

un ancêtre des Asiniens actuels ; en revanche, cette espèce présente des ressemblances nettes avec plusieurs formes pliopléistocènes d'*E. simplicidens* et *E. stenonis*.

## B. — PLIOPLÉISTOCÈNE

Je ne reprendrai pas ici la présentation détaillée du matériel attribué à *E. stenonis* donnée dans un travail précédent (Eisenmann, 1980) ; en ce qui concerne la description des sous-espèces et l'âge des gisements italiens, français et espagnol, le lecteur devra consulter Viret 1954 ; Prat 1964 et 1968 ; Azzaroli 1965 ; Heintz 1969 et 1970 ; De Giuli 1972 ; Gautier & Heintz 1974.

### 1/ *Equus stenonis stenonis* (Villafranchien supérieur)

Lors de l'étude des jugales supérieures (Eisenmann, 1980), j'ai considéré que seules les séries du spécimen-type de l'espèce (IGF 560) provenant de Terranova dans le Valdarno supérieur, Italie, peuvent à coup sûr être attribuées à la sous-espèce nominative. La série inférieure droite du même individu a été figurée par Azzaroli (1965, pl. V, fig. 1 a) ; grâce à l'obligeance de C. De Giuli, j'ai à ma disposition le moulage de la série gauche. De la P/2 à la M/2, les IF sont : 39,4 ; 44,8 ; 42,3 ; 38,9 et 45. On remarque la faible diminution de l'IF de la P/4 à la M/1 et la forte augmentation de la M/1 à la M/2. Contrairement à ce qui se passe pour les IF moyens de toutes les espèces actuelles et de la plupart des fossiles, le plus grand IF de la série se trouve sur la M/2 (fig. 12). La double boucle est sténonienne, avec un sillon lingual très profond. Le sillon vestibulaire est court sur les prémolaires et la M/2, à peine plus long sur la M/1 et la M/3 ; par ce caractère *E. stenonis stenonis* ressemble aux Asiniens actuels. Il n'y a pas de protostylide sur la P/2.

Le matériel d'Olivola, attribué par De Giuli (1972, pl. IX, fig. 3-4) à *E. stenonis stenonis*, se distingue par des dimensions toujours plus grandes ; le sillon vestibulaire est toujours profond sur les M/1, long ou moyen sur les M/2. Les IF moyens sont, de la P/2 à la M/2 : 44,8 ; 49,4 ; 46,1 ; 35,5 et 41. Comme chez la forme précédente et certains Zébrins actuels (Couaggas et *E. grevyi*), l'IF de la P/3 est nettement plus élevé que celui de la P/2. La diminution de l'IF de la P/4 à la M/1 est bien plus forte que chez *E. stenonis stenonis*, presque aussi grande que chez *E. zebra* et *E. grevyi*. L'IF augmente beaucoup de la M/1 à la M/2, comme chez *E. stenonis stenonis*.

### 2/ *Equus stenonis vireti* (pl. III, fig. 2-3)

Provenant du Villafranchien moyen de Saint-Vallier, France, le matériel se compose d'une quinzaine de séries adultes plus ou moins complètes. Les données biométriques sont dans le tableau 19. On remarque que les IF moyens des P/4 sont plus grands que ceux des P/3 (fig. 10). Chez les espèces actuelles, le même phénomène peut s'observer sur quelques séries mais il n'apparaît jamais quand on compare les moyennes de tous les IF des P/3 avec les moyennes de tous les IF des P/4. Les différences entre les IF moyens des P/4 et des M/1 sont faibles, comme chez les Asiniens et les Hémioniens actuels mais plus fortes que chez les *E. stenonis stenonis*. Les différences entre les IF moyens des P/2 et des P/3 sont voisines de celles qu'on a observé chez *E. grevyi* et les Couaggas.

La double boucle est sténonienne, avec un sillon lingual profond, surtout sur les molaires. Le sillon vestibulaire est toujours court sur les prémolaires ; la fréquence des sillons vestibulaires courts est d'environ 36 % sur les M/1 et M/2 et de 17 % sur les M/3. Sur la plupart de ces dernières (58 %), il y a contact entre les sillons vestibulaire et lingual ; ce contact n'a pas été observé sur les autres dents de la série. Le protostylide semble absent sur les P/2, rare sur les autres jugales définitives et lactéales (Eisenmann, 1976a, tabl. 3).

### 3/ *Equus stenonis* cf. *vireti* (Villafranchien moyen de la Puebla de Valverde, Espagne)

Le matériel comprend une demi-douzaine de séries plus ou moins complètes (tabl. 20). Les IF des P/2 sont voisins de ceux d'*E. stenonis vireti* ; sur les autres dents les IF de la forme de La Puebla de Valverde sont plus petits que ceux de la forme de Saint-Vallier. Les proportions entre les différentes dents ressemblent à celles d'*E. stenonis vireti* mais les différences entre les IF moyens sont plus faibles de la P/2 à la P/3, plus fortes de la P/3 à la P/4 et de la P/4 à la M/1 (fig. 10).

La double boucle est sténonienne, le sillon lingual profond. Le sillon vestibulaire (SV) est toujours court sur les prémolaires, jamais sur les molaires. Le contact entre SV et sillon lingual est presque constant sur les M/3 (8 cas sur 10), plus rare sur les M/2 (2 cas sur 4) et les M/1 (2 cas sur 6). Un protostylide n'a été observé que sur les dP/3 et dP/4, dans 4 % des cas (Eisenmann, 1976a, tabl. 3).

### 4/ *Equus stenonis senezensis* (Villafranchien supérieur de Senèze, France)

Divers auteurs ont remarqué la présence de jugales inférieures à dessin caballin dans le matériel de Senèze (Viret, 1954, p. 145 ; Azzaroli, 1965, p. 2-3 ; Prat, 1968, p. 96, 122). Il existe en particulier une mandibule qui serait « associée » à un crâne d'*E. stenonis* dont les jugales supérieures présentent les caractères sténoniens habituels. J'ai déjà eu l'occasion de montrer que la mandibule ne peut pas appartenir au même individu que le crâne : le diastème mandibulaire, plus court que le diastème maxillaire de 20 mm, interdit d'articuler à la fois les jugales et les incisives (Eisenmann, sous presse a). Le caractère erroné de cette association permet de mettre en doute la co-spécificité du crâne et de la mandibule. En conséquence, je n'ai pas tenu compte des mesures de cette série inférieure ni de celles de deux prémolaires isolées à dessin typiquement caballin.

Malgré cette épuration du matériel, l'ensemble des jugales inférieures de Senèze, comme celui des supérieures (Eisenmann, 1980) donne une impression d'hétérogénéité spécifique : différences de taille entre les séries, différences de longueur des sillons vestibulaires des molaires, différences de formes des doubles boucles. Toutefois, il ne m'a pas encore été possible d'y distinguer deux ou plusieurs groupes cohérents ; j'ai dû me résigner ici à traiter comme une seule forme un ensemble de dents qui appartiennent peut-être à deux ou plusieurs espèces.

Les données biométriques (tabl. 21) montrent que les coefficients de variation sont en général plus élevés que chez *E. stenonis vireti* et les espèces actuelles, ce qui peut être considéré comme une présomption d'hétérogénéité. Les IF moyens présentent des différences de proportions dans la série par rapport à *E. stenonis vireti* et cf. *vireti* ; on

remarque une augmentation un peu moindre des IF de la P/2 à la P/3 et surtout une diminution nette de la P/3 à la P/4 (fig. 10) : sur 18 séries, une seule (Se 804 de Bâle) présente un IF plus élevé sur la P/4 que sur la P/3 ; le même phénomène s'observe dans 4 cas sur 8 à Saint-Vallier et dans 4 cas sur 5 à La Puebla de Valverde.

Si on exclut les dents très usées, la double boucle est toujours sténonienne mais le sillon lingual (SL) est plus ou moins profond. Les fréquences de sillons vestibulaires courts sont voisines de celles qu'on observe chez *E. quagga*, sauf pour les M/3 où cette fréquence est plus basse (7 %). Le contact entre SL et SV existe chez 4 M/1 sur 19 (21 %), 4 M/2 sur 17 (23 %) et 9 M/3 sur 14 (64 %). Le protostylide est présent dans 4 % des P/2 et 5 % des dP/2 ; sa fréquence relativement élevée sur les autres dents définitives et lactéales (Eisenmann, 1976a, tabl. 3) pourrait s'expliquer par la présence de nombreuses dents usées dans cet échantillon.

### 5/ *Equus simplicidens*

Je ne dispose pas de données sur les éventuelles jugales inférieures de la Formation du Blanco Canyon (Crosby Co., Texas) d'où provient la jugale supérieure type d'*E. simplicidens* (Cope, 1892, p. 124). Trois séries inférieures, figurées à la grandeur naturelle, ont été rapportées à cette même espèce par Hibbard (1941, pl. IV, fig. 4) et par Skinner *et al.* (1972, fig. 57 b et c).

Le spécimen le plus ancien est probablement celui figuré par Hibbard ; il provient de la formation de Rexroad (Kansas) dont la faune serait âgée d'au moins 3,6 MA (Hibbard, *in* Skinner *et al.*, 1972, p. 131). Il s'agit malheureusement d'un sujet sub-adulte dont la M/2 est encore peu usée. Sur les autres dents, les IF ont entre eux des rapports peu différents de ceux des Couaggas actuels (fig. 6 et 11) ; ils sont de 46 ; 51,1 ; 47,4 ; 36 et (31,7). Les doubles boucles sont sténoniennes, le sillon vestibulaire des M/1 est profond ; les P/2 n'ont pas de protostylide.

L'un des deux spécimens figurés par Skinner *et al.* (fig. 57 c) appartient à la faune de Hagerman (Idaho), qui serait un peu plus récente que celle de Rexroad. Les IF sont de 47,2 ; 52,2 ; 52,4 ; 38,5 et 37,1. Le rapport des IF de la P/3 et de la P/4 est à peu près le même que chez *E. stenonis vireti* et cf. *vireti* (fig. 10 et 11). Les doubles boucles sont sténoniennes ; les sillons vestibulaires sont profonds sur les M/1 et M/2, un peu moins sur la M/3 ; il n'y a pas de protostylide sur la P/2.

Le dernier spécimen provient du « Pléistocène inférieur du Nebraska » (Skinner *et al.*, 1972, fig. 57 b) et serait plus récent que les deux autres. Les IF (50 ; 54 ; 46,5 ; 36 et 32,1 ; fig. 11) sont bien plus bas sur la P/4 que sur la P/3, peut-être parce que la P/4 est encore relativement peu usée. Le SV est profond sur les M/1 et M/2, un peu moins sur la M/3 (celle-ci n'est pas complètement entamée par l'usure). Les doubles boucles sont sténoniennes ; la P/2 ne porte pas de protostylide.

