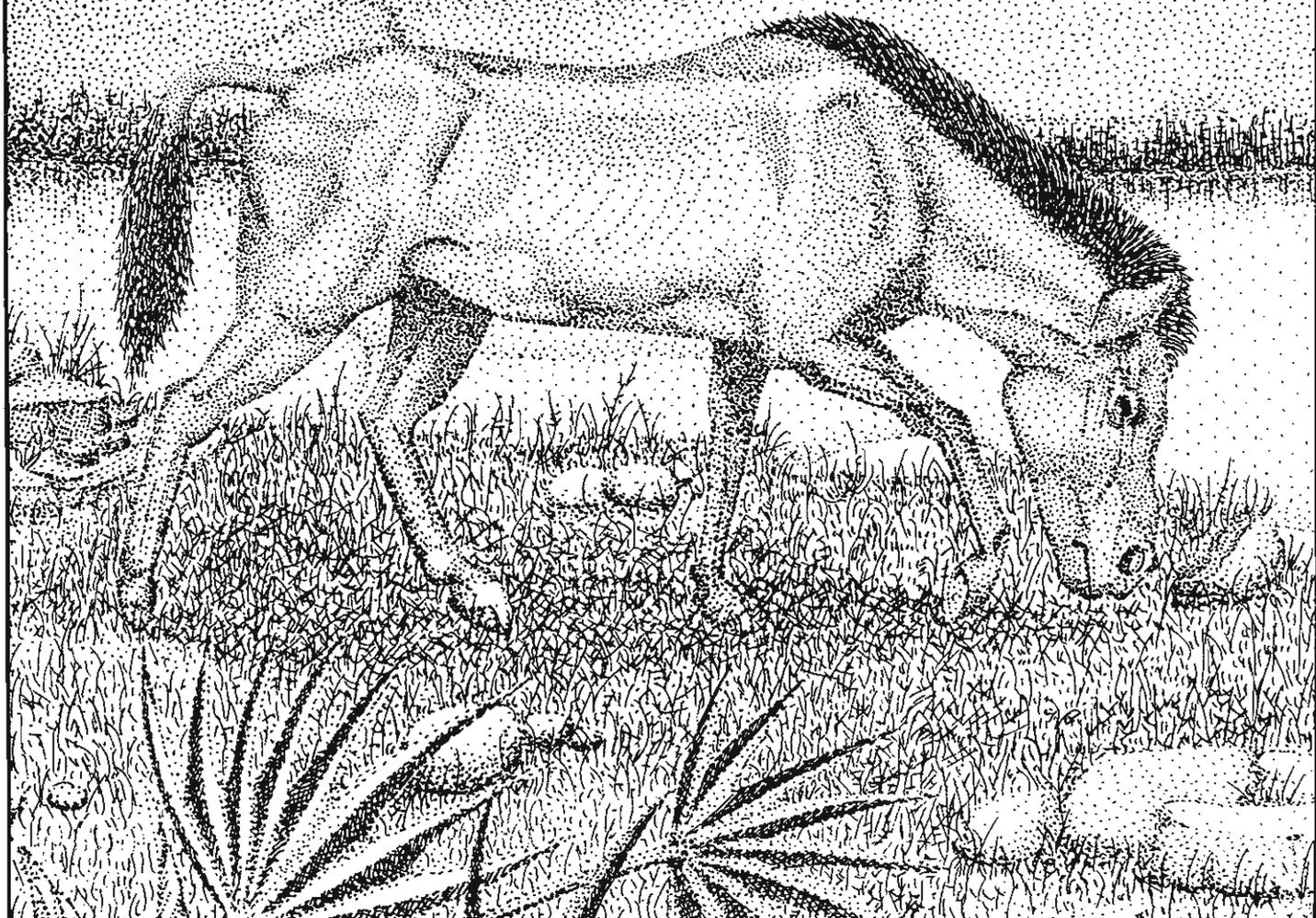


L'évolution de la famille du cheval

Paul Y. Sondaar

Véra Eisenmann



L'évolution de la famille du cheval

Paul Y. SONDAAR

Rijksuniversiteit Utrecht, Instituut voor Aardwetenschappen,
Budapestlaan 4, 3508 TA Utrecht, Pays-Bas.

Véra EISENMANN

U.A. 12 du C.N.R.S., Institut de Paléontologie du M.N.H.N.,
8 Rue Buffon, 75005 Paris, France.

Avec la collaboration de Ingrid BAUER pour la traduction en français de
la version initiale néerlandaise (1975).

Tableau 1. Echelle simplifiée des temps géologiques.

		Holocène	Fin de la dernière glaciation	10.000
	Quaternaire	Pléistocène	essor des Homo	
CENOZOIQUE				1.700.000
		Pliocène		
				5.000.000
		Miocène	Premiers Equidés de steppe	
				24.000.000
	Tertiaire		Oligocène	
				35.000.000
		Eocène	Premiers Périssodactyles	
				54.000.000
		Paléocène	Premiers Mammifères modernes	
				65.000.000
MESOZOIQUE	Secondaire		Apogées des Reptiles Premiers Mammifères	
				230.000.000
			Premiers Reptiles Premiers Amphibiens Premiers Poissons	
PALEOZOIQUE	Primaire			570.000.000
			Naissance de la Terre	
				4.800.000.000

Production:

© AV dienst, Instituut voor Aardwetenschappen, Universiteit Utrecht

Printing:

© Universiteit Utrecht

March 1989

I. Introduction

L'histoire du cheval et de sa famille, les Equidés, sert souvent à illustrer le phénomène de l'Évolution. C'est que nous avons des connaissances relativement bonnes sur ce sujet grâce à l'abondance des fossiles accumulés depuis l'Eocène, il y a environ 55 millions d'années, jusqu'à l'époque actuelle ou "Holocène" (tableau 1).

L'étude de l'évolution du groupe repose en effet sur les vestiges disponibles, en général des os et des dents. On trouve parfois aussi des empreintes de pas (Miocène d'Amérique du Nord, Pliocène d'Afrique) ou même des parties molles comme la peau ou l'estomac (Eocène de l'Allemagne) mais ces cas sont tout à fait exceptionnels.

Heureusement, beaucoup de renseignements peuvent être tirés des seuls os et dents car ils font partie de structures d'importance vitale pour les animaux: les dents renseignent sur le mode d'alimentation (chapitre III), tandis que les os reflètent le mode de locomotion (chapitre IV). Si nous disposions de séries ininterrompues d'os et de dents de l'Eocène jusqu'à nos jours, nous pourrions suivre pas à pas les transformations qui ont abouti au grand Cheval actuel (et à ses cousins les Zèbres, les Anes et les Hémionés, tous membres du même genre *Equus*) à partir du curieux petit animal à allure de lévrier qui fut à l'origine de toute la famille: l'*Hyracotherium* ou "Eohippus" (fig. 1).

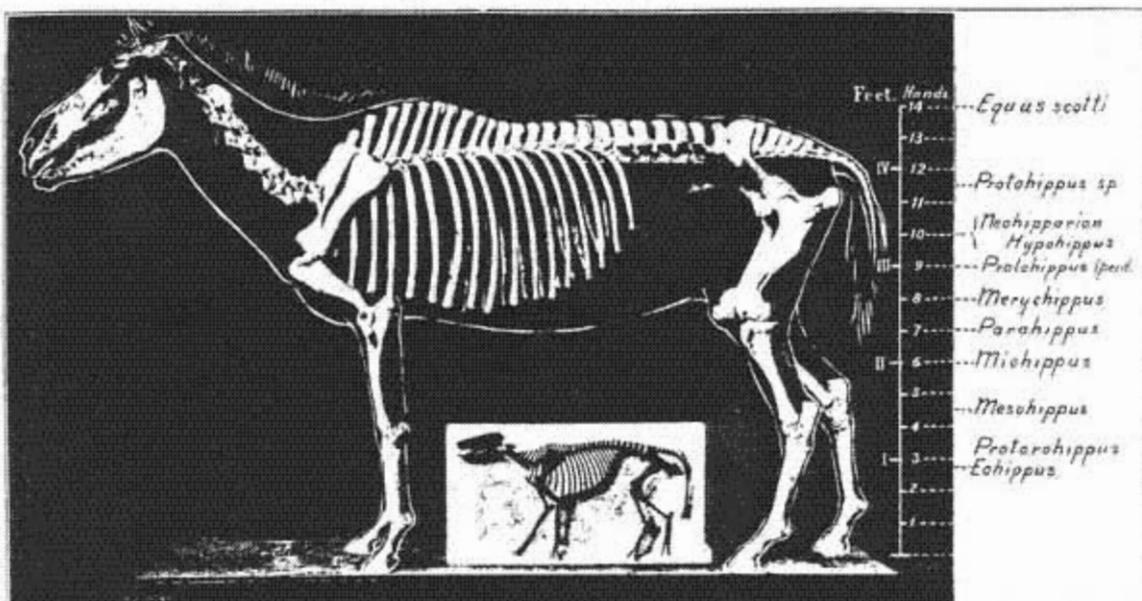


Figure 1. Squelette de l'*Hyracotherium* éocène comparé à celui d'un cheval actuel (d'après Osborn, 1905).

Bien sûr, nous ne disposons pas de telles séries. En revanche nous avons d'autres sortes d'informations notamment sur l'âge absolu et relatif de nos fossiles (voir chapitre VI) et sur le milieu qu'ils habitaient: quelle était la végétation? à quoi ressemblait la carte de la Terre à telle ou telle époque? où habitaient les différents Equidés? (voir chapitre V).

L'ensemble permet de se représenter la manière dont la famille du cheval a évolué et la façon dont les membres de cette famille se sont adaptés à des conditions de vie changeantes (chapitres VII et VIII).

Quelques lecteurs aimeraient peut-être refaire eux-mêmes des observations fondamentales dans ce domaine (chapitre IX). Ils trouveront matière à manipulations diverses dans un coffret de moulages de fossiles (tableau 3), spécialement choisis pour illustrer l'évolution des Equidés.

Ils pourront aussi tenter de répondre à certaines questions posées dans ce chapitre IX, soit à l'aide de l'étude des moulages, soit à l'aide de données numériques (tableau 2) ou autres figurant dans l'opuscule.

II. Des premiers mammifères aux premiers équidés

Les premiers Mammifères datent du Mésozoïque ou Ere Secondaire (tableau 1) et sont beaucoup plus vieux qu'on ne le croit généralement: près de 200 millions d'années. Malgré des découvertes de plus en plus nombreuses (en Afrique Australe, Europe, Mongolie, Amérique du Sud) dont certaines sont très belles, ils sont encore assez mal connus; ils ne ressemblent pas beaucoup aux Mammifères actuels. Ces petits animaux se sont développés "à l'ombre des Dinosaures" qui étaient alors à leur apogée. L'extinction des Dinosaures, sans doute moins brutale qu'on a pu le croire, a finalement libéré vers la fin du Mésozoïque, de nombreuses "niches écologiques" où se sont bientôt installés les Mammifères.

Au Crétacé supérieur, on connaît déjà des Marsupiaux et des Placentaires, dont certains descendants sont nos contemporains. C'est au Paléocène, entre 65 et 54 millions d'années que commence la grande "radiation" des Mammifères (divergence de nombreux rameaux à partir d'une forme ancestrale). A l'Eocène (il y a 50 millions d'années environ), les Ordres modernes, comme ceux où l'on classe les rongeurs, les chauves-souris, les éléphants et les ongulés (fig. 2), sont déjà en place.

La dentition et certains os des membres montrent que des Mammifères appartenant au groupe des Condylarthres sont à l'origine de l'Ordre des Périssodactyles (représenté de nos jours par les Equidés, les Rhinocéros et les Tapirs). La transformation de l'appareil locomoteur est spectaculaire: les Condylarthres ont 5 doigts à la main et au pied, les Périssodactyles éocènes réduisent rapidement ces nombres, respectivement, à 4 et 3. En outre, l'articulation de la cheville se modifie et les métatarsiens s'allongent. Dès cette époque, la morphologie dentaire permet de distinguer la branche qui mènera aux Rhinocéros et aux Tapirs et celle où se place le genre *Hyracotherium* (fig. 1). La disposition fondamentale des tubercules sur une molaire d'*Hyracotherium* se retrouve chez tous les Equidés et seulement chez eux. C'est ce qui permet de reconnaître dans ce genre l'ancêtre de toute la famille des Equidés, malgré toutes les modifications dentaires ultérieures.

