

Analyses multidimensionnelles de métapodes d'*Equus sensu lato* (Mammalia, Perissodactyla)

par Véra EISENMANN et Abdallah KARCHOUD

Résumé. — Étude de 14 mesures sur 400 métapodes d'espèces et hybrides actuels (*E. grevyi*, *E. burchelli*, *E. quagga*, *E. zebra*, *E. africanus*, *E. asinus*, *E. hemionus*, *E. kiang*, *E. przewalskii*, *E. caballus*, mulets, bardots) et 400 métapodes d'espèces fossiles d'Amérique du Nord (*E. shoshonensis*, *E. occidentalis*, *E. conversidens leoni*), d'Europe (*E. stenonis vireti*, *E. mosbachensis*) et d'Afrique (*E. tabeti*, *E. mauritanicus*). La discrimination entre espèces ou groupes d'espèces est possible, surtout sur les MC III. Le caractère distinctif principal est la gracilité. Les interprétations des plans factoriels et des diagrammes des rapports se confirment et se complètent. Les dimensions du crâne sont mieux corrélées aux diamètres qu'aux longueurs des métapodes. Les MC III et MT III fossiles présentent des diaphyses relativement plus développées que les épiphyses ; les MT III fossiles possèdent en outre une facette pour le cuboïde moins développée que les actuels. Dans l'hypothèse de bonnes relations morphofonctionnelles au niveau des métapodes, *E. tabeti* était adapté à des paysages désertiques comme les Hémioniens actuels ; *E. shoshonensis* et *E. conversidens leoni* devaient habiter le même genre de biotope, quel qu'il fût.

Abstract. — Correspondence analyses and usual statistical data on 14 measurements taken on 400 modern and 400 fossil metapodials. Beside members of every modern species, were also studied some hybrids (mules and hinnies). Fossil forms are : *E. shoshonensis* (Hemphillian, Idaho, USA), *E. stenonis vireti* (Villafranchian, Drôme, France), *E. tabeti* (Lower Pleistocene, Constantinois, Algeria), *E. mauritanicus* (Middle Pleistocene, Oranais, Algeria), *E. mosbachensis* (Middle Pleistocene, Hesse, Germany), *E. occidentalis* (Holocene, California, USA), *E. conversidens leoni* (Holocene, Nuevo Leon, Mexico). The discrimination between species or groups of species is possible, chiefly on MC III. The most distinctive character is the slenderness. The interpretations of correspondence analyses and ratio diagrams support and complete each other. The skull size is better correlated to the metapodial diameters than to the metapodial lengths. Fossil metapodials have relatively larger diaphyses and smaller epiphyses than modern ; fossil MT III have smaller articular surfaces for the cuboid. Assuming good morphofunctional relations, *E. tabeti* must have lived in desertic landscapes like modern Half Asses. *E. shoshonensis* and *E. conversidens leoni* must both have been adapted to the same kind of biotope, whatever it has been.

V. EISENMANN, LA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, 8, rue de Buffon, 75005 Paris. RCP 292 du CNRS « Anthropologie des Hommes fossiles et Paléontologie des Vertébrés du Tertiaire et du Quaternaire d'Afrique et d'Asie Tropicale ». RCP 641 du CNRS « Indicateurs paléobiologiques de milieux ».

A. KARCHOUD, Docteur-Ingénieur, Assistant à l'ECAM de Paris, 67, rue Jean-Longuet, 92290 Chatenay-Malabry.

INTRODUCTION

Un travail de biométrie consacré aux métapodes d'*Equus* a déjà été publié par l'un d'entre nous (EISENMANN, 1979c). Les métacarpiens (MC III) et métatarsiens (MT III)

principaux des espèces actuelles et de certaines espèces fossiles y sont décrits et comparés à l'aide de diagrammes de rapports (« ratio diagrams » de SIMPSON). Sur ces diagrammes il y a juxtaposition de diverses variables de sorte que la morphologie « moyenne » du MC III ou du MT III d'une espèce est transcrite par une courbe. Cette technique, satisfaisante à bien des points de vue, présente l'inconvénient des études faites mesure par mesure et espèce par espèce : l'absence d'une vue d'ensemble sur les ressemblances entre toutes les espèces et les relations entre toutes les mesures.

Dans le cadre d'une Thèse de Docteur-Ingénieur soutenue à l'Université Pierre et Marie Curie, Paris, le co-auteur a étudié l'ensemble des os des membres des *Equus* actuels à l'aide d'analyses multidimensionnelles (KARCHOUD, 1980). Une autre partie de sa thèse est consacrée aux analyses séparées des MC III et MT III des espèces actuelles et de quelques espèces fossiles. Les échantillons analysés sont souvent plus riches qu'en 1979 ; en outre des espèces non examinées précédemment, notamment nord-américaines, figurent dans le nouveau matériel. Nous présentons donc ici non seulement une façon différente de traiter les mêmes données mais aussi un apport de données nouvelles. Nous allons rendre compte des analyses multidimensionnelles faites par KARCHOUD, comparer leurs résultats avec les interprétations des diagrammes proposées par EISENMANN et présenter tableaux de mesures, diagrammes de rapports et interprétations pour les espèces dont les métapodes sont étudiés pour la première fois.

Nous avons en outre tenté d'évaluer les corrélations entre les variables des métapodes et quelques variables crâniennes afin de déterminer dans quelle mesure les dimensions d'un métapode permettent de prédire celles d'un crâne appartenant à la même espèce et réciproquement.

ANALYSES FACTORIELLES DES CORRESPONDANCES

1. Méthodes

Il convient de donner ici quelques précisions sur les méthodes utilisées sans toutefois revenir aux bases théoriques exposées par BENZECRI *et al.* (1973).

Comme les autres analyses multidimensionnelles, l'analyse factorielle des correspondances considère simultanément tous les spécimens et toutes leurs mesures (ou variables) ; contrairement à l'analyse en composantes principales, elle tient compte de la « forme » (proportions relatives) des spécimens plus que de leur « taille » (dimensions absolues). L'interprétation des nuages multidimensionnels, composés de tous les points correspondant aux individus et aux variables, est facilitée par la projection de ces nuages sur quelques plans privilégiés définis chacun par deux axes factoriels. Comme l'information contenue dans les plans successifs diminue progressivement, il suffit souvent en pratique d'interpréter les plans engendrés par les deux, trois ou quatre premiers axes qui contiennent la plus grande partie de l'information. Schématiquement on utilise les éléments suivants :

— des calculs permettent de savoir quelles variables déterminent le mieux les axes factoriels d'un plan ;

— les variables projetées au milieu d'un nuage de spécimens sont celles qui caractérisent le mieux ces spécimens et inversement ;

— les spécimens qui se ressemblent le plus (par la forme, non par la taille) sont rapprochés sur le plan de projection et inversement.

2. Matériel

a — Espèces actuelles

La nomenclature utilisée et la répartition géographique ont été discutées et précisées à plusieurs reprises, notamment dans EISENMANN (1980) ; nous n'y reviendrons pas.

Toutes les espèces sauvages sont représentées dans notre matériel, quoique de façon inégale ; quelques spécimens domestiques et quelques hybrides entrent aussi dans les analyses ; l'ensemble se compose de 197 MC III et 197 MT III. Dans l'énumération qui suit, le code utilisé dans les analyses figure entre parenthèses après le nom de l'espèce.

1. Zébrins

Equus grevyi (G) : 26 individus.

Equus burchelli (B) : 53 individus dont 27 proviennent de régions situées au nord du Zambèze, 7 appartiennent à des sous-espèces méridionales et 19 sont d'origine géographique inconnue.

Equus quagga (Q) : 7.

Equus zebra (Z) : 23.

2. Asiniens

E. africanus (A) : 9.

E. asinus, ânes domestiques (AD) : 6.

3. Hémiioniens

E. hemionus (H) : 31.

E. kiang (K) : 5.

4. Caballins

E. przewalskii (P) : 27.

E. caballus, chevaux domestiques (C) : 5 ; hybride de cheval domestique et sauvage (CP) : 1.

5. Hybrides de Chevaux et d'Ânes domestiques

Mules (UM) : 2.

Bardots (NH) : 2.

Par rapport au matériel étudié par EISENMANN en 1979, il y a enrichissement notamment par l'introduction de spécimens appartenant à des formes méridionales d'*E. burchelli* et à *E. quagga* ; à *E. zebra zebra* ; *E. asinus* ; *E. kiang* ; *E. caballus* et à des hybrides.

b — Espèces fossiles

Le matériel provient de gisements dont les âges sont compris entre le Pliocène moyen (environ 3,5 millions d'années (MA)) et l'Holocène (il y a environ 10 000 ans) et qui se trouvent en Amérique du Nord, en Europe et en Afrique du Nord.

1. *Equus shoshonensis* (ID) : 44 MC III et 44 MT III (tabl. I)

Cette espèce décrite par GIDLEY (1930) et étudiée par GAZIN (1936) provient de la formation de Hagerman, Idaho, USA. Le site « Horse Quarry » a livré la majorité du matériel ; il est daté d'environ 3,3 MA (NEVILLE *et al.*, 1979, fig. 9). *E. shoshonensis* a été mis en synonymie avec *E. simplicidens* par SKINNER *et al.* (1972 : 118) ; tant que cette dernière espèce, décrite sur une jugale supérieure, ne sera pas mieux définie, il paraît préférable de conserver le nom de *shoshonensis* pour le riche matériel d'*Equus* de l'Idaho.

TABLEAU I. — *Equus shoshonensis* (Hagerman, Idaho, USA), métapodes.

	Mesures	n	\bar{x}	min.	max.	s	v
MC III	1	48	242.9	229	255.5	6.00	2.47
	2	48	235.6	224	247	5.47	2.32
	3	48	34.1	30	39.1	1.76	5.18
	4	48	26.6	23	30	1.62	6.09
	5	48	51.4	46	57.5	2.09	4.06
	6	48	32.8	30	36	1.30	3.97
	7	46	41.8	38	46	1.94	4.64
	8	48	15.3	13	18	1.27	8.29
	8'	45	8.7	5	10	0.99	11.34
	10	48	47	43	50	1.53	3.25
	11	48	45.7	42	49	1.50	3.28
	12	48	34.9	32.2	37	1.04	2.97
	13	48	28.7	26.5	30.2	1.04	3.61
	14	48	31.7	29	33	1.09	3.43
MT III	1	48	274.1	260	285	6.72	2.45
	2	44	269.4	257	280	6.62	2.46
	3	48	32.8	30	37	1.61	4.89
	4	48	31.9	29	37	1.80	5.65
	5	47	50.4	47	54	1.68	3.34
	6	44	41.0	38.5	43.5	1.64	3.99
	7	45	44.7	42	47	1.65	3.69
	8	43	10.4	7.5	14	1.41	13.52
	10	46	46.5	43	52	1.97	4.23
	11	47	45.1	42.2	47	1.36	3.01
	12	47	35.6	32.2	38	1.27	3.58
	13	46	27.7	25.2	30	1.04	3.76
	14	47	31.4	28.5	34	1.21	3.85

Mesures en millimètres. MC III : troisième métacarpien ; MT III : troisième métatarsien. n : nombre de spécimens mesurés ; \bar{x} : moyenne ; min. : valeur minimale observée ; max. : valeur maximale observée ; s : écart-type ; v : coefficient de variation. Les mesures sont définies dans le texte et dans les légendes des figures 1 et 6.

2. *Equus stenorhis vireti* (SV) : 30 MC III et 43 MT III

Cette sous-espèce d'*E. stenorhis* (Prat, 1964) provient de Saint-Vallier, France (VIRET, 1954) ; le gisement serait vieux d'environ 2 ou 2,5 MA (HEINTZ, 1969). On admet généralement qu'*E. stenorhis* et *E. shoshonensis* sont apparentés mais il existe des différences entre

les crânes et les dents supérieures des formes nord-américaines et européennes (EISENMANN, 1980) ; une étude sur place du matériel américain les a confirmés.

3. *Equus tabeti* (TA) : 16 MC III et 14 MT III

ARAMBOURG (1970) a décrit cet *Equus* du gisement de l'Aïn Hanech, Algérie. L'âge n'est pas connu de façon précise mais devait être proche de celui du Bed II d'Olduvai, soit 1,15 à 1,7 MA environ (HAY, 1976). Le crâne est inconnu ; les dents peuvent évoquer à la fois les Zébrins et les Asiniens actuels ; les éléments squelettiques font penser aux Hémioniens. C'est pourquoi CURCHER & RICHARDSON (1978) mettent en synonymie *E. tabeti* et *E. burchelli* tandis qu'ARAMBOURG (1970) et AZZAROLI (1979) en font une espèce asinienne. D'après EISENMANN (1979a, 1980, 1981 et sous presse), *E. tabeti* peut être rattaché à un rameau commun aux Asiniens et aux Hémioniens ; il n'existe pas actuellement d'argument valable pour en faire un Zébrin.

