

La phylogénie des *Hipparion* (Mammalia, Perissodactyla) d'Afrique d'après les caractères craniens

par Véra Eisenmann

LA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, 8 rue de Buffon, 75005-Paris, France

Communicated by Prof. C.W. Drooger at the meeting of October 31, 1981

RÉSUMÉ

L'étude biométrique de crânes d'*Hipparion s.l.* de l'Ancien et du Nouveau Monde conduit à réviser certaines interprétations phylogéniques fondées sur la forme et le développement de la fosse préorbitaire. Dans le Vallésien de l'Ancien Monde, le matériel crânien atteste la présence d'un *Hipparion* africain (*H. africanum*) beaucoup plus évolué que son contemporain espagnol (*C. catalaunicum*). Les ressemblances morphologiques entre *C. antelopinum* et *H. turkanense* ainsi qu'entre *H. houfenense* et *H. afarense* peuvent témoigner de migrations successives ou d'évolutions parallèles en Asie et en Afrique.

ABSTRACT

Some phylogenetical interpretations based on the *fossa preorbitalis* must be revised in the light of biometrical studies of *Hipparion s.l.* skulls from the Old and New Worlds. Cranial characters give evidence that an African Vallesian species (*H. africanum*) was much more evolved than its Spanish contemporary and supposed relative (*C. catalaunicum*). The morphological similarities between *C. antelopinum* and *H. turkanense* as well as between *H. houfenense* and *H. afarense* may result of parallelisms between Asian and African species or bear evidence of successive migrations.

I. INTRODUCTION

Les *Hipparion s.l.*, Equidés tridactyles à protocônes isolés sur les jugales supérieures, sont apparus en Afrique au Vallésien inférieur et y ont survécu jusqu'à -0,4 MA (Eisenmann, 1979). En Eurasie les *Hipparion* disparaissaient 2 MA plus tôt (Eisenmann & Brunet, 1973). Il est possible que la survivance prolongée et/ou un certain isolement aient favorisé chez les *Hipparion* africains le développement de caractères non observés ailleurs: réduction des troisièmes incisives (Cooke, 1950: 423), morphologie particulière du vomer (Eisenmann,

1976: 587). En tout cas, l'origine et la phylogénie des *Hipparion* d'Afrique ont donné lieu à bien des interprétations comme d'ailleurs celles de tous les *Hipparion*. Récemment, des paléontologues américains ont concentré leurs études sur la région jugale des Equidés tridactyles de l'Ancien et du Nouveau Monde; ils ont distingué des genres ou des groupes supraspécifiques en fonction de la morphologie de la fosse préorbitaire, FPO (Skinner & McFadden, 1977; Woodburne & Bernor, 1980; Bernor, Woodburne & Van Couvering, 1980; McFadden, 1980; McFadden & Skinner, 1981).

Dans un travail précédent (Eisenmann, 1981), j'ai montré que la FPO ne semble pas pouvoir définir une lignée, ni servir de bon indicateur biostratigraphique à l'échelle mondiale; j'ai aussi montré que certains autres caractères craniens évoluaient dans le même sens chez *Hipparion s.l.* et chez *Equus s.l.* et que des évolutions parallèles pouvaient se produire dans des lignées différentes. Que peut-on dire à ce propos des crânes d'*Hipparion* d'Afrique?

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

1. Matériel

Hipparion africanum: Trois crânes fragmentaires et trois museaux conservés au M.N.H.N., Paris. Bou Hanifia, Algérie, Vallésien (Arambourg, 1959; Aneur et al., 1976; Aneur et al., 1979).

H. turkanense: Un crâne dont les mesures ont été reconstituées d'après Hooijer & Maglio (1974, pl. 1). Lothagam, Kenya, environ 6 MA.

Hipparion sp.: Un crâne dont les mesures ont été reconstituées d'après Hooijer (1976, pl. 1). Langebaanweg, "E Quarry", R.S.A., 4 à 6 MA (Hendey, 1981: 94).

H. dietrichi ou cf. *dietrichi* (Bernor, 1978; Bernor, Woodburne & Van Couvering, 1980): Deux crânes des niveaux supérieurs de Maragha, Iran; 7,4 à 8 MA (Bernor, Woodburne & Van Couvering, 1980: 725); conservés à l'U.C. de Riverside.

