

Périssodactyla

Du grec (périssós, impairs) et (dactylos, doigts)
Équidés-Tapiridés-Rhinocerotidés

Ordre de mammifères ongulés possédant un nombre impair de doigts aux postérieurs. La masse de l'animal repose sur son doigt médian. En opposition *Artiodactyla* (Camélidés) repose sur deux doigts médians.

En 1754, M^r Carl von Linné¹ appelait cet ordre particulier : *Jumentae*.²
En 1848, Sir Richard Owen³ proposa le terme *Périssodactyla* encore utilisé de nos jours.

Il n'est pas tout à fait juste. A toute règle son exception et quelques formes fossiles apparentées ne possèdent pas toujours de nombre impair de doigts (tapirs actuels).

Aujourd'hui, c'est la position de l'axe du membre, qui est plutôt pris en considération. Chez les animaux cités plus haut, cet axe passe par le doigt III, à la main comme au pied.

Le cheval actuel est l'aboutissement d'une lignée s'enracinant dans l'Éocène, jalonnée par des genres fossiles bien connus, présentant une adaptation croissante à la course.

Nombres d'informations peuvent être tirées des seuls os des membres et des dents car ils font partie de structures d'importance vitale pour les animaux : les dents renseignent sur le mode d'alimentation, tandis que les os reflètent le mode de locomotion. Pour comprendre l'évolution, il faut savoir où vivaient les animaux et à quels changements de l'environnement ils ont dû s'adapter.

L'évolution de la famille s'est faite essentiellement en Amérique du Nord, d'où sont parties plusieurs vagues de migration en direction de l'Eurasie et de l'Amérique du Sud.