4. *Equus mauritanicus* (MA) : 24 MC III et 22 MT III

L'espèce a été décrite par POMEL (1897) du gisement de Ternifine, Algérie. Ternifine serait un peu plus jeune qu'Ubeidiya, Israël (JAEGER, 1975) dont l'âge est probablement compris entre 700 000 ans et 1 MA (BAR-YOSEF & TCHERNOV, 1972 ; TCHERNOV, 1981 : 70). La ressemblance entre *E. mauritanicus* et les Couaggas (*E. burchelli* et *E. quagga*), déjà notée par ARAMBOURG, a été argumentée en détail par EISENMANN (1979b, 1980 et 1981) qui fait d'*E. mauritanicus* un rameau latéral de la lignée des Couaggas (1979a).

5. *Equus mosbachensis* (MB) : 17 MC III et 15 MT III

De même âge approximatif que l'espèce précédente, *E. mosbachensis* provient de Mosbach en Allemagne (BRÜNING, 1974). Sa morphologie crânienne et dentaire le rattache aux Caballins actuels (REICHENAU, 1915 ; EISENMANN, 1980 et 1981).

6. *Equus occidentalis* (OC) : 31 MC III et 27 MT III (tabl. II)

C'est dans les puits d'asphalte de Rancho La Brea, à Los Angeles, qu'ont été recueillis en abondance les restes d'*E. occidentalis* (MERRIAM, 1913 ; WILLOUGHBY, 1948 ; STOCK, 1972). D'après des datations encore inédites, leur âge serait compris entre 8 000 et 40 000 ans environ. WILLOUGHBY (1974 : 382) rapproche cette espèce des Couaggas modernes ; BENNETT (1980) en fait l'espèce sœur d'*E. burchelli* (mais non d'*E. quagga*). D'après EISENMANN, le crâne d'*E. occidentalis* ne peut être rapproché d'aucun crâne d'*Equus* actuel (1980 et observations récentes inédites).

7. *Equus conversidens leoni* (SJ) : 29 MC III et 30 MT III (tabl. III)

Il s'agit aussi d'une forme nord-américaine récente, âgée de 25 000 ans environ (STOCK, 1950) ; le crâne est inconnu mais des dents et des restes squelettiques abondants ont été trouvés à San Josecito au Mexique ; leur variation a été étudiée par DEVIN (1968). D'après Stock, le squelette évoquerait à la fois *E. burchelli* et *E. przewalskii*. Les affinités de l'espèce *conversidens* et de la sous-espèce *leoni* ne pourront être précisées qu'après la découverte de crânes bien conservés, de séries jugales et d'os des membres associés.

TABLEAU II. — *Equus occidentalis* (Rancho La Brea, Californie, USA), métapodes.

	Mesures	n	\bar{x}	min.	max.	s	v
MC III	1	32	253.6	241	269.5	6.68	2.63
	2	31	243.7	230	260	6.98	2.86
	3	34	39.7	35	43	1.90	4.78
	4	34	30.4	28	33	1.27	4.19
	5	34	59.0	56	69.5	2.86	4.85
	6	34	37.3	35	39.1	1.32	3.56
	7	34	48.5	45	54	2.29	4.73
	8	34	17.2	13	20	1.67	9.73
	8'	33	9.8	7	12	1.28	13.07
	10	33	52.0	47.5	58	2.29	4.41
	11	31	54.7	49.0	57.5	1.95	3.56
	12	30	40.3	36.5	44	1.87	4.65
	13	32	32.8	30.5	35	1.32	4.02
	14	31	35.3	33	37.4	1.31	3.71
MT III	1	31	290.9	276.5	310	8.81	3.03
	2	27	285.6	272.0	304	8.85	3.10
	3	36	39.1	32.0	42	2.11	5.41
	4	36	37.0	31.0	40	1.92	5.20
	5	32	59.1	54.0	63.5	2.45	4.15
	6	33	49.4	45.0	53.0	2.03	4.10
	7	31	53.5	50.0	59.0	2.26	4.23
	8	30	14.6	12.0	20.0	1.55	10.58
	10	30	54.6	50.0	60.0	2.54	4.66
	11	29	55.7	52.0	60.0	1.91	3.44
	12	29	42.4	40.0	45.5	1.34	3.16
	13	31	33.1	31.0	36.6	1.36	4.11
	14	31	37.2	35.0	40.0	1.22	3.28

Même légende que pour le tableau I.

Outre les espèces fossiles étudiées en 1979, le matériel comprend ici trois formes nord-américaines. Pour les espèces déjà étudiées, le nombre d'individus est plus petit que dans les tableaux publiés en 1979 parce que seuls les spécimens entiers et bien conservés peuvent être traités par les analyses multidimensionnelles.

Au total, les analyses ont été faites sur environ 400 métapodes actuels et 400 fossiles (moitié MC III et moitié MT III).

3. Mesures

Les mesures prises sur les métapodes ont été explicitées dans le travail précédent (EISENMANN, 1979c, fig. 1-8). La variation excessive des mesures 8' et 9 du MC III (facette postérieure pour l'unciforme et facette pour le trapézoïde) et de la mesure 9 du MT III (facette pour le petit cunéiforme) les a fait exclure des analyses factorielles. Au total, 13 variables ont été retenues pour chaque métapode :

MC 1 et MT 1 = longueur maximale ; MC 2 et MT 2 = longueur externe ; MC 3 et MT 3 = diamètre transverse (DT) au milieu de la diaphyse ; MC 4 et MT 4 = diamètre antéropostérieur (DAP) au milieu de la diaphyse ; MC 5 et MT 5 = DT de l'extrémité proximale ; MC 6 et MT 6 = DAP de l'extrémité proximale ; MC 7 = diamètre de la facette articulaire pour le magnum ; MT 7 = diamètre de la facette articulaire pour le grand cunéiforme ; MC 8 = diamètre de la facette antérieure pour l'unciforme ; MT 8 = diamètre de la facette pour le cuboïde ; MC 10 et MT 10 = DT sus-articulaire distal ; MC 11 et MT 11 = DT articulaire distal ; MC 12 et MT 12 = DAP de la quille articulaire ; MC 13 et MT 13 = DAP minimal du condyle interne ; MC 14 et MT 14 = DAP maximal du condyle interne.

TABLEAU III. — *Equus conversidens leoni* (San Josecito, Nuevo Leon, Mexique), métapodes.

	Mesures	n	\bar{x}	min.	max.	s	v
MC III	1	30	223.8	207.5	231	5.57	2.49
	2	29	217	200	225	5.73	2.64
	3	30	33.1	30.5	37.1	1.41	4.24
	4	29	26	23	28.5	1.26	4.86
	5	29	48.3	44.5	53	2.06	4.27
	6	29	31.3	30	34.5	1.24	3.95
	7	28	39.7	35	43.5	1.79	3.68
	8	29	14.8	11.5	18	1.49	10.07
	8'	28	8.4	7	11	1.11	13.15
	10	30	42.1	38.5	45	1.57	3.73
	11	30	42.7	40.5	47	1.57	3.68
	12	30	32.4	30	34.5	0.97	3.01
	13	30	26.7	24	28.5	0.91	3.40
	14	30	29.1	26.5	32	1.15	3.95
MT III	1	30	262.9	244	276	6.95	2.64
	2	29	257.8	239	271.5	7.02	2.72
	3	30	33.1	28.5	38	1.95	5.89
	4	30	31.6	28	35	1.40	4.43
	5	30	48.6	46	52	1.40	2.88
	6	29	40.9	38	44.5	1.64	4.01
	7	30	43.8	41	46.5	1.43	3.25
	8	30	10.9	8	14	1.40	12.81
	10	30	43.7	41	48	1.65	3.78
	11	29	43.6	41	46.5	1.42	3.25
	12	30	33.9	32	37	1.19	3.52
	13	30	27.3	25.3	30	0.99	3.62
	14	30	30.5	28	34	1.33	4.38

Même légende que pour le tableau I.

CORRÉLATIONS ENTRE VARIABLES CRÂNIENNES ET MÉTAPODIALES

1. Mesures

Aux variables des MC III et MT III qui viennent d'être énumérées, ont été ajoutées trois variables crâniennes : la longueur basilaire L 1, la largeur frontale T 13 et la longueur

de la série dentaire jugale supérieure L 8. Ces mesures ont été définies à plusieurs reprises (notamment dans EISENMANN, 1980, fig. 4-5) et nous ne reviendrons pas sur leur description.

2. Matériel

Il est bien évident que les corrélations entre les dimensions de différents os ne peuvent être étudiées que chez les espèces actuelles qui seules présentent en nombre suffisant des squelettes complets où têtes et membres sont associés de façon certaine. Notre matériel se compose ici de 138 individus de diverses espèces actuelles d'*Equus*.

3. Méthodes

KARCHOUD (1980 : 68) a étudié l'influence des trois mesures crâniennes citées plus haut sur un tableau comprenant humérus, fémurs, radius, tibias, MC III et MT III (62 variables au total) sur 138 individus. Il n'a pas encore été possible de réaliser une analyse factorielle regroupant uniquement les MC III, les MT III et les trois variables crâniennes à étudier. C'est dommage car une telle analyse aurait utilisé un échantillon plus riche (pour certains squelettes, crânes et métapodes sont présents alors que d'autres os longs manquent) et aurait permis de mieux préciser les corrélations recherchées. Mais dès à présent, nous pouvons tenter de réfléchir sur les matrices de corrélations calculées par KARCHOUD pour les MC III et les MT III.

I. ANALYSES FACTORIELLES DES CORRESPONDANCES

TROISIÈMES MÉTACARPIENS (MC III)

Les MC III des espèces actuelles et fossiles ont été traités ensemble, au cours de la même analyse, mais ils seront commentés et figurés séparément.

1. Plan des axes F 1 et F 2

• Le plan des axes F 1 et F 2 (fig. 1) rend compte de la majeure partie de l'information (58,9 % de l'inertie au niveau du premier axe et 10,1 % au niveau du second). L'axe F 1 est déterminé par la longueur MC 1 (MC 2 qui apporte à peu près la même information a été mis en variable supplémentaire) opposée à toutes les mesures transverses, notamment au DT diaphysaire MC 3 et, à un moindre degré, au DT proximal MC 5 et aux DT distaux MC 10 et MC 11. L'axe F 2 est déterminé par les dimensions de la facette pour le magnum MC 7 et le DAP diaphysaire MC 4 opposés aux diamètres transverses distaux MC 10 et MC 11 ; à un plus faible degré, le DAP articulaire proximal MC 6 intervient à côté de MC 7 et MC 4 en s'opposant au DAP de la quille articulaire MC 12 qu'on trouve non loin des MC 10 et MC 11. Les variables MC 8, MC 13 et MC 14 jouent un rôle négligeable. Schématiquement, l'axe F 2 oppose la plupart des diamètres proximaux et diaphysaires aux diamètres distaux.

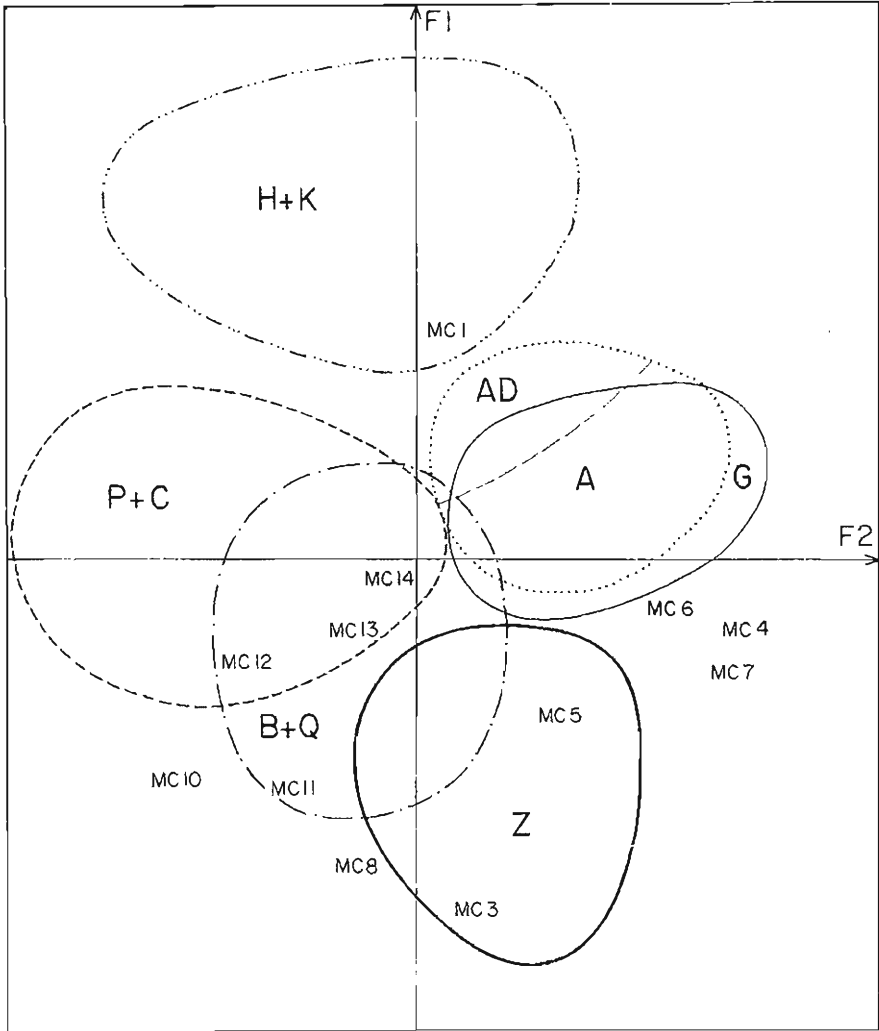


Fig. 1. — Troisièmes métacarpiens d'*Equus* actuels : analyse des correspondances, plan des axes factoriels 1 et 2.

