

FOLIVORES ET TONDEURS D'HERBE: FORME DE LA SYMPHYSE MANDIBULAIRE DES ÉQUIDÉS ET DES TAPIRIDÉS (PERISSODACTYLA, MAMMALIA)

VÉRA EISENMANN

EISENMANN V. 1998. Folivores et tondeurs d'herbe: forme de la symphyse mandibulaire des équidés et des tapi-ridés (Perissodactyla, Mammalia). [Browsers and grazers: symphyseal shapes in equids and tapirs (Perissodactyla, Mammalia)]. *GEOBIOS*, 31, 1: 113-123. Villeurbanne, le 28.02.1998.

Manuscrit déposé le 31.07.1996; accepté définitivement le 14.10.1996.

RÉSUMÉ - Les symphyses mandibulaires de 47 tapirs (folivores) et 46 équidés (tondeurs d'herbe) modernes diffèrent par leurs proportions. Au Turolien, des proportions que nous avons interprétées comme tondeuses se trouvent associées à des dents jugales inférieures hipparioniennes (Samos, Salonique). Au Plio-Pléistocène, tous les *Hipparion* tondeurs ont des doubles boucles caballines, mais tous les *Hipparion* caballins ne paraissent pas être des tondeurs. Il n'y a pas non plus de corrélation avec la forme des incisives inférieures. Différentes modalités de caractères étant associées différemment suivant les espèces, il est quasiment impossible de reconnaître une espèce à partir d'un caractère, aussi spécialisé qu'il paraisse.

MOTS-CLÉS: *EQUUS*, *HIPPARION*, *TAPIRUS*, RÉGIME, SYMPHYSE, INCISIVES.

ABSTRACT - A tentative interpretation of Vallesian, Turolian, and Plio-Pleistocene *Hipparion* diets is based on the proportions of the mandibular symphysis in 47 tapirs, 47 *Hipparion*, and 46 *Equus*. Modern *Equus* (grazers) and tapirs (browsers) differ by the shape of the mandibular symphysis. Vallesian *Hipparion* (Turkey, Moldova, Algeria) and most Turolian *Hipparion* (Spain, Moldova, Georgia) have proportions akin to the modern tapirs. Some Turolian *Hipparion* (Samos and Saloniki) have the proportions of grazers. Both types of symphyses are found during the Pliocene and Pleistocene of Africa, Europe, and Asia. There is no clear association with the enamel pattern of the lower cheek teeth, nor with the shape of the lower incisors. The existence of various "mosaic" associations of characters in various species precludes any reliable extrapolation from a single character to a specific determination.

KEYWORDS: *EQUUS*, *HIPPARION*, *TAPIRUS*, DIET, SYMPHYSIS, INCISORS.

INTRODUCTION

Les interprétations écologiques des faunes fossiles reposent souvent sur un raisonnement actualiste sans nuances. De ce point de vue, un *Equus* sera considéré comme un indicateur de milieu plat et ouvert de type savane et un *Hipparion* sera volontiers assimilé à un *Equus* (de Bonis et al. 1992). Cette schématisation est certainement excessive; même les espèces actuelles du genre *Equus* diffèrent par leurs habitats; leurs squelettes en portent d'ailleurs les signes (Eisenmann 1984). Pour ce qui est des hipparions de l'Ancien Monde, les plus anciens se distinguent assez bien des plus récents; les premiers habitaient probablement des forêts tandis que les seconds semblent être des formes de savanes (Forstén 1968).

Depuis quelques années on cherche à déterminer

le régime alimentaire des animaux fossiles par des méthodes chimiques comme la biogéochimie isotopique du collagène (Bocherens et al. 1990; Wang et al. 1994) ou par l'étude de la micro-usure dentaire (Hayek et al. 1992; Solounias & Moelleken 1992). Nous reviendrons plus tard sur les difficultés rencontrées par Hayek et al. Notons pour le moment que le seul examen de la forme des prémaxillaires d'un ruminant permet déjà de le classer parmi les "folivores" (browsers), les "tondeurs d'herbe" (grazers) ou les formes intermédiaires (Solounias et al. 1988). En principe, chez les ruminants, comme chez les rhinocéros, fossiles ou actuels (Garutt et al. 1982; Groves 1972), un museau carré et large facilite la coupe de l'herbe au ras du sol, tandis qu'un museau étroit, arrondi et allongé permet une préhension plus sélective de feuilles ou de rameaux dans un buisson. Le présent travail montre quels renseignements peuvent apporter à

ce sujet quelques observations de la symphyse mandibulaire et des incisives d'équidés néogènes et actuels.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Comme les équidés actuels n'ont pas la réputation de brouter des feuilles bien qu'ils en mangent à l'occasion, j'ai choisi comme modèles de folivores les tapirs. Le matériel se compose de 47 mandibules adultes de *Tapirus terrestris*, *T. bairdi*, *T. pinchacus* et *T. indicus* appartenant surtout aux collections de l'American Museum of Natural History (AMNH), New York, et aussi aux Musées d'Histoire naturelle de Bâle, Leiden et Bruxelles. Comme modèles d'équidés tondeurs d'herbe, j'ai choisi des représentants uniquement sauvages d'espèces asiatiques (*Equus hemionus* = hémionc et *E. przewalskii* = cheval sauvage actuel) en excluant les animaux de zoos. La plupart de ces spécimens se trouvent dans les collections de l'Institut Zoologique de Saint-Petersbourg (ZIN) et au Musée Zoologique de l'Université de Moscou. Les chevaux fossiles quaternaires sont représentés par *E. scotti*, le premier vrai cheval d'Amérique du Nord (Rock Creek, Texas: Chicago, Field Museum P 12895) et deux chevaux du Pléistocène récent de Sibérie et de Russie (îles Liakhov: ZIN 3973 et bords de la Volga: CNIGR 2932-14). Le matériel comprend au total 46 mandibules d'*Equus*. Dans un deuxième temps, 47 spécimens d'*Hipparion* (le Tabl. 1 donne la liste des espèces étudiées) ont été comparés aux *Equus* et tapirs.

Parmi toutes les proportions qu'on peut comparer sur des mandibules, celles du museau sont parti-

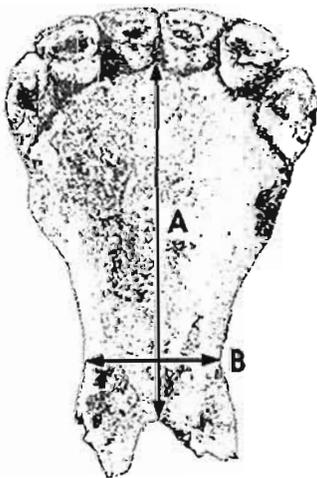


FIGURE 1 - Vue occlusale de la symphyse MK 76-836 (Gomboré II, Melka Kunturé, Ethiopie). A: longueur de la symphyse; B: largeur minimale. Occlusal view of the mandibular symphysis MK 76-836 (Gomboré II, Melka Kunturé, Ethiopie). A: symphyseal length; B: symphyseal width.

culièrement intéressantes à la fois parce qu'elles sont directement impliquées dans la prise de la nourriture et parce qu'elles se trouvent sur une partie osseuse souvent bien conservée, même sur des fragments sans dents. La longueur de la symphyse et sa largeur minimale hors tout au niveau de l'étranglement symphysaire (Fig. 1A,B) sont assez faciles à mesurer. Pour ce couple de mesures, des droites de régression ont été calculées et tracées chez les *Equus* et les tapirs. Les données concernant les *Hipparion* ont ensuite été placées par rapport à ces droites. En règle générale, seules les symphyses d'animaux adultes et en bon état ont été retenues dans cette étude.