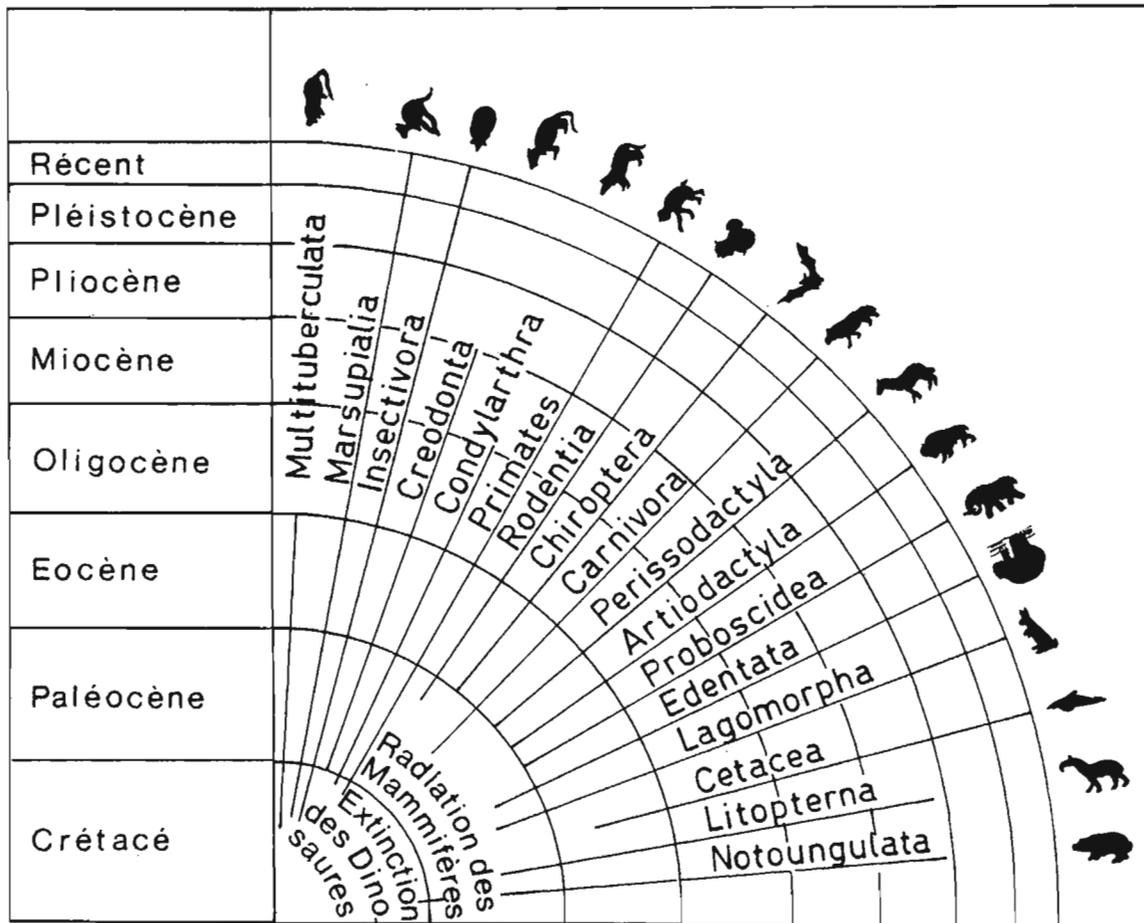


Figure 2. Apparition des principaux Ordres de Mammifères. Après l'extinction des Dinosaures, la radiation des Mammifères est manifeste dès le Crétacé supérieur et surtout à l'Eocène. Les Mammifères occupent les biotopes laissés libres par les Reptiles.

III. Les dents jugales: prémolaires et molaires

Le cheval actuel a le même nombre de dents à la mâchoire supérieure et à la mâchoire inférieure: 3 incisives, 1 canine (uniquement chez les mâles), 3 prémolaires et 3 molaires par demi-mâchoire. La figure 3 représente le crâne d'un jeune individu qui n'a pas encore perdu ses deux dernières dents de lait. On voit que la majeure partie des dents jugales permanentes est implantée dans le crâne, et qu'il n'y a qu'une très petite partie qui émerge de la mâchoire. Des prémolaires ou molaires de ce type, avec des couronnes très hautes, sont appelées "hypsodontes". L'hypsodontie est une adaptation au broyage d'aliments coriaces et abrasifs qui usent rapidement les dents. Une partie de la couronne est "en réserve" dans la mâchoire. Elle remplace progressivement la partie émergée détruite par l'usure.

L'évolution des Equidés nous montre que l'hypsodontie n'a pas toujours été une caractéristique de la famille, mais qu'elle est une spécialisation acquise. Les premiers Equidés ont des prémolaires et des molaires "brachyodontes", c'est-à-dire à couronne basse. La couronne entière se trouve à l'extérieur de la mâchoire dans laquelle elle est ancrée par des racines; c'est ce type de dents qu'on trouve aussi chez l'homme (fig. 4). Outre l'élévation de la couronne à partir des premiers Equidés jusqu'au cheval actuel, on constate encore d'autres modifications, notamment sur les faces occlusales (c'est-à-dire celles qui sont en contact entre elles quand la bouche est fermée). Un examen détaillé de la forme des dents jugales nous apprend qu'il y a des différences entre les nombreux genres. Sur la figure 5 nous avons représenté de façon simple comment on peut imaginer le développement de ces différences à partir des molaires supérieures fossiles connues.

Chez *Hyracotherium*, le modèle à cinq tubercules des dents d'*Equus* actuels est déjà en place. On voit aussi le développement de crêtes d'émail entre les tubercules, tendance qui se poursuit chez *Mesohippus*. Ces dents à crêtes (ou "lophes") ont toujours des couronnes basses. Les dents jugales d'*Anchitherium* et de *Mesohippus* ne diffèrent que par leur taille. La structure lophodonte, que nous trouvons également chez le tapir, est bien adaptée à couper des tiges et des feuilles: les crêtes des dents supérieures et inférieures glissent les unes sur les autres comme des lames de couteaux.

Chez *Merychippus*, les molaires deviennent hypsodontes et l'espace entre les crêtes se remplit de ciment. La tendance à l'hypsodontie continue dans les lignées évolutives qui mènent à *Hipparion* et à *Equus*. La fonction de l'hypsodontie et du ciment est claire: ils donnent à l'animal une molaire presque inusable, adaptée à broyer de la nourriture abrasive telle que l'herbe, qui peut de plus porter entre ses brins du sable, lui-même très abrasif.

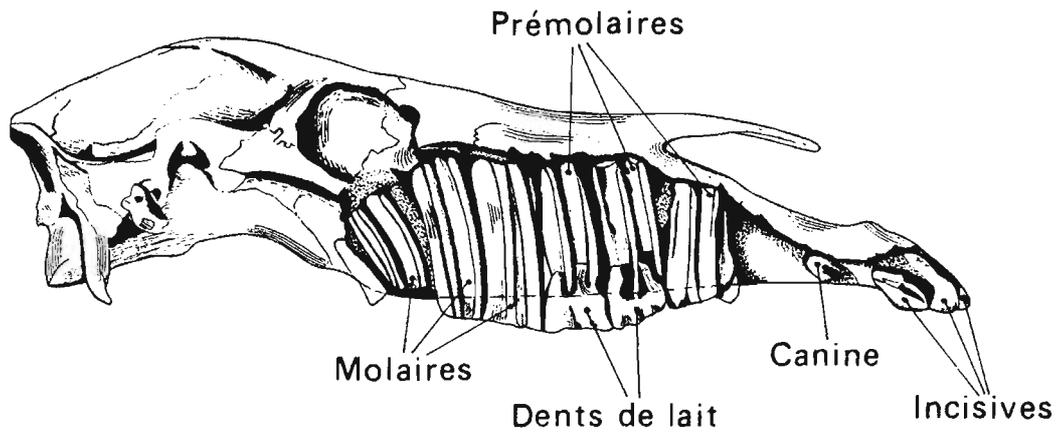


Figure 3. Crâne d'un cheval dont on a retiré l'os maxillaire pour montrer les dents jugales à hautes couronnes (hypsodontie). Celles-ci sont peu usées et on aperçoit encore les deux dents de lait postérieures; il s'agit donc d'un jeune individu.

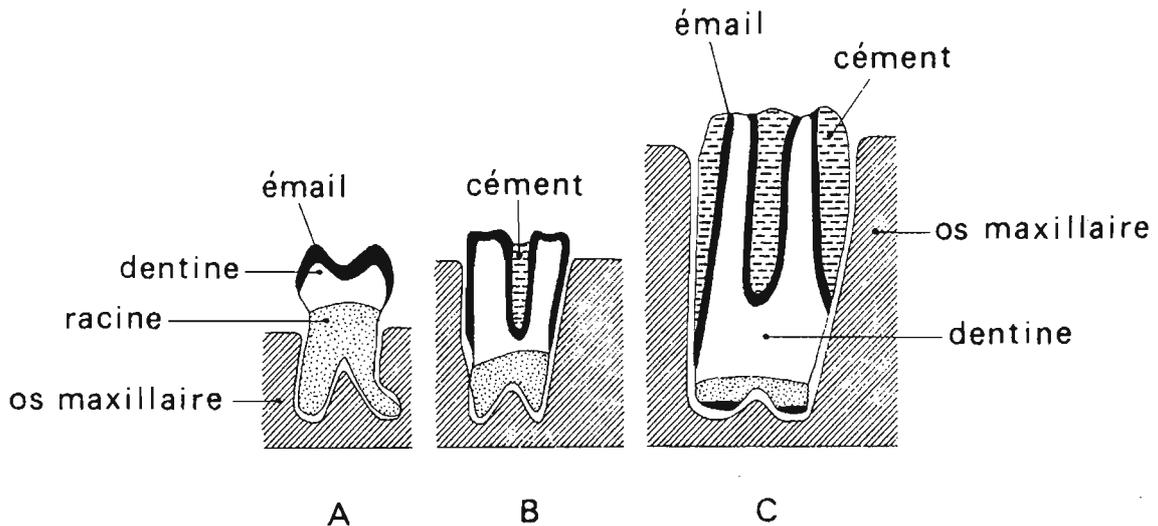


Figure 4. Coupe transversale schématique d'une mâchoire avec:
A. Molaire à couronne basse (brachyodonte) et avec des crêtes (lophodonte)
B. Molaire modérément hypsodonte
C. Molaire à couronne haute (hypsodonte); du cément s'est déposé entre les tubercules.

Ainsi les molaires nous donnent déjà une idée du milieu dans lequel vivait probablement leur possesseur: un animal brachyodonte devait plutôt habiter en forêt, un animal hypsodonte - en steppe ou en prairie. Parmi les formes hypsodontes s'observent des différences dans le dessin de la face occlusale. Chez la plupart des Equidés anciens et chez *Equus*, le tubercule qu'on appelle protocône (fig. 5a) a la forme d'une presqu'île. Chez *Hipparion*, le protocône se présente comme un îlot d'émail. Les dents jugales d'*Hipparion* ont donc acquis un caractère nouveau qui leur est propre. L'absence de ce caractère chez *Equus* interdit d'en faire un descendant direct d'*Hipparion* puisqu'il n'a pas "hérité" ce trait. Les deux lignées évolutives divergent déjà à partir de *Merychippus*, chez qui peuvent s'observer les deux morphologies: protocône isolé ou protocône relié au reste de la dent (dans le sous-genre *Protohippus*).