A : *E. africanus* ; AD : *E. asinus* ; B : *E. burchelli* ; C : *E. caballus* ; G : *E. grevyi* ; H : *E. hemionus* ; K : *E. kiang* ; P : *E. przewalskii* ; Q : *E. quagga* ; Z : *E. zebra*.

MC 1 : longueur maximale ; MC 3 : diamètre transverse (DT) diaphysaire ; MC 4 : diamètre antéro-postérieur (DAP) diaphysaire ; MC 5 : DT articulaire proximal ; MC 6 : DAP articulaire proximal ; MC 7 : diamètre de la facette articulaire (DFA) pour le magnum ; MC 8 : DFA antérieure pour l'unciforme ; MC 10 : DT sus-articulaire distal ; MC 11 : DT articulaire distal ; MC 12 : DAP de la quille articulaire ; MC 13 : DAP minimal du condyle interne ; MC 14 : DAP maximal du condyle interne.

• La disposition des espèces actuelles sur ce plan évoque celle qui est apparue lors de l'étude des crânes (EISENMANN & TURLOT, 1978, fig. 6, 10 ; EISENMANN, 1980, fig. 12, 14) : sur un cercle dont le centre serait à l'intersection des deux axes, on trouve successivement *E. quagga* et *E. burchelli*, les Caballins, les Hémioniens, les Asiniens et *E. zebra*. Toutefois, dans le cas présent, *E. grevyi* se projette avec les Asiniens au lieu d'occuper une place intermédiaire entre *E. burchelli* et *E. zebra*. On remarque aussi un chevauchement important entre *E. burchelli* et ses voisins : les Caballins d'une part et *E. zebra* d'autre part.

— Les MC III des Hémioniens sont caractérisés par leur gracilité qui les oppose aux *E. zebra* et *E. burchelli*. Ils ont en outre une facette pour le magnum peu développée.

— *E. grevyi* et les Asiniens ont de faibles DT sus-articulaires distaux et, à un moindre degré, de faibles MC 3, MC 8, MC 11 et MC 12 tandis que la longueur et les DAP articulaire proximal et diaphysaire sont assez élevés (MC 6 et MC 4).

— *E. zebra* est l'espèce la plus trapue, avec de forts DT et une grande facette pour l'unciforme (MC 8).

— *E. burchelli* possède des MC III un peu moins trapus mais à extrémités distales bien développées. On remarque qu'il existe un recouvrement entre *E. burchelli* et toutes les espèces actuelles sauf les Hémioniens. Les *E. burchelli* méridionaux seraient un peu plus graciles que les septentrionaux.

— Les *E. quagga* ne peuvent pas être distingués des *E. burchelli*. Sur les 7 MC III étudiés, 5 se placent plutôt avec les formes septentrionales d'*E. burchelli* ; il n'y a donc pas de cline pour les MC III, qui permettrait de passer des sous-espèces du nord aux sous-espèces du sud et dont *E. quagga* serait l'extrême.

— Les MC III d'*E. przewalskii* présentent une gracilité moyenne et une extrémité distale bien développée : forte quille et fort condyle interne. Le DAP diaphysaire est faible et l'extrémité proximale peu développée, surtout en ce qui concerne la facette pour le magnum (MC 7).

— Les deux MC III de bardots se placent entre le nuage des Hémioniens et celui des Caballins tandis que les deux MC III de mullets sont dans la zone de recouvrement des Caballins et des Couaggas.

• En ce qui concerne les espèces fossiles (fig. 2), on remarque de très forts recouvrements. La discrimination se fait surtout le long de l'axe F 1 tandis que l'axe F 2 ne sépare bien qu'*E. mosbachensis* (MB) d'*E. conversidens leoni* (SJ).

— Les MC III d'*E. tabeti* (TA) sont peu différents de ceux des Hémioniens sauf par le plus faible développement des DT distaux, ce qui a pour effet d'attirer leur nuage du côté des Asiniens.

— Chez *E. conversidens leoni* (SJ), les MC III ressemblent à ceux des Asiniens et d'*E. grevyi* ; leur nuage recoupe aussi en grande partie celui d'*E. shoshonensis* (ID). Un spécimen de cette dernière espèce, non numéroté mais portant la lettre K, se rapproche des MC III d'*E. occidentalis* par sa robustesse et sa grande facette pour le magnum.

— Le nuage des MC III d'*E. mauritanicus* (MA) recoupe ceux des *E. zebra* et *E. burchelli* actuels et se trouve inclus à l'intérieur de celui d'*E. occidentalis* (OC). Deux MC III d'*E. mauritanicus* (TER 404 et 405) sont plus longs et plus minces que les autres, d'où leur projection à proximité d'*E. shoshonensis* ; à l'inverse, TER 335 est particulièrement court et son extrémité distale relativement plus développée le classe parmi les *E. mosbachensis*.

— *E. stenorhis vireti* (SV) possède les MC III les plus trapus et se trouve ainsi à l'opposé d'*E. tabeti*. Chez SV, la facette pour l'unciforme (MC 8) est particulièrement bien développée. Des recouvrements existent avec *E. mauritanicus*, *E. occidentalis*, *E. mosbachensis* et, parmi les actuels, avec *E. zebra* et *E. burchelli*.

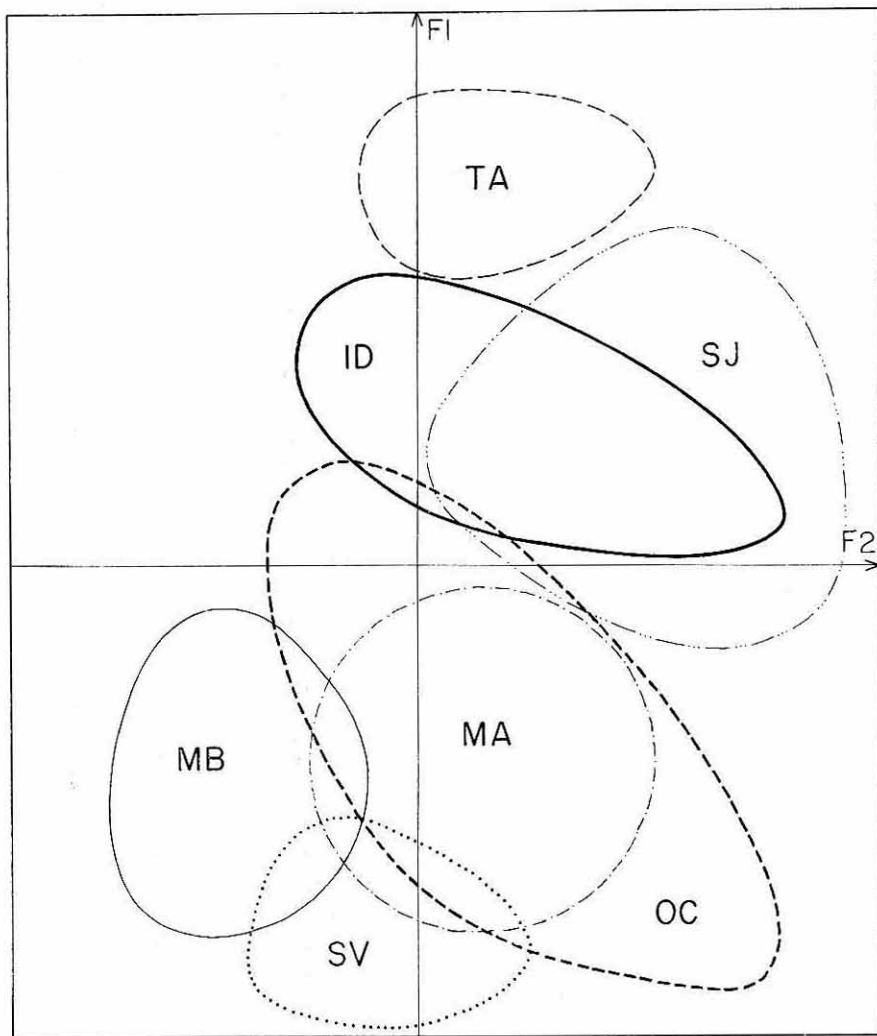


Fig. 2. — Troisièmes métacarpiens d'*Equus* fossiles : analyse des correspondances, plan des axes factoriels 1 et 2.

ID : *E. shoshonensis* ; MA : *E. mauritanicus* ; MB : *E. mosbachensis* ; OC : *E. occidentalis* ; SJ : *E. conversidens leoni* ; SV : *E. stenonis vireti* ; TA : *E. tabeti*.

— Les MC III d'*E. mosbachensis* sont caractérisés par de fortes dimensions distales et des DT élevés par rapport aux DAP. Le nuage recoupe surtout ceux d'*E. przewalskii* et d'*E. burchelli*.

• La comparaison globale des nuages d'espèces fossiles et actuelles montre une certaine prépondérance des fossiles dans les parties droites et inférieures de la figure 2. Elle pourrait

être expliquée par l'« attraction » des variables MC 3, 4, 5, 6 et 7, peut-être plus grandes chez les fossiles que chez la plupart des actuels. Nous y reviendrons.

2. Plan des axes F 3 et F 4

Sur cet autre plan, les 3^e et 4^e axes contiennent respectivement 9,8 % et 6,7 % de l'inertie totale. L'axe F 3 est déterminé par les diamètres proximaux, articulaire avec le magnum et transverse (MC 7 et MC 5) qui s'opposent aux diamètres diaphysaires antéropostérieur (MC 4) et surtout transverse (MC 3). L'axe F 4 est en grande partie défini par le DT distal sus-articulaire (MC 10) qui s'oppose aux diamètres distaux antéropostérieurs (MC 13, 14 et à un moindre degré MC 12) ; le diamètre de la facette pour l'unciforme (MC 8) apporte une certaine contribution à côté du DT distal MC 10. Les variables MC 1, 2, 6 et 11 jouent un rôle négligeable. Schématiquement, l'axe F 3 oppose les diamètres proximaux aux diaphysaires, alors qu'ils intervenaient parallèlement sur l'axe F 2 ; l'axe F 4 oppose, sur l'extrémité distale, les diamètres transverses aux antéropostérieurs.

Dans l'ensemble, les espèces actuelles sont regroupées le long de la partie positive de l'axe F 3, contrairement aux espèces fossiles dont les MC III sont plutôt situés du côté de la partie négative du même axe. Cette disposition pourrait indiquer un plus fort développement des diamètres diaphysaires chez les fossiles, ce que nous avons déjà supposé lors de l'analyse du premier plan. En revanche, les DT proximaux MC 5 et MC 7 ne seraient pas caractéristiques des MC III fossiles.

Il n'y a guère de discrimination possible entre espèces. On note toutefois des diamètres diaphysaires relativement faibles chez les Asiniens et les Hémioniens et, sur une analyse des seuls MC III fossiles, une bonne caractérisation des *E. mosbachensis* (MB) grâce à leurs forts diamètres distaux. Les deux points nous ont déjà été montrés par le premier plan factoriel. Enfin, les MC III des hardots se placent du côté des fossiles, ceux des muets du côté des actuels.

3. Analyses factorielles des correspondances et diagrammes de rapports

Outre les diagrammes publiés récemment (EISENMANN, 1979c), nous pouvons discuter ici les diagrammes des espèces nord-américaines : *E. shoshonensis* (fig. 3), *E. occidentalis* (fig. 4) et *E. conversidens leoni* (fig. 5). Rappelons que c'est la morphologie du MC III « moyen » d'une espèce donnée qui est représentée sur ces diagrammes où la ligne zéro représente les proportions d'un MC III « moyen » d'*E. hemionus*.

