

Hipparions (Mammalia, Equidae) du Miocène supérieur et du Pliocène de Salonique (Grèce), collection Arambourg et Puyhaubert (MNHN, Paris)

Samir ZOUHRI

Département de Géologie, Faculté des Sciences Aïn Chock,
B.P. 5366 Maârif, Casablanca (Maroc)
Zouhri@facsc-achok.ac.ma

Abelkhaleq BEN MOUSSA

Département de Géologie, Faculté des Sciences Abdelmaleq Essaâdi,
B.P. 2121 Tétouan (Maroc)
abenmoussa@hotmail.com

Zouhri S. & Ben Moussa A. 2000. — Hipparions (Mammalia, Equidae) du Miocène supérieur et du Pliocène de Salonique (Grèce), collection Arambourg et Puyhaubert (MNHN, Paris). *Geodiversitas* 22 (2) : 269-292

RÉSUMÉ

Une étude détaillée de l'ensemble des éléments du squelette (crânes, dents et os des membres) des hipparions de la collection Arambourg et Puyhaubert confirme la présence à Salonique d'*Hipparion dietrichi*, 1941 et d'*Hipparion matthewi* Abel, 1926 ; deux espèces souvent citées à Salonique mais aussi deux Hipparions plus rares, *Hipparion* cf. *mediterraneum* Roth & Wagner, 1855 et une forme robuste et de grande taille, *Hipparion* sp. En outre, elle met en évidence pour la première fois l'existence d'une autre espèce, *Hipparion* cf. *longipes*, à Karabouroun. Les hipparions des différents points fossilifères de Salonique proviennent de niveaux stratigraphiques légèrement différents, Vallésien supérieur (MN 10)? et Turolien (MN 11 à MN 13). La localité de Karabouroun serait Pliocène (Ruscinien, MN 15).

MOTS CLÉS

Hipparion,
Equidae,
Perissodactyla,
Mammalia,
Miocène supérieur,
Pliocène,
Salonique,
Grèce.

ABSTRACT

Hipparions (Mammalia, Equidae) from the Late Miocene and Pliocene of Saloniki (Greece), collection Arambourg and Puyhaubert (MNHN, Paris).

A detailed study of all skeletal elements (skull, teeth and limb bones) of hipparions from the different localities of Saloniki (Greece) confirms the presence of *Hipparion dietrichi*, 1941, *Hipparion matthewi* Abel, 1926 and probably *Hipparion cf. mediterraneum* Roth & Wagner, 1855 in this locality, together with *Hipparion* sp., a more robust and higher taxa. On the other hand, one other species is hereby evidenced: *Hipparion cf. longipes* from Karabouroun. The hipparions from Saloniki come from different stratigraphic levels of the late Vallesian (MN 10)? and Turolian (MN 11-MN 13). The locality of Karabouroun could be attributed to Pliocene (Ruscinian, MN 15).

KEY WORDS

Hipparion,
Equidae,
Perissodactyla,
Mammalia,
Late Miocene,
Pliocene,
Saloniki,
Greece.

INTRODUCTION

Salonique est systématiquement cité dans la littérature comme l'un des gisements classiques du Miocène supérieur tout autant que les deux autres localités grecques, Pikermi et Samos. Or, le matériel fossile, exhumé au début du siècle dans cette région, provient en fait de plusieurs points fossilifères différents par leur situation géographique et par leur cadre chronologique. Ce matériel constitue la collection Arambourg et Puyhaubert conservée au Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle à Paris. La faune de Salonique a été étudiée par Arambourg & Piveteau (1929) qui la qualifièrent de « Vertébrés pontiens » et la comparèrent à celles de Pikermi, Velès, Maragha et Samos. Les hipparions ont été alors attribués à *Hipparion gracile* Kaup, 1833, appellation aujourd'hui abandonnée puisqu'elle est synonyme d'*H. primigenium* Von Meyer, 1829. Depuis et sans faire l'objet d'une étude détaillée, les hipparions de Salonique sont systématiquement cités dans la littérature, principalement à l'occasion de comparaisons avec les hipparions de même âge géologique et/ou de même situation géographique ou encore lors d'analyses phylogénétiques ou biogéographiques du groupe. Cependant, le nombre d'espèces et l'attribution taxinomique des hipparions de Salonique changent en fonction des années et des auteurs.

Ainsi, d'après Arambourg & Piveteau (1929), les hipparions de Salonique ressemblent à ceux de Pikermi et furent alors attribués à *H. gracile*. Pirlot (1956) a suggéré ensuite la présence d'une autre espèce, *H. mediterraneum* Roth & Wagner, 1855. Forsten (1968) a catalogué Salonique parmi les gisements à *H. mediterraneum* et *H. matthewi* Abel, 1926. Plus tard, en se fondant sur les caractères morphologiques de la fosse préorbitaire, Woodburne & Bernor (1980) ont regroupé les hipparions de l'Ancien Monde dans quatre groupes supraspécifiques sans modifier fondamentalement leurs dénominations taxinomiques. Les crânes de Salonique ont été répartis alors entre les groupes 2 et 3 et probablement aussi le groupe 4 que ces auteurs réservent à *H. matthewi*. Par la suite, Woodburne *et al.* (1981) spécifient la présence à Salonique d'*H. mediterraneum*, *H. matthewi* et *H. cf. prostylum* Gervais, 1849. D'après la longueur de la BPO, Forsten (1983) a identifié dans ce gisement *H. proboscideum* Studer, 1911, *H. dietrichi* Wehrli, 1941 et *H. matthewi*. Koufos (1984, 1986, 1987, 1988) a décrit les hipparions d'une dizaine de localités récemment explorées dans cette région ; en plus des espèces citées ci-dessus, il a trouvé *H. macedonicum* Koufos, 1984 et *H. periafricanum* Villalta & Crusafont, 1957. L'étude de ce matériel originel des gisements de Salonique ne se serait imposée si la question du nombre et de la position taxinomique exacte des

hipparions de Salonique avait été résolue d'après une étude détaillée fondée sur l'ensemble des éléments du squelette (crânes, dents et os post-crâniens), à l'instar des autres localités grecques, Samos (Sondaar 1971 ; Forsten 1980) et Pikermi (Koufos 1987a, b).

Les mesures détaillées concernant les crânes, dents et os des membres sont données en neuf tableaux. Les comparaisons ont été faites avec les hipparions du pourtour méditerranéen et particulièrement ceux décrits dans la même région par Koufos (1984, 1986, 1987c, d, 1988a, b) et par Forsten & Garevski (1989).

ABRÉVIATIONS

AMNH	American Museum of Natural History, New York ;
BPO	barre pré-orbitaire (distance entre l'orbite et la fosse-pré-orbitaire) ;
DAP	diamètre antéro-postérieur ;
ENI	échancrure naso-incisive ;
FPO	fosse pré-orbitaire ;
<i>H.</i>	<i>Hipparion</i> ;
M	molaire supérieure ;
m	molaire inférieure ;
Mc III	métacarpien principal ;
Mt III	métatarsien principal ;
MNHN	Muséum national d'Histoire naturelle, Paris ;
PM	prémolaire supérieure ;
pm	prémolaire inférieure ;
Phal. I, II, III	première, deuxième et troisième phalanges principales ;
PXM	Prochoma, basse vallée de l'Axiros, Grèce ;
RC	Ravin C ;
RN	Ravin N ;
RP	Ravin de la Pluie, basse vallée de l'Axiros, Grèce ;
RX	Ravin X ;
RZO	Ravin des Zouaves, basse vallée de l'Axiros, Grèce ;
Q	quarry.

MÉTHODES

Les observations et mensurations ont été faites en suivant les recommandations de la Conférence

internationale sur les Équidés réunie à New York en 1981 (Eisenmann *et al.* 1988). L'indice d'hypsodontie des dents a été calculé d'après Staesche & Sondaar (1979). Les comparaisons ont été faites à l'aide de diagrammes de rapport ou « ratiodiagrams » de Simpson (1941). *H. mediterraneum* de Pikermi (Koufos 1987a) est la base de référence des « ratiodiagrams ».

LOCALITÉS ET MATÉRIEL

Les fossiles que regroupe la collection Arambourg et Puyhaubert du Laboratoire de Paléontologie du MNHN à Paris proviennent de nombreux points fossilifères dans la basse Vallée de l'Axiros en Macédoine, Grèce. Arambourg & Piveteau (1929 : 69-73) ont énuméré précisément sept gisements et discuté leurs positions stratigraphiques. Ces auteurs ont conclu cependant à l'uniformité stratigraphique des dépôts néogènes de la région de Salonique qu'ils rapportent au « Pontien classique » à l'exception de ceux de Karabouroun et Konikovo. Mercier (1968) a rapporté par la suite l'ensemble de ces dépôts au Miocène supérieur-Pliocène inférieur. Les nouvelles fouilles entreprises récemment dans la région (*cf.* Bonis *et al.* 1977, 1985, 1986, 1988 ; Koufos 1980) ont permis de mettre à jour de nouveaux gisements fossilifères et surtout ont contribué à éclaircir la stratigraphie de ces formations continentales (Bonis *et al.* 1988 ; Koufos 1990). Ainsi, les dépôts miocènes de la basse vallée de l'Axiros ont été subdivisés en trois formations d'âge Vallésien, Vallésien terminal/Turolien inférieur et Turolien supérieur, correspondant à trois biozones d'hipparions (Koufos 1990 : fig. 2).

Le matériel d'hipparions de Salonique du MNHN comprend une dizaine de crânes dont trois sont à peu près complets et bien conservés, deux autres auxquels manquent le museau, un fragment qui consiste en la région jugale droite, trois fragments très endommagés où seule la longueur de la série dentaire peut être mesurée et auxquels il faut rajouter un fragment crânien qui se résume au palais et museau. La collection est

TABLEAU 1. — Mesures en millimètres des crânes des hipparions de Salonique. Les numéros de mesures sont ceux utilisés par Eisenmann *et al.* (1988) d'après les recommandations de la Conférence Internationale sur les Équidés réunie à New York en 1981. **1**, longueur du museau ; **2**, longueur du palais ; **3**, longueur entre palais et vomer ; **4**, longueur entre vomer et basion ; **5**, longueur entre basion et bord antérieur des choanes ; **6**, longueur basilaire ; **7**, longueur (alvéolaire) des prémolaires ; **8**, longueur (alvéolaire) des molaires ; **9**, longueur (alvéolaire) de la série dentaire ; **10**, longueur des choanes ; **12**, largeur maximale des choanes ; **13**, largeur du palais entre PM4 et M1 ; **14**, largeur minimale du museau ; **15**, largeur du museau en arrière des troisièmes incisives (i3) ; **16**, longueur maximale de la fosse temporale ; **18**, largeur frontale ; **23**, longueur de la ligne oculaire antérieure ; **25**, hauteur faciale en avant de la PM2 ; **28**, diamètre antéro-postérieur de l'orbite ; **29**, diamètre dorso-ventral de l'orbite ; **30**, longueur de l'échancrure naso-incisive ; **31**, longueur jugale ; **32**, distance de l'orbite à la fosse pré-orbitaire (barre pré-orbitaire) ; **33**, longueur de la fosse pré-orbitaire ; **34**, distance du bord postérieur de la fosse pré-orbitaire au foramen infra-orbitaire ; **35**, hauteur de la fosse pré-orbitaire ; **36**, distance du bord ventral de la fosse pré-orbitaire à la crête faciale ; **37**, distance du foramen infra-orbitaire au bord alvéolaire de la série dentaire ; **38**, distance du bord postérieur de la fosse pré-orbitaire au bord alvéolaire des séries dentaires ; **O-PM2**, distance entre le bord antérieur de l'orbite et le bord antérieur de la deuxième prémolaire ; **f**, femelle ; **A**, adulte ; **J**, juvénile.