En nous basant sur la forme des molaires, nous pouvons distinguer trois types dans la famille des Equidés:

- A. Le premier a gardé quelques éléments de la structure tuberculaire originelle des molaires (*Hyracotherium*); les prémolaires ont aussi gardé leur forme originelle, petite et triangulaire (on dit qu'elles ne se sont pas "molarisées").
- B. Le deuxième est brachyodonte et lophodonte, avec des prémolaires molarisées, (*Mesohippus*, *Anchitherium*, *Hypohippus*).
- C. Le troisième comprend les formes hypsodontes avec ciment (*Merychippus*, *Hipparion*, *Pliohippus*, *Dinohippus*, *Equus*).

L'hypsodontie est une caractéristique adaptative nouvelle. Elle se manifeste nettement chez *Merychippus*, genre qui peut être placé dans l'ascendance directe du cheval actuel (fig. 5). Les formes brachyodontes lophodontes coexistent avec les formes hypsodontes pendant une partie du Miocène.

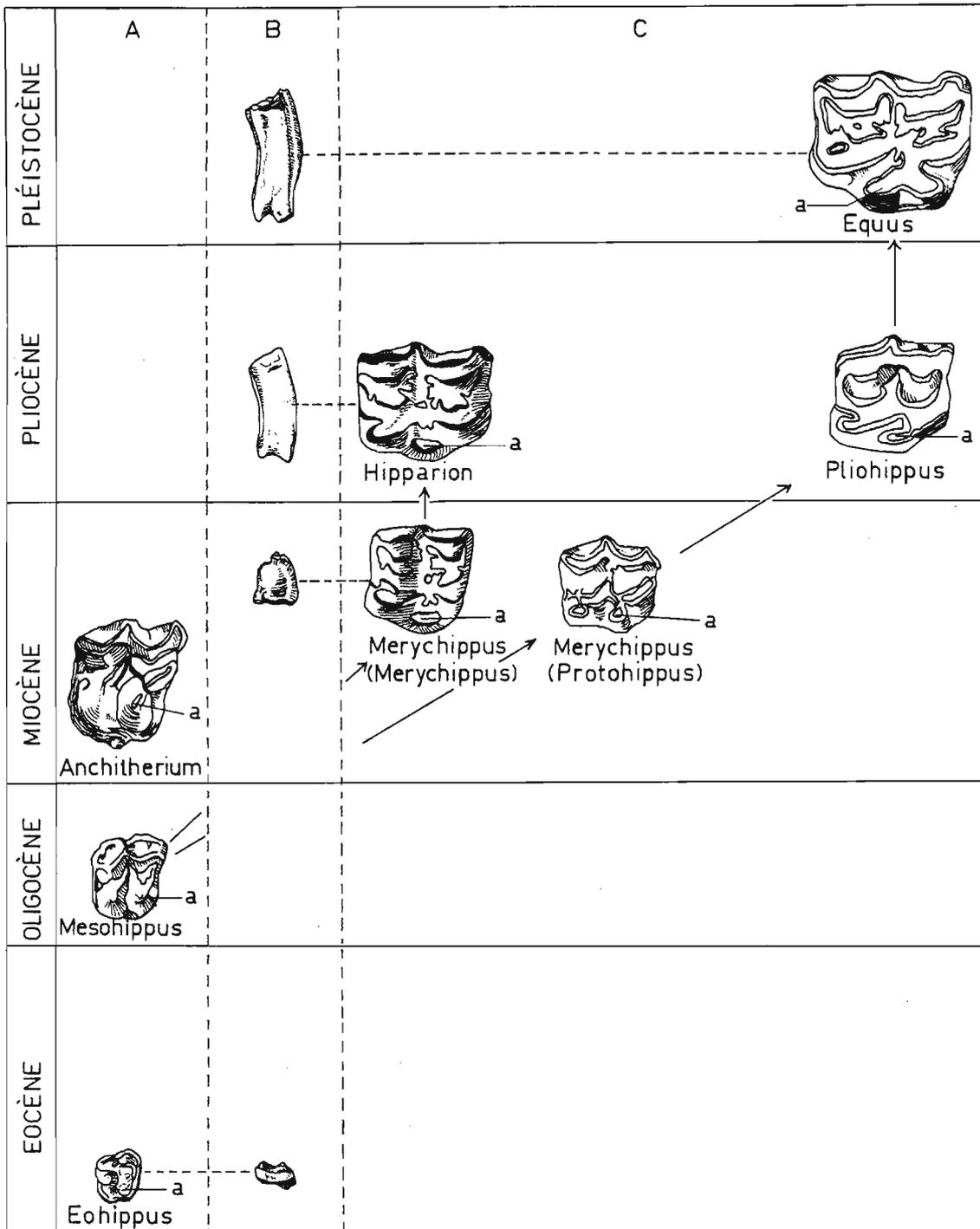


Figure 5. Evolution des dents jugales supérieures d'Equidés

- Colonne A: Molaires d'Equidés se nourrissant de feuilles, brachyodontes, lophodontes et sans ciment (faces occlusales de molaires supérieures droites).
- Colonne B: Vue latérale (à une échelle différente) montrant le développement en hauteur de la couronne (hypsodontie) à partir du Miocène.
- Colonne C: Molaires d'Equidés se nourrissant d'herbes, hypsodontes et avec ciment; a=protocône isolé dans la lignée des *Hipparion* et en forme de presqu'île dans la lignée des *Equus* dont fait partie le cheval (faces occlusales de molaires supérieures droites).

IV. L'appareil locomoteur

Il ressort des dimensions des molaires (tableau 2) que la taille des Equidés augmente au cours du temps. Ce phénomène se retrouve sur d'autres parties du squelette. En outre, le nombre de doigts se réduit à un seul chez *Equus*.

La réduction du nombre de doigts est le plus souvent considérée comme une spécialisation et c'est pour cette raison qu'on qualifie une forme polydactyle comme *Hyracotherium* de "primitive". Mais *Hyracotherium* fut, tout comme *Equus*, un animal bien adapté à son milieu. La patte avant d'*Hyracotherium*, avec 4 doigts et un coussinet plantaire comme celui du tapir, était très souple, avec des articulations très mobiles dans tous les sens. L'animal pouvait changer rapidement de direction, évitant ainsi des obstacles inopinés, ce qui est important en forêt. Les membres de *Meshippus* ne diffèrent pas essentiellement de ceux d'*Hyracotherium* sauf par la réduction d'un doigt antérieur.

L'accroissement de la taille et le changement de l'environnement (remplacement de forêts par des prairies) ont induit une adaptation des organes locomoteurs spécialement visible entre *Meshippus* et *Merychippus*. Ces transformations accompagnent logiquement les adaptations dentaires qui résultaient de la même cause: passage d'un biotope forestier à un biotope ouvert. Nous verrons toutefois qu'elles ne se sont pas produites exactement en même temps, ni à la même vitesse.

La locomotion en terrain découvert demande d'autres qualités que la locomotion en forêt. La souplesse des pattes perd de son intérêt alors que la vitesse et l'endurance nécessaires pour échapper aux ennemis jouent un rôle plus important. Il en résulte les adaptations suivantes:

- Les membres tendent à fonctionner comme des pendules, oscillant seulement d'avant en arrière, et perdent leur mobilité latérale. Ce phénomène se traduit notamment par la fusion du radius et du cubitus et l'apparition d'une crête sur l'extrémité du métapode qui s'articule avec la première phalange (fig. 6A); cette crête "canalise" le mouvement dans le sens avant-arrière et limite la possibilité de mouvements latéraux. Ainsi la mobilité antéro-postérieure du boulet (articulation métacarpo-phalangienne) peut augmenter de 40% environ.

- L'inclinaison du pied par rapport au sol change, comme on peut le déduire de l'observation de la forme de la troisième phalange (fig. 6 et 7).

- Le coussinet plantaire disparaît. L'animal se met sur la pointe du médus, grâce à l'allongement de la première phalange de ce doigt. Par conséquent la surface de contact avec le sol diminue. Les doigts latéraux ne touchent plus terre que dans des conditions spéciales et finissent par disparaître chez les formes monodactyles.

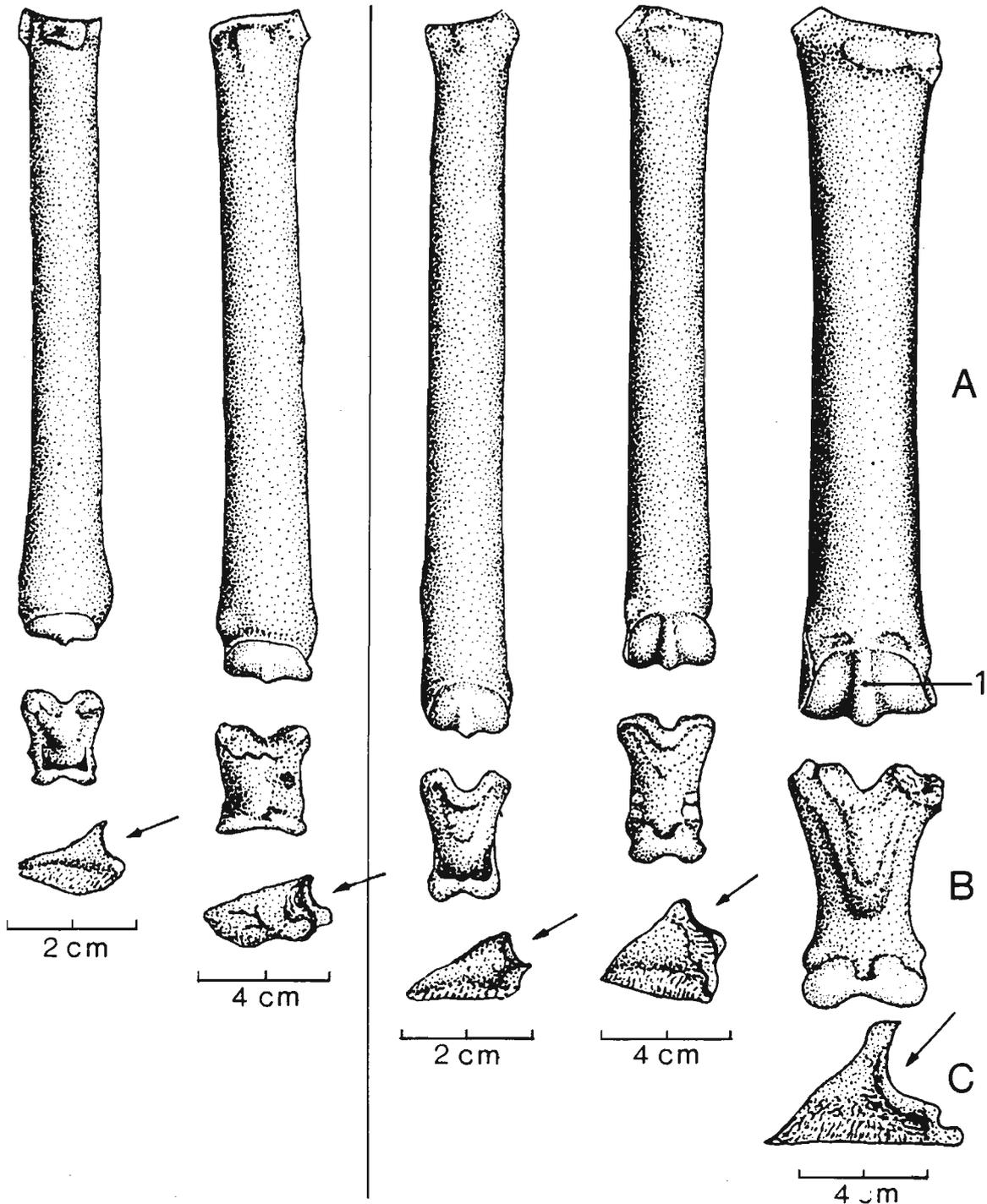


Figure 6. Evolution du doigt central: métacarpiens (A), premières phalanges (B) et troisièmes phalanges (C). De gauche à droite, *Mesohippus*, *Anchitherium*, *Parahippus*, *Hipparion* et *Equus*. On observe de nettes différences entre les deux Equidés brouteurs de feuilles en forêt et les trois brouteurs d'herbes en steppe:

- A: Développement d'une crête sur l'articulation inférieure du métacarpien (1) chez les brouteurs d'herbes (vue antérieure).
- B: Allongement de la première phalange chez les brouteurs d'herbes (vue postérieure).
- C: Différence d'orientation de la surface articulaire indiquant une autre position de la main (vue de profil).

