RÉVISION SYSTÉMATIQUE DES *HIPPARION* SENSU LATO (PERISSODACTYLA, EQUIDAE) DE L'ANCIEN MONDE

S. Zouhri* et A. Bensalmia*

RESUME

La systématique des *Hipparion* sensu lato de l'Ancien Monde se caractérise par un foisonnement anormal des espèces rapportées à ce groupe et par une vive controverse sur le statut supraspécifique de celles-ci d'où une confusion générale de la phylogénie de ce groupe et bien évidemment des interprétations biochronologiques et biogéographiques qui en découlent. L'analyse critique de la systématique de chacune de ces nombreuses espèces d'*Hipparion* [s. l.] a permis une discussion et une réévaluation de la validité de ces dernières et la suggestion de synonymies et de regroupements de certaines espèces et l'élaboration d'une nouvelle classification supraspécifique de ce groupe. Quatre genres ont été alors redéfinis : *Hippotherium*, *Hipparion*, *Cremohipparion* et *Proboscoidipparion*. Ce dernier taxon est subdivisé en trois sous-genres : *Proboscoidipparion*, *Plesiohipparion* et *Eurygnathohippus*.

Mots clés : Mammalia, Perissodactyla, Equidae, *Hipparion*, Ancien Monde, systématique.

RESUMEN

La sistemática de *Hipparion* sensu lato del Antiguo Mundo se caracteriza por una multiplicación excesiva de especies relacionadas con este grupo y una marcada controversia sobre el status supraespecífico que trae consigo una confusión general de su filogenia, así como de las interpretaciones biocronológicas y biogeográficas que se deducen. El análisis crítico de la sistemática de cada una de las numerosas especies de *Hipparion* [s. l.] del Antiguo Mundo ha permitido una discusión y una reevaluación de la validez de las mismas, así como una nueva clasificación supraespecífica de este grupo. Cuatro géneros han sido redefinidos: *Hippotherium*, *Hipparion*, *Cremohipparion* y *Proboscoidipparion*. Este último taxon ha sido subdividido en tres subgéneros: *Proboscoidipparion*, *Plesiohipparion* y *Eurygnathohippus*. La validez, las sinonimias y los reagrupamientos de las especies relacionadas con cada uno de estos taxones han sido discutidos y analizados en detalle.

Palabras claves: Mammalia, Perissodactyla, Equidae, *Hipparion*, Antiguo Mundo, Sistemática.

Introduction

De manière générale, la systématique des *Hipparions* présente un paradoxe capital dans la mesure où à une faible disparité de l'organisation anatomique de leur squelette correspond une diversité démesurée des espèces décrites. En effet, un rapide survol de la très riche littérature sur la systématique et la phylogénie des *Hipparions* étonne par le foisonnement des espèces rapportées à ce groupe aussi bien en Amérique que dans l'Ancien Monde ; leur nombre a été estimé à 300 espèces environ par

Woodburne (1989). Ce pullulement anormal des espèces d'*Hipparion* sensu lato ([s. l.]) est au moins en partie à l'origine d'une grande confusion de la systématique et de la phylogénie de ce groupe, ce qui se répercute bien évidemment sur les interprétations biochronologiques et biogéographiques et sur les modèles évolutifs suggérés pour ce groupe. Cette confusion est à mettre à l'actif de nombreux facteurs dont notamment :

— L'absence de consensus général sur le concept d'une espèce d'*Hipparion*.

* Université Hassan II - Aïn Chock, Faculté des Sciences, Laboratoire de Stratigraphie et Paléontologie, Département de Géologie, BP 5366 Maârif 20.000, Casablanca, Maroc. (s.zouhri@fsac.ac.ma).

— L'adoption par la plupart des auteurs d'une approche strictement typologique de la systématique de ce groupe où souvent une nouvelle espèce est reconnue dans chaque nouveau site découvert. D'autre part, la plupart des anciens auteurs s'accordaient à opposer l'uniformité des *Hipparion* [s. l.] vallésiens à leur foisonnement turolien. En règle générale, une espèce appartenant au groupe des « *Hipparion primigenium* » est observée dans les gisements vallésiens et souvent plus d'une forme au Turolien y compris les espèces de petite taille dont l'apparition était rapportée à cette dernière époque ; ce qui est aujourd'hui totalement réfuté puisque des *Hipparion* [s. l.] de petite taille sont connus dès le Vallésien.

— Les problèmes posés par la variabilité intra et interspécifique. Ces problèmes concernent en particulier les caractères morphométriques généralement utilisés dans la systématique de ce groupe. La plupart de ces caractères varient de manière continue et les hiatus souvent arbitrairement introduits entre les valeurs ne correspondent pas toujours à une réalité taxinomique.

— La provenance stratigraphique est souvent avancée pour justifier une nouvelle attribution taxinomique ce qui est totalement injustifié. L'absence de renseignements précis concernant la provenance stratigraphique de nombreuses anciennes collections y compris certaines considérées comme des collections de référence (Mont Lubéron, Salonique, Pikermi, etc. par exemple) contribue aussi largement à cette confusion taxinomique.

— La grande extension chronologique et géographique de ce groupe.

Cette confusion dans la systématique et la phylogénie de ce groupe se complique davantage avec le grand débat sur l'appartenance de ses innombrables espèces au seul et unique genre *Hipparion* de Christol, 1832 ou leur répartition entre quelques genres ou sous-genres. Depuis la création en 1832 du genre *Hipparion* par de Christol, de nombreux autres taxons de rang supraspécifique (sous-genres et genres) ont été définis mais rapidement abandonnés pour la plupart d'entre eux tel est le cas par exemple d'*Hypodactylus* Cope, 1888; *Notohipparion* Haugton, 1932; *Libyhipparion* Joleaud, 1933; *Hemhipparion* Wehrli, 1941; *Hypsohipparion* Dietrich, 1942; *Parahipparion* Kretzoi, 1954; *Perihipparion* Kretzoi, 1965; etc. D'autres en revanche, longtemps abandonnés, ont été récemment ressuscités tels que *Hippotherium* Kaup, 1833; *Sivalhippus* Lydekker, 1877; *Eurygnathohippus* Van Hoepen 1930; *Stylohipparion* Van Hoepen, 1932. Plus récemment, avec le regain d'intérêt pour la systématique et la phylogénie des Hipparions [s. l.] et l'émergence d'une nouvelle approche où les caractères morpholo-

giques de la fosse pré-orbitaire (FPO) jouent un rôle primordial, de nouveaux taxons supraspécifiques ont été défini tel est le cas par exemple du genre *Cormohipparion* Skinner & MacFadden, 1980 et les sous-genres *Cremohipparion* Qiu *et al.*, 1987 et *Plesiohipparion* Qiu *et al.*, 1987.

De manière générale, le problème de la systématique des *Hipparion* [s. l.] de l'Ancien Monde se pose donc à deux niveaux. A une échelle spécifique, ce-ci se traduit par un foisonnement déconcertant des espèces décrites jusqu'à présent d'où la nécessité d'une discussion et d'une révision critique de la position systématique de chacune de ces espèces et la suggestion de regroupements et de synonymies de celles-ci. A une échelle supra-spécifique, le problème réside dans le nombre et la nature des taxa supraspécifiques auxquels doivent appartenir les espèces valides. Le présent travail s'inscrit donc dans une problématique très actuelle et très controversée du fait de la diversité des approches et des méthodologies retenues par les auteurs et les écoles. Alors que l'approche adoptée dans l'étude de la systématique supra-spécifique de ce groupe par la plupart des auteurs actuels est axée exclusivement sur la FPO, une approche globale, basée sur l'ensemble des éléments du squelette : crâne, dents, et os des membres, est adoptée dans cette étude comme l'avait suggéré initialement Gromova (1952) quand elle avait jeté les premières bases de la systématique et de la phylogénie des *Hipparion* [s. l.] de l'Ancien Monde.

Définitions et Abréviations

Définitions

Hipparion [s. l.] : Equidae mio-pléistocène, tridactyle et à protocône isolé sur les dents jugales supérieures.

« *Hipparion* » : Equidae mio-pléistocène, tridactyle et à protocône isolé sur les dents jugales supérieures dont la détermination systématique exacte est estimée incorrecte ou reste à préciser.

Abréviations

AMNH : American Museum of Natural History (NewYork).

BPO : Barre pré orbitaire ou distance entre l'orbite oculaire et la fosse pré-orbitaire ; mesure 32 d'Eisenmann *et al.* (1988).

C. : *Cormohipparion*

ENI : Echancrure naso-incisive.

FPO : Fosse pré-orbitaire.

« H. » : « *Hipparion* » .

L. : *Libyhipparion*.

M : Molaire.
Mc : Métacarpien.
Mt : Métatarsien.
TNM : Tianjin Natural Museum.

Analyse Systématique

Ordre **Perissodactyla** Owen, 1848.
Sous-Ordre **Hippomorpha** Wood, 1937.
Super-Famille **Equoidea** Hay, 1902.
Famille **Equidae** Gray, 1821.
Sous-Famille **Equinae** Steinmann et Doderlein, 1890.

Genre *Hippotherium* Kaup, 1833.

Synonymie :

Hipparion de Christol, 1832 (en partie).
Cornohipparion Skinner & MacFadden 1977 (en partie).

Espèce-type : *Hippotherium primigenium* (Von Meyer), 1829.

Localité-type : Eppelsheim en Allemagne.

Diagnose amendée : Equidé tridactyle à protocône isolé sur les dents jugales supérieures. Taille moyenne à grande. Dents généralement peu hypsodontes. Une seule FPO très profonde avec des contours bien développés et située loin en avant de l'orbite oculaire ; l'os lacrymal ne constitue en général que la moitié de la barre pré-orbitaire. Une échancrure naso-incisive (ENI) peu profonde dont le bord postérieur se situe à la hauteur du diastème canine-bord antérieur de la P². Les dents jugales supérieures ont un protocône plus ou moins ovale et généralement un fort plissement de l'émail dentaire. Les dents jugales inférieures ont une double boucle typiquement hipparionienne (métaconide et métastylide arrondis, séparés par un sillon lingual en « V » plus ou moins large et se plaçant entre deux bords régulièrement convexes). Absence totale ou très faible fréquence de la présence sur les Mt III d'une facette articulaire pour le petit cunéiforme.

Ignorant la définition par de Christol (1832) du genre *Hipparion* dans la localité de Mont Lubéron en France, Kaup (1833) a créé à son tour le genre *Hippotherium* sur la base de fossiles d'Equidés (tridactyles et à protocône isolé) du gisement vallésien d'Eppelsheim en Allemagne. Alors que la plupart des auteurs nord-américains du XIX^{ème} et du début du XX^{ème} siècle ont adopté l'appellation générique *Hippotherium* et même créé de nouveaux genres (*Neohipparion*, *Nannippus*, etc.), les auteurs européens de la même époque ont persisté en revanche à utiliser la dénomination *Hipparion* en considérant ce dernier comme senior synonyme d'*Hippotherium*. Cette synonymie suggérée à l'origine par Gaudry

Fig. 1.—Morphologie crânienne d'*Hippotherium* (vue latérale). A) Reconstitution du crâne d'*Hippotherium primigenium* de Höweneg (Allemagne) par Bernor *et al.* (1997, fig. 4.1.1.2), modifié ; B) *Hippotherium catalaunicum* d'après Pirlot (1956, Pl. V), modifié ; C) *Hippotherium africanum* (sans échelle) d'après Arambourg (1959 : Pl. X, fig.1) ; D) *Hippotherium weihoense*.

(1867) a été adoptée par la suite par la plupart des auteurs ayant étudié les *Hipparion* [s. l.] d'Eurasie et d'Afrique. Depuis, pratiquement toutes les espèces de ce groupe ont été rapportées au seul et unique genre *Hipparion* à l'exception des formes spécialisées et endémiques de Chine et de Mongolie, attribuées (selon les auteurs) au genre ou sous-genre *Proboscidihipparion* Sefve, 1927 et des formes tardives (plio-pléistocènes) d'Afrique rattachées-elles aux genres *Stylohipparion* Van Hoepen, 1932 ou *Eurygnathohippus* Van Hoepen, 1930. Récemment, la plupart des *Hipparion* [s. l.] vallésiens ont été regroupés dans des « assemblages » supra-spécifiques tels que le groupe supraspécifique 1 par Woodburne et Bernor (1980) et Bernor *et al.* (1980) ou encore le morphotype 1 par Alberdi (1989) avant d'être rapportés enfin de compte au genre *Hippotherium* par Woodburne (1989), au « *Hipparion primigenium* group » par Watabe (1992) et au « *Hippotherium Complex* » par Bernor et Lipscomb (1995), Bernor *et al.* (1996), Bernor *et al.* (1997), Bernor et Armour-Chelu (1999 a et b). En outre, une autre controverse concernant le nombre d'espèces rapportées à ce genre divise également les auteurs. Alors que certains d'entre eux (Forsten, 1968 et 1985a; Alberdi, 1974a; Watabe, 1992) ne reconnaissent en ces *Hipparion* [s. l.] qu'une seule espèce polytypique dont les différences morphologiques entre les populations ne rompent pas avec le schéma de l'espèce-type, d'autres en revanche (Eisenmann 1981, 1982 et 1995 ; Woodburne 1989, Bernor *et al.* 1996 ; Bernor et Armour-Chelu 1999a) estiment injustifié le fait de mettre en synonymie des espèces telles que « *Hipparion primigenium*, « *Hipparion africanum*, « *Hipparion catalaunicum*, « *Hipparion weihoense* (fig. 1A-D).

Hippotherium primigenium (Von Meyer), 1829.

Synonymes : *Hipparion brachypus* Hensel, 1862 ; « *Hipparion* » *theobaldi* Lydekker, 1877 ; *Hipparion giganteum* Gromova, 1952 ; *Hipparion catalaunicum* Pirlot, 1956 ; *Hipparion garedzicum* Gabunya, 1959 ; *Hipparion eldaricum* Gabunya, 1959 ; *Hipparion tudorovense* Gabunya, 1959 ; *Hipparion africanum* Arambourg, 1959 ; *Hipparion koenigswaldi* Sondaar, 1961 ; *Hipparion truyolsi* Sondaar, 1961 ; *Hipparion ankyranum* Ozansoy, 1965 ; *Hipparion nesebricum* Bakalov et Nikolov, 1962 ; *Hipparion presulcatum* Nikolov, 1971 ; *Hipparion nagriensis* Hussain, 1971 ; *Hipparion sarmaticum* Lungu, 1973 ; *Hipparion depereti* Sondaar, 1974 ; *Hipparion weihoense* Liu et al., 1978 ; *Hipparion chiai* Liu et al., 1978 ; *Hipparion xizangense* Zheng, 1980 ; *Hipparion guizhoagensis* Ji, Xu et Huang, 1980 ; *Hipparion macrodon* Eisenmann, 1994.

Diagnose : voir diagnose du genre.

Lectotype : Von Meyer (1829 : Pl. XXX et XXXI) avait figuré une série de spécimens dont notamment un fragment d'hémimandibule gauche avec P₂-P₄ et une série inférieure incomplète avec P₄-M₃ (Von Meyer, 1829 : Pl. XXXI, respectivement fig. 20 et 17) qui peuvent être considérées (l'une ou l'autre) comme lectotype à condition que ce matériel ne soit pas perdu [cf. Forsten (1968) *contra* Bernor et al (1996)].

Localité-type : Eppelsheim en Allemagne.

Age : Vallésien - Turolien (Miocène supérieur).

Les premiers fossiles connus de cette espèce proviennent de la localité d'Eppelsheim en Allemagne. Ils ont été décrits dans un premier temps sous la dénomination spécifique d'*Equus primigenius* par Von Meyer (1829). Par la suite, Kaup (1833) a défini le genre *Hippotherium* et réparti le matériel des Equidés d'Eppelsheim entre *Hippotherium gracile* et *Hippotherium nanum* Kaup, 1833. Cette dernière est *nomen dubium*. Von Meyer (1829 : Pl. XXX; fig. 1 à 17 et Pl. XXXI; fig. 18 à 30) avait figuré une série de spécimens dont notamment un fragment d'hémimandibule gauche avec P₂-P₄ et une série inférieure incomplète avec P₄-M₃ (Von Meyer, 1829 : Pl. XXXI, respectivement fig. 20 et 17) qui peuvent être considérées (l'une ou l'autre) comme lectotype à condition que ce matériel ne soit pas perdu (cf. Forsten, 1968 *contra* Bernor et al., 1996). Dans ce dernier cas, un autre lectotype pourrait être désigné parmi les spécimens figurés par Kaup (1833, Pl. XII B, figs. 1 à 9) et particulièrement parmi la série supérieure droite et la série inférieure gauche (Kaup 1833, Pl. XII, respectivement fig. 1 et 3). *Hippotherium primigenium* est l'une des espèces de ce groupe les mieux connues et les plus

documentées puisqu'il s'agit de l'*Hipparion* [s. l.] le plus répandu en Eurasie et en Afrique du Vallésien (MN 9 et 10) au Turolien (MN 11 et 12). Elle est aussi l'une des mieux documentée puisque à Höwenegg par exemple, un autre gisement allemand, cette espèce est représentée par un matériel très riche dont notamment de nombreux squelettes plus ou moins complets (Tobien, 1986 ; Bernor et al., 1997). Dans un premier temps, *Hippotherium primigenium* était généralement caractérisé par sa grande taille, les caractères morphologiques de ces dents jugales, les proportions robustes de ces métapodes. Plus récemment, une grande importance est accordée plutôt à la morphologie faciale (crânienne) et en particulier celle de la FPO.

Outre l'espèce-typique, *Hippotherium primigenium* (Von Meyer), 1829, de nombreuses formes, souvent très proches de celle-ci, ont été décrites sous d'autres appellations spécifiques. De manière générale, pour ceux dont le crâne est connu, ces *Hipparion* [s. l.] ont à peu près tous une même morphologie crânienne. Une seule FPO, profonde avec un récessus postérieur profond, des contours bien développés, une large barre préorbitaire (BPO), une échancrure naso-incisive (ENI) peu profonde dont le bord postérieur se situe à la hauteur du diastème canine-bord antérieur de la P². Des proportions basi-crâniennes conventionnelles. Une même morphologie dentaire : un faible degré d'hypsodontie, les dents jugales inférieures à double boucle typiquement hipparionienne (métaconide et métastylide arrondis, séparés par un sillon lingual en « V » plus ou moins large et se plaçant entre deux bords régulièrement convexes), les dents jugales supérieures ont un protocône plus ou moins ovale et généralement un fort plissement de l'émail dentaire. Les os des membres ont des proportions plus ou moins robustes. Les différences entre ces populations concernent dans la plus part des cas des caractères discrets à signification plutôt écologique (degré d'hypsodontie et plissement de l'émail des dents, proportions des os des membres, etc.) que phylogénétique. Certaines formes en revanche se distinguent de la forme typique (*Hippotherium primigenium*) par des états relativement plus évolués de certains caractères (une FPO relativement plus petite, moins profonde, sa localisation plus proche de l'orbite et/ou par un stade plus dérivé de certains caractères des os des membres tel que par exemple une fréquence plus élevée de la présence d'une facette articulaire pour le petit cunéiforme sur les Mt III, etc.). Ces *Hipparion* [s. l.] présentent en fait une mosaïque de caractères plésiomorphes, habituels à ce groupe (*Hippotherium*), et d'autres caractères que l'on retrouve plutôt chez des formes plus évoluées. C'est le cas par exemple d'« *H.* » *melen-*

dezi, « *H.* » *platyodus*, « *H.* » *gettyi* ; les deux premiers sont rattachés tantôt au genre *Hippotherium* tantôt à *Hipparion* s. s. alors que le troisième est rattaché à tantôt *Hippotherium* tantôt à *Cremohipparion*.

Hipparion de Christol, 1832.

Synonyme :

Hippotherium Kaup 1833 (en partie).

Sivalhippus Lydekker 1877.

Hypodactylus Cope 1888.

Hemhipparion Wehrli 1941.

Parahipparion Kretzoi 1954.

Pliohipparion Kretzoi 1964.

Perihipparion Kretzoi 1965.

Hipparion s. s. Mac Fadden 1980.

Baryhipparion Qiu, Huang et Guo 1987.

Espèce-type : *Hipparion prostylum* Gervais, 1849.

Lectotype : De Christol (1832) avait défini le genre « *Hipparion* » mais sans désigner si holotype ni espèce-type. Gervais (1859 : Pl. 19, Figs. 1 à 19) avait figuré par la suite une série de syntypes d'*Hipparion prostylum* parmi lesquels Sondaar (1974 : 297) a choisi un fragment de maxillaire avec P⁴-M² (Gervais, 1859 : Pl. 19, Fig. 2) comme lectotype de cette espèce. Plus récemment, estimant qu'aucun type n'a été assigné à l'*Hipparion* de Mont Lubéron, Bernor (1985 : 203) a suggéré le fragment crânien n.° BM 33603 comme lectotype d'*H. prostylum*. La nouvelle approche basée exclusivement sur les caractères morphologiques de la FPO, ne justifie nullement ce changement de type. Cependant, s'il y a lieu de croire que le lectotype figuré par Gervais (1859) est perdu, la désignation d'un néotype est alors justifiée. Dans ce dernier cas, le crâne n.° FSL 590001, le spécimen le plus complet et le mieux conservé parmi l'ensemble des crânes d'*Hipparion* de Mont Lubéron est le plus représentatif pour être considéré comme néotype d'*H. prostylum*.

Localité type : Mont Lubéron.

Age : Turolien (Miocène supérieur).

Diagnose amendée : Taille moyenne à grande (O-P² = 139 à 143 mm ; P²-M³ = 131-142 mm chez l'espèce-type). Une seule FPO plus ou moins profonde, généralement de forme ovale, à récessus postérieur peu développé ou absent et sans limite antérieure. FPO localisée loin en avant de l'orbite (barre pré orbitaire ou BPO très large) ; l'os lacrymal représente environ les deux tiers de la largeur de la BPO. Museau court et très large. ENI courte ; son bord postérieur se situe à la hauteur du bord antérieur de la P². Dents jugales supérieures moyennement hypsodontes (IH = 196 à 209 pour les P³ et P⁴, 238 à 247 pour les M¹ et M² chez l'espèce-type). Email dentaire faiblement plissé. Protocône plus ou moins arrondi indépendamment du stade d'usure.

Fig. 2.—Morphologie crânienne d'*Hipparion* s. s. (Vue latérale). A) *Hipparion molayanense* d'après Zouhri (1992a et 1996) modifié ; B) *Hipparion antelopinum* d'après MacFadden et Woodburne (1982, fig. 11B) modifié ; C) *Hipparion dietrichi* d'après Arambourg et Piveteau (1929 : Pl VI, fig.1), modifié ; D) *Hipparion platyodus* d'après Bernor *et al.* (1990, fig. A), modifié.

Dents jugales inférieures ont une double boucle hipparionienne. Ectoflexide profond sur les molaires, court sur les prémolaires. Le protostylide est généralement peu développé. L'éctostylide est absent sur les dents jugales définitives. Les métapodes principaux sont courts et sveltes. Développement moyen de la quille sagittale. Présence constante de facette articulaire pour le petit cunéiforme sur les Mt III.

Le genre *Hipparion* a été défini à l'origine par de Christol (1832) dans le gisement d'âge Miocène supérieur de Mont Lubéron en France pour distinguer de nouveaux équidés tridactyles et à protocône isolé sur les dents jugales supérieures de tous les autres équidés fossiles et actuels. Cope (1889) a été le premier à souligner que le genre *Hipparion* de Christol (1832) avait été défini de manière inadéquate et donc invalide et suggéré de le remplacer par le genre *Hippotherium*. Cependant, étant donné que la description de Christol est conforme aux recommandations du Code International de la Nomenclature Zoologique et vu sa large utilisation, *Hipparion* de Christol, 1832 est un genre valide.

Plus récemment, suite à l'adoption d'une approche de la systématique et de la phylogénie de ce groupe, basée exclusivement sur les caractères morphologiques de la FPO, le matériel de Mont Lubéron a permis à MacFadden (1980) de redéfinir le genre *Hipparion* sensu stricto. Ce dernier taxon est alors réservé aux espèces qui présentent une morphologie faciale caractérisée par une FPO à récessus postérieur peu développé ou absent, dont le bord antérieur conflue avec la surface naso-maxillaire et une BPO très large (fig. 2). *H. prostylum*, seule et unique espèce identifiée par MacFadden (1980) dans ce gisement, a été confirmée comme espèce-type de ce genre. Toujours en se basant sur les caractères morphologiques de la FPO, les crânes

d'*Hipparion* [s. l.] de Mont Lubéron ont fait (en partie) à leur tour l'objet de ré-interprétations et re-attributions par Woodburne et Bernor (1980), Bernor *et al.* (1980). Les spécimens des collections du « British Museum », du Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris et ceux du Département de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon ont été alors répartis entre les groupes supraspécifiques 1 et 3 de Woodburne et Bernor (1980). Les espèces initialement rapportées au groupe 3 ont été reversées par la suite par Bernor *et al.* (1990 et 1996), Bernor et Armour-Chelu (1999a et b) dans le genre *Hipparion* s. s.

***Hipparion prostylum* Gervais, 1849.**

Synonyme :

Hipparion mesostylum Gervais, 1849.

Hipparion diplostylum Gervais, 1849.

Hipparion schlosseri Antonius, 1919.

Hipparion dietrichi Wehrli, 1941.

Hipparion mediterraneum Pirlot, 1956 (en partie).

Hipparion mediterraneum Forsten, 1968 (en partie).

Lectotype : fragment de maxillaire avec P⁴-M² (Gervais, 1859 : Pl. 19, Fig. 2).

