérence moléculaire, nous avons procédé au séquençage d'un échantillon de quarante-huit éléphants d'Afrique, dont près de la moitié proviennent de collections ostéologiques du Musée Royal d'Afrique Centrale (Tervuren, Belgique) et du Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France) (Debruyne, 2005). Ce choix s'est imposé de par notre volonté de représenter au mieux les différentes populations d'éléphants, sans négliger, par exemple, les populations du bassin du Congo qui n'avaient pas été séquencées jusque là, étant donnée l'instabilité politique récurrente dans cette région d'Afrique (Fig. 2C). Un fragment continu du génome mitochondrial de l'éléphant a été séquencé, recouvrant le gène codant le cytochrome *b*, la région de contrôle mitochondriale et le gène de l'ARNr 12S (ainsi que les ARN de transfert intercalés : ARNt-Thr, ARNt-Pro, et ARNt-Phe), soit 3 700 paires de bases environ. Toutefois, ce séquençage a révélé l'existence de motifs hexanucléotidiques répétés en tandems à l'intérieur de la région centrale conservée et qui sont responsables de l'impossibilité de séquencer la portion en 3' de ce fragment pour plus de dix-huit spécimens (limités 1 960 paires de bases). Les résultats phylogénétiques obtenus pour ces deux fragments (1 960 ou 3 700 paires de bases) sont parfaitement congruents et seront discutés indépendamment de la longueur du fragment considéré.

Les résultats obtenus sont très éclairants à l'égard de la non-congruence des précédentes études. En effet, on a pu montrer, à l'instar de Roca *et al.* (2001), qu'il est possible de décomposer les populations d'éléphants en deux groupes monophylétiques dont la robustesse statistique est incontestable (Fig. 2). Ce résultat est donc en désaccord complet avec le résultat mitochondrial de Eggert *et al.* (2002) pourtant obtenu à partir de l'analyse d'un fragment de 590 paires de bases inclus dans le fragment séquencé par nos soins. Une analyse détaillée des données, notamment par la méthode du Bremer partitionné (Baker & DeSalle, 1997), démontre que l'absence de résolution interne entre les cinq grands groupes révélés dans les travaux de Eggert *et al.* (2002) serait due à un échantillonnage insuffisant des données moléculaires, qui ne permettent pas de vérifier que les haplotypes des groupes 1, 2, 4 et 5 appartiennent en fait à notre groupe monophylétique F (Debruyne, 2005).

Pour autant, notre résultat ne démontre nullement que les éléphants de forêt et les éléphants de savane forment

deux groupes monophylétiques et peuvent être considérés comme deux espèces – contrairement à l'interprétation de Roca *et al.* (2001). En effet, on observe qu'au sein de notre groupe F, on trouve sept séquences d'éléphants de savane (en fait cinq de savane et deux autres de morphologie intermédiaire mais enregistrés en collection comme des éléphants de savane). Ainsi, les haplotypes des éléphants de savane se retrouvent majoritairement dans le groupe S, mais pas tous, tandis que le groupe F, qui contient tous les haplotypes des éléphants de forêt ne leur est pas exclusif.

On peut interpréter ce mélange d'haplotypes de différentes façons. Debruyne (2005) a pourtant démontré qu'une seule de ces interprétations subsiste après analyse : pour rendre compte de ce patron phylogénétique, il est nécessaire de supposer que, malgré un divergence sans doute ancienne (et liée à la partition écologique des éléphants entre savane et forêt dense), les éléphants d'Afrique sont toujours capables de se croiser dans la nature et le font de façon non exceptionnelle. Ces croisements ont largement entamé l'intégrité moléculaire réciproque des deux morphotypes *africana* et *cyclotis* (Fig. 3) : en Afrique occidentale par exemple, tous les éléphants montrent des haplotypes de type F, quel que soit leur morphologie ; en Afrique centrale, l'apport de nos séquences en provenance du bassin du Congo a montré qu'une partie non négligeable des éléphants de savane de cette région (près de 15 %) est en fait plus proche génétiquement des éléphants de forêt indigènes que des autres éléphants de savane. L'incompatibilité apparente de ce résultat avec les données nucléaires de Roca *et al.* (2001) trouve son explication dans l'échantillonnage différentiel des populations africaines en fonction des études. Dans le présent travail, le séquençage de populations inédites, et leur comparaison avec l'ensemble des haplotypes mitochondriaux déjà publiés permet d'obtenir une représentation quasi-exhaustive des populations d'éléphants (Fig. 3). En revanche, l'échantillonnage limité des populations de forêt au niveau nucléaire aurait mené Roca *et al.* à une image phylogéographique partielle des loxodontes, donnant notamment l'impression d'une division parfaite des éléphants d'Afrique selon les deux morphotypes morphologiques déjà reconnus.