Comme les crânes et les dents supérieures (Eisenmann, 1980), les dents inférieures attribuées à *E. simplicidens* ressemblent mais ne s'identifient pas à celles d'*E. stenonis*.

### 6/ *Equus sanmeniensis* et *Equus teilhardi*

Les dépôts pliopléistocènes du bassin de Nihowan ont fourni deux espèces d'*Equus* : *E. sanmeniensis*, décrit par Teilhard de Chardin & Piveteau (1930) et *E. teilhardi*, qui

s'en distingue par une taille plus petite et l'absence de cornets sur les incisives inférieures (Eisenmann, 1975).

*a) Equus sanmeniensis*

Le calcul des IF est possible sur une série d'âge moyen (Teilhard de Chardin & Piveteau, 1930, pl. VII, fig. 4). De la P/2 à la M/2, les IF sont de : 41,4 ; 49,7 ; 45,6 ; 29,8 et 31,7. Ces valeurs sont voisines de celles que nous avons vues chez *Pliohippus mexicanus* (fig. 11) à quelques différences près : chez *E. sanmeniensis* les IF de la P/2, de la P/3 et de la M/1 sont un peu plus faibles et celui de la M/2 un peu plus fort. Les doubles boucles sont sténoniennes ; le sillon lingual est profond. Les sillons vestibulaires sont longs sur les trois molaires. La P/2 ne porte pas de protostylide.

*b) Equus teilhardi*

L'holotype est conservé au MNHN sous le numéro NIH 001 ; il a été figuré par Teilhard de Chardin & Piveteau (1930, pl. IV, fig. 2). De la P/2 à la M/2, les IF sont de : 51,5 ; 54,2 ; 46,7 ; 35,3 et 31. Ils sont très proches de ceux de la série d'*E. simplicidens* qui provient du Nebraska (fig. 11). Les doubles boucles sont sténoniennes. Sur les trois molaires, le sillon vestibulaire vient en contact avec le sillon lingual. Il n'y a pas de protostylide sur la P/2.

C. — REMARQUES SUR LES ESPÈCES MIOCÈNES, PLIOCÈNES ET PLIOPLEÏSTOCÈNES D'AMÉRIQUE DU NORD ET D'EURASIE

1/ *Indices postflexidiques (IF)*

Les espèces de *Dinohippus* et *Astrohippus* se distinguent des espèces plus récentes par des IF plus bas sur les P/3 que sur les P/2. Un allongement de la P/2 sans allongement proportionnel du postflexide permettrait d'arriver à la situation inverse (IF P/3 plus grand que IF P/2) qui est celle de *Pliohippus mexicanus* et des *Equus* pliocènes et pliopléistocènes.

À l'exception de *Astrohippus ansae*, les IF des M/1 sont très faibles chez les espèces miocènes (*Dinohippus leidyanus* et *D. interpolatus*) ; l'IF de la M/1 est toujours plus petit que celui de la M/2. Un allongement sélectif du postflexide de la M/1 permettrait d'aboutir à la situation inverse (IF M/1 plus grand que IF M/2) qu'on trouve chez *Pliohippus mexicanus*, *E. simplicidens* et *E. teilhardi*.

Dans un stade ultérieur, on peut supposer un allongement des postflexides des M/2 accompagné d'une nouvelle inversion du rapport entre les IF des M/1 et M/2 (IF M/2 plus grand que IF M/1). Ce « stade » est atteint par la plupart des *E. stenonis*.

Certains *Equus* pliocènes (*E. simplicidens* de Hagerman) et pliopléistocènes (*E. stenonis vireti* et cf. *vireti*) ont par ailleurs augmenté les IF des P/4 de sorte que ceux-ci sont égaux ou supérieurs à ceux des P/3.

2/ *Doubles boucles*

Les doubles boucles de *Dinohippus* et *Astrohippus* présentent des sillons linguaux peu marqués qui leur donnent un aspect particulier. On peut rapprocher les doubles boucles de *Dinohippus* du type sténonien et celles d'*Astrohippus* du type hémionien, mais la ressemblance reste lointaine. Chez *Pliohippus mexicanus*, les doubles boucles

sont en général sténoniennes mais les sillons linguaux sont encore mal marqués sur certaines dents (Lance, 1950, fig. 5 h), ce qui leur donne un aspect plutôt hémionien. A partir d'*E. simplicidens*, les sillons linguaux sont profonds sur la plupart des dents ; les doubles boucles sont typiquement sténoniennes.

### 3/ Sillons vestibulaires

A l'exception d'*Astrohippus ansae*, les formes les plus anciennes ont en général des sillons vestibulaires longs sur les molaires. On note des sillons plus courts sur certaines M/1 de *Pliohippus mexicanus*, certaines M/2 ou M/3 d'*E. simplicidens* et certaines M/1, M/2 ou M/3 d'*E. stenonis*. La seule série inférieure d'*E. stenonis stenonis* présente des sillons vestibulaires très courts sur les trois molaires, comme chez les Asiniens actuels.

Les fréquences de sillons vestibulaires courts sont difficiles à évaluer parce que la plupart des échantillons sont très pauvres. En ce qui concerne *E. stenonis*, il semble qu'on ait, dans l'ordre de fréquence croissante, des SV courts : *E. stenonis* cf. *vireti*, *E. stenonis* de Senèze, *E. stenonis vireti*.

## D. — PLÉISTOCÈNE D'AMÉRIQUE DU NORD

### 1/ *Equus scotti* et *Equus* « *scotti* »

L'espèce *scotti* a été décrite par Gidley (1900) à partir d'un matériel d'âge Kansan (Günz) provenant de Rock Creek au Texas. Gidley n'a pas figuré les jugales inférieures de cette espèce et les seules données dont on dispose à leur sujet sont dues à une figuration de Hay (1914, p. 183, fig. 68). De la P/2 à la M/2, les IF sont de 42,8 ; 48,3 ; 43,7 ; 38,6 et 41,8. La forme de la courbe (fig. 13) évoque plutôt les Couaggas et *E. grevyi* que les autres espèces actuelles, mais les IF sont plus bas sur les prémolaires. Parmi les espèces fossiles, *E. scotti* a des proportions voisines de celles d'*E. stenonis stenonis* et *senezensis* mais les IF sont en général plus élevés. Les doubles boucles sont nettement caballines sur la P/4, la M/1 et la M/2. Les sillons vestibulaires sont courts sur les M/2 et M/3, un peu plus longs sur la M/1.

Au total, *E. scotti* de Rock Creek associe un crâne évoquant les Caballins et les Couaggas et une série supérieure dont les IP sont voisins de ceux d'*E. grevyi* (Eisenmann, 1980) avec des jugales inférieures à dessin caballin mais dont les IF évoquent *E. stenonis*, *E. grevyi* et les Couaggas.

Hibbard (1953, fig. 3 c) et Hibbard & Dalquest (1966, fig. 6 a, b) ont attribué à *E. scotti* une série inférieure du Kansas et deux du Texas, qui seraient contemporaines de celle de Rock Creek.

La première présente des doubles boucles particulières qui évoquent les *E. kiang* actuels par leur aspect arrondi et leurs sillons linguaux peu profonds sur les prémolaires mais surtout une espèce sud-américaine, *Equus santae-elenae* (Hoffstetter, 1952, fig. 86 B) : dans les deux cas, les métaconides des M/1 et M/2 sont bilobés. L'appartenance de cette série inférieure à *E. scotti* paraît incertaine.

Les deux autres séries inférieures présentent des doubles boucles caballines sur toutes les dents. Les IF ont à peu près les mêmes rapports entre les différentes dents dans



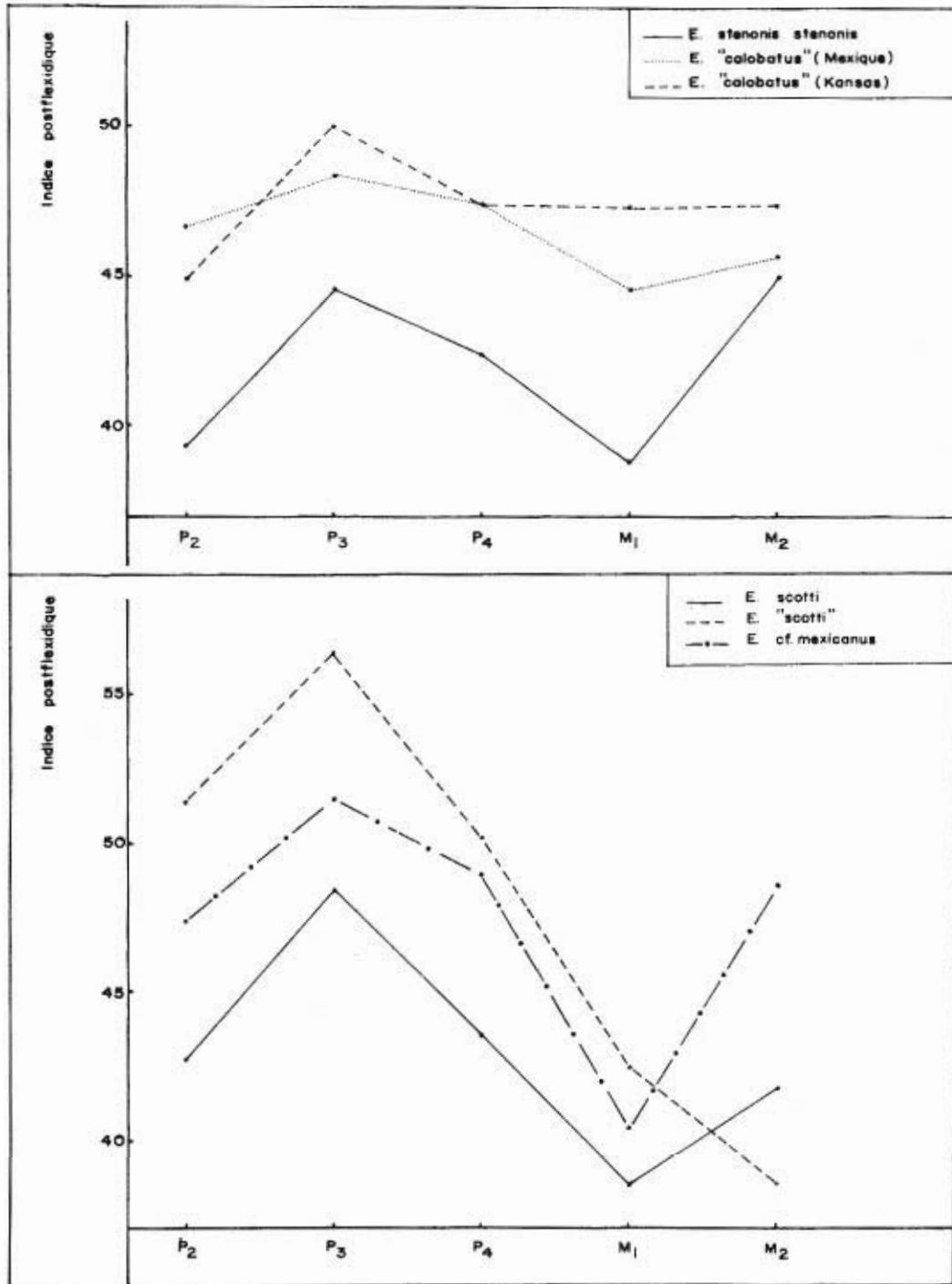


Fig. 12 et 13. — Indices postflexidiques d'*Equus* fossiles. Pour n, voir le texte.

les deux séries de sorte qu'on peut admettre qu'il s'agit de la même espèce et calculer des IF moyens. Ceux-ci sont, de la P/2 à la M/2 : 51,3 ; 56,3 ; 50,1 ; 42,5 et 38,7. La courbe correspondante (fig. 13) ressemble à celles des *E. simplicidens* du Kansas et du Nebraska et à celle d'*E. teilhardi* (fig. 11). Elle diffère de celle d'*E. scotti* de Rock Creek par des IF bien plus élevés sur toutes les dents sauf les M/2 ; l'indice postflexidique de cette dernière est inférieur à celui de la M/1. Les sillons vestibulaires sont de longueur moyenne sur les trois molaires.