	74	75	76	1030	77	76a	86	85	84	82	81
1	92	92	—	—	—	101	—	—	—	—	—
2	101	99	103	97	—	102	—	—	—	—	—
3	84	76	82	87	—	—	—	—	—	—	—
4	—	—	—	(83)	—	—	—	—	—	—	—
5	—	—	—	(172)	—	—	—	—	—	—	—
6	—	380	—	—	—	—	—	—	—	—	—
7	72	66	71	—	77	—	69	—	—	—	—
8	63,5	60	60	62,5	61	—	53	—	—	—	—
9	133	125	130	—	138	137	121	—	142	132	—
10	58	(56)	54	60	—	—	—	—	—	—	—
12	35	—	40	40	(36)	—	—	—	—	—	—
13	60,5	—	59	59	63	55	—	—	—	—	—
14	36	30	—	—	—	37	—	—	—	—	—
15	57	58	—	—	—	58	—	—	—	—	—
16	—	69	—	—	—	—	—	—	—	—	—
18	—	—	—	(130)	—	—	—	—	—	—	—
23	—	300	—	—	—	—	—	—	—	—	—
25	68	77	—	—	—	—	—	—	—	—	—
28	—	62,5	—	—	—	—	—	—	—	—	—
29	—	54	—	—	—	—	—	—	—	—	—
30	97	102	—	—	—	—	—	—	—	—	—
31	145	136	—	150	—	—	—	—	—	—	—
32	40	37	42	41	38,5	—	25	35	—	—	41
33	—	—	—	(70)	—	—	—	—	—	—	—
34	—	49	45	47	48	—	—	—	—	—	—
35	(26)	35	—	33	39	—	—	33	—	—	—
36	29	40	28	28	30	—	—	—	—	—	—
37	53	55	—	41	44	—	—	—	—	—	—
38	64	78	63	73	80	—	—	—	—	—	—
O-PM2	139	140	143	136	—	—	—	—	—	—	—
Sexe	f	f	?	?	?	?	?	?	?	?	?
Age	A	A	A	A	A	?	A	J	A	?	A

riche en mandibules et fragments mandibulaires, séries dentaires et dents isolées, métapodes principaux (Mc III et Mt III), astragales, calcaneums et phalanges. Certains spécimens seulement, et en particulier les métapodes, portent une indication de la localité de leur provenance : Karabouroun, Bounardja (Ravin X, Ar et C), Vatiluk (Ravin N). Pour la plupart, la localité précise est inconnue.

À l'exception des autres gisements fouillés par C. Arambourg et J. Piveteau, la localité de Karabouroun (Karaburun) se situe hors de la zone comprise entre le Vardar et le Galiko. Cette localité serait d'âge Pliocène d'après Sondaar & Bruijn (1979). Les autres gisements sont difficiles à situer dans la stratigraphie établie par Bonis *et al.* (1986, 1988) et Koufos (1990). Les gisements de Bounardja et Vatiluk seraient d'âge Turolien.

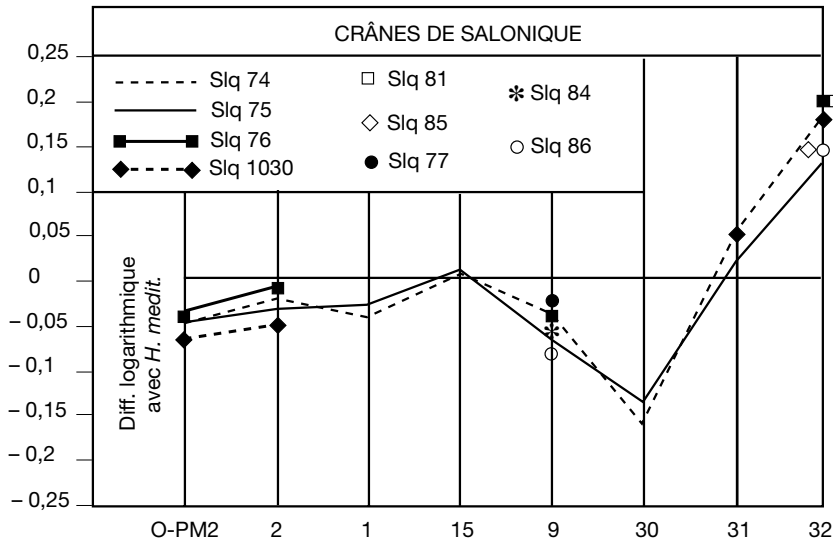


FIG. 1. — « Ratiodiagrammes » des crânes de Salonique d'après les mesures données dans le Tableau 1 comparés à ceux d'*Hipparion mediterraneum* de Pikermi. **O-PM2**, distance entre le bord antérieur de l'orbite et le bord antérieur de la deuxième prémolaire ; **1**, longueur du museau ; **2**, longueur 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 (= BPO).

SYSTÉMATIQUE

Ordre PERISSODACTYLA Owen, 1848

Famille EQUIDAE Gray, 1821

Genre *Hipparion* Christol, 1832

Hipparion dietrichi Wehrli, 1941

Hipparion gracile Kaup 1833. — Arambourg & Piveteau 1929 : 82-86, pl. IV, figs 1-4.

LOCALITÉS. — Bounardja (Ravin X) et localités inconnues.

MATÉRIEL. — Crânes n° Slq 74, 75, 76, 77, 1030 et fragments crâniens n° Slq 76a, 81, 82 et 85 ; mandibules n° Slq 290, fragment de mandibule n° Slq 289, hémimandibule droite n° Slq 294, fragments d'hémimandibules avec pm3-m1 n° Slq 295 et 303, avec pm4-m1 n° Slq 320, 322 et 296, avec pm2-m1 n° Slq 298, 299 et 307, avec pm2-pm4 n° Slq 325 ; symphyses n° Slq 260, 258, 259 et 284 ; série dentaire complète sans numéro et une autre avec n° Slq 199 à 203 + 127 ; séries supérieures incomplètes PM2-M1 n° Slq 100 à 102-190, PM2-PM4 n° Slq 119-11-110, avec PM2-PM3 n° Slq 19, avec M1-M2 n° Slq 94 ; série dentaire inférieure incomplète pm2-m2 sans numéro ; Mc III n° Slq 484, 485, 486, 487, 488 et

448 ; Mt III n° Slq 659, 665, 668, 663, 667, 549, 554 et 552 ; calcaneums n° Slq 657A, 504, 508, 507, 506 et 501 ; astragales n° Slq 657, 512, 523, 519, 525, 526, 515, 520, 521 et 500 ; phal. I n° Slq 626, 627, 628, 629, 630 et 660, phal. II n° Slq 638, 639, 640 et 661, phal. III n° Slq 641 et 642.

DESCRIPTION

À l'exception du fragment crânien n° Slq 86, les autres crânes de Salonique ont les mêmes dimensions (Tableau 1) et les mêmes proportions (Fig. 1). La FPO bien conservée sur les spécimens n° 74 (Fig. 2A), 76, 75, 77 et 1030 correspond à celle décrite par Woodburne & Bernor (1980) chez les hipparions du groupe supraspécifique 3 et à celle décrite par MacFadden (1980) chez le genre *Hipparion* s.s. Cette cavité se présente sous forme d'une dépression ovale, peu profonde, sans récessus postérieur et sans limite antérieure nette. Sa distance à l'orbite est très grande. Sur l'ensemble de ces spécimens, on peut également observer une fosse buccinatoire assez profonde et un foramen infra-orbitaire bien développé, situé dans la partie antérieure de la FPO. Sur les crânes

TABLEAU 2. — Mesures en millimètres des mandibules et hémimandibules des hipparions de Salonique. Les numéros de mesures sont ceux utilisés par Eisenmann *et al.* (1988). **2**, longueur du museau ; **3**, longueur (alvéolaire) des prémolaires ; **4**, longueur (alvéolaire) des molaires ; **5**, longueur (alvéolaire) de la série des dents jugales inférieures ; **7**, largeur du museau en arrière des troisièmes incisives (i3) ; **10**, hauteur du corps mandibulaire en arrière de la troisième molaire (m3) ; **11**, *idem* entre pm4 et m1 ; **12**, *idem* en avant de la deuxième prémolaire (pm2) ; **13**, longueur de la symphyse ; **14**, largeur minimale de la symphyse. Abréviation : **RX**, Ravin X.

Loc.	n°	2	3	4	5	7	10	11	12	13	14	Taxon
?	293A	—	—	74	—	—	105	67	54	—	—	<i>H. sp.</i>
?	293B	—	—	75	—	—	—	—	—	—	—	<i>H. sp.</i>
RX	294	—	84	72	163	—	—	—	47	—	—	<i>H. cf. med.</i>
?	290a	89	66	65	130	58	—	60	49	61	35	<i>H. dietr.</i>
?	289	—	65	—	—	54	—	—	—	56	39	<i>H. dietr.</i>

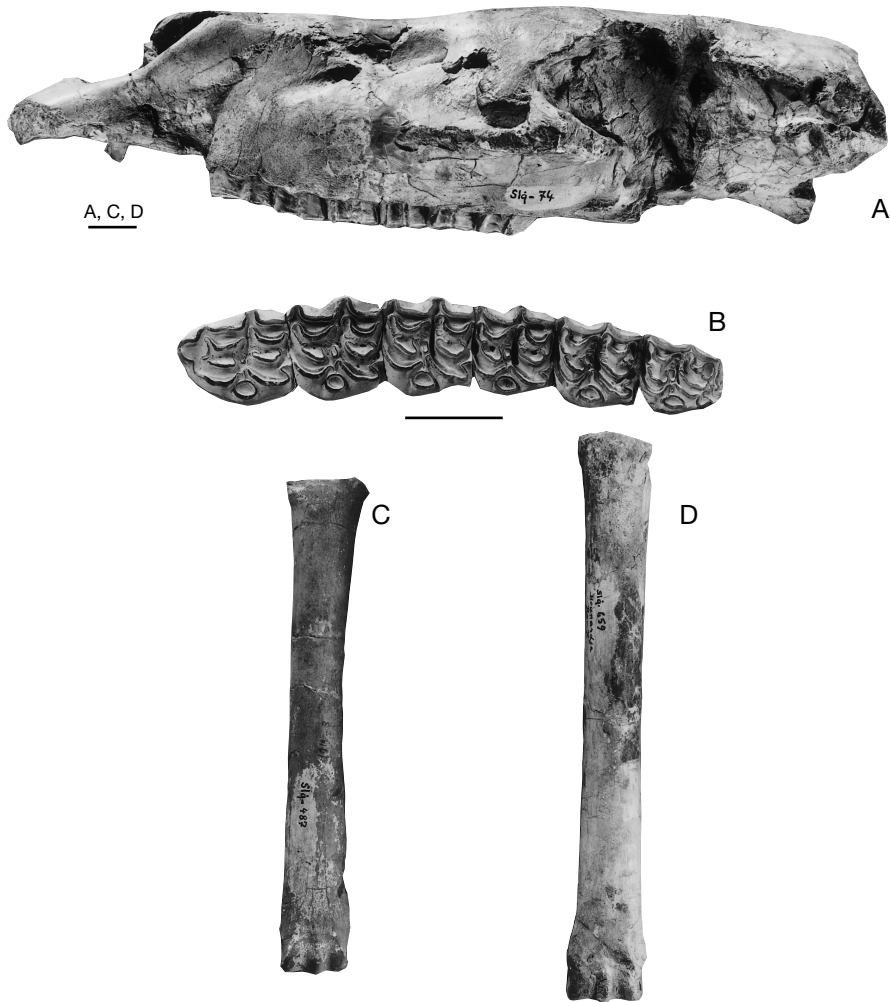


FIG. 2. — *Hipparion dietrichi*, Salonique. **A**, crâne n° Slq 74, vue de profil, côté gauche ; **B**, série dentaire gauche n° Slq 119 à 203 et 127, vue occlusale ; **C**, Mc III gauche n° Slq 487, vue dorsale ; **D**, Mt III gauche n° Slq 659, vue dorsale. Échelles : 2 cm.

TABLEAU 3. — Mesures en millimètres des métacarpiens principaux (Mc III) des hipparions de Salonique. Les numéros de mesures sont ceux utilisés par Eisenmann *et al.* (1988). 1, longueur maximale ; 3, largeur de la diaphyse au milieu ; 4, diamètre antéro-postérieur (DAP) au même niveau que 3 ; 5, largeur articulaire proximale ; 6, DAP articulaire proximal ; 7, largeur de la facette articulaire pour le magnum ; 8, largeur de la facette articulaire pour l'unciforme ; 9, *idem* pour Mc IV ; 10, largeur sus-articulaire distale ; 11, largeur articulaire distale ; 12, DAP de la quille articulaire ; 13, DAP minimal du condyle interne ; 14, DAP maximal du condyle interne. Abréviations : KB, Karabouroun ; RN, Ravin N.

