

**CONTRIBUTIONS A L'ETUDE DU GISEMENT MIOCENE
SUPERIEUR DE MONTREDON (HERAULT).
LES GRANDS MAMMIFERES.
5 - LES PERISSODACTYLES EQUIDAE**

par

Vera EISENMANN*

SOMMAIRE

	Page
Résumé, Abstract	66
Introduction	67
Matériel et Méthodes	68
Combien d'hipparions à Montredon ?	69
<i>H. depereti</i>	74
Description	74
Comparaisons et discussion	83
Conclusion	87
<i>Hipparion</i> sp.	88
Description	88
Comparaisons et discussion	89
Conclusion	91
Conclusion générale	91
Remerciements	92
Bibliographie	92
Légendes des planches	95

* U.A. 12 du C.N.R.S., Institut de Paléontologie, 8 rue Buffon, 75005 Paris, France

Mots-clés: Mammifères, Périssodactyles, Equidés, *Hipparion*, Montredon, Vallésien supérieur.

Key-words: Mammalia, Perissodactyla, Equidae, *Hipparion*, Montredon, Late Vallesian.

RESUME

La révision des restes d'hipparion de Montredon, y compris des spécimens récemment récoltés ou inédits, montre que le matériel n'est pas spécifiquement homogène.

Un MC III de petite taille évoque l'*H. macedonicum* du Vallésien supérieur du Ravin de la Pluie, Grèce, gisement qui a aussi livré un hipparion de grande taille.

La plus grande partie du matériel a été rapportée à *H. depereti*. Cette espèce associe des caractères habituels d'hipparions vallésiens (plissement de l'émail, profondeur du sillon vestibulaire des jugales inférieures, massivité des métapodes) à des caractères plus fréquents chez les formes tuoliennes (taille moyenne, absence de confluence des fossettes sur les prémolaires supérieures, absence d'ectostylides sur les jugales inférieures définitives, développement de la quille des MC III, présence d'une facette pour le 2ème cunéiforme sur les MT III). *H. depereti* présente des points communs avec les hipparions espagnols et portugais de la transition Vallésien-Turolien (Masia del Barbo, Azambujeira) mais ne se laisse identifier à aucun d'entre eux. Les restes du Vallésien supérieur de Diavata, Grèce, appartiennent probablement à *H. depereti*. En revanche, ceux du grand hipparion du Ravin de la Pluie sont différents.

Ainsi, Montredon et le Ravin de la Pluie ont peut-être en commun la petite espèce, *H. macedonicum*, mais pas l'espèce associée (*H. depereti* de taille moyenne à Montredon, *H. primigenium* de grande taille au Ravin de la Pluie). Ces deux gisements montrent en tout cas que des hipparions de petite taille pouvaient exister dès le Vallésien, à côté d'espèces de dimensions plus grandes.

Accessoirement, cet article propose une adaptation des indices de Kiesewalter pour calculer la hauteur au garrot à partir de la longueur des métapodes et discute les indices proposés par Gromova et Sen *et al.* pour évaluer le développement de la quille sur ces os.

ABSTRACT

The revision of the hipparion material from Montredon, including newly excavated and other unpublished specimens brings evidence of specific heterogeneity.

A fragmentary very small MC III seems very close to *H. macedonicum* from the upper Vallesian of Ravin de la Pluie, Greece. In that same site was also found a large hipparion.

Most of the Montredon material is referred to *H. depereti*. This species associates characters usually found in Vallesian hipparions (highly plicated upper cheek teeth, deep vestibular grooves on the lower cheek teeth, robust metapodials) with characters more frequent in Turolian forms (middle size, lack of confluence in the upper premolar fossettes, lack of ectostylids on the adult lower cheek teeth, well developed keel on the MC III, facette for the 2nd cuneiform present on all MT III). *H. depereti* shares some of these characters with the Spanish and Portuguese hipparions transitional between the Vallesian and the Turolian (Masia del Barbo, Azambujeira) but is not identical to any of them. The upper Vallesian hipparion material from Diavata, Greece, probably belongs to *H. depereti* but not the large hipparion rests from Ravin de la Pluie.

Thus, Montredon and Ravin de la Pluie may well share the same small species, *H. macedonicum*, but they differ in the associated one: middle-sized *H. depereti* at Montredon, large-sized *H. primigenium* at Ravin de la Pluie. Both sites, however, give evidence of small hipparions during the Vallesian, coexisting with other larger species.

The present paper also proposes an adaptation of the Kiesewalter's indices that calculates the height at the withers using the metapodial length, and discusses indices proposed by Gromova and by Sen *et al.* to express the relative development of the metapodial keel.

INTRODUCTION

Les restes d'hipparion de Montredon furent d'abord signalés par Depéret sous le nom d'*H. gracile* et rapprochés de la "race lourde de l'Attique" (Depéret, 1902, p. 14). La première description détaillée, toujours sous le nom d'*H. gracile*, est due à Etiévant (1952, 1953) qui conclut: "l'hipparion de Montredon était de même taille que celui de Soblay et plus fort que celui du Lubéron"; elle évoque aussi la possibilité d'une ressemblance avec l'hipparion d'Eppelsheim (1952, p. 39). Dans leur révision des gisements rhodaniens néogènes, Guérin & Mein (1971) donnent un âge vallésien aux fossiles de Soblay et un âge pikermien à ceux du Mont Lubéron. Ultérieurement, Guérin *et al.* (1972) précisent que Soblay appartient au Vallésien moyen tandis que Montredon date du Vallésien ancien.

Entre temps, Forstén (1968, p. 14) a rendu à l'hipparion vallésien d'Eppelsheim le nom qui devait être le sien pour des raisons de priorité: *H. primigenium* (VON MEYER, 1829). C'est ainsi que doit être désormais appelé l'*H. gracile* de KAUP, 1933. Dans le même ouvrage de révision des hipparions paléarctiques, Forstén propose de rattacher à *H. primigenium* tous les fossiles vallésiens d'hipparion de l'Ancien Monde; les variations qu'elle observe entre les dèmes locaux portent essentiellement sur la taille et, à son avis, ne rompent pas l'uniformité générale de l'espèce (Forstén, 1968, p. 85). Sondaar (1974, p. 304) pense qu'il est peut-être dangereux de mettre ainsi l'accent sur les ressemblances plutôt que sur les différences entre les diverses sortes d'hipparions; il attire aussi l'attention sur le fait que les os des membres peuvent être plus diversifiés que les dents. C'est d'ailleurs un troisième métacarpien qu'il choisit comme holotype pour la nouvelle espèce, *H. depereti*, reconnue par lui à Montredon. Cette espèce est définie par sa taille moyenne (inférieure à celle d'*H. primigenium* d'Eppelsheim) et ses membres massifs, notamment les métapodes centraux; les dents jugales supérieures sont modérément plissées (Sondaar, 1974, p. 293). Revenant sur la question des hipparions vallésiens, Forstén (1978, p. 308) admet que l'hipparion de Montredon est un peu plus petit que la forme typique d'Eppelsheim; il pourrait représenter une "demi-espèce" de la "superespèce" *H. primigenium* mais il reste un représentant d'une même entité vallésienne, adaptée à une même niche écologique (Forstén, 1978, p. 311). En tout cas, par tout un ensemble de caractères, *H. depereti* semble mieux s'intégrer parmi les formes vallésiennes que parmi les tuoliennes (Forstén, 1982, fig. 3).

Malgré certaines différences dans l'interprétation taxonomique, la plupart des auteurs s'accordent à opposer l'uniformité des hipparions au Vallésien à leur diversification turolienne: en règle générale, les hipparions vallésiens sont de taille moyenne ou grande; les hipparions de petite taille n'apparaissent pas avant le Turolien (sauf peut-être *H. minus* dont l'âge vallésien a été contesté); en règle générale, il n'y a qu'une forme d'hipparion par gisement au Vallésien, plusieurs au Turolien; (Gabunia, 1959, p. 309-314; Forstén, 1968; Sen *et al.*, 1978).

Entre 1977 et 1982, Bernor, MacFadden, Skinner et Woodburne publient toute une série d'articles proposant une classification de certains équidés tridactyles d'après les caractères de leur région préorbitaire. Ainsi, les hipparions que Forstén rapporte à *H. primigenium* appartiennent à un même groupe (groupe 1 de Woodburne & Bernor, 1980) proche d'un nouveau genre nord-américain, *Cormohipparion* (Skinner & MacFadden, 1977). Eisenmann (1981b, 1982) et Forstén (1982, 1983) ont montré les dangers et les limites d'une approche aussi restreinte. Elle aboutit à réunir autour d'un seul caractère des formes par ailleurs différentes (comme les hipparions de Hostalets de Pierola, de Höwenegg et de Bou Hanifia); à ignorer, si la région préorbitaire diffère, des ressemblances peut-être significatives (comme les ressemblances de proportions craniennes entre *H. antelopinum* et *H. turkanense*) et à laisser hors de la discussion les

formes où la fosse préorbitaire est absente (comme *H. afarense*). Quoiqu'il en soit, la région préorbitaire d'*H. depereti* est inconnue et son appartenance au "groupe 1" reste donc problématique.

Les restes fossiles hipparioniens de Montredon, découverts il y a près d'un siècle, ont donc déjà fait l'objet de deux descriptions détaillées (Etiévant, 1952; Sondaar, 1974) et de nombreuses discussions et comparaisons. Leur révision ne se serait pas imposée si des fouilles organisées en 1977 par le Laboratoire de Paléontologie de l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc à Montpellier (Aguilar *et al.*, 1982) n'avaient enrichi le matériel originel. Mais outre la description de nouvelles pièces, la révision présente utilise de nouveaux points de comparaison et soulève de nouvelles questions, notamment quant au nombre d'espèces d'hipparion présentes à Montredon.

MATERIEL ET METHODES

Le matériel étudié ici comprend environ 300 spécimens dont un tiers d'os des membres et deux tiers de dents. Il fait partie des collections du Laboratoire de Paléontologie de Montpellier; du Musée Guimet et du Département des Sciences de la Terre de la Faculté des Sciences de Lyon; de l'Institut de Paléontologie de Paris; du Musée d'Histoire naturelle de Bâle et de l'American Museum of Natural History à New York. Je remercie sincèrement tous les conservateurs, collègues et amis qui m'ont donné accès aux collections de Montredon, consenti des prêts, confié et facilité cette étude, notamment MM. Aguilar et Michaux à Montpellier, Guérin et Philippe à Lyon, Engesser et Schaefer à Bâle, Tedford à New York. Je remercie aussi MM. de Beaumont et Chaix (Musée d'Histoire Naturelle de Genève), von Koenigswald (Hessischen Landesmuseum de Darmstadt), Tatarinov et Zhegallo ainsi que Madame Dubrovo (Institut paléontologique de Moscou) qui m'ont permis d'examiner les restes d'hipparions présents dans leurs collections.

DENTS JUGALES SUPERIEURES

Longueur, largeur et longueur du protocône ont été mesurées au niveau occlusal. La longueur et la largeur ont aussi été prises à 1 cm des racines, ce qui permet des comparaisons avec les données publiées par Sondaar (1961, 1974) et Alberdi (le groupe d'usure IV d'Alberdi [1972, p. 151; 1974, p. 31] correspond à des dents dont la hauteur est comprise entre 10 mm et 20 mm). Les plis fossette et caballins ont été comptés sur chaque dent et la moyenne calculée pour les P2/, les P3-4/, les M1-2/ et les M3/. L'indice d'hypsodontie rapporte la hauteur maximale au parastyle de dents vierges ou peu usées à la longueur moyenne à 1 cm des racines. Les indices sont calculés séparément pour les P3-4/ et les M1-2/. Des diagrammes de dispersion ont été réalisés pour chaque groupe de dents.

DENTS JUGALES INFERIEURES

Les longueurs et largeurs occlusales ont été mesurées à mi-hauteur (groupe III d'Alberdi) et au niveau occlusal. Les caractères morphologiques étudiés sont la forme de la double boucle, la profondeur du sillon vestibulaire et la fréquence des ptycho-, proto- et des ectostylides. Ces caractères ont été définis et discutés dans plusieurs publications précédentes (voir Eisenmann, 1977 et 1981a). Les hauteurs des couronnes ont été mesurées au coin antéro-interne des P3-M3 et postéro-interne des P2.

OS DES MEMBRES

Ils ont été mesurés en suivant le système recommandé par le symposium international sur les équidés, réuni à New York fin 1981 (Eisenmann *et al.*, 1988). Ce système s'inspire largement de celui que j'ai appliqué à l'étude des *Equus* (Eisenmann, 1979a, 1985) et qui était déjà le résultat d'une concertation avec des spécialistes des équidés: J. Brunet, C. De Giuli et P. Sondaar. Les points de divergence entre les deux systèmes seront signalés au fur et à mesure, au cours de la description des os des membres.

COMBIEN D'HIPPARIONS A MONTREDON ?

Dès le premier abord apparaissent des différences de taille qui font douter de l'homogénéité spécifique de l'échantillon. Nous examinerons successivement les indications fournies par les dents jugales supérieures et inférieures et par les os des membres.

DENTS JUGALES SUPERIEURES

Les coefficients de variation des dimensions occlusales (tabl. 1) sont souvent élevés (spécialement pour les M1-2/), plus que chez la plupart des *Equus* actuels et fossiles (Eisenmann, 1980, tabl. 38-68).

	vLo		vlo	
	<i>Equus</i>	M	<i>Equus</i>	M
P2/	4 à 7,5	6,6	3 à 6,5	8
P3-4/	4,7 à 6,5	7,4	4 à 5,9	7
M1-2/	4,6 à 6,8	10,5	3,7 à 5,6	8,6
M3/ *	6 à 9,5	8,9	5 à 10	8,1

Tabl. 1 – Coefficients de variation des longueurs occlusales (vLo) et largeurs occlusales (vlo) des dents jugales supérieures de 7 espèces sauvages actuelles d'*Equus* et de l'échantillon d'*Hipparion* de Montredon (M). * Pour les M3/ des hipparions, les dimensions ont été prises à 1 cm des racines.

Comme les mesures occlusales s'accompagnent d'une variation plus élevée que celles prises à une distance constante des racines, et comme on hésite parfois à classer une dent isolée parmi les prémolaires ou les molaires, j'ai tracé des diagrammes de dispersion des longueurs et largeurs à 1 cm des racines et pour les seules dents dont l'attribution me paraissait certaine. Les données comparables concernant Eppelsheim (Sondaar, 1974, tabl. 1) et d'autres gisements vallésiens (Alberdi *et al.*, 1978, fig. 2, 3, 4) ont été reportées sur les mêmes diagrammes.

