

# Sur quelques caractères adaptatifs du squelette d'*Equus* (Mammalia, Perissodactyla) et leurs implications paléocéologiques

par Véra EISENMANN

**Résumé.** — A partir de l'ostéologie et de l'écologie comparées des *Equus* actuels, on peut établir une relation fiable entre trois traits anatomiques et trois caractères de l'environnement : longueur relative des os des membres et ouverture du paysage, forme des phalanges unguéales et qualité du sol, proportions des métapodes et hygrométrie ; les trois traits anatomiques ne sont pas nécessairement liés entre eux non plus que les trois caractères écologiques. Ces relations ont été appliquées à l'étude de quelques espèces villafranchiennes et pléistocènes de France (*E. stenonis vireti*) et d'Algérie (*E. numidicus*, *E. tabeti* et *E. mauritanicus*). L'*E. stenonis* de Saint-Vallier et l'*E. mauritanicus* de Ternifine étaient adaptés à un paysage arbustif ou boisé, humide, à terrain meuble. Aux conditions sèches d'Aïn Boucherit où vivait *E. numidicus* ont succédé les conditions encore plus sèches d'Aïn Hanech où *E. tabeti*, descendant probable d'*E. numidicus*, devait habiter un milieu prairial à sol plat et dur. Les os des membres, dont l'intérêt est encore trop souvent sous-estimé, peuvent donner des indications paléocéologiques raisonnées et précises ; ils peuvent aussi parfaitement distinguer des espèces dont les dents se ressemblent.

**Abstract.** — Using osteological and ecological data on modern *Equus*, reliable relations were found between three anatomical and three environmental features : long or short distal limb segments and open or closed country, narrow or wide third phalanges and hard or soft ground, slender or robust metapodials and dry or humid conditions. These features may be dissociated, i.e. open country does not necessarily mean dry conditions and hard ground nor long distal segments are always associated with slender bones and narrow third phalanges. When applied to several Villafranchian and Pleistocene species these considerations point to a rather closed, humid and soft-grounded landscape for *E. stenonis vireti* from Saint-Vallier and *E. mauritanicus* from Ternifine. At Aïn Boucherit, *E. numidicus* must have lived under dry conditions. The environment became still drier at Aïn Hanech where *E. tabeti*, a probable descendant of *E. numidicus*, inhabited an open country with a flat and hard ground. Although their value is still too often underrated, limb-bones are precious for argued and precise paleoecological interpretations ; they may also distinguish taxa considered as synonyms on other grounds.

**Key-words.** — Modern and fossil *Equus*, limb-bones, adaptations, paleoecology, Algeria, France.

V. EISENMANN, LA 12 du CNRS, Institut de Paléontologie, 8, rue Buffon, F-75005 Paris.

---

## INTRODUCTION

Les mots « Chevaux sauvages » évoquent aisément l'image d'animaux galopant au milieu de plaines sans fin. Pourtant, si aucun Équidé actuel n'habite une forêt dense, il serait faux de croire que tous vivent dans des paysages steppiques semblables. Deux Zèbres

(*E. burchelli* et *E. zebra*) fréquentent des paysages ombragés (J. KINGDON, 1979 : 165 ; E. JOUBERT, 1972, pl. 1-3) ; les *E. zebra* se signalent en outre par la « nature abrupte et inaccessible de leur retraite en terres hautes » (F. C. SELOUS, 1902 : 190). Parmi les autres espèces dont l'environnement est effectivement « très ouvert », le Cheval (*E. przewalskii*) et le Kiang (*E. kiang*) ont à se déplacer sur des sols parfois sableux et enneigés pendant une partie de l'année (E. MOHR, 1971 : 64, 66 ; C. GROVES, 1974 : 91-92). Ces différents environnements peuvent susciter l'apparition d'adaptations dont il est légitime de rechercher des traces sur le squelette appendiculaire des Chevaux actuels. Une évolution des caractères correspondants chez les Chevaux fossiles pourrait témoigner d'une évolution de leur environnement.

## I — ADAPTATIONS SQUELETTIQUES CHEZ LES *Equus* ACTUELS

Pour aborder cette question, nous disposons de présomptions générales qu'il est bon de préciser sur les espèces actuelles d'*Equus* avant de chercher à les utiliser en Paléoécologie.