Loc.	n°	1	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	Taxon
?	490	226	—	—	39	30	33	9	—	37	33	27	23	25	<i>Hipparion</i> sp.
?	489	222	30	—	—	—	—	—	—	38	34	26	23	25	<i>Hipparion</i> sp.
KB	?	—	26,4	23,5	43	30	36,5	10	5	—	—	—	—	—	<i>H. cf. longipes</i>
KB	?	—	—	—	—	—	—	—	—	—	35	—	—	—	<i>H. cf. longipes</i>
RN	615	234	(25)	—	38	27,5	33	9,5	4	33	31,6	29	24	26	<i>H. cf. mediterraneum</i>
?	484	218	22,4	20	33	23,5	28,5	9	4	29	29	—	—	—	<i>H. dietrichi</i>
?	485	218	24	20,5	35	25	31	8,6	4	32	30,5	26,8	21,3	—	<i>H. dietrichi</i>
?	486	219	23,8	21,6	—	—	—	—	4	32,5	31	25,5	21,5	23,7	<i>H. dietrichi</i>
?	487	221	24	22	36,5	25,3	31,2	10	5	31,5	30	26,6	21,4	24,6	<i>H. dietrichi</i>
?	488	—	24	22,6	34	25,5	30	9	4	—	—	—	—	—	<i>H. dietrichi</i>
?	648	—	—	—	32	24	29	8	4,5	30	28,5	25,5	21	23,5	<i>H. dietrichi</i>

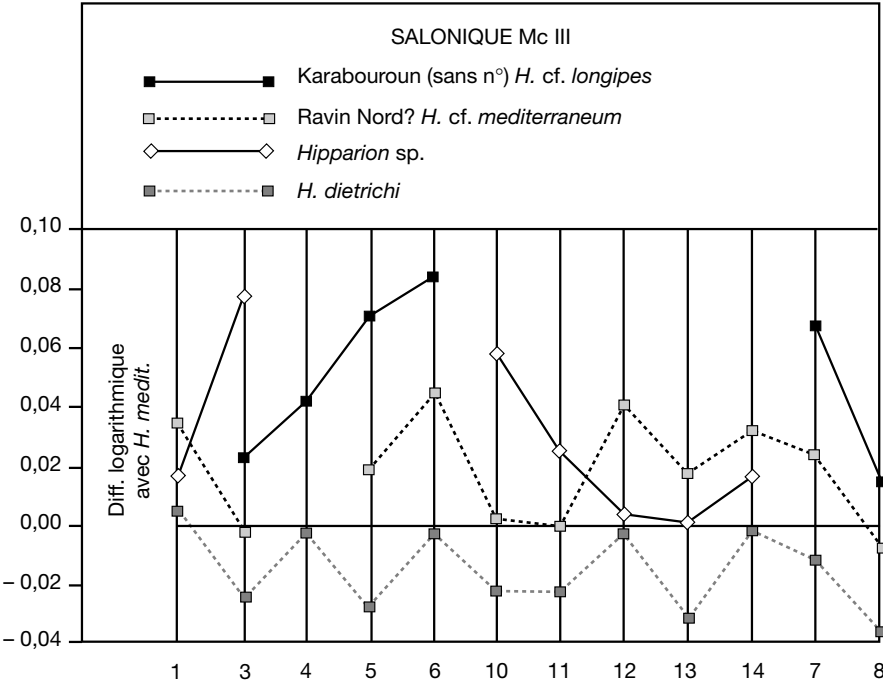


FIG. 3. — « Ratiodiagrams » des métacarpiens principaux d'*Hipparion* de Salonique d'après les mesures données dans le Tableau 3 comparés à ceux d'*Hipparion mediterraneum* de Pikermi. 1, longueur maximale ; 3, largeur de la diaphyse au milieu ; 4, diamètre antéro-postérieur (DAP) au même niveau que 3 ; 5, largeur articulaire proximale ; 6, DAP articulaire proximal ; 10, largeur sus-articulaire distale ; 11, largeur articulaire distale ; 12, DAP de la quille articulaire ; 13, DAP minimal du condyle interne ; 14, DAP maximal du condyle interne ; 7, largeur articulaire pour le magnum ; 8, largeur de la facette articulaire pour le cuboïde.

TABLEAU 4. — Mesures en millimètres des métatarsiens principaux (Mt III) des hipparions de Salonique. Les numéros de mesures sont les mêmes que pour le Tableau 3. 7, largeur articulaire pour le grand cunéiforme ; 8, largeur de la facette articulaire pour le cuboïde ; 9, *idem* pour le cunéiforme II. Abréviations : RX, Ravin X ; RC, Ravin C.

Loc.	n°	1	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	Taxon
RX	667	234	20	21	33	25	29,5	7	3	28	26	22	19	21	<i>H. matthewi</i>
RC	652	241	26	27	36,8	32	35	8	—	35	34,5	30	23	26,5	<i>H. cf. mediterraneum</i>
?	550	237	28	26,5	—	—	—	—	—	39	36	(30)	25,5	28,5	<i>H. cf. mediterraneum</i>
RX	659	254	25,5	26,5	—	34	—	9,8	—	36,2	35	28	23,2	25	<i>H. dietrichi</i>
RX	665	245	22	—	36	—	—	—	—	32	30	(26)	20	22,5	<i>H. dietrichi</i>
RX	668	255	(23)	24,5	36,5	30	33,5	10	5	32	31	29	22	26	<i>H. dietrichi</i>
RX	658	(242)	—	—	—	—	35	—	—	34	32	—	21	25	<i>H. dietrichi</i>
RX	663	255	20	24,5	33,5	28	—	—	—	30	30	27,5	21	24	<i>H. dietrichi</i>
RX	657	—	24,4	24,5	33,5	30	32,5	9	6	31,8	30	27	21,5	24	<i>H. dietrichi</i>
?	459	—	21,5	25	—	—	—	—	—	32,5	32	28	21,5	25	<i>H. dietrichi</i>
?	554	—	—	—	—	—	—	—	—	31	30	(26)	21	24,5	<i>H. dietrichi</i>

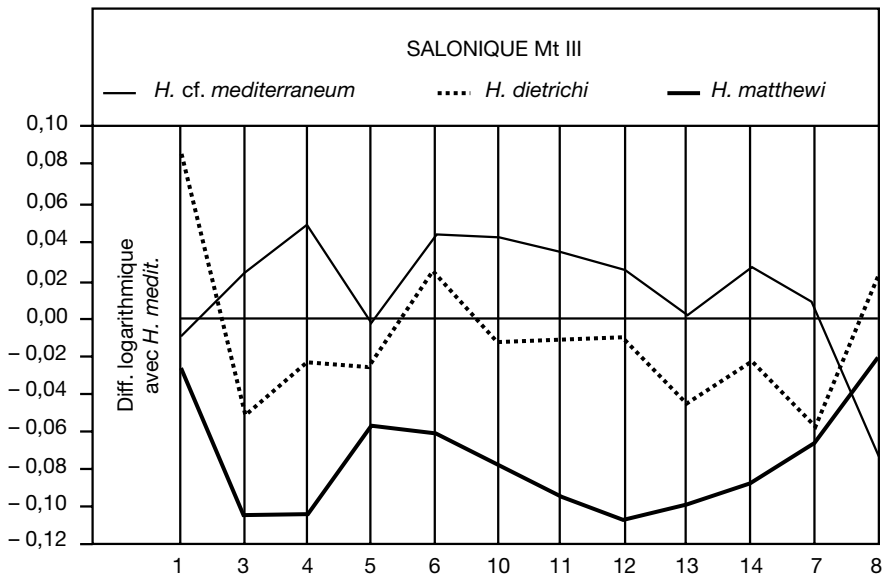


Fig. 4. — « Ratiodiagrammes » des métatarsiens principaux d'*Hipparion* de Salonique d'après les mesures données dans le Tableau 4 comparés à ceux d'*Hipparion mediterraneum* de Pikermi. Même système de mesures que pour les métacarpiens ; 7, largeur de la facette articulaire pour le grand cunéiforme ; 8, largeur de la facette articulaire pour le cuboïde.

où il est conservé, le museau est court et large (mesures 1, 15 ; Tableau 1 ; Fig. 1). L'ENI est peu profonde ; son bord postérieur se situe à la hauteur du bord antérieur de la PM2 (mesure 30 ; Tableau 1 ; Fig. 1). Les séries dentaires supérieures ont une longueur comprise entre 125 mm (valeur mesurée sur un crâne très âgé) et 142 mm. Les dents des séries crâniennes ont des dimen-

sions semblables à celles d'*H. prostylum* de mont Lubéron et *H. dietrichi* de Samos. Le degré de plissement de l'émail est faible : en moyenne 10 plis sur les PM3 et PM4, 12 sur les M1 et M2 (Fig. 2B). Le protocône a une forme plus ou moins arrondie à partir d'un faible stade d'usure. Le pli caballin est toujours simple et souvent peu développé. L'indice d'hypsodontie est de 237 à

TABLEAU 5. — Mesures en millimètres des calcaneums des hipparions de Salonique. Les numéros de mesures sont ceux utilisés par Eisenmann *et al.* 1988. 1, longueur maximale ; 2, longueur du segment proximal ; 3, diamètre transverse maximal ; 4, diamètre transverse minimal ; 5, diamètre transverse proximal ; 6, diamètre antéro-postérieur proximal ; 7, diamètre antéro-postérieur distal.

Loc.	n°	1	2	3	4	5	6	7	Taxon
?	505	102	67	23	30	46	47	52	<i>Hipparion</i> sp.
RX	657A	—	—	16,5	—	—	40	41,6	<i>H. cf. mediterraneum</i>
RC	651	101	64	21	30	425	44	43,5	<i>H. cf. mediterraneum</i>
?	499	105	65	18	31	45	—	—	<i>H. cf. mediterraneum</i>
?	503	93	63	17	29	42	42	45	<i>H. dietrichi</i>
?	504	91	60	16	26	38	—	40	<i>H. dietrichi</i>
?	508	96	63	17	28	40	38	42	<i>H. dietrichi</i>
?	507	95	63	18	27	40	41	40	<i>H. dietrichi</i>
?	506	87	58	16	27	39	39	41	<i>H. dietrichi</i>
?	501	—	58	17	26	39	39	—	<i>H. dietrichi</i>
?	510	80	53	15	27	37	35	35	<i>H. matthewi</i>
?	509	81	53	15	24	34	35	34	<i>H. matthewi</i>

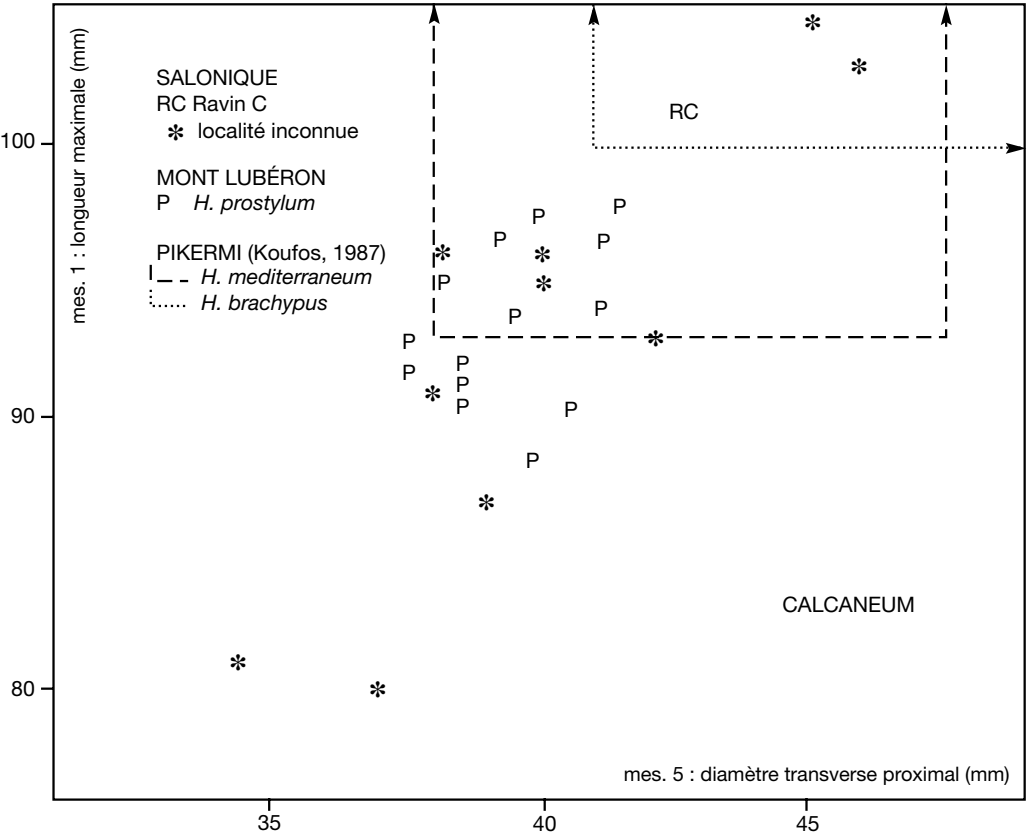


FIG. 5. — Diagramme de dispersion des longueurs maximales et diamètres transverses proximaux des calcaneums des *Hipparions* de Salonique, mont Lubéron et Pikermi.

TABLEAU 6. — Mesures en millimètres des astragales des hipparions de Salonique. Les numéros sont ceux utilisés par Eisenmann *et al.* 1988. 1, hauteur maximale ; 2, hauteur interne de la poulie ; 3, diamètre transverse distal ; 4, largeur de la poulie ; 5, diamètre transverse articulaire distal ; 6, diamètre antéro-postérieur articulaire distal ; 7, diamètre antéro-postérieur maximal.