TAPIRS FOLIVORES ET EQUUS TONDEURS D'HERBE

La Figure 2 montre que la symphyse est plus courte et plus large chez les *Equus* "tondeurs d'herbe" que chez les tapirs "folivores". Les pentes des deux droites de régression (0,317 pour *Equus* et 0,387 pour les tapirs) ont près de 99% de chance d'être identiques. Par ailleurs, les nuages sont assez dispersés et les intervalles de confiance à 95% sont d'environ ± 8 mm de chaque côté des deux droites. En conséquence, les zones de confiance se chevauchent entre les droites de régression. Un Tapir (*T. indicus*, AMNH 130108, New York, U.S.A.) se trouve plus près des *Equus* que des tapirs. Deux tapirs et deux *Equus* se placent juste au milieu. Notons qu'à l'intérieur du nuage des *Equus*, les trois chevaux fossiles ont les plus grandes dimensions et que le plus ancien cheval fossile, *E. scotti* et aussi le plus grand, a bien des proportions de tondeur.

HIPPARIONS: TONDEURS ET/OU FOLIVORES ?

VALLÉSIEN

Le matériel est très restreint: une mandibule d'*Hipparion sarmaticum* sans numéro, provenant de Kishinev, Moldavie (Lungu 1984) mesurée à l'Institut de Paléontologie de Tiflis, Géorgie; une mandibule provenant de Yassiören, Turquie (Paris, Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN):1972); deux mandibules d'*H. africanum* de Bou Hanifia, Algérie (Ibidem: 51-9-89 et 51-9-143). Les longueurs des symphyses sont de 82, 78, 80 et 75mm; les largeurs sont respectivement de 30, 30, 30,5 et 31 mm. Par rapport aux tapirs et aux *Equus* de la figure 2, les quatre symphyses se placent avec les tapirs.

FIGURE 2 - Diagramme de dispersion et droites de régression pour les longueurs et largeurs symphyseales d'*Equus przewalskii*, *E. hemionus*, *Tapirus terrestris*, *T. bairdi*, *T. pinchucus* et *T. indicus*. Scatter diagram and regression lines for symphyseal lengths and widths.

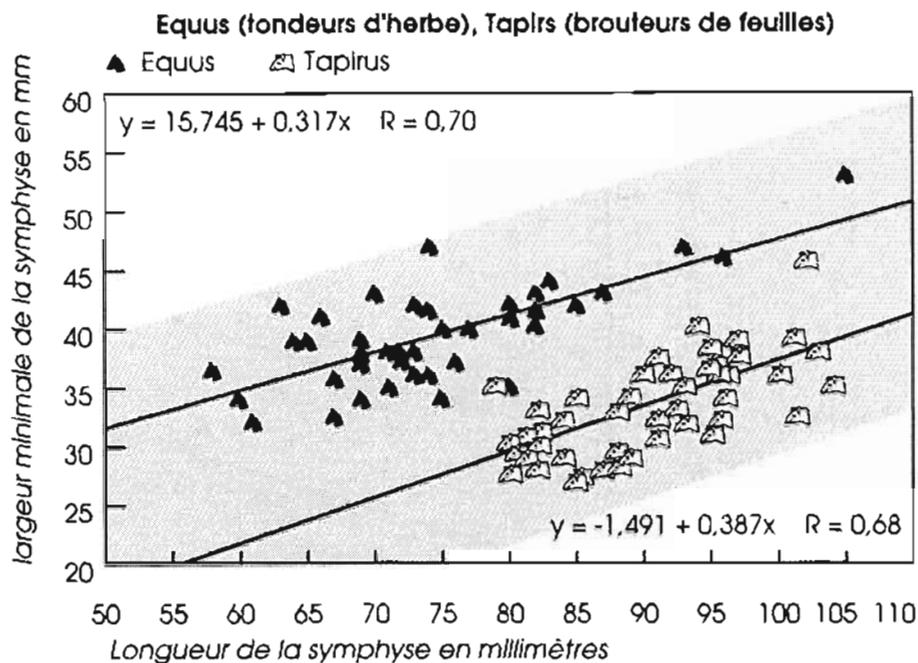
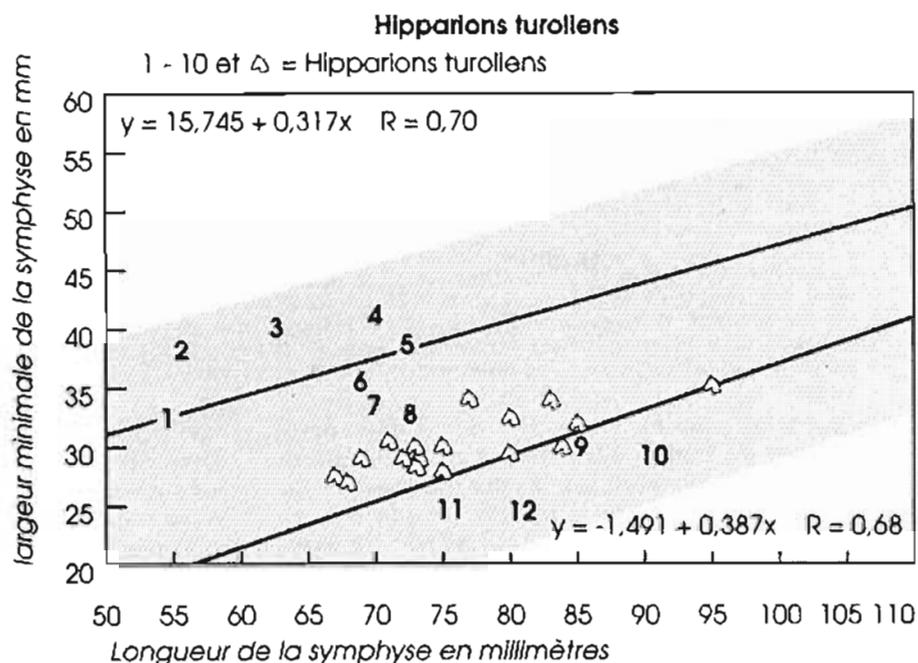


