

ANALYSES MULTIDIMENSIONNELLES DES CRANES D'EQUIDES ACTUELS ;
METHODES ET RESULTATS

par

V. EISENMANN

(Institut de Paléontologie, 8 rue de Buffon, 75005 - PARIS,
L.A. 12 du C.N.R.S.)

Les Equidés actuels ou récemment éteints appartiennent à un seul genre, le genre Equus, qui comprend des espèces domestiques, largement répandues comme le Cheval et l'Ane, et des espèces sauvages à habitat localisé en Asie (Hémioniens et Chevaux sauvages) ou en Afrique (Zébrins et Anes sauvages). C'est surtout un ensemble de caractères morphologiques extérieurs qui a permis de distinguer les Zébrins (E. grevyi, E. zebra et les Couaggas - eux-mêmes composés d'E. burchelli et E. quagga), les Asiniens (E. asinus domestique et E. africanus sauvage), les Hémioniens (E. hemionus et E. kiang) et les Caballins (E. caballus domestique et E. przewalskii sauvage) mais diverses études de leur anatomie interne (notamment Bourdelle, 1955) et de leurs caryotypes (notamment Hsu & Benirschke, 1967-1977) semblent bien confirmer les distinctions interspécifiques suggérées par les robes, les crinières, les formes des oreilles, etc. Il restait à voir dans quelle mesure une étude biométrique des têtes osseuses seules pouvait recouper les distinctions généralement admises.

Dans le but de préciser les différences interspécifiques de la morphologie cranienne, j'ai été amenée à noter une douzaine de caractères qualitatifs et à prendre 42 mesures par tête (33 sur le crâne et 9 sur la mandibule) sur plus de 550 têtes osseuses d'Equidés actuels. Seules des analyses multidimensionnelles pouvaient traiter de façon globale un tel ensemble de données; elles ont été faites par J.C. Turlot, au Laboratoire de Statistique de l'Université Pierre et Marie Curie, sous la direction de M. le Professeur J.P. Benzecri (Turlot, 1977; Eisenmann & Turlot, 1978; Eisenmann, 1980).

Les principaux problèmes qu'il nous importait de résoudre étaient les suivants :

- comment décrire au mieux la forme sans trop tenir compte de la taille? on sait que les variations de taille peuvent être considérables, notamment entre différentes races (poney, percheron) de Chevaux domestiques;
- comment distinguer au mieux les espèces entre elles et comment déterminer l'appartenance spécifique d'un spécimen donné?
- comment réduire le plus possible le nombre des variables retenues au départ tout en réduisant le moins possible la qualité de la description et de la discrimination?
- quelle place les caractères qualitatifs peuvent occuper par rapport aux caractères quantitatifs (mesures) : intérêt plus ou moins grand? relations mutuelles?
- quels regroupements entre espèces et groupes d'espèces peuvent être envisagés d'après les données biométriques craniennes?

DESCRIPTION DES CRANES

L'un des inconvénients des analyses multidimensionnelles est d'exiger un matériel sans données manquantes. Après avoir éliminé tous les individus pour lesquels manquaient des données, l'échantillon s'est trouvé réduit de 550 spécimens à 260! Une telle réduction était gênante et nous avons préféré abandonner les variables mandibulaires pour augmenter le nombre de crânes utilisables; l'échantillon est alors passé de 260 à 350. Notons que des analyses faites ultérieurement sur les mandibules, seules ou associées aux crânes, ont montré le peu d'intérêt relatif des variables mandibulaires, moins nombreuses et n'apportant pas d'information nouvelle par rapport aux variables craniennes.

Les figures 1 à 3 présentent les mesures de base numérotées de 1 à 30. Pour faciliter l'interprétation des graphiques, chaque numéro a, par la suite, été affecté d'une lettre différente suivant qu'il représente une longueur (L), une largeur (T), une hauteur (H) ou un diamètre orificiel (O). On voit que certaines mesures sont redondantes, totalement ($L8 = L7 + L7 \text{ bis}$) ou partiellement ($L1 = L4 + L3 + (L2 - L5) + L5$); elles ont été remplacées par les segments additifs qui les constituent dont certains sont présents dans la liste initiale des mesures (L7, L7 bis) tandis que d'autres ont dû être calculés (L2 - L5). Ce n'est qu'après diverses manipulations de ce genre que la première analyse a été tentée; elle a montré le caractère inutile ou même nuisible de certaines mesures redondantes (L5 et L6), trop influencées par l'âge (L7, L7 bis), trop fluctuantes (H19) ou trop proches du centre de gravité (L18). La liste des variables utilisées par la suite a été modifiée en conséquence et les mesures gênantes n'interviennent plus dans les analyses où elles n'apparaissent qu'à titre de variables "supplémentaires".

