

Le genre *Hipparion* (Mammalia, Perissodactyla) et son intérêt biostratigraphique en Afrique

par VÉRA EISENMANN *

Mots clés. — Hippomorpha (*Hipparion*), Pliocène, Pléistocène, Évolution biologique, Extinction, Faune spécifique, Afrique.

Résumé. — Principales particularités anatomiques des *Hipparions* africains. Dates des premières apparitions de ces caractères en Afrique et/ou en Eurasie. Âges des derniers *Hipparions* africains.

The genus *Hipparion* (Mammalia, Perissodactyla) and its biostratigraphical interest in Africa

Abstract. — *Hipparion* makes its first appearance at the same time in Africa and Europe (some 12 m.y. ago) but its last occurrence in Africa (Ologesailie, 0.4 m.y.) is much younger than in Europe (Roccaneyra, 2.5 m.y.). Pleistocene african *Hipparions* are quite different from others : no preorbital fossa, lower cheek teeth with ectostylids and caballine double knots, reduction of the third incisors, peculiar vomerine morphology. The first occurrences of these characters in Africa and/or Eurasia are investigated and their biostratigraphical implications discussed.

Les Équidés africains appartiennent à deux genres : *Equus* (*E.*) et *Hipparion* (*H.*). Tous deux sont interprétés comme des immigrants dont les ancêtres ont évolué en Amérique du Nord.

Leur intérêt biostratigraphique est depuis longtemps reconnu en Eurasie : classiquement le genre *H.* n'existe qu'au Tertiaire tandis que l'arrivée de *E.* dans l'Ancien Monde marque le début du Quaternaire ; la coexistence des deux est exceptionnelle [Eisenmann et Brunet, 1973]. En Afrique, la persistance prolongée d'*H.* s'accompagne d'une coexistence fréquente avec *E.* La présence de *H.* du Miocène au Pléistocène inclus pourrait diminuer son intérêt en biostratigraphie africaine si elle n'était compensée par les différences anatomiques entre les formes anciennes et récentes. La situation est inverse pour *E.* ; en Eurasie, la succession de formes différentes donne à *E.* un intérêt qu'on ne retrouve guère en Afrique, où les *E.* anciens se distinguent plus difficilement des espèces récentes et actuelles. Toutefois, la présence d'un *E.* permet de fixer une limite maximale probable de 2 Ma à un gisement africain [Eisenmann, sous presse^a].

On se limitera ici à résumer deux aspects de l'évolution des *H.* : différences entre formes anciennes et récentes ; date d'extinction probable du genre en Afrique. Ces questions ont été abordées dans des études antérieures qui s'accompagnaient de bibliographies détaillées ; on ne donnera ici qu'une bibliographie succincte.

-- PRINCIPALES DIFFÉRENCES ENTRE LES HIPPARIONS ANCIENS ET RÉCENTS.

L'étude des *H.* africains comporte un obstacle majeur dû au matériel. Parmi les nombreux gise-

ments, il n'y en a qu'un dont le matériel soit à la fois homogène, abondant et varié : c'est Bou Hanifia (= Oued el Hammam) en Algérie. Ailleurs, les fossiles sont peu abondants ou d'homogénéité discutable. La rareté des associations anatomiques certaines s'oppose à une description complète des espèces. Pour le moment, les *H.* africains ne peuvent pas être définis de façon synthétique (espèce par espèce) mais leur étude analytique (caractère par caractère) apporte des indications intéressantes, notamment en biostratigraphie.

H. africanum de Bou Hanifia, décrit par Arambourg, est défini par une taille modérée, des métapodes plutôt graciles, une fosse préorbitaire, des troisièmes incisives normalement développées, des jugales supérieures plissées, des jugales inférieures à double boucle hipparionienne et sans ectostylides. Le gisement de Bou Hanifia a été daté d'environ 12 Ma.

Chez les *H.* plio-pléistocènes ou pléistocènes africains, les fosses préorbitaires sont absentes, les troisièmes incisives atrophiées, les jugales supérieures parfois peu plissées, les inférieures ont des doubles boucles caballines et des ectostylides.

Devant des différences aussi importantes, on peut se poser la question de leur origine : transformation radicale des formes autochtones ou immigration de

* L.A. 12 du C.N.R.S., Institut de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, 8, rue de Buffon, 75005 Paris.
R.C.P. 292 du C.N.R.S. « Anthropologie des Hommes fossiles et paléontologie des Vertébrés du Tertiaire et du Quaternaire d'Afrique et d'Asie tropicale » et Mission française de l'Omo, action spécifique 6580010 A du C.N.R.S.

