

PROPORTIONS SQUELETTIQUES DE CHEVAUX QUATERNAIRES ET ACTUELS

VÉRA EISENMANN

URA 12 et 1415 CNRS, Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Paléontologie, 8 rue Buffon, F-75005-Paris.

RÉSUMÉ

Les diagrammes de Simpson et les profils centrés réduits des longueurs des os des membres et de la largeur du sabot permettent de distinguer trois groupes de Chevaux fossiles : 1. Le grand *E. mosbachensis* qui diffère peu des Chevaux de race Arabe actuels et du Cheval de Przewalski. 2. Les Chevaux paléolithiques moyens (Jaurens), supérieurs (Mézière et Sungir) et le premier Cheval domestique (Dereivka) se distinguent par des premières phalanges relativement longues, comme les Chevaux de trait actuels. 3. Les Chevaux du Paléolithique moyen de l'Oural et de Kostenki ont des premières phalanges courtes qui les rapprochent du Tarpan, mais leurs sabots sont extrêmement larges. Ces différences de proportions posent de difficiles problèmes d'interprétation fonctionnelle et systématique.

LIMB BONES PROPORTIONS IN QUATERNARY AND MODERN HORSES

ABSTRACT

By ratio diagrams and centered reduced profiles of limb bones lengths and third phalanges breadths are evidenced three groups of caballine horses. 1. The large Middle Pleistocene *E. mosbachensis* (Germany) is surprisingly close to modern Arab horses and *E. przewalskii*. 2. The Middle Palaeolithic (Jaurens, France), Upper Palaeolithic (Mezière and Sungir, Soviet Union) horses as well as the first domesticated horse (Dereivka, Soviet Union) have long first phalanges, like the modern draft horses. 3. The Middle Palaeolithic horses from Ural and Kostenki (Soviet Union) have short first phalanges like the Tarpan, but much broader third phalanges. The adaptative and systematic implications are still unclear.

MOTS CLÉS : EQUUS CABALLUS, QUATERNAIRE, EUROPE OCCIDENTALE ET ORIENTALE, PROPORTIONS DES OS DES MEMBRES.

KEY WORDS : EQUUS CABALLUS, QUATERNARY, WESTERN AND EASTERN EUROPE, LIMB BONES PROPORTIONS.

INTRODUCTION

De nombreuses études ont été consacrées à l'allométrie, c'est-à-dire aux changements de forme entraînés par des changements de taille, que ce soit chez un individu au cours de la croissance, à l'intérieur d'une espèce, ou entre espèces différentes. Benzecri (1978) a rappelé la complexité des questions et la diversité des approches possibles. En ce qui concerne les Equidés, l'intérêt s'est surtout porté sur l'allométrie crânienne. Mais, a priori, on peut aussi s'attendre à trouver des modifications dans les

proportions des segments des membres lorsque la taille augmente ou diminue. De telles allométries ont été mises en évidence chez divers Artiodactyles "nanifiés", notamment à la suite d'une évolution insulaire (Sondaar 1977 ; Houtekamer & Sondaar 1979 ; Willemsen 1983 ; Spoor 1988). Sans qu'on puisse parler vraiment de Chevaux nains, une certaine diminution de taille des Chevaux au cours du Pléistocène est un fait bien établi (Forstén 1988 ; Eisenmann, sous-pressé). Peut-on mettre en évidence des changements de proportions accompagnant ces changements de taille ?

Beaucoup d'encre a coulé sur l'éventuelle identité spécifique du Tarpan (*Equus ferus* = *E. gmelini*), du Cheval de Przewalski (*E. przewalskii*) et de divers Chevaux fossiles du Pléistocène supérieur (*E. germanicus* en France, *E. latipes* et *E. uralensis* en URSS) et sur la ou les forme(s) qui ont pu être à l'origine des Chevaux domestiques (*E. caballus*). Ces questions ont déjà été abordées dans un travail précédent (Eisenmann, sous presse), mais uniquement à partir de données fournies par les dents et les os canons (métapodes). Par ailleurs, les proportions squelettiques de divers *Equus* actuels et fossiles ont aussi fait l'objet de publications antérieures (Eisenmann 1984 ; Eisenmann & Guérin 1984 ; Eisenmann 1986). Leur étude pourra être étendue ici à quelques vrais Chevaux actuels et fossiles et notamment à l'argumentation de la question de l'identité entre les trois taxons cités plus haut.

Bien que les analyses multidimensionnelles constituent en théorie la meilleure approche pour ce type de question (Eisenmann 1986), dans la pratique il est souvent plus rapide et plus facile de comparer taille et forme en utilisant les diagrammes de Simpson ("ratio diagrams") ou les profils. Dans les diagrammes de Simpson (1941), la base de référence est choisie une fois pour toutes, alors que les profils sont en général "centrés" sur la moyenne (Baylac *et al.* 1988) de tous les sujets à comparer, d'où la nécessité de recalculer cette moyenne à chaque fois qu'un nouveau sujet est ajouté au tableau. Précédemment j'ai presque toujours utilisé un Equidé actuel, *E. hemionus* (ou la sous-espèce *E. hemionus onager*), comme base de référence. Il s'agit d'une forme habitant les régions semi-désertiques de l'Asie, et renommée pour ses performances au galop en cas de poursuite ; toutefois en temps normal, l'animal utilise plutôt le pas, le trot ou le galop léger (Solomatin 1973, p. 16 ; Bannikov 1981, p. 86-88). En

principe, le choix de l'espèce de référence importe peu, mais nous verrons qu'on peut être parfois amené à changer de base, ou à passer des diagrammes de Simpson aux profils.