Les figures 4 et 5 représentent des schémas des deux premiers plans de l'analyse des correspondances d'un tableau de 25 variables sur 349 individus. Rappelons que l'analyse factorielle des correspondances tient compte de la forme ou "profil" des individus et non de leur taille, à la différence de l'analyse en composantes principales. Sur le premier plan (fig. 4), l'axe F1 est surtout déterminé par la longueur du museau (L5) opposée à la largeur frontale (T13), à la longueur postorbitaire (L24) et à celle du vomer (L3-L9). Il distingue les Caballins (C + P), les Couaggas (B + Q) et les Zèbres de Grévy (G) des Asiniens (AF + AS), des Hémioniens (H + K) et d'Equus zebra (Z). L'axe F2 oppose largeur de la protubérance externe (T16) et longueur des choanes (L9) aux largeurs des choanes (T10 et T10 bis). Il distingue surtout les Caballins et les Hémioniens d'E. grevyi et E. zebra. Sur le deuxième plan factoriel (fig. 5), l'axe F3 est influencé par la position des orbites (L23 et L24). Une diagonale oppose les Asiniens à crânes larges (T14, T15, T16) et à orbites antérieures (L24) aux Hémioniens à face haute (H25 et H26). L'autre diagonale différencie d'une part, les E. burchelli (B) provenant des régions septentrionales de l'aire de répartition, d'autre part les formes méridionales de la même espèce et les E. quagga (Q), morphologiquement plus proches des Caballins.

Dans les analyses précédentes, la contribution des mesures de longueur à la définition des plans principaux est plus importante que celles des autres mesures. Les influences ont pu être égalisées en attribuant à chaque catégorie de mesures (L, T, H, O) un coefficient proportionnel au nombre de mesures relevant de cette catégorie. Ces "pondérations" ont mis en évidence l'importance du diamètre du méat auditif externe (O20) et ont fait découvrir un phénomène d'allométrie chez les Caballins: la hauteur relative de la face (H25/L1) augmente avec la longueur cranienne (L1).

Toutes ces analyses montrent qu'une description biométrique des crânes d'Equus actuels est possible; elles font aussi apparaître des différences dans l'intérêt relatif des variables de base.

DISCRIMINATION

En commentant les simples analyses descriptives, nous avons déjà noté une certaine discrimination entre espèces ou groupe d'espèces : sur la figure 4 on reconnaît bien 6 entités taxinomiques : Couaggas, Caballins, Hémioniens, Asiniens, E. zebra, E. grevyi. On notera que là où 2 espèces ne sont pas bien séparées par la morphologie cranienne, elles ne semblent pas non plus très éloignées biologiquement : les caryotypes des Caballins sont très voisins, ceux des Asiniens sont identiques, les Couaggas sont parfois considérés comme appartenant à une seule espèce. En revanche les "Zébrins" diffèrent entre eux tant par leurs caryotypes que par leurs morphologies craniennes.

D'autres analyses, plus spécialement orientées vers la discrimination, ont été conduites. L'analyse discriminante factorielle diffère peu dans ses principes et ses résultats de l'analyse factorielle descriptive; nous ne nous y arrêterons pas. Une autre analyse discriminante, non factorielle celle-là, repose sur le calcul des distances qui séparent les individus "à déterminer" des centres de gravité des nuages (composés d'individus déterminés). Dans notre cas, ce type d'analyse a permis d'attribuer correctement plus de 93% des crânes à l'un des 6 taxons énumérés plus haut.

