

## *Equus mosbachensis* et les grands Chevaux de la Caune de l'Arago et de Lunel-Viel : crâniologie comparée

par Véra EISENMANN, Évelyne CRÉGUT-BONNOURE et Anne-Marie MOIGNE

**Résumé.** — La comparaison de restes crâniens de Chevaux fossiles du Pléistocène moyen d'Europe (Mosbach, Caune de l'Arago, Lunel-Viel) met en évidence des différences importantes dans les longueurs relatives des museaux. Des différences semblables se retrouvent chez d'autres Caballins pléistocènes et actuels. Elles ne semblent pas pouvoir être expliquées par l'âge des individus ni par une variabilité intraspécifique, allométrique ou non. Elles pourraient résulter d'adaptations écologiques (raccourcissement du museau en réponse à un refroidissement), menant éventuellement à des spéciations. Des régressions sur des mesures crâniennes d'*Equus przewalskii* actuels permettent d'estimer la longueur du museau lorsqu'on connaît la longueur du diastème maxillaire ou mandibulaire.

**Abstract.** — Within the general framework of craniological studies on Caballine horses, statistical formulas were worked out, giving the muzzle length when either the length of the maxillary diastema or the length of the mandibular one are known. The study of cranial remains from Mosbach, Arago and Lunel-Viel points to major differences in the muzzle proportions : long muzzle in *E. mosbachensis*, very short in the Arago horse and of moderate length in the Lunel-Viel *Equus*. Such differences were also found between numerous Pleistocene and modern Caballine skulls. The long snouted group comprises skulls from the Middle Pleistocene of Myssy (Soviet Union), the Upper Pleistocene of Val di Chiana (Italy) and the Neolithic of Dereivka (Soviet Union) as well as some modern large horses. The short snouted group comprises Middle Pleistocene skulls from Toungouze (Soviet Union), Upper Pleistocene skulls from Alaska, Siberia and Western Europe (Grenelle, Jaurens, San Sidero, Schussenried) as well as some modern ponies. The differences in the relative muzzle length cannot be accounted for by individual age variation nor by any usual intraspecific variability, allometric or not. They could result from climatic adaptations (Allen's law accounting for short muzzles) possibly leading to more or less perfect speciations.

**Key words.** — Modern and fossil caballine *Equus*, skulls, adaptations, taxonomy.

V. EISENMANN, UA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, 75005 Paris.

E. CRÉGUT-BONNOURE, Muséum Requien, 67, rue Joseph Vernet, 84000 Avignon.

A.-M. MOIGNE, Laboratoire d'Anthropologie, Faculté de Médecine Nord, Bd Pierre-Dramart, 13326 Marseille cedex 3.

---

### INTRODUCTION

Un Cheval de grande taille a été décrit en 1915 par VON REICHENAU des sables de Mosbach, près de Mayence (R.F.A.). Cette espèce, *Equus mosbachensis*, fut fondée sur un matériel riche et varié comprenant notamment deux crânes assez bien conservés. Depuis,

une partie du matériel a été détruite ou perdue et de nouvelles pièces ont été récoltées (BRÜNING, 1974). L'une d'entre nous a étudié les restes du Cheval de Mosbach actuellement conservés au Musée d'Histoire naturelle de Mayence.

Des restes d'un grand Cheval font aussi partie des nombreux fossiles récoltés depuis plus de vingt ans à la Caune de l'Arago, Tautavel, Pyrénées-Orientales (H. DE LUMLEY & M. A. DE LUMLEY, 1971). D'abord réduits à une trentaine de dents et quelques phalanges, ils furent attribués à *Equus mosbachensis* (PRAT, 1968 : 257). Un matériel dentaire et squelettique plus abondant conduisit ensuite à individualiser la forme de l'Arago (CRÉGUT, 1979 : 305) sous le nom d'une sous-espèce nouvelle : *E. mosbachensis tautavelensis* (CRÉGUT, 1980a).

Pendant la même période, d'autres restes de Chevaux de grande taille ont été mis au jour, également dans le sud de la France, dans les grottes de Lunel-Viel, Hérault (M. F. & E. BONIFAY, 1965). Ils ont aussi été attribués à une sous-espèce nouvelle du Cheval de Mosbach : *E. mosbachensis palustris* (M. F. BONIFAY, 1980).

Grâce à l'obligeance de M<sup>me</sup> BONIFAY et de M. DE LUMLEY, nous avons pu revoir le matériel crânien de Lunel-Viel et de l'Arago. Cette étude nous a conduites à reconsidérer les deux attributions spécifiques : les crânes des Chevaux de l'Arago et de Lunel-Viel paraissent fort différents de celui d'*E. mosbachensis* et ne se ressemblent pas non plus entre eux.

## TECHNIQUES D'ÉTUDE ET MATÉRIEL

### *Techniques d'étude*

Les analyses multidimensionnelles de 33 variables sur 350 crânes d'*Equus* actuels ont fait ressortir l'intérêt d'une dizaine d'entre elles (EISENMANN, 1979), notamment celles qui décrivent les proportions du museau et du palais. Le matériel crânien fossile, souvent fragmentaire, peut permettre de mesurer d'une part la longueur du palais, d'autre part les largeurs du museau, alors que la longueur exacte de celui-ci reste inconnue. Pour y remédier, nous avons cherché à estimer cette longueur à partir de celles des diastèmes maxillaire et mandibulaire, plus fréquemment observables.

Comme on pouvait s'y attendre, il existe une bonne corrélation (tabl. I) entre ces variables. Nous avons calculé les axes de régression majeurs réduits correspondant (IMBRIE, 1956) sur une trentaine de têtes d'*E. przewalskii* actuels d'âges variés (fig. 1 et 2). Connaissant les pentes « a » des droites et leurs ordonnées à l'origine « b » (tabl. I), il est facile de calculer la longueur « x » d'un museau à partir de la longueur « y » d'un diastème, puisque

Tableau I. — Corrélation entre la longueur du museau (mesure 5) et les longueurs des diastèmes maxillaire (mesure 6) et mandibulaire (mesure 3') chez des *Equus przewalskii* actuels.

	n	R	a	b
5/6	28	0,92	1,147	— 51,2
5/3'	30	0,90	1,018	— 38

n = nombre de têtes osseuses ; R = coefficient de corrélation ; a = pente de l'axe majeur réduit ; b = ordonnée à l'origine.

$y = ax + b$ . On peut critiquer l'application de ces constantes à des Caballins fossiles différents d'*E. przewalskii*. Cependant, à chaque fois que nous avons testé cette démarche sur des spécimens fossiles complets, la longueur calculée du museau différait peu de la valeur mesurée (moins de 5 mm le plus souvent, 8 mm dans un seul cas). Nous avons donc appliqué cette technique à l'étude des crânes de Mosbach, l'Arago et Lunel-Viel.

La comparaison des morphologies crâniennes se fait facilement par des diagrammes de rapport (SIMPSON, 1941) qui permettent de bien visualiser les différences de taille et de proportions (EISENMANN, 1982 et *sous presse*). Nous allons présenter et discuter ces diagrammes pour *E. mosbachensis* de Mosbach et les Chevaux de Lunel-Viel et de l'Arago, en comparaison avec d'autres Caballins, actuels et fossiles.

TABLEAU II. — Reconstitution de dimensions crâniennes (en millimètres) chez des Chevaux du Pléistocène moyen d'Europe ; les dimensions estimées sont entre parenthèses.