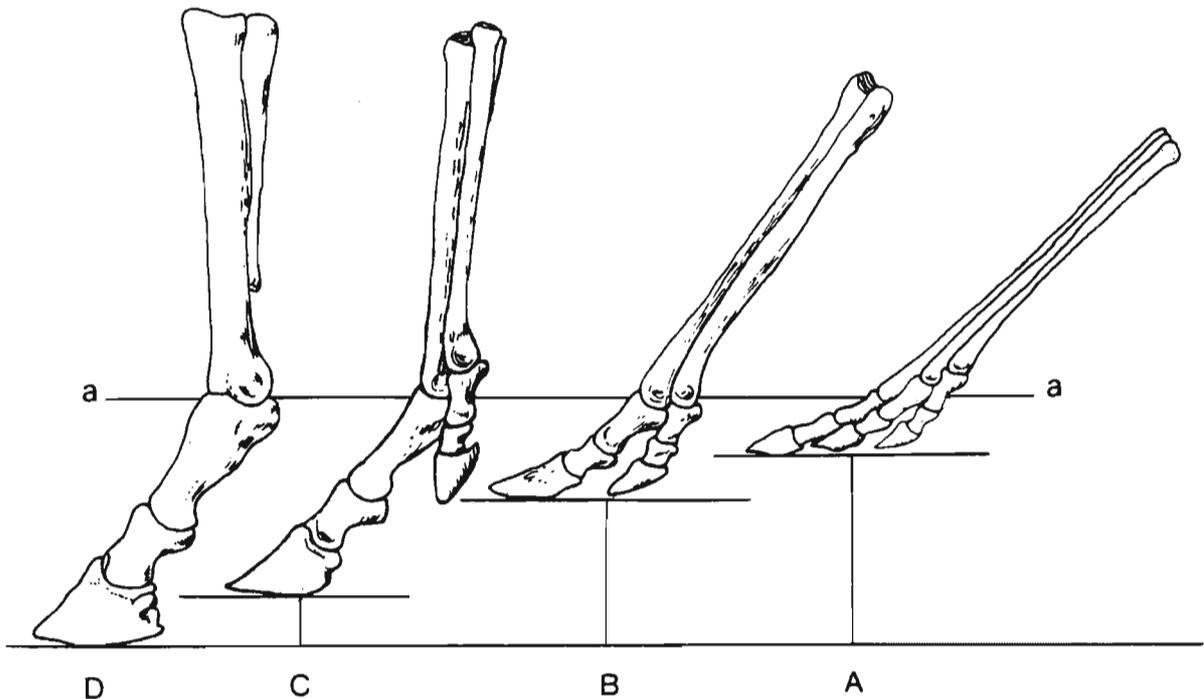


Figure 7. Reconstitution de la main chez, de droite à gauche, *Hyracotherium* (A), *Mesohippus* (B), *Hipparion* (C) et *Equus* (D). Les quatre genres ne sont pas représentés à la même échelle mais la même longueur a été donnée à tous les métacarpiens centraux.

A et B avaient encore un coussinet palmaire et une main mobile, adaptés à un milieu forestier. Chez C et D, la main se détache du sol par allongement de la première phalange, perd son coussinet et voit diminuer sa mobilité latérale; ces transformations constituent une adaptation à la vie en plaine. a=boulet (articulation métacarpo-phalangienne).

A la fin du Miocène, deux lignées évolutives deviennent monodactyles: celles de *Pliohippus* et de *Dinohippus* (dans les travaux modernes l'ancien genre *Pliohippus* est divisé en deux. Les deux sont monodactyles mais seul *Dinohippus* serait dans l'ascendance directe du cheval).

En nous basant sur les types de pieds et de dents, nous pouvons caractériser les différents genres de la façon suivante:

A. *Hyracotherium* : 4 doigts en avant, 3 doigts en arrière; coussinet plantaire très net; doigts latéraux mobiles de façon indépendante; molaires brachyodontes. Les membres et les dents sont adaptés à un milieu forestier (fig.14).

B. *Mesohippus* et *Anchitherium* : tridactyles avec des phalanges courtes; coussinet plantaire net; mouvements latéraux toujours possibles; molaires toujours brachyodontes, adaptées à un régime alimentaire à base de feuilles (fig.15).

C. *Merychippus* et *Hipparion* : tridactyles; allongement de la première

phalange du doigt du milieu qui décolle le pied du sol; mobilité antéro-postérieure plus grande. Les trois doigts restent fonctionnels: les latéraux touchent parfois la terre et empêchent le pied de s'enfoncer en terrain mou; ils renforcent une articulation encore mobile latéralement et soumise à des contraintes accrues du fait de l'allongement de la première phalange centrale: le soutien apporté par les doigts latéraux évite une hyperflexion dorsale. Le pied et les dents hypsodontes sont adaptés à la vie en plaine (fig.16).

D.Dinohippus et *Equus* : monodactyles avec des premières phalanges très longues. Plusieurs muscles de la main et du pied se transforment en tendons et entrent dans la constitution d'un système à "ressort" comparable à un tremplin; ce système épargne de l'énergie et augmente l'endurance en terrain dur (fig. 17).

A l'intérieur de ces quatre types existent de nombreuses variations: le type B augmente de taille au cours du temps; les types C et D comprennent des formes grandes et petites, élancées et lourdes, éventuellement adaptées à des biotopes différents.

Ainsi, l'un des Zèbres actuels qui vit dans les montagnes du Cap, présente des métapodes relativement courts et des sabots très étroits. Ces caractères sont connus chez d'autres animaux de montagne et passent pour de bonnes adaptations à l'escalade de reliefs escarpés. A l'opposé, tous les Hémionides ont des proportions corporelles bien adaptées à la course en terrain plat et découvert. L'un d'entre eux, le Kiang, habite les hauts plateaux du Tibet, enneigés une partie de l'année; le Kiang a des sabots relativement larges. L'élargissement de la sole plantaire est bien sûr un atout lors de déplacements sur un sol meuble; il suffit de penser aux raquettes que portent les Esquimaux.

V. Paléogéographie, répartition, migrations, extinctions

La répartition des Equidés sauvages est limitée aujourd'hui à l'Ancien Monde après avoir considérablement varié au cours du temps. L'évolution de la famille s'est faite essentiellement en Amérique du Nord d'où sont parties plusieurs vagues de migrations vers d'autres parties du monde. Pendant une certaine période, le genre (monodactyle), *Equus* fut représenté à la fois en Amérique du Nord et du Sud, en Eurasie et en Afrique. Le genre *Hipparion* (tridactyle) a connu une répartition presque aussi étendue. Comment ces animaux ont-ils migré et pourquoi certains se sont-ils éteints? Quelques éléments de réponse peuvent être apportés à ces questions.

Il y a moins de trente ans, presque tous les géologues s'accordaient à considérer que les continents sont stables et ne se déplacent pas. On considérait que la "dérive des continents" proposée par Wegener reposait sur des données insuffisantes. C'est alors que se développa une nouvelle technique permettant d'établir la direction du champ magnétique de certaines roches au moment de leur formation. Il fut démontré que, si les continents n'avaient pas bougé, plusieurs pôles Nord magnétiques devaient avoir existé. Cette invraisemblance fit reconsidérer la possibilité d'une dérive des continents dont tout le monde fut bientôt convaincu. Les recherches dans ce domaine n'ont pas seulement changé les conceptions de la géologie mais interviennent de façon essentielle dans l'étude de la répartition de toutes sortes d'animaux fossiles. La "paléogéographie" nous enseigne que là où se trouvent des barrières aujourd'hui (montagnes, océans) le passage pouvait être libre autrefois, ou inversement. Un exemple en est la liaison continentale entre l'Europe occidentale et l'Amérique du Nord, par le Groenland, à l'Eocène inférieur (fig. 8). Nous n'avons donc plus à chercher des raisons compliquées pour expliquer la similitude entre les faunes des deux continents pendant l'Eocène. Au contraire, la paléontologie confirme que l'Europe et l'Amérique du Nord étaient plus proches à cette époque et qu'elles se sont écartées depuis.

La figure 9 montre que, de même que d'autres animaux, *Hyracotherium* se trouve pendant l'Eocène inférieur à la fois en Amérique du Nord et en Europe occidentale. Nous savons que l'Océan Atlantique n'avait pas alors sa forme actuelle et que les deux continents devaient être plus rapprochés. Leur liaison a dû se rompre peu de temps après, car dès l'Eocène supérieur, il n'y a presque plus de similitudes entre leurs faunes. En Europe, évolue la famille des Palaeothéridés, dont un genre, *Plagiolophus*, a même développé des molaires assez hypsodontes. Ce parallélisme avec l'évolution qui se fera plus tard en Amérique pourrait s'expliquer par une adaptation à un milieu semblable:

L'évolution de la famille du cheval

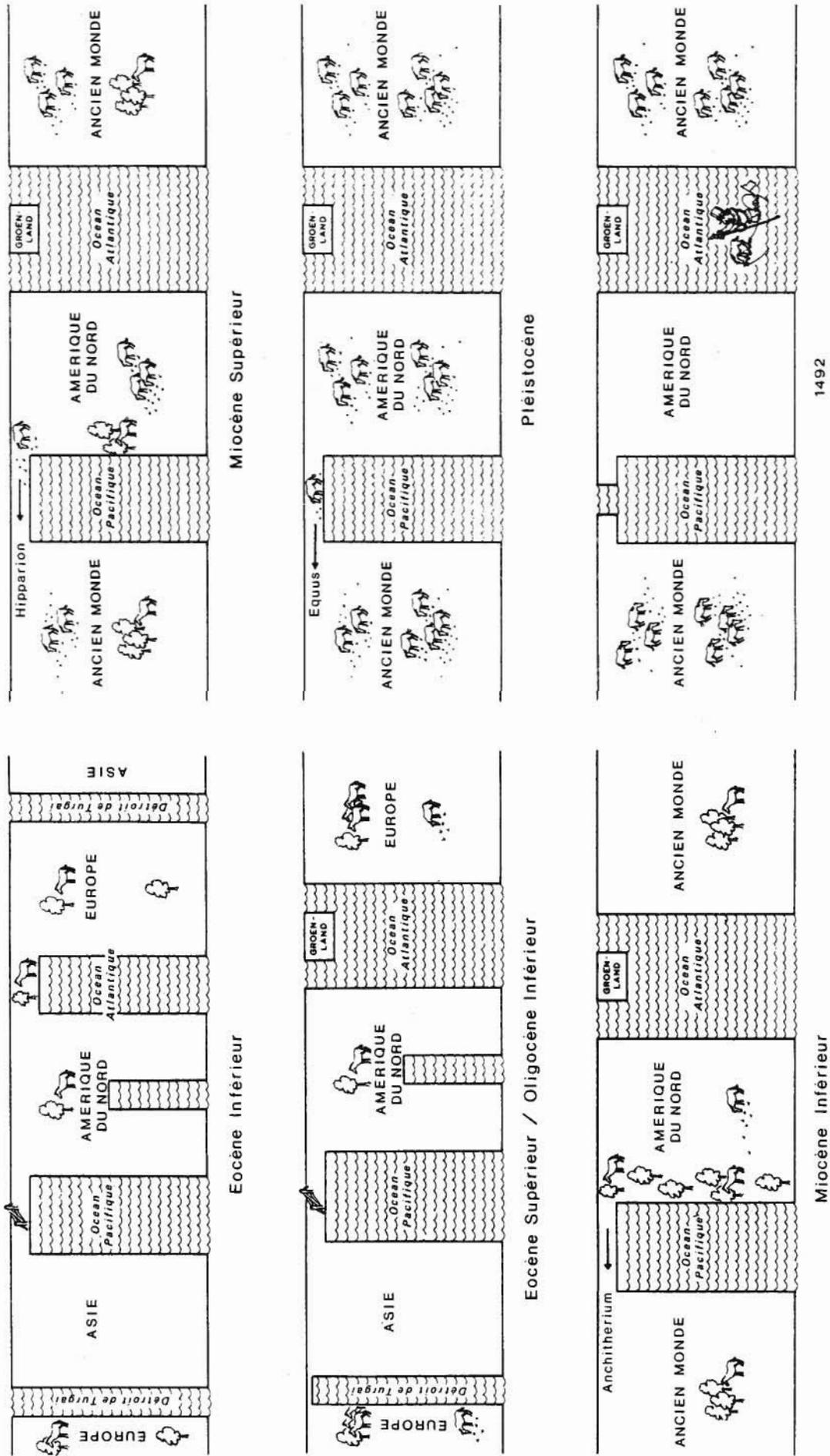


Figure 8. Représentation schématique des changements géographiques entre l'Eocène inférieur (il y a 65 millions d'années) et l'époque actuelle et de leurs incidences sur les migrations des Equidés.