FIGURE 3 - Diagramme de dispersion et droites de régression pour les longueurs et largeurs symphyseales d'hipparions turoliens. 1. *H. cf. matthewi*, Samos, Grèce (MN-MN:1911-23). 2. *H. cf. matthewi*, Salonique, Grèce (MNHN: Slq 284). 3. *H. cf. dietrichi*, Salonique, Grèce (MNHN: Slq 289). 4. *H. dietrichi*, Q1, Samos, Grèce (MNHN: 20655). 5. *H. dietrichi*, Samos, Grèce (Musée d'Histoire Naturelle de Genève: 825.1.1). 6. *H. cf. dietrichi*, Salonique, Grèce (MNHN: Slq 290n). 7. *H. giganteum*, Grebeniki, Moldavie (Moscou: MGRI 2051). 8. *H. giganteum*, Grebeniki, Moldavie (Moscou: MGRI 906). 9. *H. cf. mediterraneum*, Los Hoyelas, Espagne (MNHN: Hoy 1). 10. *H. garedzicum*, Bazeleti, Géorgie (Tiflis: B 54). 11. *H. tudorovense*, Tudorovo, Moldavie (Odessa: 1783-2). 12. *H. tudorovense*, Tudorovo, Moldavie (Odessa: 1783-1). Figurés blancs: *H. primigenium*, Piera, Espagne (Musée de Sabadell: 6275, 6276, 6277, 6280, 6342, 52083, 52485); *H. moldavicum* Taraklia, Moldavie (Moscou: PIN 1265-2957, 3643, 4189, 6605, 6944, et 2 sans numéros); *H. cf. moldavicum* Chobruchi, Moldavie (Moscou: MGR1 2078). Scatter diagram and regression lines for symphyseal lengths and widths of Turolian hipparions.



TUROLIEN

Le matériel est décrit en détail en légende de la Figure 3. La plupart des spécimens se situent au voisinage des tapirs; les proportions "folivores" sont accentuées chez les *Hipparion* de Tudorovo, Bazeleti et Las Hoyelas. Au contraire, les trois symphyses de Salonique et les trois symphyses de

Samos présentent des proportions proches de celles des chevaux et des hémionés. Un spécimen de Grebeniki et un spécimen de La Piera occupent une position intermédiaire.

PLIOCÈNE ET PLÉISTOCÈNE

Le matériel est décrit en détail en légende de la Figure 4. La plupart des symphyses d'*Hipparion*

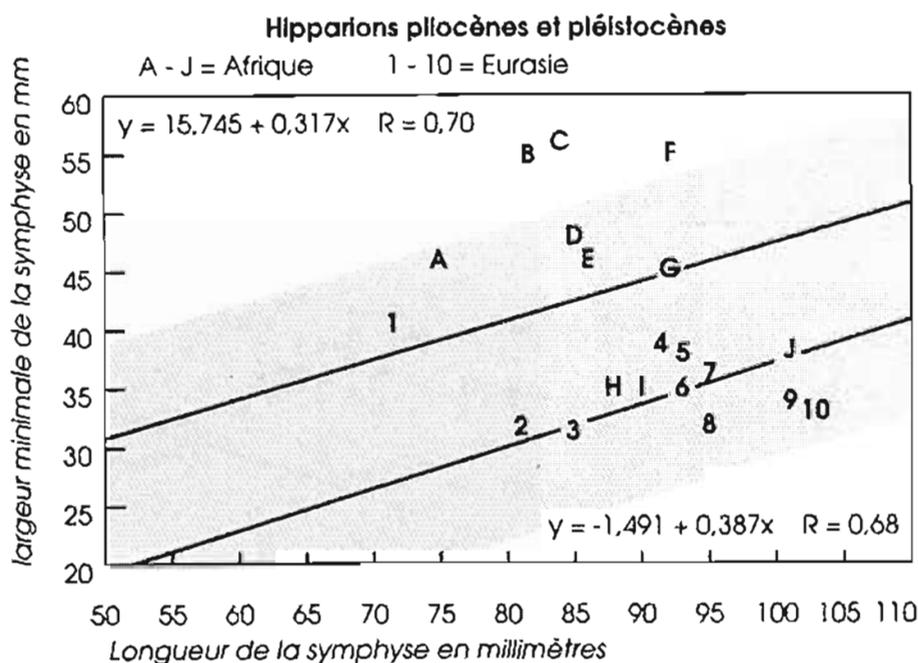


FIGURE 4 - Diagramme de dispersion et droites de régression pour les longueurs et largeurs symphysaires d'hipparions pliocènes et pléistocènes. **Afrique.** A. *Hipparion* sp., Garba IV D, Melka Kunturé, Ethiopie (moulage de MK 74-6767). B. *H. (Eurygnathohippus)* cf. *cornelianum*, Bed II, Olduvai, Tanzanie (moulage de BK II Old 52.067/5344). C. *H. (Eurygnathohippus)* cf. *cornelianum*, Bed II, Olduvai, Tanzanie (moulage de BK II Old 52.293). D. *H. cf. ethiopicum*, Laetoli locality 18, Ndolanya Beds, Tanzanie (Laet.76, 18.253; Hooijer 1979). E. *H. cf. ethiopicum*, Vogelfluss, Tanzanie, (moulage de MB 9./10.38). F. *H. (Eurygnathohippus)* cf. *cornelianum*, Gadjirero, Tanzanie, (moulage de MB.10/J 18/2.39). G. *H. cf. ethiopicum*, Koobi Fora, sub KBS, Est Turkana, Kenya (Nairobi: KNM ER 1626). H. *H. cf. baardi*, Langebaanweg E, République Sud-Africaine (L 20541; Hooijer 1976). I. Equidé gen. sp., (Gomboré II, Melka Kunturé, Ethiopie (moulage de MK 76-836). J. *Hipparion* sp., Denen Dora, Hadar, Ethiopie (Al. 340-8). **Eurasie.** 1. *H. (Plesiohipparion)* *houfenense*, Formation de Gaozhuang, Yinjiao, Yushe, Chine (THP 10733; Qiu et al. 1988). 2. *H. (Proboscoidipparion)* *pater*, localité 26 de Licent, Baihaicun, Chine (THP 14312; Qiu et al. 1988). 3. *H. (Plesiohipparion)* *huangheense*, Formation de Youhe (?), Yushe, Chine (THP 10097; Qiu et al. 1988). 4. *H. (Baryhipparion)* *insperatum*, Formation de Gaozhuang, Yinjiao, Yushe, Chine (THP 10302; Qiu et al. 1988). 5. *H. (Baryhipparion)* *chicoicum*, Chamar, Mongolie (PIN 3381-53). 6. *H. (Plesiohipparion)* cf. *houfenense*, Chamar, Mongolie (PIN 2326-970 C). 7. *H. crusafonti*, Villaroya, Espagne (Sabadell: vieux mâle sans numéro). 8. *H. dermatorhinum*, Turoulien, Baode, Shanxi, Chine (YV 8242; Qiu et al. 1988). 9. *H. (Plesiohipparion)* cf. *houfenense*, Hsi Chwang, Nihowan, Chine (moulage de F:AM 11820 = 96 B 1031). 10. *H. crassum*, Perpignan, France (Musée d'Histoire Naturelle de Lyon: Pp 208 et deux fragments Pp 215). Scatter diagram and regression lines for symphyseal lengths and widths of Pliocene and Pleistocene hipparions.

d'Afrique se placent avec celles des *Equus*: deux spécimens du Bed II d'Olduvai et un de Gadjirero ont même des proportions "hyper-tondeuses". La plupart des symphyses d'Eurasie se placent au voisinage des tapirs. Les exceptions sont la symphyse de Yushe qui appartient peut-être à un tondeur et trois spécimens qui semblent appartenir à des folivores (Langebaanweg E; Melka Kunturé, Gomboré II; Hadar, Denen Dora).

