

LES CHEVAUX QUATÉNAIRES EUROPÉENS (MAMMALIA, PERISSODACTYLA). TAILLE, TYPOLOGIE, BIOSTRATIGRAPHIE ET TAXONOMIE

VÉRA EISENMANN

Muséum national d'Histoire naturelle, Institut de Paléontologie, URA 12 et 1415 du CNRS, 8 rue Buffon, F-75005 Paris.

RÉSUMÉ

Les Chevaux quaternaires européens se distinguent entre eux par les dimensions et proportions de leurs dents et de leurs métacarpiens. Les dimensions discriminent bien les grandes formes antewürmiennes et les formes würmiennes plus petites. Les longueurs relatives des protocônes permettent de définir trois types qui contiennent chacun des formes de tailles différentes. Le type I, où les protocônes des M^1 M^2 sont relativement longs, se trouve en général dans un contexte climatique tempéré (Lunel-Viel, interglaciaire ante-Ipswichien d'Angleterre, faune chaude d'Achenheim, Chevaux moustériens). Les types II et III, où les protocônes des M^1 M^2 sont relativement courts, se trouvent en général dans un contexte frais ou froid (Mosbach, Arago, La Fage, couches 22-25 de Combe Grenal, Chevaux magdaléniens). Les discordances entre taille, type, âge et conditions climatiques sont discutées. Une biostratigraphie fiable, combinant taille et type, n'est possible que pour les Chevaux würmiens (*E. germanicus* et *E. arcelini*) et peut-être émiens (*E. taubachensis*) ; *E. taubachensis* et *E. germanicus* appartiennent probablement à la même lignée. Une autre lignée moins certaine comprend *E. mosbachensis* et *E. achenheimensis* ; *E. palustris* de Lunel-Viel occupe une place à part. Il existe des arguments biologiques et morphologiques à l'appui d'une distinction spécifique d'*E. caballus*, *E. przewalskii* et *E. ferus*.

EUROPEAN QUATERNARY HORSES (MAMMALIA, PERISSODACTYLA). SIZE, TYPOLOGY, BIOSTRATIGRAPHY AND TAXONOMY.

ABSTRACT

European Quaternary horses may be distinguished by the size and proportions of their teeth and metacarpals. Size discriminates large antewürmian and smaller würmian horses. Teeth proportions characterize three morphotypes with different sizes in each of them. Type I, where protocones are relatively long on M^1 M^2 , is usually found in temperate climatic conditions (Lunel-Viel, ante-Ipswichian interglacial of England, warm fauna from Achenheim, Mousterian horses). Types II and III, where protocones are relatively short on M^1 M^2 , is usual in cold or cool conditions (Mosbach, Arago, La Fage, layers 22-25 of Combe Grenal, Magdalenian horses). Some discrepancies between size, geological age, type, and climatic conditions are discussed. A reliable biostratigraphy, combining size and types, is possible only for wurmian (*E. germanicus* and *E. arcelini*), and possibly eemian horses (*E. taubachensis*) ; *E. taubachensis* and *E. germanicus* probably belong to the same lineage. Another line may include *E. mosbachensis* and *E. achenheimensis* ; *E. palustris* from Lunel-Viel seems to stand apart. Biological and morphological evidence supports a specific rank for *E. caballus*, *E. przewalskii*, and *E. ferus*.

MOTS-CLÉS : EQUUS CABALLUS, PLÉISTOCÈNE MOYEN ET SUPÉRIEUR, ALLEMAGNE, ANGLETERRE, FRANCE, ITALIE, PORTUGAL, URSS.

KEY-WORDS : EQUUS CABALLUS, MIDDLE AND UPPER PLEISTOCENE, ENGLAND, FRANCE, GERMANY, ITALY, PORTUGAL, USSR.

INTRODUCTION

Un travail précédent (Eisenmann 1988) présentait une typologie provisoire des Chevaux quaternaires à partir d'une dizaine d'échantillons européens et soulevait la question du rapport possible entre les proportions dentaires et les conditions climatiques ambiantes. D'autres collections importantes ont été étudiées depuis: formes antewürmiennes d'Angleterre (Swanscombe, Grays et Clacton ; Brunton, Crayford, Ilford, Erith et Slades Green) et d'URSS (complexe de Kazar : *Equus chosaricus* de Toungouze et *Equus missi* de Myssy) ; formes antewürmiennes et würmiennes d'Allemagne (Ehringsdorf, Taubach, Weimar, Remagen) et de France (Fontéchevade, La Quina, Arcy-sur-Cure, Le Quéroy) ; formes würmiennes d'Italie (San Sidero) et du Portugal (Salemas, Fontainhas, João Ramos). Sont également incluses dans cette étude des données bibliographiques concernant les Chevaux des Loess anciens inférieurs (LAI) et moyens (LAM) d'Achenheim (Nobis 1971) ; le Cheval de Steinheim (Reichenau 1915 ; Gromova 1949) ; le Cheval de l'Abri Suard (David et Prat 1962 ; Prat 1968) et celui de Pair-non-Pair (Prat 1968) ; celui de Gigny (Guadelli 1989) et les Chevaux de Kostenki (Kuzmina 1980) et de Mézine (Belan 1985).

Les nouvelles données jointes aux précédentes permettent de préciser les différentes tailles de Chevaux quaternaires, de revenir sur la typologie précédemment publiée (l'équivalence entre les deux typologies est donnée dans le tabl. 1), et de discuter quelques problèmes généraux de biostratigraphie et taxinomie des Chevaux. En revanche, nous ne reviendrons pas ici sur l'âge des gisements déjà envisagés précédemment ; la bibliographie correspondante se trouve dans Eisenmann 1988.

DIMENSIONS DES CHEVAUX QUATERNAIRES

Un critère squelettique (largeur articulaire distale du MCIII) et un critère dentaire (moyenne des longueurs des P^3P^4 et des M^1M^2) ont été retenus. Pour des raisons de commodité, les comparaisons entre Chevaux sont faites à partir de logarithmes. Les graphiques 1 et 2 présentent les différences entre les logs décimaux de l'*E. przewalskii* actuel et de divers Chevaux quaternaires placés dans un cadre chronologique.

Les indications que donnent ces graphiques ne doivent pas être prises à la lettre : d'une part, les échantillons peuvent être trop pauvres pour donner une idée exacte de la taille des Chevaux ; d'autre part l'âge géologique précis peut être inconnu ou discuté. On peut toutefois faire quelques remarques.

Présent Travail			1988
T Y P E	<i>E. palustris</i>	Lunel-Viel	Type 2
	<i>E. taubachensis</i>	Achenheim (LAM)	
		Ante-Ipswichien	
		Taubach, Weimar	
I	<i>E. germanicus</i>	Suard 5-6	
		Kostenki	
		Fontéchevade E	
I	<i>E. germanicus</i>	La Quina, Pair-non-Pair	Type 6
		Remagen	
		C.G. 12-25, Arcy (RGS)	
		Jarens, Camiac	
	Petite taille	Myssy ? João Ramos ? Weimar sup.?	
T Y P E	<i>E. chosaricus</i>	Arago, Ehringsdorf inf.	Type 4
		Toungouze	
II	<i>E. arcelini</i>	Chelles, La Fage II	Type 7
		San Sidero ?	
T Y P E	<i>E. mosbachensis</i>	Le Quéroy, Chasse	Type 5
	<i>E. achenheimensis</i>	Solutré sup.	
	<i>E. steinheimensis</i>	Mézine	
	Taille moyenne		
III	<i>E. antunesi</i>	Mosbach (Graues)	Type 1
	<i>E. achenheimensis</i>	Achenheim (LAI), Hoxnien ?	Type 3
		La Fage I, Paglicci Riparo	
		Steinheim, Châtillon-St-Jean	
		C.G. 22-25, Monteagudo	
		Salemas, Fontainhas	

Tableau 1 - Typologies actuelle et proposée en 1988. *Present typology compared with the typology proposed in 1988.*

1. Au cours des 500.000 dernières années, la largeur des métapodes et la longueur des dents diminuent, mais ces diminutions ne sont ni parallèles, ni régulières.
2. Par rapport à *E. przewalskii*, les différences de taille sont plus marquées sur les métapodes que sur les dents.
3. Il semble aussi que les métapodes restent gros plus longtemps que les dents : les MCIII conservent sensiblement les mêmes largeurs de 500.000 à 100.000 ans avant l'époque actuelle, alors que les dents ont peut-être déjà commencé à diminuer de taille il y a 200.000 ans.
4. Sur les graphiques 1 et 2, les Chevaux de Lunel-Viel, La Fage II, Myssy et Fontéchevade E paraissent "trop petits pour leur âges" ; les Chevaux de Kostenki, Mézine et San Sidero 6, "trop grands pour leurs âges". Nous allons commenter brièvement ces exceptions.

Lunel-Viel - La petite taille est surprenante par rapport à l'âge géologique supposé : par les dimensions de ses

MCIII et de ses dents, le Cheval de Lunel-Viel se rapproche plus des Chevaux émiens ou même würmiens inférieurs que de ceux de Mosbach, Arago ou de l'Hoxnien d'Angleterre. Remarquons aussi qu'il est difficile d'imputer sa petite taille au fait qu'il est "méridional", puisque le Cheval de l'Arago est tout aussi méridional mais beaucoup plus grand. On ne peut pas non plus invoquer la loi de Bergman puisque les Chevaux de l'Hoxnien d'Angleterre sont bien plus grands tout en appartenant eux aussi à une période tempérée, peut-être la même que Lunel-Viel.

La Fage II - Le matériel est assez pauvre de sorte que l'anomalie de taille est peut-être plus apparente que réelle. Il reste que les dimensions du Cheval de La Fage II sont apparemment très inférieures à celles d'un autre Cheval russe, *E. chosaricus*, auquel il ressemble.