Il apparaît qu'une partie seulement des P2/ s'inscrit à l'intérieur des limites de variation d'Eppelsheim, les autres sont plus petites. La même remarque vaut pour les P3-4/, M1-2/ et M3/. Dans le cas des P2/, M1-2/ et M3/, on constate en outre que les nuages de Montredon sont plus étendus: la variation observée à Montredon est plus

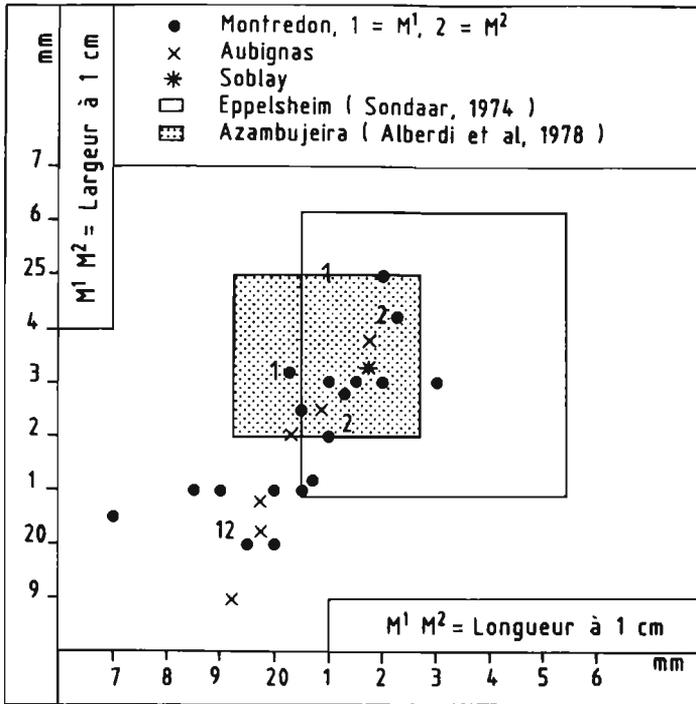


Fig. 1. – Diagramme de dispersion des longueurs et largeurs à 1 cm des racines de M1-2/ d'hipparions.

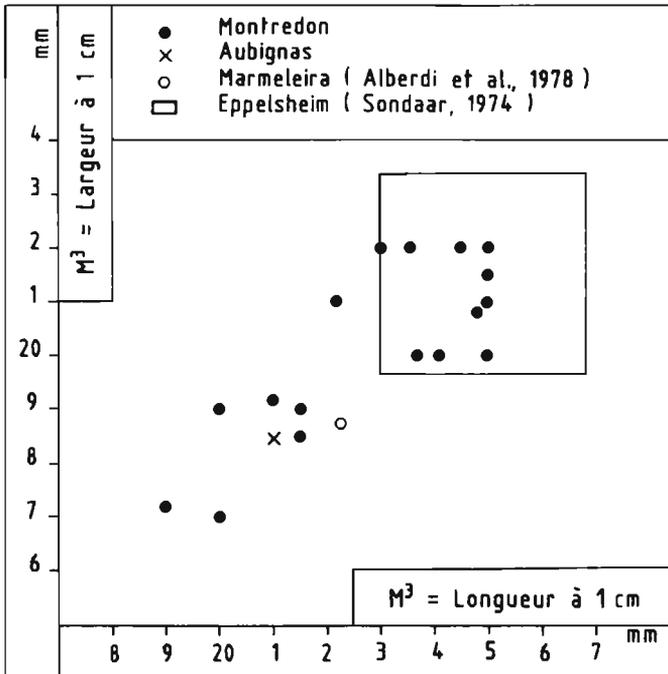


Fig. 2. – Diagramme de dispersion des longueurs et largeurs à 1 cm des racines de M3/ d'hipparions.

grande qu'à Eppelsheim. Enfin la variation n'a pas l'air continu sur les diagrammes correspondant aux M1-2/ (fig. 1) et M3/ (fig. 2): une lacune sépare le groupe des dents plus grandes (à peu près de la taille de celles d'Eppelsheim) et les dents plus petites.

Ces données permettent de supposer que deux formes ont coexisté à Montredon; les deux avaient des prémolaires de taille semblable mais les molaires de l'une étaient nettement plus petites. De telles différences de proportions entre prémolaires et molaires sont possibles: les longueurs occlusales moyennes des P3-4/ d'*Equus zebra* et d'*Equus hemionus* sont très proches: 25,5 et 25,2 mm respectivement alors que celles des M1-2/ sont nettement plus écartées: 23,8 et 22,4 mm; les intervalles de variation ne se

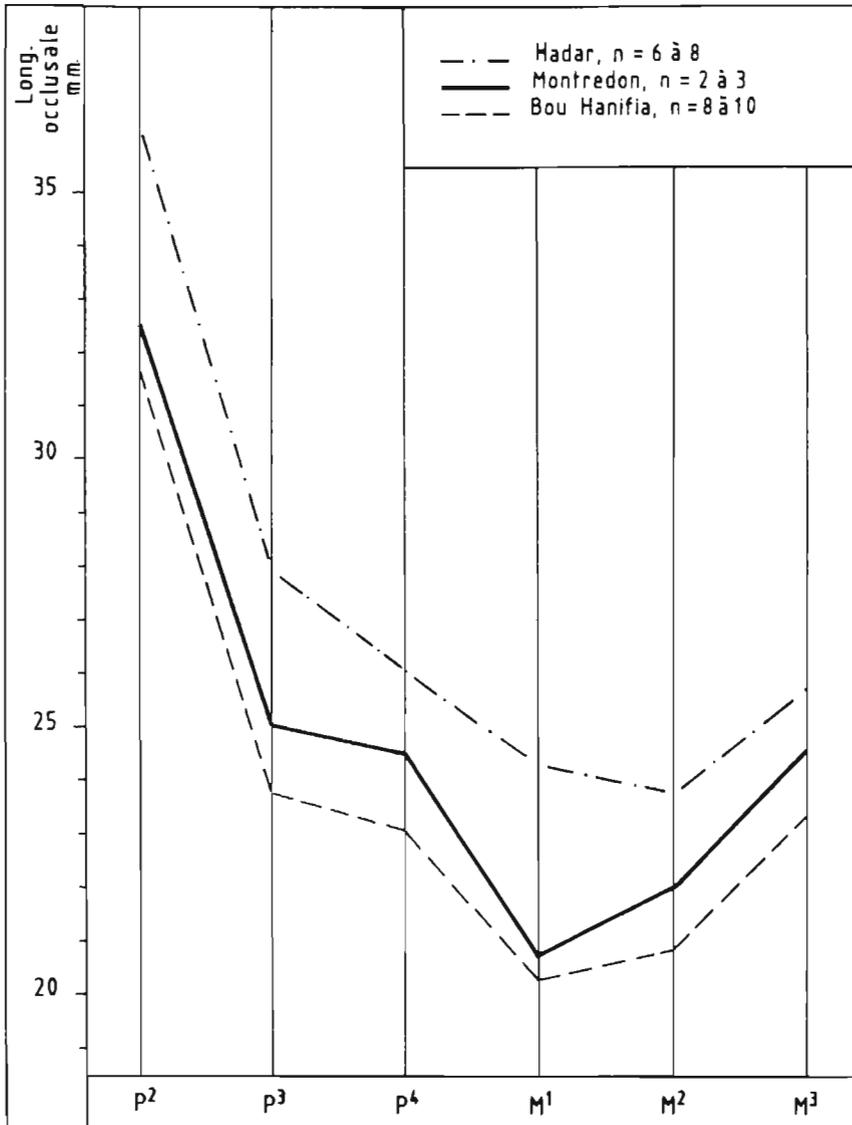


Fig. 3. – Longueurs occlusales moyennes d'hipparions (calculées d'après des séries plus ou moins complètes).

recouvrent que partiellement pour les M1-2/ alors qu'ils sont pratiquement identiques pour les P3-4/ (Eisenmann, 1980, tabl. 41 et 44). Des faits comparables s'observent chez les hipparions. Chez deux espèces africaines (fig. 3), les prémolaires et les molaires n'ont pas les mêmes longueurs relatives: chez *H. africanum* (Bou Hanifia), la P3/ est à peine plus longue que la P4/, la M1/ est beaucoup plus courte, la M2/ est plus longue que la M1/; chez *H. afarense* (Hadar), les longueurs diminuent à peu près régulièrement de la P3/ à la M2/.

DENTS JUGALES INFERIEURES

Les coefficients de variation des longueurs et largeurs occlusales sont élevés (tabl. 2), surtout pour les molaires. Sur les diagrammes de dispersion, les dents se disposent en nuages étendus, parfois fragmentés.

	vLo		vlo	
	<i>Equus</i>	M	<i>Equus</i>	M
P/2	4,8 à 7,6	5,5	4,9 à 8,1	8,7
P/3-4	4,3 à 7,5	6,7	4,9 à 7,8	8,5
M/1-2	4,2 à 8,9	9,6	5,2 à 11	13,1
M/3 *	5,8 à 8,8	4,3	5,9 à 13,3	11,6

Tabl. 2. – Coefficients de variation des longueurs occlusales (vLo) et largeurs occlusales (vlo) des dents jugales inférieures de 7 espèces sauvages actuelles d'*Equus* et de l'échantillon d'*Hipparion* de Montredon (M). * Pour les M/3 des hipparions, les dimensions ont été prises à mi-hauteur de la couronne.

Ainsi, sur le diagramme des P/3-4, quatre spécimens ont de grandes dimensions (à mi-hauteur de la couronne): 25 et 26 mm de long et 16 à 17 mm de large; un groupe d'une douzaine de dents ont une taille moyenne: 23,5 à 25,5 de long pour 14 à 15,5 de large; enfin 5 ou 6 spécimens paraissent petits: 22 à 23 de long et 13 à 14 de large; l'ensemble s'inscrit à peu près dans le cadre de la variation d'*H. primigenium* d'Eppelsheim donnée par Sondaar (1974, tabl. 1). S'agit-il d'une seule espèce dont les prémolaires sont par hasard groupées en 3 nuages ? Ou bien de deux espèces, et dans ce cas, faut-il distinguer les grandes dents et les autres, ou les petites dents et les autres ? Ou bien y a-t-il là les prémolaires de trois espèces ?

Le diagramme des M/1-2 est tout aussi déconcertant: 6 grandes dents mal groupées (22,5 à 24 mm de long et 13 à 15,3 de large à mi-hauteur); 4 petits spécimens relativement larges (20 de long et 12 à 14 de large); un grand nuage de 27 dents dont les longueurs et largeurs varient de 21 à 24 mm et de 10 à 12,5 mm; la surface du nuage est supérieure à celle qu'occuperaient les dents d'Eppelsheim d'après les données de Sondaar (1974, tabl. 1).

Les P/2 et les M/3, moins nombreuses et dispersées, sont encore plus difficiles à interpréter. Là encore, les surfaces des nuages sont supérieures à celles des dents d'Eppelsheim.

OS DES MEMBRES

Un fragment de tibia, quatre calcanéums, deux astragales, une première phalange et surtout un fragment de MC III sont petits sans avoir l'aspect caractéristique des os immatures. Certains os au contraire étonnent par leurs fortes dimensions et on observe parfois une séparation entre ce qui paraît être un groupe de grande taille et un groupe de taille moyenne (fig. 6).

Dans l'ensemble, l'hétérogénéité de l'échantillon paraît certaine mais l'interprétation en est difficile: une, deux ou trois espèces ?

DISCUSSION

Ainsi, les dents et les os des équidés de Montredon présentent en général une variabilité supérieure à celle qui existe à l'intérieur des espèces actuelles. Trois questions se posent alors:

- cette forte variabilité a-t-elle une signification taxonomique, indique-t-elle la présence de plus d'une espèce d'hipparion à Montredon ?
- si oui, combien et quelles espèces sont présentes ?
- pourquoi la variabilité ne s'exprime-t-elle pas de façon semblable pour toutes les dents et tous les os ?

A l'heure actuelle, la réponse à la première question dépend forcément d'une position "a priori". Ou bien on accepte l'idée d'une ressemblance biologique fondamentale entre les hipparions et les *Equus*, ou bien on la refuse. Dans le premier cas, une variabilité plus élevée que la variabilité intraspécifique des *Equus* actuels a nécessairement une signification taxonomique. Dans le deuxième cas, la variabilité pourrait dépendre de causes qui n'agissent pas chez les *Equus* mais auraient agi chez les hipparions (dimorphisme sexuel prononcé par exemple). Notre connaissance encore insuffisante des hipparions ne permet pas de se prononcer à ce sujet car nous ne disposons pas de bonnes données sur des échantillons monospécifiques adéquats qui puissent servir de référence. En attendant, il me semble préférable de raisonner par analogie avec *Equus*, en s'appuyant sur des faits connus, plutôt que de se priver de cet appui pour invoquer l'intervention de facteurs propres aux hipparions mais tout à fait hypothétiques. Je considère donc que la variabilité des dimensions observée à Montredon témoigne de la présence de plus d'une espèce d'hipparion.

La question suivante concerne le nombre et la définition de ces espèces. Nous avons vu en effet que, suivant les diagrammes, deux ou trois lots de tailles différentes pouvaient apparaître plus ou moins clairement. Dans les cas où deux lots se distinguent, ceux-ci ne représentent pas forcément les mêmes espèces (en admettant la présence des espèces A, B et C, les calcanéums pourraient appartenir à A et B et les deuxièmes phalanges, à B et C). Il faut donc non seulement individualiser correctement des groupes d'os ou de dents mais aussi les attribuer aux bonnes espèces. Cela suppose encore un raisonnement par analogie avec *Equus*, faute d'un bon échantillon de référence chez les hipparions. Mais cela suppose aussi une constance dans les proportions relatives des différents os et dents alors même que nous savons que cette constance n'est pas absolue (voir plus haut la question des dimensions relatives des prémolaires et molaires supérieures des équidés). Après beaucoup d'hésitations, j'ai distingué deux espèces: *H. depereti* qui regroupe les spécimens de tailles grande et moyenne et *H. sp.*, espèce de petite taille. A l'heure actuelle, cette décision me paraît un peu plus fondée que celles qui distingueraient trois espèces, ou bien deux espèces dont l'une serait grande et l'autre regrouperait les spécimens de tailles petite et moyenne.

Quant au fait que la variabilité s'exprime de façon inégale, que certains éléments

soient impossibles à trier, qu'on ne puisse pas les attribuer à l'une ou à l'autre des deux espèces supposées, cela ne prouve pas que ces espèces n'existent pas. La raison peut en être le hasard mais aussi cette inconstance partielle des proportions relatives des os ou des dents d'une espèce à l'autre. Ainsi, il est fort difficile de trier certains os ou certaines dents appartenant à deux zèbres actuels, le zèbre de Grévy et le zèbre de Burchell, dont les territoires se recoupent et dont nul ne met pourtant en doute l'individualité spécifique.