DISCUSSION DE CAS PARTICULIERS

PLIOCÈNE ET PLÉISTOCÈNE D'AFRIQUE

Les espèces très évoluées d'*Hipparion*, en particulier au Plio-Pléistocène en Afrique, se distinguent des *Hipparion* typiques du Miocène par toute une

série de caractères: grande taille; crânes sans fosse préorbitaire; vomers particuliers; sillons le long des couronnes des incisives; troisièmes incisives réduites (seulement en Afrique); premières et secondes incisives larges et alignées (d'où une forme rectangulaire du museau qui évoque les *Platybelodon*); dents à couronnes en général hautes (quoique la hauteur soit bien difficile à comparer de façon rigoureuse); dents jugales inférieures à doubles boucles caballines, avec ectostylides (seulement en Afrique) et avec ectoflexides courts sur les molaires (surtout en Afrique). Le développement extrême de l'un et/ou l'autre de ces caractères inspira la description de plusieurs genres ou sous-genres: en trois ans (1930 à 1933) *Eurygnathohippus*, *Notohipparion*, *Stylohipparion* et *Lybihipparion* furent créés par Van Hoepen, Houghton et Joleaud, pour des *Hipparion* d'Afrique du Sud et du Nord. Dix ans plus tard, en

AFRIQUE PLIOCÈNE, PLÉISTOCÈNE	Denen Dora, Hadar	<i>H. sp.</i>
	Gadjirero	<i>H. cf. cornelianum</i>
	Garbn IV D	<i>H. sp.</i>
	Gomboré II	Equidé, gen. sp.
	Koobi Fora, KBS	<i>H. cf. ethiopicum</i>
	Langebaanweg E	<i>H. cf. baardi</i>
	Ndolanya Beds	<i>H. cf. ethiopicum</i>
	Olduvai, Bed II	<i>H. cf. cornelianum</i>
	Vogelfluss	<i>H. cf. ethiopicum</i>
	Baibaicun	<i>H. pater</i>
ASIE PLIOCÈNE, PLÉISTOCÈNE	Chumar	<i>H. tchicoicum, H. cf. houfenense</i>
	Nihowan	<i>H. cf. houfenense</i>
	Perpignan	<i>H. crassum</i>
	Villaroya	<i>H. crusafonti</i>
	Yushe	<i>H. houfenense, H. huangheense</i>
ASIE, TUROLIEN	Yushe	<i>H. insperatum</i>
	Baode	<i>H. dermatorhinum</i>
	Bazaleti	<i>H. garedzicum</i>
	Grebeniki	<i>H. giganteum</i>
	Chobruchi	<i>H. cf. moldavicum</i>
EUROPE TUROLIEN	Las Hoyelas	<i>H. cf. mediterraneum</i>
	Piera	<i>H. primigenium</i>
	Salonique	<i>H. cf. dietrichi, H. cf. matthewi</i>
	Samos	<i>H. dietrichi, H. cf. matthewi</i>
	Taraklia	<i>H. moldavicum</i>
VALLÉSIEN	Tudorovo	<i>H. tudorovense</i>
	Bou Hanifin	<i>H. africanum</i>
	Kichinev	<i>H. sarmaticum</i>
	Yassiören	<i>H. sp.</i>

TABLEAU 1 - Liste des espèces d'*Hipparion* étudiées dans ce travail. List of the *Hipparion* species studied in the present work.

Afrique de l'Est, Dietrich (1942) distingue à l'intérieur de *Stylohipparion* un stade évolutif sans ectostylide: *Hypsohipparion*. Dietrich est ainsi le premier à montrer que deux caractères évolués, la double boucle caballine et l'ectostylide, ne sont pas nécessairement associés. L'interprétation de Dietrich a du mal à s'imposer: ni Arambourg (1970) ni Hooijer (1975) ne l'acceptent tant il est difficile de concevoir que toutes les bizarreries des *Hipparion* africains tardifs ne sont pas indissolublement liées entre elles (pour Arambourg et Hooijer, des jugales inférieures avec des doubles boucles caballines et sans ectostylides ne peuvent appartenir qu'à des chevaux). D'autres difficultés résident dans l'interprétation de toutes ces bizarreries. La hauteur des couronnes et la forme rectangulaire du museau peuvent facilement s'interpréter comme des signes d'adaptation à un régime herbivore. Comme elles accompagnent en général des doubles boucles caballines et des ectostylides, il est tentant de supposer un régime herbivore à tous les *Hipparion* qui présentent au moins un des caractères en question. Trois symphyse d'*Hipparion* évolués présentent néanmoins des proportions qui les rapprochent des tapirs et non des chevaux ni des hémiones. Nous allons examiner plus en détail ces trois exceptions.

Langebaanweg, carrière E, mandibulaire L 20541

Hendey (1976; 1978) a montré que les fossiles provenant de la carrière E de Langebaanweg dataient du Pliocène inférieur et étaient notablement plus anciens que ceux de la carrière Baard.

Les données palynologiques sur Langebaanweg E sont très pauvres (Scott 1995) mais semblent indiquer la présence de "fynbos" (buissons, maquis) et de plantes marécageuses. Chez l'*Hipparion* de la carrière E, le crâne présente une fosse préorbitaire. La symphyse mandibulaire (L 20541) dont les mesures sont données par Hooijer (1976) a des proportions folivores. Les jugales inférieures de cette mandibule ne sont pas caballines et n'ont pas d'ectostylides (Hooijer 1976, pl. 6, fig. 2).

Au Pléistocène, la même région pouvait porter aussi des maquis (Cooke 1962). *Hipparion baardi* (carrière Baard), vieux d'environ 2 Ma, est assez mal connu. Ses dents jugales inférieures n'ont toujours pas d'ectostylides mais se distinguent bien de celles de l'*Hipparion* pliocène par des doubles boucles typiquement caballines (Boné & Singer 1965). En revanche, l'hypsodontie ne paraît pas plus forte qu'au Pliocène (Hooijer 1976). Si la végétation n'a pas changé, on comprend que l'hypsodontie n'ait pas changé elle non plus. Dans ce cas, la morphologie de la double boucle ne serait pas liée de façon évidente à une fonction, ni son évolution à une adaptation nouvelle.