MESURES	MOSBACH	ARAGO	LUNEL-V.
1	600	—	514
2-5	(156,6)	185	(153,6)
4	—	151	—
5	(157,4)	(135,8)	(141,4)
6	127,2	—	108
7	101	106	90
8	197	194	167
13	246	(215)	(215)
15	123	115	117
16	—	73,7	—
17	(76)	78	71
17b	55,5	56,3	43,7
20	—	14	14
21	65	58	66,5
23	466	—	415
24	242	236	(195)
25	(123)	—	110
28	—	(86)	104

1 = longueur basilaire ; 2-5 = longueur du palais ; 4 = distance vomer-basion ; 5 = longueur du museau ; 6 = longueur du diastème ; 7 = longueur des prémolaires ; 8 = longueur de la série jugale ; 13 = largeur frontale ; 15 = largeur crânienne ; 16 = largeur de la protubérance occipitale externe ; 17 = largeur du museau en arrière des 1<sup>1</sup> ; 17b = largeur du museau au niveau de son étranglement ; 20 = hauteur du méat auditif externe ; 21 = diamètre antéropostérieur de l'orbite ; 23 = longueur de la ligne oculaire antérieure ; 24 = longueur de la ligne oculaire postérieure ; 25 = hauteur de la face ; 28 = hauteur du crâne.

Pour la technique de mesure, voir EISENMANN, 1980, fig. 4-6.

### Matériel

Les deux crânes figurés par VON REICHENAU (1915, pl. XI, fig. 3-5) ont disparu pendant la dernière guerre de sorte que nous avons reconstitué les dimensions crâniennes d'*E. mosbachensis* d'après la bibliographie (VON REICHENAU, 1915 ; GROMOVA, 1949, t. 1, tabl. 1) et d'après les mesures prises sur quatre fragments crâniens et onze fragments mandibulaires. Pour le Cheval de l'Arago, nous disposons de seize fragments crâniens et dix

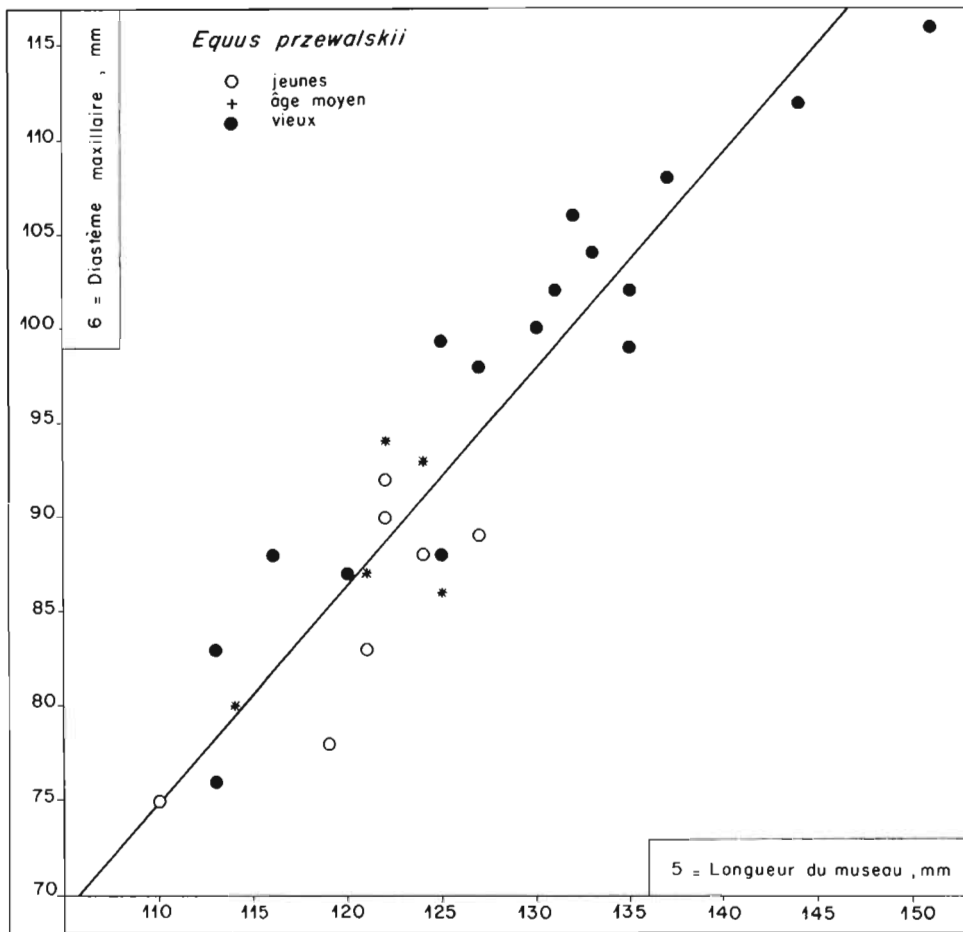


FIG. 1. — Diagramme de dispersion et axe majeur réduit des longueurs des diastèmes maxillaires (mesure 6) en fonction des longueurs des museaux (mesure 5) de 28 têtes osseuses d'*Equus przewalskii* actuels.

mandibulaires ; pour le Cheval de Lunel-Viel, du crâne presque complet décrit par M. F. BONIFAY (1980) et remesuré par nous.

Les données sur les crânes de Dereivka (Ukraine), Grenelle (Seine) et Schussenried (Würtemberg) ont été prises dans les publications de BIBIKOVA (1967), PRAT (1968) et VON REICHENAU (1915) ou reconstituées d'après les illustrations correspondantes. Tout le reste du matériel de comparaison actuel et fossile a fait l'objet d'un examen direct. Nous remercions tous les conservateurs et chercheurs qui nous ont donné accès à ces collections ou facilité leur étude, notamment : A. AZZAROLI et C. DE GIULI à Florence, M. F. BONIFAY et H. DE LUMLEY à Marseille, H. BRÜNING à Mayence, I. A. DUBROVO et V. I. ZHEGALLO à Moscou.