Fontéchevade E - La tendance actuelle (voir Tournepiche 1985) est d'attribuer les couches tayaciennes de Fontéchevade à un interstade russe plutôt qu'au dernier interglaciaire. Bien que peu abondant, le matériel indique un Cheval beaucoup plus petit que la plupart des formes russiennes et émiennes. Dimensions et proportions sont proches de celles qu'on voit à Pair-non-Pair et à Arcy (RGS).

Myssy - Le Cheval de Myssy est en principe contemporain d'*E. chosaricus* (GROMOVA 1949). Les deux formes sont placées dans le Riss (Nikiforova *et al.* 1982, tabl. 19 ; Vangenheim & Zazhigin 1982). D'après mes données, *E. missi* est très différent d'*E. chosaricus*. Les crânes s'opposent par les proportions du museau (Eisenmann *et al.* 1985), les dents par leur taille et leurs protocônes. Si *E. chosaricus* présente un aspect typique de Cheval "froid", en accord avec son âge russe, *E. missi* au contraire semble un très petit Cheval "tempéré". Il est difficile d'admettre que les deux formes aient été contemporaines, d'autant que la faune de Myssy est plus nordique que celle de Toungouze. D'après Forsten (1988) des arguments archéologiques ont été avancés pour rajeunir le site d'*E. missi*.

Kostenki (Aurignacien - Solutréen) et Mézine (Magdalénien) - Ces Chevaux semblent plus grands que leurs contemporains d'Europe occidentale, peut-être parce qu'ils appartiennent à une faune plus continentale. L'interprétation est difficile pour Mézine dont le matériel n'est peut-être pas homogène. Nobis (1971) y a distingué deux formes de tailles différentes mais Belan (1985) n'en reconnaît qu'une, bien que sa figure 3 jette un doute sur la question.

San Sidero 6 - Les dimensions exceptionnellement grandes surprennent chez une forme qui appartiendrait au würm supérieur, d'autant qu'il s'agit d'une faune très

méridionale. Faut-il y voir le reliquat d'une forme antewürmienne, ou un effet d'isolement en périphérie de l'aire de distribution d'un Cheval würmien de taille "normale" ?

TYOLOGIE

Rappelons que notre typologie est fondée sur les dimensions et proportions des dents jugales supérieures et des os canons (MCIII et MTIII), surtout antérieurs. Les moyennes de ces dimensions et le nombre de spécimens pour chaque site considéré sont présentées dans les tableaux 2 et 3.

D'après les caractères considérés, il est actuellement possible de distinguer trois grands types de Chevaux. Pour des raisons de commodité, des noms seront dès à présent proposés pour désigner certains groupes. J'ai utilisé ces noms à un niveau spécifique en regroupant sous un même nom les formes qui se ressemblent à la fois par le type et la taille, quel que soit leur âge et leur parenté éventuelle.

TYPE I

C'est le type le plus fréquent et le mieux caractérisé. Il présente des MCIII trapus, des petites dents, des protocônes plus courts sur les P³P⁴ que sur les M¹M². Il comprend des Chevaux de grande taille, en général antewürmiens, et des Chevaux de taille moyenne en général contemporains de l'interstade würmien (stade isotopique 3). Quelques Chevaux de petite taille se rapportent probablement aussi à ce type. La plupart des Chevaux de type I semblent avoir vécu sous des climats tempérés.

Grande taille : *E. taubachensis* - Les MCIII mesurent en moyenne 250 mm de long et ont des largeurs articulaires distales de 55,5 mm. Les P³P⁴ ont une longueur occlusale de 31 mm environ et la longueur moyenne du protocône est de 14 mm. Pour les M¹M², la longueur moyenne est de 27,8 mm et celle du protocône de 14,7 mm. Ce Cheval est présent dans les sites suivants :

- travertins émiens de Taubach et de Weimar (Heinrich 1989) où il a été décrit sous le nom d'*Equus taubachensis* (Freudenberg, 1911 ; Reichenau 1915 ; Musil 1977, 1984) ;
- gisements anglais d'un interglaciaire ante-Ipswichien: Brundon, Crayford, Ilford, Erith et Slades Green (Sutcliffe 1986, tabl. 8) ;
- probablement Loess Anciens Moyens (LAM) d'Achenheim. Il n'est pas clair si Nobis (1971) attribue ce Cheval à la forme qu'il a individualisée dans les LAI, ou à la forme caractéristique des Loess récents, ou à une forme de passage entre les deux. Bien que regroupés sous l'appellation "Loess anciens moyens",

		P long.		M long.		P prot.		M prot.		JS long.		L Prot.	
		n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
CHEVAUX ANTE WÜRMIENS	Mosbach (Graues)	32,3	30	28,5	27	15,1	29	14,5	27	30,4	14,8		
	Arago	32,8	37	28,8	42	15,9	37	15,1	42	30,8	15,5		
	Angleterre (Hoxnien)	32,7	12	29,6	15	15,0	12	15,1	13	31,2	15,1		
	Lunel Viel	30,4	9	26,8	8	13,5	9	13,8	8	28,6	13,7		
	Achenheim LAI	32,1	18	28,7	19	14,9	18	13,7	19	30,4	14,3		
	La Fage I	32,7	1	29,5	1	15,0	1	14,0	1	31,1	14,5		
	Achenheim LAM	31,7	6	27,8	5	13,3	6	14,1	5	29,8	13,7		
	Ehringsd. Tr. inf.	32,9	20	29,0	27	16,1	19	15,1	28	31,0	15,6		
	Angleterre (antelpsw)	31,5	8	28,5	10	14,1	7	14,5	9	30,0	14,3		
	<i>E. steinheimensis</i>	31,0	6	27,2	3	13,3	6	12,0	3	29,1	12,7		
	Châtillon-Saint-Jean	30,3	3	29,0	2	12,5	3	12,5	2	29,7	12,5		
	La Fage II	29,5	5	25,7	5	14,3	5	13,4	6	27,6	13,9		
	<i>E. chosaricus</i>	30,8	6	27,3	6	15,3	6	14,8	6	29,1	15,1		
	<i>E. missi</i>	25,8	9	22,9	10	11,7	9	12,0	10	24,4	11,9		
	Fontéchevade (E)	29,1	7	26,2	11	13,1	7	13,4	12	27,7	13,3		
	Suard	30,8	26	27,9	26	14,7	26	15,3	26	29,4	15,0		
	Taubach	30,2	26	27,4	23	14,3	26	14,7	22	28,8	14,5		
Weimar	31,2	22	27,2	15	14,3	22	14,9	13	29,2	14,6			
Paollicci-Riparo	32,4	1	29,7	2	15,5	1	14,8	2	31,1	15,2			
CHEVAUX WÜRMIENS	C.Grenal 22-25	30,8	22	27,6	26	14,4	22	14,1	26	29,2	14,3		
	Monteagudo	30,3	9	27,0	11	13,7	7	13,6	10	28,7	13,7		
	Gigny	31,2	9	27,0	7	13,8	8	13,9	6	29,1	13,9		
	La Quina B3-C3	29,6	18	25,8	28	13,8	18	14,1	28	27,7	14,0		
	Pair-non-Pair	28,8	15	25,9	30	12,4	15	13,9	30	27,4	13,2		
	Remagen	28,0	4	25,8	4	10,8	4	13,5	4	26,9	12,1		
	C.Grenal 12-15	30,1	40	26,1	40	13,6	40	14,0	41	28,1	13,8		
	Arcy (RGS)	28,7	80	25,9	88	13,6	76	14,0	88	27,3	13,8		
	Carniac	28,8	22	25,8	33	13,1	22	13,8	33	27,3	13,5		
	Jaurens	28,3	38	25,1	37	12,5	38	13,5	37	26,7	13,0		
	Salemas	27,8	5	24,6	8	13,2	5	12,4	7	26,2	12,8		
	Fontainhas	28,6	2	25,6	2	13,6	2	12,5	2	27,1	13,0		
	San Sidero 6	32,5	2	28,0	2	18,0	2	16,5	2	30,3	17,3		
	Kostenki (sup)	31,1	18	28,0	24	13,9	18	15,1	24	29,5	14,5		
	Mézine	30,3	23	26,1	30	14,8	23	14,9	30	28,2	14,8		
	Chasse	28,1	8	25,4	8	14,4	7	13,6	8	26,8	14,0		
	Le Quéroy	28,9	4	25,0	4	14,1	4	14,3	4	26,9	14,2		
João Ramos	28,3	2	25,0	2	13,0	2	14,0	2	26,6	13,5			
Weimar (sup)	26,8	3	25,1	4	11,9	3	13,2	4	26,0	12,5			
<i>E. przewalskii</i>	27,4	36	24,5	38	13,1	36	13,2	38	26,0	13,2			
<i>E. ferus</i>	28,8	2	23,8	2	11,3	2	10,8	2	26,0	11,0			

Tableau 2 - Dimensions moyennes (millimètres) de dents de Chevaux quaternaires classés par ordre chronologique. P long. = Longueur occlusale des P³P⁴; M long. = Longueur occlusale des M¹M²; JS long. = Longueur moyenne des P³P⁴M¹M²; P prot. = Longueur du protocône des P³P⁴; M prot. = Longueur du protocône des M¹M²; L Prot. = Longueur moyenne des protocônes des P³P⁴M¹M²; n = nombre de spécimens. Average dimensions (millimeters) of Quaternary horses teeth (chronologically ordered). P long. = Occlusal length of P³/P⁴; M long. = Occlusal length of M¹/M²; JS long. = Average length of P³/P⁴/M¹/M²; p prot. = Protocone length of P³/P⁴; M prot. = Protocone length of M¹/M²; L Prot = Average protocone length of P³/P⁴/M¹/M²; n = number of specimens.

