

2/ Indices postflexidiques

Chez toutes les formes étudiées ici, les IF augmentent de la P/2 à la P/3, diminuent de la P/3 à la P/4 puis de la P/4 à la M/1 et augmentent à nouveau de la M/1 à la M/2. Cette dernière augmentation est particulièrement forte sur les séries inférieures provenant de l'unité sub-KBS de l'Est Turkana (fig. 16) en comparaison avec celle qu'on observe chez les espèces actuelles (fig. 6 et 7) et les espèces africaines plus jeunes (fig. 17).

Bien entendu ces remarques devront être utilisées avec prudence tant qu'elles n'auront pas été confirmées sur des échantillons plus abondants.

3/ Sillons vestibulaires

On a vu l'importance que joue le degré de profondeur du sillon vestibulaire (SV) des molaires pour la discrimination entre espèces actuelles et notamment entre Zébrins et Asiniens (fig. 8). Malheureusement les SV courts ne sont pas l'apanage des Asiniens et se voient aussi chez certains *E. stenonis*. Il est probable que les fréquences avec lesquelles les SV sont courts sur les M/1, M/2 et M/3 diffèrent d'une espèce à l'autre et/ou d'une époque à l'autre mais, là encore, la pauvreté des échantillons fait obstacle à une interprétation fiable. Tout au plus peut-on noter que des SV courts peuvent se rencontrer chez toutes les formes étudiées ici. Chez *E. mauritanicus* et *E. tabeti*, dont les échantillons sont relativement abondants, les pourcentages de SV courts paraissent voisins et assez faibles, rapprochant ces espèces des Zébrins plutôt que des Asiniens.

4/ Aspect global

Le type de double boucle, toujours sténonien en Afrique, peut être associé à des courbes d'indices postflexidiques (IF) différentes (fig. 16 et 17) et, probablement, à différentes fréquences de SV courts sur les molaires. Mais les trois caractères peuvent aussi concorder. Ainsi les jugales inférieures d'*E. tabeti* et d'*E. mauritanicus* ont les mêmes doubles boucles, des IF voisins (fig. 17) et des fréquences voisines de SV courts sur les molaires. Comme les proportions des os des membres associés aux dents indiquent deux espèces très différentes, il faut bien admettre que la quasi-identité des jugales inférieures n'implique pas nécessairement la conspécificité de leurs propriétaires.

VI. — CONCLUSIONS

A. — REMARQUES MÉTHODOLOGIQUES

On peut reprendre à propos des jugales inférieures les remarques qui ont été faites ailleurs (Eisenmann, 1980) à propos des jugales supérieures. L'absence d'un système adéquat de description du dessin de l'émail se fait cruellement sentir : les façons dont nous analysons les formes du métaconide et du métastylide, la forme du sillon lingual, la profondeur du sillon vestibulaire sont rudimentaires et ne se prêtent pas à une étude statistique. Une description plus précise de ces formes donnerait des résultats plus maniables et faciliterait leur interprétation à un niveau général : le seul indice de forme

utilisé ici (indice postflexidique) est aussi le seul à partir duquel on puisse proposer une interprétation phylogénique des *Equus*. Comme pour les jugales supérieures, l'étude des jugales inférieures doit prendre en considération les rapports entre les différentes dents de la série : ainsi, la comparaison des figures 6 et 7 montre bien que les différences entre espèces actuelles résident bien plus dans les rapports des indices postflexidiques à l'intérieur des séries que dans leurs valeurs plus ou moins élevées.

Nous avons remarqué qu'au niveau des jugales inférieures d'une espèce, une double boucle appartenant à un certain type morphologique pouvait être associée à des sillons vestibulaires plus ou moins longs sur les molaires. Par conséquent le type « sténonien » ou « caballin » ou « hémionien » doit être exclusivement défini par la morphologie de la double boucle et non par des caractères qui l'accompagnent de façon inconstante. Insister sur cette définition m'est apparu nécessaire à la suite de conversations avec M. Skinner pour qui le type « caballin » comprend toutes les jugales à sillons vestibulaires longs sur les molaires (quelle que soit la morphologie de la double boucle) et le type « asinien », toutes celles où les sillons vestibulaires sont courts. Les malentendus se sont rapidement éclaircis mais ils ont montré que lorsque deux nomenclatures parallèles et partiellement contradictoires existent, il faut préciser plutôt deux fois qu'une celle qu'on utilise.

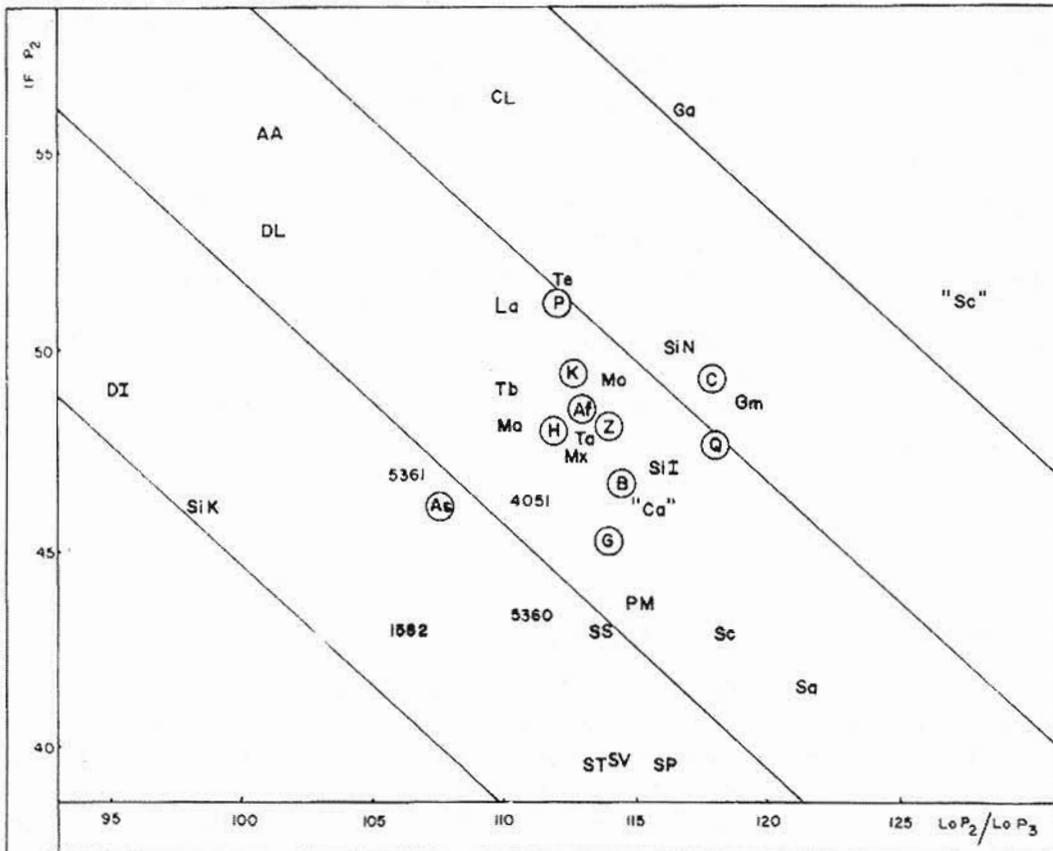


Fig. 18. — Indices postflexidiques et longueurs relatives des P/2

B. — INTERPRÉTATIONS DE L'ÉVOLUTION DES CARACTÈRES

L'étude des jugales inférieures d'Équidés actuels et fossiles permet d'avancer certaines hypothèses sur le sens et les modalités de leur évolution.