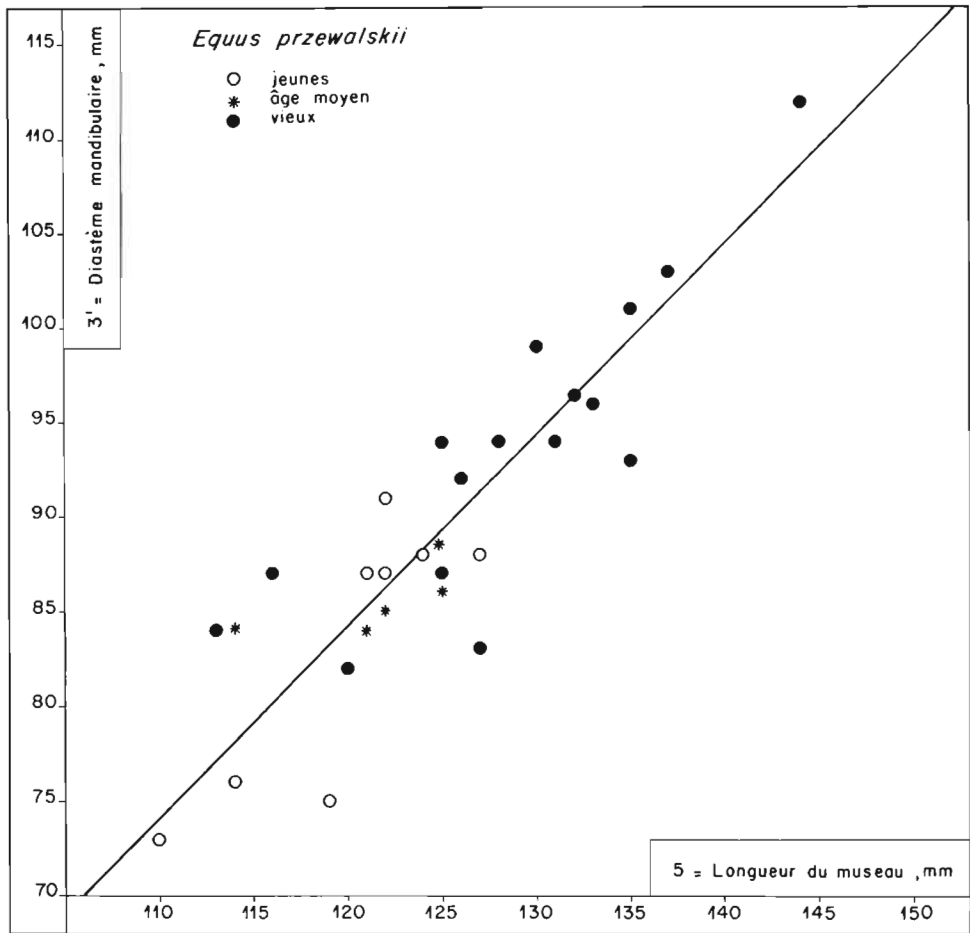


FIG. 2. — Diagramme de dispersion et axe majeur réduit des longueurs de diastèmes mandibulaires (mesure 3') en fonction des longueurs des museaux (mesure 5) de 29 têtes osseuses d'*Equus przewalskii* actuels.

### *Equus mosbachensis* de Mosbach

La plupart des fossiles de Mosbach proviennent des sables gris qui témoignent d'une alternance de conditions froides et chaudes. Le niveau fossilifère lui-même correspondrait à un épisode tempéré, placé vers la fin du Cromérien, il y a un peu moins de 700 000 ans (BRÜNING, 1974, 1978).

L'ensemble des données bibliographiques et directes permet de reconstituer à peu près les dimensions (tabl. II) et les proportions (fig. 3) du crâne d'*E. mosbachensis*. Ainsi, la longueur moyenne (127,25 mm) de quatre diastèmes maxillaires (3 spécimens décrits par

VON REICHENAU et 1 nouveau) permet d'estimer la longueur du museau à 155,5 mm  $((127,25 + 51,2)/1,147 = 155,5)$ . La longueur moyenne (122,6 mm) de onze diastèmes mandibulaires (7 décrits par VON REICHENAU, 4 nouveaux) conduit à l'estimer à 157,7 mm  $((122,6 + 38)/1,018 = 157,7)$ . Enfin, la longueur publiée par GROMOVA est de 159 mm. Nous avons retenu pour le museau d'*E. mosbachensis* la moyenne de ces trois valeurs : 157,4 mm.

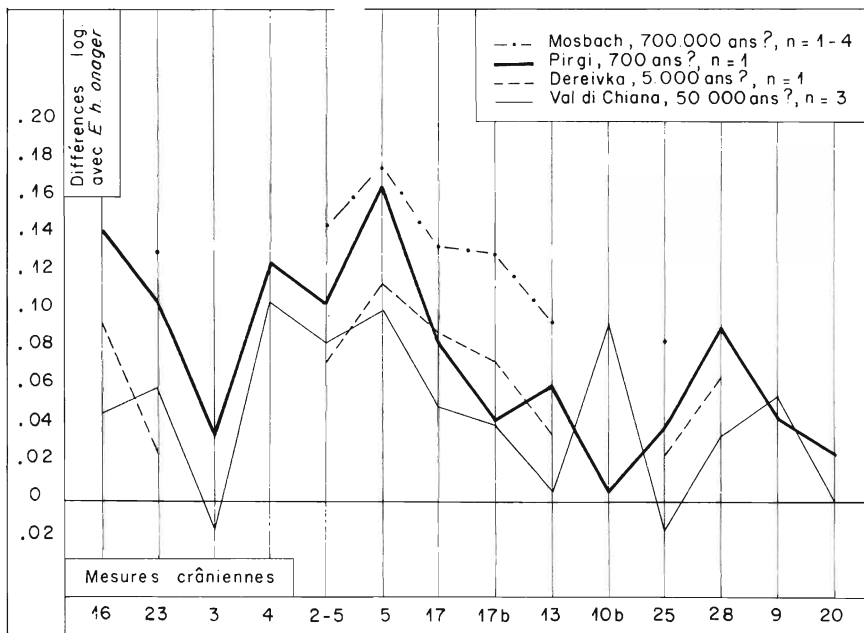


FIG. 3. — Chevaux à museaux longs : diagrammes des rapports (diagramme de Simpson) de diverses dimensions crâniennes comparées à celles des *Equus hemionus onager* (n = 16).

16 = largeur de la protubérance occipitale externe ; 23 = longueur de la ligne oculaire antérieure ; 3 = distance palais-vomer ; 4 = distance vomer-basion ; 2-5 = longueur du palais ; 5 = longueur du museau ; 17 = largeur du museau en arrière des P<sup>3</sup> ; 17bis = largeur du museau au niveau de son étranglement ; 13 = largeur frontale ; 10bis = largeur postérieure des choanes ; 25 = hauteur de la face ; 28 = hauteur du crâne ; 9 = longueur des choanes ; 20 = hauteur du méat auditif externe.

Pour la technique de mesure des têtes osseuses, voir EISENMANN, 1980, fig. 4-8.

Les dimensions crâniennes sont très grandes et le museau (mesure 5) long, notamment par rapport au palais. D'autres Caballins de grande taille présentent aussi des museaux longs. C'est le cas de certains Chevaux de trait actuels (EISENMANN, 1982, fig. VII ; *sous presse*, fig. 10) et aussi du crâne de Pirgi, Italie (fig. 3), d'âge probablement médiéval, conservé à l'Institut de Géologie de Florence. D'autres crânes présentent également des museaux longs mais sont de dimensions moyennes, notamment : deux crânes de Myssy sur la Volga, appartenant au complexe russe de Chosar (VANGENHEIM et ZHEGALLO, 1982 : 320) et conservés au Musée Géologique de Moscou ; trois crânes du Val di Chiana, Italie, conservés à Florence et dont l'âge pourrait être compris entre 10 000 et 100 000 ans (DE GIULI, *comm. pers.*) ; le crâne de Dereivka, en Ukraine, qui appartiendrait au plus ancien

Cheval domestique connu (BIBIKOVA, 1967, fig. 1) et les crânes actuels de race « Arabe ». Remarquons que les museaux longs ne sont pas l'apanage des animaux âgés même si chez les individus très vieux d'*E. przewalskii*, le museau est incontestablement allongé (fig. 1 et 2).

Au total le morphotype à museau long est connu du Pléistocène moyen jusqu'à nos jours. Il s'observe à la fois chez des individus jeunes et vieux, de tailles grande et moyenne.