Ainsi, l'étude des jugales inférieures confirme l'impression donnée par les supérieures : le matériel décrit par Hibbard & Dalquest n'appartient probablement pas à *E. scotti*. Les jugales supérieures s'en distinguent par des indices protoconiques bien plus élevés, les inférieures par des IF plus élevés. Dans la mesure où ces remarques se fondent sur un petit nombre de séries, elles restent bien sûr sujettes à caution. Il paraît toutefois raisonnable à l'heure actuelle de réserver le nom de *scotti* au grand Équidé de Rock Creek et de mentionner l'autre comme *E. « scotti »*.

### 2/ *Equus lambei*

*E. lambei* a été décrit par Hay (1917) sur une tête osseuse pléistocène du territoire de Yukon au Canada (n° 8226 de l'USNM). Les jugales inférieures sont très usées (Hay, 1917, fig. 58, 2) de sorte qu'on ne peut pas se faire une bonne idée des IF de l'espèce. A titre indicatif, les IF de la P/2 à la M/2 sont : 48,3 ; 42,4 ; 48,1 ; 40 et 46. Les doubles boucles sont caballines. Le sillon vestibulaire est court sur les M/2 et M/3, un peu plus long sur la M/1.

Le crâne d'*E. lambei* ressemble à celui d'*E. niobrarensis alaskae*, Alaska et à celui du Cheval de Kotelny, Sibérie orientale (Eisenmann, 1980, fig. 29) ; malheureusement je n'ai pas de données sur les dentitions inférieures de ces deux formes.

### 3/ *Equus laurentius*

Cette espèce a aussi été décrite par Hay (1913) sur une tête osseuse en très bon état récoltée dans des dépôts quaternaires du Kansas (n° 347 des collections de l'Université du Kansas). Pour certains auteurs, dont Savage (1951, p. 252), *E. laurentius* serait un simple Cheval domestique, fossilisé de façon spécialement rapide.

D'après la figure 26 de Hay (1913), les jugales inférieures d'*E. laurentius* ont des doubles boucles caballines. Le sillon vestibulaire est profond sur la M/3, où il vient en contact avec le sillon lingual, moins profond sur les M/1 et M/2. Il faut noter que le contact entre le sillon lingual et vestibulaire est rare (6 %) chez les Caballins actuels. Les IF approximatifs (calculés d'après la figure 26 de Hay) sont de : 51,1 ; 43,4 ; 40 ; 36 et 35. Comme chez *E. lambei* et 30 % des Caballins actuels, l'IF de la P/3 est plus petit que celui de la P/2. Contrairement à ce qui se passe chez la plupart des Caballins actuels, la différence entre les IF des P/4 et M/1 est faible et l'IF de la M/2 est plus petit que celui de la M/1 (fig. 14).

Au total, ni les données sur le crâne et les jugales supérieures (Eisenmann, 1980, fig. 31 et 58) ni celles sur les jugales inférieures d'*E. laurentius* ne confirment l'attribution à *E. caballus* proposée par Savage.

#### 4/ *Equus* « *calobatus* »

L'espèce *calobatus* a été créée par Troxell (1915) sur des os des membres graciles récoltés à Rock Creek, Texas dans des niveaux pléistocènes inférieurs ; il n'y a pas à Rock Creek d'association certaine entre os des membres et dents ou crânes. Par la suite, un crâne et des dents de provenances diverses ont été attribués à *E. calobatus*. Le crâne (Mooser & Dalquest, 1975, p. 805) provient de la formation de Tacubaya, Mexique, d'âge illinoïen. Crânes et jugales supérieures présentent des caractères qu'on rencontre chez les Chevaux, les Hémionides et les *Equus* d'Amérique du Sud (Eisenmann, 1980, fig. 31 et 58). Les jugales inférieures du même spécimen (Mooser & Dalquest, 1975, fig. 8) évoquent les Hémionides actuels par leurs sillons linguaux peu profonds et leurs doubles boucles arrondies. Sur la M/1 on remarque l'ébauche d'un renflement à la base du métaconide qu'on trouve aussi, mais à un degré plus fort, chez certains *E. santae-elenae* de l'Equateur (Hoffstetter, 1952, fig. 86 B). Le sillon vestibulaire est court sur les trois molaires. Les IF ont à peu près les mêmes valeurs sur toutes les dents : 46,8 ; 48,4 ; 47,4 ; 44,7 et 45,7 de la P/2 à la M/2 (fig. 12).

Skinner *et al.*, (1972, fig. 58 B, D) ont figuré deux séries à peu près complètes qu'ils attribuent à *E. calobatus*. La première (Arkalon gravel pit, Kansas, Pléistocène moyen) présente des ressemblances, déjà notées par Mooser & Dalquest, avec le fossile précédemment discuté : sillon lingual peu profond, léger renflement à la base du métaconide. Les IF ajoutent à ces ressemblances ; de la P/2 à la M/2, ils sont de 44,9 ; 50 ; 47,4 ; 47,3 et 47,3. On remarque que l'IF de la M/1 est à peu près égal à celui de la P/4 (fig. 12). La seconde série (Long Pine Gravels, Nebraska, Pléistocène inférieur) présente en général des sillons linguaux plus profonds et des métaconides plus globuleux de sorte que son appartenance à la même espèce ne paraît pas certaine ; en outre, l'IF diminue beaucoup de la P/4 à la M/1.

#### 5/ *Equus conversidens* et *Equus* « *conversidens* »

*E. conversidens* est une espèce mexicaine de petite taille (Owen, 1870) dont les affinités asiniennes ou hémionides sont encore discutées ; il n'y a pas de jugales inférieures associées aux séries supérieures type de cette espèce. La série incomplète figurée par Hibbard (1955, fig. 2 B) présente des doubles boucles caballines ; les sillons vestibulaires sont courts sur les trois molaires. La mandibule du crâne attribué par Skinner (1942) à *E. conversidens* n'a pas été figurée de sorte qu'on ne peut pas savoir si elle confirme les caractères asiniens du crâne (Eisenmann, 1980, fig. 23).

#### 6/ *Equus occidentalis* et *Equus* « *occidentalis* »

J'utilise le nom d'*occidentalis* (malgré les réticences de Savage, 1951, sur sa validité) pour l'*Equus* de Rancho La Brea qui vivait en Californie il y a environ 10 000 à 15 000 ans. Cette espèce est très bien documentée mais encore insuffisamment décrite, de sorte que ses affinités restent problématiques ; le crâne paraît différer de ceux de toutes les espèces actuelles (Eisenmann, 1980, fig. 32).

La dentition inférieure définitive de l'*E. occidentalis* de Rancho La Brea nous est connue par quelques figures, fortement réduites, de Merriam (1913, fig. 6, 10, 11). D'après ces dessins, les doubles boucles semblent hémionides, avec des sillons lin-



goux peu profonds. Les sillons vestibulaires paraissent courts sur la plupart des molaires. Le calcul des indices postflexidiques est impossible.

Miller (1971, p. 21) attribue à la même espèce de nombreux restes de Costeau Pit (environs de Los Angeles) ; ce gisement aurait plus de 40000 ans et serait donc plus vieux que celui de Rancho La Brea. La série inférieure figurée (Miller, 1971, fig. 15) présente des doubles boucles plutôt sténoniennes, avec des sillons linguaux plus profonds qu'à Rancho la Brea. Le sillon vestibulaire est court sur la M/3, un peu plus long sur les M/1 et M/2.

Le matériel de McKittrick attribué à *E. occidentalis* par Schultz (1938) appartient peut-être à une espèce caballine (Eisenmann, 1980). Le dessin des jugales inférieures figurées par cet auteur (Schultz, 1938, pl. 14, 1 a) n'est pas bien lisible ; il semble que les doubles boucles sont caballines au moins sur la P/3 et la M/2.

En définitive, l'absence d'une description détaillée et bien illustrée de l'Equidé de Rancho La Brea interdit de se prononcer sur sa dentition. L'appartenance du matériel de Rancho La Brea, de Costeau Pit et de McKittrick à la même espèce n'est pas évidente.

#### 7/ *Equus cf. mexicanus*

Un crâne provenant de la formation du Becerra supérieur, Mexique (interglaciaire de Sangamon ou glaciaire de Wisconsin) a servi de base à la description d'*Hesperohippus mexicanus* par Hibbard (1955, p. 66). Les proportions du crâne sont différentes de celles qu'on trouve habituellement chez les *Equus* pléistocènes (Eisenmann, 1980, fig. 32), mais l'attribution à un nouveau genre ne paraît pas indispensable. D'après les caractères craniens, *E. mexicanus* ressemblerait à un *E. stenonis* à protubérance occipitale et à museau larges.

Il n'y a pas de jugales inférieures associées au crâne mais Hibbard (1955, fig. 5 B) a rapporté à *E. cf. mexicanus* une série inférieure du Pléistocène mexicain. La M/1 présente une double boucle plutôt caballine mais dans l'ensemble les jugales ressemblent surtout à celles d'*E. calobatus* figurées par Mooser & Dalquest (1975, fig. 8). Les sillons vestibulaires sont très courts sur toutes les dents. De la P/2 à la M/2, les IF sont : 47,3 ; 51,6 ; 49 ; 40,4 ; 48,8 ; on remarque la forte élévation de l'IF de la M/1 à la M/2. La courbe correspondante (fig. 13) diffère de celle des Zébrins actuels (fig. 6) par ce caractère et par une moindre différence entre les IF des P/4 et M/1. Parmi les courbes fossiles étudiées c'est celle d'*E. scotti* (fig. 13) qui lui ressemble le plus. Rappelons qu'*E. scotti* présente aussi une double boucle caballine sur certaines jugales inférieures.