## MORPHOMÉTRIE CRÂNIENNE DES ÉLÉPHANTS D'AFRIQUE

Un des intérêts principaux de notre travail réside dans la comparaison directe des résultats d'analyse moléculaire avec des données morphologiques et morphométriques associées aux mêmes spécimens, rendue possible par l'utilisation combinée du matériel de collection. Ainsi, en plus du matériel séquencé, deux cent onze crânes d'éléphants (et plus de trente squelettes complets) ont été analysés, dont plus de la moitié supposés de la forme *cyclotis* de forêt : une analyse qualitative (traits morphologiques codés dans une matrice de caractères) a été associée à une analyse quantitative (une centaine de

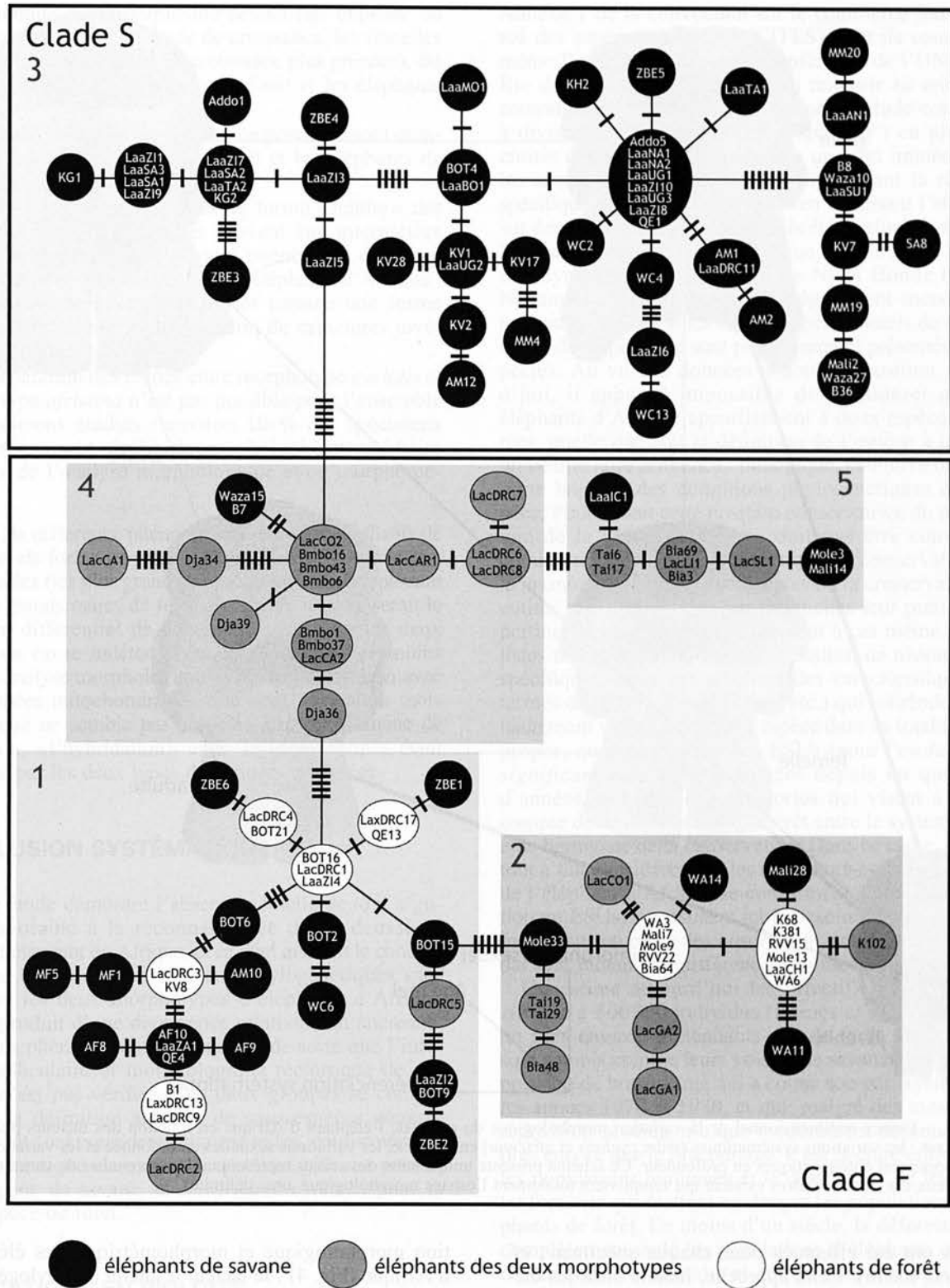


FIG. 3. – Réseau de distribution minimale de tous les haplotypes mitochondriaux d'éléphants disponibles en banques (Eggert *et al.*, 2002; Nyakaana *et al.*, 2002) ou séquencés au cours de cette étude. La portion commune de tous ces haplotypes vaut 388 paires de bases. Quarante-huit haplotypes différents sont obtenus. Les cadres présentent les principaux regroupements régionaux, des haplotypes dont la couleur (blanc, gris ou noir) indique parallèlement l'appartenance. Les éléphants du clade S (groupe 3) proviennent d'Afrique australe et d'Afrique de l'est. Les éléphants du groupe 1 proviennent tous d'Afrique centrale (bassin du Congo), de même que ceux du groupe 4 (centré sur le Cameroun). Les groupes 2 et 5 comportent des éléphants en provenance d'Afrique central-occidentale et occidentale respectivement.