Néotype : crâne n.° FSL 590001, le spécimen le plus complet et le mieux conservé et le plus représentatif parmi l'ensemble des crânes d'*Hipparion* de Mont Lubéron.

Localité type : Mont Lubéron.

Age : Turolien (Miocène supérieur).

Diagnose : voir diagnose du genre.

Hipparion prostylum Gervais, 1849 a été choisi comme espèce-type du genre *Hipparion* par la plupart des anciens auteurs (Osborn, 1918; Gromova, 1952; Gabunya, 1959; Forsten, 1968; MacFadden, 1980 et autres). En revanche, la question du nombre des espèces en présence au Mont Lubéron a été longtemps sujette à de vives controverses. La révision de l'ensemble du matériel des *Hipparion* [s. l.] de Mont Lubéron a permis de distinguer dans ce gisement trois espèces : *H. prostylum*, la forme la plus abondante et la plus communément identifiée dans ce gisement, et deux autres espèces beaucoup plus rares : *Hippotherium* sp. et *Cremohipparion matthewi* (Zouhri, 2002).

H. schlosseri et *H. dietrichi* sont deux appellations spécifiques pour la même forme d'*Hipparion* [s. l.]. La première a été définie par Antonius (1919) alors que la deuxième est due à Wehrli (1941). L'appellation d'Antonius (1919) est théoriquement prioritaire puisqu'elle est plus ancienne. Cependant, la plupart des auteurs utilisent plutôt celle de Wehrli (1941). L'invalidité d'*H. schlosseri* pourrait être expliquée par la description inadéquate d'Antonius (1919) ou encore par l'absence de figuration du

Fig. 3.—Diagramme de rapports ou diagramme de Simpson (1941) de diverses dimensions crâniennes d'*Hipparion prostylum* de Maragha (Iran) et Mont Lubéron (France) et d'*Hipparion dietrichi* de Samos et Salonique (Grèce) comparées à celles de *Cremohipparion mediterraneum* de Pikermi (Grèce). 1, longueur du museau ; 2, longueur du palais ; 9, longueur (alvéolaire) de la série dentaire supérieure ; 15, largeur du museau en arrière des troisièmes incisives ; 30, longueur de l'échancrure naso-incisive ; 31, longueur jugale ; 32, distance entre l'orbite et la fosse pré-orbitaire (= barre pré-orbitaire).

type (crâne V 114). Récemment, Forsten (1999 : 258-259) a confirmé l'identité morphologique entre les crânes d'*H. prostylum*, l'holotype d'*H. dietrichi* et celui d'*H. schlosseri*.

L'holotype d'*H. dietrichi* (crâne 1/7 GIM ; Wehrli, 1941 : Pl. 17, fig. 4 et Pl. 20, fig. 7 et Sondaar, 1971 : Pl. II, fig. a) provient d'une localité inconnue de Samos (Grèce). Sondaar (1971) a attribué toute une série de crânes d'*Hipparion* [s. l.] provenant des Quarry Q1-Q4 de Samos à cette espèce. Q1-Q4 ont été placés dans la MN 12 par Bernor *et al.* (1996). Il s'agit de l'une des variantes d'*H. prostylum* [*schlosseri-dietrichi*] de Forsten et Garevski (1989) ou du groupe *H. prostylum-dietrichi* de Zouhri (1992 a et b). Sa morphologie crânienne (fig. 2A) est bien connue grâce à une quinzaine de crânes à Samos Q1 et Q6, une dizaine à Salonique (Grèce), six à Prochoma (Grèce), etc. Cette forme se caractérise par un museau court et large, une ENI peu profonde, une seule FPO ovale, peu profonde, à récessus postérieur peu développé ou absent, sans limite antérieure et une BPO très large (Zouhri, 1992 a et b). Les crânes attribués à *H. dietrichi*, aussi bien ceux de Samos et Salonique que ceux des autres localités où cette forme a été identifiée, forment un ensemble très homogène ; leurs proportions n'étant influencées ni par le sexe ni par l'âge des individus (Zouhri, 1992a : figs. 16 et 17). Les métapodes associés à cette morphologie crânienne forment aussi l'un des morphotypes les mieux connus et les plus documentés parmi ceux des *Hipparion* [s. l.] de l'Ancien Monde (Eisenmann, 1995). *H. dietrichi* (fig. 3) est la variante la plus

répandue de ce morphotype et que l'on peut facilement identifier à Samos, Salonique, et dans les nombreuses localités de la basse vallée de l'Axios en Grèce (Koufos, 1987c et d et 1988a et b) : Ravin des Zouaves, Prochoma, Vathyllakos, et aussi à Kinik, Gulpinar en Turquie, et Usak, Beluska, et Vozarzi en Macédonie (Forsten et Garevski, 1989). Les métapodes principaux d'*H. dietrichi* de Salonique sont cependant un peu plus petits que ceux de la même espèce de Samos et un peu plus grands que ceux d'*H. prostylum* de Mont Lubéron. Les dents jugales supérieures associées à cette morphologie crânienne et à ce morphotype de métapodiaux sont peu hypsodontes, à faible plissement de l'émail et à protocône arrondi. Les dents jugales inférieures ont une double boucle typiquement hipparionienne et ne présentent d'ectostylide que sur les lactéales.

Hipparion antelopinum (Falconer et Cautley, 1849).

Synonyme :

Hippotherium antelopinum Falconer et Cautley, 1849.

Hippotherium antelopinum Lydekker, 1882.

Hippotherium faddeni Lydekker, 1884.

Hippotherium antelopinum Lydekker, 1884.

Hipparion punjabiense Lydekker, 1886.

Hippodactylus antelopinum Cope, 1888.

Hipparion perimense Pilgrim, 1910.

Hippodactylus chisholmi Pilgrim, 1910.

Hipparion antelopinum Matthew, 1929.

Hipparion antelopinum Colbert, 1935.

Hipparion antelopinum Hussain, 1971.

Cormohipparion antelopinum Skinner et MacFadden, 1977.

Cormohipparion theobaldi MacFadden et Bakr, 1979.

Hipparion faddeni MacFadden Woodburne, 1982.

« *Cormohipparion* » (*Sivalhippus*) *perimense* Bernor et Hussain, 1985.

« *Sivalhippus* » *perimense* Bernor et Armour-Chelu, 1999a et b.

Holotype : fragment de maxillaire droit avec P²-M³ (n.° BMNH M2647) à peine entamées par l'usure.

Lectotype : crâne n.° AMNH 19761 (fig. 2B).

Localité type : formation de Dhok Pathan, Siwaliks, Pakistan.

Age : Turolien (Miocène supérieur).

Diagnose amendée d'après le lectotype : Taille moyenne un museau long et large, une ENI courte, une FPO relativement petite, profonde et à récessus postérieur peu développé et sans limite antérieure, BPO très large. Dents jugales supérieures moyennement hypsodontes. Email dentaire peu plissé.

H. antelopinum a été défini par Falconer et Cautley (1849 : Pl. XXXII-LXXXV) à Dhok Pathan au Pakistan. L'holotype de cette espèce est un fragment de maxillaire avec P²-M³ (Falconer et Cautley 1849 : Pl. LXXXII, fig. 13 ; MacFadden et Woodburne 1982 : fig. 4). Cependant, cette espèce est surtout connue par le crâne n.° AMNH 19761 (fig. 2B) ; l'un des spécimens les plus complets et les mieux conservés parmi tous les crânes d'*Hipparion* [s. l.] des Siwaliks indo-pakistanaïes. Dans un premier temps, ce spécimen a été rapporté à *H. antelopinum* (Lydekker, 1885 ; Pilgrim, 1910 ; Colbert, 1935 ; Hussain, 1971 et autres) avant de voir son attribution changer en fonction des années et des auteurs et ce depuis que la systématique des *Hipparion* [s. l.] est axée exclusivement sur les caractères morphologiques de la FPO. Ainsi, ce spécimen a été attribué successivement à trois genres distincts et à quatre espèces différentes : *C. antelopinum* par Skinner et MacFadden (1977), *C. theobaldi* par MacFadden et Bakr (1979), *Hipparion faddeni* par MacFadden et Woodburne (1982), « *C.* » (*Sivalhippus*) *perimense* par Bernor et Hussain 1985 et « *Sivalhippus* » *perimense* par Bernor et Lipscomb (1995), Bernor et Armour-Chelu (1999a et b). Ces attributions sont basées sur des interprétations contradictoires de certains caractères morphologiques de la FPO dont par exemple le récessus postérieur, la limite antérieure, le degré de développement, etc. D'après Eisenmann (1982), *H. antelopinum* serait morphologiquement proche de l'espèce est-africaine « *H.* » *turkanense* Hooijer et Maglio, 1974 de Lothagam au Kenya, or ces *Hipparion* se distinguent par un effacement total de la FPO et une double boucle caballoïde chez l'espèce africaine, une FPO développée et une double boucle typiquement hipparionienne chez l'espèce indo-pakistanaïse. Bernor et Hussain (1985), Bernor *et al.* (1987), Flynn et Bernor (1987), Bernor *et al.* (1990), Bernor et Lipscomb (1991 et 1995), Bernor et Armour-Chelu (1999a et b) ont considéré le spécimen n.° AMNH 19761 comme appartenant à « *H.* » *perimense*, l'un des premiers membres de « *Sivalhippus* Complex », issue d'une deuxième grande radiation des *Hipparion* [s. l.] en Asie et en Afrique. Le « Complexe » de Bernor et ses collaborateurs est un groupe hétérogène dans lequel sont regroupés aussi bien des *Hipparion* [s. l.] à double boucle hipparionienne que ceux à double boucle caballoïde, des *Hipparion* [s. l.] à FPO développée que d'autres où cette structure est totalement effacée, des espèces de différents degrés de profondeur de l'ENI, etc. En somme, il s'agit d'un groupe paraphylétique.

D'après sa morphologie faciale, telle qu'elle est illustrée par le spécimen AMNH 19761 (un museau long et large, une ENI courte, une petite FPO, peu

profonde et à récessus postérieur assez développé mais sans limite antérieure et une BPO très large), *H. antelopinum* serait une forme vicariante du groupe *H. prostylum* / *schlosseri* - *dietrichi* comme l'avait souligné auparavant Forsten (1999 : 268).

***Hipparion platyodus* Sefve, 1927.**

Synonyme :

Hipparion ptychodus Sefve, 1927.

Hipparion tylodus Sefve, 1927.

Hipparion plocodus (Forsten, 1978 en partie).

Hipparion theobaldi platyodus (Zhegallo, 1978).

Hipparion (*Hipparion*) *platyodus* (Qiu *et al.*, 1987).

Lectotype : crâne n.° PMU M 3691 (Sefve, 1927 : Pl. VI, 21 ; Texte-fig. 17-18).

Localité type : Xigoucun, Wuxiang Country, Shanxi (Localité 70).

Age : Turolien supérieur.

Diagnose : cf Qiu *et al.* (1987 : 211).

Hipparion platyodus a été défini par Sefve (1927) dans la Localité 70 de la région de Wuxiang, Shanxi. L'âge de cette localité serait Turolien supérieur d'après Watabe (1992, fig. 97). Le lectotype de cette espèce est un crâne (n.° PMU M3691) figuré par Sefve (1927, Pl. VI, fig. 21) ; Bernor *et al.* (1990, fig. 4A) et conservé au Muséum de Paléontologie de l'Université d'Uppsala (fig. 2C). Forsten (1968) a mis *H. platyodus* en synonymie avec *H. plocodus* et plus précisément avec les crânes dont la FPO est faible et la BPO est large (Forsten, 1985b). Qiu *et al.* (1987) ont reconnu en revanche la validité de cette espèce à laquelle ils ont rapporté aussi les hypodigmes d'*H. tylodus*, *H. ptychodus*, et *H. plocodus* (en partie). Bernor *et al.* (1990) ont confirmé la validité de cette espèce et ont rapporté un autre crâne (n.° PMU M3691 ; Sefve, 1927 : Pl. V, fig. 19 et Bernor *et al.*, 1990 : fig. 5) initialement attribué à « *H. kreugeri* » par Sefve (1927) à *H. cf. platyodus*. Bernor *et al.* (1990 : 20) ont souligné qu'*H. platyodus* se rapproche morphologiquement d'« *H. weihenense* même s'il est (*H. platyodus*) cependant plus évolué par d'autres caractères avant de le considérer par la suite comme un éventuel membre de « *Sivalhippus* Complex » et l'ont rapportée enfin de compte à « *Sivalhippus* » *platyodus* (Bernor *et al.*, 1990 ; Bernor et Lipscomb, 1995 et Bernor et Armour-Chelu, 1999a).

H. platyodus avait été considéré aussi par Watabe (1992 : 116) comme l'une des formes de petite taille de « *Hipparion primigenium* group » et comme un membre du groupe « *H. platyodus*-like » par Zouhri (1992 et 1996) à l'instar d'*H. prostylum-schlosseri* / *dietrichi*, d'après la morphologie de la FPO, les proportions de son museau (court et large) et surtout d'après le faible degré de profondeur de son ENI. La

morphologie faciale d'*H. platyodus*, telle qu'elle a été décrite en détail par Qiu *et al.* (1987) et Bernor *et al.* (1987), est semblable en tout point à celle d'*H. molayanense* (Afghanistan) à l'exception de la FPO plus développée chez la forme chinoise. La FPO et sa BPO chez *H. platyodus* correspondent exactement à la description de cette même structure chez les espèces du groupe supra-spécifique 3 de Woodburne et Bernor (1980) et du genre *Hipparion* s. s. de MacFadden (1980). La morphologie dentaire est en revanche un peu différente chez ces deux formes. Le plissement de l'émail, décrit comme étant moyen à fort chez *H. platyodus* par Qiu *et al.* (1987) serait un peu plus fort que celui d'*H. prostylum*. La forme plus ou moins arrondie du protocône, caractéristique d'*H. prostylum*, est moins évidente chez la forme chinoise. L'unique Mc III (et aussi le seul métapode connu) d'*H. platyodus*, dont Qiu *et al.* (1987, tabl. 10) ont donné les mesures, est plus petit et plus robuste que ceux d'*H. prostylum* de Mont Lubéron.

Hipparion ptychodus a été défini aussi par Sefve (1927). Le lectotype proviendrait de la Localité 73 de la région de Wuxiang, province de Shanxi en Chine. D'autres spécimens en provenance de la localité 114 de la région de Ho-Chu et de la région de Yushe de la même province ont été associés à cette espèce par Bernor *et al.* (1990 : 31-32). Ces deux localités auraient un âge Turolien supérieur (MN 13) d'après Watabe (1992, fig. 71). La validité de cette espèce n'a été reconnue ni par Forsten (1968 et 1985b) ni par Qiu *et al.* (1987) qui l'ont mise en synonymie respectivement avec *H. plocodus* et *H. platyodus*. Bernor *et al.* (1990 : 31-33) ont ressuscité cette espèce qui serait d'après ces auteurs plus proche d'*H. perimense* que d'*H. platyodus* ou *H. plocodus*. La figure (fig. 4) montre qu'*H. ptychodus* ressemble en fait à ces deux espèces. *H. ptychodus* et *H. perimense* ont à peu près les mêmes proportions crâniennes mais l'*Hipparion* chinois est légèrement plus petit. La FPO est plus marquée sur la forme indo-pakistanaise que sur l'espèce chinoise mais la largeur de la BPO est identique chez les deux formes. Autant que l'on puisse en juger, *H. platyodus* et *H. ptychodus* ont des proportions crâniennes très proches (fig. 4).

***Hipparion coelophyes* Sefve, 1927.**

Synonyme :

Hipparion fossatum Sefve, 1927.

Hipparion parvum Sefve, 1927.

Hipparion plocodus Sefve, 1927.

Hipparion plocodus (Forsten, 1978 en partie).

Hipparion plocodus (Zhegallo, 1978 en partie).

Hipparion (*Hipparion*) *coelophyes* (Qiu *et al.*, 1987).

Hipparion coelophyes (Bernor *et al.*, 1990).

Hipparion aff. *coelophyes* (Bernor *et al.*, 1990).

Fig. 4.—Diagramme de rapports ou diagramme de Simpson (1941) de diverses dimensions crâniennes d'*Hipparion antelopinum* (crâne n.° AMNH 19761), *Hipparion platyodus* (lectotype n.° PMU M 3691), *Hipparion ptychodus* (lectotype n.° M 3684) et *Hipparion coelophyes* (lectotype n.° M 3690) comparées à celles de *Cremhipparion mediterraneum* de Pikermi en Grèce. Même système de mesures que pour la figure 3.

Lectotype : crâne n.° PMU M 3688 (Sefve, 1927 : Pl. V, fig. 16 et 17).

Localité type : inconnue.

Age : Miocène supérieur.

Diagnose : cf Bernor *et al.* (1990 : 21).

Cette espèce a été définie par Sefve (1927). Le lectotype de cette espèce (crâne n.° PMU M 3688 ; Sefve 1927 : Pl. V, fig. 16 et 17; Bernor *et al.* 1990, fig. 6) proviendrait de la Localité 44 de la région de Baode, province de Shanxi en Chine. D'autres spécimens exhumés dans la Localité 43 de la même région ont été rapportés à cette espèce (Bernor *et al.* 1990, fig. 8). Forsten (1968 et 1985b) ne reconnaît pas la validité de cette espèce et l'a considérée comme synonyme d'*H. plocodus*. Qiu *et al.* (1987 : 218 et suivantes) l'ont mis à leur tour en synonymie avec *H. fossatum* (et aussi avec *H. parvum* et *H. plocodus*) puisque le crâne PMU M 3690, considéré comme lectotype d'*H. fossatum*, est prioritaire (page et figuration) sur le spécimen PMU M 3688, le lectotype d'*H. coelophyes*. Bernor *et al.* (1990) ne reconnaissent pas la validité d'*H. plocodus* et d'*H. fossatum* mais acceptent celle d'*H. coelophyes* en revanche. Sous cette dernière appellation (*H. coelophyes*), ils regroupent les hypodigmes d'*H. fossatum*, *H. parvum*, *H. plocodus* (d'après Forsten, 1968 et Zhegallo, 1978, en partie) et bien sûr *H. coelophyes* Sefve et *H. coelophyes* sensu Qiu *et al.* (1987). Qiu *et al.* (1987) et Bernor *et al.* (1990) ont figuré et donné les mesures du lectotype PMU M 3688 et de divers fragments crâniens associés à cette espèce ou à *H. cf. coelophyes* ou encore à *H. aff. coelophyes* par ces derniers. La morphologie crânienne d'*H. coelophyes*, telle qu'elle a été figurée et

décrite par Qiu *et al.* (1987), Bernor *et al.* (1990), Watabe (1992 : 86-87), correspond à celle d'*H. prosstylum* / *schlosseri-dietrichi* avec lesquels elle diffère peut-être par les proportions du museau qui serait un peu plus long et plus étroit chez la forme chinoise. D'autre part, si l'on se fonde sur le lectotype, *H. coelophyes* paraît être un petit *H. platyodus*, avec une FPO peu marquée. La figure (fig. 4) montre que les proportions crâniennes sont assez semblables chez *H. platyodus*, *H. coelophyes* et *H. ptychodus*.

***Hipparion hippidiodus* Sefve, 1927.**

Synonyme :

Hipparion richthofeni (Teilhard de Chardin, 1922).

Hipparion kreugeri Sefve, 1927.

Hipparion platygenys Gromova, 1952.

Hipparion urmienne Gabunya, 1959.

Hipparion campbelli Bernor, 1985.

Hipparion molayanense Zouhri, 1992.

Lectotype : crâne n.° PMU M 3819 (Sefve, 1927).

Localité type : Qingyang, province de Gansu au nord de la Chine, Localité 115.

Age : Miocène supérieur (Turolien moyen).

Diagnose amendée : Taille moyenne à grande. FPO peu développée voir très réduite. BPO large à moyenne. ENI courte ; son bord postérieur se situe à la hauteur de la P². Museau court mais un peu moins robuste. Plissement moyen à simple de l'émail dentaire. Les dents jugales inférieures ont une double boucle hipparionienne. Protocône plus ou moins arrondi. Métapodes longs et sveltes.

Hipparion hippidiodus a été défini par Sefve (1927) dans la Localité 115 de la région de Qingyang, province de Gansu au nord de la Chine, essentiellement d'après l'absence de FPO et le faible plissement de l'émail dentaire sur les jugales supérieures. D'autres fragments crâniens provenant des Localités 43 et 44 de la même région ont été rapportés à cette espèce (Sefve, 1927 : Pl. I et IV). Toutes ces localités auraient un âge Turolien moyen (Watabe, 1992 : fig. 97). Forsten (1968) a accepté la validité de cette espèce avec laquelle elle a mis en synonymie *H. kreugeri* Sefve et *H. ptychodus* Sefve. Cependant, bien qu'elle ait souligné l'absence de différences morphologiques entre *H. hippidiodus* et *H. plocodus* et le chevauchement de leurs dimensions, Forsten (1968 : 76) s'est abstenue en revanche de les mettre en synonymie, estimant que la relation entre ces deux espèces n'est pas claire ; en relation peut-être avec les différences de proportions des métapodes principaux qu'elle a relevées entre ces deux espèces. Forsten (1985b) a réparti en suite les crânes initialement rapportés à *H. plocodus* (Forsten, 1968 : 66-72) entre cette dernière espèce et *H. fossatum*. Les spécimens dont la

FPO est peu développée et où la largeur de la BPO est grande sont rapportés à *H. plocodus* alors que *H. fossatum* est réservé aux spécimens où la BPO est courte et la FPO généralement bien développée voire même double. Qiu *et al.* (1987) ont confirmé à leur tour la validité de cette espèce et lui ont rapporté un nouveau matériel qui contribue, d'après ces auteurs, à une meilleure définition de cette espèce. La FPO est alors réinterprétée comme n'étant pas totalement absente. D'après Bernor *et al.* (1990), 11 fragments crâniens sont à rapporter à cette espèce que ces auteurs considèrent comme le « segment terminal » de la série « *H. » weihoense-platyodus-coelophyes-hippidiodus*. Bernor *et al.* (1990 : 29) ont souligné aussi la grande variation (plus grande que celle normalement acceptée pour une espèce d'*Hipparion* [s. l.]) de la morphologie des crânes et des dents rapportés à cette espèce comme il est d'ailleurs le cas aussi pour *H. coelophyes*. La grande variation soulignée par Bernor *et al.* (1990) pourrait être expliquée par le regroupement sous cette détermination de spécimens appartenant en fait à plus d'une forme.

Cette espèce, initialement caractérisée par la quasi-absence de la FPO par Sefve (1927) et Forsten (1968 et 1985b), est décrite par la suite comme pouvant présenter aussi un faible développement de cette structure (Qiu *et al.*, 1987 ; Bernor *et al.* 1990). Le lectotype de cette espèce est un fragment crânien (n.° M 3819 ; Sefve, 1927 : fig. 7 ; Forsten, 1968 : Pl.3 et Bernor *et al.*, 1990 : fig. 9A) conservé au Musée de Paléontologie de l'Université d'Uppsala (Suède). La FPO y est absente. Les proportions du museau et la profondeur de l'ENI sont inconnues. Sur les fragments crâniens provenant de la Localité 43 et rapportés par Sefve à cette espèce, la FPO est rudimentaire et se résume à une faible cavité sans contours nets (Sefve, 1927 : Pl.1, fig. 4), semblable à celle observée sur les crânes d'*H. urmiense*, d'*H. platygenys* et d'*H. molayanense*. Sur d'autres fragments figurés par Bernor *et al.* (1990, fig.10), elle ne semble pas exister non plus. En dépit du faible développement de la FPO, la BPO a été estimée à 30 mm environ et le lacrymal a été décrit comme ne dépassant pas la moitié de la largeur de la BPO d'après Qiu *et al.* (1987 : 216, fig. 51). L'échancrure naso-incisive (ENI) n'est conservée que sur un seul spécimen (Sefve, 1927 : Pl. IV, fig. 12) provenant d'une autre localité que la localité-type. Son extrémité proximale se situe à la hauteur du mésostyle de la P² ; elle est alors un peu plus profonde que celle d'*H. platyodus*, *H. prostylum* et *H. molayanense* et semblable à celle d'*H. urmiense* (Watabe et Nakaya 1991b : Pl. 1, fig. 2). La série dentaire (supérieure) du lectotype est composée de dents à protocône petit et plus ou moins

arrondi et à faible plissement de l'émail dentaire (Qiu *et al.*, 1987 : fig. 52-1) comme c'est le cas chez la plupart des espèces de ce groupe.

Hipparion urmiense / *Hipparion campbelli* : *H. urmiense* a été défini par Gabunya (1959) sur la base d'un matériel exhumé dans un gisement proche du village de Kyurtevyul à 50 Km du lac Urmia (Layazeh) en Iran. L'âge de ce gisement serait Pliocène inférieur (Gabunya, 1959). L'holotype de cette espèce est un fragment crânien (n.° MG 148/191) préservé au Musée de Gruznie à Tbilissi. D'après la description de Gabunya (1959), il s'agit d'un *Hipparion* de taille moyenne, dont la FPO est rudimentaire ou même absente et dont la BPO est assez large. Les dents ont de grandes dimensions et une hypsodontie moyenne. Les jugales supérieures ont un émail moyennement plissé et un protocône plus ou moins arrondi. Les jugales inférieures ont une double boucle hipparionienne mais sur certains exemplaires Gabunya (1959) a noté une tendance à la forme caballoïde ; ce qui n'a pas été confirmé en revanche ni par Bernor (1985) ni par Watabe et Nakaya (1991). Les métapodes seraient graciles. Bernor (1985 : 206 et suivantes) a défini à Maragha supérieur *H. campbelli* dont l'holotype est un crâne plus ou moins complet (MM TT 13/1342) conservé au Département des Sciences de la Terre de l'Université de Riverside en Californie. A l'exception peut-être du degré de développement de la FPO, la description de la morphologie crânienne d'*H. campbelli* par Bernor (1985) correspond tout à fait à celle donnée par Gabunya (1959) pour celle d'*H. urmiense* (cf. Watabe et Nakaya, 1991). Les amplitudes des longueurs des séries dentaires supérieures sont semblables : 147 à 155 mm pour *H. urmiense* d'après Gabunya (1959) et 146.5 mm et 148.2 mm pour les deux séries de l'holotype d'*H. campbelli* d'après Bernor (1985). La synonymie de ces deux espèces, longtemps suggérée par différents auteurs, a été établie de manière formelle par Watabe et Nakaya (1991) et Watabe (1992).