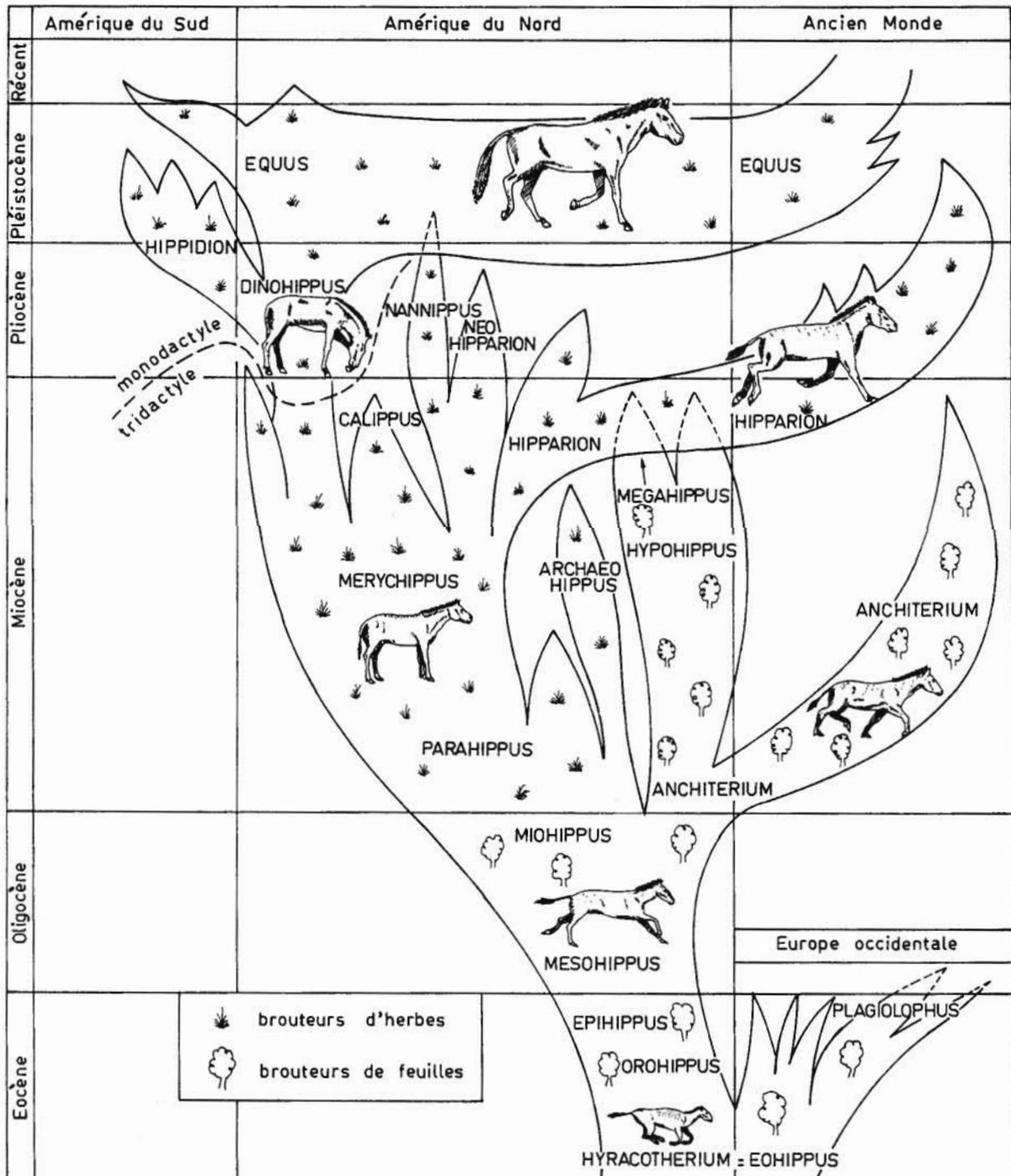


Figure 9. Phylogénie du cheval adaptée de Simpson (1951)

Plagiolophus aurait eu un régime alimentaire plus abrasif qu'*Hyracotherium*. Durant l'Oligocène, les descendants européens d'*Hyracotherium* s'éteignent tous. La cause pourrait en être la concurrence avec les Artiodactyles, autres Ongulés herbivores (comme par exemple les Bovidés et les Cervidés actuels)

Jusqu'au Miocène, peu d'espèces d'Ongulés existent en Amérique du Nord. A partir de cette époque, on voit apparaître des animaux adaptés à la vie en plaine comme *Parahippus* et *Merychippus* et on assiste à une radiation des animaux des prairies. Il n'est pas rare de trouver alors dans un même site sept espèces d'Equidés appartenant à quatre genres (de même qu'on peut trouver de nombreux Bovidés différents dans un gisement pléistocène africain).

D'après des observations paléobotaniques, la radiation des Equidés coïnciderait avec une extension des herbages. La famille du cheval constitue alors le plus important groupe d'Ongulés d'Amérique du Nord.

C'est probablement par une liaison intercontinentale passagère près du détroit de Béring qu'*Anchitherium* atteignit l'Eurasie au Miocène inférieur (fig. 8). Des restes de cet Equidé forestier ont été trouvés dans la plupart des sites eurasiatiques miocènes, mais jamais en grande quantité. Au Miocène supérieur ce fut *Hipparion* qui migra en Eurasie et en Afrique, en passant lui aussi par la région du détroit de Béring. *Hipparion* prit une énorme place parmi les fossiles de l'Ancien Monde où, pendant 10 millions d'années environ, il fut l'Ongulé le plus courant; les paléontologues parlent d'ailleurs de "faunes à *Hipparion*".

Au Pliocène, les *Hipparion* s'éteignent en Eurasie. Cette disparition est souvent rapprochée de l'arrivée, il y a environ 2,5 millions d'années, d'un nouveau venu d'Amérique, *Equus* (fig. 8). Beaucoup d'*Hipparion* eurasiatiques semblent en effet appartenir à des faunes de steppe; or *Equus* devait être encore mieux adapté à un tel milieu. L'extinction des *Hipparion* pourrait aussi résulter d'une augmentation éventuelle de la poussée des prédateurs (peut-être consécutive à l'apparition d'un nouveau Félin à dents de sabre, le *Megantereon*). L'*Hipparion* devait être une proie plus facile car moins endurante à la course que l'*Equus*: nous avons vu que le pied monodactyle d'*Equus* avec son système de "ressort" constitue un atout dont *Hipparion* est dépourvu. En outre, le développement des Bovidés en général, et des Bovinés en particulier, intervenu aussi à cette époque, a pu être un autre facteur défavorable pour des raisons de concurrence. Enfin, la disparition des *Hipparions* pourrait aussi être en rapport avec la première détérioration climatique qui a précédé l'ère glaciaire quaternaire proprement dite.

Les choses ne se sont pas passées de la même façon en Afrique où *Equus* et *Hipparion* ont coexisté pendant plus d'un million d'années et demi. Des fossiles de ce genre se trouvent encore il y a 400.000 ans, à l'époque où existait déjà l'*Homo erectus*. Ces *Hipparion* sont en général très grands et très hypsodontes, ce qui a

pu favoriser leur survie. Il est possible aussi que le biotope africain ait toujours été plus riche en végétations diverses que l'Eurasie et par conséquent capable de nourrir à la fois des Bovidés, des *Equus* et des *Hipparion* en abondance. Les prédateurs y ont peut-être exercé une pression moindre. Enfin l'équivalent africain de la "glaciation" eurasiatique, qui fut un assèchement plutôt qu'un refroidissement a pu favoriser les herbivores en favorisant le remplacement de forêts par des savanes.

Il nous reste à envisager une autre extinction massive quoique non totale: celle des *Equus* à la fin du Pléistocène. Il est en effet paradoxal que les chevaux aient été "introduits" en Amérique du Nord par Colomb et Cortez, alors que l'Amérique du Nord fut leur berceau et celui de toute leur famille. Il est également très étonnant de les voir disparaître des faunes européennes où ils étaient assez abondants durant tout le Pléistocène. Mais la disparition des *Equus* en Amérique comme en Europe s'inscrit ici dans un cadre plus vaste, celui des grandes extinctions qui ont accompagné et suivi la fin de la dernière époque glaciaire, il y a environ 10.000 ans. Ces extinctions touchent non seulement les *Equus* mais aussi les Mammouths, les Rhinocéros laineux, les Bisons, les *Megaceros* (grands cerfs des tourbières) et bien d'autres Mammifères encore. Il est probable que plus d'un facteur en soit responsable: chasse pratiquée par l'homme de façon trop "efficace", appauvrissement en quantité et en variété de la végétation nécessaire à l'alimentation, remplacement des herbages par des forêts à cause du réchauffement accompagné d'une augmentation de l'humidité. Quoi qu'il en soit, les *Equus* africains (Zèbres et Anes sauvages) et une partie des *Equus* asiatiques et européens (Chevaux, Hémionés) furent épargnés. C'est à partir d'eux que l'homme a pu se livrer à divers essais de domestication, depuis 6.000 ans environ.

VI. Le temps et les datations

Pour comprendre l'évolution à partir des fossiles, il faut que ceux-ci soient correctement datés (en années ou en millions d'années, suivant les cas) ou, au moins, que leur ordre chronologique soit exact. Ces données jouent en paléontologie un rôle aussi important qu'en généalogie: une personne née plus tard qu'une autre ne peut pas être son ancêtre, le petit fils ne peut pas être le père du grand-père. Depuis le début du siècle, la connaissance de l'échelle des temps géologiques s'est améliorée grâce au développement des méthodes de détermination des âges "absolus" (chiffrés en années) et "relatifs" (les années ne sont pas chiffrées mais on sait que tel site est plus ancien que tel autre). Quelles sont ces méthodes?

Comme les sédiments se déposent les uns par dessus les autres, une couche basse est en principe plus ancienne qu'une couche sus-jacente. Il n'est bien sûr pas possible de suivre la même succession de couches tout autour du globe terrestre mais on peut souvent établir des rapports chronologiques entre les couches de régions différentes, par exemple si elles contiennent les mêmes fossiles ou des fossiles dont on sait déjà qu'ils sont plus anciens ou moins anciens. Cette "biostratigraphie" informe sur l'âge relatif de certains gisements mais ne précise pas leur nombre d'années.

