

PALÉONTOLOGIE. — *Les caractères évolutifs des crânes d'Hipparion s.l. (Mammalia, Perissodactyla) et leur interprétation.* Note (*) de **Véra Eisenmann**, présentée par Jean Piveteau.

Au cours des 15 derniers M.A., certains caractères crâniens d'*Hipparion s.l.* ont évolué de la même façon que chez *Equus s.l.* L'existence de mêmes tendances évolutives dans des lignées différentes d'*Hipparion* rend obscure la phylogénie de ce groupe. La morphologie de la fosse préorbitaire ne constitue pas un caractère pouvant définir une lignée ni un bon indicateur de niveau stratigraphique à l'échelle mondiale.

During the last 15 M.Y. the skulls of Hipparion s.l. seem to have undergone an evolution parallel to that of Equus s.l. The existence of the same tendencies within different lineages confuses the pattern of the Hipparion evolution. The morphology of the fossa preorbitalis is not a good stratigraphical indicator at the world scale nor an invariable characteristic with a lineage.

(An)

Les Hipparions, Équidés tridactyles à protocônes isolés sur les dents supérieures, constituent classiquement un groupe propre au Tertiaire de l'Ancien Monde. Leur souche, très probablement nord-américaine, reste à préciser. Malgré les nombreux travaux consacrés aux Hipparions, la systématique et l'évolution du groupe restent obscurs. Les points les mieux établis sont la date d'apparition des Hipparions en Europe et en Afrique (Vallésien, il y a environ 12 M.A.), le foisonnement des espèces au Turolien et leur extinction il y a environ 2,5 M.A. partout sauf en Afrique où ils perdirent jusqu'à moins d'un demi M.A.

Récemment des paléontologues américains ont abordé la question des Hipparions sous un angle nouveau en partant de l'étude de formes nord-américaines et en mettant l'accent sur l'étude des crânes (abondamment représentés dans la « Frick Collection » de l'AMNH à New York). Leur étude de la morphologie crânienne se borne en fait essentiellement à l'observation de la région jugale où ces auteurs définissent divers types de fosses préorbitaires (FPO) qui constituent la base d'une tentative de classification nouvelle [1]. C'est ainsi que le nouveau genre *Cormohipparion* [2] dont l'espèce la plus ancienne aurait 15 M.A. [3] est caractérisé par sa FPO profonde, située à distance de l'orbite, bien limitée en avant et à récessus postérieur développé ([2], p. 920). Des espèces asiatiques ([2], p. 923, [4]) et européennes ([2], p. 924) sont attribuées à ce genre ou tout au moins considérées comme en descendant ([5], p. 714). Le genre *Hipparion s.s.* est essentiellement redéfini par une FPO à récessus postérieur plus faible et sans limite antérieure nette ([1], [6]). A ce genre sont rapportées des espèces nord-américaines d'âge Clarendonian (9 à 11 M.A. d'après [1], fig. 2), européennes et africaine d'âge Turolien moyen et supérieur et Pliocène ([6], [1], [5]) dont, bien sûr, l'espèce type *H. prostylum* du Mont-Lubéron en France. Pour le reste des Hipparions dont les FPO ne répondent à aucune de ces définitions (fosses absentes ou de formes différentes), il n'y a pas encore eu de proposition de noms génériques : le nom d'*Hipparion* leur est conservé mais mis entre guillemets. Le nom de *Proboscidipparion* n'a pas été discuté.

Les avis sur la constance et la fiabilité de la FPO sont partagés. Si les chercheurs américains insistent sur son importance taxinomique ([1], p. 1323, 1327), d'autres auteurs ([7], p. 380) pensent qu'elle est restreinte. L'avis le plus raisonnable semble être celui déjà émis par Gromova en 1952 ([8], p. 394) à savoir que toute tentative de compréhension du groupe doit être basée sur l'étude de l'ensemble des éléments ostéologiques et non sur un élément isolé (ou *a fortiori* sur un caractère — la FPO, d'un élément — le crâne). En

attendant une telle révision qui ne peut résulter que d'un travail d'équipe, il est important de confronter les indications apportées par la morphologie crânienne globale à celles de la FPO seule.