Le principal intérêt des proportions des os des membres est qu'elles peuvent renseigner sur les modes habituels de locomotion (pas, galop, etc.). Les différences sont souvent évidentes lorsque l'on compare entre eux des ordres, ou même des familles. Les différences sont moins spectaculaires à des niveaux taxonomiques plus bas. Cependant, du fait de la sélection de races spéciales, les différences à l'intérieur des Chevaux domestiques actuels paraissent importantes. Il est en tout cas classique de séparer les Chevaux lourds, puissants et "marcheurs" (comme les Chevaux de trait), des Chevaux plus ou moins spécialisés dans le saut, le trot ou le galop (comme les Arabes). Est-il possible aussi de distinguer des formes à adaptations naturelles plus ou moins analogues parmi les Chevaux fossiles ?

Ces questions seront brièvement abordées à partir de données personnelles et bibliographiques (tableau 1). Les comparaisons seront faites entre les Chevaux de Mosbach (*E. mosbachensis*, Allemagne, environ 700.000 ans ; données personnelles), de l'Oural Central (*E. uralensis*, Paléolithique moyen/supérieur ; Kuzmina 1985), Kostenki (*E. latipes*, Ukraine, environ 30.000 ans ; Kuzmina, 1980), Jaurens (*E. germanicus*, France, 30.000 ans ; Mourer-Chauviré 1980 et données personnelles), Sunguir (*E. caballus* cf. *taubachensis*, Russie centrale, 20.000 à 25.000 ans ; Vangenheim 1966), Mézine (*E. latipes*, bassin de la Desna, Ukraine, environ 20.000 ans ; Belan 1985), Dereivka (premier Cheval domestique, Ukraine, 6000 BP ; Bibikova 1967 et 1970), et le Tarpan (Gromova 1963), les Chevaux de Przewalski (données personnelles), de race Arabe (Clutton Brock & Burleigh 1979), "lourds" (un Boulonnais et quatre Chevaux "de

	<i>E. mosbachensis</i>		<i>E. germanicus</i>		<i>E. latipes</i> Kostenki		<i>E. latipes</i> Mézine		<i>E. uralensis</i>		<i>E. cab. Dereivka</i>	
	n	moyenne	n	moyenne	n	moyenne	n	moyenne	n	moyenne	n	moyenne
H	4	332,8	5	278,3	5	288,0	3	303,0	8	268,8		
F	2	458,0	3	384,2	8	*408,5			3	*383,0		
R	6	382,2	13	326,8	25	353,0	3	332,0	11	332,8		
T	6	401,7	6	343,6	17	368,2	2	361,0	7	353,1		
MC	39	261,0	16	221,6	48	234,9	8	225,6	22	215,8	21	221
MT	42	308,5	14	267,9	39	280,6	7	271,7	33	264,2		
1PA	11	98,6	27	85,7	86	84,5	10	87,4	25	76,9	25	86,2
1PP	14	95,8	24	83,2	64	79,8*	15	86,8	16	76,2*	43	83,8
3PA	1	87,0	17	84,8	8	102,0	2	98,0	8	94,6	26	82,7

*Data on First Phalanges of Kostenki and *E. uralensis* are not reliable. VE.

	<i>E. hem. onager</i>		Poneys		Arabes		Chevaux lourds		<i>E. przewalskii</i>		<i>E. ferus</i> (Tarpan)	
	n	moyenne	n	moyenne	n	moyenne	n	moyenne	n	moyenne	n	moyenne
H	10	242,0	2	238,5	2	308,3	5	349,4	14	260,0	1	271,0
F	9	329,0	2	321,0	2	423,5	5	482,8	14	355,7	1	371,5
R	10	295,0	2	278,5	2	359,0	5	393,2	13	309,0	1	315,5
T	10	313,0	2	292,5	2	378,5	5	417,8	14	321,7	1	338,0
MC	16	212,0	2	177,0	2	245,5	5	265,8	36	215,5	1	208,0
MT	16	247,5	2	217,5	2	294,4	5	306,4	36	256,6	1	250,0
1PA	15	76,5	2	68,5	2	91,8	5	104,5	23	78,1	1	74,5
1PP	15	71,2	2	66,0	2	88,5	5	101,2	23	73,8	1	71,0
3PA	12	54,3	2	65,0	2	76,7	5	89,8	20	70,8	1	72,5