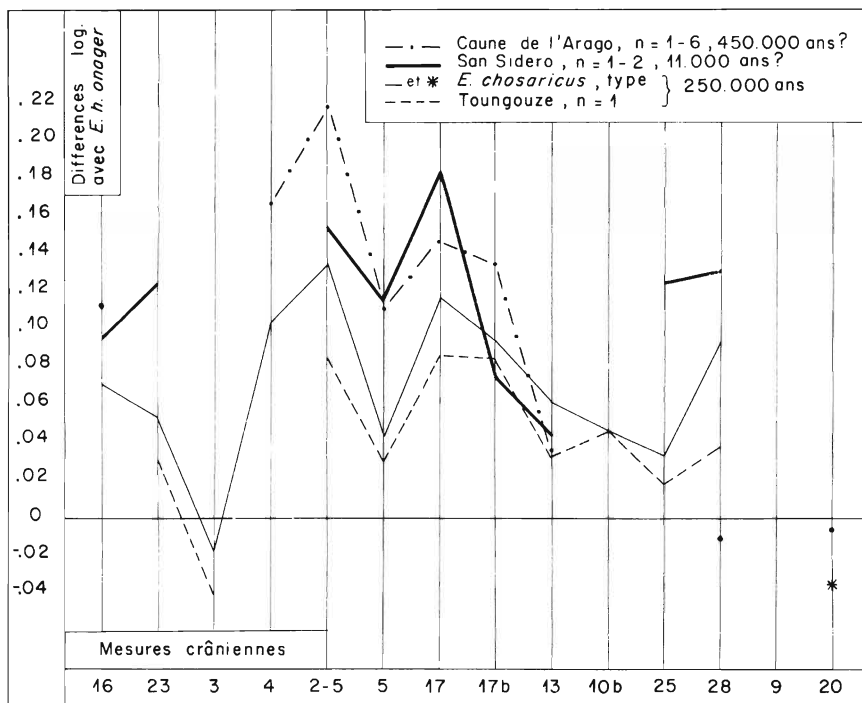


FIG. 4. — Chevaux à museaux courts. Mêmes légendes que pour la figure 3.

### *Equus cf. chosaricus* de la Caune de l'Arago

Les Chevaux que nous avons étudiés proviennent tous de la série supérieure (CRÉGUT, 1979) dont ils constituent les fossiles les plus fréquents (MOIGNE, 1983). Leur âge est discuté : Mindel supérieur pour les uns (CRÉGUT, 1980b ; GUÉRIN, 1980), Riss pour d'autres (CHALINE, 1971, 1981). De toute façon, il s'agit d'une faune froide (RENAULT-MISKOWSKY, 1980).

Nous ne disposons pas de crâne complet pour le Cheval de l'Arago mais de nombreux fragments permettent d'en reconstituer les dimensions approximatives (tabl. II) ; la longueur du museau a été estimée à partir de la moyenne de six diastèmes mandibulaires  $(100,3 + 38)/1,018 = 135,8$ . Certaines dimensions sont voisines de celles du Cheval de Mosbach

(longueurs dentaires (7, 8), largeurs du museau (17, 17bis), longueur de la ligne oculaire postérieure (24) mais les deux formes diffèrent par la longueur du museau, beaucoup plus courte chez le Cheval de l'Arago. Les diagrammes des rapports illustrent bien ce point : le « pic » de la figure 3 est en face de la mesure 5 (longueur du museau), celui de la figure 4 est en regard de la mesure 2-5 (longueur du palais).

Le crâne du Cheval de l'Arago évoque, en plus grand, ceux d'*E. caballus chosaricus* (GROMOVA, 1949, t. 1 : 128). Les deux spécimens (le type 113-165 des collections du PIN de Moscou et un autre crâne, 113-174) proviennent de la presqu'île de Toungouze sur la Volga. D'après VANGENHEIM & ZAZHIGIN (1982 : 276) et NIKIFOROVA & al. (1982, tabl. 19), leur âge est russe. La figure 4 montre que les crânes de Toungouze, ainsi que celui de l'Arago, ont un museau relativement court.

De nombreux autres Chevaux ont des museaux courts : certains Poneys actuels, les *Equus lambei* de l'Alaska et de la Sibérie orientale, les *Equus* cf. *gallicus* de Schussenried et de Jaurens et *Equus* cf. *germanicus* de Grenelle (EISENMANN, 1982, fig. VIII ; sous presse, fig. 9 et 11). Il faut y ajouter (fig. 4) le crâne du Pléistocène supérieur de San Sidero-3, Italie (TURBANTI, 1982). Bien que la longueur du museau puisse augmenter avec l'âge, ainsi que nous l'avons vu pour notre échantillon d'*E. przewalskii*, les museaux courts ne se rencontrent pas uniquement chez les individus jeunes.

En somme, le morphotype à museau court (fig. 4) est lui aussi connu depuis le Pléistocène moyen jusqu'à nos jours. Il se rencontre chez des individus jeunes et vieux, de grande, moyenne et petite taille.

#### *Equus* cf. *prezawalskii* de Lunel-Viel

Les fossiles proviennent de Lunel-Viel I et IV. Le remplissage des deux grottes aurait été à peu près contemporain et daterait de l'interglaciaire Mindel-Riss (M. F. & E. BONIFAY, 1965 ; M. F. BONIFAY, 1980).

Les dimensions du crâne à peu près complet sont dans le tableau II. La longueur mesurée du museau est de 144 mm ; la longueur estimée à partir du diastème maxillaire est plus faible ( $108 + 51,2/1,147 = 138,8$ ). Nous avons retenu la moyenne des deux. Le crâne de Lunel-Viel est certainement plus petit que celui de Mosbach, probablement plus petit que celui de l'Arago. Si nos reconstitutions sont exactes, il en diffère par un museau plus long par rapport au palais. Des proportions semblables (fig. 5) s'observent chez les Chevaux de Prjewalski actuels (pour le diagramme de comparaison, nous n'avons retenu que les spécimens appartenant à des lignées « pures » d'après O. A. RYDER du San Diego Zoo, *communication personnelle*) mais leurs dimensions sont plus faibles. Un museau isolé, du Paléolithique inférieur de Malagrotta, près de Rome (CASSOLI & al., 1982) paraît peu différent de celui de Lunel-Viel (fig. 5).

Ainsi le morphotype à museau intermédiaire s'observerait aussi du Pléistocène moyen à nos jours, chez des animaux de taille grande ou moyenne.



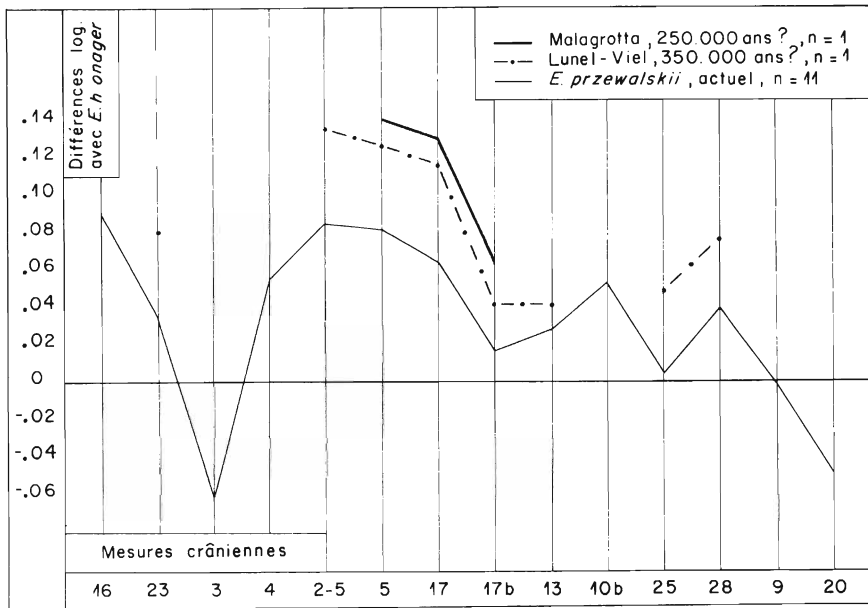


FIG. 5. — Chevaux à museaux de longueur moyenne. Mêmes légendes que pour la figure 3.

## DISCUSSION

Le tableau des mesures et les diagrammes des rapports des crânes de Mosbach, l'Arago et Lunel-Viel indiquent un certain polymorphisme pour ce qu'on a considéré comme l'espèce *E. mosbachensis*, polymorphisme qui concerne surtout la longueur relative du museau. Il convient de se demander si ces indications correspondent bien à la réalité et quelle(s) signification(s) nous pouvons leur accorder.