H. afarensis: Deux crânes conservés au Musée d'Histoire Naturelle, Addis Abeba (Eisenmann, 1976). Formation d'Hadjar, membres du Denen Dora et du Kada Hadjar, Ethiopie, environ 3 MA (Aronson et al., 1977).

H. cornelianum: Un crâne conservé aux National Museums of Kenya, Nairobi (Eisenmann, 1976; Eisenmann, sous presse). Est Turkana, Formation de Koobi Fora, unité sub KBS, environ 2 MA (Drake et al., 1980). Deux crânes de l'Upper Bed II d'Olduvai, Tanzanie, 1 à 1,5 MA (Hay, 1976). Pour l'un d'entre eux, mesures reconstituées d'après Hooijer (1975, pl. 7-8); pour l'autre, temporairement conservé au Rijksmuseum de Leiden, mesures directes.

Cormohipparion occidentale: Un crâne conservé à l'A.M.N.H., New York. Xmas Quarry, Clarendonian supérieur (Skinner & McFadden, 1977: 919) soit environ 10 MA.

Cormohipparion sp.: Un crâne conservé à l'A.M.N.H., New York, AINS 613.150. June Quarry, Clarendonian inférieur (comm. pers. de M. Skinner et M. Woodburne), soit environ 11 MA.

C. catalaunicum: moulage du crâne BM 16397 conservé à l'A.M.N.H., New York (Forstén, 1968, pl. 1; Skinner & McFadden, 1977: 924). Hostalets de Pierola, Espagne, Vallésien (Alberdi, 1974: 42). Cette espèce a été ultérieurement désignée comme "*Hipparion*" *catalaunicum* mais toujours rapprochée des *Cormohipparions* (Bernor, Woodburne & Van Couvering, 1980: 715, 727) auxquels nous continuerons à la rapporter ici.

C. antelopinum: Un crâne conservé à l'A.M.N.H., New York (Skinner & McFadden, 1977, fig. 7 B). Dhok Pathan, Pakistan, Turolien (Pilbeam et al., 1979: 31).

2. Méthodes

Les mesures utilisées pour les comparaisons ont été sélectionnées en fonction de leur valeur discriminante dans l'étude des crânes d'*Equus* (Eisenmann, 1980a: 45), on y a ajouté deux mesures de longueur de l'échancrure naso-incisive (Eisenmann, 1981).

Les comparaisons sont faites à l'aide des diagrammes de rapports (Simpson, 1941: 23), le spécimen de référence étant un crâne de *Cormohipparion sp.* FAM 71833, conservé à l'A.M.N.H., New York.

III. RÉSULTATS

1. La comparaison des figures 1 et 3 montre que le genre *Cormohipparion* (Skinner & McFadden, 1977), bien défini par sa FPO peut comprendre des espèces à morphologies craniennes diverses.

Cormohipparion sp. date du Clarendonian inférieur des USA. Comme *C. catalaunicum* du Vallésien d'Espagne, il présente une échancrure naso-incisive et un museau relativement courts et un palais relativement long (fig. 3). Les mêmes caractères existent dans le genre *Equus* et sont interprétés comme une disposition primitive (Eisenmann, 1980a: 67; Eisenmann, 1981).

C. occidentale du Clarendonian supérieur est au contraire plus évolué par ces trois caractères. *H. africanum*, rapproché de *C. catalaunicum* (Bernor, Woodburne & Van Couvering, 1980: 709), présente une morphologie évoluée (fig. 1): il ressemble à *C. occidentale* de 10 MA plus qu'à *Cormohipparion sp.* ou *C. catalaunicum* de 11 à 12 MA.

2. Un crâne du membre de Denen Dora de la Formation d'Hadar d'abord attribué à *Hipparion sp.* (Eisenmann, 1976: 580) appartient probablement à *H. afarensis* (Eisenmann, 1976: 589). Celui-ci présente plusieurs caractères évolués: occiput large, échancrure naso-incisive et museau longs, indice vomérien de type caballin (distance vomer-basion supérieure à la distance vomer-palais). Les deux crânes possèdent à peu près les mêmes proportions qu'un crâne immature d'*H. cornelianum* (fig. 2) de l'Est Turkana (Eisenmann, sous presse) précédemment attribué à *H. cf. ethiopicum* (Eisenmann, 1976: 585). Les crânes d'Olduvai (OLD 2845 et 5465) se rapportent aussi à *H. cornelianum*.