Les analyses des correspondances font apparaître à peu près les mêmes ressemblances que les diagrammes des rapports. Ainsi, *E. grevyi* dont le nuage se projette avec celui des Asiniens sur le premier plan factoriel présente un diagramme parallèle à celui d'*E. africanus* (EISENMANN, 1979c, fig. 9, 13) sauf pour la mesure 8', non retenu dans les analyses factorielles.

Il arrive parfois que l'importance que les analyses attachent à la gracilité masque des ressemblances avec d'autres caractères, bien visibles sur les diagrammes. C'est le cas d'*E. przewalskii* et *E. occidentalis* (fig. 4) ; d'ailleurs, WILLOUGHBY (1948 : 89) avait déjà noté que certains métapodes de Chevaux relativement robustes ne pouvaient pratiquement pas être distingués de certains métapodes de Rancho La Brea. Il en va de même pour *E. tabeti* et *E. conversidens leoni* (fig. 5) dont les diagrammes présentent bien des analogies alors que les nuages sont distincts sur le plan F 1-F 2 (fig. 2).

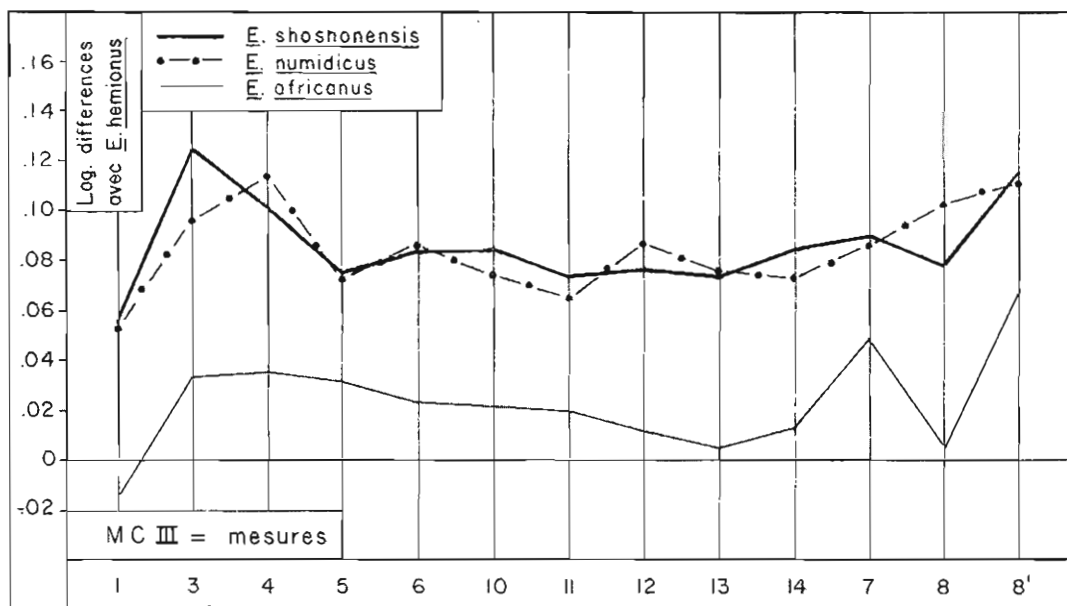


FIG. 3. — Diagrammes des rapports des dimensions moyennes des troisièmes métacarpiens d'*E. shoshonensis*, *E. numidicus* et *E. africanus*.

Les mesures sont définies dans le texte et dans la légende de la figure 1.

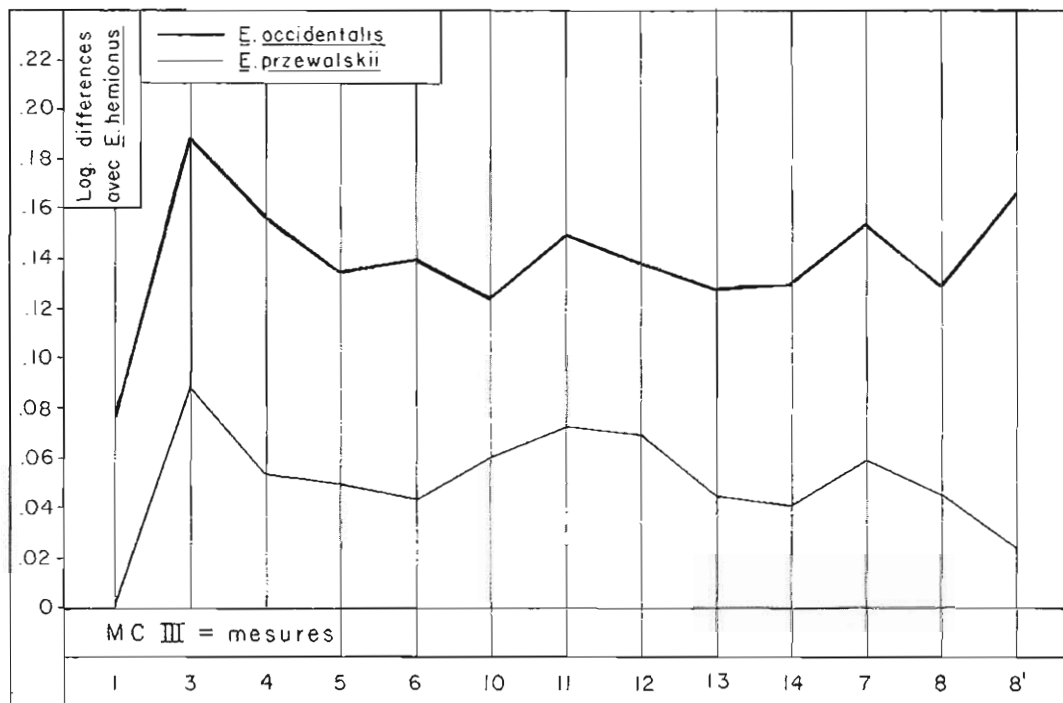


FIG. 4. — Diagrammes des rapports des dimensions moyennes des troisièmes métacarpiens d'*E. occidentalis* et *E. przewalskii*.

Les mesures sont définies dans le texte et dans la légende de la figure 1.

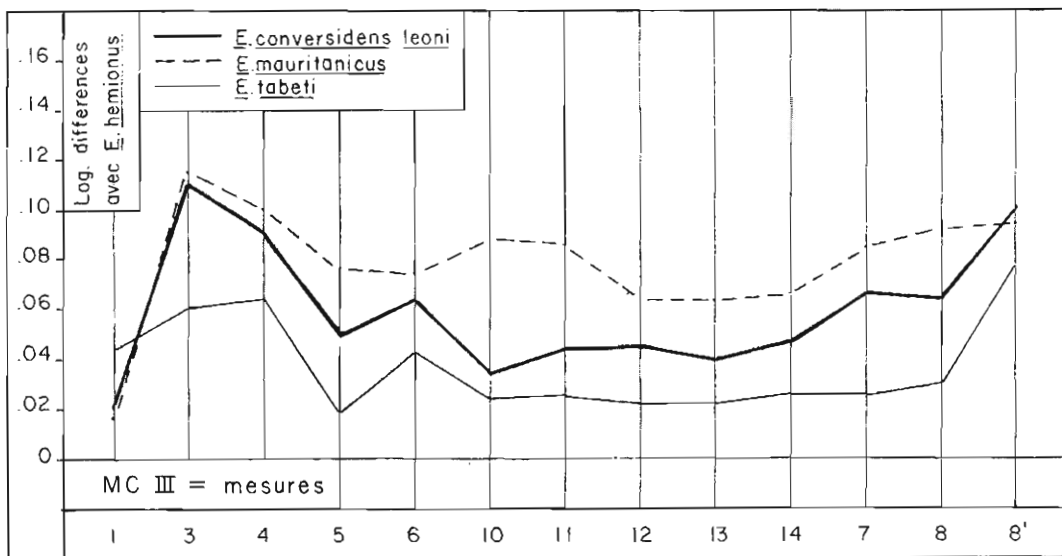


FIG. 5. — Diagrammes des rapports des dimensions moyennes des troisièmes métacarpiens d'*E. conversidens leoni*, *E. mauritanicus* et *E. tabeti*.

Les mesures sont définies dans le texte et dans la légende de la figure 1.

Lorsque le matériel fossile est trop pauvre pour entrer dans une analyse multifactorielle, seuls les diagrammes de rapports peuvent montrer la ressemblance entre les espèces : c'est le cas pour la ressemblance entre *E. shoshonensis* et *E. numidicus*, espèce du Villafranchien d'Afrique du Nord (fig. 3), dont les MC III sont rares.

En revanche, les analyses factorielles peuvent attirer l'attention sur des points passés inaperçus quoique présents sur les diagrammes. Nous avons vu que les MC III fossiles semblaient présenter des diaphyses relativement plus fortes que les MC III actuels (voir les commentaires du premier et du second plans factoriels). Les diagrammes des rapports examinés sous cet aspect montrent que la plupart des variables sont effectivement plus faibles que le diamètre antéropostérieur de la diaphyse chez les MC III fossiles, tandis que cette disposition est plus rare chez les actuels (voir par exemple *E. occidentalis* et *E. przewalskii* sur la figure 4 du présent article et *E. mosbachensis* et *E. przewalskii* sur la figure 15 de EISENMANN, 1979c).

4. Conclusions

Dans les analyses réalisées, toutes les variables n'interviennent pas avec la même importance. Le caractère qui occupe la première place est la gracilité diaphysaire (MC 1 et MC 3). La mesure MC 2 est inutile car redondante par rapport à MC 1 ; les variables MC 13 et MC 14 semblent moins intéressantes que la plupart des autres.

La discrimination des espèces actuelles se fait beaucoup moins bien qu'avec les crânes ;

on reconnaît néanmoins deux groupes bien isolés (Hémioniens d'une part, Asiniens et *E. grevyi* d'autre part) et trois groupes qui se recouvrent plus ou moins (Caballins ; Couaggas ; *E. zebra*).

Pour les espèces fossiles, on peut reconnaître cinq groupes : *E. tabeti* (le seul à être parfaitement isolé) ; *E. shoshonensis* et *E. conversidens leoni* ; *E. mauritanicus* et *E. occidentalis* ; *E. stenonis vireti* ; *E. mosbachensis*.

Certaines observations donnent à penser que les épiphyses proximales et/ou distales sont plus développées chez les espèces modernes d'*Equus* tandis que les dimensions diaphysaires sont relativement plus fortes chez les fossiles.

TROISIÈMES MÉTATARSIENS (MT III)

Comme précédemment, tous les MT III ont été traités ensemble mais les commentaires des espèces actuelles et fossiles seront faits séparément.

1. Plan des axes F 1 et F 2

• Ce plan (fig. 6) contient la plus grande part de l'information : 59,5 % d'inertie pour le premier axe F 1 et 13,5 % pour le second axe F 2. F 1 est déterminé par la longueur MT 1 (MT 2 a été mis en variable supplémentaire) qui s'oppose aux autres variables, notamment aux DT distaux, MT 10 et MT 11, et aux DT diaphysaire MT 3 et proximal MT 5. L'axe F 2 est déterminé par les diamètres diaphysaires MT 3 et MT 4. Le diamètre de la facette articulaire pour le cuboïde, MT 8, très fluctuant, est en variable supplémentaire ; sur l'axe F 2, il s'oppose aux DT et DAP diaphysaires MT 3 et MT 4.

• La disposition des espèces actuelles sur ce plan diffère par deux points principaux de celle que nous avons décrite lors de l'analyse des MC III (fig. 1) : le nuage des Asiniens ne recouvre plus autant celui d'*E. grevyi* et se place entre les Hémioniens et *E. przewalskii* ; le nuage des Couaggas s'étale, recoupe la plupart des autres nuages et englobe entièrement celui d'*E. zebra*.

— Les MT III des Hémioniens sont caractérisés par leur longueur et leurs faibles DT ; la facette pour le cuboïde est peu développée.

— *E. grevyi* présente des MT III moins allongés, sans autres particularités.

— Le nuage des *E. burchelli* recouvre la plus grande part de celui d'*E. grevyi* et, à un moindre degré, ceux d'*E. przewalskii* et des Asiniens. Son pôle le plus éloigné des Hémioniens englobe *E. zebra*. Les *E. burchelli* sont caractérisés par le fort développement de toutes les mesures des MT III sauf la longueur. Il n'y a pas de cline nord-sud visible.

— Les 7 MT III d'*E. quagga* sont répartis à l'intérieur du nuage des *E. burchelli* de façon régulière.

— *E. zebra* possède les MT III les plus courts, où les DT distaux, notamment le DT articulaire, sont les plus forts. Il s'oppose aux Hémioniens.

— *E. przewalskii*, dont le nuage recoupe partiellement ceux des Asiniens et des Couaggas, se distingue des autres espèces par ses faibles diamètres diaphysaires et le fort développement de la facette pour le cuboïde.