L'une d'entre elles concerne les proportions des segments de membres (également étudiées par D. P. WILLOUGHBY, 1974, et C. GROVES & D. P. WILLOUGHBY, 1981) et les types locomoteurs définis par W. K. GREGORY et H. F. OSBORN (1912, 1929). L'analyse des données publiées par GREGORY et OSBORN montre que dans le type graviportal (ex. Éléphant) les longueurs des os des pattes diminuent dans l'ordre suivant : fémur (F), humérus (H), tibia (T) ou radius (R), métacarpien (MC), métatarsien (MT). Dans le type médiportal (ex. Sanglier), tibia et métapodes sont relativement plus longs et MT dépasse MC en longueur. Dans le type coureur (ex. Gazelle), tous les segments distaux sont allongés ; T est l'os le plus long et H l'os le plus court (V. EISENMANN & C. GUÉRIN, *sous presse*, fig. 1). Schématiquement le type coureur est mieux adapté à un paysage ouvert qu'à une forêt même si une concordance parfaite entre les deux ne peut être établie. D'après les données que j'ai recueillies sur plus de deux cents squelettes d'*Equus*, toutes les espèces actuelles appartiennent à un type intermédiaire entre le coureur et le médiportal. Malgré cette similitude générale, il existe des différences, par exemple entre *E. burchelli* qui fréquente des paysages boisés et *E. hemionus* dont l'habitat est tout à fait ouvert : les segments distaux (R, T, MC, MT) relativement plus longs de l'Hémione indiquent un type plus « coureur » que celui du Zèbre de Burchell (fig. 1). Les proportions du Zèbre de montagne (*E. zebra*), autre habitant de paysages boisés, sont voisines de celles d'*E. burchelli* mais les métapodes sont aussi un peu plus courts (fig. 2), caractère avantageux pour un animal de montagne (J. GRAY, 1959). En revanche, les *Equus* des grands espaces découverts (*E. kiang*, *E. przewalskii*) ressemblent aux Hémiones. Les Zèbres de Grévy et les Anes occupent une place à part mais se rapprochent plus du type hémionien.

Un autre point bien connu se rapporte à l'adaptation de la phalange unguéale à la qualité du sol (V. GROMOVA, 1949b : 44). On admet que le sabot est plus large chez les animaux qui ont à se déplacer sur un terrain meuble, quelle que soit sa nature : boue, mousse, sable, neige ; il est au contraire très étroit si les animaux ont à escalader des reliefs escarpés. Mes données sur les *Equus* actuels confirment assez bien cette relation (tabl. I). La largeur de la sole plantaire par rapport à la largeur de la surface articulaire avec la deuxième phalange est faible chez *E. zebra*, espèce de montagne, forte chez *E. kiang* et *E. przewalskii*

qui se déplacent occasionnellement sur de la neige ou du sable. Elle est intermédiaire chez *E. hemionus*, *E. africanus* et *E. burchelli* qui tous les trois fréquentent des sols durs non montagneux. Malheureusement je n'ai pas d'explication certaine en ce qui concerne les sabots très larges d'*E. grevyi* : peut-être s'agit-il d'un élargissement allométrique en rapport avec la grande taille de cette espèce ?

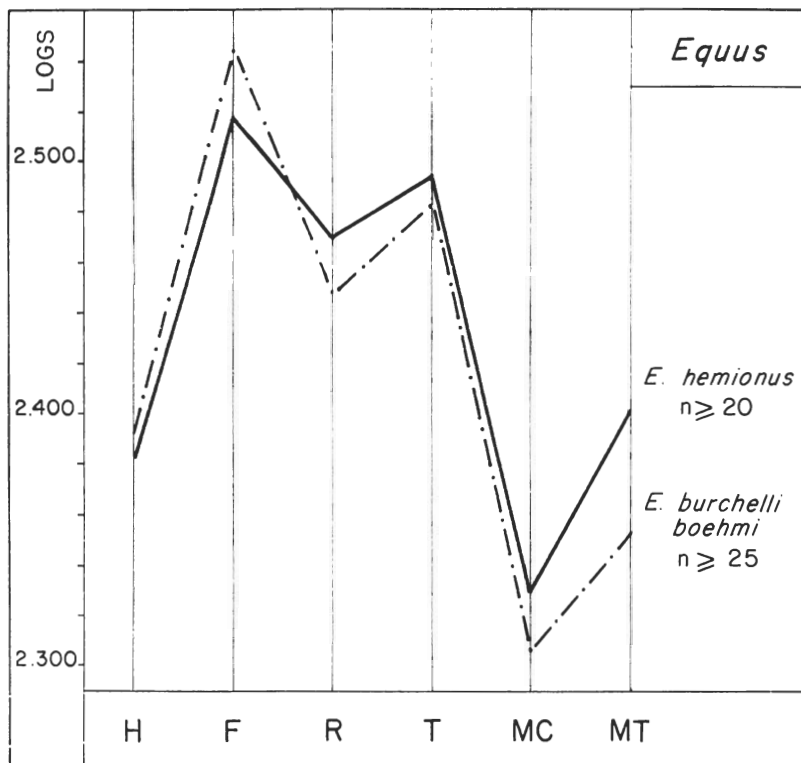


FIG. 1. — Logarithmes décimaux des longueurs d'os des membres de deux *Equus* actuels. H = humérus ; F = fémur ; R = radius ; T = tibia ; MC = 3<sup>e</sup> métacarpien ; MT = 3<sup>e</sup> métatarsien ; n = nombre d'individus étudiés.

