

CHEZ LES PÉRISSODACTYLES

par

VÉRA EISENMANN * & CLAUDE GUÉRIN **

RÉSUMÉ

A partir des Périssodactyles actuels, nous avons recherché des corrélations entre facteurs de l'environnement et traits anatomiques. Les proportions des segments de membres et les types locomoteurs définis par Gregory et Osborn ont fait l'objet d'un développement particulier : représentation graphique par des logarithmes des types graviportal, médiportal et coureur, position de divers Rhinocerotidés, de *Tapirus* et d'*Equus* par rapport à ces trois types.

Les *Equus* sont de bons indicateurs de milieux : deux sous-espèces de *E. stenorhinus* permettent de distinguer les paléoenvironnements de Saint-Vallier (plutôt forestier, humide, à sol assez meuble) et de la Puebla de Valverde (ouvert, sec et à sol dur).

Parmi les Cératomorphes les formes aquaphiles (Tapirs, Acérathères, *Dicerorhinus schleiermacheri*) présentent des particularités anatomiques communes et concordantes. D'autres Rhinocéros posent des problèmes intéressants en associant des caractères anatomiques marqueurs d'environnements différents, comme la brachyodontie et la constitution coureuse des *Dicerorhinus etruscus* et *D. mercki*, ou l'hypsodontie et la constitution graviportale des *Ceratotherium simum* et *Coelodonta antiquitatis*. Ces derniers présentent une remarquable convergence adaptative.

ABSTRACT

Tentative correlation between environmental factors and anatomical features in recent Perissodactyla. Limb bones proportions (as studied by Gregory and Osborn) are specially stressed : graviportal, mediportal and cursorial types are graphically represented using decimal logarithms of lengths ; Rhinoceroses, Tapirs and *Equus* are compared to these three main types.

Horses are valuable environmental markers : two subspecies of *Equus stenorhinus* point to different environments at Saint-Vallier (not too open, humid, with a soft ground) and la Puebla de Valverde (open, dry, with a hard ground).

Among the Ceratomorphs, aquaphile forms (Tapirs, Aceratheres, and *Dicerorhinus schleiermacheri*) share concordant anatomical features. Other Rhinoceroses exhibit paradoxal associations : cursorial type and brachyodonty in *Dicerorhinus etruscus* and *mercki* ; graviportal type and hypsodonty in *Ceratotherium simum* and *Coelodonta antiquitatis*. The latter two show a remarkable adaptative parallelism.

MOTS-CLÉS : PÉRISSODACTYLES ACTUELS ET FOSSILES, SQUELETTE, MORPHOLOGIE FONCTIONNELLE, ÉCOLOGIE.

KEY-WORDS : RECENT AND FOSSIL PERISSODACTYLA, LIMB BONES, FUNCTIONAL MORPHOLOGY, ENVIRONMENT.

* « Institut de Paléoanatomie et de Paléobiogéographie » du Muséum national d'Histoire naturelle, associé au CNRS (LA 12). 8, rue de Buffon, 75005 Paris, France.

** « Centre de Paléontologie stratigraphique et Paléoécologie » de l'Université Claude-Bernard-Lyon I, associé au CNRS (LA 11). 27-43, bd du 11 novembre 1918, 69622 Villeurbanne Cedex, France.

INTRODUCTION

Cet article se propose d'examiner brièvement dans quelle mesure les restes fossiles de Périssodactyles peuvent être utilisés comme indicateurs de paléomieux. Notre démarche est essentiellement analogique : si certains caractères squelettiques ou odontologiques paraissent liés à certaines conditions de vie, nous supposons que les mêmes caractères témoignent d'un environnement semblable dans le passé. Nos suppositions seront confrontées aux indications, également analogiques, qu'apportent les faunes et les flores associées aux fossiles étudiés. Pour pallier les inconvénients d'une approche purement anatomique,

nous tenterons de donner une interprétation fonctionnelle aux caractères anatomiques observés.