— Les Asiniens possèdent des MT III assez longs, comme ceux d'*E. grevyi*, dont ils se distinguent par des diamètres diaphysaires plus faibles.

— Les deux MT III de bardots se placent sur l'axe F 1 à proximité des Hémioniens et des Asiniens ; ceux des mulets sont près du centre de gravité, dans la zone de recouvrement de la plupart des espèces actuelles.

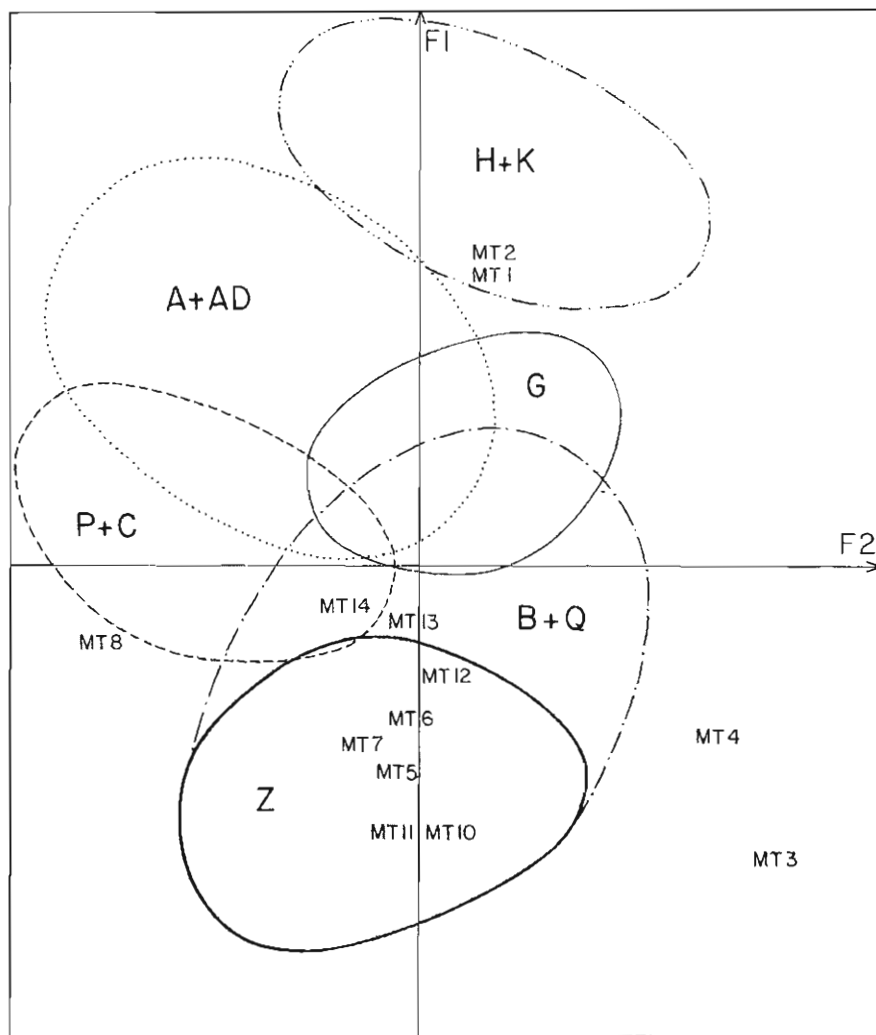


FIG. 6. — Troisième métatarsiens d'*Equus* actuels : analyse des correspondances, plan des axes factoriels 1 et 2.

Même légende que pour la figure 1 en remplaçant MC par MT, sauf MT 5 : DT proximal ; MT 6 : DAP proximal maximal ; MT 7 : DFA pour le grand cunéiforme ; MT 8 : DFA pour le cuboïde.

• Pour ce qui est des espèces fossiles (fig. 7), les recouvrements de nuages sont aussi fréquents que pour les MC III (fig. 2) mais ne concernent pas toujours les mêmes espèces. La discrimination ne se fait guère que le long de l'axe F 1.

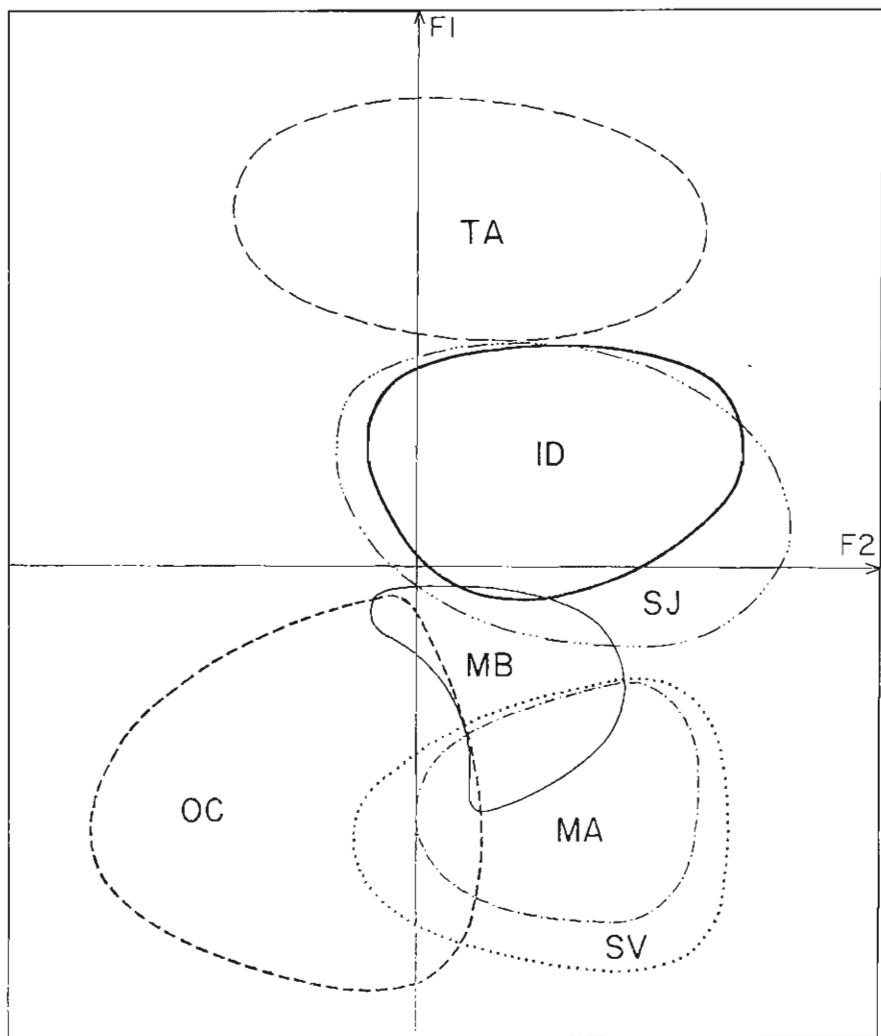


FIG. 7. — Troisièmes métatarsiens d'*Equus* fossiles : analyse des correspondances, plan des axes factoriels 1 et 2.
Même légende que pour la figure 2.

— Les MT III d'*E. tabeti* sont aussi allongés que ceux des Hémioniens. Le nuage d'*E. tabeti* est toutefois un peu décalé vers la gauche, probablement à cause d'un plus fort développement de la facette pour le cuboïde chez *E. tabeti* que chez *E. hemionus* + *E. kiang*.

— Les nuages d'*E. shoshonensis* et d'*E. conversidens leoni* se recouvrent presque en totalité et se projettent à peu près comme celui d'*E. grevyi* avec, cependant, un allongement le long de F 2. On peut en conclure que les MT III sont encore assez longs mais présentent des diamètres diaphysaires plus élevés et une facette pour le cuboïde plus petite que *E. grevyi*.

— *E. mosbachensis* occupe une place intermédiaire entre le nuage précédent et ceux des fossiles qu'il nous reste à voir. Parmi les espèces actuelles, le recouvrement se fait avec une partie des *E. burchelli*.

— Le nuage des MT III d'*E. stenonis vireti* englobe celui d'*E. mauritanicus* et recoupe celui d'*E. burchelli* et *E. zebra* : les MT III sont courts et larges.

— Il en est de même pour *E. occidentalis* qui se distingue par un DT distal articulaire plus élevé et une plus grande facette pour le cuboïde.

• La comparaison globale des espèces actuelles et fossiles montre que les nuages de ces derniers sont en général déportés vers la droite, dans la direction de l'axe F 2 ; les deux exceptions sont *E. occidentalis*, espèce sub-actuelle, et *E. tabeti* (Pléistocène inférieur). La cause de ce décalage pourrait être un plus faible développement de la facette articulaire avec le cuboïde et un plus fort développement des dimensions diaphysaires chez la plupart des fossiles.

2. Plan des axes F 3 et F 4

Ce plan contient moins d'informations que le premier : 6,3 % d'inertie pour F 3 et 5 % d'inertie pour F 4. L'axe F 3 est déterminé par le DT articulaire distal MT 10 et, à un moindre degré, par les DT MT 5 et MT 11 opposés aux diamètres diaphysaires MT 3 et MT 4 et à la facette pour le cuboïde MT 8. L'axe F 4 est à nouveau déterminé par MT 10 et plus faiblement par MT 11 opposés aux diamètres proximaux MT 5 et MT 7 et aux DAP distaux MT 14 et MT 13.

La discrimination des espèces est presque impossible mais on peut cependant noter et interpréter quelques regroupements particuliers. Parmi les actuels, *E. burchelli* et plus encore *E. przewalskii* semblent caractérisés par leur fort DT distal articulaire. Les *E. quagga* sont placés par rapport aux *E. burchelli* de telle sorte qu'on peut leur supposer des diamètres diaphysaires plus faibles et des diamètres transverse proximal (MT 5) et distal articulaire (MT 10) plus élevés. Parmi les fossiles, *E. stenonis vireti* et *E. mosbachensis* semblent caractérisés par de forts DT articulaires distaux ; la position d'*E. tabeti* et *E. conversidens leoni* pourrait s'expliquer par de forts diamètres diaphysaires et/ou une grande facette pour le cuboïde.

Comme pour les MC III mais à un moindre degré, une séparation apparaît entre les MT III actuels, plus fréquents le long de la partie positive de l'axe F 3, et les MT III fossiles qui prédominent le long de la partie négative. Là encore, les dimensions diaphysaires (MT 3 et 4) plus fortes chez les fossiles pourraient en être la cause.

3. Analyses factorielles des correspondances et diagrammes de rapports

Dans l'ensemble, les AFAC suggèrent les mêmes interprétations que les diagrammes des rapports. La gracilité des Hémioniens et, à un moindre degré, des Asiniens apparaît tant sur le plan F 1-2 que sur le diagramme des rapports (EISENMANN, 1979c, fig. 14) ; *E. burchelli*, *E. przewalskii*, *E. stenonis vireti* et *E. mosbachensis* sont bien caractérisés par le fort développement du DT distal articulaire (MT 10) visible sur les diagrammes (EISENMANN, 1979c, fig. 12, 16) et mentionné lors de l'interprétation du deuxième plan factoriel.

Dans certains cas, les diagrammes des rapports ajoutent aux interprétations des ana-

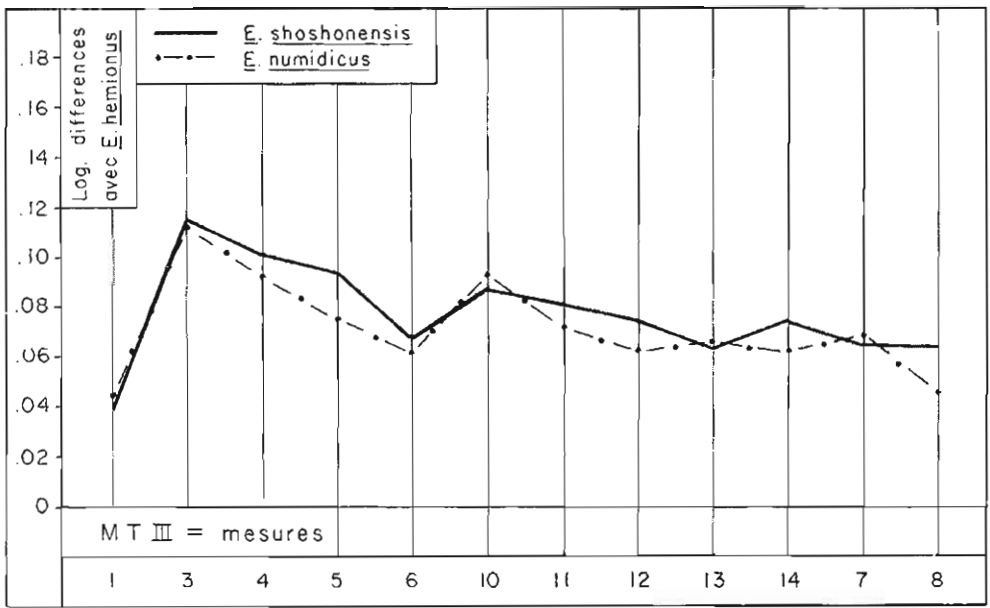


FIG. 8. — Diagrammes des rapports des dimensions moyennes des troisièmes métatarsiens d'*E. shoshonensis* et *E. numidicus*.
Les mesures sont définies dans le texte et dans la légende de la figure 6.