H. afarensis et *H. cornelianum*, son descendant direct probable, se rapprochent d'*H. africanum*, du moins par tous les caractères observables sur les crânes incomplets de ce dernier (fig. 1). Etant donné l'âge beaucoup plus

ancien d'*H. africanum* on peut supposer chez lui l'existence d'un occiput plus étroit et d'un indice vomérien de type asinien (inverse du caballin).

3. l'*Hipparion* de la "E Quarry", le plus ancien du complexe de Langebaanweg, rapporté à *H. cf. baardi* (Hooijer, 1976: 32) diffère tellement par ses dents jugales d'*H. baardi* (Boné & Singer, 1965) qu'il paraît préférable de parler d'*Hipparion sp.*; rappelons que le crâne d'*H. baardi* est inconnu. Mis

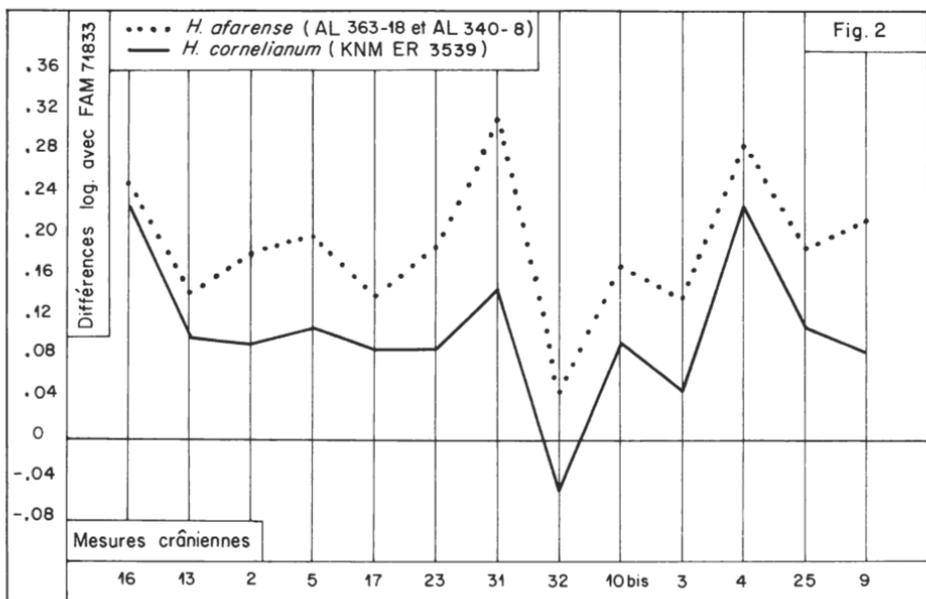
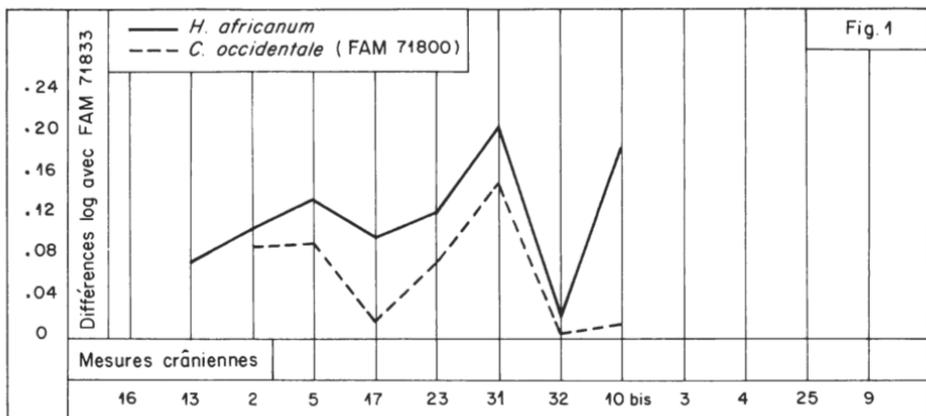