### E. — PLÉISTOCÈNE D'EURASIE

#### 1/ *Equus mosbachensis*

*E. mosbachensis* a été décrit par Reichenau (1915) des sables de Mosbach, en Allemagne, dont l'âge est considéré comme mindélien (Brüning, 1974). D'après les indices craniens et dentaires supérieurs, *E. mosbachensis* est une espèce caballine primitive (Eisenmann, 1980).

Le matériel étudié ici se compose d'une vingtaine de séries adultes plus ou moins complètes ; 7 ont été figurées par Reichenau (1915, pl. III). Les données biométriques

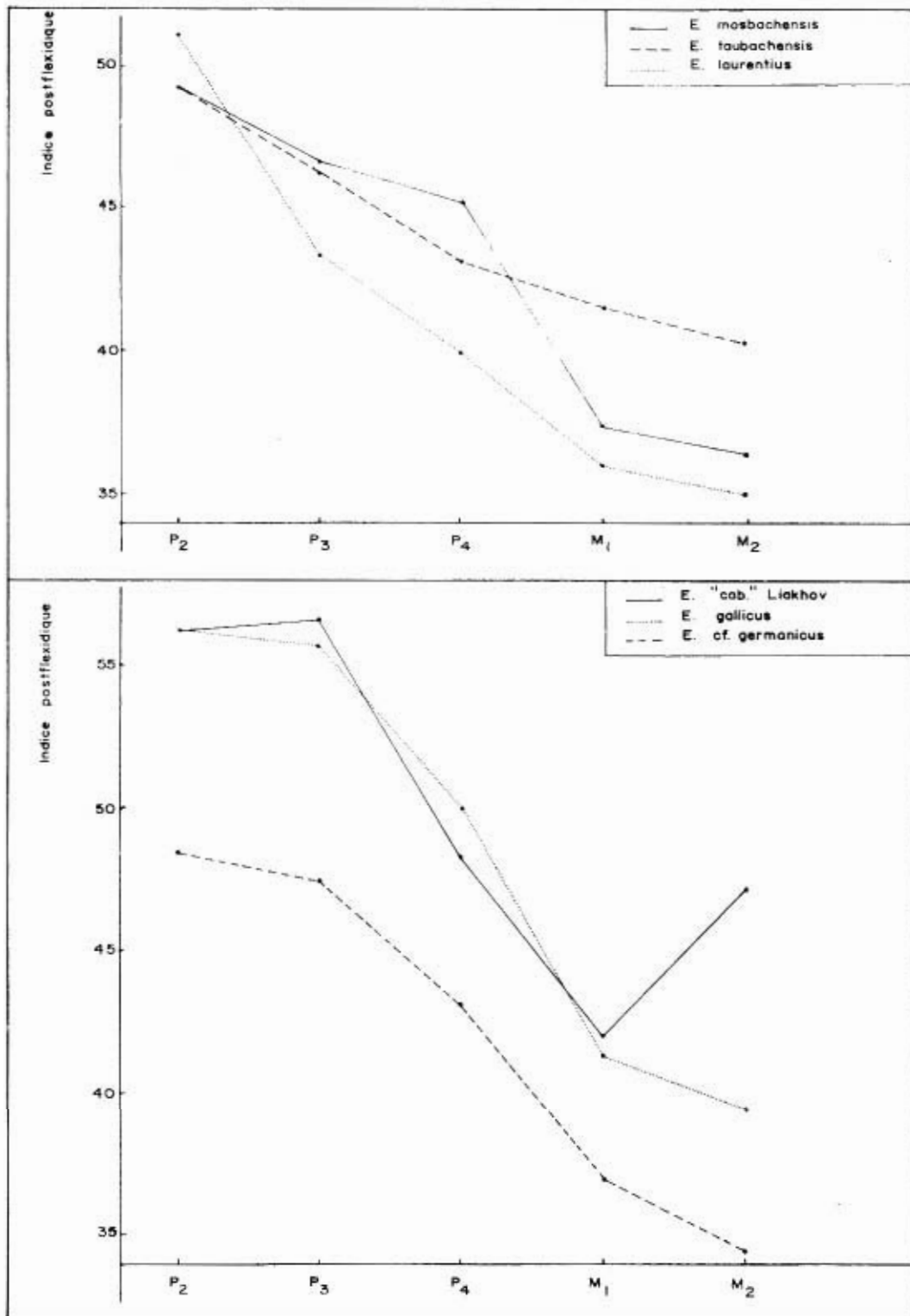


Fig. 14 et 15. — Indices postflexidiques d'*Equus* fossiles. Pour n, voir tableau 22 et le texte.

sont dans le tableau 22. Comme chez *E. laurentius*, les IF diminuent de la P/2 à la M/2 mais chez *E. mosbachensis* la différence est plus faible de la P/2 à la P/3 et plus forte de la P/4 à la M/1 (fig. 14). Les doubles boucles sont typiquement caballines sauf sur quelques prémolaires et M/3 peu usées. Cinq P/3 sur 22, une P/4 et trois M/2 présentent une petite encoche sur le bord postérieur du métastylide. Le sillon vestibulaire est court sur 80 à 90 % des prémolaires, sur 50 % des M/3, 9 % des M/2 et 4,5 % des M/1. Un contact entre sillons vestibulaire et lingual ne s'observe que sur les M/2 (4,5 %) et les M/3 (11 %). Le pli caballinide est présent sur 40 à 55 % des prémolaires et 0 à 25 % des molaires. *E. mosbachensis* se distingue des Caballins actuels par des IF plus faibles sur les P/3, P/4 et M/2 et par des sillons vestibulaires plus longs sur les M/1.

L'étude des indices protoconiques (Eisenmann, 1980, fig. 60) a montré que certaines espèces antéwürmiennes (*E. chosaricus*, *E. missi*, *E. achenheimensis*, *E. piveteaui* et *E. « caballus »* de Liakhov) présentent les mêmes rapports à l'intérieur des séries que *E. mosbachensis*. On peut se demander si des ressemblances de même ordre se trouvent pour les IF des jugales inférieures. Les données dont je dispose sont malheureusement insuffisantes ; les jugales inférieures d'*E. chosaricus* n'ont pas été figurées ; les figurations de Gromova (1949, t. 1, fig. 39) et de Pavlova (1931, pl. II, fig. 11) ne permettent pas de calculer les IF d'*E. missi*. Je n'ai pas trouvé de figurations de séries inférieures d'*E. achenheimensis* ni d'*E. piveteaui*.

### 2/ *Equus « caballus »* de Liakhov

Le matériel appartenant à cette forme provient des îles Liakhov, Sibérie orientale, et a été décrit par Tscherski (1892). D'après Gromova (1949, t. 1, p. 173), ces fossiles datent du Riss-Würm ou du Würm.

Une série inférieure attribuée à cette espèce a été figurée par Tscherski (1892, pl. VI, fig. 3). Les doubles boucles sont caballines, plus nettement sur les molaires que sur les prémolaires. La P/3 présente la même encoche sur le bord postérieur du métastylide qu'*E. mosbachensis*. Le sillon vestibulaire est court sur les M/2 et M/3, plus long sur la M/1. Les IF, de la P/2 à la M/2 sont : 56,2 ; 56,7 ; 48,1 ; 42 et 47,2. La courbe correspondante (fig. 15) ressemble à celles des Caballins actuels (fig. 7) mais les IF sont plus élevés (sauf sur la P/4) et la différence entre M/1 et M/2 est plus forte. La série de Liakhov se distingue de celles d'*E. mosbachensis* par des IF toujours plus élevés et par des rapports différents dans les séries (fig. 14 et 15).

On remarque ainsi une certaine discordance entre les affinités du crâne, des jugales supérieures et inférieures : le Cheval de Liakhov ressemble à *E. caballus* par sa dentition inférieure tandis que son crâne et ses dents supérieures sont assez différents de ceux des espèces caballines actuelles (Eisenmann, 1980, fig. 30 et 61).

### 3/ *Equus cf. germanicus* et *Equus gallicus*

L'étude des jugales supérieures a montré (Eisenmann, 1980, fig. 62) une certaine ressemblance entre les rapports des indices protoconiques d'*E. germanicus* (décrit par Nehring, 1884) et *E. gallicus* (décrit par Prat, 1968, p. 412). Les ressemblances entre ces deux espèces würmiennes s'étendent-elles aux indices postflexidiques ?

En ce qui concerne *E. germanicus*, je n'ai pas de données sur les dents inférieures

de Remagen, gisement-type de l'espèce. En revanche, une série inférieure du gisement des Rivaux a été figurée et attribuée à *E. cf. germanicus* (Prat, 1968, fig. 54). Les doubles boucles sont caballines. Le sillon vestibulaire est court sur la M/3, long sur les M/1 et M/2. Les IF sont de 48,6 ; 47,6 ; 43,1 ; 37 et 34,3.

Une série inférieure d'*E. gallicus* de Solutré a été figurée par Nobis (1971, pl. 3, fig. 3 b) sous le nom d'*E. ferus solutreensis*. Les doubles boucles sont caballines. Le sillon vestibulaire est court sur la M/3, assez long sur les M/1 et M/2. Les IF sont de : 56,1 ; 55,9 ; 50 ; 41,3 ; 39,6. On remarque (fig. 15) qu'ils sont plus élevés mais qu'ils ont les mêmes rapports dans la série que ceux d'*E. cf. germanicus*. Par ailleurs, *E. gallicus* et *E. « caballus »* de Liakhov ont à peu près les mêmes IF sur toutes les dents sauf sur les M/2 (fig. 15).

#### 4/ *Equus taubachensis*

Reichenau (1915, pl. IV, fig. 1) a publié une série inférieure d'*E. taubachensis* de Taubach (Riss-Würm). Les doubles boucles sont caballines. Le sillon vestibulaire vient au contact du sillon lingual sur la M/3 ; il est un peu moins profond sur les M/1 et M/2. Les IF sont, de la P/2 à la M/2 : 49,2 ; 46,5 ; 43,1 ; 41,7 et 40,3. La courbe correspondante montre (fig. 14) une diminution régulière mais faible des IF de la P/2 à la M/2.

Là encore, on se trouve devant une certaine discordance avec les données sur les jugales supérieures (Musil, 1977) : les indices protoconiques d'*E. taubachensis* sont très voisins de ceux d'*E. przewalskii* (Eisenmann, 1980, fig. 59) ; les indices postflexidiques sont différents.

#### 5/ *Equus « caballus »* de Kotelny

Je n'ai pas de données sur la dentition inférieure de cette forme dont le crâne ressemble à ceux d'*E. lambei* et *E. niobrarensis alaskae* (Eisenmann, 1980, fig. 29).

### F. — REMARQUES SUR LES ESPÈCES PLÉISTOCÈNES D'AMÉRIQUE DU NORD ET D'EURASIE

#### 1/ *Indices postflexidiques*

L'interprétation des indices postflexidiques (IF) est rendue difficile par le manque de matériel. Les remarques qui suivent devront être vérifiées sur un matériel plus riche et plus varié.