Tableau 1 - Mesures en millimètres des longueurs maximales d'humérus (H), fémur (F), radius (R), tibia (T), troisième métacarpien (MC) et métatarsien (MT), premières phalanges antérieure (1PA) et postérieure (1PP) et de la largeur maximale de la troisième phalange antérieure (3PA). *Measurements in millimeters of humerus, femur, radius, tibia, third metapodials, first phalanges (maximal lengths) and third fore phalanges (maximal breadth).*

trait") et Poneys de Shetland (données personnelles) actuels ou subactuels. Pour tous les os longs pris en considération (humérus (H), fémur (F), radius (R), tibia (T), troisième métacarpien (MC III), troisième métatarsien (MT III), premières phalanges antérieure (1PA) et postérieure (1PP)), les mesures utilisées sont des mesures de longueur maximale. Pour la troisième phalange antérieure (3PA), la mesure retenue est la largeur maximale de la sole plantaire. La qualité des échantillons est très inégale d'un taxon à l'autre, et à l'intérieur d'un taxon, car les canons et les premières phalanges sont en général plus nombreux chez les fossiles que les autres os considérés. Pour certains fémurs, il a fallu extrapoler la longueur maximale à partir de la longueur "physiologique" (du condyle proximal à l'articulation distale) ; c'est en particulier le cas des données de Kuzmina (1980, 1985) sur les Chevaux de l'Oural et de Kostenki (astérisques sur le tableau 1).

ALLOMÉTRIE INTERSPÉCIFIQUE ?

Comme le montre la figure 1, des formes de tailles différentes peuvent avoir des proportions de segments de membres presque identiques. Le Cheval de Mosbach (*E. mosbachensis*) qui mesurait probablement 165cm au garrot, le Cheval de Jaurens (*E. germanicus*) dont la hauteur était sans doute de 135 à 142cm (Mourer-Chauviré 1980) et un Poney de Shetland actuel (120 cm au garrot) ont à peu près les mêmes proportions quand on les compare à *E. hemionus onager* (base de référence). On remarque cependant la plus grande largeur relative de la troisième phalange (3PA) chez *E. germanicus*, et le relatif raccourcissement des os canons (MC III et MT III) chez le Poney. Ces différences, bien que réelles, ne paraissent ni aussi grandes que celles décrites chez les Artiodactyles insulaires, ni liées de façon évidente à la taille. Il n'y a pas là une "allométrie" évidente.

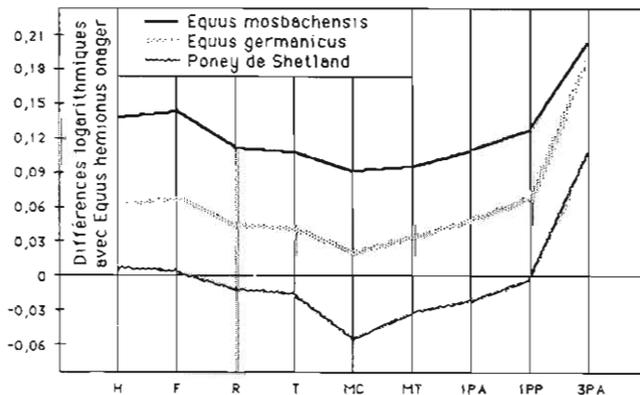


Figure 1 - Diagramme de Simpson des longueurs d'humérus (H), fémur (F), radius (R), tibia (T), troisième métacarpien (MC) et métatarsien (MT), premières phalanges antérieure (1PA) et postérieure (1PP) et de la largeur maximale de la troisième phalange antérieure (3PA) avec l'Onagre comme référence. Ratio diagrams of limb bones lengths (H, F, R, T, MC, MT, 1PA and 1PP) and breadth (3PA) with *E. hemionus onager* as reference.

IDENTITÉ DES TARPAN, CHEVAL DE PRZEWAŁSKI ET EQUUS GERMANICUS?

Dans un article précédent (Eisenmann, sous presse), j'ai donné des arguments en faveur de la distinction au niveau spécifique entre ces trois taxons. La figure 2 compare ici leurs proportions squelettiques entre elles et avec *E. hemionus onager*. On voit d'abord que les trois Chevaux se distinguent beaucoup de l'espèce de référence par la largeur du sabot (3PA). *E. germanicus* diffère des deux autres Chevaux par la plus grande longueur relative des premières phalanges (1PA et 1PP). Il est possible que cette particularité entre en jeu dans les différences d'estimation de sa taille au garrot (Mourer-Chauviré 1980) d'après les indices de Kiese-walter (142cm) et par comparaison avec un Poney actuel (135cm). Le Tarpan se distingue surtout par des canons et des premières phalanges relativement courtes. Enfin, le Cheval de Przewalski a pratiquement les mêmes proportions que l'Hémione à partir du tibia jusqu'à la première phalange postérieure. Au total, nous avons là trois Chevaux de tailles voisines mais assez différents entre eux par les proportions.

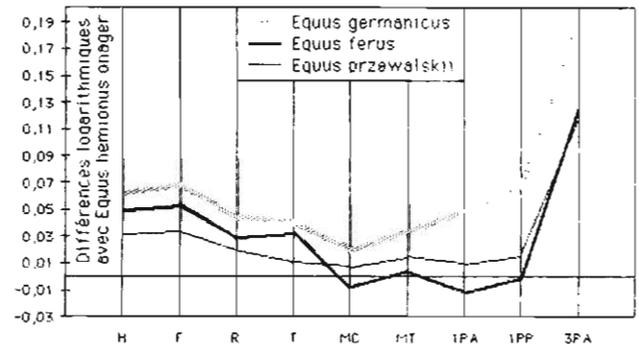


Figure 2 - Diagramme de Simpson. Même légende. Ratio diagram. Same caption.