Loc.	n°	1	2	3	4	5	6	7	Taxon
RC	651	52	53	25	49	40	30	43,3	<i>H. cf. mediterraneum</i>
RX	657B	46,5	47	22	46	35	29	39,5	<i>H. cf. mediterraneum</i>
?	525	50	—	23	52	40	32	46	<i>H. dietrichi</i>
?	523	54	50	21,5	49	41	33,5	45	<i>H. dietrichi</i>
?	519	56	50	23	48	38	30	44	<i>H. dietrichi</i>
?	521	53	50	24	—	38	31	42	<i>H. dietrichi</i>
?	512	50	—	24	—	36	28	—	<i>H. dietrichi</i>
?	526	—	47,5	21,5	—	—	—	—	<i>H. dietrichi</i>
?	515	51	51	24	—	—	—	—	<i>H. dietrichi</i>
?	500	—	50	—	—	41	30	—	<i>H. dietrichi</i>
?	520	50	—	22	47	37	28	—	<i>H. matthewi</i>
?	517	47	47	23,5	47	36,5	28	39	<i>H. matthewi</i>
?	511	46	46	22	—	34	26,5	37	<i>H. matthewi</i>
?	528	47	45,5	—	—	35	27	—	<i>H. matthewi</i>
?	518	46	46,5	21	44	34	25,5	37	<i>H. matthewi</i>
?	524	42	43	21	40	31	23	35	<i>H. matthewi</i>
?	514	45	44	21	42	33	26	36	<i>H. matthewi</i>
?	513	—	46	21,5	44	35	26	37	<i>H. matthewi</i>

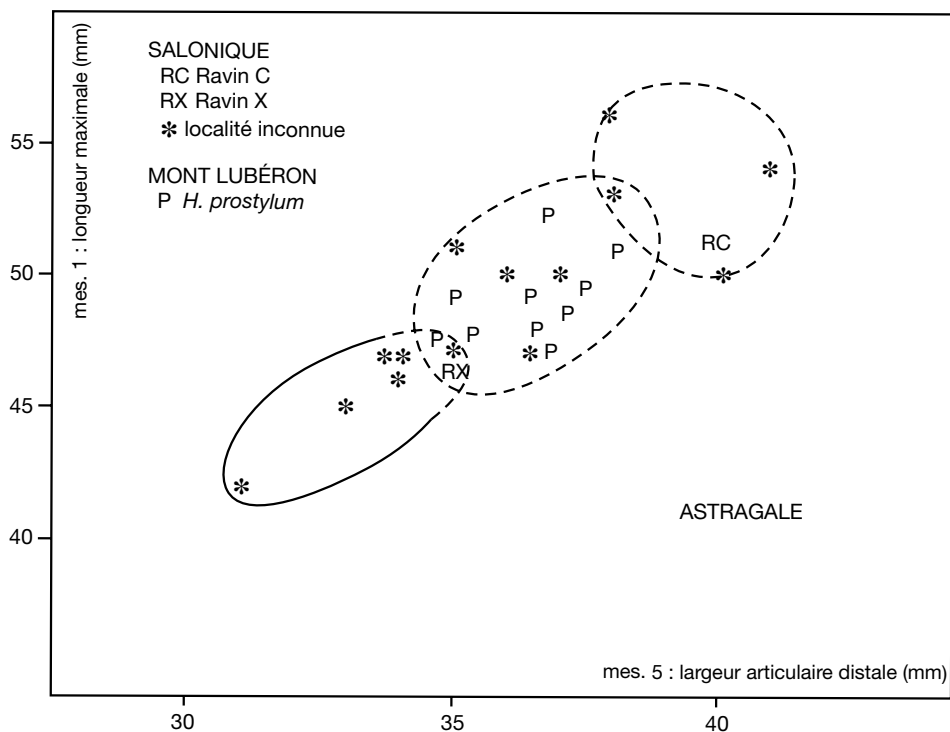


FIG. 6. — Diagramme de dispersion des longueurs maximales et largeurs articulaires distales d'astragales d'*Hipparions* de Salonique et de mont Lubéron.

TABLEAU 7. — Mesures en millimètres des premières phalanges principales des hipparions de Salonique. Les numéros de mesures sont ceux utilisés par Eisenmann *et al.* 1988. 1, longueur maximale ; 2, longueur antérieure ; 3, largeur minimale ; 4, diamètre transverse proximal ; 5, diamètre antéro-postérieur proximal ; 6, diamètre transverse sus-articulaire ; 7, diamètre transverse distal ; 8, diamètre antéro-postérieur articulaire distal ; 9, longueur minimale du *trigonum phalangis* ; 10, longueur sus-tubérositaire (médiale) ; 11, longueur sus-tubérositaire externe (latérale) ; 12, longueur sous-tubérositaire interne ; 13, longueur sous-tubérositaire externe ; 14, diamètre transverse articulaire distal.

Loc.	n°	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	Taxon
KB	?	74	68	27	39	34	33	32	19	(32)	61,5	62	11,5	12	12	<i>H. cf. longipes</i>
?	653	62	55	27	37	31,5	30	31	19	(28)	40	41	21	20	19	<i>H. cf. mediterraneum</i>
?	?	60	54	24	34	28,5	28	27,5	18,5	32,5	46	46,5	13	12	18,5	<i>H. dietrichi</i>
?	629	57	51	21,5	30	25	24	25	15	30	44	43	11	12	17	<i>H. dietrichi</i>
?	628	56,5	—	22	33	27	25	26	16	33	—	—	—	—	17,5	<i>H. dietrichi</i>
?	627	56	51	22	30	25	26	26	16	31	—	—	—	—	17	<i>H. dietrichi</i>
?	630	55	—	21	31	26	—	—	—	—	—	—	—	—	—	<i>H. dietrichi</i>
?	660	57	49	—	34	—	—	28	—	—	—	—	—	—	—	<i>H. dietrichi</i>

TABLEAU 8. — Mesures en millimètres des deuxièmes phalanges principales des hipparions de Salonique. Les numéros de mesures sont ceux utilisés par Eisenmann *et al.* 1988. 1, hauteur maximale ; 2, hauteur antérieure ; 3, diamètre transverse minimal ; 4, diamètre transverse proximal ; 5, diamètre antéro-postérieur proximal ; 6, diamètre transverse distal ; 7, diamètre antéro-postérieur articulaire distal.

Loc.	n°	1	2	3	4	5	6	7	Taxon
?	645	41	31,5	28	36,5	27,5	31,5	20	<i>H. cf. mediterraneum</i>
?	661	35	26	24	30	22,5	25	18	<i>H. dietrichi</i>
?	640	34	26,5	25,5	30,5	22	28	18	<i>H. dietrichi</i>
?	639	36	27	24	29	22	25	17	<i>H. dietrichi</i>
?	638	35	27	24,5	30	23	26	17,5	<i>H. dietrichi</i>

TABLEAU 9. — Mesures en millimètres des troisièmes phalanges principales des hipparions de Salonique. Les numéros de mesures sont ceux utilisés par Eisenmann *et al.* 1988. 1, longueur du bord postérieur de la surface articulaire jusqu'à l'extrémité antérieure ; 2, longueur antérieure ; 3, largeur maximale ; 4, largeur articulaire ; 5, diamètre antéro-postérieur de la surface articulaire ; 6, hauteur maximale.

Loc.	n°	1	2	3	4	5	6	Taxon
?	655	47	43	48	34,5	25	36	<i>H. cf. mediterraneum</i>
?	617	40	41	32	26	17	23	<i>H. matthewi</i>
?	641	42	39	37	—	19	—	<i>H. dietrichi</i>
?	642	42	42	—	—	—	20	<i>H. dietrichi</i>

246 pour des PM3-PM4 isolées et de 256 à 263 pour des M1-M2 isolées. Les séries dentaires inférieures ont une longueur moyenne de 130 mm. Les dents jugales inférieures ont une double boucle typiquement hipparionienne. L'ectostylide n'a été observé que sur les dents lactéales. L'indice d'hypsodontie est de 190 pour une pm3 ou pm4 isolée à peine entamée par l'usure et de 214 et 225 pour deux m1 ou m2 vierges.

Cinq Mc III et une extrémité distale de cet os dont la localité précise est inconnue ainsi que neuf Mt III ou fragments de ce métapode en provenance du Ravin X de Bounardja et de localité imprécise sont rapportés à cette espèce. Les Mc III et Mt III entiers (Fig. 2C, D) ont une taille moyenne, une diaphyse mince et une largeur articulaire distale identique à celle mesurée au niveau des tubérosités sus-articulaires (respec-

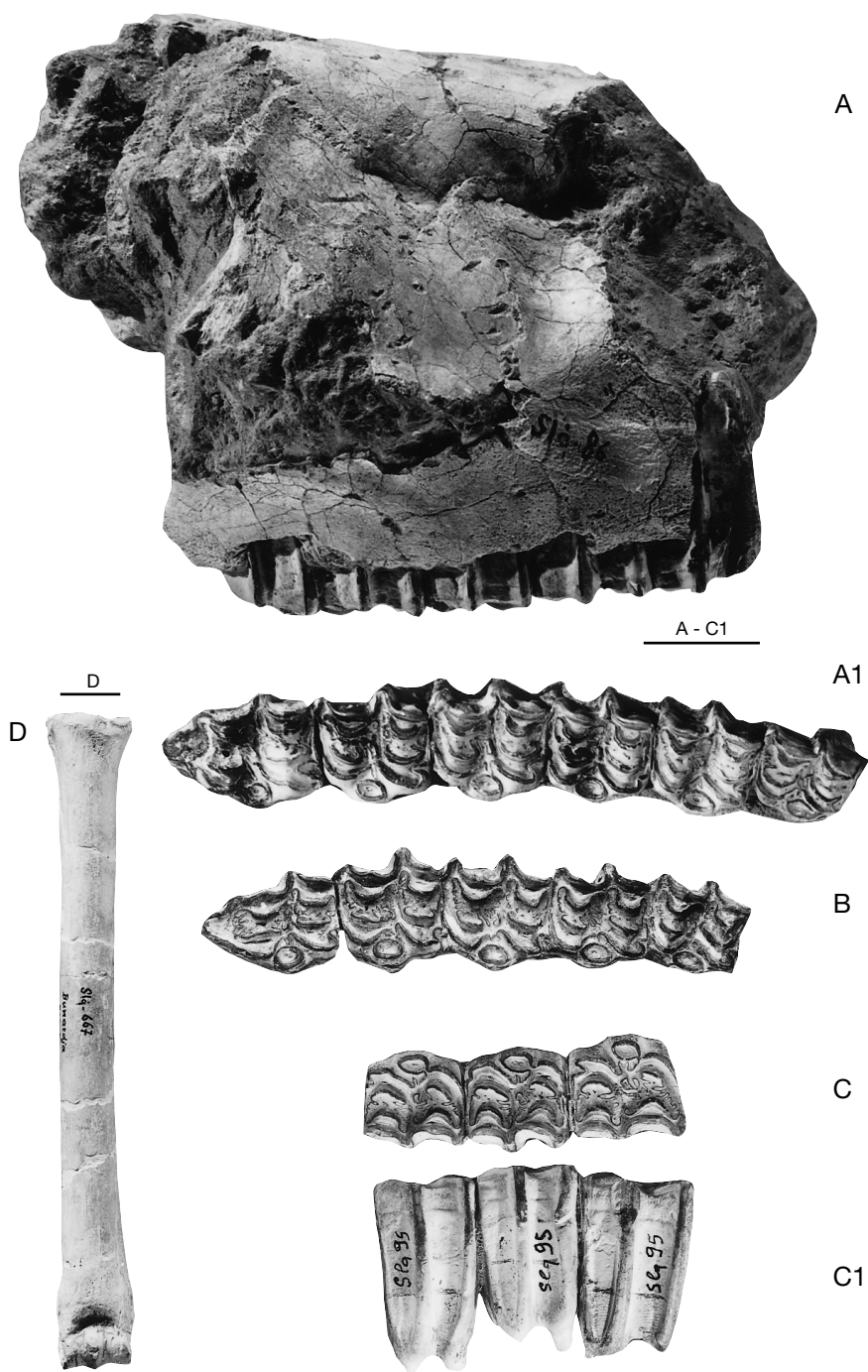


FIG. 7. — *Hipparion matthewi*, Salonique. **A-A1**, fragment crânien n° Slq 86 ; A, vue de profil, côté droit ; A1, série dentaire (PM2-M3) gauche ; **B**, série dentaire supérieure gauche incomplète (PM2-M2) n° Slq 92, vue occlusale ; **C-C1**, PM3-M1 n° Slq 95 ; C, vue occlusale ; C1, vue vestibulaire ; **D**, troisième métatarsien (Mt III) droit n° 667, vue dorsale. Échelles : 2 cm.

tivement mesures 11, 10 ; Tableaux 3 ; 4 ; Figs 3 ; 4). Les métapodes principaux d'*H. dietrichi* de Salonique sont 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. Une facette articulaire pour le petit cunéiforme a été observée sur tous les Mt III. Les dimensions des calcaneums et astragales (Tableaux 5 ; 6) s'inscrivent dans les limites de variations d'*H. prostylum* (respectivement Figs 5 ; 6). Six premières, quatre deuxième et deux troisièmes phalanges principales dont les mesures sont données dans les Tableaux 7 à 9 ont été rapportées à cette espèce.