Decimal logs of limb-bone lengths for two modern *Equus*. H = humerus ; F = femur ; R = radius ; T = tibia ; MC = third metacarpal ; MT = third metatarsal ; n = number of skeletons.

Il est intéressant de remarquer qu'une dissociation est possible entre le type plus ou moins « coureur » suggéré par les segments de membres et la largeur relative des troisièmes phalanges. Ainsi le Kiang du Tibet et l'Hémione de l'Iran présentent des proportions squelettiques voisines sauf en ce qui concerne le sabot (C. GROVES & D. P. WILLOUGHBY, 1981, fig. 3). J'ai testé les différences de largeur relative du sabot des deux taxons : malgré la pauvreté des échantillons (tabl. I), le t de Student est de 7,26 de sorte que la différence a plus de 99,9 % de chances d'être significative. Il semble donc que l'adaptation coureuse à des milieux ouverts, commune aux deux formes, est doublée chez le Kiang d'une adapta-

tion particulière aux déplacements sur un sol enneigé. Cet exemple est d'autant plus intéressant que Kiangs et Hémiones sont des taxons proches que certains auteurs n'hésitent pas à attribuer à la même espèce (I. E. KOUZMINA in I. M. GROMOV & G. I. BARANOVA, 1981 : 335). Le même phénomène s'observe pour *E. burchelli* et *E. zebra* : les proportions des segments des membres sont voisines mais les sabots sont bien plus étroits chez *E. zebra* (fig. 2 ; tabl. 1).

TABLEAU I. — Troisièmes phalanges antérieures d'*Equus* : indices de la largeur maximale à la largeur articulaire.

*Third fore phalanges of Equus : width indices (maximal width  $\times$  100/articular width).*

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

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

n = number of specimens ;  $\bar{x}$  = mean indices ; min. and max. = minimal and maximal indices ; s = standard deviation.

Un dernier caractère communément rattaché à l'environnement concerne la « constitution » leptosomique (légère) ou euryosmique (lourde) des animaux (V. GROMOVA, 1949b : 46). En partie au moins, cette constitution peut être estimée à l'aide d'indices de robustesse qui combinent des mesures de largeurs et des mesures de longueurs. GROMOVA accepte les idées de J. U. DUERST (1926) d'après qui la robustesse serait liée de façon complexe à un climat froid et humide tandis que la gracilité s'observerait dans des conditions chaudes et sèches. D'après mes observations, les indices de robustesse des MC sont plus élevés chez *E. burchelli*, *E. zebra* et *E. przewalskii* que chez les autres *Equus* actuels ; d'autres différences dans les proportions des métapodes distinguent également ces espèces (V. EISENMANN, 1979b, 1982, sous presse 1). Il semble difficile de rattacher ces caractéristiques aux conditions de température auxquelles sont actuellement soumis ces animaux : les métapodes des Kiangs sont presque identiques à ceux des Hémiones (et même encore plus graciles) alors que le climat des hauts plateaux tibétains est certainement plus froid que celui de l'Iran. Inversement, il n'y a probablement pas de grandes différences de température entre les régions occupées par les Zèbres de Grévy aux métapodes relativement sveltes et les Zèbres de Burchell, bien plus trapus. En revanche, l'humidité plus ou moins grande de l'environnement et de l'alimentation (V. GROMOVA, 1949b : 48) pourrait intervenir sur ces

caractères. Je ne dispose pas de données suffisantes sur les degrés de sécheresse ou d'humidité auxquels sont exposés tous les *Equus* actuels. Toutefois, il est probable que les paysages plus boisés habités par *E. burchelli* et *E. zebra* correspondent à des conditions plus humides. Dans le cas d'*E. przewalskii*, force est de constater l'association de proportions coureuses avec des os robustes qui devrait correspondre à un paysage aussi ouvert et à des conditions plus humides que ceux des Hémiones et des Kiangs.