CHANGEMENTS DE BASE DE RÉFÉRENCE ET PROFILS

Comme les différences de largeur de la troisième phalange accaparent une grande partie du graphique, il convient de diminuer leur "impact" pour mieux voir les différences entre les autres os des membres. Ceci peut être fait de diverses façons. On peut simplement exclure les troisièmes phalanges (fig. 3). Ce nouveau diagramme souligne encore plus les différences entre trois taxons qui ont souvent été considérés comm un taxon unique.

Une autre façon est de changer de base de référence. On peut par exemple utiliser le Cheval de Przewalski

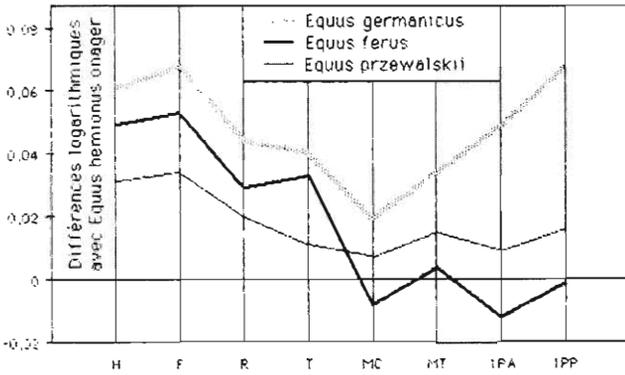


Figure 3 - Même diagramme sans la troisième phalange. Same diagram without the third phalanx.

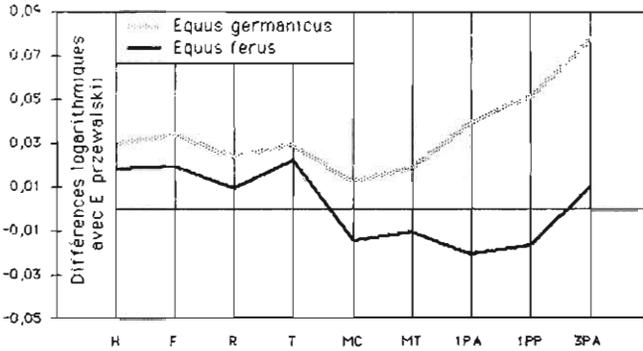


Figure 4 - Diagramme de Simpson avec le Cheval de Przewalski comme référence. Ratio diagram with *E. przewalskii* for reference.

au lieu de l'Hémione : 1/ parce que son sabot est plus large, donc plus "normal" pour une comparaison entre Chevaux ; 2/ parce que le reste de ses proportions étant assez voisin de l'Hémione, l'apparence des graphiques ne sera pas trop changée (fig. 4).

Une troisième façon est de construire des "profils centrés réduits". La moyenne de tous les taxons (où les données sont complètes pour toutes les mesures) définira une sorte de "Cheval moyen", qui servira de "centre" de comparaison pour chacun des taxons inclus dans cette moyenne, mais aussi pour les taxons fossiles incomplets, et même l'*E. hemionus onager* qui a servi de référence lors des premiers diagrammes de Simpson. La "réduction" s'obtient en divisant le résultat de la soustraction des moyennes par l'écart type global. Elle a pour but d'homogénéiser les valeurs obtenues sur des grands os comme le fémur et des petits os comme les phalanges. Avant de commenter ces nouveaux graphiques, il convient de faire une brève mise au point sur les interprétations fonctionnelles possibles des proportions des os des membres des Equidés.

INTERPRÉTATIONS FONCTIONNELLES SUR PROFILS

Lors d'une analyse multidimensionnelle récente, Langlois *et al.* (1978) ont mis en évidence l'importance

des angles que forment entre eux les différents os, et celle de la "compacité" (qui tient compte du développement relatif du tronc et des membres. En outre, par rapport aux "Purs Sangs", les "Trotteurs" ont un radius plus court. Dans un travail plus ancien, Gromova (1949, t. 2, p. 33 et suivantes) a résumé et commenté les travaux de Nehring, Duerst, Matthew, Osborn, Vitt, et d'autres encore sur le même sujet. C'est d'après ces deux sources qu'a été établi le tableau 2. Toutefois, comme ni les angles, ni la "compacité" ne sont accessibles à des comparaisons paléontologiques, le tableau 2 ne résume que les corrélations proposées à partir des proportions des os des membres. Même dans ces limites, un caractère essentiel aux yeux de Gromova, la longueur relative de la portion ischiatique du bassin, nous échappe totalement. Pour le reste, il faut noter :

- la corrélation entre prédominance du pas et longueur de l'humérus ;
- la contradiction entre les indications de Gromova (1949) et de Langlois *et al.* (1978) sur l'allongement relatif du radius : chez les "Trotteurs" ? (Gromova) ou les "Purs Sangs" ? (Langlois) ;
- l'absence de données explicites sur la longueur relative des canons chez les "Galopeurs" ; toutefois, on admet classiquement que la spécialisation cursoriale s'accompagne d'un allongement des segments distaux des membres, dont les canons ;
- l'absence de remarques sur la longueur relative des phalanges ;
- la liaison entre l'élargissement du sabot et la qualité du terrain, qu'il soit alourdi par l'humidité, enneigé ou ensablé. Comme le galop est tributaire d'un sol dur, il est en principe corrélé à l'étroitesse du sabot.