Hipparion platygenys a été définie par Gromova (1952) en même temps que « *H. » moldavicum* dans le gisement de Taraklia en Moldavie. Le crâne-type (n.° PIN 1256-2883) d'*H. platygenys* se réduit en fait à une portion maxillaire. La longueur de la série dentaire est de 150 mm. Comme son nom l'indique, *H. platygenys* est dépourvu de FPO bien que Watabe (1992 : 51) a relevé l'indice d'une faible fosse pré-orbitaire sur un autre spécimen (n.° PIN 2932) attribué aussi à cette espèce. La profondeur de l'ENI et les proportions du museau sont inconnues. Les métapodes sont longs et sveltes. Watabe et Nakaya (1991 : 100) et Watabe (1992 : 51) ont rapproché cette espèce d'*H. urmiense* de Maragha et d'*H. hippidiodus* de Chine.

Hipparion molayanense est la seule espèce identifiée dans le gisement de Molayan en Afghanistan (Zouhri, 1992 et 1996) dont l'âge serait Turolien moyen (MN 12) d'après Heintz et Brunet (1982) et Sen (1998). Cet *Hipparion* a une taille moyenne à grande ($P^2-M^3 = 143$ à 152 mm). Il se caractérise en particulier par un effacement presque total de la FPO qui ne présente plus de contours précis et communique largement à son bord antérieur avec la surface naso-maxillaire (fig. 2D). La morphologie crânienne de cette espèce se caractérise aussi par une ENI courte ; son bord postérieur se situe à la hauteur du bord antérieur de la P^2 comme on peut le constater sur les spécimens Mol 40 et Mol 1758. Le museau est court mais un peu moins robuste que celui d'*H. prostylum* (*H. schlosseri* / *diétrichi*). Les séries dentaires sont assez grandes (143 à 152 mm). Les dents jugales supérieures présentent un plissement modéré de l'émail dentaire et un protocône plus ou moins ovale. Les couronnes sont hypsodontes ; l'indice d'hypsodontie est de 263 à 272 pour des M^1 M^2 non usées. Les dents jugales inférieures ont une double boucle hipparionienne, un sillon vestibulaire plus profond et plus large sur les molaires que sur les prémolaires. L'ectostylide est absent sur toutes les dents jugales inférieures définitives, présent sur toutes les lactéales. Un protostylide sous forme de pli ou de colonnette isolée a été observée sur la plupart des dents (sauf sur les P^2). Les métapodes ont des dimensions et des proportions qui indiquent un *Hipparion* élancé et de grande taille. Ils ont un fort développement de la quille sagittale et présentent tous une facette articulaire pour le petit cunéiforme.

Plus récemment, Sen *et al.* (1997) ont décrit à Taghar, un autre gisement afghan dont l'âge a été estimé cette fois-ci au Turolien inférieur (MN 11), un *Hipparion* semblable à celui de Molayan, *H. cf. molayanense*. Le crâne de cet *Hipparion* est inconnu.

Cremohipparion Qiu, Huang et Guo, 1987.

Synonyme :

Hipparion de Christol, 1832 (en partie).

Hemihipparion Wehrli, 1941 (en partie).

Hipparion (*Cremohipparion*) Qiu, Huang et Guo, 1987.

Holotype : fragment crânien n.° THP 20764.

Localité type : Xuanhecun, Localité 6 (Chine).

Diagnose amendée : Taille petite à grande. FPO de forme plus ou moins losangique, généralement très développée et toujours localisée très près de l'orbite oculaire (BPO très étroite) ; le bord antérieur de l'os lacrymal envahi largement le bord postérieur de la FPO et ce indépendamment de la taille ou du développement ontogénique des individus. Présence d'une fosse nasale et parfois de fosse malaire. ENI plus ou moins profonde ; son bord

Fig. 5.—Morphologie crânienne de *Cremohipparion* (vue latérale). A) *Cremohipparion licenti* d'après Qiu *et al.* (1987, fig. 26), échelle x 0.35 ; B) Reconstitution du crâne de *Cremohipparion proboscideum* de Samos (Grèce) ; C) *Cremohipparion mediterraneum* d'après Koufos (1987b, Pl.1), modifié ; D) *Cremohipparion matthewi* d'après Bernor et Tobien (1989, fig. 1), modifié.

postérieur se situe à la hauteur du bord postérieur de la P^2 à la M^2 . Fosse buccinatoire généralement développée. Dents jugales supérieures moyennement hypsodontes à couronnes plus ou moins droites. Email dentaire moyennement plissé. Protocône petit et plus ou moins arrondi. Dents jugales inférieures à double boucle typiquement hipparionienne. Ectoflexide profond sur les molaires, court sur les prémolaires. Le protostylide est généralement peu développé. L'ectostylide est absent sur les dents jugales définitives. Les métapodes principaux sont généralement courts et sveltes. Développement moyen de la quille sagittale. Présence de facette articulaire pour le petit cunéiforme sur les Mt III chez une partie de la population, absente chez l'autre (caractère polymorphe).

Forsten (1968 : 40 et suivantes) a été la première à regrouper sous la dénomination spécifique d'« *Hipparion*^a *mediterraneum* Roth et Wagner, 1855 des espèces telles que « *H.* » *moldavicum*, *H. prostylum* / *H. schlosseri* / *H. diétrichi* et « *H.* » *longipes*. Cependant, la synonymie d'« *H.* » *mediterraneum* avec ces espèces (à l'exception d'« *H.*^a *moldavicum*) s'est révélée par la suite injustifiée. D'autre part, Forsten (1968 : 33 et suivantes) a mis en synonymie « *H.* » *sitifense* avec « *H.* » *concu-dense* et « *H.* » *gromovae* ce qui est également injustifié (voir plus loin). Par la suite, Forsten (1980) a regroupé les *Hipparion* [s. l.] des localités du sud-ouest de l'ancien URSS (Moldavie, Ukraine, etc.) habituellement rapportés à « *H.*^a *moldavicum* dans « *Hipparion mediterraneum*-group ». Alberdi et Morales (1981) et Alberdi (1989 : 246-247) ont

regroupé dans le morphotype 2 (*Hipparion concudense-mediterraneum*) des *Hipparion* [s. l.] exclusivement d'âge Turolien. Cependant, ce morphotype, défini comme étant constitué d'espèces de taille moyenne à petite, à fosse préorbitaire bien développée et dont les membres présentent au cours de l'évolution une diminution de la taille, une simplification de l'email dentaire et une augmentation de l'hypsodontie (Alberdi, 1989 : 247), est en fait un groupe hétérogène (Zouhri, 1992 : 127) dans lequel sont regroupés des *Hipparion* [s. l.] appartenant à plusieurs lignées : *Cremohipparion* (« *H.* » *mediterraneum*, « *H.* » *moldavicum*, « *H.* » *gromovae* « *H.* » *matthewi*, etc.), *Hipparion* s. s. (« *H.* » *prostylum*, « *H.* » *dietrichi*, « *H.* » *antelopinum*, etc.) et même des formes du genre *Hippotherium* (« *H.* » *nagriensis*, « *H.* » *brachypus*). Lors de leur révision des *Hipparion* [s. l.] de Chine, Qiu *et al.* (1987) ont défini le sous-genre *Cremohipparion* d'après un certain nombre de caractères dont l'aspect original des os nasaux qui seraient enroulés vers l'intérieur, une ENI profonde, la présence de trois fosses : FPO, fosse nasale et fosse buccinatoire développées, etc. Bernor et Tobien (1989) ont élevé ensuite ce taxon au rang générique essentiellement d'après les caractères morphologiques de la FPO et sa localisation par rapport à l'orbite. Forsten et Krakhamalaya (1997) ont souligné que les dents des espèces rapportées à ce taxon ne présentent pas de caractères justifiant la création d'un nouveau genre et attiré l'attention sur l'absence de tels os nasaux décrits pas Qiu *et al.* (1987). Dans leur groupe supra-sécifique 2, Woodburne et Bernor (1980) ont regroupé des espèces telles que « *H.* » *mediterraneum*, « *H.* » *moldavicum*, etc. en provenance de localités exclusivement d'âge Turolien (Samos, Pikermi, Maragha, etc.) essentiellement d'après les caractéristiques morphologiques de la FPO (une FPO développée et située très près de l'orbite). La plupart de ces espèces (du groupe 2) seront rattachées par la suite au genre *Cremohipparion* par Bernor *et al.* (1990 et 1996), Bernor et Armour-Chelu (1999a et b). Les *Hipparion* [s. l.] rapportés à ce groupe (fig. 5) ont en fait comme caractéristiques principales une FPO de forme plus ou moins losangique, généralement très développée et toujours localisée très près de l'orbite oculaire (BPO très étroite). Bernor et Tobien (1989) ont souligné par la suite que chez toutes les espèces de ce groupe le bord antérieur du lacrymal envahi largement le bord postérieur de la FPO. Watabe (1992 : 117) a confirmé que la largeur de la BPO n'excède pas au maximum celle de l'os lacrymal, et ce indépendamment de la taille ou du développement ontogénique, chez des espèces telles que « *H.* » *mediterraneum*, « *H.* » *moldavicum*, « *H.* » *proboscideum* « *H.* » *matthe-*

wi, etc. qui sont toutes des espèces habituellement rapportées au genre *Cremohipparion*. Ces mêmes *Hipparion* [s. l.] ont été regroupés par Watabe (1992 : 81-82 et fig. 102) dans « *Hipparion mediterraneum-group* » d'après les mêmes caractères morphologiques de la FPO énumérés par Qiu *et al.* (1987) et Bernor et Tobien (1989) mais aussi d'après des caractères morphologiques des dents et des métapodes principaux.

Parmi les nombreuses espèces attribuées à ce groupe et décrites sous différentes appellations, certaines présentent en fait une même morphologie alors qu'autres se distinguent entre elles par des caractères tels que la taille, la profondeur de l'ENI, le nombre de fosses, etc.

Cremohipparion mediterraneum Roth et Wagner, 1855.

Synonyme :

Hipparion moldavicum Gromova, 1952.

Hipparion elegans Gromova, 1952.

Hipparion mediterraneum concudense Pirlot, 1956.

Hipparion concudense concudense (Sondaar; 1961).

Hipparion concudense aguirreii.

Type : aucun holotype n'ayant été désigné à l'origine pour cette espèce, Forsten (1968 : 41) avait choisi le crâne figuré par Wagner (1848 : fig. 1) comme lectotype. Cependant, estimant que ce spécimen est introuvable, Bernor (1985 : 218) a désigné le crâne n.° MNHN Pik 259 (Koufos, 1987 : Pl. 1) comme néotype de cette espèce.

Localité type : Pikermi (Grèce).

Age : Miocène supérieur (Turolien).

Diagnose amendée : Taille moyenne ($P^2-M^3 = 140-150$ mm). FPO développée, de forme plus ou moins losangique, située près de l'orbite ; barre très étroite. Os lacrymal envahi largement la FPO. ENI courte ; son bord postérieur se situe à la hauteur de la P^2 . Fosse nasale présente chez certains individus absente chez d'autres. Museau relativement court et relativement étroit. Os des membres de taille moyenne et relativement sveltes.

Roth et Wagner (1855) ont été les premiers à attribuer les *Hipparion* [s. l.] de Pikermi à *Hippotherium gracile* var. *mediterraneum*. Hensel (1860 et 1862) les a attribués aussi dans un premier temps à une seule espèce (*Hipparion mediterraneum*) avant de distinguer à Pikermi « *H.* » *mediterraneum* et « *H.* » *brachypus*. Le crâne et sa mandibule, figurés par Wagner (1850, fig. 1) et choisis par Forsten (1968 : 41) comme lectotype d'« *H.* » *mediterraneum* étant introuvables (probablement détruits lors de la seconde guerre mondiale), Bernor (1985 :

218) a suggéré de désigner un neotype : le crâne complet et bien conservé n.° MNHN, Pik. 259 (Koufos, 1987b : Pl. 1) (fig. 5A). Outre la localité-type (Pikermi), généralement placée à la limite des MN11 / MN12, cette espèce a été décrite dans d'autres localités telle que Dytiko (Macédoine, Grèce) dont l'âge serait MN 13 (Koufos, 1988b).

« *H.* » *moldavicum* a été défini par Gromova (1952 : 154) dans le gisement de Taraklia en Moldavie dont l'âge serait MN 11 ou MN 12 selon les auteurs. La morphologie crânienne de cet *Hipparion* [s. l.] est bien connue grâce à 8 spécimens plus ou moins bien complets. Gromova (1952) et Gabunya (1959) ont été les premiers à discuter et souligner la ressemblance, voire même l'identité spécifique entre « *H.* » *moldavicum* et « *H.* » *mediterraneum*. Par la suite, Forsten (1968 : 53) a mis ces deux espèces en synonymie avant de les distinguer à nouveau (Forsten, 1980) d'après une faible différence de la taille et par un certain nombre de caractères dont la signification serait plutôt d'ordre écologique que phylétique tel est le cas de la différence du degré de plissement de l'émail dentaire, la différence des proportions des os des membres, etc. Plus récemment, bien qu'ayant souligné la ressemblance parfaite de la morphologie crânienne entre « *H.* » *moldavicum* de Taraklia, Novo-Elisavetovka, Chobruchi, et autres sites d'Ukraine et de Moldavie et « *H.* » *mediterraneum* de Pikermi, Forsten (1980 : 29-30) a préféré garder leurs noms respectifs à ces deux espèces qu'elle rapporte néanmoins à « *Hipparion mediterraneum*-group ». Les caractères généralement évoqués pour distinguer « *H.* » *moldavicum* et « *H.* » *mediterraneum* (Forsten, 1980; Bernor *et al.*, 1996 : 323) ne rompent pas avec le schème de l'espèce-type (*Cremohipparion mediterraneum*) et ne constituent en aucun cas des apomorphies propres à l'une ou l'autre de ces deux espèces.

Pirlot (1956) a défini la sous-espèce « *H.* » *mediterraneum concudense* dans le gisement espagnol de Concud dont l'âge serait Turolien moyen (MN 12 d'après Mein, 1990) et l'a distingué de l'espèce-type (*H. mediterraneum mediterraneum*) par sa plus petite taille et le plus fort plissement de l'émail des dents jugales supérieures (Pirlot, 1956 : 103). Ce dernier caractère a plutôt une signification écologique que phylogénétique et a été d'ailleurs réfuté par Sondaar (1961 : 233). Les dimensions des séries dentaires de l'*Hipparion* espagnol (Sondaar, 1961; Alberdi, 1974a) sont à peu près les mêmes que celles de l'*Hipparion* de Pikermi. « *H.* » *mediterraneum concudense* a été élevé par Sondaar (1961) au rang spécifique : « *H.* » *concudense* et subdivisé par Sondaar (1961) et Alberdi (1974a) en deux sous-espèces : « *H.* » *concudense concudense* Pirlot et « *H.* » *concudense concudense* Sondaar.

Fig. 6.—Diagramme de rapports ou diagramme de Simpson (1941) de diverses dimensions crâniennes de *Cremohipparion moldavicum* et d'« *Hipparion* » *elegans* comparées à celles de *Cremohipparion mediterraneum* de Pikermi en Grèce. Même système de mesures que pour la figure 3.

Forsten (1968) avait mis dans un premier temps « *H.* » *concudense* en synonymie avec *H. sitifense* ce qui s'est avéré par la suite injustifié. Par la suite, en analysant en détail les *Hipparion* [s. l.] de Concud et autres localités de la même région (Masía del Barbo, Cerro de la Garita, Barranco, Los Mansuetos, Valdecebro en Espagne), Forsten (1979) a attribué les *Hipparion* [s. l.] de tous ces gisements à *H. concudense* et sans distinction sub-spécifique (Forsten, 1979 : 289). Le crâne d'« *H.* » *concudense* n'est pas connu dans la localité-type. Sondaar (1961 : fig. 7a) a désigné une série dentaire supérieure gauche (P 401960 ; Sabadell) comme lectotype de cette espèce. Alberdi (1974b) a rapporté par la suite un crâne découvert à Las Hoyuelas (Teruel, Espagne) à « *H.* » *concudense*. D'après la description d'Alberdi (1974b : 72-73), ce crâne aurait une petite FPO située à 37 mm de l'orbite. Alors qu'Alberdi (1989) a placé « *H.* » *concudense* dans le morphotype 2, récemment, Bernor *et al.* (1996 : 320) ont placé « *H.* » *concudense* dans le genre *Hipparion* [s. s.] en s'appuyant justement sur la description du crâne de Las Hoyuelas (Teruel) par Alberdi (1974b). Cependant, vu le piètre état de conservation de ce spécimen (Alberdi, 1974b : fig. 5) et les descriptions contradictoires des caractères morphologiques de la FPO de ce spécimen par les différents auteurs, cette attribution est à prendre avec beaucoup de réserve. D'autre part, le morphotype des Mc III de l'*Hipparion* [s. l.] de Concud se rapproche plutôt beaucoup plus de celui de *Cremohipparion mediterraneum* (Eisenmann, 1995 : fig. 11.9) que de celui d'*Hipparion dietrichi* (Eisenmann, 1995 : fig. 11.1).

Cremohipparion elegans est une espèce qui a été définie par Gromova (1952) dans la localité de Pavlodar (en Sibérie). L'âge de ce gisement est obscu-

re ; Heintz *et al.* (1975) ont suggéré dans un premier temps un âge Ruscinien alors que Vangenheim *et al.* (1985, tabl. H. t.) l'ont placé dans la MN12 (Turolien moyen). Le crâne de *Cremohipparion elegans* est connu de façon partielle (Gromova, 1952 : Pl. 6). Les quelques mesures disponibles rapprochent les crânes de *Cremohipparion elegans* et de *Cremohipparion moldavicum* de Taraklia (fig. 6).

Cremohipparion matthewi Abel, 1926.

Synonyme :

Hemihipparion matthewi Wehrli, 1941.

Hipparion macedonicum Koufos, 1984.

Cremohipparion nikosi Bernor et Tobien, 1989.

Holotype : crâne complet et sa mandibule OK/557 collections du Service Géologique, Budapest (Hongrie).

Localité type : inconnue (Samos, Grèce).

Age : Miocène supérieur (Turolien).

Diagnose amendée : Taille petite ($P^2-M^3 = 112$ mm pour le crâne OK/557 ; l'holotype). FPO développée, de forme plus ou moins losangique. Barre très étroite ; l'os lacrymal envahi largement la FPO. ENI courte ; son bord postérieur se situe en arrière par rapport à la hauteur du bord postérieur de la P^2 . Absence de fosse nasale. Museau relativement court et étroit. Métapodes assez longs et sveltes.

« *H.* » *matthewi* est un *Hipparion* [s. l.] connu surtout par sa petite taille. Le crâne-type de cette espèce, dont la localité-type est inconnue, a été figuré par Kormos (1911) et décrit par Abel (1926) (fig. 5B). La morphologie crânienne de *Cremohipparion matthewi* est bien connue puisque cette espèce apparaît dans de nombreuses localités de l'Est méditerranéen. La FPO a été décrite (Gromova, 1952; Forsten, 1968; Sondaar, 1971 et Bernor et Tobien, 1989) comme étant plus ou moins losangique, bien développée et située très proche de l'orbite. La forme de la FPO et sa position par rapport à l'orbite ne semblent pas être très différentes chez *Cremohipparion mediterraneum* et *Cremohipparion matthewi*. Chez l'*Hipparion* [s. l.] de Pikermi en revanche, on peut noter la présence d'une deuxième fosse (la fosse sub-nasale) bien développée sur deux crânes conservés au Laboratoire de Paléontologie du MNHN (voir aussi Koufos, 1987a et b), ce qui ne semble pas être le cas sur l'holotype de *Cremohipparion matthewi* (Kormos, 1911 ; Bernor et Tobien, 1989 : fig. 1) ni d'ailleurs sur le crâne (PMX-20) découvert à Prochoma-1 (PMX) (Koufos, 1987d : fig. 8). Longtemps identifié surtout par sa petite taille, *Cremohipparion matthewi* est aujourd'hui bien connu aussi bien par le morphotype de ses métapodes (Eisenmann, 1995; Zouhri et Ben Moussa, 2000) que par sa morphologie crânienne.

Fig. 7.—Diagramme de rapports ou diagramme de Simpson (1941) de diverses dimensions du crâne-type de *Cremohipparion matthewi* et des crânes de la même espèce en provenance de Prochoma et Dytiko en Grèce (Koufos, 1984, 1986, 1987d et 1988b) comparées à celles de *Cremohipparion mediterraneum* de Pikermi en Grèce. Même système de mesures que pour la figure 3.

« *Hipparion* » *macedonicum* a été défini par Koufos (1984) dans le gisement vallésien supérieur de « Ravin de la Pluie » et décrit par la suite par le même auteur (Koufos, 1986, 1987c et d) dans d'autres gisements (vallésien et turoliens) de la basse vallée de l'Axios en Grèce. Cette espèce a une morphologie crânienne (fig. 7) et un morphotype de ses métapodes (Zouhri et Ben Moussa, 2000 : fig. 8) semblables à ceux de *Cremohipparion matthewi* [voir aussi Forsten (1983 : fig. 4), Bernor et Tobien (1989 : 215), Watabe (1992 : 115-116), Eisenmann (1995) et Zouhri et Ben Moussa (2000)] en dépit de la position stratigraphique différente.

Cremohipparion nikosi est une espèce qui a été définie par Bernor et Tobien (1989) sur la base d'un fragment crânien en provenance de Samos en Grèce (5BSP 1899 VII 31B ; localité précise inconnue, Bernor et Tobien, 1989 : fig. 2). Telle qu'elle a été définie par Bernor et Tobien (1989 : 215 et suivantes), cette espèce ressemble en tout point à *Cremohipparion matthewi* et n'en diffère que par son ENI jugée légèrement plus profonde ; son bord postérieur se situerait à la hauteur du mésostyle de la P^4 d'après Bernor et Tobien (1989 : 216).

Cremohipparion gromovae Villalta et Crusafont, 1957.

Lectotype :

— Série dentaire inférieure P^2-M^3 composée comme lectotype de *Cremohipparion gromovae* (cf Alberdi, 1974a : 81).

Localité type : Vadecebro II (=La Fontana) en Espagne.

Age : Miocène supérieur (Turolien) ; MN 13 d'après Alberdi (1974a) et Alberdi et Alcala (1989-1990).

Diagnoses : cf Villalta et Crusafont (1957 : 69) et Sondaar (1961 : 244).

Cremohipparion periafricanum Villalta et Crusafont, 1957.

Lectotype :

— Maxillaire droit avec P²-M³ comme lectotype de *Cremohipparion periafricanum* (Alberdi, 1974a : Pl. 3, fig. 3).

Localité type : Vadecebro II (=La Fontana) en Espagne.

Age : Miocène supérieur (Turolien) ; MN 13 d'après Alberdi (1974a) et Alberdi et Alcala (1989-1990).

Diagnoses : cf Villalta et Crusafont (1957 : 69) et Sondaar (1961 : 244).

Cremohipparion gromovae et *Cremohipparion periafricanum* sont deux *Hipparion* [s. l.] de petite taille qui ont été identifiés en même temps qu'une troisième forme beaucoup plus grande (*Hippotherium primigenium*) par Villalta et Crusafont (1957) dans la localité espagnole de Vadecebro II (=La Fontana). Ce gisement, dont l'âge avait été estimé au Turolien par Villalta et Crusafont (1957), a été placé ensuite dans le sommet de la MN 13 par Alberdi (1974a) et Alberdi et Alcala (1989-1990). La morphologie crânienne des deux petits *Hipparion* [s. l.] de Vadecebro II est inconnue ; Villalta et Crusafont (1957), Sondaar (1961) ont distingué en fait ces deux espèces essentiellement d'après une nette différence de la taille entre ces deux espèces. Aucun type n'ayant été désigné pour ces deux nouvelles espèces par Villalta et Crusafont (1957), Alberdi (1974a : Pl. 3, fig. 3) a choisi un maxillaire droit avec P²-M³ comme lectotype de *Cremohipparion periafricanum* et une série dentaire inférieure composée de dents appartenant à différents individus comme lectotype de *Cremohipparion gromovae*. *Cremohipparion periafricanum* est connue surtout par sa très petite taille (espèce naine) ; des séries supérieures de cette espèce reconstituées à partir de dents isolées mesurent entre 98,5 à 101,5 mm d'après Sondaar (1961 : 237). D'autres caractères morphologiques des dents ont été énumérés par cet auteur pour distinguer cette espèce de *Cremohipparion gromovae* tels qu'un très faible plissement de l'émail dentaire, un hypocône peu développé, l'absence de pli caballin etc., autant de différences qui sont peut-être en rapport avec la très petite taille de cette espèce. *Cremohipparion gro-*

movae est représenté à Vadecebro II par un riche matériel constitué de dents isolées et quelques éléments post-crâniens. Des séries dentaires supérieures P²-M³ de cette espèce, reconstituées à partir de dents isolées, ont une longueur moyenne de 125,5 mm d'après Sondaar (1967 : 204). Si l'on prend en compte les dimensions des séries dentaires, *Cremohipparion gromovae*, *Cremohipparion matthewi* et *Cremohipparion macedonicum* présentent à peu près la même taille. Les proportions des métapodes ne sont pas trop différentes non plus.

