

# Les Équidés (Mammalia, Perissodactyla) de Saint-Vallier (Drôme, France) et les Équidés plio-pléistocènes d'Europe

## The equids (Mammalia, Perissodactyla) of Saint-Vallier (Drôme, France) and other Plio-Pleistocene European equids

Véra Eisenmann

UMR 5143 du CNRS, Département Histoire de la Terre, Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris, France

Reçu le 6 février 2004 ; accepté le 25 mars 2004

### Résumé

En complément de l'étude comparative des Équidés récoltés récemment dans deux niveaux superposés de Saint-Vallier (LD2 et LD3), la plupart des restes squelettiques des anciennes collections sont décrits statistiquement. Évaluations du poids et de la hauteur au garrot. L'ensemble du matériel est élaboré suivant la nouvelle technique des indices de taille. Il apparaît que les Équidés du niveau le plus ancien (LD2) sont significativement plus grands et ressemblent à ceux du gisement espagnol d'El Rincon 1. La plupart des fossiles du niveau récent (LD3) peuvent être attribués à *Allohippus stenonis vireti* ; mais il existe aussi quelques restes d'un équidé plus petit et plus gracile. Classement des Équidés européens d'âges compris entre 2,5 et 1,5 Ma environ, en fonction de leur poids et de leur morphologie squelettique. Remarques taxonomiques et chronologiques, en particulier sur Livenzovka.

© 2004 Elsevier SAS. Tous droits réservés.

### Abstract

Statistical description and comparisons of the equids recently collected at Saint-Vallier (LD2 and LD3) and of the old collections. Estimations of the weight and height at the withers. Size indices. The fossils of the lower level (LD2) are intermediate in size between those of El Rincon 1 and of the younger level of Saint-Vallier. Moreover, they are as slender as those of El Rincon 1. Most fossils from the younger level (LD3) may be referred to *A. stenonis vireti*. A few fossils belong to a smaller and slenderer form. Weight estimations of equids aged between 2.5 and 1.5 Ma. Tentative classification according to weight and morphology. Taxonomical and chronological remarks, in particular on Livenzovka.

© 2004 Elsevier SAS. All rights reserved.

*Mots clés* : Équidés ; Taxinomie ; Plio-Pléistocène ; Europe ; Poids ; Indices de taille

*Keywords* : Equids ; Pliopleistocene ; Taxinomy ; Europe ; Weight ; Size indices

### 1. Introduction

Le gisement de Saint-Vallier (Drôme) est l'un des plus intéressants qui puissent exister en ce qui concerne les Équidés pliocènes. L'abondance, la conservation et la variété des restes osseux sont exceptionnelles. Leur très grande majorité a été collectée entre 1946 et 1956 lors de campagnes menées par Viret (1954). L'ensemble est remarquablement homogène et a été décrit sous le nom d'*Equus stenonis vireti* (Prat, 1964). De nouvelles fouilles conduites

ces dernières années (Debard et al., 1994) ont mis en évidence cinq loess à bancs durcis dont deux fossilifères, LD2 au sommet de la couche 6 et LD3 au sommet de la couche 9, deux à trois mètres plus hauts. Viret avait déjà reconnu l'existence de deux niveaux fossilifères mais n'a pas précisé l'origine stratigraphique des fossiles qu'il a étudiés. D'après Valli (2001), la qualité de conservation de ces fossiles laisse supposer qu'ils proviennent du niveau le plus récent, LD3. L'étude comparative des Équidés récoltés dans les deux niveaux fait le principal objet de cette note qui sera abordé après une mise au point plus générale.

Adresse e-mail : [vera@mnhn.fr](mailto:vera@mnhn.fr) (V. Eisenmann).

En effet, au cours des dernières années le nombre de fossiles d'Équidés monodactyles connus, tant dans le Nouveau Monde que dans l'Ancien, s'est considérablement accru. De nouvelles techniques de description et de comparaison ont été développées. Les informations sur la chronologie se sont précisées. Bien que nous soyons encore très loin de comprendre la taxonomie et l'évolution de ce

groupe, certains points paraissent établis et d'autres plus clairs. En prenant les anciennes collections de Saint-Vallier comme point de départ, je tenterai de résumer, présenter et illustrer ces différents points. Pour alléger le texte, la plupart des références bibliographiques, en particulier celles concernant l'âge des gisements mentionnés, sont appelées dans le Tableau 1.

Tableau 1

Âges et références bibliographiques des gisements plio-pléistocènes mentionnés dans le texte  
Plio-Pleistocene localities mentioned in the text: age and main bibliography

Localités	Âge	Références
Bajiazui, <i>P. qingyangensis</i>	2,5 Ma environ	Deng Tao, 1997, 1999
Baraot Kopec, « <i>E.</i> » <i>sylvarum</i>	?	Kretzoi, 1938
Casa Frata, <i>A. stehlini</i>	1,7 Ma environ	Torre et al., 1996
Ceyssaguet	1,2 Ma environ	Aouadi, 2000
Chagny, « <i>E.</i> » <i>bressanus</i>	entre Pléistocène Inf. et Moyen	Azzaroli, 1990
Chilhac	plus vieux que Saint-Vallier	Bœuf, 1997
(Le) Coupet	environ 1,9 Ma	Bout, 1975
Dafnero	MNQ 17	Koufos et Kostopoulos, 1997
Dmanisi II	plus jeune que Dmanisi IV-V	Gabunia et Vekua, 1995
Dmanissi IV-V	1,7 Ma environ	Gabunia et Vekua, 1995
Fuentenueva 1	Unité Faunique de Saint-Vallier	Alberdi et Ruiz Bustos, 1989
Gannat	Pléistocène inférieur ?	Guérin comm. pers.
Gerakarou, <i>A. mydoniensis</i>	MNQ 18	Koufos et Kostopoulos, 1997
Grandview, <i>A. anguinus</i>	début Matuyama	Azzaroli et Voorhies, 1993
Hagerman, <i>P. shoshonensis</i>	3,4 Ma environ	Lundelius et al., 1987
Huelago	Unité Faunique de Montopoli	Alberdi et al., 1998a
Irimesti	MNQ 18	Radulesco et Samson 1990
Complexe de Khapry	MN 17	Sotnikova et al., 2002
- Khapry	avec <i>Canis</i>	Sotnikova et al., 2002
- Livenzovka, « <i>E.</i> » <i>livenzovensis</i>	avec <i>Canis</i>	Sotnikova et al., 2002
- Morskaja	avec <i>Pliocrocota perrieri</i>	Sotnikova et al., 2002
- Volovaja Balka	avec <i>Nyctereutes</i>	Sotnikova et al., 2002
Kislang	plus jeune que Kuruksai	Sotnikova, 1989
Kotzakhuri	au-dessus de « Olduvai »	Gabunia et Vekua, 1989
Kuruksai (loc 73)	MN 17, sous « Olduvai »	Sotnikova et al., 2002
Lachar	Unités Fauniques de Tasso-Farneta	Alberdi et al., 1998a
Libakos	MNQ 19 ?	Steensma, 1988 ; Koufos et Kostopoulos, 1997
Matassino	1,8 Ma	Torre et al., 1996
Montopoli	juste au-dessus de « Gauss »	Torre, 1987
Oasele, « <i>E.</i> » <i>euxinicus</i>	Unité Faunique de Montopoli	Samson, 1975
Olivola, <i>A. stenonis</i>	autour d'« Olduvai »	Azzaroli et al., 1997
Oosterschelde	Pléistocène inférieur	de Vos et al., 1998
Pardines (Loubières de)	Unité Faunique de Saint-Vallier	Heintz, 1970
Peyrolles (Creux de)	plus jeune que Saint-Vallier	Heintz, 1970
Puebla de Valverde (La)	Unité Faunique de Saint-Vallier	Alberdi et al., 1998a
Psekups	2,1 Ma environ	Tesakov, 1995
Pyrgos	MNQ 18 ?	van den Meulen et van Kolfschoten, 1986
Rinçon 1 (El)	Unité Faunique de Montopoli	Alberdi et al., 1998a
Saint-Vallier, vieilles collections	2 Ma ?	Bouchez et al., 1984
Saint-Vallier LD 2	sous le niveau classique	Debard et al., 1994 ; Valli, pers. com.
Sarikol Tepe	Pliocène final	Kostopoulos et Sen, 1999
Schernfeld	Pliocène sup., MN 17	Musil, 1992 ; Mörs et al., 1998
Sesklo	MN 17 inférieure	Athanassiou, 2001

Tableau 1 (suite)

Localités	Âge	Références
Senèze	deux niveaux environ 2 Ma et 1 Ma	Azzaroli et al., 1988
Tajo (Cuenca del)	Unité Faunique du Tasso	Alfarez Delgado, 1978
Tataourova	début du Pléistocène	Vangenheim, com. pers.
Tegelen	1,8 Ma ou plus vieux	Westerhoff et al., 1998
Tetoiu, <i>A. athanasiui</i>	Zone supérieure de Saint-Vallier	Radulesco et Samson, 1990
Tsalka	au-dessus de « Olduvai »	Gabunia et Vekua, 1989
Valdarno, <i>A. stenorhis</i>	Unité Faunique d'Olivola	De Giuli, 1972
Valdeganga IV	MN 17	Mein et al., 1978
Vatera grand	MN 17 inférieure ?	Eisenmann, 2002
Vatera petit	MN 17 inférieure	de Vos et al., 2002
Venta Micena, « <i>E. granatensis</i> »	Pléistocène inférieur	Ruiz-Bustos, 1999
Volax	MNQ 17 ?	Koufos et Kostopoulos, 1997
Weinan et localité A	Villafranchien Moyen-Supérieur	Deng Tao, com. pers. ; Forsten, 1986
Würzburg-Schalksber	Plus vieux que Cromer	Mäuser, 1992

## 2. Équidés monodactyles, techniques d'étude et résultats

### 2.1. Indices de taille et homogénéité des échantillons fossiles

Meadow (1999) a récemment mis au point et commenté une technique de comparaison globale de la taille (indice de variabilité de la taille) élaborée en Archéozoologie (Uerpmann, 1982, 1990 ; Meadow, 1986). Cette technique permet de comparer des échantillons variés, même peu abondants et fragmentaires et de mettre en évidence des fluctuations de taille temporelles, par exemple chez les chevaux quaternaires (Eisenmann et David, 2002). Les fossiles des anciennes collections de Saint-Vallier constituent, par leur richesse et leur variété, une référence idéale de comparaison pour les Équidés plio-pléistocènes.

Vingt-sept catégories de dimensions squelettiques (M) contribuent à mon évaluation de l'indice de taille de l'Équidé de Saint-Vallier (Tableau 2). Dans un premier temps, j'ai calculé la moyenne (xM) et l'écart-type (sM) pour chacune de ces catégories. J'ai ensuite calculé un indice de taille (it) pour chaque dimension (m) de même catégorie suivant la formule,  $it = 25(m-xM)/sM$ . Ces indices de taille sont placés sur un histogramme (Fig. 1) où les classes des abscisses sont égales à un, deux, trois, quatre, etc., écart-types de part et d'autre de zéro, et où les ordonnées sont égales à la fréquence des indices de taille dans chaque classe. On voit que le zéro des abscisses correspond à la taille moyenne de l'ensemble. Une mesure (m) séparée de la moyenne de sa catégorie (xM) par un seul écart-type se trouve à une distance de 25 de ce zéro ; une mesure (m') séparée par deux écart-types de cette moyenne se trouve à une distance de 50 de ce zéro.

La Fig. 1 montre que la distribution est normale et que les anciennes collections de Saint-Vallier sont homogènes.

### 2.2. Crânes et taxonomie des Équidés monodactyles

De façon générale, il n'y a pratiquement pas de caractère « spécifique » de telle ou telle espèce actuelle ou fossile. Les espèces ne peuvent être reconnues que par une associa-

Tableau 2

Dimensions (en mm) des os des membres des anciennes collections de Saint-Vallier. n = nombre de mesures, x = moyenne, s = écart-type, v = coefficient de variation ( $100*s/x$ ). D = diamètre, DT = diamètre transverse. Limb bone dimensions (in mm) of Saint-Vallier equids in old collections. n = number of measures, x = mean, s = standard deviation, v = coefficient of variation ( $100*s/x$ ). D = depth, DT = width.

Référentiel pour le calcul de l'indice de variabilité de la taille <i>Equus stenorhis vireti</i>				
	n	x	s	v
Omoplate, D col	7	64,2	5,99	9,33
Humérus, longueur	3	302,7	3,21	1,06
Humérus, DT diaphyse	27	39,2	1,44	3,66
Humérus, DT distal	22	82,3	2,23	2,71
Fémur, longueur	3	406,8	2,75	0,68
Fémur, DT diaphyse	19	43,9	2,56	5,84
Radius, longueur	16	342,9	8,06	2,35
Radius, DT proximal articulaire	20	81,0	3,95	4,87
Radius, DT distal articulaire	29	68,8	2,61	3,79
MC, longueur	38	229,7	7,12	3,10
MC, DT proximal articulaire	44	54,8	1,82	3,33
MC, DT distal articulaire	42	51,0	1,56	3,06
Tibia, longueur	5	367,6	11,55	3,14
Tibia, DT distal	21	80,5	3,00	3,73
Talus, D poulie interne	109	65,5	2,35	3,58
Talus, DT distal articulaire	102	54,9	1,77	3,21
Calcaneum, longueur	20	120,0	3,32	2,77
Calcaneum, DT proximal	20	36,7	1,91	5,20
Calcaneum, DT dist maximal	25	56,2	1,88	3,34
MT, longueur	65	264,5	6,15	2,33
MT, DT proximal articulaire	70	53,5	1,92	3,59
MT, DT distal articulaire	68	51,1	1,48	2,89
PhIAP, longueur	73	83,9	2,94	3,50
PhIAP, DT minimal	74	35,8	1,24	3,46
PhIIAP, longueur	54	50,0	1,95	3,91
PhIIAP, DT minimal	54	47,4	2,21	4,67
PhIIIAP, longueur	21	56,9	2,92	5,14
PhIIIAP, DT articulaire	27	49,5	2,50	5,05

tion de caractères. En revanche, il existe au moins un caractère qui permet de distinguer tous les *Equus* actuels et les fossiles récents par rapport aux fossiles anciens. Il s'agit de la relation entre deux longueurs crâniennes (Eisenmann et Baylac, 2000). Chez les *Equus* modernes (Fig. 2), la distance entre le bord postérieur du vomer et le Basion est plus grande relativement à la longueur du palais (museau compris).

Des fossiles inédits laissent supposer que le plus vieux crâne d'*Equus* moderne connu dans l'Ancien Monde a environ 1,4 Ma. Les formes anciennes, elles, sont connues depuis 3,4 Ma au moins aux États Unis (*Plesippus shoshonensis* d'Hagerman Quarry) jusqu'à la fin du Pliocène ou au début du Pléistocène en Europe (*Allohippus mygdonensis* de Gerakarou en Grèce), et jusqu'à 1,2 Ma si le crâne juvénile de Ceyssaguet appartient bien à un *Allohippus*.

À l'intérieur du groupe « ancien », il est possible de distinguer au moins deux ensembles (Eisenmann et Deng, sous presse). *P. shoshonensis* (USA) ainsi que *P. qingyangensis* (Chine) ont des vomers plus longs ; les espèces d'*Allohippus* de l'Ancien Monde (*A. stenonis*, *A. stehlini*, *A. mygdonensis*) et du Nouveau (*A. anguinus* de Grandview) ont des échancrures naso-incisives plus profondes (Fig. 3). La distinction est toutefois moins claire que celle entre formes « modernes » et « primitives ». Il convient de souligner aussi que les proportions crâniennes sont inconnues pour la plupart des espèces fossiles, de sorte qu'on ne sait pas si les Équidés de Venta Micena, d'Untermassfeld ou d'Akhalkalaki (par ailleurs bien représentés) ressemblaient à des *Equus* vrais, des *Allohippus* ou des *Plesippus*. Dans la suite de cet article, le nom de l'espèce ne sera précédé du nom générique (*Plesippus*, *Allohippus* et *Equus*)

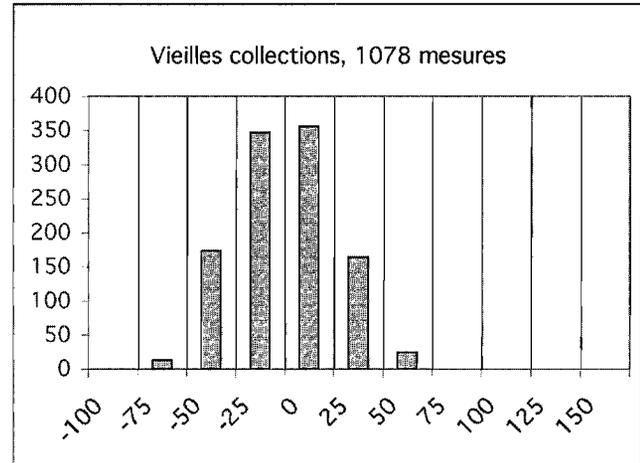


Fig. 1. Histogramme des indices de taille d'*A. stenonis vireti* des anciennes collections de Saint-Vallier établi sur les mesures du Tableau 1. Le zéro des abscisses correspond à la taille moyenne de l'ensemble. Une mesure séparée de la moyenne de sa catégorie par un seul écart-type se trouve à une distance de 25 de ce zéro. En ordonnées, le nombre de mesures.