les Chevaux en question proviendraient surtout d'un limon brun humifère contenant une "faune de climat tempéré forestier, humide et chaud" (Wernert 1957, p. 37). Leur type "tempéré" et leurs ressemblances avec les Chevaux anglais ante-Ipswichiens sont en accord avec cette interprétation ;

- Abri Suard. Un grand Cheval a été décrit par David & Prat (1962), puis Prat (1968) sous le nom d'*E. piveteaui*. Il est bien représenté dans les couches rissiennes 5-6 (Debénath 1974, cité par Blackwell et al. 1983) de l'Abri Suard. Quelques dents (couche 4 de l'Abri Suard, Crayssac) que m'a aimablement montrées Prat sont un peu plus grandes et ont des protocônes un peu plus longs ; elles s'inscrivent dans le cadre de la variation des Chevaux du type II ("froid") d'Ehringsdorf, mais le matériel est vraiment très restreint. Si l'on se fonde sur les données de David et Prat concernant surtout les couches 5-6 de Suard, il est probable qu'*E. piveteaui* est un synonyme d'*E. taubachensis*. Notons que ce Cheval qui est censé appartenir à une faune froide présente des dimensions et proportions proches de celles de formes tempérées ;

- un Cheval semblable mais à MCIII plus courts est connu sous le nom d'*E. latipes* (GROMOVA, 1949) dans le Würm supérieur de Kostenki ; le crâne a un museau court.

Taille moyenne : *E. germanicus* - Les MCIII mesurent en moyenne 229 mm de long et ont des largeurs articulaires distales de 52 mm. Les P³P⁴ ont une longueur occlusale de 28,6 mm environ et la longueur moyenne du protocône est de 13 mm. Pour les M¹M², la longueur moyenne est de 25,8 mm et celle du protocône de 13,7mm.

- Remagen. Le Cheval de Remagen, a été décrit sous le nom d'*Equus caballus fossilis* var. *germanica* par Nehring (1884) ; il fut souvent désigné par la suite comme *E. germanicus* ; les P³P⁴ du crâne type ont des protocônes spécialement courts : 10,8 mm ; le MCIII, probablement associé, mesure 233 mm de long. D'après la figuration de Nehring, le museau était court et large (je n'ai pas pu examiner ce fragment du crâne). Ce Cheval proviendrait des couches loessiques les plus profondes d'Unkelstein (Nehring 1884, p. 85).

		MC (1)		MC (10)		MC (11)		MT (1)		MT (10)		MT (11)	
		n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n	n
CHEVAUX ANTE WÜRMIENS	Mosbach (Graues)	261,0	39	56,5	29	56,5	27	308,5	42	58,3	33	56,9	27
	Arago	253,0	1	56,0	17	56,5	18	291,8	4	56,3	14	55,7	13
	Angleterre (Hoxnien)	244,0	1	54,0	2	56,0	2						
	Lunel Viel	235,3	26	52,0	26	52,8	24	277,4	44	54,5	46	54,4	43
	Achenheim LAI	251,1	14			56,5	15	298,0	12			56,9	15
	La Fage I	232,0	1	53,5	1	55,5	1			56,0	1	56,0	1
	Achenheim LAM	242,2	9			54,1	8	293,1	12			57,0	13
	Ehringsd. Tr. Inf.	245,0	1	53,0	1	54,0	1						
	Angleterre (antelpsw)	241,3	15	54,3	14	55,8	13	283,8	20	57,3	20	55,8	20
	<i>E. steinheimensis</i>							291,5	2	56,3	2	54,5	2
	Châtillon-Saint-Jean	236,5	4	53,0	1	55,0	1	285,6	7	54,6	9	53,7	9
	La Fage II	241,3	4	51,3	5	52,5	6	288,6	5	53,0	8	53,5	6
	<i>E. chosaricus</i>	244,0	1	53,5	1	54,0	1	281,0	1	55,0	1	56,5	1
	<i>E. missi</i>							273,0	1	50,0	1	54,0	1
	Fontéchevade (E)	233,3	6	51,0	11	51,4	11						
	Suard 5-6			53,8	6	56,1	6			57,5	2	59,3	2
Taubach	256,0	2	55,0	1	56,0	1	273,5	2	51,0	1	50,0	1	
Weimar	250,0	2	54,9	6	55,5	6	286,8	4	57,5	3	56,0	1	
Paglicci-Riparo					56,0	2 ?					56,0	2 ?	
CHEVAUX WÜRMIENS	C.Grenal 22-25	227,0	1	50,0	1	51,5	1						
	Monteagudo			48,0	1	50,0	1						
	La Quina B3-C3			50,7	3	50,8	3			50,5	2	51,0	2
	Pair-non-Pair	229,0	24	51,9	24	53,2	24	268,3	25	52,5	25	53,7	25
	Remagen	233,0	1	52,0	1	53,0	1						
	Arcy (RGS)	230,5	12	51,0	30	52,7	22	270,6	8	52,3	32	54,2	24
	Camiac	228,4	4	50,7	3	50,5	3	264,9	8	52,4	7	52,8	5
	Jaurens	221,6	16	50,0	17	51,2	17	267,9	14	51,6	14	53,2	12
	Salernas	221,4	5	44,3	4	44,4	4	268,8	2	46,0	6	45,3	4
	Fontainhas	226,0	1	44,0	1	47,2	1	267,0	1	46,0	1	47,5	1
	San Sidero 6	250,0	1	55,0	1	55,0	1	288,0	1	55,0	1	56,0	1
	Kostenki	234,9	48			55,1	48	280,6	39			56,2	37
	Mézine	225,6	8			52,4	8	271,7	7			54,5	7
	Le Quéroy	221,3	8	47,7	9	49,8	9	262,2	12	49,1	12	50,6	12
João Ramos	216,5	2	45,0	2	45,0	2	262,2	2	47,1	4	47,4	4	
Weimar (sup)	218,0	1	45,3	1	47,7	1							
<i>E. przewalskii</i>	215,5	36	44,9	36	45,4	36	256,6	36	46,0	36	45,1	36	
<i>E. ferus</i>	207,5	1	47,0	1	47,0	1	252,0	1	45,0	1	47,0	1	

Tableau 3 - Dimensions moyennes (millimètres) de métapodes de Chevaux quaternaires classés par ordre chronologique. MC = troisième métacarpien ; MT = troisième métatarsien ; (1) = Longueur maximale ; (10) = Largeur distale sus-articulaire ; (11) = Largeur distale articulaire ; n = nombre de spécimens. *Average dimensions (millimeters) of Quaternary horses metapodials (chronologically ordered).* MC = third metacarpal ; MT = third metatarsal ; (1) = Maximal length ; (10) = Distal supra-articular width ; (11) = Distal articular width ; n = number of specimens.

Pourtant, si l'on en juge d'après les quelques restes disponibles, il n'évoque pas les types "froids" ou "frais" mais ressemble au Cheval de Pair-non-Pair, forme "tempérée". Nobis (1971) a proposé de rebaptiser *E. germanicus* en *E. remagensis* et a mis en synonymie avec ce dernier *E. piveteaui* et *E. latipes*. La première proposition a l'inconvénient d'aller contre un usage bien établi. La deuxième n'est pas justifiée dans la mesure où *E. piveteaui* a les dimensions d'*E. taubachensis* et non d'*E. germanicus*. La troisième est discutable : par la longueur des MCIII, *E. latipes* entre bien dans le cadre de variation d'*E. germanicus*, mais toutes les autres dimensions sont plus grandes et le rapprochent d'*E. taubachensis*. Nous avons vu d'ailleurs que la taille d'*E. latipes* paraît supérieure à celle des espèces contemporaines d'Europe occidentale. De toute façon, Nobis a raison dans les grandes lignes, puisque tous ces Chevaux appartiennent au même type.

- Tayacien (couche E) de Fontéchevade (Arambourg, 1958).

- La Quina, couches moustériennes B3 et C3 (P³P⁴ relativement grandes et avec des protocônes assez longs).

- Arcy-sur-Cure (RGS). Protocônes relativement longs sur les P³P⁴.

- Jaurens. Les crânes ont un museau court et large.

- Camiac, d'après les données de Guadelli (1987 et communication personnelle).

- Probablement Pair-non-Pair d'après les données de Prat (1968) ; toutefois dans ce cas il s'agit de mesures à 2 cm des racines dentaires, alors que les autres mesures utilisées ici sont toutes occlusales et sur des dents à usure moyenne.

- On ne connaît pas les métapodes du Cheval des couches 12 à 15 de Combe Grenal mais il appartient au Type I d'après ses dents (données de Guadelli et personnelles). Celles-ci sont de taille intermédiaire entre celles des Chevaux "grands" et "moyens" : 30,1 et 26,1 mm. Prat (1968) a proposé le nom de *E. gallicus* pour un Cheval un peu moins grand que *E. germanicus* et présentant des protocônes un peu plus longs. *E. gallicus* aurait remplacé *E. germanicus* au cours du Würm III et aurait perduré au Solutréen et au Magdalénien, à côté de formes moins bien définies. D'après Guadelli (1986), il convient de distinguer à Solutré *E. gallicus* des niveaux plus anciens (24-23.000 ans) qui se trouve aussi à Camiac et Jaurens, et *E. arcelini* plus petit et plus récent (12.500 ans).