Cremohipparion proboscideum Studer, 1911.

Holotype : crâne complet NHMB n.° 46.

Localité type : Nord de Mitilini (Grèce).

Age : Miocène supérieur (Turolien).

Diagnose amendée : grande taille (P²-M³ = 150-170 mm). FPO très développée et de forme losangique ; située très près de l'orbite (BPO = 23-24 mm). Fosse sub-nasale développée. Museau long et étroit. ENI profonde ; son extrémité postérieure se situe à la hauteur de P^{3/4}. Métapodes de grande taille et à proportions robustes.

Cremohipparion proboscideum Studer (1911), a été défini sur la base d'un matériel crânien en provenance des gisements de Samos (Qx, Q1 à Q5) en Grèce. L'holotype de cette espèce est un crâne plus ou moins complet (Sondaar, 1971 : Pl. III, fig. a et b). D'après la diagnose de Sondaar (1971 : 430-431), cette espèce est définie par sa grande taille et les proportions robustes de ses métapodes, la présence de deux fosses bien développées (FPO et fosse sub-nasale) ; la fosse pré-orbitaire étant située très près de l'orbite [23-24 mm d'après Woodburne et Bernor (1980 : 1341)], un long museau et, bien sûr, par la profondeur de l'ENI à l'origine de son nom (l'extrémité postérieure de l'ENI se situe à la hauteur de P^{3/4}) (fig. 5C).

Toutefois, l'examen des crânes associés à cette espèce montre qu'il s'agit d'un matériel hétérogène :

— Certains spécimens de grande taille [AMNH 22838 (Q4) et Genève 825-1-1 (localité inconnue)] n'ont qu'une seule fosse, située très loin de l'orbite (BPO = respectivement 40 et 47 mm) et dont la morphologie de manière générale rappelle celle d'« *H.* » *brachypus*, alors que d'autres [spécimen de Münster et AMNH 20772] ont deux fosses et une BPO plus étroite (17 et 30 mm) (fig. 8).

Le problème du degré de variation qu'on peut admettre chez *Cremohipparion proboscideum* se complique d'avantage par l'existence d'une forme à ENI profonde mais de petite taille et à une seule FPO et une BPO très étroite (= 20 mm), décrite sous le nom de *Cremohipparion nikosi* par Bernor et Tobien (1989). Un autre petit crâne, le spécimen

Fig. 8.—Diagramme de rapports ou diagramme de Simpson (1941) de diverses dimensions du crâne-type de *Cremohipparion proboscideum* et des crânes de la même espèce en provenance de Samos (Münster, 20771, 20772 et 20594) et de « Ravin de la Pluie » (RZO 60), la vallée de l'Axios en Macédoine (Koufos, 1987c) comparées à celles de *Cremohipparion mediterraneum* de Pikermi en Grèce. Même système de mesures que pour la figure 3.

Fig. 9.—Diagramme de rapports ou diagramme de Simpson (1941) de diverses dimensions crâniennes de *Cremohipparion proboscideum* et de *Cremohipparion nikosi* comparées à celles de *Cremohipparion mediterraneum* de Pikermi en Grèce. Même système de mesures que pour la figure 3.

AMNH 22908 présente aussi un certain allongement de l'ENI et une BPO étroite (= 30 mm). L'holotype de *Cremohipparion nikosi* (dont la localité précise est inconnue) et le crâne AMNH 22908 (localité Samos Q5) sont nettement plus petits que les spécimens AMNH 22838 (localité Samos Q4) et Genève 825-1-1 (Localité inconnue). Comme la localité Q5 est communément considérée comme plus récente que les autres localités (Q1-Q4) de Samos (Gentry, 1971; Sondaar, 1971; Van Couvering et Miller, 1971), il est probable qu'une diminution de taille est intervenue durant le temps qui a séparé Samos Q5 de Q4. Le crâne type de *Cremohipparion nikosi*, avec une taille encore plus petite et son ENI encore plus profonde pourrait être encore plus récent, s'il se rattache bien à la même lignée (fig. 9).

En dehors de Samos (Q1 et Q5) et du « Ravin d'Andrianos » (Koufos et Melentis, 1984), *Cremohipparion proboscideum* a été identifié dans d'autres gisements : « Ravin des Zouaves » (Koufos, 1987c), Vozarzi et probablement aussi à Beluska, Prevalec, Umen Dol, et Karaslari en Macédoine par Forsten et Garevski (1989), en Roumanie (Forsten 1980), à Cherevichnoe en Ukraine (Forsten et Krakhmalnaya, 1997) et peut-être aussi en Turquie (Forsten et Garevski, 1989 : 169). Contrairement à ce qu'avait avancé Forsten (1983), aucun des crânes d'*Hipparion* [s. l.] de Salonique n'appartient à cette espèce (Zouhri et Ben Moussa, 2000). Cependant, cette espèce pourrait être représentée à Salonique

par des éléments post-crâniens et dentaires (Zouhri et Ben Moussa, 2000 : 288). D'après Bernor *et al.* (1989) et Watabe (1992) *Cremohipparion proboscideum* dériverait directement de *Cremohipparion mediterraneum* de Pikermi ; ce qui suppose bien évidemment que ce gisement serait plus ancien que toutes les localités où cette espèce a été identifiée ; ce qui reste à vérifier d'autant plus que l'âge de la plupart de ces gisements y compris celui de Pikermi lui-même reste imprécis.

Cremohipparion licenti Qiu, Huang et Guo, 1987.

Holotype : Fragment crânien n.° THP 20764.

Localité type : Xuanhecun, Localité 61 (Chine).

Age : Miocène supérieur (Turolien).

Diagnose : cf Qiu, Huang et Guo (1987 : 208-209).

Cremohipparion licenti est une espèce rare et endémique de Chine qui a été définie par Qiu *et al.* (1987). Elle serait d'âge Pliocène inférieur (Bernor *et al.* 1996 : 324). L'holotype de cette espèce est un fragment crânien THP 20764 (Qiu *et al.*, 1987 : fig. 26 et Pl. XI, fig. 1 à 3) qui proviendrait de la localité 61, Xuanhecun en Chine (fig. 5D). D'après la diagnose et les figurations de Qiu *et al.* (1987), il s'agirait d'un petit *Hipparion* ($P^2-M^3 = 120-135$ mm) qui se distingue par la morphologie de sa FPO : petite, très profonde et localisée très près de l'orbite (BPO = 20mm) (fig. 10), par l'os lacrymal qui envahit largement la FPO, par la présence d'une fosse

malaire et par l'ENI est très profonde ; son extrémité postérieure se situe à la hauteur de M¹ (fig. 5D).

Cremohipparion forstenae Zhegallo, 1971.

Synonyme :

Hipparion fossatum Sefve, 1927.

Hipparion plocodus Sefve, 1927.

Hipparion richthofeni Sefve, 1927.

Hipparion richthofeni Sefve (Gromova, 1952).

Hipparion plocodus (Forsten, 1968) (en partie).

Hipparion forstenae Zhegallo, 1971.

Hipparion richthofeni Sefve (Bernor et al., 1987).

Hipparion (*Cremohipparion*) *forstenae* (Qiu, Huang et Guo, 1987).

Hipparion (*Hipparion*) *fossatum* (Qiu, Huang et Guo, 1987).

Hipparion (*Cremohipparion*) *forstenae* (Qiu, Huang et Guo, 1987).

Lectotype : crâne PMU 3873 (Sefve, 1927 : Pl. II, fig.5-6) par Zhegallo (1971) ; voire aussi Qiu et al. (1987) et Bernor et al. (1990).

Localité type : Localité 30 de la région de Baode (Shanxi) en Chine.

Age : Miocène supérieur (Turolien).

Diagnose amendée : Taille moyenne. FPO bien développée de forme losangique et située proche de l'orbite (BPO = 25-37 mm) avec un os lacrymal qui mord sur la FPO. Fosse sub-nasale présente mais faiblement développée. L'ENI profonde ; son extrémité postérieure se situe à la hauteur de P³. Dents jugales supérieures à émail moyennement plissé et à protocône plus ou moins arrondi.

« *H.* » *forstenae* a été défini à l'origine par Zhegallo (1971) qui l'a mis par la suite lui-même (Zhegallo, 1978) en synonymie avec « *H.* » *plocodus* Sefve, 1927. Auparavant, Forsten (1968 : 66 et suivantes) avait regroupé sous la dénomination d'« *H.* » *plocodus* de nombreuses espèces chinoises décrites par Sefve (1927) dont « *H.* » *richthofeni*, « *H.* » *platyodus*, « *H.* » *coelophyes*, « *H.* » *fossatum*, etc. Par la suite, Forsten (1985b : 122) a subdivisé « *H.* » *plocodus* en deux groupes essentiellement en fonction du degré de développement de la FPO et de sa position par rapport à l'orbite. Ainsi, les petits crânes de la Localité 30 et ceux des Localités 52, 109 et 110 qui ont une BPO étroite et une FPO qui présente « une tendance à être double » sont alors rapportés à « *H.* » *fossatum* et distingués de ceux attribués à « *H.* » *plocodus* dont la FPO est moins développée et où la BPO est beaucoup plus large. Plus récemment, Qiu et al. (1987 : 218) ont ressuscité « *H.* » *forstenae* et « *H.* » *fossatum* et les ont répartis entre deux sous-genres différents : *Hipparion* (*Cremohipparion*) *forstenae*, *Hipparion* (*Hipparion*) *fossatum*. Contrairement à Forsten (1985b), Qiu et al. (1987) ont inclus

Fig. 10.—Diagramme de rapports ou diagramme de Simpson (1941) de diverses dimensions crâniennes de *Cremohipparion proboscideum*, de *Cremohipparion forstenae* et de *Cremohipparion licenti* comparées à celles de *Cremohipparion mediterraneum* de Pikermi en Grèce. Même système de mesures que pour la figure 3.

dans « *Hipparion* » *fossatum* des petits spécimens à FPO peu développée voire même « vestigiale », à BPO très large (plus de 40 mm) et dont l'os lacrymal n'excède pas la moitié de la BPO. Alors que *Cremohipparion forstenae* correspondrait à des *Hipparion* [s. l.] de taille moyenne, dont la FPO est bien développée et située assez proche de l'orbite (BPO = 30-37 mm) avec un os lacrymal dont le diamètre antéro-postérieur n'excède pas 15 mm (Qiu et al., 1987 : 224 et suivantes). Qiu et al. (1987 : 225-26) ont discuté la confusion concernant la nomenclature de *Cremohipparion forstenae* et ont conclu à la validité de cette espèce. Ils ont été suivis dans cette conclusion par Bernor et al. (1990, fig. 16) qui ont rapporté à cette espèce une douzaine de crânes et fragments crâniens en provenance de la Localité 30 de la région de Baode (Shanxi) en Chine et appartenant aux collections de Palaeontogiska Museet, Uppsala, Suède. Qiu et al. (1987) et Bernor et al. (1990) ont choisi alors le crâne PMU 3873 (Sefve, 1927 : Pl. II, fig. 5-6) comme lectotype de *Cremohipparion forstenae*. La FPO est décrite comme étant plus ou moins développée mais toujours située assez proche de l'orbite avec l'os lacrymal qui mord sur le bord postérieur de FPO. La fosse sub-nasale est présente mais elle serait faiblement développée. L'ENI est profonde ; son extrémité postérieure se situe à la hauteur de P³. D'après Bernor et al. (1989) et Bernor et Armour-Chelu (1999a : 196) certains de ces caractères morphologiques de la FPO chez *Cremohipparion forstenae* doivent être interprétés comme une réversion dans l'évolution du groupe des *Cremohipparion*.

« *H.* » *fossatum* a été défini à l'origine par Sefve (1927) auquel il a implicitement rapporté des fragments crâniens dont le spécimen le mieux conservé (M3690, Sefve, 1927 : Pl. IV, fig. 13) a une FPO peu profonde et qui communique avec la surface

naso-maxillaire, une BPO large et une ENI courte (fig. 10) ; son bord postérieur se situe à la hauteur du bord antérieur de la P². Alors que Forsten (1985b : 123) réserve cette appellation à la petite forme de la Localité 30 de la région de Baode (Shanxi), Qiu *et al.* (1987) y regroupent des spécimens de taille moyenne et à FPO beaucoup moins développée et à BPO plus large. Estimant que le lectotype d'« *H.* » *fossatum* (PMU M 3821 A + B ; Sefve, 1927 : Pl. IV, fig. 14 et 15) suggéré par Forsten (1985 : 123) est un spécimen énigmatique et ne pouvant être attribué avec certitude à aucun taxon, Bernor *et al.* (1990 : 25) ont considéré cette espèce comme *nomen dubium* et rapportèrent par la même occasion les spécimens qui lui ont été attribués par Qiu *et al.* (1987) à *Hipparion coelophyes*.

Plesiohipparion Qiu, Huang et Guo, 1987.

Synonyme :

Hipparion de Christol, 1832 (en partie).

Hipparion (*Plesiohipparion*) Qiu, Huang et Guo, 1987.

Espèce-type : *Plesiohipparion rocinantis* Hernandez-Pacheco, 1921.

Localité type : La Puebla de Almoradier (Ciudad Real en Espagne).

Age : Miocene supérieur (Turolien) – Pléistocène.

Diagnose amendée : Taille moyenne à grande. Effacement plus ou moins total de la FPO. Proportions basi-crâniennes de « type caballin » ; distance du bord arrière du palais jusqu'à l'échancrure vomérienne plus courte que la distance de l'échancrure vomérienne au *foramen magnum*. ENI courte ; son bord postérieur se situe à la hauteur de la P². Dents jugales inférieures à double boucle caballoïde et à couronnes plus ou moins droites. Dents jugales supérieures à protocône allongé mésio-distalement et à pli caballinide développé. Incisives crénelées. Métapodes longs et robustes. Les Mc III présentent occasionnellement une facette articulaire pour le trapézoïde et un sillon synovial. Les premières phalanges ont une longue empreinte ligamentaire (= *trigonum phalangis* très développé).

Qiu *et al.* (1987) ont créé le sous-genre *Plesiohipparion* pour regrouper des espèces morphologiquement voisines mais vicariantes : d'une part la forme espagnole « *H.* » *rocinantis* Hernandez-Pacheco, 1921 et d'autre part les deux espèces chinoises « *H.* » *houfenense* Teilhard de Chardin et Young, 1931 et « *H.* » *huangheense* Qiu *et al.*, 1987. L'idée des auteurs chinois a été reprise et développée ensuite par Bernor et Lipscomb (1991); Bernor *et al.* (1996); Bernor et Armour-Chelu (1997, 1999b) qui ont élevé *Plesiohipparion* au rang générique. Dans ce nouveau genre ces auteurs

ont regroupé d'autres espèces que celles citées précédemment : « *Pl.* » *moriturum* Kretzoi, 1954 de Kislang en Hongrie, « *Pl.* » aff. *huangheense* de Gülyazi en Turquie, et même « *H.* » *crassum* Gervais, 1859, « *H.* » *longipes* Gromova, 1952 et « *H.* » *fissurae* Crusafont et Sondaar, 1971. D'après Bernor *et al.* (1990 et 1996), Bernor et Lipscomb (1991 et 1995), Bernor et Armour-Chelu (1997, 1999a et b), *Plesiohipparion* serait l'un des clades qui constituent « *Sivalhippus* Complex » dans lequel sont regroupés des *Hipparion* [s. l.] miocènes et pliocènes d'Eurasie et d'Afrique.

Plesiohipparion sensu Qiu *et al.* (1987) est un groupe monophylétique, alors que ce taxon tel qu'il a été défini par Bernor et Lipscomb (1995), Bernor *et al.* (1996) et Bernor et Armour-Chelu (1999a), est en revanche un groupe paraphylétique dans lequel sont regroupées aussi bien des espèces à FPO développée que d'autres où elle est totalement effacée, des *Hipparion* [s. l.] à double boucle caballoïde en même temps que des formes à double boucle typiquement hipparionienne, des *Hipparion* [s. l.] dont les proportions basi-crâniennes sont de « type caballin » et d'autres chez lesquels ces proportions sont conventionnelles. Les différentes espèces rapportées à *Plesiohipparion* proviennent de localités disjointes et très éloignées géographiquement (Chine, Mongolie, Russie, Kazakhstan, Géorgie, Turquie, France et Espagne) mais possédant les mêmes caractères dérivés et provenant de niveaux stratigraphiques plus ou moins contemporains (Pliocène à Pleistocène) (Forsten, 1997b : 30 et tabl. 1). Ils se distinguent essentiellement de ceux rapportés aux taxons précédents (*Hippotherium*, *Cremohipparion*, et *Hipparion* s. s.), par des caractères dérivés du crâne (effacement plus ou moins total de la FPO, proportions basi-crâniennes souvent de « type caballin »), des dents (double boucle caballoïde, couronnes plus ou moins droites, incisives crénelées, protocône allongé mésio-distalement, pli caballinide développé) et par des innovations dans l'appareil locomoteur dont la signification morphofonctionnelle évoque l'adaptation à la monodactylie. La plupart de ces caractères morphologiques dérivés pourraient s'expliquer par une adaptation à un milieu ouvert et sec.

Plesiohipparion rocinantis Hernandez-Pacheco, 1921.

Synonyme :

Hipparion gracile Kaup (Hernandez-Pacheco, 1914).

Hipparion gracile rocinantis Hernandez-Pacheco, 1921.

Hipparion crusafonti Villalta, 1948.

Hipparion moriturum Kretzoi, 1954.

Hipparion rocinantis crusafonti Pirlot, 1956.

Hipparion rocinantis rocinantis Alberdi, 1974.

Hipparion rocinantis crusafonti (Alberdi, 1974).

Hipparion cf. *crusafonti* (Van der Meulen et Van Kolfshoten, 1986).

Lectotype : $P_{3/4}$ gauche (Alberdi, 1974a : Pl. 6, fig. 4).

Neotype : Crâne IPMC 2085 (l'holotype d' « *H.* » *crusafonti* »).

Localité-type : La Puebla de Almoradier (Ciudad Real en Espagne).

Age : Villafranchien inférieur (Alberdi et Morales, 1981).

Diagnose amendée : Absence de FPO. ENI courte. Museau long et large (les proportions basi-crâniennes sont inconnues). Les dents jugales inférieures ont une double boucle caballoïde. Mc III présentent occasionnellement une facette articulaire pour le trapézoïde, un sillon synovial. Premières phalanges ont un longue *trigonum phalangis* développé développé.

« *Hipparion* » *gracile rocinantis* a été décrit par Hernandez-Pacheco (1921) sur la base d'un matériel très réduit (quelques dents et un fragment d'une deuxième phalange principale) dans le gisement de La Puebla de Almoradier (Ciudad Real en Espagne) dont l'âge serait Villafranchien inférieur (Alberdi et Morales, 1981). Cette espèce a été définie essentiellement d'après sa grande taille et les caractères dérivés de ses dents jugales inférieures (double boucle caballoïde, pli caballinide développé). La $P_{3/4}$ gauche, choisie par Alberdi (1974a : Pl. 6, fig. 4) comme lectotype de cette espèce, a été ensuite confirmée par Forsten (1997b : 33) comme le type de cette espèce à une échelle paléarctique (fig. 11).

Villalta (1948 et 1952) a décrit une nouvelle espèce, « *Hipparion* » *crusafonti* dans le gisement villafranchien inférieur (MN 16a ; Mein, 1990) de Villarroya (Espagne). Pirlot (1956) et Forsten (1968), ont été les premiers à souligner que la différence de position stratigraphique ne justifie pas la création par Villalta (1948 et 1952) d'une nouvelle espèce (« *H.* » *crusafonti*). Alberdi (1974a) a considéré « *H.* » *rocinantis rocinantis* et « *H.* » *rocinantis crusafonti* comme deux chrono-sous-espèces. Cette espèce a été identifiée également par Molina *et al.* (1972) et Alberdi *et al.* (1984) à Las Higuieruelas (Espagne) dont l'âge serait aussi Villafranchien inférieur (Alberdi et Bonadonna, 1987).

Contrairement à la localité-type (La Puebla de Almoradier), le gisement de Villarroya (Espagne) a fourni un matériel plus riche dont notamment le crâne IPMC 2085 (l'holotype d' « *H.* » *crusafonti*). Ce spécimen pourrait être considéré comme le neotype de *Pl. rocinantis*. Il ne présente pas de FPO, l'ENI est courte, le museau est long et large (les

Fig. 11.—*Plesiohipparion rocinantis* : Morphologie de la surface occlusale d'une P_3 ou P_4 gauche, lectotype d'après Alberdi (1974 : Pl. 6, fig. 4).

Fig. 12.—*Plesiohipparion crusafonti* : Morphologie de la surface occlusale des dents jugales inférieures permanentes, P_2 - M_3 gauche (d'après Villalta, 1948 : fig. 2).

proportions basi-crâniennes sont inconnues). Les dents jugales inférieures associées à ont une double boucle caballoïde (fig. 12). Les Mc III présentent occasionnellement une facette articulaire pour le trapézoïde, un sillon synovial et les premières phalanges ont une longue empreinte ligamentaire (= *trigonum phalangis*) selon Forsten (1997b).

A Kvabebi en Géorgie, dont l'âge serait -3 à -2 Ma, Vekua (1972) a identifié « *H.* » *crusafonti* et l'a décrit comme étant semblable à « *H.* » *houfenense* et aux *Hipparion* [s. l.] caballoïdes d'Europe. D'après Forsten (1997b : 35), cet *Hipparion* [s. l.] serait la plus petite forme connue de *Plesiohipparion rocinantis*. D'après Eisenmann et Sondaar (1989 : 221), les métapodes d'*Hipparion* [s. l.] de Roccaneyra (France) pourraient appartenir à cette *Plesiohipparion rocinantis* même s'ils sont légèrement plus petits. Il est à rappeler que dans ce gisement ont été découvertes aussi des dents jugales inférieures d'*Equus stenonis* (Eisenmann et Brunet, 1973).

Hipparion moriturum a été décrite par Kretzoi (1954) dans les deux gisements de Kislang et Ercsi en Hongrie. Ces deux localités seraient contemporaines et d'âge Villafranchien (Lindsay *et al.*, 1980; Steininger *et al.*, 1996). L'holotype de cette espèce (une prémolaire supérieure) provient du premier gisement (Kislang). Forsten (1997b : 39 et 2002 : 473 et 483) rapproche cette dent ainsi qu'une autre

prémolaire inférieure (en somme tout le matériel exhumé à Kislang) de ceux d'« *H.* » *crassum* alors que le Mt III d'Ercsi pourrait appartenir à *Pl. rocinantis*. Bernor *et al.* (1996 : 325) ont confirmé la forme typiquement hipparionienne de la double boucle de l'unique prémolaire inférieure de Kislang.

Plesiohipparion houfenense Teilhard de Chardin et Young, 1931.

Synonyme :

Hipparion » *houfenense* Teilhard de Chardin et Young, 1931.

Plesiohipparion huangheense Qiu *et al.* 1987.

Plesiohipparion aff *huangheense* (Bernor et Lipscomb, 1991).

Lectotype : série dentaire inférieure incomplète droite P₃–M₃ n.° RV 31031 (Teilhard de Chardin et Young, 1931 : fig. 14).

Localité-type : Localité 1 de la région de Houfeng (Chine).

Age : Villafranchien inférieur.

Diagnose amendée : grande taille (mais plus petite que *Proboscoidipparion*). FPO peu développée (vestigiale) ou absente. Proportions basi-crâniennes de « type caballin ». ENI courte. Museau relativement court. Dents jugales inférieures définitives ont une double boucle typiquement caballoïde et des protostylides. Cannelures des incisives. Os des membres longs et robustes.

« *Hipparion* » *houfenense* a été décrit pour la première fois par Teilhard de Chardin et Young (1931) dans la Localité 1 de la région de Houfeng (Chine) sur la base d'un matériel dentaire et post-crânien. L'âge de ce gisement a été estimé à –3 Ma par Qiu *et al.* (1987). D'après les figurations et les descriptions données par les auteurs précédents, il s'agit d'une espèce de grande taille (mais plus petite que *Proboscoidipparion*) et dont les dents jugales inférieures définitives ont une double boucle typiquement caballoïde et des protostylides (fig. 13a et b) et les os des membres sont longs et robustes.

Des crânes provenant d'autres gisements chinois ont été rapportés à cette espèce par Qiu *et al.* (1980) et Qiu *et al.* (1987). Ils présentent une FPO pratiquement absente (vestigiale) ou peu développée et des proportions basi-crâniennes de type caballin, une ENI courte, un museau relativement court (fig. 14A).

Plesiohipparion huangheense a été défini par Qiu *et al.* (1987 : 207 ; fig. 24 et 25) sur la base d'un matériel dentaire très réduit et dont l'âge précis est inconnu. Le fragment de mandibule avec P₂–M₃ (fig. 15) choisi comme lectotype de cette espèce par Qiu *et al.* (1987 : fig. 24) présente les mêmes dimensions et les mêmes caractères morphologiques que ceux de *Plesiohipparion rocinantis*. Forsten (1997b : 37

Fig. 13.—*Plesiohipparion houfenense* : Morphologie de la surface occlusale des dents jugales inférieures permanentes; a) P₃–M₃ droite d'après Teilhard de Chardin et Young (1931, fig. 14); b) P₂–M₃ gauche d'après Qiu *et al.*, (1987 : fig. 23).