1/ *Postflexide*

Les postflexides semblent augmenter de taille, surtout sur les M/1 ; cet allongement s'accompagne en général d'une élévation des indices postflexidiques (IF). Il semble que le raccourcissement du sillon vestibulaire (SV) des molaires contribue à l'allongement du postflexide ; l'existence d'IF plus ou moins élevés sur des dents où les SV ont la même profondeur (voir p. 166) montre qu'il existe en outre quelque chose comme un développement « intrinsèque » du postflexide, indépendant de la longueur du SV. Sur les P/2, l'allongement supposé du postflexide peut être masqué par un allongement plus important de la dent entière ; il en résulte qu'à certains stades de l'évolution, on constate une baisse des IF des P/2.

$$\text{IF P/2} = \text{indice postflexidique de la P/2} \quad \text{LoP/2 LoP/3} = \frac{\text{longueur occlusale de la P/2} \times 100}{\text{longueur occlusale de la P/3}}$$

Les sigles des espèces actuelles sont entourés de cercles. Les lignes diagonales séparent des « stades évolutifs ».

Premier stade :	As	=	<i>Equus asinus</i>
	DI	=	<i>Dinohippus interpolatus</i>
	SiK	=	<i>Equus simplicidens</i> de Rexroad (Kansas)
	SP	=	<i>E. stenonis</i> cf. <i>vireti</i> (La Puebla de Valverde)
	SS	=	<i>E. stenonis senezensis</i> (Sénéze)
	ST	=	<i>E. stenonis stenonis</i> (Terranova)
	SV	=	<i>E. stenonis vireti</i> (Saint-Vallier)
	1582 et 5360	=	<i>E. sp. A</i> de l'Est Turkana
	5361	=	<i>E. sp. B</i> de l'Est Turkana

Deuxième stade :

AA	=	<i>Astrohippus ansae</i>	Mx	=	<i>E. mexicanus</i>
Af	=	<i>Equus africanus</i>	P	=	<i>E. przewalskii</i>
B	=	<i>E. burchelli</i>	PM	=	<i>Pliohippus mexicanus</i>
« Ca »	=	<i>E. « calobatus »</i>	Q	=	<i>Equus quagga</i>
DL	=	<i>Dinohippus leidymanus</i>	Sa	=	<i>E. sanmeniensis</i>
G	=	<i>Equus grevyi</i>	Sc	=	<i>E. scotti</i>
H	=	<i>E. hemionus</i>	Sil	=	<i>E. simplicidens</i> de Hagerman (Idaho)
K	=	<i>E. kiang</i>	Ta	=	<i>E. tabeti</i>
La	=	<i>E. laurentius</i>	Tb	=	<i>E. taubachensis</i>
Ma	=	<i>E. mauritanicus</i>	Z	=	<i>E. zebra</i>
Mo	=	<i>E. mosbachensis</i>	4051	=	<i>E. sp. A</i> de l'Est Turkana

Troisième stade :	C	=	<i>Equus caballus</i> ; CL = <i>E. « caballus »</i> de Liakhov ;
	Gm	=	<i>E. germanicus</i> ; SiN = <i>E. simplicidens</i> du Nebraska ;
	Te	=	<i>E. teilhardi</i>

Quatrième stade :	Ga	=	<i>Equus gallicus</i> ; « Sc » = <i>E. « scotti »</i>
-------------------	----	---	---

Le problème pratique qui se pose concerne la meilleure façon de traduire ces évolutions supposées. Le plus simple est de comparer les valeurs des IF mais cette méthode n'est pas utilisable pour les P/2 : celles-ci peuvent être « primitives » et avoir des IF très élevés si leurs longueurs occlusales n'ont pas encore augmenté. Pour tourner la difficulté, j'ai construit un graphique avec les IF des P/2 en ordonnées et les indices LoP/2/LoP/3 en abscisses (fig. 18). En tenant compte des deux facteurs, il est possible de distinguer (arbitrairement) des « stades » de développement du postflexide où les différences dues aux longueurs occlusales des P/2 devraient être corrigées.

Le premier stade réunit *D. interpolatus* (où l'indice postflexidique est élevé mais où la P/2 est courte), *E. simplicidens* de la formation de Rexroad du Kansas (le plus ancien des *E. simplicidens* étudiés ici), toutes les formes d'*E. stenonis*, presque tous les *Equus* de l'Est Turkana et *E. asinus*.

Le stade 2 comprend *D. leidymanus*, *A. ansae* et la plupart des *Equus* actuels et fossiles.

Le stade 3 comprend *E. caballus*, *E. « caballus »* de Liakhov, *E. cf. germanicus*, *E. simplicidens* du Nebraska (le plus jeune des *E. simplicidens* étudiés ici) et *E. teilhardi*.

Le stade 4 ne comprend que deux formes : *E. « scotti »* et *E. gallicus*.

2/ Sillon vestibulaire

Les longueurs des SV n'ont pas été mesurées mais seulement estimées de façon indirecte (rapports avec le pédicule de la double boucle et le sillon lingual) ; la fréquence de sillons courts a été estimée (tabl. 6 et fig. 8) chez les espèces actuelles mais elle est indéterminable chez de nombreuses espèces fossiles dont les échantillons étudiés sont trop pauvres. Il est donc impossible de traiter ce caractère de façon aussi systématique que les IF.

Néanmoins, certaines observations laissent supposer un raccourcissement progressif des SV des molaires. D'après le matériel étudié ici, les SV sont plutôt longs sur les molaires d'*E. simplicidens*, d'*E. sanmeniensis* et *E. teilhardi*. Des sillons courts s'observent chez certains *E. stenonis* et chez les espèces pléistocènes d'Amérique du Nord et d'Eurasie. *E. mosbachensis*, dont les indices craniens et protoconiques autorisent un rapprochement avec *E. przewalskii*, présente plus souvent que ce dernier des SV longs.