Dans la première typologie que j'ai proposée avant d'avoir examiné le matériel de Remagen et d'autres gisements allemands, j'avais suivi ce modèle : les Chevaux de Jaurens, Camiac et Combe Grenal 14 y ont été rapportés à *E. gallicus* et le Cheval de Combe Grenal 22-25 à *E. germanicus*. D'après les données dont je dispose actuellement, cette interprétation est inexacte pour les raisons suivantes :

- le Cheval de Combe Grenal 22-25 n'appartient pas au type d'*E. germanicus* (dents trop grandes, protocônes trop longs sur les P^3P^4 d'après les données de Guadelli);
 - à l'intérieur du type I, le changement de taille le plus manifeste se trouve non entre Remagen (*E. germanicus*) et Jaurens-Camiac (*E. gallicus*), mais entre Remagen et Taubach-Weimar-Suard 5-6 (*E. taubachensis*);
 - une différence de proportions existe non pas entre *E. germanicus* et *E. gallicus* qui appartiennent au même type, mais entre *E. gallicus* (type I) et *E. arcelini* (type II).

Il semble donc actuellement préférable d'inclure les Chevaux de Camiac et Jaurens dans le groupe d'*E. germanicus* et d'appliquer le nom d'*E. arcelini* aux formes magdaléniennes de petite taille à protocônes très longs sur les P^3P^4 .

Taille moyenne : *E. palustris* - Le Cheval de Lunel-Viel (Bonifay 1980) semble appartenir au même groupe, mais ses dents sont relativement grandes : 30,4 et 26,8 mm. En outre, il paraît disproportionné par rapport aux autres Chevaux de type I : ses MCIII et ses protocônes le placent parmi les *E. germanicus*, la longueur de ses dents parmi les *E. taubachensis*.

Malgré la pauvreté relative du matériel dentaire, les particularités observées sur le matériel de Lunel-Viel ne paraissent pas imputables à un problème d'échantillonnage. Rappelons un autre caractère original : les MCIII, assez nombreux, présentent une quille distale plus développée que chez la plupart des Chevaux. Enfin la longueur du museau est moyenne (Eisenmann *et al.* 1985).

Le Cheval de Lunel-Viel a été rapporté à une sous-espèce d'*E. mosbachensis*. Un passage de l'un à l'autre impliquerait de grands changements de taille et des changements de proportions du crâne (museau), des dents (protocônes des P^3P^4 et M^1M^2) et des métapodes (quille et largeurs distales).

Petite taille - Je n'ai que peu de données sur ces formes : Cheval rissien (?) de Myssy dont je ne connais pas les métapodes ; Cheval du Würm supérieur de João Ramos (Cardoso & Eisenmann 1989) ; Cheval du Würm supérieur (?) de Weimar. Chez le Cheval de Myssy, le museau est court et étroit.

Les dimensions sont probablement voisines de celles de l'*Equus przewalskii* actuel mais les protocônes des P^3P^4 sont plus courts. Les canons sont peut-être plus graciles que ceux des *E. taubachensis* et *E. germanicus*.

TYPE II

Moins fréquent et moins bien documenté, il s'oppose au type précédent par la présence de protocônes

relativement longs sur les P^3P^4 et en général plus courts sur les M^1M^2 . Les crânes connus (Arago, Tougouze, San Sidero, Le Quéroy) ont des museaux courts et larges, comme ceux d'*E. germanicus*.

Les Chevaux du type II semblent appartenir à des faunes froides. Fait exception le Cheval du travertin inférieur d'Ehringsdorf qui provient d'un environnement tempéré (Kahlke 1975).

Tailles grande et moyenne : *E. chosaricus* - La plupart des formes sont antewürmiennes : travertin inférieur d'Ehringsdorf actuellement attribué à un interstade rissien (Heinrich 1989) ; Chelles ; *E. chosaricus* de Tougouze (Gromova 1949 ; Nikiforova *et al.* 1982, tabl. 19). Rappelons que ce type est aussi présent à La Caune de l'Arago et La Fage II. Mais on le trouve également au Würm supérieur à San Sidero (De Giuli 1980).

Petite taille : *E. arcelini* - Reconnu dans les couches magdaléniennes de Solutré (Guadelli 1986) il est aussi présent dans d'autres gisements du würm supérieur : Le Quéroy (Tournepiche 1986), Chasse (Chapotat *et al.* 1980), probablement Mézine.

TYPE III

Les protocônes sont relativement courts sur les P^3P^4 et plus encore sur les M^1M^2 .

Dans ce type se trouvent des formes probablement "fraîches" ou froides (Mosbach, Châtillon-Saint-Jean, La Fage I et Combe-Grenal 22-25) et d'autres difficiles à interpréter. En particulier, le lehm noir humifère d'où proviendrait la majorité des Chevaux des LAI d'Achenheim contient une faune qui, pour Wernert (1957) évoque un milieu de prairie peuplé de bois ouverts ; est-elle plus "froide" que celle des LAM, interprétée plus haut comme "humide et chaude" ?

Grande taille : *E. mosbachensis* - *E. achenheimensis* - *E. mosbachensis* (Graues Mosbach) est caractérisé par la longueur des MCIII (261 mm en moyenne) et leurs proportions "primitives" (où les largeurs distales susarticulaires et articulaires sont en moyenne égales : 56,5 mm). Les crânes de Mosbach ont un museau long et étroit.

- *E. achenheimensis* (décrit par Nobis dans les LAI d'Achenheim) a des MCIII plus courts (251 mm en moyenne), pour une même largeur articulaire distale (la largeur susarticulaire n'est pas donnée) et des protocônes plus courts sur les M^1M^2 .

- Le Cheval de l'Hoxnien d'Angleterre ressemble à *E. mosbachensis* par les protocônes relativement longs des M^1M^2 et à *E. achenheimensis* par son MCIII plutôt court (un spécimen) ; la largeur articulaire dépasse la susarticulaire (deux spécimens). Il est

impossible de décider de son attribution. Les gisements de Swanscombe, Grays et Clacton appartiennent en principe à une période tempérée (Sutcliffe 1986, tabl. 8) mais les Chevaux ne ressemblent pas au Cheval "tempéré" de Lunel-Viel.

- Le Cheval de La Fage I, et le Cheval "antémoustérien" de Paglicci-Riparo, mal connus, peuvent être rapprochés d'*E. achenheimensis*.

Taille moyenne à protocônes courts : *E. steinheimensis*

- Les formes de Steinheim et Châtillon-Saint-Jean, un peu plus petites, sont mal documentées. Elles semblent avoir des protocônes spécialement courts.

Taille moyenne à grandes dents - Présente à Combe Grenal 22-25 et Monteagudo, cette forme est mal connue mais semble se caractériser par des dents relativement grandes par rapport aux dimensions des MCIII.

Petite taille à grandes dents : *E. antunesi* - La même morphologie est présente à Salemas et Fontainhas, mais avec une taille plus petite et des métapodes particulièrement graciles. Le crâne de Fontainhas a un museau étroit (Cardoso & Eisenmann 1989).

BIOSTRATIGRAPHIE

Est-il possible de proposer une biostratigraphie à partir des données actuelles sur les Chevaux pléistocènes moyens et supérieurs ? Pour répondre à cette question nous allons examiner successivement ce que nous apprennent la taille des dents et des métapodes et le type auquel appartient un Cheval.

TAILLES

A l'intérieur du schéma général de diminution de taille au cours du Pléistocène, il y a quelques discordances entre dimensions et âge géologique ; certaines sont peut-être liées à l'origine géographique des fossiles ou au mélange de plusieurs niveaux d'âges différents. Si on laisse de côté les sites de Kostenki, Mézine, San Sidero, on voit que les Chevaux antewürmiens et würmiens se placent de part et d'autre d'une limite correspondant aux valeurs suivantes :

- 28,5 mm de longueur moyenne des dents ;
- 235 mm de longueur moyenne des MCIII ;
- 280 mm de longueur moyenne des MTIII ;
- 53,5 mm de largeur distale articulaire moyenne des MCIII.

Ces quatre mesures sont plus grandes chez presque tous les Chevaux antewürmiens et plus petites chez presque tous les Chevaux würmiens. Font exception (pour une ou plusieurs mesures) Lunel-Viel, La Fage I et II, Taubach, Myssy et Fontéchevade d'une part ; Combe Grenal 22-25 et Gigny d'autre part.

Une limite moins nette sépare les formes "magdaléniennes" des formes plus anciennes. Sur les MCIII, ce n'est pas tant la longueur que la largeur distale susarticulaire moyenne qui est plus petite (48 mm et moins chez *E. arcelini* au lieu de plus de 50 mm et plus chez *E. germanicus*) ; la longueur moyenne des dents n'est guère inférieure. La grande différence entre ces formes n'est pas dans la taille mais dans le type.

TYPES

La plupart des Chevaux dont l'âge est compris entre 120.000 et 15.000 ans appartiennent au type I ; font exception les Chevaux de Combe Grenal 22-25, Monteagudo, Salemas et Fontainhas. Les Chevaux plus jeunes, à l'exception de celui de João Ramos, sont de type II.

L'interprétation biostratigraphique des Chevaux plus anciens est rendue difficile par l'ignorance de leurs âges absolus et relatifs. La plupart appartiennent aux types II ou III, les exceptions étant Lunel-Viel, les LAM d'Achenheim, les gisements ante-Ipswichiens d'Angleterre, Myssy et Fontéchevade.

TAILLE ET TYPE

En combinant les données sur la taille et le type (voir tabl. 1), on peut proposer le schéma suivant.

E. arcelini : apparaît il y a environ 15.000 ans.

E. germanicus : quasi constant entre 100.000 et 15.000 ans.

E. taubachensis : plus vieux que 100.000 ans ; présent jusque dans les LAM d'Achenheim et l'ante-Ipswichien anglais.

E. chosaricus : présent autour de 200.000 ans ? (Toungouze, travertin inférieur d'Ehringsdorf, La Fage II) mais aussi à La Caune de l'Arago.