Enfin, si la distinction que je suppose ne s'avère pas justifiée, il sera toujours possible de ne pas en tenir compte et de réunir les données séparées ici. Il serait bien plus difficile de faire apparaître une séparation réelle, cachée sous une seule appellation spécifique.

Le matériel de Montredon sera donc décrit en deux parties: *H. depereti* et *H. sp.* Les éléments impossibles à trier seront attribués à *H. depereti*, bien qu'une partie appartienne probablement à *H. sp.*

Hipparion depereti

DESCRIPTION

Dents jugales

Les dimensions sont moyennes (tabl. 3, 4 et 5). Les hauteurs maximales des dents non usées vont d'environ 52 mm pour les dents supérieures et les P/3-4 à 57 mm pour une M/1. Les indices d'hypsodontie (rapportant les hauteurs à la longueur à 1 cm

		P2/	P3/	P4/	M1/	M2/	M3/
A	Lo	31	24	24	21	22	25
	lo	24	26,5	26	25	24	21
B	Lo		24	23,5	20,5	22	23
	lo		23	23,9	23	21	19
C	Lo	34,2	27	26			
	lo	23	24	23			
D	Lo		21,1	22	19	19	
	lo		20,5	22,5	20	20,1	

Tabl. 3. – *Hipparion depereti* (A, B, C) et *Hipparion sp.* (D) de Montredon: dents jugales supérieures associées.

A (dents très usées): LY 210329 (P2/-M1/ droites), LY 210353-44 (M2/ droite), LY 210326-12 (M3/ droite), LY 210326-11 (M3/ gauche).

B (usure moyenne): MR sans numéro (P3/-M3/ droites), LY 210326-5 (P3/ gauche), LY 210326-7 (M1/ gauche), LY 210326-53 (M2/ gauche), LY 210326-10 (M3/ gauche).

C (dents peu usées): LY 210330-36 (P2/ gauche), LY 210326-2 (P3/ gauche), LY 210326-1 (P4/ gauche).

D (dents usées): MP 2567 (P3/ droite), MP 2569 (P4/ droite), MP 2568 et 2572 (M1/ droite et gauche), MP 2571 (M2/ droite).

des racines) sont de 226 pour les prémolaires et de 237 pour les molaires.

Sur les jugales supérieures, l'émail est assez plissé: en moyenne 15 plis sur les P2/, 18 sur les P3-4/, 22 sur les M1-2/ et 18 sur les M3/. Le pli caballin est en général double; il peut même être triple ou quadruple (pl. 1, fig. 4, 5; pl. 2, fig. 2). Aucune confluence de fossettes n'a été observée. Le protocône est ovale et s'arrondit sur les dents usées; il peut alors s'unir au protolophe (pl. 1, fig. 11).

Sur les jugales inférieures, la double boucle est en général hipparionienne (pl. 2, fig. 9, 15) mais présente un aspect presque caballin sur deux molaires très usées (pl. 2, fig. 11 et 12). Le sillon lingual est parfois aplati par le contact avec le sillon vestibulaire (pl. 2, fig. 8, 11, 12) ou avec l'extrémité antérieure de la postfossette (pl. 2, fig. 10 et 14). Certaines dents peu usées présentent un pli d'émail en direction linguale, sur le métastylide (pl. 2, fig. 16) ou sur l'isthme qui unit métastylide et métaconide. Le sillon vestibulaire est profond sur 75% des molaires et entre en contact avec le sillon lingual dans 60% des cas environ. Sur les prémolaires, il est en général moins profond mais

<i>Hipparion depereti</i> : dents jugales supérieures							
		n	x	min.	max.	s	v
P2/	Lo	9	31,5	29	34	2,09	6,64
	LP	9	6,8	5,9	8	0,76	11,68
	lo	10	21,6	19	24	1,73	8,00
	IP	8	21,9	17,3	25,8	2,59	11,80
P3-4/	Lo	20	24,1	21,2	27	1,78	7,42
	LP	17	7,6	6	9	0,91	12,04
	lo	14	23,3	20,5	26,5	1,64	7,03
	IP	17	31,6	24,4	37,5	3,76	11,91
M1-2/	Lo	21	23,9	20,5	27	2,09	8,73
	LP	15	7,6	6,9	9	0,73	9,59
	lo	16	22	19	25	1,77	8,06
	IP	15	32,9	27	40,5	3,74	11,34
M3/	L*	11	24,2	22,1	25	0,99	4,11
	LP	9	7,7	7	9,5	1,06	13,67
	l*	11	21,1	20	22	0,84	3,97
	IP	9	32,1	25,3	38	3,84	11,98
dP2/	Lo	7	36	34	38	1,29	3,58
	lo	8	19,7	18	22	1,46	7,42
dP3-4/	Lo	15	27,2	26	28,5	0,65	2,38
	lo	14	19,5	16	23	1,81	9,28

* Mesures prises à 1 cm des racines.

Tabl. 4. – *Hipparion depereti*: dents jugales supérieures définitives et lactéales. n = nombre de spécimens mesurés; x = moyenne; min. et max. = valeurs minimales et maximales observées; s = écart-type; v = coefficient de variation ($s \times 100 / x$); Lo = longueur occlusale; LP = longueur occlusale du protocône; lo = largeur occlusale; IP = indice protoconique.

l'absence totale de pénétration à l'intérieur du pédicule de la double boucle est rare: 17% sur les P/2, 35% sur les P/3-4. Le ptychostylide (ou pli caballinide) est présent sur environ 30% des molaires, plus de 60% des prémolaires. Le protostylide est presque constant sauf sur les P/2. Ce peut être une colonnette isolée (pl. 2, fig. 8, 9, 12) ou un pli (pl. 2, fig. 13), parfois associés (pl. 2, fig. 14). L'ectostylide n'a été observé que sur les dents lactéales.

<i>Hipparion depereti</i> : dents jugales inférieures							
		n	x	min.	max.	s	v
P/2	Lo	13	27,5	24	30	1,50	5,48
	LDB	17	10,5	8	12	1,15	10,90
	LPF	15	12,2	10	13,5	0,94	7,77
	lom	19	12,9	11	15	1,12	8,66
	IF	10	45,3	41,2	50	3,01	6,64
P/3-4	Lo	21	24,7	21,5	27,5	1,66	6,73
	LDB	17	14,1	12	16	1,17	8,34
	LPF	17	11,5	7,7	14,3	1,65	14,38
	lom	16	13,6	12	15	1,15	8,51
	IF	17	46,7	32,1	59,5	5,67	12,14
M/1-2	Lo	37	23,4	20	28,5	2,24	9,58
	LDB	32	12,2	10,5	14,5	0,98	8,03
	LPF	31	8,8	5	12	1,45	16,51
	lom	33	10,9	8	13,5	1,43	13,14
	IF	31	38,3	25	45,8	4,84	12,61
M/3	L*	10	25,9	25	28	1,12	4,32
	LDB	9	10,6	8	12	1,26	11,93
	LPF	8	7,2	5,5	9	1,07	14,74
	lom	9	9,7	8	11	1,13	11,61
	IF	5	29,1	25	33,3	4,26	14,64
dP/2	Lo	1	31				
	LDB	1	11				
	LPF	1	12,5				
	lom	1	11,5				
dP/3-4	Lo	7	29,5	26	33	2,22	7,52
	LDB	3	12,6	11,9	14		
	LPF	2	9,4	7,8	11		
	lom	2	10,7	9	12,5		

* Mesures prises à 1 cm des racines.

Tabl. 5. – *Hipparion depereti*: dents jugales inférieures définitives et lactéales. Mêmes abréviations que dans le tableau 3 et LDB = longueur occlusale de la double boucle; LPF = longueur de la post-fosse; lom = largeur occlusale maximale; IF = indice postflexidique.

Os des membres

Zeugopode

— Radius: 4 spécimens dont 1 à peu près complet.

La diaphyse mesure 242 mm de longueur interne (et non pas externe, à la différence de la mesure prise chez *Equus*); 35,5 ou 36 mm de largeur au milieu et 23 ou 24 dans son diamètre antéro-postérieur (DAP).

Au niveau de l'épiphyse proximale, la largeur articulaire est de 57 mm, le DAP articulaire de 31,5 ou de 32 mm, la largeur maximale de 57 ou 58 mm.

Au niveau de l'épiphyse distale, la largeur articulaire est de 48 mm, les DAP articulaires sont de 28, 29 ou 31 mm, les largeurs maximales de 55 ou 56 mm et les largeurs du condyle radial de 19, 19 ou 22 mm.

— Tibia: 5 spécimens dont 1 à peu près complet.

La diaphyse fait environ 325 mm dans sa longueur maximale, 307 dans sa longueur interne (là encore ce n'est plus la longueur externe qui est mesurée); les largeurs minimales sont de 38,5; 40; (42); (45,5) et les DAP minimaux de (26); (26); 28,5; 29,5.

L'épiphyse proximale mesure 76 mm de largeur articulaire et 67 mm de DAP maximal.

L'épiphyse distale présente des largeurs maximales de 59; 60; 61,5; 62 mm et des DAP maximaux de 38; 40 et 40 mm.

Basipode

— Astragale: 21 spécimens.

Le système de mesure est pratiquement identique à celui utilisé chez *Equus* à deux différences près: 1) l'ordre des mesures est changé; 2) pour la mesure de longueur maximale, le pied à coulisse s'appuie sur toute la surface articulaire distale et non pas seulement sa partie externe, ce qui donne une valeur un peu plus petite.

Les données statistiques sur les dimensions sont dans le tableau 6. Il est intéressant de noter que, dans 15 cas sur 15, il existe bien une continuité entre la surface articulaire de la lèvre externe de la poulie et celle qui répond au calcaneum, sur la face postérieure de l'os. Ce caractère semble constant chez les *Hipparion*, rare chez les *Equus* (Eisenmann, 1985, pl. 3, fig. 3).

<i>Hipparion depereti</i> : astragales						
mes	n	x	min.	max.	s	v
1	17	53,8	50	57	1,94	3,60
2	11	53,6	50	56,8	2,08	3,87
3	20	26,1	24	31	1,86	7,13
4	16	52,7	50	57	2,22	4,21
5	15	43,2	41	46	1,56	3,62
6	14	31,4	28,5	35	1,78	5,68
7	11	43,9	40	48	2,70	6,15

Tabl. 6. – *Hipparion depereti*: astragales. Mêmes abréviations que précédemment et mes = mesure. 1 = longueur; 2 = diamètre maximal de la poulie interne; 3 = écartement des deux lèvres de la poulie; 4 = largeur maximale; 5 = largeur articulaire distale; 6 = diamètre antéro-postérieur (DAP) articulaire distal; 7 = DAP interne maximal.

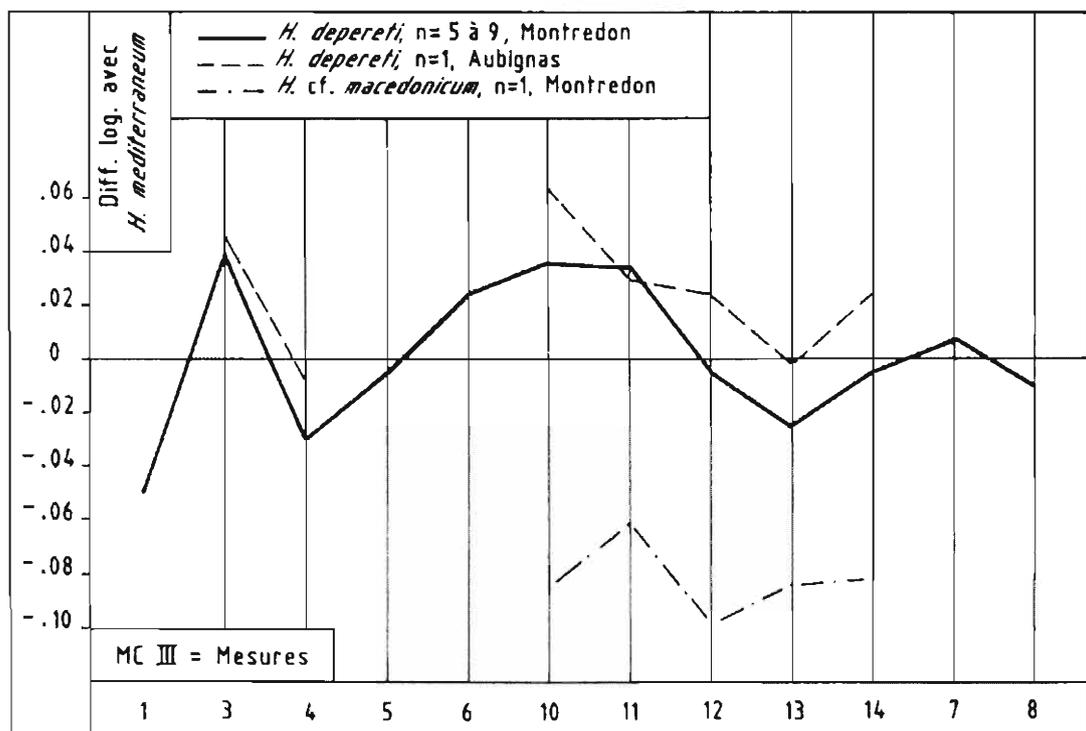


Fig. 4. — Diagramme des rapports (ou de Simpson) des dimensions de MC III d'*H. depereti* de Montredon et d'Aubignas et d'*H. cf. macedonicum* de Montredon, comparées à celles d'*H. mediterraneum* de Pikermi. 1 = longueur maximale; 3 = largeur de la diaphyse au milieu; 4 = diamètre antéro-postérieur (DAP) au même niveau; 5 = largeur articulaire proximale; 6 = DAP articulaire proximal; 7 = largeur de la facette articulaire pour le magnum; 8 = largeur de la facette articulaire antérieure pour l'unciforme; 10 = largeur sus-articulaire distale; 11 = largeur articulaire distale; 12 = DAP de la quille articulaire; 13 = DAP minimal du condyle interne; 14 = DAP maximal du condyle interne.

— Calcaneum: 4 spécimens.

Les longueurs maximales sont de 106; 110 et 111 mm; les longueurs du segment proximal de 66; 68; 69 et 72 mm (à la différence de la mesure utilisée chez *Equus*, cette mesure du segment proximal n'est pas maximale: elle ne prend pas en compte la saillie de la tubérosité postérieure du calcaneum). Pour les autres mesures, rien de changé, sauf l'ordre. Les largeurs minimales sont de 17; 19; 21,5; 24.

Les largeurs proximales maximales sont de 29; 29; 31; 34 et les DAP proximaux maximaux de 45; 46; 49 et 50.

Les largeurs distales maximales sont de 50; 51 et 52 et les DAP distaux maximaux de 47 et 49 mm.