Les IF sont en général plus élevés chez les espèces pléistocènes que chez les espèces plus anciennes et chez les espèces nord-américaines et asiatiques que chez les espèces européennes. Les mêmes remarques s'appliquent aux indices protoconiques (Eisenmann, 1980). Il pourrait donc exister une certaine relation entre le développement du protocône et celui du postflexide. A cet égard il est intéressant de noter que cette relation se vérifie sur des exemples précis : ainsi les IP et les IF sont plus grands chez *E. « scotti »* que chez *E. scotti* et chez *E. gallicus* que chez *E. germanicus*.

Schématiquement les IF permettent de distinguer quatre groupes parmi les espèces étudiées :

- le groupe *E. scotti*, *E. «scotti»* et *E. cf. mexicanus* qui présente des caractères communs avec les espèces pliopléistocènes et les Zébrins actuels (en particulier, IF élevés sur les P/3) ;
- le groupe des *E. «calobatus»* qui se distingue par des IF subégaux sur les pré-molaires et les molaires ;
- le groupe des Caballins européens et d'*E. laurentius* où les IF diminuent de la P/2 à la M/2 ;
- *E. «caballus»* de Liakhov est intermédiaire entre le premier et le troisième groupe. C'est la seule espèce dont la courbe des IF rappelle celles des Caballins actuels.

## 2/ Doubles boucles

Les jugales inférieures des *Equus* pliocènes et pliopléistocènes présentent toutes des doubles boucles sténoniennes et ne diffèrent entre elles que par la profondeur du sillon vestibulaire et la taille du postflexide. C'est au cours du Pléistocène que les autres types de doubles boucles semblent se différencier.

Le type caballin apparaît avec *E. scotti* au Texas, au cours du Kansan (considéré par Berggren & Van Couvering, 1974, p. 147, comme l'équivalent du Günz). On retrouve ce dessin, encore plus net, chez de nombreuses espèces eurasiatiques et nord-américaines : *E. mosbachensis* (Mindel), *E. «caballus»* de Liakhov et *E. taubachensis* (Riss-Würm), *E. gallicus* (Würm), *E. lumbei*, *E. laurentius* (âges inconnus).

Le type hémionien pur semble rare en Amérique. La série du Pléistocène moyen du Kansas figurée par Skinner *et al.* (1972, fig. 58 B) évoque les hémioniens eurasiatiques mais présente aussi un trait particulier, le renflement à la base du métaconide, qui est beaucoup plus net sur les séries inférieures attribuées à :

- *E. scotti* par Hibbard (1953, fig. 3 C) ;
- *E. calobatus* par Mooser & Dalquest (1975, fig. 8) ;
- *E. cf. mexicanus* par Hibbard (1955, fig. 5 B) ;
- *E. santae-elenae* par Hoffstetter (1952, fig. 86 B).

A l'exception de la première qui provient du Kansas, on remarque que ces séries sont d'origine mexicaine ou sud-américaine. On remarque aussi que, sauf chez *E. santae-elenae*, les sillons vestibulaires sont particulièrement courts sur toutes les molaires.

Les jugales inférieures asiniennes ou zébrines d'Amérique et d'Eurasie n'ont pas été discutées dans ce travail dont l'objet est l'étude de dents inférieures associées à des crânes et des dents supérieures. On peut noter toutefois brièvement que le type sténonien persiste au cours du Pléistocène en Amérique du Nord, par exemple chez *E. littoralis* (Hay & Cook, 1930, pl. II, fig. 6) et en Europe chez *E. hydruntinus* (Stehlin & Graziosi, 1935, pl. 5, fig. 1, 2, 3 et 7).

## 3/ Sillons vestibulaires

L'étude des espèces actuelles nous a montré des différences entre les profondeurs des sillons vestibulaires des molaires, en général longs chez les Zébrins, courts chez les Hémioniens et les Asiniens. Skinner *et al.* (1972, p. 119 et suivantes) ont noté les mêmes différences, entre Hémioniens et *E. grevyi*, mais d'une autre façon : au lieu de parler de sillons vestibulaires plus ou moins longs, Skinner distingue diverses sortes



d'isthmes par lesquels métaconide, métastylide, protoconide et hypoconide peuvent communiquer entre eux. Quoi qu'il en soit, les différences observées ne sont jamais absolues : la plupart (mais non la totalité) des sillons vestibulaires des molaires sont courts chez les Hémioniens et les Asiniens ; la plupart (mais non la totalité) des sillons vestibulaires des molaires sont longs chez les Zébrins. Dans ces conditions, il est difficile d'apprécier les différences établies sur un petit nombre de spécimens. On peut cependant noter que, dans la plupart des espèces examinées, les sillons vestibulaires sont courts sur les M/3 et plus longs sur les M/1 mais ils peuvent être très courts sur les trois molaires (voir p. 181).

Parmi les espèces pléistocènes étudiées ici, *E. mosbachensis* est la seule dont les sillons vestibulaires aient été observés sur un bon échantillon (une vingtaine de séries). *E. mosbachensis* et *E. przewalskii* ont à peu près les mêmes pourcentages de sillons vestibulaires courts sur les P/3 et M/3 ; sur les autres dents, *E. mosbachensis* a moins souvent des SV courts. *E. mosbachensis* et *E. caballus* ont à peu près les mêmes pourcentages de SV courts sur les P/4 et M/2 ; les SV d'*E. mosbachensis* sont plus souvent courts sur les M/3, moins souvent sur les M/1, P/2 et P/3. En admettant un raccourcissement progressif des SV (sauf sur les M/3 et P/3), il est possible de passer d'*E. mosbachensis* à *E. przewalskii*. Une évolution dans le sens *E. caballus* devrait s'accompagner de raccourcissement sur certaines dents (P/2, P/3, M/1) et d'allongement sur la M/3 ; cette éventualité semble moins probable.

#### 4/ Aspect global

Il est important de noter qu'il n'y a pas forcément concordance entre les affinités suggérées par le type de la double boucle, la profondeur du sillon vestibulaire et la forme de la courbe des indices postflexidiques. Ainsi, *E. scotti* a des doubles boucles caballines et des indices postflexidiques qui évoquent *E. grevyi* et Couaggas. Des doubles boucles de morphologies voisines peuvent être associées à des sillons vestibulaires relativement longs (*E. santae-elenae*) ou très courts (*E. « calobatus »* du Mexique), etc. Lorsqu'on parle de jugales inférieures « caballines » ou « hémioniennes » il est donc nécessaire de préciser quel est le caractère considéré comme essentiel. Dans l'état actuel de nos connaissances, il semble que la forme de la double boucle soit plus maniable parce qu'elle peut être déterminée sur un échantillon restreint alors qu'une bonne étude des IF et des sillons vestibulaires nécessite un plus grand nombre de spécimens.

Enfin il faut souligner que les types (caballin, hémionien, etc.) ne sont qu'une approximation commode pour la description d'une morphologie compliquée. A côté de spécimens qui se laissent qualifier sans hésitation, il existe bien des jugales isolées ou même des séries complètes qu'on ne sait comment interpréter. Personnellement j'ai surtout rencontré des difficultés devant des dents caballines ou hémioniennes atypiques. Il se peut que je reconnaisse plus facilement le type sténonien parce que la plupart des dents que j'ai eu à étudier jusqu'à présent lui appartenaient et me l'ont rendu familier. Il se peut aussi que les types caballin et hémionien soient moins bien différenciés. Enfin, il est probable qu'un nouveau type, qu'on pourra qualifier de « sud-américain » devra être ajouté aux trois types décrits par Gromova et utilisés jusqu'à présent.

## V. — JUGALES INFÉRIEURES FOSSILES D'AFRIQUE

## A. — EST TURKANA

Les sites fossilifères de l'Est Turkana (anciennement Est Rodolphe) au Kenya ont été groupés en trois formations dont la plus ancienne, Kubi Algi, n'a pas livré de restes d'*Equus*. La formation la plus importante, celle de Koobi Fora, est parfois recouverte par la formation de Guomde, elle-même surmontée des couches de Galana Boi. Dans la formation de Koobi Fora s'intercalent de nombreux « tuffs » (Findlater, 1976). L'étude des faunes de l'Est Turkana, et notamment des Suidés, a conduit Harris & White (1979, fig. 133) à proposer des corrélations entre Est Turkana et Omo. Ainsi l'unité biostratigraphique nommée « sub-KBS » peut être corrélée avec les membres G et H de la formation de Shungura (2 à 1,6 MA environ ; Coppens, 1975, p. 1695) ; cette corrélation est confirmée par le fait que le genre *Equus* apparaît dans l'unité « sub-KBS » de la formation de Koobi Fora et dans le membre G de la formation de Shungura (Eisenmann, 1976 b, p. 228 ; Hooijer, 1976, p. 211) alors que le membre F de la même formation contient de nombreux restes d'Hipparions mais pas du tout d'*Equus* (Hooijer, 1975 ; Eisenmann, sous presse a). L'unité « sub-KF » est plus récente mais n'a pas de corrélations précises ; l'unité « sub-Karari » correspondrait aux membres J, K et à la partie inférieure du membre L de la formation de Shungura (1,6 à 0,9 MA ; Coppens, 1975, p. 1695). Âges et corrélations ne sont pas bien connus pour la formation de Guomde et les couches de Galana Boi. Après de nombreux résultats contradictoires, les estimations d'âges fondées sur diverses méthodes physicochimiques semblent concorder enfin avec les données paléontologiques. Le « tuff » KBS est daté d'environ 1,8 à 1,9 MA (Drake *et al.*, 1980 ; Gleadow, 1980 ; McDougall *et al.*, 1980) et peut être corrélé avec les « tuffs » H2 et H4 de la formation de Shungura (Cerling *et al.*, 1979) ; le « tuff » Karari peut être corrélé avec le « tuff » L de la formation de Shungura (Cerling *et al.*, 1979).

Malgré la présence d'un crâne, de quelques séries jugales et de quelques métapodes entiers, le matériel de Koobi Fora est très difficile à interpréter. L'étude de tous les éléments anatomiques (Eisenmann, 1980 et Eisenmann, sous presse b) montre des différences de taille trop grandes pour relever d'une simple variation intraspécifique. Par ailleurs, il y a des arguments en faveur de la présence d'une espèce à affinités asiennes parmi les fossiles de taille modérée. Mais l'attribution des différents os et dents à chacune des espèces possibles (telle qu'elle a été faite pour des raisons de simplification dans Eisenmann, sous presse b) n'a pas grand sens parce que nous n'avons pas assez d'informations sur les *Equus* du Pléistocène inférieur d'Afrique orientale, notamment ceux d'Olduvai. On peut toutefois noter que le grand crâne de l'unité sub-KBS présente des caractères communs avec celui d'*E. stenorhis* cf. *vireti* d'Espagne (Eisenmann, 1980, fig. 25 et 27 ; Eisenmann, sous presse b, fig. 5 et 6), qu'il y a une diminution de la taille moyenne des fossiles entre les unités sub-KBS et sub-KF et une augmentation des indices protoconiques moyens durant le même temps (Eisenmann, 1980, fig. 63).