Fig. 1. Size index histogram of *A. stenonis vireti* from old collections in Saint-Vallier. The measures are in Table 1. The zero point on the X-axis corresponds to the means. Any measure distant by one standard deviation from the mean of its category is plotted at + or - 25 from the zero point. The number of measurements is plotted on the Y-axis.

ou de son abréviation (*P.*, *A.*, *E.*) que lorsqu'il y a un bon degré de certitude quant à l'appartenance de l'espèce à ce genre. Dans les autres cas, on utilisera « *Equus* » ou « *E.* ».

En ce qui concerne Saint-Vallier, les crânes des anciennes collections (Eisenmann, 1980) se placent à l'intérieur de l'ensemble *Allohippus stenonis* (Figs. 2,3). Aucun crâne n'a été trouvé durant les nouvelles fouilles.

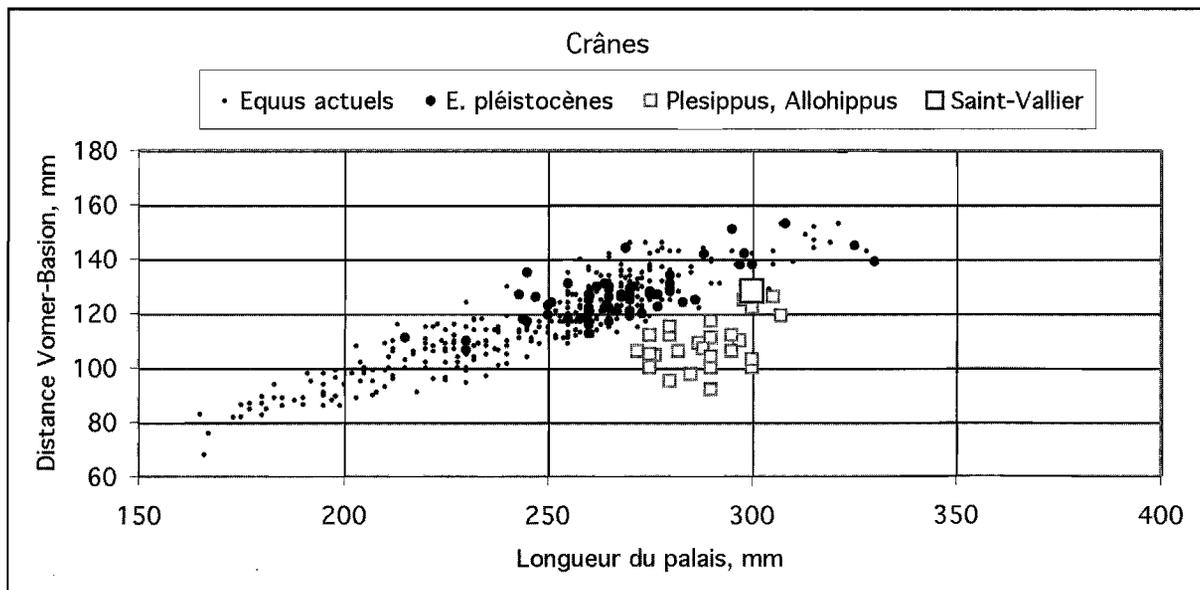


Fig. 2. Diagramme de dispersion de la longueur crânienne (estimée par la distance entre le bord postérieur du vomer et le Basion) sur la longueur du palais (museau compris).

Fig. 2. Scatter diagram of cranial length (estimated by the distance between Basion and posterior border of Vomer (Hormion) versus palatal length from Prosthion to Staphylion).

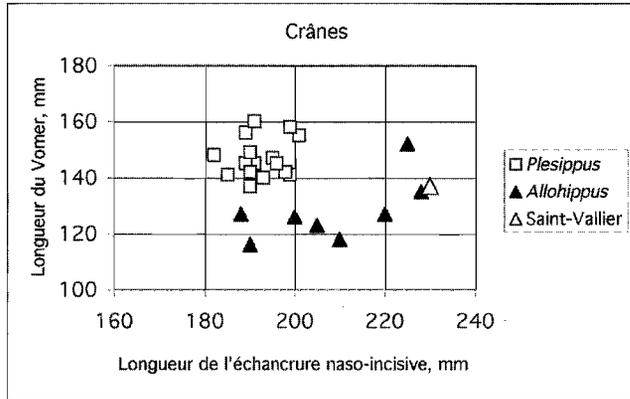


Fig. 3. Diagramme de dispersion de la longueur du vomer (entre le bord postérieur du palais et le bord postérieur du vomer) sur la longueur de l'échancrure naso-incisive.

Fig. 3. Scatter diagram of vomer length (between Staphylion and Hormion) versus length of naso-incisival notch.

### 2.3. Dimensions relatives des segments de membres

Certaines proportions squelettiques, notamment chez les Périssodactyles, semblent liées à des adaptations fonctionnelles (Eisenmann et Guérin, 1984 ; Eisenmann, 1984). En général, les métapodes sont relativement longs par rapports aux os proximaux chez les formes cursoriales ; les phalanges terminales sont relativement larges chez les espèces qui se déplacent sur des sols meubles. Mais nous ne savons pas à quel point ces caractères (apparemment mécaniques) sont fonctionnellement importants et plastiques, par exemple, peuvent-ils être conservés – et combien de temps – si le mode de vie ou d'environnement changent ? En outre, nous n'avons pas d'explication mécanique évidente pour d'autres caractères. Ainsi, les premières phalanges postérieures sont presque aussi longues que les antérieures chez les *A. stenonis* de El Rincon 1, La Puebla de Valverde, Saint-Vallier, Chilhac (Eisenmann, 1999) et Sesklo (Athanassiou, 2001) alors qu'elles sont beaucoup plus courtes chez *P. shoshonensis* et chez *P. qingyangensis* (Eisenmann et Deng, sous presse) ainsi que chez les Hémiones actuels et les formes sveltes de Vatera et de Venta Micena (Eisenmann, 2002). Que signifient ces différences de proportions ? Traduisent-elles quelque adaptation réversible ? Ou indiquent-elles l'appartenance à une lignée ?

Quoi qu'il en soit, les longueurs des segments de membres de l'*A. stenonis* de Saint-Vallier (vieilles collections) peuvent s'interpréter comme assez peu adaptées à la course (Tableau 3 et Fig. 4).

### 2.4. Hauteur au garrot

Ainsi que l'ont déjà montré Gromova (1949 : vol. I) et Mourer-Chauviré (1980), l'application machinale des coefficients de Kiesewalter aux différents os des membres

de diverses espèces pour estimer leur hauteur au garrot conduit à des résultats divergents et contestables (Eisenmann, 2000). Il faut d'abord rappeler que les longueurs de Kiesewalter sont prises le long du bord externe de l'os ; elles ne sont donc pas toujours équivalentes à des longueurs maximales ou internes. Mais une cause d'erreur encore plus fondamentale se trouve dans la différence de conformation des animaux. À l'évidence, il ne faut pas multiplier la longueur d'un os par le même coefficient chez des animaux de proportions différentes. Ainsi, l'application des coefficients déterminés chez l'onagre (très cursorial, métapodes longs, segments proximaux courts) à l'Équidé de Saint-Vallier (de proportions inverses) donne une hauteur au garrot de 126 cm d'après la longueur métatarsienne et de 150,4 cm d'après la longueur humérale... Il convient donc de choisir la « batterie » de coefficients la mieux adaptée au fossile dont on recherche la hauteur au garrot. Cela revient à choisir l'Équidé qui, sur un diagramme de Simpson, présente la « courbe » de proportions de membres la plus parallèle. Dans le cas de Saint-Vallier (vieilles collections) le meilleur modèle est celui établi par Willoughby (1974) à partir de sept chevaux de trait (Fig. 4). D'après les moyennes des longueurs d'os longs et des hauteurs au garrot des chevaux de trait, on peut calculer une batterie de coefficients valable pour les formes non cursoriales. En utilisant ces coefficients, on peut estimer la hauteur au garrot d'*A. stenonis vireti* entre 143 à 151 cm (Tableau 3). Par ailleurs, les mesures du squelette de cheval (Boessneck, 1970) trouvé dans la tombe de Sen-mut (Thèbes, 1400 BC environ) sont assez voisines (Fig. 4) et la hauteur au garrot de ce cheval a été estimée à 143 cm.

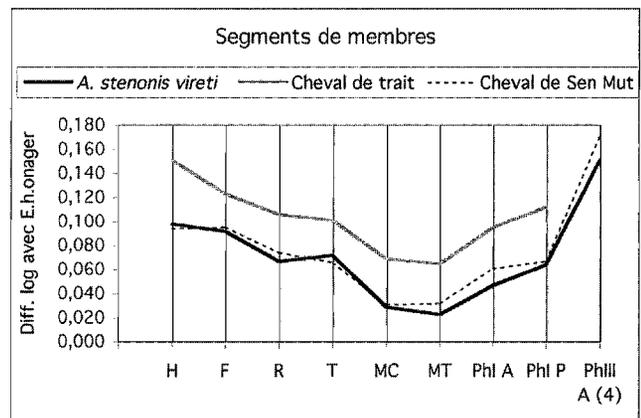


Fig. 4. Diagramme de Simpson des longueurs des os des membres comparés à celles d'*Equus hemionus onager* (ligne 0 de référence). H = humérus, F = fémur, R = radius, T = tibia, MC = troisième métacarpien, MT = troisième métatarsien, Ph I A = première phalange antérieure, Ph I P = première phalange postérieure, Ph III A (4) = largeur de la troisième phalange antérieure.

Fig. 4. Ratio diagram of limb bone lengths and widths compared to *E. hemionus onager* (zero line). H = humerus, F = femur, R = radius, T = tibia, MC = third metacarpal, MT = third metatarsal, Ph I A = first front phalanx, Ph I P = first hind phalanx, Ph III A (4) = width of third front phalanx.

Tableau 3

Hauteur au garrot (Ht) d'*A. stenonis vireti* calculées d'après les coefficients établis sur des longueurs des os des membres de sept Chevaux de trait. H = humérus, F = fémur, R = radius, T = tibia, MC = troisième métacarpien, MT = troisième métatarsien, Ph I A = première phalange antérieure, Ph I P = première phalange postérieure, Ph III A (4) = largeur de la troisième phalange antérieure

Withers height (Ht) of *A. stenonis vireti* calculated using the coefficients elaborated for draft horses. H = humerus, F = femur, R = radius, T = tibia, MC = third metacarpal, MT = third metatarsal, Ph I A = first front phalanx, Ph I P = first hind phalanx, Ph III A (4) = width of third front phalanx

Dimensions des os des membres (mm) et coefficients de calcul					
	<i>E. hemionus onager</i>	Cheval de trait	Coefficients du cheval de trait	Cheval de Thèbes	<i>A. stenonis vireti</i>
n. de spécimens	8 à 10	7		1	3 à 65
H	241,3	342,0	4,75	300,0	302,7
F	329,7	438,0	3,71	410,0	406,8
R	293,5	375,0	4,33	348,0	342,9
T	313,0	395,0	4,11	365,0	367,6
MC	214,1	251,0	6,47	230,0	229,7
MT	250,8	291,0	5,58	270,0	264,5
Ph I A	76,3	95,0	17,08	88,0	85,2
Ph I P	71,2	92,0	17,64	83,0	82,4
Ph IIIA (4)	54,0			80,0	76,4
Ht au garrot (cm)	120	162,3		142–152	143–151
Hauteurs au garrot (cm) d'après les coefficients du cheval de trait					
H				142,4	143,6
F				151,9	150,7
R				150,6	148,4
T				150,0	151,0
MC				148,7	148,5
MT				150,6	147,5
Ph I A				150,3	145,6
Ph I P				146,4	145,4

### 2.5. Poids

On peut estimer le poids d'un Équidé d'après divers paramètres, notamment la surface occlusale de sa M1 supérieure et d'après les dimensions distales de ses os canons. Alberdi et al. (1995) ont trouvé que les estimations les meilleures sont obtenues en utilisant une épaisseur distale de troisième métacarpien ou une épaisseur proximale de première phalange. Les poids calculés à partir de deux dimensions distales des canons (épaisseur et largeur) semblent encore plus fiables (Eisenmann et Sondaar, 1998). Pour l'*A. stenonis* des anciennes collections de Saint-Vallier, les estimations fondées sur les produits des diamètres transverse et antéropostérieur des MC III ou MT III s'accordent autour d'un poids moyen de 400 kilos environ (Tableau 4). Celles basées sur la surface moyenne de la M1 suggèrent un poids moyen d'environ 428 kilos (entre 353 et 430). Si la formule correspondant aux M1 est appliquée aux M2 (dont la surface moyenne est plus grande), le poids moyen obtenu est de 446 kilos environ (entre 365 et 453). Il est de 438 kilos si le calcul est fait à la fois sur les M1 et les M2. Dans la mesure où l'on est souvent obligé de travailler sur des molaires dont on ne connaît pas le rang avec certitude, il faut garder à l'esprit la possibilité de cette surestimation. De toute façon, les poids calculés sont égaux ou supérieurs au poids moyen du plus grand des Équidés sauvages actuels, le zèbre de Grévy.

### 3. Les nouvelles collections de Saint-Vallier

Rappelons que le nouveau matériel provient de deux lœss à bancs durcis LD2 et LD3, et que la conservation des fossiles récoltés dans le banc durci supérieur (LD3) rappelle celle des anciennes collections de Viret (Valli, 2001). Les fossiles d'Équidés des deux niveaux seront comparés à ceux des anciennes collections et à d'autres fossiles d'âges similaires.

#### 3.1. Lœss à banc durci 3 (LD3)

##### 3.1.1. Dents jugales supérieures

La surface occlusale des jugales supérieures intermédiaires (P3–P4 et M1–M2) est en général plus longue que large sur les dents très peu usées et plus large que longue sur les dents très usées. On peut pallier ces variations en calculant pour chaque dent la moyenne de ces longueur et largeur, et/ou en mesurant les longueurs et largeurs à mi-couronne. Sur le diagramme de dispersion de cette dimension occlusale et de la longueur du protocone (Fig. 5), on voit que les spécimens récoltés en LD3 (notamment les deux séries FSL 495029 et 495031) entrent parfaitement dans l'intervalle de variation des anciennes collections.

Morphologiquement, il s'agit toujours de dents typiquement sténoniennes, à petits protocones « en sabot », moyennement plissées, avec des plis caballins banaux et des sillons post-protoconiques en général modérés (Eisenmann, 1980).

Tableau 4

Poids en kilos d'*A. stenonis vireti* estimés d'après les dimensions (en mm) des M1 supérieures et des métapodes. Lo = longueur occlusale, lo = largeur occlusale. MC et MT 10 = largeurs distales supra-articulaires des troisièmes métacarpiens et métatarsiens. MC et MT 13 = diamètres antéro-postérieurs distaux minimums du condyle interne des troisièmes métacarpiens et métatarsiens. Ln = logarithme

Weight in kilos of *A. stenonis vireti* estimated on the basis of upper M1 and metapodial dimensions (in mm). Lo = occlusal length, lo = occlusal width. MC and MT 10 = distal supra-articular widths of third metacarpals and metatarsals. MC and MT 13 = distal minimal depths of medial condyle of third metacarpals and metatarsals. Ln = logarithm

Estimations du poids (kilos) d'après les dimensions moyennes (mm) des métapodes						
Ln Poids = -5,768 + 3,011 (Ln MC 10)	MC 10	Ln MC 10	Ln Poids	Poids		
	52,3	3,957	6,147	467,1		
Ln Poids = -3,152 + 2,665 (Ln MC 13)	MC 13	Ln MC 13				
	29,4	3,381	5,858	350,1		
Ln Poids = -4,525 + 1,434 (Ln (MC 10*MC 13))	MC 10*MC 13	Ln (MC 10*MC 13)				
	1537,62	7,338	5,998	402,5		
Ln Poids = -4,362 + 2,634 (Ln MT 10)	MI 10	Ln MT 10				
	52,7	3,965	6,081	437,4		
Ln Poids = -4,552 + 3,100 (Ln MT 13)	MT 13	Ln MT 13				
	28,6	3,353	5,844	345,0		
Ln Poids = -4,585 + 1,443 (Ln (MT 10*MT13))	MT 10*MT 13	Ln (MT 10*MT 13)				
	1507,22	7,318	5,975	393,4		
Estimations du poids d'après les surfaces occlusales des M1 et M2 (mm <sup>2</sup> ) supérieures						
Ln du poids = -6,388 + 1,873 (Ln surface M)						
	M1 Lo	M1 lo	Surface M1	Ln Surface M1	LnPoids	Poids
Saint-Vallier m	25,0	26,5	675,8	6,516	5,866	352,9
Saint-Vallier x	26,4	28,4	749,4	6,619	6,060	428,3
Saint-Vallier M	28,0	30,0	751,0	6,621	6,064	430,1
	M2 Lo	M2 lo	Surface M2	Ln Surface M2	LnPoids	Poids
Saint-Vallier m	25,5	25,5	688,5	6,535	5,901	365,5
Saint-Vallier x	27,5	27,9	765,99	6,641	6,101	446,1
Saint-Vallier M	29,0	29,5	771,95	6,649	6,115	452,8

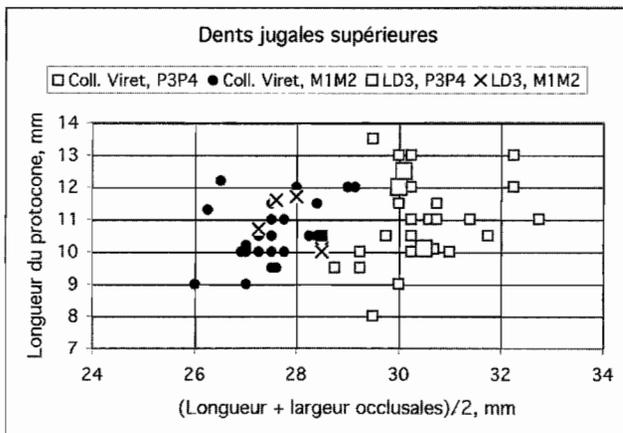


Fig. 5. Diagramme de dispersion des longueurs des protocones sur les dimensions moyennes ( $[(\text{longueur} + \text{largeur})/2]$ ) des surfaces occlusales des dents jugales supérieures d'*A. stenonis vireti*.