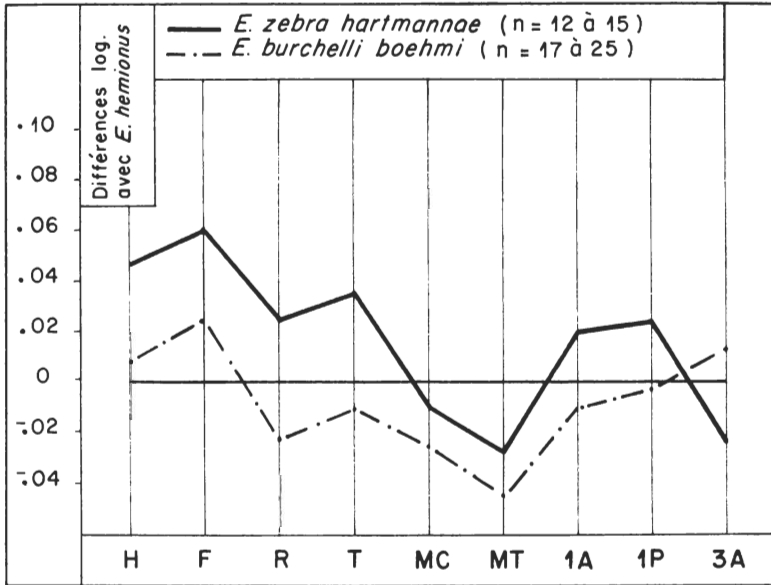


FIG. 2. — Diagrammes de Simpson des longueurs d'os des membres et de la largeur de la 3<sup>e</sup> phalange antérieure de deux Zèbres actuels. Mêmes abréviations que précédemment. En outre 1A et 1P = longueurs de la première phalange antérieure et postérieure ; 3A = largeur de la troisième phalange antérieure.

*Ratio diagrams of limb-bone lengths and fore third phalanges widths for two modern Zebras. Same abbreviations as in fig. 1 and : 1A, 1P = lengths of the fore and hind first phalanges ; 3A = width of the fore third phalanx.*

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

## II — ADAPTATIONS SQUELETTIQUES CHEZ LES *Equus* FOSSILES INTÉRÊT PALÉONTOLOGIQUE ET PALÉOÉCOLOGIQUE

Il convient maintenant de rechercher comment ces observations actuelles peuvent nous renseigner sur les espèces fossiles, leur environnement et son évolution.

### 1. Caractérisation de certains *Equus*

Avant d'en venir à la Paléoécologie, il faut bien noter que tous les caractères discutés ci-dessus peuvent se montrer décisifs en Systématique. Il arrive que l'absence de crânes et le peu de différences dentaires conduisent à des identifications abusives d'espèces bien différentes. C'est ainsi que C. S. CHURCHER & M. L. RICHARDSON (1978) ont récemment mis en synonymie deux espèces algériennes fossiles, *E. mauritanicus* et *E. tabeti*, avec l'espèce actuelle *E. burchelli*. En ce qui concerne *E. mauritanicus* et *E. burchelli*, la synonymie me paraît excessive mais défendable : les deux espèces sont probablement apparentées (C. ARAMBOURG, 1955 ; V. EISENMANN, 1979a, 1980) ; toutes deux peuvent être facilement rattachées

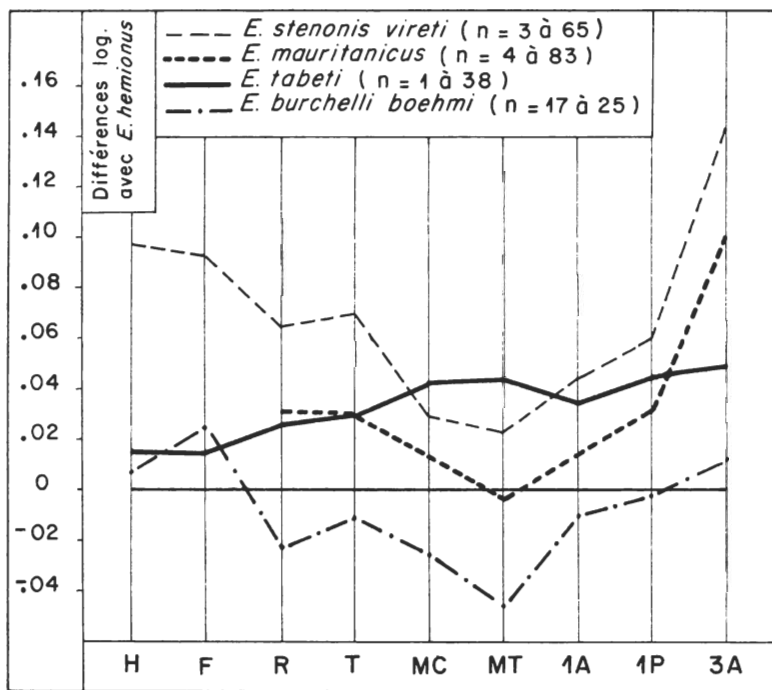


FIG. 3. — Diagrammes de Simpson des longueurs d'os des membres et des largeurs des 3<sup>e</sup> phalanges antérieures de divers *Equus* actuels et fossiles. Mêmes abréviations que dans la figure 2.