Celui-ci peut être déterminé grâce à la découverte par Rutherford de "l'horloge nucléaire" due à la radioactivité naturelle de certains éléments qui se désintègrent continuellement, à des vitesses différentes suivant les éléments. Le degré de leur désintégration nous renseigne sur la quantité de temps qui s'est écoulée depuis le moment où le matériel qui renferme ces éléments s'est formé. Ce temps s'exprime en nombres d'années suivis par une indication sur le degré de précision de l'estimation: "n années $\pm x$ ", n étant le nombre estimé et x, l'écart possible par rapport à la réalité. Ainsi, l'isotope radioactif ^{14}C se forme continuellement sous l'effet de neutrons d'origine cosmique sur l'azote de l'atmosphère. Cet isotope est présent sous forme de dioxyde de carbone ou gaz carbonique (CO_2) dans tous les organismes vivants. Tant que l'organisme vit, il y a un équilibre entre le ^{14}C et l'isotope stable habituel ^{12}C . Des quantités nouvelles de ^{14}C sont continuellement absorbées et remplacent celles qui sont perdues. Au moment où l'organisme meurt, il n'y a plus d'absorption de ^{14}C et "l'horloge" se met en marche: le ^{14}C se désintègre. Au bout de 5.730 ans, il reste la moitié de la masse initiale; on dit que la période radioactive ou "demi-vie" du ^{14}C est de 5.730 ans. La datation par ^{14}C , inventée par Libby en 1938, permet de déterminer actuellement l'âge d'une substance organique fossile jusqu'à une limite d'environ 50.000 ans. Bientôt, grâce à la nouvelle méthode de spectrométrie de masse avec accélérateur, cette limite sera repoussée à 75.000 ans. Une autre méthode utilise la désintégration d'un isotope radioactif du potassium, ^{40}K , qui se

transforme petit-à-petit dans l'isotope 40 de l'argon. Le ^{40}K se trouve dans des minéraux et cendres volcaniques; sa demi-vie, beaucoup plus longue que celle du ^{14}C , permet d'estimer l'âge de roches vieilles de plusieurs millions d'années. Une troisième méthode utilise les "traces de fission de l'uranium" que laisse dans les zircons (petits cristaux présents dans des cendres volcaniques) la fission spontanée de l'uranium 238. Ces traces, linéaires, sont visibles lorsqu'on examine en profondeur les zircons au microscope; plus les zircons sont vieux, plus on peut compter de traces dans un échantillon de ces cristaux. La demi-vie de fission spontanée de l'uranium 238 est de plus de dix milliards d'années.

La "magnétostratigraphie" utilise le fait que le champ magnétique de la terre disparaît périodiquement pour réapparaître en direction opposée. Il en résulte une inversion des pôles magnétiques Nord et Sud de la Terre. Actuellement, le pôle magnétique Nord de l'aiguille aimantée d'une boussole est, à la déclinaison près (5°W), dirigé vers le pôle Nord géographique. Cette polarité est dite "normale". A certaines époques, la polarité était "inverse". De brefs "épisodes" de polarité normale ou inverse ont pu s'intercaler à l'intérieur de longues "périodes" inverses ou normales. Or les minéraux magnétiques inclus dans certaines roches conservent dans leur orientation la mémoire de la polarité ambiante. Les inversions paléomagnétiques ne donnent pas directement l'âge de l'époque normale ou inverse en question, mais on peut corréler les séquences paléomagnétiques avec les échelles de temps isotopiques et utiliser ainsi le magnétisme comme moyen de datation.

On peut remarquer qu'aucune de ces méthodes, à l'exception de celle qui utilise le ^{14}C , ne date le fossile lui-même; seules sont datées les couches sus- ou sous-jacentes, ou, au mieux, la couche dont le fossile semble provenir. Comme des "remaniements" sont presque toujours possibles, enfouissant des fossiles relativement jeunes ou faisant remonter plus en surface des fossiles plus anciens, il serait préférable de dater les fossiles eux-mêmes. Une méthode originale (Bouchez, 1986), déterminant l'âge de l'émail dentaire fossile, semble prometteuse. La fossilisation de l'émail s'accompagne d'une fixation rapide et solide d'uranium radioactif. Durant sa désintégration naturelle, les rayonnements alpha, gamma ou les électrons émis vont ioniser le réseau cristallin de l'émail et produire des "centres électroniques". Plus le fossile sera vieux, plus les centres électroniques seront nombreux. Chaque centre électronique est un aimant qui peut entrer en résonance et s'inverser sous l'action d'une onde électromagnétique de fréquence Radar (environ 10 G.Hz). La datation par résonance paramagnétique électronique (RPE) d'un Vertébré fossile d'âge inconnu peut se faire en comparant le nombre de centres électroniques de son émail dentaire à celui d'un fossile d'âge connu et contenant une quantité similaire d'uranium. Cette méthode peut s'appliquer à un domaine chronologique de nombreux millions d'années.

VII. Interprétations et modèles de l'évolution des équidés

L'histoire des Equidés a longtemps été interprétée comme un bon exemple d'évolution "orthogénétique". Dans cette interprétation se succèdent des formes de plus en plus spécialisées dans une direction donnée. Les notions qui sous-tendent ce modèle sont celles d'orientation (évolution d'un caractère dans un sens bien déterminé), de gradualisme (transformations progressives, sans à-coups), de linéarité (un chapelet de formes relie sur une même ligne l'ancêtre le plus lointain au descendant le plus récent) et de progrès (les formes spécialisées sont considérées comme plus "évoluées" que leurs ancêtres "primitifs"). Ce dernier point est cependant tempéré par la notion "d'hyperspécialisation": une spécialisation extrême pourrait être nocive au point d'entraîner l'extinction de la lignée.

En accord avec ce modèle, au milieu de XIX^{ème} siècle, les paléontologues européens Kovalewski et Huxley ont proposé une lignée où se succèderaient quatre genres connus en Europe: *Palaeotherium*, *Anchitherium*, *Hipparion* et *Equus* (Kovalewski et Huxley ne connaissaient à l'époque que les fossiles européens. Lorsqu'en 1876 Huxley put examiner pour la première fois du matériel américain, il fut immédiatement convaincu de l'ascendance américaine du cheval et dut réécrire in extremis le texte de sa conférence...). Tout en étant inexacte et, à nos yeux actuels, naïve, cette interprétation était parfaitement défendable: l'ordre chronologique des quatre genres est correct, les trois derniers appartiennent bien à la famille des Equidés, l'évolution se manifeste clairement par une augmentation régulière de la taille, une réduction du nombre des doigts et une élévation de l'hypsodontie. Le développement des connaissances, notamment en ce qui concerne la répartition des Equidés dans l'Ancien et le Nouveau Mondes, a toutefois montré qu'on avait pris pour des membres d'une seule lignée des animaux qui étaient en réalité des cousins éloignés.

En fait, les quatre notions qui sont à la base du modèle orthogénétique sont toutes les quatre discutables; elles résultent de données incomplètes ou inexactes. Prenons l'exemple de l'augmentation de la taille. Il est vrai que le cheval est plus grand que son ancêtre éocène. Toutefois, certains Equidés semblent bien avoir diminué de taille au cours de leur évolution. En Amérique du Nord c'est le cas de certains "*Archaeohippus*" qui, au Miocène, avaient repris les dimensions d'*Hyracotherium* et probablement aussi des *Nannippus* qui, à la fin du Pliocène, pouvaient mesurer moins d'un mètre au garrot. Dans l'Ancien Monde, des diminutions de taille au cours du temps sont aussi très probables chez certains *Hipparion* espagnols et africains. On ne peut donc pas dire que l'évolution des Equidés se soit toujours faite dans le sens d'une augmentation de la taille.

D'ailleurs, une petite taille peut présenter des avantages, notamment au moment où des transformations brutales de l'appareil locomoteur entraînent des contraintes nouvelles, d'autant plus fortes que l'animal est lourd.

L'évolution n'est pas non plus toujours graduelle. L'acquisition et le développement de l'hypsodontie (fig. 10) sont beaucoup plus lents que le passage d'une extrémité digitigrade souple, avec coussinet plantaire, à une extrémité onguligrade à mouvements latéraux limités (fig. 11). Cependant, entre des moments de "crise" où s'observent des transformations spectaculaires et rapides, il existe des périodes au cours desquelles l'évolution est graduelle (et orientée dans le même sens). Ainsi, l'hypsodontie continue à augmenter et les membres améliorent leurs adaptations à la course en terrain découvert, mais cette évolution est "progressive" dans le sens habituel de ce mot: elle se fait petit-à-petit et de façon apparemment continue.

Bien sûr, la notion de linéarité de l'évolution n'est plus acceptable. Comme le montre la figure 9, il n'y a pas "une" mais "des" lignées d'Equidés. Le fait que nous ne connaissions qu'un seul genre aujourd'hui ne doit pas faire oublier toutes les autres branches de la famille: les *Anchitherium* de l'Ancien Monde et leurs équivalents nord-américains (*Hypohippus* et *Megahippus*), les petits *Archaeohippus*, les *Hipparion* de l'Ancien Monde et les formes apparentées d'Amérique du Nord (*Neohipparion*, *Nannippus*, etc.), les *Hippidion* d'Amérique du Sud et bien d'autres groupes encore mal connus.

La notion de "progrès évolutif" orthogénétique est également critiquable. D'abord parce qu'il existe des modifications apparemment "gratuites" comme par exemple la transformation du protocône-presqu'île en protocône isolé chez *Hipparion*. Ensuite, parce que ce n'est pas toujours la forme la plus spécialisée qui survit le plus longtemps. Ainsi les Tapiridés actuels (proches parents des Equidés) ne diffèrent guère de leur ancêtre éocène; ils ont toujours 4 doigts à la main, 3 au pied et des molaires brachyodontes et lophodontes de brouteurs de feuilles. Leur habitat n'a pas changé, eux non plus. A l'Eocène supérieur existaient en Amérique du Nord et en Asie des formes tapiroïdes dont une s'est adaptée à la course (réduction d'un doigt de la main, allongement de métapodes); elle n'a pas survécu. Nous avons déjà parlé de *Plagiolophus*, Palaeothéridé de l'Eocène supérieur d'Europe. *Plagiolophus* a acquis bien avant les Equidés nord-américains une dentition assez hypsodonte; ce progrès ne l'a pas sauvé lors de la "Grande Coupure" (il y a 35 millions d'années, entre l'Eocène et l'Oligocène). A ce moment l'Europe, dont le climat a subi de profonds changements depuis une quinzaine de millions d'années, cesse en plus d'être une île. *Plagiolophus* a-t-il été gêné par l'arrivée d'herbivores concurrents asiatiques (peut-être parce que ses membres étaient assez peu évolués)?