Hadard, Membre de Denen Dora, mandibule AL 340-8

Le Membre de Denen Dora est situé entre les tufs TT et KHT (Taich et al. 1974). On estime l'âge de ces tufs à 3,22 et 3,18 Ma (Walter 1994). D'après Bonnefille (1995), il n'y a pas de données palynologiques sur le membre de Denen Dora lui-même,

mais il ne semble pas y avoir de modification majeure de l'environnement à cette époque. Des écosystèmes variés allant de la forêt à la prairie coexistent toujours, sans tendance nette à l'aridification. Les proportions folivores de la symphyse sont donc compatibles avec les données sur l'environnement. La forme de la symphyse ne semble pas très différente de celle de Langebaanweg E mais les dents jugales inférieures sont hypsodontes, caballines et portent des ectostylides. Nous avons donc ici un *Hipparion* dont les dents pourraient être interprétées comme tondeuses mais avec une symphyse de folivore. Le crâne associé est déformé et ne donne pas d'indications sur la région vomérienne ni sur la présence éventuelle d'une fosse préorbitaire (Eisenmann 1976).

Melka Kunturé

Les deux symphyses étudiées ici ne sont directement associées à aucune dent jugale inférieure. L'absence de cément leur donne un aspect inhabituel. Il est possible que l'une d'entre elles (MK 76-836, Fig. 1) appartienne à un *Equus* et non à un *Hipparion* (les deux genres sont présents dans les faunes de Melka Kunturé). Quoi qu'il en soit, les proportions de l'*Hipparion* sp MK 74-6767 de Garba IV D sont clairement tondeuses, tandis que celles de l'équidé MK 76-836 (Gomboré II) sont folivores. Garba IV D appartient à une époque intermédiaire entre l'Oldowayen et l'Acheuléen tandis que Gomboré II est Acheuléen (Chavaillon 1973). L'âge de Garba IV est estimé à 1,4 Ma, celui de Gomboré II à 0,8 Ma (Chavaillon 1985). D'après Geraads (1985) les bovidés indiquent un milieu de savane plus ouvert à Garba IV que dans les sites plus récents. Les symphyses d'équidés sont donc en accord avec une impression de sécheresse plus grande à Garba IV D qu'à Gomboré II.

PLIOCÈNE ET PLÉISTOCÈNE D'ASIE

Pour les *Hipparions* évolués d'Asie, comme pour ceux d'Afrique, on parle de nombreux sous-genres: *Proboscidihipparion*, *Sivalhippus*, *Plesiohipparion*, *Cremohipparion*, *Neohipparion* (Qiu et al. 1988; Bernor & Lipscomb 1995). Les raisons sont les mêmes: abondance de caractères curieux dont l'association à l'intérieur des espèces est variable et incertaine. Certaines particularités semblent partagées avec les *Hipparion* africains: grande taille; absence de fosse préorbitaire sur les crânes; hypsodontie; jugales inférieures à doubles boucles plus ou moins caballines et à ectoflexides parfois

courts sur les molaires, M1, M2, M3 à Kvabebi (Vekua 1972, p. 131); M3 seulement en Asie (Qiu et al. 1988, p. 78; Zhegallo 1978, p. 118) et en Espagne (Villalta 1952, pl. XIX-3); sillons sur les incisives. D'autres n'ont pas été observées en Afrique: forte rétraction de l'incisure nasoincisive du crâne, absence de plis caballinides sur les dents jugales inférieures. En revanche, la forme particulière du vomer, la réduction des troisièmes incisives et les ectostylides des dents jugales inférieures ne semblent pas avoir été observés en Eurasie. A la différence de ce qui se passe en Afrique, il existe aussi des formes bizarres par leur grande taille et l'élongation de la fosse préorbitaire, et dont les dents ont des couronnes basses. Ces *hipparions* ont été rapportés par Qiu et al. (1988) au sous-genre *Baryhipparion*.

La grande taille, les métapodes robustes et plats et les jugales inférieures primitives d'*H. (Baryhipparion) insperatum* et *H. (Baryhipparion) tchicoicum* évoquent l'*H. crassum* forestier de Perpignan (Zhegallo 1978; Eisenmann & Sondaar 1989); contrairement à ce qu'écrit Forsten (1992), les métapodes d'*H. tchicoicum* et d'*H. housenense* se distinguent bien, mais pas par les critères utilisés par cet auteur.

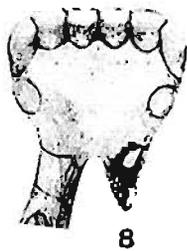
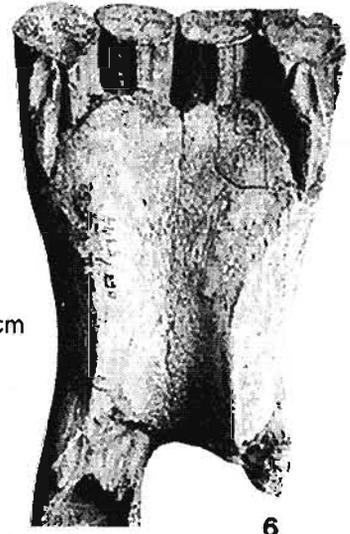
En ce qui concerne les proportions de la symphyse, presque toutes les mandibules étudiées se placent à côté des tapirs. La symphyse d'*H. (Plesiohipparion) housenense* THP 10733, un peu déformée (Qiu et al. 1988, pl. VII) est la seule qui se place à côté des *Equus*. La symphyse d'*H. (Baryhipparion) insperatum* THP 10302, qui provient de la même formation (Gaozhuang) est plus proche des tapirs.

Les proportions folivores ne sont guère étonnantes pour l'*H. dermatorhinum* turolien ni pour *H. (Baryhipparion) insperatum* et *H. (B.) tchicoicum*. Il n'est pas étonnant non plus de trouver des proportions tondeuses chez *(Plesiohipparion) housenense* THP 10733 et probablement THP 10508 (Qiu et al. 1980). En revanche, on retrouve chez *Proboscidihipparion* et certains *Plesiohipparion* l'association entre dents jugales inférieures caballines et symphyses folivores déjà notée dans l'Hadar. En effet, et contrairement au schéma taxonomique proposé par Forsten pour les *hipparions* évolués d'Afrique (1996, p. 562-563), les différents caractères des dents jugales inférieures ne sont pas forcément associés à des morphologies

FIGURE 5 - Vues occlusales des symphyses mandibulaires de divers équidés actuels et fossiles. 1. *H. crassum*, Perpignan, France (Musée d'Histoire Naturelle de Lyon: Pp 208). 2. *H. tchicoicum*, Chamar, Mongolie (Moscou: PIN 3381-53). 3. *Equus burchelli*, Kényn (Institut de Zoologie de Léningrad 10546). 4. *H. cf. housenense*, Chamar, Mongolie (Moscou: PIN 2326-970 C). 5. *H. afarense*, Denen Dora, Hadar, Éthiopie (moulage de AL 177-21). 6. *H. cf. cornelianum*, Bed II, Olduvai, Tanzanie (moulage de BK II Old 52.067/5344). 7. *H. cf. dietrichi*, Salonique, Grèce CMNH: Slq 290a). 8. *Calippus* sp., MacAdams Ranch, USA. (New York: F:AM 114176). 9. *Hipparion* sp., Garba IV D, Melka Kunturé, Éthiopie (moulage de MK 74-6767). 10. *Equus hemionus kiang*, Inde du Nord (AMNH 117569). Occlusal views of the mandibular symphyses of some extant and fossil equids.