Nous n'avons mesuré aucun crâne complet de Mosbach ni de l'Arago et un seul spécimen de Lunel-Viel de sorte que l'existence même de différences entre les trois pourrait être mise en doute. Toutefois deux crânes du Cheval de Mosbach ont été figurés et mesurés par d'autres auteurs. La comparaison de ces figurations avec celles du Cheval de Lunel-Viel nous paraît éloquente ; d'ailleurs M. F. BONIFAY (1980 : 239) a noté elle aussi une différence dans la longueur du museau des deux crânes. Le cas du Cheval de l'Arago est plus gênant puisque la longueur de son museau a dû être reconstituée. Rappelons cependant que la reconstitution s'appuie sur une régression calculée chez des Chevaux sauvages actuels et que les résultats en sont probablement exacts à quelques millimètres près. Enfin, les crânes de Mosbach, l'Arago et Lunel-Viel ne sont pas les seuls à présenter ces différences de proportions : chacun des trois morphotypes se rencontre chez d'autres Chevaux actuels ou fossiles. Nous pensons donc que leur existence est bien établie.

En ce qui concerne la signification de ce polymorphisme, plusieurs explications peuvent être envisagées.

1. *La longueur du museau serait un caractère lié à l'âge des individus, sans autre signification.*

On sait que les séries dentaires raccourcissent avec l'usure. Le museau se trouvant en avant des P<sup>2</sup>, sa longueur augmentera si les bords antérieurs des P<sup>2</sup> « reculent ». C'est bien ce qui apparaît sur les graphiques 1 et 2 où la plupart des Chevaux vieux (de plus de 12 ans) ont des museaux plus longs que les jeunes. Toutefois cette observation est surtout vraie lorsqu'il s'agit d'animaux très vieux ou à dents très usées. Dans cinq cas, au contraire, les museaux ont des longueurs similaires à ceux d'animaux jeunes (4 à 8 ans environ) ou d'âge moyen (8 à 12 ans environ). Il est même possible que cet allongement « sénile » soit surtout le fait d'animaux vivant en captivité comme ceux qui forment la presque totalité de notre échantillon de Chevaux « sauvages ».

Nous avons abordé cette question à partir de la seule bonne population d'Équidés sauvages que nous ayons : 39 têtes de Zèbres de Burchell provenant de la même localité au Kenya (Kitengela) et conservées au Musée de Nairobi ; cet échantillon comprend 22 adultes jeunes, 8 d'âge moyen et 9 vieux. Les longueurs moyennes des museaux pour les trois groupes sont, respectivement, de 120,2 mm ; 121,4 mm et 118,5 mm. Ces observations ne sont pas en faveur d'un allongement notable du museau chez les individus âgés d'une population en liberté. Même si un tel allongement peut se rencontrer dans certains cas, il ne rend pas compte de l'ensemble des faits observés.

2. *Une variabilité intraspécifique normale justifierait la coexistence des trois morphotypes décrits plus haut.*

Cette explication est déjà partiellement infirmée par la population kenyane de crânes de Zèbres de Burchell. Il pourrait toutefois exister des différences importantes entre diverses populations éloignées d'une même espèce. De fait, les museaux des formes méridionales de Zèbres de Burchell mesurent en moyenne 6 mm de plus que ceux du Kitengela (EISENMANN, 1980, tabl. 26 et 28), mais les crânes sont aussi plus grands, de sorte que les proportions sont identiques. Même le Couagga éteint, qui pourrait être une espèce différente quoique proche du Zèbre de Burchell, présente à peu près le même rapport entre les longueurs du museau et du palais : les trois se rangent à côté des Chevaux à museaux longs. Nous n'avons donc pas de raisons pour croire que les variations observées chez les Chevaux fossiles relèvent d'une variabilité intraspécifique banale.

3. *Les variations dans les longueurs des museaux s'expliqueraient par des phénomènes allométriques que les grandes différences de taille des Caballins mettraient en évidence.*

Rappelons que la relation allométrique est de la forme  $y = x^a$  ; sur un graphique où le logarithme de la longueur faciale est en ordonnée et celui de la longueur crânienne en abscisse,  $a$  est la pente de la droite de régression ; celle-ci est supérieure à 1 en cas d'allométrie positive.

Depuis les travaux de ROBB (1935), REEVE & MURRAY (1942), repris par SIMPSON (1944, 1953), il est classique de considérer que la face (partie de la tête située en avant des orbites) s'allonge relativement lorsque la tête grandit. Des têtes de dimensions voisines auraient toujours les mêmes proportions faciales, les plus grandes ayant les faces relativement les plus longues. L'allométrie de la face est « positive » puisque la face s'allonge relativement plus que le reste de la tête (crâne).

En fait, les choses ne sont pas aussi simples. BENZECRI (1978) a attiré l'attention sur les différences qui peuvent exister entre l'allométrie ontogénique (lors de la croissance d'un individu), l'allométrie intraspécifique (entre sujets adultes de tailles différentes) et l'allométrie interspécifique, elle-même impliquée dans l'allométrie phylogénique. L'allométrie interspécifique n'est pas confirmée à l'intérieur du genre *Equus* où des proportions faciales bien différentes accompagnent des dimensions voisines (EISENMANN, 1980, fig. 38). Chez les Équidés fossiles, l'allométrie phylogénique peut s'accompagner de phénomènes de réorganisation fonctionnelle de la tête (RADINSKY, 1983). Enfin, l'allométrie ontogénique fœtale des Chevaux cède le pas, à la naissance, à une isométrie (pentes passant de 1,58 à 1,02) ; chez tous les Équidés adultes, la pente de la droite de régression est voisine de 1 ; la cause des différences de proportions faciales entre espèces est à chercher ailleurs (DEVILLERS & al., 1984).

Cette isométrie de la face peut laisser supposer également une isométrie du museau. Nous l'avons recherchée sur notre population de crânes de Zèbres du Kitengela, en étudiant la longueur du museau (mesure 5) en fonction de la longueur du reste de la tête (mesure 12). Le coefficient de corrélation entre les deux longueurs est faible (0,35) ainsi que celui entre les logarithmes des deux longueurs (0,33). Après retrait des quatre spécimens les plus aberrants, les coefficients de corrélation augmentent mais restent médiocres (0,63 et 0,62 respectivement). La droite de régression calculée sur les logarithmes présente une pente de 1,64 (avec un écart-type de 0,21). Contrairement à notre attente, ces résultats ont donc suggéré l'existence d'une allométrie positive intraspécifique du museau chez les *Equus*. Il existe toutefois de fausses allométries (*comm. pers.* de S. HAZOUT, laboratoire de Biostatistique de l'Université de Paris 7) dues à la non-homogénéité des variables étudiées. Dans le cas présent, la variable 12 est constituée de la somme de la longueur de la série dentaire et de la longueur du crâne en arrière de celle-ci. Or la longueur de la série dentaire est à peu près stable et n'est pas corrélée à la longueur du museau (coefficient de corrélation = 0,08) ; si on la laisse de côté pour n'étudier que la régression du museau sur la longueur crânienne postérieure, on constate une relation très proche de l'isométrie : pente de 0,873 avec un écart-type de 0,136. On voit à quel point la mise en évidence de phénomènes allométriques peut être délicate et leur interprétation difficile.