Métapode

Pour les métapodes principaux, le système de mesure des *Equus* est conservé sauf qu'une des longueurs est maintenant mesurée du côté interne et non externe. Un DAP distal minimal, peu différent de la mesure 13, est pris du côté externe de la quille. En outre, sur le MT III, la mesure 6 qui correspondait au diamètre antéro-postérieur (DAP) proximal est maintenant limitée au DAP proximal articulaire.

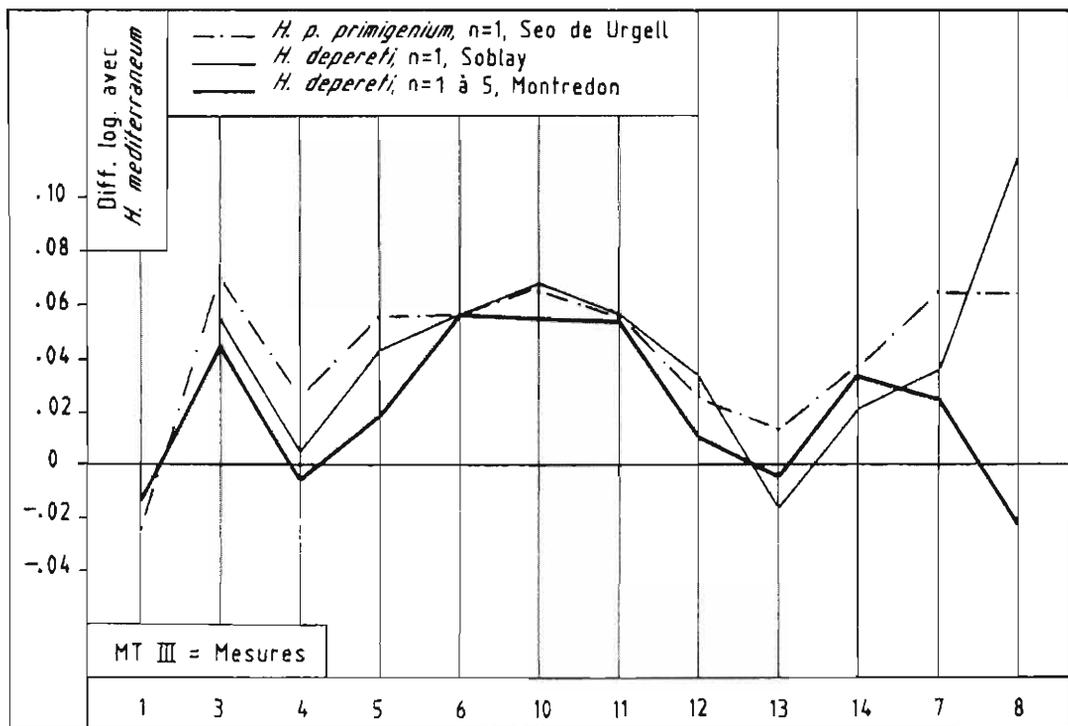


Fig. 5. — Diagramme des rapports des dimensions des MT III d'*H. primigenium* de Seo de Urgell et d'*H. depereti* de Montredon et de Soblay comparées à celles d'*H. mediterraneum* de Pikermi. Même système de mesures que précédemment mais 7 = largeur de la facette articulaire pour le grand cunéiforme; 8 = largeur de la facette articulaire pour le cuboïde.

— MC III: 15 spécimens.

Sur 5 spécimens entiers, 4 (le type LY 17001, LY 210339, LY 210356 et MP 2555) sont trapus et présentent des tubérosités sus-articulaires distales bien développées: la largeur à ce niveau (mesure 10) est plus grande que la largeur distale articulaire (mesure 11). Le cinquième (LY 210323), quoique d'aspect adulte, est plus petit et plus gracile; il présente en outre des tubérosités moins fortes (mesure 10 plus petite que mesure 11). Ce dernier caractère s'observe aussi sur LY 210346 d1 et d2 et un spécimen non numéroté du Musée Guimet, pour lequel longueur et gracilité sont malheureusement inconnus.

Je me suis demandé si ce dimorphisme de l'extrémité distale pouvait distinguer deux espèces d'hipparion, d'autant que le faible développement des tubérosités sus-articulaires aurait pu accompagner, comme chez LY 210323, une taille réduite et une certaine gracilité. L'examen des MC III de Pikermi n'est pas en faveur de cette interprétation: chez l'espèce gracile de Pikermi (*H. mediterraneum*), les tubérosités distales sont peu développées seulement dans 8 cas sur 23; en outre, l'espèce trapue de Pikermi présente parfois (3 cas sur 43) ce même caractère. Les deux sortes de MC III de Montredon appartiennent donc probablement à la même espèce et les données biométriques correspondantes ont été traitées ensemble dans le tableau 7.

Les proportions moyennes sont représentées par la figure 4 où, suivant la technique proposée par Simpson (1941), elles sont comparées à celles d'un échantillon

de référence. Dans le cas présent, l'espèce de référence est *H. mediterraneum* de Pikermi; les données concernant les métapodes de cette espèce sont dans le tableau 8.

— MT III: 9 spécimens.

Un seul spécimen complet a pu être reconstitué à partir des fragments LY 210352 et MR 31; longueur et robustesse sont moyennes. La facette articulaire pour le cunéiforme II est présente dans 4 cas sur 4. Sur 4 extrémités distales, 2 ont des tubérosités très fortes; elles sont faibles dans un cas.

Les données biométriques sont dans le tableau 7 et le diagramme des proportions, toujours comparées à celles de *H. mediterraneum*, figure 5.

— Métapodes latéraux: 7 fragments.

Sur les MCIV, les largeurs articulaires proximales sont de 11 et 12,2 mm; les DAP articulaires proximaux sont de 17 et 18 mm; les largeurs distales articulaires de 9,5 et 10 mm et les DAP articulaires distaux de 19 et 19 mm.

Sur les MTIV, les largeurs proximales maximales sont de 15,5 et 20,5 mm; les DAP proximaux maximaux de 23 et 28 mm.

Deux extrémités distales de métapodes latéraux mesurent 9 et 11 mm de large et 17,5 et 20,1 mm de DAP.

<i>Hipparion depereti</i> (Montredon)								
	mes	n	x	min.	max.	s	v	log
	1	5	192,3	183	199	6,14	3,19	2,284
	3	6	27,5	24,2	30	1,94	7,04	1,440
	4	6	20	18	22	1,40	6,99	1,301
	5	7	36,2	34	38	1,49	4,13	1,559
	6	6	26,2	25	28	1,15	4,39	1,418
MC III	7	6	31,7	30	34	1,45	4,58	1,502
	8	5	9,5	9	10	0,50	5,26	0,977
	10	9	35,7	33,7	39	1,89	5,31	1,552
	11	9	34,1	33	35	0,78	2,28	1,533
	12	7	26,2	25	28,5	1,22	4,65	1,418
	13	9	21,8	20	23,7	1,21	5,55	1,339
	14	9	23,9	23	26	0,94	3,91	1,379
	1	1	(240)					
	3	5	28,4	26	30,5	2,22	7,81	1,453
	4	4	26,5	24	28	1,91	7,22	1,423
	5	5	39,5	36,5	41,5	2,31	5,86	1,596
	6	3	33	31	35	2,00	6,06	1,518
MT III	7	4	36,5	34,5	38,5	2,04	5,59	1,562
	8	3	9	8	10	1,00	11,11	0,954
	10	5	38,2	37	39	1,09	2,86	1,582
	11	4	36,4	35	39,5	2,09	5,76	1,565
	12	5	28,9	27	30	1,17	4,04	1,461
	13	5	23,7	23	25	0,83	3,53	1,374
	14	3	27,6	27	29	1,15	4,17	1,442

Tabl. 7. — *Hipparion depereti*: métapodes centraux (MC III et MT III). Mêmes abréviations que précédemment et log = logarithme décimal de la moyenne. Pour la définition des mesures, voir fig. 4 et 5.

Acropode

— Premières phalanges: 25 spécimens.

Par rapport au système de mesure utilisé chez *Equus*, les changements comprennent la suppression de certaines mesures qui deviennent "facultatives" (notamment celles qui définissent la position des tubérosités sus-articulaires) et l'adjonction d'un DAP articulaire distal maximal.

La distinction entre premières phalanges antérieures et postérieures, relativement facile chez les *Equus*, semble difficile chez les *Hipparion*. Les données biométriques du tableau 9 concernent donc l'ensemble des premières phalanges. L'une d'entre elles (AMNH 10544) est particulièrement grande (64 mm) sans être très large au milieu (30,1 mm).

— Deuxièmes phalanges: 20 spécimens adultes.

Les mesures utilisées chez *Equus* sont inchangées.

Comme chez *Equus*, les deuxièmes phalanges antérieures des hipparions présentent une largeur articulaire distale relativement élevée et sont relativement moins longues que les postérieures. Le contraste est cependant moins net, de sorte que, là encore, le tri paraît impossible (fig. 6). Le tableau 10 concerne donc l'ensemble des deuxièmes phalanges.

<i>Hipparion mediterraneum</i> (Pikermi)								
	mes	n	x	min.	max.	s	v	log
MC III	1	25	216,4	202	234	8,16	3,77	2,335
	3	24	25,1	23	27	1,24	4,95	1,400
	4	22	21,4	20	23,5	0,86	4,03	1,330
	5	24	36,4	35	39,7	1,77	4,88	1,561
	6	22	24,8	21	27,8	1,41	5,70	1,394
	7	24	31,2	28,5	34,5	1,32	4,23	1,495
	8	24	9,7	7,8	11,5	0,99	10,21	0,987
	10	23	32,8	31	34,6	1,49	4,55	1,516
	11	24	31,7	29,5	34,5	1,15	3,64	1,501
	12	25	26,4	22,7	29,5	1,57	3,27	1,421
13	25	23	20,1	26,5	1,38	3,13	1,362	
14	24	24,2	21	27	1,37	5,66	1,383	
MT III	1	36	246,7	210	266	9,76	3,95	2,392
	3	41	25,6	21,7	28,5	1,41	5,54	1,407
	4	39	26,6	21,7	28,7	1,42	5,35	1,426
	5	38	37,7	35	41	1,68	4,46	1,576
	6	8	28,8	27,8	30,1	1,24	4,30	1,460
	7	34	34,5	30,5	38,4	1,78	5,17	1,537
	8	32	9,5	8	11,5	1,07	11,28	0,977
	10	33	33,6	28,2	38,4	2,00	5,97	1,526
	11	34	32,4	29,2	37,2	1,57	4,87	1,510
	12	33	28,2	24,6	33,5	1,93	6,85	1,450
13	34	23,9	21,4	27	1,31	5,48	1,378	
14	34	25,7	21	28,5	1,42	5,54	1,410	

Tabl. 8. — *Hipparion mediterraneum* (Pikermi): métapodes centraux (MC III et MT III). Mêmes abréviations que précédemment.

<i>Hipparion depereti</i> : phalanges I						
mes	n	x	min.	max.	s	v
1	18	57,8	54	64	2,60	4,51
2	20	53,5	48	60	2,78	5,19
3	24	28,5	25,5	31	1,71	6,00
4	15	37,7	35	42	2,12	5,61
5	12	28,2	26	31,5	1,92	6,80
6	24	31,6	28,5	36	1,98	6,27
7	17	31,9	29	35	1,89	5,95
8	19	18,9	16,5	21,7	1,41	7,48
9	12	24,2	19	32	4,39	18,11

Tabl. 9. – *Hipparion depereti*: premières phalanges. Mêmes abréviations que précédemment. 1 = longueur maximale; 2 = longueur antérieure; 3 = largeur minimale; 4 = largeur proximale; 5 = diamètre antéro-postérieur (DAP) proximal; 6 = largeur distale au niveau des tubérosités sus-articulaires; 7 = largeur distale articulaire; 8 = DAP articulaire distal; 9 = longueur du *trigonum phalangis* (= mesure 8 dans Eisenmann, 1985).

<i>Hipparion depereti</i> : phalanges II						
mes	n	x	min.	max.	s	v
1	18	37,5	34	42	2,22	5,92
2	18	28,7	26	32	2,00	6,96
3	18	30,3	28	34	1,84	6,09
4	16	37,2	34,5	43	2,28	6,13
5	19	24,5	23	27,2	1,20	4,90
6	17	32,8	30	36,6	1,91	5,83

Tabl. 10. – *Hipparion depereti*: deuxième phalanges. Mêmes abréviations que précédemment. 1 = longueur maximale; 2 = longueur antérieure; 3 = largeur minimale; 4 = largeur proximale; 5 = diamètre antéro-postérieur proximal; 6 = largeur articulaire distale.

— Troisième phalanges: 4 spécimens.

L'ordre des mesures utilisées chez *Equus* est changé; une mesure est ajoutée: celle de l'angle entre la face antérieure et la face plantaire. Les spécimens sont fragmentaires et peu nombreux de sorte que la distinction entre phalanges antérieures et postérieures est impossible.

Les longueurs antérieures sont de (46); (47) et 51 mm. Les DAP de la sole sont de 49 et 51 mm. Les angles entre la face antérieure et la sole sont d'environ 30°; 40°; 40° et 45°. Les largeurs de la sole sont de (49) et 55 mm. Les facettes articulaires pour la deuxième phalange mesurent 21; 22; 22 et 22 mm de long et 36; 38 et 40 mm de large. Les hauteurs sont de 31; 33 et plus de 34 mm. Les longueurs du pourtour de la sole (mesurées au ruban souple) sont de (130) et (135) mm.

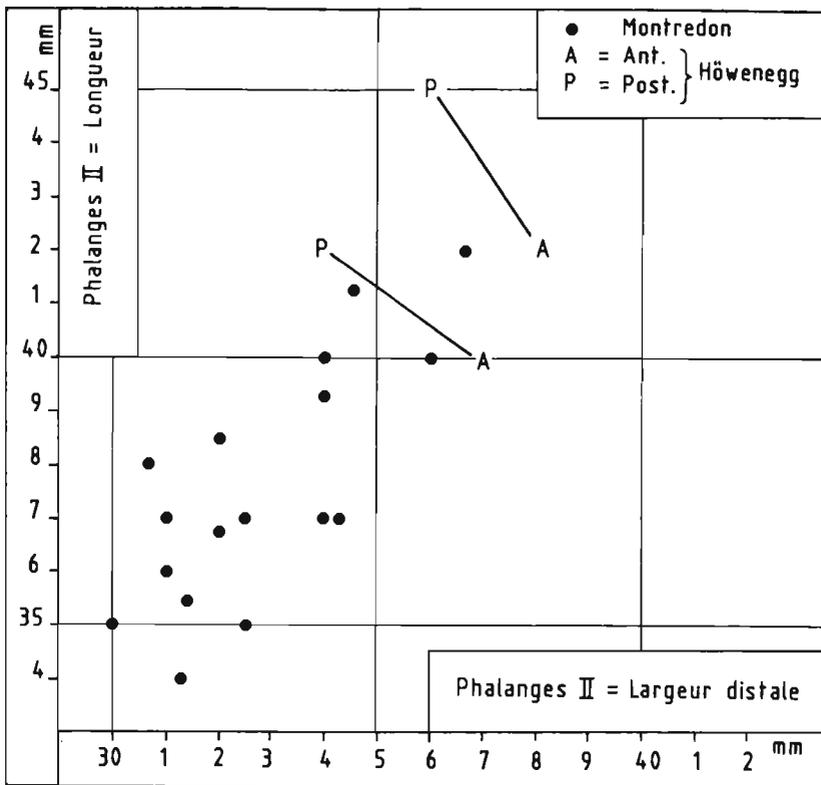


Fig. 6. – Diagramme de dispersion des longueurs maximales et largeurs distales de deuxième phalanges de Montredon et de Höwenegg.