Comment peut-on interpréter les profils centrés réduits de Chevaux fossiles et actuels à partir des remarques précédentes ? Tout d'abord, pour dire que tel ou tel os est "relativement" court ou long, il faut

		MARCHE	TROT	GALOP
L	ISCHION			+
O	HUMERUS	+	-	
N	FEMUR		-	+
G	RADIUS		+ ?	-
U	TIBIA		+	-
E	MC III	-	+	
U	MT III	-	+	
R	1PA			
S	1PP			
LARGEUR	3PA			-

Tableau 2 - Spécialisations locomotrices et dimensions relatives des os des membres de chevaux actuels d'après la littérature. *Bibliographical data on locomotory specializations and relative limb bone dimensions in modern horses.*

		TRAIT	TARPAN	ARABE	PRZEWALSKI	ONAGRE
L	HUMÉRUS	**	N	N	N	--
O	FEMUR	-	N	N	+/-	--
N	RADIUS	+/-	-	N	+/-	--
G	TIBIA	N	N	N	N	N
U	MC III	+/-	-	+/-	+++	+++
E	MT III	-	--	-	**	**
U	IPA	**	--	+/-	+	**
R	IPP	**	--	+/-	+/-	**
LARGEUR	3PA	--	--	--	--	--
		MEZINE	JAURENS	OURAL	KOSTENKI	
L	HUMÉRUS	**	N	--	--	
O	FEMUR	?	+/- ?	-	N	
N	RADIUS	-	N	-/-	+/-	
G	TIBIA	N	N	N	N	
U	MC III	-/-	+/-	-	N	
E	MT III	-/+	-	-/-	N	
U	IPA	**	**	--	--	
R	IPP	**	**	--	--	
LARGEUR	3PA	+++	**	****	****	

Tableau 3 - Dimensions relatives par rapport à la longueur du tibia, prise comme base de comparaison, des autres os des membres d'après les profils centrés réduits. N : même rapport au tibia que chez le "cheval moyen" ; +/- à + + + + : dimensions supérieures ; -/+ à --- : dimensions inférieures. *Relative dimensions of limb bones compared to tibia length as evidenced by the centered and reduced profiles. N : same ratio to tibia as in the "average horse" ; +/- to + + + + : larger ; -/+ to --- : smaller. Trait : draft horse ; Onagre : E. bentionus onager.*

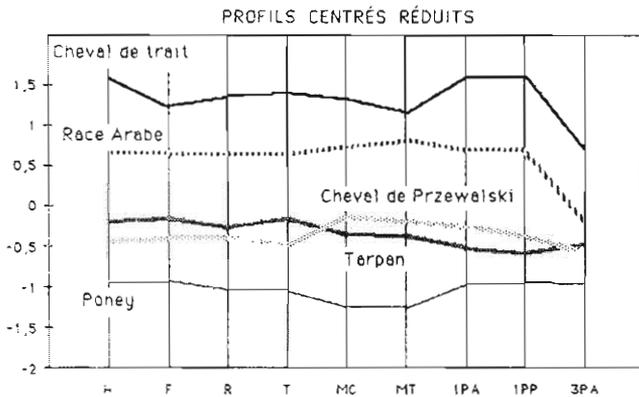


Figure 5 - Profils centrés réduits de chevaux actuels. *Centered and reduced profiles of modern horses.*

choisir une longueur comme référence à l'intérieur du squelette ; ici ce sera celle du tibia (tableau 3).

Chevaux actuels et subactuels - Sur la figure 5 sont groupés les profils de Chevaux de trait, de race Arabe, du Tarpan, du Cheval de Przewalski et de Poneys de Shetland.

En accord avec les données classiques, le Cheval de trait, "marcheur au pas", a un humérus relativement long et des canons courts ; mais le radius est aussi un peu plus court que le tibia. En revanche, les premières phalanges (IPA et IPP) sont très longues, ce qui ne semble pas avoir été signalé précédemment. Remarquons aussi l'étroitesse des troisièmes phalanges qui n'est donc pas liée à la taille, ni apparemment au galop.

Le Cheval Arabe se distingue peu du Cheval "moyen" sauf par une très légère élongation des canons (surtout le MT III). Comme chez nos Chevaux de trait, les troisièmes phalanges sont étroites.

Le Tarpan et le Cheval de Przewalski sont pratiquement "en miroir" l'un de l'autre. Chez le Tarpan, humérus et fémur ont la même longueur que le tibia ; le radius est un peu plus court ; surtout canons et premières phalanges sont courts ; la troisième phalange est assez étroite, tout en étant un peu plus large que chez le Cheval de Przewalski. Chez ce dernier, fémur et radius sont un peu plus longs que le tibia mais c'est surtout les canons et les premières phalanges qui sont plus longs, surtout au membre antérieur ; la troisième phalange est relativement étroite, mais moins que chez les Chevaux de trait et les Arabes.