Un travail antérieur sur les Hipparions africains (Eisenmann, 1977, p. 74) a montré que les espèces récentes de ce genre ont des SV courts sur certaines molaires. En admettant que les SV se raccourcissent au cours de l'évolution, il semble que les M/3 soient les premières touchées et les M/1, les dernières, aussi bien chez les *Hipparion* que chez certains *Equus*. Ainsi *E. mosbachensis* a la même fréquence de SV courts sur les M/3 que *E. przewalskii* alors que ses M/2 et M/1 semblent « en retard ». *E. scotti*, *E. lambei*, *E. « caballus »* de Liakhov, *E. cf. germanicus* et *E. gallicus* ont tous des SV plus courts sur les M/3 que sur les M/1.

Une méthode plus précise d'évaluation de la longueur du SV et des échantillons plus riches seront nécessaires pour contrôler ces hypothèses. Pour le moment il est impossible de fonder une tentative de phylogénie sur les longueurs des sillons vestibulaires.

3/ Double boucle

Il y a des raisons de supposer que le type sténonien de double boucle existe dès le Pliocène chez les *Equus* (*E. simplicidens*), alors que les types caballin et hémionien ne semblent apparaître qu'au Pléistocène (*E. scotti*, *E. « calobatus »*). Il semble aussi que les sillons linguaux profonds sont d'apparition plus récente (*E. simplicidens*) que les sillons linguaux peu marqués (*Pliohippus mexicanus*). Toutefois, les données dont je dispose sont pauvres et la façon dont sont associés ces deux caractères n'est pas claire de sorte qu'il est actuellement impossible de juger du degré d'évolution d'une espèce d'après la forme de sa double boucle ou la profondeur des sillons linguaux.

4/ Protostylide

Une étude précédente (Eisenmann, 1976 a, p. 361) a montré que le sens, progressif ou régressif, de l'évolution du protostylide n'était peut-être pas le même dans toutes les lignées d'Équidés. Si on admet que les dents lactéales sont « en retard » sur les définitives dans l'acquisition ou la perte d'un caractère, les fréquences comparées des protostylides sur les dP/2 et les P/2 indiquent :

- une acquisition du protostylide chez les Caballins, les Asiniens et certains Équidés sud-américains (protostylide plus fréquent sur les P/2 que sur les dP/2) ;
- une perte du protostylide chez les Zébrins (protostylide plus fréquent sur les dP/2 que sur les P/2).

Dans la mesure où la pauvreté du matériel permet d'en juger (Eisenmann, 1976 a, tabl. 2), le protostylide a presque entièrement régressé chez *E. tabeti* et *E. mauritanicus* : seules les dP/2 conservent quelques protostylides. Les Couaggas *s.l.* ne peuvent pas dériver d'*E. mauritanicus* où la régression est allée plus loin que chez eux. Les Asiniens pourraient dériver d'*E. tabeti* en admettant une nouvelle « poussée évolutive » du protostylide faisant suite à la régression constatée chez ce dernier.

Il n'est guère besoin de souligner l'incertitude de ces remarques :

- le caractère toujours plus archaïque des dents lactéales par rapport aux définitives n'est pas admis par tous les auteurs ; ainsi, Gromova (1949, t. 2, p. 110) note que les stylides des Hipparions semblent se développer d'abord sur les lactéales ;
- le nombre de dP/2 actuelles et surtout fossiles dans cette étude est faible.

En attendant une meilleure connaissance du sujet, on utilisera ici le développement du protostylide comme argument d'appoint dans une discussion mais il est bien évident qu'aucune phylogénie ne peut actuellement reposer sur ce caractère.

C. — INTERPRÉTATIONS PHYLOGÉNIQUES (fig. 19)

Les paragraphes précédents montrent qu'une tentative d'interprétation phylogénique des *Equus* à partir de leurs jugales inférieures ne peut s'appuyer que sur les valeurs des indices postflexidiques (IF), en tenant compte, dans le cas des P/2, de l'allongement relatif de cette dent (voir p. 196). Pour les autres jugales inférieures, les intervalles de variation des IF ont été divisés en classes de 5 unités : IF de 20 à 25, de 25 à 30, etc. Pour les P/3 et P/4, le premier stade correspond à des IF compris entre 40 et 45 ; pour les M/1 et M/2, à des IF compris entre 20 et 25. Il y a 6 stades pour les M/1 et M/2, 3 pour les P/4 et 4 pour les P/3. Chaque espèce est ainsi caractérisée par une

« formule postflexidique » où chacun des 5 chiffres représente le stade atteint par la P/2, la P/3, la P/4, la M/1 et la M/2 (fig. 19). En admettant un développement irréversible du postflexide, traduit par les stades définis plus haut, l'ancêtre commun à deux ou plusieurs espèces doit être à des stades au plus égaux à ceux de ses descendants.