0 5cm



symphysaires caractéristiques, et leurs évolutions ne sont pas vraiment parallèles. Nous verrons plus loin que des problèmes similaires se posent à propos des incisives.

PLIOCÈNE ET PLÉISTOCÈNE D'EUROPE

En Europe comme en Asie, les *Hipparion* tardifs de grande taille ont tantôt des dents jugales inférieures caballines sans ectostylides (La Puebla de Almoradier et Villaroya, Espagne; Kvabebi, Géorgie), tantôt des dents "primitives" (comme *H. crassum* de Perpignan) qui ressemblent à celles des *H. primigenium* vallésiens (Forsten 1968).

Hipparion crassum de Perpignan occupe bien la position de folivore extrême qu'on pouvait lui supposer. Mais *H. crusafonti* de Villaroya (Figure 3:7) se place aussi du côté des tapirs, malgré ses doubles boucles caballines, rejoignant ainsi certains *Hipparion* d'Afrique et d'Asie.

DISCUSSION GÉNÉRALE

L'introduction de cet article commence par une mise en garde contre les schématisations. Mais la dichotomie folivore-tondeur proposée ici à partir des proportions de la symphyse n'est-elle pas elle-même une schématisation abusive ? Y-a-t-il une seule façon de manger des feuilles et une seule façon de tondre de l'herbe ?

La première de ces questions s'impose à la lecture du travail de Hayek et al. (1992). Ces auteurs ont essayé de déterminer le régime alimentaire de divers *Hipparion* en comparant leurs modes de micro-usure dentaire avec ceux observés chez les tapirs et les rhinocéros actuels (modèles de folivores) et le zèbre de plaine (*E. burchelli*), modèle de tondeur. Des bovidés folivores et/ou tondeurs ont aussi servi de référence. Hayek et ses collaborateurs signalent à plusieurs reprises les difficultés qu'ils ont éprouvées à distinguer tapirs et rhinocéros des zèbres de plaine (Hayek et al. 1992, p. 193) et pour classer les périissodactyles en folivores et tondeurs (p. 196). L'alimentation des uns et des autres n'a donc pas des effets dentaires aussi différents qu'on aurait pu le supposer. Je n'ai pas de données suffisantes pour calculer une droite de régression pour les zèbres de plaine mais les quelques mesures dont je dispose placent leurs symphyses avec les folivores ou dans la zone intermédiaire entre tapirs et autres *Equus* (chevaux et hémionnes). Les difficultés rencontrées pour la micro-usure des dents se retrouvent donc pour les proportions de la symphyse. Apparemment les zèbres de plaine (Fig. 5.3), tout tondeurs qu'ils soient (Grunow 1980), ne tondent pas la même chose ou pas de la même façon que les

hémionnes (Fig. 5.10) et les chevaux. Que se passerait-il si Hayek et ses collaborateurs prenaient des chevaux et des hémionnes comme modèles de tondeurs ? Leur discrimination entre périissodactyles folivores et tondeurs se trouverait-elle alors améliorée, confirmant les données que j'ai obtenues sur les symphyses ? De façon idéale, il faudrait mieux connaître le régime alimentaire des animaux actuels et, lorsque c'est possible, observer parallèlement l'émail dentaire et la symphyse des mêmes animaux. A ce titre, je regrette de ne pas avoir trouvé dans le travail d'Hayek et al. de renseignements plus précis sur les fossiles qu'ils ont étudiés; cela rend difficile la confrontation de nos résultats. Les spécimens de Samos et de Salonique correspondent probablement, en tout ou en partie, à ce qu'Hayek et al. appellent *Hipparion dietrichi*, *Cremohipparion matthewi* et *Cremohipparion* sp. 2 et 3. Le classement de certains individus de ces taxons parmi les tondeurs (Hayek et al. 1992, p. 194) est donc probablement confirmé par le mien, au moins en ce qui concerne *H. cf. dietrichi* (Fig. 5.7). En revanche, j'ignore les correspondances qui peuvent exister entre l'"*Hipparion*" *giganteum* de Grèce de Hayek et al. et les exemplaires de Grebeniki (gisement type de l'espèce; Gromova 1952) dont j'ai étudié les symphyses.

Les mêmes questions sur la dichotomie folivore-tondeur découlent de l'examen conjoint des incisives et des symphyses. Le plissement de l'émail des cornets paraît un caractère commun à la plupart sinon à tous les *Hipparion*. Il est toutefois plus ou moins fort, et surtout, plus ou moins apparent, selon que la surface occlusale des incisives est plus ou moins inclinée par rapport à l'axe de la couronne (la surface occlusale est particulièrement oblique sur les incisives proclives à couronnes peu incurvées). Comme les usures inclinées, en biseau, sont assez fréquentes chez les *Hipparion* caballins d'Afrique (Fig. 5.6) et comme les *Hipparion* caballins semblent tous porter des sillons longitudinaux sur les couronnes, un amalgame se fait entre ces quatre caractères: émail bouclé des cornets, sillons de la couronne, obliquité de la surface occlusale et dents jugales inférieures caballines. A cet égard, il est intéressant de comparer les incisives d'*H. crassum* (Fig. 5.1), *H. tchicoicum* (Fig. 5.2), *H. cf. hufenense* de Chamar (Fig. 5.4), *H. afarensis* (Fig. 5.5) et *H. sp.* de Garba IV (Fig. 5.9). Les deux premiers et les deux derniers sont subadultes ou jeunes; les différences entre leurs incisives ne sont donc pas dues à une plus ou moins grande usure en rapport avec l'âge. On remarque que:

- chez *H. crassum* (Fig. 5.1), comme chez les *Hipparion* caballins (Fig. 5.6), les couronnes portent des sillons, au moins sur la face linguale. Les

couronnes des incisives sont aussi peu incurvées chez *H. crassum* que chez *H. afarense* (Fig. 5.5). Contrairement à ce qu'indiquent Bernor & Lipscomb (1995), les sillons (leur caractère 29B) ne sont donc pas un caractère uniquement propre au clade "*Plesiohipparion*", ni les couronnes peu incurvées (leur caractère 30B) un caractère propre au clade "*Eurygnathohippus afarense*". En outre, les sillons peuvent être associés à des usures en biseau (*H. crassum*) comme à des usures plus orthogonales des incisives (Fig. 5.9);

- les incisives des symphyses tondeuses peuvent s'user de façon plus ou moins oblique: l'usure en biseau est plus marquée sur les incisives de l'*Hipparion* du Bed II d'Olduvai (Fig. 5.6) que sur celles de l'*Hipparion* de Garba IV (Fig. 5.9). De même pour les symphyses folivores: l'usure en biseau est particulièrement marquée chez *H. crassum* (Fig. 5.1), peu marquée chez *H. cf. houfense* (Fig. 5.4), et encore moins chez *H. tchicoicum* (Fig. 5.2);

- chez *H. tchicoicum* (Fig. 5.2) comme chez *H. insperatum* (Qiu et al. 1988, fig. 29), les troisièmes incisives sont tranchantes et dépourvues de cornets, comme chez certains zèbres de plaine (Fig. 5.3; voir aussi Eisenmann 1979, pl. XXVIII, fig. 4, 5, 7, 8 et 9). Dans les trois cas, les symphyses sont plus longues et plus étroites que chez *Calippus* sp. (Fig. 5.8), l'*Hipparion* sp. de Garba IV D (Fig. 5.9), les hémiones (Fig. 5.10) et les chevaux.