E. steinheimensis : présent autour de 200.000 ans ? (Steinheim classique, Châtillon-Saint-Jean).

E. palustris : Lunel-Viel seul.

E. mosbachensis - *E. achenheimensis* : entre 500 et 300.000 ans ? (Graues Mosbach, Hoxnien, LAI d'Achenheim, La Fage I).

DISCUSSION

On voit que les indications biostratigraphiques apportées par les Chevaux ne sont fiables et précises que pour distinguer les formes du Würm, entre elles, et avec les formes plus anciennes. La biozotation proposée par Cordy (1982) tout en ayant le mérite d'être claire doit être discutée en ce qui concerne les Chevaux de ses biozones V à IX. Rappelons que les Chevaux caractéristiques de ces zones (ou présents dans ces zones) sont successivement *E. mosbachensis* (V) ; *E. steinheimensis* (VI) ; *E. piveteaui* et *E. steinheimensis* (VII) ; *E. germanicus* puis *E. gallicus* (VIII) ; *E. przewalskii* (IX).

Zone V : s'il est vrai qu'un grand Cheval est présent à l'Arago, c'est un Cheval beaucoup plus petit qu'on trouve à Lunel-Viel. Aucun des deux et surtout pas celui de Lunel-Viel n'est un *E. mosbachensis* typique. Si, pour simplifier, on décide d'appliquer le nom d'*E. mosbachensis* à tous les grands Chevaux qui ressemblent à ceux de Mosbach ou de l'Arago, la biozone correspondante doit inclure les LAI d'Achenheim, La Fage I et le travertin inférieur d'Ehringsdorf,

Zone VI : La Fage, qui sert de référence à la biozone, se compose de deux gisements distincts dont rien ne permet de dire qu'ils soient contemporains. Les Chevaux de La Fage I et II sont différents ; mal documentés l'un et l'autre, ils ont pourtant des protocônes trop grands pour être rapprochés d'*E. steinheimensis*. Cette espèce, très mal documentée également, est en principe caractérisée par une grande taille et des protocônes très courts. On peut en rapprocher le Cheval de Châtillon-Saint-Jean, mal documenté lui aussi. De cela il résulte qu'il est difficile de définir une zone à *E. steinheimensis* et encore plus d'y inclure La Fage, bien que Bouchud ait attribué à *E. caballus* cf. *steinheimensis* la plupart du matériel de l'Aven II.

Zone VII : comme *E. piveteaui* des couches 5-6 de l'Abri Suard est probablement un synonyme d'*E. taubachensis*, la biozone VII doit inclure Taubach et Weimar. Si on en juge d'après les dimensions et les proportions des métapodes et des dents, elle doit aussi inclure les gisements ante-Ipswichiens d'Angleterre et les LAM d'Achenheim.

Zone VIII : cette zone est très correctement définie par la présence d'*E. germanicus* qui est toutefois absent d'Ehringsdorf et de Taubach.

Zone IX : elle peut être définie par la présence d'*E. arcelini* (plutôt que *E. przewalskii* pour les raisons exposées plus loin).

Des remarques similaires peuvent être faites en ce qui concerne la biozonation que Guérin a proposée dès 1980 (Guérin 1990).

MNQ 23 : le Cheval de Lunel-Viel paraît différent d'*E. steinheimensis*.

MNQ 24 : les Chevaux de Châtillon-Saint-Jean, La Fage I, La Fage II et du complexe de Khazar (Toungouze, Myssy) sont différents d'*E. caballus piveteaui* (notre *E. taubachensis*).

MNQ 25 : celui-ci est en revanche bien présent à Taubach et Ilford que Guérin (1983) place dans cette zone. Toutefois, la zone 25 correspondrait à l'Eémien d'après Guérin, tandis que Sutcliffe (1986) place Ilford dans un interglaciaire antérieur (anté-Ipswichien). Guérin cite aussi dans cette zone le gisement de Grays que Sutcliffe place dans l'Hoxnien et dont le Cheval se rapproche d'*E. mosbachensis*-*E. achenheimensis*.

MNQ 26 : la zone est bien définie par la présence d'*E. caballus germanicus* - *E. caballus gallicus*, si on applique ce dernier nom au petit Cheval magdalénien *E. arcelini*.

Au total, on peut conserver avec quelques corrections les zones 25 et 26 de Guérin et VIII et IX de Cordy. Pour les périodes antewürmiennes, les tentatives de biozonation fondées sur les Chevaux semblent encore condamnées à une alternative malheureuse : ou bien une succession de zones à contenu précis mais faux, ou bien un cadre plus proche de la réalité mais ou des zones à contenu et limites imprécises ont de plus tendance à se chevaucher.

PROBLÈMES GÉNÉRAUX DE TAXINOMIE DES CHEVAUX

Il n'est pas question ici de faire une revue bibliographique de toutes les options qui ont été prises dans ce domaine. Mais ces options impliquent des arguments ou des positions de principe touchant plusieurs questions qui méritent qu'on s'y arrête, notamment :

- les Chevaux domestiques appartiennent-ils à la même espèce que le Tarpan (*Equus ferus* = *Equus gmelini*, éteint depuis le siècle dernier) et/ou le Cheval de Przewalski (conservé en parcs zoologiques) ?
- quels arguments justifient l'application de noms spécifiques aux Chevaux fossiles ? Doit-on systématiquement utiliser des noms différents pour les Chevaux domestiques (*Equus caballus*) et sauvages (*Equus ferus* et/ou *E. przewalskii*) ?
- est-il possible de reconnaître des lignées de Chevaux ?

APPARTENANCE SPÉCIFIQUE DES CHEVAUX ACTUELS (ET SUBACTUELS)

Elles peuvent être discutées sur des arguments biologiques (Cheval de Przewalski et Chevaux domestiques) ou uniquement morphologiques (Tarpan et Chevaux domestiques).

Chevaux de Przewalski et domestiques - Malgré la proximité biologique globale, les différences dans le nombre chromosomique (Benirschke 1967 ; Hsu & Benirschke 1967-1971) et les anomalies gonadiques observées chez la moitié des hybrides mâles (Steklenev 1972) sont peut-être en faveur d'une différence spécifique. Les différences de l'ADN mitochondrial (Matthew & Ryder 1986) permettent de calculer un temps de divergence de l'ordre de 250.000 ans entre les Chevaux de Przewalski et les Chevaux domestiques de race arabe.

Tarpan et Cheval de Przewalski - Les restes de Tarpan sont rares : deux crânes et un squelette. Gromova (1959, 1963) a mis en évidence de nombreux caractères

différenciant Tarpan et Cheval de Przewalski qui, à son avis, sont des espèces distinctes, Même en laissant de côté les caractères crâniens et dentaires, les seules différences de proportions des segments de membres donnent beaucoup de poids à son opinion.

Au total, il me paraît justifié ou au moins défendable de distinguer *E. caballus*, *E. przewalskii* et *E. ferus*. Toutefois *E. ferus* est très mal documenté.

IDENTITÉ SPÉCIFIQUE DES CHEVAUX FOSSILES

Forsten (1988) cite quelques cas de sympatrie de Chevaux fossiles, ce qui bien sûr, amène à considérer qu'il s'agit de vraies espèces. Je n'ai pas examiné tous les cas en question mais il semble que certains sites au moins sont douteux, de l'avis même de Forsten. Il s'agit parfois d'anciennes collections de sorte que la présence simultanée de deux Caballins dans un site ne paraît pas parfaitement prouvée. Mais la preuve de la sympatrie est-elle indispensable pour justifier l'application de noms d'espèces aux Chevaux fossiles ?

Si on accepte l'idée que même les Caballins actuels peuvent être représentés par deux ou trois espèces, il n'y a pas de raison pour considérer, a priori, toutes les formes caballines fossiles comme des sous-espèces d'*E. caballus* ou d'*E. ferus* : une telle écriture n'apprend rien de plus sur le fossile que le fait qu'il est "caballin" et éventuellement "sauvage", ce qui est évident pour la plupart des fossiles. Il me paraît donc justifié d'utiliser des noms spécifiques pour désigner des Chevaux fossiles.

Par ailleurs, parler d'*E. przewalskii* ou d'*E. ferus* fossiles n'est acceptable que si la comparaison morphologique le justifie de façon précise. Parmi toutes les formes examinées dans ce travail, aucune ne ressemble au Tarpan et seul le Cheval de João Ramos (mal connu) se rapproche du Cheval de Przewalski par la taille et quelques proportions. Forsten (1988) suggère que les Chevaux dont les MCIII ont des largeurs distales moyennes inférieures à 52 mm doivent être rapportés à *E. przewalskii*. Cette option ne me paraît pas acceptable pour deux raisons. D'une part, la moyenne distale des MCIII d'*E. przewalskii* est nettement plus faible : 45,4 mm avec un maximum de 49 mm sur les 36 spécimens de mon échantillon ; Gromova (1949) ne donne pas la moyenne de son échantillon de 8 spécimens mais le maximum est le même. D'autre part, la taille n'est qu'un caractère parmi d'autres. Ainsi, parler d'une zone à *E. przewalskii* comme le fait Cordy (1982) revient en fait à parler d'une zone à petits Chevaux dont certains au moins ne sont ni des Chevaux de Przewalski, ni des Tarpans. L'application de noms spécifiques à ces formes fossiles me paraît préférable à une simplification artificielle qui masque les problèmes.