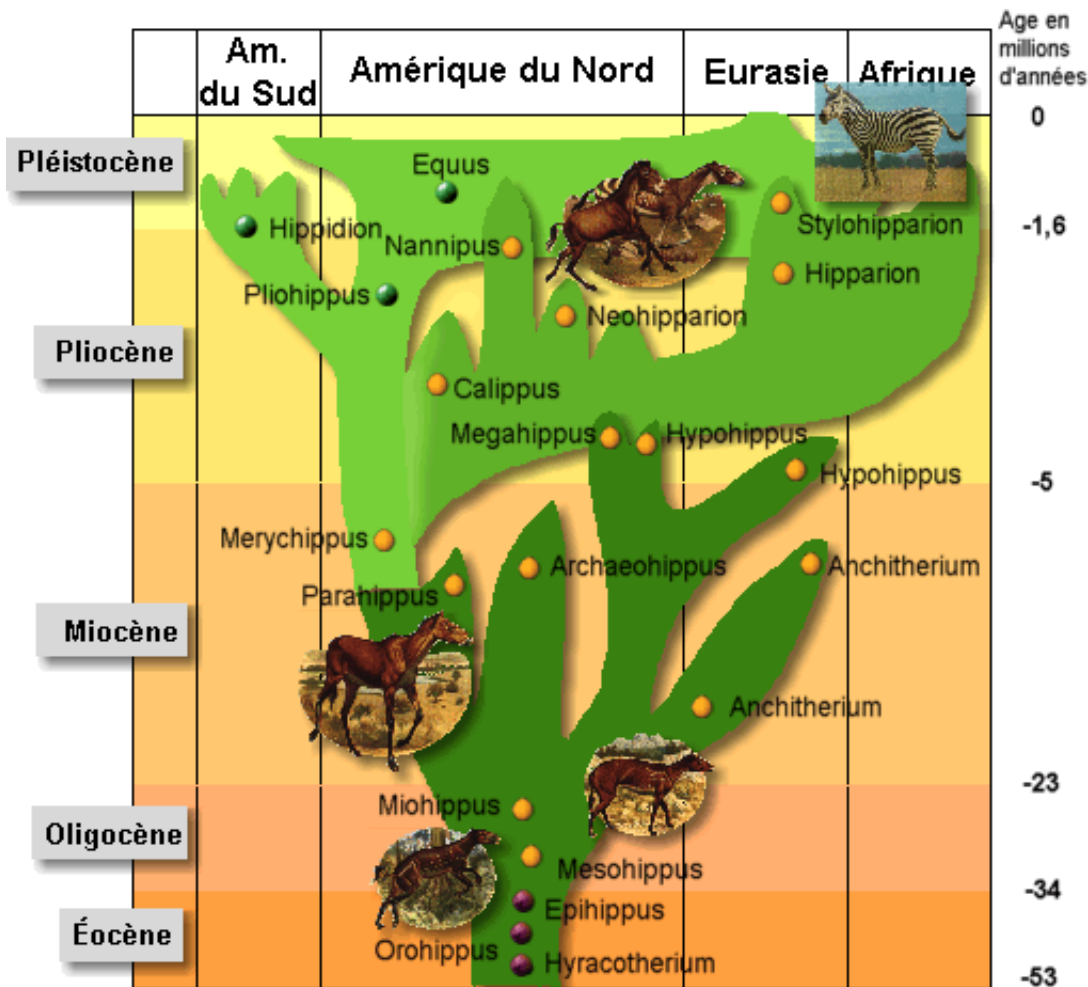
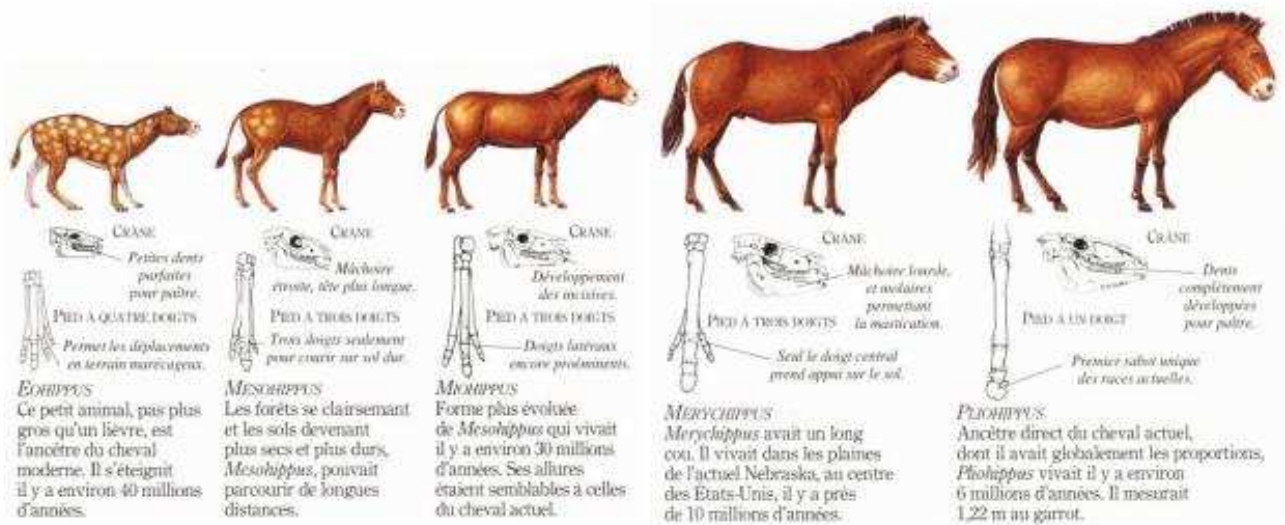
Il est tentant d'imaginer une lignée entre *Hyracotherium* et le cheval actuel. En réalité, l'évolution est extrêmement buissonnante. Plutôt qu'imaginer des lignées, il vaut mieux penser à des époques où certains « modèles » d'Équidés ont prospéré.

¹ (1707-1778), médecin et botaniste suédois. Il établit la nomenclature, universellement adoptée par la suite, qui désigne tout être vivant par ces deux noms latins, générique et spécifique. En 1735 sa classification des plantes, qui reposait sur leur sexualité a fait scandale et devait être abandonnée ; il quitta la Suède, où il revint en 1738 pour y être couvert d'honneurs.