Des problèmes de discrimination peuvent aussi se poser à propos de spécimens particuliers, soit parce qu'ils sont mal conservés ou qu'ils présentent des signes pathologiques, soit parce qu'il existe quelque contradiction entre l'aspect du crâne et les indications du catalogue sur sa provenance ou son appartenance spécifique. Bien sûr, l'une ou l'autre des méthodes précédentes peuvent aider à résoudre ces problèmes mais c'est la méthode des régressions par voisinages qui paraît particulièrement intéressante dans ces cas. Cette méthode s'applique à préciser l'entourage immédiat d'un spécimen, considéré comme le centre d'une "boule". Le spécimen à étudier appartient probablement à la même espèce que la majorité des crânes qui l'entourent. Si tous sont très éloignés, le spécimen en question peut être considéré comme "atypique", peut-être à cause d'erreurs dans la prise ou la notation de ses mesures. En général, un crâne en bon état qui porte une étiquette supposée fausse et qu'un simple examen amène à attribuer à telle ou telle espèce, voit cette attribution confirmée par toutes les analyses. En revanche, un spécimen déformé, mal conservé, présentant des anomalies et dont la détermination est douteuse à première vue, sera attribué tantôt à une espèce, tantôt à une autre, par les diverses analyses et se situera à distance de tous ses voisins; sa détermination restera toujours sujette à caution.

REDUCTION DU NOMBRE DES DONNEES

D'un point de vue théorique autant que pratique, il est intéressant de réduire le nombre des variables au minimum nécessaire à une bonne description ou discrimination; cette réduction mettra en valeur les mesures les plus significatives et permettra de gagner du temps lors de l'étude biométrique de nouveaux spécimens.

Plusieurs tentatives ont été faites en n'utilisant que les variables qui définissaient le mieux les axes principaux au cours des analyses descriptives et discriminantes. Elles ont montré que la discrimination

reste correcte dans 86 à 90% des cas avec 10 variables (au lieu des 33 mesurées au départ). En première approximation elles peuvent être considérées comme essentielles pour décrire un crâne d'Equus, même si l'introduction d'espèces nouvelles dans l'analyse (ou au contraire un travail limité à certains des taxons seulement) risque de modifier leur importance par rapport aux variables jugées ici d'intérêt secondaire. Il ne faut pas oublier que le choix des variables sera toujours (et devra toujours être) dicté par le matériel qu'on désire décrire et comparer.

TRAITEMENT ET INTERET DES OBSERVATIONS QUALITATIVES

L'observation précédente s'applique parfaitement ici car la plupart des caractères qualitatifs retenus au départ ont été suggérés par la comparaison des crânes de Zébrins; disons tout de suite qu'ils se montrent discriminants surtout pour les 3 ou 4 espèces correspondantes.

Deux autres questions concernent non plus l'intérêt descriptif ou discriminant des observations qualitatives mais leurs relations avec les données quantitatives: comment traiter ensemble des mensurations, dont la variation est continue, et des caractères qualitatifs codés en un nombre restreint de modalités discrètes? Existe-t-il des corrélations entre les deux types de variables?

Le traitement de ces données hétérogènes au départ a été rendu possible par un artifice. Les mesures ont été traitées comme si elles étaient des observations qualitatives après que leur variation continue ait été divisée en un petit nombre de classes (variables "logiques"). En outre le facteur taille a dû être neutralisé pour mettre à jour le facteur forme qu'il masquait; cet effet a été obtenu en divisant chaque mesure par la somme des mesures du même crâne.

De bonnes corrélations sont apparues entre, par exemple, la distance du palais au vomer (L3), la position reculée de l'orbite par rapport aux molaires et le faible développement de la tubérosité maxillaire. Il n'y a pas de différence profonde entre les diverses manières de décrire une morphologie et des "ponts" peuvent être formés entre observations qualitatives et biométriques.

CLASSIFICATIONS HIERARCHIQUES ASCENDANTES

Le principe en est d'associer de proche en proche les individus qui se ressemblent le plus. L'évaluation des ressemblances se fait là aussi à partir des facteurs dégagés par les analyses des correspondances. Deux classifications ont été tentées, l'une avec les 5 premiers facteurs, l'autre avec les 7 premiers facteurs de l'analyse faite avec 25 variables.

Sur 350 crânes, 50 sont mal classés dans la première classification, 30 seulement dans la seconde. Les associations des classes aux niveaux supérieurs diffèrent d'une classification à l'autre mais aux niveaux inférieurs les Caballins sont toujours regroupés avec les Couaggas, les E. grevyi avec les E. zebra et les Asiniens avec les Hémioniens. Ces regroupements traduisent certainement de réelles ressemblances même si celles-ci n'impliquent pas forcément une parenté directe entre les taxons associés.