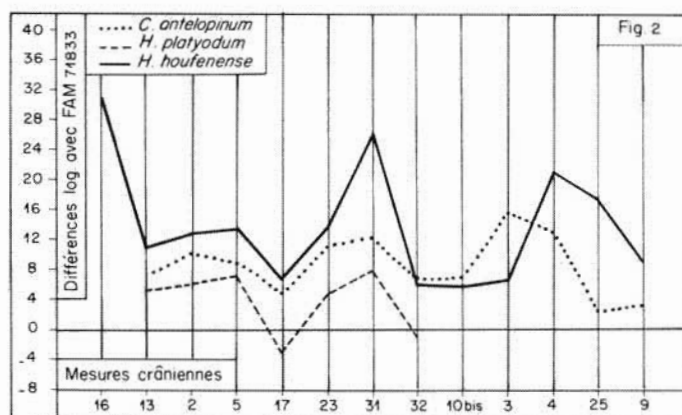
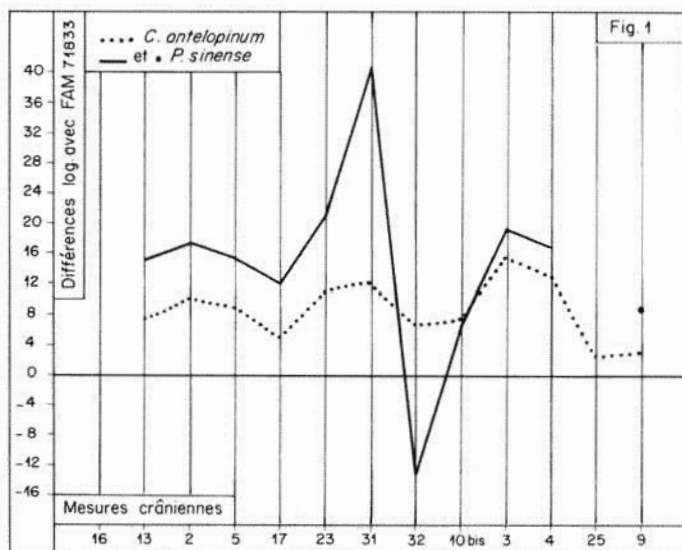


Fig. 1 et 2. — Diagrammes des rapports des mesures crâniennes de quelques Hipparions s.l. asiatiques. 16, largeur de la protubérance occipitale externe; 13, largeur frontale; 2, longueur du palais; 5, longueur du museau; 17, largeur du museau; 23, longueur de la ligne oculaire antérieure; 31, distance entre le prosthion et le fond de l'échancrure naso-incisive; 32, distance entre le fond de l'échancrure naso-incisive et le bord antérieur de l'orbite; 10bis, largeur des choanes entre les crochets ptérygoïdiens; 3, distance entre les bords postérieurs du palais et du vomer; 4, distance entre le bord postérieur du vomer et le basion; 25, hauteur de la face en avant de la P²; 9, longueur des choanes.

Un travail de biométrie et d'analyses multidimensionnelles sur les crânes d'Équidés actuels [9] a montré l'importance descriptive et discriminante de quelques paramètres crâniens, notamment : les longueurs du palais, du museau et des choanes; les largeurs de l'occiput, du front, des choanes et du museau; la position du bord postérieur du vomer par rapport au bord postérieur du palais et au basion; la position plus ou moins antérieure de l'orbite; la hauteur de la face. Lors de l'étude des Équidés tridactyles, à toutes ces