En ce qui concerne notre problème, s'il n'y a pas d'allométrie du museau, il est clair qu'on ne peut pas lui imputer les différences observées. Mais même en admettant l'existence d'une allométrie intraspécifique positive, si les Caballins actuels et fossiles appartenaient à la même espèce (peu importe son nom), nous devrions observer un gradient entre les spécimens les plus grands où le museau serait relativement long et ceux de petite taille, à museau court. Or les deux variétés domestiques de tailles extrêmes (Chevaux de trait et Poneys de Shetland) remplissent cette attente mais pas le reste des observations. En effet, le groupe à museaux courts comprend, outre les petits Poneys, des formes de taille moyenne (*E. lambei*, *E. chosaricus*) et grande (La Caune de l'Arago, San Sidero). Le groupe à museaux longs

comprend, outre les grands Chevaux de trait, de Mosbach et de Pirgi, des spécimens de taille moyenne (Val di Chiana, Dereivka, Chevaux de race arabe).

En somme, même si une allométrie positive intraspécifique existe chez les Chevaux, tout se passe comme si elle se superposait à d'autres différences de proportions, non allométriques.

4. *La longueur du museau des Caballins fossiles serait un caractère évolutif qu'on pourrait mettre en rapport avec l'âge géologique des animaux.*

Dans cette hypothèse, le museau du Cheval de Mosbach se serait progressivement raccourci (Lunel-Viel) pour atteindre le stade court réalisé à la Caune de l'Arago. Le stade court se serait maintenu au Pléistocène moyen (*E. chosaricus*) et supérieur (*E. lambei*, *E. germanicus*, *E. gallicus*, San Sidero). Un tel raisonnement suppose que Lunel-Viel est plus ancien que l'Arago, ce qui n'est pas prouvé, et il n'explique pas la présence de formes à museaux longs au Pléistocène moyen (Myssy) et supérieur (Val di Chiana).

Au total, une évolution de la longueur du museau ne peut certainement pas être écartée mais elle ne paraît pas liée au temps de façon régulière.

5. *Les différences de longueur du museau témoigneraient de l'existence de lignées différentes.*

Dans les paragraphes précédents, nous avons vu que la variabilité intraspécifique habituelle ne rend pas compte des différences observées même si l'âge individuel et l'allométrie peuvent en être partiellement responsables. Si les différences dépassent le niveau intraspécifique, il faut peut-être bien supposer l'existence de plusieurs espèces ou lignées d'espèces de Chevaux.

Ce ne serait pas la première fois qu'une telle division du groupe des Caballins serait proposée. Comme les tentatives de SANSON, EWART, RIDGEWAY, ANTONIUS, SKORKOWSKI, LUNDHOLM, EBHARDT, résumées par GROVES (1974), elle se heurte à la difficulté qu'il y a à admettre la fusion génétique d'« espèces » sauvages différentes à l'intérieur de l'« espèce » domestique *E. caballus* et à l'apparente proximité entre cette dernière et la seule espèce sauvage actuellement connue, *E. przewalskii*. Nous ne pouvons pas discuter à fond ce problème ici, mais nous pouvons remarquer que les différences entre les ADN mitochondriaux d'*E. przewalskii* et de certains Chevaux domestiques actuels laissent supposer entre eux une séparation vieille de 130 à 210 000 ans (GEORGE & RYDER, *sous presse*) alors que leurs hybrides sont fertiles et qu'on croyait encore récemment le Cheval de Prjewalski à l'origine de nos Chevaux, domestiqués il y a environ 5 000 ans.

Dans cette hypothèse, nous aurions la lignée d'*E. mosbachensis*, connue depuis le Pléistocène moyen, qui aurait donné naissance aux Chevaux du Val di Chiana au Pléistocène supérieur et participé à la formation de certaines races domestiques (Dereivka, Chevaux de trait et Arabes actuels). Une autre lignée serait apparue à l'époque de la Caune de l'Arago. Elle se serait maintenue au Pléistocène supérieur en donnant naissance aux *Equus germanicus* et *gallicus* et aurait participé à la formation de certaines races domestiques (Poneys de Shetland). Les relations de ces Chevaux européens à museaux courts avec leurs équivalents nord-américains et asiatiques (*E. lambei*, *E. chosaricus*) pourraient relever d'une filiation

(avec migration Est-Ouest ou Ouest-Est) ou d'un parallélisme évolutif. Une troisième lignée pourrait avoir donné naissance aux Chevaux de Prjewalski actuels, peut-être à partir de formes du Pléistocène moyen ressemblant aux Chevaux de Lunel-Viel et de Malagrotta.

#### 6. *La brièveté du museau représenterait une adaptation au froid.*

Il a été observé (loi d'Allen) que les animaux vivant en climat froid tendent à réduire leurs déperditions de chaleur en diminuant la taille de certains organes comme les oreilles et le museau. Ce type d'adaptation pourrait expliquer les différences observées chez les Caballins et du même coup renseigner sur l'environnement des formes fossiles.

Plusieurs points sont en faveur de cette interprétation. Les museaux courts s'observent chez les Caballins nordiques (Shetland, Sibérie, Alaska) ou contemporains de la dernière glaciation (Grenelle, Jaurens, Schussenried, Remagen). Par analogie, on peut supposer que le museau court observé chez le Cheval de l'Arago confirme l'existence de conditions froides à l'époque. Mais d'autres observations sont difficiles à expliquer. Si *E. chosaricus* de Toungouze témoigne bien de conditions froides qu'on peut rapprocher de son âge rissien, on ne voit pas pourquoi certains spécimens provenant d'une localité plus septentrionale (Myssy) et attribués au même complexe faunique ont, eux, des museaux longs. La tentation est grande de contester l'âge rissien des chevaux de Myssy mais c'est aussi risquer un raisonnement circulaire en n'admettant que les datations conformes à notre hypothèse.

Nous ne savons pas si un raccourcissement adaptatif du museau serait réversible. Lorsque la température remonte (interglaciaire ou interstadial) les Chevaux rallongeraient-ils leurs museaux ? Et si oui, en combien de temps ? Une « réadaptation » différée serait cause de la persistance de museaux courts après un réchauffement. Ceux-ci témoigneraient alors d'une adaptation périmée et ne seraient plus des indicateurs climatiques chronologiquement précis. Dans le cas où la réadaptation ne se ferait pas du tout, seul le premier raccourcissement serait significatif (de la première détérioration climatique).

### CONCLUSIONS

Bien qu'on puisse parler de « Zèbre » dans un sens général (animal à peau rayée, à protocônes relativement courts, à doubles boucles sténoniennes, etc.), tout le monde s'accorde à distinguer trois espèces actuelles de Zèbres. Ces espèces diffèrent à la fois génétiquement, biochimiquement et anatomiquement. L'idée que les trois espèces sauvages puissent jamais contribuer à la formation d'un (hypothétique) Zèbre domestique ne viendrait à personne. Cet exemple, volontairement caricatural, éclaire le problème posé par les Chevaux. On peut en effet aussi parler de Cheval (ou de Caballin) dans un sens général (animal à peau unie, à protocônes relativement longs, à doubles boucles caballines, etc.). Les différences anatomiques parfois observées entre Caballins fossiles sont, nous l'avons vu, plus importantes que celles qu'explique une variabilité intraspécifique habituelle. Elles semblent justifier la distinction d'espèces fossiles dont on pourrait supposer qu'elles différaient génétiquement et biochimiquement. Malheureusement, tout se passe comme si ces « espèces » fossiles avaient contribué à la formation de Chevaux domestiques, biochimiquement peu différents et interféconds. Comment concilier l'ampleur des différences anatomiques et leur ancienneté paléontologique avec l'interfécondité actuelle ?

