



7 mars 1984

ADAPTATIONS SQUELETTIQUES CHEZ DES EQUUS SAUVAGES ACTUELS ET FOSSILES

Par le Docteur Véra EISENMANN
Institut de Paléontologie
Laboratoire associé 12 du C.N.R.S.
8, Rue Buffon - 75005 PARIS

RESUME

Ostéologie et écologie comparées suggèrent certaines relations entre trois traits anatomiques et trois caractères de l'environnement : longueur relative des os des membres et ouverture du paysage ; dimensions des phalanges unguéales et qualité du terrain ; proportions des os longs et climat. Les trois traits ne sont pas nécessairement liés entre eux non plus que les trois caractères écologiques. Recherche de ces relations chez Equus sauvages actuels et fossiles ; application à la reconstitution des climats passés et de leurs changements.

ABSTRACT

Comparative osteology and ecology bring evidence of relationships between three anatomical features and three environmental components : long or short distal limb bones open or closed country ; narrow or wide third phalanges and hard or soft ground ; slender or robust metapodials and dry or humid conditions. These features may be dissociated, i.e. open country does not necessarily mean dry conditions and hard ground, nor are long distal segments always associated with slenderness and narrow third phalanges. Paleoecological implications.

MOTS CLES

Ostéologie fonctionnelle ; environnement ; espèces-actuelles ; espèces-fossiles chevaux sauvages.

Les mots "chevaux sauvages" évoquent aisément l'image d'animaux galopant au milieu de plaines sans fin. Pourtant, si aucun Equidé actuel n'habite une forêt dense, il serait faux de croire que tous vivent dans des paysages steppiques semblables. Deux Zèbres (Equus burchelli et Equus zebra) fréquentent des paysages ombragés (J. KINGDON, 1979 ; E. JOUBERT, 1972) ; les E. zebra se signalent en outre par la "nature abrupte et inaccessible de leur retraite en terres hautes" (F.C. SELOUS, 1902). Parmi les autres espèces dont l'environnement est effectivement "très ouvert", le Cheval (E. Przewalskii) et le Kiang (E. kiang) ont à se déplacer sur des sols parfois sableux et enneigés pendant une partie de l'année (E. MOHR, 1971 ; C. GROVES, 1974). Ces différents environnements peuvent susciter l'apparition d'adaptations dont il est légitime de rechercher des traces sur le squelette appendiculaire. Une évolution des caractères correspondants chez les Equus fossiles pourrait témoigner d'une évolution de leur environnement.

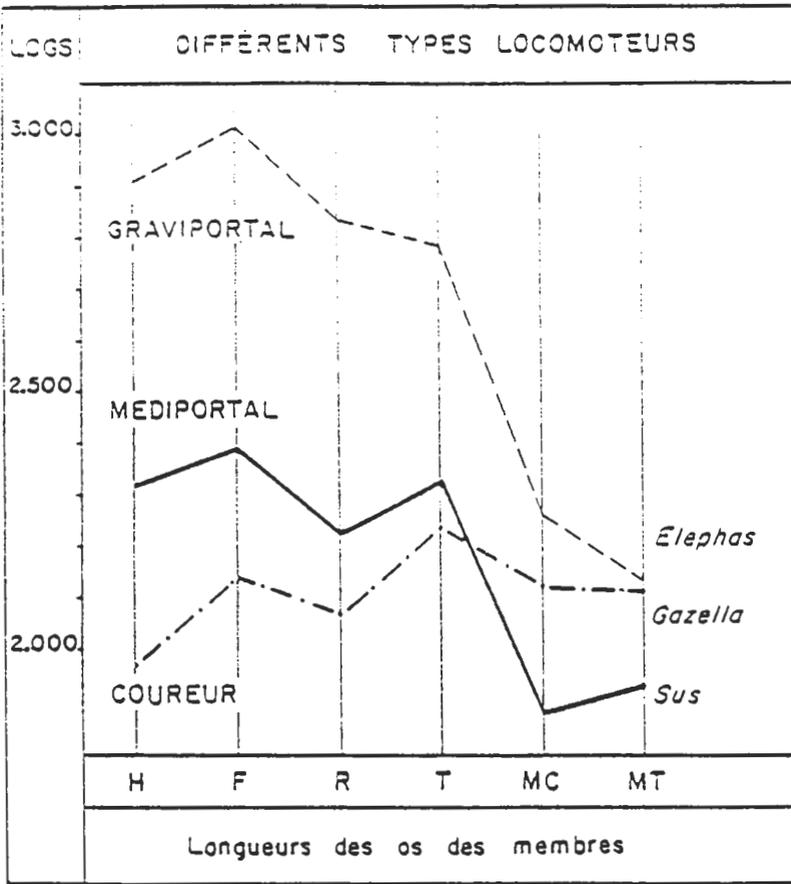
- ADAPTATIONS SQUELETTIQUES CHEZ LES EQUUS ACTUELS