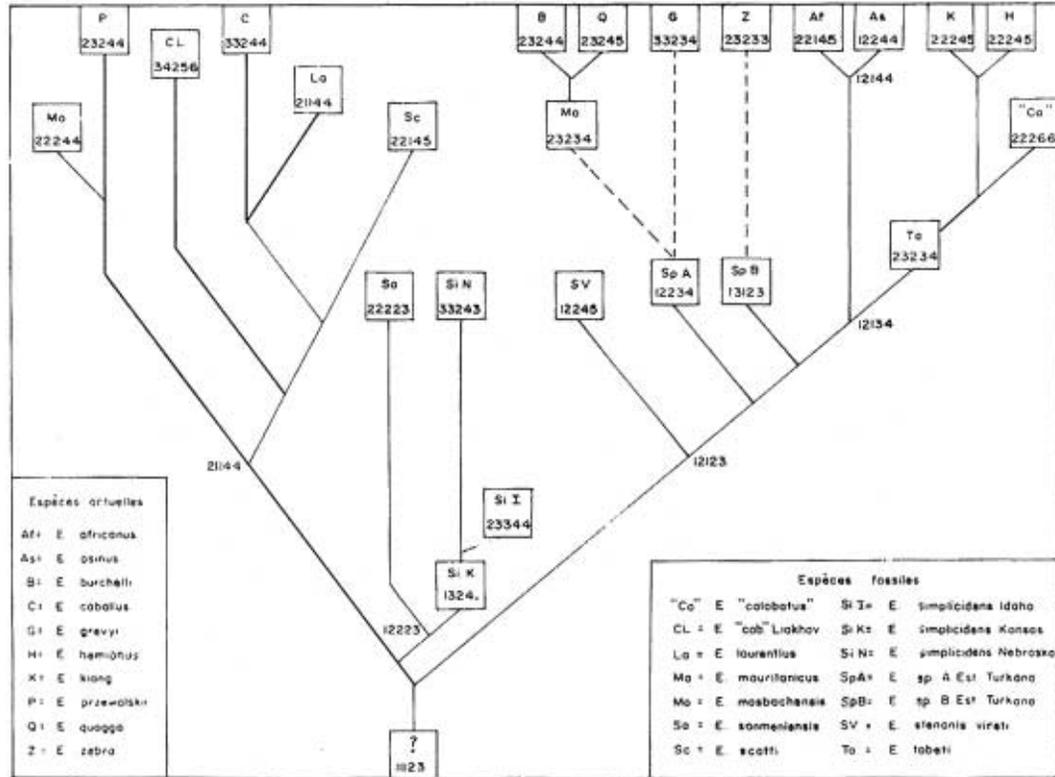


Fig. 19. — Indices postflexidiques. Les cinq chiffres qui accompagnent les sigles de chaque espèce correspondent aux stades évolutifs définis dans le texte et Fig. 18. Dans l'ordre, de gauche à droite, stades des P/2, P/3, P/4, M/1 et M/2.

1/ *Couaggas s.l.*

E. burchelli (23244) et *E. quagga* (23245) peuvent avoir pour ancêtre commun *E. mauritanicus* (23234), qui se distingue par des IF moins élevés sur les M/1. Les M/2 d'*E. mauritanicus* et d'*E. burchelli* sont aux mêmes stades tandis que l'IF de la M/2 d'*E. quagga* est plus fort. D'après les jugales inférieures, *E. quagga* serait donc plus « évolué » qu'*E. burchelli* tandis que les jugales supérieures donnent, une indication inverse (Eisenmann, 1980). D'après la fréquence des protostylides, *E. mauritanicus* est allé plus loin dans la perte du protostylide que ses descendants supposés : les *Couaggas s.l.*

2/ Hémioniens

E. hemionus et *E. kiang* ont la même formule postflexidique (22245). *E. « calobatus »* d'Amérique du Nord, dont les jugales inférieures présentent des doubles boucles hémioniennes, possède des molaires trop évoluées (22266) pour être leur ancêtre direct.

3/ Caballins

Nous avons peu de données sur les jugales inférieures des formes caballines, notamment celles dont les crânes ont été étudiés dans un travail précédent (Eisenmann, 1980). D'après la formule postflexidique, *E. mosbachensis* (22244) est plus primitif que *E. przewalskii* (23244) ; *E. laurentius* (21144) est plus primitif que *E. caballus* (33244) ; *E. « caballus »* de Liakhov (34256) est plus évolué que les Caballins actuels.

Les doubles boucles caballines de certaines jugales inférieures d'*E. scotti* (22145) permettent de le rattacher aux Caballins alors que l'examen des indices craniens de la même espèce pouvait laisser des doutes à ce sujet (Eisenmann, 1980).

L'ancêtre commun de la lignée devait avoir une formule postflexidique égale au plus à 21144.

4/ Formes pliopléistocènes et Zébrins

Les *E. simplicidens* étudiés ici proviennent de trois niveaux : le plus ancien (Kansas), vieux de 3,6 MA environ, a une formule postflexidique de 1324 ; une forme un peu plus récente (Idaho), présente une formule un peu plus évoluée (23344) ; le troisième (Nebraska), a une formule de 33243. Pas plus que les supérieures, les jugales inférieures de ces formes ne sont en accord avec une filiation entre *E. simplicidens* et *E. sanmeniensis* (22223), probablement contemporain de l'*E. simplicidens* du Nebraska. Ce dernier pourrait dériver de la forme la plus ancienne mais non de celle de l'Idaho.

Les trois formes d'*E. simplicidens* ont des formules plus « évoluées » que *E. stenonis vireti* (12245), qui est probablement contemporain de la dernière. Comme pour les jugales supérieures, il semble que la lignée d'*E. simplicidens* est en avance sur *E. stenonis vireti*, au moins en ce qui concerne les prémolaires. L'éventuel ancêtre commun aux *stenonis* et *simplicidens* devrait être âgé de plus de 3,6 MA (les sous-espèces d'*E. stenonis* autres que *vireti* sont mal connues mais il semble que leurs formules postflexidiques sont encore plus primitives, au moins sur les prémolaires, que celles d'*E. stenonis vireti*).

Ni *E. stenonis*, ni *E. sanmeniensis*, ni *E. simplicidens* ne peuvent être à l'origine des Caballins dont la formule de départ devait être au plus égale à 21144.

Equus sp. A de l'Est Turkana, aurait une formule moyenne de 12234 ; ni les *E. simplicidens*, ni les *E. stenonis* ne peuvent être considérés comme ses ancêtres directs. *Equus* sp. A pourrait avoir donné naissance à *E. mauritanicus* (23234) ou *E. grevyi* (33234) mais pas à *E. zebra* ; cette dernière espèce (23233) pourrait dériver de l'*Equus* sp. B de l'Est Turkana (13123).

E. tabeti (23234) est trop évolué pour se trouver à l'origine des Asiniens ou des Hémioniens actuels.

5/ Autres espèces

E. « scotti » présente une formule plus avancée que toutes les espèces actuelles : 44354. Deux autres formes nord-américaines, *E. « calobatus »* (22266) et *E. cf. mexicanus* (23256) présentent aussi des IF très élevés sur les molaires ; leurs indices protoconiques sont également très hauts (Eisenmann, 1980, fig. 56).

6/ L'ensemble des *Equus* étudiés amène à envisager un éventuel ancêtre commun dont la formule postflexidique serait au plus égale à 11123. Aucune des espèces miocènes ou pliocènes étudiées ne peut être proposée pour ce rôle : les formules de *Dinohippus interpolatus* et *D. leidyani* sont de 12223 et 23312 ; celle d'*Astrohippus ansae* est de 23245 et celle de *Pliohippus mexicanus*, de 23232.

D. — RELATIONS ENTRE LA MORPHOLOGIE DES JUGALES INFÉRIEURES ET CELLE DU RESTE DU SQUELETTE

L'observation des espèces actuelles où un certain nombre de caractères anatomiques sont associés de façon à peu près stable pour former des types « caballin », « hémionien », etc., conduit à rechercher des associations semblables chez les *Equus* fossiles. Bien entendu cette démarche est gênée par un obstacle majeur : le matériel disponible est rarement aussi complet et abondant que celui que l'on connaît pour les espèces actuelles. On peut toutefois faire les constatations suivantes.