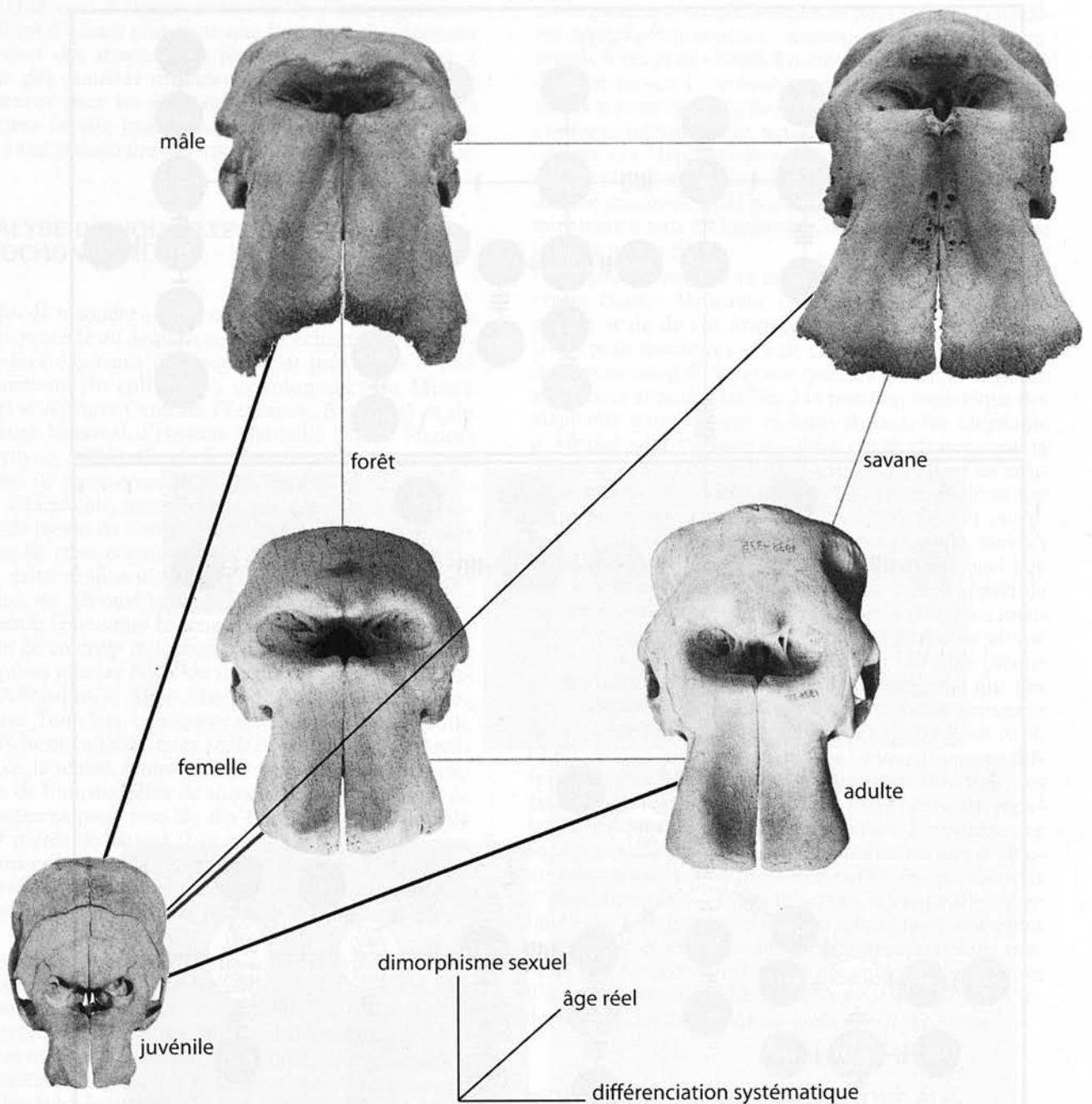


FIG. 4. – Espace tridimensionnel de la variation morphologique du crâne de l'éléphant d'Afrique en fonction des facteurs principaux l'influençant : les variations systématiques (entre *cyclotis* et *africana*) en abscisse, les variations sexuelles en ordonnée et les variations liées au développement ontogénétiques en profondeur. Ce schéma présente uniquement des crânes représentant les *extremums* de variation, mais de nombreux cas intermédiaires existent qui remplissent totalement l'espace morphologique ainsi délimité.

mesures ont été effectués pour chaque spécimen; cf. Debruyne, inédit). Cette approche, inédite chez les éléphants, a permis de développer nos connaissances relatives à la morphologie des éléphants de forêt, connaissances jusque là très limitées et souvent liées à des études peu fiables (et/ou statistiquement non représentatives).

Les résultats obtenus ont été analysés en fonction de trois principaux facteurs susceptibles d'influencer la varia-

tion morphologique et morphométrique des éléphants d'Afrique (Fig. 4) : le facteur d'intérêt (la phylogénie, en abscisse) devant être séparé des effets des facteurs du dimorphisme sexuel (en ordonnée) et du développement ontogénétique (en profondeur). Cette séparation des facteurs influençant la croissance a permis de révéler un certain nombre de points communs aux deux morphotypes considérés :

– l'étendue du dimorphisme sexuel (ici exprimé en terme de différentiel de durée de croissance, les femelles montrant une interruption de croissance plus précoce), est comparable chez les éléphants de forêt et les éléphants de savane ;

– la durée et le taux de croissance postnatal sont comparables chez les éléphants de forêt et les éléphants de savane ;

– les différences de taille et de forme « adulte » des crânes des deux morphotypes peuvent être interprétées comme la conséquence d'un seul phénomène d'hétérochronie du développement chez les éléphants d'Afrique : les éléphants de forêt apparaissant comme une forme pædomorphe (montrant la rétention de caractères juvéniles à l'état adulte) ;

– la séparation des crânes entre morphotype *cyclotis* et morphotype *africana* n'est pas possible pour l'ensemble des spécimens étudiés : environ 10 % des spécimens considérés se sont révélés de morphologie intermédiaire au cours de l'analyse morphologique et/ou morphométrique.