Pour aborder cette question, nous disposons de présomptions générales qu'il convient de préciser sur les espèces d'Equus avant de chercher à les appliquer aux fossiles.

L'une d'entre elles concerne les proportions des segments de membres (également étudiées par D.P. WILLOUGHBY, 1974 et C. GROVES et D.P. WILLOUGHBY, 1981) et les types locomoteurs définis par W.K. GREGORY et H.F. OSBORN (1912, 1929). L'analyse des données publiées par GREGORY et OSBORN montre que (Figure I), dans le type dit "graviportal" les longueurs des os des pattes diminuent dans l'ordre suivant : Fémur (F), Humérus (H), Tibia (T), ou Radius (R), Métacarpe (MC), Métatarse (MT). Dans le type "médiportal", tibia et métapodes sont relativement plus longs et MT dépasse MC en longueur. Dans le type "coureur", tous les segments distaux sont allongés ; T est l'os le plus long et H l'os le plus court. Schématiquement, le type coureur est mieux adapté à un paysage ouvert qu'à une forêt, même si une concordance parfaite entre les deux ne peut être établie. D'après les données que j'ai recueillies sur plus de 200 squelettes d'Equus, toutes les espèces actuelles appartiennent à un type intermédiaire entre le coureur et le médiportal. Malgré cette similitude générale, il existe des différences, par exemple entre E. burchelli, le Zèbre de plaine, qui fréquente parfois des paysages boisés et E. hemionus dont l'habitat est tout à fait ouvert : les segments distaux (R, T, MC, MT) relativement plus longs de l'Hémione indiquent un type plus "coureur" que celui du Zèbre de Burchell (Figure II). Les proportions du Zèbre de montagne (E. zebra), autre habitant occasionnel de paysages boisés, sont voisines de celles d'E. burchelli, mais les métapodes sont aussi un peu plus courts (Figure III), caractère avantageux pour un animal de montagne (J. GRAY, 1959).

FIGURE I

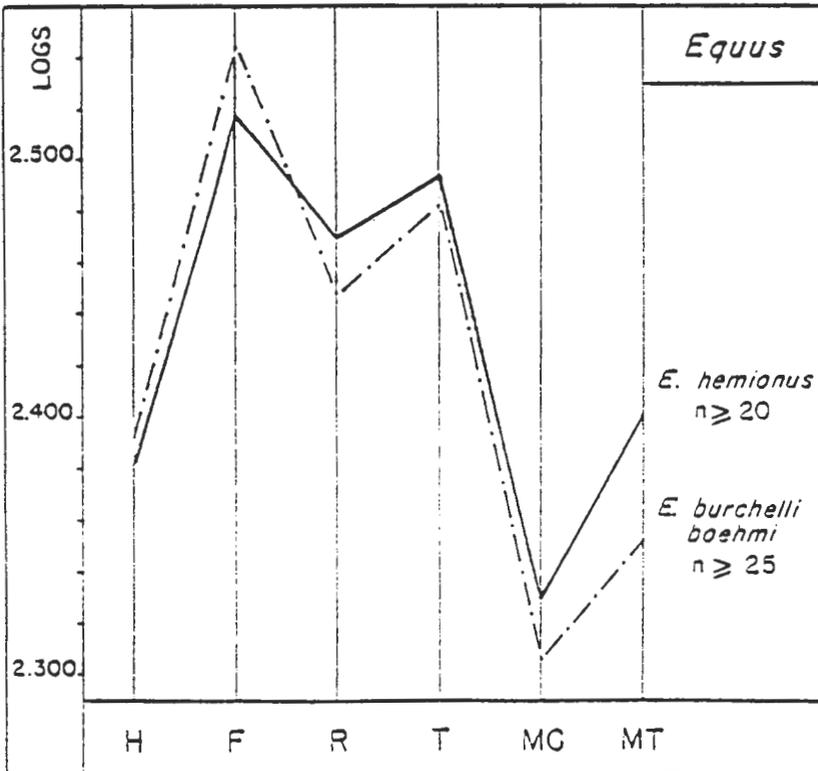
LONGUEURS RELATIVES EN LOGS DECIMAUX DES OS DES MEMBRES DANS LES TYPES GRAVIPORTAL (éléphant), MEDIPORTAL (sanglier) ET COUREUR (gazelle)