COMPARAISONS ET DISCUSSION

Les comparaisons vont être faites avec quelques formes vallésiennes, pour lesquelles nous avons malheureusement assez peu de données, et parfois avec des formes tuoliennes, souvent mieux connues.

Dents jugales

Dimensions des séries dentaires

Des diagrammes de dispersion des longueurs des séries prémolaires et molaires faits à partir des données publiées par Alberdi (1974, tabl. 51-55) et de quelques mesures personnelles montrent que la taille des séries ne distingue pas absolument les espèces vallésiennes et tuoliennes. Font exception les très grandes séries de Nombrevilla et Seo de Urgell et les très petites séries de Valdecebro attribuées à *H. periafricanum*. Toutefois, les formes vallésiennes (Eppelsheim, Höwenegg, Viladecaballs, Can Ponsic, Can Llobateres, Hostalet de Pierola, Los Valles de Fuentidueña, El Lugarejo) ont souvent des séries plus longues que les formes tuoliennes (Los Mansuetos, Piera, *H. gromovae* de Valdecebro). Le matériel de Conclud pose un problème. D'après les tableaux d'Alberdi (1974), les séries de Conclud-Barranca de Las Calaveras ont des prémolaires de même taille mais des

molaires plus courtes que celles de *Concud* sans spécification. Pour ce qui est d'*H. depereti*, à l'exception d'une série peu usée plus grande (pl. 1, fig. 1), ses séries se placent au voisinage de celles d'*H. concudense aguirrei* de Los Mansuetos et d'*Hipparion* sp. du Vallésien supérieur de Diavata (Koufos, 1985).

Proportions à l'intérieur des séries

Gromova (1952, p. 186) attire l'attention sur l'intérêt d'un indice qui exprime la longueur relative des molaires supérieures (les proportions des dents inférieures seraient moins intéressantes) et sur la difficulté de son interprétation. Au cours de l'évolution des équidés, les prémolaires auraient d'abord été seules à augmenter de taille, suivies plus tard par les molaires. Un indice élevé (Longueur des M1/-M3/ \times 100 / longueur des P3/-P4/ compris entre 82 et 96) peut donc indiquer une forme plus primitive (avant agrandissement des prémolaires) ou au contraire plus évoluée (après rattrapage par les molaires) qu'un indice bas (76 à 84, correspondant au stade où seules les prémolaires ont grandi).

L'interprétation des données disponibles (Gromova, 1952; Gabunia, 1959; Alberdi, 1974) paraît en effet très ardue. Les indices très hauts sont rares (90,5 à 95,5 chez *H. matthewi*; 93,5 sur une série de Höwenegg). La plupart des hipparions (dont celui de *Concud* sans spécification) ont des indices bas (77 à 85 environ) quel que soit leur âge géologique. De même, parmi les formes à indices moyens (82 à 90 environ) il y a des hipparions vallésiens (Seo de Urgell, El Lugajero, Eldar), turoliens (Barranca de las Calaveras, Valdecebro II, Piera, Taraklia, Novoelisovetovka, etc.) et pliocènes (Hadar). En ce qui concerne Montredon, l'indice moyen est de 81,4, celui de la seule série complète (pl. 1, fig. 11) est de 86. L'usure avancée de cette série est probablement responsable de cette valeur plus élevée. Chez *Hipparion* sp. de Diavata, l'indice est de 84 environ.

L'indice en question reflète en partie les différences de proportions illustrées par la figure 3: une M1/ beaucoup plus courte que la P4/ abaissera l'indice (82 à Bou Hanifia pour 86 dans l'Hadar). En revanche, les différences à l'intérieur des séries pré-molaire ou molaire n'apparaîtront pas, alors qu'elles peuvent aussi être intéressantes. L'étude des proportions dentaires devra donc attendre que nous disposions de données sur les longueurs de chaque dent de la série au lieu de données moyennes sur les lots de P3-4/ ou M1-2/. A Montredon comme à Diavata, la P4/ est beaucoup plus longue que la M1/.

Dimensions des dents isolées

Les dimensions sont en général inférieures à celles que Sondaar (1974) donne pour Eppelsheim, plus petites aussi que celles de l'hipparion de Charmoille. Elles sont voisines de celles d'Azambujeira et de Los Valles de Fuentidueña (Alberdi *et al.*, 1978; Alberdi, 1981) ainsi que de celles de Diavata (Koufos, 1985, tabl. 1) et d'une molaire supérieure de Saint-Hippolythe-le-Gravéron, Vaucluse (Crégut-Bonnoure, 1984, fig. 1-A).

Les indices d'hypsodontie à 1 cm des racines sont moyens (226 pour les P3-4 et 237 pour les M1-2). D'après les données publiées par Alberdi (1974, tabl. 44 et 50) et par Alberdi *et al.* (1978, tabl. 5), des valeurs semblables s'observent au Vallésien (Seo de Urgell, Pedregueras, Can Llobateres) et à l'époque de la transition entre Vallésien et turolien (Masia del Barbo).

Caractères qualitatifs des dents jugales supérieures

Parmi les caractères les plus intéressants figurent le plissement de l'émail et la fréquence d'ouverture et confluence des préfossettes, en principe plus élevés chez les

hipparions vallésiens (Forstén, 1968, p. 22). Par l'absence de confluence et d'ouverture des fossettes, *H. depereti* se rapproche des formes tuoliennes comme l'hipparion de Piera alors que le plissement de son émail le fait plutôt ressembler aux formes vallésiennes (sans atteindre toutefois la complexité caractéristique de Nombrevilla ou d'Eppelsheim). Il est intéressant de noter que l'hipparion de Diavata présente les mêmes caractères et que ceux-ci sont également associés chez *H. truyolsi* (Sondaar, 1961, p. 245). Alberdi (1974, p. 55) considère ce dernier comme une forme évoluée d'*H. primigenium* espagnol.

Les dents de Masia del Barbo, Valles de Fuentidueña et Azambujeira (Alberdi *et al.*, 1978) se distinguent de celles d'*H. depereti* par la confluence occasionnelle des fossettes sur les prémolaires.

Caractères qualitatifs des dents jugales inférieures

La forme de la double boucle est à peu près semblable chez tous les hipparions miocènes. La profondeur du sillon vestibulaire sur les molaires et même sur certaines prémolaires de Montredon est un caractère primitif classique, bien confirmé par l'évolution des hipparions africains (Eisenmann, 1977). Malheureusement je ne dispose pas de données suffisamment précises sur l'évolution de ce caractère en Europe.

En ce qui concerne la fréquence des stylides accessoires, nous avons vu qu'*H. depereti* présente des protostylides presque constants et bien développés; en revanche les dents jugales définitives ne portent pas d'ectostylide. Ces deux caractères sont également associés chez les hipparions vallésiens de Los Valles de Fuentidueña, Azambujeira et Marmeleira (Alberdi *et al.*, 1978, tabl. 3).

Os des membres

Les comparaisons et discussions seront pratiquement limitées aux métapodes centraux. Les autres os des membres d'*H. depereti* sont trop fragmentaires et trop rares pour être bien intéressants. En outre, pour pouvoir en tirer le maximum, il aurait fallu de bonnes séries monospécifiques de comparaison dont je ne dispose pas encore. Dans l'état actuel des choses, ces ossements ne peuvent que confirmer de façon schématique les indications de "taille moyenne" qu'apporte les métapodes. Remarquons toutefois que les deuxièmes phalanges les plus grandes (à droite et en haut sur la fig. 6) ont à peu près la longueur moyenne de celles qu'Alberdi attribue à *H. primigenium truyolsi* tandis que les plus petites et plus nombreuses se rapprochent de la moyenne d'*H. primigenium melendezi* de Masia del Barbo (Alberdi, 1974, tabl. 4).

Métacarpiens III

Les MC III sont plus petits que ceux d'Eppelsheim, Höwenegg, Bou Hanifia, Masia del Barbo et que ceux des deux espèces de Pikermi. Ils sont plus trapus que ceux de Bou Hanifia, Masia del Barbo et ceux de l'*H. mediterraneum* de Pikermi. Les dimensions générales les plus proches se trouvent probablement à Aubignas (MC III incomplet) que Bout (1966), à la suite de Gaudry, place au niveau de Pikermi; et aussi à Yassiören que Staesche & Sondaar (1979) placent dans le Vallésien. Il faut préciser qu'il s'agit du MC III n° 13 des collections du MNHN; en effet à Yassiören se trouve aussi une espèce gracile (MC III n° 12 et MT III n° 15), jusqu'à présent non signalée, apparemment peu différente de l'*H. mediterraneum* de Pikermi.

Si les dimensions générales sont proches de celles d'Aubignas et de Yassiören, les MC III d'*H. depereti* se distinguent par le développement (en moyenne) modéré des tubérosités sus-articulaires. A Aubignas (fig. 4) comme à Yassiören, la largeur sus-articulaire (mesure 10) est bien plus forte que la largeur articulaire (mesure 11). Il

faudrait toutefois des échantillons plus riches pour savoir à quel point se caractérise est constant.

Gromova (1952, p. 39 et 145) et Sondaar (1968, p. 30) ont signalé le caractère progressif du développement de la quille distale des métapodes centraux: une quille bien développée s'encastre mieux dans le sillon médian de la première phalange et diminue le risque de mouvements latéraux néfastes. Le développement relatif de la quille peut être apprécié en comparant son diamètre antéro-postérieur (mesure 12) au diamètre antéro-postérieur minimal du condyle interne (mesure 13) ou au diamètre antéro-postérieur maximal du même condyle (mesure 14). A cet effet on peut utiliser l'indice de Gromova: $\text{mesure } 14 \times 100 / \text{mesure } 12$ ou de Sen *et al.* (1978): $\text{mesure } 12 \times 100 / \text{mesure } 13$, ou bien observer les dimensions en questions sur des diagrammes de rapports.

Les indices de Gromova et de Sen ne donnent pas des indications exactement parallèles: autant qu'on puisse en juger, l'indice de Gromova semble mieux ordonner les espèces vallésiennes, turoliennes et pliocènes. En effet, d'après l'indice de Sen, des indices très primitifs (115 et 116,5 environ) se trouvent chez les deux espèces de Pikermi qui se placent par ailleurs au voisinage de trois hipparions vallésiens: celui de Kutchuk-Tchekmedjé (Nicolas, 1978) dont l'indice est de 113,6, celui du Ravin de la Pluie (116 environ d'après Koufos, 1986) et celui d'Eppelsheim (indice de 116,5). La plupart des autres espèces pour lesquelles j'ai des données ont des indices plus élevés (117 à 122 environ) et ceci qu'elles soient vallésiennes (Höwenegg, Bou Hanifia, Yassiören) ou plus récentes (Aubignas, Pavlodar). Même sur 15 MC III du Pliocène de Hadar, les indices ne sont guère plus élevés: ils varient de 115,5 à 126 avec une moyenne de 121. Au contraire, d'après l'indice de Gromova, les métapodes les plus primitifs (avec des indices de 97 environ) sont bien ceux de deux gisements probablement vallésiens, Udabno et Arkneti (Gabunia, 1959, p. 141 et 149). D'autres formes vallésiennes (Höwenegg, Kutchuk-Tchekmedjé, Bou Hanifia, Eppelsheim) ont des indices moyens compris entre 96 et 92,5. Les formes plus récentes de Pavlodar (Gromova, 1952, p. 259), Aubignas, Pikermi auxquelles se joignent celles d'Yassiören, ont des indices moyens plus faibles encore: 89 à 92 environ. Enfin 11 MC III de Hadar ont des indices compris entre 82 et 89,5 avec une moyenne de 86.

A Montredon l'indice de Sen *et al.* est de 120, celui de Gromova de 91; ces indices moyens placeraient *H. depereti* plutôt avec les formes turoliennes.

Métatarsiens III

L'unique MT III entier, relativement long, indiquerait un hipparion de taille plus grande et d'allure plus élancée. La longueur de cet os est peu différente de celles des MT III d'Eppelsheim, Höwenegg et de l'espèce trappue de Pikermi alors que les largeurs sont plus faibles. Les MT III de Bou Hanifia sont bien plus graciles encore. Les proportions générales les plus proches se trouvent généralement à Soblay (longueur inconnue) et à Seo de Urgell (fig. 5). Toutefois les métatarsiens de Soblay et Seo de Urgell ont des largeurs sus-articulaires un peu plus élevées (mesure 10).

Appliqués aux MT III, les indices de développement de la quille distale donnent des indications décevantes. D'après l'indice de Sen *et al.*, l'une des formes les plus primitives (indice de 118) serait l'*H. mediterraneum* de Pikermi tandis que l'indice le plus élevé (132,6) se trouve à Soblay. Les indices des MT III pliocènes de Hadar varient de 120,5 à 131. L'indice de Gromova sépare un peu mieux les MT III pliocènes de Hadar (indices de 80 à 90) mais les MT III vallésiens et turoliens restent groupés avec des indices moyens compris entre 88,5 (Soblay) et 93,7 (Montredon).

Estimation de la hauteur au garrot

En 1889, Kiesewalter a proposé une série d'indices pour estimer la taille d'un cheval à partir de la longueur de certains os des membres. Ainsi la hauteur au garrot serait égale à la longueur du MC III \times 6,41 ou à celle du MT III \times 5,33 (Gromova, 1949, t. 1, p. 14). Ces deux indices (moyens) impliquent que chez les chevaux la longueur du MT III est (en moyenne) 1,20 fois supérieure à celles du MC III. Les données dont je dispose sur les chevaux domestiques sont insuffisantes pour discuter ce point mais chez toutes les espèces sauvages d'*Equus*, ce rapport est plus faible: le MT III est en moyenne 1,12 à 1,18 fois plus long que le MC III (Eisenmann, 1979b).