Fig. 1 et 2. Diagrammes des rapports de crânes d'Equidés tridactyles à échancrure naso-incisive (ENI) profonde. H.: *Hipparion*; C.: *Cormohipparion*. *H. africanum*: Vallésien d'Algérie; *C. occidentale*: Clarendonian supérieur des U.S.A.; *H. afarense*: Pliocène d'Ethiopie; *H. cornelianum*: Plio-Pléistocène du Kenya et de la Tanzanie. Mesures crâniennes: 16 = largeur de l'occiput; 13 = largeur frontale; 2 = longueur du palais; 5 = longueur du museau; 17 = largeur du museau; 23 = longueur de la ligne oculaire antérieure; 32 = distance entre fond de l'ENI et orbite; 10 bis = largeur des choanes entre les crochets ptérygoidiens; 3 = distance entre bords postérieurs du palais et du vomer; 4 = distance entre bord postérieur du vomer et basion; 25 = hauteur faciale en avant de P²; 9 = longueur des choanes.

A 31 = distance entre prosthion et fond de l'ENI.

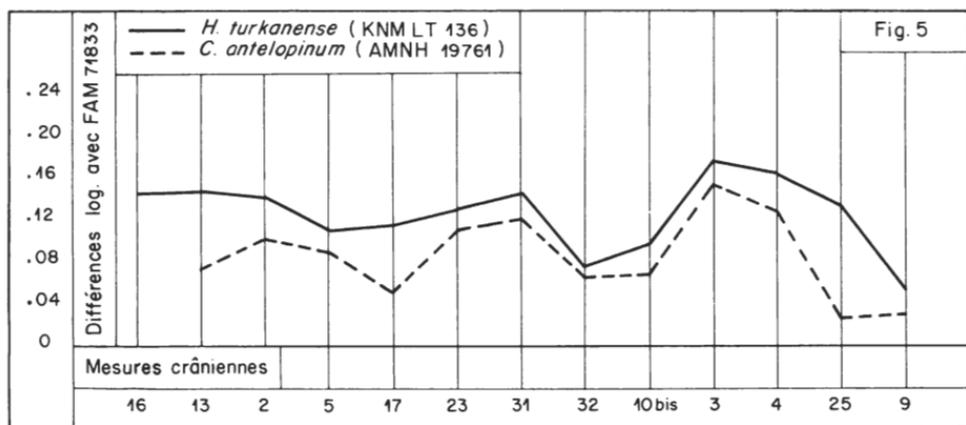
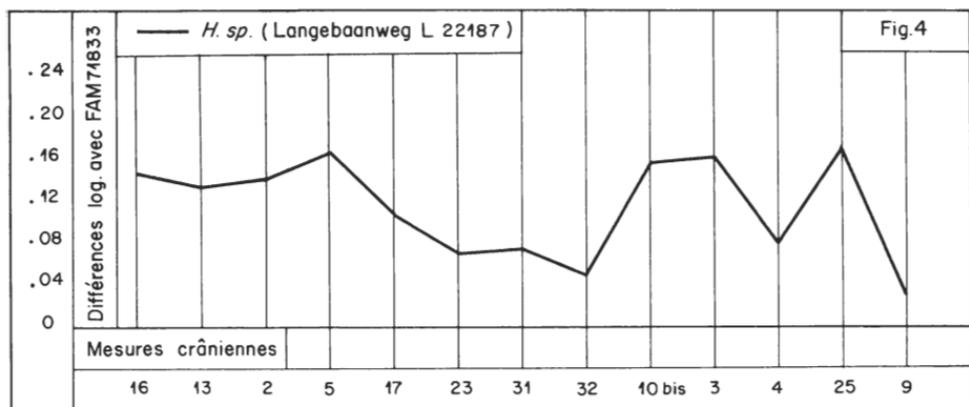
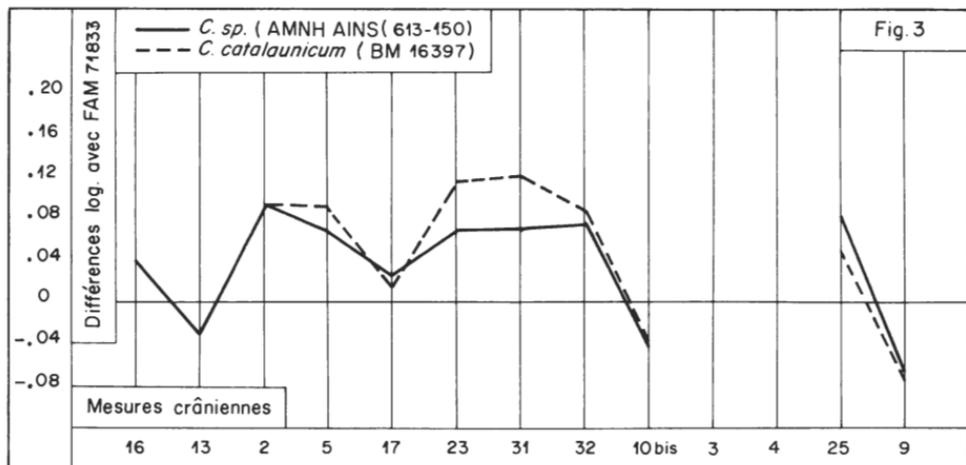