Linnéen, enne

² Si c'est du latin : traduit en français par bétail, ânesse en portugais.

³ (1804-1892), naturaliste et paléontologue évolutionniste anglais.

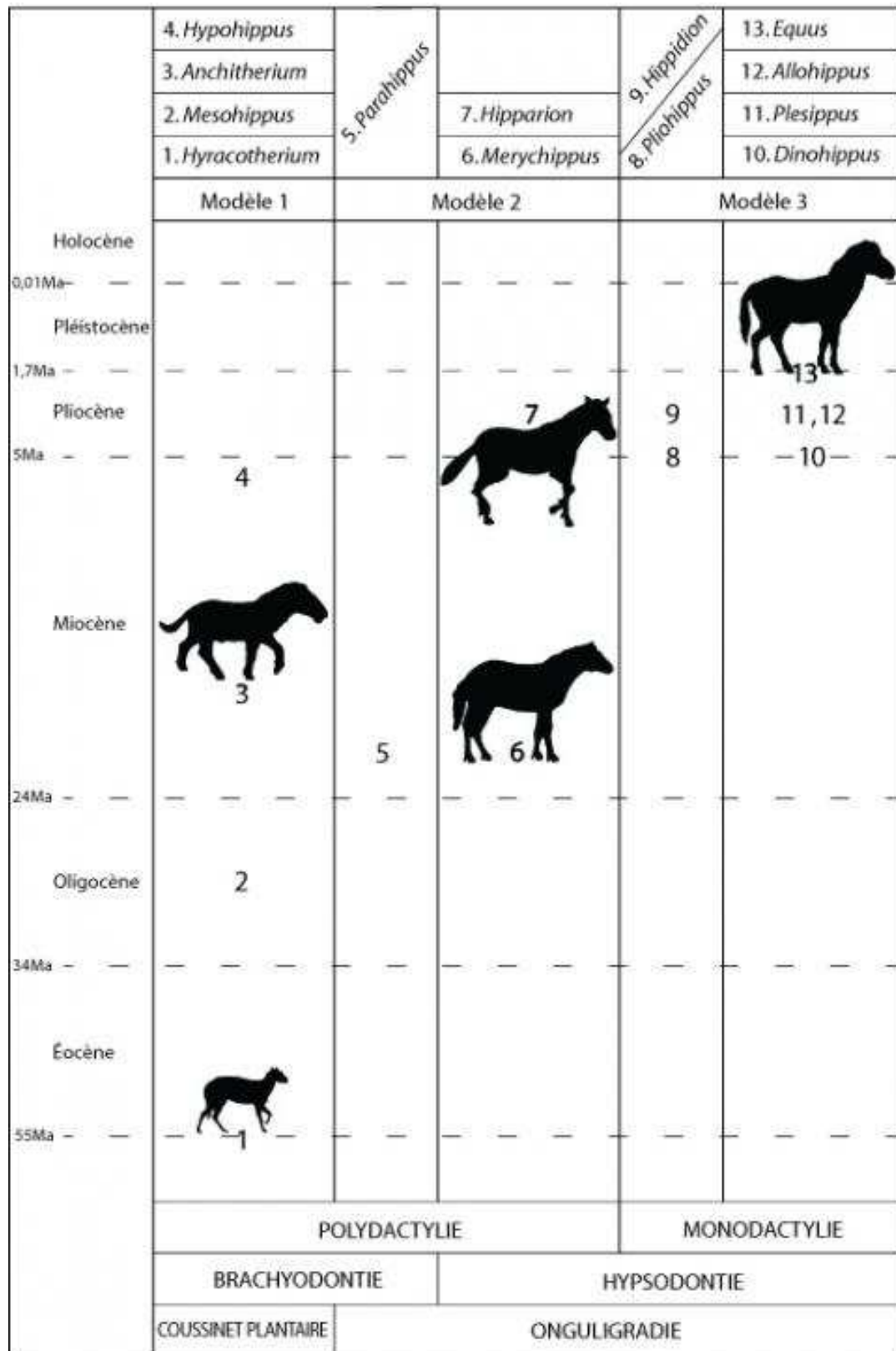


Nombre de doigts au membre antérieur :