Enfin la moyenne de deux Poneys ressemble plutôt à celle des Chevaux de trait, mais l'humérus n'est pas particulièrement long, et la troisième phalange est "moyenne".

Chevaux fossiles, actuels et Hémiones - Sur les trois profils suivants, j'ai regroupé les formes par ressemblances générales. La figure 6 montre l'étonnante ressemblance de proportions entre le Cheval de Mosbach et les Arabes actuels. On retrouve aussi (sauf pour le sabot) la ressemblance du Cheval de Przewalski et de l'Hémione, mais radius, tibia, canons et phalanges sont plus longs chez l'Hémione. Si on ne considère que la longueur relative du radius, l'Hémione serait plus adapté au trot d'après Gromova ; au contraire, d'après Langlois, il serait plus proche d'un "Pur Sang" que d'un "Trotteur". Mais si on considère l'ensemble des segments, l'allongement des canons et des phalanges ainsi que l'étréouissement du sabot plaident pour une meilleure adaptation au galop chez l'Hémione. Les zoologues notent que l'animal se déplace habituellement au pas, au trot, ou au galop

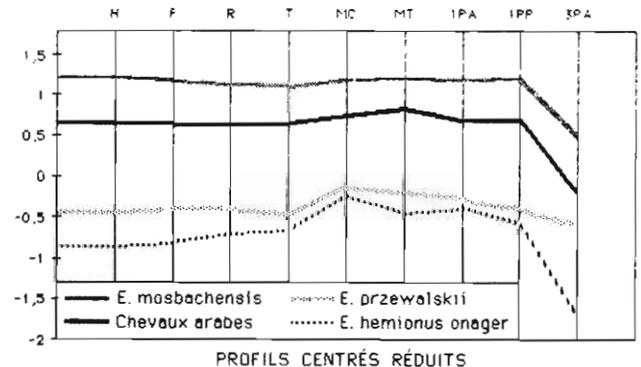


Figure 6 - Profils centrés réduits d'*Equus* actuels et fossiles. *Centered and reduced profiles of modern and fossil Equus.*

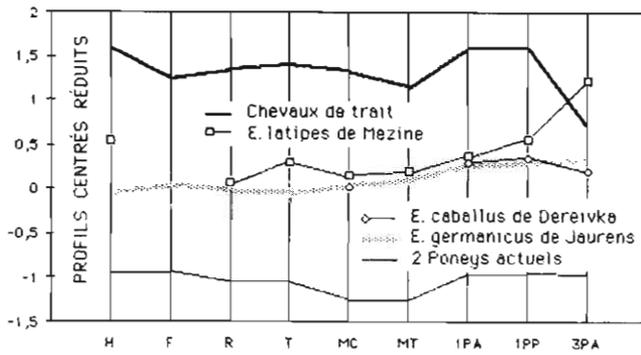


Figure 7 - Même légende. *Same caption.*

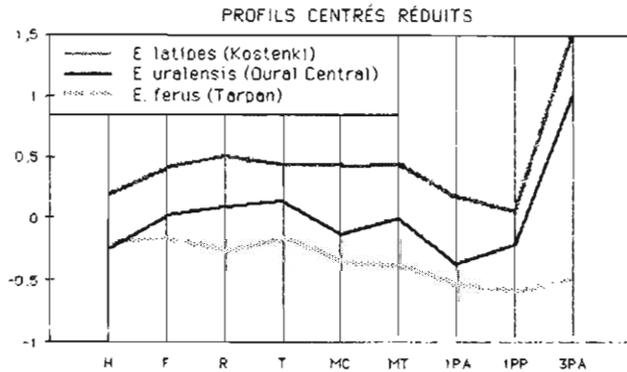


Figure 8 - Profils centrés réduits de chevaux actuels et fossiles. *Centered reduced profiles of modern and fossil horses.*

léger mais insistent sur ses performances de rapidité et d'endurance au galop.

La figure 7 regroupe les Chevaux de trait, des Poneys et quelques formes fossiles. Il semble que le Cheval de Mézine, vieux d'environ 20.000 ans ressemblait assez au type "marcheur" actuel : humérus long, radius et MCIII un peu plus courts que le tibia, premières phalanges assez longues (surtout les postérieures), mais le sabot est large. *E. germanicus* et le premier Cheval domestique (Dereivka, 6000 ans) semblent très proches ; ils ont en commun avec les autres des premières phalanges relativement longues. Les proportions du squelette du Cheval du Paléolithique supérieur de Sunguir ne sont connues que par les longueurs des MCIII et des phalanges et la largeur du sabot. Ce Cheval n'a pas été inclus dans la figure 7 mais il ressemble en plus grand à *E. germanicus*.