Une première interprétation, certainement peu orthodoxe, accepte la séparation de lignées à museaux courts et à museaux longs dès le Pléistocène moyen ; elle pourrait être confrontée à d'autres données : la comparaison des ADN mitochondriaux de certaines races actuelles pourrait suggérer des dates de divergence plus ou moins anciennes. Rappelons que, d'après ces données, la divergence entre *Equus przewalskii* et *Equus caballus* serait plus ancienne qu'on ne le supposait, ce qui ne les empêche pas d'être interfertiles. Suivant une autre interprétation, qui nous paraît la plus satisfaisante à l'heure actuelle, un même schéma adaptatif (raccourcissement du museau en réponse au froid) s'est vraisemblablement répété, conduisant dans le passé à de véritables spéciations et, plus près de nous, à des spéciations inachevées que l'intervention humaine a définitivement empêché d'aboutir.

La littérature abonde d'exemples de dissociation entre morphologie et interfécondité, aussi bien chez les Protozoaires Ciliés (GÉNERMONT & MACHELON, 1983) que chez les Insectes (DAVID & TSACAS, 1983) ou les Rongeurs (JAEGER, 1983 ; THALER, 1983) ; voir aussi PASTEUR & PASTEUR (1980). Dans certains cas (Lagomorphes), l'adaptation écologique irait jusqu'à mimer l'anatomie d'un autre genre (WHITE, 1984 ; WHITE & KELLER, 1984 ; WHITE, *in litteris*). Il peut aussi y avoir dissociation entre la morphologie et les caractères biochimiques. Ainsi, KAMINSKI note à propos des Chevaux (1978 : 248, en anglais) que « la diversité réelle des protéines à l'intérieur de presque toutes les races étudiées semble en contradiction avec l'homogénéité des types morphologiques qui résulte de la sélection par l'homme ou par des causes plus naturelles liées à l'environnement » ; les déterminismes génétiques de la morphologie d'une part et des protéines sanguines d'autre part seraient indépendants. Bref, rien ne permettrait de conclure à une communauté génique à partir d'une morphologie semblable.

Si un tel divorce existe entre, d'une part, les espèces biologiques et, d'autre part, les espèces morphologiques et paléontologiques, toute discussion sur la pertinence de la distinction de telle ou telle espèce fossile est stérile : n'importe quel taxon peut être appelé n'importe comment puisque nous ne connaissons jamais son statut biologique. Heureusement, la situation n'est peut-être pas aussi désespérée ; il arrive que des études électrophorétiques et génétiques conduisent à « redécouvrir » des différences anatomiques dont la description avait été jugée sans intérêt et oubliée (THALER, 1983 : 332). Si « les spéciations ne s'accompagnent pas nécessairement d'une divergence morphologique apparente aux paléontologistes », la proposition réciproque « paraît établie » (JAEGER, 1983 : 152). Cela justifie un certain optimisme qui nous permettrait de supposer, au moins provisoirement :

- 1) que les différences morphologiques sont liées à des différences génétiques ;
- 2) que des différences d'une ampleur inhabituelle pour une espèce sauvage actuelle sont, chez des fossiles, des différences interspécifiques.

### Remerciements

Ce travail s'inscrit dans les cadres de la RCP 717 « Animal, os, archéologie » et du thème « Néogène et Quaternaire continentaux » de l'UA 12 du CNRS et a bénéficié des remarques critiques du responsable du thème, L. GINSBURG, ainsi que de discussions avec d'autres collègues et amis, notamment D. GOUJET et M. TRANIER. Pour la recherche de phénomènes allométriques, les commentaires et les suggestions de S. HAZOUT, assistant au laboratoire de Biostatistique de l'Université de Paris 7, nous ont été très précieux. Nous remercions aussi M<sup>me</sup> F. PILARD pour la réalisation des graphiques.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BENZECRI, J. P., 1978. — L'allométrie. Les cahiers de l'analyse des données. Paris, Dunod, 3 (3) : 371-376, 1 fig.
- BIBIKOVA, V. I., 1967. — K izucheniyu drevnejshikh domashnikh loshadej vostochnoj Evropy. *Byull. mosk. Obshch. Ispyt. prir.*, old. Biologii, 72 (3) : 106-118, 2 fig., 2 tabl.
- BONIFAY, M. F., 1980. — Le Cheval du Pléistocène moyen des Grottes de Lunel-Viel (Hérault) *Equus mosbachensis palustris* n. ssp. *Gallia Préhist.*, Paris, 23 (2) : 233-281, 26 fig., 33 tabl.
- BONIFAY, M. F., & E. BONIFAY, 1965. — Age du gisement de Mammifères fossiles de Lunel-Viel (Hérault). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, 260 : 3441-3444.
- BRÜNING, H., 1974. — Das Quartär-Profil im Dyckerhoff-Steinbruch, Wiesbaden-Hessen. *Rhein-Main. Forsch.*, Frankfurt/Main, 78 : 57-81, 3 fig.
- 1978. — Zur Untergliederung der Mosbacher Terrassenabfolge und zum klimatischen Stellenwert der Mosbacher Tierwelt im Rahmen des Cromer-Komplexes. *Mz. Naturw. Arch.*, Mainz, 16 : 143-190, 12 fig., 4 tabl., 1 photo.
- CASSOLI, P. F., C. DE GIULI, A. M. RADILLI & A. G. SEGRE, 1982. — Giacimento del Paleolitico inferiore a Malagrotta (Roma). XXIII Riun. Sci. dell'Istituto Ital. di Preistoria e Protoistoria, Firenze 1980 : 531-549, 6 fig.
- CHALINE, J., 1971. — L'âge des hominiens de la Caune de l'Arago à Tautavel (Pyrénées-Orientales) d'après l'étude des Rongeurs. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, 272 : 1743-1746, 3 tabl.
- 1981. — Les Rongeurs de la Caune de l'Arago à Tautavel et leur place dans la biostratigraphie européenne. In : Datations absolues et analyses isotopiques en Préhistoire, méthodes et limites : datation du remplissage de la Caune de l'Arago à Tautavel. Coll. Intern. CNRS, Tautavel, 22-28 juin 1981, préirage : 193-203, 3 tabl., 1 pl.
- CRÉGUT, E., 1979. — La faune de mammifères du Pléistocène moyen de la Caune de l'Arago à Tautavel, Pyrénées-Orientales. Thèse spécialité, Univ. de Provence, Marseille, vol. 1, texte : 381 p. ; vol. 2, photographies : 48 pl. ; vol. 3 : 193 tabl. *Trav. Lab. Paléont. hum. Préhist., Marseille* (3), fasc. 1-3.
- 1980a. — *Equus mosbachensis tautavelensis* nov. subsp., un nouvel Equidae (Mammalia, Perissodactyla) du gisement pléistocène moyen anté-rissien de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France). *Géobios*, 13 (1) : 121-127, 2 tabl., 1 pl.
- 1980b. — La faune de mammifères du gisement pléistocène moyen anté-rissien de la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales, France). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, D, 290 : 751-754.
- DAVID, J., & L. TSACAS, 1983. — L'évolution des drosophilides : l'œil du paléontologiste et l'œil du biologiste généticien. In : Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique. Coll. int. CNRS, Paris, 330 : 249-257, 30 fig.
- DE GIULI, C., 1980. — La fauna di Maglie (Lecce). I Vertebrati fossili italiani, catalogo della Mostra, Verona : 241 p.
- DEVILLERS, Ch., J. MAHÉ, D. AMBROISE, R. BAUCHOT et E. CHATELAIN, 1984. — Allometric studies on the skull of living and fossil Equidae (Mammalia, Perissodactyla). *J. Vertebrate Paleont.*, 4 (3) : 471-480, 9 fig., 3 tabl.
- EISENMANN, V., 1979. — Caractères évolutifs et phylogénie du genre *Equus* (Mammalia, Perissodactyla). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, 288 : 497-500, 3 fig.
- 1980. — Les Chevaux (*Equus sensu lato* (Mammalia, Perissodactyla) fossiles et actuels : crânes et dents jugales supérieures. *Cah. Paléont.*, CNRS éd., Paris : 186 p., 67 fig., 22 pl., 72 tabl.