Fig. 5. Scatter diagram of protocone length versus average dimension of occlusal surface ( $[(\text{length} + \text{width})/2]$ ) in upper P3-M2 of *A. stenonis vireti*.

### 3.1.2. Mandibules

FSL 497138 et 497905 sont des mandibules complètes ayant appartenu respectivement à une jeune femelle et à un vieux mâle. Les marques des incisives sont bien développées chez le spécimen jeune, effacées chez le vieux

(Fig. 6). La morphologie et les dimensions (Tableau 5) sont similaires à celles qu'on observe dans les anciennes collections de Saint-Vallier (Eisenmann, 1981).

### 3.1.3. Dents jugales inférieures

Taille et morphologie sont banales et semblables à ce qu'on observe dans les anciennes collections (Eisenmann, 1981) : double boucle arrondie et symétrique, sillon vestibulaire toujours court sur les prémolaires, parfois sur les molaires, pas de pli protostylide sur les P2.

### 3.1.4. Humérus et radius

Quelques dimensions humérales semblent plus grandes que celles observées à l'intérieur des anciennes collections de Saint-Vallier (Tableau 6).

En revanche, huit radius, dont trois assez bien conservés, ne se distinguent pas des radius des anciennes collections (Tableau 7).

### 3.1.5. Troisièmes métacarpiens

Au nombre de onze spécimens adultes (Tableau 8), dont deux appartenant peut-être au même individu (FSL 497807 et 498196). Certains spécimens se distinguent des métacarpiens de la collection Viret par leurs dimensions et/ou leurs proportions, FSL 496101 sort des limites de variation des anciennes collections par sa largeur proximale (Fig. 7).

Tableau 5  
Dimensions (en mm) de mandibules d'*A. stenonis vireti*  
Mandibular dimensions (in mm) of *A. stenonis vireti*

Mandibules	LD3		Anciennes collections				
	FSL 497138	FSL 497905	QSV 223	QSV 227	QSV 228	QSV 324	QSV 25
Longueur du diastème	107,5	114	131	104		121	109
Longueur P2-P4	94	89	90	103	92	101	101
Longueur M1-M3	89,5	86,5	87	94	92	91,5	
Longueur P2-M3	189	176	177	198,5	184	192,5	
Longueur du museau	139	144					
Longueur de la symphyse	96	93	79	110,5		105	104
Largeur de la constriction	39	37	41	38,5		39	
Largeur en arrière des I3	54,5	54,5	64	54		60	51

FSL 497807 est petit et gracile bien qu'il soit parfaitement adulte. Je ne connais pas de MC III similaire, sauf peut-être un fragment de La Puebla de Valverde LPDV 2111 et un fragment du Coupet (COU 12 des collections de Paléontologie au Muséum National d'Histoire naturelle).

Des MC III de proportions voisines, bien que plus grands, se trouvent à Vatera (PO 121) et El Rincon 1, notamment Ri 12446 (Tableau 8 et Fig. 8). Dans ces trois gisements, l'environnement est interprété comme plus sec qu'à Saint-Vallier.



Fig. 6. Symphyses mandibulaires FSL 497138 et 497905. Vue occlusale.  
Fig. 6. Mandibular symphyses FSL 497138 and 497905. Occlusal view.

Tableau 6

Dimensions (en mm) des humérus de Saint-Vallier. DT = diamètre transverse, DAP = diamètre antéro-postérieur, n = nombre de mesures, x = moyenne, min = minimum, max = maximum, s = écart-type. \* = mesure approximative

Humerus dimensions (in mm) of Saint-Vallier equids. DT = width, DAP = depth, n = number of measures, x = mean, min = minimum, max = maximum, s = standard deviation. \* = approximate

Humérus	El Rincon		Anciennes collections				
	Ri 12488		n	x	min	max	s
Longueur maximale			2	304,5	304,0	305,0	0,71
Longueur postérieure			5	282,6	276,0	292,0	6,23
DT minimal	40		27	39,2	36,0	42,0	1,44
DT proximal			3	103,7	103,0	105,0	1,15
DAP proximal			3	107,0	104,0	112,0	4,36
DT articulaire distal	93*		22	82,3	78,0	86,0	2,23
DAP distal interne	96*		26	89,8	86,0	93,0	1,79
Hauteur min. trochlée	40,5		27	38,9	35,5	41,0	1,32
	LD 2		Nouvelles collections LD 3				
	FSL 495124		n	x	min	max	s
Longueur maximale	330*		2	310,0	310*	310*	
Longueur postérieure							
DT minimal	40		5	39,9	38,0	41,2	1,37
DT proximal			1	97,0			
DAP proximal			2	111,0	111,0	111,0	
DT articulaire distal	89		5	81,6	78,0	86,0	3,05
DAP distal interne	96		5	91,4	87,0	97,0	4,39
Hauteur min. trochlée			5	39,3	38,0	43,0	2,11

Tableau 7

Dimensions (en mm) des radius de El Rincon 1 et de Saint-Vallier. DT = diamètre transverse, DAP = diamètre antéro-postérieur, j = juvénile, n = nombre de mesures, x = moyenne, min = minimum, max = maximum, s = écart-type. \* = mesure approximative

Radius dimensions (in mm) of El Rincon 1 and Saint-Vallier equids. DT = width, DAP = depth, j = juvenile, n = number of measures, x = mean, min = minimum, max = maximum, s = standard deviation. \* = approximate

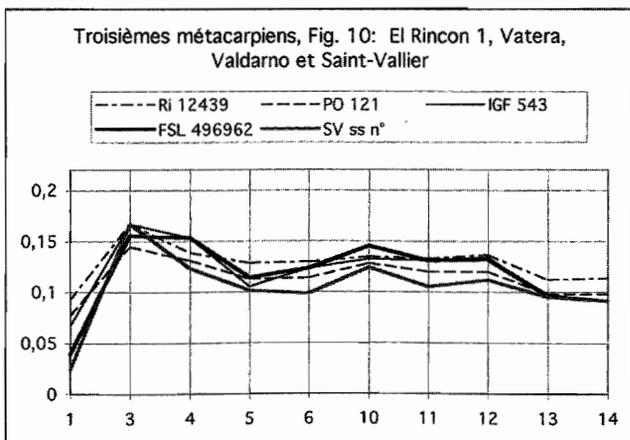
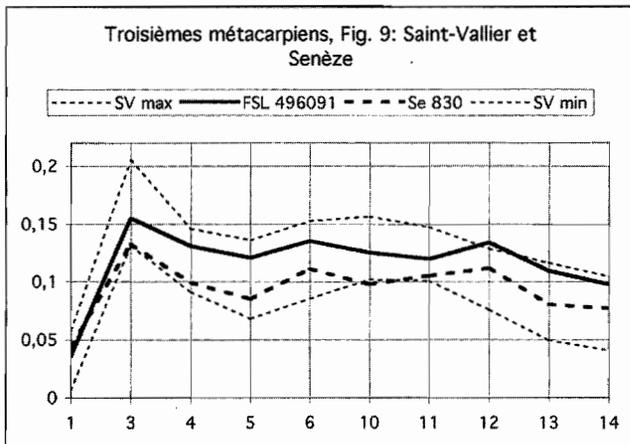
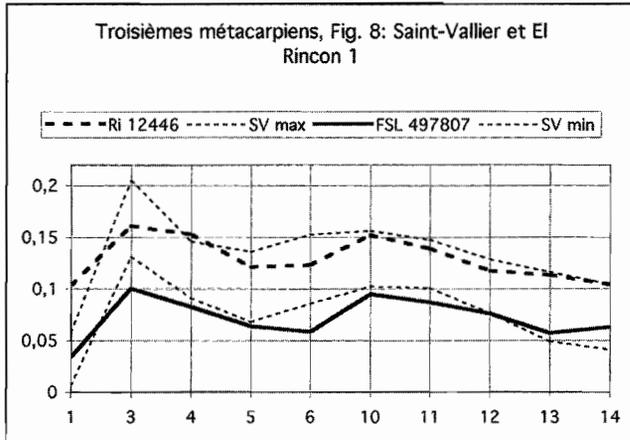
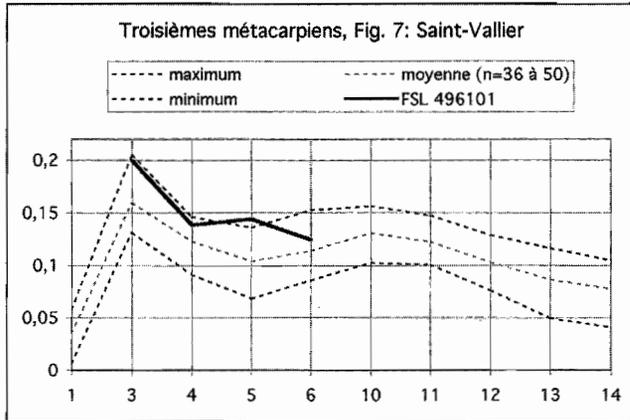
Radius	El Rincon 1				Anciennes collections				
	Ri 12489	LD2	LD2	LD2	n	x	min	max	s
1: Longueur maximale	395			395	19	343,3	328,5	355,0	7,74
2: Longueur externe	367			370	19	325,5	310,0	340,0	8,67
3: DT minimal	53	46*		45,1	30	44,4	41,0	47,5	1,73
4: DT proximal			101	99	20	89,1	84,0	95,0	3,31
5: DT articulaire proximal	85*		93*	87	20	81,0	74,0	87,0	3,95
6: DAP articulaire proximal	46*		44*	43*	25	40,4	37,0	43,0	1,52
7: DT distal		82		80	29	82,4	78,0	88,5	2,69
8: DT articulaire distal				73*	29	68,8	64,0	75,0	2,61
9: DAP articulaire dist.	41*				29	39,8	36,0	45,0	1,74
10: DT condyle radial					31	28,8	27,0	33,0	1,41
11: DT condyle cubital					27	18,2	16,5	20,0	0,74
	LD 3		LD 3		LD 3				
	495682 j	495684	496237	496292	496735	496965	497131	497802	
1: Longueur maximale	360*		354			345		334	
2: Longueur externe			334			322		314	
3: DT minimal	42*		45,5	45,5	44	44		47	
4: DT proximal						84*	88,1	92,3	
5: DT articulaire proximal			82			76,5	80	83	
6: DAP articulaire proximal			41			40	40	38	
7: DT distal	79*	83,5	83	84	85*	80		85	
8: DT articulaire distal		70,5	70	70	69*	70		70	
9: DAP articulaire dist.			41,2	41	43*	40*		38*	
10: DT condyle radial		28	27,7	28	28,5	30		30	
11: DT condyle cubital		19,5	21	18	17	17,2		17	

Tableau 8

Dimensions (en mm) de troisièmes métacarpiens. 1 = longueur, 3 = diamètre transverse (DT) de la diaphyse, 4 = diamètre antéro-postérieur (DAP) de la diaphyse, 5 = DT proximal articulaire, 6 = DAP proximal articulaire, 10 = DT distal supra-articulaire, 11 = DT distal articulaire, 12 = AP de la quille, 13 = DAP minimal du condyle interne, 14 = DAP maximal du condyle interne, 7 = diamètre de la facette articulaire pour le magnum, 8 = diamètre de la facette articulaire antérieure pour l'unciforme, n = nombre de mesures, x = moyenne, min = minimum, max = maximum, s = écart-type. \* = mesure approximative

Third metacarpal dimensions (in mm). 1 = length, 3 = width of diaphysis, 4 = depth of diaphysis, 5 = proximal articular width, 6 = proximal articular depth, 10 = distal supra-articular width, 11 = distal articular width, 12 = depth of the keel, 13 = minimal depth of medial condyle, 14 = maximal depth of medial condyle, 7 = diameter of the articular facet for the magnum, 8 = diameter of the articular facet for the unciform, n = number of measures, x = mean, min = minimum, max = maximum, s = standard deviation. \* = approximate

MC III	El Rincon 1		LD 2	Anciennes collections				
	Ri 12439	Ri 12446	496826	n	x	minimum	maximum	s
1	262,0	269,0	234,0	36	229,6	215,0	242,0	7,22
3	38,0	37,5	37,1	50	37,4	35,0	41,5	1,31
4	29,0	30,0	30,0	50	28,0	26,0	29,5	0,90
5	58,0	57,0	54*	43	54,8	50,5	59,0	1,91
6	36,5	36,0	35,0	43	35,2	33,0	38,5	1,24
10	52,8	55,0	54*	43	52,3	49,0	55,5	1,50
11	52,2	53,0		40	51,0	48,5	54,0	1,56
12	40,2	38,5		42	37,2	35,0	39,5	1,26
13	31,2	31,3	30*	41	29,4	27,0	31,5	1,04
14	33,7	33,0		40	31,0	28,5	33,0	1,09
7	47,5	48,0	45,0	41	43,3	38,0	47,0	1,91
8	17,2	17,0		44	17,5	15,0	20,0	1,20
	LD 3	LD 3	LD 3	LD 3	LD 3	LD 3	LD 3	LD 3
	495622	495450	495507	495649	495858	496091	496101	496734
1	223,0	230,0		225,0		230,0		238,0
3	35,0	36,8	40,0	38,5	35,6	37,0	41,0	39,0
4	27,0	28,0	28,0	27,7	25,5	28,5	29,0	28,5
5	54,0	55,2	54,7*	53*	55,0	57,0	60,1	56,0
6	35*		35,0		35,0	37,0	36,1	
10	50,0	51,0		52,0		51,7		53,2
11	50,5	51,7		52,0		50,7		52,0
12	34,2	36,0		38,0		40,0		
13	28,0	27,0		29,0		31,0		
14	29,5	29,0		32,0		32,5		
7		43,0			45,0	45,1	50,0	
8		18,0	18,0		17,3	18,0	16,5	
	LD 3	LD 3	LD 3	Valdarno	Senèze	Vatera	La Puebla	St-Vallier
	496962	497807	498196	IGF 543	Se 830	PO 121	LPDV 2239	SV ss n°
1	232,0	229,0		247,0	234,0	253,0		224,0
3	37,0	32,6	32,0	38,0	35,1	36,1		38,0
4	30,0	25,5	26,0	30,0	26,5	28,5		28,0
5	56,1	50,0		55,0	52,5	55,9		54,5
6	36,0	31,0		36,0	35,0	35,2		34,0
10	54,1	48,2		52,5	48,5	52,0	49,0	51,5
11	52,0	47,0		52,0	49,0	50,7	47,8	49,0
12	39,8	35,0		40,0	38,0	38,7	37,0	38,0
13	30,1	27,5		30,0	29,0	30,2	30,0	30,0
14	32,0	30,0		32,0	31,0	32,5	31,0	32,0
7	46,0	39,0		44,0	43,0	46,5		43,0
8	18,0	17,0		15,0	17,0	16,2		18,0



Enfin, deux spécimens (FSL 496091 et 496962) se distinguent de tous ceux des vieilles collections de Saint-Vallier par des épaisseurs (DAP) plus grandes au niveau de la diaphyse et de la quille (Figs. 9,10). Un seul métacarpien des vieilles collections (sans numéro, conservé à Lyon) a également une quille assez épaisse mais son épaisseur diaphysaire est normale (Fig. 10). Les DAP des quilles de FSL 496091 et 496962 dépassent la limite supérieure de confiance à 99 % de la moyenne (qui est de  $37,21 \pm 0,67$  mm). Le test de Student appliqué à ces DAP indique une différence significative à un seuil de 95 %. Les MC III les plus ressemblants se trouvent à Senèze (Fig. 9), à El Rincon 1, dans le Valdarno et à Vatera (Fig. 10). Tous sont toutefois plus graciles.