LIGNÉES DE CHEVAUX

L'utilisation de noms de sous-espèces fossiles (comme *E. mosbachensis palustris* ou *E. mosbachensis tautavelensis*) implique ou bien une forte ressemblance entre les nouvelles sous-espèces et la sous-espèce nominale, ou bien une probabilité de filiation fondée sur des formes intermédiaires dans le temps et la morphologie. Nous avons déjà souligné les différences entre les Chevaux de Lunel-Viel et de Mosbach. Le Cheval de l'Arago ressemble plus à celui de Mosbach mais en diffère quand même par ses protocônes beaucoup plus longs et son museau beaucoup plus large. Il est bien sûr possible de postuler une évolution pour inclure ces Chevaux dans la lignée d'*E. mosbachensis*, mais ce ne sera qu'une explication *ad hoc* tant que nous ne disposerons pas de formes intermédiaires qui la justifieraient. Dans le cas du Cheval de l'Arago, il me paraît plus fructueux de constater ses ressemblances avec celui du travertin inférieur d'Ehringsdorf et *E. chosaricus*, sans se laisser freiner par des *a priori* biostratigraphiques ou phylogéniques engendrés par le fait que le premier aurait 450.000 ans et le second 200.000. Si ces ressemblances ne résultent que d'un parallélisme, il est quand même intéressant de se demander ce qui en est la cause.

De façon plus générale, la répartition chronologique de nos types ne fait pas apparaître un schéma global, biostratigraphique ou phylogénique, simple. Les formes sont trop mal connues ou trop éloignées dans le temps et l'espace pour imposer des modèles de migrations ou d'évolutions locales. Si on en juge d'après nos données actuelles, il existe des ressemblances entre *E. mosbachensis* et *E. achenheimensis* qui en font peut-être une "lignée". Mais ce n'est que dans le cas du type I qui regroupe des formes anciennes de grande taille (*E. taubachensis*) et des formes plus récentes plus petites (*E. germanicus*) qu'on peut supposer une lignée évoluant de façon "isométrique" avec diminution de taille et conservation des proportions dentaires. Toutefois, les fossiles intermédiaires par la taille n'ont pas les mêmes proportions (Eisenmann & David, sous presse) ; la réduction de taille du corps a pu précéder celle des dents (fig. 5) ; cette évolution "allométrique" pourrait expliquer l'existence de formes comme celle de Combe Grenal 22-25, tout en rendant cette "lignée" difficile à suivre. Enfin, le remplacement apparent d'*E. germanicus* par *E. arcelini* implique aussi une diminution de taille et un changement de type. Il peut s'agir d'une migration ou d'une évolution locale qui ne sera établie que par la description de formes intermédiaires.

CONCLUSIONS

Plusieurs modèles, parfois contradictoires, ont été proposés pour expliquer les différences de taille et de

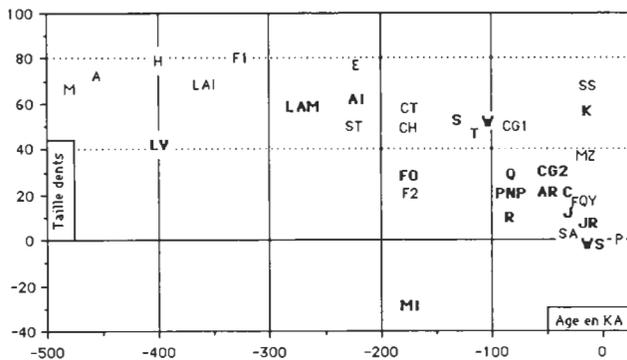


Figure 1 - Différences entre les logs décimaux des longueurs moyennes des P³-M² de Chevaux fossiles et de l'*Equus przewalskii* actuel. En caractères gras, les Chevaux de type I (tempéré). A = La Caune de l'Arago ; AI = Interglaciaire ante-Ipswichien ; AR = Arcy-sur-Cure (RGS) ; C = Camiac ; CG1 et CG2 = Combe-Grenal couches 22-25 et 12-15 ; CH = *E. chosaricus* ; CT = Châtillon-Saint-Jean ; E = travertin inférieur d'Ehringsdon ; F = Fontainhas ; F1 et F2 = La Fage I et II ; FO = Fontéchevade E ; H = Hoxnien ; J = Jauréns ; JR. = João Ramos ; K = Kostenki ; LAI et LAM = Loess anciens inférieurs et moyens d'Achenheim ; LV = Lunel-Viel ; M = Graues Mosbach ; MI = *E. misst* ; MZ = Mézine ; P = *E. przewalskii* ; PNP = Pair-Non-Pair ; Q = La Quina (couches B3 et C3) ; QY = Le Quéroy ; R = Remagen ; S = Abri Suard, couches 5-6 ; SA = Salemas ; SS = San Sidero 6 ; ST = Steinheim ; T = Travertins de Taubach ; W = Travertins de Weimar ; WS = couches supérieures de Weimar. *Differences between decimal logarithms of average P3-M2/ lengths of fossil borses and modern Equus przewalskii. In bold, Type I borses (temperate).*

proportions des Chevaux quaternaires (voir Forsten 1988). Chaque modèle se trouve confirmé dans quelques cas et infirmé dans d'autres. Confirmations et infirmations doivent être "pondérées" parce qu'elles sont inégalement documentées : quantité et qualité de matériel, risques de mélanges, précisions de l'âge géologique et des données climatiques diffèrent d'un gisement à l'autre. Dans le cas d'une discordance entre la taille, l'âge géologique, le "type" du Cheval et son environnement, s'agit-il d'un échantillon non représentatif, d'une exception à une bonne règle, d'une mauvaise règle, ou d'une mauvaise estimation de l'âge ou du climat ?

Un coup d'oeil aux tableaux 2 et 3 suffit à donner une idée de la valeur numérique des échantillons. On voit que la petite taille des dents de Lunel-Viel n'est pas bien documentée alors que la petite taille des métacarpiens est parfaitement établie. On voit que la différence de "type" dentaire entre l'ante-Ipswichien et Steinheim est sujette à caution, mais qu'on ne peut pas la mettre en doute pour ce qui est des travertins d'Ehringsdorf et de Taubach. Il est plus difficile, surtout dans le cas de vieilles collections d'estimer l'homogénéité du matériel, son âge géologique, et le climat correspondant. C'est d'autant plus grave que c'est souvent de telles collections qui ont fourni le matériel-type d'un taxon (Mosbach, Steinheim, Myssy, Toungouze, Remagen). De toute façon, les données

dont nous disposons sont trop rares pour permettre d'ignorer complètement les échantillons pauvres ou mal datés.

Dans la mesure où certaines observations au moins paraissent fiables, on peut dégager les faits suivants concernant le quand, le comment et le pourquoi des variations de taille et de proportions.

QUAND

Une diminution de taille notable prend place à partir d'il y a environ 100.000 ans, apparemment à l'intérieur d'une lignée. Les espèces antérieures à 100.000 ans et postérieures à 40.000 sont assez homogènes en ce qui concerne les dimensions. Des discordances entre taille et âge doivent être discutées pour Lunel-Viel, Myssy, La Fage II, Fontéchevade, San Sidero, Kostenki et Mézine.

COMMENT

Nobis (1971) a distingué des Chevaux fossiles à dents plus ou moins grandes par rapport à la hauteur au garrot, elle même évaluée à partir de la longueur des métapodes. Comme les métapodes entiers sont en général plus rares que les fragments distaux, j'ai préféré laisser de côté la hauteur au garrot et utiliser la largeur distale des MCIII comme indication de taille. D'ailleurs, dans la plupart des cas, la robustesse des Chevaux quaternaires est semblable, de sorte que la hauteur au garrot pourrait être calculée à partir de la largeur distale du MCIII ; font exception par leur gracilité : *E. przewalskii*, le Cheval de João Ramos et des couches supérieures de Weimar, et surtout les Chevaux de Salemas et Fontainhas. Comme le Cheval de Przewalski est relativement gracile, ses dents

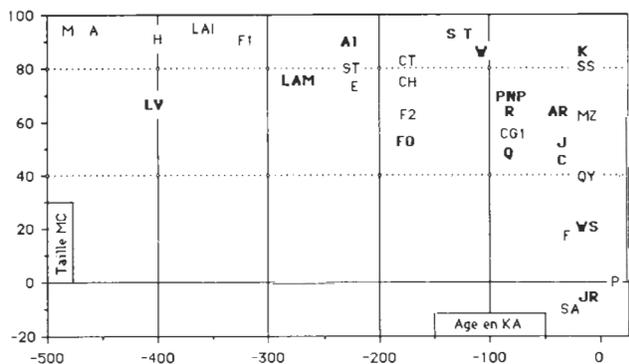


Figure 2 - Différences entre les logs décimaux des largeurs distales articulaires moyennes des MCIII de Chevaux fossiles et de l'*Equus przewalskii* actuel. En caractères gras, les Chevaux de type I (tempéré). Mêmes abréviations que Fig. 1. *Differences between decimal logarithms or average MCIII distal articular widths of fossil borses and modern Equus przewalskii. In bold, Type I borses (temperate). Same abreviations as in Fig. 1.*

paraissent petites par rapport à sa "hauteur" alors qu'elles sont grandes par rapport à sa "largeur".

La longueur moyenne des P³-M² est en général comprise entre 11,5 et 12,5 % de la longueur du MCIII et entre 51 % et 57 % de la largeur articulaire distale. Le diagramme de dispersion où la taille dentaire est entrée en fonction de la longueur du MCIII est moins documenté et plus confus que celui où elle est en fonction de la largeur distale. Sur celui-ci (fig. 3), la plupart des Chevaux à grandes dents (54 à 57 %) appartiennent aux types II ("froid") et III, tandis que la plupart des Chevaux de type I ("tempéré") ont des petites dents (51 à 54 %). Le Cheval de João Ramos fait exception.