Ratio diagrams of limb-bone lengths and fore third phalanges widths for several modern and fossil *Equus*. Same abbreviations as for fig. 2.

au groupe d'*E. stenorhis*. Pour ce qui est d'*E. tabeti* dont C. ARAMBOURG (1970) avait déjà noté les caractères particuliers, la synonymie proposée par C. S. CHURCHER & M. L. RICHARDSON est inacceptable : non seulement les métapodes d'*E. tabeti* sont bien plus graciles que ceux des deux autres espèces (V. EISENMANN, 1979b) mais les proportions des segments des membres et du sabot (fig. 3) sont, elles aussi, complètement différentes.

## 2. Déductions sur l'environnement de deux espèces fossiles

Il y a environ deux millions d'années, vivait en France *E. stenorhis vireti*. Bien connue grâce aux travaux de J. VIRET (1954) et de F. PRAT (1964, 1980), cette forme trouvée à Saint-Vallier présente des métapodes massifs, des phalanges unguéales très larges (tabl. I : fig. 3) et des segments de membres distaux à peu près aussi courts que ceux d'*E. burchelli* et d'*E. zebra*. L'ensemble fait envisager pour cet *E. stenorhis* un environnement plutôt humide et boisé avec un terrain meuble. Ces suppositions sont en accord avec celles de B. KURTÉN (1968 : 10) d'après qui la faune de Saint-Vallier indiquerait des paysages variés (bois, prairies, cours d'eau) et la flore, un climat tempéré. Les larges sabots d'*E. stenorhis vireti* s'expliqueraient ainsi par un sol humide plutôt que neigeux ou sableux.

Le Cheval du Pléistocène inférieur d'Aïn Hanech, *E. tabeti*, s'oppose point par point à *E. stenorhis vireti* : ses métapodes sont graciles, ses segments distaux sont encore plus allongés que ceux d'*E. hemionus* et ses sabots sont de largeur moyenne. Tout ceci évoque un environnement aride et ouvert avec un sol dur et plat, conclusions en accord avec les indications de savane ouverte données par l'étude des Bovidés (D. GERAADS, 1981).

## 3. Déductions sur l'évolution de l'environnement au Pléistocène inférieur en Algérie

Considérons trois gisements algériens assez bien connus : Aïn Boucherit, Aïn Hanech et Ternifine. Leur âge n'est pas déterminé de façon précise mais on admet en général qu'Aïn Boucherit appartient au Pliocène supérieur, Aïn Hanech au Pléistocène inférieur et Ternifine au Pléistocène moyen. Alors que Ternifine est situé à l'est de Mascara, Aïn Boucherit et Aïn Hanech appartiennent tous deux au Bassin Sétifien et sont extrêmement proches l'un de l'autre (C. ARAMBOURG, 1970 : 18). Chaque gisement a livré des restes d'*Equus* décrits sous des noms différents, respectivement *E. numidicus*, *E. tabeti* et *E. mauritanicus*.

Les os longs d'*E. numidicus* sont trop peu nombreux pour nous informer sur ses proportions squelettiques et les phalanges unguéales sont inconnues ; nous n'avons donc pas d'indications sur la nature plus ou moins ouverte du paysage (qu'auraient suggérée les rapports des segments de membres) ni sur la qualité plus ou moins dure du sol (réflétée par la largeur des sabots). Les métapodes, en revanche, peuvent apporter quelques indications sur la sécheresse du climat. Grands, élancés, avec de forts diamètres antéro-postérieurs (V. EISENMANN, 1983 ; *sous presse* 1, 2), ils ressemblent dans les grandes lignes à ceux du Zèbre de Grévy actuel, habitant des savanes et des plaines semi-arides du Kenya, de l'Éthiopie et de la Somalie (C. S. CHURCHER, 1982). Ces suppositions sur la sécheresse relative d'Aïn Boucherit ne sont pas en désaccord avec le milieu de savane ouverte suggéré par l'étude des Bovidés (D. GERAADS, 1981).

Pour *E. tabeti*, nous disposons de restes squelettiques plus abondants et plus complets. Les longueurs des segments de membres indiquent un animal très bien adapté à la course

en milieu ouvert (fig. 3). La largeur du sabot antérieur (estimée à partir d'une phalange postérieure) devait être moyenne, reflétant un sol plat et dur. Les métapodes, presque aussi graciles que ceux des Hémiones, sont en faveur d'un climat très sec. Par ailleurs, les ressemblances avec *E. numidicus* sont telles qu'une filiation paraît probable; *E. tabeti* se distingue essentiellement par ses dimensions plus faibles et sa gracilité plus grande. Les deux points peuvent s'expliquer par une aridification de l'environnement survenue durant le laps de temps séparant Aïn Boucherit d'Aïn Hanech. Les Bovidés d'Aïn Hanech (D. GERAADS, 1981) ne permettent pas de confirmer ce changement climatique car ils indiquent le même milieu de « savane ouverte » pour Aïn Boucherit et Aïn Hanech. En revanche, un épisode de climat aride a été constaté il y a 1,5 MA dans le Hoggar (P. ROGNON *et al.*, 1981), dans l'Est Turkana (A. VINCENS, 1979) et dans l'Afar (F. GASSE *et al.*, 1980). Peut-être l'*Equus* d'Aïn Hanech (dont l'âge exact est inconnu) reflète-t-il une aridification semblable en Afrique du Nord.