3.1.6. Fémurs et Tibias

Quelques spécimens paraissent plus grands et un seul plus petit que ceux des vieilles collections (Tableaux 9,10). Un tibia (FSL 495862) présente une extrémité distale plus étroite.

3.1.7. Calcaneums et astragales

Outre un léger décalage de taille vers des dimensions plus grandes pour les fossiles de LD3 (Tableaux 11,12), il faut signaler l'existence d'un calcaneum, mal conservé mais certainement adulte, particulièrement petit, FSL 497643.

3.1.8. Troisièmes métatarsiens

Les métatarsiens adultes présentent aussi un léger décalage vers des dimensions plus grandes que celles des anciennes collections de Saint-Vallier (Tableau 13). Un spécimen subadulte (FSL 496296) est plus petit.

3.1.9. Phalanges

Les dimensions des phalanges (Tableaux 14–17) entrent dans les limites de variation des anciennes collections sauf une deuxième et une troisième phalange, plus petites.

3.1.10. Indices de variabilité de taille et homogénéité spécifique de l'échantillon de LD3

Les dimensions des divers os des membres récoltés en LD3 donnent à plusieurs reprises des indications de tailles différentes de celles des anciennes collections, souvent plus grandes, parfois plus petites. Les indices de variabilité de la taille trouvent ici tout leur intérêt, puisque leur graduation en écarts-types permet immédiatement de juger du caractère significatif ou non de ces différences.

Fig. 7–10. Diagrammes de Simpson de divers troisièmes métacarpiens comparés à *Equus hemionus onager* (ligne 0 de référence). 1 = longueur, 3 = diamètre transverse (DT) de la diaphyse, 4 = diamètre antéro-postérieur (DAP) de la diaphyse, 5 = DT proximal articulaire, 6 = DAP proximal articulaire, 10 = DT distal supra-articulaire, 11 = DT distal articulaire, 12 = DAP de la quille, 13 = DAP minimal du condyle interne, 14 = DAP maximal du condyle interne, max = maximum, min = minimum. Les mesures des fossiles sont dans le Tableau 7. Pour les mesures d'*E. hemionus onager* voir Eisenmann et Beckouche, 1986.

Fig. 7–10. Ratio diagrams of various third metacarpals compared to *E. hemionus onager* (zero line). 1 = length, 3 = width of diaphysis, 4 = depth of diaphysis, 5 = proximal articular width, 6 = proximal articular depth, 10 = distal supra-articular width, 11 = distal articular width, 12 = depth of the keel, 13 = minimal depth of medial condyle, 14 = maximal depth of medial condyle. Data on fossils are in Table 7. See Eisenmann and Beckouche (1986) for *E. hemionus onager*.

Tableau 9

Dimensions (en mm) de fémurs. DT = diamètre transverse, DAP = diamètre antéro-postérieur, articul. = articulaire, int. = interne, n = nombre de mesures, x = moyenne, min = minimum, max = maximum, s = écart-type. \* = mesure approximative

Femur dimensions (in mm). DT = width, DAP = depth, articul. = articular, int. = medial, n = number of measures, x = mean, min = minimum, max = maximum, s = standard deviation. \* = approximate

Fémurs	Anciennes collections				
	n	x	min	max	s
Longueur maximale	3	406,8	405,0	410,0	2,75
Longueur interne	4	375,5	372,0	379,5	3,58
DT minimal	19	44,1	39,0	48,0	2,60
DT proximal	5	125,0	123,0	126,0	1,22
DAP proximal maximal	3	86,7	81,0	92,0	5,51
DAP de la tête	6	59,3	57,0	62,0	1,72
DT distal maximal	7	96,9	94,0	100,0	2,50
DAP articul. int. distal	4	124,6	121,5	126,5	2,17
	LD 3	LD 3	LD 3	LD 3	LD 3
	495433	495666	495863	495994	496279
Longueur maximale	432*	414,0	422,0		
Longueur interne		370,0	380,0		
DT minimal	44,5	43*	45,5	46,0	45,0
DT proximal			135,0		
DAP proximal maximal			91*		
DAP de la tête		60,2	62,2		
DT distal maximal	100*		106,5		91,5
DAP articul. int. distal	120*				123*

Tableau 10

Dimensions (en mm) de tibias. DT = diamètre transverse, DAP = diamètre antéropostérieur, n = nombre de mesures, x = moyenne, min = minimum, max = maximum, s = écart-type. \* = mesure approximative

Tibia dimensions (in mm). DT = width, DAP = depth, n = number of measures, x = mean, min = minimum, max = maximum, s = standard deviation. \* = approximate

Tibias	Anciennes collections					El Rincon 1
	n	x	min	max	s	Ri 12490
Longueur maximale	5	367,6	359,0	385,0	11,55	
Longueur externe	4	354,0	344,0	368,0	10,58	
DT minimal	20	48,2	46,0	51,5	1,44	47,0
DAP minimal	25	32,8	30,0	35,5	1,50	32,0
DT proximal	3	102,5	101,5	104,0	1,32	
DT distal	22	80,5	75,0	85,0	2,93	83,0
DAP distal	24	52,0	47,0	55,0	1,72	53,0
	Nouvelles collections, LD 3					LD 2
	n	x	min	max	s	FSL 496367
Longueur maximale	6	370,2	359,0	382,0	10,30	400*
Longueur externe	3	343,0	335,0	356,0	11,36	
DT minimal	14	49,4	46,0	54,0	2,31	49,0
DAP minimal	13	33,0	31,0	35,0	1,21	34,0
DT proximal	2	106,0	100,0	112,0	8,49	
DT distal	14	82,7	74,0	88,0	3,49	80,0
DAP distal	16	52,0	45,5	max	2,14	54,0

Tableau 11

Dimensions (en mm) de calcanéums. Long. = longueur, prox. = proximal, DT = diamètre transverse, DAP = diamètre antéro-postérieur, n = nombre de mesures, x = moyenne, min = minimum, max = maximum, s = écart-type. \* = mesure approximative

Table 11. Calcaneus dimensions (in mm). Long. = length, prox. = proximal, DT = width, DAP = depth, n = number of measures, x = mean, min = minimum, max = maximum, s = standard deviation. \* = approximate

Calcaneum	El Rincon 1		Anciennes collections					El Rincon 1
	Ri 12495	Ri 12499	n	x	min	max	s	Ri 12497
Longueur maximale	129,0	129,0	20	120,0	114,0	127,5	3,32	132,0
Long. segment prox.	87,0	88,0	21	80,6	75,0	84,0	2,03	88,0
DT minimal	25,0	24,5	28	24,0	21,3	26,5	1,21	25,0
DT proximal	38,0	37,0	20	36,7	32,0	39,0	1,91	38,0
DAP proximal	58,0	55,0	22	54,9	51,0	58,5	1,91	56,0
DAP distal	61,0	60,0	24	57,2	53,0	61,0	1,97	62,0
DT distal maximal	59,0		22	56,3	52,0	60,0	1,93	57,0
	LD 2	LD 2	Nouvelles collections, LD 3					LD 3
	FSL 496823	FSL 496837	n	x	min	max	s	FSL 497643
Longueur maximale	128,0	129,0	11	120,5	115,0	127,0	3,68	100*
Long. segment prox.	82,0	83,0	11	79,9	77,0	82,7	2,04	56*
DT minimal	19,0	22,0	12	23,8	22,5	25,5	0,95	18,1
DT proximal	35,0	37,0	6	37,4	35,0	40,1	2,06	
DAP proximal	55,0		8	56,0	54,0	58,0	1,33	43*
DAP distal	58,0	57,5	10	58,1	57,0	60,0	1,07	46,3
DT distal maximal	58,0	58*	10	58,0	55,0	59,5	1,26	

Tableau 12

Dimensions (en mm) d'astragales. DT = diamètre transverse, DAP = diamètre antéropostérieur, n = nombre de mesures, x = moyenne, min = minimum, max = maximum, s = écart-type

Talus dimensions (in mm). DT = width, DAP = depth, n = number of measures, x = mean, min = minimum, max = maximum, s = standard deviation

Astragales	El Rincon 1		El Rincon 1	Anciennes collections				
	RI 12501	RI 12503	RI 12502	n	x	min	max	s
Hauteur maximale	74,0	75,0		105	66,5	60,0	73,0	2,52
Hauteur interne poulie	72,0	72,5		109	65,5	60,0	70,0	2,35
DT maximal	69,0	69,0	69,0	110	66,9	60,0	72,5	2,63
Largeur de la poulie	33,0	32,0	31,5	114	31,0	27,5	34,5	1,36
DT articulaire distal	57,0	57,0		102	54,9	51,0	59,5	1,77
DAP articulaire distal	40,0	40,0		108	37,5	35,0	41,0	1,42
DAP maximal	61,0	61,0		100	55,3	49,5	59,5	1,85
	LD 2	LD 2	LD 2	Nouvelles collections, LD 3				
	FSL 496375	FSL 496816	FSL 496726	n	x	min	max	s
Hauteur maximale	70,0		71,0	10	67,8	65,0	70,0	1,99
Hauteur interne poulie	68,5	68,0	71,0	9	67,1	62,5	70,0	2,38
DT maximal	67,5	67,0	71,0	9	68,2	65,0	70,0	1,64
Largeur de la poulie	35,0	30,0	34,0	10	32,1	29,0	37,0	2,39
DT articulaire distal	57,0	56,0	59,5	9	56,6	54,0	60,0	1,80
DAP articulaire distal	38,5	38,0	40,0	8	38,0	35,0	39,0	1,35
DAP maximal	59,0	59,0	60,1	8	56,2	52,0	60,0	2,24

Tableau 13

Dimensions (en mm) de troisièmes métatarsiens. 1 = longueur, 3 = diamètre transverse (DT) de la diaphyse, 4 = diamètre antéro-postérieur (DAP) de la diaphyse, 5 = DT proximal articulaire, 6 = DAP proximal, 10 = DT distal supra-articulaire, 11 = DT distal articulaire, 12 = DAP de la quille, 13 = DAP minimal du condyle interne, 14 = DAP maximal du condyle interne, 7 = diamètre de la facette articulaire pour le grand cunéiforme, 8 = diamètre de la facette articulaire antérieure pour le cuboïde, n = nombre de mesures, x = moyenne, min = minimum, max = maximum, s = écart-type

Third metatarsal dimensions (in mm). 1 = length, 3 = width of diaphysis, 4 = depth of diaphysis, 5 = proximal articular width, 6 = proximal depth, 10 = distal supra-articular width, 11 = distal articular width, 12 = depth of the keel, 13 = minimal depth of medial condyle, 14 = maximal depth of medial condyle, 7 = diameter of the articular facet for the large cuneiform, 8 = diameter of the articular facet for the cuboid, n = number of measures, x = mean, min = minimum, max = maximum, s = standard deviation

MI III	El Rincon		Anciennes collections				
	Ri 12447	Ri 12448	n	x	min	max	s
1	296,0	290,0	65	264,4	251,0	278,0	6,23
3	40,0	39*	80	36,9	33,0	40,0	1,50
4	35,0	36*	79	33,8	30,5	37,0	1,22
5	58,0	58,0	70	53,5	48,5	58,0	1,92
6	45,0	45,0	67	45,4	42,0	48,5	1,40
10	56,0	54,0	71	52,7	49,5	56,0	1,69
11	52,5	52,0	68	51,1	48,5	55,0	1,48
12	41,0	41,0	66	38,3	35,0	41,5	1,19
13	31,0	31,0	72	28,7	26,4	30,0	0,93
14	33,0	34,0	68	31,5	30,0	34,0	0,95
7	52,5	52,0	59	47,9	44,0	51,0	1,81
8	13,7	12,0	65	11,7	8,0	15,0	1,30
	LD 2	LD 2	Nouvelles collections, LD 3				
	FSL 496727	FSL 496832	n	x	min	max	s
1	285,0	285,5	10	270,8	260,0	280,0	5,92
3	36,0	38,5	11	38,2	37,0	40,0	1,08
4	31,0	34,5	11	34,3	32,0	37,0	1,42
5		54,5	9	53,1	51,0	56,5	2,02
6			7	46,4	44,0	48,0	1,31
10	53,5	52,5	11	53,8	50,1	56,1	1,77
11		52,5	10	53,1	50,0	55,0	1,61
12		37,0	10	39,6	38,0	42,0	1,12
13	28,5		10	29,5	28,0	31,5	1,29
14			10	32,3	30,5	34,0	1,07
7			7	48,7	47,0	52,5	1,95
8			7	12,7	11,0	14,0	1,15

Tableau 14

Dimensions (en mm) de premières phalanges antérieures. 1 = longueur, 3 = diamètre transverse (DT) de la diaphyse, 4 = DT proximal, 5 = DAP proximal, 6 = DT distal supra-articulaire, 7 = longueur du trigonum phalangis, 10 = longueur supra-tubérositaire, 12 = longueur infra-tubérositaire, 14 = DT distal articulaire. n = nombre de mesures, x = moyenne, min = minimum, max = maximum, s = écart-type. \* = mesure approximative

First front and hind phalanx dimensions (in mm). 1 = length, 3 = width of diaphysis, 4 = proximal width, 5 = proximal depth, 6 = distal supra-articular width, 7 = length of trigonum phalangis, 10 = supra-tuberosital length, 12 = infra-tuberosital length, 14 = distal articular width, n = number of measures, x = mean, min = minimum, max = maximum, s = standard deviation. \* = approximate

PH IA	El Rincon				LD 2		
	Ri 12467	Ri 12469	Ri 12463	Ri 12462	495260	495403	496961
1	95,1	91	96	93,5	93	95	97
3	37,7	34	35	37	39	40	37
4	62	57	56,1	59	62		
5	40,1	40	40	40	37,7*		43*
6	50,5		48,1	52	51,2*	53,1	52
7	63	58	65	58	56*		
10	72	69	72	70	67		71
12	69		71	74	20	15	15,5
14	50	48,2	48	49	48*	52	51

Tableau 14 (suite)

PH IA	Anciennes collections					LD 3	LD 3
	n	x	min	max	s	495174	495273
1	36	85,2	78,0	91,0	3,04	81	84
3	37	35,8	34,0	38,5	1,26	35,3	38,1
4	35	56,9	53,0	62,0	2,16	55,5	58
5	34	38,3	35,0	41,0	1,44	36	38
6	38	49,2	44,5	53,0	1,95	47	50,5
7	36	53,5	48,0	57,0	2,18	50	53
10	32	62,5	56,0	71,0	3,16	59,5	61,2
12	35	14,4	12,5	16,5	1,11	12	13
14	35	47,5	42,5	51,0	2,01	47	48,6

Tableau 15

Dimensions (en mm) de premières phalanges postérieures. 1 = longueur, 3 = diamètre transverse (DT) de la diaphyse, 4 = DT proximal, 5 = DAP proximal, 6 = DT distal supra-articulaire, 7 = longueur du trigonum phalangis, 10 = longueur supra-tubérositaire, 12 = longueur infra-tubérositaire, 14 = DT distal articulaire. n = nombre de mesures, x = moyenne, min = minimum, max = maximum, s = écart-type. \* = mesure approximative

First front and hind phalanx dimensions (in mm). 1 = length, 3 = width of diaphysis, 4 = proximal width, 5 = proximal depth, 6 = distal supra-articular width, 7 = length of trigonum phalangis, 10 = supra-tuberosital length, 12 = infra-tuberosital length, 14 = distal articular width, n = number of measures, x = mean, min = minimum, max = maximum, s = standard deviation. \* = approximate

PH IP	El Rincon				LD 2	LD 2	LD 2
	Ri 12468	Ri 12470	Ri 12471	Ri 12465	495657	496368	496371
1	90,0	90,3	86,0	93,0	84*	90,0	88,1
3	37,0	36,0	35,0	37,5	37,0	36,0	35,0
4	61,5	62,0	60,1	63,0	58*	60*	63,0
5	42,5	42,3	42,0	44,0		40*	42,0
6	50,5	50,2	48,7	50,0		48,0	50,0
7	56,0	56,0	51,0	56,0	48*	55,0	50,0
10	63,0	63,0	57,0	66,0	60*	61,0	58,5
12	20,0	21,0	20,0	20,0	16*	18,0	19,5
14	46,5	46,7	45,7	48,5	45*	47,0	47,0
	Anciennes collections					LD 3	LD 3
	n	x	min	max	s	495482	496728
1	36	82,6	80,0	86,5	2,11	82,1	82,2
3	37	35,6	33,5	39,0	1,22	38,0	37,0
4	36	58,5	53,0	63,5	2,24	60,2	
5	35	40,3	37,5	42,5	1,36	41,6	40,0
6	35	47,7	45,0	53,0	1,82	48,1	50,2
7	36	49,2	45,0	56,0	2,77	49,0	49,0
10	36	57,1	53,0	68,0	2,83	53,0	57,0
12	36	18,6	16,5	21,0	1,07	18,0	18,0
14	35	44,7	41,5	max	1,95	47,0	46,3

Nous avons calculé ces indices en utilisant une seule mesure par os, séparément pour les longueurs et les largeurs, en prenant comme référence les anciennes collections de Saint-Vallier (Tableau 2). Les histogrammes correspondants (Figs. 11,12) montrent que le décalage vers des tailles plus grandes n'est pas significatif.