Ou n'a-t-il pas supporté les conséquences du nouveau climat saisonnier? Quoi qu'il en soit, ni l'adaptation à la course de certains Tapirs, ni l'hypsodontie

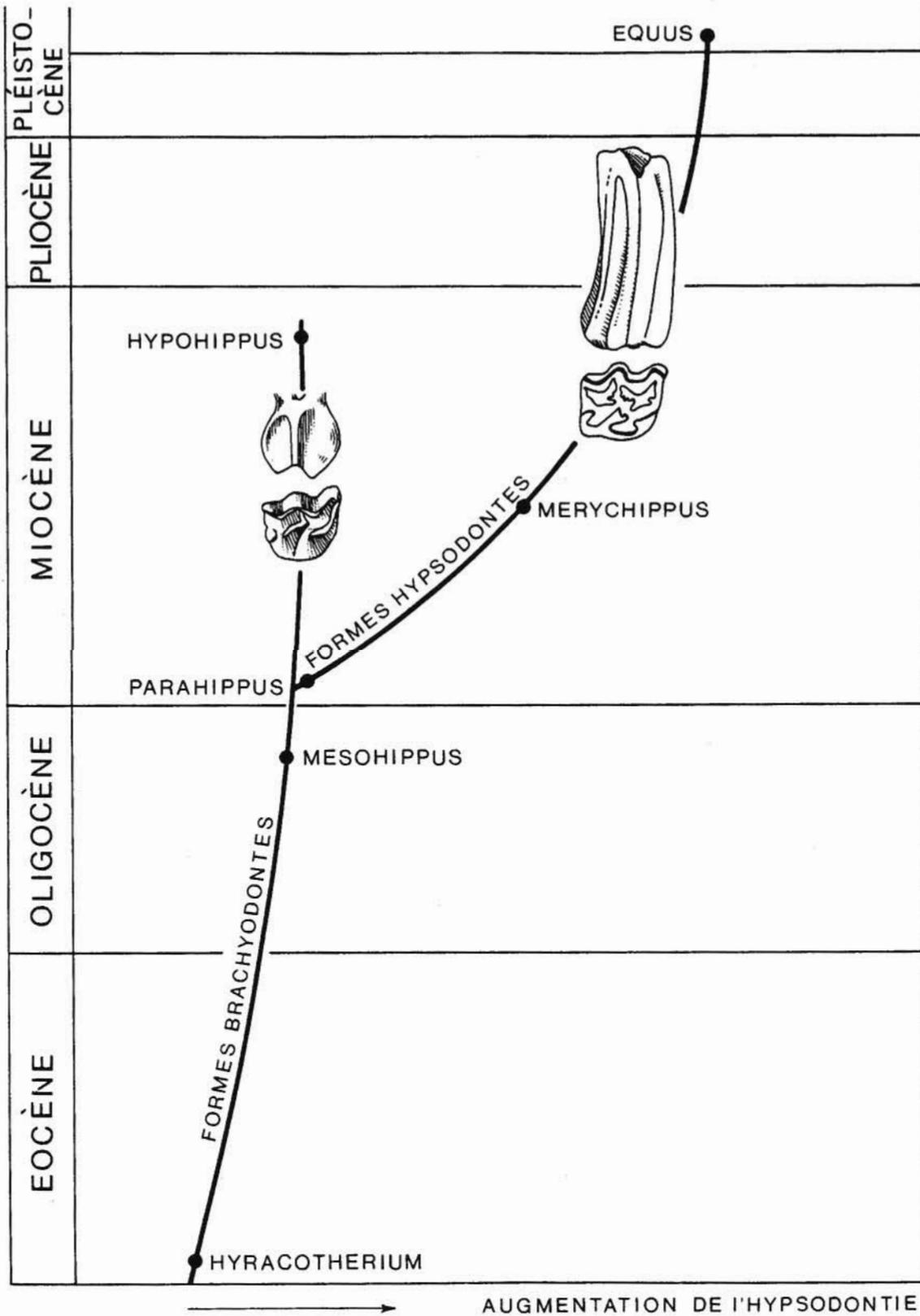


Figure 10. L'augmentation de l'hypsodontie au cours du temps. En abscisses (axe horizontal), la hauteur relative de la couronne; en ordonnées (axe vertical) l'échelle des temps géologiques. Une accélération de l'augmentation de l'hypsodontie s'observe au début du Miocène.

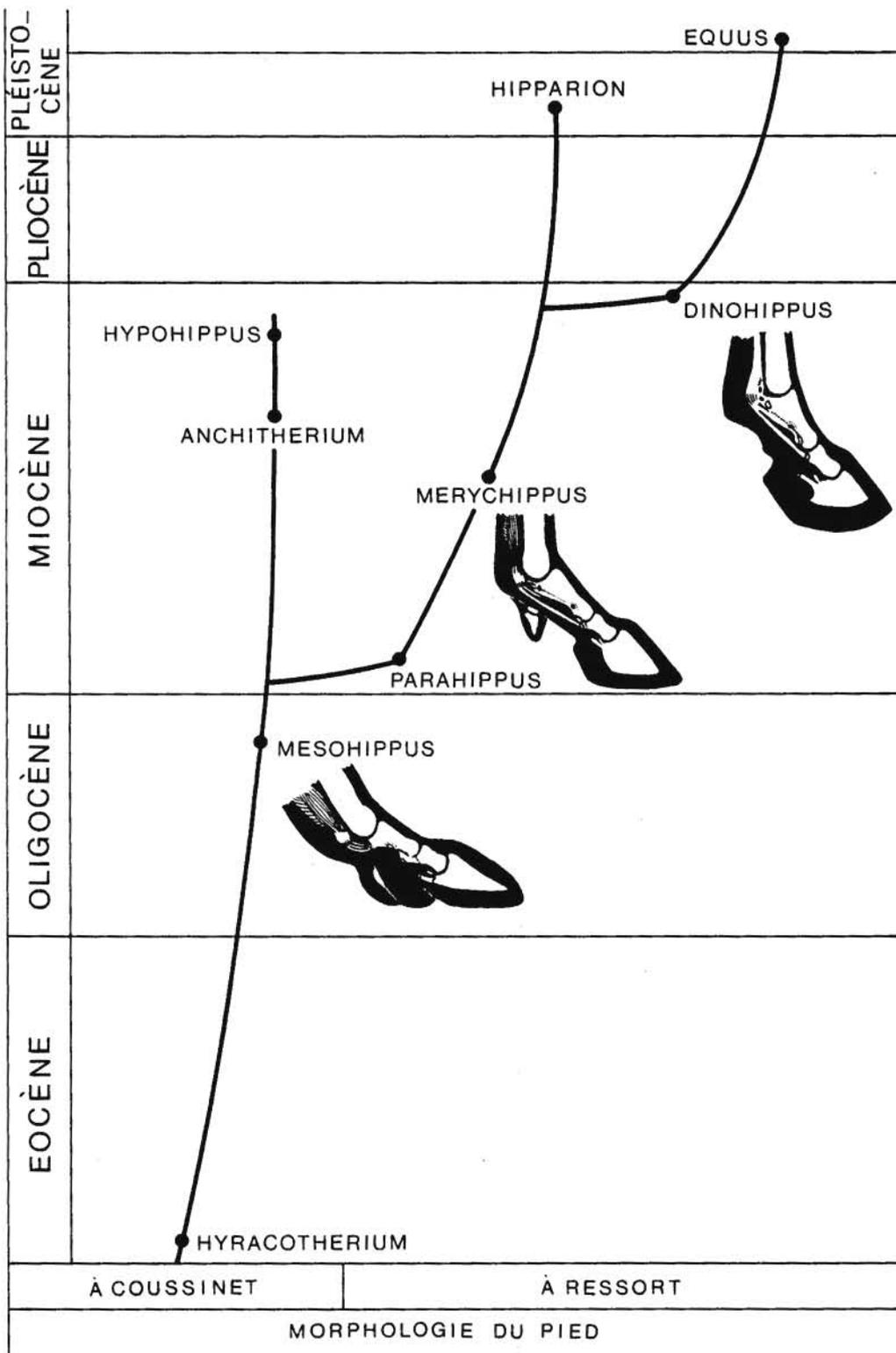


Figure 11. L'évolution des extrémités au cours du temps. En abscisses (axe horizontal), l'amplitude des changements anatomiques; en ordonnées (axe vertical), l'échelle des temps géologiques. Deux transformations importantes et rapides s'observent, l'une au début, l'autre à la fin du Miocène. La première correspond au passage du pied tridactyle à coussinet plantaire au pied tridactyle à ressort, la seconde mène au pied à ressort monodactyle.

relative de *Plagiolophus* n'ont assuré leur survie alors que des formes bien moins spécialisées de Tapirs vivent encore aujourd'hui.

Dans l'état actuel de nos connaissances, l'évolution des Equidés n'apparaît donc certainement pas comme une "orthogénèse". Elle semble plutôt mettre en jeu, tantôt des suites de petites modifications graduelles, tantôt des transformations importantes et relativement rapides. Les transformations importantes et rapides concernent souvent l'appareil locomoteur et sont "en avance" sur les transformations de la dentition, en général graduelles. Les transformations importantes sont souvent suivies d'une radiation: plusieurs rameaux divergent à partir de l'ancêtre brusquement transformé (une phase de perfectionnement graduel les attend en général avant la "révolution" suivante). Les transformations rapides et les radiations semblent liées à des modifications du milieu, rapides elles aussi. Mais à côté de ces rameaux en expansion, la lignée originelle peut continuer à se modifier graduellement et même essaimer, si une nouvelle géographie le lui permet. Prenons quelques exemples.

Dès la naissance de la famille des Equidés, on observe une différenciation plus nette et plus rapide des pattes que des dents: *Hyracotherium* se distingue nettement du Condylarthre *Phenacodus* par son appareil locomoteur, beaucoup moins par ses dents. Ensuite, l'évolution des Equidés en Amérique du Nord pendant l'Eocène et l'Oligocène est relativement graduelle; les animaux augmentent de taille, perdent un doigt antérieur et modifient leur dentition. Les dents sont mieux adaptées à l'ingestion de feuilles mais restent brachyodontes; un doigt est perdu mais les coussinets plantaires sont conservés et le type de locomotion ne change guère. La morphologie générale des animaux reste la même, qu'il s'agisse d'*Hyracotherium* ou de *Mesohippus*: Equidés à coussinets plantaires, ressemblant aux Tapirs et bien adaptés à la vie en forêt. Cette "tendance" évolutive se poursuit jusqu'à la fin du Miocène chez *Anchitherium*, *Hypohippus* et *Megahippus* (fig. 9). En outre, *Anchitherium* profite de l'établissement d'un pont entre l'Amérique du Nord et l'Eurasie (fig. 8) pour y migrer et y poursuivre sa propre évolution.

A côté de ces lignées relativement conservatrices, *Mesohippus* donne naissance à une lignée innovatrice où les molaires deviennent hypsodontes (fig. 10) et les extrémités se détachent du sol (fig. 11). Ces transformations ne correspondent pas comme précédemment à une meilleure adaptation à un milieu qui n'a pas changé (forêt) mais à une adaptation nouvelle à des conditions de vie nouvelles (extension des prairies). Remarquons que le développement de l'hypsodontie est "en retard" sur la transformation de la patte. Ainsi *Parahippus* est déjà un animal de steppe par son appareil locomoteur (ainsi que l'avait noté Matthew) alors que ses molaires brachyodontes le font parfois classer parmi les animaux de forêt (Simpson). La radiation de cette lignée innovatrice commence avec les *Merychippus* du Miocène moyen (fig. 9 et 12). On voit alors apparaître et