Différents caractères ont été pris en considération mais certains font l'objet d'un développement plus important ; ainsi l'étude des longueurs relatives des segments de membres occupe une grande place parce que nous avons ressenti le besoin d'en préciser quelques aspects même si nous ne lui attachons pas un intérêt exclusif. En outre le fait d'aborder cette question dès le début de ce travail nous permet de présenter facilement un échantillon de Périssodactyles en montrant sa diversité.

PROPORTIONS DES SEGMENTS DE MEMBRES

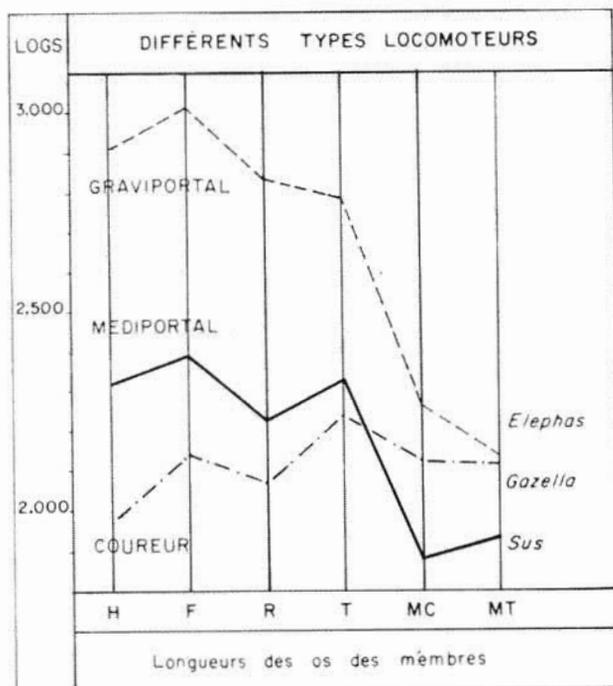


Fig. 1 — Longueurs relatives des os des membres dans les types graviportal (Éléphant), médiportal (Sanglier) et coureur (Gazelle). H = humérus, F = Fémur, R = Radius, T = tibia, MC = troisième métacarpien, MT = troisième métatarsien. Les longueurs sont exprimées en logarithmes décimaux.

Relative lengths of limb bones in the graviportal (elephant), mediportal (wild boar) and cursorial (gazelle) types. H = humerus, F = femur, R = radius, T = tibia, MC = third metacarpal, MT = third metatarsal. Lengths are converted in decimal logarithms.

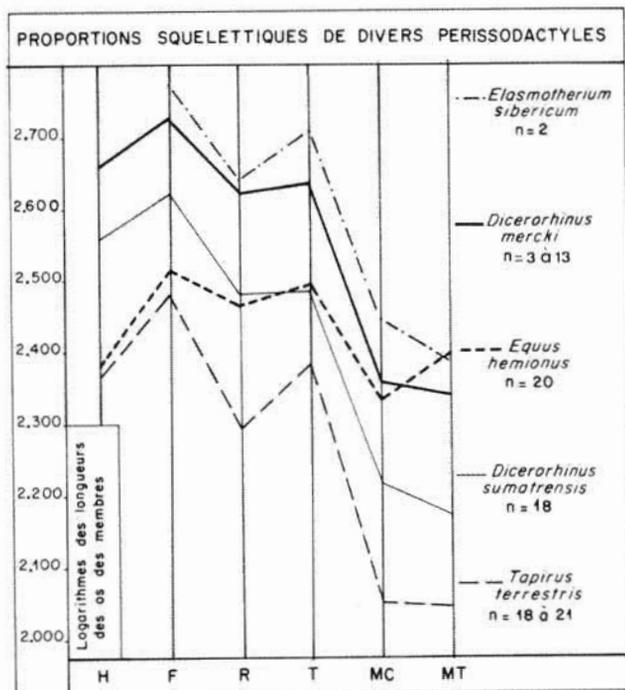


Fig. 2 — Longueurs relatives des os des membres de divers Périssodactyles. Mêmes abréviations que dans la fig. 1 et n = nombre de spécimens.