Une double boucle de type sténonien s'observe chez tous les *Equus* pliopléistocènes et bon nombre d'espèces actuelles. Il s'agit certainement d'un caractère plésiomorphe qui peut persister chez n'importe quelle espèce en association avec des morphologies craniennes, dentaires et squelettiques différentes. Par exemple *E. africanus* et *E. burchelli* diffèrent par les crânes, les dents supérieures, les incisives, les métapodes mais ils peuvent avoir des jugales inférieures identiques. De même, *E. tabeti* et *E. mauritanicus* ont à peu près les mêmes jugales inférieures alors que les métapodes sont complètement différents et suffisent à infirmer la synonymie introduite par Churcher & Richardson (1978, p. 408).

Au contraire, les doubles boucles de type caballin d'*E. scotti*, d'*E. niobrarenensis* ou *E. hatcheri*, d'*E. lambei*, *E. laurentius*, *E. « caballus »* de Liakhov accompagnent des crânes relativement semblables, en particulier par la position du vomer et des orbites, même s'ils diffèrent parfois par la largeur du museau ou des choanes (Eisenmann, 1980, fig. 21 et 28 à 31). En revanche les IP, semblables à l'intérieur d'une espèce (*E. niobrarenensis* - *E. hatcheri*), peuvent varier considérablement d'une espèce « caballine » à l'autre (Eisenmann, 1980, fig. 50 et 56 à 62). Les *Equus* à doubles boucles « hémionienne » ou « sud-américaine » sont encore trop peu connus pour qu'on puisse discuter des relations éventuelles entre leurs morphologies craniennes, dentaires et squelettiques.

Depuis le début de ce siècle, les avis des zoologues et des paléontologues sont partagés sur les renseignements qu'on peut attendre des dents d'Équidés et notamment des jugales inférieures. Tandis que Boule (1900) tentait de préciser les différences dentaires entre Chevaux et Zèbres, Gidley (1901, p. 103), après avoir étudié les variations

entraînées par l'usure, notait que les dents inférieures ont encore moins de valeur que les supérieures pour la détermination des espèces d'*Equus*. Hopwood (1936, p. 807) réhabilitait les jugales inférieures en prenant une position opposée à celle de Gidley. La découverte par Viret (1954, p. 145) de jugales inférieures caballines en prétendue association avec un crâne sténonien provenant de Senèze remettait en question la validité des distinctions établies et minutieusement décrites par Gromova (1949, t. 2, p. 104-111). A la suite de Viret, Azzaroli (1965, p. 2 et 3 ; 1966, p. 1), De Giuli (1972, p. 36) et Hooijer (1976, p. 211) ont tous exprimé leur méfiance à l'égard de distinctions fondées sur la morphologie des jugales inférieures.

En examinant de près le matériel incriminé, j'ai pu constater que l'association anormale signalée à Senèze était artificielle et ne justifiait pas la méfiance à l'égard des distinctions élaborées par Boule, Hopwood et Gromova entre les divers types de jugales inférieures. Cela ne signifie pas pour autant que ces dents sont une panacée pour les problèmes de discrimination ou d'évolution des espèces d'*Equus*, pas plus d'ailleurs que n'importe quel autre fragment isolé de la tête ou du squelette post-cranien. L'étude des jugales inférieures comme celles d'autres éléments anatomiques montre que seule une approche globale peut nous permettre de mieux comprendre la systématique et l'évolution du genre *Equus*.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBERDI M.-T., 1974. — El genero *Hipparion* en Espana. Nuevas formas de Castilla y Andalucia, revisión e historia evolutiva. *Trab. Neogeno-Cuat.* : 1-146, 56 tabl., 7 pl., Madrid.
- ARAMBOURG C., 1970. — Les Vertébrés du Pléistocène de l'Afrique du Nord : vol. I. *Archs Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 10 (7e sér.) : 1-128, 67 fig., 24 pl., 57 tabl.
- ARAMBOURG C. et HOFFSTETTER R., 1963. — Le gisement de Ternifine. I. *Archs Inst. Paléont. hum.*, mém. 32 : 1-190, 98 fig., 11 pl., Paris.
- AZZAROLI A., 1965. — The two villafranchian Horses of the Upper Valdarno. *Palaeontogr. ital.*, 59 (n.s. 29) : 1-12, 3 fig., 10 pl., Pisa, Siena.
- BERGGREN W.A. et VAN COUVERING J.A., 1974. — The Late Neogene. Biostratigraphy, geochronology and paleoclimatology of the last 15 million years in marine and continental sequences. *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, 16 (1/2), spec. iss. : 1-216, Amsterdam.
- BOULE M., 1900. — Observations sur quelques Équidés fossiles. *Bull. Soc. géol. Fr.*, XXVII (3e sér.) : 531-542, 22 fig.
- BRÜNING H., 1974. — Das Quartär - Profil im Dyckerhoff-Steinbruch, Wiesbaden-Hessen. *Rhein-Main. Forsch.*, 78 : 57-81, 3 fig.
- CERLING T.E., BROWN F.H., CERLING B.W., CURTIS G.H. et DRAKE R.E., 1979. — Preliminary correlations between the Koobi Fora and Shungura Formations, East Africa. *Nature*, 279 (5709) : 118-121, 2 fig., 3 tabl.
- CHURCHER C.S. et RICHARDSON M.L., 1978. — Equidae in MAGLIO V.J. et COOKE H.B.S., Eds « Evolution of African Mammals ». *Harvard Univ. Press*, Cambridge : 379-422, 8 fig., 2 tabl.
- COPE E.D., 1892. — A contribution to the vertebrate paleontology of Texas. *Proc. Amer. Phil. Soc.*, 30 (137) : 123-131.
- COPE E.D., 1893. — A preliminary report of the Vertebrate paleontology of the Llano Estacado. *4th Ann. Rept. Geol. Surv. Texas 1892* : 1-137.
- COPPENS Y., 1975. — Evolution des Hominidés et de leur environnement au cours du Plio-Pléistocène dans la basse vallée de l'Omo en Éthiopie. *C. r. Acad. Sci. Paris (D)* 281 : 1693-1696, 1 fig.
- DE GIULI C., 1972. — On the type form of *Equus stenonis* Cocchi. *Palaeontogr. ital.*, 68 (n.s. 38) : 35-49, 3 fig., 11 pl., 21 tabl., Pisa, Siena.
- DRAKE R.E., CURTIS G.H., CERLING T.E., CERLING B.W. et HAMPEL J., 1980. — KBS Tuff dating and geochronology of tuffaceous sediments in the Koobi Fora and Shungura Formations, East Africa. *Nature*, 283 (5745) : 368-372, 3 fig., 1 tabl.
- EISENMANN V., 1975. — Nouvelles interprétations des restes d'Équidés (Mammalia, Perissodactyla) de Nihowan (Pléistocène inférieur de la Chine du Nord) : *Equus teilhardi* nov. sp. *Géobios*, 8 (2) : 125-134, 3 tabl., Lyon.