Note présentée oralement à la séance du 8 mai 1978, manuscrit remis le 19 juin 1978.

formes nouvelles ? Ce problème est actuellement insoluble mais quelques réponses peuvent être apportées à deux questions annexes : les caractères présentés par les *H.* récents sont-ils exclusivement africains ? quand apparaissent-ils pour la première fois en Afrique ou dans le reste de l'Ancien Monde ?

1) Fosse préorbitaire.

Le problème de la valeur de la fosse préorbitaire en systématique est loin d'être résolu. Cependant, de récentes études [Skinner et MacFadden, 1977] indiquent une certaine constance dans la présence et même la morphologie de la fosse préorbitaire (FP) à l'intérieur d'échantillons de plus d'une dizaine de crânes des deux sexes. La FP ne devrait donc pas être un caractère sexuel secondaire ni un trait individuel instable.

La plupart des *H.* eurasiatiques ont des FP. Font exception : *H. hippidiodum* et *Proboscoidipparion sinense* [Sefve, 1927, pl. I et VII], *H. platygenys* [Gromova, 1952, pl. IV], *H. urmiense* [Gabunia, 1959, p. 168] et *H. rocinantis* [Sondaar, 1962, p. 261]. En Afrique, la FP est présente à Bou Hanifia, sur deux crânes de Langebaanweg [Hooijer, 1976, p. 8] et sur un d'Ekora [Hooijer et Maglio, 1974, pl. 4] ; elle est absente chez *H. turkanense* de Lothagam [Hooijer et Maglio, 1974, pl. 1], chez *H. afarensis* de l'Afar, sur un crâne de l'Est Turkana [Eisenmann, 1976, pl. 2 et 3] et sur deux crânes d'Olduvai [Hooijer, 1975, p. 29 et 32].

En Afrique, le crâne le plus ancien sans FP est celui de Lothagam (6 Ma environ). En Eurasie, ce pourrait être celui de *H. platygenys* que Gromova place dans le « Méotien ». D'après Berggren et Van Couvering, le Méotien correspond à la moitié inférieure du Turolien (8 à 10 Ma environ).

Ainsi, l'absence de FP n'est pas propre aux *H.* africains. Ce caractère s'observe d'abord en Eurasie il y a 9 Ma, puis en Afrique, il y a 6 Ma environ. L'*H.* d'Ekora (4 Ma) a une FP mais les quatre crânes plus jeunes n'en ont pas.

2) Plissement des jugales supérieures.

D'après les travaux d'Antonius sur les *Equus* et ceux de Gromova sur les *Hipparion*, le plissement de l'émail n'est pas lié à une nourriture sèche et dure (climat aride) mais au contraire à une nourriture tendre (climat humide). Cette interprétation semble confirmée par les *H.* de l'Omo [Eisenmann et Bonnefille, 1979]. Le plissement est difficile à évaluer et n'apporte pas d'éléments chronologiques très intéressants. A Bou Hanifia (12 Ma), le nombre moyen de plis est de 21 sur 44 dents [Eisenmann, sous presse^b] ; la moyenne est de 19,5 sur 59 dents de l'Afar (3 Ma). La variation est considérable : 10 à 39 plis et 9 à 34 plis.

Le plissement de l'émail peut donc fournir quel-

ques indications écologiques et contribuer à définir une espèce, mais son évaluation est difficile sur des échantillons pauvres et n'apporte guère de renseignements biostratigraphiques.

3) Double boucle des jugales inférieures.

Les types morphologiques définis par Gromova ont été précisés et illustrés dans un travail antérieur [Eisenmann, 1977, p. 71, fig. 1]. Il faut rappeler que la distinction est difficile ou impossible sur les dents peu ou très usées, les P_2 et les M_3 .

En Afrique, le type hipparionien se rencontre à Bou Hanifia, Beglia, dans les membres D et E de la formation de Ngorora, à Nakali et sur certains spécimens de la carrière E de Langebaanweg [Hooijer, 1976, pl. 6, fig. 2]. Le type caballin se trouve peut-être à Nakali (dent peu usée), peut-être à Mpesida (dent apparemment peu usée), sur certaines dents de la carrière E de Langebaanweg [Hooijer, 1976, p. 23 et 24] et de Lothagam [Hooijer et Maglio, 1974, pl. 7, fig. 3]. Il est bien caractérisé et paraît constant dans la carrière de Baard de Langebaanweg, à Lukeino, Kanapoi, Ekora, Chemeron et Olduvai ainsi qu'à Laetolil, dans l'Est Turkana, l'Afar et l'Omo.