Hipparion matthewi Abel, 1926

Hipparion gracile Kaup 1833. – Arambourg & Piveteau 1929 : 82-86, pl. IV, figs 1-4.

LOCALITÉS. — Bounardja (Ravin X et Ravin Ar) et localité inconnue.

MATÉRIEL. — Fragment crânien n° Slq 86, fragment de maxillaire avec PM2-M2 n° Slq 91 ; séries dentaires supérieures incomplètes avec PM4-M3 n° Slq 92, avec PM4-M2 n° Slq 95 ; symphyse n° Slq 283 ; fragments mandibulaires avec série dentaire complète droite n° Slq 300 et autres fragments avec pm2-m2 n° Slq 315 et 316, avec pm2-m1 n° Slq 301 et avec pm3-m3 n° Slq 302 ; grand cunéiforme n° Slq 617, Mt III n° Slq 667 ; calcaneums n° Slq 509 et 510 ; astragales n° Slq 520, 517, 511, 528, 518, 524, 514, 513 et 527 ; phal. III n° Slq 617.

DESCRIPTION

Cette espèce est représentée à Salonique par un fragment crânien (n° Slq 86) d'un jeune individu (Fig. 7A, A1). Ce spécimen se distingue des autres crânes de Salonique par sa très petite taille (Tableau 1). La longueur de la série dentaire gauche (Fig. 7A1) est de 122 mm. Seul le bord postérieur de la FPO est conservé sur ce spécimen. Celle-ci est située assez proche de l'orbite (BPO = 25 mm).

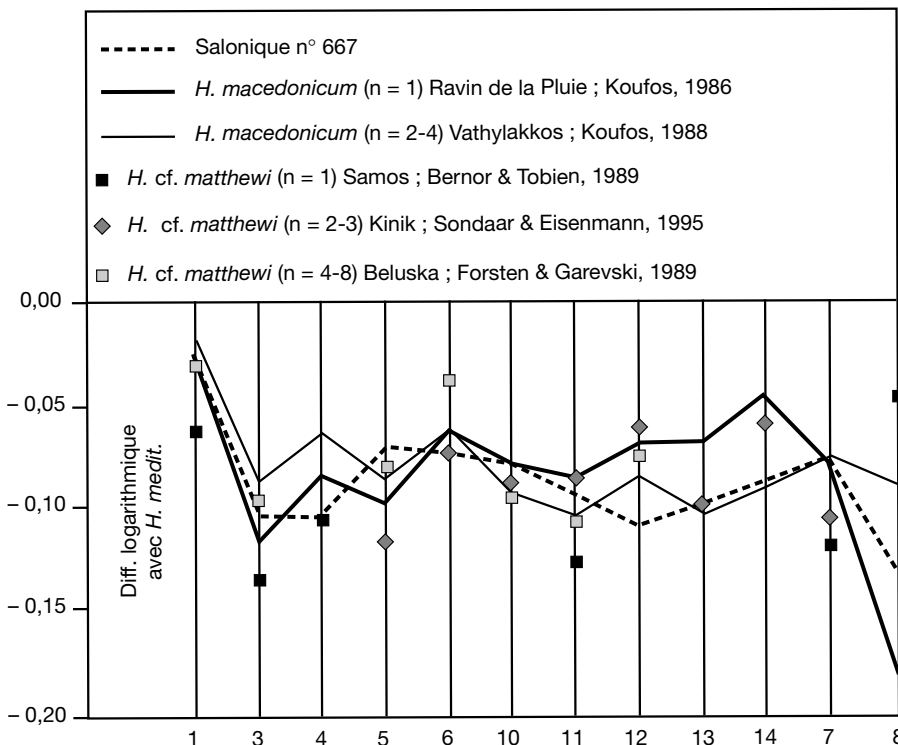


Fig. 8. — « Ratiodiagrammes » de métatarsiens principaux (Mt III) d'*Hipparion* comparés à ceux d'*H. mediterraneum* de Pikermi. Même système de mesures que pour la Figure 4.

Les dents jugales supérieures du fragment crânien sont petites et en particulier les molaires. Le degré de plissement de l'émail est faible (Fig. 7B). Le protocône a une forme plus ou moins ovale et peut dans certains cas s'unir au protolophe à partir d'un stade d'usure moyen (Fig. 7C, C1). L'indice d'hypsodontie est de 250 pour une PM3 ou PM4 isolée et de 256-261 pour des M1 ou M2 isolées et à peine entamée par l'usure. Le pli caballin est simple, rarement double. Les séries dentaires inférieures mesurent entre 120 et 125 mm. La double boucle est typiquement hipparionienne. Les dents jugales inférieures sont très hypsodontes : l'indice d'hypsodontie calculé pour une pm3 ou pm4 vierge est de 265 et de 256 à 266 pour les m1 ou m2.

Un Mt III (Fig. 7D) en provenance de la localité de Bounardja (Ravin X) est l'unique métapode rapporté à *H. matthewi*. Par comparaison aux autres Mt III de la même localité rapportés eux à *H. dietrichi*, celui-ci est nettement plus petit et plus gracile (Tableau 4 ; Fig. 4). Les facettes pour le petit cunéiforme et le cuboïde y sont assez développées. Les dimensions et les proportions de ce petit Mt III (Fig. 8) sont à peu près similaires à celles d'*H. cf. matthewi* de Kinik en Turquie et de Beluska en république de Macédoine (Sondaar & Eisenmann 1995 ; Forsten & Garevski 1989) d'une part, et d'autre part à celles d'*H. macedonicum* de « Ravin de la Pluie » et de Vathylakkos (Koufos 1986, 1988). Le Mt III de Salonique est en revanche un peu plus grand que ceux de Dytko que Koufos (1988) attribue à *H. periafricanum* et que Forsten (1983) et Sondaar & Eisenmann (1995) rapportent à *H. cf. matthewi*. Deux calcaneums et une demi-douzaine d'astragales qui se distinguent essentiellement par leur petite taille (Figs 5 ; 6) sont rapportés à cette espèce. Il est à noter que l'astragale de la petite forme de Maramena (Sondaar & Eisenmann 1995) a des dimensions très voisines de celles d'*H. matthewi* de Salonique.

Hipparion cf. mediterraneum
Roth & Wagner, 1855

Hipparion gracile Kaup 1833. – Arambourg & Piveteau 1929 : 82-86, pl. IV, figs 1-4.

LOCALITÉS. — Bounardja (Ravin X et C), Vatiluk (Ravin N) et localités inconnues.

MATÉRIEL. — Hémimandibule droite avec série dentaire complète n° Slq 294 ; série dentaire supérieure complète n° Slq 103, 104, 116, 117, 118 et 180 ; nombreuses dents isolées, Mc III n° RN 615 ; Mt III RC n° 652 et localité inconnue n° 550 ; calcaneums n° Slq RX n° 657A, RC 651, localité inconnue n° 499 ; astragale n° RC 651 et RX 657B ; phal. I n° Slq 653, phal. II n° Slq 654, phal. III n° Slq 655.

DESCRIPTION

Hipparion mediterraneum Roth & Wagner, 1855 serait représenté à Salonique par une série dentaire supérieure (Fig. 9A) qui ressemble énormément à celle de la localité-type (Pikermi) décrite par Koufos (1987a). Les dents jugales supérieures sont moyennement plissées ; en tout cas plus que chez *H. prostylum* et *H. dietrichi* et beaucoup moins que chez *H. primigenium* Von Meyer, 1829 du Vallésien. Le protocône est allongé dans le sens mésiodistale des dents. Le pli caballin est simple ou double. Les dents ne sont pas très hypsodontes ; l'indice d'hypsodontie calculé est de 200 à 213 pour des PM3 ou PM4 isolées et de 230 pour une M1 ou M2 isolée. L'hémimandibule attribuée à cette espèce (Fig. 9B) se distingue de celle d'*H. dietrichi* et d'*H. matthewi* par ses grandes dimensions. Elle est cependant plus petite que celle d'*H. primigenium* et des deux hémimandibules (n° Slq 293A et B) rapportées ici à *Hipparion cf. sp.* La longueur (occlusale) de la série dentaire complète est de 160 mm. Les dents jugales inférieures ont une double boucle typiquement hipparionienne. Le sillon vestibulaire est long sur toutes les dents à l'exception de la pm2.

Un Mc III complet ainsi que deux Mt III et une extrémité distale de métatarsien principale sont rapportés à *H. cf. mediterraneum* (Fig. 9C, D). Ils ont des dimensions et des proportions très proches de celles d'*H. mediterraneum* de Pikermi (Tableaux 3 ; 4). Les surfaces articulaires pour le petit cunéiforme sont bien développées sur les deux métatarsiens. La diaphyse de ces derniers est relativement large et applatie (Fig. 4). Des dimensions et proportions semblables des Mt III de Salonique se retrouvent chez *H. mediterraneum* du Turolien inférieur de Crevillente décrit

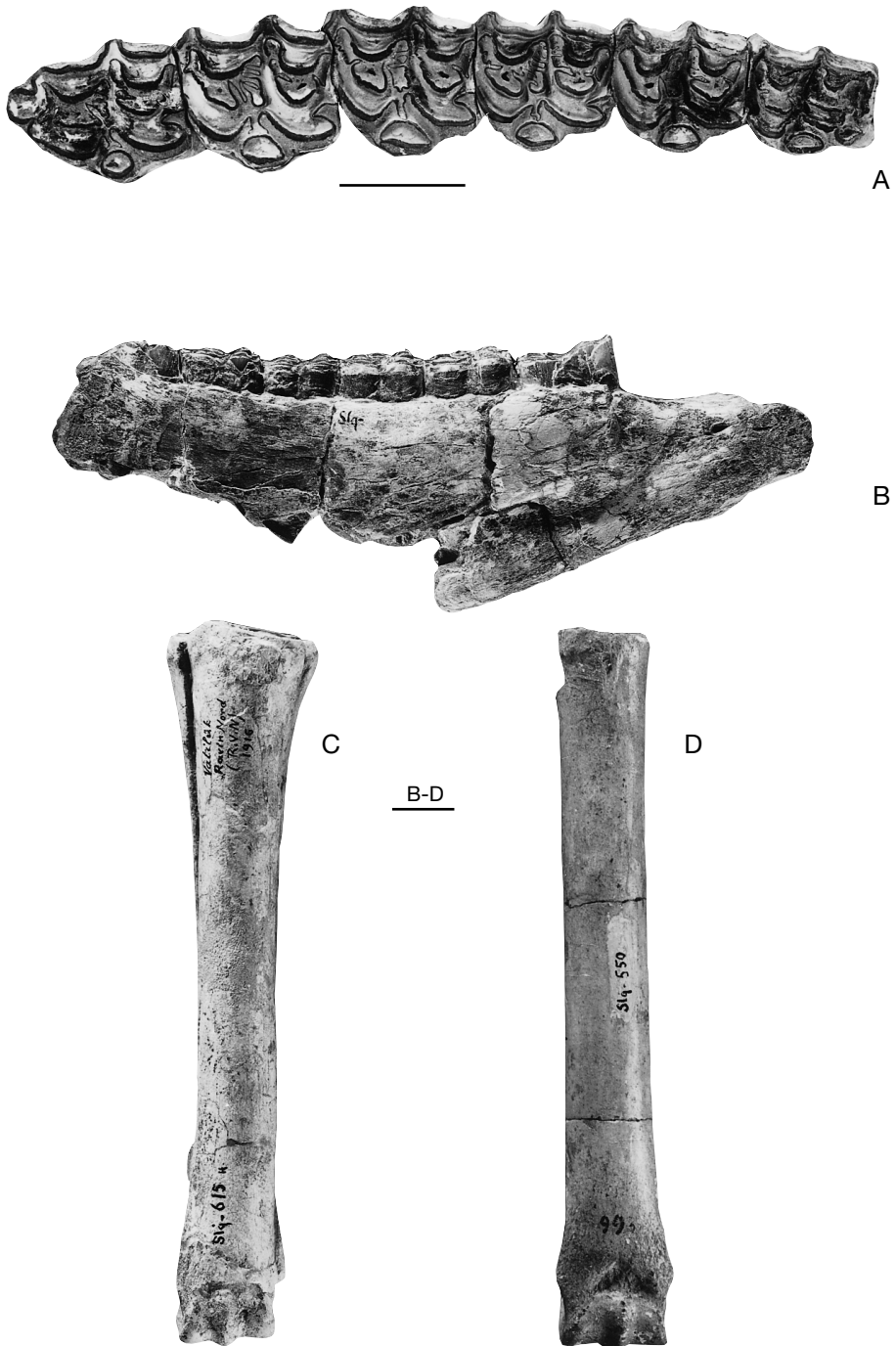


FIG. 9. — *Hipparion* cf. *mediterraneum*, Salonique. **A**, série dentaire supérieure (PM2-M3) gauche no Slq 103, 104, 116, 117, 118, 180, vue occlusale ; **B**, fragment d'hémimandibule droite n° Slq 294, vue de profil ; **C**, métacarpien principal (Mc III) droit n° 615, vue dorsale ; **D**, métatarsien principal (Mt III) droit n° 550, vue dorsale. Échelles : 2 cm.

par Alberdi & Montoya (1988) en Espagne. Certains Mt III d'*H. mediterraneum* de Dytiko (Koufos 1988) pourraient avoir les mêmes dimensions et proportions.