Relative lengths of limb bones for several Perissodactyla. Same abbreviations as in fig. 1 and n = number of specimens.

En se fondant sur les rapports des longueurs à l'intérieur du membre antérieur et du membre postérieur, W.K. Gregory et H.F. Osborn (1912, 1929) ont défini deux types locomoteurs opposés : graviportal et coureur. Le modèle médiportal est un des intermédiaires possibles. Tous les types dérivent d'une structure primitive marcheuse. En reprenant les données publiées (H.F. Osborn, 1929, chapitre IX) et en y ajoutant les nôtres nous avons ordonné en séries décroissantes les longueurs de tous ces os longs et nous les avons portées sur des graphiques après les avoir converties en logarithmes décimaux. Cette élaboration n'apporte aucun élément nouveau mais offre une représentation plus lisible des faits. On s'aperçoit ainsi que chez tous les Mammifères graviportaux, les longueurs diminuent dans l'ordre suivant : Fémur (F), Humérus (H), Radius (R) ou Tibia (T), 3ème Métacarpien (MC), 3ème Métatarsien (MT). Dans le type médiportal, les segments distaux, surtout postérieurs, sont plus longs : T rattrape et dépasse H en se rapprochant de F ; MC est l'os le plus court ; R tend à se rapprocher de H. Dans le type coureur T est l'os le plus long, H le plus court ; grâce à un allongement

marqué des métapodes, tous les segments ont une longueur voisine (fig. 1).

Comment se placent les divers Périssodactyles par rapport à ces types locomoteurs principaux ? La figure 2 montre que *Dicerorhinus* et *Elasmotherium* sont des graviportaux : MT courts, T et R plus courts que H (incertain chez *Elasmotherium*) ; *Tapirus* est intermédiaire entre les types gravi- et médiportal : T plus long que H mais MT plus court que MC ; *Equus* est intermédiaire entre le type médiportal et le type coureur : MT long mais T inférieur à F et MC inférieur à H. Derrière ces catégories apparaissent bien sûr des différences génériques ou spécifiques ; ce sont elles que nous tenterons d'interpréter en termes écologiques en posant comme hypothèse qu'elles ont une signification fonctionnelle. Par exemple on conçoit intuitivement que le type coureur est « à son avantage » dans un milieu bien ouvert où ni le relief ni la végétation ne font obstacle à des déplacements rapides. Nous avons donc cherché quelles différences accompagnent chez les Périssodactyles actuels les modes de vie différents et tenté d'appliquer ces observations aux fossiles.

EQUIDÉS

Parmi les espèces actuelles, *Equus hemionus* est l'une de celles dont l'habitat est le plus ouvert : déserts et steppes arides de l'Asie et du Proche Orient. Au contraire, *E. burchelli* habite des régions relativement boisées : savanes arbustives et forêts claires d'Afrique. Chez *E. burchelli*, les proportions des membres diffèrent de celles d'*E. hemionus*, notamment par un allongement relatif des segments proximaux (V. Eisenmann, 1984, fig. 1). En outre les métapodes d'*E. burchelli* sont plus robustes ce qui dénote probablement des conditions climatiques plus humides ; et les troisièmes phalanges sont un peu plus larges, reflétant un sol un peu plus meuble (pour une discussion plus détaillée de ces observations, voir V. Eisenmann, 1984).

Dans le Villafranchien européen, l'espèce *Equus stenorhis* est particulièrement bien représentée dans deux gisements : Saint-Vallier en France (J. Viret, 1954) et la Puebla de Valverde en Espagne (E. Heintz, 1978). Les métapodes des deux formes se ressemblent (et ressemblent à ceux d'*E. burchelli*) mais ceux de la Puebla de Valverde sont plus graciles (V. Eisenmann, 1979, fig. 11-12). Les proportions des segments de membres d'*E. stenorhis* de Saint-Vallier sont peu