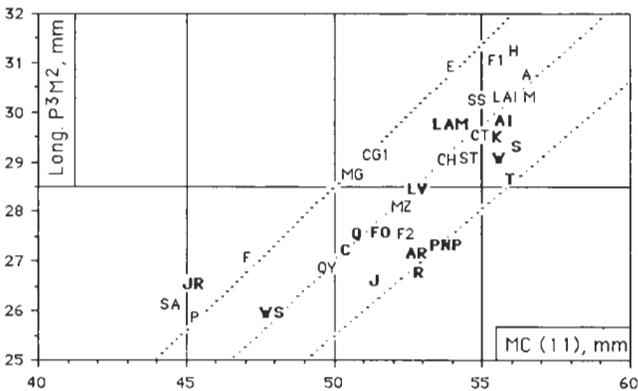


Figure 3 - Diagramme de dispersion des longueurs moyennes des P³-M² et des largeurs moyennes articulaires distales des MCIII de Chevaux fossiles et actuels. Mêmes abréviations que précédemment et MG = Monteagudo del Castillo. Les trois droites correspondent aux longueurs moyennes dentaires égales à 51, 54 et 57 % de la largeur moyenne du MCIII. En caractères gras, les Chevaux de type I (tempéré). Scatter diagram of average occlusal lengths of P³/M² and average MCIII distal articular widths of fossil horses and modern *Equus przewalskii*. In bold, Type I horses (temperate). Same abbreviations as in Fig. 1, and MG = Monteagudo del Castillo. The three lines correspond to P³/M² lengths equal to 51, 54, and 57 % of MCIII widths.

Le diagramme de la longueur moyenne du protocône des P³-M² en fonction de la largeur distale du MCIII (fig. 4) donne des résultats similaires : la plupart des Chevaux de type II ("froid") et parfois III ont des protocônes longs (plus de 27 % de la largeur distale du MCIII) tandis que les protocônes courts (moins de 27 %) se trouvent surtout chez les Chevaux de type I ("tempéré") et III. Font exception le Cheval de João Ramos et La Quina, et ceux de Steinheim et Châtillon-Saint-Jean.

Ces exceptions doivent toutes être gardées à l'esprit, mais seule celle de La Quina est correctement documentée.

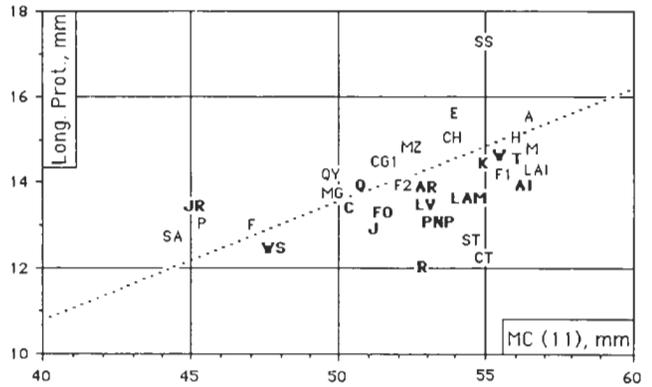


Figure 4 - Diagramme de dispersion des longueurs moyennes des protocônes des P³-M² et des largeurs moyennes articulaires distales des MCIII de Chevaux fossiles et actuels. Mêmes abréviations que précédemment et MG = Monteagudo del Castillo. La droite correspond aux longueurs moyennes protoconiques égales à 27 % de la largeur moyenne du MCIII. En caractères gras, les Chevaux de Type I (tempéré). Scatter diagram of average protocone lengths of P³/M² and average MCIII distal articular widths of fossil horses and modern *Equus przewalskii*. In bold, Type I horses (temperate). Same abbreviations as in Fig. 1, and MG = Monteagudo del Castillo. The line corresponds to protocone lengths equal to 27 % of MCIII widths.

POURQUOI

Deux points sont à discuter : les différences de proportions et les différences de taille. Malgré les discordances déjà signalées, il semble que les types de proportions peuvent être corrélés avec des conditions climatiques. A la suite de Gromova, on peut souligner que de grandes dents à longs protocônes sont avantageuses sous un climat plus rude avec une végétation plus coriace. Ou, comme Nobis, postuler une diminution de taille du corps, due à des conditions défavorables, avec retard dans la diminution de taille des dents. Dans les deux cas, la relation n'est pas simplement fonction de l'âge géologique, de sorte que les différences peuvent sembler à première vue anarchiques, d'où l'interprétation de Forsten qui ne voit là que des variantes intra-spécifiques extrêmes.

Les différences de taille ont tantôt été interprétées suivant la loi de Bergman (grandes tailles froides et continentales) tantôt de façon opposée, notamment par Gromova (1965) pour qui ce sont les Chevaux glaciaires et vivant dans un environnement xérophytique qui sont les plus petits, A l'appui de l'interprétation de Gromova vient le fait que la diminution de taille la plus notable semble coïncider avec le début du Würm. D'autres facteurs doivent cependant intervenir puisque vers la fin du Würm semblent exister à la fois des Chevaux petits (France et Portugal) et très grands (Italie).

Si les changements de taille et de proportions sont des réponses à une détérioration des conditions de vie, il

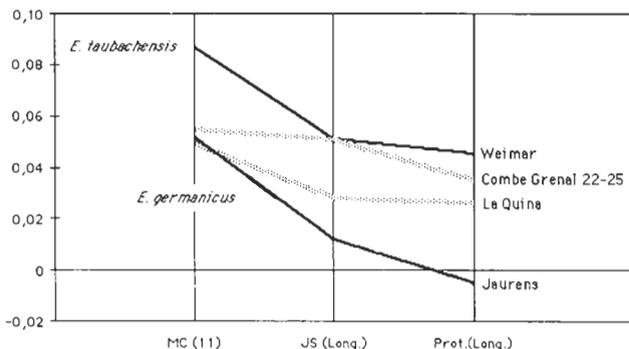


Figure 5 - Modèle possible de passage d'un Cheval de type tempéré (*E. taubachensis*) à un autre (*E. germanicus*). Différences entre les logs décimaux de mesures de Chevaux fossiles et de l'*Equus przewalskii* actuel. MC(11) = largeur distale articulaire moyenne des troisièmes métacarpiens ; JS (Long.) = Longueur moyenne des P³-M² ; Prot. (Long.) = Longueur moyenne des protocônes des P³-M². Comparé à *E. taubachensis*, (le Cheval de Weimar), le Cheval de Combe Grenal 22-25 (type frais) semble avoir réduit la taille de ses métapodes mais gardé de grandes dents. A La Quina, les dents sont beaucoup plus petites qu'à Weimar et Combe Grenal mais les protocônes sont encore assez longs. Une réduction de la longueur des dents et des protocônes permettrait de retrouver chez *E. germanicus* de Jaurens les proportions d'*E. taubachensis*, mais en plus petit. Tentative model of evolution from one "temperate" horse (*E. taubachensis*) to another (*E. germanicus*). Differences between decimal logarithms of measurements of fossil horses and modern *Equus przewalskii*. MC(11) = average MCIII distal articular widths ; JS (Long.) = average occlusal lengths of P3/M2 ; Prot. (Long.) = average protocone lengths of P3/M2. When compared to *E. taubachensis* from Weimar, the "cool" horse from Combe Grenal 22-25 seems to have reduced the size of its metapodials but conserved large teeth. The horse from La Quina has smaller teeth than the horses from Weimar and Combe Grenal, but the protocones are still relatively long. A further reduction in length of teeth and protocones may result in the pattern observed for *E. germanicus* : return to the proportions of *E. taubachensis* with reduced size.

est possible que des conditions défavorables induisent à la fois une diminution de taille et la conservation plus ou moins prolongée de grandes dents et de longs protocônes. Se trouverait ainsi expliquée l'existence de formes à métapodes "déjà" raccourcis mais à dents "encore" grandes (comme Combe Grenal 22-25) puis de formes à dents "déjà" plus petites mais à protocônes "encore" longs (comme La Quina), au milieu de la lignée *E. taubachensis* - *E. germanicus* (fig. 5).

D'après une communication personnelle récente du Professeur D. Torre, un âge anté-würmien est tout-à-fait vraisemblable pour San Sidero. Le grand Cheval de cette localité ne devrait donc pas figurer parmi les exceptions discutées plus haut.