F = fémur ; R = radius ; T = tibia ; MC = métacarpe ; MT = métatarse

FIGURE II

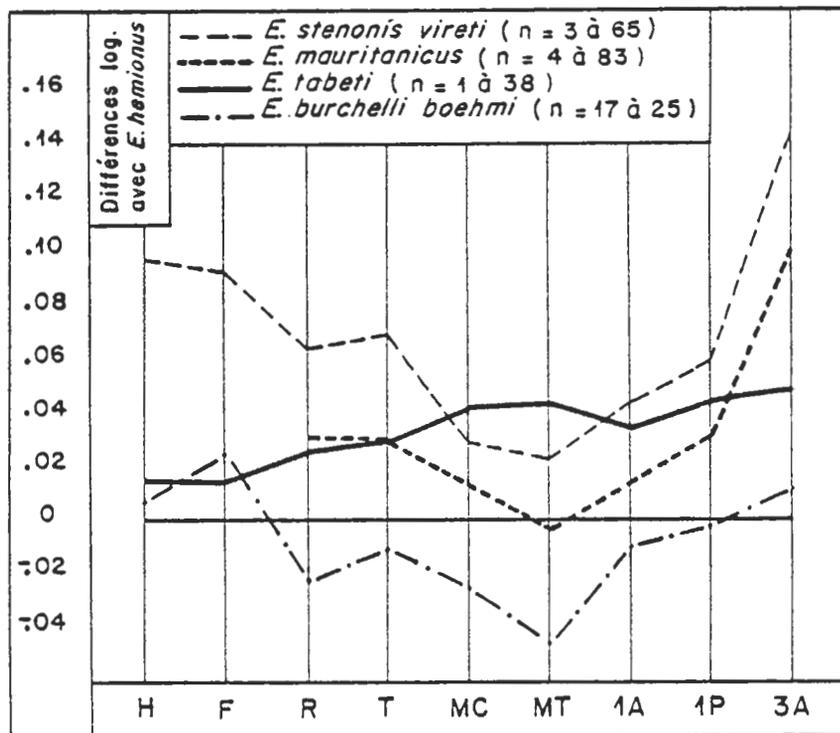
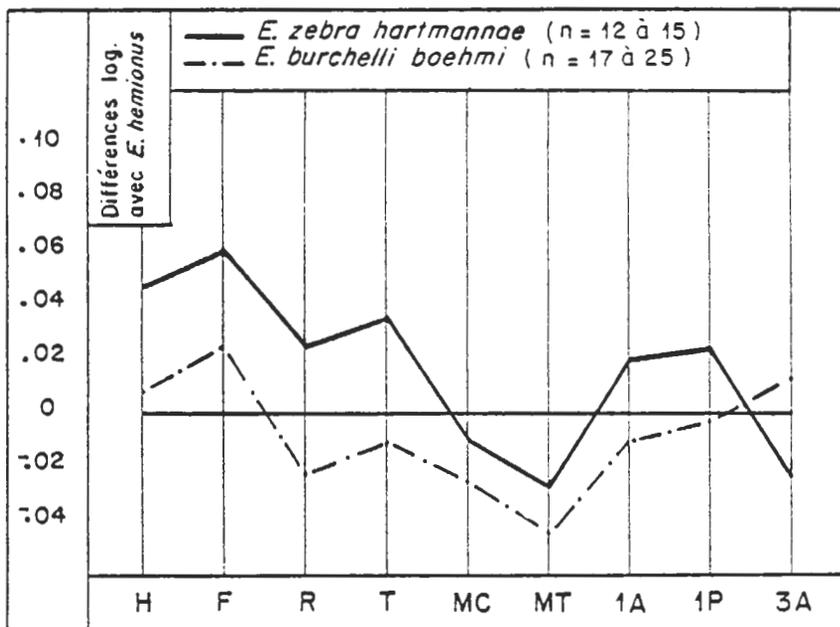
LOGARITHMES DECIMAUX DES LONGUEURS D'OS DES MEMBRES DE DEUX EQUUS ACTUELS



Mêmes abréviations que la figure I et n = nombre d'individus étudiés.