- EISENMANN V., 1976 a. — Le protostylide : valeur systématique et signification phylétique chez les espèces actuelles et fossiles du genre *Equus* (Perissodactyla, Mammalia). *Z. Säugetierk.*, 41 (6) : 349-365, 10 fig., 4 tabl.
- EISENMANN V., 1976 b. — Equidae from the Shungura formation. In Coppens, Y. et al., Eds « Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin ». *Univ. Chicago Press* : 225-233, 1 fig., 8 tabl.
- EISENMANN V., 1977. — Les Hipparions africains ; valeur et signification de quelques caractères des jugales inférieures. *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, 3e sér., Sci. Terre 60 (438) : 69-87, 4 fig., 1 pl., 4 tabl.
- EISENMANN V., 1979 a. — Caractères évolutifs et phylogénie du genre *Equus* (Mammalia, Perissodactyla). *C. r. Acad. Sci. Paris*, (D) 288 : 497-500, 3 fig.
- EISENMANN V., 1979 b. — Les métapodes d'*Equus* sensu lato (Mammalia, Perissodactyla). *Géobios*, 12 (6) : 863-886, 19 fig., 11 tabl.
- EISENMANN V., 1980. — Les Chevaux (*Equus* sensu lato) fossiles et actuels : crânes et dents jugales supérieures. *Cah. Paléont.*, 186 p., 67 fig., 22 pl., 72 tabl.
- EISENMANN V., (sous presse a). — Les Équidés de l'Omo. Travaux de paléontologie de la Mission Internationale de l'Omo (Éthiopie). *C.N.R.S. Ed.* : 73 p. dactylo., 14 fig., 5 pl., 21 tabl., Paris.
- EISENMANN V., (sous presse b). — Family Equidae. In Harris, J.M. Ed. « Koobi Fora Research Project ». Vol. 2 : Plio-Pleistocene Ungulates from east of Lake Turkana. Part 1 : Proboscidea, Perissodactyla and Suidae. Clarendon Press, Oxford.
- FINDLATER I.C., 1976. — Tuffs and the recognition of isochronous mapping units in the East Rudolf succession. In : Coppens, Y. et al., Eds « Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin ». *Univ. Chicago Press* : 94-104, 5 fig.
- FORSTÉN A.M., 1968. — Revision of the Palearctic *Hipparion*. *Act. zool. fenn.*, 119 : 1-134, 42 fig., 4 pl., 27 tabl., Helsingfors.
- FORSTÉN A.M., 1975. — The fossil Horses of the Texas Gulf Coastal Plain : a revision. *The Pearce-Sellards Ser.* (22) : 1-86, 7 fig., 39 tabl.
- GAUTIER F. et HEINTZ E., 1974. — Le gisement villafranchien de La Puebla de Valverde (Province de Teruel, Espagne). *Bull. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, Sci. Terre 36 (228) : 113-136, 5 fig., 2 pl.
- GIDLEY J.W., 1900. — A new species of Pleistocene horse from the Staked Plains of Texas. *Bull. Am. Mus. natn. Hist.*, 13 (13) : 111-116, 5 fig., New York.
- GLEADOW A.J.W., 1980. — Fission track age of the KBS Tuff and associated hominid remains in northern Kenya. *Nature*, 284 (5753) : 225-230, 4 fig., 3 tabl.
- GROMOVA V., 1949 a. — Istorija loshadej (roda *Equus*) v Starom Svete. Chast' 1. Obzor i opisanie form. *Trudy paleont. Inst.*, 17 (1) : 1-373, 53 fig., 8 pl., 20 tabl., Moskva, Leningrad.
- GROMOVA V., 1949 b. — Istorija loshadej (roda *Equus*) v Starom Svete. Chast' 2. Evoljutsija i klasifikatsija roda. *Trudy paleont. Inst.*, 17 (2) : 1-162, 15 fig., 30 tabl., Moskva, Leningrad.
- GROMOVA V., 1952. — Gippariony (rod *Hipparion*) po materialam Taraklii, Pavlodara i drugim. *Trudy paleont. Inst.*, 36 : 1-475, 54 fig., 13 pl., 136 tabl. + 17 tabl. h.t.
- GROVES C.P., 1966. — Taxonomy. In Groves, C.P., Ziccardi, F. et Toschi, A., Eds « Sull Asino Selvatico Africano ». Lab. di Zool. applicata alla Caccia ; Univ. Bologna, 5 : 1-30, 2 fig., 1 tabl.
- GROVES C.P. et MAZÁK V., 1967. — On some taxonomic problems of asiatic wild Asses ; with the description of a new subspecies (Perissodactyla, Equidae). *Z. Säugetierk.*, 32 (6) : 321-355, 13 fig., 4 tabl.
- HARRIS J.M. et WHITE T.D., 1979. — Evolution of the Plio-Pleistocene African Suidae. *Trans. Amer. Philosophical Soc. Philadelphia*, 69, part. 2 : 1-128, 135 fig., 18 pl.
- HAY O.P., 1913. — Notes on some fossil horses with description of four new species. *Proc. U.S. natn. Mus.*, 44 (1969) : 569-594, 28 fig., 5 pl.
- HAY O.P., 1914. — The Pleistocene Mammals of Iowa. In Iowa geol. Surv., 23 : 1-62, 142 fig., 75 pl.
- HAY O.P., 1917. — Description of a new species of extinct horse, *Equus lambei*, from the Pleistocene of Yukon Territory. *Proc. U.S. natn. Mus.*, 53 : 435-443, 3 pl.
- HAY O.P. et COOK H.J., 1930. — Fossil vertebrates collected near, or in association with human artefacts at localities near Colorado ; Texas, Frederick, Oklahoma and Folsom, New Mexico. *Proc. Colorado Mus. nat. Hist.*, 9 : 4-40, 14 pl.
- HEINTZ E., 1969. — Signification stratigraphique du genre *Gazella* (Bovidae, Artiodactyla, Mammalia) dans les formations villafranchiennes de France. *C. r. somm. Soc. géol. Fr.*, (4) : 127-128, 1 tabl.
- HEINTZ E., 1970. — Les Cervidés villafranchiens de France et d'Espagne. Vol. I : texte et planches. Vol. II : figures et tableaux. *Mém. Mus. natn. Hist. nat. Paris*, n.s. (sér. C) 22 : 1-303 + 15 p., 319 fig., 40 pl., 131 tabl.
- HIBBARD C.W., 1941. — Mammals of the Rexroad fauna from the Upper Pliocene of south western Kansas. *Trans. Kans. Acad. Sci.*, 44 : 265-313, 4 pl. Topeka.
- HIBBARD C.W., 1953. — *Equus (Asinus) calobatus* Troxell and associated vertebrates from the Pleistocene of Kansas. *Trans. Kans. Acad. Sci.*, 56 (1) : 112-126, 3 fig., Topeka.
- HIBBARD C.W., 1955. — Pleistocene vertebrates from the Upper Becerra (Becerra superior) formation, valley of Tequixquiac, Mexico, with notes on other Pleistocene forms. *Contr. Mus. Paleont. Univ. Mich.*, 12 : 47-96, 5 fig., 9 pl., 12 tabl., Ann Arbor.
- HIBBARD C.W. et DALQUEST W.W., 1966. — Fossils from the Seymour Formation of Knox and Baylor Coun-