Le matériel de Ternifine qui représente *E. mauritanicus* est suffisant pour suggérer paysage, sol et climat. Les métapodes relativement courts et les sabots larges (fig. 3) évoquent un environnement moins ouvert et un terrain plus mou. La morphologie robuste des métapodes est en faveur d'un climat plus humide. Ces indications ne s'accordent pas avec le milieu ouvert et sec suggéré par l'étude des Bovidés (D. GERAADS, 1981); toutefois, les restes fossiles d'*Ursus* (C. ARAMBOURG, 1979), de *Theropithecus* (E. DELSON, 1974) et de *Sus scrofa* (H. B. S. COOKE & A. F. WILKINSON, 1978) montrent que les animaux de savane ouverte et sèche n'étaient pas les seuls à habiter la région de Ternifine au Pléistocène moyen.

Alors que la proximité géographique d'Aïn Boucherit et d'Aïn Hanech permettait de conclure à une évolution du climat, l'éloignement de Ternifine permet seulement de la supposer. Si cette hypothèse est exacte, l'aridification initiale (Pléistocène inférieur) a été suivie en Afrique du Nord par une évolution vers un paysage plus fermé et plus humide (Pléistocène moyen).

#### 4. Conclusions

Il est impossible de revenir ici sur les autres cas où l'étude des *Equus* fossiles apporte des indications sur leur environnement ou son évolution (voir notamment V. EISENMANN & C. GUÉRIN, *sous presse*). A partir des exemples cités, nous pouvons toutefois souligner quelques points.

Les interprétations paléocéologiques fondées sur la seule présence du genre *Equus* sans analyse détaillée risquent d'être inexactes ou imprécises. *E. stenois vireti* et *E. tabeti* ne se ressemblent guère plus qu'un Percheron et un Ane sauvage et leurs habitats étaient certainement fort différents.

Les interprétations paléocéologiques fondées sur l'analyse détaillée de caractères anatomiques font apparaître des différences entre des gisements dont l'écologie est réputée semblable. Il est encore trop tôt pour évaluer leur fiabilité mais au moins s'agit-il d'éléments nouveaux : d'après les *Equus* fossiles, Aïn Boucherit, Aïn Hanech et Ternifine présentaient des différences écologiques notables que les études plus globales des faunes n'ont pas mises en évidence.

Enfin, tant en paléocéologie qu'en systématique, l'étude des os des membres se révèle extrêmement importante. Si l'étude des dents assez peu différenciées d'*E. tabeti* et d'*E. mau-*



*ritanicus* permet à peine de les distinguer et n'apporte guère d'indications sur leur environnement, l'examen du squelette montre à l'évidence que ce sont des espèces différentes adaptées à des conditions de vie différentes.

### CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Alors que des études paléocéologiques brillantes s'appuient sur des modèles généralisables établis à partir de vastes ensembles fauniques (P. ANDREWS *et al.*, 1979), on peut hésiter à entreprendre une démarche presque opposée où l'accent est mis sur des détails anatomiques observés à l'intérieur d'un seul genre. Pour la justifier, je ferai appel à des arguments pratiques et méthodologiques. D'un point de vue pratique, il est certain qu'on ne dispose pas toujours d'un matériel suffisamment riche et varié pour se prêter aux analyses fauniques globales : il faut bien alors tirer le meilleur parti de ce que l'on a. Il n'est pas exclu d'ailleurs que les résultats puissent rivaliser en finesse : si l'ensemble des Bovidés ne suggère pas de différences entre les paléoenvironnements d'Aïn Boucherit, Aïn Hanech et Ternifine, le seul genre *Equus*, lui, en suggère. D'un point de vue théorique, la démarche appliquée ici présente un autre avantage. Là où les interprétations fauniques projettent un éventail de modèles actuels sur les données fossiles et recherchent le modèle le plus concordant, l'étude des adaptations squelettiques tente en plus d'expliquer ce qu'elle constate ou, au moins, d'établir une relation précise entre un trait anatomique et un facteur écologique qui restent distincts des autres traits et facteurs. La finesse de l'examen amène à dissocier des facteurs comme la sécheresse, la dureté du sol et l'absence de couverture végétale parce que les caractères anatomiques correspondants (gracilité, étroitesse des sabots, proportions coureuses des membres) peuvent aussi être dissociés. L'étude d'un groupe systématique restreint ne tolère pas les approximations et les généralisations abusives. Alors que le genre *Equus* est souvent considéré comme indiquant un milieu ouvert, assez aride et plutôt chaud, un travail à un niveau spécifique oblige rapidement à remarquer que deux espèces (*E. przewalskii* et *E. kiang*) peuvent passer de longs mois sous la neige et que les habitats d'*E. hemionus* et d'*E. zebra* n'ont pas grand chose en commun. Dans la mesure où l'extrapolation au matériel fossile n'est pas fondée sur une détermination taxonomique, toujours grossière ou incertaine, mais sur la présence de caractères anatomiques précis et, autant que possible, signifiants d'un point de vue fonctionnel, les interprétations paléocéologiques à partir d'un groupe zoologique restreint sont certainement très prometteuses. Ainsi notre démarche limitée mais fine complète les études globales de faunes et aborde un peu plus l'aspect causal des problèmes paléocéologiques.