Enfin la figure 8 présente le Tarpan et deux fossiles : *E. latipes* de Kostenki (environ 30.000 ans) et *E. uralensis*, appartenant lui aussi à la "faune à Mammouth" mais limité à l'Oural. Les trois en commun la brièveté relative des premières phalanges qui les différencie de toutes les autres formes que nous avons vues. Le Tarpan a des sabots bien plus étroits

que les deux fossiles. *E. uralensis*, plus petit que *E. latipes* de Kostenki, présente aussi des sabots un peu moins larges et des segments distaux plus courts, surtout les antérieurs. Il serait tentant de rapprocher ces différences de celles qui existent entre les Zèbres de montagne et de plaine (Eisenmann 1984) : canons plus courts et sabots plus étroits chez l'espèce de montagne. Mais chez le Zèbre de montagne, il n'y a pas cette disproportion entre les segments antérieurs et postérieurs qui apparaît chez le Cheval de l'Oural, tant au niveau des phalanges que des canons. Pour les phalanges, elle pourrait peut-être s'expliquer par des problèmes de tri entre phalanges antérieures et postérieures ; mais les canons ne peuvent donner lieu à aucune confusion. En fait, aucune de ces formes n'évoque une adaptation locomotrice connue. S'il est vrai, comme le pense Guthrie (1990), que la steppe à Mammouth était un système écologique sans équivalent dans la biosphère actuelle, la locomotion y était peut-être soumise à des combinaisons de contraintes inconnues de nous, et/ou non sélectionnées chez les races que nous prenons toujours comme référence.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Comme les humérus, fémurs et troisièmes phalanges sont en général peu nombreux dans les échantillons fossiles, je n'ai utilisé pour le dernier profil (fig. 9) que les os assez bien représentés dans tous les échantillons. Les os sont aussi présentés dans un ordre différent : membre antérieur, puis membre postérieur. On y distingue nettement trois groupes :

- *E. mosbachensis*, grand par la taille mais moyen par les proportions, se distingue peu des Chevaux de race Arabe comme nous l'avons vu plus haut (fig. 6) ;
- les Chevaux de Jaurens (*E. germanicus*), Dereivka (premier Cheval domestique), Mézine (rapporté à *E. latipes*) et Sunguir (rapporté à *E. caballus* cf. *taubachensis*) ont tous de longues premières phalanges. Le Cheval de Dereivka semble avoir les mêmes proportions squelettiques qu'*E. germanicus*. Le Cheval de Mézine est celui qui ressemble le plus à un Cheval de trait actuel (fig. 7) ;
- les Chevaux de l'Oural (*E. uralensis*) et de Kostenki (*E. latipes*) ont des premières phalanges courtes et se rapprochent du Tarpan. *E. uralensis* présente en outre des segments antérieurs relativement plus courts que les postérieurs.

[Les données sur les premières phalanges de Kostenki et de l'Oural sont inexactes. VE]

L'attribution des Chevaux de Kostenki, de l'Oural et de Mézine pose un problème. Si l'on se fonde sur la largeur de la troisième phalange, ce sont les deux premiers qui méritent le plus le nom de *E. latipes* (fig. 7 et 8) puisque c'est cette largeur qui a valu le nom d'*E. latipes* au Cheval de Kostenki (Gromova 1949, t. 1) ; rappelons aussi que les deux se distinguent du

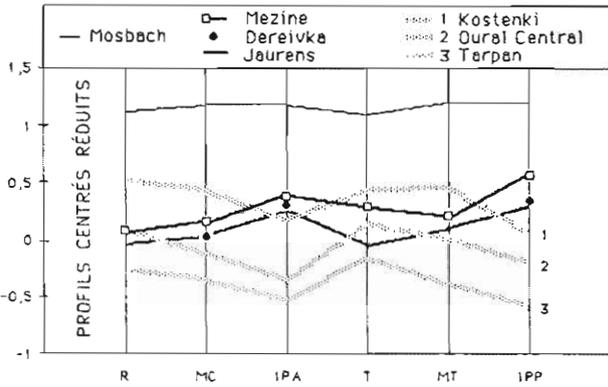


Figure 9 - Profils centrés réduits sur les os les plus fréquemment conservés (regroupés par membres : antérieur, puis postérieur). Centered and reduced profiles on the most frequently preserved limb bones (anterior and posterior segments grouped together).

Cheval de Mézine par la brièveté des premières phalanges. S'il existe par ailleurs des données qui imposent un rapprochement entre les Chevaux de Kostenki et de Mézine, il faut que ce taxon ait bien changé de proportions squelettiques entre 30.000 et 20.000 ans. Il serait tentant d'y voir un effet de changements écologiques, d'autant que le Cheval de Kostenki appartient à un "type" tempéré, alors que celui de Mézine appartient à un type frais ou froid (Eisenmann, sous presse). Toutefois *E. germanicus*, de type tempéré, a des proportions squelettiques plus proches du Cheval de Mézine et de Sunguir (froids) que de Kostenki (tempéré).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