FIGURES III - IV

DIAGRAMMES DES RAPPORTS (voir ESEINMANN, 1982) DES LONGUEURS D'OS DES MEMBRES ET DES LARGEURS DES 3^e PHALANGES ANTERIEURES DE DIVERS EQUUS ACTUELS ET FOSSILES.



F = fémur ; R = radius ; T = tibia ; MC = métacarpe ; MT = métatarse

En revanche, les Equus des grands espaces découverts (E. kiang, E. przewalskii) ressemblent aux Hémiones. Les Zèbres de Grévy et les Anes occupent une place à part mais se rapprochent plus du type hémionien.

Un autre point bien connu se rapporte à l'adaptation de la phalange unguéale à la qualité du sol (V. GROMOVA, 1949, t.2). On admet que le sabot est plus large chez les animaux qui ont à se déplacer sur un terrain meuble, quelle que soit sa nature : boue, mousse, sable, neige ; il est au contraire très étroit si les animaux ont à escalader des reliefs escarpés. Mes données sur les Equus actuels confirment assez bien cette relation (tableau 1). La largeur de la sole plantaire par rapport à la largeur de la surface articulaire avec la deuxième phalange est faible chez E. zebra, espèce de montagne, forte chez E. kiang et E. przewalskii qui se déplacent occasionnellement sur de la neige ou du sable. Elle est intermédiaire chez E. hemionus, E. africanus et E. burchelli qui tous les trois fréquentent des sols durs non montagneux. Malheureusement, je n'ai pas d'explication pour les sabots très larges d'E. grevyi : peut-être s'agit-il d'un élargissement allométrique en rapport avec la grande taille de cette espèce ?

Il est intéressant de remarquer qu'une dissociation est possible entre le type plus ou moins coureur suggéré par les segments de membres et la largeur relative des troisièmes phalanges. Ainsi le Kiang du Tibet et l'Hémione de l'Iran présentent des proportions squelettiques voisines sauf en ce qui concerne le sabot (C. GROVES et D.P. WILLOUGHBY, 1981). J'ai testé les différences de largeur relative du sabot des deux taxons : malgré la pauvreté des échantillons (tableau 1) le t de Student est de 7,26 de sorte que la différence a plus de 99,9% de chances d'être significative. Il semble donc que l'adaptation coureuse à des milieux ouverts, commune aux deux formes, est doublée chez le Kiang d'une adaptation particulière aux déplacements sur un sol enneigé. Cet exemple est d'autant plus intéressant que Kiangs et Hémiones sont des taxons très proches que certains auteurs n'hésitent pas à attribuer à la même espèce. Le même phénomène s'observe pour E. burchelli et E. zebra : les proportions des segments des membres sont voisines mais les sabots sont bien plus étroits chez E. zebra (Figure III ; tableau 1).

Un dernier caractère communément rattaché à l'environnement concerne la "constitution" leptosomique (légère) ou eurysomique (lourde) des animaux (V. GROMOVA, 1949, t.2). En partie du moins, cette constitution peut être estimée à l'aide d'indices de robustesse qui combinent des mesures de largeurs et de longueurs. GROMOVA accepte les idées de DUERST d'après qui la robustesse serait liée de façon complexe à un climat froid et humide tandis que la gracilité s'observerait dans des conditions chaudes et sèches. D'après mes observations, les indices de robustesse des MC sont plus élevés chez E. burchelli, E. zebra et E. przewalskii que chez les autres Equus actuels ; d'autres différences dans les proportions des métapodes distinguent également ces espèces (V. EISENMANN, 1979 ; V.E. et A. KARCHOUD, 1982). Il semble difficile de rattacher ces caractéristiques aux conditions de température auxquelles sont actuellement soumis ces animaux : les métapodes des Kiangs sont presque identiques à ceux des Hémiones (et même encore plus graciles) alors que le climat des hauts plateaux tibétains est certainement plus froid que celui de l'Iran.