CONCLUSIONS

Dans un article consacré à l'hypsodontie, Forsten (1981) a discuté les adaptations coupantes et/ou broyeuses des dents jugales des équidés. Le même type d'adaptations s'observe aussi sur les incisives qui peuvent être utilisées surtout pour couper, ou aussi pour broyer. Dans le premier cas la surface occlusale est réduite et la force de section est accrue; dans le deuxième cas, l'usure plus oblique s'accompagne d'une augmentation de la surface de contact avec la nourriture. Certaines espèces, comme *H. crassum* choisissent de combiner des museaux étroits et allongés avec des incisives proclives broyeuses, d'autres, comme *Equus burchelli*, *H. insperatum* et *H. tchicoicum*, avec des incisives coupantes à cornets réduits. Les symphyses raccourcies et élargies (Fig. 5.7-10) semblent toujours s'accompagner de cornets. Aucun de ces caractères ne paraît absolument lié à une morphologie particulière des dents jugales.

Les relations qui unissent les caractères aux conditions de vie ne sont ni directes ni simples. Comme le note Forsten (1981) à propos de l'hypsodontie des dents jugales, il y a en général com-

promis entre deux ou plusieurs adaptations fonctionnelles. Si la signification fonctionnelle des caractères retenus n'est pas comprise ou n'est pas présente à l'esprit, les déductions biostratigraphiques et phylogéniques risquent d'être inexactes. Ainsi les dents brachyodontes de l'*Hipparion* des lignites de Marceau (Algérie) ont été interprétées comme vallésiennes (Eisenmann 1980) jusqu'à ce que Petter & Thomas (1986) montrent que le gisement était probablement turolien, mais boisé. Ainsi Bernor & Lipscomb (1995) interprètent la proclivité des incisives comme une apomorphie exclusive de *Eurygnathohippus* alors qu'elle s'observe aussi chez *H. crassum* qui, à bien des titres, paraît l'opposé même de *Eurygnathohippus*.

Aux niveaux systématiques bas (espèces et genres), les caractères morphologiques sont beaucoup moins corrélés qu'on ne le suppose intuitivement. Même les caractères en général interprétés comme adaptatifs ne sont pas nécessairement liés entre eux. Hypsodontie, doubles boucles cabalines, ectostylides, proportions des symphyses, morphologie des incisives, fosses préorbitaires, sont tout autant d'éléments qui s'assemblent en mosaïques diverses suivant les espèces d'équidés. Il n'est donc pas justifié d'extrapoler à partir d'un caractère, aussi "évolué" ou aussi "adaptatif" qu'il paraisse: une détermination sérieuse au niveau spécifique est impossible à partir d'un élément.

Remerciements - Mes remerciements vont avant tout aux collègues et conservateurs de collections zoologiques et paléontologiques qui m'ont accueillie au cours de nombreux déplacements dans de nombreux pays. Une partie des données sur les tapis a été récoltée par C. Guérin (Lyon, URA 11). Germaine Petter (Paris, URA 12), Waltraut Zimmermann (Parc Zoologique de Koln) et Reinhold Rau (Musée de Cape Town) m'ont aidée dans la recherche de documents bibliographiques. Les figures doivent beaucoup au talent et à la patience d'Henri Lavina (URA 12); les meilleures photographies sont l'oeuvre de Denis Serrette et Lionel Merlette (URA 12); elles ont été montées en planche par Françoise Pilard (URA 12).

BIBLIOGRAPHIE

- ARAMBOURG C. 1970 - Les vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Archives du Muséum national d'Histoire naturelle*, 7, 10, 128 p.
- BERNOR R., QIU Z. & HAYEK L.-A.C. 1990 - Systematic revision of Chinese *Hipparion* species described by Sefve 1927. *American Museum Novitates*, 2984, 60 p.
- BERNOR R. & LIPSCOMB B. 1995 - A consideration of Old World *Hipparionine* Horse Phylogeny and Global Abiotic Processes. In VRBA E.S., DENTON G.H., PARTRIDGE T.C. & BURCKLE L.H. (eds), *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press: 164-177.
- BOCIERENS H., FIZET M. & MARHOFFI A. 1990 - Mise en évidence du régime alimentaire végétarien de l'ours