Fig. 14.—Morphologie crânienne de *Plesiohipparion* (vue latérale); A) *Plesiohipparion houfenense* d'après Qiu *et al.* (1987, fig. 21, III), modifié; B) *Plesiohipparion turkanense* d'après Hooijer et Maglio (1974 : Pl. I, fig. 2), modifié.

Fig. 15.—*Plesiohipparion huangheense* : Morphologie de la surface occlusale des dents jugales inférieures permanentes P₂–M₃ droite (d'après Qiu *et al.*, 1987 : fig. 24).

et suivantes) a rejeté également les caractères (dentaires) sur lesquels Qiu *et al.*, (1987) s'appuient pour distinguer *Pl. huangheense* des autres populations de *Plesiohipparion rocinantis*.

Van der Meulen et Van Kolfschoten (1986) ont rapporté les restes d'*Hipparion* [s. l.] de Gülyazi (MN 16b) en Turquie à « *H.* » cf. *crusafonti*. Plus récemment, Bernor et Lipscomb (1991) l'ont attribué à *Plesiohipparion* aff. *huangheense* arguant que ce dernier est plus proche de la forme chinoise (« *H.* » *huangheense*) que de *Plesiohipparion rocinantis*. Le matériel de Gülyazi se résume à une molaire supérieure et un fragment de mandibule gauche avec P₂–M₃. En dépit de leur mauvais état de conservation, ces spécimens montrent des caractères morphologiques identiques à ceux de *Plesiohipparion rocinantis* : protocône allongé dans le sens mésio-distal et un faible degré de plissement

de l'émail sur la dent supérieure et une double boucle caballoïde et des protostylides sur les jugales inférieures définitives.

Plesiohipparion turkanense Hooijer et Maglio, 1973.

Synonyme :

Hipparion turkanense Hooijer et Maglio, 1973.

« *Sivalhippus* » *turkanense* (Bernor et al., 1990).

Eurygnathohippus turkanense (Bernor et Lipscomb, 1995).

Eurygnathohippus turkanense (Bernor et Armour-Chelu, 1997).

Eurygnathohippus turkanense (Bernor et Armour-Chelu, 1999a et b).

Holotype : crâne n.° KNM LT-136 (Hooijer et Maglio, 1973 : Pl. 1 et Hooijer et Maglio, 1974 : Pl. 1 et 2).

Localité-type : Unité 1 de la Formation de « Lothagam Hill », Turkana au Kenya.

Age : Miocène supérieur – Pliocène inférieur.

Diagnose amendée : Grande taille ; série dentaire supérieure P²-M³ mesure 165 mms. Effacement total de la FPO. ENI courte ; son bord postérieur se situe à la hauteur de la P². Proportions basi-crâniennes de « type caballin ». Museau relativement long et large. L'arcade symphysaire est arrondie avec les trois incisives développées. Les dents jugales supérieures sont modérément plissées et présentent un protocône allongé mésio-distalement. Les dents jugales inférieures ont une double boucle caballoïde mais pas d'ectostylide.

« *Hipparion* » *turkanense* a été décrit pour la première fois par Hooijer et Maglio (1973) sur la base d'un matériel en provenance de l'unité 1 de la Formation de « Lothagam Hill », Turkana au Kenya. L'âge de Lothagam-1 serait d'environ -7 à -5 / -4.5 Ma d'après Hill et al. (1992) et Leakey et al. (1996). L'holotype de cette espèce est un crâne n.° KNM LT-136 en très bon état de conservation (Hooijer et Maglio, 1973 : Pl. 1 et 1974 : Pl. 1 et 2) (fig. 14B), conservé au Muséum National de Kenya (Nairobi). D'après ces deux auteurs, cet *Hipparion* [s. l.] existerait aussi à « Mpesida Beds » (-6.5 Ma d'après Hill, 1995), à « Lukeino » au Kenya (-6 Ma d'après Hill et al., 1992; Hooijer, 1975) et à « Mursi » en Ethiopie (-4 Ma), à « Ekora », « Nyaburogo » (-4 Ma d'après Hooijer et Maglio, 1974 et Leakey et al., 1995) et à « Warwire ». Le crâne-holotype montre un effacement total de la FPO, une courte ENI, des proportions basi-crâniennes de type caballin, mais contrairement à ce qu'avance Hooijer et Maglio (1974), le museau est relativement long et large. L'arcade symphysaire est arrondie avec les trois incisives développées. La série dentaire supérieure P²-

Fig. 16.—*Plesiohipparion turkanense* : Morphologie de la surface occlusale des dents jugales inférieures permanentes; a) P₃ ; b) P₄ (d'après Hooijer et Maglio, 1974 : Pl. 7, respectivement fig. 3 et 5) échelle x 0.9.

M³ mesure 165 mms. Les dents jugales supérieures sont modérément plissées et présentent un protocône allongé mésio-distalement. Les dents jugales inférieures associées par Hooijer et Maglio (1974 : Pl. 7) à l'holotype ont une double boucle caballoïde (fig. 16) mais pas d'ectostylide (Hooijer et Maglio, 1974 : 18). Nous ne disposons pas d'informations sur les os des membres de cette espèce.

Hooijer et Maglio (1974) et Hooijer (1975) avaient évoqué la ressemblance de cet *Hipparion* [s. l.] est-africain (« *Hipparion* » *turkanense*) avec certains *Hipparion* [s. l.] chinois décrits par Sefve (1927) et en particulier avec *H. hippidiodum* Sefve, 1927 essentiellement à cause de l'absence de FPO chez ces deux espèces. Aguirre et Alberdi (1974) ont été les premiers à souligner la ressemblance entre les dents de l'*Hipparion* [s. l.] découverts à Mpesida en Afrique de l'Est et celles de la forme espagnole *H. rocinantis*. Récemment, Qiu et al. (1987) ont attiré l'attention sur le fait que certains *Hipparion* est-africains tel que « *H.* » *turkanense* et chinois tel que « *H.* » *houfenense* présentent les mêmes caractères morphologiques du crâne et des dents qu'« *H.* » *rocinantis*.

Bernor et al. (1990) ont rapporté cet *Hipparion* [s. l.] est-africain à « *Sivalhippus* » *turkanense* et ont souligné la remarquable similitude de cet *Hipparion* [s. l.] avec la forme indo-pakistanaise, « *Sivalhippus perimense* » (= *H. antelopinum*) alors que ces deux espèces présentent des morphologies crâniennes très différentes : une FPO relativement développée, des proportions basi-crâniennes conventionnelles chez l'*Hipparion* asiatique ; une FPO totalement effacée et des proportions basi-crâniennes de type caballin chez l'espèce africaine. En outre, la double boucle est caballoïde sur les dents jugales inférieures associées à « *H.* » *turkanense*, typiquement hipparionienne chez la forme indo-pakistanaise.

Bernor et Lipscomb (1995) et Bernor et Armour-Chelu (1997 et 1999a et b) ont rapporté cet *Hipparion* [s. l.] par la suite au genre *Eurygnathohippus*

Van Hoepen, 1930. Le genre *Eurygnathohippus* et son espèce-type (*Eurygnathohippus cornelianus*) ont été créés par Van Hoepen (1930) pour distinguer un *Hipparion* [s. l.] d'âge Quaternaire dont la symphyse particulière est très aplatie avec une arcade incisive droite suite à l'atrophie des troisièmes incisives (I_3) qui viennent se placer en arrière des I_2 (Van Hoepen, 1930 : fig. 20, 21, 22). Par la suite, une telle symphyse très spécialisée s'est révélée associée à des dents jugales inférieures à double boucle caballoïde et à ectostylide développé, caractères d'après lesquels a été défini le genre *Stylohipparion* Van Hoepen, 1932 (voir plus loin pour la synonymie d'*Eurygnathohippus* et de *Stylohipparion*). L'absence de tels caractères (ectostylide, symphyse aplatie, arcade incisive droite, atrophie des I_3) chez *Pl. turkanense* interdit par conséquent de rapporter cet *Hipparion* [s. l.] au genre *Eurygnathohippus*.

Formes exclues du groupe des Plesiohipparion

« *Hipparion* » *longidonte* Ivaniev, 1966.

« *Hipparion* » *longidonte* a été créé par Ivaniev (1966) à Beregovaya (en Asie Centrale, Russie) d'après un matériel dentaire et post-crânien. Cette espèce a été considérée comme synonyme d'« *Hipparion* » *houfenense* par Zhegallo (1971 et 1978). Plus récemment, Forsten (1997b) a attribué ce matériel ainsi que celui de Shamar (Mongolie) à *Plesiohipparion rocinantis*.

« *Hipparion* » *longidonte* est une espèce dolichopodiale à double boucle typiquement hipparionienne et dont la morphologie crânienne est inconnue. À l'exception de sa grande taille et sa remarquable gracilité, cet *Hipparion* [s. l.] reste mal connu à l'instar de la plupart des espèces tardives d'Eurasie. En tout cas, il ne peut être rattaché au groupe des *Plesiohipparion* vu sa double boucle hipparionienne.

« *Hipparion* » *fissurae* Crusafont et Sondaar, 1971.

« *H. » fissurae* a été défini par Crusafont et Sondaar (1971) dans le gisement espagnol de Layna dont l'âge serait Pliocène (sommet de la MN 15 d'après Mein, 1990). Le crâne de cet *Hipparion* [s. l.] est inconnu. L'holotype est un Mt III gauche figuré par Crusafont et Sondaar (1971 : tabl. 1). Ce spécimen, conservé à l'Institut de Paléontologie « M. Crusafont » de Sabadell (Barcelone), serait mal restauré (Alberdi et Alcalà, 1999 : 173). « *H. » fissurae* est une espèce de taille moyenne à grande, plutôt hypsodonte, dont les métapodes sont longs et très sveltes et dont la double boucle des dents jugales inférieures est typiquement hipparionienne (Alberdi et Alcalà, 1999 : fig. 6) (fig. 17) ce qui interdit de rapporter cette espèce au groupe des *Plesiohipparion*. En plus de la localité-type, cette espèce

Fig. 17.—« *Hipparion* » *fissurae* de Layna en Espagne, série dentaire inférieure droite (collections du Muséum national des Sciences Naturelles de Madrid d'après Alberdi et Alcalà (1999, fig. 6). (Echelle x 0.45).

ce a été identifiée dans d'autres localités de la Péninsule Ibérique : La Gloria 4, Villalba Alta Rio 1, Orrios 3, La Calera (Alberdi et Alcalà, 1999).

« *Hipparion* » *crassum* Gervais, 1859.

Cette espèce a été définie par Gervais (1859) à Perpignan (MN 15). Depéret (1890) en donne une description détaillée. D'autres restes plus ou moins fragmentaires d'*Hipparion* [s. l.] exhumés par la suite dans de nombreux gisements du pourtour méditerranéen ont été rapportés à cette espèce (Alberdi, 1974a, 1986 et 1989; Alberdi et Gabunya, 1985; Alberdi et Aymar, 1995; Alberdi et Alcalà, 1999; Ginsburg *et al.*, 1974; Sen *et al.*, 1974; Koufos, 1982; Kretzoi, 1983 et Eisenmann et Sondaar, 1989) qui demeure néanmoins une forme mal connue. Le crâne, signalé par Depéret (1890 : 76) et choisi comme lectotype de cette espèce par Forsten (1968 : 60), n'a jamais été décrit en détail ou figuré et semble être perdu d'après Eisenmann et Sondaar (1998) ou pourrait être le spécimen Pp 210 de la collection « Donnezan » du Musée Guimet d'Histoire Naturelle de Lyon (France) d'après Alberdi et Aymar (1995 : 78). Cette espèce est surtout connue par sa grande taille ($P^2-M^3 = 170$ mm), un protocône court et arrondi, un émail très plissé sur les dents jugales supérieures, une double boucle typiquement hipparionienne sur les dents jugales inférieures et des métapodes principaux remarquablement courts et robustes. La présence d'« *H. » crassum* dans les gisements d'Alcoy (MN 13-14) en Espagne d'après Alberdi (1974a et 1986) et de Ptolemais (Koufos, 1982) en Grèce d'après un matériel très réduit dans les deux cas a été réfutée par Eisenmann et Sondaar (1989). Ces derniers auteurs ont confirmé en revanche la présence de cette espèce dans les localités de Shamar et Beregovaya en Mongolie et Transbaïkal (Zhengallo 1978), de Malusteni et Iaras-Cariera en Roumanie (Samson, 1975). Eisenmann et Sondaar (1989 : 220) avaient souligné dans un premier temps la présence indubitable d'« *H. » crassum* à Aalta (Turquie). Plus récemment, ces auteurs (Eisenmann et Sondaar, 1998) ont décrit dans ce gisement (Çalta), en plus d'« *H. » cf. longipes*, une nouvelle espèce, « *H. » heintzi*, espèce proche d'« *H. » crassum* mais qui serait encore plus robuste que cette

Fig. 18.—« *Hipparion* » *crassum* ; série dentaire inférieure droite (collections Donnezan) d'après Depéret (1890, Pl. VI, fig. 4). Echelle x 0.5.

dernière. Les trois fragments crâniens d'*Hipparion* [s. l.] de Aalta ont été rapportés (avec réserve) par Eisenmann et Sondaar (1998) à *H. heintzi* sur la seule base que cette nouvelle espèce est représentée par un matériel post-crânien beaucoup plus riche que celui attribué à « *H.* » cf. *longipes*. Récemment, Forsten (2002 : 483) a réfuté la validité d'« *H.* » *heintzi* qu'elle a considéré comme une variante géographique d'« *H.* » *crassum*. Bernor et al. (1996) et Bernor et Armour-Chelu (1999a et b) ont rapporté « *H.* » *crassum* au genre *Plesiohipparion* alors que la forme typiquement hipparionienne de la double boucle des dents jugales inférieures (fig. 18) de toutes les populations rapportées à cette espèce ne le permet pas ; le taxon supraspécifique *Plesiohipparion* a été créé pour des *Hipparion* [s. l.] à double boucle caballoïde (Qiu et al., 1987; Forsten, 1997b).

Eurygnathohippus Van Hoepen, 1930.

Synonymie :

Hipparion sensu de Christol, 1832 (en partie).

Stylohipparion Van Hoepen, 1932.

Libyhipparion Joleaud, 1933.

Notohipparion Haughton, 1932.

Hypsohipparion Dietrich, 1942.

Espece-type : *Eurygnathohippus cornelianus* Van Hoepen, 1930.

Localité-type : la localité d'Uitzoek, Cornelia (Etat libre d'Orange, Afrique du Sud).

Age : Mio- Pléistocène.

Diagnose amendée : grande taille. Absence de FPO. ENI courte. Museau long et étroit. Proportions basi-crâniennes de « type caballin » . Les dents sont très hypsodontes. Les couronnes sont plus ou moins droites. Les jugales supérieures ont en général un émail assez plissé, un protocône étiré dans le sens mésio-distal. Présence constante d'un ectostylide plus ou moins développé associé à une double boucle caballoïde sur les dents jugales inférieures permanentes.

Outre le genre *Hipparion* sensu de Christol (1832), de nombreuses autres dénominations supraspécifiques ont été suggérées pour les *Hipparion* [s. l.] tardifs d'Afrique: *Eurygnathohippus* Van Hoepen, 1930; *Stylohipparion* Van Hoepen, 1932; *Notohipparion* Haughton, 1932; *Libyhipparion* Joleaud, 1933; *Hypsohipparion* Dietrich, 1942; etc.

Fig. 19.—*Eurygnathohippus libycum* Pomel. a1-2 : deuxième molaire inférieure (M_2) droite (type de *Stylohipparion hipkini* d'après Van Hoepen 1932 : fgs. 14 et 16) en vue occlusale (a1) et en vue labiale (a2) et b1-2 : P_2 gauche de la même espèce d'après Van Hoepen (1932 : fgs. 18 et 20) en vue occlusale (b1) et en vue vestibulaire (b2). Echelle x 0.85.

Les trois derniers taxons sont aujourd'hui considérés comme des *nomen vanum* ou des synonymes d'autres genres prioritaires. *Stylohipparion* Van Hoepen, 1932 est la dénomination supra-spécifique (genre ou sous-genre selon les auteurs) la plus communément utilisée pour désigner les *Hipparion* [s. l.] africains à double boucle caballoïde et à ectostylide développé. Le genotype de ce taxon consiste en une molaire inférieure décrite sous le nom de *Stylohipparion hipkini* (Van Hoepen, 1932 : 31 et suivantes, fgs. 14-17) en provenance de la localité d'Uitzoek, Cornelia (Etat libre d'Orange, Afrique du Sud) et dont l'âge serait Pléistocène d'après Hendey (1974) et McKee et al. (1995). Cette dent jugale est une M_2 droite très peu usée (fig. 19 a1-2). Elle a une hauteur d'environ 80 mm, présente une double boucle caballoïde et un pli antécaballinide développé. Un ectostylide (fig. 19 a2), aussi développé que celui observé sur la dent-type d'« *Hipparion* » *libycum* (Pomel, 1897 : Pl. I, fig. 5-7), est visible sur toute la hauteur de la couronne du côté labial. La deuxième dent, attribuée par Van Hoepen à son nouveau taxon, est une P_2 gauche avec une double boucle hipparionienne et un petit ectostylide sur la surface occlusale (fig. 19b1 et b2). Le genre *Eurygnathohippus* et son espèce-type (*Eurygnathohippus cornelianus*) ont été créés auparavant par le

même auteur (Van Hoepen, 1930) et dans la même localité pour une symphyse mandibulaire particulière (holotype) : très aplatie avec une arcade incisive droite suite à l'atrophie des troisièmes incisives (I_3) qui viennent se placer en arrière des I_2 (Van Hoepen, 1930 : fig. 20-22). Dietrich (1942) a été le premier à souligner que les caractères des dents jugales inférieures, en l'occurrence une double boucle caballoïde et la présence d'un ectostylide développé, sur lesquels s'est basé Van Hoepen (1932) pour définir le genre *Stylohipparion* se retrouvent associés à ceux du symphyse mandibulaire qui caractérise le genre *Eurygnathohippus*. Les observations de Dietrich (1942) se confirmèrent suite à la découverte à Olduvai par Leakey (1965 : 26, Pl. 20; 1971 : 256) d'autres symphyses de même forme spécialisée en association avec des dents jugales inférieures à double boucle caballoïde et à ectostylide très développé. Leakey (1965) a cependant considéré *Stylohipparion* comme étant segnor synonyme d'*Eurygnathohippus* alors que ce dernier taxon est prioritaire (Hooijer, 1975 : 6; Forsten, 1996 : 561; Bernor et Armour-Chelu, 1997). *Eurygnathohippus*, tel qu'il a été conçu par Bernor et Lipscomb (1991, 1995), Bernor et Armour-Chelu (1997 : 252 et 1999 : 197), est un groupe hétérogène (paraphylétique) dont certaines espèces ont une double boucle typiquement hipparionienne et sans ectostylide (« *H.^a sitifense* »), d'autres en revanche ont une double boucle caballoïde mais pas d'ectostylides (« *H. » turkanense* ») alors que d'autres ont une double boucle caballoïde et un ectostylide plus ou moins développé (« *Eurygnathohippus hasumense* », *Eurygnathohippus afarensis*, *Eurygnathohippus cornelianus*, *Eurygnathohippus lybicum*). Les espèces de ce groupe dont le crâne est connu, ne présentent pas de FPO, ont une ENI courte, un museau long et étroit, des proportions basi-crâniennes de « type caballin ». Les dents sont remarquablement hypsodontes et présentent des couronnes plus ou moins droites. Les jugales supérieures ont en général un émail assez plissé, un protocône étiré dans le sens mésio-distal alors que les jugales inférieures permanentes ont une double boucle caballoïde et un ectostylide généralement bien développé et constamment présent sur les P_3 - M_2 . Ces espèces diffèrent entre elles essentiellement par la taille, le degré de développement de l'ectostylide, par la structure de la symphyse mandibulaire et la forme de son arcade incisive et par le développement variable des troisièmes incisives (aussi bien les supérieures que les inférieures) et leur position par rapport aux autres incisives (I_1 et I_2). Les caractères morphologiques de leurs os des membres restent en revanche mal documentés pour la plupart de ces espèces. La présence constante d'un ectostylide

de plus ou moins développé associé à une double boucle caballoïde est la caractéristique principale (synapomorphie) des espèces du groupe *Eurygnathohippus*. « *H. » libycum*, « *H. » hasumense*, « *H. » afarensis*, « *H. » cornelianus*, « *H. » « ethiopicum »* et autres sont autant de dénominations spécifiques attribuées à ces *Hipparion* [s. l.] tardifs (plio-quaternaires) définis pour la plupart en Afrique de l'Est et du Sud. Les problèmes de nomenclature, de hiérarchie et de synonymie concernant ces espèces sont discutés ci-dessous.

***Eurygnathohippus libycum* Pomel, 1897.**

Synonymie :

Hipparion massoesylum Pomel, 1897.

Hipparion ambiguum Pomel, 1897.

Hipparion steytleri Van Hoepen, 1930.

Stylohipparion hipkini Van Hoepen, 1932.

Libyhipparion ethiopicum Joleaud, 1933.

Equus (Hippotigris) sp. Joleaud, 1933.

Hipparion (Stylohipparion) libycum (Boné et Singer, 1965).

Holotype : P_4 gauche (fig. 20) figurée par Pomel (1897 : Pl. I, figs. 5-7) et Arambourg (1970 : fig. 55).

Néotype : Crâne n.° AaO 3647 (fig. 22) des collections de l'Ecole Nationale Supérieure d'Archéologie et du Patrimoine (Rabat, Maroc).

Localité-type : Carrière Brunie (Oran, Algérie).

Age : Villafranchien inférieur.

Diagnose amendée : Grande taille. FPO absente. ENI courte ; son bord postérieur est située à la hauteur du bord antérieur de la P^2 . Le museau est long et étroit. Arcade incisive arrondie. Incisives développées y compris les I^3 et présentent des cannelures sur le côté labial. Proportions basi-crâniennes de « type caballin ». Protocône allongé dans le sens mésio-distal et l'émail dentaire est peu plissé. Dents jugales inférieures ont une double boucle caballoïde et un ectostylide développé.

« *Hipparion » libycum* est la première dénomination spécifique utilisée pour la désignation d'un *Hipparion* [s. l.] à double boucle caballoïde et à ectostylide remarquablement développé sur les dents jugales inférieures permanentes comme le montre une P_4 gauche (holotype) (fig. 20) figurée par (Pomel, 1897 : Pl. I, figs. 5-7). Arambourg (1970) a rapporté à « *Stylohipparion » libycum* d'autres fossiles d'Hipparions (essentiellement des dents isolées) en provenance de localités supposées d'âge Villafranchien inférieur (-3 à -2.5 Ma pour la plupart d'entre elles) d'après Geraads (1987) : Ichkeul et Aïn Brimba en Tunisie; Aïn Boucherit, Aïn Hanech (cette dernière localité est probablement d'âge plus ancien) et Aïn Jourdel en Algérie et Oued Akrech au Maroc.

Fig. 20.—*Eurygnathohippus libycum* : P₄ gauche (Brunie, région d'Oran en Algérie), holotype ; a) vue occlusale ; b) vue labiale (d'après Pomel, 1897 : Pl. I, fig. 5, modifié). Echelle x 1.4.

Le matériel-type « *Libyhipparion* » *ethiopicum* Joleaud, 1933 provient de niveaux inconnus de la Formation de Shungura dans la Vallée de l'Omo, en Ethiopie. La morphologie de ces dents jugales inférieures (Joleaud, 1933 : Pl. 1, exceptées figs. 5, 9 et 11) est similaire (à peu près de mêmes dimensions, avec une double boucle caballoïde, un même degré de développement de l'ectostylide) à celle de la dent-type d'*Eurygnathohippus libycum* (fig. 21), et certainement synonyme de cette dernière espèce [voir aussi Arambourg (1970) et Forsten (1996)]. En outre, l'étude du matériel d'*Hipparion* [s. l.] exhumé par la suite dans les différents gisements de la vallée de l'Omo a révélé à Eisenmann (1985) et à Hooijer et Churcher (1985) la présence probable de plusieurs espèces appartenant à différentes lignées. Hooijer (1975 : 66-67) avait choisi parmi les dents figurées par Joleaud (Joleaud, 1933 : Pl.1), une M₃ (fig. 21a) comme lectotype d'« *H.* » *ethiopicum* et souligné en même temps la difficulté de distinguer cette espèce

Fig. 21.—*Eurygnathohippus libycum* Pomel des niveaux inconnus de la Formation de Shungura dans la Vallée de l'Omo, en Ethiopie ; a) M₃ droite en vue occlusale Joleaud (1933 : Pl.1, Fig.2) ; b) P₃ ? droite en vue occlusale (Joleaud, 1933 : Pl.1, fig. 3) et c) P₄ (?) droite en vue occlusale (Joleaud, 1933 : Pl. I, fig. 1). (échelle x 0.4).

Fig. 22.—*Eurygnathohippus libycum* Pomel d'Ahl al Oughlam (région de Casablanca, Maroc), crâne n.° AaO 3647 (face gauche). FPO : fosse préorbitaire, ENI : échancrure naso-incisive ; C : canine, FB : fosse buccinoïre, P² : deuxième prémolaire supérieure, CF : crête faciale, M³ : troisième molaire supérieure et O : orbite.

d'« *H.* » *libycum* » ; ce qui a été évoqué auparavant par Arambourg (1970 : 84) et confirmé par la suite par Forsten (1996 : 561). Les caractères des dents jugales inférieures énumérés par Joleaud (1933 : 10) pour distinguer « *Libyhipparion ethiopicum* » d'« *Hipparion libycum* » (tel que la présence d'un protostylide), ont une grande variation aussi bien intraspécifique qu'interspécifique et ne peuvent par conséquent caractériser une espèce.