TABLEAU 1

TROISIEMES PHALANGES ANTERIEURES D'EQUUS : INDICES DE LA LARGEUR MAXIMALE
A LA LARGEUR ARTICULAIRE

<u>Equus</u> actuels et fossiles	n	\bar{x}	min.	max.	s
<u>E. hemionus onager</u>	11	141,3	133,3	151,3	4,64
<u>E. kiang</u>	5	157,7	155	161,3	2,83
<u>E. przewalskii</u>	20	156,7	144,4	178,3	8,88
<u>E. burchelli boehmi</u>	19	143,1	134,5	150	5,36
<u>E. grevyi</u>	23	159,4	147,6	176,9	7,61
<u>E. zebra</u>	16	136	123	145,9	6,96
<u>E. africanus</u>	5	142	131,5	157,1	9,62
<u>E. stenonis vireti</u>	10	150	141	160	7,76

n = nombre de spécimens ; \bar{x} = moyenne des indices ; min. et max. = valeurs minimales et maximales observées ; s = écart-type.

Inversement, il n'y a probablement pas de grandes différences de température entre les régions occupées par les Zèbres de Grévy aux métapodes relativement sveltes et les Zèbres de Burchell, bien plus trapus. En revanche, l'humidité plus ou moins grande de l'environnement et de l'alimentation (V. GROMOVA) pourrait intervenir sur ces caractères. Je ne dispose pas de données suffisantes sur les degrés de sécheresse ou d'humidité auxquels sont exposés tous les Equus actuels. Toutefois il est probable que les paysages plus boisés fréquentés par les Zèbres de plaine et de montagne correspondent à des conditions plus humides. Dans le cas d'E. przewalskii, l'association de proportions coureuses avec des os robustes témoigne en faveur d'un paysage aussi ouvert mais avec des conditions plus humides que ceux des Hémiones et des Kiangs.

Au total, la largeur relative du sabot semble refléter la qualité meuble du sol (sabots larges chez E. przewalskii et E. kiang) et peut-être son relief (sabots étroits du Zèbre de montagne). La longueur relative de certains segments distaux des membres (R, T, MC, MT) semble bien refléter la nature "ouverte" du paysage (segments longs chez E. kiang, E. hemionus, E. przewalskii ; courts chez E. burchelli et E. zebra). Les indices de robustesse et les autres traits morphologiques des métapodes ne semblent pas en rapport avec les conditions thermiques, mais reflètent peut-être la qualité sèche ou humide de l'environnement et de l'alimentation (métapodes graciles chez E. hemionus, trapus chez E. Burchelli et E. zebra). Il faut souligner que les trois caractères (longueurs des segments distaux des membres ; étroitesse des sabots ; gracilité des os) ne sont pas nécessairement liés non plus que les conditions écologiques qu'ils reflètent (ouverture des paysages ; dureté du sol ; sécheresse du climat et de la végétation).

II - ADAPTATIONS SQUELETTIQUES CHEZ LES EQUUS FOSSILES

Nous allons voir maintenant comment ces observations actuelles peuvent nous renseigner sur l'environnement des espèces fossiles et son évolution.

1. EQUUS STENONIS VIRETI ET EQUUS TABETI

Il y a environ 2 millions d'années vivait en France E. stenorhis vireti. Bien connue grâce aux travaux de VIRET et de PRAT, cette forme trouvée à Saint-Vallier présente des métapodes massifs, des phalanges unguéales très larges (tableau 1, Figure IV) et des segments de membres distaux à peu près aussi courts que ceux d'E. burchelli et d'E. zebra. L'ensemble fait envisager pour ce Cheval de Sténon un environnement plutôt humide et boisé avec un terrain meuble. Ces suppositions sont en accord avec celles de B. KURTEN (1968) d'après qui la faune de Saint-Vallier indiquerait des paysages variés (bois, prairies, cours d'eau) et la flore, un climat tempéré. Les larges sabots d'E. stenorhis vireti s'expliqueraient ainsi par un sol humide plutôt que neigeux ou sableux.

L'Equidé du Pléistocène inférieur d'Aïn Hanech en Algérie, E. tabeti, s'oppose point par point à E. stemonis vireti : ses métapodes sont graciles, ses segments distaux sont encore plus allongés que ceux d'E. hemionus et ses sabots sont de largeur moyenne. Tout ceci évoque un environnement aride et ouvert avec un sol dur et plat, conclusions en accord avec les indications de savane ouverte que GERAADS a tirées de l'étude des Bovidés.