En revanche, l'existence de petites dimensions — (un tibia, un calcaneum et une deuxième phalange) séparées de la moyenne par plus de trois écarts-types — paraît bien significative. En outre, la fréquence relative de dimensions séparées de la moyenne par plus de deux écarts-types est

plus grande dans l'échantillon de LD3 que dans les anciennes collections. Soulignons que certains spécimens petits, mais subadultes, n'ont pas été inclus dans ces histogrammes alors que leurs dimensions auraient été à peine plus grandes à l'âge adulte. Enfin, le métacarpien FSL 497807 (Fig. 8) diffère peu des anciennes collections par sa longueur et sa largeur proximale (utilisées dans les histogrammes) mais en diffère bien plus par son DAP proximal et sa largeur distale (non prises en compte). Il semble donc qu'un taxon plus petit que *A. stenonis vireti* existait peut-être en même temps dans la région de Saint-Vallier.

Tableau 16

Dimensions (en mm) de deuxième phalanges antérieures et postérieures. 1 = longueur maximale, 2 = longueur antérieure, 3 = DT minimal, 4 = DT proximal, 5 = DAP proximal, 6 = DT distal, n = nombre de mesures, x = moyenne, min = minimum, max = maximum, s = écart-type. \* = mesure approximative  
 Second front and hind phalanx dimensions (in mm). 1 = maximal length, 2 = anterior length, 3 = minimal width, 4 = proximal width, 5 = proximal depth, 6 = distal width, n = number of measures, x = mean, min = minimum, max = maximum, s = standard deviation. \* = approximate

PH II A	El Rincon	El Rincon	LD 2	LD 3	LD 3	LD 3
	Ri 12475	Ri 12476	495220	495864	497787	497789
1	48,1	54,0	55,0	48,0	45*	49,0
2	34,0					37,0
3	45,0	48,0	46,0	45,0	43,1	49,0
4	53,5	55,0		56,0	51,0	58,0
5	32,5			35,0		33,1
6	50,0	51,5	53,3	47,0	46*	53,5
Anciennes collections						
		n	x	min	max	s
1		29	49,3	46,0	52,0	1,42
2		30	35,7	32,0	38,0	1,64
3		30	48,6	44,0	52,0	1,85
4		30	56,1	50,5	60,0	2,16
5		30	35,2	32,0	38,0	1,30
6		27	52,6	48,0	55,0	1,96
PH II P	El Rincon	El Rincon	LD 2	LD 2	LD 3	LD 3
	Ri 12477	Ri 12478	495617	496732	495158	496973
1	52,0	56,0	58,0	55,0	47,3	49,0
2	41,0					36*
3	42,0		47,0	47,0	40,0	44,0
4	52,2		58*	57*		54,0
5	35,5	36,0		36*		34,0
6	45,0		51*	52,0		48,0
Anciennes collections						
		n	x	min	max	s
1		25	50,7	45,0	54,5	2,22
2		23	37,8	33,0	42,5	1,95
3		24	45,8	43,5	49,0	1,58
4		26	54,5	49,0	57,5	1,92
5		25	35,2	31,5	38,0	1,57
6		24	48,3	45,5	52,0	1,91

Tableau 17

Dimensions (en mm) de troisième phalanges antérieures et postérieures. DT = diamètre transverse, DAP = diamètre antéropostérieur, n = nombre de mesures, x = moyenne, min = minimum, max = maximum, s = écart-type. \* = mesure approximative

Third front and hind phalanx dimensions (in mm). DT = width, DAP = antero-posterior diameter, n = number of measures, x = mean, min = minimum, max = maximum, s = standard deviation. \* = approximate

PH III Ant	El Rincon	Anciennes collections				
	Ri 12481	n	x	min	max	s
Longueur antérieure		8	58,2	55,0	63,0	2,64
DAP maximal		9	71,6	64,0	77,0	5,09
Hauteur		13	45,0	42,0	50,5	2,35
DT maximal	71*	15	76,2	72,0	83,0	3,16
DT articulaire	52,0	15	50,9	48,0	53,5	1,63
DAP articulaire	28*	12	29,2	27,0	31,5	1,15
Circonférence		6	184,8	180,0	190,0	4,26

Tableau 17 (suite)

PH III Ant	LD 2	LD 2	Nouvelles collections LD 3				
	FSL 496769	497100	n	x	min	max	s
Longueur antérieure		55,2	4	54,1	52,0	57,0	2,16
DAP maximal		73,0	1	68,0			
Hauteur		41,0	6	42,5	41,0	44,0	1,38
DT maximal	82,0	85,0	3	72,8	68,0	78,5	5,30
DT articulaire	59,0	57,0	5	52,4	50,0	55,0	2,12
DAP articulaire	37,0	30,0	5	31,6	29,0	34,0	2,08
Circonférence		195,0					
PH III Post	El Rincon	Anciennes collections					
	Ri 12480	n	x	min	max	s	
Longueur antérieure	60*	12	56,4	52,0	58,0	2,71	
DAP maximal	63,0	9	68,1	62,0	0,0	5,60	
Hauteur	47,0	11	43,0	40,0	41,0	2,32	
DT maximal	71,0	12	67,4	59,0	69,0	4,50	
DT articulaire	48,0	11	48,0	42,0	50,5	2,25	
DAP articulaire	28,0	12	28,1	26,0	28,0	1,52	
Circonférence	162,0	10	160,5	140,0	175,0	14,03	
	LD 2	Nouvelles collections, LD 3					
	FSL 495511	n	x	min	max	s	
Longueur antérieure		5	55,9	54,0	59,0	1,86	
DAP maximal		3	70,8	67,0	73,0	3,33	
Hauteur		6	45,8	44,0	50,0	2,36	
DT maximal	71,0	5	73,3	70,0	75,5	2,05	
DT articulaire		6	50,6	46,0	53,5	2,57	
DAP articulaire		8	31,8	28,0	34,0	2,34	
Circonférence		3	176,0	155,0	187,0	18,19	

Outre le métacarpien cité plus haut, on pourrait lui attribuer le calcaneum FSL 497643, les deuxième phalanges FSL 495158 et 497787, la troisième phalange FSL 496382 et, peut-être, le tibia 495862 et les métatarsiens subadultes FSL 496145 et 496296.

Si on ajoute à la découverte de ce nouveau taxon l'existence en LD3 de morphotypes de métacarpiens pratiquement inconnus dans les vieilles collections, l'ensemble conduit à émettre un doute sur l'équivalence absolue de provenance des échantillons de LD3 et des collections de Viret.

### 3.2. Lœss à banc durci 2 (LD2)

Le matériel est moins riche et moins bien conservé. Les dimensions sont données dans les tableaux correspondants aux différents os, à côté de celles de l'*A. stenonis* de El Rincon 1 (Espagne). Les spécimens les mieux conservés sont le radius FSL 469530 (Fig. 13) et deux métatarsiens FSL 496727 et 496832 (Fig. 14). Il est clair que ces spécimens sont non seulement plus grands, mais aussi plus graciles que ceux des anciennes collections et de LD3. Par ailleurs, un métacarpien (FSL 496826) ressemble de façon étonnante au métacarpien « atypique » FSL 496692 récolté en LD3.

Ainsi que le montrent les histogrammes des indices de taille (Figs. 11,12), les fossiles de LD2 se distinguent bien des fossiles de LD3 et des anciennes collections par leurs plus grandes dimensions. La différence est particulièrement marquée pour les longueurs (Fig. 11). Dans l'ensemble, les fossiles de LD2 occupent par leurs dimensions une position intermédiaire entre ceux de LD3 et des anciennes collections d'une part et ceux d'El Rincon 1 d'autre part.

## 4. Les Équidés de Saint-Vallier et leur âge

### 4.1. Biochronologie des Équidés

La plupart des fossiles provenant de LD3 peuvent être attribués avec certitude à *A. stenonis vireti*, espèce robuste de taille moyenne. Ses caractères anatomiques laissent supposer une médiocre adaptation à la course et un environnement relativement humide. L'interprétation du paléoenvironnement est celle d'un « paysage en mosaïque avec dominance de steppe et de prairie entrecoupées de bois, sous un climat humide et pas particulièrement froid » (Debard et al., 1994). Une espèce de plus petite taille (autour de 325 kilos au lieu de 400) est représentée par quelques os, dont un métacarpien assez gracile qui pourrait indiquer un

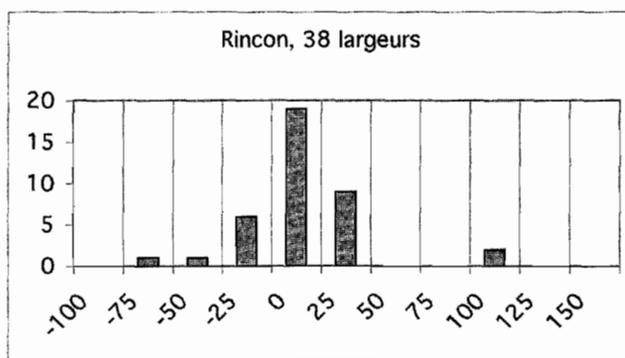
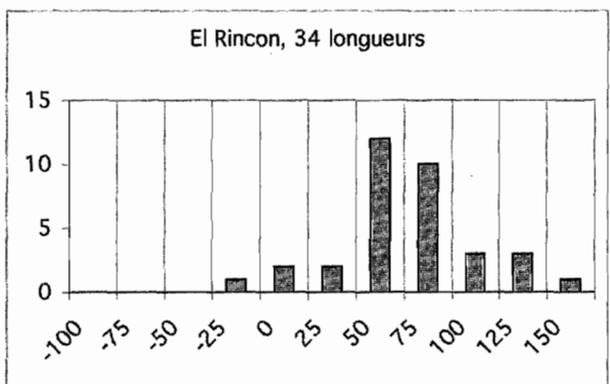
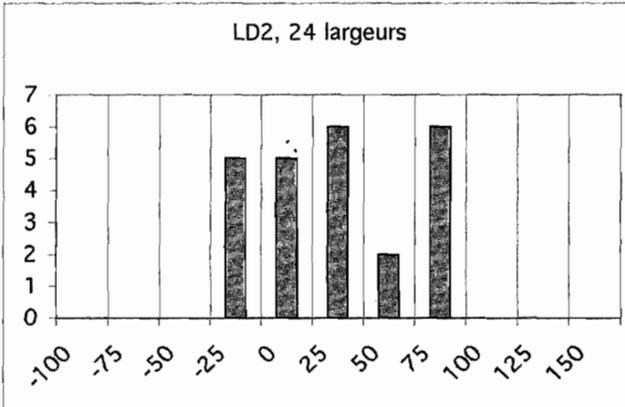
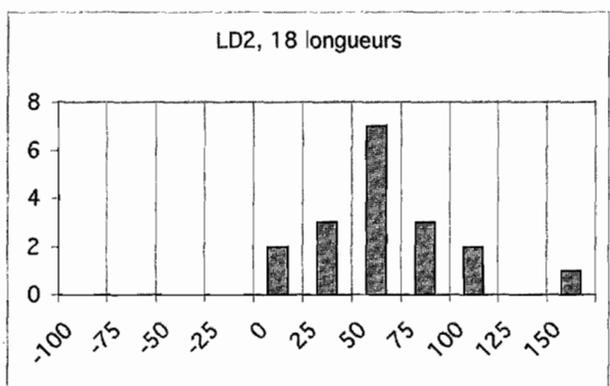
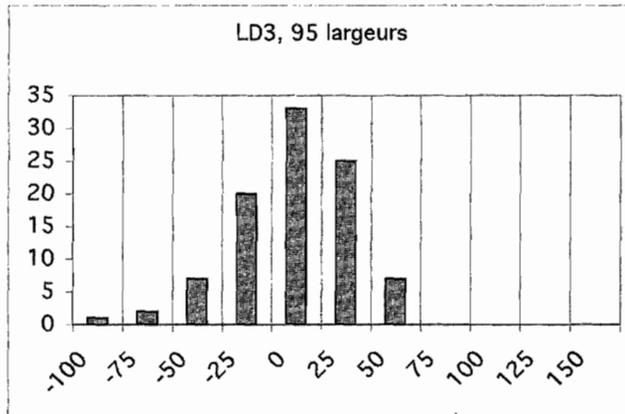
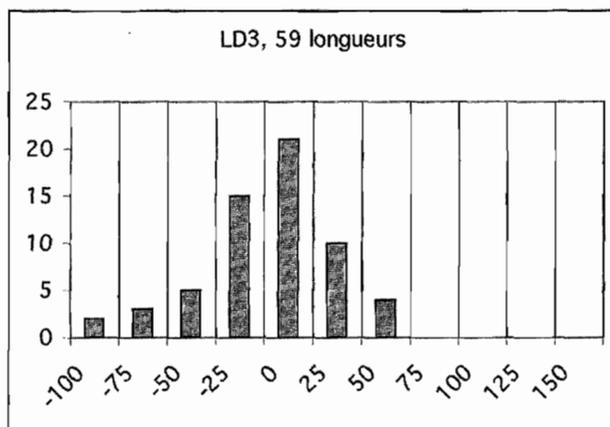
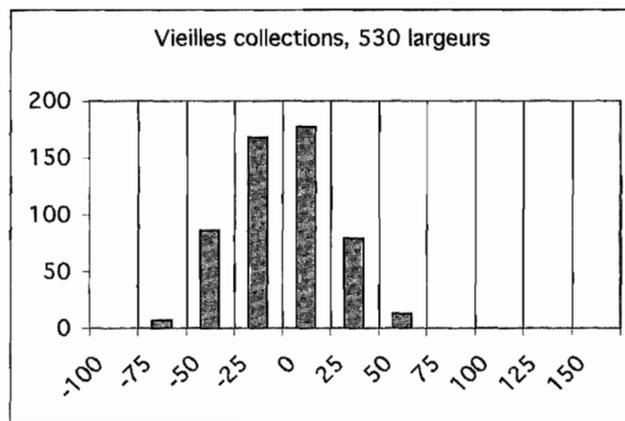
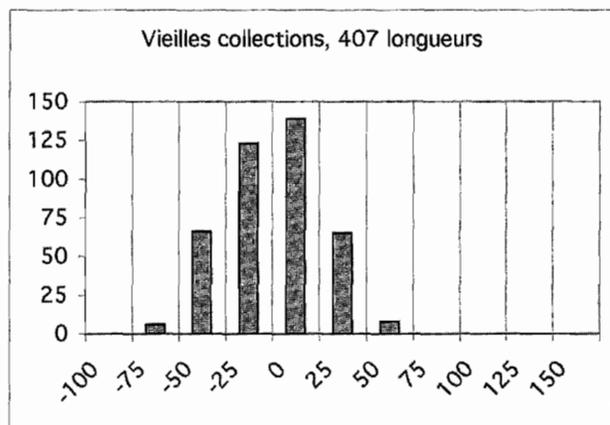


Fig. 11. Histogrammes des indices de taille établis sur les seules longueurs (une mesure par os). Explications en légende de la Fig. 1.  
 Fig. 11. Size index histograms based on lengths alone (one measure by bone). See explanations in Fig. 1.

Fig. 12. Histogrammes des indices de taille établis sur les seules largeurs (une mesure par os). Explications en légende de la Fig. 1.  
 Fig. 12. Size index histograms based on widths alone (one measure by bone). See explanations in Fig. 1.



Fig. 13. Radius FSL 496965 (LD3) et FSL 496530 (LD2). Vues postérieures.  
Fig. 13. Ventral view of Radii FSL 496965 (LD3) and FSL 496530 (LD2).

environnement plus sec. Comme ce taxon est faiblement représenté, on peut supposer qu'il vivait normalement à quelque distance, ou que le matériel de LD3 n'est pas chronologiquement homogène.

Les fossiles plus anciens de LD2 représentent un animal nettement plus grand, mais plus gracile (Fig. 14), ce qui explique un poids similaire à *A. stenonis vireti*. Malgré la pauvreté de l'échantillon, la ressemblance avec El Rincon 1 est frappante.