- 1982. — Le Cheval et ses proches parents : évolution et phylogénie. CEREOPA. Études et réalisations pédagogiques sur le Cheval, 8<sup>e</sup> journée d'Étude, 10 mars 1982. INRA éd., Paris : 9-26, 8 fig.
- *Sous presse*. — Comparative osteology of modern and fossil Horses, Halfasses and Asses. *In* : R. H. MEADOW & H. P. UERPANN, eds, Equids in the Ancient World, Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients, Reihe A, Wiesbaden.
- GÉNÉRMONT, J., & V. MACHELON, 1983. — Variabilité génétique et barrières d'isolement reproductif au sein du complexe d'espèces jumelles *Euplotes vannus* (Cilié, Hypotriches) : signification évolutive des complexes d'espèces jumelles. *In* : Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique. Coll. int. CNRS, Paris, **330** : 267-271, 2 fig.
- GEORGE, M., Jr., & O. A. RYDER, *sous presse*. — Mitochondrial DNA evolution in the genus *Equus*.
- GROMOVA, V., 1949. — Istorija loshadej (roda *Equus*) v Starom Svete. Chast' 1. Obzor i opisanie form. *Trudy paleont. Inst.*, Akad. Nauk SSSR, Moskva, **17** (1) : 373 p., 53 fig., 8 pl., 20 tabl.
- GROVES, C. P., 1974. — Horses, Asses and Zebras in the wild. London, David & Charles : 192 p., 12 fig., 16 pl.
- GUÉRIN, C., 1980. — Les Rhinocéros (Mammalia, Perissodactyla) du Miocène terminal au Pléistocène supérieur en Europe occidentale. Comparaison avec les espèces actuelles. *Docum. Lab. Géol. Lyon*, **79** (1-3) : 1185 p., 115 fig., 21 pl., 161 tabl.
- IMBRIE, J., 1956. — Biometrical methods in the study of invertebrate fossils. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, **108** (2) : 217-252, 10 fig., 7 tabl.
- JAEGER, J.-J., 1983. — Équilibres ponctuels et gradualisme phylétique : un faux débat ? *In* : Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique. Coll. int. CNRS, Paris, **330** : 145-153, 5 fig.
- KAMINSKI, M., 1978. — Distribution of genetic variants of blood proteins and enzymes in Horses of various breeds. *In* : Proc. Equine Infections Diseases IV, Ed. BRYANS-GERBER. The Equine Med. Surg. Suppl. 1, Vet. Publ. Princeton, N.J., USA : 243-252, 6 tabl.
- LUMLEY, H. DE, & M.-A. DE LUMLEY, 1971. — Découvertes de restes humains anténéanderthaliens datés du début du Riss à la Caune de l'Arago (Tautavel, Pyrénées-Orientales). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, D*, **272** : 1739-1742, 2 fig., 1 pl. h.-t.
- MOIGNE, A.-M., 1983. — Taphonomie des faunes quaternaires de la Caune de l'Arago, Tautavel. Thèse de 3<sup>e</sup> cycle, Géologie du Quaternaire, Univ. de Paris 6 : 343 p., 43 fig., 15 pl., 38 tabl.
- NIKIFOROVA, K. V., I. I. KRASNOV, L. P. ALEKSANDROVA, YU. M. VASILIEV, N. A. KONSTANTINOVA, & A. L. CHEPALYGA, 1982. — Khronostratigraficheskaya skhema verkhnepliotsenovykh-antropogonykh otlozhenij Evropejskoj chasti SSSR. *In* : Chetvertichnaya sistema, 1, E. V. Shantser ed., Moskva « Nedra », tabl. 19.
- PASTEUR, G., & N. PASTEUR, 1980. — Les critères biochimiques et l'espèce animale. *In* : Les problèmes de l'espèce dans le règne animal, t. 3, *Mém. Soc. zool. Fr.*, n° 40 : 99-150, 4 tabl.
- PRAT, F., 1968. — Recherches sur les Équidés pléistocènes de France. Thèse de Sci. nat., Fac. sci., Bordeaux, 4 vol. : 662 p., 149 fig., 126 tabl.
- RADINSKY, L., 1983. — Allometry and reorganization in Horse skull proportions. *Science*, **221** : 1189-1191, 1 fig., 1 tabl.
- RENAULT-MISKOWSKY, J., 1980. — Le paléoenvironnement de l'Homme de Tautavel (Caune de l'Arago, Tautavel, Pyrénées-Orientales) : la faune et la flore en Roussillon au Pléistocène moyen. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris, D*, **290** : 747-750.
- REEVE, E. C. R., & P. D. F. MURRAY, 1942. — Evolution of the horse skull. *Nature*, **150** : 402-403.
- REICHENAU, W. VON, 1915. — Beiträge zur näheren Kenntnis fossiler Pferde aus deutschen Pleistozän, insbesondere über die Entwicklung und die Abkaustadien des Gebisses vom Hochterrassenpferd (*Equus mosbachensis* v. R.). *Abh. hess. geol. Landesanst.*, Darmstadt, **7** (1) : 155 p., 164 fig., 14 pl.



- ROBB, R. C., 1935. — A study of mutations in evolution. Part I : Evolution of the Equine skull. Part II : Ontogeny of the Equine skull. *J. genet.*, Cambridge, Calcutta, **31** : 39-52, 5 fig.
- SIMPSON, G. G., 1941. — Large Pleistocene felines of North America. *Am. Mus. Novit.*, New York, **1136** : 1-27, 11 fig.
- 1944. — Tempo and Mode in Evolution. Columbia Univ. Press, New York & London : 237 p.
- 1953. — The major Features of Evolution. Columbia Univ. Press, New York & London : 434 p.
- THALER, L., 1983. — Image paléontologique et contenu biologique des lignées évolutives. *In* : Modalités, rythmes et mécanismes de l'évolution biologique. Coll. int. CNRS, Paris, **330** : 327-335, 1 fig., 1 tabl.
- TURBANTI, L., 1982. — *Equus caballus* nel Pleistocene delle Puglie. Univ. degli studi di Firenze, Fac. Sci. Mat., Fis. e Nat., Corso di Laurea in Sci. Biol. : 78 p., 23 fig., 23 pl., 7 tabl.
- VANGENHEIM, E. A., & V. S. ZAZHIGIN, 1982. — Obzor faunisticheskikh kompleksov i faun territorii SSSR. *In* : Chetvertichnaya sistema, 1, E. V. Shantser ed., Moskva « Nedra » : 267-279.
- VANGENHEIM, E. A., & V. I. ZHEGALLO, 1982. — Otryad Perissodactyla-Neparnopalye. *In* : Chetvertichnaya sistema, 1, E. V. Shantser ed., Moskva « Nedra » : 317-326.
- WHITE, J. A., 1984. — Late Cenozoic Leporidae (Mammalia, Lagomorpha) from the Anza-Borrego Desert, Southern California. *Carnegie spec. Publ.*, **9** : 41-57.
- WHITE, J. A., & B. H. KELLER, 1984. — Evolutionary stability and ecological relationships of morphology in North American Lagomorpha. *Carnegie spec. Publ.*, **9** : 58-65.