Chez les hipparions vallésiens et tuoliens, d'après les données concernant 6 espèces, il semble que le rapport moyen est aussi de 1,15 environ: le MT III est 1,13 à 1,17 fois plus long que le MC III.

Je propose donc d'introduire une légère correction dans la technique de Kiesewalter pour estimer la hauteur au garrot des hipparions; en admettant un coefficient de 6,41 pour les MC III, le coefficient à appliquer aux MT III serait de 5,57 (au lieu de 5,33). Il est bien évident qu'il s'agit d'estimations difficiles à tester. Elles ont cependant l'avantage d'évoquer de façon plus vivante un animal fossile.

D'après les longueurs des MC III, *H. depereti* mesurait entre 1,22 m et 1,27 m au garrot; d'après l'unique MTII, sa hauteur était de 1,33 m. *H. depereti* était probablement plus petit que les hipparions de Höwenegg (plus de 1,35 m), de Nombrevilla (1,40 m environ) et du Ravin de la Pluie (135-140 cm); plus petit aussi que les deux espèces de Pikermi (plus de 1,35 m au garrot).

CONCLUSION

Au total, *H. depereti* est plus petit que les *H. primigenium* vallésiens typiques. Sa dentition associe des caractères habituels au Vallésien (plissement de l'émail des dents jugales supérieures, profondeur du sillon vestibulaire des dents jugales inférieures) avec des caractères plus fréquents chez les formes tuoliennes (absence de confluence ou d'ouverture des fossettes des prémolaires supérieures, absence d'ectostylides sur les jugales inférieures définitives). L'hypsodontie est moyenne. Les métapodes sont trapus comme chez la plupart des hipparions vallésiens mais l'indice de développement de la quille du MC III et la constance de la facette du MT III pour le cunéiforme II rapprochent *H. depereti* des hipparions tuoliens. La ressemblance est presque parfaite entre les dents supérieures d'*H. depereti* et celles du gisement vallésien supérieur de Diavata (Koufos, 1985); les quelques os des membres de Diavata ont aussi à peu près les mêmes dimensions que celles d'*H. depereti*. L'hipparion de Diavata peut probablement être identifié avec *H. depereti*.

L'ensemble de ces observations plaide pour un âge vallésien supérieur ou tuolien inférieur pour Montredon. Toutefois, il n'y a jamais de ressemblance parfaite entre *H. depereti* et les hipparions du même âge supposé autres que celui de Diavata: les dimensions d'*H. primigenium truyolsi* sont bien trop grandes; les métapodes de Masia del Barbo sont beaucoup plus graciles; les dents supérieures de ce gisement et d'Azambujeira ont des préfossettes confluentes ou ouvertes. Ainsi que l'a déjà noté Forstén (1982), il n'y a pas identité entre *H. primigenium depereti* et *H. primigenium melendezi*.

Hipparion sp.

DESCRIPTION

Dents jugales

Nous avons vu que seules les molaires supérieures de l'espèce de petite taille se laissent facilement isoler (fig. 1 et 2) de celles d'*H. depereti*. Une telle séparation n'est pas évidente pour les prémolaires supérieures bien que certaines paraissent petites (pl. 1, fig. 3 et 10). Il existe toutefois deux prémolaires supérieures (MP 2567 et 2569),

<i>Hipparion</i> sp.							
		n	x	min.	max.	s	v
M1-2/	Lo	10	20,5	19	22,5	1,13	5,53
	LP	9	6,7	5,5	7,5	0,76	11,39
	lo	10	19,9	18	21	0,84	4,24
	IP	9	32,5	27,5	37,9	3,76	11,55
M3/	L*	6	20,5	19	21,5	1,00	4,87
	LP	5	6,2	5	7	0,81	13,05
	l*	6	18,3	17	19,2	0,97	5,31
	IP	5	30,3	26,3	34,5	3,33	10,97

* Mesures prises à 1 cm des racines.

Tabl. 11. — *Hipparion* sp.: dents jugales supérieures. Mêmes abréviations que dans le tableau 4.

probablement associées à des molaires (MP 2568, 2571 et 2572) qui permettent de donner quelques indications sur les P3/ et P4/ d'*Hipparion* sp. (pl. 1, fig. 9, tabl. 3). Ces deux dents sont assez usées (15 et 17 mm de haut) et mesurent 21 et 22 mm de long. Les largeurs à 1 cm des racines (cément compris) sont de 23 et 24 mm; les protocônes mesurent 7 et 8 mm de long. Les deux dents protent 16 plis fossette. Aucun caractère ne semble singulariser ces prémolaires par rapport à celles d'*H. depereti*. Les molaires supérieures d'*H. sp.* (pl. 1, fig. 6, 7, 9) sont nettement plus petites (tabl. 10) que celles d'*H. depereti* (tabl. 3). Elles semblent aussi un peu moins plissées: 15 plis en moyenne sur les M1-2/ au lieu de 22 et 16 plis sur les M3/ au lieu de 18. Une M3/ moyennement usée (pl. 2, fig. 4) présente un émail particulièrement simple.

Certaines jugales inférieures paraissent plus petites que d'autres (pl. 2, fig. 11, 12, 13) mais je n'ai pas réussi à isoler un lot attribuable à *Hipparion* sp.

Os des membres

— Tibia: LY 210313.

Cette extrémité distale mesure environ 55 mm de large.

— Astragales: MR 36 (pl. 3, fig. 4) et LY 210347-11.

Les hauteurs maximale et interne sont de 49 mm; la poulie mesure 23,5 mm entre ses deux lèvres. Largeur et DAP maximaux sont de 46 mm environ et 40,5 mm. Largeur et DAP articulaires distaux sont de 40,8 et 27,5 mm.

L'état des spécimens ne permet pas d'observer la continuité des surfaces articulaires signalée plus haut chez *H. depereti*.

— Calcanéums: MR 30, MP 2576 et deux spécimens portant le numéro LY 210350-67, dont l'un est figuré pl. 3, fig. 5.

Les longueurs maximales sont de 96,5; (98) et 98 mm; les longueurs du segment proximal de 61; 61 et 61,5 mm. Les largeurs minimales sont de 17; 17; 18 et 20,7 mm.

Les largeurs proximales maximales sont de 25,5 et 28 mm et les DAP proximaux maximaux de 41; 42 et 43 mm.

Les largeurs distales maximales sont de (41); (44) et 46 mm et les DAP distaux maximaux de 42,5; 43; 43 et 43,5 mm.

— MC III: extrémité distale sans numéro du Musée Guimet (pl. 3, fig. 16-17).

Ce fragment est si petit que je l'ai d'abord pris pour une épiphyse de métapode juvénile. Toutefois il semble trop long pour n'être qu'une épiphyse et il faut donc bien admettre qu'il provient d'un individu adulte de taille spécialement petite.

Les largeurs distales sus-articulaire et articulaire sont de 27 et 27,5 mm. Le DAP de la quille est de 21 mm. Les DAP minimal et maximal du condyle interne sont de 19 et 20 mm; le DAP minimal du condyle externe est de 19 mm.

— Première phalange: LY 210341-J.

Les longueurs maximale et antérieure sont de 53 et 51 mm; la largeur minimale est de 24 mm.

L'extrémité proximale mesure 34 mm de large et 24 dans son DAP.

Les largeurs distales sont d'environ 26 mm tant au niveau articulaire que sus-articulaire; le DAP distal maximal est de 15 mm.

La longueur du trigonum phalangis est de 19,5 mm.

COMPARAISONS ET DISCUSSION

Jusqu'à ces derniers temps, il était admis que les hipparions de petite taille ne faisaient pas leur apparition avant le Turolien.

Pourtant, dès 1890, Pavlova avait signalé l'existence d'un très petit hipparion dans le Sarmatien de Sébastopol. Cette espèce qu'elle baptisa *H. minus* ne doit pas être confondue avec *H. sebastopolitanum*, hipparion de taille moyenne décrit par Borissiak. *H. minus* est représenté par un fragment de MC III qui mesure environ 18 mm de largeur diaphysaire, 25 et 24 mm de largeurs distales sus-articulaire et articulaire (Gromova, 1952, p. 294). L'âge vallésien des fossiles de Sébastopol semble actuellement bien accepté; Sébastopol est placé à la base de la zone MN 10 (Pevzner & Vangenheim, 1984, tabl. 3).

Dans un récent travail, Koufos (1984) a décrit un hipparion d'assez petite taille sous le nom d'*H. macedonicum*. Le matériel comprend une mandibule adulte assez bien conservée et quelques dents supérieures et inférieures auxquelles sont venus s'ajouter (Koufos, 1986) un fragment proximal de MC III et un MT III. Leurs dimensions sont supérieures à celles du MC III d'*H. minus*. Le gisement du "Ravin de la Pluie" d'où proviennent ces fossiles est placé dans le Vallésien supérieur (de Bonis *et al.*, 1977; Koufos, 1986). On y a aussi trouvé un *H. primigenium* de grande taille.

Quelques restes de petite taille ont aussi été signalés au Portugal et en France mais sans qu'on remette en cause des attributions spécifiques "classiques" pour le Vallésien. Au Portugal, un fragment de MC III et une M/3 d'Azambujeira seraient peut-être l'un immature, l'autre aberrante; une M1/ ou M2/ (IST 40) du même gisement "tombe dans les dimensions les plus petites de Los Valles de Fuentidueña"; une M1/ ou M2/ paraît également très petite (Alberdi *et al.*, 1978, p. 140, pl. II, fig. 11 et 15). Ces gisements sont d'âge vallésien supérieur ou turolien. En France, Une M1/ ou M2/ de

Cairanne (Vaucluse) rapportée à *H. primigenium* présente cependant des dimensions "assez faibles" (Crégut-Bonnoure, 1984, p. 190, fig. 1-B). Cette dent semble provenir de niveaux tortoniens. Rappelons qu'un fragment de jugale supérieure et une M/1 ou M/2 (et non une M/3) d'un hipparion primitif de taille moyenne a été signalé dans des niveaux helvétiques (Guérin *et al.*, 1972).

Ainsi, il semble bien exister des petits hipparions dès le Vallésien, même s'ils sont plus fréquents et mieux représentés au Turolien.

Au total, au Vallésien et au Turolien réunis, on peut distinguer une demi-douzaine d'hipparions plus petits et parfois plus graciles qu'*H. mediterraneum*.

- Le plus petit est certainement l'*H. periafricanum* de Valdecebro II qui est placé dans la zone MN 13 (Mein, 1975). Les longueurs de ses métapodes sont inconnues; le reste de leurs dimensions (Sondaar, 1961, tabl. XXI et XXII) sont voisines de celles qu'on observe sur les plus petits métapodes de Christmas Quarry, gisement du Nebraska vieux de 10 MA environ (Skinner & Johnson, 1984, p. 246). Les petits métapodes de Christmas Quarry mesurent environ 145 cm de long. Si l'on suppose la même longueur chez *H. periafricanum*, sa hauteur au garrot devait être de 82 à 95 cm.
- Pour *H. minus* de Sebastopol (zone MN 10), la longueur du MC III est également inconnue. Les dimensions connues sont nettement supérieures à celles d'*H. periafricanum* et se rapprochent de celles d'*H. gromovae*.
- L'échantillon d'*H. gromovae* de Valdecebro II décrit par Sondaar (1961, tabl. XXI et XXII) est bien meilleur que les précédents. Cette forme sans doute contemporaine d'*H. periafricanum* devait mesurer 112 cm au garrot environ.
- Les restes d'*H. macedonicum* du Vallésien supérieur du Ravin de la Pluie sont difficiles à interpréter. Les largeurs et diamètres des métapodes (Koufos, 1985) sont voisins de ceux d'*H. gromovae* mais le MT III complet est beaucoup plus long (et par conséquent plus gracile). Si on en juge par cette longueur, *H. macedonicum* était à peine plus petit mais beaucoup plus gracile qu'*H. mediterraneum* et mesurait environ 133 cm au garrot.
- D'après les données de Sondaar (1971, tabl. III et IV), *H. matthewi* de Samos 5 possède des métapodes peu différents de ceux d'*H. macedonicum* malgré une différence d'âge considérable. En effet, les divers gisements de Samos auraient des âges compris entre 7 et 8,5 MA (Weidmann *et al.*, 1984) et pourraient s'étendre sur plus d'un million d'années (Sen & Valet, 1983). Or Samos 5 est souvent considéré comme l'une des localités les plus jeunes, et placé dans le Turolien supérieur (Sen *et al.*, 1978). Les métapodes d'*H. matthewi*, peut-être un peu moins graciles que ceux d'*H. macedonicum*, laissent supposer une hauteur au garrot de 126 à 129 cm.
- *H. elegans* de Pavlodar avait probablement la même hauteur au garrot mais était moins trapu qu'*H. matthewi*. Pavlodar est placé dans la zone MN 12 (Pevzner & Vangenheim, 1984, tabl. 3).

Le fragment distal du petit MC III de Montredon (pl. 3, fig. 16 et 17) s'accorde parfaitement avec les petits métapodes d'*H. macedonicum*. En revanche, les plus petites jugales de Montredon sont presque toujours plus grandes que celles de cette espèce (Koufos, 1984, p. 309-310). Le chevauchement n'existe qu'entre molaires et il est faible. Koufos note d'ailleurs que les molaires d'*H. macedonicum* sont grandes par rapport à ses prémolaires. Il n'est donc pas étonnant que ce soit précisément les molaires d'*H. macedonicum* qui se rapprochent le plus des petites dents de Montredon. En tout cas, seules les deux M3/ les plus petites de Montredon (fig. 2) pourraient être attribuées à *H. macedonicum*.

Le fragment distal du petit MC III de Montredon se rapproche aussi des métapodes d'*H. gromovae* mais là encore, la correspondance entre les dimensions

dentaires n'est pas satisfaisante. Les plus petites molaires supérieures de Montredon (isolées sur la fig. 1 et attribuées à *Hipparion* sp.) entrent bien dans le cadre de variation d'*H. gromovae* (Sondaar, 1961, tabl. VII) mais elles sont toutes plus grandes que la moyenne de cette espèce. Là encore, seules les très petites M3/ ont la taille exacte des dents d'*H. gromovae*. Les mêmes discordances s'observent pour les "petits" os de Montredon (sauf le MC III) qui sont toujours un peu trop grands pour appartenir à un hipparion de la taille d'*H. gromovae* et plutôt petits pour un hipparion de la taille d'*H. concudense aguirrei* (Sondaar, 1961, tabl. XIV-XXV).

Les dimensions des petites dents de Montredon s'accordent avec celles d'une dent vallésienne de Cairanne (Crégut-Bonnoure, 1984), de quelques dents (tuoliennes?) d'Aubignas (fig. 1 et 2) et des petites dents du Vallésien supérieur du Portugal (Alberdi *et al.*, 1978).