différentes de celles d'*E. burchelli*, très différentes de celle d'*E. hemionus* qui sert de référence dans le graphique (fig. 3) : segments proximaux relativement longs, métapodes relativement courts, troisièmes phalanges très larges. La même figure montre que l'*Equus* de la Puebla de Valverde diffère de celui de Saint-Vallier par des premières phalanges et des segments proximaux plus courts et des métapodes plus longs ; les troisièmes phalanges sont aussi plus étroites. D'après ce qu'on sait des *Equus* actuels, la forme de Saint-Vallier devait habiter un paysage boisé (métapodes courts), humide (os robustes), à terrain meuble (sabots larges). L'environnement de l'*Equus* de la Puebla de Valverde était probablement plus ouvert (segments proximaux plus courts, métapodes plus longs), plus sec (os plus graciles) avec un sol plus dur (sabots plus étroits). Dans quelles mesures ces suppositions, exclusivement fondées sur la morphologie squelettique des *Equus*, s'accordent-elles avec ce qu'on sait par ailleurs des deux gisements ?

D'après B. Kurtén (1968, p. 10), la faune de Saint-Vallier indiquerait des paysages variés (bois, prairies, cours d'eau) et la flore, un climat tempéré. Un travail récent d'A. Leroi-Gourhan (1973) met en évidence

une flore forestière diversifiée avec notamment des cèdres et quelques éléments méditerranéens (mais pas de pollens de plantes aquatiques). En ce qui concerne la Puebla de Valverde, « la majeure partie des espèces... s'accrochent fort bien d'un milieu ouvert à climat sec, voire aride » ; une confirmation de ces conditions est apportée par l'absence totale de « restes végétaux tels que bois, feuilles, tiges et oogones de Charophytes » (F. Gautier & E. Heintz, 1974, p. 127-128). L'ensemble de ces interprétations concernant Saint-Vallier et la Puebla s'accordent donc avec les nôtres.

L'utilisation du genre *Equus* en Paléocologie a été abordée plus en détail ailleurs (V. Eisenmann, sous presse et 1984) ; à la suite de ces travaux, il semble que les os des membres de ce genre apportent des arguments fiables pour estimer les conditions où vivaient les espèces fossiles.

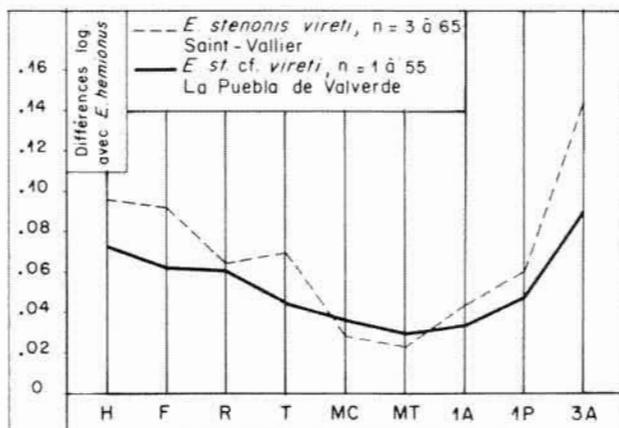


Fig. 3 — Diagrammes des rapports (diagrammes de Simpson) des longueurs des os des membres et de la largeur de la troisième phalange antérieure de deux *Equus stenonis*. Mêmes abréviations que précédemment. En outre 1A et 1P = longueurs de la première phalange antérieure et postérieure ; 3A = largeur de la troisième phalange antérieure.

Ratio-diagrams of limb bone lengths and fore third phalanges widths for two *Equus stenonis*. Same abbreviations as in fig. 1 and : 1A, 1P = lengths of the fore and hind first phalanges ; 3A = width of the fore third phalanx.