Ainsi, la différence phénotypique entre les éléphants de savane et de forêt, qui peut atteindre des proportions non négligeables (les plus grands mâles de savane outrepassant les plus grands mâles de forêt d'environ 50 cm), serait le fait d'un différentiel de développement entre les deux formes de cause indéterminée. Il transparait néanmoins de cette analyse morphologique et de la comparaison avec nos données mitochondriales, que cette séparation morphologique ne semble pas associée à un phénomène de spéciation, « l'hybridation » entre les deux formes étant soutenue par les deux types de données analysées.

## CONCLUSION SYSTÉMATIQUE

Cette étude démontre l'absence actuelle de tout argument favorable à la reconnaissance d'une deuxième espèce d'éléphant en Afrique, et ce quel que soit le concept d'espèce défendu : nos résultats phylogénétiques suggèrent que les deux morphotypes d'éléphants d'Afrique sont le produit d'une divergence relativement ancienne, mais sans phénomène de spéciation, de sorte que l'intégrité moléculaire et morphologique réciproque de ces taxons n'est pas vérifiée. Ces deux groupes se conforment à la définition actuelle de sous-espèces géographiques, et sont considérés comme telles, conformément à la systématique classique : *L. africana africana* pour la sous-espèce de savane, et *L. africana cyclotis*, pour la sous-espèce de forêt.

## IMPLICATIONS EN BIOLOGIE DE LA CONSERVATION

La question de la systématique des éléphants en Afrique a des implications directes dans les mesures de protection de ces animaux déjà majoritairement listés en

Annexe I de la convention sur le commerce international des espèces menacées (CITES) dont ils constituent même l'emblème. Depuis la conférence de l'UNCED à Rio de Janeiro en 1992, on a vu refluer au sein de la communauté des systématiciens, une attitude consistant à diviser les taxons existants ("splitting") en plusieurs entités distinctes. Cette attitude a un effet immédiat sur les inventaires faunistiques en augmentant la richesse spécifique des pays considérés et en focalisant l'attention sur des taxons qui avaient parfois été négligés jusque là, faute de reconnaissance spécifique – on lira à ce propos une synthèse très pertinente de Niels Bonde (2001). Néanmoins, cette attitude peut également mener à de profondes dérives si les critères opérationnels de délimitation des espèces ne sont pas clairement présentés et respectés. Au vu des données à notre disposition aujourd'hui, il apparaît impossible de considérer que les éléphants d'Afrique appartiennent à deux espèces séparées, quelle que soit la définition de l'espèce à laquelle on veuille faire référence : biologique, évolutive ou n'importe laquelle des définitions phylogénétiques de l'espèce. Pour autant cette position conservatrice du point de vue de la systématique, ne doit pas être considérée comme telle en termes de politique de conservation : si la taxinomie dicte aux spécialistes de la conservation les entités spécifiques à propos desquelles leur pratique est pertinente, elle n'interdit nullement à ces mêmes spécialistes de produire leurs propres entités, de niveau infra-spécifiques, mais qui affichent des caractéristiques (en termes de rareté, d'endémisme, etc.) qui les rendent plus hautement vulnérables que l'espèce dans sa totalité. A ce propos, on peut évoquer les ESUs (pour "evolutionary significant unit"), promulguées depuis un quinzaine d'années, qui sont des catégories qui visent à rendre compte de ce différentiel d'intérêt entre le systématicien et le biologiste de la conservation. Dans ce cadre, on peut tout à fait considérer que les deux sous-espèces actuelles de l'éléphant d'Afrique se conforment à une catégorisation en ESUs, formalisant ici le besoin de traiter séparément, dans un cadre de conservation, ces entités marquées par une indéniable différenciation morpho-éthologique.