observations il a paru intéressant d'ajouter (après concertation avec M. T. Alberdi, C. De Giuli, P. Sondaar et U. Staesche) deux mesures décrivant la profondeur de l'échancrure naso-incisive. Grâce au chaleureux accueil de mes collègues de l'AMNH et de Riverside, de nombreux crânes d'Équidés tridactyles nord-américains ont pu être mesurés de cette façon. Viennent s'y ajouter quelques beaux crânes et moulages d'espèces européennes et africaines, des mesures très aimablement communiquées par Chiu Chiansiang et d'autres glanées dans la littérature. Tous les crânes ont été comparés par la méthode des « ratio diagrams » de Simpson en prenant comme référence le spécimen F:AM 71833, *Cormohipparion* sp. du Clarendonian supérieur de Machairoodus Quarry, Nebraska. Il n'est pas question de rendre compte ici de l'ensemble des résultats mais de présenter deux exemples d'évolution morphologique du crâne et leurs implications.

L'étude des crânes d'Équidés monodactyles a montré que la largeur de l'occiput, la longueur relative du museau et la distance entre vomer et basion tendent à augmenter au cours de l'évolution tandis que la longueur du palais, la largeur du museau et la distance vomer-palais tendent à diminuer. Il y a aussi manifestement un approfondissement de l'échancrure naso-incisive et un effacement des FPO au cours de l'émergence du genre *Equus*. Les mêmes tendances évolutives se retrouvent-elles chez les Équidés tridactyles ?

Chez *Cormohipparion antelopinum* du Dhok Pathan des Siwaliks ([2], fig. 7 B), on observe une FPO très développée, un palais relativement plus long que le museau, une échancrure naso-incisive faible, un museau large et un vomer rapproché du basion. La figure 1 montre que le crâne de *Proboscoidipparion sinense* ([10], pl. VI), probablement pléistocène, sans FPO, n'en diffère que par la profondeur de son échancrure naso-incisive. Mais une autre forme chinoise, pliocène celle-là, « *Hipparion* » *houfenense* (AMNH 96 B 1031 et [11], pl. I) et qui ne possède pas non plus de FPO, présente un occiput large, un museau relativement plus long que le palais et plus étroit, un vomer rapproché du basion. A ces caractères « évolués » s'ajoute une échancrure naso-incisive profonde, quoique moins que chez *Proboscoidipparion*, donc « évoluée » elle aussi. Une troisième forme chinoise, « *Hipparion* » *platyodum* ([10], pl. VI) est morphologiquement intermédiaire entre *C. antelopinum* et « *H.* » *houfenense* (fig. 2); sa FPO est de type *Hipparion* s. s.

Ces observations illustrent les points suivants :

— les tendances évolutives des caractères crâniens sont probablement les mêmes chez *Equus* et *Hipparion* s. l.;

— la FPO a disparu chez les « *Hipparions* » les plus récents de Chine; on observe le même phénomène en Europe ([12], p. 102) et en Afrique ([13], [14], [15]). Cette disparition s'observe dans des lignées indépendantes : lignée « *H.* » *houfenense* et lignée de *P. sinense* en Chine; lignée « *H.* » *africanum*-« *H.* » *afarensis* et lignée « *H.* » *turkanense* en Afrique;

— l'allongement de l'échancrure naso-incisive est probablement aussi un caractère évolutif commun à des lignées différentes et qui a pu se réaliser à des époques différentes : « *H.* » *africanum* du Vallésien d'Afrique, *C. occidentale* du Clarendonian supérieur des Machairoodus et Christmas Quarries (dont les crânes F:AM 71800, 71832 et 71834 ressemblent étonnamment à celui de « *H.* » *africanum*), « *H.* » *gromovae* du Méotien inférieur de Grebeniki, « *H.* » *moldavicum* du Méotien moyen de Taraklia, « *H.* » cf *proboscideum* (AMNH 22838) de Quarry 4 de Samos, *H.* cf *dietrichi* (UCR 18363, 18365 et MMTT 1342) niveaux supérieurs de Maragha, « *H.* » *houfenense* du Pliocène du Yushe Basin, « *H.* » *afarensis* et ses descendants du Pliocène supérieur et du Pléistocène d'Afar,