- 1 doigt
- 3 doigts
- 4 doigts

■ brouteurs de feuilles ■ brouteurs d'herbes

Figure 3. Évolution schématique des équidés



De façon schématique, on peut distinguer trois modèles principaux.

Le premier modèle (de *Hyracotherium* à *Hypohippus*), comprend des formes où les quatre ou trois doigts sont fonctionnels. Les phalanges courtes reposent sur le sol par l'intermédiaire d'un coussinet plantaire (comme chez les tapirs actuels). La souplesse des pattes constitue une bonne adaptation au milieu forestier.

Les couronnes basses des dents (dites brachyodontes) sont entièrement sorties de la mâchoire, où seules les racines sont cachées. Cette brachyodontie a depuis longtemps été interprétée comme l'indice d'un régime alimentaire « tendre », à base de feuilles plus que d'herbes. Cette interprétation, hypothétique, fut confirmée lorsque le contenu gastrique miraculeusement conservé d'un Équidé de l'Éocène moyen fut découvert dans des schistes bitumineux en Allemagne. Son examen au microscope électronique mit en évidence une structure typique de feuilles. Progressivement, des crêtes d'émail unissent les tubercules dentaires d'abord isolés. Comme chez les Tapirs, ces dents sont adaptées à couper tiges feuilles.

Ce premier modèle s'observe de l'Éocène au Miocène supérieur, (50 Ma).

Pendant cette période, on note une tendance générale à l'accroissement de la taille, mais pas de modifications majeures des appareils dentaire et locomoteur. Ces formes dites « primitives » étaient parfaitement adaptées à leur milieu forestier.

Genres de l'Éocène et l'Oligocène, les : *Eohippus*, *Orohippus*, *Epihippus*, *Mesohippus*, *Miohippus*.

Eohippus : de la taille d'un chien, il avait quatre « orteils » aux antérieurs et trois aux postérieurs, tous atteignant le sol et servant à la locomotion, ne possédait pas de sabots.

Orohippus : crâne beaucoup plus court que celui du cheval actuel, quoique ses dents soient plus nombreuses et plus plates que celles de son ancêtre, adaptées à une nourriture plus dure. Son corps est plus mince et ses jambes plus longues (sauteur).

Epihippus : a continué l'évolution des dents de broyage de plus en plus efficaces, il avait cinq dents de joues grinçantes et courbées avec des crêtes bien formées.

Mesohippus : Un changement important se produit. C'est un petit cheval par ses proportions générales et la forme de son cerveau, plus gros que celui de ses prédécesseurs. Ses pattes avant ont trois doigts et il se tient principalement sur son majeur. Il a une molaire de plus, ses dents sont plus grandes mais restent celles d'un mangeur de feuilles. Un petit espace s'est formé, qui deviendra la barre des équidés modernes.

Miohippus : plus grand que la plupart des anciens des chevaux de l'Éocène inférieur. Il avait un crâne plus allongé, une fosse faciale plus profonde, plus développée. L'articulation des ses chevilles était légèrement différente. Il possédait aussi sur ses molaires supérieures une crête supplémentaire de forme variable, qui lui procurait une grande surface pour mâcher un fourrage assez résistant. Cela allait devenir une caractéristique des dents des espèces qui ont suivi.

Le deuxième modèle (*Parahippus*, *Merychippus*, *Hipparion*) est une réponse au changement climatique qui entraîne, vers le début du Miocène, le développement de prairie aux dépens des forêts.

On y observe des modifications majeures de l'appareil locomoteur, puis dentaire.