- ties, Texas, and their bearing on the Late Kansan climate of that region. *Contr. Mus. Paleont. Univ. Mich.*, 21 : 1-66, 8 fig., 5 pl., 3 tabl., Ann Arbor.
- HOFFSTETTER R., 1952. — Les Mammifères pléistocènes de la République de l'Equateur. *Mém. Soc. géol. Fr.*, n.s. 31 (66) : 1-391, 110 fig., 8 pl., 27 tabl., Paris.
- HOOIJER D.A., 1975. — Miocene to Pleistocene Hippiarions of Kenya, Tanzania and Ethiopia. *Zool. Verh. Leiden*, 142 : 1-75, 1 fig., 19 pl.
- HOOIJER D.A., 1976. — Evolution of the Perissodactyla of the Omo Group deposits. In Coppens, Y. et al., Eds « Earliest Man and Environments in the Lake Rudolf Basin ». *The Univ. Chicago Press* : 209-213, 3 tabl.
- HOPWOOD A.T., 1936. — The former distribution of caballine and zebrine horses in Europe and Asia. *Proc. zool. Soc. London*, : 897-912, 2 fig., 2 pl.
- JAEGER J.-J., 1969. — Les Rongeurs du Pléistocène moyen de Ternifine (Algérie). *C. r. Acad. Sci. Paris*, 269 (D) : 1492-1495.
- JAEGER J.-J., 1975. — Les Muridae (Mammalia, Rodentia) du Pliocène et du Pléistocène du Maghreb. Origine, évolution, données biogéographiques et paléoclimatiques. Thèse Univ. Sci. et Techn. Languedoc, Montpellier : 1-124, 19 fig., 4 pl., 61 tabl.
- LANCE J.F., 1950. — Paleontologia y estratigrafia del Pliocene de Yepomera, Estado de Chihuahua, 1a parte: Equidos excepto *Neohipparion*. *Univ. Nac. Aut. Mexico, Inst. Geol.* (54) : 1-81, 10 fig.
- McDOUGALL I., MAIER R., SUTHERLAND-HAWKES P. et GLAEDOW A.J.W., 1980. — K-Ar age estimate for the KBS Tuff, East Turkana, Kenya. *Nature*, 284 (5753) : 230-234, 2 fig., 2 tabl.
- McGREW P.O., 1944. — An early Pleistocene (Blancan) fauna from Nebraska. *Publs Field Mus. nat. Hist., Geol. ser.*, 9 (2) : 33-66, 9 fig., Chicago.
- MATTHEW W.D. et STIRTON R.A., 1930. — Equidae from the Pliocene of Texas. *Univ. Calif. Publs geol. Sci.*, 19 (17) : 349-396, pl. 45-58, Berkeley.
- MATTHEWS S.C., 1973. — Notes on open nomenclature and on synonymy lists. *Palaeontology*, 16 (4) : 713-719, London.
- MERRIAM J.C., 1913. — Preliminary report on the horses of Rancho La Brea. *Univ. Calif. Publs geol. Sci.*, 7 (21) : 397-418, 14 fig., Berkeley.
- MILLER W.E., 1971. — Pleistocene vertebrates of Los Angeles Basin and vicinity (exclusive of Rancho La Brea). *Bull. Los Angeles Cty Mus. Sci.*, 10 : 1-124, 180 fig., 20 tabl.
- MOOSER O. et DALQUEST W.W., 1975. — Pleistocene mammals from Aguascalientes, Central Mexico. *J. Mammal.*, 56 (4) : 781-820, 12 fig., Baltimore.
- MUSIL R., 1969. — Die Equidenreste aus dem Pleistozän von Süssenborn bei Weimar. *Paläont. Abh. A*, III (3/4) : 317-364, Berlin.
- MUSIL R., 1977. — Die Equidenreste aus den Travertinen von Taubach. *Quartärpal.* 2 : 237-264, 3 fig., 11 tabl.
- NEHRING A., 1884. — Fossile Pferde aus deutschen Diluvial-Ablagerungen und ihre Beziehungen zu den lebenden Pferden. Ein Beitrag zur Geschichte des Hauspferdes. *Landwirthshaf. Jahr.*, 13 : 81-160, pl. 5-9.
- NOBIS G., 1971. — Vom Wildpferd zum Hauspferd. *Bohlan Verl.* : 1-96, 6 pl., 58 diag., 126 tabl., Köln, Wien.
- OSBORN H.F., 1918. — Equidae of the Oligocene, Miocene and Pliocene of North America, iconographic type revision. *Mem. Am. Mus. nat. Hist.*, n.s. 2 (1) : 1-217, 173 fig., 54 pl., New York.
- OWEN R., 1870. — On fossil remains of equines from Central and South America referable to *Equus conversidens* Ow., *Equus tau* Ow. and *Equus arcidens* Ow. *Phil. Trans. R. Soc.*, 159 : 559-573, 1 pl., London.
- PAVLOVA M., 1931. — Mammifères post-tertiaires trouvés sur les bords du Volga, près de Senguiley et quelques formes provenant d'autres localités. *Ann. Soc. russe Paléont.*, 9 : 1-42, 3 pl.
- PETIT M., 1939. — Anatomie des molaires des Équidés, Cheval et Âne. Impr. Toulousaine : 1-328, 206 fig., 110 tabl., Toulouse.
- POMEL A., 1897. — Homme, singe, carnassiers, équidés, suilliens, ovidés. Les Équidés. *Carte géol. Algérie, Pal. Mon.* : 1-44, 12 pl.
- PRAT F., 1964. — Contribution à la classification des Équidés villafranchiens P.-v. *Soc. linn. Bordeaux*, 101 : 14-32, 2 pl., 3 tabl.
- PRAT F., 1968. — Recherches sur les Équidés pléistocènes de France. Thèse Sci. nat., 4 vol. : 1-662, 149 fig., 126 tabl., Bordeaux.
- QUINN J.H., 1955. — Miocene Equidae of the Texas Gulf Coastal Plain. *Univ. Texas Publs* (5516) : 1-102, 14 pl., Austin.
- REICHENAU W. von, 1915. — Beiträge zur näheren Kenntnis fossiler Pferde aus deutschem Pleistozän, insbesondere über die Entwicklung und die Abkastadien des Gebisses vom Hochterrassenpferd (*Equus mosbachensis* v. R.). *Abh. hess. geol. Landesanst.*, 7 (1) : 1-155, 164 fig., 14 pl.
- RUTIMEYER L., 1863. — Beiträge zur Kenntnis der fossilen Pferde und zur vergleichenden Odontographie der Hufthiere überhaupt. *Verh. naturforsch. Ges. Basel*, 3 : 558-696, 4 pl.
- SAVAGE D.E., 1951. — Late Cenozoic vertebrates of the San Francisco Bay region. *Univ. Calif. Publs geol. Sci.*, 28 : iii-iv + 215-314, 51 fig., 13 tabl., Berkeley.
- SCHULTZ J.R., 1938. — A late Quaternary mammal fauna from the Tar Seeps of McKittrick, California. *Publs Carnegie Inst.*, 487 : 111-215, 12 fig., 17 pl., Washington.