En Eurasie la plupart des *H.* ont des doubles boucles hipparioniennes. Le type caballin se trouve chez *H. rocinantis* à la Puebla de Almoradier et Villaroya, en Espagne, et à Kvabebi, en U.R.S.S., ainsi que chez certains *H.* asiatiques comme *H. houfenense* de Chine [Teilhard de Chardin et Young, 1931, fig. 14 et 20] et de Mongolie occidentale [Zhegallo, 1971, fig. 11 à 13 ; 1978, fig. 74-75]. Il est peut-être aussi présent chez *Proboscoidipparion sinense* [Sefve, 1927, fig. 25, dents très usées].

La date d'apparition des premiers *H.* caballins est difficile à préciser en Asie ; Pliocène supérieur ? Pléistocène ? Les gisements européens sont rusciens ou villafranchiens. En Afrique, le type caballin semble réalisé à Lukeino (6,5 Ma) et à peu près constant dans les gisements datés de moins de 4 Ma. L'existence de morphologies semblables en Eurasie et en Afrique peut être l'indice d'une immigration ou traduire une évolution parallèle. La coexistence dans certains gisements de dents caballines et hipparioniennes ou difficiles à interpréter peut faire envisager une évolution autochtone mais notre connaissance de ces *H.* et de leur chronologie est encore insuffisante pour en décider.

4) Ectostylide.

Les problèmes posés par la présence et le développement de l'ectostylide ont été discutés ailleurs [Eisenmann, 1977, p. 75 à 83]. L'ectostylide fut d'abord considéré comme caractéristique des *H.* africains récents, ce qui a motivé la création par Van Hoepen du genre *Stylohipparion*. Par la suite,

Forstén a montré que l'ectostylide se rencontre dans le Vallésien d'Europe tandis que Dietrich et Boné et Singer décrivaient des *H.* africains de type récent mais sans ectostylide. Ces premières exceptions furent d'abord niées ; Arambourg attribuait les jugales sans ectostylides de Laetolil et Langebaanweg à des *E.* et son opinion était suivie par Hooijer en ce qui concerne Laetolil. Cependant, les critères distinctifs entre *E.* et *H.* établis par Gromova montrent bien que ce sont des Hipparions.

L'appréciation de la présence éventuelle de l'ectostylide est compliquée par deux circonstances : l'ectostylide peut être inconstant chez un même individu ; s'il est recouvert de ciment et peu haut, il peut n'apparaître qu'à des stades d'usure avancée. Ceci dit, l'ectostylide semble absent sur les jugales définitives de Bou Hanifia, Ngorora, Langebaanweg (carrières de Baard et E), Nakali, Mpesida, Lukeino et Ekora ; il est rare à Beglia, inconstant à Lothagam et Laetolil, à peu près constant dans l'Est Turkana, l'Afar, l'Omo et à Kanapoi, Chemeron et Olduvai. L'apparente augmentation de fréquence au cours du temps s'accompagne d'une augmentation de hauteur et de longueur mésio-distale. L'indice ectostylidique permet de déterminer à peu près l'âge d'un échantillon de jugales inférieures provenant de niveaux situés entre - 4 et - 1 Ma.

Si en Afrique le développement de l'ectostylide se présente comme un trait progressif, la situation n'est pas claire en Eurasie. D'une part, l'ectostylide est plus développé chez les *H.* les plus anciens, d'autre part il est absent ou rare chez les *H.* caballins plio-pléistocènes [Forstén, 1968, p. 24 et 63]. Dans l'état actuel de la question, c'est l'association de doubles boucles caballines et d'ectostylides constants qui doit être considérée comme caractéristique des *H.* africains âgés de moins de 3 Ma, et non pas l'un ou l'autre de ces caractères.

5) Réduction des troisièmes incisives.