En terrain découvert, la locomotion demande d'autres qualités qu'en forêts. La souplesse des membres perd de son intérêt alors que la vitesse et l'endurance, pour échapper aux prédateurs, jouent un rôle plus important. Il en résulte les adaptations suivantes.

Fusion du radius et du cubitus et apparition d'une sorte de « quille-guide » qui canalise le mouvement en avant-arrière et limite les mouvements latéraux.

Les jambes se redressent par rapport au sol et le coussinet plantaire disparaît.

Grâce à l'allongement de la première phalange du doigt médian, l'animal se met sur la pointe de ce dernier. La surface de contact avec le sol diminue. Les doigts latéraux ne touchent plus terre que dans des conditions spéciales, (en terrain mou). Ils renforcent une articulation encore mobile latéralement, soumise à des contraintes accrues du fait de l'allongement de la phalange centrale et évitent ainsi l'"entorse".

Le passage d'un biotope forestier à un biotope ouvert s'accompagne d'adaptations. Toutefois, elles ne se sont pas produites exactement en même temps, ni à la même vitesse.

Parahippus : est déjà un animal de prairie par ses membres, alors que ses molaires brachyodontes l'on parfois fait classer parmi les animaux de forêt.

Merychippus : un changement contemporain à l'enrichissement en graminées de la végétation, se produit. Ses dents acquièrent une couronne haute, « hypsodonte », dont seule une petite partie est apparente, le reste est en réserve, caché dans l'os. Il remplacera progressivement la partie détruite par l'usure. L'espace entre les crêtes se remplit de ciment. Ces deux caractères donnent à l'animal une molaire presque inusable, adaptée à broyer de la nourriture abrasive telle que l'herbe, qui peut de plus porter entre ses brins du sable, lui-même très abrasif. Ce changement rencontrera un franc succès.

Merychippus, vit en troupeau et est le plus grand ayant existé jusqu'alors.

Son museau est plus long, sa mâchoire plus profonde et ses yeux plus écartés. Il est aussi plus intelligent et plus agile grâce à un cerveau plus gros.

Il est le premier à posséder la tête caractéristique des chevaux actuels.

Son pied est complètement soutenu par des ligaments, et le doigt III se termine par un sabot, sans coussinet charnu sur le fond. Dans quelques espèces, les doigts latéraux sont plus grands, alors que chez d'autres, ils sont réduits et ne touchent le sol qu'en pleine course.

Vers la fin du Miocène, *Merychippus* est un des premiers brouteurs rapides.

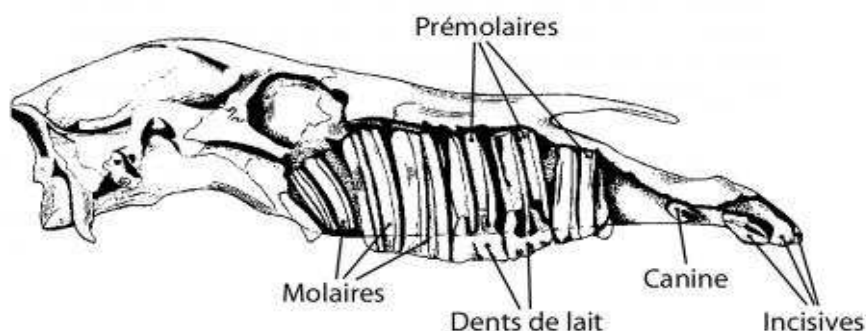
Il est à l'origine de beaucoup d'espèces différentes qui peuvent être réparties dans trois groupes importants. On parle souvent de cette explosion évolutive comme de la « radiation des Mérychippinés ».

Dans le premier groupe : *Hipparion*.

Deuxième groupe : *Protohippus*.

Dernier groupe : des Protos chevaux où les doigts latéraux finissent par disparaître, remplacés par des ligaments.

Figure 4. Section sagittale d'un crâne de Cheval montrant la place occupée par les dents à l'intérieur du maxillaire.