Deux calcaneums et une astragale de grandes dimensions (Figs 5 ; 6) ainsi qu'une première, une deuxième et une troisième phalanges sont rapportés à cet hipparion.

Hipparion sp.

Hipparion gracile Kaup 1833. – Arambourg & Piveteau 1929 : 82-86, pl. IV, figs 1-4.

LOCALITÉS. — Inconnues.

MATÉRIEL. — Deux hémimandibules n° Slq 293A et B, une pm3 ou pm4 droite n° Slq 374 ; deux Mc III n° Slq 498 et 490A ; un calcaneum n° Slq 505.

DESCRIPTION

Les deux hémimandibules, une droite et une gauche (Fig. 10A, A1), appartiennent certainement à un même et jeune individu puisqu'elles présentent toutes les deux les mêmes dimensions, les mêmes stades d'éruption et d'usure des dents. Sur l'hémimandibule droite, la mieux conservée, la série dentaire se compose des deux premières dents lactéales (Dp2 et Dp3), pm4 qui perce à peine de son alvéole, et les m1 et m2. Ces deux spécimens se distinguent des autres mandibules attribuées aux différents hipparions de Salonique par leurs grandes dimensions. L'unique pm3 ou pm4 isolée attribuée à cet hipparion a de grandes dimensions, une double boucle hipparionienne, un parastylide développé, un ectoflexide court et un pli caballin double.

À ces deux hémimandibules et cette prémolaire inférieure sont associés deux Mc III (Fig. 10B, B1) de grande taille et relativement robustes (Tableau 3 ; Fig. 3). Ils sont plus grands et plus robustes que ceux d'*H. mediterraneum* de Pikermi et semblables à ceux d'*H. brachypus* Hensel, 1862 de la même localité. La quille de ces deux Mc III est plus développée que celle des *H. primigenium* ; l'indice de Sen *et al.* (1978) est de 115 et celui de Gromova (1952) est de 94.

De telles dimensions et proportions correspondraient bien à celles d'*H. proboscideum*, signalé dans la région par Forsten (1983) et Koufos

(1987a, b, 1988) mais vue la petitesse de l'échantillon et les informations disparates qu'il apporte nous préférons attribuer ce matériel à *Hipparion* sp.

Hipparion cf. *longipes* Gromova, 1952

Hipparion gracile Kaup 1833. – Arambourg & Piveteau 1929 : 82-86, pl. IV, figs 1-4.

LOCALITÉ. — Karabouroun.

MATÉRIEL. — Un Mc III sans numéro ; un fragment d'articulation distale de troisième métapode principal sans numéro ; une phal. I sans numéro.

DESCRIPTION

L'unique Mc III incomplet et l'unique première phalange de Karabouroun ont des dimensions qui indiquent un hipparion de très grande taille (dolichopodial). En effet, bien que tronqué au-dessus des tubérosités sus-articulaires, ce Mc III mesure 215 mm de long. La diaphyse est mince au milieu mais son diamètre antéro-postérieur est épais. L'extrémité proximale présente aussi un DAP épais (Fig. 3). La première phalange de Karabouroun se distingue de toutes les autres par ses grandes dimensions et en particulier par sa grande longueur (Fig. 11).

Les dimensions de ces deux éléments post-crâniens sont très voisines de celles données par Gromova (1952 : tableaux 46 ; 54) pour les mêmes éléments d'*H. longipes* Gromova, 1952. Cette espèce a été décrite pour la première fois à Pavlodar (Gromova 1952) sur la base de dents isolées et des os des membres. En plus de la localité-type, cet hipparion a été signalé par la suite à Çalta (Turquie) par Heintz *et al.* (1975) sur la base d'un seul Mt III. Récemment, Eisenmann & Sondaar (1998 : 410) ont confirmé cette attribution sur la base d'un matériel plus large. Sondaar & Bruijn (1979 : 1125) ont signalé aussi un très long Mt III (301 mm) découvert à Karabouroun par Van De Weerd et l'ont attribué à *H. longipes* (voir aussi Steffens *et al.* 1979). Plus récemment encore, Koufos *et al.* (1991) signalent cet hipparion, mais sans le décrire, à Megalo Emvolon qui est le nom grec donné à Karabouroun.

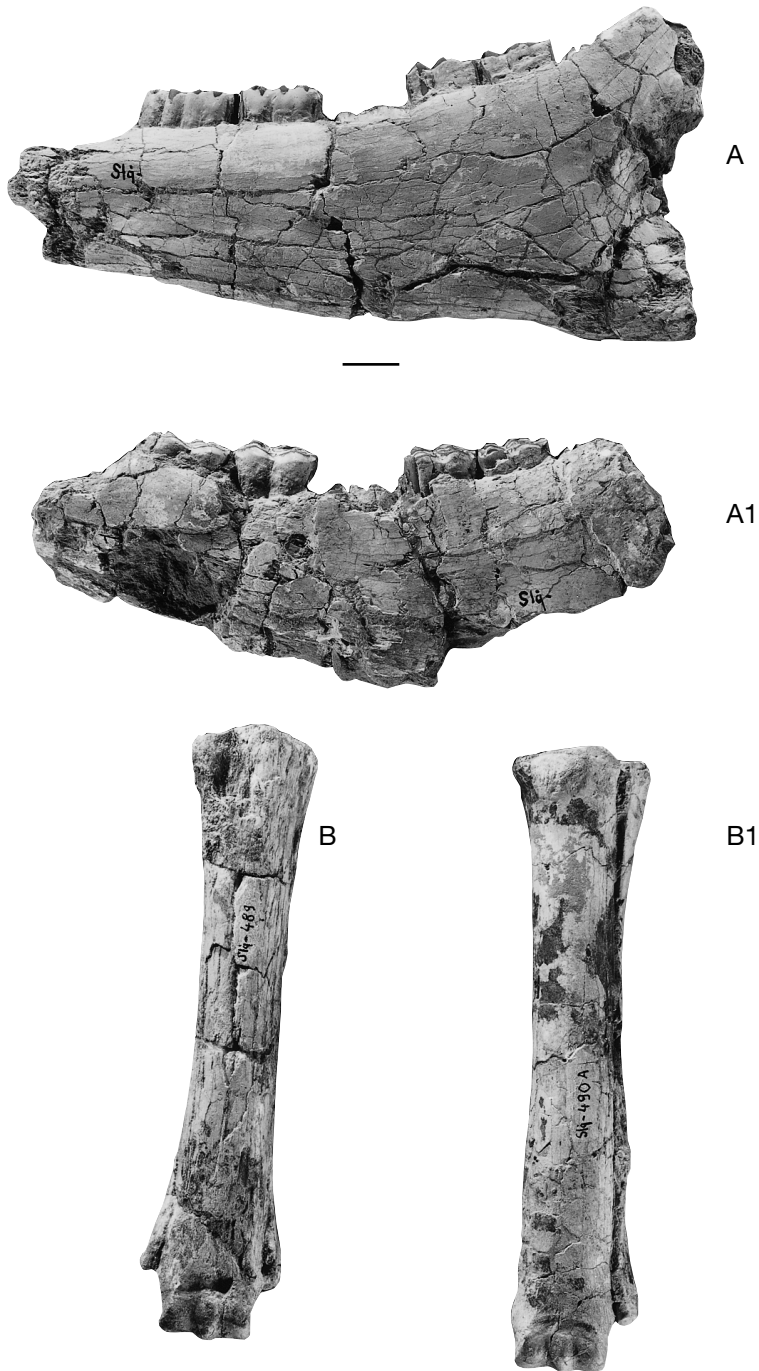


FIG. 10. — *Hipparion* sp., Salonique. **A-A1**, deux fragments de mandibule n° Slq 293 A et B (d'un même individu) ; A, fragment d'hémimandibule gauche ; A1, fragment d'hémimandibule droit ; **B-B1**, deux métacarpiens principaux (Mc III) d'un même individu ; B, Mc III droit n° 489, vue dorsale ; B1, Mc III gauche n° 490, vue dorsale. Échelle : 2 cm.

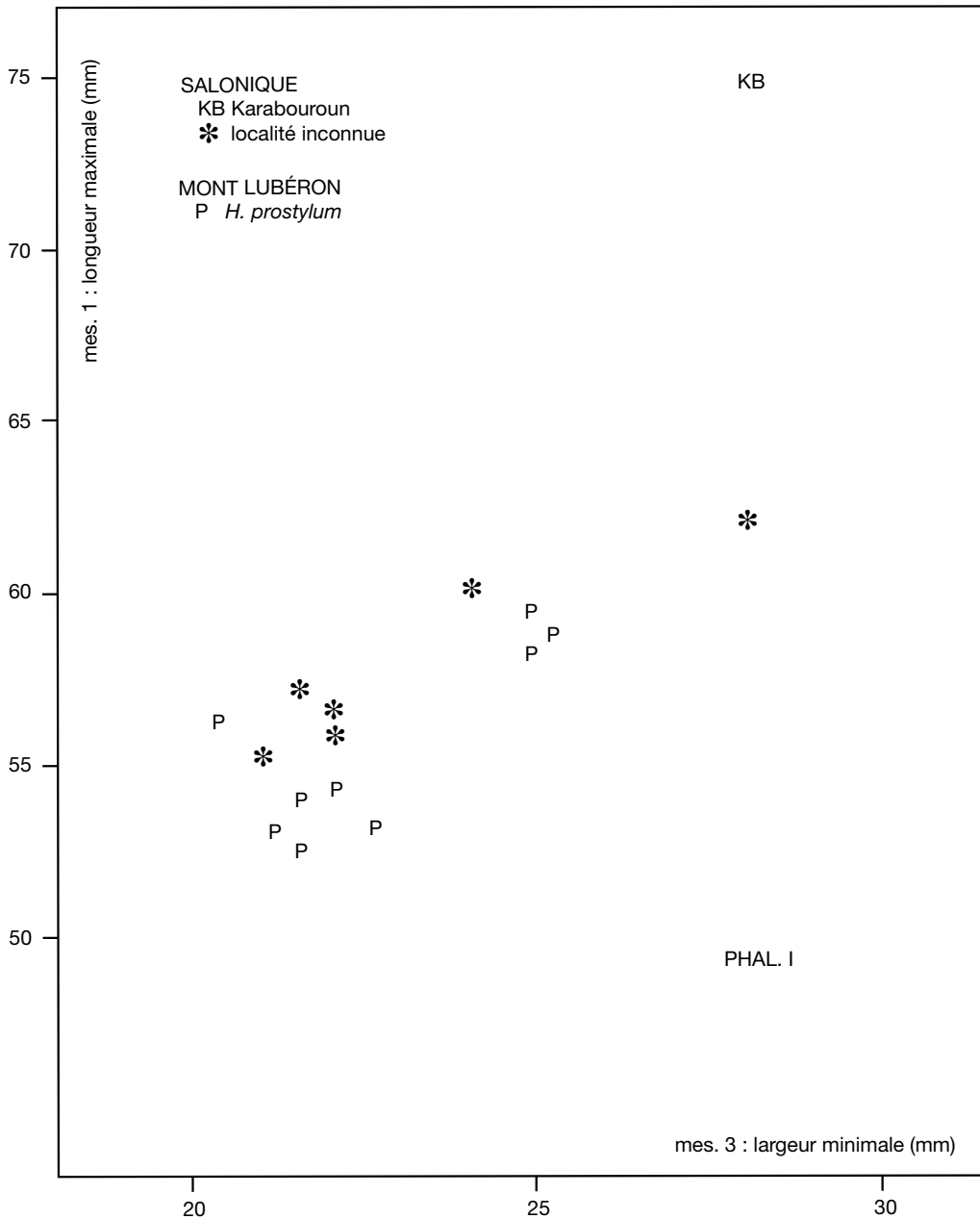


FIG. 11. — Diagramme de dispersion des longueurs maximales et largeurs minimales de premières phalanges principales d'*Hipparion* de Salonique et de mont Lubéron.