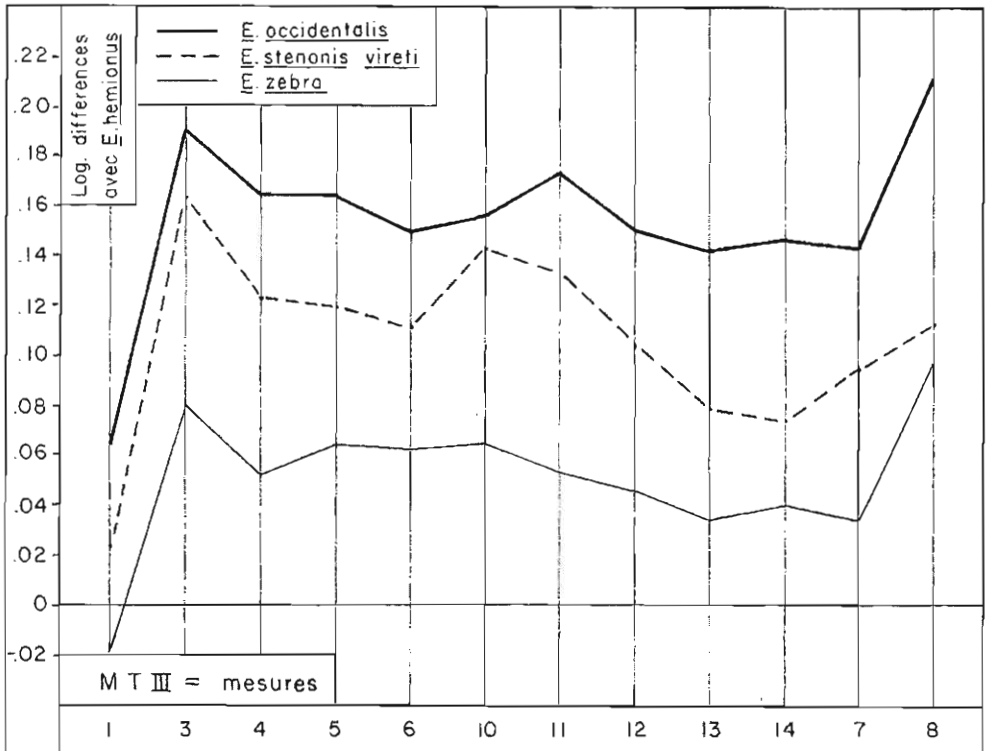


FIG. 9. — Diagrammes des rapports des dimensions moyennes des troisièmes métatarsiens d'*E. occidentalis*, *E. stenonis vireti* et *E. zebra*.
Les mesures sont définies dans le texte et dans la légende de la figure 6.

lyses factorielles. Le diagramme du MT III d'*E. quagga* diffère effectivement de celui d'*E. burchelli* par des diamètres diaphysaires plus faibles et des mesures MT 5 et MT 10 plus élevées comme le montrait le second plan factoriel. En outre, chez *E. quagga* les mesures distales MT 11, 12, 13 et 14 sont plus faibles bien que ces points ne soient pas mis en évidence par les analyses des correspondances.

Lorsque plusieurs interprétations de la position d'une espèce sur un plan sont possibles, les diagrammes des rapports peuvent aider à choisir l'une d'entre elles. Sur le plan F 3-F 4, la place occupée par *E. tabeti* et *E. conversidens leoni* pourrait être due à de forts diamètres diaphysaires et/ou à une grande facette pour le cuboïde. Les diagrammes (fig. 10 et EISENMANN, 1979c, fig. 18) montrent que seul *E. tabeti* a une facette pour le cuboïde bien développée et que seul *E. conversidens leoni* présente de forts diamètres diaphysaires.

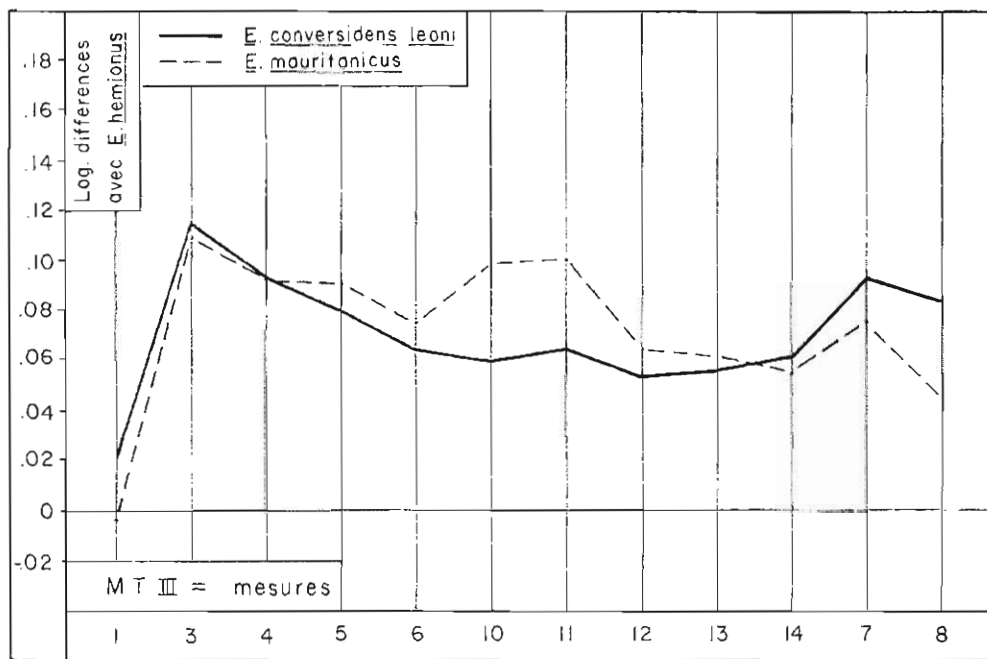


FIG. 10. — Diagrammes des rapports des dimensions moyennes des troisièmes métatarsiens d'*E. conversidens leoni* et *E. mauritanicus*.

Les mesures sont définies dans le texte et dans la légende de la figure 6.

Si les diagrammes sont plus maniables et plus précis dans l'étude espèce par espèce, les analyses factorielles des correspondances sont irremplaçables pour une vue d'ensemble immédiate. Il faut par exemple une longue et fastidieuse juxtaposition de diagrammes pour montrer ce qui apparaît immédiatement sur le premier plan de l'analyse des MT III, à savoir un développement plus faible de la facette pour le cuboïde chez la plupart des espèces fossiles anciennes.

4. Conclusions

En ce qui concerne les variables, la longueur MT 2 est redondante par rapport à MT 1 ; le DAP proximal MT 6 et les DAP distaux MT 12, 13 et 14 apportent peu de contributions aux analyses. Le caractère principal est la gracilité exprimée par l'opposition MT 10/MT 1.

En ce qui concerne les espèces, la discrimination des MT III d'*Equus* actuels est moins bonne que celle des crânes mais aussi que celle des MC III. Le seul groupe bien discriminé est celui des Hémioniens ; les nuages de tous les autres se recoupent plus ou moins.

Pour les MT III fossiles, cinq groupes se dessinent assez bien : *E. tabeti* ; *E. shoshonensis* et *E. conversidens leoni* ; *E. mosbachensis* ; *E. stenonis vireti* et *E. mauritanicus* ; *E. occidentalis*. Ce ne sont pas les mêmes que pour les MC III.

Les analyses laissent supposer que les MT III fossiles anciens ont une facette pour le cuboïde assez peu développée et des diamètres diaphysaires relativement élevés.

CONCLUSIONS

1. Variables

Pour les métapodes antérieurs et postérieurs le facteur principal dégagé par les analyses est la gracilité ; celle-ci est définie par l'opposition de la longueur maximale au diamètre transverse de la diaphyse sur les MC III et aux diamètres transverses distaux et proximaux sur les MT III. Dans les deux cas, les diamètres distaux antépostérieurs jouent un rôle de second plan.

2. Espèces actuelles

Rappelons encore que les différences ou ressemblances constatées concernent plus la forme que la taille ; ainsi le nuage des MC III de l'une des plus grandes espèces actuelles, *E. grevyi*, recouvre celui des Asiniens qui sont parmi les plus petites.

De façon générale, les MC III se laissent mieux discriminer que les MT III. Par ailleurs, la position relative des espèces sur les plans factoriels peut varier suivant qu'on regarde les MC III ou les MT III. Si l'on s'en tient aux MC III (fig. 1), il est intéressant de noter qu'on retrouve une représentation des ressemblances proche de celle qui a été observée pour les crânes (EISENMANN & TURLOT, 1978, fig. 6 ; EISENMANN, 1980, fig. 12), sauf en ce qui concerne *E. grevyi*.

Qu'il s'agisse de MC III ou de MT III, il semble possible de rapprocher d'une part Hémioniens, Asiniens et *E. grevyi*, d'autre part Caballins, Couaggas et *E. zebra*. Bien entendu, ces observations purement morphologiques ne doivent pas être directement interprétées dans une perspective systématique ou phylogénique. Bien que le matériel soit rudimentaire, signalons que les métapodes de bardots se rapprochent de ceux des Hémioniens tandis que ceux des mulcts sont nettement plus trapus.

3. Espèces fossiles

Là encore, la discrimination est moins bonne sur les MT III que sur les MC III et la position relative des espèces peut changer suivant qu'on observe les métapodes antérieurs ou postérieurs.

Il reste quand même la possibilité de distinguer deux groupes. *E. tabeti*, *E. shoshonensis* et *E. conversidens leoni* se laissent bien rapprocher des Hémioniens, Asiniens et Zèbres de Grévy. Dans l'autre groupe on trouve *E. stenonis vireti*, *E. mauritanicus*, *E. occidentalis* et *E. mosbachensis* en même temps que les Couaggas, *E. zebra* et les Caballins.

A quelques exceptions près, il semble que les métapodes fossiles présentent des diaphyses relativement plus volumineuses que les épiphyses (proximales et distales). Ce point a été noté par WILLOUGHBY (1948 : 92) lors d'une comparaison entre *E. caballus* et *E. occidentalis*.

4. Comparaisons avec les diagrammes des rapports

Les analyses factorielles des correspondances confirment en général les interprétations fondées sur les diagrammes de rapports. C'est le cas par exemple des ressemblances entre les MC III d'*E. shoshonensis* et d'*E. africanus* (fig. 1, 2, 3) ou entre les MT III d'*E. occidentalis* et d'*E. zebra* (fig. 6, 7, 9).

Les diagrammes des rapports sont précieux pour des comparaisons détaillées, variable par variable, et notamment lorsqu'on veut faire abstraction du caractère parfois envahissant de la gracilité. Ils sont irremplaçables quand le matériel est trop pauvre ou trop fragmentaire pour être analysé par ordinateur ; seuls les diagrammes de rapports pouvaient montrer l'étonnante ressemblance entre les métapodes d'*E. shoshonensis*, espèce nord-américaine vieille d'environ 3 MA, et ceux d'*E. numidicus*, espèce nord-africaine, vieille d'environ 2 MA (fig. 3, 8).

Mais seuls les graphiques issus des analyses factorielles permettent de comparer rapidement la morphologie des métapodes d'une douzaine de taxons.

II. CORRÉLATIONS ENTRE VARIABLES CRÂNIENNES ET MÉTAPODIALES

Un des problèmes pratiques qui se pose souvent au paléontologue provient de la présence, dans un même gisement, d'ossements non associés de façon certaine et qui pourraient représenter les restes mélangés de deux ou plusieurs espèces d'un même genre.

Lorsque l'anatomie des espèces dont les restes sont mélangés est bien connue et bien différente (par exemple pour un mélange d'Anes et de Chevaux), l'attribution spécifique correcte des os isolés peut être assez facile. En revanche, certaines espèces fossiles sont encore mal connues ; leur anatomie a d'autant moins de chances de différer qu'il s'agit d'espèces plus anciennes, proches de l'ancêtre commun du genre, et qui ne sont pas encore diversifiées.

Dans ces conditions et lorsqu'une espèce pourrait être plus grande que l'autre, il devient nécessaire de raisonner sur des notions de corrélations entre les dimensions des différents os d'un même individu et d'une même espèce. On admet intuitivement que ces corrélations doivent exister mais on ne sait pas encore bien dans quelles limites et, plus précisément, entre quelles dimensions de quels os.