### Remerciements

Ce travail s'inscrit dans le cadre de la RCP 641 du CNRS « Indicateurs paléobiologiques de milieux ». Il a bénéficié des suggestions et critiques de nombreux collègues et amis dont L. GINSBURG, S. HAZOUT et L. RADINSKY. Les graphiques sont l'œuvre de F. PILARD que je remercie vivement ainsi que E. MOLIN pour son efficace collaboration.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ANDREWS, P., J. M. LORD & E. M. NESBIT-EVANS, 1979. — Patterns of ecological diversity in fossil and modern mammalian faunas. *Biol. J. Linn. Soc.*, London, **11** : 177-205.
- ARAMBOURG, C. 1955. — Le gisement préhistorique de Ternifine. *Bull. trimest. Soc. Géogr. Archéol. Oran*, (235) : 3-7.
- 1970. — Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Archs Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 7<sup>e</sup> sér., **10** : 128 p., 67 fig., 24 pl., 57 tabl.
- † ARAMBOURG, C., 1979. — Mise au point de L. GINSBURG — Vertébrés villafranchiens d'Afrique du Nord (Artiodactyles, Carnivores, Primates, Reptiles, Oiseaux). *Mém. Éd. Fondation Singer-Polignac*, Paris : 1-141, pl. 25-61, tabl.
- CHURCHER, C. S., 1982. — Grevy's, the other Zebra. *Swara*, Magazine of the East Afr. Wild Life Soc., **5** (1) : 12-18, fig.
- CHURCHER, C. S., & M. L. RICHARDSON, 1978. — Equidae. *In* : Evolution of African Mammals, V. J. Maglio & H. B. S. Cooke Eds. Cambridge, Harvard Univ. Press : 379-422, 8 fig., 2 tabl.
- COOKE, H. B. S., & A. F. WILKINSON, 1978. — Suidae and Tayassuidae. *In* : Evolution of African Mammals, V. J. Maglio & H. B. S. Cooke Eds. Cambridge, Harvard Univ. Press : 435-482, 13 fig., 3 tabl.
- DELSON, E., 1974. — Preliminary review of Cercopithecoid distribution in the circum mediterranean region. *Mém. Bur. Rech. géol. & minières*, Paris, 78, **1** : 131-135, 2 tabl.
- DUERST, J. U., 1926. — Vergleichende Untersuchungen am Skelett bei Säugern. *Arbeitsmeth.*, *Abderhalden*, Abt. VII, **2** : 200.
- 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. — Les métapodes d'*Equus sensu lato* (Mammalia, Perissodactyla). *Géobios*, Lyon, n° 12 (fasc. 6) : 863-886, 19 fig., 11 tabl.
- 1980. — Les Chevaux (*Equus sensu lato*) fossiles et actuels : crânes et dents jugales supérieures. *Cah. Paléont.*, CNRS Éd., Paris : 186 p., 67 fig., 22 pl., 72 tabl.
- 1983. — Family Equidae. *In* : Koobi Fora Research Project vol. 2 : Plio-Pleistocene Ungulates from east of Lake Turkana. Part 1 : Proboscidea, Perissodactyla and Suidae. J. M. Harris Ed., Clarendon Press, Oxford : 156-214, 10 fig., 10 pl., 22 tabl.
- *sous presse* 1. — Indications paléocéologiques fournies par les *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) pliocènes et pléistocènes d'Afrique. *In* : Coll. Intern. « L'environnement des Hominiidés au Plio-Pléistocène », Paris 1981.
- *sous presse* 2. — Les Équidés d'Ubeidiya. *Mém. Trav. Centre Rech. préhist. fr.*, Jérusalem, n° 6.
- EISENMANN, V., & A. KARCHOUD, 1982. — Analyses multidimensionnelles des métapodes d'*Equus* (Mammalia, Perissodactyla). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4<sup>e</sup> sér., **4**, sect. C, (1-2) : 75-103, 12 fig., 5 tabl.
- EISENMANN, V., & C. GUÉRIN, *sous presse*. — Morphologie fonctionnelle et environnement chez les Périssodactyles. Premier Congrès international de Paléocéologie, Lyon, 1983.
- GASSE, F., O. RICHARD, D. ROBBE, P. ROGNON & M. A. J. WILLIAMS, 1980. — Évolution tectonique et climatique de l'Afar central d'après les sédiments plio-pléistocènes. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 7<sup>e</sup> sér., **22** (6) : 987-1001, 6 fig., 1 tabl.
- GERAADS, D., 1981. — Bovidae et Giraffidae (Artiodactyla, Mammalia) du Pléistocène de Ternifine (Algérie). *Bull. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, 4<sup>e</sup> sér., **3**, sect. C, (1) : 47-86, 5 pl.