2. CHANGEMENTS DE L'ENVIRONNEMENT AU PLEISTOCENE INFÉRIEUR EN ALGERIE

Trois gisements algériens pléistocènes sont bien connus : Aïn Boucherit, Aïn Hanech et Ternifine. Leur âge n'est pas déterminé de façon précise mais on admet qu'Aïn Boucherit appartient au Pliocène supérieur (2 millions d'années environ). Aïn Hanech au Pléistocène inférieur (1 million d'années ?) et Ternifine au Pléistocène moyen (500 000 ans environ). Ternifine est situé à l'Est de Mascara ; Aïn Boucherit et Aïn Hanech appartiennent tous deux au Bassin Sétifien et sont tout proches l'un de l'autre. Chaque gisement a livré des restes d'Equus décrits sous les noms d'E. numidicus, E. tabeti et E. mauritanicus, respectivement.

Les os longs d'E. numidicus sont peu nombreux et les phalanges unguéales inconnues. Nous n'avons donc pas d'indications sur le caractère plus ou moins ouvert du paysage ni sur la dureté du sol. Les métapodes ressemblent à ceux du Zèbre de Grévy actuel, habitant des savanes et des plaines semi-arides du Kenya, de l'Ethiopie et de la Somalie (C.S. CHURCHER, 1982) et suggèrent ainsi un climat sec à l'Aïn Boucherit. Des indications semblables ont été tirées de l'étude des Bovidés.

Des longueurs des segments de membres d'E. tabeti indiquent un animal très bien adapté à la course en milieu ouvert (Figure IV). La largeur des sabots est moyenne, reflétant un sol plat et dur. Les métapodes graciles sont en faveur d'un climat très sec. Par ailleurs, les ressemblances avec E. numidicus sont telles qu'une filiation paraît probable ; E. tabeti se distingue essentiellement par ses dimensions plus faibles et sa gracilité plus grande. Les deux points peuvent s'expliquer par une aridification de l'environnement survenue durant le laps de temps qui sépare Aïn Boucherit d'Aïn Hanech. Les Bovidés indiquent un même milieu de "savane ouverte" à l'Aïn Hanech et Aïn Boucherit mais un épisode de climat aride a été mis en évidence par d'autres études dans le Hoggar, l'Est Turkana au Kenya et l' Afar en Ethiopie il y a environ 1,5 million d'années. Peut-être l'Equus tabeti d'Aïn Hanech, dont l'âge exact est inconnu, reflète-t-il une aridification semblable en Afrique du Nord.

Le matériel de Ternifine qui représente E. mauritanicus est suffisant pour suggérer paysage, sol et climat : l'environnement aurait été moins ouvert, le sol plus meuble et le climat plus humide. L'étude des Bovidés, elle, indique un milieu ouvert et sec. Toutefois la faune fossile de Ternifine comprend un Ours, un Gelada et un Sanglier qui témoignent que des conditions autres que celles d'une savane ouverte et sèche existaient aussi dans la région au Pléistocène moyen.

L'ensemble de ces données permet de supposer des changements climatiques au cours du Pléistocène en Afrique du Nord : une aridification initiale (Aïn Hanech) a pu être suivie d'une évolution vers un paysage plus fermé et plus humide (Ternifine). Toutefois, l'éloignement géographique de Ternifine par rapport à l'Aïn Hanech ne permet pas d'en être certain.

3. EN CONCLUSION

Les interprétations paléoécologiques fondées sur la seule présence du genre Equus risquent d'être inexactes ou imprécises : E. stenorhinus et E. tabeti ne se ressemblent pas plus qu'un Percheron et un Ane sauvage et leurs habitats étaient certainement différents.

Au contraire, l'analyse détaillée de traits anatomiques fait apparaître des différences entre gisements dont l'écologie est réputée semblable d'après des études plus globales de faunes.

IV - CONCLUSION

Depuis près d'un siècle, les Chevaux ont fait l'objet de nombreuses études d'anatomie fonctionnelle. Pour citer un exemple récent, B. LANGLOIS et al. (1978) ont mis en évidence et expliqué certaines particularités anatomiques des Chevaux trotteurs, galopeurs et sauteurs. Le présent article tente également d'établir une relation entre des traits anatomiques et des adaptations fonctionnelles. Toutefois la démarche "paléontologique" est nécessairement différente : si le matériel est plus varié puisqu'il comprend différentes espèces actuelles et fossiles, il est aussi moins bien connu pour ses performances et différemment étudié pour son anatomie.