L'atrophie des troisièmes incisives, plus prononcée sur les inférieures que sur les supérieures, n'a jamais encore été signalée en dehors de l'Afrique. L'aspect extraordinaire de l'arcade du spécimen de Cornelia a motivé la création du genre *Eurygnatohippus* par Van Hoepen. Par la suite des arcades semblables ont été trouvées à Olduvai en association avec des jugales d'*H.*

Cette atrophie accompagne toute une série de modifications des autres incisives et de la région symphysaire qui ont été discutées ailleurs [Eisenmann, 1976 et sous presse^a]. Ces transformations semblent déjà en cours alors que les troisièmes incisives gardent un développement normal ou presque. On constate que : 1) les troisièmes incisives sont atrophiées, au moins sur les mandibules, dans le Bed II d'Olduvai, l'unité sub-KBS de l'Est Turkana,

à Cornelia, à Laetolil (rivière Gadjingero) et probablement dans les membres D, E et F de la formation de Shungura ; 2) il n'y a pas d'atrophie mais les incisives et/ou la symphyse présentent certaines modifications annexes, dans la formation d'Hadar, le membre C de la formation de Shungura, les Aterir Beds [Hooijer, 1975, p. 35], la carrière E de Langebaanweg ; 3) l'arcade incisive est arrondie, le col est étroit, les couronnes sont fortement recourbées à Bou Hanifia.

D'après les données chronologiques, l'atrophie des troisièmes incisives est réalisée chez les *H.* pléistocènes (Olduvai, Cornelia) ou plio-pléistocènes (Est Turkana, Omo). Des *H.* plus anciens (2,5 à 5-6 Ma ?) paraissent intermédiaires entre l'*H.* de Bou Hanifia et les formes pléistocènes. Chez ces dernières, il faut noter que l'atrophie n'est pas constante : les I_3 ne sont pas réduites sur une arcade du niveau Garba IV D de Melka Kunturé (1,3 Ma environ).

L'atrophie des troisièmes incisives ne semble exister que chez les *H.* africains pléistocènes, mais pas de façon constante. Des modifications annexes de la région symphysaire se manifestent en Afrique dès le Pliocène ; elles devront être recherchées chez les *H.* eurasiatiques.

6) Région vomérienne.

Une échancrure vomérienne particulière a été observée sur un crâne de l'Afar et un de l'Est Turkana [Eisenmann, 1976]. A la place de l'arcade habituelle, ces crânes montrent une crête vomérienne fourchue. Cette morphologie n'a jamais encore été notée ailleurs, ni en Afrique, ni en Eurasie ; elle semble pour le moment propre aux *H.* africains vieux de moins de 3 Ma.

— DATE D'EXTINCTION DU GENRE HIPPARION EN AFRIQUE.

L'arrivée des *H.* dans l'Ancien Monde est assez bien documentée ; elle est contemporaine en Afrique (Bou Hanifia : environ 12 Ma) et en Europe [Lippolt *et al.*, 1963]. Les dates d'extinction du genre sont moins bien connues ; elles diffèrent sur les deux continents.

En Europe, les *H.* les plus jeunes sont probablement ceux de Villaroya (environ 3 Ma) et de Rocca-neyra (environ 2,5 Ma). En Afrique, des *H.* se trouvent dans des niveaux plus récents.

1) *En Éthiopie.* *H.* est présent jusqu'au membre L inclus de la formation de Shungura (moins de 1,3 Ma) et dans les sites Gomboré IB (1,5 Ma environ), Garba IVD (1,3 Ma), Gomboré I γ et Gomboré II (0,7 Ma) [Schmitt *et al.*, sous presse].

2) *En Tanzanie.* *H.* est présent dans de nombreux sites du Bed IV d'Olduvai et dans les Masek Beds du site FLK. D'après Hay, la limite entre les épi-