CÉRATOMORPHES

Ceratotherium simum, le rhinocéros « blanc » d'Afrique, est d'après tous les témoignages un tondeur de graminées (observations et espèces végétales citées in Kingdon, 1979, et Guérin, 1980). Anatomiquement, son museau large, son port de tête bas et son hypsodontie reflètent bien cette spécialisation. Dans la mesure où les principaux peuplements à graminées appartiennent à des systèmes ouverts on pourrait s'attendre d'une part à ne rencontrer *C. simum* que dans ce type d'environnement, d'autre part à ce qu'il ait des membres de type coureur. Or il n'en est rien : sa constitution est typiquement graviportale (F très long, T presque égal à R, métapodes courts) et il peut être observé dans des secteurs relativement boisés (bushveld). Comment interpréter ces observations ? La présence de *C. simum* en milieu forestier n'est-elle qu'occasionnelle, et alors pourquoi ne présente-t-il pas une adaptation à la course ? S'il vit effectivement dans un tel milieu, y trouve-t-il des graminées en quantité suffisante ou doit-il compléter son régime avec d'autres végétaux ? Ces questions sont d'autant plus intéressantes que *C. simum* ne constitue pas un

cas isolé. Par une convergence étonnante une espèce du Pléistocène eurasiatique appartenant à une sous-famille différente est elle aussi hypsodonte, avec port de tête bas et membres graviportaux : il s'agit du rhinocéros « laineux », *Coelodonta antiquitatis*. La figure 4 présente les proportions de segments de membres de ces deux espèces par rapport à *Diceros bicornis* pris comme référence. Celui-ci, brachyodonte et à port de tête haut, se nourrit de feuilles, de rameaux et d'épines, et habite la brousse. On remarque la grande ressemblance entre *Ceratotherium* et *Coelodonta*. En outre les proportions des trois rhinocéros sont graviportales et ne diffèrent que par la plus grande brièveté du membre postérieur de *Diceros bicornis*. Or ce dernier n'a rien de commun avec les deux autres sinon sa masse élevée. Peut-on dès lors estimer que c'est la masse qui conditionne la structure graviportale ? Cette masse les mettant à l'abri des prédateurs, les grands rhinocéros n'auraient pas d'avantage particulier à être adaptés à la course. L'association entre type coureur et espace ouvert vaudrait seulement pour des animaux plus petits.

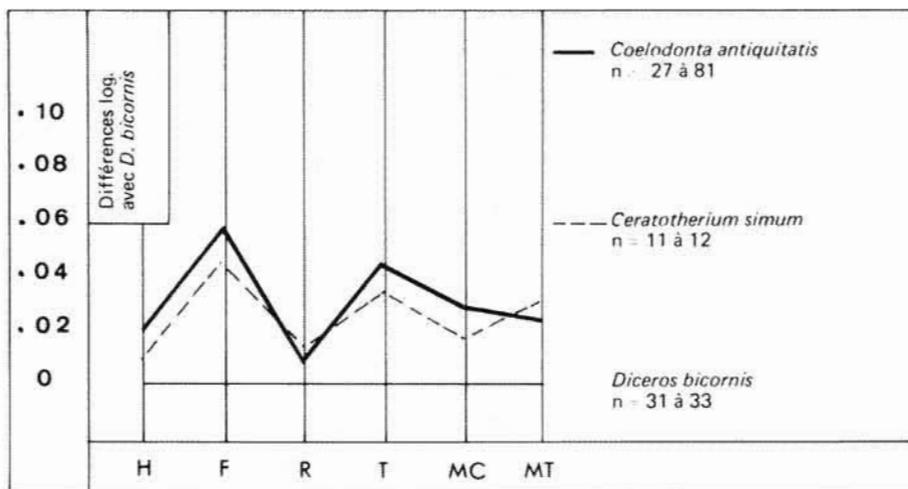
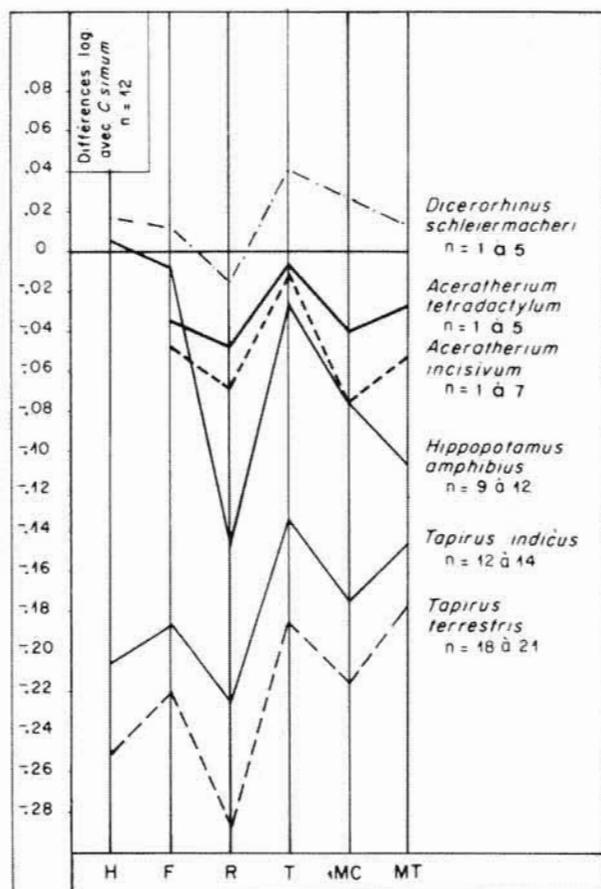