- des cavernes (*Ursus spelaeus*) par la biogéochimie isotopique (13C, 15N) du collagène des Vertébrés fossiles. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 311, 2: 1279-1284.
- BONE E.L. & SINGER R. 1965 - *Hipparion* from Langebaanweg, Cape Province and a revision of the genus in Africa. *Annals of the South African Museum*, 48 (16): 273-397.
- BONIS L. DE, BOUVRAIN G., GERAADS D. & KOUFOS G. 1992 - Multivariate study of late Cenozoic mammalian faunal compositions and paleoecology. *Paleontologia i Evolucio*, 24-25: 93-101.
- BONNEFILLE R. 1995 - A reassessment of the Plio-Pleistocene pollen record of East Africa. In VRBA E.S., DENTON G.H., PARTRIDGE T.C. & BURCKLE L.H. (eds), *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press.
- CHAVAILLON J. 1973 - Chronologie des niveaux paléolithiques de Melka-Kunturé (Ethiopie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, D, 276: 1533-1536.
- CHAVAILLON J. 1985 - Les premiers habitats d'Ethiopie. *La Recherche*, 16 (165): 444-451.
- COOKE H.B.S. 1962 - The Pleistocene environment in Southern Africa. Hypothetical vegetation in Southern Africa during the Pleistocene. *Annals of the Cape Provincial Museums*, II: 11-15.
- DIETRICH W.O. 1942 - Altesquartäre Säugetiere aus der Südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrika. *Palaeontographica*, A, 94:43-133.
- EISENMANN V. 1976 - Nouveaux crânes d'Hipparions (Mammalia, Perissodactyla) plio-pléistocènes d'Afrique orientale (Ethiopie et Kenya): *Hipparion* sp., *Hipparion* cf. *ethiopicum* et *Hipparion afarense* nov. sp. *Geobios*, 9, 5: 577-605.
- EISENMANN V. 1979 - Etude des cornets des dents incisives inférieures des *Equus* actuels et fossiles. *Palaeontographia italica*, 71 (n.s. 41): 55-75.
- EISENMANN V. 1980 - Caractères spécifiques et problèmes taxonomiques relatifs à certains Hipparions africains. In LEAREY R.E. & OGOT B.A. (eds), *Actes du 8ème Congrès Panafricain de Préhistoire et des Etudes du Quaternaire, Nairobi, 1977*.
- EISENMANN 1984 - Sur quelques caractères adaptatifs du squelette d'*Equus* et leurs implications paléocologiques. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4, 6, C, 2: 185-195.
- EISENMANN V. & SONDAAR P.Y. 1989 - Hipparions and the Mio-Pliocene boundary. *Bolletino della Società Paleontologica Italiana*, 28 (2-3): 217-226.
- FORSTEN A.M. 1968 - Revision of the Palearctic *Hipparion*. *Acta Zoologica Fennica*, 119, 134 p.
- FORSTEN A. 1981 - Causes and implications of hypsodonty in horses. *International Symposium Concept, Meth. Paleo., Barcelona*: 147-152.
- FORSTEN A. 1992 - *Hipparion ichicoicum* IVANJEV, une forme particulière d'Equidae tridactyle pliocène d'Asie. *Geobios*, 25, 2: 167-173.
- FORSTEN A. 1996 - A review of Dietrich's hipparions from South Serengeti (Tanzania) and a comparison with similar materials. In STEWART K.M. & SEYMOUR K.L. (eds), *Palaeoecology and Palaeoenvironments of Late Cenozoic Mammals: Tributes to the career of C.S. (Rufus) Churcher*. University of Toronto Press: 554-570.
- GARUTT V.E., METEITSEVA E.P. & TIKHOMIROV B.A. 1982 - Fresh data on the food of the Siberian woolly rhinoceros. In TOLMACHEV A.A.I. (ed.), *The Arctic Ocean and its coast in the Cenozoic era, Amerind Publishing Co Pvt. Ltd, New Delhi*: 109-121.
- GERAADS D. 1985 - La faune des gisements de Melka Kunturé (Ethiopie). In *L'environnement des Hominidés au Plio-Pléistocène*. Actes Colloque international Fondation Singer-Polignac (juin 1981) Masson (édit.): 165-174.
- GROMOVA V.I. 1952 - Gippariony (rod Hipparion) po materialam Taraklii, Pavlodara i drugim. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 36, 475 p.
- GROVES C. 1972 - *Ceratotherium simum*. *Mammalian species*, 8, 6 p.
- GRUNOW J.O. 1980 - Feed and habitat preferences among some large Herbivores on African veld. *Proceedings Grassland Society sth. Africa*, 15: 141-146.
- HAYEK L.-A., BERNOR R.L., SOLOUNIAS N. & STEIGERWALD P. 1992 - Preliminary studies of hipparionine horse diet as measured by tooth microwear. *Ann. zool. Fennici*, 28: 187-200.
- HENDRY Q.B. 1976 - The Pliocene fossil occurrences in "E Quarry", Langebaanweg, South Africa. *Annals of the South African Museum*, 69 (9), 24 p.
- HENDRY Q.B. 1978 - The age of the fossils from Baard's Quarry, Langebaanweg, South Africa. *Annals of the South African Museum*, 75 (1): 215-247.
- HOOIJER D.A. 1975 - Miocene to Pleistocene *Hipparions* of Kenya, Tanzania and Ethiopia. *Zoologische Verhandelingen*, 142, 75 p.
- HOOIJER D.A. 1976 - The late pliocene Equidae of Langebaanweg, Cape Province, South Africa. *Zoologische Verhandelingen*, 148, 39 p.
- HOOIJER D.A. 1979 - Hipparions of the Laetoli Beds, Tanzania. *Zoologische Mededelingen*, Leiden, 54 (2): 15-33.
- LUNGU A.N. 1984 - La faune à hipparion du Sarmatien Moyen de Moldavie (Mammifères Ongulés). *Kishinev, Shtiitisa*, 159 p.
- MEIN P. 1990 - Updating of MN zones. In LINDSAY E.H. et al. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York: 73-90.
- QIU ZHIAN-XIANG, HUANG WEI-LUNG & KUO ZHI-HUI 1980 - Notes on the first discovery of the skull of *Hipparion houfense*. *Vertebrata Palasiatica*, 18 (2): 131-137.
- QIU ZHANSIANG, HUANG WEILONG & GUO ZIHHUI 1988 - The Chinese Hipparionine Fossils. *Palaeontologica sinica*, 175, n.s. C, 25, 250 p.
- SCOTT L. 1995 - Pollen evidence for Vegetational and Climatic Change in Southern Africa during the Neogene and Quaternary. In VRBA E.S., DENTON G.H., PARTRIDGE T.C. & BURCKLE L.H. (eds), *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on human Origins*. Yale University Press: 65-76.
- SOLOUNIAS N. & MOELLEKEN S.M.C. 1992 - Dietary adaptations of two goat ancestors and evolutionary considerations. *Geobios*, 25 (6): 797-809.

- SOLOUNIAS N., TEAFORD M. & WALKER A. 1988 - Interpreting the diet of extinct ruminants: the case of a non-browsing giraffid. *Paleobiology*, 14 (3): 287-300.
- TAIEB M., JOHANSON D.C. & COPPENS Y. 1974 - Expédition internationale de l'Afar, Ethiopie (3ème campagne 1974); découverte d'Hominidés plio-pléistocènes à Hadar. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 281, D: 1297-1300.
- THOMAS H. & PETTER G. 1986 - Révision de la faune de Mammifères du Miocène Supérieur de Menacer (ex-Marceau), Algérie: Discussion sur l'âge du gisement. *Geobios*, 19 (3): 357-373.
- VEKUA A.K. 1972 - Kvabebeskaja fauna akchagylskikh pozvonochnykh. *Isdat. Akad. Nauk Gruzinskoj SSR*, Tbilisi, 350 p.
- VILLALTA COMELLA J. de 1952 - Contribucion al conocimiento de la fauna de mamiferos fosiles del Plioceno de Villaroya (Logroño). *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, 64, 201 p.
- WALTER R.C. 1994 - The age of Lucy and the first family: single crystal $^{40}\text{Ar}/^{39}\text{Ar}$ dating of the Deneke Dora and Lower Kada Hadar Members of the Hadar Formation. *Geology*, 22 (1): 6-10.
- WANG Y., CERLING T.E. & MACFADDEN B.J. 1994 - Fossil horses and carbon isotopes: new evidence for Cenozoic dietary, habitat, and ecosystem changes in North America. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 107: 269-279.
- ZIEGALLO V.I. 1978 - Gippariony Tsentral'noj Azii. *Soumestnaya Sovetsko-Mongol'skaya paleontologicheskaya Ekspeditsiya*, Trudy, 7, 152 p.

V. EISENMANN

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