- GRAY, J., 1959. — How animals move. Penguin books, 144 p., 52 fig., 18 fig. h.t.
- GREGORY, W. K., 1912. — Notes on the principles of quadrupedal locomotion and on the mechanism of the limbs in hoofed animals. *N. Y. Acad. Sci. Annls*, **22** : 267-294, pl. 34.
- GROMOV, I. M., & G. I. BARANOVA, Eds, 1981. — Catalogue des Mammifères de l'URSS. Nauka, Leningrad, 456 p. (en russe).
- GROMOVA, V., 1949a. — Istorija loshadej (roda *Equus*) v Starom Svete. Chast'1. Obzor i opisanie form. *Trudy paleont. Inst.*, Akad. Nauk SSSR, Moskva, **17** (1) : 373 p., 53 fig., 8 pl., 20 tabl.
- 1949b. — Istorija loshadej (roda *Equus*) v Starom Svete. Chast'2. Evoljutsija i klasifikatsija roda. *Trudy paleont. Inst.*, Akad. Nauk SSSR, Moskva, **17** (2) : 162 p., 15 fig., 30 tabl.
- GROVES, C. P., 1974. — Horses, Asses and Zebras in the Wild. David & Charles Eds, London : 192 p., 12 fig., 16 pl.
- GROVES, C. P., & D. P. WILLOUGHBY, 1981. — Studies on the taxonomy and phylogeny of the genus *Equus*. 1. Subgeneric classification of the recent species. *Mammalia*, Paris, **45** (3) : 324-354, 14 fig., 8 tabl.
- JOUBERT, E., 1972. — The social organization and associated behaviour in the Hartmann Zebra *Equus zebra hartmannae*. *Madoqua*, ser. 1, (6) : 17-56, 15 fig., 9 phot.
- KINGDON, J., 1979. — East African Mammals : an atlas of evolution in Africa. Academic Press, London, vol. III B (Equids) : 120-179, fig.
- KURTEN, B., 1968. — Pleistocene Mammals of Europ. *In* : The World Naturalist. Weidenfeld & Nicholson Eds. London : 317 p., 111 fig., 15 tabl.
- MOHR, E., 1971. — The asiatic wild horse. J. A. Allen Ed. London : 124 p., 100 fig.
- OSBORN, H. F., 1929. — The Titanotheres of ancient Wyoming, Dakota and Nebraska. *Monogr. U.S. geol. Surv.*, Washington, **55** (1) : 701 p., 639 fig., 42 pl. : (2) : 703-894, fig. 640-760, pl. 42-236.
- PRAT, F., 1964. — Contribution à la classification des Équidés villafranchiens. *P.-v. Soc. linn. Bordeaux*, (101) : 14-32, 2 pl., 3 tabl.
- 1980. — Les Équidés villafranchiens en France, Genre *Equus*. *Cah. Quaternaire*, Paris, n° 2 : 290 p., 55 fig., 46 tabl.
- ROGNON, P., Y. GOURINARD & Y. BANDET, 1981. — Un épisode de climat aride dans l'Atakor (Hoggar) vers 1,5 MA (datation K/Ar) et sa place dans le contexte paléoclimatique du Plio-Pléistocène africain. *Bull. Soc. géol. Fr.*, 7<sup>e</sup> sér., **23** (4) : 313-318, 1 fig., 1 tabl.
- SELOUS, F. C., 1902. — Les Équidés, Chap. 12. *In* : Les animaux vivants du monde. C. J. Cornish Éd. Flammarion : 189-206, 26 fig.
- VINCENS, A., 1979. — Analyse palynologique du site archéologique FxJj 50. Formation de Koobi Fora, Est Turkana. *Bull. Soc. géol. Fr.*, Paris, 7<sup>e</sup> sér., **21** (3) : 343-347, 1 fig., 5 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** : 200 p., 43 fig., 33 pl.
- WILLOUGHBY, D. P., 1974. — The empire of *Equus*. Barnes Ed. New York : 475 p., 251 fig., 31 tabl.