DISCUSSION

Parmi les hipparions habituellement cités à Salonique (cf. Introduction) figure *H. mediterraneum*.

La morphologie crânienne de cette espèce est bien connue grâce à quelques spécimens complets de Pikermi, la localité-type. Rappelons que le crâne d'*H. mediterraneum* (Koufos 1987a, b)

est la référence de nos diagrammes de Simpson. Les crânes d'*H. dietrichi* de Salonique sont un peu plus petits (mesures O-PM2 et 9, Fig. 1), à museau beaucoup plus court et large (respectivement mesures 1 et 15, Fig. 1) et à ENI moins profonde (mesure 30, Fig. 1). La FPO d'*H. mediterraneum* est également très différente de celle des crânes de Salonique. Elle est beaucoup plus profonde avec un recessus postérieur développé, une limite antérieure nette et une BPO beaucoup plus étroite. En outre, il faut rappeler aussi la présence parfois chez *H. mediterraneum* d'une deuxième petite fosse située en avant de la cavité principale, totalement absente sur les crânes de Salonique comme sur tous les crânes d'*H. prostylum* et d'*H. dietrichi*. *H. mediterraneum* pourrait être en revanche représenté à Salonique par un matériel dentaire et post-crânien.

La cohabitation à Pikermi de deux espèces d'hipparions (*H. mediterraneum* et *H. brachypus*) suggérée par Hensel (1862) semblait définitivement établie par Forsten (1968) et plus récemment encore par Koufos (1987a, b). Cependant, Koufos donne une différence de 60 mm entre le plus court et le plus long des Mt III d'*H. mediterraneum*, on peut donc se demander si cette variation extraordinaire n'indique pas plus de deux espèces à Pikermi. L'examen des métapodes des hipparions de Pikermi des collections du Laboratoire de Paléontologie du MNHN montre que certains d'entre eux appartiennent effectivement au morphotype *H. dietrichi* (voir aussi Eisenmann 1995 : table 11.2). La présence à Pikermi d'une morphologie crânienne (*H. mediterraneum*) bien documentée puisqu'elle est connue aussi dans de nombreux gisements (Forsten 1980) et une deuxième (*H. brachypus*) moins répandue puisqu'elle n'est connue qu'à Pikermi et à Samos Q1, associée à trois morphotypes différents de métapodes principaux (*H. mediterraneum*, *H. brachypus* et *H. dietrichi*), soulève une fois de plus le problème des associations anatomiques entre les crânes et les éléments post-crâniens dans un même gisement. À côté des autres explications déjà suggérées, il n'est pas exclu de chercher une solution à cette inéquation

dans un dimorphisme sexuel exprimé au niveau des métapodes.

H. dietrichi est l'hipparion le mieux représenté à Salonique. C'est aussi l'une des espèces de l'Ancien Monde dont la morphologie crânienne est bien documentée (une quinzaine de crânes à Samos Q1 et Q6, une dizaine à Salonique, six à Prochoma, etc.) et mieux définie (museau court et large, ENI peu profonde, une seule FPO ovale, peu profonde, sans recessus postérieur ni limite antérieure et BPO très large [Zouhri 1992a, b]). Les crânes attribués à *H. dietrichi*, aussi bien ceux de Salonique que ceux des autres localités citées précédemment, forment un ensemble très homogène ; leurs proportions n'étant influencées ni par le sexe ni par l'âge des individus (Zouhri 1992a : figs 16 ; 17). *H. dietrichi* est aussi la variante la plus répandue du groupe *H. prostylum/schlosseri-dietrichi* de Forsten & Garevski (1989) ou du groupe *H. prostylum-dietrichi* de Zouhri (1992a, b). Les métapodes associées à cette morphologie crânienne forment aussi un morphotype bien définie (Eisenmann 1995) qu'on peut facilement identifier à Samos, Salonique, RZO, PXM, Vathyllakos, Maragha, Kinik, Gulpinar, Usak, Beluska et Vozarzi. Les dents jugales supérieures associées à cette morphologie crânienne et à ce morphotype de métapodiaux sont moyennement hypodontes, 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.

H. matthewi Abel, 1926 a également été cité à Salonique (Forsten 1968, 1983 ; Woodburne *et al.* 1981). Cet hipparion est surtout connu 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). La morphologie crânienne d'*H. 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 & Tobien [1989]) comme bien développée et proche de l'orbite. À Salonique, cette espèce pourrait être représentée par un fragment crânien de petite

taille dont la FPO n'y est pas conservée et où il est par conséquent impossible de décrire avec précision ses caractères morphologiques à l'exception de sa localisation assez proche de l'orbite.

La forme de la FPO et sa position par rapport à l'orbite ne semblent pas être très différentes chez *H. mediterraneum*, *H. matthewi* et *H. macedonicum*. Chez l'*Hipparion* de Pikermi la fosse est double sur deux crânes conservés au Laboratoire de Paléontologie du MNHN (voir aussi Koufos 1987a, b), ce qui semble être le cas aussi sur l'holotype d'*H. matthewi* (cf. Bernor & Tobien 1989 : fig. 1). Koufos (1984, 1986) a décrit pour la première fois *H. macedonicum* dans la localité Ravin de la Pluie d'âge Vallésien supérieur (MN 10) d'après des dents et du matériel post-crânien. Cette espèce a été identifiée ensuite par le même auteur au « Ravin des Zouaves » (Koufos 1987c) toujours d'après du matériel dentaire et quelques fragments de métapodes. Le premier crâne (PXM-20) attribué à *H. macedonicum* est celui découvert à Prochoma-1 (Koufos 1987d : fig. 8). D'après la figuration du crâne en question, ce spécimen présente une seule fosse mais sur le radiodiagramme correspondant (Koufos 1987c, d : respectivement figs 8 ; 7), le crâne d'*H. macedonicum* aurait la même longueur et largeur du museau et la même profondeur de l'ENI qu'*H. matthewi* de Q5. Les autres caractères morphologiques de la FPO d'*H. macedonicum* et sa distance à l'orbite correspondent aussi à celles d'*H. matthewi* comme l'avaient souligné auparavant Forsten (1983 : fig. 4) et Bernor & Tobien (1989 : 215).

Contrairement à ce qu'avait avancé Forsten (1968 : 54), *H. matthewi* est représenté à Salonique par un Mt III entier (Fig. 7D). *H. matthewi* semble être aujourd'hui autant bien connu par ses métapodes que par sa morphologie crânienne. Eisenmann (1995) a défini le morphotype des Mc III de cette espèce dont elle y inclut ceux du « Ravin des Zouaves » rapportés par Koufos (1987d) à *H. macedonicum*. Le radiodiagramme de Koufos (1987d : fig. 11) montre clairement la ressemblance entre les Mt III d'*H. matthewi* et ceux d'*H. macedonicum* de PXM, RP1 et RZO.

H. proboscideum a été cité par Forsten (1983) parmi les hipparions présents à Salonique et par Koufos (1987a, b, 1988) dans certaines localités de la même région. *H. proboscideum* est surtout mieux connu par sa morphologie crânienne. Cette espèce est définie en plus de sa grande taille, par son museau long, la présence de deux FPO, une BPO étroite et bien entendu une profonde ENI comme l'indique son nom. Aucun crâne de la collection Arambourg et Puyhaubert ne présente une pareille morphologie (ENI profonde, double FPO, etc.). Cependant, cette espèce pourrait être représentée à Salonique par quelques spécimens post-crâniens et dentaires de grandes dimensions attribués ici à *Hipparion* sp. Il n'est pas exclu non plus que ce matériel appartienne à *H. cf. brachypus*, une autre forme robuste et de grande taille dont la morphologie crânienne (avec notamment une seule fosse située loin de l'orbite et une ENI moins profonde) est très différente de celle d'*H. proboscideum*. La Figure 12 montre que les crânes de Salonique se placent avec ceux d'*H. dietrichi* de Macédoine (Forsten & Garevski 1989) et d'*H. prostylum* de Maragheh et de mont Lubéron où la BPO est large plutôt qu'avec ceux d'*H. matthewi* de Beluska ou ceux d'*H. proboscideum* de Vozarzi (Forsten & Garevski 1989) et du « Ravin des Zouaves » (Koufos 1987c) où la distance de la FPO à l'orbite est nettement plus petite.

H. cf. longipes est représenté à Karabouroun par un matériel très réduit à l'instar de Çalta.

CONCLUSION

Il n'y a pas de doute quant à la présence à Salonique (Bounardja [Ravin X]) d'*H. dietrichi*, aujourd'hui une espèce bien définie aussi bien par sa morphologie crânienne que par la morphologie de ses métapodes principaux. *H. matthewi* a été identifié à Salonique (Bounardja [Ravin X et Ravin Ar]) principalement par sa petite taille. *H. mediterraneum* dont la morphologie crânienne est bien connue n'est représenté à Bounardja (Ravin X et C), Vatiluk (Ravin N) et dans des localités inconnues que par un matériel post-

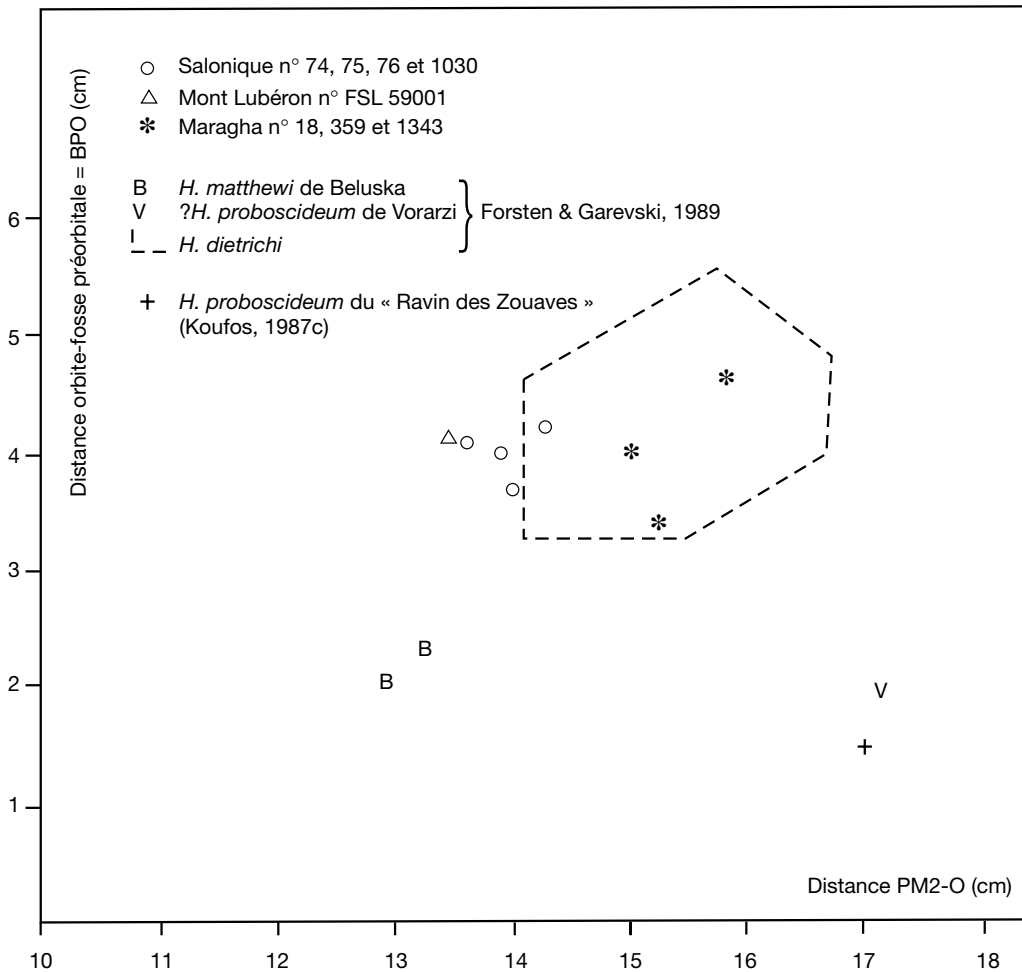


FIG. 12. — Diagramme de dispersion des distances orbite-fosse pré-orbitale par rapport aux distances PM2-orbite chez divers hipparions.

crânien et dentaire. Les fossiles attribués à *Hipparion* sp. appartiennent à un hipparion de grande taille et robuste. Ces spécimens, dont la localité précise est inconnue, pourraient être rapportés aussi bien à *H. cf. proboscideum* qu'à une autre forme robuste, identifiée à Pikermi et à Samos, *H. cf. brachypus*. Les rares spécimens rapportés ici à *Hipparion cf. longipes* de Karabouroun ont une grande taille caractéristique de cette espèce.