Fig. 3, 4 et 5. Diagrammes des rapports de crânes d'Equidés tridactyles à ENI courte. *C. sp.*: Clarendonian inférieur des U.S.A.; *C. catalaunicum*: Vallésien d'Espagne; *H. sp.*: Mio-Pliocène d'Afrique du Sud; *C. antelopinum*: Turolien du Pakistan; *H. turkanense*: Miocène terminal du Kenya. Pour le rest des légendes, voir Fig. 1 et 2.

à part les proportions du palais et du museau (fig. 4), le crâne est primitif: occiput moins large que chez *H. afarensis*, petite échancrure naso-incisive, vomer asinien. La brièveté de l'échancrure naso-incisive rend improbable une dérivation à partir d'*H. africanum*, plus évolué par ce caractère.

4. Le crâne d'*H. turkanense* présente aussi des caractères primitifs (fig. 5) mais son vomer est un peu moins asinien et son échancrure naso-incisive plus profonde que chez l'*Hipparion sp.* de Langebaanweg. Les rapports phylétiques entre les deux espèces ne sont pas clairs, si toutefois ils existent. La brièveté de l'échancrure naso-incisive rend également improbable une filiation à partir d'*H. africanum*.

La morphologie cranienne la plus proche se trouve chez *Cormohipparion antelopinum* du Dhok Pathan des Siwalik (fig. 5).

IV. DISCUSSION

La plupart des déductions qu'on peut tirer de la craniologie comparée des Equidés tridactyles contredisent les idées qui ont cours actuellement.