- SKINNER M.F., 1942. — The fauna of Papago Springs Cave, Arizona, and a study of *Stockoceros* ; with three new antilocaprine from Nebraska and Arizona. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 80 (6) : 143-220, 19 fig., New York.
- SKINNER M.F., HIBBARD C.W. *et al.*, 1972. — Early Pleistocene pre-glacial and glacial rocks and faunas of North Central Nebraska. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 148 (1) : 1-148, 60 fig., 21 tabl., New York.
- SKINNER M.F., SKINNER S.M. et GOORIS R.J., 1977. — Stratigraphy and biostratigraphy of Late Cenozoic deposits in Central Sioux County, Western Nebraska. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 158 (5) : 263-370, 17 fig., 4 tabl.
- SONDAAR P.Y., 1962. — Les *Hipparion* de l'Aragon méridional. *Estudios geol., Inst. Invest. geol. « Lucas Mallada »*, 17 (3-4) : 209-305, 57 fig., 27 tabl., 10 pl., Madrid.
- STEHLIN H.G. et GRAZIOSI P., 1935. — Ricerche sugli Asinidi fossili d'Europa. *Mém. Sté Paléont. Suisse, Bâle*, 56 : 1-73, 14 fig., 10 pl.
- STIRTON R.A., 1940. — Phylogeny of north american Equidae. *Univ. Calif. Publs geol. Sci.*, 25 (4) : 165-198, 52 fig., Berkeley.
- TEILHARD de CHARDIN P. et PIVETEAU J., 1930. — Les Mammifères fossiles de Nihowan (Chine). *Annls Paléont.*, 19 : 3-134, 42 fig., 23 pl.
- TROXELL E.L., 1915. — The Vertebrate fossils of Rock Creek, Texas. *Amer. J. Sci.*, 39 : 613-638, 24 fig., 1 pl., New Haven.
- TSCHERSKI J.D., 1892. — Beschreibung der Sammlung posttertiärer Säugethiere. *Mém. Acad. Sci. St-Petersbourg*, sér. 7, 40 (1) : 1-511, 6 pl.
- VAN HOEPEN E.C.N., 1932. — Die Stamlyn van die Sebras. *Paleont. Navors. nas. Mus. Bloemfontein*, 2 (3) : 25-37, 23 fig.
- VIRET J., 1954. — Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme) et sa faune de Mammifères villafranchiens. *Nouv. Archs Mus. Hist. nat. Lyon*, 4 : 1-200, 43 fig., 33 pl.
- WEBB S.D., 1969. — The Burge and Minnechaduzza Clarendonian mammalian faunas of north-central Nebraska. *Univ. California Dept. Geol. Sci. Publs*, 78 : 1-191, 46 fig., 52 tabl.

APPENDICE

(Abréviations et tableaux)

Le matériel étudié dans cette monographie a été examiné dans de multiples musées et collections dont voici la liste, précédée des abréviations éventuellement utilisées dans le texte et dans les légendes de figures, planches et tableaux :

- AC : Laboratoire d'Anatomie Comparée du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), Paris, France.
- AD : Musée d'Histoire Naturelle, Addis Abeba, Éthiopie.
- AM : Zoologisch Museum, Amsterdam, Pays-Bas.
- BA : Naturhistorisches Museum, Bâle, Suisse.
- BE : Naturhistorisches Museum, Berne, Suisse.
- BL : Zoologisches Museum der Humboldt Universität, Berlin, République Démocratique Allemande.
- BM : British Museum (Natural History), Londres, Grande-Bretagne.
- BX : Institut Royal des Sciences Naturelles, Bruxelles, Belgique.
- FL : Musée de Zoologie « La Specola », Florence, Italie.
- FR : Naturmuseum und Forschungsinstitut Senckenberg, Francfort, Allemagne Fédérale.
- GA : Geologisch Instituut der Rijksuniversiteit, Gand, Belgique.
- HA : Zoologisches Institut und Zoologisches Museum, Hambourg, Allemagne Fédérale.
- HD : Collecte sur le terrain d'Hadar, Éthiopie.
- KI : Institut für Haustierkunde, Kiel, Allemagne Fédérale.

- KF : Collecte sur le terrain de Koobi Fora, Kenya.
 LD : Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leyde, Pays-Bas.
 LG : Institut Zoologique de l'Académie des Sciences de l'URSS, Léningrad, URSS.
 LY : Muséum d'Histoire Naturelle, Lyon, France.
 MA : Laboratoire des Mammifères et Oiseaux du MNHN, Paris, France.
 MU : Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, München, Allemagne Fédérale.
 NA : National Museums of Kenya, Nairobi, Kenya.
 PA : Institut de Paléontologie du MNHN, Paris, France.
 ST : Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, Allemagne Fédérale.
 TB : Zoologisches Institut der Universität, Tübingen, Allemagne Fédérale.
 TU : Istituto di Anatomia Comparata, Turin, Italie.
 TV : Musée Royal d'Afrique Centrale, Tervuren, Belgique.
 UC : University College, Londres, Grande-Bretagne.
 ZU : Zoologisches Museum der Universität, Zürich, Suisse.

ER (Est Rodolphe) est synonyme de ET (Est Turkana). Autres sigles utilisés :
 Sc = Senèze ; QSV = Saint-Vallier ; TER = Ternifine.