Récemment, a été découvert dans la région de Casablanca (Maroc) le gisement d'« Ahl al Oughlam » considéré comme le plus riche de la fin du Néogène d'Afrique puisqu'il a livré les restes d'une centaine d'espèces de Vertébrés dont la plupart sont des Mammifères. L'âge de cette localité a été estimé à 2.5 Ma (Pliocène terminal) (Raynal *et al.*, 1990 et Geraads *et al.*, 1998). Les restes d'Hipparions d'« Ahl al Oughlam » consistent en un crâne (n.° AaO 3647), de nombreuses séries dentaires et dents isolées ainsi qu'un grand nombre d'éléments post-crâniens. Bien qu'il soit déformé et un peu endommagé, le crâne en question est à peu près complet (fig. 22). Autant que l'on puisse en juger sur ce spécimen, la FPO devait être totalement effacée. Le museau est long et étroit et l'arcade incisive est arrondie. Les incisives sont bien développées y

Fig. 23.—*Eurygnathohippus libycum* Pomel d'Ahl al Oughlam (région de Casablanca, Maroc), série dentaire inférieure droite n.° AaO 2993b ; vue occlusale. Echelle x 1/2.

compris les latérales (I^3) et présentent des cannelures sur le côté labial. Les proportions basi-crâniennes semblent-êtré de « type caballin ». L'extrémité postérieure de l'ENI est bien conservée sur le côté gauche du crâne ; elle est située à la hauteur du bord antérieur de la P^2 .

La série dentaire supérieure du crâne mesure 160 mm. Le protocône est allongé dans le sens mésio-distal et l'émail dentaire est peu plissé. Les dents jugales inférieures ont une double boucle caballoïde et un ectostylide aussi développé que celui d'*Eurygnathohippus libycum* Pomel (fig. 23). Le crâne d'*Hipparion* [s. l.] « Ahl al Oughlam » peut-êtré considéré éventuellement comme le néotype d'*Eurygnathohippus libycum*.

Eurygnathohippus cornelianum Van Hoepen, 1930.

Synonymie :

Stylohipparion sp. (Leaky, 1965 : Pl. 20).

Hipparion cf. *ethiopicum* (Hooijer, 1975).

Hipparion cf. *ethiopicum* (Eisenmann, 1976).

Hipparion cf. *ethiopicum* (Churcher et Richardson, 1978).

Hipparion cornelianum (Eisenmann : 1983, Pl. 5.3).

Hipparion cf. *ethiopicum* (Eisenmann, 1983).

Holotype : symphyse mandibulaire (Van Hoepen, 1930 : fig. 20-22 et Cooke, 1950 : fig. 8).

Localité-type : Uitsoek, Afrique du Sud.

Age : Pléistocène.

Diagnose amendée : Symphyse mandibulaire spécialisé : aplatie, arcade incisive droite, atrophie des troisièmes incisives (I_3) qui viennent se placer en arrière des I_2 . Dents jugales inférieures à double boucle caballoïde et à ectostylide développé.

Les deux espèces « *Hipparion* » *steytleri* et *Eurygnathohippus cornelianum*, ont été décrites dans le même gisement (Uitsoek, Afrique du Sud) et par le même auteur (Van Hoepen, 1930). La première (« *H.* » *steytleri*) a été définie d'après deux molaires supérieures et deux inférieures (fig. 24a-c) et la seconde (*Eurygnathohippus cornelianum*) d'après une symphyse mandibulaire particulière (l'holotype ; Van Hoepen, 1930 : fig. 20-22 et Cooke, 1950 : fig. 8). Les dents jugales inférieures

Fig. 24.—« *Hipparion* » *steytleri* Van Hoepen, 1930 ; a) holotype : première ou deuxième molaire supérieure droite (M^1 ou M^2), vue occlusale (a1) et vue de profil (a2) ; b) M^3 gauche en vue occlusale (b1) et en vue vestibulaire (b2) ; c) molaires inférieures gauches en vue occlusale (c1) et en vue labiale (c2). Van Hoepen (1930, respectivement figs. 14-15, 16-17 et 18-19). (échelle x 0.65) ; d) P_3 - M_2 inférieures gauches en vue occlusale d'après Van Hoepen (1932, fig. 23). Echelle x 0.65.

associées à « *H.* » *steytleri* par Van Hoepen (1930 et 1932) ont une double boucle caballoïde et un ectostylide développé mais sont légèrement plus petites que la dent-type d'« *H.* » *libycum* (fig. 24 c et d). Van Hoepen (1932) a défini par la suite dans le même gisement un nouveau genre et une troisième espèce, « *Stylohipparion* » *hipkini* d'après deux dents jugales inférieures (fig. 19). La dent-holotype (une M_1 ou M_2 à peine entamée par l'usure ; Van Hoepen, 1932 : fig. 14-17) présente une double boucle caballoïde, un pli caballinide développé et un ectostylide très développé bien visible sur la face labiale (fig. 19a 1-2). Cooke (1950) et Dietrich (1942) ont été les premiers à considérer cette espèce (« *St.* » *hipkini*) comme synonyme de « *H.* » *steytleri* alors que ces deux espèces (« *St.* » *hipkini* et « *H.* » *steytleri*) doivent être considérées comme des synonymes d'« *Hipparion* » *libycum* (Eisenmann, 1983 : 161 ; Forsten, 1996 : 561). « *Eurygnathohippus* » *cornelianum* Van Hoepen 1930 a été défini d'après la forme particulière de sa symphyse qui s'est révélée par la suite associée à des dents jugales inférieures à double boucle caballoïde et des ectostylides développés. La symphyse mandibulaire d'« *H.* » *libycum*, « *H.* » *steytleri* et « *St.* » *hipkini* étant inconnue ; il est par conséquent impossible

d'envisager une synonymie entre *Eurygnathohippus cornelianum* et ces dernières espèces.

Eisenmann (1976, Pl. 3) a rapporté le crâne n.° KNM ER 3539 ; exhumé dans la Formation de Koobi Fora, Kenya (fig. 27A), à *H. cf. ethiopicum* avant de le rapporter par la suite à « *H. » corlenianum* (Eisenmann, 1983 : Pl. 5.3) d'après un certain nombre de caractères dont en particulier la morphologie de l'arcade incisive de son prémaxillaire. Malgré l'âge immature de ce spécimen, les I_1 et I_2 y sont très développées et présentent des cannelures alors que les troisièmes incisives doivent être atrophiées étant donné la place qui leur est réservée sur l'arcade. Le matériel d'*Hipparion* [s. l.] exhumé à Olduvai et Shungura, rapporté par Hooijer (1976, Pl. 7 à 19) à *H. ethiopicum* ou à *H. cf. ethiopicum*, est hétérogène ; au moins une partie de ce matériel appartiendrait à *Eurygnathohippus cornelianum*. L'arcade incisive du prémaxillaire exhumé à Olduvai et rapporté par Hooijer (1976, Pl. 11 : fig. 1) à *H. cf. ethiopicum* est composée de I^1 et I^2 de grandes dimensions avec des cannelures alors que l' I^3 gauche, encore en place, semble être moins développée et occupant une position légèrement en retrait par rapport à la deuxième incisive comme c'est le cas sur le crâne rapporté par Eisenmann (1983, Pl. 5.3) à « *H. » corlenianum*. Les deux symphyse mandibulaires exhumées à Olduvai et rapportées par Hooijer (1976, Pl. 12) à *H. cf. ethiopicum* sont identiques en tout point à l'holotype d'*Eurygnathohippus cornelianum*.

Eurygnathohippus namaquense Haughton, 1932.

Holotype : P_2 - M_1 gauche, P_4 - M_2 droite et une M_3 gauche (cf. Haughton, 1932; Van Hoepen, 1932 : texte-figure 13; Cooke, 1950 : fig. 9 et Pickford *et al.*, 1999 : fig. 2).

Localité-type : Areb, Namaqualand en Afrique du Sud.

Age : Pliocène inférieur (Pickford *et al.*, 1999).

Tous les *Hipparion* [s. l.] africains à double boucle caballoïde n'ont pas un ectostylide aussi développé que celui d'*Eurygnathohippus libycum* et tous les *Hipparion* [s. l.] à double boucle caballoïde et à ectostylide développé n'ont pas une symphyse mandibulaire aussi « dérivée » que celle d'*Eurygnathohippus cornelianum*. *Eurygnathohippus namaquense* qui proviendrait de niveaux datés de -6 à -4 Ma d'après Pickford *et al.* (1999) est une espèce mal connue ; elle a été définie par Haughton (1932) en Afrique du Sud mais cet auteur n'avait pas précisé ni la localité exacte ni le niveau stratigraphique. Récemment, Pickford *et al.* (1999) ont suggéré un âge Pliocène inférieur à la localité Areb (Namaqualand, Afrique du Sud) d'où proviendraient les fos-

Fig. 25.—« *Hipparion* » *namaquense* Haughton : série dentaire inférieure gauche incomplète P_2 - M_1 et M_3 et une deuxième molaire inférieure M_1 droite. D'après Haughton (1932), Van Hoepen (1932 : texte-figure 13), Cooke (1950 : fig. 9) et Pickford *et al.* (1999 : fig. 2). Echelle x 0.5.

siles de cette espèce. Ces derniers consistent en quelques dents jugales inférieures (P_2 - M_1 gauche, P_4 - M_2 droite et une M_3 gauche) appartenant sans doute à un même individu (fig. 25) ; ni le crâne ni les os des membres ne sont connus. Les dents jugales inférieures (holotype, cf. Haughton, 1932; Van Hoepen, 1932 : texte-figure 13; Cooke, 1950 : fig. 9 et Pickford *et al.*, 1999 : fig. 2) ont une double boucle plus ou moins caballoïde et un petit ectostylide qui n'est visible que sur la surface occlusale de certaines dents seulement de la série en relation peut-être avec le faible stade d'usure de celles-ci.

Eurygnathohippus afarensis Eisenmann, 1976.

Synonymie :

Hipparion sp (Eisenmann, 1976 : 580, Pl. 1).

Hipparion hasumense Eisenmann, 1983.

Holotype : crâne incomplet n.° AL 363-18 (Eisenmann, 1976 : Pl. 2).

Localité-type : Localité 363 du membre Kada, Formation d'Hadar en Afar, Ethiopie.

Age : Pliocène terminal.

Diagnose amendée : grande taille, effacement total de la FPO, ENI courte, proportions basi-crâniennes de « type caballin », symphyse mandibulaire est plus ou moins aplatie et étalée vers l'avant mais les troisièmes incisives ne sont pas réduites. Les dents jugales inférieures ont une double boucle caballoïde et un ectostylide développé.

Eurygnathohippus afarensis, tel qu'il a été décrit par Eisenmann (1976 : 589-590), est un *Hipparion* [s. l.] de grande taille dont la morphologie crânienne (fig. 27B) se caractérise essentiellement par l'effacement total de la FPO, des proportions basi-crâniennes de « type caballin », la symphyse du prémaxillaire est plus ou moins aplatie et étalée vers l'avant mais les troisièmes incisives ne sont pas réduites. Les dents jugales inférieures ont une double boucle caballoïde et un ectostylide développé. La symphyse mandibulaire est plus ou moins aplatie et les troisièmes incisives sont légèrement réduites mais loin

Fig. 26.—*Eurygnathohippus hasumense* Eisenmann. Série dentaire inférieure droite incomplète P₃-M₂ n.° KNM-ER 2776, holotype (d'après Eisenmann, 1983; Pl. 5.1, fig.1). Modifié. Echelle x 0,8.

d'atteindre « le stade *cornelianum* ». Les caractères morphologiques des os des membres (métapodes et premières phalanges principales) ne sont pas connus.

« *Hipparion* » *hasumense* a été défini aussi par Eisenmann (1983 : 163) d'après un matériel dentaire dont quelques séries incomplètes et de rares éléments post-crâniens en provenance de « Hassuma Tuff » (localité-type) et des membres B et C de la Formation de « Kubi Algi » en Ethiopie. L'holotype de cette espèce est une série dentaire inférieure incomplète (P₃-M₂) n.° KNM-ER 2776 (Eisenmann, 1983 : Pl. 5.1, figs. I et J). Ces dents jugales inférieures ont une double boucle plus ou moins caballoïde, un petit ectostylide sur les dents peu usées et devient plus développé à un stade d'usure plus avancé (fig. 26).

Comme l'a souligné auparavant Forsten (1996 : 562), les dents de cette espèce ont les mêmes dimensions et la même morphologie que celles d'« *H.* » *afarensis*. Eisenmann (1983) a souligné elle-même la difficulté de distinguer « *H.* » *hasumense* et « *H.* » *afarensis* étant donné la similitude de leur morphologie dentaire. Bernor et Armour-Chelu (1999b) ont souligné à leur tour une éventuelle transition graduelle d'« *H.* » *hasumense* à « *H.* » *afarensis*. Eisenmann (1983 : 163) a rapporté à « *H.* » *hasumense* le crâne n.° AL 340-8 (fig. 27C) en provenance du membre « Denen Dora » de la Formation d'Hadar (Ethiopie). Ce même spécimen a été décrit auparavant par le même auteur (Eisenmann, 1976 : 580, Pl. 1) comme étant un *Hipparion* sp. D'après les descriptions et figurations initiales d'Eisenmann (1976), il est impossible de dire si la FPO existait vraiment ; elle ne devrait pas être très développée en tout cas. L'ENI est courte, le museau est long, l'arcade incisive est arrondie et les troisièmes incisives sont développées. La mandibule associée à cette tête osseuse (Eisenmann, 1976 : Pl. 4D et Pl. 7C), a été décrite par Eisenmann (1976 : 582) comme ayant une symphyse assez large et aplatie, des incisives développées, incurvées et lisses alors que les dents jugales inférieures conservées sont usées et présentent une double boucle caballoïde et un ectostylide communiquant avec l'hypoconide sauf sur la P₂. Le crâne-type (AL 363-18) d'« *H.* »

Fig. 27.—Morphologie crânienne d'*Eurygnathohippus*. fig. A : *Eurygnathohippus cornelianum* d'après Eisenmann (1983, Pl. 5.3), modifié ; fig. B : *Eurygnathohippus afarensis* d'après Eisenmann (1976 : Pl. 2, fig. A), modifié ; fig. C : *Eurygnathohippus hasumense* d'après Eisenmann (1983, Pl. 5.1, fig. 1), modifié.

afarensis n'étant pas aussi complet que celui (AL 340-8) rapporté à « *H.* » *hasumense* (par Eisenmann, 1983), le museau et l'ENI sont détruits, il est par conséquent très difficile de comparer ces deux spécimens. En revanche, si l'on se base sur les caractères morphologiques des symphyses mandibulaires respectives de ces deux espèces, « *H.* » *hasumense* serait moins évolué qu'« *H.* » *afarensis*. *Eurygnathohippus hasumense* a été défini d'après la morphologie de ses dents jugales inférieures qui ressemblent énormément à celles d'*Eurygnathohippus afarensis*, aurait aussi une morphologie crânienne similaire mais ces deux espèces se distingueraient par la forme de la symphyse mandibulaire, conventionnelle chez *Eurygnathohippus hasumense*, de type « pré-*cornelianum* » chez *Eurygnathohippus afarensis*.

***Probosciddipparion* Sefve, 1927.**

Synonymie :

Hipparion sensu de Christol, 1832 (en partie).

Hipparion (*Probosciddipparion*) (Qiu et al., 1987).

« *Sivalhippus* » (*Probosciddipparion*) Bernor et Lipscomb (1995).

« *Sivalhippus* » (*Probosciddipparion*) Bernor et Armour-Chelu (1999b).

Espèce-type : *Probosciddipparion sinense*.

Localité-type : Localité 39, Langou Mianchi, province du Henan en Chine.

Age : Plio-Pléistocène.

Diagnose amendée : grande taille. Absence de FPO. ENI extrêmement profonde ; son bord postérieur se situe à la hauteur des M¹M². Museau long et étroit. Proportions basi-crâniennes de « type caballin ». Les dents sont très hypsodontes. Les couronnes sont plus ou moins droites. Les jugales supérieures ont en général un émail assez plissé, un protocône étiré dans le sens mésio-distal. Double boucle caballoïde sur les dents jugales inférieures permanentes. Absence d'ectostylide.

Probosciddipparion et son espèce type (*Probosciddipparion sinense*) ont été créés à l'origine par Sefve (1927) pour distinguer un *Hipparion* [s. l.] très spécialisé et endémique d'Extrême-Orient (Chine et Mongolie) des autres espèces du genre *Hipparion* sensu de Christol (1832) dont il se distingue particulièrement par une ENI extrêmement profonde (son bord postérieur se situe à la hauteur des M^1M^2). Alors que Teilhard de Chardin et Piveteau (1930) et Qiu *et al.* (1987) ont considéré ce taxon comme étant un sous-genre d'*Hipparion* de Christol, 1832 puisque les deux espèces connues du taxon de Sefve (1927) ne diffèrent pas énormément des autres *Hipparion* [s. l.] sauf par le degré de la profondeur de l'ENI, de nombreux autres auteurs (Gromova, 1952 et Forsten, 1968, 1984a et b et 1985b) ont préféré en revanche lui garder son rang générique. Récemment, Forsten (1997b : 48) a suggéré de regrouper sous la dénomination générique de *Probosciddipparion* tous les *Hipparion* [s. l.] de l'Ancien Monde à double boucle caballoïde ; ce qui est tout à fait justifié puisqu'il s'agit bien de la première dénomination supraspécifique des *Hipparion* [s. l.] ayant ce type de double boucle et même si à l'origine le choix de cette dénomination avait pour but de souligner en particulier l'extrême profondeur de l'ENI. *Probosciddipparion* a été considéré par Bernor et Lipscomb (1995) et Bernor et Armour-Chelu (1999b) comme un « membre » du groupe paraphylétique « *Sivalhippus* » et ces auteurs font dériver les deux espèces de ce taxon (*Probosciddipparion sinense* et *Probosciddipparion pater*) à partir de *Plesiohipparion houfenense* ce qui reste à justifier aussi bien de point de vu anatomique que stratigraphique. Hormis l'extrême profondeur de l'ENI chez *Probosciddipparion pater*, *Plesiohipparion houfenense* présente aussi d'autres caractères morphologiques du crâne (proportions basi-crâniennes de « type caballin ») et des os des membres plus dérivés que ceux observés chez *Probosciddipparion pater* ou même chez *Probosciddipparion sinense*. D'autre part, l'âge de *Probosciddipparion pater* serait Pliocène inférieur à moyen (= Ruscinien) ; cette espèce pourrait même être apparue depuis le Turolien supérieur d'après Forsten (1997b : 43). En tout cas, et contrairement à l'autre espèce du même genre (*Probosciddipparion sinense*), *Probosciddipparion pater* ne semble pas avoir co-existé avec le genre *Equus* (Qiu *et al.*, 1987 : 230). La plupart des localités où ont été exhumées les espèces du groupe *Plesiohipparion* ont à peu près le même âge que celui de *Probosciddipparion pater* voire même un âge plus récent pour la plupart d'entre elles (Forsten, 1997b : tabl. 1). *Probosciddipparion* sensu Qiu *et al.* (1987) est un groupe morphologiquement homogène qui comprend deux espèces endémiques

Fig. 28.—Morphologie crânienne de *Probosciddipparion* (vue latérale). A) *Probosciddipparion sinense* d'après Sefve (1927 : Pl. VI, fig. 23) ; B) *Probosciddipparion pater* d'après Qiu *et al.* (1987, fig. 15 III), modifié.

d'Extrême-Orient qui se distinguent essentiellement par la taille, le degré de profondeur de l'ENI, les proportions basi-crâniennes et la provenance stratigraphique.

***Probosciddipparion sinense* Sefve, 1927.**

Holotype : crâne et mandibule respectivement n.° PMU. M. 3925 et 3926.

Localité-type : Localité 39, Langou Mianchi, province du Henan en Chine.

Age : Plio- Pléistocène.

Diagnose amendée : Très grande taille ; les P^2-M^3 ont une longueur de 160 à 180 mm environ. Effacement total de la FPO. Proportions basi-crâniennes de « type caballin ». ENI extrêmement profonde ; son bord postérieur se situe à la hauteur des M^2 . Dents jugales inférieures ont une double boucle caballoïde. Les jugales supérieures sont très hypsodontes, ont un fort degré de plissement et un protocône allongé dans le sens mésio-distal. Les incisives présentent des cannelures. Les Mt III et Mc III sont très longs.

Cette espèce a été définie par Sefve (1927) d'après un crâne (holotype ; fig. 28A) et une mandibule (respectivement n.° PMU. M. 3925 et 3926) appartenant à un individu sénile, fort probablement une femelle (Sefve, 1927 : 55-67, figs. 24, 25, Pls. VI 22-24, VII 25-26) en provenance de Lankou,

Henan (Chine). Outre le crâne-type, un autre spécimen en provenance du bassin de Yushe (Chine) mais dont la localité exacte est inconnue a été rapporté à cette espèce. D'autres fossiles de cet *Hipparion* [s. l.] ont été exhumés dans de nombreuses autres localités chinoises dont Nihewan, Hebei (Teilhard de Chardin et Piveteau, 1930), Chia Chuang et le bassin de Yushe au Henan et peut-être aussi Beicum, Taoyangcum, Chingyangping, Chuangkiagou, Yenliangcun, Wahhsiang (Forsten, 1984b et 1997b ; Qiu *et al.*, 1987). Il ressort de l'ensemble des descriptions de ces restes que *Proboscoidipparion sinense* est une espèce de très grande taille, très spécialisée et endémique de Chine. Sa morphologie crânienne se caractérise, en plus de son ENI extrêmement profonde (son bord postérieur se situe à la hauteur des M²), par un ensemble de caractères dérivés dont l'effacement total de la FPO, des proportions basi-crâniennes de « type caballin » sur le crâne-type, un museau long et étroit. Les séries dentaires supérieures ont une longueur de 160 à 180 mm environ. Les jugales supérieures sont très hypsodontes ; Qiu *et al.* (1987 : 203) ont estimé à 80 mm la hauteur de la couronne d'une M¹ non usée (celle figurée par Teilhard de Chardin et Piveteau, 1930 : fig. 10). Ces jugales ont aussi un fort degré de plissement de l'émail, un protocône allongé dans le sens mésio-distal. Les jugales inférieures permanentes ont une double boucle caballoïde, des protostylides fréquents mais jamais d'ectostylide, les plis caballinides et antecabalinides sont peu développés. Les incisives présentent des cannelures. Avec des Mt III et des Mc III qui atteignent respectivement 350 et 300 mm de long, *Proboscoidipparion sinense* serait l'*Hipparion* [s. l.] le plus haut au garrot. Aucun des Mc III associés à cette espèce ne posséderait de facette articulaire pour le trapézoïde (Teilhard de Chardin et Piveteau, 1930 : 28; Forsten, 1997b : 43). Le *trigonum phalangis* serait plutôt relativement court et rugueux comme le montre la première phalange principale figurée par Teilhard de Chardin et Piveteau (1930 : fig. 13).

Proboscoidipparion pater Matsumoto, 1927.

Lectotype : crâne n.° THP14312.

Localité-type : Localité 26, Baihaicun (Chine).

Age : Pliocène.

Diagnose amendée : grande taille ; les P²-M³ ont une longueur de 140 en moyenne. Effacement total de la FPO. Proportions basi-crâniennes conventionnelles. ENI extrêmement profonde ; son bord postérieur se situe à la hauteur du bord antérieur des M². Dents jugales inférieures ont une double boucle caballoïde. Les jugales supérieures sont très hypsodontes, ont un fort degré de plissement et un proto-

cône plus petit et aplati dans le sens linguo-labial. Les incisives présentent des cannelures.

Gromova (1952 : 367) avait énergiquement critiqué la définition par Matsumoto (1927 : Pl. II, figs. 4-6) d'« *H.* » *richthofni pater* sur la base d'une seule et unique dent et considéré sa note comme un exemple de « comment ne pas décrire un nouveau taxon ». Zhegallo (1978) a mis ensuite cette sous-espèce en synonymie avec « *H.* » *houfenense*. Malgré le danger que constitue une telle définition basée sur un matériel très réduit et vu la grande variation que présentent les caractères morphologiques des dents en fonction du degré d'usure (âge), cette appellation (*Pr. pater*) a été adoptée par Qiu *et al.* (1987) pour distinguer une espèce du même genre mais plus petite et stratigraphiquement plus ancienne que l'espèce-type *Pr. sinense*. *Pr. pater*, certainement une espèce valide mais dont le type n'est pas diagnostique, a été identifiée dans de nombreuses localités chinoises d'après un matériel crânien, dentaire et post-crânien et peut-être aussi en Mongolie (mais sans matériel crânien dans ce cas) dans les localités de Kholobolchi (Flynn et Bernor, 1987) et de Khirgis Nur-2 et Chono Kharyak (Forsten, 1997 a et b).

Qiu *et al.* (1987, Pl.I) ont choisi un crâne (n.° THP14312 ; fig. 28B) avec mandibule en provenance de la localité 26 de Baihaicun (Chine) comme lectotype de cette espèce. La plupart des caractères morphologiques du crâne avancés par Qiu *et al.* (1987 : 202) pour distinguer cette espèce de sa congénère, *Proboscoidipparion sinense*, ont été réfutés par Forsten (1997b : 44). Les différences notables entre ces deux espèces portent essentiellement sur la plus grande taille de *Proboscoidipparion sinense* et la position stratigraphique plus ancienne de *Proboscoidipparion pater*. Néanmoins on peut noter quelques différences discrètes telles que le degré de profondeur de l'ENI légèrement plus accentué chez *Proboscoidipparion sinense*, le protocône plus petit et aplati dans le sens linguo-labial, les proportions basi-crâniennes encore conventionnelles (Forsten, 1997b : 44) chez *Proboscoidipparion pater*.