1. *H. africanum* et *C. catalaunicum* ne peuvent pas être considérés comme de

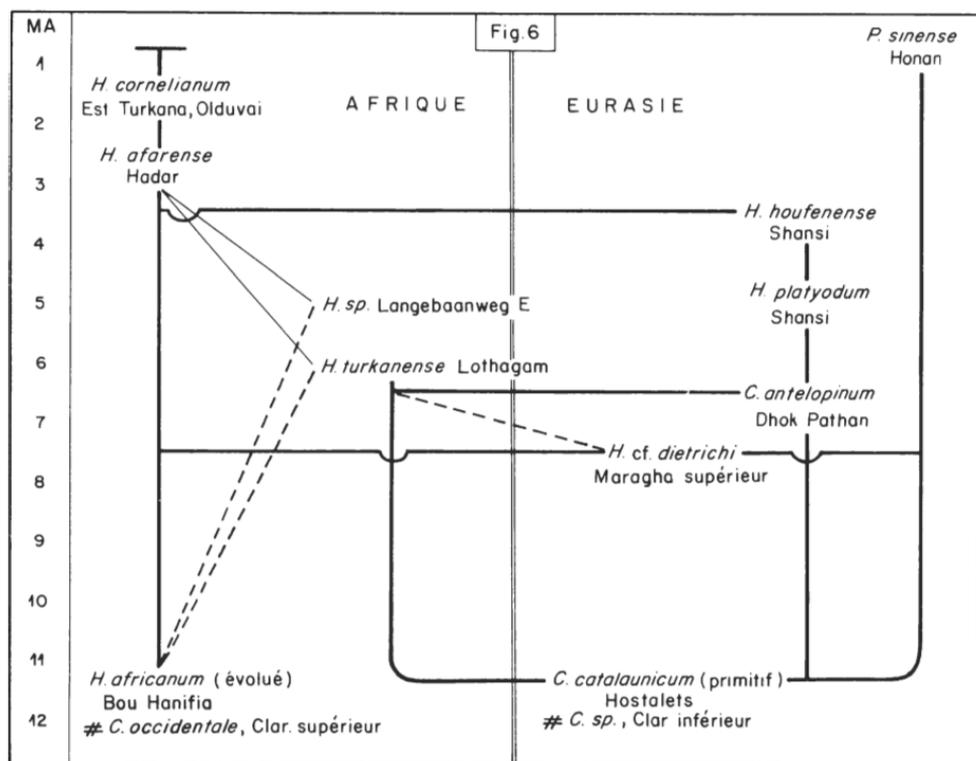


Fig. 6. *Hipparion s.l.* d'Afrique et d'Eurasie: schéma des relations phylétiques suggérées par les proportions craniennes. Les traits épais, fins et discontinus représentent respectivement des relations probables, possibles et invraisemblables. *C.* = *Cormohipparion*; *H.* = *Hipparion*; *P.* = *Proboscideipparion*. Clar. = Clarendonian (9 à 11 MA); MA = millions d'années; le signe # indique des ressemblances craniennes.

proches parents malgré des FPO semblables (Woodburne & Bernor, 1980: 1337).

2. Il n'y a pas de raison de considérer *H. turkanense* comme une espèce soeur d'*H. houfenense* du Pliocène de Shansi (Chiu Chan-Siang, 1980: 135, 137). *H. houfenense* est très évolué (Eisenmann, 1981); son crâne ressemble à ceux d'*H. afarensis* — *H. cornelianum* (relation phylétique ou parallélisme?).

3. Le crâne d'*H. turkanense* n'a pas les mêmes proportions que ceux d'*H. africanum* (Churcher & Richardson, 1978: 396, 400). Sa ressemblance "frappante" avec le crâne d'*H. hippidiodum* (Hooijer, 1975: 21) ne tient qu'à l'absence de FPO; ce qu'on connaît d'*H. hippidiodum* le rapproche d'*H. houfenense*.

4. Le crâne d'*H. turkanense* ne ressemble pas aux crânes des niveaux supérieurs de Maragha attribués à *H. dietrichi* (Bernor, 1978: 53). Ces derniers présentent une échancrure naso-incisive profonde mais gardent un vomer asinien et un rapport museau/palais primitif. Ces trois caractères les rapprochent de *Probosciparion sinense* (Eisenmann, 1981).

CONCLUSIONS

Les plus anciens crânes d'Afrique (*H. africanum* du Vallésien de Bou Hanifia) présentent une morphologie évoluée par rapport à celle de leur contemporain d'Europe (*C. catalaunicum* du Vallésien d'Hostalets de Pierola). Ils ressemblent plus à des crânes du Clarendonian supérieur que du Clarendonian inférieur des U.S.A.

La lignée plio-pléistocène d'Afrique de l'Est (*H. afarensis* — *H. cornelianum*) peut s'enraciner dans l'*H. africanum* de Bou Hanifia. On ne peut cependant pas exclure une autre filiation, à partir de formes plus primitives, quoique plus jeunes (*H. turkanense* de Lothagam; *Hipparion* sp. de Langebaanweg E). En revanche, on peut exclure la dérivation de ces derniers à partir d'*H. africanum*, espèce trop évoluée.

Les *Hipparion* mio-pliocènes d'Afrique de l'Est (*H. turkanense* de Lothagam) et du Sud (*Hipparion* sp. de Langebaanweg) sont donc apparus soit à la suite d'une immigration nouvelle soit par évolution sur place. Dans la première hypothèse, *H. turkanense* pourrait dériver d'*H. antelopinum* des Siwalik: les deux crânes se ressemblent beaucoup mis à part la fosse préorbitaire. Dans la seconde hypothèse, les *Hipparion* mio-pliocènes africains seraient les descendants d'un *Hipparion* africain aussi primitif que *C. catalaunicum*. Cet ancêtre hypothétique est peut-être représenté par certains fossiles africains miocènes qu'on ne peut pas attribuer à *H. africanum* (Eisenmann, 1980 b: 78) mais son crâne n'a pas encore été découvert. Il y aurait alors un parallélisme entre *H. turkanense* et *H. antelopinum* qui confirmerait les idées de Sondaar (1971: 438; Sen, Sondaar & Staesche, 1978: 380).