Les spécimens, conservés aux National Museums of Kenya, portent des numéros précédés des sigles ER 1975 FS (catalogue de terrain) ou KNM ER (catalogue définitif

du musée). On les abrègera ici en FS et ER, respectivement. Les numéros définitifs sont utilisés quand ils sont connus mais il convient de noter certaines correspondances avec les numéros de terrain utilisés précédemment (Eisenmann, 1980) :

- FS 1129 = ER 4044 ;
- FS 614 (localité 104) = ER 4051 (localité 115) ;
- FS 821 = ER 4055 ;
- FS 1197 = ER 5360 ;
- FS 513 = ER 5361.

Il faut aussi remarquer que certains renseignements et mesures publiés dans ma thèse en 1979, dans l'article en anglais consacré aux Équidés de l'Est Turkana (sous presse b) et dans le présent travail ne concordent pas. Cela s'explique par diverses difficultés pratiques qui ont accompagné cette étude : le matériel n'a pas pu être emprunté ; il a été examiné et mesuré au cours de brefs séjours à Nairobi, à plusieurs années d'intervalle, avant et après préparation par le laboratoire chargé du dégagement, parfois sur des photographies, parfois sur des moulages. Depuis 1973, de nouveaux spécimens ont été découverts et des précisions apportées sur la position stratigraphique de certains autres. Je tiens à remercier particulièrement John Harris pour toute l'aide qu'il m'a apportée dans cette étude. Sauf spécification contraire dans le futur, c'est le présent travail qui est le plus « à jour », à tous les points de vue.

### 1/ Unité sub-KBS

Le matériel comprend quatre séries jugales inférieures et une quinzaine de dents isolées plus ou moins bien conservées.

La série ER 4051 (localité 115) est complète mais les P/3 P/4 et M/3 sont endommagées. Les dimensions absolues sont grandes (tabl. 8) ; la série entière mesure environ 200 mm de longueur occlusale. Les doubles boucles sont sténoniennes, arrondies, avec des sillons linguaux profonds. La longueur du sillon vestibulaire est inconnue pour la M/3 ; le sillon est profond sur la M/1, court sur la M/2. La P/2 porte un protostylide. La présence d'un protostylide pose la question d'une attribution éventuelle à *E. grevyi*, seule espèce où le protostylide soit à peu près constant sur les P/2 (Eisenmann, 1976 a). Mais le sillon vestibulaire court de la M/2 et les dimensions de la série vont à l'encontre de cette hypothèse : aucun des 45 *E. grevyi* examinés n'a de sillon vestibulaire court sur la M/2 ; les longueurs occlusales des séries ne dépassent pas 187 mm (Eisenmann, 1980, tabl. 25). Parmi les espèces fossiles, des dimensions voisines se trouvent chez *E. stenonis vireti* (198,5 mm) et *E. cf. vireti* (201 mm) ; le sillon vestibulaire est court sur plus d'un tiers des M/2 des *E. stenonis vireti*. Toutefois il ne semble pas y avoir de protostylide sur les P/2 d'*E. stenonis vireti* et *cf. vireti* (Eisenmann, 1976 a, tabl. 3). En définitive, la série ER 4051 appartient à une forme sténonienne de grande taille qui se distingue des fossiles de Saint-Vallier et La Puebla de Valverde par la présence d'un protostylide sur la P/2. Les IF (fig. 16) ressemblent à ceux d'*E. grevyi* mais celui de la M/2 est nettement plus grand. Notons que les IF des P/3 et P/4 sont estimés.

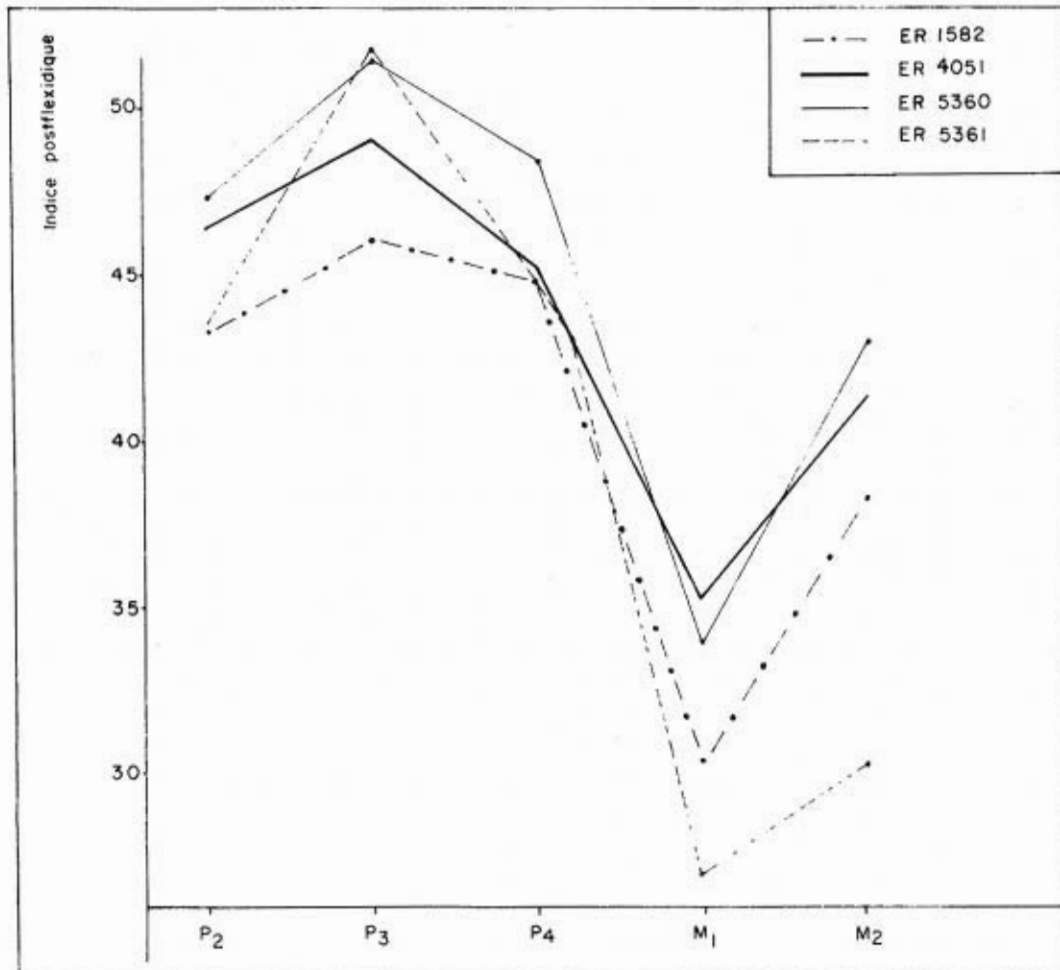


Fig. 16. — Indices postflexidiques d'*Equus* fossiles d'Afrique de l'Est. ER = spécimens de l'Est Turkana. Pour n, voir tableaux 23 et 24 et le texte.

Les jugales ER 5360, provenant de la localité 130, sont un peu plus petites (tabl. 8) ; la série entière mesure environ 188 mm. Les doubles boucles sont sténoniennes mais le sillon lingual est parfois moins profond et le métastylide parfois plus pointu que sur ER 4051 ; les sillons vestibulaires sont profonds sur les trois molaires ; la P/2 ne porte pas de protostylide (Eisenmann, sous presse b, pl. 5 - 9B). Les IF diffèrent peu de ceux de la série précédente (fig. 16) et les deux spécimens pourraient appartenir à la même espèce.

Les jugales ER 5361 (localité 100) sont plus petites que les précédentes (tabl. 8) ; la série entière mesure 178 mm de long. La P/2 est relativement courte et ne présente pas de protostylide. Les doubles boucles sont sténoniennes, avec des métastylides triangulaires et des sillons linguaux de profondeur moyenne. Le sillon vestibulaire, long sur les trois molaires, vient au contact du sillon lingual (pl. IV, fig. 7). Les jugales ER 1518

		P <sub>2</sub>	P <sub>3</sub>	P <sub>4</sub>	M <sub>1</sub>	M <sub>2</sub>	M <sub>3</sub>
ER 1518	Lo	30,3	29	28,5	25,8	26	36
	LF	13,4	12,2	9	6,1	7,3	
	lo	14	17,2	16,5	15,9	15	14
	IF	44,2	42,1	31,6	23,6	28,1	
ER 4051	Lo	36,5	(33)*	(31)	27	29	(36)
	LF	17	16,2	14	9,5	12	
	lo	17	17,5	(17)			
	IF	46,6	49,1	45,2	35,2	41,4	
ER 5360	Lo	35,5	32	30	28	28	35
	LF	15,5	16,5	14,5	9,5	12	
	lo	16	17	17,5	15	14,5	10
	IF	43,7	51,6	48,3	33,9	42,8	
ER 5361	Lo	32	30	29	26	26,5	33
	LF	15,1	15,5	12,5	7	8	
	lo	16	17,5	17	14,5	14	13
	IF	47,2	51,7	43,1	26,9	30,2	
ER 1582	Lo	35,7	33,5	30,5	27,3	27,8	33
	LF	15,5	15,4	13,7	8,3	10,7	
	lo	15,7	18,5	17	14,6	13,5	13
	IF	43,4	46	44,9	30,4	38,5	
ER 2056	Lo	35,5	30	29,5			
	LF	16	16,5	15			
	lo	16	18	18			
	IF	45,1	55	50,8			
TER 1398	Lo	33,5	30,5	28		26,3	31
	LF	16,1	14,7	13,1		9,4	
	lo	15	15,5	15,7		13,3	(12)
	IF	48	48,2	46,8		35,7	
TER 1397	Lo		29	29	27	27	
	LF		15	14,3	11	13,1	
	lo		17,5	18	15,3	15,5	
	IF		51,7	49,3	40,7	48,5	
TER 1396	Lo			28,5	25	27	34
	LF			13,8	8,2	9	
	lo			15,5	15,3	14,3	13,5
	IF			48,4	32,8	33,3	

\*Les valeurs entre parenthèses sont estimées.

TABLEAU 8

*Equus* sp. A et B de l'Est Turkana et *E. mauritanicus* de Ternifine : jugales inférieures définitives.

ER = Est Turkana (Kenya) ; TER = Ternifine (Algérie) ; Lo = longueur occlusale ;

LF = longueur occlusale du postflexide ; lo = largeur occlusale ; IF = indice postflexidique.



sont très usées (localité 105). Leurs dimensions (tabl. 8) sont voisines des précédentes ; la série entière mesure 175 mm de long. La P/2 est relativement courte, sans protostylide. Les doubles boucles sont plutôt sténoniennes, mais avec un sillon lingual peu profond ; le métastylide est triangulaire. Le sillon vestibulaire est long sur les trois molaires. Les séries ER 1518 et 5361 appartiennent probablement à une même espèce, peut-être différente de la précédente.