Discussion et conclusions

Plusieurs dénominations supraspécifiques telles que « groupe », « morphotype », « complexe », sous-genre ou genre ont été utilisées pour désigner ou pour regrouper les différentes espèces d'*Hipparion* [s. l.] de l'Ancien Monde. Ces regroupements traduisent en fait un consensus tacite entre les différents auteurs quant à la répartition des Hipparions de l'Ancien Monde entre plusieurs taxons supraspécifiques à l'instar de leurs congénères nord-américains

bien qu'il n'y a probablement pas une totale concordance entre les taxonomies des taxons américains et ceux de l'Ancien Monde. Récemment, la systématique des *Hipparion* [s. l.] de l'Ancien Monde a connu un grand bouleversement avec notamment la répartition des innombrables espèces de ce groupe entre différents groupes supraspécifiques mais souvent sans préciser leur statut taxonomique exact. Ceci contraste avec la démarche classique des anciens auteurs où tous les équidés mio-pleistocènes, tridactyles et à protocône isolé sur les dents jugales supérieures sont regroupés pratiquement tous dans un seul et même « super genre » *Hipparion* tel qu'il a été initialement défini par de Christol (1832) sauf le cas où certains auteurs confèrent à *Proboscidihipparion* un rang générique. Ces différentes classifications des *Hipparion* [s. l.] de l'Ancien Monde, telles qu'elles sont suggérées par les différents auteurs, sont cependant inconciliables voir même contradictoires dans la plupart des cas. Cet antagonisme trouve explication au moins en partie dans l'approche adoptée par chacun des auteurs et l'importance accordée à tel ou tels caractères par rapport aux autres. Alors que certains auteurs par exemple réservent le genre *Hipparion* à tous les *Hipparion* [s. l.] à double boucle hipparionienne, ces derniers se retrouvent répartis entre différents groupes supraspécifiques (groupes, morphotypes, complexes, etc.) et parfois dans des genres ou sous-genres (*Hippotherium*, *Hipparion* s. s., *Cremohipparion*) par d'autres auteurs qui accordent cette fois-ci la même prépondérance à la FPO que celle accordée à la forme de la double boucle par les premiers. La révision de la systématique des *Hipparion* [s. l.] de l'Ancien Monde est ici abordée en récusant le concept d'espèce typologique, en adoptant une approche globale basée sur les caractères morphologiques de l'ensemble des éléments du squelette. L'analyse détaillée de la signification morpho-fonctionnelle de ces caractères et la détermination de leur polarisation au cours de l'évolution de ce groupe et de celle des Equidae de manière générale (cf. Zouhri, 2002) ont permis de suggérer une nouvelle classification supraspécifique, des regroupements et des synonymies pour les innombrables espèces habituellement rapportées à ce groupe (Tableau 1 ci-dessous).

Le genre *Hippotherium*, longtemps abandonné, a été ressuscité récemment pour regrouper des *Hipparion* [s. l.] dont les caractéristiques principales consistent en un ensemble de symplesiomorphies. La plupart des auteurs ne reconnaissent aujourd'hui en ces *Hipparion* [s. l.] qu'une seule espèce polytypique (*Hippotherium primigenium*) dont les différences entre les populations sont dues plutôt à des adaptations locales aux différentes niches écolo-

Tableau 1.—

Genres	Sous-genres	Espèces
<i>Hippotherium</i> .		<i>Hippotherium primigenium</i> .
<i>Cremohipparion</i> .		<i>Cremohipparion mediterraneum</i> . <i>Cremohipparion proboscideum</i> . <i>Cremohipparion matthewi</i> . <i>Cremohipparion licenti</i> . <i>Cremohipparion forstenae</i> .
<i>Hipparion</i> .		<i>Hipparion prostylum</i> . <i>Hipparion platyodus</i> . <i>Hipparion hippidiodus</i> .
	<i>Proboscidihipparion</i> .	<i>Proboscidihipparion sinense</i> . <i>Proboscidihipparion pater</i> .
<i>Proboscidihipparion</i> .	<i>Plesiohipparion</i> .	<i>Plesiohipparion rocinantis</i> . <i>Plesiohipparion houfense</i> . <i>Plesiohipparion turkanense</i> .
	<i>Eurygnathohippus</i> .	<i>Eurygnathohippus libycum</i> . <i>Eurygnathohippus corneliaum</i> . <i>Eurygnathohippus afarense</i> .

giques. Bien que provenant de régions géographiquement éloignées et de niveaux stratigraphiques différents, la plupart des formes rapportées à ce taxon présentent la même association de caractères morpho-fonctionnels au même stade évolutif. Ces *Hipparion* [s. l.] correspondent aux différentes populations temporelles et spatiales de la même espèce sauf peut-être certaines formes d'entre elles telles que « *H.* » *dermatorhinum*, « *H.* » *melendezi*, « *H.* » *gettyi* qui pourraient avoir un autre statut subsppécifique, spécifique voire même supra-spécifique.

Le genre *Cremohipparion* regroupe des *Hipparion* [s. l.] à cachet plutôt forestier (FPO développée, émail faiblement plissé, caractères morpho-fonctionnels conservateurs des os des membres : faible fréquence de facette articulaire sur les Mt III par exemple). Ce groupe serait issu de l'une des « petites formes » d'*Hippotherium*. Les membres de ce genre ont une large répartition géographique. Celle-ci s'étendrait de la région Sub-Paratethys à l'ouest jusqu'au Nord de la Chine à l'est. Ils ont aussi une grande longévité temporelle : Les premiers représentants de ce groupe (*Cremohipparion matthewi* / *Cremohipparion macedonicum*) sont connus depuis le Vallésien supérieur (MN 10) et perdurent jusqu'au Turolien terminal voire même au Ruscinien (de la MN 9 à la MN 13 / MN 14). L'évolution de ce groupe se traduit essentiellement par un développement de la FPO et son dédoublement chez les dernières formes de la lignée, un accroissement de la taille chez certaines branches de cette lignée et une diminution chez d'autres et un

		Espagne	Sub-Parathetys (Grèce, Moldavie, etc.)	Asie (Chine)
Ruscinien	MN14			<i>Cr. licenti</i>
Turolien	MN13	<i>Cr. gromovae</i> <i>Cr. periafricanum</i>	<i>Cr. nikosi</i> <i>Cremohipparion matthewi</i> <i>Cr. proboscideum</i>	<i>Cr. forsten</i>
	MN12	<i>Cr. concudense</i>	<i>Cremohipparion mediterraneum</i>	
	MN11		<i>Cr. macedonicum</i> <i>Cremohipparion mediterraneum</i>	
Vallésien	MN10			

Fig. 29.—Scénario 1 de l'évolution de la lignée des *Cremohipparion*.

approfondissement de l'ENI, amorcé chez *Cremohipparion matthewi* et *Cremohipparion moldavicum*, bien développé chez *Cremohipparion forstenae* et *Cremohipparion licenti* et qui atteint son ampleur chez *Cremohipparion proboscideum*. Bien que les tendances évolutives soient généralement très difficiles à mettre en évidence, on peut suggérer les phyliations suivantes :

— on admet d'une part la synonymie de *Cremohipparion macedonicum* et *Cremohipparion matthewi* et d'autre part celle de *Cremohipparion mediterraneum* et *Cremohipparion moldavicum* qui est fort probable, et si *Cremohipparion macedonicum* est effectivement d'âge Vallésien supérieur, on pourrait suggérer une lignée du Vallésien supérieur au Turolien (MN10 à MN 13) avec *Cremohipparion matthewi* - *Cremohipparion moldavicum* / *mediterraneum* - *Cremohipparion proboscideum* (fig. 29). Cette lignée sera caractérisée alors par un accroissement de la taille, une tendance à l'approfondissement de l'ENI, et au dédoublement de la FPO. Dans le cas contraire où *Cremohipparion macedonicum* et *Cremohipparion matthewi* ne sont pas synonymes, deux lignées sont alors envisageables (fig. 30) : d'une part *Cremohipparion macedonicum* - *Cremohipparion matthewi* - ? *Cremohipparion nikosi* et d'autre part

Cremohipparion macedonicum - *Cremohipparion mediterraneum* - *Cremohipparion proboscideum*. Cette dernière aurait les mêmes tendances que celle de la lignée citée précédemment alors que la première (*Cremohipparion macedonicum* - *Cremohipparion matthewi* - *Cremohipparion nikosi*) présenterait au contraire une diminution de la taille, mais un faible approfondissement de l'ENI.

— Si on admet d'une part la synonymie de *Cremohipparion mediterraneum* avec *Cremohipparion concudense*, et d'autre part celle de *Cremohipparion gromovae* avec *Cremohipparion matthewi* / *macedonicum*, on peut envisager deux branches (fig. 29) espagnoles représentées par : d'une part *Cremohipparion gromovae* (= *matthewi*) - *Cremohipparion concudense* (= *mediterraneum*) et d'autre part *Cremohipparion gromovae* (= *matthewi*) - *Cremohipparion periafricanum*. Si en revanche *Cremohipparion gromovae* n'est pas synonyme de *Cremohipparion matthewi*, alors une seule lignée espagnole : *Cremohipparion concudense* - *Cremohipparion gromovae* - *Cremohipparion periafricanum* est envisageable (fig. 30). Cette dernière lignée serait caractérisée essentiellement par une diminution de la taille et une tendance à la simplification du plissement de l'émail dentaire (le crâne de ces *Hippa-*

		Espagne	Sub-Parathetys (Grèce, Moldavie, etc.)	Asie (Chine)
Ruscinien	MN14			<i>Cr. licenti</i>
Turolien	MN13	<i>Cr. gromovae</i> <i>Cr. perlafricatum</i>	<i>Cr. nikosi</i> <i>Cremohipparion matthewi</i> <i>Cr. proboscoid</i>	<i>Cr. forsten</i>
	MN12	<i>Cr. concudense</i>	<i>Cremohipparion mediterraneum</i>	
	MN11		<i>Cr. macedonicum</i>	
Vallésien	MN10			

Fig. 30.—Scénario 2 de l'évolution de la lignée des *Cremohipparion*.

tion [s. l.] espagnols n'est pas connu). En Asie (Chine), l'extension biogéographique de ce groupe aurait été réalisée par *Cremohipparion licenti* et peut-être aussi par *Cremohipparion forstenae*. *Cremohipparion licenti* pourrait être un descendant d'une forme de *Cremohipparion mediterraneum*.

Les espèces rapportées au genre *Hipparion* diffèrent en particulier des *Hippotherium* et des *Cremohipparion* par un certain nombre de caractères dérivés de la FPO, des dents et des os des membres. Alors que cette structure est bien développée chez les espèces des genres *Hippotherium* et *Cremohipparion*, la FPO des *Hipparion* se caractérise par un effacement partiel voire même total dans certains cas. Il est à souligner cependant que l'effacement (partiel ou total) de cette structure n'est pas propre à ce groupe mais il est observé aussi chez d'autres *Hipparion* [s. l.] pliocènes ou plio-quatérnaires. Alors que chez les *Hippotherium*, ou tout au moins les premiers représentants de ce groupe, les Mt III ne présentent pratiquement pas de facette articulaire pour le petit cunéiforme ou tout au plus à une très faible fréquence, chez les *Cremohipparion*, ce caractère est polymorphe dans la mesure où une partie des membres d'une même population présen-

tent une telle facette alors que d'autre partie ne la possède pas. En revanche, chez les espèces du genre *Hipparion*, une telle facette articulaire est observée de manière (presque) systématique sur tous les Mt III. Elle y est même généralement bien développée. Les proportions du museau (court et large), le développement d'une facette articulaire pour le petit cunéiforme sur les Mt III et les proportions sveltes des os des membres, etc. chez les espèces rapportées au genre *Hipparion* sont autant de caractères qui traduisent probablement une adaptation à un changement de l'environnement qui devient plus ouvert par rapport à celui (forestier) où évoluaient les *Hippotherium* et les *Cremohipparion*.

La révision de la systématique des espèces rapportées à ce groupe (*Hipparion*) permet de suggérer les regroupements et les synonymies suivantes :

— *H. dietrichi* est certainement synonyme d'*H. schlosseri*.

— *H. prostylum* / *dietrichi* est une lignée phylétique dont les différentes populations forment un *continuum* dans l'espace et dans le temps sans qu'elles rompent avec le schème de la forme-type.

— *H. coelophyes* est probablement une variante chinoise d'*H. prostylum* mais dont les proportions du museau sont moins robustes.

— *H. antelopinum* serait une forme vicariante d'*H. prostylum* [diétrichi], la forme abondante en Europe et en Iran.

— *H. hippidiodus* de Chine, *H. platygenys* de Moldavie, *H. urmiense* (= *H. campbelli*) d'Iran et *H. molayanense* d'Afghanistan sont fort probablement synonymes.

— Watabe (1992 : 84) a rassemblé dans « *H. hippidiodus*-group » des *Hipparion* [s. l.] de grande taille et dont la FPO est très peu développée ou quasi-absente, la BPO est plus ou moins large, l'ENI est peu profonde, les dents sont de grandes dimensions, les supérieures ont un protocône plus ou moins petit et arrondi et un faible (ou modéré) degré de plissement de l'émail dentaire, les métapodes ont de grandes dimensions et sont sveltes. Les espèces en questions sont *H. hippidiodus* de Chine, *H. platygenys* de Moldavie, *H. urmiense* (= *H. campbelli*) d'Iran et auxquelles il faudrait probablement rajouter aussi *H. molayanense* d'Afghanistan qui présente les mêmes caractéristiques morphologiques du crâne et en particulier ceux de la FPO et les mêmes caractères dentaires. Si la synonymie de ces espèces est confirmée, l'espèce chinoise (*H. hippidiodus* Sefve, 1927) est prioritaire mais le matériel ayant servi à définir *H. molayanense* est de loin plus représentatif puisqu'il est composé d'un riche matériel crânien, dentaire et post-crânien.

— *H. platyodus* et *H. ptychodus* sont surtout connus par leur morphologie crânienne, les éléments post-crâniens sont très rares. Mise-à-part une faible différence dans le développement de la FPO, les proportions crâniennes sont très proches.

Le genre *Proboscoidipparion* est le taxon supraspécifique prioritaire auquel doivent être rapportés tous les *Hipparion* [s. l.] de l'Ancien Monde à double boucle caballoïde (Forsten, 1999b). Si l'on accepte que la forme de la double boucle des dents jugales inférieures est un caractère important puisqu'il distingue les *Hipparion* [s. l.] de l'Ancien Monde en deux groupes principaux : un groupe où la double boucle est typiquement hipparionienne (*Hippotherium*, *Cremohipparion* et *Hipparion*) et un deuxième groupe (*Proboscoidipparion*, *Plesiohipparion* et *Eurygnathohippus*) où cette structure est plus ou moins caballoïde. L'acquisition d'une telle structure caballoïde s'accompagne par l'acquisition d'autres caractères évolués (dont l'effacement de la FPO, caractères dérivés des os des membres et des dents, etc.) en fonction des quels ces *Hipparion* [s. l.] à double boucle caballoïde peuvent-être répartis entre trois sous-genres : *Proboscoidipparion*, *Plesiohipparion* et *Eurygnathohippus*.

Le sous genre *Proboscoidipparion* est un groupe morphologiquement homogène qui comprend deux

espèces endémiques de Chine et de Mongolie (*Proboscoidipparion sinense* et *Proboscoidipparion pater*) qui se distinguent entre elles essentiellement par la taille et la provenance stratigraphique. Outre la double boucle caballoïde, l'effacement de la FPO, l'état dérivé de certains caractères morphologiques des os des membres et les proportions basi-crâniennes de type caballin, ces deux espèces caractérisent par une ENI extrêmement profonde, caractère observé également chez d'autres espèces dans d'autres lignées telles que *Cremohipparion proboscideum* et *Cremohipparion licenti* (convergence?) mais avec un moindre degré de profondeur chez ces dernières.

Les espèces du sous-genre *Plesiohipparion* se caractérisent par une double boucle caballoïde, un effacement plus ou moins total de la FPO, et aussi par des caractères progressifs des os des membres (la présence sur l'extrémité articulaire proximale des Mc III d'une facette articulaire pour le trapézoïde, un *trigonum phalangis* des premières phalanges principales très développé) et du crâne (proportions basi-crâniennes dérivés de type caballin). Bien que ces caractères n'ont pas encore atteint un stade morphofonctionnel très avancé, ils sont néanmoins suffisants pour caractériser un taxon supra-spécifique d'autant plus que ce taxon regroupe trois espèces très proches mais vicariantes : *Plesiohipparion rocinantis*, *Plesiohipparion houfenense* et *Plesiohipparion turkanense*.

Les espèces du sous-genre *Eurygnathohippus* se caractérisent par une double boucle caballoïde associée à la présence constante d'un ectostylide plus ou moins développé sur les dents jugales inférieures définitives. Les espèces de ce groupe dont le crâne est connu, ne présentent pas de FPO, ont une ENI courte, un museau long et étroit, des proportions basi-crâniennes de type caballin. Les dents sont remarquablement hypsodontes et ont des couronnes plus ou moins droites. Les jugales supérieures ont en général un émail assez plissé et un protocône étiré dans le sens mésio-distal. La forme spécialisée de la symphyse est une autapomorphie d'*Eurygnathohippus cornelianum* et ne caractérise en aucun cas ce taxon supra-spécifique (*Eurygnathohippus*). *Eurygnathohippus libycum* est la dénomination spécifique prioritaire sur toutes les autres désignations des *Hipparion* [s. l.] à double boucle caballoïde et à ectostylide remarquablement développé sur les dents jugales inférieures caractères. *Eurygnathohippus hasumense* et *Eurygnathohippus afarensis* ont des morphologies dentaire et crânienne similaires et ne se distinguent que par la forme de la symphyse mandibulaire, conventionnelle chez le premier, de type « pré-cornelianum » chez le deuxième. Les caractères morphologiques des os des membres de ce groupe restent malheureusement mal documentés.

REMERCIEMENTS

Les auteurs expriment leur sincère gratitude à madame Maria-Teresa Alberdi pour ses critiques et suggestions qui ont amélioré la qualité de ce travail dans le fond et la forme. Les auteurs remercient aussi Monsieur Jorge Morales pour ses critiques constructives. Les auteurs expriment leurs vifs remerciements à tous les directeurs d'établissements et les responsables de collections pour leur accueil amical et les facilités qu'ils ont accordé à Samir Zouhri.

References

- Abel, O. (1926). Die Geschichte der Equiden auf dem Boden Noramerikas. *Verhandlungen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft*, 74 : 159-164.
- Aguirre, E. & Alberdi, M. T. (1974). *Hipparion* remains from the northern part of the Rift Valley (Kenya). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 77 : 146-156.
- Alberdi, M. T. (1974a). El género *Hipparion* en España : *Trabajos sobre Neógeno-Cuaternario*, 1-146.
- Alberdi, M. T. (1974b). Descripción del primer cráneo de *Hipparion* procedente del Neógeno de Teruel (España). *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Geol.)*, 72 : 5-14.
- Alberdi, M. T. (1986). The Pliocene species of *Hipparion* and their biostratigraphical meanings. *Geobios*, 19 : 517-522.
- Alberdi, M. T. (1989). A review of Old World hipparionine horses. In : Prothero, D.R. & Schoch R.M. (Eds.), *The evolution of Perissodactyls*: 234-61. Oxford University Press.
- Alberdi, M. T. & Alcalá, L. (1989-90). El género *Hipparion* en la fossa de Alfambra - Teruel. *Paleontologia i Evolució*, 23 : 105-109.
- Alberdi, M. T. et Alcalá, L. (1999). A study of new samples of the Pliocene *Hipparion* (Equidae, Mammalia) from Spain and Bulgaria. *Transactions of the Royal Society of Edinburgh : Earth Sciences*, 89 : 167-186.
- Alberdi, M. T. et Aymar, J. (1995). Etude et comparaison des restes d'*Hipparion crassum* Gervais (Perissodactyla, Mammalia) provenant de la nouvelle localité « Le Soler (Lit de la Têt) », Pyrénées Orientales, France. *Estudios Geológicos*, 51 : 75-82.
- Alberdi, M. T. & Bonadonna, F. P. (1987) - Evaluation of lower and middle Villafranchian chronostratigraphy. *Annal. Inst. Geol. Publ. Hungarici*, 70 : 85-91.
- Alberdi, M. T. et Gabunia, L. K. (1987). Comparaison of Georgian and Spanish Hipparions. *Bulletin of the Academy of Sciences of the Georgian SSR*, 118 : 641-644.
- Alberdi, M. T. et Montoya, P. (1988). *Hipparion mediterraneum* Roth & Wagner, 1985 (Perissodactyla, Mammalia) del yacimiento del Turoliense inferior de Crevillente (Alicante, Espana). *Estudios Geológicos*, 7 : 107-143.
- Alberdi, M. T. et Morales, J. (1981). Significado biostratigráfico del género *Hipparion* en España. *Teruel*, 66 : 61-66.
- Alberdi, M. T., Jimenez, E., Mazo, A. V., Sesé, C. et Soria, Y. D. (1984). Paleontología y biostratigrafía de los yacimientos villafranchienses de Las Higuerruelas y Valverde de Calatrava II (Campo de Calatrava, Ciudad Real). *Actas I Reunión de Estudios Regionales de Castilla-La Mancha*, 3 : 255-277.
- Antonius, O. (1919). Untersuchungen über den phylogenetischen Zusammenhang zwischen *Hipparion* and *Equus*. *Zeitschr. induct. Abstamm. Über. Vererb.*, 20 : 273-295.
- Arambourg, C. (1956). Sur les restes d'*Hipparion sitifense* Pomel des calcaires lacustres de Mascara (Oran). *Bulletin de la Société Géologique de France*, 6 : 817-827.
- Arambourg, C. (1959). Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. *Mémoire du Service de la Carte Géologique d'Algérie*, (n. s.), Paléontologie, 4 : 1-161.
- Arambourg, C. (1970). Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord. *Archives du Muséum national d'Histoire naturelle*, VII série, 10 : 1-128.
- Arambourg, C. et Piveteau J. (1929). Les vertébrés du Pontien de Salonique. *Annales de Paléontologie*, 18 : 59-138.
- Bernor, R. L. (1985). Systematic and evolutionary relationships on the hipparionine horses from Maragha, Iran (Late Miocene, Turolian age). *Palaeovertebrata*, 15 : 173-269.
- Bernor, R. L. et Armour-Chelu, M. (1997). Later Neogene hipparions from the Manonga Valley, Tanzania In : Harrison T. (Ed.), *Neogene Paleontology of the Manonga Valley, Tanzania*, Topics in Geology, Plenum Press. 14 : 219-264.
- Bernor, R. L. et Armour-Chelu, M. (1999a). Family Equidae. In : Heissig, K. (ed.), *The Miocene land Mammals of Europe*, 193-202.
- Bernor, R. L. et Armour-Chelu, M. (1999b). Toward an Evolutionary History of African Hipparionine Horses. In : Bromage T. G. & Schrenk F. (eds), *African Biogeography, Climate Change, & Human Evolution*. Oxford University Press, 189-215.
- Bernor, R. L. Heissig, K. et Tobien, H. (1987). Early Pliocene Perissodactyla from Sahabi, Lybia : In : Boaz N.T., El-Armaiti A., Gaziry A. W., de Heinzelin J. & Boaz D. D. (eds.), *Neogene Paleontology and Geology of Sahabi*, Alan R. liss, 233-254.
- Bernor, R. L. & Hussain, S. T. (1985). An assessment of the systematic, phylogenetic and biogeographic relationships of Siwalik hipparionine horses. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 5 : 32-87.
- Bernor, R. L., Koufos, G.D., Woodburne, M.O. et Fortelius, M. (1996). The evolutionary history and biochronology of European and Southwest Asian Late Miocene and Pliocene Hipparionine horses. In : Bernor R.L. et Mittmann H. W. (eds.), *The Evolution of Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press, New York, 307-338.
- Bernor, R. L. et Lipscomb, D. (1991). The systematic position of *Plesiohipparion* aff. *huangheense* (Equidae, Hipparionini) from Gülyazi, Turkey. *Mitteilung der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie*, 31 : 107-123.
- Bernor, R. L. et Lipscomb, D. (1995). A consideration of Old World hipparionine horse phylogeny and global abiotic processes. In : Vrba E. et al. (eds.), *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origin*. Yale University Press, 163-177.
- Bernor, R. L., Qiu, Z. et Hayek, L. A. (1990). Systematic Revision of Chinese Hipparion species Described by Sefve, 1927. *American Museum Novitates*, 2984 : 1-60.
- Bernor, R. L. et Tobien, H. (1989). Two small species of *Cremohipparion* (Equidae, Mammalia) from Samos,