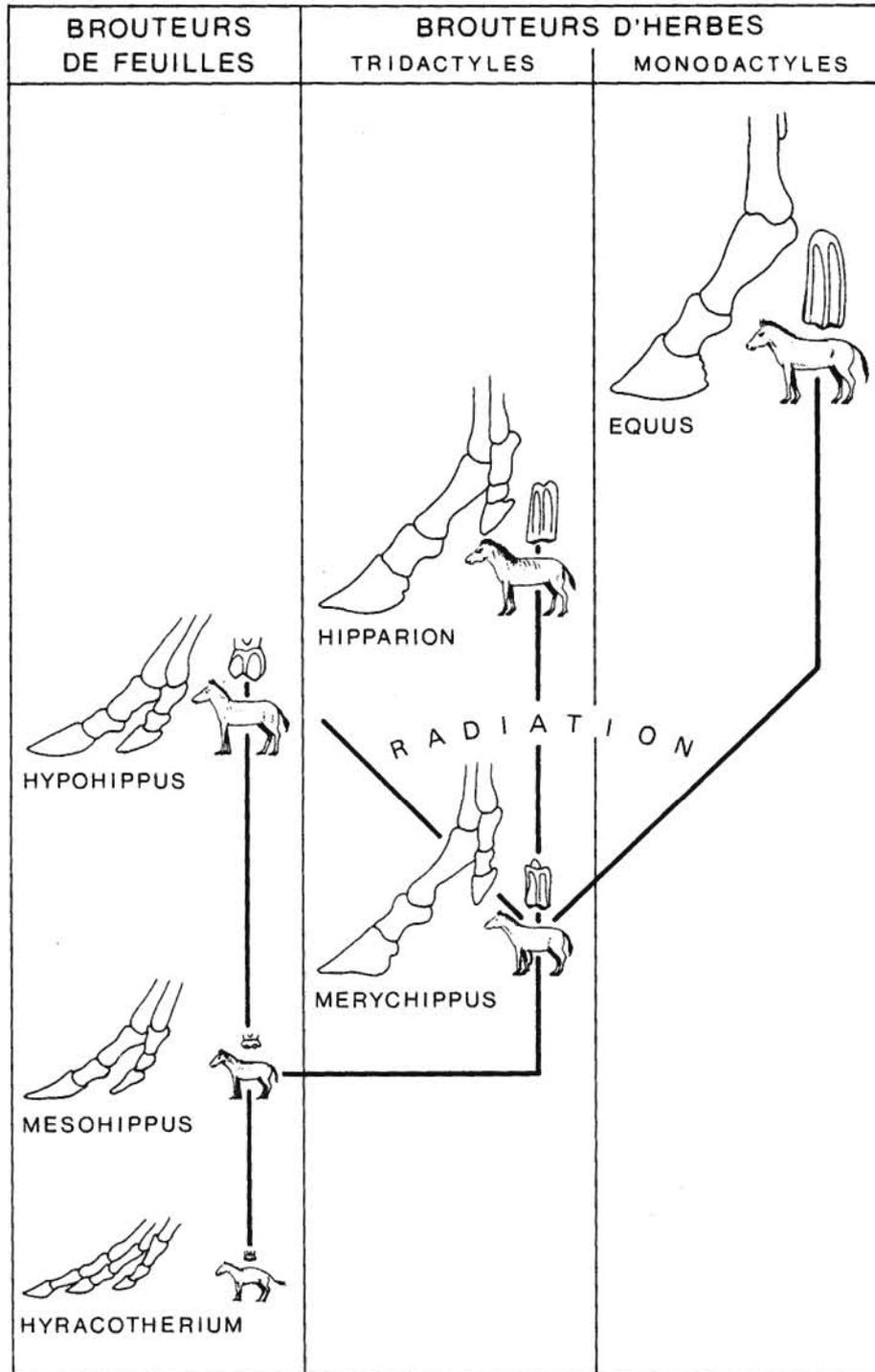


Figure 12. Grandes lignes de l'évolution des Equidés à partir d'*Hyracotherium*

- A. Dans la lignée des Equidés forestiers à molaires brachyodontes, à premières phalanges courtes et à coussinets plantaires, on observe une tendance à l'augmentation de la taille: *Mesohippus*, *Hypohippus*.
- B. Une radiation s'observe à partir des premiers Equidés adaptés à la vie en steppe, *Merychippus*. Toutes les lignées accroissent leur hypsodontie et améliorent leur adaptation à la course (allongement du troisième doigt, perte des mouvements latéraux, développement des mouvements antéro-postérieurs); parmi celles qui restent tridactyles, certaines augmentent de taille, au moins pendant une partie de leur évolution (*Hipparion*).
- C. Une des lignées, celle d'*Equus*, devient monodactyle en réduisant puis en perdant les doigts latéraux.

se développer des formes de petite ou de grande taille, plutôt lourdes ou plutôt graciles, mais chaque rameau améliore son adaptation à la vie en prairie en augmentant l'hypsodontie et en perfectionnant l'appareil locomoteur.

Si parmi toutes ces branches, nous choisissons de suivre celle qui mène de *Parahippus* à *Equus*, nous retrouvons le même modèle que tout à l'heure avec: une tendance graduelle améliorant l'adaptation à la vie en prairie tant au niveau des dents (hypsodontie, développement de cément) que de l'appareil locomoteur (augmentation de la mobilité antéro-postérieure des pattes); puis une transformation radicale dans une des lignées qui perd les doigts latéraux (*Dinohippus*, *Equus*, fig. 11); des migrations vers l'Ancien Monde de formes tridactyles puis monodactyles (fig. 8). De même que les formes forestières ont survécu à l'apparition de formes steppiques et ont coexisté avec elles, de même certaines formes tridactyles ont pu survivre à l'apparition de formes monodactyles et coexister avec elles (Amérique du Nord et Afrique).

Malgré la coexistence pendant des millions d'années de lignées d'Equidés "conservatrices" et "innovatrices", le bilan est en faveur des dernières: les formes forestières se sont éteintes avant les formes tridactyles de prairies et celles-ci ont fini par laisser le champ libre aux *Equus* monodactyles. Peut-on en conclure que les formes les plus spécialisées, les plus "évoluées", sont par là même supérieures aux formes originelles qu'on appelle aussi "primitives" (avec tout ce que cet épithète peut avoir de péjoratif)? L'exemple de la famille des Tapirs évoqué tout à l'heure montre bien que non. Ce qui compte, c'est l'adaptation au milieu environnant. Mais si le milieu change de façon radicale, l'adaptation doit changer elle aussi.

En résumé, l'évolution se présente comme un phénomène graduel lorsque les animaux ne font qu'améliorer une adaptation à un milieu stable ou peu changeant. Lorsque le milieu se modifie de façon brusque, l'évolution se présente comme une transformation radicale et rapide de l'animal tout entier ou au moins de certains de ses appareils les plus importants. L'évolution de l'appareil locomoteur est souvent en avance sur celle de l'appareil dentaire.

VIII. Mécanismes et facteurs évolutifs

Il serait tentant de penser que l'adaptation "suit" le changement du milieu; en réalité il semble qu'elle le précède ... Bien sûr, il est vrai que des transformations du milieu influencent l'évolution à l'échelle des temps géologiques; mais la génétique n'a pas trouvé de mécanisme pour une action directe de ces changements dans les conditions de laboratoire. La plupart des paléontologues sont donc obligés d'admettre qu'un changement dans les conditions extérieures ne peut pas transformer un animal et ses descendants de façon durable. Il faut que des modifications de l'environnement sélectionnent des mutations préexistantes du "génome" (ensemble de facteurs qui fait qu'un individu ressemble à ses parents) et sanctionnent les animaux qui n'ont pas "muté".

Ainsi, les mutations qui se produisent à l'intérieur d'un organisme seraient accidentelles. Certaines, nocives, constitueraient un handicap pour leur porteur de sorte qu'elles auraient peu de chances d'être transmises. Certaines mutations "neutres" (comme l'isolement du protocône chez les *Hipparion*) pourraient être transmises aux descendants et gagner de proche en proche toute une population dont elles n'affectent pas les chances de développement. D'autres encore se montrent avantageuses dès leur apparition et sont naturellement sélectionnées; le caractère correspondant aura "tendance" à se développer chez les descendants de façon graduelle; c'est par exemple le cas de l'apparition et du développement de crêtes sur des dents d'Equidés de forêts brouteurs de feuilles. Enfin certaines mutations peuvent se révéler tout à coup très avantageuses, à l'occasion d'un changement brutal de l'environnement; dans ce cas leur sélection, leur expansion et leur développement rapides les feront apparaître comme des transformations radicales; c'est par exemple le cas de l'allongement de la phalange centrale au moment où une course plus rapide devient avantageuse. On peut considérer les radiations subséquentes comme une preuve de succès: non seulement les animaux se sont adaptés à de nouvelles conditions de vie, mais ils ont été capables de coloniser des niches écologiques diverses à l'intérieur d'un même cadre général; par exemple, se soustraire à certains prédateurs en diminuant ou en augmentant de taille, se spécialiser dans l'ingestion de telle ou telle partie végétale ou se répandre sur de nouveaux territoires.

Les changements de l'environnement résultent de causes multiples et intriquées. L'isolement géographique favorise en général le développement d'une faune originale, "endémique", comme les Palaeothéridés européens éocènes. En comparant Europe et Amérique du Nord, on constate une évolution parallèle et même une anticipation de certains caractères: ainsi, en Europe, à l'Eocène supérieur, l'hypsodontie de *Plagiolophus* est équivalente à ce qu'elle sera chez *Merychippus*, au Miocène inférieur, en Amérique du Nord. La levée des barrières géographiques ouvre la voie aux migrations. Celles-ci modifient plus ou moins

également les faunes des deux territoires réunis. Les changements climatiques (installation d'un régime saisonnier à la fin de l'Eocène, oscillations glaciaires au Pléistocène) interviennent aussi, soit directement, soit en provoquant aussi des migrations. Les conséquences ne seront pas les mêmes suivant les cas. Un territoire dont certaines niches écologiques sont sous-occupées ou libres accueillera sans problème de nouveaux venus; dans d'autres cas, il y aura des concurrences, réadaptations ou extinctions. Enfin certaines migrations sont plus lourdes de conséquences que d'autres soit par la quantité des nouveaux venus (en général des herbivores) soit par leur nature (grands Carnivores, hommes).

Au total, les mutations accidentelles sont à la base de l'évolution mais elles sont soumises au contrôle "a posteriori" des conditions environnantes et de leurs modifications. Comme le climat et la géographie ne se modifient pas de façon régulière, l'évolution n'apparaît pas non plus comme un phénomène régulier: les caractères n'évoluent pas à une vitesse constante. Il existe des périodes d'évolution lente, graduelle et linéaire entrecoupées d'accélération, de transformations et de radiations (fig. 10, 11, 12).

XI. Remerciements

Nous avons été encouragés et aidés par de nombreux collègues et amis aussi bien au cours de la conception et de la réalisation du texte initial néerlandais qu'à l'occasion de ses remaniements et remises à jour en vue de la version française; nous sommes particulièrement reconnaissants à Mme G. Petter et à MM. B. Battail, R. Bouchez, P. Leendertz, A.J. van der Meulen, Ch. de Muizon, D. Russell, A.A. Weijde pour leurs critiques et leurs suggestions. Nous remercions Mlle M. Roodzant pour la mise en forme définitive du manuscrit.

Les figures 2, 8 et 12 sont l'oeuvre de M. J. v.d. Linden, les figures 3, 4, 5, 9, 10, 11 et 13, celle de M. J. Luteijn; les figures 14 et 17 sont l'oeuvre de M. J.P. Brinkerink; M. W. Licher a adapté à la version française les figures 2, 3, 4, 5, 9 et 13 et réalisé la figure 6. Nous remercions aussi sincèrement pour leur aide E. Molin et D. Serrette.

L'existence d'un coffret de moulages de fossiles, à manipuler parallèlement à la lecture du texte, constitue l'originalité majeure de cette entreprise pédagogique. Ces moulages sont l'oeuvre du "Laboratorium voor Geologie, Archeologie en Museumtechnische werkzaamheden".

XII. Bibliographie

BOUCHEZ R., 1986. - La datation R.P.E. In: J.C. MISKOVSKI édit.: Géologie de la préhistoire; méthodes, techniques, applications.

EISENMANN V., 1984. - Sur quelques caractères adaptatifs du squelette et leurs implications paléoécologiques. Bull. Mus. nat. Hist. nat., Paris, 4ème série, 6, section C, 2: 185-195, 3 fig., 1 tabl.

FRANZEN J.L., 1972. - *Pseudopalaeotherium longirostris* n.g., n.sp. aus dem unterstampischen Kalkmergel von Ronzon (Frankreich). Senckenbergiana lethaea, 53 (3): 315-331.

GAMBARYAN P.P., 1974. - How animals run; anatomical adaptations. Translated from Russian by Hilary Hardin. 367p., 217 fig., 37 tabl. Halsted press. John Wiley & sons, New York - Toronto. Israel Program for scientific translations, Jerusalem - London.

HENNIG W., 1966. - Phylogenetic Systematics. Translated by D. Dwight Davis and Rainer Zangerl. 263p., 69 fig. University of Illinois press, Urbana, Chicago, London.

MATTHEW W.D., 1926. - The evolution of the horse. Quarterly Review of Biology, 1 (2): 139-185, 27 fig.

OSBORN H.F., 1905. - Origin and history of the horse. Address before the New York Farmers, Metropolitan Club, 16p., 29 fig.

SAVAGE D.E. & RUSSELL D.E., 1983. - Mammalian Paleofaunas of the World. 432p., 140 fig. Addison-Wesley Publishing company. Advanced Book Program / World Sciences Division, Reading, Massachusetts. London - Amsterdam - Don Mills, Ontario - Sydney - Tokyo.

SIMPSON G.G., 1951. - Horses. 247p., 32pl. Oxford University Press. New York.

SONDAAR P.Y., 1969. - Some Remarks on Horse Evolution and Classification. Zeitschrift für Säugetierkunde, 34 (5): 307-311, 1 fig.