L'attribution des dents isolées à l'une ou l'autre des deux espèces éventuelles est difficile. En se fondant sur la taille relativement grande des dents et la forme des doubles boucles, on peut rapporter à la grande espèce sténonienne les spécimens suivants : ER 2741, 3986, 4015, 4026, 4027, 4028 et 4037 (la plupart des grandes dents viennent de la localité 129) ; les spécimens ER 2655, 4011 et 4046 appartiennent probablement à la plus petite espèce. Le matériel est insuffisant pour une élaboration statistique des mesures.

## 2/ Unité sub-KF

Il existe une série inférieure, malheureusement assez usée, qui provient de la localité 104 : ER 1582 (pl. IV, fig. 3). Les dimensions des jugales sont grandes (tabl. 8) ; la série entière mesure 187 mm de long. Les doubles boucles rappellent celles de ER 4051 par leurs sillons linguaux profonds, mais les métastylides sont plutôt triangulaires. Le sillon vestibulaire est court sur la M/2, long sur la M/1 et vient au contact du sillon lingual sur la M/3. La P/2 n'a pas de protostylide ; son préflexide est clos, comme sur certaines P/2 usées d'espèces actuelles (notamment *E. zebra*). Les IF sont plus petits que ceux de ER 4051 sur toutes les dents sauf la P/4 (fig. 16) mais dans l'ensemble cette série ressemble plus à celles de la grande espèce de l'unité sub-KBS qu'à celles de la petite espèce. Il est difficile de savoir si les différences résultent d'autres facteurs que l'usure dentaire. Une autre série (FS 587) est trop usée pour qu'on puisse l'étudier.

Parmi les 42 jugales inférieures isolées, il y a 6 P/2, 20 P/3 ou P/4, 11 M/1 ou M/2 et 4 M/3. Si on laisse de côté quelques dents à peine entamées par l'usure, les longueurs occlusales (tabl. 25) sont souvent plus petites que celles de la série ER 1582 (tabl. 8) ; les IF des P/2 sont toujours plus élevés. Les doubles boucles sont sténoniennes ; les sillons linguaux peuvent être profonds ou peu marqués (pl. IV, fig. 6). Le sillon vestibulaire vient au contact du sillon lingual sur toutes les M/3 et 6 M/1 ou M/2 ; lorsqu'il est court (4 M/1 ou M/2), il est toujours associé à une double boucle arrondie à sillon lingual profond (comme chez les Asiniens actuels et certains *E. stenonis*). Signalons qu'une dP/2 (pl. IV, fig. 4) et une P/2 peu usée (ER 1269) portent un protostylide, leurs longueurs occlusales (32,5 et 33,5 mm) semblent trop faibles pour qu'on les attribue à la même espèce que la série ER 1582.

En définitive, les *Equus* de l'unité sub-KF comprennent peut-être trois espèces :

- une espèce à grandes jugales inférieures (ER 1582) qu'on peut rapprocher de la grande forme de l'unité sub-KBS (ER 4051 et ER 5360) ;
- une espèce à jugales plus petites, à sillons linguaux peu marqués (ER 4023) qu'on peut rapprocher de la petite forme de l'unité sub-KBS (ER 1518 et 5361) ;
- une espèce de petite taille à sillons vestibulaires courts sur une partie au moins des molaires et à sillons linguaux profonds (ER 2260 et 3992).

Un matériel plus riche sera nécessaire pour contrôler ces interprétations.

### 3/ Unité sub-Karari

Le matériel comprend deux séries incomplètes : ER 2640 (trop usée pour être mesurable) et ER 2056 (localité 108) dont les mesures sont dans le tableau 8. Les sillons linguaux sont peu marqués ; l'IF de la P/3 est très élevé ; la P/2 ne porte pas de protostylide. Il n'y a pas de molaires.

Il existe, en outre, 5 jugales isolées : une P/2 sans protostylide, deux prémolaires à sillons linguaux peu profonds, une M/1 ou M/2 et deux M/3 où les sillons vestibulaires sont au contact des sillons linguaux. Les longueurs occlusales sont plus petites que chez ER 2056 ; les IF sont de 47,7 pour la P/2, 48,1 pour une prémolaire et 35,4 pour la molaire.

Aucune attribution ne peut être proposée pour ces spécimens.

### 4/ Couches de Galana Boi

Trois jugales inférieures du même individu (ER 4055) proviennent de la localité 117. La prémolaire (pl. IV, fig. 5 a) ressemble à la P/3 de la série ER 1582 de l'unité sub-KF par sa double boucle mais les parois vestibulaires du proto- et de l'hypoconide sont moins convexes ; les deux molaires, dont l'une est endommagée, ont des sillons vestibulaires profonds (pl. IV, fig. 5 b et 5 c). Les IF sont de 51,7 pour la P/3 et de 35,9 pour la M/1 ou M/2 entière.

La série supérieure du même individu décrite sous le numéro FS 821 dans Eisenmann, 1980, présente des caractères d'*E. grevyi* et de *Couaggas s.l.* ; les jugales inférieures évoquent plutôt *E. grevyi* (pl. I, fig. 1) mais l'attribution à cette espèce reste incertaine.

### 5/ Discussion

• Dans l'unité sub-KBS, les jugales supérieures de ER 5361 (= FS 513) présentent un caractère particulier (faible IP de la M3/) qui les distingue de celles de deux autres séries de l'unité sub-KBS (Eisenmann, 1980, tabl. 60). Les jugales inférieures du même individu se distinguent aussi d'une autre série de la même unité. Dans l'état actuel de nos connaissances, d'après les dents supérieures et inférieures, il peut exister dans l'unité sub-KBS :

— une espèce dont les longueurs occlusales avoisinent 190 à 200 mm (ER 1484, 4051, 5360) ; si la très grande prémolaire supérieure ER 4044 de la localité 129 appartient à cette espèce, les séries occlusales devaient pouvoir atteindre près de 220 mm de long. Les IP des M3/ sont supérieurs à ceux des M2/ (ER 1484 et ER 2691 et probablement les M3/ isolées ER 1272 et FS 1132). Sur les jugales inférieures, les sillons linguaux sont profonds (ER 4051 et quelques dents isolées énumérées précédemment) ; la P/2 peut présenter un protostylide (ER 4051) ; le sillon vestibulaire peut être court sur la M/2 (ER 4051 et 2741). Cette espèce sera provisoirement désignée sous le nom d'*Equus* sp. A ; il est possible qu'elle ait évolué en diminuant de taille : les plus grandes dents se trouvent dans des niveaux relativement anciens (localité 129), une série trouvée juste au-dessus du « tuff » KBS a des dents plus courtes (ER 2691).

— une espèce dont les longueurs occlusales avoisinent 180 mm (ER 1518 et 5361). Les IP des M3/ sont plus petits (série ER 5361 et M3/ isolées ER 1256 et FS 441). Sur

les jugales inférieures, les sillons linguaux sont moins profonds (série ER 5361, dents isolées ER 2655 et 4046) ; le sillon vestibulaire est long sur les trois molaires (ER 1518 et 5361). Cette espèce sera provisoirement désignée sous le nom d'*Equus* sp. B.

- Les jugales supérieures de l'unité sub-KF laissent supposer la présence de trois espèces (Eisenmann, 1980) ; l'interprétation des jugales inférieures peut se faire dans le même sens :

- *Equus* sp. A pourrait persister mais avec une taille modérée : la série ER 1582 (sub-KF) est un peu plus longue que la série supérieure ER 2691 (juste au-dessus du « tuff » KBS) mais nettement plus petite que les séries supérieure ER 1484 et inférieure ER 4051 (sub-KBS).

- Certaines jugales inférieures de plus petite taille ont des sillons linguaux peu marqués, comme ceux d'*Equus* sp. B. Elles appartiennent peut-être à la même espèce que les séries supérieures ER 1241 et 1259, où l'IP de la P4/ est inférieur à celui de la M1/.

- La présence de molaires de petite taille, à sillons linguaux profonds et à sillons vestibulaires courts, caractères qui évoquent les Asiniens actuels, peut être rapproché de l'existence d'une série supérieure (ER 1211) où l'IP de la M1/ est inférieur à celui de la P4/, comme chez la plupart des Asiniens actuels. Cette association hypothétique sera désignée sous le nom d'*Equus* sp. C.

- Les données dont on dispose sur les Équidés de l'unité sub-Karari sont peu nombreuses. Les dimensions des prémolaires inférieures associées (ER 2056) et de la série supérieure sans M3/ (ER 1457) permettraient une attribution à *Equus* sp. B ou à un petit *Equus* sp. A. L'existence de sillons linguaux peu profonds fait pencher pour la première éventualité. L'IP de la M3/, qui aurait peut-être permis de trancher entre les deux formes, est inconnu.

- L'Équidé des couches de Galana Boi, connu par une association de jugales supérieures et inférieures (ER 4055), présente les mêmes dimensions que celui de l'unité sub-Karari et des caractères de Couaggas et d'*E. grevyi*. La dernière attribution paraît plus probable et cet Équidé sera rapporté à *Equus grevyi* ? (dans la nomenclature ouverte proposée par Matthews, 1973, le point d'interrogation placé à la suite du nom d'espèce exprime le doute sur l'attribution en question).

## B. — AÏN BOUCHERIT ET AÏN HANECH

L'Aïn Boucherit et l'Aïn Hanech sont deux horizons fossilifères superposés du plateau constantinois (Algérie) étudiés par Arambourg (1970, p. 18 et suivantes). L'Aïn Boucherit est considéré comme contemporain du Bed I d'Olduvai (Jaeger, com. pers.) ; l'Aïn Hanech est plus jeune. Des ravinements secondaires ont parfois donné lieu à des mélanges de faunes mais *E. numidicus* reste l'Équidé caractéristique du niveau de l'Aïn Boucherit et *E. tabeti*, celui du niveau de l'Aïn Hanech.

### 1/ *Equus numidicus*

*E. numidicus* a été décrit par Pomel (1897). Le crâne est inconnu. Les jugales supérieures sont peu nombreuses et présentent des indices protoconiques faibles (Eisenmann, 1980, tabl. 61 et 66). Les métapodes sont grands et présentent quelques ressem-

blances avec certains métapodes de l'Est Turkana et d'Olduvai (Eisenmann, sous presse b).

Il n'existe que 15 jugales inférieures isolées, souvent usées et endommagées, qui proviennent de l'Aïn Boucherit. Une P/2 (BOC 6), de faibles dimensions, pourrait appartenir à *E. tabeti*; on a vu qu'un certain mélange pouvait se produire entre les deux formes. Les données biométriques concernant le reste du matériel se trouvent dans le tableau 26.