CONCLUSIONS

Les analyses multidimensionnelles sont indispensables à chaque fois qu'il faut étudier un grand nombre de données sur un grand échan-

tillon; elles donnent alors une vue synthétique des informations recueillies qu'on ne peut pas espérer obtenir autrement. A l'heure actuelle, un éventail de techniques diversifiées permet d'aborder au mieux chaque problème spécifique : description biométrique, discrimination entre taxons, détermination de spécimens isolés, traitement de données qualitatives.

Mais les analyses multidimensionnelles exigent un long travail de préparation tant au niveau de la collecte de données significatives et suffisamment nombreuses qu'au niveau de leur codage et de leur transmission à l'ordinateur, un long travail de programmation adéquate et d'interprétation des résultats; surtout elles ne sont pas une panacée : les descriptions ne sont bonnes que si les variables de base ont été convenablement choisies; les discriminations ne peuvent se faire que si les spécimens sont discriminables; les ressemblances étant trouvées, leur interprétation reste à faire.

B I B L I O G R A P H I E

- BENZECRI J.P. et al. (1973). - L'analyse des données. T. I : La taxinomie, p. i-viii + 615 p., Dunod Ed. Paris.
- BOURDELLE E. (1955). - Sous-ordre des Hippomorpha, famille des Equidés Gray 1821. In : Traité de Zoologie, P.P. Grassé Ed., 17 (1), p. 1006-1088, fig. 961-1030, Masson, Paris.
- EISENMANN V. (1980). - Les Chevaux (Equus sensu lato) fossiles et actuels : crânes et dents jugales supérieures. Cah. Paléont., 186 p., 67 fig., 22 pl., 72 tabl., C.N.R.S. Ed., Paris.
- EISENMANN V. & TURLOT J.-C. (1978). - Sur la taxinomie du genre Equus (Equidés). Les Cah. de l'Analyse des Données, 3 (2), p. 179-201, 11 fig., Paris.
- HSU T.C. & BENIRSCHKE K. (1967 - 1977). - An Atlas of Mammalian chromosomes. 10 vol. parus, Springer Verlag Ed., Berlin.
- TURLOT J.-C. (1977). - Sur la taxinomie du genre Equus : description et discrimination des espèces d'après des données craniométriques. Thèse 3e cycle, 72 p., 22 fig., Univ. Pierre et Marie Curie, Paris.