Les différents points fossilifères de Salonique correspondraient à des niveaux stratigraphiques légè-

rement différents comme l'indiquent les hipparions.

Le type d'*H. dietrichi* provient d'une localité inconnue de Samos. Sondaar (1971) avait attribué une série de crânes provenant des quarry Q1-Q4 de Samos à cette espèce. Q1-Q4 ont été placés dans la biozone MN 12 par Bernor *et al.* (1996). Koufos (1987b, c, 1988) a identifié aussi *H. dietrichi* dans de nombreuses localités (RZO-5, PXM-1 et VK 1, 2, 3) de la basse vallée de l'Axios. Celles-ci ont été placées par Koufos

(1990 : fig. 2) dans la MN 11 alors que Bernor *et al.* (1996) pensent qu'elles sont MN 12. Le type d'*H. matthewi* provient aussi d'une localité inconnue de Samos. D'après Sondaar (1971) cette espèce est bien représentée à Q5. D'après Solounias (1981) et Bernor *et al.*, (1996 : 151) cette dernière localité est à placer dans la MN 12. Sen *et al.* (1978 : tableau 8) ont placé *H. matthewi* dans la biozone 4 des Hipparions méditerranéens. Si l'on admet la synonymie d'*H. macedonicum* avec *H. matthewi*, cette espèce proviendrait de nombreux gisements de la basse vallée de l'Axios dont le plus ancien pourrait être le Ravin de la Pluie, d'âge Vallésien supérieur (MN 10). En Macédoine, *H. matthewi* a aussi été identifié à Dytko que Koufos (1990 : fig. 2) place dans la MN 13. Cette espèce dont la répartition stratigraphique s'étalerait donc entre le Vallésien supérieur (RP1, MN 10) jusqu'au Miocène terminal-Pliocène (Maramena par exemple) n'est donc pas un bon marqueur stratigraphique. Un consensus semble être réuni quant à l'âge Turolien inférieur (MN 11) de Pikermi, la localité-type d'*H. mediterraneum*.

Les localités Ravin nord de Vatiluk et Ravin C de Bounardja où seul *H. cf. mediterraneum* est présent pourraient être placées dans MN 11. Le Ravin X de Bounardja, où ont été identifiés *H. dietrichi*, *H. matthewi* et *H. cf. mediterraneum*, pourrait être MN 12 alors que le Ravin Ar de Bounardja, où seul *H. matthewi* existe, est difficile à situer. Un consensus semble être établi quant à l'âge Pliocène (Ruscinién) de la localité de Karabouroun.

Remerciements

Les auteurs expriment leur sincère gratitude à Philippe Taquet et Philippe Janvier qui leur ont donné accès à l'étude du matériel des hipparions de Salonique conservé au Laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Les auteurs remercient également Mrs Léonard Ginsburg, Ann Forsten, Sevkett Sen et Maria-Teresa Alberdi pour leurs critiques et suggestions qui ont amélioré la qualité de ce travail dans le fond et la forme. Les

figures doivent beaucoup au talent de Françoise Pilard et H. Lavina (UMR 8569) et les photographies sont l'œuvre de Denis Serette (UMR 8569).

RÉFÉRENCES

- Alberdi M. T. & Montoya P. 1988. — *Hipparion mediterraneum* Roth & Wagner, 1855 (Perissodactyla, Mammalia) del Yacimiento de turoliense inferior de Crevillente (Alicante, Espana). *Estudios Geológicos* 7: 107-143.
- Arambourg C. & Piveteau J. 1929. — Les vertébrés du Pontien de Salonique. *Annales de Paléontologie* 18 : 59-138.
- Bernor R. L. & 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., Kovar-Eder J., Lipscomb D., Rögl F., Sen S. & Tobien H. 1988. — Systematic and paleoenvironment contexts of first appearing hipparion in the Vienna Basin, Austria. *Journal of Vertebrate Paleontology* 8 (4): 427-452.
- Bernor R. L., Koufos G. D., Woodburne M. & Fortelius M. 1996. — The evolutionary history and biochronology of European and southwest Asian late Miocene and Pliocene hipparionine horses: 307-338, in Bernor R. L., Fahlbusch V. & Mittmann H. W. (eds), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press, New York.
- Bernor R. L., Solounias N., Swisher III C. C. & Van Couvering J. A. 1996. — The correlation of three classical "Pikermian" mammal faunas - Maragheh, Samos and Pikermi - with the European MN unit system: 137-156, in Bernor R. L., Fahlbusch V. & Mittmann H. W. (eds), *The Evolution of Western Eurasian Neogene Mammal Faunas*. Columbia University Press, New York.
- Bonis L. de, Bouvrain G. & Melentis J. 1977. — Les gisements de vertébrés de la basse vallée de l'Axios. *Science Annals of the Faculty of Physics and Mathematics* 17: 203-209.
- Bonis L. de, Bouvrain G. & Koufos G. D. 1985. — The late Miocene mammal localities of the lower Axios Valley (Macedonia, Greece): 116-118. *VIIIth RCMNS Congress, Budapest*.
- Bonis L. de, Bouvrain G., Geraads D. & Koufos G. D. 1986. — Découverte d'un nouveau gisement de Vertébrés dans le Miocène supérieur de Macédoine (Grèce). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, 303 (II) : 1397-1400.
- Bonis L. de, Bouvrain G. & Koufos G. 1988. — Late Miocene localities of the lower Axios Valley (Macedonia, Greece), and their stratigraphic significance. *Modern Geology* 13: 359-378.

- Eisenmann V. 1995. — What metapodial morphometry has to say about some Miocene hipparions: 148-164, in Vrba G. H., Denton T. C., Partridge L. H. & Burckle E. S. (eds), *Paleoclimate and Evolution, with emphasis on Human origins*. Yale University Press, New Haven; London.
- Eisenmann V., Alberdi M.-T., Giuli C. de & Staesche U. 1988. — Volume 1: Methodology, 70 p., in Woodburne M. O. & Sondaar P. (eds), *Studying fossil horses: collected papers after the New York International Hipparion Conference, 1981*. E. J. Brill, Leiden; New York.
- Eisenmann V. & Sondaar P. 1998. — Pliocene vertebrate locality of Çalta, Ankara, Turkey. 7: *Hipparion. Geodiversitas* 20 (3) : 409-439.
- Forsten A. 1968. — Revision of Palearctic *Hipparion*. *Acta Zoologica Fennica* 119: 1-134.
- Forsten A. 1980. — Hipparions of the *H. mediterraneum* group from southwestern USSR. *Annales Zoologici Fennici* 17: 27-38.
- Forsten A. 1983. — The preorbital fossa as a taxonomic character in some Old World *Hipparion*. *Journal of Paleontology* 57: 686-704.
- Forsten A. & Garevski R. 1989. — Hipparions (Mammalia, Perissodactyla) from Macedonia/Yougoslavia. *Geologia Macedonica* 3 (2): 159-206.
- Gabunia L. K. 1959. — Histoire du genre *Hipparion*. Traductions du Bureau de Recherches géologiques et minières 2696, 515 p.
- Gabunia L. K. 1979. — Biostratigraphic correlations between the Neogene land mammal faunas of the east and central Paratethys. *Annales géologiques des Pays helléniques*, hors sér., 1 : 413-423.
- Gromova V. 1952. — Gippariony (rod Hippario) po materialam Taraklii, Pavlodara idrugim. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 36: 1-475. Traductions du Bureau de Recherches géologiques et minières C.E.D.P. 1955, 12: 1-288.
- Hensel R. 1862. — Über die Reste einiger Säugthierarten von Pikermi in der Münchener Sammlung. *Monatsberichte der Deutschen Akademie der Wissenschaften*, Berlin, 27: 560-569.
- Heintz E., Ginsburg L. & Sen S. 1975. — *Hipparion longipes* Gromova du Pliocène de Çalta (Ankara, Turquie), le plus dolichopodial des hipparions. *Proceedings Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, Ser. B 78 (2): 77-82.
- Korotkevich E. L. 1988. — *Istoriya formirovaniya gipparionovoi fauny vostochnoi evropy*. Naukova Dowova, Kiev, 160 p. (en russe).
- Koufos G. D. 1980. — *Palaeontological and stratigraphical study of the continental Neogene deposits of the Axios Basin*. Doctoral thesis, Science Annals of the Faculty of Physics and Mathematics, University of Thessaloniki 19: 1-322 (in Greek with English summary).
- Koufos G. D. 1984. — A new *Hipparion* (Mammalia, Perissodactyla) from the Vallesian (Late Miocene) of Greece. *Palaontologische Zeitschrift* 58: 307-317.
- Koufos G. D. 1986. — Study of Vallesian hipparions of the lower Axios Valley (Macedonia, Greece). *Geobios* 19: 61-79.
- Koufos G. D. 1987a. — Study of the Pikermi hipparions. Pt. 1: Generalities and taxonomy. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, 4^e sér., section C, 9 (2) : 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 sér., section C, 9 (3) : 327-363.
- Koufos G. D. 1987c. — Study of the Turolian hipparions of the lower Axios Valley (Macedonia, Greece). 1: Localité "Ravin des Zouaves-5". *Geobios* 20:293-312.
- Koufos G. D. 1987d. — Study of the Turolian Hipparions of the lower Axios Valley (Macedonia, Greece). 2: Locality of "Prochoma-1" (PXM). *Palaontologische 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. 1990. — The hipparions of the lower Axios Valley (Macedonia, Greece). Implications for the Neogene stratigraphy and evolution of hipparions: 321-338, in Lindsay E. H., Fahlbusch V. & Mein P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press, NATO ASI series A; 180, New York.
- Koufos G. D., Syrides G. E. & Koliadimou K. K. 1991. — A Pliocene primate from Macedonia (Greece). *Journal of Human Evolution* 2: 283-294.
- MacFadden B. J. 1980. — The Miocene horse from North America and from the type locality in southern France. *Palaeontology* 23: 617-635.
- Mein P. 1990. — Updating of MN zones, in Lindsay E. H., Fahlbusch V. & Mein P. (eds), *European Neogene Mammal Chronology*. Plenum Press. NATO ASI series, A, 180: 73-90.
- Mercier J. 1968. — Étude géologique des zones internes des Hellénides en Macédoine Centrale (Grèce). *Annales géologiques des pays helléniques* 20 : 1-792.
- Pirlot P. L. 1956. — Les formes européennes du genre *Hipparion*. *Memorias y Comunicaciones del Instituto Geológico, Diputacion Provincial de Barcelona* 14: 1-122.
- Sen S., Sondaar P. & Staesche U. 1978. — The biostratigraphical applications of the genus *Hipparion* with special references to the Turkish representatives. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen B* 14: 370-385.

- Simpson G. G. 1941. — Large pleistocene felines of north America. *American Museum Novitates* 1136: 1-27.
- Sondaar P. 1971. — The Samos hipparion. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, B, 74: 417-441.
- Sondaar P. & Bruijn H. de 1979. — *Hipparion*. A usefull tool for biostratigraphic zonation. *Annales de Géologie des Pays helléniques*, tome hors série, fasc. 3 : 1123-1126.
- Sondaar P. & Eisenmann V. 1995. — The Vertebrate locality Maramena (Macedonia, Greece) at the Turolian-Ruscinian boundary (Neogene). 12: The Hipparions (Equidae, Mammalia). *Münchner Geowissenschaftliche Abhandlungen* (A) 28: 137-142.
- Solounias N. 1981. — The Turolian fauna from Island of Samos, Greece. *Contributions to Vertebrate Evolution* 6: 1-232.
- Staesche U. & Sondaar P. 1979. — *Hipparion* aus Vallesium und Turolium (Jungtertiär) der Türkei. *Geologisches Jahrbuch* 33: 35-79.
- Steffens P., Bruijn H. de, Meulenkamp J. & Benda L. 1979. — Field guide to Neogene of northern Greece (Thessaloniki and Strimon Basin). *Publications of Department of Geology and Paleobiology* A 35: 1-14.
- Woodburne M. O. & Bernor R. L. 1980. — On superspecific groups of some Old World hipparionine horses. *Journal of Paleontology* 8 (4): 315-327.
- Woodburne M. O., MacFadden B. J. & Skinner M. F. 1981. — The North American *Hipparion* datum and implications for the Neogene of the Old World. *Geobios* 14: 493-524.
- 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 Paris, France, 148 p.
- Zouhri S. 1992b. — *H. molayanense* n. sp. (Perissodactyla, Equidae) du Turolien de Molayan (Aghanistan) et une nouvelle typologie des hipparions de l'Ancien Monde. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 315 (II) : 1555-1560.

*Soumis pour publication le 30 mars 1998 ;
accepté le 15 avril 1999.*