On estime aujourd'hui les effectifs d'éléphants en Afrique à 500 000 individus (Barnes *et al.*, 1999), dont un tiers environ d'éléphants dits de forêt. Ces derniers sont soumis comme leurs voisins de savane à une intense pression de braconnage qui a connu son paroxysme entre les années 1970 et 1980, et qui, malgré des mesures de répression sévères, n'a que modérément diminué. Mais plus encore que le braconnage, c'est la compétition avec les populations humaines et la destruction de leur habitat forestier qui mettent en danger les populations d'éléphants de forêt. En moins d'un siècle, la déforestation a complètement isolé les populations d'éléphants de forêt d'Afrique occidentale et réduit leurs effectifs, les condamnant à une disparition à plus ou moins court terme. En Afrique centrale, sans être aussi catastrophique, la situation s'est accélérée, de sorte que l'éléphant de forêt apparaît aujourd'hui en danger immédiat de disparition dans toute son aire de répartition. C'est dire l'urgence de toutes les entreprises systématiques

(moléculaires, morpho-anatomiques, mais aussi éco-éthologiques) entreprises aujourd'hui au Muséum National d'Histoire Naturelle, afin, notamment, que la question du nombre d'éléphants en Afrique garde toute son actualité dans les décennies à venir, et n'achoppe pas sur le constat navrant qu'il est trop tard pour se poser encore la question.

**Remerciements.** – Je remercie chaleureusement le programme européen ABC d'accès aux collections muséologiques de Belgique pour le financement octroyé en 2003. Je salue les Pr. LENGLET, GERMONPRÉ et VAN NEER pour leur accueil dans les collections de Belgique.

Tous mes remerciements à la Société Française de Biologie pour l'organisation de cette session dévolue à la systématique, et au Pr. Hervé LE GUYADER pour m'avoir invité à y participer.

## BIBLIOGRAPHIE

- Baker R. H. & DeSalle R., Multiple sources of character information and the phylogeny of Hawaiian drosophilids. *Systematic Biology*, 1997, 46, 654-670.
- Barnes R. F. W., Craig G. C., Dublin H. T., Overton G., Simons W. & Thouless C. R., African elephant database 1998, 1999, Gland, Suisse.
- Barriel V., Thuet E. & Tassy P., Molecular phylogeny of elephantidae extreme divergence of the extant forest african elephant. *CRAS Paris, Série III, Life sciences*, 1999, 322, 447-454.
- Bonde N., L'espèce et la dimension du temps. *Biosystema*, 2001, 19, 29-62.
- Cuvier G., Première partie : ossements fossiles de quadrupèdes pachydermes et d'éléphants. in *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes*. Tome II. Déterville, Paris, 1812, pp. 1-364.
- Debruyne R., A case study of apparent controversy between molecular phylogenies: the interrelationships of African elephants. *Cladistics*, 2005, 21, 31-50.
- Debruyne R., Différenciation morphologique et moléculaire des Elephantinae (Mammalia, Proboscidea) : statut systématique de l'éléphant d'Afrique de forêt, *Loxodonta africana cyclotis* (Matschie, 1900). Thèse du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 2003, inédit.
- Eggert L. S., Rasner C. A. & Woodruff D. S., The evolution and phylogeography of the African elephant inferred from mitochondrial DNA sequence and nuclear microsatellite markers. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 2002, 269, 1993-2006.
- Frade F., Eléphants d'Angola. *Bull. Soc. Portugaise Sci. Nat.*, 1933a, 11, 319-333.
- Frade F., Eléphants du Mozambique. *Bull. Soc. Portugaise Sci. Nat.*, 1933b, 11, 307-318.
- Lyddeker R., The ears as a race character in the African elephant. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1907, 1, 380-403
- Lyddeker R., Notes on two African mammals. *Proc. Zool. Soc. Lond.*, 1908, 2, 792.
- Matschie P., Über geographische Abarten des afrikanischen Elefantens. *Sitzber. Ges. Naturforsch. Fr. Berlin*, 1900, 8, 189-197.
- Nyakaana S., Arctander P. & Siegismund H. R., Population structure of the African savannah elephant inferred from mitochondrial control region sequences and nuclear microsatellite loci. *Heredity*, 2002, 89, 90-98.
- Roca A. L., Georgiadis N., Pecon-Slattery J. & O'Brien S. J., Genetic evidence for two species of elephant in Africa. *Science*, 2001, 293, 1473-1477.
- Sladden G. E., Le 50<sup>ème</sup> anniversaire des expériences de domestication des éléphants. *Bull. Services Eaux et Forêts, Chasse et Pêche*, 1949, 2, 7-10.