Un autre exemple de parallélisme entre Asie et Afrique pourrait être celui d'*H. houfenense* du Pliocène de Chine et d'*H. afarensis* du Pliocène d'Ethiopie. Mais là encore on ne peut exclure l'arrivée en Afrique d'une nouvelle vague d'immigrants.

Les résultats phylétiques de cette étude (fig. 6), parfois en désaccord avec des notions communément admises, montrent que la fosse préorbitaire n'est pas un bon caractère pour évaluer la proximité de deux espèces. Etant donné la richesse du matériel et sa dispersion dans les collections de l'Ancien et du Nouveau Monde, seul un travail d'équipe utilisant les mêmes méthodes d'observation peut venir à bout des problèmes posés par les *Hipparion*, leur origine et leur évolution.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alberdi, M.T. – El genero *Hipparion* en España. Nuevas formas de Castilla y Andalucía, revisión e historia evolutiva. Trab. sobre Neogeno-Cuat. **1**, 1–146 (1974).
- Ameur, C.R.; J.J. Jaeger & J. Michaux – Radiometric age of early *Hipparion* fauna in North West Africa. Nature **261**, 38–39 (1976).
- Ameur, C.R.; G. Bizon; J.J. Jaeger; J. Michaux & C. Muller – A propos de l'immigration des Hipparions en Afrique du Nord. 7e R.A.S.T., Lyon, **8** (1979).
- Arambourg, C. – Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. Mém. Serv. Carte géol. Algérie, N.S. Paléont., **4**, 1–161 (1959).
- Aronson, J.L.; T.J. Schmitt; R.C. Walter; M. Taieb; J.J. Tiercelin; D.C. Johanson; C.W. Naeser & A.E.M. Nairn – New geochronologic and palaeomagnetic data for the hominid-bearing Hadar formation of Ethiopia. Nature **267** (5609), 323–327 (1977).
- Bernor, R.L. – The Mammalian systematics, biostratigraphy, and biochronology of Maragheh and its importance for understanding Late Miocene Hominoid zoogeography and evolution. Univ. Calif. Dept. Anthropol., unpubl. Ph. Dissertation, 1–314 (1978).
- Bernor, R.L.; M.O. Woodburne & J.A. Van Couvering – A contribution to the chronology of some old world Miocene faunas based on Hipparionine Horses. Géobios (13) fasc. **5**, 705–739 (1980).
- Boné, E.L. & R. Singer – *Hipparion* from Langebaanweg, Cape Province, and a revision of the genus in Africa. Ann. South Afr. Mus. **48** (16), 273–397 (1965).
- Chiu Chan-Siang – Notes on the first discovery of the skull of *Hipparion houfenense*. Vert. PalAsiat. **18** (2), 131–137 (1980).
- Churcher, C.S. & M.L. Richardson – Equidae In: V.J. Maglio & H.B.S. Cooke, eds “Evolution of African Mammals”, Harvard Univ. Press, Cambridge, 379–422 (1978).
- Cooke, H.B.S. – A critical revision of the Quaternary Perissodactyla of Southern Africa. Ann. South Afr. Mus. **31**, pt 4, 393–479 (1950).
- Drake, R.E.; G.H. Curtis; T.E. Cerling; B.W. Cerling & J. Hampel – KBS Tuff dating and geochronology of tuffaceous sediments in the Koobi Fora and Shungura Formations, East Africa. Nature **283** (5745), 368–372 (1980).
- Eisenmann, V. – Nouveaux crânes d'Hipparions (Mammalia, Perissodactyla) pliopléistocènes d'Afrique orientale (Ethiopie et Kenya): *Hipparion sp.*, *Hipparion cf. ethiopicum* et *Hipparion afarense* nov. sp. Géobios (9) fasc. **5**, 577–605 (1976).
- Eisenmann, V. – Le genre *Hipparion* (Mammalia, Perissodactyla) et son intérêt biostratigraphique en Afrique. Bull. Soc. géol. Fr. 7e sér., **21** (3), 277–281 (1979).
- Eisenmann, V. – Les Chevaux (*Equus sensu lato*) fossiles et actuels: crânes et dents jugales supérieures. Cah. Pal., 1–186 (1980a).
- Eisenmann, V. – Caractères spécifiques et problèmes taxonomiques relatifs à certains Hipparions africains. In R.E. Leakey & B.A. Ogot, eds “Actes du 8e Congr. Panafricain de Préhistoire et des Études du Quaternaire, Nairobi”, 77–81 (1980b).
- Eisenmann, V. – Family Equidae. In J.M. Harris, ed. “Koobi Fora Research Project, vol. 2: Plio-Pleistocene Ungulates from East of Lake Turkana, pt 1: Proboscidea, Perissodactyla and Suidae, Clarendon Press, Oxford (sous presse).