CONCLUSION

Les quelques fossiles de petite taille de Montredon, réunis ici sous le titre "*Hipparion* sp.", ne permettent pas de caractériser une espèce car leur nombre est trop faible et leurs dimensions trop disparates. Mais ces restes témoignent de l'existence d'un problème que seul un meilleur matériel pourrait résoudre.

CONCLUSION GENERALE

Si cette révision des restes d'hipparion de Montredon apporte quelques nouveautés par rapport aux études plus anciennes, c'est pour deux raisons principales. D'une part, elle s'appuie sur un matériel plus abondant (nouvelles récoltes ou spécimens passés inaperçus des anciens auteurs). D'autre part, des comparaisons plus étendues et plus détaillées ont été rendues possibles par la standardisation et le développement des techniques biométriques. Corrélativement, les faiblesses et incertitudes sont en partie liées à la relative pauvreté du matériel de Montredon et à l'insuffisance des données de comparaison.

C'est en effet là l'une des difficultés majeures: schématiquement, il n'y a pas de consensus sur ce qu'est une espèce d'hipparion parce qu'il y a peu de descriptions statistiques complètes de bonnes espèces d'hipparion. La plupart des gisements sont ou bien trop pauvres, ou bien contiennent deux ou plusieurs espèces difficiles à distinguer parfaitement, ou bien combinent les deux défauts... Dans ce dernier cas, la tentation est spécialement grande de considérer qu'il n'y a qu'une seule espèce. Après tout, les spécimens aberrants sont peut-être pathologiques ? Une fois que ces spécimens sont laissés de côté, la variation est à peine plus grande que celle de tel autre gisement (qui lui aussi a pu être interprété de la même façon). De proche en proche, on en vient à accepter des variabilités intraspécifiques de plus en plus grandes et à les considérer comme normales.

En outre, jusqu'à ces dernières années, les dents et surtout les os n'étaient pas mesurés de la même façon ni soumis aux mêmes observations. Mesures et observations n'étaient pas toujours élaborées statistiquement, ou pas de la même façon. Comment comparer des indices de gracilité basés sur des largeurs de diaphyses à des indices de gracilité basés sur des largeurs d'épiphyses ? Ou des mesures dentaires prises au niveau des racines à des mesures prises à 1 ou 2 cm au dessus ? A cet égard, les recommandations méthodologiques du Symposium international réuni à New York en 1981, appliquées bien avant leur parution (1988), ont commencé à porter leurs fruits. Elles ont notamment facilité les comparaisons avec le matériel grec étudié par Koufos.

Mais il reste encore à construire une base de référence fiable et complète qui indiquerait ce qui est possible et ce qui ne l'est pas en matière de variation intraspécifique chez les hipparions: la redescription des hipparions de Pikermi est un grand pas dans ce sens (Koufos, 1987).

Nous avons vu en effet que le centre du problème de Montredon réside dans ce qui me paraît une hétérogénéité spécifique. Le matériel comprend un fragment de MC III de très petite taille, quelques dents et ossements un peu trop grands pour appartenir à l'animal dont provenait le MC III, mais un peu trop petits pour bien se fondre avec le reste des fossiles que j'attribue à *H. depereti*. Enfin parmi ces derniers, quelques spécimens paraissent "anormalement" grands. Après beaucoup d'hésitation, j'ai divisé le matériel en deux lots: très petits et petits spécimens d'un côté, moyens et grands de l'autre. Aucun de ces lots ne me satisfait pleinement. Toutefois je pense que la distinction du petit lot (qui n'est peut-être que l'extrême d'une variation ?) et la description du très petit MC III (qui n'est peut-être qu'un spécimen aberrant ?) sont utiles dans la mesure où ils peuvent rompre un raisonnement circulaire.

En effet, la tradition veut qu'il n'y ait qu'une espèce d'hipparion au Vallésien et que les petits hipparions n'apparaissent pas avant le Turolien. Si nous laissons systématiquement de côté comme "aberrants" tous les fragments de petite taille (comme ceux de Sébastopol et de Montredon), il sera évidemment bien difficile d'établir l'existence de petits hipparions au Vallésien, à moins de récolter un matériel aussi abondant que celui du Ravin de la Pluie. De même, si nous mettons l'accent sur les ressemblances et non sur les différences et acceptons une conception "élastique" de la variabilité intraspécifique, il sera bien difficile de montrer que dès le Vallésien, il existait plusieurs espèces d'hipparion. Or cela pourrait bien être le cas: malgré les ressemblances éventuelles des fosses préorbitaires, les crânes de Höwenegg, Hostalets de Pierola et Bou Hanifia ne me semblent pas devoir porter le même nom spécifique. Nous avons vu que deux hipparions ont été mis au jour dans le Ravin de la Pluie (Koufos, 1986). Un rapide examen des métapodes d'Yassiören montre à l'évidence qu'ils représentent deux espèces. Le matériel de Kutchuk-Tchekmédjé ne paraît pas homogène non plus. D'ailleurs, si l'existence de plus d'une espèce d'hipparion à Pikermi a été si longue à s'imposer, pourquoi n'en serait-il pas de même pour les hipparions du Vallésien ?

Il me semble donc nécessaire d'insister sur les points qui ne cadrent pas parfaitement avec les représentations classiques dans l'espoir qu'ils finiront par susciter une autre représentation, peut-être en s'associant à d'autres observations plus ou moins oubliées. Mais il reste que seuls de bons échantillons pourront régler les questions actuellement en suspens.

REMERCIEMENTS

Ce travail s'inscrit dans le cadre du thème "Néogène et Quaternaire continentaux" de l'U.A. 12 du C.N.R.S. Je remercie vivement le responsable de ce thème, L. Ginsburg, qui a pris la peine et le temps de relire ce manuscrit et de me faire part de ses critiques et suggestions. Je remercie aussi Madame F. Pilard qui a réalisé les graphiques et D. Serrette qui a effectué certaines prises de vues.

BIBLIOGRAPHIE

AGUILAR, J.-P., CROCHET, J.-Y., GREEN, M. & SIGÉ, B., 1982. – Contributions à l'étude des micromammifères du gisement miocène supérieur de Montredon (Hérault). *Palaeovertebrata*, 12 (3): 75-140, fig., pl.; Montpellier.

- ALBERDI, M.-T., 1972. – El genero *Hipparion* en España. Vol. 1: Texto, 368 p.; Vol. 2: Tablas y figuras, 235 tabl., 79 fig., 47 pl.; Madrid.
- ALBERDI, M.-T., 1974. – El genero *Hipparion* en España. Nuevas formas de Castilla y Andalucía, revision e historia evolutiva. *Trab. Neogeno-Cuat.*, 1: 1-146, 56 tabl., 7 pl.; Madrid.
- ALBERDI, M.-T., 1981. – El genero *Hipparion* en el yacimiento de los Valles de Fuentidueña. *Estudios geológicos*, 37: 425-437, 6 fig., 3 pl., 16 tabl.
- ALBERDI, M.-T., ANTUNES, M.T., SONDAAR, P.Y. & ZBYSZEWSKI, G., 1978. – Les *Hipparion* du Portugal. *Ciencias da Terra (UNL)*, 4: 129-156, 10 fig., 2 pl., 11 tabl.; Lisbonne.
- BONIS, L. de, BOUVRAIN, G. & MELENTIS, J., 1977. – Les gisements de vertébrés de la basse vallée de l'Axios. *Sci. Ann. Fac. Phys. Mathem. Univ. Thessaloniki*, 17: 203-209.
- CRÉGUT-BONNOURE, E., 1984. – A propos de quelques restes inédits d'*Hipparion* (Mammalia, Perissodactyla) du Museum Requien d'Histoire Naturelle d'Avignon (France). *Bull. Soc. Et. Sci. nat. Vaucluse*, 1982-1984: 187-194, 1 fig., Avignon.
- BOUÏT, P., 1966. – Histoire géologique et morphogénique du système Velay SE - Boutières - Coiron. *Rev. Géogr. phys. Géol. dyn.*, (2), 3 (3): 225-252, 4 fig.
- DEPÉRET, C., 1902. – Fouilles paléontologiques dans le Miocène supérieur de la colline de Montredon près de Bize (Aude). *Soc. Et. Sci. de l'Aude*, 18 p., 3 fig.; Carcassone.
- EISENMANN, V., 1977. – Les hipparions africains: valeur et signification de quelques caractères des jugales inférieures. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 3ème série, Sci. de la Terre, 438: 69-87, 4 fig., 1 pl., 4 tabl.
- EISENMANN, V., 1979a. – Les chevaux (*Equus sensu lato*) fossiles et actuels: étude craniologique et odontologique. Thèse Doctorat d'Etat, Sci. nat., Univ. Pierre et Marie Curie, Paris, 444 p., 121 fig., 28 pl., 106 tabl.
- EISENMANN, V., 1979b. – Les métapodes d'*Equus sensu lato* (Mammalia, Perissodactyla). *Géobios*, 12 (6): 863-886, 19 fig., 11 tabl.; Lyon.
- EISENMANN, V., 1980. – Les chevaux (*Equus sensu lato*) fossiles et actuels: crânes et dents jugales supérieures. *Cahiers de Paléontologie*, 486 p., 67 fig., 22 pl., 72 tabl.; C.N.R.S., Paris.
- EISENMANN, V., 1981a. – Etude des dents jugales inférieures des *Equus* (Mammalia, Perissodactyla) actuels et fossiles. *Palaeovertebrata*, 10 (3-4): 127-226, 19 fig., 4 pl., 32 pl.; Montpellier.
- EISENMANN, V., 1981b. – Les caractères évolutifs des crânes d'*Hipparion* s.l. (Mammalia, Perissodactyla) et leur interprétation. *C. r. Acad. Sci.*, série 2, 293: 735-738, 2 fig.; Paris.
- EISENMANN, V., 1982. – La phylogénie des hipparions (Mammalia, Perissodactyla) d'Afrique d'après les caractères crâniens. *Proc. Konink. Nederl. Akad. Wetensch.*, ser. B, 85 (2): 219-227, 6 fig.; Amsterdam.
- EISENMANN, V., 1985. – Comparative osteology of modern and fossil horses, half-asses and asses. In: R.H. MEADOW & H.P. UERPMMAN (Eds.), *Equids in the Ancient World. Beihefte zum Tübinger Atlas des Vorderen Orients*, Reihe A; Wiesbaden.
- EISENMANN, V., 1985. – Les équidés des gisements de la vallée de l'Omo en Ethiopie (collections françaises). In: Les faunes plio-pléistocènes de la basse vallée de l'Omo (Ethiopie), t. 1: Périsodactyles - Artiodactyles (Bovidae). *Cah. Paléontol., Travaux de Paléontologie est-africaine*: 13-55, 14 fig., 5 pl., 21 tabl.; Paris (Eds. C.N.R.S.).
- EISENMANN, V., ALBERDI, M.-T., DE GIULI, C. & STAESCHE, U., 1988. – In: M. WOODBURNE & P. SONDAAR (Eds), *Studying fossil horses, Collected papers after the "New York International Hipparion Conference, 1981"*, Volume 1: Methodology: 71 p., 29 fig.; Leiden (Brill).
- ETIÉVANT, S., 1952. – Revue de la faune de mammifères fossiles de Montredon (Aude). D.E.S. Fac. Sci. Lyon, 52 p., 19 fig., tabl. (Inédit).
- ETIÉVANT, S., 1953. – La faune de mammifères fossiles de Montredon (Aude). *Bull. mens. Soc. Linn. Lyon*, 22ème année, 6: 164-167.
- FORSTÉN, A.M., 1968. – Revision of the Palearctic *Hipparion*. *Acta Zool. Fennica*, 119: 1-134, 42 fig., 42 fig., 4 pl., 27 tabl.

- FORSTÉN, A.M., 1978. – *Hipparion primigenium* (v. MEYER, 1829), an early three-toed horse. *Ann. Zool. Fennici*, 15: 298-313, 12 fig.
- FORSTÉN, A.M., 1982. – The status of the genus *Cormohipparion* SKINNER & MacFADDEN (Mammalia, Equidae). *J. Paleont.*, 96 (6): 1332-1335, 1 fig.; Lawrence.
- FORSTÉN, A.M., 1983. – The preorbital fossa as a taxonomic character in some Old World *Hipparion*. *J. Paleont.*, 57 (4): 686-704, 6 fig.; Lawrence.
- FORSTÉN, A.M., 1984. – Supraspecific grouping of Old World hipparions (Mammalia, Equidae). *Paläont. Z.*, 58 (1-2): 165-171, 3 fig.; Stuttgart.
- GABUNIA, L.K., 1959. – K. Istorii Gipparionov (po materialam iz neogena SSSR). Izdat. Akad. Nauk SSSR, Moskva, 570 p., 69 fig., 23 pl., 109 tabl., 3 cartes.
- GROMOVA, V., 1952. – Gippariony (rod *Hipparion*) po materialam Taraklii, Pavlodara i drugim. *Trudy Paleont. Inst. Akad. Nauk SSSR*, 36: 1-475, 54 fig., 13 pl., 136 tabl., 17 tabl. h.t.
- GUÉRIN, C. & MEIN, P., 1971. – Les principaux gisements de mammifères miocènes et pliocènes du domaine rhodanien. *Docum. Lab. Géol. Univ. Lyon*, H.S.: 131-170, 1 fig., 1 tabl.
- GUÉRIN, C., MEIN, P., PHILIPP, M. & TRUC, G., 1972. – Découverte d'hipparions antétortonniens dans le bassin de Vaison-la-Romaine (Vaucluse, Sud-Est de la France). *C. r. Acad. Sci., Série D*, 274: 1276-1279, 2 fig.; Paris.
- KOUFOS, G.D., 1985. – *Hipparion* sp. (Equidae, Perissodactyla) from Diavata (Thessaloniki, northern Greece). *Bull. Brit. Mus. nat. Hist. (Geol.)*, 38 (5): 335-345, 11 fig., 1 tabl.
- KOUFOS, G.D., 1986. – Study of the Vallesian hipparions of the Lower Axios valley (Macedonia, Greece). *Géobios*, 19 (1): 61-79, 8 fig., 3 pl., 8 tabl.; Lyon.
- KOUFOS, G.D., 1987. – Study of the Pikermi hipparions, part I: generalities and taxonomy. *Bull. Mus. Mus. natn. Hist. nat.*, 4ème sér., C, 2: 197-252, 2 fig., 47 tabl.; Paris.
- KOUFOS, G.D., 1987. – Study of the Pikermi hipparions, part II: comparisons and odontograms. *Bull. Mus. Mus. natn. Hist. nat.*, 4ème sér., C, 2: 327-363, 37 fig., 8 pl.; Paris.
- MEIN, P. 1975. – Biozonation du Néogène méditerranéen à partir des mammifères. *Report on activity of R.C.M.N.S. working groups*: 78-81, 21 tabl.; Bratislava.
- NICOLAS, P.J., 1978. – Un nouveau gisement à vertébrés dans le Chersonien: Kutchuk-Tchekmedjè Ouest (Thrace turque). *C. r. Acad. Sci.*, série D, 287: 455-458; Paris.
- PEVZNER, M.A. & VANGENHEIM, E.A., 1984. – Sootnoshenie kontinental'noj shkaly pozdnego Miotsena Zapadnoj Evropy so stratigraficheskimi shkalami Srednizemnomor'ya i Vostochnogo Paratetisa. *Izvestia A.N. SSSR, ser. geologicheskaya*, 5: 69-78, 4 tabl.
- SEN, S., SONDAAR, P.Y. & STAESCHE, U., 1978. – The biostratigraphical applications of the genus *Hipparion* with special reference to the Turkish representatives. *Proc. Konink. Nederl. Akad. Wetensch.*, ser. B, 81 (3): 370-385, 4 tabl.; Amsterdam.
- SEN, S. & VALET, J.P., 1983. – A preliminary magnetostratigraphic study of the Neogene of Samos, Greece. *Terra cognita*, 3: 110.
- SIMPSON, G.G., 1941. – Large Pleistocene felines of America. *American Museum Novitates*, 1136: 1-27, 11 fig.; New York.
- SKINNER, M.F. & MacFADDEN, B.J., 1977. – *Cormohipparion* n. gen. (Mammalia, Equidae) from the North American Miocene (Barstovian-Clarendonian). *J. Paleont.*, 51 (5): 912-926, 7 fig.; Lawrence.
- SONDAAR, P.Y., 1961. – Les *Hipparion* de l'Aragon méridional. *Estudios geologicos*, Inst Invest. "Lucas Mallada", 17 (3-4): 209-305, 57 fig., 10 pl., 27 tabl.
- SONDAAR, P.Y., 1968. – The osteology of the manus of fossil and recent Equidae with special reference to phylogeny and function. *Verh. Konink. Akad. Wetensch.*, Ard Naturkunde, 25 (1): 1-76, 25 fig., 5 pl., 18 tabl.
- SONDAAR, P.Y., 1971. – The Samos hipparion. *Proc. Konink. Nederl. Akad. Wetensch.*, ser. B, 74 (4): 417-441, 5 fig., 6 pl., 6 tabl.; Amsterdam.
- SONDAAR, P.Y., 1974. – The hipparion of the Rhone valley. *Géobios*, 7 (4): 289-306, 2 fig., 5 tabl., pl. 46-49; Lyon.