La famille vient de connaître sa première **radiation adaptative**⁴. Au Miocène, la flore s'enrichit en graminées (modification du milieu), ce changement favorise les individus qui, possèdent des molaires capables de broyer cette nourriture, néfaste pour les dents car elle contient de la silice (sélection naturelle).

Largement répandu dans toute l'Amérique du Nord *Merychippus* devient une véritable pouponnière d'espèces puis de genres. Son aire de répartition devait être fractionnée en populations plus ou moins isolées, phénomène de **spéciation**⁵, crée des sous espèces.

Plusieurs genres existent simultanément au Miocène : *Anchitherium* et *Hypohippus* migrent en Europe. D'autres et *Parahippus* ne quitteront pas le berceau natal.

Dans cette histoire, le cas *Merychippus* est particulièrement édifiant car il permet de voir en action le couple : modification du milieu et sélection naturelle.

La prairie américaine est un milieu hostile ou un animal tel que *Merychippus* ne peut se cacher pour échapper aux prédateurs. Il trouve son salut dans la fuite.

La sélection agit, alors sur les membres de l'animal. Les individus ayant de longs doigts médians sont plus rapides, échappant plus souvent aux prédateurs

Ce second modèle apparut au Miocène inférieur, (20 Ma) environ, évolue parallèlement au modèle précédent pendant tout le Miocène, puis parallèlement au modèle monodactyle (où les doigts latéraux ont disparu) suivant.

À la fin du Miocène, début Pliocène, jusqu'à 20 genres coexistent simultanément en Amérique du Nord. C'est la deuxième radiation adaptative.

Le dernier modèle comprend les genres *Dinohippus*, *Hippidion*, *Plesippus*, *Allohippus* et *Equus*

À la fin du Miocène, il y a environ 5 Ma, deux genres deviennent monodactyles : *Pliohippus* et *Dinohippus*.

Pliohippus : est peut-être à l'origine des Hippidions d'Amérique du Sud, animaux de grande taille, souvent trapus, aux premières phalanges très courtes, aux dents à couronnes basses. Les Hippidions ont surtout habité les montagnes et les hauts plateaux des Andes. Ils ont été contemporains de certains *Equus* particuliers appelés *Amerhippus*, et se sont éteints comme eux durant l'Holocène.

Dinohippus : lui, serait dans l'ascendance directe de *Plesippus*, *Allohippus*, et *Equus*, mais cette partie de l'évolution est très mal documentée. Dans ce modèle particulier, les premières phalanges sont beaucoup plus longues. Plusieurs muscles de la main et du pied se transforment en tendons et entrent dans la constitution d'un système à « ressort » comparable à un tremplin, qui épargne l'énergie et augmente l'endurance en terrain dur. Les dents sont en général très hypsodontes⁶. *Plesippus* et *Allohippus* (Fig. 5 A) se distinguent d'*Equus* (Fig. 5 C) par un crâne plus court relativement à la longueur de la face.

La longueur relative du crâne est-elle liée à un développement accru du cerveau chez *Equus* ? Nous l'ignorons !

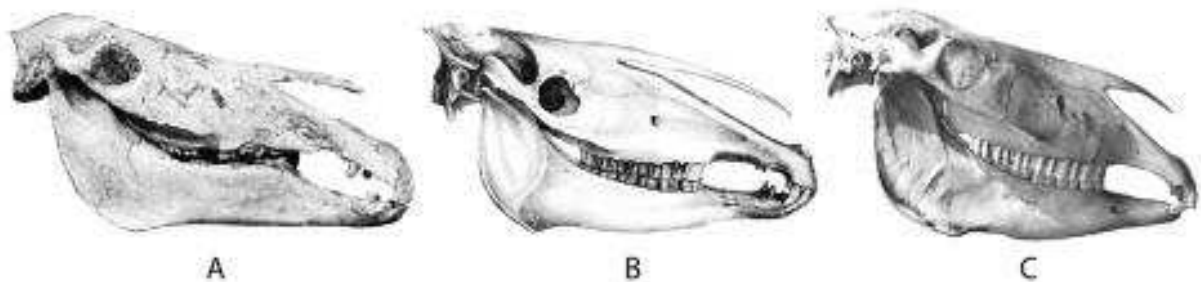
⁴ La radiation adaptative est un processus dans lequel une espèce ancestrale se diversifie en une multitude de nouvelles formes, en particulier lorsqu'un changement dans le biotope rend de nouvelles ressources disponibles, crée de nouveaux défis ou de nouvelles niches écologiques.