Fig. 4 — Diagramme des rapports des longueurs d'os des membres de divers Rhinocéros. Mêmes abréviations que pour les figures 1 et 2. Ratio-diagrams of Rhinoceroses limb bones lengths. Same abbreviations as in fig. 1 and 2.

Quelques espèces fossiles toutefois ne confirment pas cette interprétation : le très grand *Dicerorhinus mercki* du Pléistocène européen présente des proportions plus « coureuses » que le petit *Dicerorhinus sumatrensis* actuel (fig. 2). Si, comme nous le pensons, la masse intervient dans le type de constitution, elle n'est donc pas le seul facteur déterminant. Nous n'avons pas de réponse pour l'instant aux problèmes soulevés par l'existence d'espèces hypsodontes non coureuses (*Ceratotherium*, *Coelodonta*) et d'espèces brachyodontes plus coureuses (*Dicerorhinus etruscus*, *D. mercki*). Il est probable qu'une connaissance plus précise de l'écologie des espèces actuelles permettra de répondre au moins en partie à ces questions.

Il existe parmi les Cératomorphes un type morphologique particulier caractérisé par une courte trompe, des jugales très brachyodontes et une main tétradactyle. Ce type est représenté à l'heure actuelle par les tapiridés qui vivent en forêt dense à proximité de l'eau. Par leurs segments de membres les tapirs se rapprochent du type médiportal (fig. 2). La comparaison avec *Ceratotherium simum* montre en outre une brièveté relative des membres antérieurs (fig. 5). Deux acérathères du Miocène supérieur d'Europe présentent les mêmes caractères anatomiques en même temps qu'une taille plus grande et une constitution graviportale (fig. 5). Les faunes et les flores qui leur sont associées témoignent d'un environnement semblable à celui des tapirs. Peut-on en conclure qu'un membre antérieur relativement court constitue un avantage pour un mammifère aquaphile ?

Fig. 5 — Diagrammes des rapports des longueurs d'os des membres de quelques mammifères aquaphiles. Mêmes abréviations que pour les figures 1 et 2.



Ratio-diagrams of limb bones lengths in some aquaphile mammals. Same abbreviations as in fig. 1 and 2.

Un autre rhinocéros du Miocène supérieur d'Europe, *Dicerorhinus schleiermacheri*, se rencontre fréquemment dans un milieu de forêt humide ; il est brachyodonte et sa tête est portée haut. Ses segments de membres comparés à ceux de *Ceratherium simum* (fig. 5) montrent un tibia long et un radius

court ; l'ensemble des proportions rappelle l'hippopotame (fig. 5) dont le radius et les métapodes sont toutefois beaucoup plus courts. Peut-on supposer que l'élévation du rapport T/R fait partie de la réduction du membre antérieur signalée précédemment chez d'autres animaux aquaphiles ?