Alberdi et al. (1998b) ont trouvé une tendance à la diminution de taille des Équidés au cours du temps, diminution qui pourrait être liée à des changements dans le climat et l'environnement entre le Villafranchien moyen et le Galérien. Dans le cas d'une diminution de taille des *Allohippus* à peu près régulière au cours du Villafranchien moyen, la taille des fossiles de LD2 (intermédiaire entre ceux d'El Rincon 1 et de LD3) et leur morphologie (proche de El Rincon 1) indiqueraient que LD2 est nettement plus proche de El Rincon 1 que des anciennes collections de Saint-Vallier et de la plupart des collections de LD3. Toutefois la taille des Chevaux entre 500 ka et l'Holocène ne se réduit pas progressivement ; elle fluctue (Eisenmann et David, 2002). Il est possible que des fluctuations aient aussi affecté la taille des *Allohippus*. En outre, il existe des équidés supposés anciens de petite taille, comme ceux représentés par des MT III à Livenzovka et Khapry (RGU 483 et RGU 664) et en LD3 de Saint-Vallier. Il n'est donc pas raisonnable de tirer des indications biochronologiques précises à partir des dimensions.

#### 4.2. Géologie, datations et rongeurs

Debard (communication personnelle) avait d'abord supposé que la période de temps entre LD2 et LD3 pouvait être estimée à 40–50 ka alors que c'est 500 ka qui sont

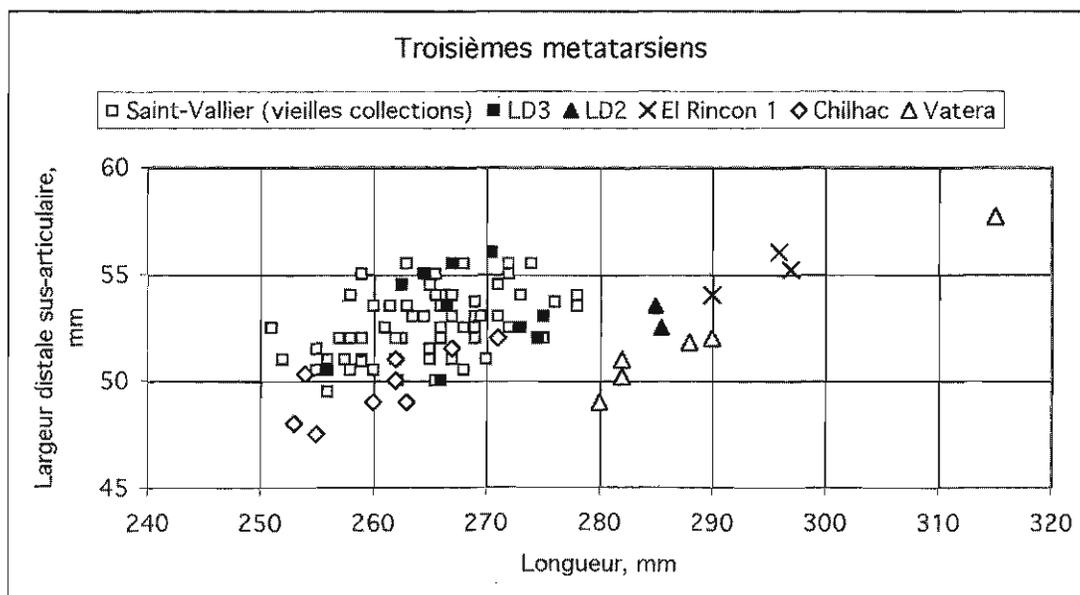
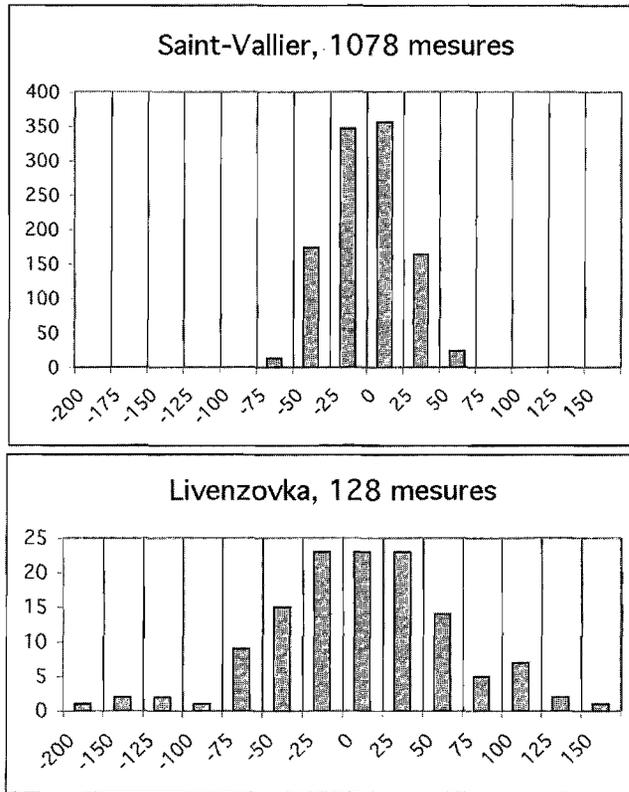


Fig. 14. Diagramme de dispersion des troisièmes métatarsiens.  
Fig. 14. Scatter diagram of third metatarsals.



censés séparer El Rincon 1 de Saint-Vallier. Dans ce cas, et en admettant une évolution régulière, El Rincon 1 devrait être rajeuni ou l'ensemble de Saint-Vallier vieilli. Toutefois, une étude plus poussée a conduit Debard (2004) à reconnaître une paléogéographie très changeante et à abandonner sa première supposition, ce qui résout en partie un sérieux problème de chronologie.

De toute façon, il ne s'agit pas de datations « absolues ». El Rincon 1 se trouve à l'intérieur d'une période de réchauffement et d'aridification qui se situerait autour de 2,5 Ma (Alberdi et al., 1997) ; il est corrélé avec Montopoli (Italie) qui se trouve sous la limite Gauss-Matuyama. Au contraire, toute la série de Saint-Vallier est négative (Sen, 2004). D'autre part, Pastre et al. (1996) pensent que l'horizon téphritique de Saint-Vallier, au-dessus de LD3 (et séparé par une discontinuité), correspond à une des nombreuses émissions qui a eu lieu au Mont-Dore entre 1,8 et 2,5 Ma. L'âge de Saint-Vallier, estimé couramment à 1,9 Ma à partir de considérations biochronologiques, a servi de point de référence pour des datations par spectrométrie RPE de l'émail dentaire (Bouchez et al., 1984). On ne peut donc pas dire que

Fig. 15. Comparaison des indices de taille de Saint-Vallier (anciennes collections) et de Livenzovka (complexe de Khapry).  
 Fig. 15. Comparison of Size Indices of Livenzovka (Khapry complex) and of old collections in Saint-Vallier.

Ensemble A						
	<i>Allohippus</i> sp.			<i>A. mygdoniensis</i>	<i>A. stehlini</i>	
200 k	Dmanissi IV-V Le Coupet Libakos			Pyrgos Gerakarou	Casa Frata Pyrgos Senèze Valdarno	
300 k	Kotzakhuri	Saint-Vallier	Vald. cf Libakos Volax	Liven. petits Psek. 312-15		
	Dmanissi II	Pyrgos III-47	Vatera			
Ensemble B						
	<i>A. stenonis</i>					
300 k	Dafnero	Huelago	Kotzakhuri	La Puebla	Senèze	
	Chilhac	Fuentenuova 1	Olivola	Saint-Vallier	Sesko	Valdarno
400 k	Liven. B	Matassino	Sarikol Tepe	Volovaia Balka		
	El Rincon 1	Sen. 211079				
500 k	Montopoli	Oosterschelde	Pardines	[Peyrolles]	[Tetoiu]	
	Vatera PO-7					
600 k	[Oasele]					
Ensemble C						
500 k	Chagny					
600 k	Baraot Kopec	Kislang ?	Liven. 778			
700 k	[Schemfeld]					
	Sen. 211077	Würzburg Sch. Gannat				
Ensemble D				Ensemble E		
200 k	Lachar			Liven. 483		
				Irimesti Khapry 664 Kislang petits		
300 k	Tsalka	Venta Micena				
	Huelago	[Tajo]				
400 k	Khapry [Psekups]					
500 k	Liven. A		Morskaia			
	Kislang 8-9		Tegelen			

Fig. 16. Classement par poids (voir Tableau 18) et morphologie d'Équidés d'âges compris entre 2,5 et 1,5 Ma environ. *A.* = *Allohippus*. Liven. = Livenzovka, Sch. = Schalksberg, Vald. = Valdarno, Libak. = Libakos, Sen. = Senèze, Pyrg. = Pyrgos.  
 Fig. 16. Classification according to weight (see Table 18) and morphology of equids ranging from around 2.5 to 1.5 Ma. *A.* = *Allohippus*. Liven. = Livenzovka, Sch. = Schalksberg, Vald. = Valdarno, Libak. = Libakos, Sen. = Senèze, Pyrg. = Pyrgos.

Tableau 18

Estimations des poids en kilos des Équidés d'âges compris entre 2,5 et 1,5 Ma environ d'après les dimensions des troisièmes métapodes. MC et MT 10 = largeurs distales supra-articulaires des troisièmes métacarpiens et métatarsiens. MC et MT 13 = diamètres antéropostérieurs distaux minimums du condyle interne des troisièmes métacarpiens et métatarsiens

Weight (in kilos) of equids ranging from around 2.5 to 1.5 Ma. Estimations based on third metapodial dimensions. MC and MT 10 = distal supra-articular widths of third metacarpals and metatarsals. MC and MT 13 = distal minimal depths of medial condyle of third metacarpals and metatarsals

Estimations de poids (kilos) d'après des diamètres de troisièmes métapodes						
	MC 10	MC 13	MC 10*13	MT 10	MT 13	MT 10*13
Baraolt Capeni (Baraot Kopec)				615,5	645,2	634,9
Casa Frata, <i>A. stehlini</i>	257,2	237,1	245,6	265,5	235,9	250,8
Chagny				575,8	547,8	567,2
Chilhac	420,3	334,5	373,5	376,8	323,1	351,7
Coupet (Le)	317,4	252,4	280,7	342	288,6	316,4
Dafnero	391,0	304,5*	343*	402,4	256,7*	327*
Dmanissi II	433,0	343,8	384,4			
Dmanissi IV–V	303,0	279,1	289,9	305,7	288,6	297,6
Fuentenueva I				422,2	323,1	374,3
Gannat	857,8	693,8	776,8	714,7	799,1	761,2
Gerakarou, <i>A. mygdoniensis</i>	295,1	268,2	280,2	268,7	256,7	262,6
Huelago (graciles)	401,8	389,5	396,8	342,0	400,1	368,4
Huelago (sténoniens)	356,2	287,4	318,1			
Khapry (Complexe de)						
- Khapry 300–127				489,5	465,4	481,0
- Khapry 664				256,0	288,6	270,0
- Khapry	480,7	446,2	464,9			
- Livenzovka, L 778				634,6	645,2	645,6
- Livenzovka, grands dont L 778	706,3	557,2	629,3	618,2	650,9	639,1
- Livenzovka L 372 et 634	543,5	495,8	521,7			
- Livenzovka, morphe A	549,5	488,0	519,9	477,8	498,2	490,0
- Livenzovka, morphe B	511,5	396,4	449,3	411,6	326,6	371,0
- Livenzovka, cf. <i>A. mygdoniensis</i>	358,5	313,3	334,3			
- Livenzovka L 483				225,8	256,7	238,7
- Morskaia 301–34	543,5	515,8	532,9			
- Volovaia Balka						400*
Kislang, sans n°				615,5	645,2	634,9
Kislang 8 et 9				537,8	645,2	589,6
Kislang, petits	315,3	276,3	293,8	280,1	288,6	283,7
Kotzakhuri	385,0	317,8	348,5	327,2	256,7	292,5
Lachar	250,1	227,3	236,9	297	360,2	324,7
Libakos	289,2	262,8	274,5	281,8	259,8	271,0
Matassino	456,4	366,2	407,8	413,7	383,8	401,0
Montopoli	627,9	406,7	502,3			
Oasele	706,3					
Olivola	425,4	322,3	368,2	397,1	383,8	392,1
Oosterschelde	558,5	420,8	483,9	523	488,7	510,3
Pardines (Loubières de)	637,8	457,4	539,0			
Peyrolles				528,0		
Psekups 312–15, cf. <i>A. mygdon.</i>	338,6	279,1	305,6			
Psekups Gromova				466,4		
Puebla de Valverde (La)	365,3	304,5	332,1	370,8	291,9	332,5
Pyrgos III–47	372,2	331,4	350,7			
Pyrgos, cf. <i>A. stehlini</i>				314,5	282,0	299,0
Pyrgos, cf. <i>A. mygdoniensis</i>	271,9	215,4	239,5	234,6	238,8	235,7
Rincon 1 (El)	514,3	392,9	448,4	473,2	425,4	452,9

Table 18 (suite)

Estimations de poids (kilos) d'après des diamètres de troisièmes métapodes						
	MC 10	MC 13	MC 10*13	MT 10	MT 13	MT 10*13
Sarikol Tepe	500,1	343,8	411,8			
Schernfeld	746,0			760,0		
Senèze 211077				744,7	832,6	793,6
Senèze 211079	605,2	403,3	491,3			
Senèze, <i>A. stenonis</i>	351,8	290,2	317,9	321,7	282,0	302,7
Senèze, cf. <i>A. stehlini</i>	309,1	287,4	297,3	321,7	266,0	294,6
Saint-Vallier, LD2				444,0	341,3	394,7
Saint-Vallier, LD3, FSL 497807	363,3	293,0	325,5			
Saint-Vallier, vieilles collections	467,1	350,1	402,5	437,4	345,0	393,4
Sesklo	433,0	334,5	378,8	384,8	295,3	341,2
Tegelen	573,8	557,2	570,0			
Tetoiu, Graunceanului	570,8			525,4		
Tsalka				288,5	323,1	303,8
Valdarno, <i>A. stenonis</i>	453,8	356,5	400,9	413,7	371,9	395,2
Valdarno, cf. Libakos	360,8	337,6	349,0	357,2	352,5	355,7
Valdarno, cf. <i>A. mygdoniensis</i>	303,0	254,9	276,1	270,3	241,7	256,1
Valdarno, <i>A. stehlini</i>	275,7	244,7	258,2	270,3	247,7	259,0
Vatera	459,1	376,1	414,9	397,1	371,9	386,4
Vatera PO-006, sténonien				553,3	589,8	575,5
Venta Micena	301,0	316,3	309,1	304,0	319,5	311,0
Volax	381,5	293,0	332,1	355,3		
Weinan				444	391,9	420,9
Würzburg Schalksberg	898,8	600,7	735,0	729,6	704,1	725,8

Saint-Vallier est daté par cette méthode. Tout ce qu'on sait est que Saint-Vallier se place sans doute entre Olduvai et Gauss. La présence de *Miomys* cf. *M. pusillus* dans les vieilles collections et en LD3 (Martín-Suárez et Mein, 2004) semble être le seul élément en faveur d'un âge plus proche de 2 Ma que de 2,5 Ma.

Enfin, nous ignorons donc encore quel est le temps écoulé entre El Rincon 1, LD2 et LD3 de Saint-Vallier et leurs âges « absolus ».

## 5. Discussion

Les Équidés précaballins provenant de gisements dont l'âge est probablement compris entre 2,5 et 1,5 Ma constituent un ensemble encore mal compris. De tailles et de morphologies variées, ils appartiennent certainement à plusieurs espèces mais peu d'entre elles sont suffisamment documentées. Les tentatives de séparations, ou à l'opposé, de regroupements, sont souvent discutables. Ainsi on dispose de plusieurs noms spécifiques (*A. athanasiui*, « *E.* » *bresnanus*, « *E.* » *livenzovensis*, « *E.* » *major*, « *E.* » *robustus*) pour qualifier des formes de « grande taille » qu'on ne connaît pas bien, alors que le petit Équidé de Gerakarou à museau large et court est considéré comme une simple sous-espèce d'*A. stenonis* (Koufos, 1992), espèce qui comprend par ailleurs de grands Équidés à museaux longs et étroits

(Saint-Vallier). Or, si on en juge d'après les espèces actuelles, des différences aussi marquées ne peuvent pas être subsécifiques et l'équidé de Gerakarou, mériterait un rang spécifique (*A. mygdoniensis*). Enfin, les crânes des formes particulières de Tegelen, Morskaia et Livenzovka (partim) ainsi que des formes très élancées de Huelago, Tsalka et Venta Micena sont inconnus. Si, ainsi que le fait supposer l'étude des crânes (Eisenmann et Baylac, 2000), une coupure taxonomique existe chez les équidés autour de 1,5 Ma entre les espèces anciennes (*Plesippus* et *Allohippus*) et les espèces modernes (*Equus*) il semble bien risqué de proposer des lignées enjambant cette coupure tant que les crânes ne seront pas connus.