⁵ Apparition d'une nouvelle espèce par différenciation au sein d'une population.

⁶ Dents à croissance prolongée ou continue

Des représentants du genre *Plesippus* sont bien connus en Amérique du Nord, il y a 3 Ma. Ceux du genre *Allohippus* semble apparaître un peu plus tard et dérivent peut-être des premiers : ils se distinguent des *Plesippus* par une échancrure naso-incisive très longue (Fig. 5 A), mais qui n'atteint pas la profondeur extraordinaire qu'on trouve chez *Hippidion* (Fig. 5 B). Quoi qu'il en soit, c'est vers cette époque que les deux genres ont migrés en Eurasie. On trouve en effet des *Plesippus* et des *Allohippus* en Chine aux alentours de 2,5 Ma, ainsi que des *Allohippus* en Europe et un peu plus tard en Afrique.

Figure 5. Crânes de profil. A. *Allohippus*. B. *Hippidion*. C. *Equus przewalskii*.



Equus: Le modèle moderne

Nous avons vu que le modèle se distingue par un crâne relativement long. Le premier crâne connu d'*Equus* a été trouvé dans le désert d'AnzaBorrego, en Californie, et on lui suppose un âge d'environ 2 Ma, datation qui s'accorde heureusement avec les hypothèses récemment avancées par des biologistes moléculaires.

Pour démêler le buisson des parentés entre les espèces actuelles, les biologistes examinent les séquences d'ADN de certains gènes. Plus grandes sont les différences, plus est reculée l'époque où les espèces ont divergé. Toutefois, pour dater cette époque, il faut « remonter » l'horloge moléculaire, c'est-à-dire l'étalonner à partir d'un point, qui ne peut être suggéré que par la paléontologie.

Or il se trouve que nous connaissons, en Algérie, une espèce datée d'environ 0,7 Ma, qui appartenait certainement au modèle du Zèbre de plaine (actuellement très bien représenté en Afrique de l'Est et dans les zoos). En admettant qu'il s'agit du « premier » Zèbre de plaine, l'horloge moléculaire en déduit que le premier *Equus* est vieux de 2,3 Ma, donc proche de l'âge du crâne californien.

Les autres déductions moléculaires sont les suivantes.

Peu après la naissance du genre *Equus*, avant 1,6 Ma, l'ancêtre de toutes les espèces noncaballines se serait séparé de la lignée des Chevaux vrais. Les Hémiones (ânes sauvages) actuels se sont individualisés il y a environ 1 Ma, ce qui est en accord avec les quelques données paléontologiques dont nous disposons en Mongolie. Vers 0,8 Ma s'individualisent les Anes, puis très vite après, les Zèbres de Grévy, les Zèbres de plaines (le point de référence) et les Zèbres de montagne.

L'ordre exact n'est cependant pas certain.

La biologie moléculaire trouve une séparation très ancienne entre les vrais Chevaux et le reste des espèces actuelles. Des différences ostéologiques importantes s'observent au niveau du crâne et des dents jugales (molaires, prémolaires en opposition aux dents labiales, incisives) inférieures. Elles ne sont toutefois pas aussi grandes que ne le pourrait faire supposer une divergence précoce.