Une P/2 (Arambourg, 1970, pl. XX, fig. 9) et une dP/2 ne portent pas de protostylide. Deux P/3 ou P/4 ont des doubles boucles sténoniennes à sillons linguaux profonds (*ibid.*, fig. 8). Les sillons linguaux sont aussi bien marqués sur toutes les molaires. Sur cinq M/1 probables, le sillon vestibulaire est long (*ibid.*, fig. 5, 6); dans deux cas il vient au contact du sillon lingual. Sur une M/2 probable (*ibid.*, fig. 7), le sillon vestibulaire est nettement plus court. Le sillon vestibulaire est long sur les trois M/3 (*ibid.*, fig. 4).

L'interprétation des IF est impossible sur un matériel aussi restreint et qui ne comporte que des dents isolées. En ce qui concerne les autres caractères, on peut noter qu'*E. numidicus* présente à peu près les mêmes dimensions que l'*Equus* sp. A de l'Est Turkana et qu'il partage avec cette forme la profondeur des sillons linguaux et la relative brièveté du sillon vestibulaire de la M/2.

## 2/ *Equus tabeti*

*E. tabeti* a été décrit par Arambourg (1970, p. 107). Le crâne est inconnu. Les jugales supérieures ont des caractères asiniens (Eisenmann, 1980). Les métapodes présentent des traits asiniens mais surtout hémioniens (Eisenmann, 1979 b).

Le matériel comprend une dizaine de séries inférieures plus ou moins complètes et environ 300 dents isolées mesurables (tabl. 23). Les séries font de 160 à 170 mm de longueur occlusale.

Les P/2 n'ont pas de protostylide, celui-ci est présent dans une dP/2 sur 6; les préflexides sont clos ou presque sur les P/2 usées. Sur les P/3 et P/4, les doubles boucles sont sténoniennes avec des sillons linguaux en général profonds (Arambourg, 1970, pl. XXII, fig. 2). Si on ne considère que les séries, les sillons vestibulaires (SV) sont courts dans 2 cas sur 10 M/1 (Arambourg, 1970, pl. XXII, fig. 4) et dans deux cas sur 5 M/2. L'existence de SV courts sur des molaires pose des problèmes au cours du tri des jugales isolées, dans la mesure où c'est justement les différences de longueur des SV qui distinguent le mieux les P/3 P/4 des M/1 M/2 (la forme de l'hypoconulide, la forme de la surface occlusale et son inclinaison par rapport à la couronne, les dimensions des dents ne permettent pas toujours de trancher). Dans ces conditions il est difficile d'estimer la fréquence des SV courts sur les molaires; suivant que certaines dents isolées sont classées parmi les P/3 P/4 ou parmi les M/1 M/2, la fréquence des SV courts sur les M/1 M/2 est de 11 ou de 20%. Cette fréquence est de 12% sur les M/3. Le pli caballinide est bien développé sur 52% des P/2, 27% des P/3 P/4, 8,5% des M/1 M/2 et 3% des M/3.

La courbe établie d'après les IF moyens des séries inférieures (fig. 17) évoque celles de plusieurs espèces actuelles et fossiles sans vraiment s'identifier à aucune d'entre elles. Les segments qui vont de la P/2 à la M/1 rappellent *E. zebra* (fig. 6), mais l'IF

est plus haut sur la M/2 que sur la M/1. Les segments qui vont de la P/2 à la P/4 ressemblent à ceux d'*E. hemionus* (fig. 7), mais les IF des M/1 et M/2 sont nettement plus bas. Les IF d'*E. tabeti* évoquent aussi les spécimens ER 4051 et 5360 de l'Est Turkana (fig. 16), mais les dents d'*E. tabeti* sont plus petites. Au total les jugales inférieures d'*E. tabeti* peuvent difficilement être rapprochées de toutes ces formes : chez les *Equus* sp. A et B de l'Est Turkana, la morphologie est parfois différente et les dimensions sont plus grandes ; chez *E. hemionus*, la forme des doubles boucles est différente et les SV des molaires sont souvent courts ; chez *E. zebra*, les prémolaires sont plus petites, les SV des molaires sont presque toujours longs et les sillons linguaux sont souvent peu marqués.

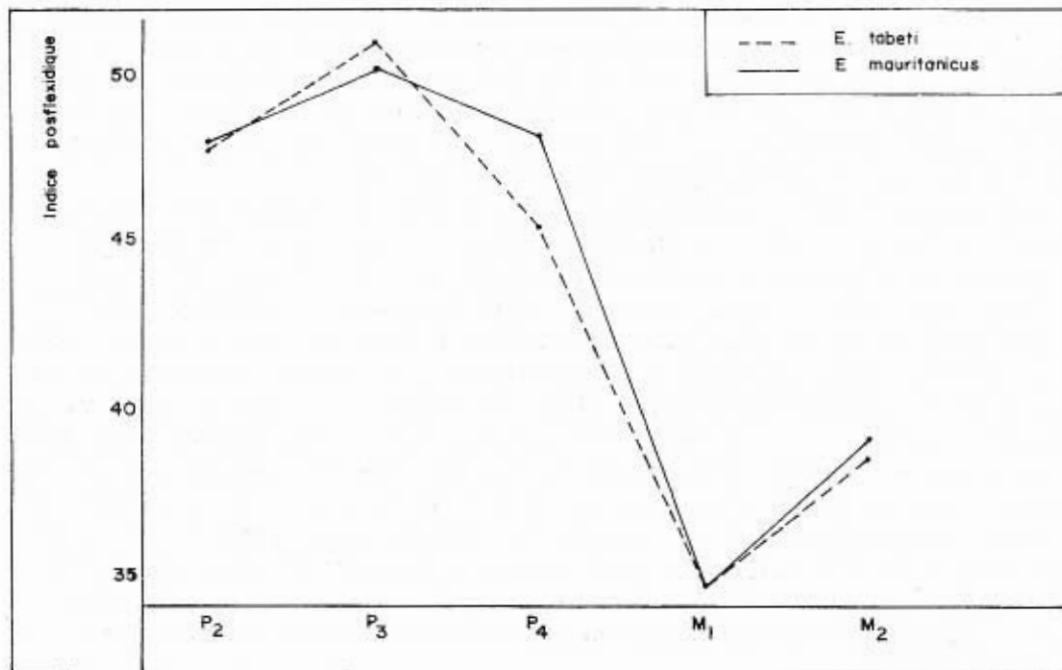


Fig. 17. — Indices postflexidiques d'*Equus* fossiles d'Afrique du Nord.

Parmi les autres espèces étudiées, un rapprochement est possible avec *Equus* sp. C de l'Est Turkana, et ceci d'autant plus que les IP d'*E. tabeti* sont peu différents de ceux de la série ER 1211 (Eisenmann 1980, tabl. 60 et 67). Malheureusement il n'existe pas de séries inférieures complètes d'*Equus* sp. C.

### C. — TERNIFINE

Le gisement de Ternifine, Algérie, et sa faune ont été étudiés principalement par Pomel (1897) et par Arambourg & Hoffstetter (1963). D'après les Ronguers étudiés par Jaeger (1969), Ternifine est plus jeune qu'Ubeidiya, Israël, et devrait donc avoir moins de 0,64 MA (Jaeger, 1975, p. 119-120). Le Cheval de Ternifine, *E. mauritanicus*



a été décrit par Pomel (1897). Les indices craniens indiquent une espèce voisine des Couaggas actuels (Eisenmann, 1980, fig. 34). Les indices protoconiques sont voisins de ceux que l'on trouve dans l'unité sub-KF de l'Est Turkana (Eisenmann, 1980, fig. 63 et 64) mais ils sont un peu plus élevés sur les M1/ et M2/, un peu plus faibles sur les M3/. Les métapodes présentent quelques ressemblances avec ceux des *E. stenonis* et *E. burchelli* (Eisenmann, 1979 b, p. 877).

Le matériel étudié ici comprend 6 séries inférieures incomplètes et environ 230 jugales isolées mesurables (tabl. 8 et 24), les séries TER 1381, 1398 et 1397 sont figurées planche II, figures 1, 4, 5. Le matériel semble spécifiquement homogène. Une série complète devait mesurer environ 180 mm de long.

Les P/2 n'ont pas de protostylide mais celui-ci est présent dans une dP/2 sur 3. Sur les P/3 P/4, les doubles boucles sont sténoniennes, avec des sillons linguaux profonds. Sur les séries, le sillon vestibulaire (SV) est court dans une M/2 sur cinq, un peu plus long dans une M/1 sur cinq (pl. III, fig. 5). Si la détermination de la place des dents isolées est exacte, 15 % des M/1 M/2 ont des sillons vestibulaires courts ; sur les M/3, des SV courts sont présents dans 9 % des cas. Le pli caballinide est présent sur 43 % des P/2, 28 % des P/3 P/4 et des M/3 et 41 % des M/1 M/2.

Les IF moyens des séries inférieures sont peu différents de ceux d'*E. tabeti* sauf pour les P/3 et surtout les P/4 (fig. 17), la courbe correspondante rappelle celles des Zébrins actuels (fig. 6) mais la différence entre IF des M/1 et M/2 est plus forte.

Dans l'ensemble les jugales inférieures d'*E. mauritanicus* rappellent celles d'*E. stenonis* de Saint-Vallier et d'*Equus* sp. A de l'Est Turkana ainsi que celles de certains *E. grevyi* et Couaggas *s.l.* actuels mais ne s'identifient à aucune de ces espèces, en particulier par les dimensions oclusales. Si on tient compte des crânes, *E. mauritanicus* ressemble surtout aux *E. burchelli* et *E. quagga* actuels. Par rapport à ces deux espèces, on note qu'*E. mauritanicus* occupe une position intermédiaire par la fréquence des SV courts sur les molaires et par l'IF de la M/2. En admettant une évolution progressive de ces caractères, *E. mauritanicus* pourrait être à l'origine d'*E. quagga* mais non d'*E. burchelli*. Dans la mesure où une différenciation d'*E. burchelli* et *E. quagga* dès avant le Pléistocène moyen paraît peu probable, on peut supposer qu'*E. mauritanicus* constitue un rameau latéral du groupe et non un ancêtre direct des Couaggas actuels.

#### D. — REMARQUES SUR LES ESPÈCES FOSSILES AFRICAINES

##### 1/ *Doubles boucles*

Les seules espèces sauvages actuelles d'Afrique appartiennent aux Asiniens ou aux Zébrins. Ces espèces conservent la forme sténonienne des doubles boucles qui était largement répandue en Amérique du Nord, en Eurasie et en Afrique au Pliocène et au Pléistocène inférieur avec de légères différences concernant le degré de profondeur du sillon lingual et la forme arrondie ou triangulaire du métastylide. Aucune détermination spécifique valable des espèces africaines tant actuelles que fossiles ne peut être fondée sur la morphologie de la double boucle ; les tentatives de discrimination doivent faire appel à d'autres caractères.