À ces lacunes dans les connaissances anatomiques s'ajoutent des incertitudes quant à l'âge. Azzaroli (1990) et Eisenmann (2003) ont déjà noté les problèmes posés par l'âge des « grandes » formes, qui peuvent aussi bien dater du Pliocène que du Pléistocène moyen. Nous venons de voir que les âges précis des niveaux de Saint-Vallier ne sont pas connus.

Le cas du complexe de Khapry (Khapry, Merjanovka, Morskaia, Livenzovka, Volovaia Balka) mérite d'être développé. Alberdi et al. (1998a) placent Livenzovka dans l'Unité Faunique de Montopoli. Au contraire Forsten (1998) souligne l'hétérogénéité, probablement chronologique, des équidés de Livenzovka et met en doute l'âge de 2,5 Ma supposé pour ce gisement. De fait, l'hétérogénéité

ne serait guère étonnante pour des fossiles récoltés à l'intérieur d'une épaisseur de 20 mètres de sédiments. Tesakov (1995) reconnaît d'ailleurs deux niveaux à micromammifères dont seul le plus ancien daterait de 2,6 Ma ; le niveau supérieur pourrait en être séparé par 0,4 Ma. En outre, en accord avec Dubrovo, Lister et Hessen (2003) considèrent que le « *Mammuthus gromovi* » de Khapry est en réalité un *M. meridionalis*, certainement plus jeune et plus évolué que le *M. cf. rumanus* de Montopoli. Enfin, une révision récente des Carnivores (Sotnikova, 1989 ; Sotnikova et al., 2002) n'a trouvé de *Nyctereutes* ni à Livenzovka, ni à Khapry où c'est *Canis* qui est présent. Une *Pachycrocuta brevirostris* est aussi représentée à Livenzovka. *Nyctereutes* n'a été trouvé qu'à Volovaia Balka où l'unique MT III a la taille d'un *A. stenonis* banal comme celui de Matassino. Plusieurs « *Equus* » sont également représentés dans les collections de Khapry et de Psekups ; en revanche l'unique dent d'*Hipparion* de Khapry résulte d'un remaniement (Gabunia, communication personnelle). Tout ceci indique que le complexe de Khapry peut bien se placer dans la zone MN 17 mais qu'on ne doit pas prendre Livenzovka pour un gisement restreint dans le temps et bien daté comme c'est le cas de Montopoli et de El Rincon 1.

Alberdi et al. (1998b) considèrent « *E.* » *livenzovensensis* comme l'ancêtre de tous les sténoniens européens. Forsten (1998), qui a examiné tout le matériel, reconnaît à Livenzovka trois taxons de tailles différentes dont « *E. livenzovensensis* », de taille moyenne. En fait, le nom de « *E. livenzovensensis* » ne devrait pas être retenu du tout (Samson, 1975) car l'espèce a été créée dans une thèse, celle de Baigusheva en 1968. Le type choisi alors était l'un des plus grands MT III (L 778) que Forsten attribue à la plus grande espèce de Livenzovka. En 1978, Baigusheva a choisi pour holotype un crâne fragmentaire (L4) dont les dents sont parmi les plus petites de tout l'échantillon de Livenzovka. Quoi qu'il en soit, l'élaboration de mes données personnelles sur tous les équidés de Livenzovka montre que l'ensemble présente une variation de taille extraordinaire (Fig. 15), que les poids estimés vont de 240 à 640 kilos (Tableau 18), et que le taxon de taille moyenne peut être lui-même divisé (selon la taille et la morphologie des métapodes) en « Livenzovka A » et « B ». L'ensemble B est le seul qui soit proche d'*A. stenonis*. Tout ceci confirme bien sûr l'hétérogénéité des équidés de Livenzovka et jette un doute sur les arbres phylogéniques enracinés dans « *E. livenzovensensis* » (Alberdi et al., 1998b). Enfin, toutes les jugales supérieures d'équidés du complexe de Khapry ne sont pas typiquement sténoniennes, bien que leurs dimensions occlusales et celles de leurs protocônes soient en moyenne semblables à celles de La Puebla de Valverde. Il existe des dents qui ont un émail très plissé et des plis caballins extraordinaires, évoquant « *E.* » *major* de Schernfeld, « *E.* » *bressanus* de Chagny et même « *E.* » *suessenbornensis* (RGU 131, série RGU 391). Le très long pli caballin rappelle aussi certaines dents de Senèze, gisement qui par ailleurs pose également bien des problèmes par son hétérogénéité (Eisenmann, 2002).

## 6. Synthèse

La Fig. 16 est une tentative d'organisation de ces Équidés en fonction de la morphologie de leurs métapodes (Eisenmann, 2002) et premières phalanges et de leur poids. Les âges géologiques n'ont pas été considérés autrement que par le choix d'une limite supérieure d'environ 1,5 Ma, pour les trois premiers ensembles en tout cas. Les poids sont estimés à partir des dimensions des métapodes (Tableau 18). Cinq ensembles sont à considérer.

- Un ensemble A de petites formes (200 à 400 kilos) où l'on distingue morphologiquement :
  - *A. mygdoniensis* (Gerakarou) probablement aussi présent à Pyrgos, Livenzovka (partim), Psekups (312–15) et dans le Valdarno sensu lato ;
  - *A. stehlini* (Casa Frata) reconnaissable dans d'autres collections du Valdarno, à Pyrgos et à Senèze.

Il faut noter que *A. mygdoniensis* est une espèce représentée par tous ses éléments anatomiques, alors que le crâne type d'*A. stehlini* a été trouvé isolé, et que les autres restes, provenant d'autres gisements du Valdarno, lui ont été seulement attribués. À première vue, il est tentant de considérer les différences entre les os des membres de ces « espèces-morphotypes » comme des variations locales : petite taille, gisements probablement contemporains, présence des deux morphotypes à Senèze, dans le Valdarno sensu lato et à Pyrgos. Mais d'une part, les crânes des espèces diffèrent, celui d'*A. mygdoniensis* ayant un museau bien plus long que celui d'*A. stehlini* ; d'autre part les morphotypes dominants à Casa Frata (probablement *A. stehlini*) — caractérisés par un DAP proximal très développé sur les MC et par un DT distal très développé sur les MT — ne se trouvent pas à Gerakarou — origine de *A. mygdoniensis* — ni dans les gisements de Livenzovka et Psekups. L'aire de répartition de *A. mygdoniensis* paraît donc plus orientale (de la Mer d'Azov à la Grèce), celle de *A. stehlini* plus occidentale (de la Grèce à Senèze).

- des formes difficiles à classer, Le Coupet, Dmanissi IV, Libakos et Valdarno (partim), Dmanissi II et Pyrgos III–47, Vatera, Volax, Kotzakhuri, petite forme de Saint-Vallier LD3.
- L'ensemble B des *A. stenonis* où l'on peut distinguer peut-être :
  - des formes dont le poids serait compris entre 300 et 450 kilos et où se placent les *A. stenonis* classiques et les fossiles de Saint-Vallier des anciennes et nouvelles collections. Certaines sont plus graciles et probablement mieux adaptées à la course (El Rincon 1, Sesklo, La Puebla de Valverde, Livenzovka B), d'autres plus lourdes (Saint-Vallier, Chilhac) ;
  - des formes dont la morphologie est semblable mais le poids supérieur (en général entre 450 et 600 kilos). Ici se place un fragment de MC III de Senèze (211079) trop grand pour un *A. stenonis* classique, trop petit pour appartenir à la forme géante de Senèze (voir plus bas) ; il ressemble en plus petit à « *E.* » *euxinicus*

d'Oasele (dont je n'ai pas la totalité des mesures). Ce groupe est individualisé par Forsten (1999 : Fig. 16) sous le nom d'*A. athanasiui* espèce décrite à Tetoiu-Grauncanului, en Roumanie.

Le morphotype d'*A. stenorhis* est remarquablement étendu, des MT similaires se trouvent de la Chine (Weinan, Gonghe, Localité A de Zdansky) jusqu'à l'Espagne (Huelago partim, El Rincon 1), en passant par la Transbaïkalie (Tataourova) et le Tadjikistan (Kuruksai).

- Un ensemble C constitué de formes géantes, assez robustes, qui se distinguent des sténoniens typiques par un fort développement antéro-postérieur du condyle interne. Leur âge est souvent incertain : Gannat, Chagny, Senèze, Würzburg-Schalksberg et le MT III L 778 – premier type de « *E.* » *livenzovensis*, peut-être aussi « *E.* » *sylvarum* de Baraot-Kopec (= Baraolt Capeni) pour lequel je ne dispose pas de toutes les mesures. Les dents supérieures associées au grand MT III de Chagny ne sont pas sténoniennes : certes le protocone est court, mais le pli caballin est anormalement long. Ce pli et le plissement des fossettes sont encore plus développés à Schernfeld (Musil, 1992), et sur certaines grandes dents de Livenzovka et Khapry, de l'Olyorian de Chukochya (Sher, 1971 : Pl. II-8) et d'Old Crow (Yukon) contemporain de l'Olyorian (Sher, 1992).
- Un ensemble D gracile avec des diamètres antéro-postérieurs très développés qui évoquent parfois des hémionies actuels :
  - formes de grande taille : un MT III de Psekups, Tegelen, Morskaia, Khapry (300–27, 300–46, deux spécimens sans numéros, un mesuré par Gromova), Livenzovka A, Kislang (MT III 8 et 9). La prémolaire supérieure 119068 de Tegelen est très grande mais typiquement sténonienne ;
  - formes plus petites : « *E.* » *granatensis* (Tsalka, Venta Micena, Cuenca del Tajo), et l'une des formes de Huelago (16079, 16088, 6197, 6210).

Les jugales supérieures de Venta Micena ont des protocones spécialement courts et un pli caballin faiblement développé. Les P2 inférieures portent parfois des plis protostylides et il existe un ectostylide isolé sur une M3 inférieure. Ce dernier caractère est rarissime chez les « *Equus* » actuels et fossiles (un cas à Old Crow).

- Formes à très petites dimensions distales E : Kislang, Irimesti, Khapry, Livenzovka.

On note des ressemblances nettes :

- entre les petits MT III de Livenzovka (483), Khapry (664), Kislang (Hongrie, n° 15,16,17) et Irimesti (Roumanie) ;
- entre les grands métatarsiens de Kislang (8 et 9) et Khapry (300–127) et les grandes phalanges de Khapry (300–6) et Livenzovka (287,1672) ;
- entre les très grands métapodes et phalanges de Senèze (211077, 211074 et 211075), de Würzburg-Schalksberg et de Livenzovka (38, 451, peut-être 326).

## 7. Conclusions

Les ressemblances notées ci-dessus laissent supposer l'existence d'une « province géographique pour équidés » s'étendant au moins de la Mer d'Azov à la Hongrie (ensemble E), peut-être de la Géorgie à l'Espagne (ensemble D). La présence du MC III de Tegelen dans cet ensemble est certainement surprenante.

Des formes extrêmement graciles sont présentes dès Huelago (supposé contemporain de El Rincon 1). On les trouve aussi à Lachar et chez « *E.* » *granatensis* de Venta Micena. Des jugales supérieures proches de celle de Venta Micena ont été aussi trouvées à Valdeganga IV, donc en MN 17. Tant que leurs crânes ne seront pas connus, il ne paraît pas souhaitable de les rattacher à « *E.* » *altidens* qui est défini dans le Pléistocène moyen.

Pourtant, l'apparition, même occasionnelle, de quelques caractères jusque là inconnus unit certains équidés du Plio-Pléistocène et du Pléistocène moyen et les sépare des vrais *A. stenorhis* :

- protocones extrêmement courts : Fuentsanta, Valdeganga IV, « *E.* » *granatensis*, Pirro Nord, « *E.* » *hipparionoides* d'Akhalkalaki (Vekua, 1986) ;
- plis caballins anormalement longs et/ou larges à la base : Khapry, Livenzovka, Chagny, Schernfeld, Garba IV, Chukochya, Kolyma, Old Crow, « *E.* » *hipparionoides* d'Akhalkalaki, Cueva Victoria, Gomboré II, Gesher Benot Yakov ;
- colonnettes à la base de la couronne, parfois isolées, sur les jugales inférieures : « *E.* » *granatensis*, Akhalkalaki, Süssenborn, Chukochya et Old Crow ;
- allongement du métaconide et faible profondeur du sillon lingual : Venta Micena, Huescar, Süssenborn, Chukochya, Old Crow, Cullar de Baza ;
- profondeur du sillon vestibulaire sur des prémolaires : Venta Micena, Pirro Nord, Süssenborn.

Cet ensemble « non sténonien » qui comprend des formes de tailles diverses possède une distribution très large qui va du Yukon à l'Espagne méridionale. Certains caractères comme le degré de plissement de l'émail pourraient être interprétés comme des réactions à une alimentation plus ou moins abrasive. Mais la tendance à développer des stylides et les tendances hémioniennes de la double boucle laissent plutôt supposer une radiation différente des vrais *Equus* et des *Allohippus*.

Des *A. stenorhis* typiques sont certainement présents dès 2,5 Ma (El Rincon 1). Au Pléistocène inférieur (Oosterschelde), les MT III ont tous des diamètres articulaires relativement grands, ce qui n'est pas typique, mais compatible avec *A. stenorhis*. Les petits *A. stehlini* (assez robustes) et *A. mygdoniensis* (plus graciles) semblent succéder aux *A. stenorhis*.

La ressemblance extrême des MT III géants de Senèze et de Würzburg-Schalksberg conduit à s'interroger sur le temps qui les sépare : la plupart des espèces actuelles n'ont pas plus

d'un million d'années (Oakenfull et al., 2000). Malheureusement, les dents de ces formes sont peu ou pas connues.

L'ensemble de ce travail me conduit à considérer comme hétérogènes les lignées et les synonymies récemment proposées pour «*E.*» *major* (Alberdi et al., 1998b ; Forsten, 1999). Alberdi et al. réunissent les fossiles de Chagny, Tegelen et Schernfeld ; Forsten réunit ceux de Tegelen, Chagny et Kisläng. Dans les deux cas, la morphologie des dents et/ou des métapodes s'oppose à de tels regroupements. À mon avis, les équidés Plio-Pléistocènes sont beaucoup plus diversifiés et leur histoire ne se réduit pas à des changements de taille dans des lignées discutables.

## Remerciements

Ils vont d'abord à mes amis de longue date, Martine Faure et Claude Guérin, pour m'avoir confié cette étude et aidé à la réaliser. Andréa Valli m'a transmis les catalogues et documents concernant les nouvelles fouilles, patiemment répondu à mes questions et pris les photos publiées dans cet article. Le nouveau matériel de Saint-Vallier est conservé à la Faculté des Sciences de Lyon (FSL). J'ai aussi pu examiner les anciennes et très riches collections du Muséum d'Histoire naturelle de Lyon et du Muséum d'Histoire naturelle de Zürich. V.S. Baigusheva m'a chaleureusement offert son hospitalité à Rostov où T.V. Kuznetsova et moi avons étudié les fossiles d'équidés de Livenzovka. M.-T. Alberdi et A. Athanassiou ont revu mon premier texte. À la suite de leurs suggestions, j'ai corrigé et développé certains points et complété la bibliographie. Je leur suis très reconnaissant pour l'amélioration dont mon manuscrit a certainement bénéficié.