CORRÉLATION ENTRE LONGUEURS CRÂNIENNES,
LONGUEURS ET LARGEURS DISTALES DES MÉTAPODES

L'un d'entre nous (EISENMANN, *sous presse*) a été confronté à un problème d'association entre crânes et métapodes fossiles. De façon schématique, on peut supposer qu'un grand crâne doit être porté par des membres robustes mais pas forcément très longs. Il devrait

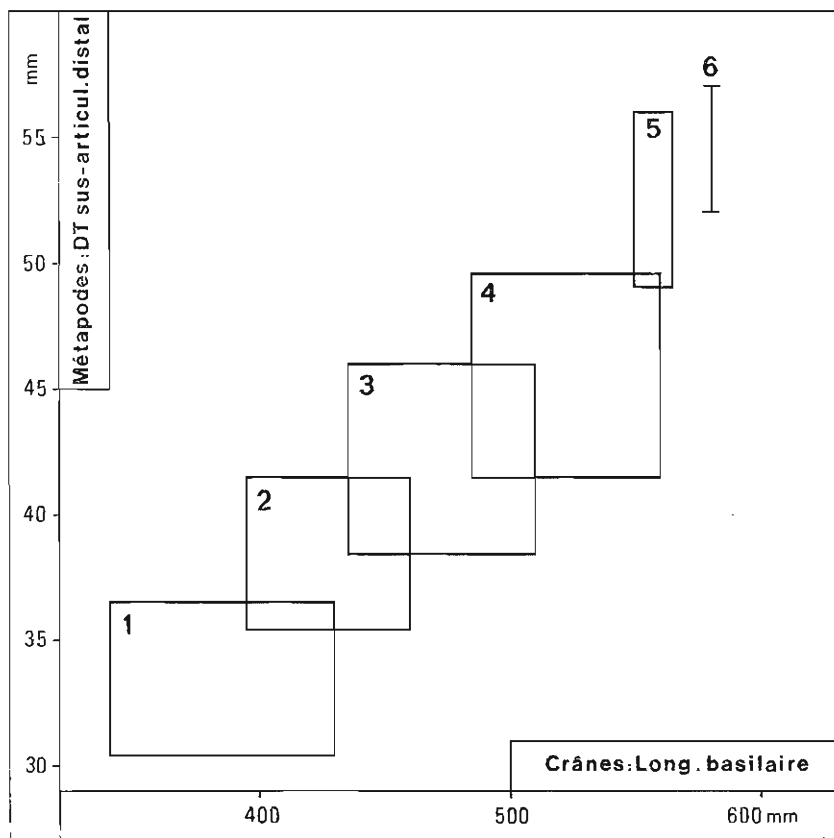


FIG. 11. — Intervalles de variation des longueurs basillaires crâniennes et des DT sus-articulaires distaux des MC III et MT III observés chez 1 : *E. asinus* (10 métapodes, 20 crânes) ; 2 : *E. hemionus* (43 métapodes, 43 crânes) ; 3 : *E. zebra* (40 métapodes, 46 crânes) ; 4 : *E. grevyi* (43 métapodes, 51 crânes) ; 5 : *E. stenonis vireti* (117 métapodes, 4 crânes) ; 6 : *E. sanmeniensis* (9 métapodes, 1 crâne).

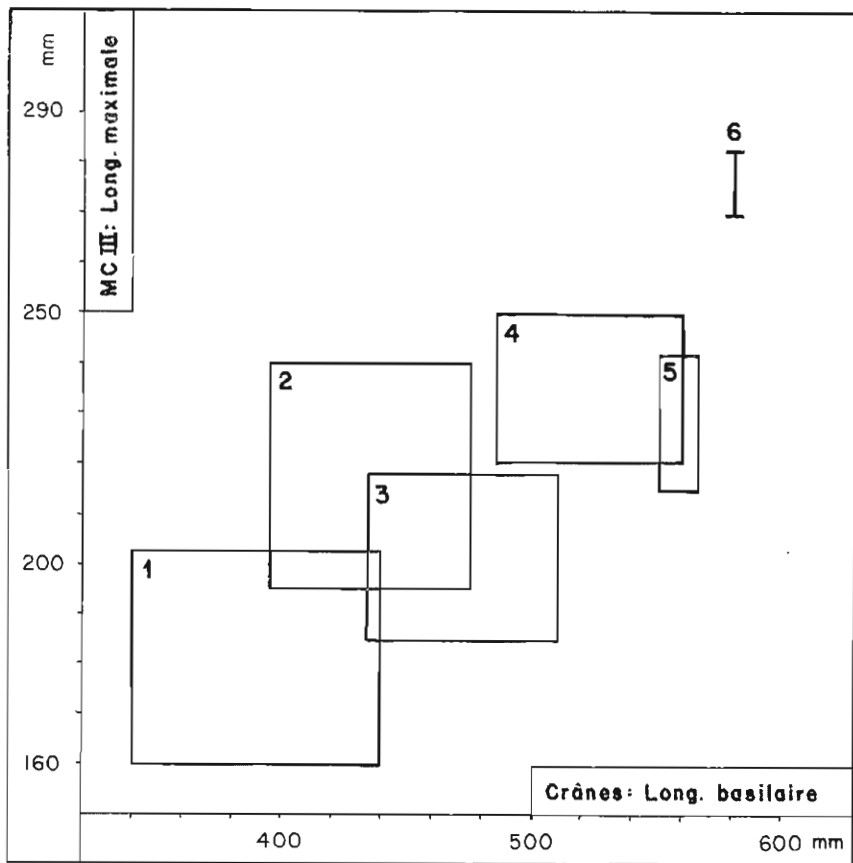


FIG. 12. — Intervalles de variations des longueurs basilaires crâniennes et des longueurs maximales métacarpiennes observées chez 1 : *E. asinus* (11 MC III, 28 crânes) ; 2 : *E. hemionus* (36 MC III, 52 crânes) ; 3 : *E. zebra* (25 MC III, 52 crânes) ; 4 : *E. grevyi* (27 MC III, 57 crânes) ; 5 : *E. stenonis vireli* (38 MC III, 4 crânes) ; 6 : *E. sanmeniensis* (4 MC III, 1 crâne).

donc y avoir une meilleure corrélation entre la longueur basilaire L 1 d'un crâne et les diamètres distaux des métapodes (MC 10 et MT 10) qu'entre la même longueur basilaire et la longueur d'un métapode (MC 1 par exemple). Cette supposition semble concorder avec les données biométriques présentées dans les figures 11-12. Si l'on en juge par les intervalles de variation, la corrélation paraît bonne entre L 1 et MC 10 et MT 10 de quatre espèces actuelles et deux espèces fossiles de tailles différentes (fig. 11) ; elle est moins nette lorsque L 1 est comparé à MC 1 chez les mêmes espèces (fig. 12). Par conséquent, étant donné la longueur d'un crâne, on peut mieux prédire la largeur distale des métapodes du même individu que leurs longueurs et réciproquement.

En raisonnant par analogie avec les formes actuelles représentées sur les figures 11

TABLEAU IV. — Troisième métacarpien et crâne : matrice de corrélations.

MC 1	MC 2	MC 3	MC 4	MC 5	MC 6	MC 7	MC 8	MC 10	MC 11	MC 12	MC 13	MC 14	L 8	T 13	L 1	
MC 1	1.00															
MC 2	1.00	1.00														
MC 3	.39	.34	1.00													
MC 4	.56	.54	.79	1.00												
MC 5	.58	.55	.82	.83	1.00											
MC 6	.63	.60	.78	.81	.84	1.00										
MC 7	.55	.52	.75	.80	.91	.81	1.00									
MC 8	.37	.34	.63	.59	.71	.65	.60	1.00								
MC 10	.49	.45	.86	.80	.84	.77	.73	.67	1.00							
MC 11	.52	.48	.88	.80	.85	.81	.77	.68	.91	1.00						
MC 12	.61	.56	.84	.80	.83	.80	.75	.61	.83	.89	1.00					
MC 13	.68	.65	.78	.80	.85	.80	.78	.60	.79	.85	.92	1.00				
MC 14	.71	.69	.75	.77	.84	.81	.78	.59	.77	.84	.88	.94	1.00			
L 8	.54	.52	.43	.41	.53	.47	.47	.42	.37	.44	.54	.53	.52	1.00		
T 13	.58	.57	.45	.40	.54	.45	.49	.37	.41	.46	.53	.57	.58	.60	1.00	
L 1	.67	.65	.72	.76	.86	.75	.80	.60	.70	.74	.78	.81	.78	.70	.65	1.00

MC 1 MC 2 MC 3 MC 4 MC 5 MC 6 MC 7 MC 8 MC 10 MC 11 MC 12 MC 13 MC 14 L 8 T 13 L 1

MC : mesures métacarpiennes ; L et T : mesures crâniennes.

TABLEAU V. — Troisième métatarsien et crâne : matrice de corrélations.

MT 1	MT 2	MT 3	MT 4	MT 5	MT 6	MT 7	MT 8	MT 10	MT 11	MT 12	MT 13	MT 14	L 8	T 13	L 1	
MT 1	1.00															
MT 2	.99	1.00														
MT 3	.22	.19	1.00													
MT 4	.49	.46	.83	1.00												
MT 5	.30	.26	.84	.79	1.00											
MT 6	.48	.45	.76	.85	.79	1.00										
MT 7	.40	.37	.81	.82	.89	.62	1.00									
MT 8	.19	.16	.48	.40	.57	.44	.47	1.00								
MT 10	.35	.31	.83	.83	.86	.81	.86	.54	1.00							
MT 11	.36	.32	.88	.83	.90	.79	.86	.50	.92	1.00						
MT 12	.49	.46	.82	.86	.85	.84	.87	.46	.87	.90	1.00					
MT 13	.56	.55	.76	.80	.75	.81	.80	.37	.76	.82	.92	1.00				
MT 14	.61	.59	.76	.83	.77	.85	.81	.41	.79	.82	.90	.93	1.00			
L 8	.60	.57	.38	.49	.38	.50	.44	.24	.41	.41	.49	.46	.55	1.00		
T 13	.64	.61	.32	.46	.35	.49	.40	.29	.41	.40	.46	.53	.60	.60	1.00	
L 1	.62	.59	.69	.82	.73	.84	.77	.42	.75	.72	.81	.78	.82	.70	.65	1.00

MT 1 MT 2 MT 3 MT 4 MT 5 MT 6 MT 7 MT 8 MT 10 MT 11 MT 12 MT 13 MT 14 L 8 T 13 L 1

MT : mesures métatarsiennes ; L et T : mesures crâniennes.

et 12, *E. shoshonensis* dont les diamètres métapodiaux distaux varient de 43 à 52 mm sur 94 spécimens (tabl. I) devait avoir un crâne dont la longueur basilaire variait entre 500 et 580 mm environ. La variation constatée sur 23 exemplaires est un peu plus petite (495 à 550 mm) mais confirme la bonne corrélation entre les 2 variables. En revanche, la prédiction de la longueur basilaire d'*E. shoshonensis* à partir de la longueur des MC III serait moins précise puisqu'un intervalle de variation de 229 à 255,5 mm pour la longueur du troisième métacarpien (tabl. I) serait probablement compatible avec des longueurs basilaires allant de 460 à 590 mm selon que l'espèce aurait des proportions « hémioniennes » ou « zébrines » (extrapolation à partir des rectangles 2 et 3 de la figure 12).

Si l'on se reporte aux matrices de corrélations calculées par KARCHOUD pour les MC III (tabl. IV), on constate toutefois que la corrélation est à peine meilleure entre L 1 et MC 10 (0,70) qu'entre L 1 et MC 1 (0,67). Nous n'avons pas d'explication à fournir pour cette différence de résultats.

TENTATIVES D'INTERPRÉTATION DES MATRICES DE CORRÉLATIONS

Rappelons que les corrélations ont été recherchées entre trois variables crâniennes : la longueur basilaire (L 1), la largeur frontale (T 13) et la longueur de la série dentaire jugale (L 8) et, d'une part, toutes les dimensions des MC III (tabl. IV), d'autre part toutes les dimensions des MT III (tabl. V) de 138 *Equus* actuels.

Tous les coefficients sont supérieurs à 0,34 dans le tableau IV et à 0,16 dans le tableau V. Si on décide de ne considérer comme « bons » que les coefficients égaux ou supérieurs à 0,70, on peut noter les faits suivants.

1. Métapodes

Certaines mesures sont très fortement corrélées (plus de 0,90). Il s'agit en général de mesures redondantes (longueurs 1 et 2) ou très proches : largeurs proximales 5 et 7 ; largeurs distales 10 et 11 ; diamètres antéropostérieurs distaux 12, 13 et 14. Ces corrélations étaient prévisibles et ne sont donc pas très intéressantes. Il est plus instructif de trouver d'excellents coefficients entre une largeur proximale (MT 5) et une largeur distale (MT 11) et, au niveau des extrémités distales, entre une largeur (11) et un diamètre antéropostérieur (12).