CONCLUSION

Les Périssodactyles peuvent souvent être utilisés comme marqueurs de leur environnement :

- soit par un raisonnement purement analogique, comme celui qui s'appuie sur la ressemblance entre *Coelodonta antiquitatis* et *Ceratherium simum* ;

- soit en faisant intervenir des structures anatomiques précises mais dont la signification fonctionnelle n'est pas claire. C'est le cas des *Aceratherium* dont les segments de membres ressemblent à ceux qu'auraient de gros tapirs ;

- soit enfin par un raisonnement causal lorsque le trait anatomique reflète de façon évidente une fonction précise, comme la largeur des sabots des Equidés ou l'hypsodontie et le port de tête des Cératomorphes.

Les nombreuses questions que nous avons été amenés à poser et qui restent pour l'instant sans réponse relèvent des deux premiers cas : les données écologiques sur certaines espèces actuelles ne sont pas assez précises et nous ne comprenons pas toujours la fonction des morphologies que nous utilisons.

Remerciements

Ce travail a été entrepris dans le cadre de la RCP 641 du CNRS « Indicateurs paléobiologiques de milieu ». Il a bénéficié de l'aide amicale et des suggestions de C. De Giuli,

M. Faure et L. Radinsky. Les graphiques ont été exécutés par Madame F. Pilard et Monsieur A. Duivon.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

EISENMANN V. (1979) - Les métapodes d'*Equus sensu lato* (Mammalia, Perissodactyla). *Geobios*, Lyon, 12 (6), 863-886, 19 fig., 11 tabl.

EISENMANN V. (sous presse) - Indications paléoécologiques fournies par les *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) pliocènes et pléistocènes d'Afrique. *Coll. intern. « l'environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène »*, fondation Singer-Polignac, Paris, juillet 1981.

EISENMANN V. (1984) - Sur quelques caractères adaptatifs du squelette d'*Equus* (Mammalia, Perissodactyla) et leurs implications paléoécologiques. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, (4), 6, section C, n° 2, 185-195.

GAUTIER F. & HEINTZ E. (1974) - Le gisement villafranchien de la Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, (3), 228, sciences de la terre 36, 113-136, 5 texte-fig., 2 pl.

GREGORY W.K. (1912) - Notes on the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed animals. *New York Acad. Sci. Annls*, 22, 267-294, pl. 34.

GUÉRIN C. (1980) - Les Rhinocéros (Mammalia, perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces

actuelles. *Docum. Lab. Géol. Lyon*, 79 (1-3), 1185 p., 115 texte-fig., 161 tabl., 21 pl.

HEINTZ E. (1978) - La faune villafranchienne de la Puebla de Valverde, Teruel, Espagne. Composition qualitative et quantitative. *Géologie méditerranéenne*, Marseille, V, 2, 277-280, 1 tabl.

KINGDON J. (1979) - East African Mammals : an atlas of evolution in Africa. *Academic Press édit.*, London, III B (large mammals), 436 p., nbse fig.

KURTEN B. (1968) - Pleistocene Mammals of Europe. *Weidenfeld and Nicolson édit.*, London, 317 p., 111 fig., 15 tabl.

LEROI-GOURHAN A. (1973) - Les cèdres villafranchiens de Saint-Vallier (Isère). *Bull. Assoc. fr. Et. quat.*, Paris, 1973-1, 25-30, 1 tabl. 1 pl.

OSBORN H.F. (1929) - The Titanotheres of ancient Wyoming. Dakota and Nebraska. *Monogr. US. geol. Surv.*, Washington, 55, vol. 1, 701 p., 639 fig., 42 pl. ; vol. 2, 703-894, fig. 640-760, pl. 42-236.

VIRET J. (1954) - Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de mammifères villafranchiens. *Nouv. Arch. Mus. hist. nat. Lyon*, 4, 200 p., 43 texte-fig., 33 pl.