## Références

- Alberdi, M.T., Caloi, L., Palombo, M.R., 1998a. Large mammal associations from the Early Pleistocene: Italy and Spain. In: Kolfschoten, Th. van, Gibbard, P.L. (Eds.), *The Dawn of the Quaternary. Proceedings of the SEQS-EuroMam symposium 1996*. Medelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen, pp. 521–532.
- Alberdi, M.T., Cerdeño, E., Lopez-Martinez, N., Morales, J., Soria, M.D., 1997. La Fauna Villafranchiense de El Rincon-1 (Albacete, Castilla-La Mancha). *Estudios Geológicos* 53, 69–93.
- Alberdi, M.T., Ortiz Jaureguizar, E., Prado, J.L., 1998b. A quantitative review of European stenoroid horses. *Journal of Paleontology* 72, 371–387.
- Alberdi, M.T., Prado, J.L., Ortiz-Jaureguizar, E., 1995. Patterns of body size changes in fossil and living Equini (Perissodactyla). *Biological Journal of the Linnean Society* 54, 349–370.
- Alberdi, M.-T., Ruiz-Bustos, A., 1989. Taxonomia y Biostratigrafía de Equidae (Mammalia, Perissodactyla) en la Cuenca de Guadix-Baza (Granada). *Geología y Paleontología de la Cuenca de Guadix-Baza, Trabajos sobre el Neogeno-Cuaternario* 11, 239–270.
- Alfarez Delgado, F., 1978. Presencia de *Equus stenoroides* Cocchi en el Pleistoceno inferior de la cuenca del Tajo. *Estudios geológicos* 34, 553–558.
- Aouadi, N., 2000. Étude préliminaire des restes crâniens de Chevaux villafranchiens (Ceysseguet, Haute-Loire). *Bulletin du Muséum d'Anthropologie préhistorique de Monaco* 40, 23–42.
- Athanassiou, A., 2001. New data on the *Equus stenoroides* from the Late Pliocene locality of Sesklo (Thessaly, Greece). *Géodiversitas* 23, 439–469.
- Azzaroli, A., 1990. The genus *Equus* in Europe. In: Lindsay, E.H. et al. (Eds.), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, New York, pp. 339–355.
- Azzaroli, A., Colalongo, M.L., Nakagawa, H., Pasini, G., Rio, D., Ruggieri, G., et al., 1997. The Pliocene-Pleistocene boundary in Italy. In: Van Couvering, J.A. (Ed.), *The Pleistocene Boundary and the Beginning of the Quaternary*. World and regional Geology 9, Cambridge University Press, pp. 141–155.
- Azzaroli, A., De Giuli, C., Ficarelli, G., Torre D., 1988. Late Pliocene to Early Pleistocene Mammals in Eurasia: faunal succession and dispersal events. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 66, 77–100.
- Azzaroli, A., Voorhies, M., 1993. The Genus *Equus* in North America. The Blancan species. *Palaeontographia Italica* 80, 175–198.
- Boessneck, J., 1970. Ein altägyptisches Pferdeskelett. *Mitteilungen des deutschen archäologischen Instituts, Abteilung Kairo* 26, 43–47.
- Bœuf, O., 1997. À propos de Chilhac, Senèze, Blassac-la-Girondie (Haute-Loire, France) gisements du Pliocène terminal, leur intérêt biochronologique. In: Aguilar, J.-P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds.), *Actes du Congrès Biochron'97, Mémoires et Travaux, EPHE Institut de Montpellier*, pp. 661–668.
- Bouchez, R., Lopez Carranza, E., Ma, J.-L., Amosse, J., Piboule, M., Cornu, A., et al. 1984. Datation par spectrométrie RPE d'émail dentaire fossile dans le domaine de 50 000 ans à plusieurs millions d'années. *Revue d'Archéométrie* 8, 7–79. (Bulletin de liaison du groupe des méthodes physiques et chimiques de l'Archéologie).
- Bout, P., 1975. The contribution of the volcanic Massif Central of France to European Quaternary Chronology. *World Anthropology* - "After the Australopithecines". Mouton publishers, La Hague, Paris, 73–98.
- Debard, E., 2004. Stratigraphie et étude sédimentologique du gisement de Saint-Vallier. In: Faure, M., Guérin, C. (Eds.), *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France)*. *Geobios MS* 26, pp. S17-S43.
- Debard, E., Faure, M., Guérin, C., 1994. Stratigraphie du gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 318, 1283–1286.
- De Giuli, C., 1972. On the type form of *Equus stenoroides* Cocchi. *Palaeontographia Italica* 68, 35–49.
- Deng, T., 1997. Chinese fossils of the genus *Equus* and their reflections on the climatic changes. Ph. D. Dissertation. Northwest University, Xi'an (en Chinois, abstract en Anglais).
- Deng, T., Xue, Xiang-Xu, 1999. *Equus qingyangensis* sp. nov. (Perissodactyla, Equidae) from the Early Pleistocene of Qingyang, Gansu, China. *Vertebrata Palasiatica* 37, 62–74.
- Eisenmann, V., 1980. Les Chevaux (*Equus sensu lato*) fossiles et actuels : crânes et dents jugales supérieures. *Cahiers de Paléontologie*, 1–186.
- Eisenmann, V., 1981. Étude des dents jugales inférieures des *Equus* actuels et fossiles. *Palaeovertebrata* 10, 127–226.
- Eisenmann, V., 1984. Sur quelques caractères adaptatifs du squelette d'*Equus* et leurs implications paléocéologiques. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle sér. 4, 6, sect. C (2)*, 185–195.
- Eisenmann, V., 1999. *Equus granatensis* of Venta Micena and evidence for primitive non-stenoroid horses in the Lower Pleistocene. In: Gibert, J., Sanchez, F., Gibert, L., Ribot, F. (Eds.), *The hominids and their environment during the Lower and Middle Pleistocene of Eurasia. Proceedings of the International Conference of Human Palaeontology Orce 1995*, pp. 175–189.
- Eisenmann, V., 2000. *Equus capensis* (Mammalia, Perissodactyla) from Elandsfontein. *Palaeontologia africana* 36, 91–96.
- Eisenmann, V., 2002. The primitive horses of the Vatera Formation (Lesbos, Greece). *Proceedings of the 1st International Workshop "On Late Plio/Pleistocene extinction and evolution in the Palearctic. The Vatera site"*. *Annales Géologiques des Pays Helléniques* 39, 131–153.
- Eisenmann, V., 2003. Gigantic Horses. *Advances in Paleontology "Hen to Panta"*, papers in honour of C. Radulescu and P.M. Samson. Bucharest, 31–40.

- Eisenmann, V., Baylac, M., 2000. Extant and fossil *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) skulls: a morphometric definition of the subgenus *Equus*. *Zoologica Scripta* 29, 89–100.
- Eisenmann, V., Beckouche, S., 1986. Identification and discrimination of metapodials of modern and Pleistocene *Equus*, wild and domestic. In: Meadow, R.H., Uerpmann, H.P. (Eds.), *Equids in the Ancient World*. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients A, pp. 117–163.
- Eisenmann, V., David, F., 2002. Évolution de la taille des Chevaux d'Arcy-sur-Cure et de quelques autres Chevaux quaternaires. In: Schmider, B. (Ed.), *L'Aurignacien de la Grotte du Renne*. 34<sup>e</sup> supplément à *Gallia Préhistoire*, Éditions du CNRS, pp. 97–102.
- Eisenmann, V., Deng T., (in press). *Equus qingyangensis* (Equidae, Perissodactyla) of the Lower Pleistocene of Bajiazui, China, evidence for a North American origin of a lineage distinct from *E. stenonis*. *Quaternaire*.
- Eisenmann, V., Guérin, C., 1984. Morphologie fonctionnelle et environnement chez les Périssodactyles. In: David, L., Gall, J.-C. (Eds.), *Paléocéologie 1984*. *Geobios* MS 8, pp. 69–74.
- Eisenmann, V., Sondaar, P., 1998. Pliocene vertebrates locality of Çalta, Ankara, Turkey. 7. *Hipparion*. *Géodiversitas* 20, 409–439.
- Forsten, A., 1986. Chinese fossil horses of the genus *Equus*. *Acta Zoologica Fennica* 181, 1–40.
- Forsten, A., 1998. The fossil horses (Equidae, Mammalia) from the Plio-Pleistocene of Liventsovka near Rostov-Don, Russia. *Geobios* 31, 645–657.
- Forsten, A., 1999. A review of *Equus stenonis* Cocchi (Perissodactyla, Equidae) and related forms. *Quaternary Science Reviews* 18, 1373–1408.
- Gabunia, M.K., Vekua, A.K., 1989. Antropogenovye lozhadi Gruzii. *Akademiya Nauk Gruzinskoy SSR, Institut Paleobiologii imeni L. Sh. Davitashvili*. Metsniereba, Tbilisi (en Russe).
- Gabunia, M.K., Vekua, A.K., 1995. A Plio-Pleistocene hominid from Dmanisi, East Georgia, Caucasus. *Nature* 373, 509–512.
- Gromova, V.I., 1949. Istorija loshadej (roda *Equus*) v Starom Svete. Chast' 1. Obzor i opisaniye form. *Trudy paleontologicheskogo Instituta* 17, 1–373 (en Russe).
- Heintz, E., 1970. Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, NS C, 22, 1–303 et 1–206.
- Kostopoulos, D.S., Sen, S., 1999. Late Pliocene (Villafranchian) mammals from Sarikol Tepe, Ankara, Turkey. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 39, 165–202.
- Koufos, G., 1992. Early Pleistocene equids from Mygdonia basin (Macedonia, Greece). *Palaeontographia Italica* 79, 167–199.
- Koufos, G.D., Kostopoulos, D.S., 1993. A stenonoid horse (Equidae, Mammalia) from the Villafranchian of Western Macedonia (Greece). *Bulletin of the Geological Society of Greece* 28, 131–143.
- Koufos, G.D., Kostopoulos, D.S., 1997. Biochronology and succession of the Plio-Pleistocene macromammalian localities of Greece. In: Aguilar, J.-P., Legendre, S., Michaux, J. (Eds.), *Actes du Congrès BiochroM'97*, *Mémoires et Travaux, EPHE Institut de Montpellier*, pp. 619–634.
- Kretzoi, M., 1938. Die raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfauna (Ein Beitrag zur Stratigraphie des Altquartärs). *Annales historico-naturales Musei Nationalis Hungarici* 31, 88–157.
- Lister, A.M., Hessen, H. van, 2003. *Mammuthus rumanus* (Stefanescu), the earliest mammoth in Europe. *Advances in Paleontology "Hen to Panta"*, papers in honour of C. Radulescu and P.M. Samson. Bucharest, 47–52.
- Lundelius, E.L. Jr., Churcher, C.R., Downs, T., Harington, C.R., Lindsay, E.H., Schultz, G.E., et al. 1987. The North American Quaternary sequence. In: Woodburne, M.O. (Ed.), *Cenozoic Mammals of North America*, *Geochronology and Biostratigraphy*. University of California Press, pp. 211–235.
- Martín Suárez, E., Mein, P., 2004. Micromammals from the Late Pliocene of Saint-Vallier (Drôme, France). In: Faure, M., Guérin, C. (Eds.), *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France)*. *Geobios* MS 26, pp. S115–S125.
- Mäuser, M., 1992. Zur Taphonomie der altpleistozänen Säugetier-Fundstelle Würzburg-Schalksberg. *Kaupia – Darmstädter Beiträge zur Naturgeschichte* 1, 89–98.
- Meadow, R.H., 1986. Some Equid Remains from Çayönü, Southeastern Turkey. In: Meadow, R.H., Uerpmann, H.P. (Eds.), *Equids in the ancient world*. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients A, pp. 266–301.
- Meadow, R.H., 1999. The use of size index scaling techniques for research on archaeozoological collections from the Middle East. In: *Historia Animalium ex Ossibus*. Festschrift für Angela von den Driesch zum 65. Geburtstag. 285–300. *Internationale Archäologie* 8, *Studia honoraria*. Verlag Marie Leidorf, Rahden.
- Mein, P., Moissenet, E., Truc, G., 1978. Les formations continentales du Néogène supérieur des vallées du Jucar. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon* 72, 99–148.
- Meulen, A.J. van den, Kolfshoten, Th. van, 1986. Review of the late Turolian to early Biherian mammal faunas from Greece and Turkey. *Memoria della Società Geologica Italiana* 31, 201–211.
- Mörs, Th., Koenigswald, W. von, Hocht, F. von der, 1998. Rodents (Mammalia) from the late Pliocene Reuver Clay of Hambach (Lower Rhine Embayment, Germany) In: Kolfshoten, Th. van, Gibbard, P.L. (Eds.), *The dawn of the Quaternary*. *Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen*, pp. 135–159.
- Mourer-Chauviré, C., 1980. Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens, à Nespoles, Corrèze, France, les Equidés (Mammalia, Perissodactyla). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon* 18, 17–60.
- Musil, R., 1992. Die Pferde aus der oberpliozänen Spaltenfüllung Schemfeld bei Eichstätt. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie* 32, 115–162.
- Oakenfull, E.A., Lim, H.N., Ryder, O.A., 2000. A survey of equid mitochondrial DNA: Implications for the evolution, genetic diversity and conservation of *Equus*. *Conservation Genetics* 1, 341–355.
- Pastre, J.-F., Billard, A., Debard, E., Faure, M., Guérin, C., 1996. Un nouvel horizon téphritique du Mont-Dore repéré dans les lœss plio-pléistocènes du gisement fossilifère de Saint-Vallier (Drôme, France). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris (2a)* 323, 607–614.
- Prat, F., 1964. Contribution à la classification des Equidés villafranchiens. *Procès Verbaux de la Société Linnéenne de Bordeaux* 100, 1–18.
- Radulescu, C., Samson, P., 1990. The Plio-Pleistocene Mammalian succession of the Oltets Valley, Dacic Basin, Romania. *Quartärpaläontologie* 8, 225–232.
- Ruiz Bustos, A., 1999. Biostratigraphy of the continental deposits in the Granada Guadix, and Baza Basins (betic Cordillera). In: Gibert, J., Sanchez, F., Gibert, L., Ribot, F. (Eds.), *The hominids and their environment during the Lower and Middle Pleistocene of Eurasia*. *Proceedings of the International Conference of Human Palaeontology Orce 1995*, pp. 153–174.
- Samson, P., 1975. Les Equidés fossiles de Roumanie. *Geologica Romana* 14, 165–352.
- Sen, S., 2004. Magnétostratigraphie du gisement villafranchien de Saint-Vallier (Drôme). In: Faure, M., Guérin, C. (Eds.), *Le gisement pliocène final de Saint-Vallier (Drôme, France)*. *Geobios* MS 26, pp. S58–S61.
- Sher, A.V., 1971. Mlekopitaiushchie i stratigrafia Pleistotsena krainego sevro-vostoka SSSR i severnoi Ameriki. *Nauka, Moskva* (en Russe) 310 p.
- Sher, A.V., 1992. Beringian fauna and Early Quaternary mammalian dispersal in Eurasia: ecological aspects. *Courier Forschungsinstitut Senckenberg* 153, 125–133.
- Sotnikova, M.V., 1989. Khishchnye Mlekopitaiushchie Pliotsena-Rannego Pleistotsena. *Akademiya Nauk SSSR, Ordena trudovogo krasnogo znameni Geologicheskij Institut, Nauka, Moskva* 440, 1–121 (en Russe).
- Sotnikova, M.V., Baigusheva, V.S., Titov, V.V., 2002. Carnivores of the Khapry Faunal Assemblage and their stratigraphic implications. *Stratigraphy and Geological Correlation* 10, 375–390.
- Steenma, K.J., 1988. Plio-/Pleistozäne Grosssäugetiere (Mammalia) aus dem Becken von Kastoria/Grevena, südlich von Neapolis, NW-Grie-

- chenland. Dissertation. Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Technischen Universität Clausthal.
- Tesakov, A.S., 1995. Evolution of small mammal communities from the south of Eastern Europe near the Plio-Pleistocene boundary. *Acta zoologica cracoviensia* 38, 121–127.
- Torre, D., 1987. Pliocene and Pleistocene marine-continental correlations. Proceedings of the 8th RCMNS Congress, *Annales Institut Publici Geologiae Hungarici* 30, 71–77.
- Torre, D., Albanelli, A., Bertini, A., Ficarelli, G., Masini, F., Napoleone, G., 1996. Paleomagnetic calibration of Plio-Pleistocene mammal localities in central Italy. *Acta zoologica cracoviensia* 39, 559–570.
- Uerpmann, H.P., 1982. Faunal remains from Shams ed-din Tannira, a Halafian Site in Northern Syria. *Beyrutus* 30, 3–52.
- Uerpmann, H.-P., 1990. Halafian equid remains from Shams ed-Din Tannira in Northern Syria. In: Meadow, R.H., Uerpmann, H.P. (Eds.), *Equids in the ancient world*. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients A, pp. 246–265.
- Valli, A., 2001. Le gisement villafranchien moyen de Saint-Vallier (Drôme) : nouvelles données paléontologiques (Cervidae, Bovinae) et taphonomiques. *Documents des Laboratoires de Géologie de Lyon* 153, 1–246.
- Vekua, A.K., 1986. The Lower Pleistocene Mammalian Fauna of Akhalkalaki (Southern Georgia, USSR). *Palaeontographia Italica* 74, 63–96.
- Viret, J., 1954. Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens. *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon* 4, 1–200.
- Vos, J. de, Mol, D., Reumer, J.W.F., 1998. Early Pleistocene mammalian remains from the Oosterschelde or Eastern Scheldt (province of Zeeland, The Netherlands). In: Kolfschoten, Th. van, Gibbard, P.L. (Eds.), *The dawn of the Quaternary*. Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen, pp. 173–185.
- Vos, J. de, Made, J. van der, Athanassiou, A., Lyras, G., Sondaar, P.Y., Dermitzakis, M.D., 2002. Preliminary note on the Late Pliocene fauna from Vatera (Lesvos, Greece). *Annales Géologiques des Pays Helléniques* 39, 37–63.
- Westerhoff, W.E., Cleveringa, P., Meijer, T., Kolfschoten, Th. van, Zagwijn, W.H., 1998. The Lower Pleistocene fluvial (clay) deposits in the Maalbeek pit near Tegelen. In: Kolfschoten, Th. van, Gibbard, P.L. (Eds.), *The dawn of the Quaternary*. Mededelingen Nederlands Instituut voor Toegepaste Geowetenschappen, pp. 35–69.
- Willoughby, D.P., 1974. *The Empire of Equus*. Barnes Ed., New York.