- Greece. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und historische Geologie*, 29 : 207-226.
- Bernor, R. L., Tobien, H. et Woodburne, M.O. (1990). Patterns of Old World Hipparionine Evolutionary Diversification and Biogeographic Extension. In Lindsay *et al.* (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, 263-319.
- Bernor, R. L. & Tobien H., Hayek, L. A. et Mittmann, H. W. (1997). *Hippotherium primigenium* (Equidae, Mammalia) from the late Miocene of Höwenegg (Hegau, Germany). *Andrias*, 10 : 1-230.
- Bernor, R. L., Woodburne, M.O. et Van Couvering, J. A. (1980). A contribution to the chronology of some Old World Miocene faunas based on hipparionine horses. *Géobios*, 13 : 25-59.
- Christol, J. de (1832). Description d'*Hipparion*. *Annales des Sciences et de l'Industrie du Midi de France*, 1 : 180-181.
- Colbert, E. H. (1935). Distributional and phylogenetic studies on Indian fossil mammals. II. The relation of the Siwaliks of India as inferred by the migrations of *Hipparion* and *Equus*. *American Museum Novitates*, 797 : 1-15.
- Cope, E. D. (1889). A review of the North American species of *Hippotherium*. *Proceedings of the American Philosophical Society*, 23 : 357-361.
- Cooke, H. B. S. (1950). A critical revision of the Quaternary Perissodactyla of southern Africa. *Annals of the South Africa Museum*, 31 : 393-479.
- Crusafont, M. et Sondaar, P. Y. (1971). Une nouvelle espèce d'*Hipparion* du Pliocène terminal d'Espagne. *Palaeovertebrata*, 4 : 59-66.
- Depéret, C. (1890). Les animaux pliocènes du Roussillon. *Mémoires de la Société géologique de France*, Paléontologie, 3 : 1-194.
- Dietrich, W. D. (1942). Ältestquartäre Säugetiere aus der südlichen Serengeti, Deutsch-Ostafrika. *Palaeontographica*, 94 : 43-133.
- Eisenmann, V. (1976). Nouveaux crânes d'hipparions (Mammalia, Perissodactyla) Plio-Pleistocènes d'Afrique orientale (Ethiopie et Kenya) : *Hipparion* sp., *Hipparion* cf. *ethiopicum* et *Hipparion afarensis* nov. sp. *Géobios*, 577-605.
- Eisenmann, V. (1981). - Les caractères évolutifs des crânes d'*Hipparion* s. l. (Mammalia, Perissodactyla) et leur interprétation. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, 293 : 735-738.
- Eisenmann, V. (1982). - La phylogénie des Hipparions (Mammalia, Perissodactyla) d'Afrique d'après les caractères crâniens. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 85 : 219-227.
- Eisenmann, V. (1983). - Family Equidae. In : Harris, J. M. (ed.), 2. The fossil ungulates : Proboscidea, Perissodactyla and Suidae. *Koobi Fora Research Project*, 2 : 156-214.
- Eisenmann, V. (1985). - Les Equidés des gisements de la vallée de l'Omo en Ethiopie : In : Coppens Y. & Howell F. C. (Eds.), *Les faunes plio-pléistocènes de la basse Vallée de l'Omo (Ethiopie)*, tome 1 : *Perissodactyles, Artiodactyles (Bovidae)*. CNRS, 13-56.
- Eisenmann, V. (1995). - What metapodial morphometry has to say about some Miocene Hipparions. In : Vrba, E. S., Denton, G. H., Partridge, T. C., Burckle, L. H. (eds.), *Paleoclimate and Evolution, with Emphasis on Human Origins*. Yale University Press, 148-162.
- Eisenmann, V. et Brunet, M. (1973). - Présence simultanée de cheval et d'hipparion dans le Villafranchien moyen de France à Rocca-Neyra. *International colloquium on boundary between Neogene and Quaternary. Collected papers*, 4 : 104-122.
- Eisenmann, V. et Mein, P. (1996). - Revision of the faunal list and study of *Hipparion* of the Pliocene locality of La Gloria 4 (Spain). *Acta Zoologica Cracoviensis*, 39 : 121-130.
- Eisenmann, V. et Sondaar, P. (1989). Hipparions and the Mio-Pliocene boundary. *Bollettino della Società Paleontologica Italiana*, 28 : 217-226.
- Eisenmann, V. et Sondaar, P. (1998). Pliocene vertebrate locality of Aalta, Ankara, Turkey. 7. *Hipparion*. *Geodiversitas*, 20 : 409-439.
- Falconer, H. et Cautley, P. T. (1849). Equidae, Camelidae and *Sivatherium*. *Fauna Antiqua Sivalensis* Pt. 9.
- Forsten, A. (1968). Revision of the Palearctic *Hipparion*. *Acta Zoologica Fennica*, 119 : 1-134.
- Forsten, A. (1979). Analysis of samples of *Hipparion* (Mammalia, Perissodactyla) from the Concud localities, Turolian of Spain. *Géobios*, 12 : 283-290.
- Forsten, A. (1980). Hipparions of the *Hipparion mediterraneum* group from south-western USSR. *Annales Zoologici Fennici*, 17 : 27-38.
- Forsten, A. (1983). The preorbital fossa as a taxonomic character in Old World *Hipparion*. *Journal of Paleontology*, 54 : 686-704.
- Forsten, A. (1984a). Supraspecific grouping of Old World hipparions (Mammalia, Equidae). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 58 : 165-171.
- Forsten, A. (1984b). The sequence of some Chinese Ruscinian-Villafranchian fossil horses. *Neues Jahrb. Zentralbl. Geol. Paläontol.*, 9 : 549-559.
- Forsten, A. (1985a). *Hipparion primigenium* from Höwenegg/Hegau, FRG. *Annales Zoologici Fennici*, 22 : 417-422.
- Forsten, A. (1985b). Chinese Turolian *Hipparion* in the Largelius Collection. *Bulletin of the Geological Institutions of the University of Uppsala*, N. S., 11 : 113-124.
- Forsten, A. (1996). A review of Dietrich's hipparions from South Serengeti (Tanzania) and a comparison with similar materials. In : Stewart, K. M. & Seymour, K. L. (eds), *Palaeoecology and Palaeoenvironments of Late Cenozoic Mammals*. University of Toronto Press, 554-570.
- Forsten, A. (1997a). A review of Central Asiatic hipparions (Perissodactyla, Equidae). *Acta Zoologica Fennica*, 205 : 1-26.
- Forsten, A. (1997b). - Caballoïd hipparions (Perissodactyla, Equidae) in the Old World. *Acta Zoologica Fennica*, 205 : 27-51.
- Forsten, A. (1997c). - *Hipparion* from Santiga (Spain) and its biostratigraphic significance. *Paleontologica i Evolutio*, 30-31 : 77-82.
- Forsten, A. (1999). - Snout proportions in some Eurasian hipparions (Mammalia, Equidae) : taxonomic and functional implications. *Geodiversitas*, 21 : 255-278.
- Forsten, A. (2002). Latest *Hipparion* Christol, 1832 in Europe. A review of the Pliocene *Hipparion crassum* Gervais Group and others finds (Mammalia, Equidae). *Geodiversitas*, 24 : 465-486.
- Forsten, A. et Garevski, R. (1989). Hipparions (Mammalia, Perissodactyla) from Macedonia (Yugoslavia). *Geologica Macedonica*, 3 : 159-206.

- Forsten, A. et Krakhmalnaya, T. (1997) – The hipparions (Mammalia, Equidae) from the Late Miocene of Cherevichnoe on the northern Black Sea Coast, Ukraina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monatshefte*, 8 : 489-499.
- Flynn, L. J. et Bernor, R. L. (1987) - Late Tertiary mammals from Mongolian People's Republic. *American museum Novitates*, 2872 : 1-16.
- Gabunya, L. K. (1959). Histoire du genre *Hipparion* (traduit du russe par J. de Saint-Aubin et J. Roger). *Bureau de Recherches Géologiques et Minières*, Trd. 2696. Moscou / Paris. 570 p.
- Gaudry, A. (1873). Animaux fossiles du Mont Léberon (Vaucluse) : Etude sur les Vertébrés. Paris, Savy, 180 pp.
- Gentry, A. W. (1971). The earliest goats and other antilopes from the Samos *Hipparion* fauna. *Bulletin of British Museum (Natural history)*, 20 : 231-296.
- Geraads, D. (1987). Dating the northern African cercopithecids. *Human Evolution*, 2 : 19-27.
- Geraads, D., Amani F., Raynal J. P. et Sbihi-Alaoui F. Z. (1998). La faune de Mammifères du Pliocène terminal d'Ahl al Oughlam, Casablanca, Maroc. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sciences de la Terre et des Planètes*, 326 : 671-676.
- Gervais, P. (1859). *Zoologie et Paléontologie française (Animaux Vertébrés)*, 2^{ème} édition, Paris, 544 pp.
- Ginsburg, L. Heintz, E. et Sen, S. (1974). Le gisement pliocène à Mammifères de Aalta (Ankara, Turquie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, Série D*, 268 : 2739-2742.
- Gromova, V.I. (1952). Le genre *Hipparion*. Institut de Paléontologie, Académie des Sciences d'U.R.S.S. (en Russe), traduit en français par Saint Aubin, *Bureau de Recherches Géologiques et Minières, A.C.E.D.P.*, 12 : 1-473.
- Haughton, S. H. (1932). « The fossil Equidae of South Africa » , *Annals of the South Africa Museum*, 28 : 407-427.
- Hendey, Q. B. (1974). The Late Cenozoic Carnivora of the south-western Cape Province. *Annals of the South Africa Museum*, 63 : 1-369.
- Heintz, E. et Brunet, M. (1982). Une barrière géographique entre le sous-continent indien et l'Eurasie occidentale pour les faunes continentales du Miocène supérieur. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris, série II*, 294 : 477-479.
- Heintz, E., Ginsburg, L. et Sen, S. (1975). *Hipparion longipes* Gromova du Pliocène de Aalta (Ankara, Turquie), le plus dolichopodial des hipparions. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 78 : 77-82.
- Hensel, R. F. (1860/1). Über *Hipparion mediterraneum*. *Abh. Bayer. Akad. Wiss.*, 27-121.
- Hensel, R. F. (1862). Die Reste einiger Säugetierarten von Pikermi in der Münchener Sammlung. *Monatsber. K. Preuss. Akad. Wiss.* Berlin : 560-569.
- Hernandez-Pacheco E. (1921). La llanura manchega y sus mamíferos. *Memorias de la Comisión de Investigaciones Paleontológicas y Prehistoricas*, 28 : 1-41.
- Hill, A. (1995). Faunal and environmental change in the Neogene of East Africa : evidence from the Tugen Hills sequence, Baringo District, Kenya. In: E. S. Vrba, G. D. Denton, T. C. Partridge & L. H. Burckle (eds.), *Paleoclimate and Evolution with Emphasis on Human Origins*, Yale University Press, 178-193.
- Hill, A., Ward S. et Brown B. (1992). Anatomy and age of the Lothagam mandible. *Journal of Human Evolution*, 22 : 439-451.
- Hooijer, D.A. (1975). Miocene to Pleistocene Hipparions of Kenya, Tanzania and Ethiopia. *Zoologische Verhandelingen*, 142 : 1-80.
- Hooijer, D.A. (1976). The late Pliocene Equidae of Langebaanweg, Cape Province, South Africa. *Zoologische Verhandelingen*, 148 : 1-39.
- Hooijer, D. A. & Churcher, C. S. (1985). Perissodactyla of the Omo group deposits, american collections. In : *Les Faunes Plio-Pleistocènes de la Basse Vallée de l'Omo. Cahiers de paléontologie-Travaux de paléontologie est-africaine*. CNRS : 99-117.
- Hooijer, D. A. & Maglio, V. J. (1973). The earliest *Hipparion* south of Sahara, in the Late Miocene of Kenya. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 76 : 311-315.
- Hooijer, D. A. & Maglio, V. J. (1974). Hipparions from the late Miocene and Pliocene of Northwestern of Kenya. *Zoologische Verhandelingen*, 134 : 1-34.
- Hussain, S. T. (1971). Revision of *Hipparion* (Equidae, Mammalia) from the Siwalik Hills of Pakistan and India. *Bayerische Akademie der Wissenschaften, Mathematische-Naturwissenschaftliche Klasse, Abhandlungen*, 147 : 1-63.
- Ivaniev, L. N. (1966). On the question of the stratigraphic subdivision of the Cenozoic redbeds of the western Baikal area on the basis of paleontology. *Izv. Vostochno-sibirskogo Otd. Georg. Obshch. SSSR* 66, Irkutsk, 82-94. (En Russe).
- Joleaud, L. (1933). Un nouveau genre d'Equidé quaternaire de l'Omo (Abyssinie) : *Libyhipparion ethiopicum*. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 5 : 7-28.
- Kaup, J. J. (1833). Die zwei Urweltlichen pferdeartige Thiere welche in tertiären Sande bei Eppelsheim gefunden werden. *Nova Acta Academiae Caesareae Leopoldino-Carolinae*, 17 : 173-182.
- Kormos, T. (1911). Berichte über meine ausländische Studienreise im Jahre. *Jahr Ung. Geol. Reichsanst.*
- Koufos, G. D. (1982). *Hipparion crassum* Gervais, 1859 from the lignites of Ptolemais (Macedonia, Greece). *Proceeding of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 85: 229-239.
- Koufos, G. D. (1984). A new *Hipparion* (Mammalia, Perissodactyla) from the Vallesian (Late Miocene) of Greece. *Paläontologische Zeitschrift*, 58 : 307-317.
- Koufos, G. D. (1986). Study of Vallesian hipparions of the Lower Axios Valley (Macedonia, Greece). *Géobios*, 19 : 61-69.
- Koufos, G. D. (1987a). Study of the Pikermi hipparions. Pt. 1 : Generalites and taxonomy. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4^e série, section C, 9: 197-252.
- Koufos, G. D. (1987b). Study of the Pikermi hipparions. Pt. 2 : Comparaisons and odontograms. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4^e série, section C, 9 : 327-363.
- Koufos, G. D. (1987c). Study of the Turolian hipparions of the Lower Axios Valley (Macedonia, Greece). 1. Localité « Ravin des Zouaves-5 » . *Géobios*, 20 : 293-312.
- Koufos, G. D. (1987d). Study of the Turolian hipparions of the Lower Axios Valley (Macedonia, Greece). 2. Localité of « Prochoma -1 » (PXM). *Paläontologische Zeitschrift*, 61 : 339-358.

- Koufos, G. D. (1988a). Study of the Turolian hipparions of the Lower Axios Valley (Macedonia, Greece). 3. Localities of Vathylakkos. *Paleontologia i Evolution*, 22 : 15-39.
- Koufos, G. D. (1988b). Study of the Turolian hipparions of the Lower Axios Valley (Macedonia, Greece). 4. Localities of Dytiko. *Palaeovertebrata*, 18 : 187-239.
- Koufos, G. D. et Melentis (1984). The Late Miocene (Turolian) mammalian fauna of Samos island (Greece). Study of the collection of Palaeontological Museum of Mytilinii, Samos. 1. Carnivora. - *Science Annals of the Fac Physics Mathematics, University of Thessaloniki*, 22 : 175-193.
- Kretzoi, M. (1954). Bericht über die Calabrische (Villarranchische) Fauna von Kislang, Kom. *Fejér. Földtani Intézet. Evkönyve, Betürendes Mutató* 1953 : 239-265.
- Kretzoi, M. (1983). Gerinces indexfajok felső-neozoi refegtaneinkban *Hipparion*. M. *All Földtani Intézet. Evjelenése* A2 1981 : 513-521.
- Leakey, L. S. B. (1965). *Olduvai Gorge. 1951-1961*. Cambridge University Press.
- Leakey, L. S. B. (1971). *Olduvai Gorge, 3. Excavations in Beds I and II, 1960-1963*. Cambridge University Press.
- Leakey, M. G., Feibel, C. S., McDougall, I. & Walker, A. (1995). New four-million-year-old hominid species from Kanapoi and Allia Bay, Kenya. *Nature*, 376 : 565-571.
- Leidy, J. (1885). Rhinoceros and *Hippotherium* from Florida. *Proc. Acad. Nat. Sci.*, 37 : 32-33.
- Lindsay, E. H., Opdyke, N. D. & Johnson, N. M. (1980). Pliocene dispersal of the horse *Equus* and Late Cenozoic mammal dispersal events. *Nature*, 287 : 135-138.
- MacFadden, B. J. (1980). The Miocene horse *Hipparion* from North America and from the type locality in Southern France. *Palaeontology*, 23 : 617-635.
- MacFadden, B. J. & Bakr, A. (1979). The horse *Cormohipparion theobaldi* from the Neogene of Pakistan, with comments on Siwalik hipparions. *Palaeontology*, 22 : 439-447.
- MacFadden, B. J. & Woodburne, M. O. (1982). Systematics of the Neogene Siwalik hipparions (Mammalia, Equidae) based on cranial and dental morphology. *Journal of Vertebrate Paleontology*, 2 : 185-218.
- Matsumoto, H. (1927). On *Hipparion richthofeni* Koken. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ.*, Ser. II. 10 : 59-79.
- McKee, J. K., Thackeray, J. F. & Berger, L. R. (1995). Faunal assemblage seriation of southern African Pliocene and Pleistocene fossil deposits. *American Journal of Physical Anthropology*, 96 : 235-250.
- Matthew, W. D. (1929). Critical observation upon Siwaliks Mammals. *Bulletin of American Museum of Natural History*, 56 : 427-460.
- Mein, P. (1990). Updating of MN zones. In : Lindsay, E. H. et al. (eds.), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, 73-93.
- Meyer, H. von (1829). (*Equus angustidens*). *Taschenb. Ges. Mineral*, 23 : 280.
- Molina, E., Pérez-Gonzales, A. & Aguirre, E. (1972). Observaciones geológicas en el Campo de Calatrava. *Estudios Geológicos*, 18 : 3-11.
- Osborn, H. F. (1918). Equidae of the Oligocene, Miocene, and Pliocene of North America : Iconographic type revision. *American Museum of Natural History Memoirs*, 2 : 1-326.
- Pickford, M., Eisenmann, V. & Senut, B. (1999). Timing of landscape development and calcrete genesis in northern Namaqualand, South Africa. *South African Journal of Science*, 95 : 375-359.
- Pilgrim, G. (1910). Notices of new Mammalian genera and species from the Tertiaries of India. *Rec. Geol. Surv. India*, 40 : 63-71.
- Pirlot, P. R. (1956). Les formes européennes du genre *Hipparion*. *Memorias y comunicaciones del Instituto Geológico, Diputación Provincial de Barcelona*, 14 : 1-122.
- Pomel, A. (1897). Les Equidés. *Carte géologie de l'Algérie, Monographies de Paléontologie*, 12 : 1-44.
- Qiu, Z. X., Huang, W. L. et Guo, Z. H. (1987). The Chinese hipparionine fossils. *Palaeontologica Sinica*, N. S. 25, 1-250. (En chinois avec résumé en Anglais).
- Qiu, Z. X., Huang, W. L. et Kuo, Z. H. (1980). Notes on the first discovery of the skull of *Hipparion houfenense*. *Vertebrata Palasiatica*, 18 : 131-137.
- Raynal, J. P., Texier, J. P., Geraads, D. et Sbihi-Alaoui, F. Z. (1990). Un nouveau gisement paléontologique du Plio-Pléistocène du Maroc : Ahl al Oughlam (ancienne carrière Deprez). *Comptes rendus de l'Académie des Sciences Paris*, série II, 310 : 315-320.
- Roth, J. et Wagner, A. (1855). Die fissilen Knochenüberreste von Pikermi. *Bayerischen Akademie Wissen-schaften, Abhandlungen*, 7 : 361-464.
- Samson, P. (1975). Les Equidés fossiles de Roumanie. *Geologica Romana*, 14 : 165-352.
- Sefve, I. (1927). Die Hipparionen Nord-Chinas. *Palaeontologica Sinica*, série C, 4 : 1-91.
- Sen, S. (1998). Magnétostratigraphie et taux de sédimentation : quelques données sur les dépôts fluviaux, lacustres et marins du Néogène méditerranéen. *Bulletin de la Société Géologique de France*, (8), 4 : 161-166.
- Sen, S., Blicek, A., Bouvrain, G., Brunet, M., Geraads, D., Heintz, E. et Koufos, G. (1997). Late Miocene Mammals from Taghar, Khurd Kabul bassin, Afghanistan. *Annales de Paléontologie (Vert. Invert.)*, 83 : 233-266.
- Sen, S., Heintz, E. et Ginsburg, L. (1974). Premiers résultats des fouilles effectuées à Aalta, Ankara, Turquie. *Bulletin of the Mineral Research and exploration Institute of Turkey*, 83 : 112-118.
- Skinner, M. F. & MacFadden, B. J. (1977). *Cormohipparion* n. gen. (Mammalia, Equidae) from the North American Miocene (Barstovian-Clarendonian). *Journal of Paleontology*, 51 : 912-926.
- Simpson, G. G. (1941). Large pleistocene felines of North America. *American Museum Novitates*, New York, 1136 : 1-27.
- Sondaar, P.Y. (1961). Les *Hipparion* de l'Aragon méridional. *Estudios Geológicos*, 17 : 209-305.
- Sondaar, P.Y. (1971). The Samos *Hipparion*. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, 74 : 417-441.
- Steininger, F. F., Berggren, W. A., Kent, D. V., Bernor, R. L., Sen, S. et Agusti, J. (1996). Circum-Mediterranean Neogene (Miocene and Pliocene) marine-continental chronologic correlations of European mammal units. In : Bernor, R. L. & Mittmann, H. W. (eds.), *The Evolution of Eurasian Neogene Mammal Faunas*, Columbia University Press, 7-46.
- Teilhard de Chardin, P. et Piveteau, J. (1930). Les Mammifères fossiles de Nihowan. *Annales de Paléontologie*, 19 : 1-134.

- Teilhard de Chardin, P. et Young, C. C. (1931). Fossil mammals from late Cenozoic of northern China. *Paleontologica Sinica*, fasc. C, 9 : 1-67.
- Tobien, H. (1986). Die jungtertiäre Fossilgrabungsstätte Howenegg im Hegau (Südwest-Deutschland) ein Statusbericht. *Carolinea*, 44 : 9-34.
- Van Couvering, J. A. et Miller, J. A. (1971). Late Miocene marine and non-marine time scale in Europe. *Nature*, 230 : 559-563.
- Van der Meulen, A.J. et van Kolfshoten, T. (1986). Review of the Late Turolian to Early Biharian mammal faunas from Greece and Turkey. *Memoire Società Geologica Italiana*, 31 : 201-211.
- Van Hoepen, E. C. (1930). Fossiele perde van Cornelia, O.V.S. *Paleontologische Navorsing van die Nationale Museum, Bloemfontein*, 2 : 13-24. (En Afrikaner).
- Van Hoepen, E. C. (1932). Die stamlyn van die sebras. *Paleontologische Navorsing van die Nasionale Museum, Bloemfontein*, II : 25-37. (En Afrikaner).
- Vekua, A. K. (1972). (The Kvabebi fauna of Akchagylia vertebrates). *Izd. Nauka*, Moskva. 360 pp. (En Russe).
- Villalta, J. F. de (1948). Una Nueva especie de *Hipparion* en el Villafranchiense. Museo de la Ciudad de Sabadell, 4 : 5-14.
- Villalta, J. F. de (1952). Contribución al conocimiento de la fauna de mamíferos fósiles del Plioceno de Villarroya (Logroño). *Boletín del Instituto Geológico y Minero de España*, 64 : 1-201.
- Villalta, J. F. de et Crusafonti, M. (1957). Les gisements de mammifères du Néogène espagnol. *Comptes Rendus de la Société Géologique de France*, 9-10.
- Wagner, A. (1850). Urweltliche Säugetiere-überreste aus Griechenland. *Abhandlungen Bayerischen Akademie Wissenschaften*, 5: 335-378.
- Watabe, M. (1992). *Evolution of Late Miocene Hipparion (Equidae, Perissodactyla) in Eurasia : its Pattern and Process*. Ph. D. of the University of Kyoto, 150 pp. (Inédit).
- Wehrli, H. (1941). Beitrag zur Kenntnis der Hipparionen von Samos. *Paläontologie Zeitschrift*, 22 : 321-386.
- Woodburne, M. O. (1989). *Hipparion* horses : a pattern of endemic evolution and intercontinental dispersal. In : Prothero, D.R. & Schoch, R.M. (eds.), *The evolution of Perissodactyls* : Oxford University Press, 234-261.
- Woodburne, M. O. & Bernor, R. L. (1980). On superspecific groups of some Old World hipparionine horses. *Journal of Paleontology*, 8 : 315-327.
- Zhegallo, V. I. (1971). Gippariony iz neoggenovykh otlozhenii Zapadnoi Mongolii i Tuvy. *Geologiya mezozoi i Kainozoi Zapadnoi Mongolii*, 98 : 98-119 (en Russe).
- Zhegallo, V. I. (1978). Gippariony tsentral'noj Azii : Sovmestnaja Sovetsko-Mongol'skaja paleontologicheskaja ekspeditsiya, Trudy, 7 : 1-152. (En Russe).
- Zouhri, S. (1992a). *Hipparion molayanensis (Mammalia, Perissodactyla) du Turolien (Miocène supérieur) de Molayan (Afghanistan). Description, comparaison et systématique*. Thèse de Doctorat de l'Université de Paris VII (2 vol.) (inédit).
- Zouhri, S. (1992b). *Hipparion molayanense* n. sp. (Perissodactyla, Equidae) du Turolien de Molayan (Afghanistan) et une nouvelle typologie des Hipparions turoliens de l'Ancien Monde. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 315 : 1555-1560.
- Zouhri, S. (1996). Un nouvel équidé, *Hipparion molayanense* nov. sp. dans le gisement turolien de Molayan en Afghanistan. *Géobios*, 29 : 437-454.
- Zouhri, S. et Ginsburg, L. (1997). Les hipparions du gisement miocène supérieur d'Aubignas (Ardèche, France). *Geodiversitas*, 19 : 633-640.
- Zouhri, S. et Ben Moussa, A. (2000). Les Hipparions (Mammalia, Equidae) du gisement miocène supérieur de Salonique et de Kara Bouroun en Grèce. *Geodiversitas*.
- Zouhri, S. (2002). *Révision systématique et analyse phylogénétique des Hipparion sensu lato (Mammalia, Equidae) de l'Ancien Monde*. Thèse d'Etat de l'Université Hassan II, Casablanca, 237 pp. (Inédit).

Recibido el 9 de mayo de 2004.
Aceptado el 20 de mayo de 2005.