

PALÉONTOLOGIE. — *Caractères évolutifs et phylogénie du genre Equus (Mammalia, Perissodactyla)*. Note (*) de **Véra Eisenmann**, présentée par Jean Piveteau.

Les analyses multidimensionnelles d'une trentaine de variables mesurées sur environ 350 crânes d'*Equus* actuels ont permis de sélectionner les caractères crâniens les plus intéressants. L'étude de ceux-ci et de caractères dentaires permet de proposer des schémas phylogéniques (cladogrammes) pour certains *Equus*.

Multivariate analysis of some thirty measurements taken on 350 skulls of modern Equus resulted in the selection of the most discriminant characters. Their study, joined to that of dental characters, gives a basis to phylogenetic trees (cladograms) for the modern species of Equus and some fossil ones.

Au cours d'une étude du genre *Equus*, les crânes, les dents jugales supérieures et inférieures et les dents incisives ont été examinées chez les dix espèces actuelles et chez certaines espèces pliocènes et pléistocènes de ce genre [1].

Le matériel crânien actuel, soumis à des analyses multidimensionnelles ([2], [3] et [4]) se compose d'environ 350 crânes : une trentaine de mesures [5] ont été prises sur chacun.

Les analyses montrent que les espèces actuelles peuvent être regroupées en six entités taxonomiques discriminables entre elles dans plus de 90 % des cas : Caballins (*E. caballus* et *E. przewalskii*) ; Hémioniens (*E. hemionus* et *E. kiang*) ; Asiniens (*E. asinus* et *E. africanus*) ; *E. zebra* ; *E. grevyi* ; Couaggas (*E. quagga* et *E. burchelli*). Les espèces qui composent ces entités (par exemple les *E. caballus* domestiques et les *E. przewalskii* sauvages) ne peuvent pas, ou peuvent difficilement, être discriminées entre elles. Les analyses montrent aussi l'intérêt prépondérant de certaines mesures : longueur du palais ; longueur et largeurs du museau et des choanes ; position plus ou moins rostrale des orbites et du vomer ; largeur du front et de la protubérance occipitale externe (POE) ; hauteur du méat auditif externe, du crâne et de la face. A l'aide de ces variables on peut aisément comparer entre elles les espèces actuelles et fossiles, grâce à un système de caractérisation graphique. Ces comparaisons permettent de proposer des hypothèses sur l'état primitif ou évolué de certains caractères : un palais court, un museau long et étroit, une POE large sont très probablement des caractères évolués dans le genre *Equus*.

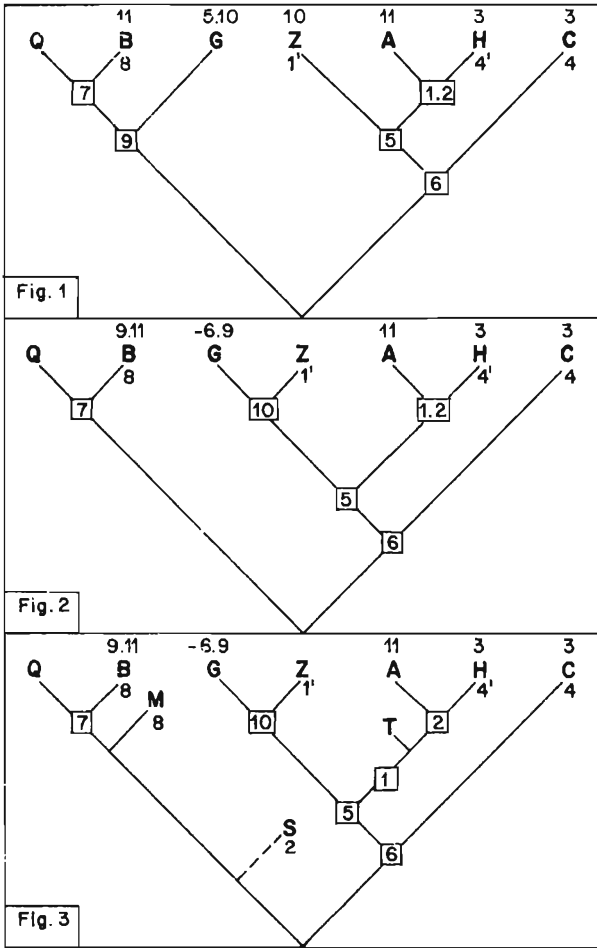
Le matériel dentaire jugal a été étudié par des méthodes statistiques usuelles ; il doit faire prochainement l'objet d'analyses multidimensionnelles. Les jugales des espèces actuelles appartiennent à environ 300 individus.