Bibliographie

- EISENMANN V. (1976). — Nouveaux crânes d'Hipparions (*Mammalia, Perissodactyla*) plio-pléistocènes d'Afrique orientale (Éthiopie et Kenya) : *Hipparion* sp., *Hipparion* cf. *ethiopicum* et *Hipparion afarense* nov. sp. *Géobios*, n° 9, fasc. 5, p. 577-605.
- EISENMANN V. (1977). — Les Hipparions africains : valeur et signification de quelques caractères des jugales inférieures. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, Paris, Sc. de la Terre 60, 3^e sér., n° 438, p. 69-87.
- EISENMANN V. (sous presse a). — Les Équidés de l'Omo. *Travaux de Paléontologie de la Mission internationale de l'Omo (Éthiopie)* - C.N.R.S. 14 fig., 21 tabl., 5 pl.
- EISENMANN V. (sous presse b). — Caractères spécifiques et problèmes taxinomiques relatifs à certains Hipparions africains. Actes du VIII^e Congrès panafricain de Préhistoire, 1 fig., 1 pl. (sept. 1977).
- EISENMANN V. et BONNEFILLE R. (1979). — Les dents d'Hipparion, les analyses polliniques et le paléoenvironnement. 7^e Réun. ann. Sc. Terre, Lyon, p. 178. Livre en dépôt à la Société géologique de France.
- EISENMANN V. et BRUNET J. (1973). — Présence simultanée de Cheval et d'Hipparion dans le Villafranchien moyen de France à Roccaneyra (Puy-de-Dôme) ; étude critique de cas semblables (Europe et Proche-Orient). International Colloquium on the problem : « The boundary between Neogene and Quaternary », collection of Papers IV, p. 104-122, 1 fig., 2 tabl. Moscou.
- FORSTÉN A. M. (1968). — Revision of the Palearctic Hipparion. *Acta Zoologica Fennica* 119, Helsinki-Helsingfors, p. 1-134.
- GABUNIA L. K. (1959). — Contribution à l'histoire des Hipparions (d'après le matériel du Néogène d'U.R.S.S.). *Ed. Acad. Sciences U.R.S.S.*, Moscou, 570 p.
- GROMOVA V. (1952). — Les Hipparions (genre *Hipparion*). *Trudy Paleontol. Inst. Akad. Nauk S.S.S.R.*, t. XXXVI, p. 1-475.
- HENDEY Q. B. (1974). — Faunal dating of the Late Cenozoic of Southern Africa, with special reference to the Carnivora. *Quatern. Research*, Washington, vol. 4, p. 149-161.
- HOOIJER D. A. (1975). — Miocene to Pleistocene Hipparions of Kenya, Tanzania and Ethiopia. *Zool. Verhand.*, Leiden, n° 142, p. 1-75.
- HOOIJER D. A. (1976). — The Late Pliocene Equidae of Langebaanweg, Cape Province, South Africa. *Zool. Verhand.*, Leiden, n° 148, p. 1-39.
- HOOIJER D. A. et MAGLIO V. J. (1974). — Hipparions from the Late Miocene and Pliocene of North-western Kenya. *Zool. Verhand.*, Leiden, n° 134, p. 1-32.
- ISAAC G. Ll. (1977). — Ologesailie. Archeological studies of a middle Pleistocene lake basin in Kenya. Prehistoric Archeology and Ecology series, K. W. Bautzer and L. G. Freeman eds., The Univers. of Chicago Press, p. 1-271.
- LIPPOLT H. J., GENTNER W. et WIMMENAUER W. (1963). — Alterbestimmungen nach der Kalium-Argon-Methode an tertiären Eruptivgesteinen Südwestdeutschlands. *Jahrb. Geol. Landesamtes Baden - Württemberg*, vol. 6, p. 507-538.
- SCHMITT T. J., WAMPLER J. M., CHAVAILLON J. et ANDREWS M. C. (1978). — Initial K-Ar and paleomagnetic results of the Melka-Kontoure early man sites, Ethiopia. Actes du VIII^e Congrès panafricain de Préhistoire (sept. 1977) (sous presse).
- SEFVE I. (1927). — Die Hipparionen Nord Chinas. *Paleontol. Sinica*, sér. C, vol. 4, fasc. 2, p. 1-93.
- SKINNER M. F. et MACFADDEN B. J. (1977). — *Cormohipparion* n. gen. (*Mammalia, Equidae*) from the North American Miocene (Barstovian - Clarendonian). *Journ. of Paleont.*, vol. 51, n° 5, p. 912-926.
- SONDAAR P. Y. (1962). — Les *Hipparion* de l'Aragon méridional. *Estudios Geologicos*, Inst. « Lucas Mallada », vol. 17, n° 3-4, p. 209-305.
- TEILHARD DE CHARDIN P. et YOUNG C. C. (1931-1932). — Fossil mammals from the late Cenozoic of China. *Paleontol. Sinica*, sér. C, vol. 9, n° 1, p. 1-66.
- ZHEGALLO V. I. (1971). — Hipparions des couches néogènes de la Mongolie occidentale et de Tuva. In : « La faune mésozoïque et cénozoïque de la Mongolie occidentale ». Nauka, Moscou, p. 98-119.
- ZHEGALLO V. I. (1978). — The Hipparions of Central Asia. *Trans. of the joint soviet. mongolian paleont. exped.*, n° 7, Nauka, Moscou, 152 p.