- STAESCHE, U. & SONDAAR, P.Y., 1979. – *Hipparion* aus dem Vallesium und Turolium (Jungtertiär) der Türkei. *Geol. Jb.*, (B), 33: 35-79, 26 fig., 5 tabl.
- WEIDMANN, M., SOLOUNIAS, N., DRAKE, R.E. & CURTIS, G.H., 1984. – Neogene stratigraphy of the eastern basin, Samos island, Greece. *Géobios*, 17 (4): 477-490, 8 fig., 1 tabl.; Lyon.
- WOODBURNE, M.O. & BERNOR, R.L., 1980. – On superspecific groups of some Old World hipparionine horses. *J. Paleont.*, 54 (6): 1319-1348, 7 fig. 4 tabl.; Lawrence.

LEGENDES DES PLANCHES

PLANCHE 1

Toutes les figures sont en grandeur naturelle.

- Fig. 1. – *Hipparion depereti*, P2/-P4/ gauches, P2/: 210330; P3/ et P4/: 210326-2 et 1; Faculté des Sciences, Lyon.
- Fig. 2. – *Hipparion* sp., M3/ gauche; Musée Guimet, Lyon.
- Fig. 3. – *Hipparion depereti* ?, P2/ gauche: Amo 104; Musée d'Histoire Naturelle, Bâle.
- Fig. 4. – *Hipparion depereti*, M1/-M3/ gauches, M1/: 210326-7; M2/: 210353-53; M3/: 210326-10; Faculté des Sciences Lyon.
- Fig. 5. – *Hipparion depereti*, P3/-M3/ droites, même individu que Fig. 4; Musée Guimet, Lyon.
- Fig. 6. – *Hipparion* sp., M1/ ou M2/ droite: 210353-50; Faculté des Sciences, Lyon.
- Fig. 7. – *Hipparion* sp., M1/ ou M2/ droite: Amo 1; Musée d'Histoire Naturelle, Bâle.
- Fig. 8. – *Hipparion depereti*, M3/ droite: MTN 2570; Faculté des Sciences, Montpellier.
- Fig. 9. – *Hipparion* sp., P3/-M2/ droites, P3/: MTN 2567; P4/: MTN 2569; M1/: MTN 2568; M2/: MTN 2571; Faculté des Sciences, Montpellier.
- Fig. 10. – *Hipparion depereti* ?, P2/ droite: MTN 2526; Faculté des Sciences, Montpellier.
- Fig. 11. – *Hipparion depereti*, série jugale supérieure droite: 210329; Faculté des Sciences, Lyon.

PLANCHE 2

Toutes les figures sont G.N. × 1,5.

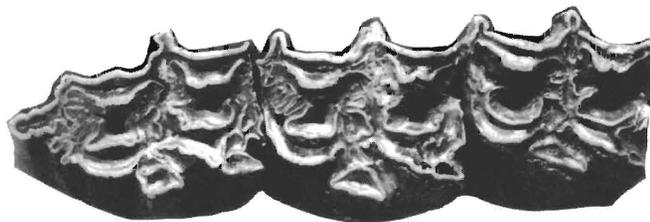
- Fig. 1. – *Hipparion depereti*, M3/ droite: MTN 2570; Faculté des Sciences, Montpellier.
- Fig. 2. – *Hipparion depereti*, M1/ ou M2/ droite: Mot 1; Institut de Paléontologie, Paris.
- Fig. 3. – *Hipparion depereti*, P3/-P4/ droites; Musée Guimet, Lyon.
- Fig. 4. – *Hipparion* sp., M3/ gauche; Musée Guimet, Lyon.
- Fig. 5. – *Hipparion* sp., M1/ ou M2/ droite: Amo 1; Musée d'Histoire Naturelle, Bâle.
- Fig. 6. – *Hipparion depereti*, P3/ ou P4/ gauche: MTN 2530; Faculté des Sciences, Montpellier.
- Fig. 7. – *Hipparion depereti*, P4/-M2/ gauches: MTN 2534; Faculté des Sciences, Montpellier.

- Fig. 8. – *Hipparion depereti*, M/1 ou M/2 droite: MTN 2520; Faculté des Sciences, Montpellier.
- Fig. 9. – *Hipparion depereti*, P/3 ou P/4 droite: MTN 2524; Faculté des Sciences, Montpellier.
- Fig. 10. – *Hipparion depereti*, P/2 droite: MTN 2521; Faculté des Sciences, Montpellier.
- Fig. 11 et 12. – *Hipparion depereti* ?, M/1: MTN 2547 et M/2: MTN 2546 gauches associées; Faculté des Sciences, Montpellier.
- Fig. 13. – *Hipparion depereti* ?, P/3 ou P/4 gauche: MTN 2525; Faculté des Sciences, Montpellier.
- Fig. 14. – *Hipparion depereti*, P/3 ou P/4 droite: Amo 119; Musée d'Histoire Naturelle, Bâle.
- Fig. 15. – *Hipparion depereti* ?, P/3 ou P/4 gauche: Mot 8; Institut de Paléontologie, Paris.
- Fig. 16. – *Hipparion depereti* ?, P/3 ou P/4 gauche: 210335-38; Faculté des Sciences, Lyon.

PLANCHE 3

Figure 1 à la grandeur naturelle; les autres sont à la G.N. $\times 0,5$.

- Fig. 1. – *Hipparion depereti*, P/2-M/2 droites: 210324; Faculté des Sciences, Lyon.
- Fig. 2. – *Hipparion depereti*, calcanéum droit: 210338; Faculté des Sciences, Lyon.
- Fig. 3. – *Hipparion depereti*, astragale droit: 210342-5; Faculté des Sciences, Lyon.
- Fig. 4. – *Hipparion* sp., astragale droit: MR 36; Musée Guimet, Lyon.
- Fig. 5. – *Hipparion* sp., calcanéum droit: 210350-67; Faculté des Sciences, Lyon.
- Fig. 6. – *Hipparion depereti*, première phalange antérieure du 3ème doigt: 10544; American Museum, New York.
- Fig. 7. – *Hipparion depereti*, deuxième phalange antérieure du 3ème doigt: 210341; Faculté des Sciences, Lyon.
- Fig. 8. – *Hipparion depereti*, première phalange postérieure du 3ème doigt: 210341 D; Faculté des Sciences, Lyon.
- Fig. 9. – *Hipparion depereti*, deuxième phalange postérieure du 3ème doigt: 210332 F; Faculté des Sciences, Lyon.
- Fig. 10 et 11. – *Hipparion depereti*, fragment distal de MT III droit: 210346; Faculté des Sciences, Lyon.
- Fig. 12 et 13. – *Hipparion depereti*, MT III droit: 210352 + MR 31; Faculté des Sciences et Musée Guimet, Lyon.
- Fig. 14 et 15. – *Hipparion depereti*, MC III gauche: 210356; Faculté des Sciences, Lyon.
- Fig. 16 et 17. – *Hipparion* sp., fragment distal de MC III droit; Musée Guimet, Lyon.



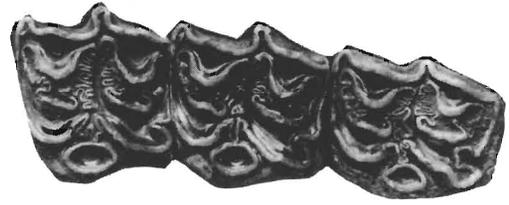
1



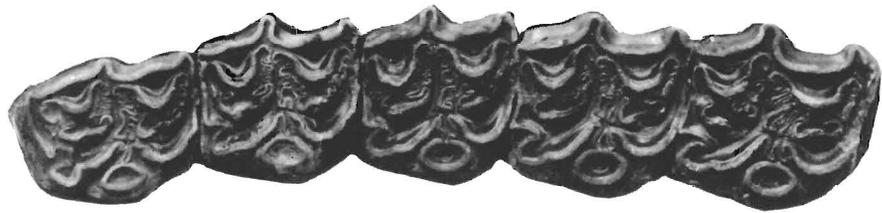
2



3



4



5

0 3 cm



6



7



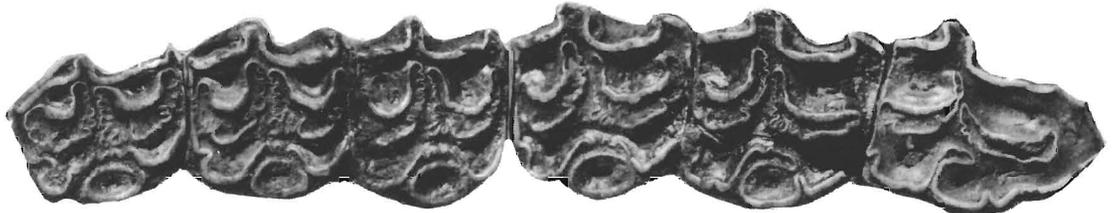
8



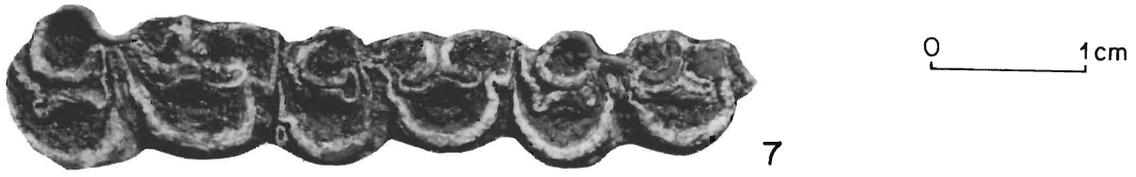
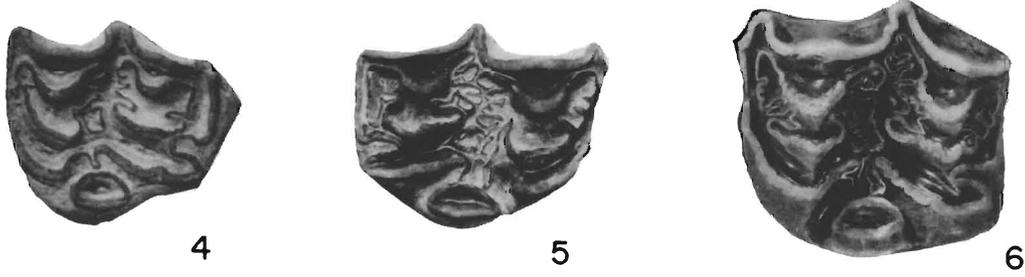
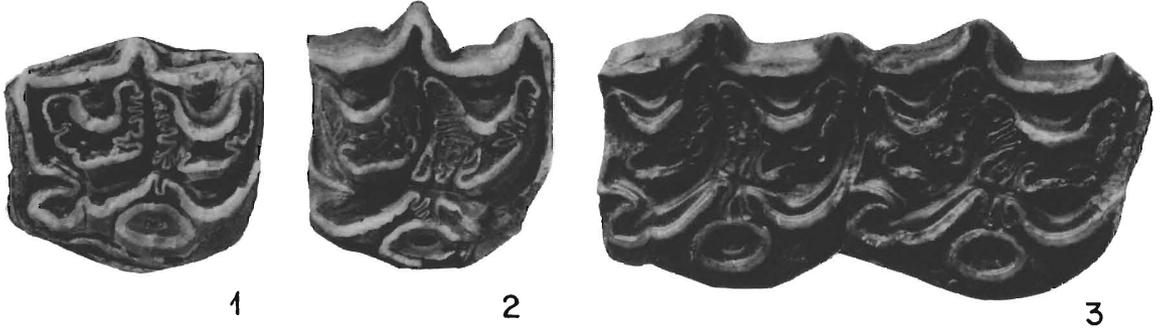
9



10



11





0 2 4 6 cm



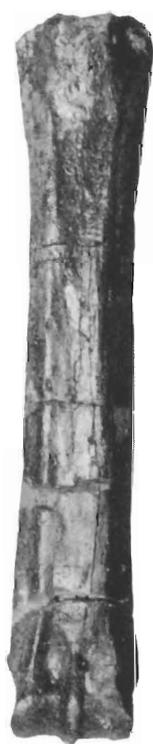
10



12



14



15



13



8



9



11



16



17