Deux caractères sont particulièrement intéressants sur les dents jugales supérieures : d'une part les valeurs plus ou moins élevées des indices protoconiques (IP) [6], d'autre part les valeurs relatives des IP des différentes dents de la série de la P² à la M³. La comparaison des actuels et des fossiles montre que des IP élevés et des IP plus forts sur les P⁴ que sur les M¹ peuvent être interprétés comme des caractères évolués.

Sur les jugales inférieures, les principaux caractères sont : la profondeur des sillons vestibulaires (SV) des molaires [7] ; la longueur du postflexide, ou postfossette ([7], fig. 1 F), et la valeur relative de l'indice postflexidique (IF) des différentes dents de la série de la P₂ à la M₂ ; la forme de la double boucle ([7], fig. 1) ; l'éventuelle présence de protostylides sur les P₂ et D₂ [8]. L'étude des actuels et des fossiles montre que les états évolués de ces caractères sont probablement : des SV courts sur les molaires, des IF peu différents sur les P₂ et P₃, des doubles boucles caballines et hémioniennes, des protostylides sur les P₂ et D₂.

La présence éventuelle et le degré de développement du cornet d'émail interne ont été étudiés sur les incisives inférieures d'environ 480 *Equus* actuels en fonction du degré d'usure des I_1 , I_2 et I_3 . L'absence ou la rareté des cornets chez certaines espèces actuelles et fossiles [9] ont été interprétées tantôt comme un caractère primitif [6], tantôt comme un caractère évolué [10]. D'après mes données, la seconde hypothèse est plus probable.

En tenant compte des hypothèses formulées plus haut sur les états évolués de certains caractères crâniens et dentaires, on peut proposer deux cladogrammes, à peu près aussi



probables l'un que l'autre, pour les espèces actuelles d'*Equus* (fig. 1 et 2). Pour alléger les figures, chaque caractère évolué et propre à un groupe d'espèces sera symbolisé par un numéro encadré :

- 1, IP plus élevés sur les P^4 que sur les M^1 , 1' = variante de 1;
- 2, SV courts sur les molaires;
- 3, IP élevés;
- 4 et 4', doubles boucles caballine et hémionienne;
- 5, brièveté du palais;
- 6, IF peu différents sur les P_2 et P_3 ;

- 7, longueur du museau;
- 8, réduction des cornets des incisives;
- 9, présence de protostylides sur les P_2 et D_2 ;
- 10, largeur de la protubérance occipitale externe;
- 11, étroitesse du museau.

PREMIER CLADOGRAMME (fig. 1). — Sur la branche de droite, les Asiniens (A) et les Hémioniens (H) ont en commun les caractères 1 et 2; *E. zebra* (Z) possède une variante 1' du premier caractère. Les Hémioniens et les Caballins (C) n'ont en commun que le caractère 3; les caractères 4 et 4' ne sont pas identiques. Il semble donc justifié de rattacher les Hémioniens aux Asiniens plutôt qu'aux Caballins. Asiniens, Hémioniens et *E. zebra* ont en commun le caractère 5. Les taxons ci-dessus et les Caballins ont en commun le caractère 6. Sur la branche de gauche, les Couaggas partagent le caractère 7. *E. burchelli* (B) est seul à présenter le caractère 8. Les Couaggas et *E. grevyi* (G) ont probablement en commun le caractère 9 (son état chez *E. quagga* (Q) est mal connu à cause de la pauvreté du matériel). Dans ce premier cladogramme, les caractères 3, 5, 10 et 11, inscrits au-dessus des sigles d'espèces, résulteraient d'évolutions parallèles.

DEUXIÈME CLADOGRAMME (fig. 2). — Sur la branche de droite, les relations entre Asiniens et Hémioniens sont inchangées. *E. grevyi* et *E. zebra* ont en commun le caractère 10. Asiniens, Hémioniens, *E. grevyi* et *E. zebra* partagent le caractère 5. Tous ces taxons, sauf *E. grevyi*, ont en commun avec les Caballins le caractère 6; celui-ci aurait pu retourner à l'état primitif : — 6, chez *E. grevyi*, ou apparaître indépendamment chez les Caballins, la branche Asiniens-Hémioniens et chez *E. zebra*. Sur la branche de gauche, ne restent que les Couaggas dont les relations sont inchangées. Dans ce cladogramme, les caractères 3, 9 et 11 résulteraient d'évolutions parallèles.