- Eisenmann, V. – Les caractères évolutifs des crânes d'*Hipparion* s.l. (Mammalia, Perissodactyla) et leur interprétation. C. r. Acad. Sci. Paris, **293**, 735–738 (1981).
- Eisenmann, V. & J. Brunet – Présence simultanée de Cheval et d'*Hipparion* dans le Villafranchien moyen de France à Roccaneyra (Puy-de-Dôme); étude critique de cas semblables (Europe et Proche-Orient). In M.N. Alekseev et al., eds "Coll. Papers Intern. Coll. Moscow on the problem: The boundary between Neogene and Quaternary" **4**, 104–122 (1973).
- Forstén, A.M. – Revision of the Palearctic *Hipparion*. Acta Zool. Fennica, **119**, 1–134 (1968).
- Hay, R.L. – Geology of the Olduvai Gorge. A study of sedimentation in a semiarid basin. Univ. Calif. Press, 1–197 (1976).
- Hendey, Q.B. – Palaeoecology of the late Tertiary fossil occurrences in "E Quarry", Langebaanweg, South Africa, and a reinterpretation of their geological context. Ann. South Afr. Mus. **84** (1), 1–104 (1981).
- Hooijer, D.A. – Miocene to Pleistocene Hipparions of Kenya, Tanzania and Ethiopia. Zool. Verhand. (**142**), 1–75 (1975).
- Hooijer, D.A. – The Late Pliocene Equidae of Langebaanweg, Cape Province, South Africa. Zool. Verhand. (**148**), 1–39 (1976).
- Hooijer, D.A. & V.J. Maglio – Hipparions from the Late Miocene and Pliocene of Northwestern Kenya. Zool. Verhand. (**134**), 1–32 (1974).
- McFadden, B.J. – The Miocene horse *Hipparion* from North America and from the type locality in Southern France. Palaeont. **23** (3), 617–635 (1980).
- McFadden, B.J. & M.F. Skinner – Earliest holarctic hipparion, *Cormohipparion goorisi* n. sp. (Mammalia, Equidae), from the Barstovian (middle Miocene) Texas gulf coastal plain. J. Pal. **55** (3), 619–627 (1981).
- Pilbeam, D.R.; A.K. Behrensmeyer; J.C. Barry & S.M. Ibrahim Shah – Miocene sediments and faunas of Pakistan. Postilla (**179**), 1–45 (1979).
- Sen, S.; P.Y. Sondaar & U. Staesche – The biostratigraphical applications of the genus *Hipparion* with special references to the Turkish representatives. Kon. Ned. Akad. Wetensch. Proc., ser. B, **81** (3), 370–385 (1978).
- Simpson, G.G. – Large pleistocene Felines of North America. Am. Mus. Novitates (**1136**), 1–27 (1941).
- Skinner, M.F. & B.J. McFadden – *Cormohipparion* n. gen. (Mammalia, Equidae) from the North American Miocene (Barstovian-Clarendonian). J. Pal. **51** (5), 912–926 (1977).
- Sondaar, P. – The Samos *Hipparion*. Proc. Kon. Nederl. Akad. Wetensch., ser. B **74** (4), 417–441 (1971).
- Woodburne, M.O. & R.L. Bernor – On superspecific groups of some old world Hipparionine Horses. J. Pal. **54** (6), 1319–1348 (1980).