BANNIKOV A.G. 1981 - *Le Kulan*. Ed. "Lesnaja promyshlennost" : 119 p. Moscou, (en russe).
 BAYLAC M., LAULIER M. & LEJUEZ R. 1988 - Etude morphométrique de cinq espèces du genre *Sphaeroma* LATREILLE (Isopodes Flabellifères). *Bull. Soc. Zool. de France*, 113 (1) : 31-52.
 BELAN N.G. 1985 - Pozdnepleistotsenovaya shirokopalaya loshad' bassejna Desny. *Trudy Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 131 : 50-63. (en russe).
 BENZECRI J.P., 1978 - *L'allométrie*. Les Cahiers de l'Analyse des Données, Dunod, Paris, 3 (3) : 371-376.
 BIBIKOVA V.I. 1967 - K izucheniu drevnejshikh domashnikh loshadej vostochnoj Evropy. *Byulleten moskovskova obshchestva ispytatelej prirody, otdel Biologii*, 72 (3) : 106-118.
 BIBIKOVA V.I. 1970 - K izucheniu drevnejshikh domashnikh loshadej vostochnoj Evropy. Soobshchenie 2. *Byulleten moskovskova obshchestva ispytatelej prirody, otdel Biologii*, 75 (5) : 118-126.
 CLUTTON-BROCK J. & BURLEIGH R. 1979 - Notes on the osteology of the Arab horse with reference to a

skeleton collected in Egypt by Sir Flinders Petrie. *Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.)*, 35 (2) : 191-200.
 EISENMANN V. & GUÉRIN C. 1984 - Morphologie fonctionnelle et environnement chez les Périssodactyles. *Géobios*, M.S. 8, Congrès international de Paléoécologie, Lyon, 1983 : 69-74.
 EISENMANN V. 1984 - Sur quelques caractères adaptatifs du squelette d'*Equus* et leurs implications paléoécologiques. *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, 4, 6, C, 2 : 185-195.
 EISENMANN V., sous presse - Les chevaux quaternaires européens : taille, typologie, biostratigraphie et taxonomie. *Géobios*.
 FORSTEN A. 1988 - The small caballoid horse of the upper Pleistocene and Holocene. *J. Anim. Breed. Genet*, 105 : 161-176.
 GROMOVA V.I. 1949 - Istorija loshadej (roda *Equus*) v Starom Svete. Chast'1. Obzor i opisanie form. *Trudy paleont. Inst., Akad. Nauk SSSR*, 17 (1) : 373 p. (en russe).
 GROMOVA V.I. 1963 - O skelete tarpána (*Equus caballus gmelini* Ant.) i drugikh sovremennykh dikikh loshadej. (Chast'2). *Trudy Moskovskova obshchestva ispytatelej prirody*, 10 : 10-61 (en russe).
 GUTHRIE R.D. 1990 - *Frozen fauna of the Mammoth steppe*. The story of Blue Babe. The University of Chicago Press.
 HOUTEKAMER J.L. & SONDAAR P.Y. 1979 - Osteology of the fore limb of the Pleistocene dwarf hippopotamus from Cyprus with special reference to phylogeny and function. *Proc. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 82 (4) : 411-448.
 LANGLOIS B., FROIDEVAUX J., LAMARCHE L., LEGAULT C., LEGAULT P., TASSENCOURT L. & THERET M. 1978 - Analyse des liaisons entre la morphologie et l'aptitude au galop, au trot et au saut d'obstacles chez le Cheval. *Ann. Génét. Sél. anim.*, 10 (3) : 443-474.
 KUZMINA I. E. 1980 - Late Pleistocene broad-toed horse of the upper Don. *Trudy Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 93 : 91-118 (en russe).
 KUZMINA I.E. 1985 - Urals late Pleistocene horse. *Trudy Zool. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 131 : 64-88 (en russe).
 MOURER-CHAUVIRÉ C. 1980 - Le gisement pléistocène supérieur de la grotte de Jaurens, à Nespoules, Corrèze, France : les Equidés (Mammalia, Perissodactyla). *Nouvelles Archives du Muséum d'Histoire Naturelle de Lyon*, 18 : 17-60.
 SIMPSON G.G. 1941 - Large pleistocene felines of North America. *American Museum Novitates*, 1136 : 1-27.
 SOLOMATIN A.O. 1973 - *Le Kulan*. Ed. Nauka : 145 p. (en russe).
 SONDAAR P. 1977 - Insularity and its effects on mammal evolution. In HECHT M.K., GOODY P.C. & HECHT B.M. (eds.) : Major patterns in Vertebrate evolution : 671-707.

SPOOR C.F. 1988 - The body proportions in *Myotragus balearicus* BATE, 1909. *Proc. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 91 (3) : 285-293.

SPOOR C.F. 1988 - The limb bones of *Myotragus balearicus* BATE, 1909. *Proc. Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 91 (3): 295-309.

VANGENHEIM E. A 1966 - In SUKACHEV V.N., GROMOV V.I. & BADER O.N. : Upper Paleolithic

Sungir site. *Trudy Geol. Inst. Akad. Nauk*, 162. Prilojenie : Opisanie ostatkov *E. caballus* cf. *taubachensis* iz verkhnepaleoliticeskoj stoianke Sungir : 118-139.

WILLEMSEN G.F. 1983 - Osteological measurements and some remarks on the evolution of the Svalbard reindeer, *Rangifer tarandus platyrhynchus*. *Z. für Säugetierkunde*, 48 (3) : 175-185.