Contrairement aux chercheurs qui travaillent sur les Chevaux domestiques vivants, il ne nous est guère possible d'évaluer des périmètres thoraciques sur des squelettes incomplets ni mesurer des angles entre des os désarticulés. Nous n'avons pas non plus de données précises sur les performances des Zèbres ou des Hémiones et nous n'en aurons jamais sur celles de leurs ancêtres.

En revanche, le système de mesures élaboré pour les os d'équidés pourrait être appliqué à des squelettes de Chevaux dont les qualités de sauteur, galopeur, etc., ont été connues du vivant de l'animal. Par ce biais, il devrait être possible de confronter les deux sortes d'analyses ce qui ne pourrait que les enrichir mutuellement.

- Churcher C.S., 1982. - Grevy's, the other Zebra. Swara, Magazine of the East Afr. Wild Life Soc., 5 (1) : 12-18, fig.
- Duerst J.U., 1926. - Vergleichende Untersuchungen am Skelett bei Säugern. Arbeitsmeth., v. Abderhalden, Abt. 7, 2 : 200 p.
- Eisenmann V., 1979. - Les métapodes d'Equus sensu lato (Mammalia, Perissodactyla). Géobios, 12 (6) : 863-886, 19 fig., 11 tabl.
- Eisenmann V. 1982. - Le Cheval et ses proches parents : évolution et phylogénie. C.E.R.E.O.P.A., 8e Journ. d'Etude "Quoi de neuf en matière d'études et de recherches sur le cheval?", Inst. Nat. de Rech. Agron. : 9-26, 8 fig., Paris.
- Eisenmann V. & Karchoud A., 1982. - Analyses multidimensionnelles des métapodes d'Equus (Mammalia, Perissodactyla). Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris, 4e sér., 4 (1-2), sect. C : 75-103, 12 fig., 5 tabl.
- Gray J., 1959. - How animals move. Penguin Books, 144 p., 52 fig., 18 fig.h.t.
- Gregory W.K., 1912. - Notes on the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed animals. New York Acad. Sci. Annls, 22 : 267-294, pl. 34.
- Gromova V., 1949. - Istorija loshadej (roda Equus) v Starom Svete. Chast'2. Evoljutsija i klasifikatsija roda. Trudy Paleont. Inst. Akad. Nauk SSSR, Moskva, 17 (2) : 162 p., 15 fig., 30 tabl.
- Groves C.P., 1974. - Horses, Asses and Zebras in the Wild. David & Charles Eds, London, 192 p., 12 fig., 16 pl.
- Groves C.P. & Willoughby D.P., 1981. - Studies on the taxonomy and phylogeny of the genus Equus. 1. Subgeneric classification of the recent species. Mammalia, 45 (3) : 321-354, 14 fig., 8 tabl.
- Joubert E., 1972. - The social organization and associated behaviour in the Hartmann Zebra Equus zebra hartmannae. Madoqua, ser. I (6) : 17-56, 15 fig., 9 photos.
- Kingdon J., 1979. - East African Mammals : an atlas of evolution in Africa. Academic Press, London, III B:Equids : 120-179, fig.
- Kurten B., 1968. - Pleistocene mammals of Europ. In : The World Naturalist, Weidenfeld & Nicholson Eds, London : 317 p., 111 fig., 15 tabl.

- 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, 7 fig., 15 tabl.
- Mohr E., 1971. - The asiatic wild horse. J.A. Allen Ed., London, 124 p., 100 fig.
- Osborn H.F., 1929. - The Titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. Monogr. U.S. Geol. Surv., Washington, 55, I : 701 p., 639 fig., 42 pl. ; II : 703-894, fig. 640-760, pl. 42-236.
- Selous F.C., 1902. - Les Equidés. Chap. 12. In : Les animaux vivants du monde. C.J. Cornish Ed., Flammarion : 189-206, fig.
- Willoughby D.P., 1974. - The empire of Equus. Barnes Ed., New York : 475 p., 251 fig., 31 tabl.

*
* *