Remerciements - J'exprime ma sincère gratitude à tous les conservateurs, collègues et amis qui m'ont donné accès et facilité l'étude de leurs collections, et notamment à ceux que je n'ai pas encore eu l'occasion de remercier : A. Currant et J. Hooker au British Museum, Londres ; H.D. Kahlke, R.D. Kahlke et L. Maul à l'Institut für Quartärpaläontologie de Weimar ; W.D. Heinrich à l'Humboldt Museum de Berlin ; I.V. Dorodnova, I.A. Dubrovo, V.Ju. Reshetov et V.I. Zhegallo au P.I.N et au M.G.R.I. de Moscou ; J.-L. Guadelli et F. Prat à l'Institut du Quaternaire de Bordeaux ; J.-F. Tourné-

piche au Laboratoire de Paléontologie de Poitiers ; M. Buisson au Musée de Saint-Germain-en-Laye. Le matériel d'Arcy-sur-Cure a été étudié en collaboration avec F. David qui m'a incitée à tenter de mettre au point une typologie des Chevaux quaternaires. Je remercie aussi beaucoup C. Mourer-Chauviré pour ses critiques et suggestions qui ont amélioré ce travail dans le fond et la forme.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARAMBOURG C. 1958 - Les gros Mammifères des couches tayaciennes. In : La grotte de Fontéchevade. *Arch. Inst. Paléont. Hum.*, 29 : 185-229.
- BELAN N.G. 1985 - Pozdnepleistotsenovaya shirokopalaya loshad' bassejna Desny. *Trudy Zool. Inst. Ak. Nauk SSSR*, 131 : 50-63 (en russe).
- BENIRSCHKE K. 1967 - The chromosomes of the family Equidae. *Mamm. Chrom. Newsletter*, 8 : 231-232.
- BLACKWELL B., SCHWARCZ H.P. & DEBENATH A. 1983 - Absolute dating of Hominids and Palaeolithic artifacts of La Chaise-de-Vouthon (Charente), France. *J. Archeological Science*, 10 : 493-513.
- BONIFAY M.-F. 1980 - Le Cheval du Pléistocène moyen des Grottes de Lunel-Viel (Hérault) *Equus mosbachensis palustris* n. ssp. *Gallia Préhistoire*, 23 (2) : 233-281.
- CARDOSO J. L. & V. EISENMANN 1989 - *Equus caballus antunesi*, nouvelle sous-espèce quaternaire du Portugal. *Palaeovertebrata*, 19 (2) : 47-72.
- CHAPOTAT G., DAVID L., DREVON G., EVIN J., GUÉRIN C., MABILON G., MARIEN G. & WALTER B. 1980 - Nouvelles datations par le radiocarbone des formations alluviales de la moyenne vallée du Rhône liées aux fronts glaciaires würmiens des Alpes occidentales. *C.R. Ac. Sc.*, 291, D : 159-162.
- CORDY J.-M. 1982 - Biozonation du Quaternaire postvillafanchien continental d'Europe occidentale à partir des Grands Mammifères. *Ann. Soc. géologique Belgique*, 105 : 303-314.
- DAVID P. & PRAT F. 1962 - Sur la présence d'un cheval de grande taille dans certains horizons moustériens de la station de La Chaise de Vouthon (Charente). *Bull. et Mém. de la Soc. archéol. et hist. de la Charente* : 15 p.
- DE GIULI C. 1980 - La fauna di Maglie (Lecce). I Vertebrati fossili italiani, catalogo della Mostra, Verona : 241.
- EISENMANN V., CRÉGUT E. & MOIGNE A.-M. 1985 - *Equus mosbachensis* et les grands Chevaux de la Caune de l'Arago et de Lunel-Viel craniologie comparée. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 4, 7(2), C : 157-173.
- EISENMANN V. 1988 - Tentative typology and biostratigraphy of some middle and late pleistocene western european horses. *II Quaternario*, 1(2) : 103-109.
- EISENMANN V. & DAVID F., sous presse - Le Cheval de Mauran (Haute Garonne) : forme de transition entre *Equus taubachensis* et *Equus germanicus* ?

- FORSTEN A. 1988 - The small caballoid horse of the upper Pleistocene and Holocene. *J. Anim. Breed. Genet*, **105** : 161-176.
- FREUDENBERG W. 1911 - Beiträge zur Gliederung des Quartärs von Weinheim a. d. Bergstrasse, Mauer b. Heidelberg, Jockgrim i. d. Pfalz u. a. und seine Bedeutung für den Bau der oberrheinischen Tiefebene. *Notizblatt des Vereins für Erdkunde und der Grossh. Geolog. Landesanstalt*, **IV**, 32 : 76-149.
- GROMOVA V.I. 1949 - Istorija loshadej (roda *Equus*) v Starom Svete. Chast' 1. Obzor i opisanie form. *Trudy paleont. Inst.. Akad. Nauk SSSR*, **17** (1) : 373 p.
- GROMOVA V.I. 1959 - O skelete tarpána (*Equus caballus gmelini* Ant.) i drugikh sovremennykh dikikh loshadej. (Chast'1). *Byulleten' Moskovskova obshchestva ispytatelej prirody. otdel Biologii*, **64** (4) : 99-124 (en russe).
- GROMOVA V.I. 1963 - O skelete tarpána (*Equus caballus gmelini* Ant.) i drugikh sovremennykh dikikh loshadej. (Chast'2). *Trudy Moskovskova obshchestva ispytatelej prirody*, **10** : 10-61 (en russe).
- GROMOVA V.I. 1965 - Kratkij obzor chetvertichnykh mlekopitayushchikh Evropy. Nauka : 142 p.
- GUADELLI J.-L. 1986 - Révision de la sous-espèce *Equus caballus gallicus* : contribution du Cheval à la connaissance des paléoenvironnements. *11ème Réunion des Sciences de la Terre*, Clermont-Ferrand, Soc. Géol. Fr. édit. : 85.
- GUADELLI J.-L. 1987 - Contribution à l'étude des Zoocénoses préhistoriques en Aquitaine (Würm ancien et interstade würmien). *Thèse de Doctorat, Univ. de Bordeaux I*, 3 vol. : 568 p.
- GUADELLI J.-L. 1989 - Les Equidés. In M. CAMPY, J. CHALINE & M. VUILLEMEY : La Baume de Gigny (Jura). 27ème supplément à *Gallia Préhistoire* : 89-95.
- GUÉRIN C., MOURER-CHAUVIRÉ C., BALLÉSIO R., FAURE M. & DEBARD E. 1983 - Biostratigraphie comparée des faunes de grands Mammifères et d'Oiseaux du Pléistocène moyen et supérieur en Europe occidentale et en URSS d'Europe. *Bull. Ass. fr. Etude du Quaternaire*, **14-15**, 1983-2/3 : 133-144.
- GUÉRIN C. 1990 - Biozones or Mammal Units ? Methods and limits in Biochronology. In E.H. LINDSAY *et al.* (eds.) : European Neogene Mammal Chronology. Plenum Press : 119-130.
- HEINRICH W.D. 1989 - Biostratigraphische Untersuchungen an fossilen Kleinsäugerresten aus dem Travertin von Biltzingsleben. *Ethnographisch Archäologisch Zeitschrift*, **30** : 379-393.
- HSU T.C. & BENIRSCHKE K. 1967-1977 - An Atlas of Mammalian Chromosomes. *Springer Verlag* (ed.), **10**.
- KAHLKE H.-D. 1975 - Zur chronologischen Stellung der Travertine von Weimar-Ehringsdorf. Zur biostratigraphischen Grenze zwischen Interglazial und Glazial im mitteleuropäischen Kontinentalbereich aus der Grundlage der Grosssäuger - Assoziationen. *Abhandlungen zentr. geol. Inst.*, **23** : 591-596.
- KUZMINA I.E. 1980 - Late Pleistocene broad-toed horse of the upper Don. *Trudy Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, **93** : 91-118 (en russe).
- MATTHEW G.J. & RYDER O. 1986 - Mitochondrial DNA Evolution in the Genus *Equus*. *Mol. Biol. Evol.*, **3** (6) : 535-546.
- MUSIL R. 1977 - Die Equidenreste aus den Travertinen von Taubach. *Quartärpaläontologie*, **2** : 237-264.
- MUSIL R. 1984 - Die Equiden-Reste aus dem Travertin von Weimar. *Quartärpaläontologie*, **5** : 369-380.
- NEHRING A. 1884 - Fossile Pferde aus deutschen Diluvial-Ablagerungen und ihre Beziehungen zu den lebenden Pferden. Ein Beitrag zur Geschichte des Hauspferdes. *Landwirthschaf. Jahrb.*, **13** : 81-160.
- NIKIFOROVA K.V., KRASNOV I.I., ALEKSANDROVA L.P., VASILIEV YU.M., KONSTANTINOVA N.A. & CHEPALYGA A.L. 1982 - Khronostratigraficheskaya skhema verkhnepliotseenovyykh-antropogenovyykh otlozhenij Evropejskoj chasti SSSR. In E.V. SHANTSER (ed.) : Chetvertichnaya sistema. Moskva "Nedra", 1.
- NOBIS G. 1971 - Vom Wildpferd zum Hauspferd. *Böhlman Verl.* : 1-96.
- PRAT F. 1968 - Recherches sur les Equidés pléistocènes de France. *Thèse de Sci. nat., Bordeaux* : Fac. sci., 4 vol. : 662 p.
- REICHENAU W. von 1915 - Beiträge zur näheren Kenntnis fossiler Pferde aus deutschen Pleistozän, insbesondere über die Entwicklung und die Abkautstadien des Gebisses vom Hochterrassenpferd (*Equus mosbachensis* v.R.). *Abh. Grossherz.-Hess. Geol. Landesanst. Darmstadt*, **7** (1) : 155 p.
- STEKLENEV E.P. 1972 - Vidovye razlichija spermiev predstavitelej semejstva lohadinykh (Equidae) v svazi s ikh gibridizatsiej. *Tsitologija i genetika*, **6** (4) : 338-344 (en russe).
- SUTCLIFFE A. J. 1986 - On the track of Ice Age mammals. *British Museum (Natural History)* : 224 p.
- TOURNEPICHE J.-F. 1985 - Biochronologie des faunes antewürmiennes de Charente. *Bull. Soc. Anthrop. S.O.*, **20** (2-3) : 131-143.
- TOURNEPICHE J.-F. 1986 - L'occupation épipaléolithique de la grotte du Quéroy, commune de Chazelles (Charente). *IIIème Congrès national des Sociétés savantes. Poitiers, Pré- et Protohistoire* : 207-221.
- VANGENHEIM E. A. & ZAZHIGIN V.S. 1982 - Obzor faunisticheskikh kompleksov i faun territorii SSSR. In E.V. SHANTSER (ed.) : Chetvertichnaya sistema, 1. Moskva "Nedra" : 267-279 (en russe).
- WERNERT P. 1957 - Stratigraphie paléontologique et Préhistoire des sédiments quaternaires d'Alsace Achenheim. *Mém. Serv. Carte géol. Alsace et Lorraine*, **14** : 262 p.