Peu de fossiles sont assez bien connus pour trouver leur place sur l'un de ces schémas. Toutefois, ce qu'on sait d'*E. mauritanicus* (M) du Pléistocène moyen de Ternifine, Algérie, permet de préférer le deuxième cladogramme. On trouve chez *E. mauritanicus* une tendance au caractère 8, particulière à *E. burchelli*, et de grandes ressemblances avec *E. quagga*. Il est peu probable que les Couaggas aient déjà été différenciés au Pléistocène moyen; *E. mauritanicus* doit donc être placé en amont de leur différenciation. Dans l'hypothèse de la figure 1, l'absence du caractère 9 chez *E. mauritanicus* devrait aussi le faire placer avant la différenciation d'*E. grevyi*; les faibles ressemblances d'*E. mauritanicus* avec *E. grevyi* opposées à ses fortes ressemblances avec les Couaggas rend cette éventualité improbable. Je préfère considérer l'espèce de Ternifine comme un rameau latéral de la branche isolée des Couaggas (fig. 3): certains de ses caractères interdisent de la considérer comme leur ancêtre direct.

E. tabeti (T) du Pléistocène inférieur d'Aïn Hanech, Algérie, ressemble aux Asiniens et Hémioniens actuels mais certains de ses caractères sont plus évolués. Par ailleurs, *E. tabeti* a déjà acquis le caractère 1 mais pas encore le 2. L'ensemble de ces données permet de le placer en rameau dérivé de la souche commune aux Asiniens et Hémioniens (fig. 3).

Chez *E. stenorhis* (S) du Pliopléistocène européen, la plupart des caractères sont primitifs mais le caractère 10 est plus évolué que chez les Hémioniens actuels. *E. stenorhis* ne peut donc pas être rattaché à la branche de droite, dont les Hémioniens font partie. Par ailleurs cette espèce peut présenter le caractère 2, exceptionnel chez *E. burchelli*. Je place, avec doute, *E. stenorhis* en rameau latéral de la branche des Couaggas (fig. 3).

Au total, le cladogramme de la figure 3 représente l'hypothèse de travail qui s'accorde le mieux avec ce qu'on sait actuellement des *Equus* actuels et fossiles.

(*) Remise le 5 février 1979.

[1] V. EISENMANN, *Les Chevaux (Equus s. l.) fossiles et actuels : étude craniologique et odontologique* (Thèse Doctorat d'État, Sciences naturelles, Université Pierre-et-Marie-Curie, Paris, 1979, 444 p., 121 fig., 106 tabl., 28 pl.).

[2] J. P. BENZECRI, *L'analyse des données*, I. *La taxinomie*, II. *L'analyse des correspondances*, Paris, 1973.

[3] J. C. TURLOT, *Sur la taxinomie du genre Equus : description et discrimination d'après les données craniométriques* (Thèse 3^e cycle, Statistique mathématique, Université Pierre-et-Marie-Curie, Paris, 1977, 72 p., 22 fig.).

[4] V. EISENMANN et J. C. TURLOT, *Les cahiers de l'Analyse des données*, 3, 1978, p. 179-201, 11 fig.

[5] V. EISENMANN et C. DE GIULI, *Mammalia*, 38, 1974, p. 509-543, 7 fig., 4 tabl.

[6] V. GROMOVA, *Trudy pal. Inst. Akad. Nauk S.S.S.R.*, 17, n° 2, 1949, 162 p., 15 fig., 30 tabl.

[7] V. EISENMANN, *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 3^e sér., Sc. de la Terre 60, 438, 1977, p. 69-87, 4 fig., 4 tabl., 1 pl.

[8] V. EISENMANN, *Z. f. Säugetierkunde*, 41, 1976, p. 349-365, 10 fig., 4 tabl.

[9] V. EISENMANN, *Géobios*, 8, 1975, p. 125-134, 3 tabl.

[10] R. HOFFSTETTER, *Mém. Soc. géol. Fr.*, N.S. 31, 1952, 391 p., 110 fig., 27 tabl., 8 pl.