En outre, tous les fossiles de Chevaux vrais que nous connaissons sont beaucoup plus jeunes que l'âge escompté de 2 Ma. Bien sûr, de nouveaux fossiles pourraient combler cette lacune. Mais une

autre explication est possible : l'incapacité où se trouve la biologie moléculaire à examiner les gènes des espèces qui n'ont pas survécu à ce jour. Il est plausible que les Chevaux vrais, issus d'un groupe fossile sans autres descendants actuels, ne puissent être distingués de leurs « frères ». En l'absence d'autres représentants de ce groupe c'est à eux qu'on attribue une origine aussi ancienne.

Les Chevaux

Les chevaux les plus anciens trouvés en Amérique du Nord (Texas) sont probablement âgés de 0,7 Ma et ne peuvent, en tout état de cause, avoir plus de 0,9 Ma. Ceux que nous connaissons bien en Europe (Allemagne) sont vieux de 0,5 Ma. Apparemment donc, les Chevaux ont migré dans l'Ancien Monde, tout comme les *Anchitherium*, les *Hipparion* et les premiers *Plesippus-Allohippus*, en traversant le détroit de Béring, ou plutôt le pont terrestre qui, lorsque le niveau des océans était bas, reliait l'Amérique du Nord et l'Asie.

Une vaste province faunique, au nord-est de la Mongolie, était centrée sur ce pont, débordant sur l'Alaska et le Yukon à l'Est et sur la Sibérie Orientale à l'Ouest. Certains auteurs pensent que cette région, appelée « Béringidia » par les auteurs soviétiques, fut le berceau des Caballins plutôt que leur lieu de passage. Le crâne d'un Cheval ancien, ressemblant à celui du Texas, a été trouvé dans cette région (Adytcha), mais on ne sait rien de son âge, sinon qu'il est plus jeune que 0,7 Ma.

Le cheval du Texas est mieux connu. Il s'agit d'une forme de grande taille : les dents inférieures présentent des caractères typiquement caballins, inconnus auparavant, le crâne évoque aussi celui des chevaux actuels.

Durant les quelques centaines de milliers d'années qui suivent, la taille fluctue et on observe plusieurs modèles de Chevaux, plus ou moins adaptés à la course et à des alimentations abrasives. C'est surtout depuis le début de la dernière glaciation, il y a 100 000 ans environ, quand le refroidissement et l'assèchement climatique favorise le développement d'une végétation steppique, que les Chevaux deviennent abondants. Ils sont chassés par l'Homme et leurs restes sont bien représentés dans de nombreux sites préhistoriques.

Nous avons évoqué à plusieurs reprises l'extinction de certains Équidés anciens. Les causes sont presque toujours multiples :

Changements climatiques, concurrence avec d'autres Ongulés, apparition de nouveaux prédateurs.

Il nous reste à envisager une autre disparition massive, quoique non totale, à la fin du Pléistocène, il y a environ 10 000 ans.

Il semble en effet paradoxal que les chevaux aient été « introduit » en Amérique par Colomb et Cortez, alors que l'Amérique du Nord fut leur berceau et celui de toute leur famille. Il est également très étonnant de les voir disparaître des faunes européennes, où ils étaient assez abondants durant tout le Pléistocène. La disparition des Chevaux en Amérique, comme en Europe, s'inscrit ici dans un cadre plus vaste, celui des grandes extinctions qui ont accompagné et suivi la fin de la dernière époque glaciaire, il y a environ 10 000 ans. Ces extinctions touchent également les Mammouths, Rhinocéros laineux, Bisons, les Megaceros (grands cerfs des tourbières) et bien d'autres Mammifères.

Il est probable que, là encore, plus d'un facteur soit en cause :

Chasse trop efficace, appauvrissement en quantité et en variété de la végétation, remplacement des herbages par des forêts à cause du réchauffement accompagné d'une augmentation de l'humidité.

Par chance, la plupart des *Equus* africains (Zèbres et Anes sauvages) et une partie des *Equus* asiatiques et européens (Chevaux, Hémiones) furent épargnés et l'Homme pu se livrer à divers essais de domestication, depuis plus de 5 000 ans.