Les corrélations sont relativement « mauvaises », inférieures à 0,70, dans les colonnes des longueurs 1 et 2 sauf entre MC 1 et MC 14, et dans les colonnes des petites facettes articulaires (MC 8 et MT 8) sauf entre MC 8 et MC 5.

Tous les autres coefficients de corrélations sont « bons », compris entre 0,70 et 0,90.

2. Crânes et métapodes

Toujours en suivant les mêmes critères, la largeur frontale T 13 est peu corrélée avec toutes les variables, même crâniennes (L 1 et L 8).

La longueur de la série dentaire (L 8) n'est bien corrélée qu'avec la longueur basilaire (L 1).

La longueur basilaire (L 1) est peu corrélée avec les longueurs des métapodes (1 et 2) et avec les dimensions des petites facettes articulaires (8). Les corrélations sont bonnes avec

presque toutes les autres variables métapodiales. Pour les MT III, les meilleures se trouvent avec les DAP diaphysaires, proximaux et distaux (MT 4, MT 6, MT 14 et par conséquent aussi MT 12 et MT 13). Pour les MC III, les meilleures corrélations sont avec les DT proximaux (MC 5 et par conséquent MC 7) et les DAP distaux.

CONCLUSIONS

La discrimination d'un certain nombre d'espèces actuelles et fossiles est possible à partir de la description biométrique des métapodes, surtout antérieurs (MC III). Les interprétations des plans factoriels des analyses multidimensionnelles et celles des diagrammes des rapports se confirment et se complètent mutuellement. Les dimensions crâniennes sont peu corrélées aux longueurs, bien corrélées aux diamètres transverses et antéropostérieurs des métapodes.

La plupart des espèces fossiles se distinguent des actuelles par des diamètres diaphysaires relativement plus forts que les diamètres proximaux et distaux, tant sur les MC III que sur les MT III. Les MT III fossiles présentent en outre des facettes articulaires pour le cuboïde en général moins développées que les actuels. Cette dernière observation s'explique bien par la réduction du rôle fonctionnel du métatarsien latéral MT IV au cours du parachèvement de la monodactylie : l'articulation avec le cuboïde, jadis répartie entre MT IV et MT III, tend à se reporter au maximum sur le MT III.

En ce qui concerne les tentatives d'interprétations phylogénétiques à partir des métapodes, nous renvoyons à un travail précédent (EISENMANN, 1979c : 879). Il est toutefois intéressant de noter un point nouveau : les crânes et les dents d'*E. shoshonensis* de l'Hemphillian des États Unis et d'*E. stenonis vireti* du Villafranchien de France indiquent une relation phylogénique probable alors que les métapodes sont très différents, bien plus que les dents ou les crânes. Ceci amène à supposer que la morphologie des MC III et MT III reflète certaines adaptations fonctionnelles. En raisonnant par analogie avec la situation présente, il apparaît qu'*E. tabeti* était adapté à des paysages désertiques comme les Hémiomniens actuels. *E. shoshonensis* et *E. conversidens leoni*, malgré les écarts qui les séparent dans le temps (Hemphillian et Holocène) et dans l'espace (Idaho, Mexique), auraient vécu dans des biotopes assez semblables puisque leurs métapodes ont quasiment la même morphologie. Une étude comparée des autres segments squelettiques des membres et de leurs proportions éclairera mieux cette question. Il sera en outre nécessaire de rechercher des précisions sur les divers environnements des Équidés actuels afin d'analyser les relations morphofonctionnelles postulées.

Remerciements

Nos remerciements vont d'abord à tous les conservateurs et techniciens des collections ostéologiques actuelles et fossiles qui ont accueilli et aidé l'un d'entre nous (V. E.) au cours de sa récolte de données biométriques. Pour le nouveau matériel étudié aux USA, V. E. remercie particulièrement S. ANDERSON, M. SKINNER et R. TREFORD, de l'AMNH, New York ; J. H. OSROM,

M. SCHWARTZ et M. A. TURNER, du Peabody Museum, New Haven ; R. EMRY, R. PURDY et C. RAY, de la Smithsonian Institution, Washington ; W. AKERSTEN, J. BAKER, G. JEFFERSON et E. TENENBAUM, du G. C. Page Museum, et L. BARNES, T. DOWNS, du Natural History Museum, Los Angeles ; D. E. SAVAGE et B. WATERS, du Paleontological Museum, Berkeley. Les frais de la mission aux USA ont été partagés par le LA 12 et la RCP 292 du CNRS et par la Louis Leakey Foundation ; V. E. tient à remercier Y. COPPENS, C. HOWELL, D. JOHANSON et M. PECHANEC pour leur aide dans la réalisation de cette mission.

La conduite des analyses multidimensionnelles a bénéficié de la direction du Pr. J. P. BENZECRI (de l'Université Pierre et Marie Curie, Paris), des facilités offertes par l'École Centrale des Arts et Manufactures et des conseils précieux de F. M. CLÉMENT, Professeur du Laboratoire de Mathématiques Appliquées aux Systèmes de cette école. A. K. souhaite remercier en outre A. ALT pour l'aide qu'elle lui a toujours apportée.

Les diagrammes et figures sont l'œuvre de S. LAROCHE et F. PILARD ; les tableaux de chiffres ont été dactylographiés par S. GUIGNÈS et E. MOLIN. L'ensemble du manuscrit a été revu par MM. BENZECRI et HEINTZ.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARAMBOURG, C., 1970. — Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Archs Mus. natn. Hist. nat., Paris*, **10** (7) : 1-128, 67 fig., 24 pl., 57 tabl.
- AZZAROLI, A., 1979. — On a Late Pleistocene Ass from Tuscany : with notes on the history of Asses. *Palaeont. italica*, Pisa, **71** (41) : 27-47, 8 fig., 9 pl.
- BAR-YOSEF, O., & E. TCHERNOV, 1972. — On the palaeo-ecological history of the site of Ubeidiya. *Publs Israël Acad. Sci. Human*, Jerusalem : 4-35, 9 fig., 5 pl., 4 tabl.
- BENNETT, D. K., 1980. — Stripes do not a Zebra make. Part I : A cladistic analysis of *Equus*. *Syst. Zool.*, New Haven, **29** (3) : 272-287, 6 fig., 1 tabl.
- BENZECRI, J.-P., *et al.*, 1973. — L'analyse des données. Dunod édit., Paris. 2 vol. Vol. 1 : la taxinomie, viii + 615 p. ; vol. 2 : l'analyse des correspondances, viii + 619 p., fig., tabl.
- BRÜNING, H., 1974. — Das Quartär-Profil im Dyckerhoff-Steinbruch, Wiesbaden-Hessen. *Rhein-Main. Forsch.*, Frankfurt/Main, **78** : 57-81, 3 fig.
- CHURCHER, C. S., & M. L. RICHARDSON, 1978. — Equidae. In : V. J. MAGLIO & H. B. S. COOKE eds, *Evolution of African Mammals*. Harvard Univ. Press, Cambridge : 379-422, 8 fig., 2 tabl.
- DEVIN, T. A., 1968. — Variation in the Pleistocene Equid, *Equus conversidens leoni*. Calif. State College Thesis, Fac. Dept Zool., Los Angeles : 1-50, 16 fig., 6 tabl.
- EISENMANN, V., 1979a. — Caractères évolutifs et phylogénie du genre *Equus* (Mammalia, Perissodactyla). *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris*, sér. D, **288** : 497-500, 3 fig.
- 1979b. — Étude des cornets des dents incisives inférieures des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles. *Palaeont. italica*, Pisa, **71** (n.s. 41) : 55-75, 3 fig., 2 pl., 3 tabl.
- 1979c. — Les métapodes d'*Equus sensu lato* (Mammalia, Perissodactyla). *Géobios*, Lyon, **12** (6) : 863-886, 19 fig., 11 tabl.
- 1980. — Les Chevaux (*Equus sensu lato*) fossiles et actuels : crânes et dents jugales supérieures. *Cah. Pal.*, CNRS ed., Paris : 1-186, 67 fig., 22 pl., 72 tabl.
- 1981. — Étude des dents jugales inférieures des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles. *Palaeovertebrata*, Montpellier, **10** (3-4) : 127-226, 19 fig., 4 pl., 32 tabl.
- *Sous presse*. — Family Equidae. In : J. M. HARRIS ed., *Koobi Fora Research Project. Vol. 2, Plio-Pleistocene Ungulates from east of Lake Turkana. Part I : Proboscidea, Perissodactyla and Suidae*. Clarendon Press, Oxford.

- EISENMANN, V., & J.-C. TURLOT, 1978. — Sur la taxinomie du genre *Equus* : description et discrimination des espèces actuelles d'après les données craniométriques. *Cah. Analyse des Données*, Paris, **3** (2) : 179-201, 12 fig., 6 tabl.
- GAZIN, C. L., 1936. — A study of the fossil horse remains from the upper Pliocene of Idaho. *Proc. U.S. natn. Mus.*, Washington, **83** (2985) : 281-320, fig. 21-24, pl. 23-33, 5 tabl.
- GIDLEY, J. W., 1930. — A new Pliocene horse from Idaho. *J. Mamm.*, Ann Arbor, **11** (3) : 300-303, pl. 18.
- HAY, R. L., 1976. — Geology of the Olduvai Gorge. A study of sedimentation in a semi-arid basin. Univ. Calif. Press, Berkeley, Los Angeles, London : 1-197, 63 fig., 12 pl., 32 tabl.
- HEINTZ, E., 1969. — Signification stratigraphique du genre *Gazella* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) dans les formations villafranchiennes de France. *C. r. somm. Séanc. Soc. géol. Fr.*, Paris, **4** : 127-128, 1 tabl.
- JAEGER, J. J., 1975. — Les Muridae (Mammalia, Rodentia) du Pliocène et du Pléistocène du Maghreb. Origine, évolution, données biogéographiques et paléoclimatiques. Thèse Doctorat ès Sci., Univ. Sci. et Techn. Languedoc, Montpellier : 1-124, 19 fig., 4 pl., 61 tabl.
- KARCHOUD, A., 1980. — Sur la discrimination des Équidés par l'analyse factorielle et la classification automatique. Thèse Docteur Ingénieur, Univ. P. et M. Curie (Paris VI) : 1-130, 60 fig., tabl.
- MERRIAM, J.-C., 1913. — Preliminary report on the horses of Rancho La Brea. *Univ. Calif. Publ. Bull.*, Dept. Geol. Sci., Los Angeles, **7** (21) : 397-418, 14 fig.
- NEVILLE, C., N. D. OPDYKE, E. H. LINDSAY & N. M. JOHNSON, 1979. — Magnetic stratigraphy of Pliocene deposits of the Glenns Ferry Formation, Idaho, and its implications for North American Mammalian biostratigraphy. *Am. J. Sci.*, **279** (5) : 503-526, 10 fig.
- POMEL, A., 1897. — Homme, singe, carnassiers, équidés, suiliens, ovidés. Les Équidés. *Carte géol. Algérie*, Pal. Mon. : 1-44, 12 pl.
- PRAT, F., 1964. — Contribution à la classification des Équidés villafranchiens. *P.-v. Soc. linn. Bordeaux*, **101** : 14-32, 2 pl., 3 tabl.
- 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. Grossherz.-hess. Geol. Landesanst.*, Darmstadt, **7** (1) : 1-155, 164 fig., 14 pl.
- SKINNER, M. F., C. W. HIBBARD *et al.*, 1972. — Early Pleistocene pre-glacial and glacial rocks and faunas of North Central Nebraska. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, New York, **148** (1) : 1-148, 60 fig., 21 tabl.
- STOCK, C., 1950. — 25,000 year old Horse. The skeleton of an ice age horse makes a return trip to Mexico. *Engng Sci.* : 1-2, 5 fig.
- 1972. — Rancho La Brea. A record of Pleistocene life in California. *Los Angeles Co. Mus.*, Sci. ser. 20, Pal. (11) : 1-83, 33 fig.
- TCHERNOV, E., 1981. — The biostratigraphy of the Middle East. Colloque Intern. CNRS n° 598 : « Préhistoire du Levant » ; Maison de l'Orient, Lyon, juin 1980, CNRS Éd. : 67-97, 15 fig., 6 tabl.
- VIRET, J., 1954. — Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat. Lyon*, **4** : 1-200, 43 fig., 33 pl.
- WILLOUGHBY, D. P., 1948. — A statistical study of the metapodials of *Equus occidentalis* Leidy. *Bull. S. Calif. Acad. Sci.*, **47** (3) : 84-94, pl. 17-20, 2 tabl.
- 1974. — The empire of *Equus*. Barnes ed., New York : 1-475, 251 fig., 31 tabl.