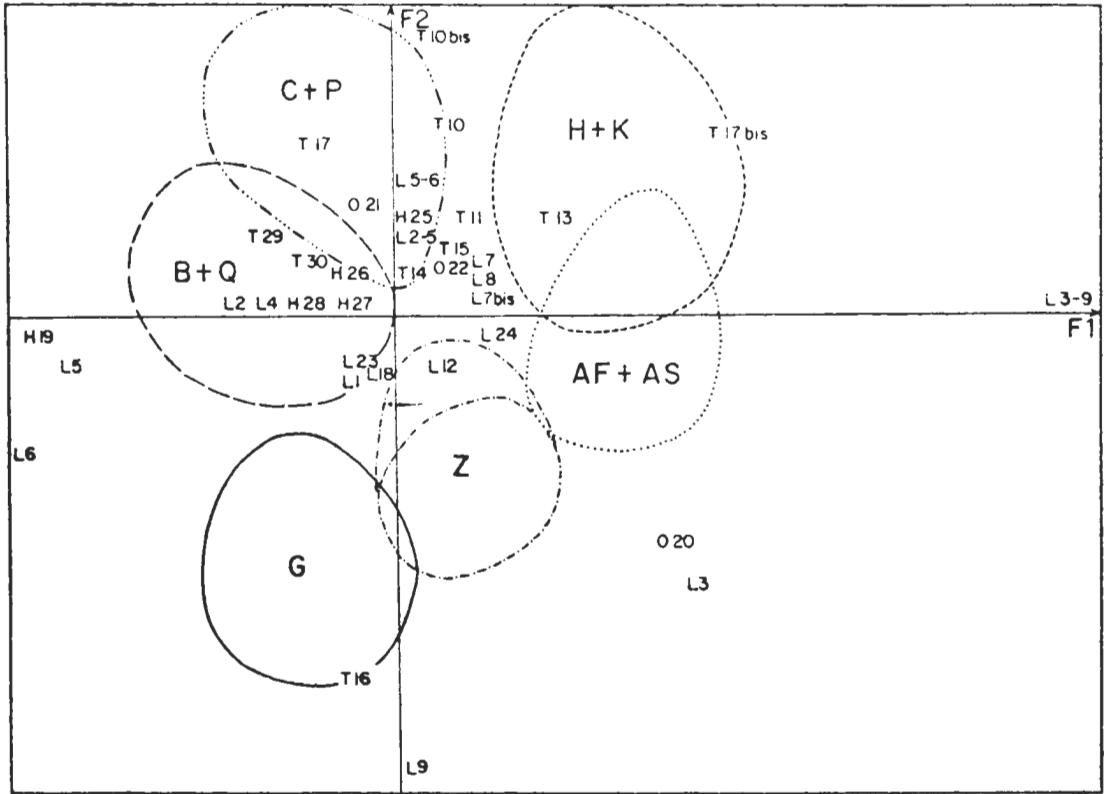


Fig. 4. - Premier plan factoriel de l'analyse des correspondances du tableau à 25 variables x 349 individus. Pour la numérotation des mesures, voir les figures 1 à 3 et le texte; pour les sigles des espèces, voir le texte.

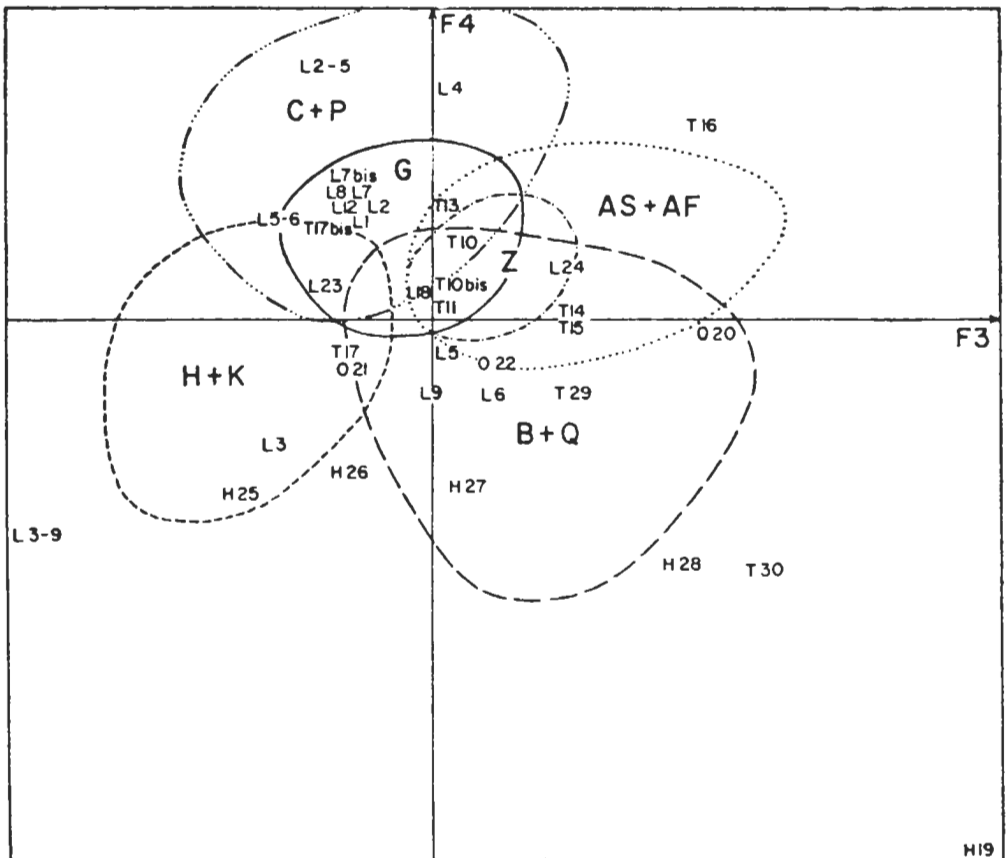


Fig. 5. - Deuxième plan factoriel de l'analyse des correspondances du tableau à 25 variables x 349 individus. Mêmes abréviations