Est Turkana et Olduvai, *P. sinense* du Pléistocène du Honan. Des échancrures nasoincisives bien développées accompagnent toutes les sortes de morphologie jugale (absence de FPO, présence de FPO de types divers);

— les morphologies crâniennes les plus primitives se trouvent à des niveaux stratigraphiques divers : *C. catalaunicum* (Vallésien inférieur d'Hostalets de Pierola), « *H.* » *primigenium melendezi* (Vallésien supérieur de El Lugarejo), *Hipparion* s. s. F: AM 71887 (Clarendonian supérieur d'Olcott Quarry), *C. antelopinum* (Dhok Pathan des Siwaliks), certaines formes (MAR 359 du MNHN) du Turolien de Maragha, le crâne type d'« *H.* » *matthewi* de Samos, le crâne du Pliocène de Langebaanweg E et celui de *H. turkanense* (Pliocène de Lothagam).

En conclusion, une origine polyphylétique des *Hipparions* s.l. de l'Ancien Monde est plausible, avec des immigrations successives d'Équidés tridactyles dont les plus récents ne sont pas toujours les plus évolués. Certains caractères crâniens évoluent préférentiellement dans un sens donné mais pas toujours de façon conjointe. Les caractères de la FPO sont insuffisants pour définir des lignées et pour fournir des repères chronologiques à grande échelle. La compréhension de la phylogénie des *Hipparions*, comme celle des autres Équidés d'ailleurs, passe inévitablement par une étude qui embrasse l'ensemble des caractères ostéologiques et qui procède par étapes géographiques avant d'aboutir aux corrélations intercontinentales.

(*) Remise le 21 septembre 1981.

- [1] M. O. WOODBURN et R. L. BERNOR, *J. of Paleont.*, 54, (6), 1980, p. 1319-1348.
- [2] M. F. SKINNER et B. J. MCFADDEN, *J. of Paleont.*, 51, (5), 1977, p. 912-926.
- [3] B. J. MCFADDEN et M. F. SKINNER, *J. of Paleont.*, 55, (3), 1981, p. 619-627.
- [4] B. J. MCFADDEN et A. BAKR, *Palaeontology*, 22, part 2, 1979, p. 439-447.
- [5] R. L. BERNOR, M. O. WOODBURN et J. A. VAN COUVERING, *Géobios*, 13, fasc. 5, 1980, p. 705-739.
- [6] B. J. MCFADDEN, *Palaeontology*, 23, (3), 1980, p. 617-635.
- [7] S. SEN, P. Y. SONDAAR et U. STAESCHE, *Kon. Ned. Akad. Wetensch., Proc.*, sér. B, 81, (3), 1978, p. 370-385.
- [8] V. GROMOVA, *Tr. Paleont. Inst. Akad. Nauk S.S.S.R.*, 36, 1952, 475 p.
- [9] V. EISENMANN, *Cah. de Paléontologie*, 1980, 186 p.
- [10] I. SEFVE, *Paleont. Sinica*, 4, sér. C, fasc. 2, 1927, p. 1-93.
- [11] CHIU CHAN-SIANG, *Vertebrata Palasiatica*, 18, (2), 1980, p. 131-137.
- [12] M. T. ALBERDI, *Trab. Neogeno-Cuat. Madrid*, 1974, 146 p.
- [13] D. A. HOOLIER, *Zool. Verh., Leiden*, 142, 1975, p. 1-75.
- [14] V. EISENMANN, *Géobios*, 9, fasc. 5, 1976, p. 577-605.
- [15] V. EISENMANN, *Bull. Soc. géol. Fr.*, (7), 21, (3), 1979, p. 277-281.